

# 中国更新世兔属化石的厘定<sup>1)</sup>

张兆群

(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:**在对我国现生兔属各种骨骼特征研究的基础上,通过形态特征的观察与测量数据的分析,修订了已有的兔属化石材料。将周口店第1, 2, 6, 20, 山顶洞和东岭子洞等地点以及山东平邑发现的兔标本归入草兔 *Lepus capensis*。以前被归入 *Lepus wongi* 种内的标本,除周口店第13地点及蓝田陈家窝子的应属于 *Lepus teilhardi* 外,其余地点的皆为 *Lepus capensis*, 因此 *L. wongi* 失去了原有的意义,为无效种。周口店第16地点的标本归入华南兔 *Lepus sinensis*, 是该种目前惟一的化石记录。辽宁营口金牛山的标本暂时归入东北兔 *Lepus mandschuricus*。我国更新世共发现两个化石种和4个现生种。其中化石种 *Lepus teilhardi* 和 *L. ziboensis* 出现在早更新世晚期至中更新世早期,现生种 *L. capensis*, *L. mandschuricus*, *L. sinensis* 和 *L. comus* 分别出现在中更新世与晚更新世。初步讨论了兔属的起源,认为兔属可能起源于上新世的 *Trischizolagus*。

**关键词:**北京周口店,更新世,兔属,厘定

**中图法分类号:**Q915.873 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-3118(2010)03-0262-13

中国兔属化石的系统研究始于1927年。杨钟健描述了保存在瑞典 Uppsala 大学生命演化博物馆的拉氏收藏品中产自中国北方的晚新生代兔科化石,其中包括周口店第2地点、鸡骨山、灰峪以及山西、山东等地的材料,共2属6种(包括周口店第2地点的 *Lepus wongi* 和京西灰峪的 *Caprolagus brachypus*)。1930年杨钟健在研究鸡骨山新发掘的标本时,认为较华北现生 *Lepus* 原始,但由于缺少现生骨骼标本而难以确定其分类位置,只能与高原兔 *Lepus oiostolus* 对比。1932年杨钟健对 *Lepus wongi*, *L. oiostolus* (鸡骨山)及灰峪的 *Lepus* sp. 是否是同一种或不同种类提出疑问;1934年又提出以上3种可能为同一种,同时将几件非常小的下颌骨标本分别称为 *Lepus* sp. A 和 *Lepus* sp. B。Bohlin (1942)在重新研究拉氏收藏品中兔类标本时曾依据杨钟健(1927)研究的京西灰峪 *Lepus* sp. 建立一个新种, *Lepus youngi*。但在归入该种的标本上, P2 只具主前褶沟与内前褶沟,且 P3-M2 的次沟切入冠面较浅,褶皱较轻,与 *Lepus* 的差别较大,其个体大小、腭桥长度、翼内窝宽度以及齿隙长度等特征与 *Hypolagus schreuderi* 相当。考虑到灰峪地点可能与周口店第18地点为同一地点,将它们归入 *H. schreuderi* 更合理。1950年以后,关于 *Lepus* 属的研究没有较大

1) 国家重点基础研究发展规划项目(编号:2006CB806400)和国家自然科学基金项目(编号:40672010, 40711130639)资助。

收稿日期:2010-01-18

的进展,多数学者在研究动物群时只简单地列出名单,很少有描述、绘图或图版(如周口店第 20 地点动物群和庙后山动物群等),或只是与前期的对比(张森水等,1993;程捷等,1996)。

除张兆群(2010)重新研究的周口店第 13 地点及陕西蓝田陈家窝子的 *Lepus teilhardi* 和山东淄博发现的 *Lepus ziboensis* 外,尚有大量的中、晚更新世的标本被分别归入 *Lepus oiostolus*, *L. tolai* 和 *L. europaeus* 等(Young, 1930, 1932; Pei, 1940)。受现生种用名混乱的影响以及缺乏对现生标本的详细研究,我国兔属化石的分类仍较为混乱。

本文将在对现生兔属骨骼标本研究(张兆群,2010)的基础上,通过形态特征的观察与测量数据的分析对比,修订我国已有兔属化石材料,并初步探讨 *Lepus* 属的起源。

文中所用术语、测量方法等参见张兆群(2010)。

## 1 系统古生物学

### 兔形目 Lagomorpha Brandt, 1855

#### 兔科 Leporidae Fischer de Waldheim, 1817

#### 兔属 *Lepus* Linnaeus, 1758

#### 草兔 *Lepus capensis* Linnaeus, 1758

1927 *Lepus wongi* Young, Young, Taf. III, figs. 9–10, p. 59–61

1927 *Lepus oiostolus* Hodgson, Young, Taf. III, figs. 5–8, p. 56–58

1930 *Lepus* cf. *oiostolus* Hodgson, Young, Pl. II, figs. 6–8, p. 15–17

1932 *Lepus wongi* Young, Young, Pl. I, fig. 5, p. 8–9

1934 *Lepus* cf. *wongi*, Young, Pl. X, fig. 1, p. 112–114

1934 *Lepus* sp. A, Young, Pl. X, fig. 2, p. 115–116

1934 *Lepus* sp. B, Young, Pl. X, figs. 3–5, p. 116–117

1940 *Lepus europaeus* Pallas, Pei, Text fig. 28, p. 58–61

1959 *Lepus* sp., Jia et al., p. 48

1993 *Lepus oiostolus* Hodgson, Zhang et al., Text fig. 56, p. 92–93

1996 *Lepus europaeus* Pallas, Cheng et al., fig. 1, 18–19, p. 23–25

**归入材料** 周口店第 2 地点头骨 2 件(RV 32131); 第 1 地点 1 头骨前部(RV 34001); 第 6 地点 53 件残破下颌骨(RV 30014. 1–53), 1 件上颌骨(RV 30014. 54) 及 63 个 p3(RV 30014. 55–117); 第 20 地点: 头骨 33 件(RV 590001. 1–33), 下颌骨 117 件(RV 590001. 34–150); 山顶洞 8 件受挤压的头骨, 72 件下颌骨和 8 件残破的骨盆(RV 40128. 1–88); 东岭子洞 1 件头骨(D88(3)2), 1 件下颌骨(D89(6)14); 山东平邑第 3 地点头骨 1 件(V 10412)。

**地质时代** 中更新世至全新世。

**分类讨论** 现生 *Lepus capensis* 的正型标本产自南非好望角。该种的地理变异较大, 各国学者的意见分歧也很大。Waterhouse (1848), Sowerby (1933) 以及 Gureev (1964) 等认为中国或亚洲的野兔是蒙古兔 *Lepus tolai*, Allen (1938) 将中国及内蒙古境内的草兔订

名为 *Lepus europaeus*, Kuznaechov (1963) 将哈萨克斯坦和中国新疆、甘肃西部的类型归入 *Lepus oiostolus*, Ellermann and Morisson-Scott (1951) 将以上类型归并入 *L. capensis* 的亚种。我国学者罗泽珣(1988)、马勇等(1987)认为中国北方常见的野兔应为 *L. capensis*, 使用草兔为其中文名。Hoffmann and Smith (2005) 认为草兔只局限于南非, 将中国北方的兔类归入蒙古兔 *Lepus tolai*。Wu et al. (2005) 根据线粒体 DNA 序列的研究认为, 中国华北的野兔(草兔或蒙古兔)与 *Lepus timidus* 或 *L. sinensis* 关系更密切, 可能并不能成为独立的分类单元, 或者草兔在演化过程中被 *L. timidus* 替代。作者观察了中科院动物所保存的两件采自南非的草兔标本, 从骨骼特征上与现生华北的野兔一致, 因此本文仍建议使用草兔作为中国北方野兔的种名。

周口店第 20 地点是目前兔类化石标本最丰富的地点之一, 共有头骨 33 件 (RV 590001. 1-33), 下颌骨 117 件 (RV 590001. 34-150)。贾兰坡等(1959)仅将它们列为野兔未定种 *Lepus sp.*, 没有描述。详细的观察发现这些标本的上门齿形态与现生 *Lepus capensis* 一致, 近长方形, 前齿沟呈较窄“V”字形, 充填白垩质, 外缘稍圆凸, 前边缘较平; 鼻骨-额骨缝合线的位置相对于上颌骨眶突上缘稍后移; 眶上突发育, 前支较细小, 后支较长; 颞窝上突起较周口店第 13 地点的 *Lepus teilhardi* 标本低矮; 顶骨较宽, 低平; 吻部短粗, 门齿孔从后部开始膨胀; 颞弓较窄, 咬肌突腹面较小, 下颌骨冠状突倾斜, 与 *L. capensis* 相当。头骨与下颌骨的测量数据(表 1, 2)表明, 上齿列长度在所测量的标本上最稳定, 仅 1 件较小, 平均长度较大, 仅小于 *Lepus comus* 而大于其他各现生种及周口店第 13 地点的 *L. teilhardi*; 翼内窝宽度及腭桥长度的比例关系较稳定, 其绝对值与现生 *L. capensis* 最为接近; 齿隙的长度变化较大, 平均值与 *L. mandschuricus* 相近, 而小于 *L. capensis*, *L. oiostolus* 及周口店第 13 地点的 *L. teilhardi*; 门齿孔的长度与 *L. capensis* 相当, 但宽度较大, 与周口店第 13 地点标本相比, 明显偏小; 鼻骨后宽及眶后收缩宽与 *L. capensis* 者相当; 顶骨前宽相对较宽。从辛普森指数图(图 1)可以看出, 除齿隙长度较短, 上齿列较长外, 其曲线与现生 *L. capensis* 曲线近乎平行。尽管存在上述微小的差别, 仍可以将周口店第 20 地点发现的这些兔类标本归入 *L. capensis*。

表 1 周口店第 20 地点草兔头骨测量

Table 1 Skull measurements of *Lepus capensis* from CKT Loc. 20 (mm)

	鼻骨前宽	鼻骨后宽	眶后收缩宽	顶骨前宽	齿隙长	门齿孔长	门齿孔宽	腭桥长	翼内窝宽	上齿列长
	WAN	WPN	WPC	WAP	LD	LIF	WIF	LPB	WMF	LTR
平均值 Mean	13.07	19.33	13.21	24.19	22.62	21.83	10.26	6.31	8.36	16.24
中值 Median	12.95	19.20	13.30	24.50	22.20	20.50	10.35	6.30	8.40	16.30
标准差 SD	0.85	1.22	0.81	0.96	1.44	1.78	0.85	0.57	1.09	0.55
方差 V	0.71	1.48	0.66	0.92	2.08	3.15	0.72	0.32	1.20	0.31
最小值 Min	12.1	18.0	11.9	22.9	20.7	20.0	8.7	5.4	6.5	14.6
最大值 Max	14.1	22.0	14.2	25.4	24.5	24.5	11.7	7.0	10.8	17.0
统计数 N	6	11	12	7	11	11	12	15	15	16

Abbreviations: WAN. anterior nasal width; WPN. posterior nasal width; WPC. skull width across the postorbital constriction; WAP. width of the anterior line of parietal; LD. length of diastema; LIF. length of incisive foramen; WIF. maximum width of incisive foramen; LPB. minimum length of the palatine bridge; WMF. width of mesopterygoid fossa; LTR. length of upper tooth row.

表 2 周口店第 20 地点草兔下颌骨测量

Table 2 Mandible measurements of *Lepus capensis* from CKT Loc. 20 (mm)

	下门齿宽 Wi	齿列长 LLTR	齿隙长 LLD	m1 下骨体高(舌侧)HM
平均值 Mean	2.94	15.92	19.14	14.46
中值 Median	2.90	16.00	19.15	14.50
标准差 SD	0.15	0.85	0.72	0.70
方差 V	0.02	0.72	0.52	0.49
最小值 Min	2.70	14.20	17.60	12.50
最大值 Max	3.30	17.40	20.20	15.80
统计数 N	16	22	12	26

Abbreviations: Wi. width of lower incisor; LLTR. length of lower check tooth row; LLD. length of mandibular diastema; HM. ramus height at m1 (lingual side).

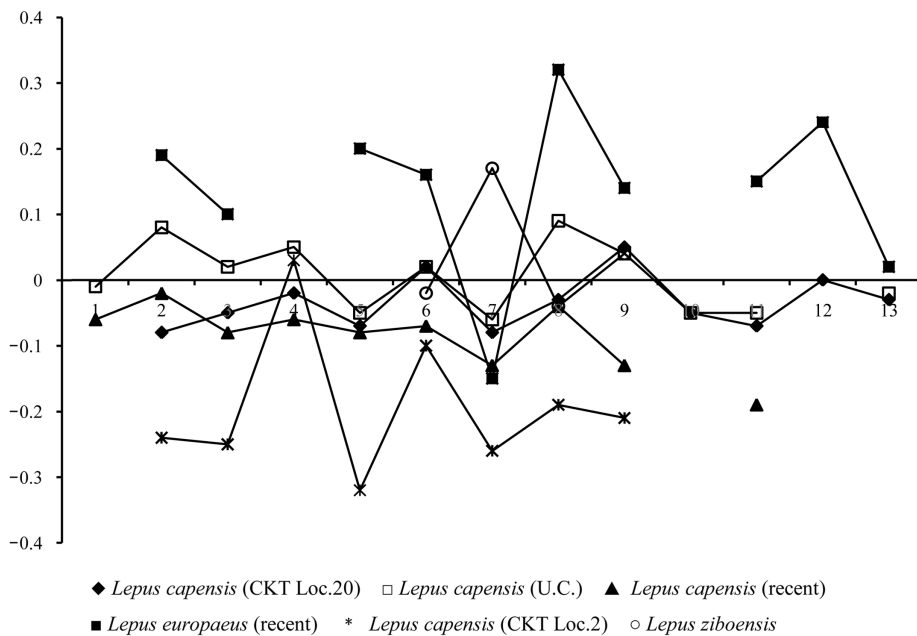


图 1 兔类头骨测量的辛普森指数

Fig. 1 Simpson index diagram for the comparison of some species of *Lepus*

1. LS, maximum length of skull 颅全长; 2. LD, length of diastema 齿隙长; 3. WPN, posterior nasal width 鼻骨后宽; 4. WPC, skull width across the postorbital constriction 眶后收缩宽; 5. LIF, length of incisive foramen 门齿孔长; 6. WIF, maximum width of incisive foramen 门齿孔宽; 7. LPB, minimum length of the palatine bridge 腭桥长; 8. WMF, width of mesopterygoid fossa 翼内窝宽; 9. LTR, length of upper tooth row 上齿列长; 10. Wi, width of lower incisor 下门齿宽; 11. LLTR, length of lower check tooth row 下齿列长; 12. LLD, length of mandibular diastema 下齿隙长; 13. HM, ramus height at m1 (lingual side) 下颌骨体高  
Standard 基数; *Lepus teilhardi* from CKT Loc. 13; *L. europaeus*: Sych (1965); *L. capensis*: Luo (1988)

*Lepus wongi* 是杨钟健(1927)依据周口店第2地点的一件不完整头骨建立的,正型标本现保存在瑞典 Uppsala 大学生命演化博物馆。其主要特征为:头骨较宽及相当粗壮,大腭孔的弯曲及颧弓的形状与 *Lepus timidus* 相似,颧弓向后外方突出(*L. timidus* 的颧弓较直),翼窝相当窄,两个翼突几乎垂直,吻部钝短等。德日进和裴文中(1941)在研究周口

店第 13 地点标本时,认为周口店各地点的 *Lepus* 与现生华北兔类在骨骼特征方面难以区分,为使用方便起见,将所有周口店时期的 *Lepus* 全部归入 *L. wongi* 内。因此该种成为一个没有明确特征的口袋种。

作者观察了保存在瑞典乌普萨拉大学博物馆的正型标本(Young, 1927, Taf. III, figs. 9-10)和保存在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所的周口店第 2 地点的标本 C/C308 (RV 32131)(Young, 1932, pl. I, fig. 5),重新测量了正型标本 M15018: 齿隙长 22.9 mm, 门齿孔长 21 mm, 宽 10 mm, 腭桥长 5.8 mm, 翼内窝宽 8.75 mm, 眶后收缩宽 12.3 mm, 颧弓处宽 42.3 mm, 上颊齿列长 16.6 mm。这两件标本与周口店第 20 地点的标本极为相似: 吻钝粗, 齿隙短, 顶骨低平, 颧窝上突起较低, 颧弓较窄, 咬肌突三角窄小等。形态测量数据几乎全部落在周口店第 20 地点标本的变异范围之内。与其他地点的化石标本对比, 显示出其与周口店第 13 地点 *Lepus teilhardi* 有较大的差异, 而与周口店第 20 地点及现生草兔更相似, 只是其眶后收缩相对于鼻骨后宽较大(图 1), 可归入 *Lepus capensis*。

周口店第 1 地点的标本无较完整的头骨材料, 仅有的一件破损的头骨前部显示出其齿隙较短, 可与第 20 地点较年轻个体标本对比。 *Lepus* sp. A 只有 3 件下颌骨, Young (1934) 认为其水平支纤细, 齿隙短, p3 冠面较长和前部横向扩展, 与其他种类不同, *Lepus* sp. B 则个体更小, 但相对于 *Lepus* sp. A 的下颌骨较粗壮。张森水等(1993)认为被归为 *Lepus* sp. A 的材料有一件较完整的下颌, 而归为 *Lepus* sp. B 的材料均不完整, 因此不存在两种形态, 并将它们与金牛山的“*Caprolagus cf. brachypus*”标本对比, 认为金牛山标本除下颌相对较短、吻部较粗外, 其他构造与周口店材料基本一致, 可能代表了同一属中的不同种类。

作者重新观察了周口店第 1 地点的这些标本, 发现它们具有窄细的门齿, 颊齿磨损程度低, 冠面轻微收缩, 下颌骨齿隙下部滋养孔不发育等, 它们都应为未成年个体。从 p3 的形态来看, 并不具有后内褶沟, 所谓的“珐琅质圈”只是次生方解石围成的空洞, 显然不同于 *Caprolagus brachypus* (已归为 *Sericolagus brachypus*, Averianov, 1996) 的釉岛, 应为 *Lepus* 的种类, 与周口店第 20 地点的未成年个体对比后发现, 没有明显的差别, 应归入 *Lepus capensis*。

Young (1930) 描述为 *Lepus cf. oiostolus* 的周口店第 6 地点标本中有一件保存较完好的头骨, 连接下颌骨(pl. II, fig. 6), 遗憾的是这件标本已经遗失。从图版及测量数据分析, 该标本吻部粗壮, 齿隙明显较短, 从颅全长(90 mm)来看, 应当为成年个体。杨钟健当时主要的对比依据是 Büchner (1890) 的图版及测量数据, 但从第 6 地点标本具短的吻部, 不明显上翘的眶上突及较浅的眶前凹槽等特征分析, 其与 *L. oiostolus* 差异较大, 不能归入该种。从门齿沟的形态及测量数据上, 该地点标本与第 20 地点 *Lepus capensis* 当为同一种。

山顶洞的标本依 Pei (1940) 的记述, 有几千件头骨和下颌骨以及大量肢骨。遗憾的是古脊椎所标本馆中只见到 8 件受挤压的头骨, 72 件下颌骨和 8 件残破的骨盆(RV 40128.1-88)(测量数据见表 3)。Pei 的对比标本是华北现生的 *Lepus*, 依据 Allen (1938) 的分类, 将其归入 *Lepus europaeus*。从图 1 中可看出, 山顶洞标本测量数据的辛普森指数曲线与现生草兔基本吻合, 依据 Simpson et al. (1960), 两者应为同一种, 只是山顶洞标

本的尺寸较大。

程捷等(1996)记述了周口店东岭子洞第3和6层的一件头骨及一件右下颌骨,从其图版及测量数据判断,显然也不是欧兔,应为草兔。

表3 山顶洞草兔下颌骨测量

Table 3 Mandible measurements of *Lepus capensis* from CKT Upper Cave (mm)

	下门齿宽 Wi	齿列长 LLTR	齿隙长 LLD	m1 下骨体高(舌侧)HM
平均值 Mean	2.94	16.33	19.09	14.63
中值 Median	3.00	16.25	19.60	14.70
最小值 Min	2.70	14.20	16.20	13.40
最大值 Max	3.20	17.90	21.20	16.20
统计数 N	11	22	12	23

For abbreviations see Table 2.

郑绍华等(1998)在山东平邑第3地点发现大量兔类化石标本。由于胶结坚硬,目前只修理出一件较完整头骨。该标本个体较大,颅全长大于90 mm,齿隙较长,眶上突轻微上翘,前支相对于东北兔发育,而较高原兔弱,额骨前部两侧凹陷,鼻骨较长,由后向前逐渐变细。下颌骨冠状突形态及水平支形状与 *Lepus oiostolus* 相似,齿隙骨体细弱。下颊齿形态与金牛山描述为 *L. oiostolus* 的标本相似。在下颊齿上,可见具“珐琅质圈”,但没有真正的珐琅质存在。门齿沟的形态不同于现生高原兔,与草兔或华南兔的形态更为相似。根据较长的颅全长,尖细的吻部,齿隙长度较大,眶上突上翘超过颅顶最高点及下颌骨齿隙部向前变细等特征,山东平邑的标本可与 *L. oiostolus* 对比,但其眶上突没有现生标本发育,下颌骨冠状突较直立,而不是强烈倾斜,不同的门齿沟形态等又区别于后者,将之暂时归入 *L. capensis*。

辽宁营口金牛山鉴定为 *Lepus wongi* 的标本(金牛山联合发掘队,1976,图版 I,6)发现于A地点的第5层。其齿隙较短(约22 mm),腭桥长度小于翼内窝宽度,颧宽等特征与周口店第20地点的草兔无明显差异。张森水等(1993)研究了1978年发掘的产自第4层与第6层的标本,并依据 p3 齿座狭长,有一显著的舌侧前褶沟或“珐琅质圈”,个体较大等特征将它们归入 *Lepus oiostolus*。但作者见到的一件下颌骨具较强壮的臼齿,下颌骨深,结合原作者描述中的额骨前平后凸,眶上突向上翘超过额区,腭骨长度显著小于其后翼内窝宽度,及个体较大等特征,初步判断应为 *L. capensis*。

经过以上的研究对比,以前被归入 *Lepus wongi* 种内的标本,除周口店第13地点和蓝田陈家窝子的应属于 *Lepus teilhardi* 外,其余地点的皆为 *Lepus capensis*,因此 *L. wongi* 失去了原有的意义,为无效种。

### 华南兔 *Lepus sinensis* Gray, 1832

材料 残破头骨1件(RV 37016),头骨枕部1件(RV 37017.1),肱骨31件(RV 37017.2-32),尺骨17件(RV 37017.33-49),脊椎骨21件(RV 37017.50-70),肩胛骨7件(RV 37017.71-77)。

**地点** 周口店第 16 地点。该化石地点没有发表详细的调查报告。据贾兰坡院士生前口头告知,该地点位于京西灰峪附近小河的南岸,为一围岩被开采后留下的裂隙堆积物<sup>1)</sup>。

**时代** 目前周口店第 16 地点已知的化石仅为上述兔类标本,没有见到其他种类的标本。从化石的石化程度及该地点的地质情况判断,只能大体推测其时代可能为晚更新世。

**测量** 见表 4。

表 4 周口店第 16 地点华南兔头骨(RV 37016)测量

Table 4 Skull measurements of *Lepus sinensis* (RV 37016) from CKT Loc. 16 (mm)

齿隙长	门齿孔长	门齿孔宽	腭桥长	翼内窝宽	上齿列长	颧宽	上门齿宽
LD	LIF	WIF	LPB	WMF	LTR	WZ	W12
21.5	20.5	8.2	6.3	6.8	14.6	37.0	3.1

For abbreviations see Table 1 plus WZ. maximum skull width at the zygomatic; W12. width of I2.

**描述** 头骨标本(RV 37016): 上门齿较窄小,前齿沟较浅,充填有少量白垩质;I3 极小。吻部较细弱,门齿孔相对较窄;齿隙较短;腭桥长度稍短于翼内窝宽;颧弓较窄,咬肌突腹面窄细。

**肩胛骨:**共 7 件。椎缘几乎没有保存,关节角保存较好。关节窝(肩臼)横向较宽大,外侧视关节上结节位于关节窝的正中线;喙突细小,突出于关节窝之内侧,前缘稍后于上结节;喙突与关节窝之间距较小。肩胛冈在外侧缘位置居中,使冈上窝与冈下窝近乎等大;肩胛下窝较深,最深处位置居中;腋缘较平。

**肱骨:**31 件,保存较完整。年轻个体上肱骨头及大小结节部分容易脱落,成年个体上则完全愈合;年轻个体上的鹰嘴窝相对较大,三角肌隆起低,骨干纤细,成年个体上三角肌则隆起较大,鹰嘴窝(滑车上孔)较小,骨干粗长;远端滑车嵴较高,尤其是外侧嵴明显,外上髁发育。

**尺骨:**17 件,全部仅保存近端。肘突较发育,半月状切迹圆,内侧有肘肌附着点;半月状切迹之下方有两个小关节面,外侧关节面位置相对下置与桡骨近端外侧关节,内侧关节面则与桡骨内侧面关节。尺骨干的前面较平或中央稍凹进,向远端变细;滋养孔位于腹内侧,半月状切迹下方。

**比较与讨论** 周口店第 16 地点标本 I2 较 *Lepus capensis* 窄小,门齿沟的形态与 *L. capensis* 相近;吻部较周口店第 2 和 20 等地点的 *L. capensis* 细弱;门齿孔相对较窄;翼内窝较窄;颧弓较窄,咬肌突腹面窄细。与 *L. sinensis* 比较,周口店第 16 地点标本门齿大小和形态,吻部形态,腭桥长度稍短于翼内窝宽度以及咬肌突形态等特征极为相似,且各项测量数据均落在 *L. sinensis* 的变异范围之内。由于材料较少,暂将之放入 *L. sinensis*。现生华南兔主要分布于长江以南,长白山地区以及朝鲜半岛的华南兔尚有争议(罗泽珣,1988; Hoffmann and Smith, 2005)。

1) 周口店第 17 地点也没有文字记载。据贾兰坡院士生前口头告知第 17 地点应当距离第 16 地点不远,也位于京西灰峪附近的小河边,同为裂隙堆积物。

## 东北兔 *Lepus mandschuricus* Radde, 1861

**地点** 辽宁营口金牛山。

**地质时代** 中更新世。

**讨论** 由于没有观察到金牛山的标本,讨论主要依据张森水等(1993)的图版及描述和测量数据。从测量数据上看,下颊齿列长及上颊齿列长较大,大于现生草兔,齿隙短,腭桥长度与翼内窝宽度相当;眶上突前支极细弱,吻短。这些特征基本与现生东北兔(张兆群,2010)一致,但其上门齿与东北兔者相比较窄。由于头骨材料较破碎,在目前情况下,暂将之归入 *L. mandschuricus*。

## 2 中国 *Lepus* 属地史分布

经过张兆群(2010)的重新研究与本文的厘定,我国更新世 *Lepus* 属化石共有 6 种,其中化石种 2 种(*Lepus teilhardi* 和 *L. ziboensis*), 现生种 4 种(*Lepus capensis*, *L. mandschuricus*, *L. sinensis* 和 *L. comus*)。除云南呈贡三家店晚更新世的 *L. comus* (邱铸鼎、李传夔, 1984)外,几乎全部发现在北方。*Lepus* 最早出现在山东淄博和周口店第 9 地点。山东淄博第 2 地点动物群的时代可与周口店第 9 地点对比,为早更新世晚期(童永生等,1995;郑绍华等,1997)。中更新世早期或早更新世晚期(?)*L. teilhardi* 分布于周口店第 13 地点及陕西蓝田等地(张兆群,2010)。现生种 *L. capensis* 出现于中更新世的周口店第 1, 2, 6, 20 和山东平邑等地点,以及晚更新世周口店东岭子洞(程捷,1998)和山顶洞,成为我国北方第四纪分布最广的种类。东北兔 *L. mandschuricus* 目前最早的记录为中更新世的辽宁营口金牛山地点。华南兔 *L. sinensis* 化石只发现于周口店第 16 地点,但由于该地点尚未发现共生的动物化石,其时代尚不能确定,只能大致推测为晚更新世。

## 3 兔属 *Lepus* 的起源

*Lepus* 的起源一直是兔类研究者关心的问题。到目前为止有 4 种观点:1) *Hypolagus* 是现生 *Lepus* 的祖先;2) *Alilepus* 作为 *Lepus* 的祖先类型;3) *Nekrolagus* 可能是 *Alilepus* 与现生北美的 *Lepus* 和 *Sylvilagus* 等属的中间类型;4) *Trischizolagus* 是 *Lepus* 的祖先。

关于 *Lepus* 的 *Hypolagus* 起源假说,目前已很少有人认可。Bohlin (1942)认为 *Hypolagus* 的 p3 可能与臼齿的次褶不断加深一样,随演化而加深,形成 *Lepus* 的形态,证据是在 *Lepus* 种类的 p3 上发现后外褶沟较浅的情况,以及 p4-m2 上无内侧褶沟的情况出现。按照亚科的分属依据,*Lepus* 作为 Leporinae 亚科的成员,其延伸的后外褶沟应当是由后外褶沟与后内褶沟形成的釉岛连通的结果,而不是后外褶沟的简单延伸。因此 *Lepus* 的祖先类型应当具有后内褶沟或釉岛。我国出现的 *Hypolagus schreuderi* 下颌骨形态与 *Lepus* 相似,并且 P2 出现 3 个前褶沟,但其 p3 的冠面形态和头骨特征与稍晚出现的 *Lepus* 差异明显,不可能向 *Lepus* 演化。



Dawson (1958) 和 Repning (1967) 等认为 *Alilepus* 已经具备现生 *Lepus* 的头骨结构, p3 通过后内褶的封闭与后外褶沟贯通, 再加上前褶沟即可形成 *Lepus* 的 p3 结构。我国的 *Alilepus* 中, 禄丰长褶翼兔 (*Alilepus longisinosus*) 可能向现生 *Nesolagus* 演化 (邱铸鼎、韩德芬, 1986), 而 *Alilepus annectens* 从最晚中新世 (二登图) 延续至上新世 (高庄组) (Qiu and Qiu, 1995), 其 p3 以及下颌骨的形态没有显著的变化。在该种中目前还没有发现 p3 具前褶沟的情况, 因此由 *Alilepus* 向 *Lepus* 演化的观点没有较充分的理由。邱铸鼎、韩德芬 (1986) 认为 “*Caprolagus*” *brachypus* 可能与北美的 *Nekrolagus* 和 *Pratilepus* 一样代表了 *Alilepus* 向 *Lepus* 进化的中间类型的观点同样不应成立, 因为该种就目前发现的标本时代较晚 (上新世晚期至早更新世), 其原始的下颌骨特征与 *Lepus* 差别较大。

Hibbard (1963) 在研究美国 Rexroad 动物群时, 发现 *Nekrolagus progressus* 的 178 件 p3 中, 11.8% 具有 *Sylvilagus*, *Caprolagus*, *Oryctolagus* 和 *Lepus* 的形态, 2000 件现生 *Lepus*, *Oryctolagus* 和 *Sylvilagus* 标本中有 12 件具 *Nekrolagus* 的 p3 形态, 认为 *Nekrolagus* 可能是这几个属的共同祖先。White (1991) 详细研究了北美的 *Nekrolagus progressus* 的 p3 冠面形态, 发现 41 件标本中有 34 件的釉质褶皱, 而北美现生 *Lepus* 的部分种类中多数标本上不褶皱, 而部分种类与 *Sylvilagus* 种类一样多数褶皱发育; 另外, 北美的 Blancan 和 Irvingtonian 期的 *Lepus* 和 *Sylvilagus* 标本少, 难以与现生种类比较, 因此是否由 *Nekrolagus* 演化成 *Lepus* 和 *Sylvilagus* 尚无法确定。

Averianov (1995) 通过对骨骼形态分析认为, *Trischizolagus dumitrescuae* 和 *Lepus* 的肩带与肩胛下肌的缩小在兔类中是比较特殊的, 并依据牙齿 (主要是 p3) 特征推测现生 *Lepus* 的骨骼和牙齿形态可以由 *Trischizolagus dumitrescuae* 直接演化而来, 进而依据欧洲最早具 *Lepus* p3 形态的 “*Lepus lacosti*” (Major, 1899: pl. 37, fig. 13) 出现于早-中 Villafranchian (MN16-17), 推测 Ruscinian 晚期至 Villafranchian 早期可能是其转化时期。甘肃灵台的 cf. *Trischizolagus dumitrescuae* 标本中 p3 具备前褶沟和后内褶沟或釉岛, 前内褶沟浅; P2 具 3 前褶沟, 其内前褶沟和外前褶沟的深度与现生 *Lepus* 相当; 下门齿的后缘位置与 *Lepus* 的种类相比稍微后置; 跟骨和距骨的形态与 *Lepus* 已较难分开, 肱骨的远端形态也非常相似。与 *Lepus* 不同的是其个体较小, 下颌骨较纤细, 肢骨短小。依据以上特征也可以推测 *Lepus* 很有可能是由 *Trischizolagus* 演化而成。但从甘肃灵台 cf. *T. dumitrescuae* 的 P3-M2 次沟褶皱明显较 *Lepus* 强烈, 且 p4-m2 的外褶沟后壁也发育褶皱等特征 (Averianov 所观察标本中没有 P3-M2) 以及从地史分布上, 我国的最早具 *Lepus* p3 形态的标本出现于榆社高庄组, 相当于 MN15 (吴文裕, 未发表), 与 cf. *T. dumitrescuae* 的层位相当, 推测 *Lepus* 可能不是由 *T. dumitrescuae* 直接演化而成, 而可能是 *Trischizolagus* 较早的一支向 *Lepus* 演化。*Trischizolagus* sp. 和 *T. maritsae* 的 p3 后内褶沟无或较浅, P2 的前褶沟较浅, 上臼齿次沟褶皱较弱, 都有可能向 *Lepus* 演化, 但缺少中间过渡类型。因此, *Lepus* 的直接祖先类型还需要在上新世早期的地层中寻找。

从现生 *Lepus* 种类和化石标本的研究中, 发现上门齿的前齿沟形态和白垩质的发育程度及部分头骨特征可作为讨论演化关系的重要依据。在早期种类如 *Trischizolagus*, *Hypolagus* 和 *Alilepus* 的上门齿前齿沟皆呈浅 V 字形, 均无白垩质充填, 而在 *Lepus* 的不同种类前齿沟的形态和白垩质的充填则有较大的差异, 因此可作为重要的区别特征。另外, 作为

早期兔类向晚期种演化的趋势,腭桥的缩短和翼内窝的增宽也可作为探讨 *Lepus* 种间亲缘关系的依据。我国发现的 6 种 *Lepus* 中,山东淄博孙家山的 *L. ziboensis* 时代最早,相当于泥河湾期晚期,其上门齿前齿沟呈 V 字形,充填白垩质,齿隙较长等特征可与 *L. capensis* 比较,随着腭桥的缩短和翼内窝的加宽,P2 前齿沟的加深有可能直接向现生草兔演化。*L. teilhardi* 上门齿的形态和头骨特征与草兔较为相似,但其个体大于周口店时期的草兔,且下齿列、门齿孔、腭桥等较长,而上齿列相对较短,推测可能是早期 *Lepus* 向草兔演化过程中的旁支。*L. mandschuricus* 的上门齿无白垩质充填,腭桥长,翼内窝相对窄,眶上突不发育,额骨上凸等特征显示出其原始性,其祖先类型应早于 *L. ziboensis*。

**致谢** 本文是由作者的博士论文的一部分修改而成。在研究过程中得到了导师李传夔、吴文裕的全面指导,也得到过古哺乳动物研究室郑绍华、邱铸鼎等诸位老师的帮助。在中科院动物所观察研究现生兔类标本期间得到了冯祚建研究员的热情帮助,也得益于与罗泽珣先生的讨论,谨此致谢。

## REVISION OF CHINESE PLEISTOCENE *LEPUS* (LEPORIDAE, LAGOMORPHA)

ZHANG Zhao-Qun

(Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044 zhangzhaoqun@ivpp.ac.cn)

**Key words** Zhoukoudian, Beijing; Pleistocene; *Lepus*; revision

### Summary

Taxonomy of *Lepus* at species level has long been disputed, and the argument is still ongoing. Living hares from North China have respectively been assigned to *Lepus tolai*, *L. oiostolus*, *L. capensis*, *L. europaeus* during the long history of study. More confusingly, recent molecular analysis favored their close affinity with *Lepus timidus* (Wu et al., 2005). The discrepancy obviously has direct impact on the study of fossil hares. A large quantity of Pleistocene fossils discovered from Zhoukoudian (Choukoutien) were respectively named after the recent hares except a new species, *Lepus wongi* erected by Young in 1927. Teilhard de Chardin and Pei (1941) went even further and conventionally included all fossil hares of the Early Pleistocene (Zhoukoudianian stage, now the Middle Pleistocene) in *L. wongi*, considering of the difficulties of comparison with living hares. This concept was later widely cited.

Based on the understanding of osteological characters and morphometric measurements of extant species of *Lepus* from China, the present author (2010) erected a new species, *L. teilhardi*, for the abundant materials from CKT Loc. 13, and *L. ziboensis* for fossils from Zibo, Shandong Province. This paper gives an updated revision for the fossil specimens of *Lepus* housed in IVPP that have not yet been described or revised from various Pleistocene localities (mainly Zhoukoudian). Observation on the two skulls of *Lepus capensis* from South Africa housed in Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, leads the present author to follow Ma et al. (1987) and Luo (1988) using *L. capensis* for hares from North China.

Among the CKT localities, Loc. 20 is one of the most productive sites with 33 skulls and 117 lower jaws named by Jia et al. (1959) as *Lepus* sp., however, with no description. Same as the living *Lepus capensis*, these materials show V shaped anterior groove on I2 with cement

filling, developed supraorbital processes, low squamosal spine, wide and flat parietal, incisive foramen enlarged from the posterior part, narrow zygomatic arch, small masseteric process surface, and posteriorly inclined coronoid process on lower jaws. Morphometric data of the skulls and lower jaws show great similarity with living *L. capensis* from North China with slightly shorter diastema and longer upper tooth row (Fig. 1). Both the morphologic characters and measurements support their conspecific status with *L. capensis*.

Reexamination of the type specimen of *Lepus wongi* housed in the Museum of Evolution, Uppsala University and a specimen from the same locality (CKT Loc. 2) in IVPP confirms the similarity with living *L. capensis* from North China and fossils from CKT Loc. 20 with minor differences. Their morphometric data fall within the range of *L. capensis* from Loc. 20. Hence, the specimens from Loc. 2 should be assigned into *L. capensis*, and *L. wongi* is therefore not a valid name.

According to Pei (1940), the CKT Upper Cave produced thousands of specimens which were named as *Lepus europaeus* following Allen (1938). Unfortunately, there found only 8 skulls, 72 lower jaws and 8 broken pelvis in the IVPP collection. The morphometric data fit well with the living *L. capensis* (Fig. 1) with slightly larger size.

No complete skull was found from CKT Loc. 1. The only preserved broken skull has short diastema, comparable with young individuals from Loc. 20. The small sized lower jaws named as *Lepus* sp. A and *Lepus* sp. B have slender incisors, less worn and slightly upward constriction check teeth, nutrition foramina at the diastema part not developed. These characters are typical for young individuals, and comparable with those of the same age of *Lepus capensis*.

There is no detailed description and report on CKT Loc. 16. Orally informed by Jia Lanpo, this locality is not far from CKT Loc. 18. Fossils include 2 broken skulls and many postcranials. They are tentatively referred to *Lepus sinensis*, a species nowadays habiting in South China.

In total, there are at least three species found from Zhoukoudian localities, e. g. *Lepus teilhardi* from Loc. 13, *L. sinensis* from Loc. 16, and *L. capensis* from Loc. 1, 2, 20, and the Upper Cave etc. Specimens from CKT Loc. 9 are close to *L. ziboensis* with uncertainty. The other two species of *Lepus* are *L. mandshuricus* from the Middle Pleistocene Jinniushan site, Liaoning Province, and *L. comus* from the Late Pleistocene Sanjiadian locality, Yunnan Province. The earliest record of *Lepus* found from China so far should be *L. ziboensis*, of late Early Pleistocene.

Till now there have been proposed four candidate ancestors of *Lepus*, *Hypolagus*, *Alilepus*, *Nekrolagus*, and *Trischizolagus*. The *Hypolagus* origin hypothesis is no longer followed for its distinct differences with *Lepus*. Dawson (1958) and Repenning (1967) considered that *Alilepus* has similar skull morphology with *Lepus*. However there has no transition form of p3 between them, especially lacking the anterior reentrant on all available p3s. "*Caprolagus*" *brachypus* from Early Pleistocene localities (renamed as *Sericolagus brachypus* by Averianov 1996) was considered to be intermediate between *Alilepus* and *Lepus* by Qiu and Han (1986). Its primitive characters of lower mandibles do not favor the possibility. The presence of *Lepus* pattern p3 on *Nekrolagus* was dated back to Hemphillian of Florida, North America. Whether *Nekrolagus* gave rise to *Lepus* or *Sylvilagus* is waiting for more data. Averianov (1995) proposed *Trischizolagus dimitrescuae* as the direct ancestor of *Lepus*. Undescribed materials of cf. *Trischizolagus dimitrescuae* from Lingtai, Gansu Province support the close relationship between *Trischizolagus* and *Lepus*. However, the strong folds on the hypstriae of P4-M2 and external reentrants on p4-m2 of *T. dimitrescuae* disprove the direct relationship. The earliest record of *Lepus* pattern p3 in China was found from the Middle Pliocene of Yushe basin (MN15 equivalent), coexisting with cf. *Trischizolagus dimitrescuae* (Wu Wenyu, unpublished data). Hence, the ancestor of *Lepus* might be from Early Pliocene, waiting for the future discovery.

## References

- Allen G M, 1938. The Mammals of China and Mongolia. Natural History of Central Asia, 11, part 1. 1-620
- Averianov A, 1995. Osteology and adaptation of the Early Pliocene rabbit *Trischizolagus dumitrescuae* (Lagomorpha; Leporidae). *J Vert Paleont*, **15**(2): 375-386
- Averianov A, 1996. On the systematic position of rabbit "*Caprolagus*" *brachypus* Young, 1927 (Lagomorpha, Leporidae) from the Villafranchian of China. *Russ Acad Sci Proc Zool Inst, St Petersburg*, **270**: 148-157
- Bohlin B, 1942. A revision of the fossil Lagomorpha in the Paleontological Museum, Uppsala. *Bull Geol Inst Uppsala*, **30**(6): 117-154
- Büchner E, 1890. Wissenschaftliche Resultate der von N. M. przewalski nach Central-Asien unternommenen Reisen auf Kosten einer von seiner Kaiserlichen Hoheit dem Grossfürsten Thronfolger Nikolai Alexandrowitsch gespendeten Summe herausgegeben von der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften St. Petersburg. *Zool Teil Band I, Saugetiere*, 5: 3-232
- Cheng J (程捷), 1998. Correlation of the Late Pleistocene cave sediments at Zhoukoudian with the loess-paleosol sequence of China and the deep-sea core. *Geol Sci Tech Inform (地质科技情报)*, **17**(3): 51-57 (in Chinese with English abstract)
- Cheng J (程捷), Tian M Z (田明中), Cao B X (曹伯勋) et al., 1996. New Quaternary Faunas from Zhoukoudian and the Environmental Changes. Beijing: China University of Geosciences Press. 1-114 (in Chinese)
- Dawson M R, 1958. Later Tertiary Leporidae of North America. *Univ Kansas Paleont Contrib Vert*, **6**: 1-75
- Ellerman J R, Morrison-Scott T C S, 1951. Checklist of Palearctic and Indian Mammals. London: British Museum (Natural History). 419-445
- Gureev A A, 1964. Fauna USSR. *Zaiceobraznye (Lagomorpha)*, **3**(10): 1-224
- Hibbard C W, 1963. The origin of the p3 pattern of *Sylvilagus*, *Caprolagus*, *Oryctolagus*, and *Lepus*. *J Mammal*, **44**: 1-15
- Hoffmann R S, Smith A T, 2005. Order Lagomorpha. In: Wilson D E, Reeder D M eds. *Mammal Species of the World*. 3<sup>rd</sup> ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 185-211
- Jia L P (贾兰坡), Zhao Z K (赵资奎), Li Y X (李炎贤), 1959. Newly discovered fossil mammal localities near Zhoukoudian. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **1**(1): 47-51 (in Chinese)
- Jinniushan Excavation Team (金牛山联合发掘队), 1976. Discovery of the Quaternary mammalian fauna from Jinniushan, Yingkou, Liaoning Province and its significance. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **14**(2): 120-127 (in Chinese)
- Kuznaechov B A, 1963. Mammalian fauna of Central Asia. *Tr MIOP*, **10**: 116-156 (in Russian)
- Luo Z X (罗泽珣), 1988. The Chinese Hare. Beijing: Chinese Forestry Publishing House. 1-186 (in Chinese)
- Ma Y (马勇), Wang F G (王逢桂), Jin S K (金善科) et al., 1987. Glires (Rodents and Lagomorphs) of Northern Xinjiang and Their Zoogeographical Distribution. Beijing: Science Press. 1-274 (in Chinese)
- Major C I F, 1899. On fossil and recent Lagomorpha. *Trans Linn Soc, London*, **2**(7): 433-520
- Pei W C, 1940. The Upper Cave fauna of Choukoutien. *Palaeont Sin, New Ser C*, **10**: 58-61
- Qiu Z D (邱铸鼎), Han D F (韩德芬), 1986. Fossil Lagomorpha from the hominoid locality of Lufeng, Yunnan. *Acta Anthropol Sin (人类学学报)*, **5**(1): 13-32 (in Chinese with English summary)
- Qiu Z D (邱铸鼎), Li C K (李传夔), 1984. Late Pleistocene micromammal fauna of Sanjiacun, Kunming. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **22**(4): 281-293 (in Chinese with English abstract)
- Qiu Z X, Qiu Z D, 1995. Chronological sequence and subdivision of Chinese Neogene mammalian faunas. *Paleogeogr, Paleoclimatol, Paleoecol*, **116**: 41-70
- Reppning C A, 1967. Palearctic-nearctic mammalian dispersal in the late Cenozoic. In: Hopkins D M ed. *The Bering Land Bridge*. Stanford: Stanford University Press. 288-311
- Simpson G G, Roe A, Lewontin R C, 1960. *Quantitative Zoology*. Revised ed. New York: Harcourt Brace. 1-440
- Sowerby A, 1933. The rodents and lagomorphs of China. *China J*, **19**: 189-207
- Sych L, 1965. Fossil Leporidae from the Pliocene and Pleistocene of Poland. *Acta Zool Cracov*, **10**(1): 1-88
- Teilhard de Chardin P, Pei W C, 1941. The fossil mammals of Locality 13 in Choukoutien. *Palaeont Sin, New Ser C*, **11**:

44-47

- Tong Y S(童永生), Zheng S H(郑绍华), Qiu Z D(邱铸鼎), 1995. Cenozoic mammal ages of China. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **33**(4): 290-314(in Chinese with English summary)
- Waterhouse G R, 1848. *Natural History of the Mammalian*. Vol. 2. Rodentia or Gnawing Mammalia. London; Hippolyte Bailliere. 48-51
- White J, 1991. North American Leporidae (Mammalian; Lagomorpha) from Late Miocene (Clarendonian) to latest Pliocene (Blancan). *J Vert Paleont*, **11**(1): 67-89
- Wu C H, Wu J P, Bunch T D et al., 2005. Molecular phylogenetics and biogeography of *Lepus* in eastern Asia based on mitochondrial DNA sequences. *Mol Phylogenet Evol*, **37**: 45-61
- Young C C, 1927. Fossile Nagetiere aus Nord-China. *Palaeont Sin, Ser C*, **5**(3): 1-82
- Young C C, 1930. On the fossil mammalian remains from Chi ku shan near Chou Kou Tien. *Palaeont Sin, Ser C*, **7**(1): 1-19
- Young C C, 1932. On the fossil vertebrate remains from Localities 2, 7 and 8 at Choukoutien. *Palaeont Sin, Ser C*, **7**(3): 1-21
- Young C C, 1934. On the Insectivora, Chiroptera, Rodentia and Primates other than *Sinanthropus* from Locality 1 at Choukoutien. *Palaeont Sin, Ser C*, **8**(3): 1-160
- Zhang S S(张森水) et al., 1993. Comprehensive study on the Jinniushan Paleolithic site. *Mem Inst Vert Paleont Paleanthrop, Acad Sin*, **19**: 1-163(in Chinese with English summary)
- Zhang Z Q(张兆群), 2010. Two new Pleistocene species of *Lepus* (Leporidae, Lagomorpha) from China. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **48**(2): 145-160(in Chinese with English summary)
- Zheng S H(郑绍华), Zhang Z Q(张兆群), Dong M X(董明星) et al., 1998. Quaternary mammals from the fissure filling of Pingyi County, Shandong and its ecological significance. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **36**(1): 32-46(in Chinese with English summary)
- Zheng S H(郑绍华), Zhang Z Q(张兆群), Liu L P(刘丽萍), 1997. Pleistocene mammals from fissure-fillings of Sunjia-shan hill, Shandong, China. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **35**(3): 201-216(in Chinese with English summary)