

DOI: 10.16359/j.cnki.cn11-1963/q.2015.0035

湖北郧西白龙洞古人类遗址的大额牛化石

王晓敏^{1,2}, 许春华¹, 同号文¹

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044; 2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 牛亚科动物在中国第四纪古人类遗址中十分常见, 但其分类和鉴定仍存在诸多问题。南方洞穴动物群经常仅有单个牙齿保存, 所以南方更新世洞穴遗址中牛亚科动物化石鉴别问题更为突出。湖北郧西白龙洞古人类遗址出土的大型牛亚科动物化石, 不仅有大量单个牙齿, 还有残破颅骨、角心、下颌骨及头后骨骼。白龙洞的牛亚科动物角心粗短、横截面呈背腹略扁的椭圆形; 额骨上的角间隆突发育且呈拱形; 顶骨从颅顶退出; 枕面较圆且高; 角后颅骨收缩强烈使得枕骨上部变窄, 颧窝明显凹进; 下颌角大于 90°, 下颌支向后倾斜; 下颌 p2 的结构复杂程度介于水牛 *Bubalus* 和黄牛 *Bos (Bos) taurus* 之间。依据上述特征, 可将白龙洞的大型牛亚科动物化石归入大额牛 *Bos (Bibos) gaurus*。白龙洞是我国出土大额牛化石最为丰富的古人类遗址, 为区分南方洞穴出土的牛亚科动物化石提供了重要材料。

关键词: 大额牛; 额顶枕部形态; p2; 湖北白龙洞; 更新世

中图法分类号: Q915.86 ; **文献标识码:** A ; **文章编号:** 1000-3193(2015)03-0338-15

Pleistocene *Bos (Bibos) gaurus* from Bailong Cave in Yunxi County, Hubei, China

WANG Xiaomin^{1,2}, XU Chunhua¹, TONG Haowen¹

1. Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Bovine is very common in Quaternary hominid sites in China with abundant fossil specimens. But there are still many controversies of the identification and classification. Isolated teeth are the most very often finds at cave sites in South China, so the problems about the identification of Bovine are particularly acute. The present paper describes the fossil Bovine from Bailong Cave in Hubei Province. There are a large quantity of isolated teeth, broken crania, horn-cores, mandibles and post-cranial bones. The remarkable characters of these fossils are as

收稿日期: 2014-11-04; 定稿日期: 2014-12-12

基金项目: 本项研究得到中国科学院重点部署项目 (KZZD-EW-15) 资助。

作者简介: 王晓敏 (1987-), 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所博士研究生, 主要从事旧石器时代动物考古学研究。

E-mail: wangxiaomin.wh@gmail.com

Citation: Wang XM, Xu CH, Tong HW. Pleistocene *Bos (Bibos) gaurus* from Bailong Cave in Yunxi County, Hubei, China[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2015, 34(3): 338-352

follows: horn-cores short and strong, dorsoventrally elliptical in cross-section; frontals arched and rised between the horn-cores; parietals retreat from face frontails; occipitals round and relatively high; postcornual constriction is quite narrow and the temporal fossae have strong depressions; the angle of mandible is over 90° and the mandibular ramus leans backward; morphological complexity of p2 is between that of *Bubalus* and *Bos (Bos) taurus*. Based on the morphological characters and dimensions, these fossils are referred to *Bos (Bibos) gaurus*. Bailong Cave has the most abundant specimens of *Bos (Bibos) gaurus* in China, which offer the important evidences to distinguish the Bovine fossils from Cave sites in South China.

Key words: *Bos (Bibos) gaurus*; Morphologies of frontal, parietal and occipital; p2; Bailong Cave; Pleistocene

1 前言

大额牛亚属 *Bos (Bibos)* 更新世时在中国的分布主要集中在南方^[1], 在早期的文献中该属被称作犴牛。目前为止, 在中国境内该亚属共记录了两个种和一个亚种, 古老大额牛 *Bibos geron* 仅被 Matsumoto^[2] 用于命名发现在四川的化石, 大额牛谷氏亚种 *Bibos gaurus grangeri* 仅被记述于盐井沟^[3], 而另外一些发现于四川^[4]、重庆^[5]、云南^[6-9] 和广西^[10-13] 的标本则被称为大额牛 *Bibos gaurus* (或 *Bos (Bibos) sp.*)。其生存年代由早更新世延续到晚更新世晚期。除盐井沟发现完整化石骨架以外, 大多数地点的材料都比较破碎, 加之大型牛亚科动物的鉴定与分类争议很多, 所以长时间以来, 有关大额牛亚属的科学问题一直得不到重视。

Bibos 的命名源于 Hodgson^[14] 在尼泊尔原始森林中的发现, 他认为一种具有粗壮颅骨和相对突出额脊 (frontal crest) 的牛亚科动物似乎同时具有 *Bos* 和 *Bison* 的特点, 便将其称为 *Bibos*。其后对这种动物的记述主要集中在印度、马来西亚和中国。关于 *Bibos* 的分类位置目前有 3 种观点: 一是将其作为 *Bos* 属下的亚属^[15,16]; 二是将其提升为属^[3,17,18]; 三是将其下的所有种都归并到 *Bos* 属, 而取消该亚属名^[19,20]。不论是从系统分类学还是从生物地层学角度考虑, 上述争议给正确认识中国南方大型牛亚科动物化石带来了很大麻烦。有鉴于此, 对湖北郧西白龙洞古人类遗址大额牛化石的研究能为解决上述问题提供重要的证据。

白龙洞遗址位于湖北省郧西县安家乡神雾岭村, 经历了数次试掘和发掘, 出土了 7 枚人类牙齿化石和大量哺乳动物化石。动物群显示其时代为更新世中期, 但也有学者认为它属于早更新世晚期^[21-25]。2007 年, 武仙竹等对存放在郧西县文管所的动物化石和文化遗物进行了保护性整理并在遗址进行了试掘, 报道动物化石 29 种, 其中大型牛亚科动物被初步鉴定为短角丽牛 *Leptobos brevicornis* 及水牛 *Bubalus sp.*^[25]。

2 研究方法及术语

头骨的描述参考薛祥煦和李晓晨^[26]、邱占祥等^[27]和 Bienvenido 等^[28]的相关成果；牙齿的描述主要参考 Gentry^[29]、董为^[30]、Hillson^[31]及 Bärman 与 Rössner^[32]使用的术语。骨骼及牙齿测量依据 Driesch^[33]提出的标准，测量工具为电显游标卡尺，测量单位为 mm。采用传统形态学方法直接观察标本进行描述，测量结果进行了基础的数理统计。

分类系统依据 McKenna 及 Bell^[16]的方案以及国际动物命名委员会 (ICZN) 2003 年推荐的牛科动物分类方案。

3 湖北郧西白龙洞遗址的大额牛化石

3.1 系统分类

哺乳纲 Class Mammalia Linnaeus, 1758

偶蹄目 Order Artiodactyla Owen, 1848

牛科 (洞角科) Family Bovidae Gray, 1821

牛亚科 Subfamily Bovinae Gray, 1821

牛属 Genus *Bos* Linnaeus, 1758

大额牛亚属 Subgenus *Bos (Bibos)* Hodgson, 1837

大额牛 *Bos (Bibos) gaurus* Smith, 1827

特征 (依 Colbert 和 Hooijer^[3]、潘悦容等^[9]、Hodgson^[14]、Sokolov^[17]、Groves^[19]及 Hooijer^[34]修订)：头骨较高且很粗壮的大型牛亚科动物。额面宽阔，平坦或微凹。鼻骨的前端圆钝，不与前颌骨接触；后端呈尖锐的三角形，其后缘超过了眼眶前缘。面部缩短。眼眶突出，眶上沟明显并位于眼眶后上方。顶骨从颅顶退出，角间隆突发育呈拱形。枕面向内收缩，与水平面近乎垂直。枕面较圆较高，两颞窝后缘向枕面延伸并变窄形成角后颅骨收缩 (postcornual constriction)。腭面狭长，犁骨与腭骨的水平部不愈合。角心横截面是背腹略扁的椭圆形，角心在基部向下向后延伸，由中部开始向后向上延伸，角尖部向前方弯曲。角基前缘与眼眶后缘间距大于眼眶前后径。p2 尺寸较小，m3 在颊侧的下次尖和下次小尖之间发育了齿柱。

材料概况：头骨 3 件、角心 13 件、下颌骨 12 件、单个牙齿 1427 枚以及头后骨骼 48 件；这些化石包括 1977 年发掘、现在保存在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所的标本，以及其它几次发掘、现存于湖北省郧西县文管所的标本。白龙洞遗址洞穴堆积松散，化石的保存状况不好。

产地：湖北省郧西县安家乡白龙洞。

时代：早更新世晚期。

3.2 记述

3.2.1 头骨及角心

材料：残破头骨 3 件 (V18843.1, V18843.2, V18843.3)，角心残段 2 件 (V18843.4, V18843.5) (图 1)。

描述：头骨特别粗壮。额面可以观察到明显的下凹现象，角间隆起很发育。角心表

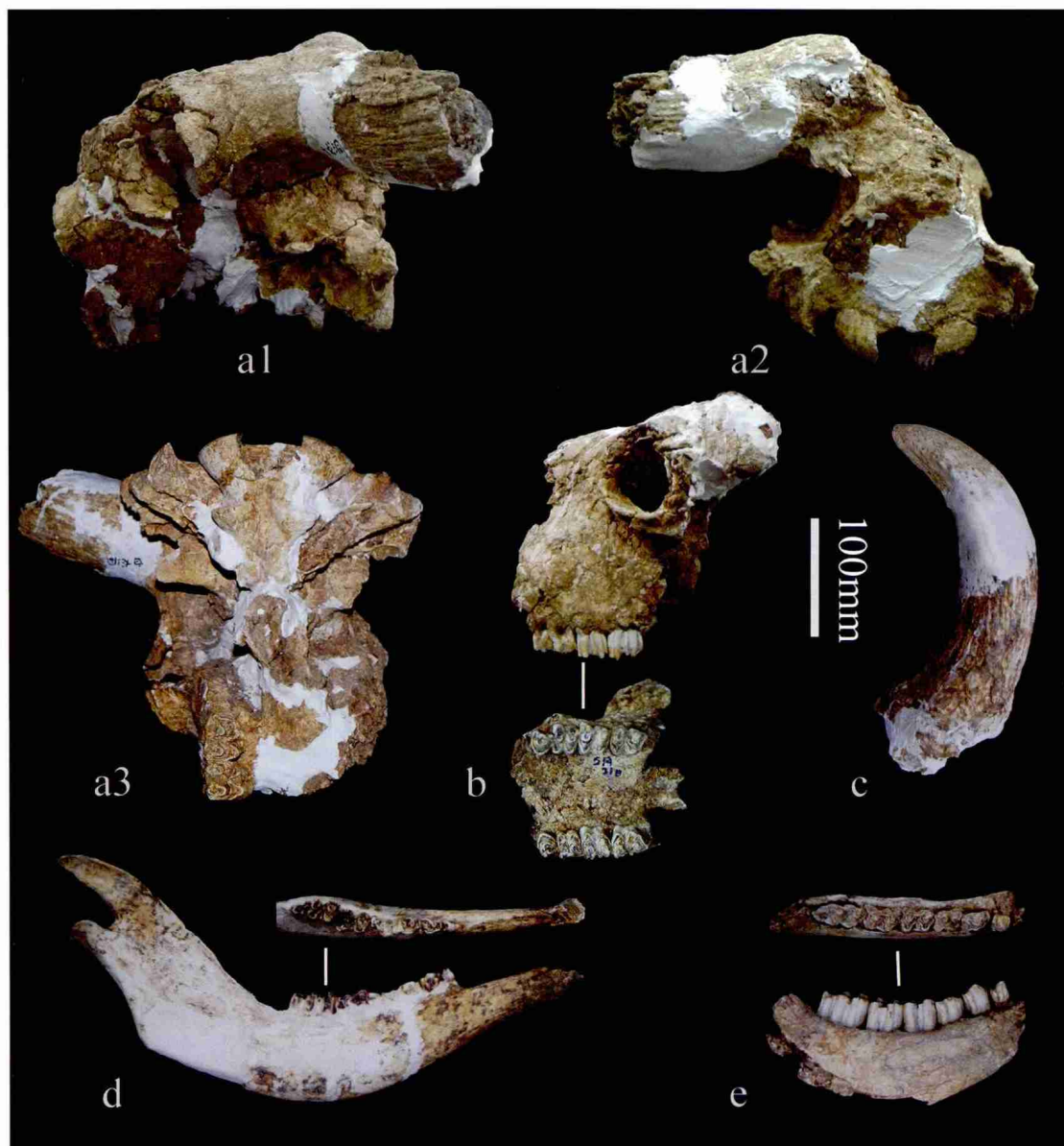


图 1 白龙洞大额牛 *Bos (Bibos) gaurus* 头骨、角心及下颌骨化石

Fig.1 Craniums, horn core and mandibles of *Bos (Bibos) gaurus* from Bailong Cave

a. 残破头骨 (V18843.1), a1. 左侧面视, a2. 枕面视, a3. 腹面视; b. 残破头骨 (V18843.2), 左侧面与腹面视; c. 角心残段 (V18843.4); d. 下颌骨 (V18843.6), 颊侧与冠面视; e. 下颌骨残段 (V18843.8), 颊侧与冠面视

面有浅的沟纹，横截面为背腹略扁的椭圆形。V18843.1 角心残长 140（从腹面测量），角基周长为 295。该标本基枕部保存较好，但副枕突和听泡破损。从听泡的残留形态看，整个听泡细长，向后外方伸展。从腹面看，可以观察到一对大腭孔的痕迹。依据腭骨水平部延伸方向和残留骨片分布状况来看，犁骨与腭骨水平部没有相接趋势。可以清晰地观察到硬腭后缘左侧的腭切迹，其前缘位于鼻咽窝前缘之前，与 M3 远中侧几乎平齐。从枕髁到 M2 的近中侧残长 335。面结节位于 M1 之上。眶缘非常发育，由颧骨组成的眶下缘形成向外突出的条带，在其后下方有深的凹陷。颧窝下方破损，其前缘缺失，后缘沿顶峭向内上方伸展，外耳道很小。角心基部向后延伸，角间隆起可见。两颧窝的后缘限定了枕面的最小宽（测量值为 100），在此处形成了角后颅骨收缩。与颧峭相连的枕峭较发育，几乎在枕面的正中位置。枕外中峭不发育但枕外结节明显。外耳道之上的乳突处形成颅骨最大宽度 240。从枕面看，角基处向侧下方延伸，角心与正中矢状面的夹角接近 90 度。

角心整体非常粗壮，V18843.4 和 V18843.5 残长（残留角心上可以测量的最大值）分别为 310 和 255，其横截面均为背腹略扁的椭圆形。

3.2.2 下颌骨

材料：共 12 件（V18843.6-10, V18843.19-25）。

描述：V18843.6 下颌从髁长为 415。该标本下颌体非常宽厚，下颌支及齿虚位部分则较薄，齿虚位的骨体也很纤细。咬肌窝深陷，髁状突外宽内窄，冠状突扁薄。从侧面看，冠状突的后端不超过髁突的后缘，下颌角大于 90°。V18843.7 为幼年个体右侧下颌骨，较纤细，残长 233。其余下颌骨都只保存了下颌体，均十分厚实。

3.2.3 牙齿

材料：大量单个牙齿 乳齿和恒齿数量都很多。其中 乳齿缺乏 DP2 的标本 DP3 共 38 件，DP4 共 46 件，dp2 共 3 件，dp3 共 38 件，dp4 共 57 件，P2 共 127 件，P3 共 121 件，P4 共 126 件，M1/M2 共 199 件，M3 共 87 件，p2 共 71 件，p3 共 115 件，p4 共 102 件，m1/m2 共 213 件，m3 共 84 件。除单个牙齿以外，也有带部分颌骨的齿列：上颌齿列 8 件（V18843.11-V18843.18）；下颌齿列 12 件（V18843.6-V18843.10; V18843.19-25）。现生黄牛齿式为 0·0·3·3/3·1·3·3，化石牙齿数目应当与其一致。单个下门齿（共 28 件）很难确定齿序，鉴定意义也不大，所以在此不予罗列和描述（各齿序具有典型特征的颊齿见图 2；牙齿测量数值见表 1）。

描述：DP3 及 DP4 与上恒臼齿的形态（后文详述）很相似，但釉质层很薄。DP3 的前附尖很发育，原尖与前附尖之间的稜（即原尖前稜）也很发育。

P2 强烈侧扁。前附尖很不发育，后附尖则向远中方向发育，导致颊侧三个齿尖所在的肋向远中方向强烈弯曲。

P3 的结构与 P2 相似，但咬合面更接近方形。在颊侧，其前尖与前附尖的距离很近而与后附尖的距离更远。极端情况下，前尖与前附尖紧靠在一起而导致其颊侧强烈扭曲，但从侧面看，并不像 P2 那样弯曲。

P4 的形态更加接近方形，其颊 - 舌径与近 - 远中径很接近，颊 - 舌径明显大于 P3 的。P4 的前尖位置几乎在近 - 远中轴的中点处，后附尖不很发育。

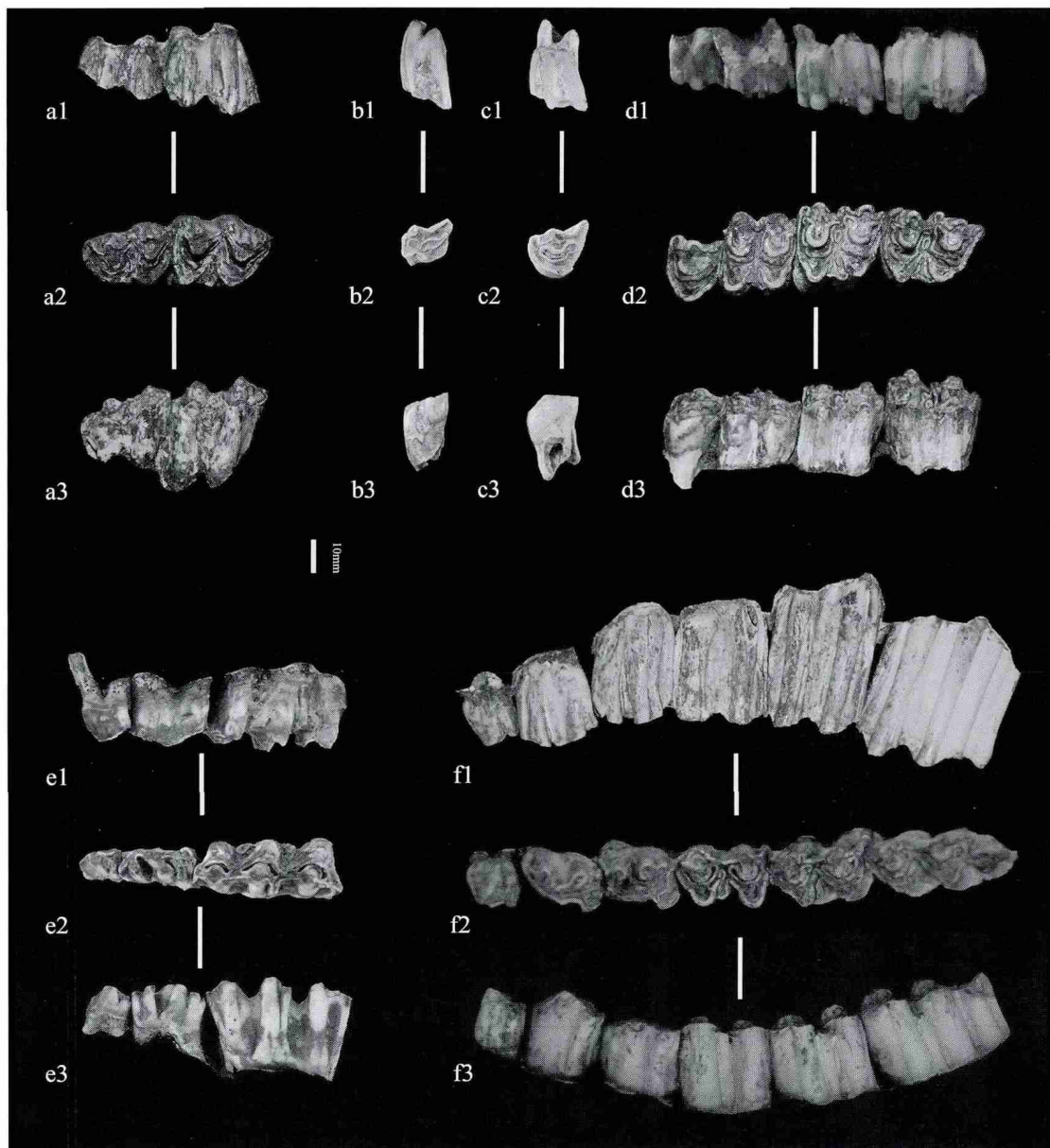


图 2 白龙洞大额牛 *Bos (Bibos) gaurus* 上下颌颊齿

Fig.2 Upper and lower cheek teeth of *Bos (Bibos) gaurus* from Bailong Cave

a. 左侧 DP3 及 DP4 (V18843.13) ; b. 左侧 P2 (BLD-YX-P2-79) ; c. 左侧 P3 (BLD-YX-P3-35) ; d. 左侧 P4-M3 (V18843.2) (其中: 1 颊侧; 2 冠面; 3 舌侧) ; e. 右侧 dp2、dp3 和 dp4 (V18843.7) ; f. 左侧 p2-m3 (V18843.8) (其中: e1, f3 颊侧; e2, f2 冠面; e3, f1 舌侧)

M1 与 M2 在形态上很难区分, 在一个完整齿列上观察, M1 在尺寸上小于 M2, M1 与 M2 的接触面和 M2 与 M3 的接触面相比似乎更大。但对于单个牙齿, 几乎不能确切地将二者分开。

M3 在形态上与 M1 和 M2 相似, 但是它的后附尖非常发育, 后附尖所在的肋从颊侧

表 1 白龙洞大额牛 *Bos (Bibos) gaurus* 颊齿测量
 Tab.1 Measurements of the cheek teeth of *Bos (Bibos) gaurus*

| 属性 | 数量 | 测量项目 | 最小值 | 最大值 | 平均值 | 标准差 | 变异系数 |
|-----|-----|------------|----------|----------|----------|---------|-------|
| DP3 | 38 | <i>L</i> | 22.42 mm | 29.64 mm | 25.63 mm | 1.81 mm | 7.1% |
| | | <i>W</i> | 12.53 mm | 22.42 mm | 17.45 mm | 2.22 mm | 12.7% |
| | | <i>L/W</i> | 1.12 | 2.08 | 1.51 | 0.24 | 15.9% |
| DP4 | 43 | <i>L</i> | 20.36 mm | 29.52 mm | 25.52 mm | 2.12 mm | 8.3% |
| | | <i>W</i> | 13.46 mm | 25.8 mm | 19.17 mm | 3.06 mm | 15.9% |
| | | <i>L/W</i> | 0.85 | 1.77 | 1.37 | 0.24 | 17.7% |
| dp2 | 3 | <i>L</i> | 11.14 mm | 14.01 mm | 12.84 mm | 1.23 mm | 9.6% |
| | | <i>W</i> | 9.02 mm | 10.28 mm | 9.46 mm | 0.58 mm | 6.1% |
| | | <i>L/W</i> | 1.24 | 1.47 | 1.36 | 0.10 | 7.1% |
| dp3 | 38 | <i>L</i> | 14.97 mm | 22.84 mm | 18.53 mm | 2.12 mm | 11.5% |
| | | <i>W</i> | 7.69 mm | 13.72 mm | 9.82 mm | 1.43 mm | 14.6% |
| | | <i>L/W</i> | 1.48 | 2.36 | 1.91 | 0.24 | 12.4% |
| dp4 | 57 | <i>L</i> | 29.01 mm | 34.56 mm | 31.80 mm | 1.71 mm | 5.4% |
| | | <i>W</i> | 11.75 mm | 16.99 mm | 13.78 mm | 1.37 mm | 9.9% |
| | | <i>L/W</i> | 1.84 | 2.70 | 2.32 | 0.19 | 8.4% |
| P2 | 127 | <i>L</i> | 17.52 mm | 25.51 mm | 21.89 mm | 1.78 mm | 8.2% |
| | | <i>W</i> | 11.58 mm | 20.65 mm | 15.67 mm | 1.51 mm | 9.7% |
| | | <i>L/W</i> | 1.07 | 1.82 | 1.41 | 0.13 | 9.6% |
| P3 | 121 | <i>L</i> | 17.64 mm | 24.98 mm | 21.54 mm | 1.87 mm | 8.7% |
| | | <i>W</i> | 13.31 mm | 25.27 mm | 19.36 mm | 2.18 mm | 11.3% |
| | | <i>L/W</i> | 0.73 | 1.54 | 1.13 | 0.16 | 13.8% |
| P4 | 126 | <i>L</i> | 14.82 mm | 23.43 mm | 19.12 mm | 1.88 mm | 9.8% |
| | | <i>W</i> | 13.43 mm | 28.52 mm | 21.27 mm | 3.27 mm | 15.4% |
| | | <i>L/W</i> | 0.60 | 1.70 | 0.93 | 0.23 | 24.8% |
| M3 | 87 | <i>L</i> | 28.48 mm | 36.79 mm | 31.99 mm | 1.84 mm | 5.7% |
| | | <i>W</i> | 13.92 mm | 29.38 mm | 23.12 mm | 3.64 mm | 15.8% |
| | | <i>L/W</i> | 1.05 | 2.24 | 1.42 | 0.24 | 17.0% |
| p2 | 71 | <i>L</i> | 7.96 mm | 15.56 mm | 12.11 mm | 1.53 mm | 12.7% |
| | | <i>W</i> | 4.49 mm | 12.53 mm | 8.65 mm | 1.61 mm | 18.6% |
| | | <i>L/W</i> | 1.01 | 2.15 | 1.43 | 0.25 | 17.3% |
| p3 | 115 | <i>L</i> | 17.02 mm | 26.63 mm | 22.50 mm | 1.67 mm | 7.4% |
| | | <i>W</i> | 8.44 mm | 15.55 mm | 12.20 mm | 1.33 mm | 10.9% |
| | | <i>L/W</i> | 1.35 | 2.73 | 1.87 | 0.26 | 14.0% |
| p4 | 102 | <i>L</i> | 19.56 mm | 26.92 mm | 23.88 mm | 1.60 mm | 6.7% |
| | | <i>W</i> | 11.36 mm | 18.29 mm | 14.38 mm | 1.38 mm | 9.6% |
| | | <i>L/W</i> | 1.26 | 2.31 | 1.68 | 0.22 | 12.9% |
| m3 | 84 | <i>L</i> | 36.22 mm | 47.71 mm | 41.01 mm | 2.38 mm | 5.8% |
| | | <i>W</i> | 11.04 mm | 22.43 mm | 17.60 mm | 2.42 mm | 13.7% |
| | | <i>L/W</i> | 1.78 | 3.39 | 2.37 | 0.34 | 14.2% |

看几乎呈柱状，并且在远中面上强烈地凸出。

dp2 很小，呈扁锥状，但结构比 p2 复杂；釉质层薄。

dp3 形态很原始，几乎具有一般下前臼齿的所有结构，包括下前附尖和下内附尖。

dp4 特征地发育了三叶，第一叶、第二叶及第三叶的尺寸从小到大递增，第三叶最粗壮。各尖和稜的结构及界限十分清晰。第一叶的附尖在颊侧未延伸至牙颈处，而第三叶的附尖则一直延伸至牙颈处。

p2 的形态非常地简单，由一个很发育的下原尖和不很发育的下次尖和下内尖组成，而下前尖和下后尖十分退化。外形呈扁锥状，磨耗之后，有时仅能观察到下原尖。

p3 在尺寸上小于 p4，下前附尖发育，下后尖向远中侧发育，导致下三角凹非常开阔而下跟凹被严重挤压近乎闭合。

p4 的主尖都很发育，但附尖在磨耗程度加深以后很难观察到。在舌侧的下后尖总比 p3 的发育，导致其下三角凹的形态更趋向封闭。

m1 和 m2 的情况与 M1/2 很像，它们很难被区分开来。在齿列上观察，m1 的尺寸似乎比 m2 略小，其磨耗程度略大于 m2，下齿柱似乎不如 m2 发育。但是脱离了齿列来看单个牙齿，这个特征就不甚明显。

m3 与其它下臼齿相比，在远中侧特征地发育了第三叶，第三叶的结构较简单，仅发育一个主尖，即下次小尖。下齿柱很发育，在下次尖与下次小尖之间还发育了一个齿柱。

3.2.4 头后骨骼

头后骨骼的标本均十分破碎，大多数骨骼大且厚实。可以鉴定到解剖学部位的有椎骨 9 件，肱骨 3 件，桡骨 8 件，尺骨 3 件，胫骨 5 件，掌骨 3 件，跖骨 5 件，跟骨 5 件，距骨 7 件。

4 比较

对于大型牛亚科动物而言，头骨和角心是重要的鉴定依据。白龙洞大额牛的特征明显，头骨和角心都很粗壮。角基部向下、向后延伸，角尖部向上延伸。角心的横截面为背腹略扁的椭圆形，表面有浅的纵棱和纵沟。角间隆突明显，枕嵴发育并与颞嵴相连，颞窝后缘形成宽度不一的角后颅骨收缩。这些特征与其它大型牛亚科动物的区别显著。在我国，大额牛亚属 *Bos* (*Bibos*) 的化石记录较多，但材料不甚丰富，描述也欠翔实。很多地点都只有单个牙齿和破碎的头骨及头后骨骼，仅四川盐井沟有完整骨架可资比较。Hooijer^[34] 在爪哇 Tegoean 地区发现的大额牛标本可以提供更多头骨、下颌及牙齿方面的信息。

4.1 与盐井沟和爪哇地区发现的大额牛比较

4.1.1 头骨、角心及下颌骨比较

白龙洞大额牛标本保存了额、顶、枕面的信息。盐井沟的两件标本^[3] A.M.N.H.No.18465 和 A.M.N.H.No.39188 (后简称 18465 和 39188) 从枕面及角心形态上可以很好的与 V18843.1 及 V18843.3 进行比较。18465 与 V18843.1 的角心延伸方向一致，均有向后延伸

的趋势，但从枕面看其角心与正中矢状面的夹角（缺乏测量数据，只能依照图版比较）似乎小于 V18843.1。这两件标本的枕嵴都很发育，但枕外中嵴却不很明显。39188 的角基间隆突特别厚，Colbert 和 Hooijer 认为，这是老年个体的特征。V18843.3 的角基间隆突也特别发育，但整体挤压变形严重，所以它们的测量数据无法进行比较。

Hooijer^[34] 在爪哇发现的标本 Coll.Dub.no.2797（后简称 2797）也可以与白龙洞的标本进行比较。这件标本之前被 Dubois^[35] 订为 *Bibos protocavifrons*，后来他又认为这件标本与盐井沟的谷氏大额牛很接近，最后 Hooijer 在与现生爪哇野牛比较之后修订为 *Bibos palaesondaicus*。与 V18843.1 相同的是，它也保存了部分左角心，但是它的角间隆突更加发育，在这个隆突的左侧头骨倾斜，导致角心也向下倾斜，角心与头骨矢状面的夹角为 60°，小于 V18843.1。2797 在枕嵴之上还发育了非常明显的人字形嵴，V18843.1 的这个现象不明显。

Bibos 头骨的枕部最小宽、角间隆起、枕外中嵴和枕部人字嵴的粗壮程度都存在变异。Hooijer^[36] 曾提出根据枕部人字嵴的位置和角的粗壮程度可以判别 *Bibos* 一属的性别，虽然白龙洞大额牛的人字嵴并不发育，但是化石材料并没有充足到可以辨识性别。在化石标本中观察到这些变异可能与性别有关，也可能是年龄及个体大小差异造成的。而更确切的信息需要依赖更多化石材料的发现。

在下颌骨方面，与盐井沟^[3] 及爪哇^[34] 的大额牛非常相似的是白龙洞大额牛齿虚部分骨体很纤细，下颌角大于 90°。

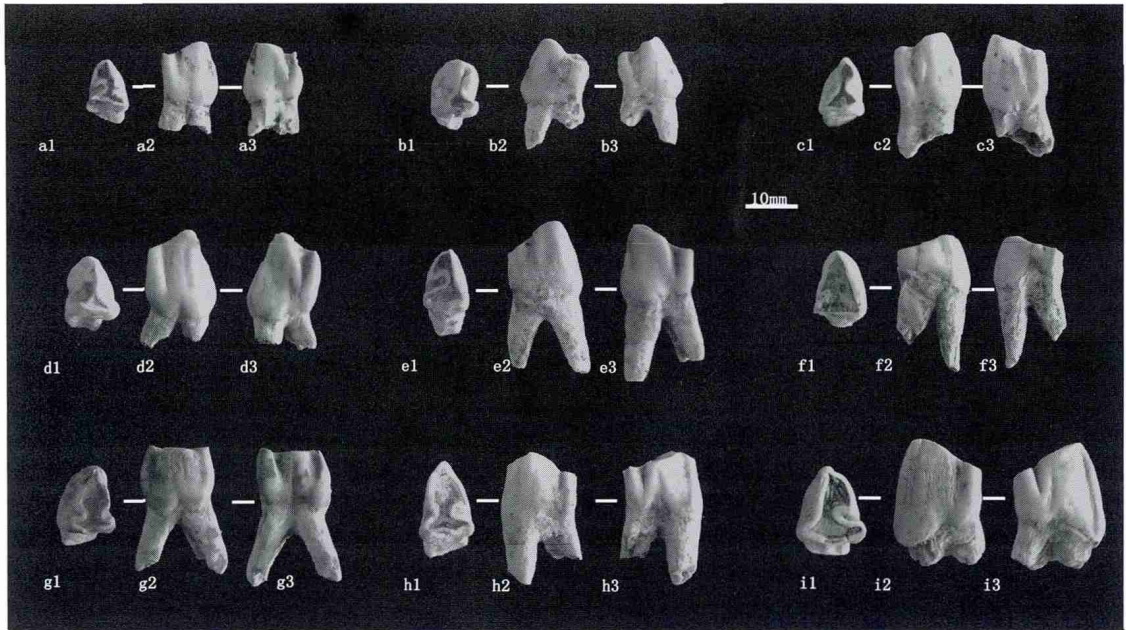


图 3 白龙洞大额牛 *Bos (Bibos) gaurus* p2 的均一性与变异性

Fig.3 The uniformity and variability of p2 of *Bos (Bibos) gaurus* from Bailong Cave

a1-3. BLD-YX-p2-57, 右 right ; b1-3. BLD-YX-p2-24, 左 left ; c1-3. BLD-YX-p2-23, 左 left ; d1-3. BLD-YX-p2-01, 右 right ; e1-3. BLD-YX-p2-44, 右 right ; f1-3. BLD-YX-p2-54, 右 right ; g1-3. BLD-YX-p2-29, 左 left ; h1-3. BLD-YX-p2-19, 左 left ; i1-3. BLD-YX-p2-27, 左 left; 1-3 顺次为冠面 crown view, 颊侧 buccal view 及舌侧 lingual view.

4.1.2 牙齿比较

一般认为，通过单个牙齿来区分牛亚科动物是不可靠的。但是，有些颊齿的形态特征及测量数据是可以作为鉴别依据的。白龙洞大额牛最突出的特征就是 p2 在形态上非常地统一，只在尺寸大小上有变化（图 3）。这些 p2 均符合前人所述的大额牛特征，即形态简单，但是复杂和简单究竟基于何种标准，之前的研究并未涉及。通过对白龙洞保存的 p2 进行研究，发现这枚牙齿的鉴定意义显著，不仅可以进行属一级的区分，甚至有时还可以反映种间的差别。其具体特征将在后文的属间比较中详述。

在形态上最具有鉴定意义的 p2，无论是长、宽还是长 / 宽比值的变异度都很大（表 1，表 2），但 p2 的主要结构特点并没有发生改变（图 3）。大额牛属的 p2 呈锥形，在未磨蚀时，它的冠面的长和宽都因这个锥状而几乎无法测量，随着磨蚀程度的加深，同一颗牙齿在冠面测得的最大长和最大宽都会不断地不同幅度地变大，所以导致从数据上看，p2 的变异度很大。另外，个体的大小也会影响 p2 的测量值。但这些变异仅仅是尺寸上的差异。dp2

表 2 白龙洞大额牛 *Bos (Bibos) gaurus* 颊齿测量数据与其它地点的比较
Tab.2 Measurements comparison of cheek teeth of *Bos (Bibos) gaurus* from Bailong Cave (mm)

| | <i>B. (B.) gaurus</i> 白龙洞* | <i>B. (B.)</i> sp. 三合大洞 董为等 ^[13] | <i>B. (B.)</i> sp. 柳城巨猿洞 韩德芬 ^[11] | <i>B. (B.) gaurus</i> 龙骨坡 黄万波 ^[5] | <i>B. (B.) gaurus</i> 盐源盆地 宗冠福 ^[4] | <i>B. (B.) grangeri</i> 盐井沟 Colbert 和 Hooijer ^[3] | <i>B. (B.) gaurus</i> 现生 |
|----|-------------------------------|---|--|--|---|--|-----------------------------|
| P2 | L | 21.89 | 21.1 | - | - | 20.0-21.0 | 18.0-23.0 |
| | W | 15.67 | 17.0 | - | - | 17.0 | 15.0-17.0 |
| P3 | L | 21.54 | 23.9 | - | - | 22.0 | 18.0-21.0 |
| | W | 19.36 | 17.3 | - | - | 18-21.0 | 18.0-23.0 |
| P4 | L | 19.12 | 18.7 | - | - | 17 | 22.0 |
| | W | 21.27 | 22.6 | - | - | 19.5 | 22.0 |
| M1 | L | 25.61# | 29.2 | 26.9 | 27.0-28.0 | 23 | 29.0 |
| | W | 24.58# | 28.7 | 25.5 | 20.5 | 20 | 28.0-30.0 |
| M2 | L | 29.72# | 33.2 | 22.0-25.5 | 24.0-25.5 | 26 | 27.0-32.0 |
| | W | 26.15# | 27.6 | 15.5-19.0 | 19.2-21.5 | 22 | 28.0-31.0 |
| M3 | L | 31.99 | - | - | - | 26.7 | 33.0-34.0 |
| | W | 23.12 | - | - | - | 21 | 27.0-30.0 |
| p2 | L | 12.11 | - | 13.0 | - | - | 15.0-16.0 |
| | W | 8.65 | - | 9.0 | - | - | 11.0-12.0 |
| p3 | L | 22.50 | 23.2 | 17.0 | - | - | 22.0-25.0 |
| | W | 12.20 | 13.7 | 12.2 | - | - | 14.0-15.0 |
| p4 | L | 23.88 | 23.2-26.2 | 22.0 | 22.0 | - | 24.0-26.0 |
| | W | 14.38 | 13.0-13.9 | 14.5 | 15.2 | - | 16.0 |
| m1 | L | 25.01# | 25.6-27.3 | 22.0 | 23.8 | - | 25.0-29.0 |
| | W | 18.25# | 17.5-19.2 | 17.0 | 19.0 | - | 20.0-21.0 |
| m2 | L | 26.31# | 29.8-30.2 | 24.0 | 25.0 | 26 | 29.0-31.0 |
| | W | 17.64# | 19.1-19.7 | 20.3 | 20.0 | 16 | 21.0-23.0 |
| m3 | L | 41.01 | 40.1-42.8 | 40.0 | 41.0 | 36 | 45.0 |
| | W | 17.60 | 20.0-24.6 | 19.5 | 19.0 | 15.5 | 20.0-22.0 |

* 为平均值，最大和最小值见表 1

单个 M1 与 M2 及 m1 与 m2 无法区别，测量值来自齿列上测得的平均值。

也应该存在相同的情况,但是在白龙洞仅发现了 3 颗 dp2,其磨损程度相近,所以在数据上的变异度并不大。由此可见,在形态相对稳定的情况下,统计的数量越多,测量值的变异可能越大。

从其它牙齿的测量数据看,也表现出形态稳定但存在一些尺寸变异的特征。这些变异可能是性别的差异也可能是个体大小的差别,抑或是生存环境的不同。对大额牛这一类高齿冠动物来说,磨蚀程度的不同(即年龄的差异)也会影响牙齿测量数据的变化,这种变化主要表现为对宽度的影响,从表 1 可以看到,除极少数例外,牙齿的宽度数值变异范围都比同一齿序的长度变异范围要大。

除了盐井沟提供了所有牙齿的测量数据之外,其余的研究均只提供了某些牙齿的数据,这些测量数据都比较接近(表 2)。

4.2 与水牛属 *Bubalus*、丽牛属 *Leptobos* 及牛亚属 *Bos* (*Bos*) 的比较

白龙洞遗址在 2007 年的标本整理中报道有短角丽牛 *Leptobos brevicornis*,在 1977-1982 年的整理中报道有水牛 *Bubalus* sp.^[25]。在标本保存情况较好的条件下,这两种动物是不难区分的。

水牛 *Bubalus* 化石在更新世十分常见,在中国主要分布在东部地区。在南方,仅在广西崇左^[37] 报道有确切的早更新世水牛化石。水牛的头骨特征非常鲜明:犁骨与腭骨愈合将鼻腔一分为二;额骨前后弯曲而扩大,相对代替了部分颅顶骨的位置;角心横切面一般呈三角形,角心常向后、向外或向上伸出;上臼齿舌侧有一强的齿柱,白垩质较厚^[38]。除此之外,Colbert 和 Hooijer^[3] 曾经总结了大额牛颅骨在如下测量项目上都比水牛的较大:鼻骨-颅顶点距离、眼眶-角基距离和颅顶点-颅基点距离;但颅基点-腭切迹距离却比水牛的较小。此外,他们认为水牛的 p2 结构比较复杂。

水牛和大额牛都是南方第四纪常见的动物,从额面(图 4)来看,水牛的额骨虽然扩大,但从顶面仍可观察到顶骨,眶上沟并不很深;而大额牛的额面可以观察到微微的凹陷,额骨已经将顶骨挤出了顶面。从枕面来看,两者的角后颅骨收缩都很明显,但水牛的这一结构发育位置更靠上。大额牛的副枕突更向内收缩。白龙洞的角心材料明显不属于水牛,而在头骨形态和牙齿形态方面,也更符合大额牛的形态特征。水牛的下颌骨与白龙洞的标本也有明显的差别,其下颌角近乎 90°,齿虚部分比较粗壮,不像大额牛那样变得纤细。大额牛的下颌角明显大于 90°,下颌支向后倾斜。

对现生水牛 *Bubalus bubalis* 和家牛 *Bos* (*Bos*) *taurus* 标本进行比较研究的结果表明,水牛与家牛的差别仍然主要体现在角心、头骨与下颌的形态上。牙齿特征方面最突出的区别在于 p2 的结构,水牛的下 p2 结构明显更复杂一些,它由五个主尖两个附尖组成,与下前臼齿的一般结构无异,只是尺寸较小(图 5)。而白龙洞大额牛的 p2 虽然存在一些变异,但在结构上,仍以原尖、下次尖和下内尖为主,其它尖比较退化,并未出现如水牛一般的复杂结构。

丽牛 *Leptobos* 是中国北方最为重要的化石记录之一,主要生活在更新世早期。邱占祥等^[27] 对丽牛属的特征进行了修订。

白龙洞发现的角心标本都比较粗壮,弯曲度较大,这与丽牛亚柱状的细角明显不同;

角心的发育位置也比丽牛靠后。从侧面看，枕面与水平面的夹角近 90°。繁昌人字洞^[39]的粗壮丽牛 *Leptobos crassus* 角基位于眼眶的后上方，发育位置相对靠前，角心的延伸方向向后并且向上。青海^[40]的共和粗壮丽牛 *Leptobos crassus gonghenensis* (图 4)，额面平坦，从顶面看顶骨、枕骨出露的面积很大，这与其它牛亚科动物明显不同。

丽牛 *Leptobos crassus* 的下颌体较厚，下颌支较宽，在下颌体与下颌支交接处有明显变浅的现象，下颌角接近（略小于）90°。而白龙洞大额牛的下颌体虽然也较厚，但下颌体与下颌支交接处过渡很均匀，下颌角明显大于 90°，整个下颌支非常向后倾斜。

大额牛与丽牛 *Leptobos crassus* 的 p2 结构均比较简单，但大额牛的下后尖经常很退化，下内尖和下次尖的界线也不很明显（图 5）。残存齿列长度的差异并不如头骨、角心及下颌的形态差异那样明显，而白龙洞上颌臼齿列比丽牛的略长，下臼齿列明显比丽牛的长，但下前臼齿列却较丽牛的略短，导致整个下颌齿列并不比丽牛大很多。

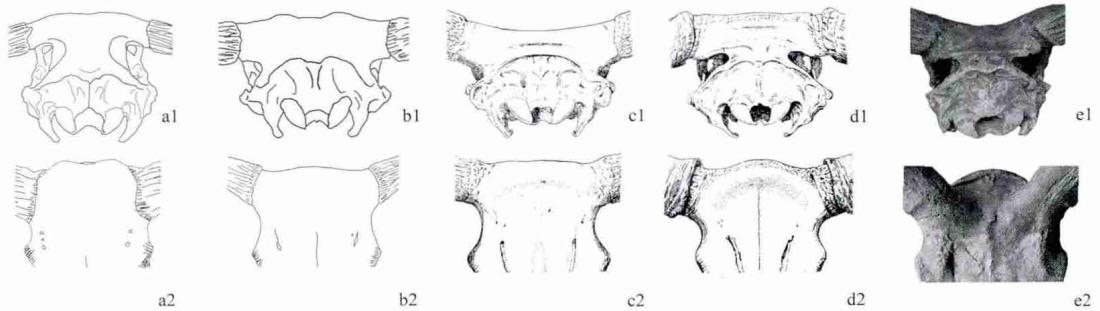


图 4 大型牛科动物额面与枕面的比较

Fig. 4 The comparison of frontals and occipitals in *Leptobos*, *Bubalus*, *Bos (Bos)* and *Bos (Bibos)*
 a1-2. *Bubalus bubalis* (ov2020); b1-2. *Bos (Bos) taurus* (ov2021); c1-2. *Bos (Bos) primigenius* (引自 Sokolov^[17]);
 d1-2. *Bos (Bibos) gaurus* (引自 Sokolov^[17]); e1-2. *Leptobos crassus gonghenensis* (V5571 注：线图不能很好地反映 V5571 的顶骨位置，故采用数码照片)

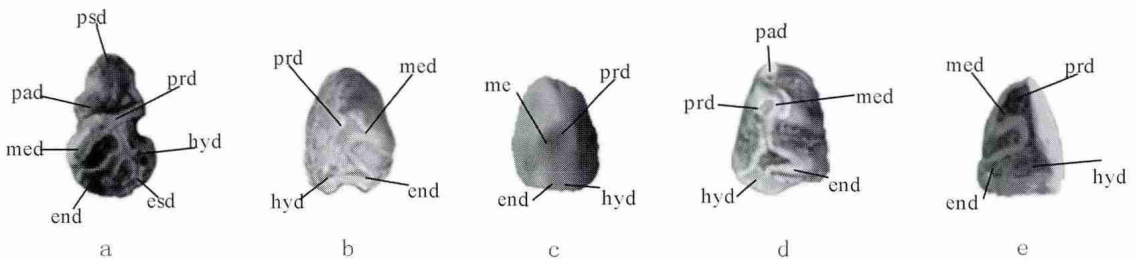


图 5 大型牛科动物 p2 结构比较：冠视

Fig.5 The comparison of the morphology of p2 in *Leptobos*, *Bubalus*, *Bos (Bos)* and *Bos (Bibos)*
 a, *Bubalus bubalis* (OV2020, 右 right p2); b, *Leptobos crassus* (左 left p2 引自重为等^[38]); c, *Bos (Bos) taurus* (OV2021, 右 right p2); d, *Bos (Bibos) gaurus grangeri* (AMNH FM 39192, 左 left p2); e, *Bos (Bibos) gaurus* (BLD-YX-p2-44, 右 right p2) All in crown view

缩写说明 (abbreviations) : pad, paraconid (下前尖); prd, protoconid (下原尖); med, metaconid (下后尖); end, entoconid (下内尖); hyd, hypoconid (下次尖); psd, parastylid (下前附尖); esd, entostylid (下内附尖)

牛属的其它动物,如家牛 *Bos taurus* 和原始牛 *Bos primigenius* 在额面和枕面上与大额牛 *Bibos gaurus* 也有很大的差别。Sokolov^[17] 认为大额牛的角间隆起非常明显,枕面比牛亚属 (*Bos (Bos)*) 的其它动物要高,角心在基部向下弯曲,角后颅骨收缩非常显著。因此他认为,这些特征足以将 *Bibos* 作为一个属。这里,我们的材料并不足以讨论这一观点,但是显而易见的是,白龙洞的标本在枕面和额面特征上完全符合大额牛 (*Bos (Bibos) gaurus*) 的特征。此外,在角心方面,大额牛的角心横截面一般为背腹略扁的椭圆形;而牛的角心横截面一般为圆形。

总而言之,从头骨、角心、下颌和牙齿(特别是 p2)的特征看,白龙洞的牛亚科动物化石属于大额牛亚属 *Bos (Bibos)*。

Colbert 和 Hooijer^[3] 提出谷氏大额牛 (*Bibos gaurus grangeri*) 与现生大额牛 (*Bibos gaurus*) 相比,唯一的不同之处在于其较大的体形。盐井沟谷氏大额牛的下颌骨与白龙洞的大额牛存在一些差异,表现在以下两个方面:1) 谷氏大额牛的测量数值均较大,齿列测量数据两者几乎不重合;2) 谷氏大额牛的下颊齿与白龙洞很相似,但 p2 的下前尖更发育一些,釉质的褶皱更加明显(图 5)。白龙洞的标本与现生大额牛的形态更接近,归入 *Bos (Bibos) gaurus* 更为合适。

5 讨 论

从现有的化石记录来看,大额牛亚属 *Bos (Bibos)* 延续的时间很长。早更新世的标本,除了广西柳城巨猿洞的材料以外,其它的地点都只有零星的牙齿和一些头后骨骼,而这些牙齿都不是具有鉴定意义的 p2。巨猿洞的大额牛标本(V5830.1)保存了左侧下颌骨,研究者将 p2 描述为结构简单,尺寸较小。比较于白龙洞的标本,下后尖和下内尖的界限更不明显,结构更趋简单,这可能与磨损的阶段有关。中更新世最确切的记录在盐井沟,然而盐井沟的谷氏大额牛牙齿结构稍显复杂,这可能与 Colbert 和 Hooijer^[3] 所提出的盐井沟动物群所处环境的特殊性有关。另一处中更新世的记录在大新黑洞,同样也缺少具有鉴定意义的标本。晚更新世和全新世的记录似乎更为可靠,在云南丽江、元谋和保山以及四川盐源,都发现了角心的确切证据。从现有大额牛化石材料的出现和延续时间来看,以这种动物来指示年代似乎并不可靠。

我国第四纪的大型牛科动物主要有如下属:半牛 (*Hemibos*)、丽牛 (*Leptobos*)、野牛 (*Bison*)、牛 (*Bos*) 和水牛 (*Bubalus*)。半牛属主要见于北方,水牛属主要分布在南方,野牛属主要在北方,而丽牛属和牛属在南北方皆有。这四个属在颅骨和角心方面很容易鉴别^[41],但在牙齿方面却并非那么容易区分。在南方地区早更新世遗址中有大额牛与丽牛的区分问题,在中晚更新世遗址中,存在大额牛与水牛的区分问题。在之前的一些研究中,在仅保存单个牙齿的情况下,水牛的化石似乎更容易区分出来,因为它的下前臼齿结构更为复杂,牙齿表面的白垩质也更为丰富。但是,对于大额牛 (*Bibos gaurus*) 和牛属的其它动物,如黄牛 (*Bos taurus*) 和原始牛 (*Bos primigenius*),由于标本的缺乏,研究者的注意力更集中在牙齿的尺寸上。根据上文的讨论,个体大小,年龄阶段甚至性别差异都会导致牙齿

尺寸的变化，所以，尺寸的大小是否可以区分南方几类常见的大型牛亚科动物还需斟酌。现阶段可以肯定的是，在头骨（特别是腭部和顶枕部）、角心和下 p2 的信息比较完善的情况下，区分中国南方第四纪大型牛亚科动物是比较可靠的。

现生大额牛（分布在云南和西藏南部的被称作 *Bibos gaurus frontalis*）栖息于热带、亚热带的原始阔叶林中，有较强的攀登能力，主栖林缘灌丛和草坡地带^[42]。Hoojer 认为爪哇的大额牛可能与牛属和野牛属有较近的亲缘关系，后来也有研究者认为中国南方的现生大额牛（*Bibos gaurus frontalis*，又称“独龙牛”）可能是“印度野牛”（*Bos (Bibos) gaurus*，俗名白袜子，即前文所述大额牛）的家养杂交类型^[43]。分子生物学的研究认为，中国南方现生大额牛染色体的数目、形态和结构均不同于黄牛（*Bos taurus*）和“印度野牛”（*Bos (Bibos) gaurus*），因此认为大额牛不是杂交后代，也不是家养的类型，而是牛属的一个种^[44]。现生大额牛的角心不如化石大额牛发育，但其突出而宽厚的额部与化石大额牛一致。假如获得野生的骨骼标本，可能可以为形态特征的丰富以及演化提供更多的证据。更为准确的鉴定和区分能为大额牛的延续时间和分布范围提供更多的信息，这类动物在中国南方第四纪哺乳动物群中的地位也会更加明确。

致谢：感谢指导和参与白龙洞遗址野外发掘的所有人员，尤其是吴新智院士、许春华、刘武、武仙竹等老师提供这批标本，并详尽介绍了化石出土和保存状况。邱占祥院士提供了重要参考文献，董为研究员、Blair Hensley-Marschand 博士及马繁宇博士帮助查找了相关文献。在湖北郧西整理标本期间，许春华及吴秀杰研究员、陈明惠局长和屈胜明馆长提供了帮助与便利；白滨博士帮助拍摄了保存于美国自然历史博物馆的盐井沟大额牛标本照片；古脊椎所标本馆的姜玉山高级工程师和马宁工程师、动物研究所标本馆的陈军研究员和曹小平女士在对比标本时，提供了周到安排；两位审稿人对文章的修改提出了宝贵意见。笔者对他们表示衷心感谢。

参考文献

- [1] 计宏详．中国南方第四纪哺乳动物群所反映的自然环境变迁 [J]．古脊椎动物学报，1982，20(2): 148-154
- [2] Matsumoto H. On some fossil mammals from Szechuan, China[J]. Sci. Report Tohoku Imp. Univ. Sandai, ser.2 (Geol.), 1915, 3(1): 1-28
- [3] Colbert EA, Hooijer DA. Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechuan, China [J]. Bulletin of the American Museum of Natural History, 1953, 102 (1): 1-134
- [4] 宗冠福．四川盐源盆地哺乳类化石及其意义 [J]．古脊椎动物学报，1987，25(2): 137-145
- [5] 黄万波，方其仁．巫山猿人遗址 [M]．北京：海洋出版社，1991，1-229
- [6] 林一璞，潘悦容，陆庆伍．云南元谋早更新世哺乳动物群 [C]．古人类论文集，1978，101-125
- [7] 林一璞，张兴永．云南丽江木家桥发现的哺乳类化石和旧石器 [C]．地层古生物论文集：第 7 辑，1978，80-85
- [8] 宗冠福．云南省迪庆州更新世早期哺乳类化石的发现 [J]．古脊椎动物学报，1987，25(1): 69-76
- [9] 潘悦容，李庆辰，林一璞，等．云南元谋发现的晚更新世哺乳动物群 [J]．人类学学报，1991，10(2): 167-175
- [10] 韩德芬．广西大新黑洞哺乳动物化石 [J]．古脊椎动物学报，1982，20(1): 58-64
- [11] 韩德芬．广西柳城巨猿洞偶蹄目化石 [C]．中国科学院古脊椎动物与古人类研究所集刊，1987，18: 135-208
- [12] 董为，潘文石，徐钦琦，等．广西崇左岳山的早更新世偶蹄类 [C]．第十二届中国古脊椎动物学学术年会论文集，2010，61-68
- [13] 董为，潘文石，孙承凯，等．广西崇左三合大洞的早更新世反刍类 [J]．人类学学报，2011，30(2): 192-205
- [14] Hodgson BH. Description of the Gauri Gai (*Bibos subhemachalus*) of the Nepal forest. Journal of the Asiatic Society of Bengal, 1837, 6: 499

- [15] Ellerman JR, TCS Morrison-Scott. Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946 [A]. Trustees of the British Museum (Natural History), London, 1951, 810
- [16] McKenna MC, Bell SK. Classification of mammals above the species level [M]. New York: Columbia University Press, 1997: 1-631
- [17] Sokolov II. A Primer of Natural Classification of Cavicorns (Bovidae) [J]. Proceedings of Zoological Institute of Academy of Science of USSR, 1953, 14: 1-295. [In Russian]
- [18] Geraads D. Phylogenetic analysis of the tribe Bovini (Mammalia: Artiodactyla) [J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 1992, 104: 103-207
- [19] Groves CP. Systematic relationships in the Bovini (Artiodactyla, Bovidae) [J]. Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung, 1981, 4:264-278
- [20] Wall DA, SK Davis, BM Read. Phylogenetic relationships in the subfamily Bovinae (Mammalia: Artiodactyla) based on ribosomal DNA [J]. Journal of Mammalogy, 1992, 73: 262-275
- [21] 吴汝康, 吴新智, 张森水. 中国远古人类 [M]. 北京: 科学出版社, 1989, 1-437
- [22] 吴汝康, 吴新智. 中国古人类遗址 [M]. 上海: 上海科技教育出版社, 1999, 1-304
- [23] 李天元. 古人类研究 [M]. 武汉: 武汉大学出版社, 1990, 1-485
- [24] 李天元, 冯小波. 长江古人类 [M]. 武汉: 湖北教育出版社, 2004, 1-394
- [25] 武仙竹, 裴树文, 吴秀杰, 等. 湖北郧西白龙洞古人类遗址初步研究 [J]. 人类学学报, 2009, 28(1): 1-15
- [26] 薛祥煦, 李晓晨. 陕西水牛化石及中国化石水牛的地理分布和种系发生 [J]. 古脊椎动物学报, 2000, 38(3): 218-231
- [27] 邱占祥, 邓涛, 王伴月. 甘肃东乡龙担早更新世哺乳动物群 [M]. 中国古生物志: 新丙种, 2004, 27: 1-198
- [28] Bienvenido MN, Juan APC, Maria RP, et al. The Olduvai buffalo *Pelorovis* and the origin of *Bos* [J]. Quaternary Research, 2007, 68 (2): 220-226
- [29] Gentry AW. The subfamilies and tribes of the family Bovidae[J]. Mammal Review, 1992, 22(1): 1-32
- [30] 董为. 鹿科化石牙齿的形态特征与演化 [J]. 人类学学报, 2004, 23(增): 286-295
- [31] Hillson S. Teeth [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2005, 1-373
- [32] Bärmann EV, Rössner GE. Dental nomenclature in Ruminantia: Towards a standard terminological framework [J]. Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde, 2011, 76 (6) : 762-768
- [33] Driesch AVD. A Guide to the Measurement of Animal Bones From Archaeological Sites [M]. Harvard: Harvard University Press, 1976, 1-171
- [34] Hooijer DA. Fossil Bovidae from the Malay Archipelago and the Punjab[J]. Zoologische Verhandlungen van de Museum Leiden, 1958, 38: 1-112
- [35] Dubois E. Das geologische Alter der Kendeng Oder Trinil Fauna [J]. Amsterdam Tijds K Ned Aardr Gen, 1908, Ser; 3, Vol.25: 1235-1270
- [36] Hooijer DA. Sexual differences in the skull of fossil and recent bantengs[J]. Extrait de Mammalia, 1958, 22: 73-75
- [37] Wei Dong, Jin-yi Liu, Li-min Zhang, et al. The Early Pleistocene water buffalo associated with *Gigantopithecus* from Chongzuo in southern China. Quaternary International, 2014, 354, 86-93
- [38] 徐余璋, 薛祥煦. 牛科 [A]. 见: 古脊椎动物研究所高等脊椎动物组 (编). 东北第四纪哺乳动物化石志 [M]. 北京: 科学出版社, 1959, 60-71
- [39] 董为, 邱占祥, 汪发志. 偶蹄目. 见: 刘金毅, 金昌柱主编, 安徽繁昌人字洞—早期人类活动遗址 [M]. 北京: 科学出版社, 2009, 321-335
- [40] 郑绍华, 吴文裕, 李毅, 等. 青海贵德、共和两盆地晚新生代哺乳动物 [J]. 古脊椎动物学报, 1985, 23(2): 89-134
- [41] 同号文, 王晓敏, 陈曦. 吉林乾安大布苏晚更新世野牛化石. 人类学学报, 2013, 32(4): 485-502
- [42] 王应祥. 中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2003, 1-394
- [43] 崔小艳, 王胜炯, 杨舒黎, 等. 大额牛起源与分化研究概述 [J]. 安徽农业科学, 2012, 40(9): 5218-5221
- [44] 李世平, 常洪, 马国龙, 等. 从细胞色素 b 基因全序列探讨大额牛的分子系统发生 [J]. 遗传, 2008, 30(01): 65-70