

Alloptox gobiensis(兔形目,鼠兔科) 头骨形态及系统位置¹⁾

伍少远

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

(中国科学院研究生院 北京 100039)

摘要 产于宁夏同心地区中中新世红柳沟组的戈壁跳兔(*Alloptox gobiensis*)头骨化石,是 *Alloptox* 属头骨化石的首次发现。其主要特征是:个体较大。颅顶平缓,额骨有眶上嵴且两侧平行。颧嵴、上枕骨、项嵴和枕外嵴发育。眶裂后的翼蝶骨上排列有 6 个孔。有外颈动脉孔,颈静脉孔为圆形小孔。下颌骨水平支唇侧上缘前倾,垂直支前缘有一深沟,冠状突位于垂直支前缘唇侧壁中部,呈薄片状。基于头骨性状的支序分析结果表明,*Alloptox* 与非洲的 *Kenyalagomys* 亲缘关系最近,应归入亚科 *Sinolagomyinae*。*Alloptox* 和 *Kenyalagomys* 可能起源于亚洲的共同祖先,由 *Sinolagomys* 或与其相近的属种演化而来,在新近纪早期迁入非洲。

关键词 宁夏同心,中中新世,鼠兔科,跳兔属,头骨

中图法分类号 Q915.873

在 1985 年冬季和 1986 年夏季的两次野外工作中,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所的叶捷和吴文裕研究员以及宁夏回族自治区地质矿产局区域地质调查队的陈景智、朱宝成等人,在宁夏回族自治区同心县的中中新世红柳沟组中采集到一批 *Alloptox* 的标本,包括头骨、下颌骨以及数量较多的单个牙齿。由于头骨数量颇多,尚未修理,吴文裕等(1991)仅研究了这批材料中的牙齿标本,确定其中除套子梁地点上部层位的标本为 *Alloptox* sp. 外,其余材料都归属于 *Alloptox gobiensis*。本文描述的这批头骨和下颌骨标本来自数个地点的不同层位:北嘴子沟 4 层、八泉 7~11 层、八泉 14~15 层、西黄家水沟 26 层和野狐狸圈子沟上砂层(=28 层)。依据这批头骨和下颌骨标本上的牙齿特征鉴定,可以确定它们都属于 *Alloptox gobiensis*。

自 Dawson(1961)建立 *Alloptox* 属以来,该属共记载了 6 个种和 2 个未定种:早中新世——河南淅川 *A. xichuanensis* (刘丽萍、郑绍华,1997),江苏泗洪 *A. sihongensis* (吴文裕,1995);中中新世——内蒙古通古尔、宁夏同心 *A. gobiensis* (Young, 1932; 吴文裕等,1991),陕西蓝田 *A. minor* (李传夔,1978),青海西宁盆地 *A. chinghaiensis* (邱铸鼎等,1981),土耳其 Candir *A. anatoliensis* (Unay and Sen, 1976);晚(?)中新世——宁夏灵武 *Alloptox* sp. (Boule and Teilhard, 1928),宁夏同心套子梁 *Alloptox* sp. (吴文裕等,1991)。以上各种的建立都是基于颊齿特征。

Alloptox 头骨标本的发现尚属首次,通过对其头骨形态特征的了解,获得的新信息有

1) 国家基础学科特殊学科点人才培养基金(编号:J9930095)和国家自然科学基金(编号:40172010)资助。

助于我们探讨 *Alloptox* 的系统位置和鼠兔类头骨形态在地质历史过程中的演化趋势。

文中头骨及下颌骨的解剖术语主要依据 Dawson (1969) 和周晓元 (1988), 并参考杨安峰 (1979)。在研究过程中, 以鼠兔科中惟一的现生属 *Ochotona* 作为参照, 并与已知的鼠兔科头骨化石材料进行对比。

兔形目 *Lagomorpha* Brandt, 1855

鼠兔科 *Ochotonidae* Thomas, 1897

跳兔属 *Alloptox* Dawson, 1961

戈壁跳兔 *Alloptox gobiensis* (Young, 1932)

(图 1~4; 表 1~4)

归入材料 北嘴子沟 4 层: 不完整头骨 (V 13118. 1), 鼻骨、颧弓以及额骨中部以后部分缺失; 左侧上颌骨片段 (V 13118. 2); 不完整头骨 (V 13118. 3), 保存前颌骨至顶骨中部, 保存不佳。

八泉 (7~11 层): 头骨中段 (V 13116. 1), 仅保存眼眶前缘至后缘部分, 颧弓缺失; 左侧上颌骨残段 (V 13116. 2); 下颌骨中段 (V 13116. 3), 齿隙前部和下颌孔以后部分缺失。

八泉 (14~15 层): 头骨中段 2 块 (V 13115. 1~2), 保存眼眶前缘至后缘部分, 颧弓缺失; 头骨残段 (V 13115. 3), 仅保存左侧眼眶和颧弓; 头骨残段 (V 13115. 4), 仅保存顶骨后端和部分上枕骨; 头骨前段 (V 13115. 5), 仅保存前颌骨部分。

西黄家水沟 (26 层): 左侧上颌骨残段 3 块 (V 13117. 1~3); 下颌骨中段 (V 13117. 4), 齿隙前部和 m3 以后部分缺失; 下颌骨中段 (V 13117. 5), 齿隙前部和 m3 以后部分缺失, 在 p3 处骨体折断。

野狐狸圈子沟上砂层 (= 28 层): 头骨中段 (V 13054. 1), 前颌骨前部、鼻骨以及顶骨中部以后的部分缺失; 头骨前段 (V 13054. 2), 鼻骨及额骨中部以后部分缺失; 头骨前段 (V 13054. 3), 仅保存前颌骨部分; 头骨残段 (V 13054. 4), 前颌骨前部和额骨中部以后部分缺失; 不完整头骨 (V 13054. 5), 眼眶前缘以前部分缺失, 背面和侧面保存不佳; 不完整头骨 (V 13054. 6), 顶骨后部以后部分缺失, 保存不佳; 不完整头骨 (V 13054. 7), 顶骨中部以后部分缺失, 保存不佳; 不完整头骨 (V 13054. 8), 眼眶前缘以前部分缺失, 在两侧受到挤压; 头骨前段 (V 13054. 9), 从门齿孔至内鼻孔中部, 仅保存腹面; 头骨残段 (V 13054. 10), 从上门齿到内鼻孔中部, 仅保存腹面; 头骨残段 (V 13054. 11), 从眼眶前缘到顶骨中部, 仅保存背面; 头骨残段 (V 13054. 19), 从额骨前部至顶骨后部, 保存不佳; 不完整头骨 (V 13054. 20), 从前颌骨至顶骨前部, 保存有鼻骨; 头骨前段 (V 13054. 21), 仅保存腹面; 下颌骨后段 (V 13054. 12), p4 以前部分缺失; 下颌骨 (V 13054. 13), p4 以后的腹缘及隅突部分缺失; 下颌骨前段 (V 13054. 14), m2 以后部分缺失; 下颌骨中段 (V 13054. 15), 齿隙中部以前和 m2 以后部分缺失; 下颌骨中段 (V 13054. 16), 齿隙前部以前和 m3 以后部分缺失; 下颌骨中段 (V 13054. 17), 齿隙中部以前和 m3 以后部分缺失; 下颌骨前段 (V 13054. 18), m3 以后部分缺失。

产地与层位 宁夏回族自治区同心县, 红柳沟组; 中中新世。

描述 大型鼠兔 (测量数据见表 1、2)。前颌骨腹面中央的门齿孔与腭孔相通, 该联合孔呈狭长的三角形, 腭孔后缘的位置在不同标本中略有变化, 大致在 P3 跟座与 P4 三角

座之间变动。联合孔的中央有一垂直的中隔板,由骨质鼻中隔和犁骨共同组成,将此孔隔为两半。鼻骨在后部收缩变窄,额鼻缝合线超过眼眶的腹前缘但未过背前缘。上颌骨前段侧面有一大的三角形窗孔,窗孔所在的平面向外倾斜,其最小锐角指向前方。三角窗后上端有一纤细骨条,在其后上角隔出一很小的三角形孔,在某些现生 *Ochotona* 种类的头骨标本中也可见该孔,其功能不明。三角窗下缘为一细长骨条,骨条以下部分为一多孔的网状骨质薄板,该网状薄板的面积较大。眶下孔为椭圆形,位于网状骨质薄板的腹侧后部, P2 的上方,离颧弓前缘根部的距离较远。上颌骨颧突的咬肌结节粗壮,其腹面的腹钩长,向后倾斜。颧弓浅层咬肌窝为一宽而深的凹陷。腭桥中上颌骨部分长于腭骨部分。上颌骨腭桥部分在中线处向前呈尖状突出于腭孔,一对前臼齿孔位于腭桥中上颌骨—腭骨缝合线稍前方的上颌骨上,其位置在不同个体中略有变化,大致在 P3 跟座和 P4 三角座之间变动。上颌骨结节与颧弓融合联成一体。

表 1 戈壁跳兔头骨测量

Table 1 Skull measurements of *Alloptox gobiensis*

(mm)

	V 13054.1	V 13054.2	V 13054.5	V 13054.6	V 13054.8	V 13054.10	V 13115.1	V 13115.2
门齿孔长 Incisor-palatal foramen length		16.7					15.8	
腭桥长 Palatal bridge length	3.52	2.35	2.93	4.3	3.62	4.11	3.13	3.62
上颌骨腭桥长 Length of maxillary component of palatal bridge	2.05	1.47	1.96	2.35	2.45			
腭骨腭桥长 Length of palatine component of palatal bridge	1.47	0.88	0.98	1.96	1.66			
上齿隙长 Upper diastema length	11.5					1.22		
上齿列长 Upper cheek tooth row length	13.2	11.9	11.2	13.3		12.9	11.6	
听泡长 Length of bulla			12.6					
听泡宽 Width of bulla			8.8					
上颌宽 Width of maxilla	17.8	16.0	16.2	17.6	15.5	18.0	17.6	17.0
腭宽 Breadth of palatal	8.3	7.6	7.6	8.6	7.2	9.4	8.9	7.9
鼻骨中部宽 Breadth of medial part of nasal	8.7	7.9						
鼻骨后部宽 Breadth of posterior part of nasal	5.4	6.3						
颧宽 Bizygomatic breadth	26.7							
眶间距 Interorbital breadth	8.9	8.3			7.7		9.8	
顶骨前宽 Breadth of anterior part of parietal					16.3			
顶骨后宽 Breadth of posterior part of parietal					17.7			
上枕骨长 Supraoccipital length			Ca. 4.3		Ca. 4.3			
上枕骨宽 Supraoccipital breadth			10.9					

表 2 戈壁跳兔下颌骨测量
Table 2 Measurements of mandible of *Alloptox gobiensis* (mm)

	V 13054. 12	V 13054. 13	V 13054. 18	V 13054. 19
下齿隙长 Lower diastema length		9.1	8.0	8.7
下齿列长 Lower cheek tooth length		13(p3 - m3)	12.3(p3 - m3)	11(p3 - m2)
垂直支高 Height of the ascending ramus	26.1			
角突长 Length of the angular process	16.8			
水平支高 Height of the horizontal ramus	9.9(m3)/0.92(p4)	8.1(p3)	9.6(m3)/0.83(p3)	

从侧面看,额骨和顶骨构成的头骨顶面较为平缓。额骨两侧近于平行,有眶上嵴。该嵴始于眼眶的背前缘稍前处,沿着眼眶的上缘向后延伸至鳞骨和顶骨交界处,并在中部有一向外的弱小突起。眶间距较宽。额顶缝合线向后弯曲,在矢中缝处略向前凸。顶骨两侧颞嵴明显,起于颞弓后缘,沿顶骨与鳞骨的缝合线向后延伸至耳泡上方。顶骨后部在矢中线两侧稍下凹,凹陷处有一条矢中嵴。顶骨与上枕骨缝合线处隆起形成一条粗嵴。无间顶骨。

腭骨与上颌骨缝合线的中间部分向前尖突,其两侧大致与 P4 的跟座相齐。一对腭后孔位于骨缝稍后或在有些标本中正好位于骨缝上,其位置在不同标本中大致在 P4 跟座和 M1 三角座之间变动。后鼻孔窄,两侧几乎平行,其前缘呈光滑的弧形,位置大致在 M1 三角座和跟座之间变化。前破裂孔为长形宽裂缝。基蝶骨向前破裂孔内伸出一细长的骨条,该骨条的根部有一长形小孔。前蝶骨向前破裂孔伸出的骨条短且粗。基蝶骨的后部在矢中线两侧有一对长形小孔,现生 *Ochotona* 中也有此孔,但位置更靠前。

颞骨呈垂直板状,与上颌骨颞突完全愈合,界线消失。颞弓上缘前高后低,并外凸成嵴。颞弓的后部由鳞骨颞突构成。鳞骨在颞弓后缘以后沿顶骨外侧向后延伸,这部分鳞骨较宽。颞骨在颞弓后缘以后逐渐尖细,一直延伸至外耳道的稍前方。

眼眶呈椭圆形,其长轴走向为前腹—后背方向。眼眶前缘由上颌骨眶突和额骨眶突共同组成,后缘由鳞骨构成,上下缘分别以额骨、颞弓为界。在绝大多数标本中未见有泪骨,仅在个别标本上隐约可见泪骨的轮廓。在眶蝶骨上,两侧视神经孔穿通形成眶间孔。腭蝶孔位于视神经孔前下方。眶裂位于视神经孔的腹面稍后方,为一垂直的纵裂,在其内侧壁上方还有一小圆孔。从标本 V 13054. 1 上可以看到,在眶裂后下方的翼蝶骨上由前向后依次排列着 4 个孔,前两个孔之间的上方还有一小孔,后面两孔在外部由一骨条分开,内部实际上相通,在翼蝶骨的最后部还有一个较小的孔,比较靠近腹侧。

耳泡高且圆,其纵轴与头骨矢状面斜交并伸向后外方。外耳道短。在耳泡内侧壁上与基枕骨中部位置相当处有一对外颈动脉孔。一对颈静脉孔位于耳泡后内侧壁基部和枕髁基部之间,为小圆孔。颈静脉孔上方的耳泡壁上还有一小圆孔,在目前已知的其他兔形目标本上未见有该孔。一对舌下神经孔位于颈静脉孔稍后的枕髁基部。基枕骨表面稍下凹,其中央嵴粗壮,后端高,向前逐渐变低变细,延伸到基枕骨中部稍前处尖灭。在颅顶,上枕骨长,与顶骨在同一平面。上枕骨的项嵴发育。枕骨项面垂直于颅基面,正中有一条垂直的枕外嵴,两侧有明显的供肌肉附着的深窝。枕骨大孔较高,呈五边形。

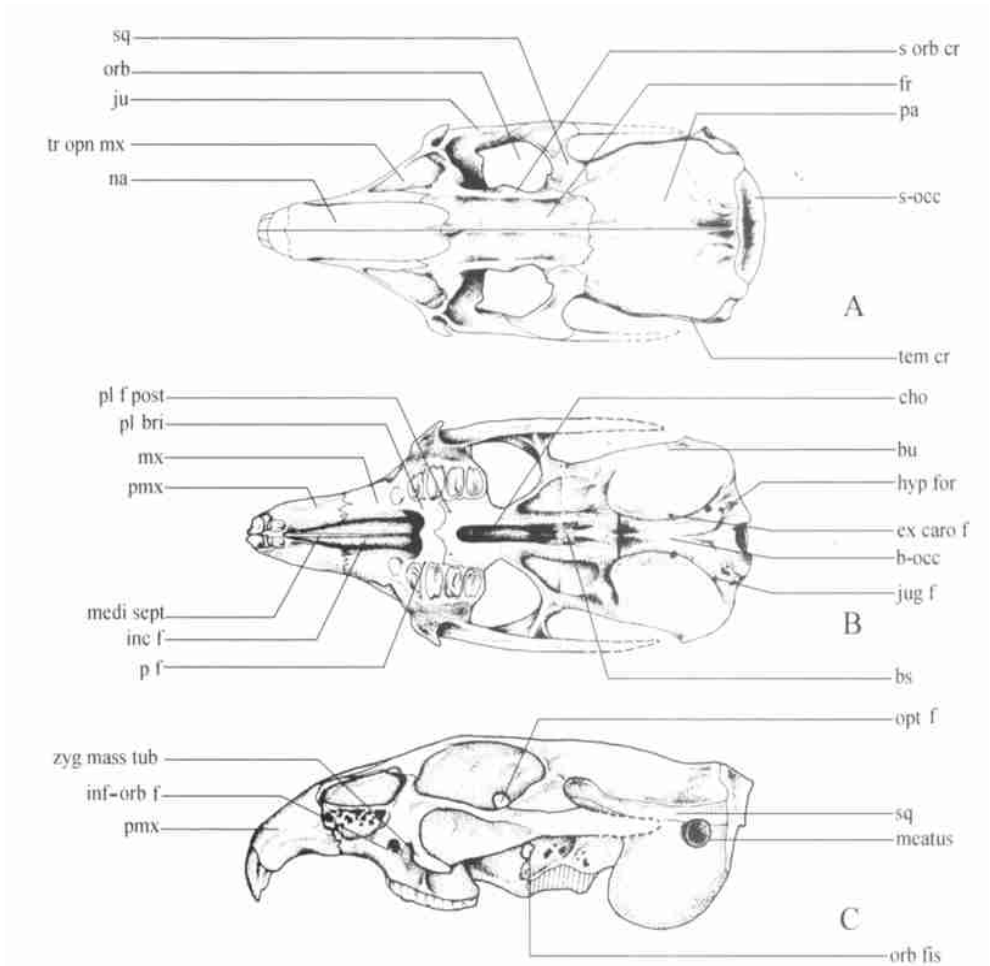


图 1 戈壁跳兔头骨复原

Fig. 1 Composite skull of *Alloptox gobiensis*

(Based on: V 13054. 1, V 13054. 2, V 13054. 4, V 13054. 5, V 13054. 8, V 13054. 20)

A. 顶面观 dorsal view; B. 腹面观 ventral view; C. 侧面观 lateral view

简字说明 Abbreviations: b-occ, basioccipital 基枕骨; bs, basisphenoid 基蝶骨; bu, bulla 耳泡; cho, choana 内鼻孔; ex caro f, external carotid foramen 外颈动脉孔; fr, frontal 额骨; hyp for, hypoglossal foramen 舌下神经孔; inc f, incisive foramen 门齿孔; inf-orb f, infraorbital foramen 眶下孔; ju, jugal 颧弓; jug f, jugular foramen 颈静脉孔; medi sept, medial septum 中隔板; mx, maxilla 上颌骨; na, nasal 鼻骨; opt f, optic foramen 视神经孔; orb, orbit 眼眶; orb fis, orbital fissure 眶裂; pa, parietal 顶骨; p f, premolar foramen 前臼齿孔; pl bri, palatal bridge 腭桥; pl f post, palatal foramen posterior 腭后孔; pmx, premaxilla 前颌骨; s-occ, supraoccipital 上枕骨; s orb cr, supraorbital crest 眶上脊; sq, squamosal 鳞骨; tem cr, temporal crest 颞脊; tr opn mx, triangular opening of the maxilla 上颌骨三角窗; zyg mass tub, zygomatic masseter tuberosity 颧骨咬肌突

下门齿齿槽部在下颌骨水平支舌侧表面隆起,形成一条向上弯曲的隆嵴,此嵴从下颌

结合部以后开始出现,越向后隆起越高,一直延伸到 m2 三角座附近的下方。下齿隙长,其骨体向上弯曲。水平支骨体的唇侧上缘前倾,在 m3 处最高,p3 处最低,与兔科相似,但前倾的角度没有兔科的大。水平支唇侧有一对颞孔,前一颞孔位于 p3 稍前方,后一颞孔的位置在不同个体间略有变化,大致在 p4 和 m1 之间变动,位置比前一颞孔靠下,离骨体腹缘很近。两颞孔之间的骨体上有许多的网眼。垂直支前缘有一深沟,冠状突位于此沟唇侧壁中部,为薄片状的尖状突起。下颌孔呈长条形,位于垂直支前沟的底部,后端开口于翼肌窝前部。髁状突前宽后窄,呈狭长的三角形。隅突较长。

比较 迄今为止,已记述过的比较完整的鼠兔科头骨化石有早中新世的 *Kenyalagomys rusingae*、中中新世的 *Bellatona yanghuensis* 以及早更新世的 *Prolagus sardus* 和 *Ochotona nihewanica*。

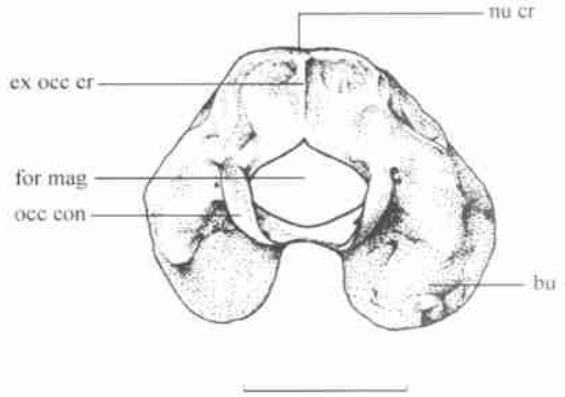


图 2 戈壁跳兔头骨枕面观,比例尺 = 1cm

Fig. 2 Occipital view of *Alloptox gobiensis* (V 13054. 5), scale bar = 1cm

简字说明 Abbreviations: bu, bulla 耳泡; ex occ cr, external occipital crest 枕外脊; for mag, foramen magnum 枕骨大孔; nu cr, nuchal crest 项脊; occ con, occipital condyle 枕髁

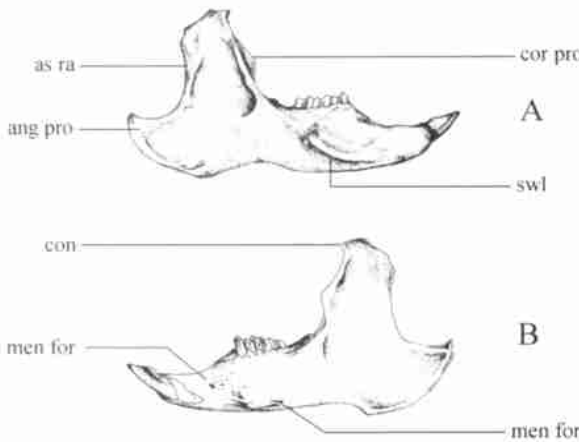


图 3 戈壁跳兔下颌骨复原

Fig. 3 Composite jaw of *Alloptox gobiensis* (Based on: V 13054. 12, V 13054. 13)

A. 舌面观 lingual view; B. 唇面观 labial view

简字说明 Abbreviations: ang pro, angular process 角突; as ra, ascending ramus 垂直支; con, condyle 髁状突; cor pro, coronoid process 冠状突; men for, mental foramen 下颞孔; swl, swelling 隆嵴

MacInnes (1953) 记述了产于非洲

Rusinga 岛的早中新世 *Kenyalagomys rusingae*。从描述和图版中可知,它与 *Alloptox gobiensis* 有下列不同特点: 1) *K. rusingae* 的鼻骨前后等宽; *A. gobiensis* 的鼻骨在后部收缩变窄。2) *K. rusingae* 在眼眶前缘下方的稍前处有两个眶下孔,一上一下,下方的略靠前; *A. gobiensis* 只有一个眶下孔。3) *K. rusingae* 的左右两视神经孔没有合并; *A. gobiensis* 的两视神经孔合并,形成一大的眶间孔。4) 在腭桥上, *K. rusingae* 的腭骨与上颌骨的缝合线前缘呈直线,位于 P4 和 M1 之间; *A. gobiensis* 的此缝合线大致与 P4 跟座相齐,其中间部分向前尖突。5) *K. rusingae* 的外耳道较长,与兔科相似; *A. gobiensis* 的外耳道短,与 *Ochotona* 相似。

Kenyalagomys rusingae 与 *Alloptox gobiensis* 的头骨具有很多的相同特点: 1) 颅顶较平。2) 门齿孔与腭孔相通, 沿孔的中线有一隔板。3) 腭桥构成上, 上颌骨长于腭骨。4) 额骨两侧有眶上嵴。5) 上颌骨前段侧面的大三角形窗孔呈锐角三角形, 最小锐角朝前, 最短的底边朝后, 三角窗下方的骨板呈多孔的网状结构。6) 上颌骨结节全部与颧弓相连。7) 上枕骨长, 项嵴和枕外嵴发育。8) 无间顶骨。9) 顶骨后部在矢中线两侧下凹, 中央有一条嵴, 顶骨与上枕骨缝合线处隆起形成一条嵴。10) 下颌骨水平支唇侧有一前一后两个颊孔, 前一颊孔位于 p3 下方, 后一颊孔位于 m1 下方, 位置比前一颊孔更靠下。水平支骨体的唇侧上缘前倾, 在 p3 处最低, m3 处最高, 与兔科相似。下门齿齿槽部在水平支舌侧形成一上弯的隆嵴, 此嵴延伸到 m2 的下方。11) 下颌骨垂直支前缘有一明显的深沟, 冠状突都位于此沟的唇侧壁中部, 呈薄片状。

周晓元 (1988) 描述了产于山西忻州的中中新世跑兔属的一个新种 *Bellatona yanghuensis*, 该种仅有一块不完整头骨。与 *Alloptox gobiensis* 有以下区别: 1) *B. yanghuensis* 的门齿孔与腭孔所形成的联合孔在前颌骨与上颌骨交界处收缩变窄, *A. gobiensis* 的此孔由前向后逐渐扩大。2) *B. yanghuensis* 的额骨无眶上嵴; *A. gobiensis* 有眶上嵴。3) *B. yanghuensis* 的腭桥中上颌骨短于腭骨; *A. gobiensis* 的腭桥中上颌骨长于腭骨。4) 腭桥上, 上颌骨与腭骨缝合线的前缘在 *B. yanghuensis* 呈直线; *A. gobiensis* 的该缝合线在矢中线处向前突。5) *B. yanghuensis* 上颌骨侧面的大三角形窗呈直角三角形, 直角位于前上方, 最短的底边在前, 最小的锐角朝后, 窗孔所在的平面与水平面近于垂直; *A. gobiensis* 的此窗孔呈锐角三角形, 最短的底边在后, 最小的锐角指向前方, 窗孔所在平面向外侧倾斜。6) *A. gobiensis* 的大三角窗下为一网状多孔骨质薄板, *B. yanghuensis* 相同部位的骨板面积小且较厚实, 几乎无网眼。7) *B. yanghuensis* 的后鼻孔前窄后宽; *A. gobiensis* 的后鼻孔前后宽度几乎一致。8) *B. yanghuensis* 的下颌骨水平支唇侧上缘后倾, p3 处最高, m3 处最低, 与 *Ochotona* 相似; *A. gobiensis* 水平支骨体的唇侧上缘前倾, 与兔科相似。

Bellatona yanghuensis 与 *Alloptox gobiensis* 有以下共同特点: 颅顶较平; 门齿孔与腭孔相通; 两侧视神经孔贯通形成眶间孔; 下颌骨垂直支前缘向上有一明显的沟, 冠状突位于此沟的唇侧壁中部, 呈薄片状。

Dawson (1969) 详细记述了产于欧洲 Corsica 和 Sardinia 岛的早更新世的 *Prolagus sardus* 的骨骼特征。在头骨特征上, *Prolagus sardus* 与 *Alloptox gobiensis* 有以下不同特点: 1) *P. sardus* 的头骨顶面呈拱形; *A. gobiensis* 的头骨顶面平缓。2) *P. sardus* 的门齿孔与腭孔不相通, 腭桥中上颌骨比腭骨短; *A. gobiensis* 的门齿孔与腭孔相通, 腭桥中上颌骨长于腭骨。3) *P. sardus* 眶下孔的稍前方还有一孔, 比眶下孔稍小; *A. gobiensis* 无此孔。4) *P. sardus* 上颌骨前段侧面三角形窗的最小的底边在前, 最小的锐角指向后方; *A. gobiensis* 此窗最小的底边在后, 最小的锐角指向前方。5) *P. sardus* 的前臼齿孔位于 P4 和 M1 之间; *A. gobiensis* 的前臼齿孔位置靠前, 位于 P4 三角座附近或 P3、P4 之间。6) *P. sardus* 的额骨前窄后宽; *A. gobiensis* 的额骨前后几乎等宽。7) *P. sardus* 腭骨的腭桥部分向内鼻孔内有一尖状突起, *A. gobiensis* 无此突起。8) *P. sardus* 基蝶骨向前破裂孔中伸出的突起短且粗, *A. gobiensis* 的细且长。9) *P. sardus* 的项嵴和枕外嵴不发育, *A. gobiensis* 的发育。10) *P. sardus* 的外耳道长; *A. gobiensis* 的外耳道短。11) *P. sardus* 的颈静脉孔为狭长的裂缝; *A. gobiensis* 的颈静脉孔为小圆孔。12) *P. sardus* 的下颌骨垂直支前缘无深

沟,冠状突位于垂直支前缘中部,为一低矮的结节; *A. gobiensis* 的垂直支前缘有深沟,冠状突呈薄片状,位于垂直支前缘深沟的唇侧壁上。13) *P. sardus* 的下颌骨水平支骨体的唇侧上缘后倾; *A. gobiensis* 的水平支骨体的唇侧上缘前倾。14) *A. gobiensis* 的隅突比 *P. sardus* 的长。

Prolagus sardus 与 *Alloptox gobiensis* 头骨的相同点有: 1) 额骨两侧有眶上嵴。2) 上颌骨结节全部与颧弓相连。3) 上颌骨侧面大三角窗下方为一网状骨质薄板。4) 腭桥中,上颌骨与腭骨缝合线的中间部分向前尖突。5) 两侧视神经孔穿通形成眶间孔。6) 有一对外颈动脉孔。7) 无间顶骨。8) 下颌骨水平支唇侧有两个颞孔,前一颞孔位于 p3 前下方,后一颞孔位于 m1 下方,后一颞孔的位置比前一颞孔的更靠下。

笔者观察了中国科学院动物研究所收藏的现生 *Ochotona* 属的 14 个种的头骨和下颌骨标本。邱铸鼎(1985)描述了 *Ochotona* 的一个化石种,早更新世的 *Ochotona nihewanica*, 其头骨和下颌骨的形态特征与现生 *Ochotona* 基本一致。与 *Alloptox gobiensis* 相比, *Ochotona* 具有以下不同特点: 1) 除了 *Ochotona cansus* 和 *Ochotona thomasi* 这两个种的颅顶较平以外,其余 12 个现生种和 *Ochotona nihewanica* 的颅顶都呈拱形; *A. gobiensis* 的颅顶较平。2) 上颌骨前端侧面的大三角形窗,在 *Ochotona* 约呈直角三角形,在 *A. gobiensis* 呈锐角三角形。3) 在大三角窗下方的骨质薄板上, *Ochotona* 的网眼较少, *A. gobiensis* 有丰富的网眼。4) *Ochotona* 的上颌骨结节仅在 M2 或 M1 之前的部分与颧弓相连; *A. gobiensis* 的上颌骨结节几乎全部与颧弓相连。5) 在 *Ochotona* 的腭桥中腭骨部分长于上颌骨部分; *A. gobiensis* 的腭桥中上颌骨部分长于腭骨部分。6) *Ochotona* 的额骨在眶间收缩; *A. gobiensis* 的额骨两侧几乎平行。7) 在 *Ochotona* 的眶裂孔后的翼蝶骨上依次排列着蝶前、蝶中和蝶后三个孔; *A. gobiensis* 在相同部位有四个较大的孔和两个较小的孔。8) *Ochotona* 的上枕骨、项嵴和枕外嵴不发育, *A. gobiensis* 的发育。9) *A. gobiensis* 的枕骨项面比 *Ochotona* 的高。10) *Ochotona* 有间顶骨; *A. gobiensis* 无间顶骨。11) *Ochotona* 的上颌骨与腭骨的缝合线较为平直,仅在矢中线处略向前突; *A. gobiensis* 该缝合线的中间部分向前尖突。12) *Ochotona* 无外颈动脉孔; *A. gobiensis* 有外颈动脉孔。13) *Ochotona* 的颈静脉孔呈一狭长的裂缝; *A. gobiensis* 的为一小圆孔。14) *Ochotona* 的下颌骨水平支骨体的唇侧上缘后倾,在 p3 处最高, m3 处最低; *A. gobiensis* 的前倾,在 m3 处最高, p3 处最低。15) *Ochotona* 的下颌骨垂直支前缘无深沟,冠状突为一低矮的结节,位于前缘中部; *A. gobiensis* 的垂直支前缘有一深沟,冠状突位于此沟的唇侧壁中部呈薄片状。

Alloptox gobiensis 与现生 *Ochotona* 的相同点有: 鼻骨在后端稍收缩变窄; 两视神经孔合并形成一大的眶间孔; 基蝶骨向前破裂孔内伸出的突起呈细长条形; 内鼻孔前缘光滑无突起, 两侧几乎平行; 外耳道短。

讨论 *Alloptox* 头骨性状分析 *Alloptox* 头骨的一些性状与现生 *Ochotona* 明显不同,而与兔科尤其是早期的兔科相似,这些曾被认为是兔科所特有的性状可能代表了鼠兔科乃至兔形目中的原始性状,对研究鼠兔类头骨的演化趋势及其系统关系可能具有重要意义,下面分别讨论这些性状。

1) 中中新世的 *Alloptox gobiensis* 和早中新世 *Kenyalagomys rusingae* 的腭桥中上颌骨长于腭骨,与现生兔科相似,早更新世的 *Prolagus sardus* 的腭桥中上颌骨则短于腭骨,而现生 *Ochotona* 的腭桥中上颌骨部分变得更短。在这一特征上,鼠兔类腭桥的演化趋势可能是

腭骨所占的比例逐渐增大,上颌骨所占的比例逐渐减小。

2) *Alloptox gobiensis* 的上枕骨、项嵴和枕外嵴发育,表明其颈部肌肉发育,具有奔跳能力。*Kenyalagomys rusingae* 的头骨也具有类似结构,这可能代表了鼠兔科的原始情况。*Prolagus sardus* 虽具有上枕骨,但从图版可以看出其上枕骨明显小于 *K. rusingae* 和 *A. gobiensis*,而且 *P. sardus* 的项嵴和枕外嵴不发育,与 *Ochotona* 相似(Dawson, 1969)。在这一特征上,*P. sardus* 为介于早期鼠兔与现生鼠兔之间的中间状态。*A. gobiensis* 和 *K. rusingae* 的上枕骨没有现生兔科的发育,说明早期鼠兔类的奔跳能力不如现生兔科的强,对于这一点,鼠兔科和现代兔科的内鼻孔的大小可以作为很好的旁证。现代兔科的内鼻孔比鼠兔科的宽大,而内鼻孔越大,奔跑时的耐受力越强,奔跑能力也就越强(Wood, 1940)。早期的兔科 *Palaeolagus* 的上枕骨、项嵴和枕外嵴以及内鼻孔的大小和形状都与 *Alloptox* 和 *Kenyalagomys* 的类似,不同于现代兔科(Wood, 1940),这也表明早期兔类和早期鼠兔类的生活习性可能相同。早中新世的 *Palaeolagus hypsodus* 的上枕骨、项嵴和枕外嵴比渐新世的 *Palaeolagus haydeni* 的发育,而现代兔科则非常发育,说明在兔科的演化过程中其奔跳能力逐渐加强。鼠兔科正好相反,在其演化过程中逐渐放弃了奔跳能力,改营非奔跳生活方式,其上枕骨、项嵴和枕外嵴也就相应地逐渐退化。

3) 在 *Palaeolagus*、*Prolagus* 和现生兔科的头骨上都有外颈动脉孔,因此 Dawson (1969) 曾推测外颈动脉孔应为兔形目的一个原始特征,但一直缺乏第三纪鼠兔类标本的证据。同心的 *Alloptox gobiensis* 头骨标本上保存了完好的外颈动脉孔,第一次提供了早期鼠兔类的证据,支持了 Dawson 的这一论断。此外,*Alloptox*、*Kenyalagomys* 和 *Palaeolagus* 的颅顶都较平缓,而 *Prolagus* 以及现生的兔科和大多数 *Ochotona* 的颅顶都呈拱形,因此,平颅顶可能为兔形目的原始性状。同时 Dawson 认为 *Prolagus* 和现生兔科的拱形颅顶是平行演化而来的。笔者认为现生 *Ochotona* 和现生兔科的拱形颅顶也是平行演化来的。

4) *Alloptox gobiensis* 头骨标本中眶蝶骨和翼蝶骨上的各个孔保存完好,在第三纪兔形类中为首次发现。其视神经孔和眶裂的位置、形状与现生 *Ochotona* 和兔科的接近,易于辨认,但眶裂以后的各孔与 *Ochotona* 和现生兔科的相差甚远。在 *Ochotona* 和现生兔科眶裂以后的翼蝶骨上排列着 3 个孔,杨安峰(1979)将前面最大的一孔称为蝶前孔,供颌内动脉通过,后面两孔较小,为蝶中孔和蝶后孔,供下颌神经咀嚼肌分支通过,而 *A. gobiensis* 在这一区域有 4 个较大的孔和 2 个较小的孔,可能是由于早期的鼠兔中这些孔还没有合并而造成的,比 *A. gobiensis* 早的 *K. rusingae* 的两视神经孔也没有合并,这都可能反映了鼠兔类中的原始情况,但还需要有更多的化石证据才能定论。另外,*Alloptox gobiensis* 标本上的颈静脉孔的形状也与 *Ochotona*、*Prolagus* 以及现生兔科的不一样,后三者的颈静脉孔都为一条长裂缝,而 *Alloptox gobiensis* 的为小圆孔,这也可能是兔形目的原始性状,但有待于进一步证实。

5) Dawson (1969) 根据 *Kenyalagomys* 和 *Prolagus* 都有两个颞孔这一特征,认为下颌骨水平支上有两个颞孔应为兔形目的原始特征,*Alloptox gobiensis* 在这一特征上支持 Dawson 的看法。*Alloptox gobiensis* 中两颞孔的位置与 *Kenyalagomys* 和 *Prolagus* 的相同,即前一颞孔位于 p3 的前下方,后一颞孔大致位于 m1 的下方,且后一颞孔的位置比前一颞孔的靠下。另外晚渐新世的 *Sinolagus* (Bohlin, 1942) 和早期的兔科 *Palaeolagus* 也有两颞孔(Wood, 1940; Dawson, 1958),位置与 *Alloptox gobiensis* 的也大致相同(Bohlin (1942) 和童永生

(1989)认为在 *Sinolagomys* 后颞孔的稍前方还有一中颞孔,但同时 Bohlin 也指出在一些标本中常常见不到此孔,且 Bohlin 和童永生标本中的该中颞孔明显小于前、后颞孔,因此笔者认为 Bohlin 和童永生所指的中颞孔可能是一较大滋养孔)。邱铸鼎(1985)描述了早更新世的 *Ochotona nihewanica*,其下颌骨水平支唇侧壁上有两个颞孔,前一颞孔位于 p3 跟座下方靠近腹缘处,孔的周围有一些滋养孔;后一颞孔位于 m2 跟座之下,比前一颞孔稍靠上。在笔者所观察的 14 个种的现生 *Ochotona* 中,*O. cansus*、*O. thibetana*、*O. himalayana* 和 *O. daurica* 的下颌骨水平支唇侧 p3 下方的骨体上有较多的滋养孔,有时会有一较大的孔,类似于 *O. nihewanica* 的前颞孔,但此孔不固定,在有的标本中有,有的标本中无,且常常在同一下颌骨的两支中,一支有,一支无。因此笔者认为这种情况可能是由于前一颞孔退化不完全造成的。Dawson (1969)也指出现生的兔科和现生 *Ochotona* 都只有一个颞孔,这应该是它们各自的衍生特征。现生兔科仅保留了前一颞孔,位置比 *A. gobiensis* 的前一颞孔更靠前;而现生 *Ochotona* 保留了后一颞孔,比 *A. gobiensis* 的更靠后。

6) *Alloptox gobiensis* 下颌骨垂直支前缘有一明显的沟,其冠状突为薄片状突起,位于此沟的唇侧壁中部。*Kenyalagomys*、*Bellatona*、*Sinolagomys*、*Palaeolagus* 都有相同的结构,这些性状可能为兔形目中的原始特征。在后来的演化中兔科保留了这一特征,而更新世的 *Prolagus sardus*、*Ochotona nihewanica* 和现生的 *Ochotona* 的下颌骨前缘无此沟,冠状突也不是薄片状,为一低矮的小结节,这应为衍生特征。*Alloptox*、*Kenyalagomys* 下颌骨水平支的骨体在唇侧上缘前倾,p3 处最低,m3 处最高,与兔科相似,*Sinolagomys* (Bohlin, 1942;童永生,1989)的这些特征也与 *Alloptox gobiensis* 相似。以上事实说明水平支骨体唇侧前倾可能为兔形目中的原始状态,兔科成员的下颌骨水平支一直保留着这一原始性状,鼠兔科成员则在进化过程中发生了变化。

Alloptox 的系统发育分析 Erbajeva (1994)把 Ochotonidae 分为两个亚科:Sinolagomyinae 和 Ochotoninae;*Alloptox* 被归入 Ochotoninae,并认为 *Alloptox* 可能由 *Bellatona* 演化而来,与 *Ochotona* 为同一演化系列。Erbajeva 分类的主要依据是 p3 的形态特征。Sinolagomyinae 亚科的 p3 结构简单,缺乏复杂的前外沟和发育的内沟,且前后径较短,而 Ochotoninae 亚科的 p3 结构复杂,有发育的前外沟和内沟,且前后径变长。为了检验 Erbajeva 的观点,笔者依据 *Kenyalagomys*、*Bellatona*、*Alloptox*、*Prolagus* 和 *Ochotona* 的头骨特征,以支序分析方法来探讨 *Alloptox* 的系统分类关系。选择与 Ochotonidae 关系较近的 *Palaeolagus* (Wood, 1940; Dawson, 1958)作为外类群,其所有特征的性状表示为 0,然后通过外类群对比方法来确定性状演变系列的极性。在所选的 30 个特征(见英文,Table 3)中没有给任何一个特征特别加权,当一个特征有多个衍生状态时,这些性状状态间被认为是无序的(Unordered)。“?”表示性状保存不完整,无法观察。特征 1 和 21 的两个性状在 *Ochotona* 中同时存在,因计算机不能同时识别故也用“?”表示。将 6 个分类单元的性状分布矩阵(见英文,Table 4)用 PAUP 4.0. beta 分析,优化方式为 DELTRAN,经彻底搜索(Exhaustive search)得到一个最简约的分支图,路径长度(Length)为 44,一致性指数(CI) 0.8636。

根据上述分析,可以得出以下结论:

1) 在这一最简约的分支图中,*Kenyalagomys* 与 *Alloptox* 构成一个单系类群;*Bellatona*、*Prolagus* 和 *Ochotona* 构成另一单系类群。这一系统分析结果与 Erbajeva (1994)关于 Ochotonidae 分两个亚科的观点吻合。但在上述分类单元中,*Alloptox* 与 *Kenyalagomys* 的亲缘

关系最近,而与 *Bellatona* 的亲缘关系较远, *Alloptox* 应与 *Kenyalagomys* 同属于 *Sinolagomyinae* 亚科; *Bellatona* 则与 *Prolagus* 和 *Ochotona* 同属于 *Ochotoninae* 亚科。这一分析结果不同于 Erbajeva (1994) 的分类。支持 *Alloptox* 和 *Kenyalagomys* 这个单系的共近裔性状有: (6) 有眶上嵴; (9) 上颌骨前段侧面大三角窗呈锐角三角形, 最小的角指向前方; (10) 三角窗下骨质薄板上的网眼多; (16) 顶骨与上枕骨交界处隆起形成一条嵴; (17) 顶骨后部下凹, 中央有一条嵴; (18) 无间顶骨; (22) 腭桥上上颌骨长于腭骨。支持 *Bellatona*、*Prolagus*、*Ochotona* 这一单系的共近裔性状有: (4) 额骨在眶间收缩; (28) 下颌骨水平支骨体的唇侧上缘后倾。这一修正后的分类排除了 *Bellatona* 作为 *Alloptox* 祖先的可能性, *Alloptox* 应该起源于亚科 *Sinolagomyinae* 中的某一原始种类。吴文裕 (1995) 根据童永生 (1989) 发现的 *Sinolagomys ulungurensis* 的 p3 已有前外沟、后内沟和下内尖的内侧沟雏形, 认为 *Alloptox* 有可能起源于 *Sinolagomys ulungurensis* 或与其相似的种。在此次分析中由于材料的限制没有包括 *Sinolagomys*, 但从 *Alloptox* 被归入亚科 *Sinolagomyinae* 且 *Sinolagomys* 为该亚科中较原始的种类这一方面来看, 该分析也为吴文裕的观点提供了间接的支持, 但最后的结论有待更多材料来证实。

2) Erbajeva (1994) 认为亚科 *Ochotoninae* 可能起源于 *Bellatona*。在本文的分支图中, *Bellatona* 与 *Ochotona* 和 *Prolagus* 这一单系构成一姐妹群, *Bellatona* 与 *Ochotona* 和 *Prolagus* 之间具有较近的亲缘关系, 且 *Bellatona* 为这一姐妹群中较原始的类型。这一分析结果与 Erbajeva (1994) 的观点吻合。

3) Erbajeva (1994) 的分类中没有包括 *Prolagus*。在本文的分支图中, *Prolagus* 和 *Ochotona* 构成一单系, 它们同属于亚科 *Ochotoninae*。支持这一单系的共近裔性状有: (19) 上枕骨不发育; (20) 项嵴和枕外嵴不发育; (26) 颈静脉孔呈长裂缝; (29) 下颌骨垂直支前缘无深沟; (30) 冠状突呈低矮的结节。

Alloptox 与 Kenyalagomys 的演化关系 在以上的分支系统学分析中, 亚洲的 *Alloptox* 与非洲的 *Kenyalagomys* 之间具有很近的亲缘关系, 表明在新近纪早期亚洲与非洲鼠兔科动物之间有交流。 *Alloptox* 最早的化石记录是产于河南淅川的 *A. xichuanensis* (刘丽萍、郑绍华, 1997) 和产于江苏泗洪的 *A. sihongensis* (吴文裕, 1995), 时代为 MN4 或稍早。在地理分布上, *Alloptox* 已知的各化石种广泛分布于亚洲, 从西亚的土耳其到我国的新疆、甘肃、宁夏、内蒙古、河南、江苏直至蒙古都有分布。 *Kenyalagomys* 分布于非洲, 目前共记载有 3 个种, 早中新世的 (大约相当于 MN4 的早期) *K. rusingae* 和 *K. minor* (MacInnes, 1953), 产于非洲东部肯尼亚的 Rusinga; 中中新世的 (大约相当于 MN7) *K. mellalensis* (Janvier and Muizon, 1976) 产于非洲北部摩洛哥的 Beni Mellal。从时代上来看, *Alloptox* 和 *Kenyalagomys* 几乎是同时分别出现于亚洲和非洲大陆, 而最早的鼠兔类出现在亚洲, 为产于我国鄂尔多斯“San-tao-ho”晚渐新世的 *Bohlinotona pusilla* (Erbajeva and Sen, 1998) 和甘肃“Taber-buluk”晚渐新世的 *Sinolagomys* (Bohlin, 1942)。 Muizon (1977) 和童永生 (1989) 根据牙齿形态的相似性都曾认为 *Kenyalagomys* 是从 *Sinolagomys* 演化而来。吴文裕 (1995) 也曾认为 *Alloptox* 可能起源于 *Sinolagomys ulungurensis* (童永生, 1989) 或与其相近的种。笔者认为 *Alloptox* 和 *Kenyalagomys* 可能起源于共同的祖先, 都是由 *Sinolagomys* 或是与其相近的鼠兔属种演化而来, *Kenyalagomys* 的鼠兔祖先很可能起源于亚洲, 在新近纪早期迁入非洲。

在 Agenian-Orleanian (大约 MN3-MN4) 期间, 非洲板块与欧亚板块发生碰撞, 形成一个

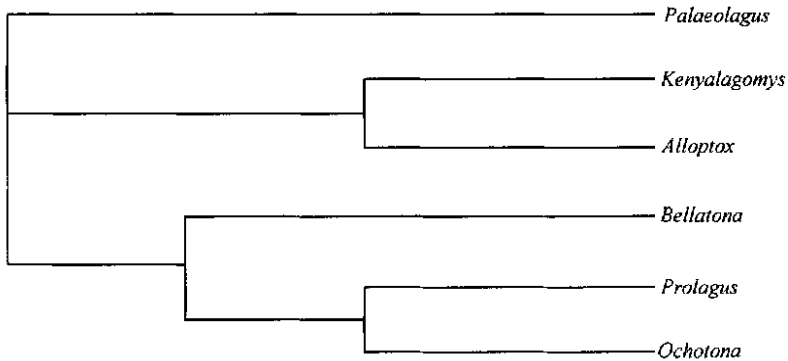


图 4 跳兔系统发育关系

Fig. 4 Phylegenetic relationship of *Alloptox*

连接欧亚与非洲大陆的大陆桥 (*Gomphotherium* Landbridge), 欧亚与非洲大陆间的动物群通过该大陆桥扩散迁徙。在这次迁徙事件中, 非洲的一些哺乳动物如嵌齿象、狭鼻猿类等通过该大陆桥迁徙至欧亚大陆 (Bernor et al., 1988; Rögl, 1998; Harrison and Gu, 1999), 而起源于亚洲的 *Kenyalagomys* 的鼠兔祖先可能就是在本次迁徙事件中由亚洲迁至非洲, 在东非繁衍。

致谢 在研究和写作过程中, 导师吴文裕和叶捷给予全面指导, 使笔者受益匪浅; 孟津老师对本文初稿提出宝贵意见; 郑绍华、张兆群、邱铸鼎、李传夔、童永生等老师提供参考资料方面的帮助和指导; 做支序分析时得到张江永、金昌柱老师以及倪喜军和王原的大力帮助, 徐星对本文的写作提出建设性意见; 在中科院动物所观察现生标本期间, 冯祚建老师给予了热情接待和指导。长绍武和曹强先生修理标本, 黄金玲女士绘制插图。在此, 笔者对以上诸位表示最衷心的感谢!

THE CRANIAL MORPHOLOGY AND PHYLOGENETIC RELATIONSHIP OF *ALLOPTOX GOBIENSIS* (LAGOMORPHA, OCHOTONIDAE)

WU Shao-Yuan

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044)

(The Graduate School of Chinese Academy of Sciences Beijing 100039)

Key words Tongxin of Ningxia, Middle Miocene, Ochotonidae, *Alloptox*, skull

Summary

Lagomorpha Brandt, 1885

Ochotonidae Thomas, 1897

Alloptox Dawson, 1961

Alloptox gobiensis (Young, 1932)

Locality and horizon Tongxin County, Ningxia Hui Autonomous Region, China; Hongliugou Formation, Middle Miocene.

Description Skull: The incisive foramen, narrowing anteriorly, is confluent with the palatal foramen. Inside the joint-foramen a bony lamina, which is formed by nasal septum and vomer, completely separates this foramen in the middle line. The nasal bone is slightly narrower posteriorly than anteriorly. The nasal-frontal suture terminates at a point between the anteroventral margin and antero-dorsal margin of the orbit.

A large acute triangular opening occurs on the lateral surface of the maxilla. The smallest angle of this triangle points anteriorly. Below the opening is a lacework of bone. The infraorbital foramen is situated above P2 and below the lacework of bone, in a more forward position to the anterior zygomatic root than in *Ochotona*. The strongly hypsodont cheek teeth extend into the maxillary tuberosity that contacts the zygoma along the entire length of the tuberosity. The palatine component of the palatal bridge is reduced, as opposed to *Ochotona* in which the maxillary component of the palatal bridge is reduced. A pair of premolar foramina is situated in the maxilla, the position of which varies in different specimens at somewhere between P3 talon and P4 trigon. The palatine-maxillary suture appears like shallow W. The choana is narrow, and ends anteriorly at the level of M1. The two walls of choana are nearly parallel. The anterior lacerum foramen is a long fissure. The basisphenoidale and the presphenoidale extend a process into this foramen respectively. The process from the basisphenoidale is much longer and thinner than that from presphenoidale, and a very small foramen appears at the posterior root of the basisphenoidale process.

The zygoma is a vertical tabulate bone, with a deep anterolateral masseter concavity and a well-developed ventral process. The jugal has a long tapering process posterior to the posterior zygomatic root. The jugal process of squamosal borders the orbit ventroposteriorly. Posterior to the zygomatic root the squamosal extends back along the parietal and terminates above the meatus.

The roof of the skull formed by frontal and parietal is relatively flat. The frontal is wide. The two sides of frontal, which form the dorsal border of the orbit, are nearly parallel. The most conspicuous feature of the frontal of *Alloptox* is that the supraorbital ridge starts near the premaxilla-frontal suture and extends backwards along the upper margin of the orbit. The temporal crest is well developed, which starts after the posterior zygomatic root, extends backwards along the whole length of the parietal-squamosal suture. There is a distinct depression in the posterior area of parietal. This is bounded posteriorly by a ridge along the parietal-supraoccipital suture, and a distinct crest is present along the posterior part of the sagittal parietal suture. No specimens of *Alloptox* show a separate interparietal. The supraoccipital extends back in approximately the same plane as the parietals for a long distance. The nuchal crest along the posterior margin of supraoccipital is well developed. The occipital is almost vertical, and considerably higher than that of *Ochotona*. There is a conspicuous external occipital crest from the nuchal crest to the foramen magnum along the sagittal line. Lateral to the external occipital crest the occipital surface is pitted, which seems to serve for the muscle attachment. The basioccipital surface is slightly depressed. The medial ridge of basioccipital is well developed, which is higher posteriorly than anteriorly, and terminates half length of the basioccipital.

In the orbitosphenoid the optic foramen is confluent with that of the other side, and forms a large inter-orbital fenestra as in other lagomorphs. Behind the orbit fissure five foramina pierce the alisphenoid in a row. Between the first two foramina there is also a small foramen on a relatively high position. The third and fourth foramina are separated externally by a narrow bony splint, but connect with each other internally.

The bulla is rounded and high, and proportionately larger than that in modern *Ochotona*. The meatus is short, as in *Ochotona*. Lateral to the basioccipital the walls of bulla are pierced by the external carotid foramen. The internal structure of bulla is not preserved very well, but it seems that the wall of bulla is not a mass of spongy bone, as in *Ochotona*. The bulla is thin walled. The jugur-

lar foramen, which occurs between the bulla and occipital condyle, is small and rounded. This condition is in contrast to other lagomorphs, in which the jugular foramen is a long fissure. Above the jugular foramen, there is another small foramen penetrating the bulla. Other lagomorphs have no such a foramen in the same area. The hypoglossal foramen, which is located just behind the jugular foramen, is smaller than the jugular foramen.

Mandible: The mandible is more similar to that of leporids than that of *Ochotona*. The horizontal ramus is higher posteriorly than anteriorly on the labial surface, its greatest depth is at the level of m3. There is a distinct groove along the anterior surface of the ascending ramus, and the coronoid process is a laminal bone derived from the outer flange of the groove, and curves slightly inwards. On the lingual surface of the horizontal ramus the incisor socket forms a massive curved swelling. This swelling becomes apparent posterior to the symphysis and ends below m2. The diastema is relatively long, and bends upwards. Two distinct mental foramina are present, one below p3 and the other is lower and below m1. Between the two mental foramina there are numerous smaller subsidiary foramina. The condyle protrudes laterally at the anterior part and tapers posteriorly. The angular process is relatively long.

Phylogenetic analysis According to Erbajeva (1994) the family Ochotonidae consists of two subfamilies: Sinolagomyinae and Ochotoninae. *Alloptox* was assigned to Ochotoninae, which is probably derived from a primitive species of *Bellatona*. In order to test her hypothesis, I conducted a preliminary phylogenetic analysis based on cranial characters (Table 3 ~ 4).

Table 3 List of the transformation series

- 1) Skull roof flat (0) arched (1)
- 2) Nasal widens posteriorly (0) equal wide anteroposteriorly (1) narrow posteriorly (2)
- 3) Lateral margin of the nasal extends further caudal than any of the rest of the bone and ends in a sharp point (0) posterior end of the nasal gently rounded and its most posterior point is medially positioned (1)
- 4) Frontal wide anteriorly (0) equally wide anteroposteriorly (1) wide posteriorly (2) contract in the middle of the interorbit region (3)
- 5) Supraorbital process present (0) absent (1)
- 6) Supraorbital ridge absent (0) present (1)
- 7) One infraorbital foramen (0) two infraorbital foramina, of which the lower one is slightly in advance of the upper one (1) two infraorbital foramina, of which the small one is just in front of the large one (2)
- 8) On lateral surface of maxilla a large triangular opening is absent (0) present (1)
- 9) The triangular opening on the lateral surface of the maxilla is an acute triangle, the smallest angle points forwards (1) acute triangle, the smallest angle points backwards (2) right triangle, the smallest angle points forwards (3) right triangle, the smallest angle points backwards (4)
- 10) A lacework of fenestrated bone below the large triangular opening absent (0) present (1)
- 11) The maxillary tuberosity is isolated from zygoma (0) part of the tuberosity free of the zygoma (1) the tuberosity contacts the zygoma completely (2)
- 12) The ventral process of the zygoma scarcely developed (0) well developed (1)
- 13) On the anterior part of the lateral surface of the zygoma a circular pit present (0) absent (1)
- 14) The posterior extension of zygoma short (0) long (1)
- 15) The optic foramina confluent with each other (0) remain separate (1)
- 16) An apparent crest along the parietal-supraoccipital suture absent (0) present (1)
- 17) A deep depression in the posterior area of parietal and a sagittal ridge absent (0) present (1)
- 18) Interparietal bone present (0) absent (1)
- 19) The supraoccipital well developed (0) scarcely developed (1)
- 20) Nuchal crest and external occipital crest well developed (0) scarcely developed (1)
- 21) The incisive foramen confluent with the palatal foramen (0) separated from palatal foramen (1)
- 22) The maxillary component is reduced in palatal bridge (0) the palatine component is reduced in palatal bridge (1)
- 23) In palatal bridge the maxillar-palatine suture appears like a shallow W shape (0) straight (1)
- 24) Premolar foramen absent (0) present (1)
- 25) External carotid foramen present (0) absent (1)
- 26) Jugular foramen is a small rounded one (1) a long fissure (2)
- 27) The auditory meatus long (0) short (1)
- 28) The labial surface of the mandibular horizontal ramus is higher posteriorly than anteriorly (0) highest at the level of p3 (1)
- 29) A distinct groove on the anterior border of the ascending ramus present (0) absent (1)

30) The coronoid process is a lamina bone derived from the outer flange of the anterior surface of the ascending ramus, and curves slightly inwards (0) the coronoid process is a low, thickened tuber, situated on the midway of the anterior surface of the ascending ramus (1)

I code these characters for *Alloptox*, *Kenyalagomys*, *Bellatona*, *Prolagus* and *Ochotona*. *Palaeolagus* is defined as outgroup on the basis of descriptions given by Wood (1940) and Dawson (1958). The character state polarity is determined by the method of outgroup comparison. Code “?” indicates the characters that were not preserved. The two character states of character 1 and character 21 both exist in *Ochotona*. I also code those two characters as “?” for *Ochotona*. The data-matrix has been conducted by implementation of Exhaustive search (all multistate characters unordered) using PAUP 4.0. beta. One most parsimonious tree is produced, with a tree length of 44 steps and a consistency index of 0.8636.

Table 4 Data Matrix

<i>Palaeolagus</i>	00000	00000	00000	00000	00000	?0000
<i>Kenyalagomys</i>	011 ?1	11111	21111	11100	0111 ?	?0000
<i>Bellatona</i>	02131	00140	?11 ?0	?????	0011 ?	??100
<i>Alloptox</i>	02111	10111	21110	11100	01010	11000
<i>Prolagus</i>	12121	12121	21110	00111	10010	20111
<i>Ochotona</i>	?2131	00130	11110	00011	?0111	21111

The result of the phylogenetic analysis demonstrates that *Alloptox* and *Kenyalagomys* form a monophyletic group. *Bellatona*, *Prolagus* and *Ochotona* form another monophyletic group. The current analysis supports Erbajeva's (1994) view that the family Ochotonidae consists of two subfamilies. But *Alloptox* is closer to *Kenyalagomys* than to *Bellatona*, and should be assigned to subfamily Sinolagomyinae; *Bellatona* and *Prolagus* should belong to subfamily Ochotoninae, which differs from Erbajeva's (1994) classification. This revised analysis excludes that *Alloptox* derived from *Bellatona*. *Alloptox* is probably derived from a primitive species of the subfamily Sinolagomyinae.

As mentioned above, the Asiatic form *Alloptox* is closely related with the North African form *Kenyalagomys*. This indicates a fauna exchange between both continents.

The genus *Alloptox* consists of six species and shows a wide Asian distribution from Turkey to Eastern China. The genus *Kenyalagomys* consists of three species and distributes in North and Eastern Africa. The Early Miocene (MN4 or earlier) forms, *A. xichuanensis* (Liu and Zheng, 1997) and *A. sihongensis* (Wu, 1995), are the earliest known fossil records of *Alloptox*. *K. rusingae* and *K. minor* (MacInnes, 1953) from Early Miocene (MN3-MN4) of Eastern Africa are the oldest known species of *Kenyalagomys*. The Asiatic form *Alloptox* and the African form *Kenyalagomys* appeared almost at the same geological age. Muizon (1977) and Tong (1989) conclude that *Kenyalagomys* was derived from *Sinolagomys* and had an Asian origin in consideration of the similarity in dental morphology. Wu (1995) considered that *Alloptox* was probably derived from *Sinolagomys ulunguensis* (Tong, 1989) or a species close to it based on dental similarity. Therefore, *Alloptox* and *Kenyalagomys* are probably derived from a common ancestor, *Sinolagomys* or a form closely related to *Sinolagomys*. It seems that the ancestor of *Kenyalagomys* originated in Asia and migrated to Africa in the early Neogene.

The collision of the Afro-Arabian plate with Eurasia during Aegian-Orleanian established an intermittent land connection between Arabia and Southwest Asia. That allowed successive migrations of African mammals into Asia and Europe during the early Miocene. This introduced the African proboscideans and primates to Eurasia (Bernor et al., 1988; Rögl, 1998; Harrison and Gu, 1999). The ancestor of *Kenyalagomys* probably immigrated to Africa in this migration event.

References

- early Eurasian catarrhines. *J Hum Evol*, **17**:339 ~ 358
- Bohlin B, 1942. The fossil mammals from the Tertiary deposit of Taber-buluk, western Kansu. Part 1, Insectivora and Lagomorpha. *Paleont Sin N S C*, (8):1 ~ 113
- Boule M, Teilhard de Chardin P, 1928. Le Paleolithique de la Chine (Paléologie). *Arch Inst Paléont Humaine (Paris) Mémoires*, **4**:1 ~ 138
- Dawson M R, 1958. Later Tertiary Leporidae of North America. *Univ Kansas Paleont Contrib Vertebr*, **6**:19 ~ 37
- Dawson M R, 1961. On two ochotonids (Mammalia, Lagomorpha) from the later Tertiary of Inner Mongolia. *Am Mus Novit*, (2061):1 ~ 15
- Dawson M R, 1969. Osteology of *Prolagus sardus*, a Quaternary ochotonid (Mammalia, Lagomorpha). *Palaeovertebrata*, **4**:157 ~ 190
- Erbajeva M A, 1994. Phylogeny and evolution of Ochotonidae with emphasis on Asian ochotonids. In: Tomida Y, Li C K, Setoguchi T eds. Rodents and lagomorph families of Asian origins and diversification. Tokyo: National Science Museum. 1 ~ 13
- Erbajeva M, Sen S, 1998. Systematics of some Oligocene Lagomorpha (Mammalian) from China. *Neues Jahrb Geol Palaönt Monatsch*, **2**:95 ~ 105
- Harrison T, Gu Y, 1999. Taxonomy and phylogenetic relationships of early Miocene catarrhines from Sihong, China. *J Hum Evol*, **37**:225 ~ 277
- Janvier P, Muizon C de, 1976. Les lagomorphes du Miocène de Béni Mellal, Maroc. *Géol méditerranéenne*, **3**(2):87 ~ 90
- Li C K(李传夔), 1978. Two new lagomorphs from the Miocene of Lantian, Shanxi. *Profess Paper Stratigr Palaeont (地层古生物论文集)*, **7**:143 ~ 146 (in Chinese with English summary)
- Liu L P(刘丽萍), Zheng S H(郑绍华), 1997. Note on the Late Cenozoic lagomorphs of Danjiang Reservoir Area in Hubei and Henan. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **35**(2):130 ~ 144 (in Chinese with English summary)
- MacInnes D G, 1953. The Miocene and Pleistocene Lagomorpha of East Africa. *Brit Mus (Nat Hist) Fossil Mammals of Africa*, (6):1 ~ 30
- Muizon C de, 1977. Révision des Lagomorphes des couches à *Baluchitherium* (Oligocène supérieur) de Sar-tao-ho (Ordos, Chine). *Bull Mus Natl Hist Nat Sect C, Sci Terre*, Ser 3, **488**:265 ~ 294
- Qiu Z D(邱铸鼎), 1985. A new ochotonid from Nihewan Bed of Yuxian, Hebei. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **23**(4):276 ~ 286 (in Chinese with English summary)
- Qiu Z D(邱铸鼎), Li C K(李传夔), Wang S J(王士阶), 1981. Miocene mammalian fossils from Xining Basin, Qinghai. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **19**(2):156 ~ 173 (in Chinese with English summary)
- Rögl F, 1998. Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys Seaways (Oligocene to Miocene). *Ann Nat Hist Mus Wien*, **99A**:279 ~ 310
- Tong Y S(童永生), 1989. A new species of *Sinolagomys* (Lagomorpha, Ochotonidae) from Xinjiang. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **27**(2):103 ~ 116 (in Chinese with English summary)
- Unay E, Sen S, 1976. Une nouvelle espèce d'*Alloptax* (Lagomorpha, Mammalia) dans le Tortonien de L'Anatolie. *Bull Miner Res Exp Inst Turkey*, **85**:145 ~ 149
- Wood A E, 1940. The Mammalian fauna of the White River Oligocene. Part 3. Lagomorpha. *Am Philos Soc Trans N S*, **28**(3):271 ~ 362
- Wu W Y(吴文裕), 1995. The Aragonian vertebrate fauna of Xiacaowan, Jiangsu —9. Ochotonidae (Lagomorpha, Mammalia). *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **33**(1):47 ~ 60 (in Chinese with English summary)
- Wu W Y(吴文裕), Ye J(叶捷), Zhu B C(朱宝成), 1991. On *Alloptax* (Lagomorpha, Ochotonidae) from the Middle Miocene of Tongxin, Ningxia Hui Autonomous Region, China. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **29**(3):204 ~ 229 (in Chinese with English summary)
- Yang A F(杨安峰), 1979. Anatomy of the Rabbit. Beijing: Science Press. 15 ~ 23 (in Chinese)
- Yüng C C, 1932. On a new ochotonid from north Suiyuan. *Bull Geol Soc China*, (11):255 ~ 258
- Zhou X Y(周晓元), 1988. Miocene ochotonid (Mammalia, Lagomorpha) from Xinzhou, Shanxi. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **26**(2):139 ~ 148 (in Chinese with English summary)