

中国晚第三纪小哺乳动物区系史

邱铸鼎

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要 长期以来认为中国动物区系的分化直到第四纪才开始明显。上第三系哺乳动物化石的发现表明,晚第三纪时中国小哺乳动物的地理分布,不仅发生了南北分异,而且出现了东部和西部的分化。一个与现代东洋界相似和一个与古北界相似的动物区系在晚第三纪时就已经相当清楚了。我国动物区系分化是一个逐渐而稳定的过程,它与青藏高原的形成和抬升密切相关。

关键词 中国,晚第三纪,小哺乳动物区系

中图法分类号 Q915.87, Q915.7

一、引言

根据现代动物地理分布的研究,中国陆生动物区系分属古北界和东洋界。两个区系大体以秦岭—淮河一线分开:古北界包括东北、华北、蒙新地区和青藏高原,为温带动物分布地区;东洋界包括华中、华南、云贵高原和横断山地区,为热带、亚热带动物分布地区。

现在的动物区系是动物分布长期分异和演变的结果。古哺乳动物学的研究表明,古新世和始新世,尤其是中始新世时中国南、北方有许多相同科,甚至相同属的哺乳动物(童永生等,1995)。这似乎说明当时我国动物区系的分异不甚明显。而更新世时,特别是更新世中、晚期,华南和华北在哺乳动物组成上有很大的不同:一个具有现代东洋界特征的南方大熊猫—剑齿象动物群,和一个十分接近现代古北界的北方温带草原—森林草原型动物群,使我国动物区系的界线泾渭分明。那么,我国哺乳动物从中始新世到更新世所经历的四千多万年的演变过程中,分布上出现明显的南北差异始于何时呢?以往一般认为:我国动物区系的南北分化在第三纪后期还不清楚,上新世时(包括现时的晚中新世)基本上都属于一个“三趾马动物区系”,这种差异直到第四纪才开始明显(周明镇,1964;裴文中,1957;张荣祖,1979)。

确实,在我国广泛出露的晚第三纪陆相沉积物中富含三趾马(*Hipparion*)及常常与其伴生的大唇犀(*Chilotherium*)、鬣狗(*Hyaena*)和嵌齿象(*Gomphotherium*)等动物化石,很显然在中新世晚期和上新世期间,三趾马及其它一些哺乳动物分布于我国的广大地区。但上述动物都只是当时的一些广布属,就象现代古北区和东洋区都生活着相同的属一样,

它们的存在,并不说明现代的华北和华南就属于同一个动物区系。

动物区系的划分,依据动物亲缘关系的远近,在“界”一级上,至少具备以下两个特征:

(1)在动物组成上应有一系列特有的科或个别特有目。这里强调的是高级分类阶元上的特有,因为一个区域的隔离时间越长,其特有生物的分类等级就可能越高。高级分类阶元是依据形态学上的共同特征而确定的,它虽然带有强烈的主观性,但与低级分类阶元相比却能较客观地反映一个动物群体亲缘关系的亲近性,较真实地揭示群体演变过程中空间上的联系。

(2)区系间往往有妨碍动物交流的地理屏障,如海洋或山脉等。如果这些屏障不存在,必有两个区系动物互相渗透的地带。这个地带也常称过渡区。

现代和第四纪时,我国南、北的两个动物区系显然具有这两个特征。如果说晚第三纪时我国存在动物区系上的南、北分化,那么当时的动物组成和分布也应该具有以上特征。为了说明我国南北动物区系的分化在三趾马繁盛时期,甚至在三趾马出现之前就已经相当清楚了,本文将通过近年在我国所发现的晚第三纪小哺乳动物化石,分析中国这一时期小哺乳动物大体的地理分布与区系特征。

这里所说的小哺乳动物,系指我国自晚第三纪以来就已出现了的攀鼯目、食虫目、翼手目、啮齿目和兔形目。这些目除攀鼯目仅见于东洋界外,其余在我国既见于东洋界,也见于古北界。尽管部分小哺乳动物对自然环境适应很强,分布甚广,如啮齿目动物几乎遍布陆地上除极地和大洋洲外的每一个角落,但由于小型动物克服生物分布的阻限能力(ability of barriers)相对比大、中型动物弱,在长期的演化和替代过程中相对易受周围环境的制约,其类元的亲缘关系与自然环境的关联性更为明显。这样,低级分类阶元的动物群体的地理分布范围自然相对较窄。小哺乳动物这种分布上较为明显的局限性也许还有其它目前难以解析的原因,但至少存在着这样一个事实,即在世界现生陆栖哺乳动物中,为全北界和古北界特有或主要分布的 8 科〔河狸科(Castoridae)、月鼠科(Seleviniidae)、睡鼠科(Gliridae)、林跳鼠科(Zapodidae)、跳鼠科(Dipodidae)、鼯鼠科(Siphneidae)、鼯形鼠科(Spalacidae)和鼠兔科(Ochotonidae)〕中,无一为大、中型哺乳动物,为东洋界特有的 4 科〔树鼯科(Tupaiaidae)、猪尾鼠科(Platacanthomyidae)、眼镜猴科(Tarsiidae)和大熊猫科(Ailuropodidae)〕中也有两科是小哺乳动物。这一事实也许有助于说明小哺乳动物在确定区系属性中具有相当重要的作用和意义。

目前在我国发现的晚第三纪小哺乳动物化石地点已有 30 多个(图 1),其中含化石种类较多、较典型的地点有青海谢家(早中新世)、江苏泗洪(早中新世)、内蒙古通古尔(中中新世)、云南禄丰(晚中新世)、西藏吉隆(晚中新世)、内蒙古二登图(晚中新世)、山西榆社(晚中新世—上新世)、内蒙古比例克(早上新世)和河北稻地(晚上新世)。这些地点的时代跨越了中新世到上新世的每一个时期,它们既分布于我国现代典型的古北区(谢家、通古尔、吉隆、二登图等)也有发现于典型的东洋区(禄丰),还有属于现代两区系间的过渡地带(泗洪)。虽然目前所发现的化石地点及标本还不足以将我国这一时期动物区系及其连续的演变历史完全勾画出来,但可窥视到晚第三纪动物群的基本面貌及动物区系分化的大体情况。

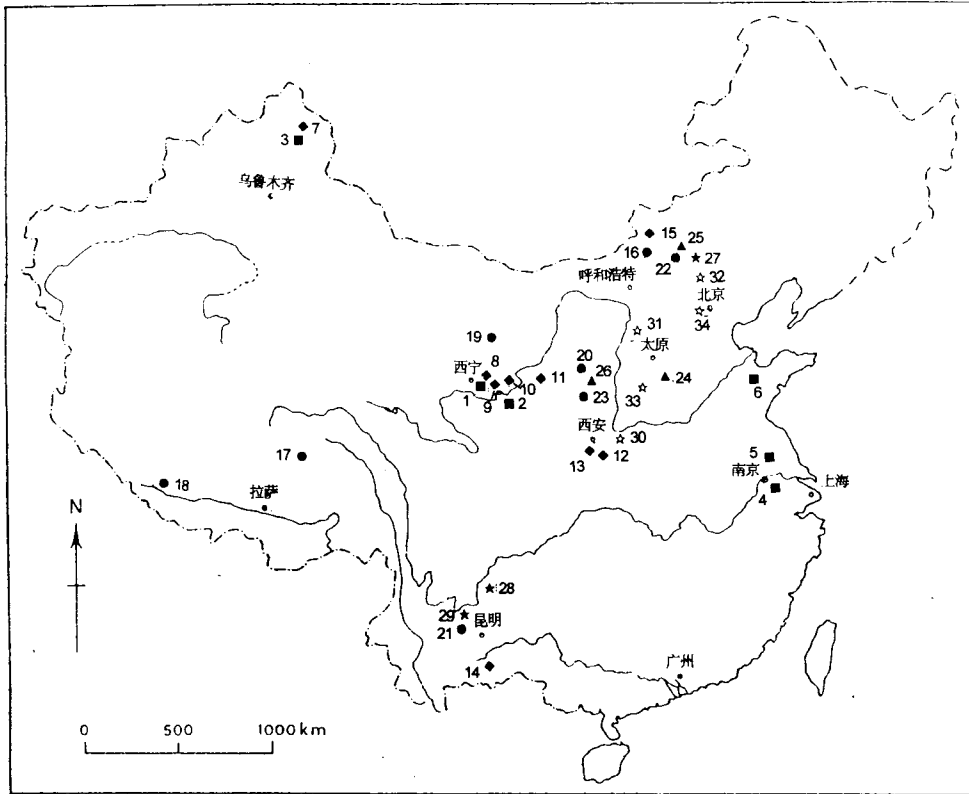


图1 中国晚第三纪小哺乳动物化石地点分布图

Fig.1 Neogene micromammalian localities of China

- 早中新世 (Early Miocene): 1. 谢家(Xiejia); 2. 兰州(Lanzhou); 3. 索素泉(Suosuoquan);
4. 方山(Fangshan); 5. 下草湾(Xiacaowan); 6. 山旺(Shanwang);
- ◆ 中中新世 (Middle Miocene): 7. 哈拉玛盖(Halamagai); 8. 担水路(Danshuilu);
9. 李二堡(Lierbao); 10. 咸水河(Xianshuihe); 11. 同心(Tongxin); 12. 寇家村(Koujiacun);
13. 冷水沟(Lengshuigou); 14. 开远(小龙潭)(Kaiyuan); 15. 通古尔(Tunggur);
- 晚中新世 (Late Miocene): 16. 阿木乌苏(Amuwusu); 17. 布隆(Bulong);
18. 吉隆(Jilong); 19. 松山(Songshan); 20. 庆阳(Qingyang);
21. 石灰坝(Shihuiba); 22. 二登图(Ertemte); 23. 泾川(Jingchuan);
- ▲ 晚中新世 - 上新世 (Late Miocene - Pliocene): 24. 榆社(Yushe);
25. 哈尔鄂博(Harr Obo); 26. 雷家河(Leijiahe);
- ★ 早上新世 (Early Pliocene): 27. 比例克(Bilike); 28. 昭通(Zhaotong); 29. 元谋(Yuanmou);
- ☆ 晚上新世 (Late Pliocene): 30. 游河(Youhe); 31. 静乐(Jingle); 32. 稻地(Daodi);
33. 丁村(Dingcun); 34. 周口店顶盖层(Cap Travertine of Zhoukoudian)

二、中国晚第三纪小哺乳动物在系统上的区域分布差异

一般地说,一个动物区系“界”的确定是视其有无一系列特有的高阶元类群如科、目,但小哺乳动物“目”的数量有限,因此在下述的动物区系特征分析中,重点放在特有科和个别特有的属。

我国现生小哺乳动物科一级的分布,除部分广布科外,古北区和东洋区有明显的不同。古北区为北方类型;东洋区为南方类型。前者有全北界特有、古北界特有和古北区主要分布的科;后者有东洋界特有、旧大陆热带—亚热带特有和主要分布的科。哺乳动物化石的研究表明,我国现生小哺乳动物大部分科在中新世时就已先后出现,现生所有的科和大部分属到上新世末期已经存在(童永生等,1995),这为讨论晚第三纪小哺乳动物的组成及动物区系的特征提供了有利条件。

1. 南北地区上的分异

早中新世 我国早中新世的小哺乳动物地点主要发现于西北地区的甘肃、青海和新疆,在现代动物地理区划上属于典型的古北界,而属于现代东洋界的地点迄今还未发现。

在西北发现的小哺乳动物可以青海谢家动物群和甘肃兰州动物群为代表,这两个动物群所发现的小哺乳动物化石有猬科(Erinaceidae)、速掘鼠科(Tachyoryctoididae)、梳趾鼠科(Ctenodactylidae)、查干鼠科(Tsaganomyidae)、松鼠科(Sciuridae)、林跳鼠科、仓鼠科(Cricetidae)、兔科(Leporidae)和鼠兔科(李传夔、邱铸鼎,1980;邱占祥、谷祖纲,1988)。速掘鼠科、梳趾鼠科和查干鼠科都是渐新世繁盛一时的小哺乳动物,化石几乎只见于内蒙古和西北地区,它们于中中新世前先后绝灭,其它科则延续至今。林跳鼠科和鼠兔科是现代全北界特有的科,在我国分布于温带地区;仓鼠科主要生活于全北区,我国的现生种只见于长江以北;这里发现的松鼠是一种地松鼠,类似于现代非洲西北部干旱地区的非洲地松鼠(*Xerus*);猬科的成员显然属于刺猬亚科(Erinaceinae)的种类,在我国该亚科的现生属种主要分布于北方。从上看来,西北地区早中新世小哺乳动物群中所含的现生科,除广布的松鼠科和兔科外,都是属于古北界特有或分布于长江以北的科,这表明当时北方小哺乳动物群已具有浓厚的现代古北界的特色。

中中新世 中中新世的小哺乳动物地点也主要发现于华北的内蒙古(邱铸鼎,1996)、陕西(李传夔,1978)和西北地区的宁夏(吴文裕等,1991)、甘肃(Young,1927)、青海(邱铸鼎等,1981)和新疆(吴文裕,1988);南方发现中中新世小哺乳动物的地点只有云南开远,但迄今仅发现河狸科的化石(董颀,1987)。

北方的小哺乳动物化石可以发现于内蒙古通古尔的为代表,该地点处在现代动物地理区划的蒙新区东部草原亚区,属于我国现代典型的古北界地区(张荣祖,1979)。通古尔小哺乳动物群不仅是我国,而且是亚洲种类最多的一个中新世中期小哺乳动物群,迄今已发现有刺猬亚科(Erinaceinae)、鼯科(Talpidae)、鼯科(Soricidae)、翼手目未定科(Chiroptera Fam. incertae)、山河狸科(Aplodontidae)、松鼠科、河狸科、始鼠科

(Eomyidae)、睡鼠科、林跳鼠科、跳鼠科、仓鼠科和鼠兔科(邱铸鼎, 1996)。这些科除翼手目一未定科、一绝灭科(始鼠科)和一在旧大陆绝迹科(山河狸科)外, 都可以在现生动物中找到, 它们与现生科的地理分布关系如图2所示。

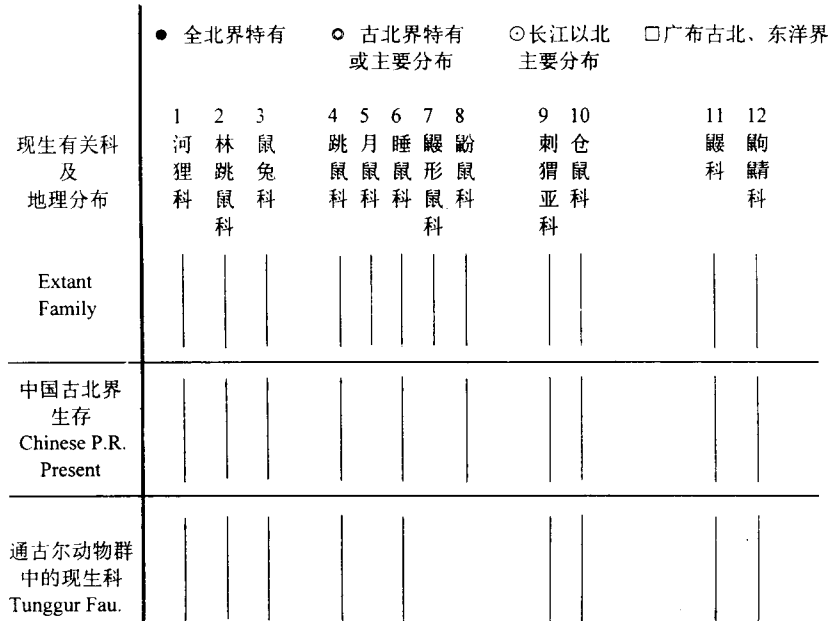


图2 通古尔中中新世小哺乳动物群中部分科与现生科的地理分布关系

Fig.2 Distribution relationships of the living families in the middle Miocene Tunggur Fauna to the related recent families

● Particular to H. R.; ◎ Restrict to or mainly distributed in P. R.;
 ○ Distributed to northern Yangtze River; □ Wide-ranging distribution

1. Castoridae; 2. Zapodidae; 3. Ochotonidae; 4. Dipodidae; 5. Seleviniidae;
 6. Gliridae; 7. Spalacidae; 8. Siphneidae; 9. Erinaceinae; 10. Cricetidae;

11. Talpidae; 12. Soricidae. P. R.=Palearctic Region; H. R.=Holarctic Region

现生小哺乳动物中, 为全北界特有的有三个科, 为古北界特有或主要分布的有五科(在这五科中, 仅睡鼠科有一属出现在旧热带界)。从图2可见, 在我国现生的小哺乳动物中, 除缺少古北界特有的月鼠科和鼯形鼠科外, 有这八科中的六个, 而且这六科都生活在我国的古北区。通古尔动物群有这六科中的五科, 缺少的只是中中新世尚未出现的鼯鼠科, 但在该动物群中已发现了鼯鼠科的祖先类型—近古仓鼠鼠(*Plesiodipus*)。通古尔动物群中很常见的刺猬亚科和仓鼠科, 正如前面所述, 现生种类主要分布于温带; 广布的松鼠科有主要出现于古北界的花鼠属(*Eutamias*)和阿特拉旱松鼠属(*Atlantoxerus*)。另一方面, 通古尔动物群中, 没有一个现代仅生存于华南热带—亚热带, 属于东洋界的科和属。这一事实说明了通古尔动物群具有浓厚的, 类似于现代古北界的色彩。它所反映的是一个与现代华北和西北相似的温带草原和森林草原的自然环境。

这时在南方的中中新世开远动物群，虽然发现很少的小哺乳动物化石，但所发现的大哺乳动物有猿类、猴类、河猪类和象类，这些都是现代东洋界或热带—亚热带分布的成员，指示的是一个热带—亚热带森林的自然环境。因此，可以断言，即使今后在云南地区发现中中新世的小哺乳动物群，其性质也绝不会与通古尔动物群的一致。

晚中新世 晚中新世的地点较多，主要分布于华北和西北；西南(包括西藏和云南)也有零星分布。比较典型的地点有属于现代典型的古北界的内蒙古化德二登图和东洋界的云南禄丰石灰坝。它们分别是我国北方和南方发现中新世晚期小哺乳动物种类

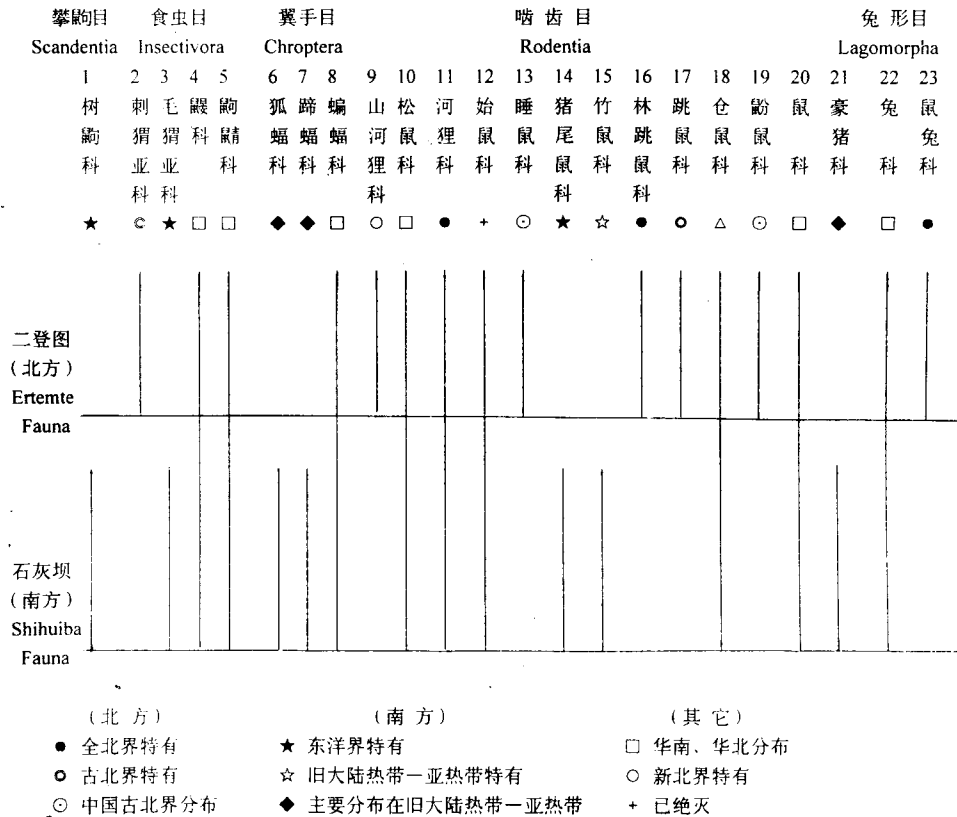


图3 晚中新世南、北方代表性小哺乳动物群的组成及其区系属性

Fig.3 Composition of micromammals of Lufeng (South China) and Ertemte (North China)

1. Tupaiidae; 2. Erinaceinae; 3. Echinossoricinae; 4. Talpidae; 5. Soricidae; 6. Pteropidae;
 7. Hipposideridae; 8. Vespertilionidae; 9. Aplodontidae; 10. Sciuridae; 11. Castoridae;
 12. Eomyidae; 13. Gliridae; 14. Platacanthomyidae; 15. Rhizomyidae; 16. Zapodidae; 17. Dipodidae;
 18. Cricetidae; 19. Siphneidae; 20. Muridae; 21. Hystricidae; 22. Leporidae; 23. Ochotonidae
- particular to Holarctic Region; ◎ Restrict to Palaearctic Region;
 ◎ Chinese Palearctic Region distribution; ★ Endemic to Oriental Region;
 ☆ Restrict to tropic—subtropic areas of the Old World; ◆ Distributed mainly in tropic—subtropic areas; □ Eurytopic family; ○ Restrict to Neoarctic Region; + Extinct family

最多的地点, 两个动物群也都含有三趾马及常见与其伴生的大哺乳动物(Fahlbusch *et al.*, 1983; 邱铸鼎等, 1985; 祁国琴, 1985)。

根据与国外, 特别是与欧洲研究工作做得比较深入的同时代哺乳动物群相比, 二登图动物群和石灰坝动物群似乎都能比较接近地反映当时动物群体的组成和面貌。北方的二登图动物群几乎是中中新世通古尔动物群的继续发展, 但新出现了鼯鼠科和鼠科(Muridae); 从石灰坝动物群看来, 南方现生的一些科, 如树鼯科、猪尾鼠科、竹鼠科(Rhizomyidae)和豪猪科(Hystricidae)等这时都已出现。图3示这两个动物群科一级的组成及其与现代动物区系的关系。

从图3可见, 石灰坝动物群和二登图动物群包括了目前我国上中新统中发现的5目22科小哺乳动物(猬科在这里分为刺猬亚科和毛猬亚科)。在这些动物中, 只有始鼠科绝灭, 山河狸科在我国虽然未能进入上新世, 但迄今仍有一属一种残存于北美西海岸的局部地区。就目一级来说, 仅攀鼯目(Scandentia)为现代东洋界所特有, 它出现于禄丰; 其它目既分布于古北界, 也出现于东洋界。

食虫目有三个科, 为我国现代两个动物区系所共有。但猬科有两个亚科, 其中刺猬亚科主要分布于古北界, 而毛猬亚科只分布于东洋界; 前者见于二登图动物群, 后者见于石灰坝动物群。

翼手目也有三个科, 其中蝙蝠科是现生的广布科, 它既出现于二登图动物群, 也出现于石灰坝动物群。而现代分布于华南, 属于旧大陆热带—亚热带分布的狐蝠科和蹄蝠科则只发现于禄丰石灰坝化石地点。

啮齿目最多, 共有13科, 属于现代的广布科仅有松鼠科和鼠科。属于现代全北界和古北界特有或主要分布的河狸科、林跳鼠科、睡鼠科和跳鼠科, 都只发现于二登图, 仅其中的河狸科在石灰坝动物群中有其代表。属于现代在中国仅分布于古北界的仓鼠科和鼯鼠科大量发现于二登图, 但仓鼠科的一属亦见于石灰坝。属于东洋界特有的猪尾鼠科和现代在中国南方分布, 属于旧大陆热带—亚热带特有的竹鼠科及豪猪科只发现于石灰坝, 无一在二登图出现。

兔形目两科中的鼠兔科的现生种类为全北界特有, 该科见于二登图, 在石灰坝未发现; 而广布的兔科则发现于二登图和禄丰化石地点。

从上可见, 禄丰石灰坝动物群所含有小哺乳动物, 就目一级而言, 仅有东洋界特有的攀鼯目, 就科和亚科一级来说, 它除含有古北界特有的河狸科和现生在我国只有古北界分布的仓鼠科外, 其它都为我国现代东洋界的科或亚科。这些属于现代南方分布的科或亚科, 虽然其中的竹鼠科和豪猪科在北方靠南部的山西榆社有所发现, 却无一见于二登图动物群。而二登图动物群虽未见目一级的特有小哺乳动物, 但在科一级, 除广布科外均为我国现代北方分布、属于全北界和古北界中所特有的科或亚科。

这些事实说明了晚中新世时, 我国南北方小哺乳动物在科一级的分异已相当的清楚。这种情况在两动物群相同科中的属也很相似, 如松鼠科中的属。

松鼠科是一类地史上出现较早而又相当保守的啮齿类动物, 对环境有严格的适应选择, 是指示生态环境很强的一类动物。因此, 该科的一些属在生态环境分析和区系划分中具有特殊的意义。

松鼠科有多种类型：树栖的树松鼠；丛林、地面生活的地松鼠；林间滑翔的鼯鼠。在现代的古北界和东洋界中分别有这三类松鼠，但它们各自有一些不同的属，区系分布界限分明。晚中新世二登图动物群和石灰坝动物群松鼠科中的现生属也有相似之处(图4)。

	树松鼠类型 (Tree squirrel)	地松鼠类型 (Ground squirrel)	
北方(N) 二登图动物群 (Ertemte Fauna)	<i>Sciurus</i> 松鼠属 (寒、温带)	<i>Eutamias</i> 花鼠属 (寒、温带)	<i>Spermophilus</i> 黄鼠属 (温带)
南方(S) 石灰坝动物群 (Shihuiba Fauna)	<i>Callosciurus</i> 丽松鼠属 (热、亚热带)	<i>Tamiops</i> 花松鼠属 (亚热带)	<i>Dremomys</i> 长吻松鼠属 (热、亚热带)

图4 晚中新世南、北方代表动物群中的树松鼠和地松鼠类型

Fig.4 Composition of tree squirrels and ground squirrels from the late Miocene localities of Shihuiba (South China) and Ertemte (North China)

二登图动物群中的三个属仍生活在现代的温带—寒温带，属于古北界分布的属。而石灰坝动物群中的三属生活在现代的热带—亚热带，属于东洋界分布的属。说明当时南方和北方松鼠科的组成不同，所指示的生态环境也不一样。

从以上华北和华南两个动物群的组成分析看，二登图动物群与通古尔动物群一样，指示着一个温带干旱、半干旱，以草原、森林草原为主的自然环境，它与现代古北界相似；而石灰坝动物群反映了一个热带—亚热带，以湿热森林为主的自然环境，与现代东洋界相似。说明在晚中新世时，我国南北方存在着两个性质不完全相同的动物群，表明当时小哺乳动物分布上的地区分异已相当清楚了。

上新世 上新世的小哺乳动物化石地点亦主要发现于北方，早上新世地点以内蒙古比例克、晚上新世以河北稻地为代表。南方的地点零星，所含化石种类也少。

华北上新世动物群很明显是晚中新世动物群的继续发展，如比例克动物群中科一级的组成几乎与二登图一样，所不同的只是始鼠科未被发现(可能在我国已绝灭)，而新出现了鼯科(Arvicolidae)。稻地动物群指示的同样是一个典型的古北区的自然环境。云南地区上新统中所发现的小哺乳动物虽然还不多，但指示的生态环境与晚中新世时是一致的，只是曾经于晚中新世仍分布在云南地区、十分繁盛的科氏仓鼠属(*Kowalskia*)至今也未在上新世的元谋动物群中被发现，似乎表明这时哺乳动物群的分化比起晚中新世时更为清楚了。

2. 南、北区系间的过渡地带

一个区系中任何一类动物都会有其分布界限，但不可能每一类动物的分布极限都出现在同一个地方，这样，在不受天然屏障阻隔的区系之间，必有相邻区系动物混生的过渡地带。因此，过渡地带在动物的组成上，除可能具特有的类型外，还应有相当数量相邻区系的动物类型。这是动物过渡区的主要特征。

在现代的古北界和东洋界之间，存在这样一个过渡区。如果晚第三纪华北和华南动物分布的区域差异是明显的，那么这时在华中也会存在这样一个过渡区。虽然华北已有不少中新世和晚中新世的小哺乳动物地点，可惜在我国中部地区所发现的晚第三纪地点还不多，只有江苏下草湾含有较多的小哺乳动物化石种类，这一化石组合代表我国一个较典型的早中新世动物群(下草湾动物群)，其小哺乳动物组成如图5所示。

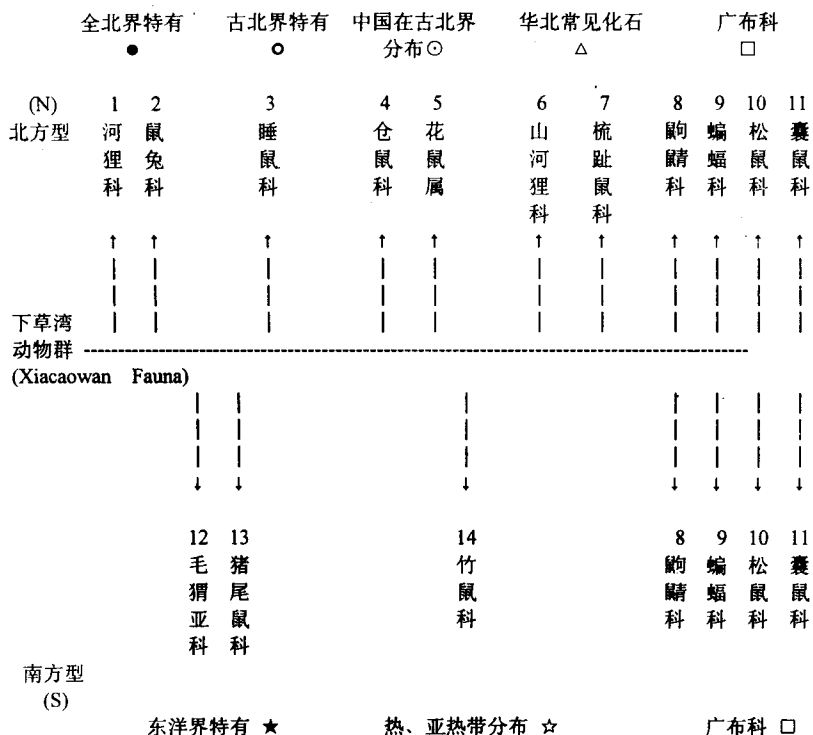


图5 早中新世下草湾小哺乳动物群的组成

Fig.5 Composition of the early Miocene Xiaocaowan micromammals

1. Castoridae; 2. Ochotonidae; 3. Gliridae; 4. Cricetidae; 5. Eutamias;
6. Aplodontidae; 7. Ctenodactylidae; 8. Soricidae; 9. Vespertilionidae;
10. Sciuridae; 11. Geomyidae(?); 12. Echinosoricinae; 13. Platacanthomyidae;
14. Rhizomyidae. Δ Fossil found in North China; Other symbols see Fig.4

就目前所知，下草湾动物群含有小哺乳动物化石13科(李传夔等，1983)，其中山河狸科、梳趾鼠科和囊鼠科(? Geomyidae)为绝灭或在东亚地区消失了的科，鼯鼠科、蝙蝠科和松鼠科为现生广布科。从图5可见，该动物群既有现代在全北界和古北界特有或主要分布的河狸科、鼠兔科和睡鼠科，又有东洋界特有的猪尾鼠科和毛猬亚科；既有在中国现代仅分布于长江以北的仓鼠科，也有仅分布在长江以南、属于热带—亚热带的竹鼠科。在上述我国消失了的科中，山河狸科和梳趾鼠科的化石主要发现于华北和西北；而囊鼠科最北发现于山东山旺(李传夔，1974)，往南则伸至泰国中新世的李盆地

(Mein and Ginsburg, 1985)。

以上的事实说明,地处华中的下草湾动物群,并存了相当数量属于现代古北界和东洋界特有的科,这种情况与上述通古尔、二登图和禄丰动物群形成鲜明的对照,显然是由于南北两个区系动物相互穿插的结果,表明了下草湾动物群具有两个动物区系过渡带动物组合的特征。

3. 东西部地区上的分化

我国东部和西部中新世小哺乳动物的分布情况,可以上述早中新世东部的下草湾动物群和西部的兰州、谢家动物群为例。

早中新世时,东部和西部动物群相同的科有梳趾鼠科、鼠兔科、松鼠科和仓鼠科,而这时不同的科要比相同的科多得多。前面已经提到,西部的速掘鼠科、塔塔鼠科(Tataromyidae)和查干鼠科的化石都只发现于内蒙古和西北地区,延续至今的刺猬亚科、林跳鼠科、仓鼠科和鼠兔科是具有浓厚的现代古北界特色的成员;下草湾动物群虽有一定数量属于现代古北界的科,但也掺杂了几个属于现代东洋界的成员。广布的松鼠科在西部为类似于现代非洲西北部干旱地区的旱地松鼠,而该科在东部有相当数量属于林间栖息的鼯鼠。很显然,西部动物群代表耐旱动物类型,反映的是一个温带干旱草原的自然环境;而东部动物群代表喜湿类型,指示了一个相对较为温热、湿润林木丛生的自然环境。

从上可见,中新世时我国小哺乳动物的分布,不仅发生了南北方分异,而且还出现了东部和西部的分化。这一分化似乎表明,早中新世时我国东部和西部地势、环境相差悬殊:东部海拔低,易受海洋暖湿气候影响;西部海拔较高,其高度可能已使夏季东南季风难以施加影响,因而使这一地区的动物和植被明显地不同于东部。受夏季季风的控制,东部地区成为南北方喜湿动物的通道。山旺动物群表明,这个通道向北至少伸达山东半岛(李传夔, 1974; 阎德发等, 1983; 邱铸鼎、孙博, 1988),成为古北界和东洋界动物分布上宽广的过渡地带。而西北地区已成为喜湿动物分布的明显障碍,只适于耐旱动物的生存与繁衍。

三、中国晚第三纪小哺乳动物区系的演化特征

我国小哺乳动物地理分布上的分异在晚第三纪时并非完全和现代一样,而是属于现代北方动物群的一些科依然混杂在南方的动物群中,属于现代南方动物群的一些科混在北方较靠南的一些动物群中,如现代在我国寒温带分布的河狸科,在云南从中中新世的开远动物群一直持续到上新世的昭通动物群,现代分布在北方的仓鼠科在晚中新世禄丰动物群中是数量较多的一种小哺乳动物;现代分布于热带-亚热带的竹鼠科和豪猪科都见于山西榆社的一些上新世地点(Teilhard, 1942; 弗林, 1993),竹鼠科直到上新世末期还生活在北方,而豪猪科在北方则延续到更新世中期。因此说,中国小哺乳动物的区系分化从中新世到现代是一个逐渐清楚的过程。

在区系的分化过程中,全球气候的变化显然对小哺乳动物的分布产生了影响,使一

些科的分布界限随着气温的变化而改变，这种变化在过渡地带反映尤为明显，具体表现在其范围的扩大或缩小。由于已发现的第四纪动物群较多，所以这一时期过渡地带随着气候的变化表现得较为清楚(计宏祥, 1994; 童永生等, 1996)。但是，北方晚第三纪小哺乳动物化石的研究表明，同一个区系内动物群的演替表现得相当稳定。如从丁家二沟动物群(中中新世早期) - 通古尔动物群(中中新世晚期) - 阿木乌苏动物群(晚中新世早期) - 二登图动物群(晚中新世晚期) - 哈尔鄂博动物群(晚中新世或早上新世动物群) - 比例克动物群、高庄动物群(早上新世) - 稻地动物群(晚上新世)，在动物群体的组成和属、种的更迭上都具有逐渐演变的特征。这种情况完全不同于欧洲北部第四纪的一些动物群，即群体的组成随着冰期的到来和消退而发生很明显的变化。这种演化上的相对稳定性在同一科内也表现得很明显，如在中亚地区自渐新世出现的鼠兔科，从中中新世的美兔(*Bellatona*) - 晚中新世早期的鼠兔(*Ochotona*) - 上新世的拟鼠兔(*Ochotonoides*)的这一支系，其牙齿冠高和构造在演化过程中的稳定性和逐渐变化表现得十分清楚(Qiu, 1987)。

我国动物区系自晚第三纪以来的稳定分化，以及我国东部地区古北界与东洋界的界线要比非洲古北界与旧热带界的界线的纬度高 10° 左右。这一事实，很容易使人想到可能与青藏高原的逐渐隆升及东南季风区的渐渐形成有关。应该说，动物的演化和区系的分异与动物本身的进化机制、古地理及气候环境等综合因素密切相关，没有青藏高原的隆起动物也会演化，区系照样存在。但可以肯定，青藏高原的形成，使得来自印度洋和太平洋的季风都难以直接影响到亚洲大陆的中心部位，必然导致这一地区荒漠化和我国自然环境产生区域分异。由于高原抬升，晚第三纪时广大的蒙新地区气候已变得干旱，植被趋于草原化，使那些适应草原和耐旱型动物得以繁衍。亚洲特有的、晚第三纪早中期出现的跳鼠科和晚期的鼯鼠科；以及自晚第三纪以来十分繁盛的鼠兔科，无疑是它们适应相对干旱草原的结果。这也是亚洲和欧洲动物群在组成上的一个不同点。欧洲虽属古北界，但自晚第三纪以来没有一个像亚洲中部这样干旱的草原环境，因此没有跳鼠科和鼯鼠科的分布，鼠兔科也未能延续至今；其特有的、相对喜湿的鼯形鼠科也未能侵入到亚洲。青藏高原的升起不仅影响了小哺乳动物的构成，而且为了适应高原的逐渐升起而引起环境的逐渐恶化和植被的改变，小哺乳动物自身包括牙齿在内的器官机能也随之发生了变化，中中新世以来鼠兔科和跳鼠科各种类牙齿的齿冠从低到高，构造从简单到复杂，无不与此有一定的内在关系。

四、结 论

1. 晚第三纪时，我国小哺乳动物的地理分布，不仅发生了南方和北方的分异，而且还出现了东部和西部的分化。

2. 在我国，一个与现代古北界相似和一个与现代东洋界相似的动物区系，在晚第三纪初就已经相当清楚了。这样的动物区系分化可能发生在渐新世或渐新世之前，比原先设想的要早得多。

3. 我国动物群的演变和现代动物区系的形成是一个逐渐的地史过程，这一过程与

青藏高原的逐渐隆升密切相关。

致谢 作者感谢本所同事李传夔、童永生、吴文裕、郑绍华、计宏祥、陈冠芳研究员，中国科学院地理研究所张荣祖研究员，动物研究所马勇研究员，昆明动物研究所王应祥研究员和西北高原生物研究所郑昌琳研究员阅读文稿，修改或提出宝贵意见。感谢美国哈佛大学 L. J. Flynn 博士修改英文概述。

参 考 文 献

- 计宏祥, 1994. 第四纪期间中国南北两大动物区系之间的过渡地带动物群. 地层学杂志, 18(4): 248 — 281
- 弗林 J, 1993. 山西榆社晚中新世竹鼠一新种. 古脊椎动物学报, 31(2): 95 — 101
- 李传夔, 1974. 山东临朐中新世啮齿类化石. 古脊椎动物与古人类, 12(1): 43 — 53
- 李传夔, 1978. 蓝田中新世兔形目化石. 地层古生物论文集, 7: 143 — 148
- 李传夔, 邱铸鼎, 1980. 青海西宁盆地早中新世哺乳动物化石. 古脊椎动物与古人类, 18(3): 198 — 214
- 李传夔, 林一璞, 顾玉珉等, 1983. 江苏泗洪下草湾中中新世脊椎动物群. ——化石地点暨近年的新材料简介. 古脊椎动物与古人类, 21(4): 313 — 327
- 祁国琴, 1985. 禄丰古猿化石地点地层概述. 人类学学报, 4(1): 55 — 69
- 邱占祥, 谷祖纲, 1988. 甘肃兰州—第三纪中期哺乳动物化石地点. 古脊椎动物学报, 26(3): 198 — 213
- 邱铸鼎, 1996. 内蒙古中新世小哺乳动物群. 北京: 科学出版社
- 邱铸鼎, 孙 博, 1988. 山东山旺新发现的小哺乳动物化石. 古脊椎动物学报, 26(1): 50 — 58
- 邱铸鼎, 李传夔, 王士阶, 1981. 青海西宁盆地中新世哺乳动物化石. 古脊椎动物与古人类, 19(2): 156 — 173
- 邱铸鼎, 韩德芬, 祁国琴等, 1985. 禄丰古猿地点的小哺乳动物化石. 人类学学报, 4(1): 13 — 32
- 吴文裕, 1988. 准噶尔盆地北缘中中新世啮齿类. 古脊椎动物学报, 26(4): 250 — 264
- 吴文裕, 叶 捷, 朱宝成, 1991. 记宁夏同心中中新世 *Alloptox*(兔形目, 鼠兔科), 古脊椎动物学报, 29(3): 204 — 229
- 张荣祖, 1979. 中国自然地理——动物地理. 北京: 科学出版社, 1 — 121
- 周明镇, 1964. 中国第四纪动物区系的演化. 动物学杂志, 6(6): 274 — 278
- 阎德发, 邱铸鼎, 孟振亚, 1983. 山东山旺中中新世地层及哺乳动物化石. 古脊椎动物与古人类, 21(3): 210 — 222
- 董 颀, 1987. 云南开远小龙潭动物群的性质及时代的进一步探讨. 古脊椎动物学报, 25(2): 116 — 123
- 童永生, 郑绍华, 邱铸鼎, 1995. 中国新生代哺乳动物分期. 古脊椎动物学报, 33(4): 290 — 314
- 裴文中, 1957. 中国第四纪哺乳动物群的地理分布. 古脊椎动物学报, 1(1): 9 — 24
- Fahlbusch V, Qiu Z D, Storch G, 1983. Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Nei Mongol, China— Report on field work in 1980 and preliminary results. *Sci. Sin.*, B, 26(2): 205 — 224
- Mein P, Ginsburg L, 1985. Les Rongeurs miocenes de Li (Thailande). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 301, II(19): 1369 — 1374
- Qiu Z D, 1987. The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China.— Hares and Pikas— Lagomorpha: leporidae and Ochotonidae. *Senckenbergiana lethaea*, 67(5/6): 325 — 399
- Qiu Z D, 1991. The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China.— Sciuridae (Rodentia). *Senckenbergiana lethaea*, 71(3/4): 223 — 255
- Teilhard de Chardin P, 1942. New rodents of the Pliocene and lower Pleistocene of N. China. *Inst. Geo-Bio.*, 9: 1 — 101
- Young C C, 1927. Fossile Nagetiere aus Nord-China. *Palaeont. Sin.*, 3(3): 1 — 82

HISTORY OF NEOGENE MICROMAMMAL FAUNAL REGIONS OF CHINA

QIU Zhuding

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

Key words China, Neogene, Micromammal faunal region

Summary

Distribution of extant land vertebrates indicates that two distinct zoogeographic provinces exist in China: the Oriental Region in the south and the Palaearctic Region in the north. For a long time, China was considered part of a widespread "*Hipparion* province" of late Miocene and Pliocene age, and distinct differentiation of faunal regions was considered to have commenced at the beginning of Pleistocene time (Pei, 1957; Zhou, 1964; Zhang, 1979).

Existence of certain higher endemic taxa in an ecogeographic category is the sole criterion for differentiating a faunal region. The palaearctic Region, for example, possesses a series of peculiar families, such as Dipodidae, Seleviniidae and Siphneidae. *Hipparion*, however, was a wide-ranging (eurytopic) genus and its wide occurrence in the late Neogene deposits of the country does not indicate a single zoogeographic unit in China.

Small mammals seem to more reliably define faunal regions than larger mammals; their stricter correspondence to environment results mainly from their limited abilities of migration and adaptation. To date, more than 30 Neogene micromammalian localities, ranging from early Miocene to late Pliocene age, have been known from China (fig.1). Collections from these localities are not large enough to define the limits of Chinese Neogene faunal regions, but allow for understanding in general the geographic distribution of small mammals at that time. The purpose of this paper is to deal with the nature of the Neogene zoogeographic provinces of China, through the distribution of recovered small mammal fossils.

Latitudinal Variation in Taxonomic Composition

1. Early Miocene

Micromammal localities of early Miocene age are mainly known from northwestern China. The assemblages from Xiejia of Qinghai and Lanzhou of Gansu best represent the fauna of this age. Nine families of small mammals, Erinaceidae,

Tachyoryctoididae, Ctenodactylidae, Tsaganomyidae, Sciuridae, Zapodidae, Cricetidae, Leporidae and Ochotonidae, are recognized in the communities (Li and Qiu, 1980; Qiu and Gu, 1988). Tachyoryctoididae, Ctenodactylidae and Tsaganomyidae are extinct families and known from Nei Mongol and northwestern China. Zapodidae and Ochotonidae are endemic to the modern Holarctic Region and distributed over the temperate region in China. Cricetidae and Erinaceidae (hedgehogs) in China are mainly spread north of the Yangtze River today. The early Miocene faunas of Northwestern China are obviously Palearctic in character.

2. Middle Miocene

The known localities of this period are centered in northern and northwestern China. The Tunggur Fauna of Nei Mongol, containing Erinaceidae, Talpidae, Soricidae, Chiroptera incertae fam., Aplodontidae, Sciuridae, Castoridae, Eomyidae, Gliridae, Zapodidae, Dipodidae, Cricetidae and Ochotonidae, represents best the association of this age (Qiu, 1995). All the families in this fauna, but Eomyidae and Aplodontidae, occur in the present faunas of North China. The fauna contains 5 of 6 families (Castoridae, Zapodidae, Ochotonidae, Dipodidae and Gliridae) that are particular to or mainly distributed over the Holarctic or Palearctic Regions (Fig.2). Erinaceidae and Cricetidae, also palearctic, are common groups in the fauna. In contrast, the Fauna includes no single family confined to the present tropical or subtropical areas of South China. It is clear that the Tunggur Fauna reflects a relatively arid temperate steppe or forest-grassland environment.

Although few small mammals are known from the middle Miocene deposits of South China, the presence of some larger mammals, *Sivapithecus* (ape), *Tapirus* (tapirs) and *Propotamochoerus* (red river hog), at Kaiyuan, Yunnan, indicates a tropical-subtropical environment in southern China during the middle Miocene.

3. Late Miocene

Quite a number of localities attributed to the late Miocene are known from northern and northwestern China, and a few are scattered in the southwest. Shihuiba of Lufeng, Yunnan (Qiu *et al.*, 1985) and Ertemte of Nei Mongol (Fahlbusch *et al.*, 1983) are the best representative localities of South and North China, respectively. Fig.3 shows the composition of the two faunas at the family level with their recent zoogeographic relationships.

The two faunas contain altogether 5 orders and 22 families of small mammals so far recognized from the late Miocene deposits of China. Among these taxa, Scandentia occurs in the Shihuiba Fauna only, and is an order confined to the Oriental Region. All the families, except Eomyidae and Aplodontidae, persist to the present-day in China.

So far as concerns families and subfamilies, the Shihuiba fauna includes 7 groups

(Tupaiidae, Echinoricinae, Hipposideridae, Pteropidae, Platacanthomyidae, Rhizomyidae and Hystricidae) which live nowadays in the Oriental Region and 2 (Castoridae and Cricetidae) in the Palearctic Region. Although Rhizomyidae and Hystricidae are known from the late Neogene deposits of the southern part of North China, such as Yushe, neither of them is known from Ertemte. All the families in the Ertemte fauna, except the wide-ranging ones, are particular to the Palearctic Region and distributed over the Chinese Palearctic (Erinaceinae, Castoridae, Zapusidae, Gliridae, Dipodidae, Siphneidae and Ochotonidae).

Distinct differentiation in distribution of small mammals between South and North China is also demonstrated at the genus level in the wide-ranging family Sciuridae. Fig.4 shows the composition of tree and ground squirrel genera in the Shihuiba Fauna and the Ertemte Fauna. Those of the Shihuiba Fauna are genera living in tropical-subtropical zones and those from Ertemte are of frigid-temperate distribution.

The Shihuiba Fauna, like the middle Miocene Kaiyuan Fauna, reflects a tropical or subtropical mesic forest environment similar to that the recent Oriental Region, while the Ertemte Fauna shows a temperate, relatively arid steppic or grass land forest environment, similar to the present Holarctic Region. This implies that distinct zoogeographic differentiation of small mammals between South and North China existed in the late Miocene.

4. Pliocene

Micromammal localities of this age are known primarily in North China. Bilike of Nei Mongol and Daodi of Hebei can be treated as representative early and late Pliocene localities, respectively.

The Pliocene fauna of North China shows a continued development of the late Miocene fauna in this region. The Bilike Fauna, for example, includes almost all the micromammalian families of Ertemte Fauna. Minor changes are the absence of Eomyidae (extinct) and the presence of Arvicolidae (first appearance). Like the Bilike Fauna, the Daodi Fauna indicates a typical Palearctic assemblage.

Pliocene fossils from South China are scarce, but fossils collected from Yuanmou, Yunnan, reflect the same condition as the Shihuiba Fauna. One obvious difference is the disappearance of the hamster *Kowalskia* (Cricetidae) in the Pliocene Yuanmou Fauna, which is one of the most common taxa in the Shihuiba Fauna. This may imply that differentiation of small mammals increased in Pliocene time than in the late Miocene.

“Transitional Zone” of Zoogeographic Regions

It is natural that mammals from different faunal regions mix in an intervening

zone in the absence of a physical barrier such as mountain ranges, seas, and oceans. "Transitional zone" is employed here as a region characterized by fauna derived from adjacent faunal regions.

"Transitional zone" between the Oriental and Palearctic Regions exists in central China today. Remains from Xiacaowan, Jiangsu (with 13 families of micromammals, Li *et al.*, 1983), might represent such an area in the early Miocene. Fig.5 shows the composition of the Xiacaowan Fauna with the modern zoogeographic region relationships of their counterparts. Except some families extinct or no longer present in East Asia, and several wide-ranging families, quite a number of groups in the fauna are either particular to or mainly distributed in the Holarctic and Palearctic Regions, such as Castoridae, Ochotonidae and Gliridae, or restricted to the Oriental Region, Platacanthomyidae and Echinomysinae for example. In addition, there are families either confined today to North China — Cricetidae, or to South China — Rhizomyidae. It is obvious that the Xiacaowan fauna makes a striking contrast with those of Tunggur, Ertemte and Shihuiba and indicates a "transitional zone".

Longitudinal Variation in Taxonomic Composition

The eastern early Miocene Xiacaowan Fauna, and the western Lanzhou and Xiejia Faunas are good examples for interpreting Neogene zoogeographic differentiation between the eastern part and the western part of China. Fossils of Tachyoryctoididae, Tataromyidae and Tsaganomyidae in the western faunas have been found only in the present arid areas of Nei Mongol and West China. The surviving taxa, Erinaceinae, Zapodidae, Cricetidae and Ochotonidae, are strongly Palearctic. As mentioned before, the Xiacaowan Fauna, however, contains several Oriental distributed families. Sciuridae in the Xiejia Fauna is a genus (*Atlantoxerus*) related to ground squirrels (*Xerus*) living in the dry areas of North Africa; whereas those in the Xiacaowan Fauna are mainly flying squirrels. Evidently, the eastern fauna reflects a relatively mesic and forested environment, and the western community is of a dry-resistant type, indicating a drier steppic environment. This may suggest that the east part of China was influenced by the monsoon from the Pacific Ocean since the Neogene.

Evolutionary Characters of Zoogeographic Regions

Distribution of small mammals at the family level in the Neogene was not absolutely consistent with that of the present day. Castoridae and Cricetidae, for instance, occur in the late Miocene Shihuiba fauna of Yunnan, and Rhizomyidae and Hystricidae are found in the Pliocene deposits in the southern part of North China. Rhizomyidae persisted to the end of the Pliocene and Hystricidae to the middle

Pleistocene in North China. Thus, the differentiation of small mammals between South and North China seems to have developed gradually. The faunal changes, through the Dingjiaergou Fauna (early middle Miocene) to the Daodi Fauna (late Pliocene) in North China, demonstrate that the process of differentiation was quite stable (Tong *et al.*, 1995).

The gradual and stable differentiation of the faunal regions in China, and 10° higher latitude for the boundary between the Oriental Region and Palearctic Region in China compared to that between the Ethiopian Region and Palearctic Region in Africa might imply that the differentiation is closely related to the forming and gradual uplifting of the Qinghai–Xizang (Tibet) Plateau. The uplifted Plateau forms an effective barrier to the penetration of moist air currents from the Indian Ocean and Pacific Ocean. As a result, desiccation increased in Central Asia, including the Mongolia–Xinjiang areas, and the southeastern part of China was still effected by summer monsoons from the Pacific Ocean. Naturally, the differences in topography and climate have resulted differentiation of faunas. The faunas of arid adaptation, therefore, evolved in northern China, especially in the Mongolia–Xinjiang areas. The appearance of Dipodidae and Siphneidae in Asia but absence in Europe, and the flourishing of Ochotonidae in Asia but simultaneous decline in Europe during the Neogene possibly are the results of such a trend. In the meantime, differences in environment kept European Spalacidae from invading Asia during the Neogene.

The gradual uplift of the plateau during the Neogene caused progressive deterioration of the environment and changes in vegetation. In response to this, high-crowned small mammals radiated in the Chinese Palearctic areas during the Neogene. To adapt to an increasingly rigorous environment and abrasive diet, some small mammals underwent distinct increases in complexity of teeth and heightening of crowns.

Conclusions

The above analysis leads to the following conclusions:

1. In the Neogene, differentiation of small mammals in distribution had taken place not only between South and North China, but also between the eastern and western parts of China.
2. In China, a zoogeographic province similar to the present-day Oriental Region and a province resembling the Palearctic Region existed evidently in the Neogene, earlier than expected.
3. The differentiation of small mammals and the development of the faunal regions were gradual and stable processes, and seem to be related to the forming and uplifting of the Qinghai–Xizang Plateau.

Acknowledgments The author thanks Profs. Li Chuankui, Tong Yongsheng, Wu Wenyu, Zheng Shaohua, Ji Hongxiang and Chen Guanfang from IVPP, Zhang Rongzu from the Institute of Geography, Academia Sinica, Ma Yong from the Institute of Zoology, Wang Yingxiang from Kunming Institute of Zoology, Zheng Changlin from Northwest Plateau Institute of Biology for critically reading the manuscript. I am also deeply grateful to Dr. L. J. Flynn from Harvard University for helpful comments and correcting the English summary.