

# 中国更新世兔属化石两新种<sup>1)</sup>

张兆群

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 脊椎动物进化系统学重点实验室 北京 100044)

**摘要:**中国更新世兔属(*Lepus*)化石较为丰富,尤其是周口店各化石地点产出了大量的标本。但受条件的限制,缺乏对现生骨骼标本的研究与对比,分类位置混乱或仅鉴定为未定种。详细观察研究了中国科学院动物研究所保存的现生兔属8种的187件头骨标本,归纳整理出*Lepus*各个种头骨与牙齿特征的个体差异和年龄变化以及稳定的特征。主要稳定特征包括:鼻骨基本形态,如长度、前后相对宽度等;额骨两侧凹陷深浅;眶上突上翘程度;颞窝的深浅及宽度;成年个体上间顶骨愈合,或不完全愈合;门齿前齿沟的形态及白垩质充填的情况;门齿孔宽,腭桥长及翼内窝宽度的比例关系;颞骨高度,浅层咬肌窝及咬肌突腹面三角的形态(反映出咬肌的发育程度);吻部形态;下颌骨基本形态(冠状突、上升支、齿隙骨体、颞孔位置等);颊齿基本形态等。在对现生标本观察研究的基础上,详细描述了周口店第13地点的兔头骨及颅后骨骼,命名一新种德氏兔 *Lepus teilhardi* sp. nov.。新种以下列特征区别于已知兔属各种:颅全长平均大于90 mm,眶上突轻微上翘,前支稍短,后支发育;额骨两侧凹陷浅;咬肌突腹面中等大小;颞弓浅层咬肌窝较深;翼内窝宽度明显大于腭桥最小纵径;门齿孔较细长;颞窝上突起较高;枕外结节向下延伸成一低脊;听泡较大;外枕骨较宽,顶视几乎覆盖岩乳骨及部分听泡;I2前齿沟“V”字形,内、外两侧的前缘较平直且几乎持平,充填少量白垩质;下颌骨冠状突倾斜。陕西蓝田陈家窝子发现的翁氏兔(*Lepus wongi*)也归入该种内。将山东淄博孙家山发现的标本命名为淄博兔 *Lepus ziboensis* sp. nov.。该种门齿前齿沟浅窄,充填白垩质;齿隙明显较长;腭桥较长;翼内窝宽度与腭桥长度近乎相等;P2外前褶沟窄浅,内前褶沟亦较浅;p3在1件标本上可见较浅的前内褶沟。根据共生动物群分析,淄博兔的时代为早更新世晚期,参照测年数据德氏兔的时代可能从早更新世晚期至中更新世早期。

**关键词:**更新世,兔属,骨骼特征,新种

**中图法分类号:**Q915.873 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-3118(2010)02-0145-16

## 1 简介

兔科(Leporidae)是一个分布相当广泛的门类。现代野生兔类分布于除南极、澳大利亚、新西兰以及马达加斯加等岛屿以外的世界各地,适应草原、荒漠、森林等各种生态环境。化石记录主要发现于欧亚大陆、非洲以及北美等地。最早的兔科化石 *Lushilagus* 发现于中国河南卢氏县与淅川县等地,时代为中始新世(李传夔,1965;童永生、雷奕振,1987);

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

收稿日期:2009-12-09

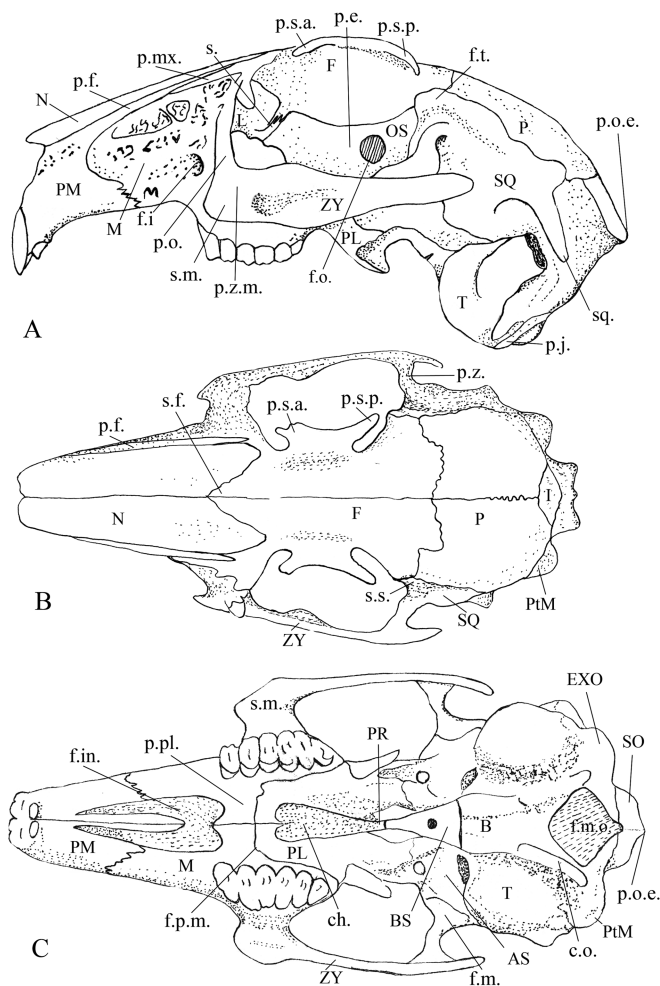


图1 家兔头骨术语

Fig. 1 Skull terminology of *Oryctolagus cuniculus*

A. 侧视 lateral view; B. 顶视 dorsal view; C. 腹视 ventral view

缩写 Abbreviations: AS. alisphenoid 翼蝶骨; B. basioccipital 基枕骨; BS. basisphenoid 基蝶骨; ch. choana 内鼻孔; c.o. occipital condyle 枕髁; EXO. exoccipital 外枕骨; F. frontal 额骨; f.i. infraorbital foramen 眶下孔; f.in. incisive foramen 门齿孔; f.m. mandibular fossa 下颌窝; f.mo. foramen magnum 枕骨大孔; f.o. optic foramen 视神经孔; f.p.m. greater palatine foramen 腭孔; f.t. temporal fossa 颞窝; I. interparietal 间顶骨; L. lacrimal 泪骨; M. maxilla 上颌骨; N. nasal 鼻骨; OS. orbitosphenoid 眶蝶骨; P. parietal 顶骨; p.e. ethmoidal process of orbitosphenoid 筛突; p.f. frontal process of premaxilla 前颌骨鼻突; p.j. jugular process 颈突; PL. palatine 腭骨; PM. premaxilla 前颌骨; p.mx. maxillary process of frontal 额骨上颌突; p.o. orbital process of maxilla 眶突; p.o.e. external occipital protuberance 枕外结节; p.pl. palatine process of maxilla 上颌腭突; PR. presphenoid 前蝶骨; p.s.a. anterior supraorbital process 眶上突前支; p.s.p. posterior supraorbital process 眶上突后支; PtM. petromastoid 岩乳骨; p.z. zygomatic process of squamosal 鳞状骨颧突; p.z.m. zygomatic process of maxilla 上颌骨颧突; s. sphenoorbital process of maxilla 蝶眶突; s.f. frontal spine 额棘; s.m. spina masseterica 咬肌突; SO. supraoccipital 上枕骨; SQ. squamosal 鳞状骨; sq. squamosal process of squamosal 鳞状骨鳞突; s.s. squamosal spine 颞窝上突起; T. tympanic 听泡; ZY. zygomatic 颧弓

中新世晚期兔科开始繁盛;上新世时期兔科得到了较大的发展,已知中国有 5 属,欧洲有 5 属,北美至少有 9 属。更新世时期我国仅有两属。

从 1918 年开始,周口店各化石地点发现了大量的兔类标本。尤其是周口店第 13 地点的兔类标本数量多,保存较为完整。德日进和裴文中(1941)将之归入 *Lepus wongi*。

兔属是一个现生的类群,对化石的研究无疑需要基于对现生类群的深入研究。罗泽珣 1988 年发表了对中国现生野兔的详细分类研究。鉴于他对现生标本的研究侧重于皮毛、体型测量、生理生态特征等,对于骨骼特征的研究相对较为粗略,本文首先对我国现生兔类头骨标本进行研究,总结种内的个体变异、年龄变化以及不同种内稳定的骨骼特征,在此基础上,详细描述周口店第 13 地点已有标本以及山东淄博发现的材料并分别建立两个新种。

文中头骨及颅后骨骼所用术语主要依据 Bensley (1948) 的术语,并参考杨安峰(1979)的中文部分略做改动(见图 1),牙齿术语参考 White (1987, 1995) 与邱铸鼎、韩德芬(1986)的术语并做修改。头骨及下颌骨测量使用游标卡尺,牙齿测量使用 Wild M7A 双目显微镜,单位为毫米(mm)。文中描述的标本存放在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所(IVPP)标本馆。

## 2 现生标本观察

据罗泽珣(1988)研究与整理,中国现生 Leporidae 只兔属 *Lepus* 一属,以前(Allen, 1938; Gureev, 1964 等)所谓的 *Caprolagus* 的标本皆为 *Lepus*, 系鉴定之误,*Lepus* 属内共 9 种(罗泽珣,1988)。但东北黑兔(*Lepus melanius*)是否成立尚有争议(相雨等,2004; Wu et al., 2005)。因此作者主要观察了中国科学院动物研究所兽类标本室收藏的兔属 8 个种,其中草兔 *L. capensis* 50 件,东北兔 *L. mandschuricus* 35 件,雪兔 *L. timidus* 37 件,塔里木兔 *L. yarkandensis* 25 件,高原兔 *L. oiostolus* 25 件,华南兔 *L. sinensis* 3 件,海南兔 *L. hainanicus* 2 件,云南兔 *L. comus* 6 件,另外观察了南非好望角两件草兔标本和欧兔 *Lepus europaeus* 两件标本,共 187 件头骨标本。

通过对这些标本的观察,发现 *Lepus* 各种内一些头骨与牙齿特征有较明显的个体差异和年龄变化,另一些特征则较稳定。主要变异特征如下:

- 1) 鼻骨宽度。
- 2) 鼻-额骨缝合线形态,主要表现在缝合线形成的三角形额棘角度及两边的形态上。在极少数情况下,前颌骨鼻突后缘轻微越过鼻-额骨缝合线后端。
- 3) 眶上突的大小。
- 4) 门齿孔后缘位置随年龄变化较明显,随年龄增大逐渐后移。
- 5) 腭桥长度与翼内窝宽度的变化主要随年龄变化,至成体后基本稳定。
- 6) 颧窝上突起的发育程度似乎与眶上突发育程度有关。眶上突越发育(尤其是后支)突起越高。
- 7) 上枕骨盾形面形态。
- 8) 颊齿冠面珐琅质图案变异较明显:

P2:随年龄增长内前褶沟及外前褶沟的深浅变化较大。内前褶沟形态不稳定。在同一个体也会出现左右 P2 上内前褶沟的形态不一致(内前褶沟的外壁上可见小附加褶皱)。

M2:次沟的深浅及前后壁上的褶皱发育程度变化较大。

p3:前褶沟在少数情况下可复杂化(出现两个小褶沟)或简单化或消失。深浅变化明显。极少数情况下可见发育的前内褶沟或釉岛。后外褶沟的深浅及前后壁的褶皱程度也有较明显的变异。

以下特征较稳定:

- 1) 鼻骨基本形态。如长度、前后相对宽度等。
- 2) 额骨两侧凹陷深浅。
- 3) 眶上突上翘程度。
- 4) 颞窝的深浅及宽度。
- 5) 成年个体上间顶骨愈合,或不完全愈合。
- 6) 门齿前齿沟的形态及白垩质充填的情况。
- 7) 门齿孔宽,腭桥长及翼内窝的比例关系。
- 8) 颧骨高度,浅层咬肌窝及咬肌突腹面三角的形态(反映出咬肌的发育程度)。
- 9) 吻部形态。
- 10) 下颌骨基本形态(冠状突、上升支、齿隙骨体、颞孔位置等)。
- 11) 颊齿基本形态。

### 3 化石系统描述

兔形目 *Lagomorpha* Brandt, 1855

兔科 *Leporidae* Fischer de Waldheim, 1817

兔属 *Lepus* Linnaeus, 1758

属型种 *Lepus timidus* Linnaeus, 1758。

属征 眶上突具前后支,后支发育;翼内窝较宽,大于或等于腭桥长度;间顶骨在成年个体上愈合;下颌骨较平直,下门齿后端位于 p3 前下方;P2 具三前褶沟;p3 后外褶沟深可达内侧壁甚至贯通。

地质时代与分布 中国从早更新世晚期至全新世,北美从 Blancan 晚期到全新世,欧洲从早更新世中期至全新世。

德氏兔(新种) *Lepus teilhardi* sp. nov.

(图 2A-C)

1941 *Lepus wongi* Young, Teilhard de Chardin and Pei, text figs. 32-34, p. 44-46

1965 *Lepus wongi* Young, Chow and Li, pl. 1, fig. 5, p. 378

正型标本 一较完整头骨(IVPP RV 41023), 门齿残破,无鼻骨保存,右侧颧弓缺损,上齿列只保存右侧 P4-M1, 从基枕骨-基蝶骨结合处稍有错动,其他部分保存完整。

**特征** 颅全长平均大于 90 mm, 眶上突轻微上翘, 前支稍短, 后支发育; 额骨两侧凹陷浅; 咬肌突腹面中等大小; 颧弓浅层咬肌窝较深; 翼内窝宽度明显大于腭桥最小纵径; 门齿孔较细长; 颧窝上突起较高; 枕外结节向下延伸成一低脊; 听泡较大; 外枕骨较宽, 顶视几乎覆盖岩乳骨及部分听泡; I2 前齿沟“V”字形, 内、外两侧的前缘较平直且几乎持平, 充填少量白垩质; 下颌骨冠状突倾斜。

**归入材料** 周口店第 13 地点: 57 件不完整头骨 (RV 41024. 1–57), 109 件下颌骨 (RV 41024. 58–166), 11 件股骨 (RV 41024. 167–177), 5 件胫骨 (RV 41024. 178–182), 3 件肱骨 (RV 41024. 183–185), 9 件距骨 (RV 41024. 186–194); 陕西蓝田陈家窝: 12 件颊齿及残破肢骨 (V 3156)。

**典型地点** 周口店第 13 地点。

**地质时代** 早更新世晚期(?)至中更新世早期。

**命名** 纪念对中国的古脊椎动物学做出杰出贡献的德日进先生。

**测量** 见表 1–4。

表 1 周口店第 13 地点德氏兔 (新种) 头骨测量  
Table 1 Measurements of *Lepus teilhardi* sp. nov. from CKT Loc. 13 (mm)

|             | 平均值   | 中值     | 标准差  | 方差   | 最小值   | 最大值   | 统计数 |
|-------------|-------|--------|------|------|-------|-------|-----|
|             | Mean  | Median | SD   | V    | Min   | Max   | N   |
| 颅全长 (LS)    | 92.15 | 92.45  | 3.58 |      | 88.00 | 95.70 | 4   |
| 齿隙长 (LD)    | 24.50 | 24.90  | 1.72 | 2.95 | 20.10 | 27.00 | 19  |
| 颧宽 (WZ)     | 39.53 | 40.10  | 2.15 | 4.62 | 33.30 | 43.00 | 26  |
| 鼻骨前宽 (WAN)  | 12.12 | 11.90  | 1.27 | 1.61 | 9.60  | 14.10 | 12  |
| 鼻骨后宽 (WPN)  | 20.35 | 20.35  | 1.33 | 1.76 | 18.20 | 23.60 | 30  |
| 眶后收缩宽 (WPC) | 13.50 | 13.60  | 1.13 | 1.28 | 10.90 | 15.60 | 47  |
| 顶骨前边宽 (WAP) | 24.75 | 24.80  | 1.25 | 1.56 | 21.50 | 27.10 | 37  |
| 顶骨后边宽 (WPP) | 20.33 | 20.55  | 1.79 |      | 18.00 | 22.20 | 4   |
| 门齿孔长 (LIF)  | 23.32 | 23.20  | 1.28 | 1.63 | 21.40 | 25.90 | 14  |
| 门齿孔宽 (WIF)  | 10.09 | 10.00  | 0.84 | 0.70 | 8.30  | 11.60 | 36  |
| 腭桥纵径 (LPB)  | 6.86  | 6.90   | 0.55 | 0.31 | 5.70  | 8.00  | 47  |
| 翼内窝宽 (WMF)  | 8.61  | 8.60   | 0.96 | 0.93 | 6.70  | 10.70 | 46  |
| 听泡间距 (DTB)  | 23.00 | 23.20  | 0.62 |      | 22.10 | 23.50 | 4   |
| 听泡宽 (WTB)   | 8.70  | 8.70   | 0.28 |      | 8.50  | 8.90  | 2   |
| 上齿列长 (LTR)  | 15.43 | 15.50  | 1.16 | 1.34 | 12.00 | 17.50 | 33  |

缩写 Abbreviations: LS. maximum length of skull; LD. length of diastema; WZ. maximum skull width at the zygomatic; WAN. anterior nasal width; WPN. posterior nasal width; WPC. skull width across the postorbital constriction; WAP. width of the anterior line of parietal; WPP. width of the posterior line of parietal; LIF. length of incisive foramen; WIF. maximum width of incisive foramen; LPB. minimum length of the palatine bridge; WMF. width of mesopterygoid fossa; DTB. distance between the tympanic bullae; WTB. maximum with of tympanic bulla; LTR. length of upper tooth row.

表 2 周口店第 13 地点德氏兔(新种)下颌骨测量

Table 2 Measurements of lower jaws of *Lepus teilhardi* sp. nov. from CKT Loc. 13 (mm)

|            | 下门齿宽 | 下齿列长  | 齿隙长   | m1 下骨体高度(内) |
|------------|------|-------|-------|-------------|
|            | WI   | LLTR  | LLD   | HM          |
| 平均值(Mean)  | 3.09 | 17.11 | 19.13 | 14.91       |
| 中值(Median) | 3.10 | 16.70 | 19.30 | 14.95       |
| 标准差(SD)    | 0.16 | 1.03  | 0.98  | 0.70        |
| 方差(V)      | 0.02 | 1.06  | 0.96  | 0.49        |
| 最小值(Min)   | 2.80 | 15.70 | 17.60 | 13.70       |
| 最大值(Max)   | 3.3  | 19.3  | 20.4  | 16.5        |
| 统计数(N)     | 18   | 25    | 10    | 30          |

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

**描述** 个体较大, 颅全长平均大于 90 mm。

**鼻骨:** 由于鼻骨较薄, 多数标本上保存不完整。基本轮廓由前颌骨鼻突与额骨前缘限定, 后部宽, 向前逐渐变窄。鼻-额骨缝合线较平直, 而不呈锯齿状, 最后端可到上颌骨眶突上缘连线。

**额骨:** 前为额棘及上颌突(向前伸入前颌骨与上颌骨之间), 两侧为眶上突。眶上突轻微上翘, 前支稍短, 眶前凹槽浅, 后支发育接近颞窝上突起, 但不封闭, 围成眶后凹槽, 连接支的宽度变化较大; 额骨两侧凹陷较浅; 额骨-顶骨缝合线基本形状随个体稍有变异, 少数标本上近乎平直; 额骨眶部约占眼眶内壁高度的 1/3 强。

**顶骨:** 近方形, 两侧边中间向外稍圆凸, 后边稍短于前边(后边为左右顶骨-鳞状骨及岩乳骨交点连线), 与上枕骨顶面关节处稍向后突出, 额骨-顶骨-鳞状骨交点连线靠前, 与鳞状骨颧突基点连线位置相当。

**前颌骨:** 腹面占据齿隙的一半以上长度, 与上颌骨共同围成门齿孔, 门齿孔前缘位于 I3 之后, 后缘与 P2 后缘位置相当; 腭突后伸与上颌骨腭突相接形成门齿孔的中隔; 鼻突纵向较扁平, 向后伸至额骨上颌突及鼻骨之间, 绝大多数标本上没有超过鼻骨-额骨缝合线, 少数标本上持平或略有超出。

**上颌骨:** 本体呈网格状, 眶突斜向上逐渐变细, 顶端与额骨上颌突连接, 形成眼眶的前边缘, 眶突与颧弓夹角与现生草兔相当; 颧突形成颧弓的前根, 与颧骨愈合; 咬肌突腹面中等大小, 供表层咬肌附着; 颧弓较宽, 咬肌窝较深, 供浅层咬肌附着; 蝶眶突位于泪骨与眶蝶骨之间; 上颌腭突与腭骨水平部共同组成腭桥(硬腭), 腭桥最小纵径明显小于翼内窝的宽度; 槽突为齿槽部。

**腭骨:** 分水平部与垂直部。水平部与上颌骨腭突围成两个大腭孔, 为翼腭管的腹部出口; 垂直部形成翼内窝侧壁, 中面有一低脊, 此脊指示软腭所在位置, 背部边缘与前蝶骨、眶蝶骨及筛骨相连, 后一部分游离, 后部钩突与翼蝶骨翼突内外侧板相接, 钩突与齿槽后缘间为腭切槽, 连通眼眶与腭表面。翼内窝前缘位于 P4 中间连线。

**前蝶骨:** 在腹面几乎看不到。

**基蝶骨:** 三角形, 前与前蝶骨关节, 后与基枕骨以软骨联合接触, 前 1/3 强游离在眶裂

内,海绵孔位置在中部,两侧与翼蝶骨的内板相连,几乎完全愈合。

**眶蝶骨:**基本上为倒三角形。视神经孔之前部为筛突,后部为眶蝶骨本体。筛突腹缘与腭骨眶部及上颌骨相连,背缘与额骨眶部相连。视神经孔前上方有一小孔,为内眶孔,沿一凹陷与视神经孔相连,前下方紧靠此孔亦有一小孔,可能为小血管孔;眶裂在视神经孔的下后方。

**翼蝶骨:**表面圆凸,向腹前方伸出内外两侧板,内板较平直,与外侧板近垂直,两内板之距离稍小于翼内窝的宽度;眼眶后部翼蝶骨的上部有一不规则的抬升,称为大翼脊,为肌肉韧带附着处;后与岩乳骨,上与鳞状骨,前与眶蝶骨相关节。

**鳞状骨:**近长方形,稍靠前为颧弓的后根部,鳞状骨颧突之下为下颌窝,与下颌骨髁状突关节,上为颧窝。颧窝非常窄小,前上方眶后凹槽后缘处具一明显突起,称为颧窝上突起。鳞状骨-顶骨-额骨交点连线位置与鳞状骨颧突顶点连线位置相当。

**枕骨:**多数标本上没有保存枕部,在几件标本上可见从顶骨-上枕骨缝合线至基枕骨-基蝶骨之结合部错开,显示出此接合处为头骨中之弱结合部位,在埋藏过程中易分开或破碎。枕骨由一块基枕骨,两块外枕骨及一块上枕骨组成,成年个体上完全愈合成一块。基枕骨位于枕骨大孔前下部,前与基蝶骨相接,两侧与外枕骨于枕髁处愈合,中间一纵脊为咽突,基枕骨的前缘横向较宽,中间收缩;上枕骨被项脊分为顶面和项面,顶面的形状基本为倒钟形,但有个体变异,项面与枕髁后缘及外枕骨几乎在同一平面上,枕外结节向项面延伸出一低脊;外枕骨位于枕骨大孔两侧,伸出枕髁及颈突,颈突与枕髁之间的髁间窝窄且深,枕髁背侧窝亦较深,且与颅腔相通,项面视外枕骨几乎覆盖全部岩乳骨。

**岩乳骨:**在头骨外部只能看到乳骨,乳骨表面有海绵状小孔,向前下方伸出乳突与颈突近乎平行。

**听泡:**较大,向腹缘变圆尖,颈突覆盖在听泡腹缘。外耳道出口呈圆形,于鳞状骨与岩乳骨之间斜向后上方。

**下颌骨:**分水平支与上升支两部分。

水平支分为前部的齿隙部及后部颊齿齿槽部。门齿后缘位置在 p3 前下方;在下颌骨连接部的后端的上方齿隙骨体下部滋养孔较发育;颧孔位于 p3 的前下方。齿隙部较长,平直,由齿槽部向前逐渐变细;齿槽部骨体较高,前外侧面不同程度发育滋养孔;齿槽部与齿隙部在下颌骨联合后缘处转折。颊齿根部可达到骨体近基部。

上升支冠状突斜向后与水平支以钝角相交,髁状突形状与草兔相似,下颌后切迹较宽大,隅突则位于听泡正下方。上升支与水平支交点处,最后一枚臼齿的后方为下颌孔。上升支薄,不易保存。内、外两侧面凹进,外侧面供咬肌附着,内侧面供翼内肌与翼外肌附着,翼内肌窝较深,倒梨状,翼外肌窝浅;冠状突不发育,供细小的颞肌肌腱附着。

**牙齿:**i2 断面近梯形,咬面前边比后边宽,内侧平直,外侧稍圆。

p3:大小的变化范围较大,但随年龄增大基本呈线性增长。基本形态具 1 个前褶沟,2 个外侧褶沟,无内侧褶沟。前褶沟的深浅变异较大,109 件标本中有两件标本上几乎没有前褶沟,1 件标本上前褶沟上发育次级褶皱;前外侧褶沟宽浅,少数标本上发育次级褶皱;后外侧褶沟深切入冠面,几乎可达到内侧壁;后外褶沟的前壁基本不褶皱,中部稍向后突出,后外褶沟后壁在少数标本上褶皱较强烈;在 109 件标本上有两件具浅的前内侧褶沟,1

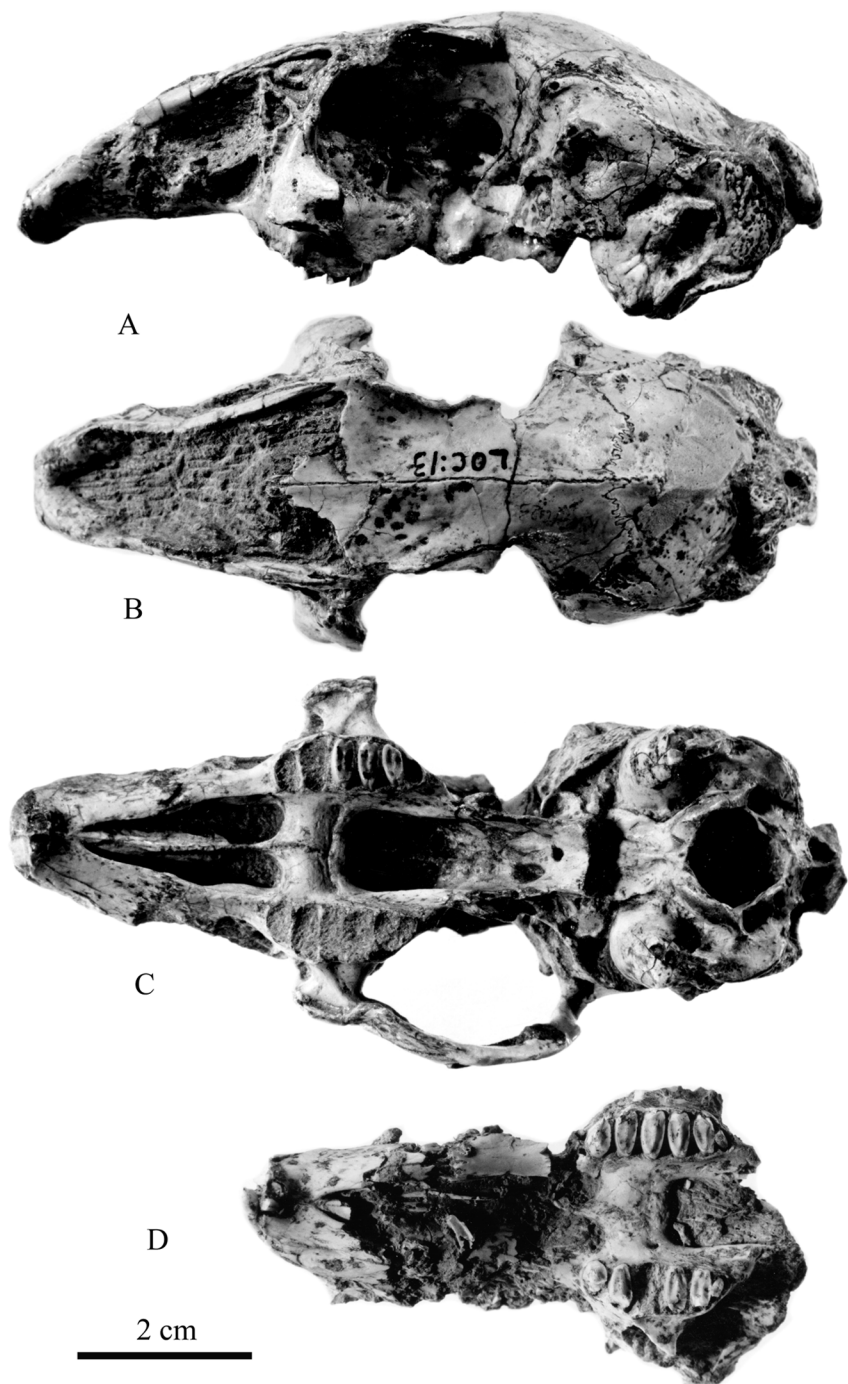


图2 德氏兔(新种)(正型标本 IVPP RV 41023)与淄博兔(新种)头骨(正型标本 IVPP V 10413)

Fig. 2 Holotypes of *Lepus teilhardi* sp. nov. (IVPP RV 41023) and *Lepus ziboensis* sp. nov. (IVPP V 10413)

A–C. *Lepus teilhardi*: A. 侧视 lateral view, B. 顶视 dorsal view, C. 腹视 ventral view; D. *Lepus ziboensis*: 腹视 ventral view

件具釉岛。

p4-m2:基本形态变化不大。

m3:退化,由近半圆形的两部分组成,宽度约为 m2 的一半。

I2:不强烈弯曲,门齿前面偏内侧具一“V”字形前齿沟,充填少量白垩质。前齿沟两侧前缘平直,位置相当。

I3:小,尺寸不及 I2 的一半。

P2:基本具三个前褶沟,即内前褶沟、主前褶沟及外前褶沟。内前褶沟近乎横向切入,主前褶沟斜向后外侧深切入冠面,可达冠面纵向长度的 1/2,外前褶沟相对较浅。珐琅质层在年轻个体上不明显分异,在成年个体上则分异明显,于内前褶角及前面三个褶角处加厚,后面及外侧变薄。

P3-M2:P3 后叶宽度大于前叶,在 P4 上前后叶宽度相当,M1 至 M2 后叶宽度大于前叶。P3 次沟横向深切入冠面,P3-M2 次沟逐渐变浅,年轻个体上次沟的前后壁褶皱不明显,成年个体上则褶皱较发育。珐琅质层在褶角处加厚,其他处很薄或缺失。

M3:极退化,断面椭圆形。

颅后骨骼:股骨共有 11 件,其中 5 件保存基本完整,其他仅保存近端或远端。测量数据见表 3。平均长度 113 mm,稍小于欧兔(*Lepus europaeus*)(Sych, 1965)及周口店第 18 地点的 *Hypolagus* 的股骨长度。近端:股骨头近端视较圆,背侧视为半圆形;大转子突出于股骨头之外上侧,其顶点位于骨干中轴线之内侧面,大转子的腹侧面面积较大,斜向后外侧;转子窝较深;小转子距离股骨头稍远,几乎与第三转子位置相当,因此股骨近端腹面近乎为正方形的平面。骨干:稍向背侧弯曲,横向较宽,背面圆凸而光滑,腹面外侧发育一低矮的脊(由第三转子向下延续而成),至远端消失,内侧小转子之下的脊较不发育,仅在近端 1/3 处有断裂的脊。远端:背侧面的滑车面较圆滑,内侧滑车脊稍高于外侧,滑车脊间距较大,滑车与骨干的连接处有一较浅的凹陷,腹面视外上髁较内上髁大,髁间窝宽度较大(按比例),外侧髁较内侧髁发育。

表 3 周口店第 13 地点德氏兔(新种)股骨测量

Table 3 Measurements of femurs of *Lepus teilhardi* sp. nov. from CKT Loc. 13 (mm)

| 标本号 Specimen No. | RV 41024. 167 | RV 41024. 168 | RV 41024. 169 | RV 41024. 170 | RV 41024. 171 | RV 41024. 172 |
|------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| 最大长度(ML)         | 114.6         | 110           | 112.9         | 115.1         |               | 109.9         |
| 生理长度(LS)         | 109.6         | 105.7         | 108.4         | 110.7         | 109.2         | 104.9         |
| 骨干宽(WS)          | 9.3           | 9.2           | 8.6           | 9.2           | 9.4           | 9.0           |
| 滑车脊间距(DTR)       | 6.8           | 6.3           | 6.2           | 6.1           | 6.7           | 6.9           |

缩写 Abbreviations: ML. maximum length; LS. length from femur head to distal end; WS. minimum width of shaft; DTR. distance between the two trochanter ridges.

胫骨:共 5 件(4 左,1 右),只一件保存远端,其余保存近端。

近端关节面分两部分,内侧关节面较小,外侧关节面较大,髁间凸起也是外侧稍高而长,内侧低矮而且短。胫骨粗隆较高,位于近前端,其外侧面凹入,内侧面稍平;外侧髁明显大于内侧髁,其前面有一凹槽供趾长伸肌穿过,较窄。骨干近端后面较平,腓肌嵴较发

育,起于内侧然后向外侧延伸越过中线,又转向内侧,至近端约 1/4 处消失。腓骨与胫骨外侧髁之下端关节,于胫骨近端约 1/3 处与胫骨愈合。愈合处的近端于胫骨之上发育一滋养孔,此滋养孔的位置较稳定。外侧髁向下延续的脊较发育,与腓骨相对。骨干从胫腓骨愈合处向下逐渐变圆,至远端则前后向扁平,横向较宽。远端内外两侧分别与距骨和跟骨滑车相关节,腓骨端之外侧滑车面(与跟骨关节)前侧稍向内倾,后面之内侧稍高于外侧,致使关节面与纵轴方向稍斜交。外侧髁较内侧髁大,外侧髁后有一较宽凹槽供腓骨肌的长腱通过。

距骨:共有 9 件。测量结果见表 4。大小与形态均稳定。距骨滑车外侧脊高,内侧脊低平,外侧脊外侧视半圆形,后上端有一小面与跟骨关节。远端为一两头尖的光滑圆凸面,与中央跗骨相关节,后外侧也有一小的关节面,后面中央内侧有一三角形关节面与跟骨载距突关节;顶角钝,指向外侧,外侧面以上三角小,与跟骨关节,内侧面较平。

表 4 德氏兔(新种)距骨测量

Table 4 Measurements of astragalus of *Lepus teilhardi* sp. nov. from CKT Loc. 13 (mm)

| 标本号          | RV 41024 | RV 41024 | RV 41024 | RV 41024 | RV 41024 | RV 41024 | RV 41024 | RV 41024 | RV 41024 |
|--------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| Specimen No. | .186     | .187     | .188     | .189     | .190     | .191     | .192     | .193     | .194     |
| 长(L)         | 13.6     | 13       | 13       | 12.3     | 12.3     | 12.8     | 14.1     | 13.2     | 13.1     |
| 宽(W)         | 6.5      | 6.2      | 7        | 6        | 6        | 6.7      | 6.6      | 6.4      | 6.4      |
| 颈长(LN)       | 8.6      | 8.6      | 8.7      | 8        | 7.8      | 8        | 8.9      | 8.3      | 8.1      |

缩写 Abbreviations: L. length; W. width; LN. length of the astragular neck.

**比较** 德日进、裴文中(1941)认为仅依据骨骼特征难以将周口店第 13 地点的兔类与现生华北的 *Lepus tolai*、*L. oiostolus*, 以及周口店其他地点已经描述的 *L. oiostolus*、*L. wongi* 分开,而现生兔类以皮毛为主要特征,为方便起见将所有早更新世(周口店时期)的 *Lepus* 归入 *Lepus wongi*。

在与现生及化石标本对比后,作者认为周口店第 13 地点的 *Lepus* 不同于现生种类和其他已知第四纪种类,另立一新种德氏兔 *Lepus teilhardi* sp. nov.。

德氏兔(新种)的 I2 前面偏内侧具“V”字形前齿沟,其内充填少量白垩质,明显不同于 *L. hainanicus* 的倒“Y”字形分叉且充填大量白垩质的前齿沟;另外,前者的鼻骨由后向前逐渐变窄,腭桥最小纵径明显小于翼内窝宽度;咬肌突腹面三角较宽大;齿隙长,下颌骨体由齿槽部向齿隙部逐渐变细等特征也不同于后者。

新种与 *L. comus* 的不同之处在于后者的门齿前齿沟窄且深,内侧壁高,间顶骨不完全愈合,下颌骨细短等。

*L. oiostolus* 以其门齿前齿沟内侧缘前伸,内侧壁陡,眶上突极为发育,强烈上翘,眶前及眶后凹槽深,额骨两侧凹陷深等特征区别于新种。

新种区别 *L. mandschuricus* 在于后者个体较小;门齿前齿沟宽、浅,无白垩质充填;眶上突不明显上翘,其最高点不超过颅顶面,前支短小,眶前凹槽浅;咬肌突相对大,咬肌更发育。

新种的个体大小与 *L. timidus* 相当,但后者的上门齿断面近方形,前齿沟极浅,鼻骨前端较宽,稍窄于后端,眶上突更为发育,明显上翘,翼内窝非常宽,下颌骨冠状突近直立等

特征不同于前者。

与 *L. yarkandensis* 相比,新种个体较大,但其听泡显著小于后者,听泡间距及基枕骨宽度明显较宽。

德氏兔(新种)的翼内窝宽度与腭桥长度的比例关系与 *L. sinensis* 相当,但个体较大,咬肌突腹面较宽大,咬肌窝较深,眶上突明显较后者发育。

与现生欧兔(*L. europaeus*)相比(图3),新种个体相对较小,腭桥长度较大,翼内窝宽度显著小于后者。

新种与现生 *L. capensis* 在形态特征上具较大的相似性。鼻骨皆由后向前逐渐变窄;额骨凹陷及眶上突的发育程度相当;门齿沟形态差异较小,腭桥长、翼内窝宽度及门齿孔宽度三者的比例关系相近;咬肌突腹面的大小及咬肌窝的深浅基本一致;下颌骨冠状突皆向后倾斜。无较明显的特异性状将它们清楚地区分开,不同的是前者的个体较大,顶骨较平,腭桥相对于翼内窝宽及门齿孔宽更短;枕基面与颅基面夹角更大。从测量数据上,两者的数据分布有不同程度的重叠。用13个头骨与下颌骨特征的测量数据(平均数)绘制成辛普森指数曲线(图3),从中可以看出周口店第13地点新种各测量数据明显较大,二者曲线形状有较大差别。

新种与周口店第20地点的 *L. capensis* (贾兰坡等,1959;张兆群,待刊)相比较,二者门齿沟的形态较相似,眶上突发育程度相当,下颌骨冠状突皆倾斜,但新种门齿孔较细长,而后者的上齿列较长。从图3中可以看出两地点标本的特征测量数据有明显差异,主要表现在前者的齿隙、门齿孔、腭桥、下齿列等较长,而上齿列较短。为进一步明确差异的显著性,使用 Student-t 检验,分别检验腭桥长、翼内窝宽、门齿孔长等11个测量数据。发现腭桥长、门齿孔长、鼻骨后宽、上下齿列长、齿隙长以及下门齿宽和下颌骨体高度等特征的  $P > 0.05$ , 差异显著,而下齿隙长、翼内窝宽、门齿孔宽等特征的  $P > 0.05$ , 无明显差异。此项检验表明新种与周口店第20地点的标本在主要的测量数据上具较明显的差异,证实了用平均数计算后得出的辛普森指数图所显示的变化。由于第20地点没有保存完整的头骨,因此,仅能度量门齿前缘至基枕骨-基蝶骨缝的距离(DIP)。第20地点DIP值的平均数(61.06 mm)及中数(61.25 mm)分别小于第13地点者(63.02和64 mm)。

新种与山顶洞标本的大小相当,新种的齿隙长、眶后收缩、翼内窝宽度等小于山顶洞标本,门齿孔、腭桥长、下门齿宽、下齿列长度大于后者。

杨钟健(1927)记述的 *Lepus wongi* 正型标本现保存在瑞典 Uppsala 大学生命演化博物馆。对这件标本以及 IVPP 保存的产自同一地点的一件标本的重新观察,参照杨钟健(1927, 1932)的图版及描述与 *Lepus teilhardi* 对比,可以发现两者的差异较明显。新种个体较大,齿隙长,门齿孔长,后者的眶后收缩较宽,门齿孔相对较宽。张兆群(待刊)认为 *Lepus wongi* 应为 *Lepus capensis*。

陕西蓝田陈家窝子化石标本零碎。周明镇、李传夔(1965)只给出了简单的描述,认为其个体大小与 *Lepus wongi* 的正型相近,P2 具典型的 *Lepus wongi* 的结构。从门齿的形态看,与周口店第13地点的门齿形态基本一致,门齿沟窄,充填少量白垩质,断面视近方形。由于材料所限,暂将其与周口店第13地点的 *Lepus* 归为同一种。

新种与辽宁金牛山的 *L. mandschuricus* 相比,腭桥长度相对于翼内窝宽度明显较短,齿隙长。

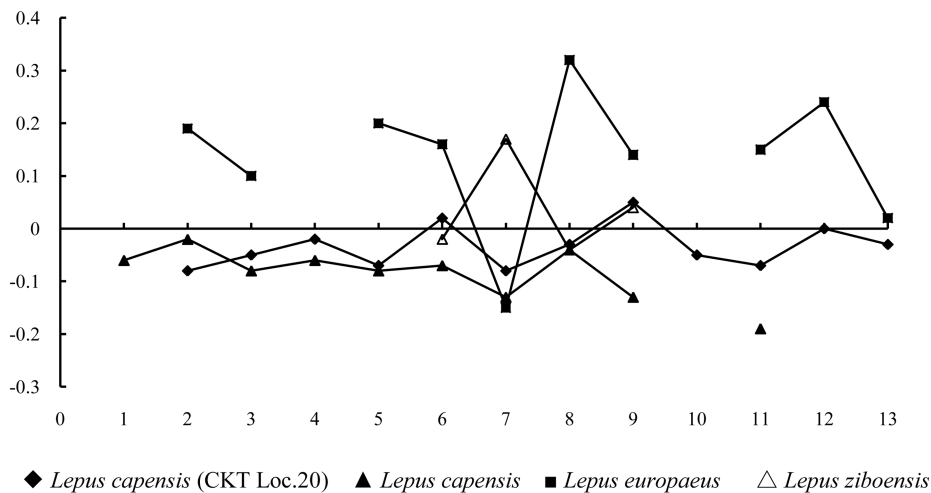


图3 几种兔类头骨测量的辛普森指数

Fig. 3 Simpson index diagram for the comparison of some species of *Lepus*

Standard 基数: *Lepus teilhardi* sp. nov. from CKT Loc. 13; 1. LS 颊全长, 2. LD 齿隙长, 3. WPN 鼻骨后宽, 4. WPC 眶后收缩, 5. LIF 门齿孔长, 6. WIF 门齿孔宽, 7. LPB 腭桥长, 8. WMF 翼内窝宽, 9. LTR 上齿列长, 10. WI 下门齿宽, 11. LLTR 下齿列长, 12. LLD 下齿隙长, 13. HM 下颌骨深; for abbreviations see Table 1 and 2

*Lepus europaeus*: Sych (1965); *Lepus capensis*: Luo (1988)

**讨论** 在化石标本中, 牙齿由于其较坚固易保存而成为哺乳动物尤其是小哺乳动物研究的主要对象。在兔形类研究中,  $p_3$  与  $P_2$  的特征一直被作为主要的鉴定依据。作者详细观察了周口店第 13、20 以及山顶洞等地点的标本和现生 *Lepus* 不同种标本中的  $p_3$  与  $P_2$ , 并绘图测量, 结果显示,  $p_3$  与  $P_2$  的形态特征在 *Lepus* 不同种之间没有较明显的差异,  $p_3$  的长宽测量数据在分布图上也难以分开。  $p_3$  的不同形态表现为, 前褶沟的复杂或消失, 出现前内褶沟或釉岛, 后外褶沟的前后壁的褶皱程度不同;  $P_2$  的变化主要为前内或前外褶沟的深浅。 White (1991) 在研究北美的 *Lepus* 时认为, 用  $p_3$  的冠面形态难以区分 *Lepus* 与 *Sylvilagus*。 同样, 尺寸大小也不能作为判别的惟一标准。 因此  $p_3$  或  $P_2$  的特征不能作为鉴别 *Lepus* 各种的主要依据, 尤其在标本少, 没有其他材料的情况下更是如此。

德氏兔(新种)目前只见于周口店第 13 地点与蓝田陈家窝子, 其他地点尚无明确的化石记录。

周口店第 13 地点的动物群中, 既有适应于森林生活的种类, 又有典型草原环境的种类, 程捷等 (1996) 认为可能是较温湿的森林-草原环境。 马勇等 (1987) 在研究新疆的哺乳动物时认为听泡的大小在一定程度上反映了动物的生活环境, 如 *L. yarkandensis* 听泡巨大, 与其生活在开阔的荒漠或半荒漠化草原有关。 因此, 听泡的大小可作为探讨生活环境的一项重要参考依据。 *Lepus teilhardi* 的听泡较大, 另外, 其较发育的眶上突, 以及长的齿隙, 腭桥长小于翼内窝宽度等特征也显示出该种可能是生活于较干燥的草原环境, 该种的大量出现可能指示在此期间较干燥的气候条件和广阔的草原环境。

**淄博兔(新种) *Lepus ziboensis* sp. nov.**

(图 2D)

1997 *Lepus* sp. nov. Zheng et al., fig. 5H-I, p. 201-216

**正型标本** 一残破头骨(IVPP V 10413), 仅保存前颌骨及上颌骨的一部分, 上齿列及腭骨较为完整。

**特征** I2 前齿沟较浅窄, 充填白垩质; 吻部细长; 腭桥长, 翼内窝相对较窄; 成年个体的 P2 褶沟较浅。

**归入标本** 6 件下颌骨(V 10414. 1-6), 仅保存齿列部分, 另有单个牙齿(V 10414. 7-21)。

**产地** 山东淄博太河乡孙家山, 第 2 地点。

**命名** 以标本产地山东淄博命名。

**地质时代** 早更新世晚期。

**描述** 郑绍华等(1997)对这些标本已有一些简单的描述。仅补充如下: 正型标本的上门齿前齿沟浅窄, 充填白垩质; 虽然齿隙部受挤压稍有破碎, 但其齿隙明显较长; 腭桥较长(8.0 mm); 翼内窝宽度(8.2 mm)与腭桥长度近乎相等。P2 外前褶沟窄浅, 内前褶沟亦相对较浅。p3 在 1 件标本上可见较浅的前内褶沟。下颌骨形态与 *Lepus capensis* 相似。

**比较与讨论** 正型标本(V 10413)个体较大, 门齿及臼齿的磨损等表明该标本应为成年个体。淄博标本门齿前齿沟的形态与 *L. teilhardi* sp. nov., *L. capensis* 及 *L. sinensis* 更为相似, 而与其他种类差异明显; 但腭桥较长, 长于周口店第 13 地点的 *L. teilhardi* sp. nov., 第 2、第 20 地点的 *L. capensis* 标本, 现生 *L. capensis* 和 *L. sinensis* 等, 落在 *L. mandschuricus* 的变异范围之内。淄博标本的腭桥长与翼内窝宽度近乎相等的特征与现生东北兔(*L. mandschuricus*)最为接近, 但门齿沟的形态又明显不同于后者, 而且其齿隙及吻部较长, 臼齿没有后者粗壮。图 3 显示出淄博标本与 *L. capensis* 及周口店第 13 地点 *Lepus teilhardi* sp. nov. 等有明显的区别。在 *Lepus* 的种级鉴定中, 依据少量的头骨建立新种有一定的不可靠性, 但淄博标本的特征虽与各种有相似之处, 又有明显差异, 而且其地质时代较早, 应建立一新种, 命名为 *Lepus ziboensis*。

在周口店第 9 地点还存有 9 件残破的下颌骨, 其下门齿后端位置和下齿列长度等特征与淄博新种较为接近, 但由于没有头骨材料, 其分类位置尚无法确定。

## 4 时代讨论

周口店第 13 地点裂隙堆积物分上下两层, 化石主要产于上层的红色砂质粘土中, 共发现哺乳动物 43 种(Teilhard de Chardin and Pei, 1941)。其中 *Youngia epitingi* 的个体较大, 大于通常见于“泥河湾层”及午城黄土上部的 *Youngia tingi* (郑绍华, 1984); *Allocrietus teilhardi* 也出现在公王岭动物群和早更新世黄土中, 可延续至周口店第 1 地点的第 6 层, 其时代为中更新世早期。童永生等(1995)将之与周口店第 1 地点等同视为周口店期早期。从德氏兔(新种)的特征来看, 其顶骨较平, 颅基面与枕面的交角较小等特征显示出其原始性, 区别于

周口店第 1, 2, 20 等地点的 *L. capensis*, 结合其他动物组成, 其时代当稍早于周口店第 1 地点动物群的时代。最新的年代数据显示周口店第 1 地点的年龄可能为 0.68 ~ 0.78 Ma (Shen et al., 2009), 因此周口店第 13 地点也有可能达到早更新世晚期。

陈家窝子含化石层与洛川黄土的 S6 相当, 依据安芷生等 (1990), 古地磁年龄约为 0.65 Ma 左右。根据最新解释, S6 的年龄为 0.68 ~ 0.71 Ma (Ding et al., 2002)。因此, *Lepus teilhardi* sp. nov. 的时代可能从早更新世晚期(?)至中更新世早期。

郑绍华等 (1997) 从共生动物分析含淄博兔 (新种) 的动物群时代相当于早更新世晚期, 与周口店第 9 地点时代相当, 应当为目前中国已知最早的 *Lepus* (唐山贾家山的 *Lepus* sp. 由于标本丢失, 又没有图或图版, 难以讨论)。

**致谢** 本文是由作者博士论文的一部分修改而成。在研究过程中得到了导师李传夔、吴文裕老师的全面指导, 也得到过古脊椎所古哺乳动物研究室郑绍华、邱铸鼎等老师的帮助。在中科院动物所观察研究现生兔类标本期间得到了冯祚建研究员的热情帮助, 也得益于与罗泽珣先生的讨论。张杰高级工程师摄制图版照片, 谨此致谢。

## TWO PLEISTOCENE NEW SPECIES OF *LEPUS* (LEPORIDAE, LAGOMORPHA) FROM CHINA

ZHANG Zhao-Qun

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

### Summary

Leporids are a group of widely distributed animals with a long history deep into the Middle Eocene. The earliest leporid fossils so far discovered are *Lushilagus* described by Li (1965) and Tong et al (1987). The diversity of Leporidae has never been high during its long history. There are only nine extant genera all over the world, and only one genus, *Lepus*, is living in China. The most abundant fossil materials of *Lepus* in China were discovered from Zhoukoudian (Choukoutien) localities with well preserved skulls and postcranial bones (Young, 1927; Teilhard de Chardin and Pei, 1941 etc.). However, identification and systematic study of these fossils have long been hampered by lack of detailed osteological study on the extant species. For a better understanding of the skull characters, the author studied and measured 185 specimens of 8 species of *Lepus* from China and two specimens of *Lepus capensis* from South Africa in the collection of Zoology Institute, Chinese Academy of Sciences. Characters with individual variation and/or age differences include: width of nasal, outline of nasal-frontal suture, size of supraorbital processes, position of the posterior end of incisor foramen, length of the palatine bridge and width of mesopterygoid fossa, development of the squamosal spine, morphology of the upper occipital, and tooth enamel structures etc. Stable characters on adults include: general outline of nasals, lateral depression on the frontal, elevation of the supraorbital processes, depth and width of the temporal fossa, fusion of interparietal with parietal, shape of the anterior groove of upper incisor and cement filling, width of incisive foramen, length of palatine bridge and width of mesopterygoid fossa, morphology of zygomatic, general outline of lower mandible and cheek teeth.

Based on the understanding of the skull characters of living species of *Lepus* and systematic descriptions of the fossils, two new species are erected in this paper, i. e. *Lepus teilhardi* sp. nov.

from CKT (Zhoukoudian) Loc. 13 and *Lepus ziboensis* sp. nov. from Zibo, Shandong Province.

One well preserved skull (RV 41023) from CKT Loc. 13 described by Teilhard de Chardin and Pei (1941) as *Lepus wongi* is here selected as the type specimen of *Lepus teilhardi* sp. nov.

*Lepus teilhardi* sp. nov. is characterized by having large size with skull length longer than 90 mm, slightly elevated supraorbital processes with short anterior branch and developed posterior branch, shallow lateral depressions on the frontals, medium size of masseteric process, deep masseteric fossa on the zygomatic, width of mesopterygoid fossa obviously larger than the minimum length of palatine bridge, narrow and long incisive foramen, large tympanic bullae, wide ectoccipital, V shaped anterior groove on I2 with some cement filling, and posteriorly inclined coronoid process.

*Lepus teilhardi* differs from *L. hainanicus* in having a V shaped anterior groove on I2 and less cement filling, gradually narrowing of nasals anteriorly, and much shorter palatine bridge, longer diastema on lower jaw etc. *L. comus* has a narrow and deep anterior groove on I2, the interparietal not fully fused with parietal and slender lower jaws. *L. oiostolus* can be distinguished from the new species by having well developed and elevated supraorbital processes, anteriorly extended inner side of the anterior groove on I2, deep lateral depressions on the frontals. *L. mandshuricus* is smaller, has a wider and shallower anterior groove on I2 without cement fillings, unelevated supraorbital processes and well developed masseteric processes. Though *L. timidus* is comparable with *L. teilhardi* in size, it can be distinguished from the latter by having a square shaped cross section of I2 with extremely shallow anterior groove and no cement, wider nasals and more developed supraorbital processes, wider mesopterygoid fossa, and upright coronoid process. *L. yarkandensis* is smaller in size, has much larger tympanic bullae, shorter distance between the bullae and narrow basioccipital. The ratio of width of mesopterygoid fossa and length of palatine bridge of *Lepus teilhardi* is comparable with *L. sinensis*. However, it is larger in size, has wider ventral surface of masseteric processes, deep masseteric fossae, and well developed supraorbitals. Compared with the living *L. europaeus*, *L. teilhardi* is smaller with longer palatine bridge and narrower mesopterygoid fossa.

Although there is no distinct morphological character to separate with living *L. capensis*, *Lepus teilhardi* is larger in size with flatter parietals, and shorter palatine bridge. The Simpson index of 13 morphometric characters also shows obvious difference with larger value.

Measurements and statistical analyses can easily separate *Lepus teilhardi* with *Lepus* sp. from CKT Loc. 20.

Fossils described as *Lepus wongi* from Chenjiawo *Homo* locality are here assigned to *Lepus teilhardi*.

Fossils from Loc. 2 of Sunjiashan Hill, Zibo, Shandong Province are here named as *Lepus ziboensis* sp. nov. It is characterized by having a narrow and shallow anterior groove on I2 filling with cement, slender rostrum, long palatine bridge, relatively narrow mesopterygoid fossa, and shallow reentrants on P2. Biochronologic analysis shows its late Early Pleistocene age. *Lepus ziboensis* is by far the earliest record of *Lepus* from China.

## References

- Allen G M, 1938. The Mammals of China and Mongolia. Natural History of Central Asia, 11, part 1. 1-620
- An Z S (安芷生), Gao W Y (高万一), Zhu Y Z (祝一志) et al., 1990. Magnetostratigraphic dates of Lantian *Homo erectus*. Acta Anthropol Sin (人类学学报), 9(1): 1-7 (in Chinese with English abstract)
- Bensley B A, 1948. Practical Anatomy of Rabbit. 8<sup>th</sup> ed. Toronto: University of Toronto Press. 1-391
- Cheng J (程捷), Tian M Z (田明中), Cao B X (曹伯勋) et al., 1996. New Quaternary Faunas from Zhoukoudian and the Environmental Changes. Beijing: China University of Geosciences Press. 1-114 (in Chinese)
- Chow M C (周明镇), Li C K (李传夔), 1965. Mammalian fossils in association with the mandible of Lantian man at Chen-Chia-Ou, in Lantian, Shensi. Vert Palasiat (古脊椎动物学报), 9(4): 377-393 (in Chinese with English summary)

- Ding Z L, Derbyshire E, Yang S L et al., 2002. Stacked 2.6-Ma grain size record from the Chinese loess based on five sections and correlation with the deep-sea  $\delta^{18}\text{O}$  record. *Paleoceanography*, **17**(3-5): 1-20
- Gureev A A, 1964. Fauna USSR. *Zaiceobraznye (Lagomorpha)*, **3**(10): 1-224
- Jia L P (贾兰坡), Zhao Z K (赵资奎), Li Y X (李炎贤), 1959. Newly discovered fossil mammal localities near Zhoukoudian. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **1**(1): 47-51 (in Chinese)
- Li C K (李传夔), 1965. Eocene leporids of North China. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **9**(1): 23-36 (in Chinese with English summary)
- Luo Z X (罗泽珣), 1988. The Chinese Hare. Beijing: Chinese Forestry Publishing House. 1-186 (in Chinese)
- Ma Y (马勇), Wang F G (王逢桂), Jin S K (金善科) et al., 1987. Glires (Rodents and Lagomorphs) of Northern Xinjiang and Their Zoogeographical Distribution. Beijing: Science Press. 1-274 (in Chinese)
- 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*, **65**(5/6): 325-399
- Qiu Z D (邱铸鼎), Han D F (韩德芬), 1986. Fossil Lagomorpha from the hominoid locality of Lufeng, Yunnan. *Acta Anthropol Sin (人类学学报)*, **5**(1): 13-32 (in Chinese with English summary)
- Shen G J, Gao X, Gao B et al., 2009. Age of Zhoukoudian *Homo erectus* determined with  $^{26}\text{Al}/^{10}\text{Be}$  burial dating. *Nature*, **458**: 198-200
- Sych L, 1965. Fossil Leporidae from the Pliocene and Pleistocene of Poland. *Acta Zool Cracov, Krakow*, **10**(1): 1-88
- Teilhard de Chardin P, Pei W C, 1941. The fossil mammals of Locality 13 in Choukoutien. *Palaeont Sin, New Ser C*, **11**: 44-47
- Tong Y S (童永生), Lei Y Z (雷奕振), 1987. Fossil lagomorphs (Mammalia) from the Hetaoyuan Eocene of Xichuan, Henan. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **25**(3): 208-221 (in Chinese with English summary)
- Tong Y S (童永生), Zheng S H (郑绍华), Qiu Z D (邱铸鼎), 1995. Cenozoic mammal ages of China. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **33**(4): 290-314 (in Chinese with English summary)
- White J, 1987. The Archeolaginae (Mammalia, Lagomorpha) of North America, excluding *Archeolagus* and *Panolagus*. *J Vert Paleont*, **7**(4): 425-450
- White J, 1991. North American Leporidae (Mammalian: Lagomorpha) from late Miocene (Clarendonian) to latest Pliocene (Blancan). *J Vert Paleont*, **11**(1): 67-89
- White J, 1995. The Leporidae (Mammalia, Lagomorpha) from the Blancan (Pliocene) Taunton local fauna of Washington. *J Vert Paleont*, **15**(2): 366-374
- Wu C H, Wu J P, Bunch T D et al., 2005. Molecular phylogenetics and biogeography of *Lepus* in eastern Asia based on mitochondrial DNA sequences. *Mol Phylogenet Evol*, **37**: 45-61
- Xiang Y (相雨), Yang Q S (杨奇森), Xia L (夏霖), 2004. Distribution and taxonomy of genus *Lepus* (hare) in China. *Sichuan J Zool (四川动物)*, **23**(4): 391-397 (in Chinese)
- Yang A F (杨安峰), 1979. The Anatomy of Rabbit. Beijing: Science Press. 12-33 (in Chinese)
- Young C C, 1927. Fossile Nagetiere aus Nord-China. *Palaeont Sin, Ser C*, **5**(3): 56-65
- Young C C, 1930. On the fossil mammalian remains from Chi Ku Shan near Chou Kou Tien. *Palaeont Sin, Ser C*, **7**(1): 15-17
- Young C C, 1932. On the fossil vertebrate remains from localities 2, 7 and 8 at Choukoutien. *Palaeont Sin, Ser C*, **7**(3): 8-9
- Young C C, 1934. On the Insectivora, Chiroptera, Rodentia and Primates other than *Sinanthropus* from Locality 1 at Choukoutien. *Palaeont Sin, Ser C*, **8**(3): 112-117
- Zhang S S (张森水) et al., 1993. Comprehensive study on the Jinniushan paleolithic site. *Mem Inst Vert Paleont Paleoanthropol, Acad Sin*, **19**: 1-163 (in Chinese with English summary)
- Zhang Z Q (张兆群), in press. Revision of Chinese Pleistocene *Lepus* (Leporidae, Lagomorpha). *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*
- Zheng S H (郑绍华), 1984. Revised determination of the fossil cricetine (Rodentia, Mammalia) of Choukoutien district. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **22**(3): 179-197 (in Chinese with English summary)
- Zheng S H (郑绍华), Zhang Z Q (张兆群), Liu L P (刘丽萍), 1997. Pleistocene mammals from fissure-fillings of Sunjiashan hill, Shandong, China. *Vert PalAsiat (古脊椎动物学报)*, **35**(3): 201-216 (in Chinese with English summary)