

# 禄丰古猿地点的兔形目化石

邱铸鼎 韩德芬

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

**关键词** 禄丰; 最晚中新世; 兔形目

## 内 容 提 要

*Alilepus longisinuosus* sp. nov. 系禄丰古猿动物群兔形目的唯一代表。基于自1976年以来采集到的69件标本, 本文对新种的特征, 特别是在种内的变异作了描述; 并将其与华北及欧洲其它地点的翼兔作了比较。研究结果表明, 可能由 *Gobiolagus* 或 *Ordolagus* 进化而来的 *Alilepus*, 在中新世晚期有较大的分化; 禄丰的翼兔似乎代表该属向南亚现生的 *Nesolagus* 进化的一种。

禄丰石灰坝古猿地点的兔形类化石尚属常见, 从1976年至1983年的几次采集, 共获得标本69件, 但所代表的种类单一, 迄今仅有 *Alilepus* 一属。*Alilepus* 在该动物群的发现早有报道(吴汝康等, 1981; 邱铸鼎等, 1985), 但一直未作详细描述。本文记述了近十年在该地点发现的这些材料。标本中, 包括有30余件破碎的上、下颌骨和34枚  $P_3$ 。这些标本为我们对禄丰翼兔的特征及其种内变异的认识, 提供了充分的证据。大部分标本都有可靠的层位, 层位不确切者, 在此均按“混合层材料”处理, 无疑它们也都采自该地点的D剖面。有关剖面的划分, 详见祁国琴1985年“禄丰古猿化石地点地层概述”一文。

本文图版及插图分别由王哲夫和沈文龙同志制作, 在此一并致谢。

**兔形目 Lagomorpha Brandt, 1885**

**兔科 Leporidae Gray, 1821**

**翼兔属 *Alilepus* Dice, 1931**

**长褶翼兔(新种) *Alilepus longisinuosus* sp. nov.**

(图版 I; 图 1—5)

1979: Leporid. 祁国琴, 古脊椎动物与古人类, 17: 14—22。

1981: *Alilepus* sp. 吴汝康等, 科学通报, 18: 1125—1127。

1984: Leporidae indet. 李传夔等, 古脊椎动物, 22: 163—178。

1985: *Alilepus* sp. 邱铸鼎等, 人类学学报, 4: 13—32。

## 正型标本

一破碎的右下颌骨, 具部分门齿及  $P_3-M_2$  (古脊椎动物与古人类所号: V8131)。

## 模式产地

云南省禄丰县石灰坝。

### 时代与层位

最晚中新世,保德期;石灰坝组。

### 归入标本

第1层 1 上中间颊齿(V 8132.1)。

第2层 1 破上颌骨,具  $P^2-M^1$  (V 8132.2); 5 残破下颌骨,带有 1  $I_2$ , 4  $P_3$ , 4  $P_4$ , 4  $M_1$ , 4  $M_2$ , 1  $M_3$  (V 8132.3—7); 4 枚单个牙齿 (1  $I^2$ , 2  $P_3$ , 1 下中间颊齿), (V 8132.8—11)。

第3层 1 破碎上颌骨,具  $P^4-M^2$  (V 8132.12); 5 残破下颌骨,共附有 5  $P_3$ , 5  $P_4$ , 4  $M_1$ , 3  $M_2$  (V 8132.13—17)。

第4层 1 破上颌骨,具  $P^2-M^2$  (V 8132.18); 6 破下颌骨,共有 2  $I_2$ , 4  $P_3$ , 5  $P_4$ , 5  $M_1$ , 2  $M_2$ , 1  $M_3$  (V 8132.19—24); 3 枚单个牙齿 (1  $I^2$ , 2 中间颊齿), (V 8132.25—27)。

第5层 2 破下颌骨,有 2  $I_2$ , 2  $P_3$ , 1  $P_4$ , 1  $M_1$  (V 8132.28—29); 7 枚单个颊齿 (2 上中间颊齿, 1  $P_3$ , 4 下中间颊齿), (V 8132.30—36); 2 枚乳齿  $dP_3$  及  $dP_4$  (8132.37—38)。

第6层 1 破上颌骨,具  $I^2$  (V 8132.39); 4 残破下颌骨,共附有 3  $P_3$ , 4  $P_4$ , 4  $M_1$ , 3  $M_2$ , 3  $M_3$  (V 8132.40—43); 7 枚颊齿 (6 上中间颊齿, 1  $P_3$ ) (V 8132.44—50)。

混合层 2 破上颌骨,附有 1  $P^2$ , 2  $P^3$ , 2  $P^4$ , 1  $M^1$ , 2  $M^2$  (V 8132.51—52); 13 破碎下颌骨,共带有 3  $I_2$ , 8  $P_3$ , 11  $P_4$ , 12  $M_1$ , 8  $M_2$ , 4  $M_3$  (V 8132.53—65); 3 枚单个  $P_3$  (V 8132.66—68)。

### 种名由来

“Sinuosus”, 拉丁文——“褶皱的”; 前缀 “long”——长。意指新种  $P_3$  的后内褶长, 或者它往往与后外褶沟通成一长褶。

### 特征

个体接近 *Alilepus annectens*。门齿孔后缘的终止位置靠前。 $P^2$  舌侧前褶浅, 唇侧前褶轮廓清楚。 $P_3$  齿座及跟座间的中间齿桥弱, 甚至中断; 后内褶深, 一般比后外褶长; 齿座前外凸弱。

### 测量 (Measurements) (单位: 毫米)

#### 1. 正型标本 (Type specimen)

齿缺长 (diastemal length,  $I_2-P_3$ ) 16.10

颊齿槽长 (alveolar length of  $P_3-M_1$ ) 16.30

$M_1$  处唇侧下颌高 (depth of mandible below  $M_1$ ) 11.70

$P_3-M_2$  长 (length of  $P_3-M_2$ ) 12.10

牙齿 (dentition)

	$I_2$	$P_3$	$P_4$	$M_1$	$M_2$
长 (L)		3.20	2.85	2.85	2.90
tri.		3.18	3.80	3.50	3.20
宽 (W)	3.40				
tal.		3.20	3.10	2.90	2.80

2. 统计(包括正型标本, 但单个的中间颊齿除外。Statistics, including type specimen, except the isolated molariform teeth)。

(1) 下颌骨 (mandiblar fragments)

	件数 N	数值范围 Range	平均值 X	标准差 S
齿缺长 diastemal length	5	14.40—16.30	15.72	0.96
颊齿槽长 alveolar length	8	12.00—17.10	15.50	1.43
齿列长 Leng. of tooth row	6	13.40—15.20	13.80	0.64
M <sub>1</sub> 处颌骨高 depth of mandible	11	11.70—12.80	12.08	0.36

(2) 牙齿 (dentition)

	数量 N	长 (L) 范围 Range		平均 X	标准差 S	宽 (W) 范围 Range		平均 X	标准差 S
I <sup>2</sup>	3					2.90—3.20		3.02	0.19
P <sup>2</sup>	3	1.30—1.55	1.45	0.11		2.90—3.30		3.13	0.17
P <sup>3</sup>	4	2.05—2.50	2.29	0.17		a 3.90—4.60		4.25	0.35
						p 4.20—4.90		4.47	0.31
P <sup>4</sup>	5	2.15—2.60	2.44	0.16		a 4.10—4.20		4.16	0.05
						p 4.00—4.25		4.12	0.10
M <sup>1</sup>	3	2.40—2.45	2.42	0.02		a 3.95—4.00		3.98	0.03
						p 3.70—4.00		3.83	0.12
M <sup>2</sup>	4	2.00—2.30	2.16	0.11		a 3.70—3.80		3.76	0.05
						p 2.80—3.50		3.17	0.27
I <sub>2</sub>	8					3.10—3.40		3.29	0.12
P <sub>3</sub>	34	2.80—3.45	3.18	0.15	tri.	2.40—3.45		2.90	0.21
					tal.	2.80—3.60		3.14	0.23
P <sub>4</sub>	31	2.30—3.00	2.74	0.16	tri.	2.75—4.00		3.38	0.24
					tal.	2.40—3.35		2.77	0.23
M <sub>1</sub>	31	2.20—3.30	2.78	0.26	tri.	2.40—3.80		3.20	0.26
					tal.	2.00—2.90		2.54	0.19
M <sub>2</sub>	21	2.10—3.05	2.78	0.23	tri.	2.30—3.60		3.13	0.28
					tal.	1.80—2.90		2.45	0.24
M <sub>3</sub>	9	1.60—2.00	1.85	0.12	tri.	1.60—2.20		1.93	0.16
					tal.	1.10—1.50		1.29	0.12

描述

材料中的上颌骨只有几件, 而且相当残破。迄今尚未发现有后上门齿 (I<sup>3</sup>) 及第三上臼齿。

上颌骨 V 8132.52 标本为材料中最好的一件上颌骨(图版 I; 图 1)。标本保存了颧弓的前基部, 其后缘的位置与 P<sup>4</sup> 后缘所成的直线近垂直于齿列的纵轴, 与步林 (Bohlin, 1942) 描述的内蒙二登图标本的情况相似。右颧桥尚完好, 可见门齿孔终止于 P<sup>3</sup> 前缘的正内侧, 其位置比 *Alilepus annectens* 的靠前, 也略前于现生 *Lepus* 者。颧桥的后缘位于 P<sup>4</sup> 的近中侧, 几与颧弓前基部后缘成一垂直于齿列的直线。颧孔小, 位于 P<sup>4</sup> 的正内侧, 其后内侧另有一小孔。颧桥前后的最小长度约为 7.5 mm。

下颌骨 下颌骨的保存状况稍好, 但所有标本的上升枝部分都已破损。正型标本

(图 1) 表明,下颌骨有一深的咬肌窝,窝的前缘有一明显的嵴。齿缺部分前伸而不下弯,其形态与 *Hypolagus*, *Pratilepus* 及 *Lepus* 的无大异;下后方有一些滋养孔,其中两个较大。翼窝与水平枝内侧界限不很清楚。齿列下的水平枝内侧有一深沟,这一沟在 *Hypolagus* 和 *Lepus* 中都不明显。

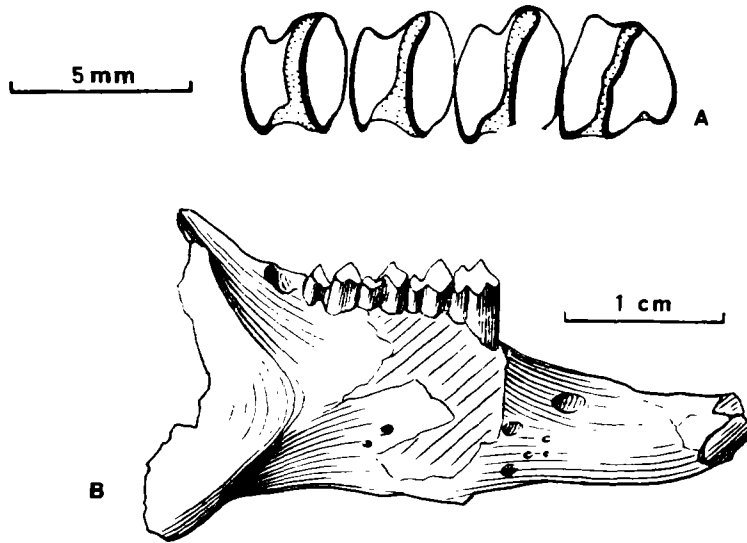


图 1 长褶翼兔(新种),正型标本(V8131)

A.  $P_3-M_2$ , 冠面视; B. 右下颌骨,唇侧视

*Alilepus longistinus* sp. nov., type (V8131)

A.  $P_3-M_2$ , occlusal view; B. right mandibular fragment, buccal view

齿系 上门齿( $I^1$ )的前沟位于中部近中侧,构造简单,与 *Alilepus annectens* 的无明显不同(图 2, a),但该沟没有 *Lepus* 的那样开阔。

$P^2$  单叶;齿柱向前弯曲。前方具两白垩质充填的褶:舌侧前褶和唇侧前褶。前者窄而深,往后掠向唇侧,深度约达嚼面长度的三分之一;后者浅,但轮廓相当清楚(图 2, b—d)。两褶往下都伸达牙齿的基部。嚼面呈扁椭圆形,其中一标本的唇侧稍宽(图 2, d)。

$P^3$  前叶比后叶略窄。次沟直且深,伸达嚼面宽度一半或一半以上;次沟釉质层呈强烈锯齿状(图 2, e, f)。 $P^4-M^2$  的形态与  $P^3$  的很相似(图 2, g—i)。因此,要区别单个的中间颊齿较为困难。据同一齿列的观察:从  $P^3-M^2$ , 牙齿的后叶宽度逐渐递减, $P^4$  的前、后叶宽度近等, $M^2$  的后叶明显比前叶窄;次沟釉质层的锯齿状从前往后依次逐弱;从  $P^4-M^2$ , 后叶的长度逐一比前叶相对缩短; $P^4$  的齿柱高直,往后逐低且渐向前弯曲。

$I_2$  构造简单,无异于 *Alilepus annectens*, *Hypolagus* 和 *Lepus* 者。

$P_3$  冠面次三角形(图 2, j—r),前缘一般圆滑,少数呈角状。外侧具双褶:前外褶及后外褶。前者浅宽,后者深窄。内侧有一后内褶。此外,在 34 个标本中,12 个有一极弱的前内褶(图 2, l, n)。所有的前外褶、后外褶和后内褶往下都伸达牙齿的基部,并为白垩质所充填。后内褶与后外褶分  $P_3$  为齿座与跟座。齿座总比跟座长而窄,中间常为一齿

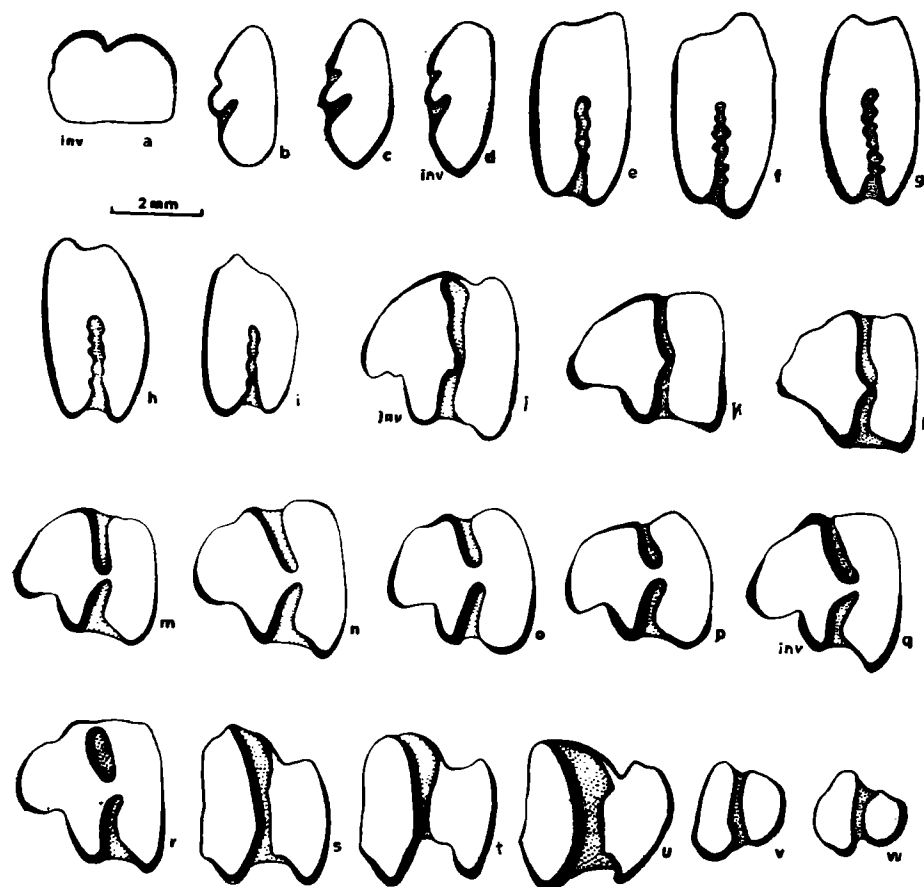


图2 长褶翼兔(新种),上、下颊齿冠面示意图。“inv”示反转

*Alilepus longisinuus* sp. nov. I<sup>1</sup>: a (V 8132.25); P<sup>1</sup>: b (V 8132.2), c (V 8132.18), d (V 8132.52); P<sup>2</sup>: e (V 8132.2), f (V 8132.44); P<sup>3</sup>: g (V 8132.2); M<sup>1</sup>: h (V 8132.12); M<sup>2</sup>: i (V 8132.12); P<sub>3</sub>: j (V 8132.4); k (V 8132.40), l (V 8132.42), m (V 8132.9), n (V 8132.41), o (V 8132.67), p (V 8132.55), q (V 8132.63), r (V 8132.5); P<sub>4</sub>: s (V 8132.28); M<sub>1</sub>: t (V 8132.40); M<sub>2</sub>: u (V 8132.41); M<sub>3</sub>: v (V 8132.41), w (V 8132.42). Occlusal view. All teeth are figured as if they are left, the term “inv” appears under the figures of the right tooth

桥所连结。桥的发育程度变异颇大: 不同程度地存在的占大多数(图2, m—r), 5件标本几乎断开(图2, l), 6件完全断开(图2, j)。后内褶一般比后外褶长, 仅6个牙齿的两褶近等, 8个的后内褶略短于后外褶(图2, p)。后内褶一般都与舌壁沟通, 只有5个牙齿于舌侧有一釉质嵴, 使其中两 P<sub>3</sub> 的后内褶形成明显的岛状褶(图2, r)。岛状褶存在与否和齿桥的有无, 似乎与牙齿的磨蚀程度关系不大。后内褶与后外褶常常稍向后伸展, 但也有与牙齿纵轴近垂直者(图2, l)。齿座前唇侧部分较弱, 一般不向外突出。釉质层在齿座的前缘、后缘及牙齿的外壁加厚。

中间颊齿的构造, 与 *Alilepus annectens*, *Hypolagus*, 甚至是与 *Lepus* 都没有重大差异, 各牙齿均具一弱的, 连结于齿座与跟座的舌侧齿桥(图2, s—u)。各中间颊齿的细微

区别在于:从  $P_4-M_2$ , 跟座宽度依次缩小;齿柱长度缩短,曲度增大。

$M_3$  比中间颊齿明显小, 齿座的宽度往往比  $M_2$  跟座的还窄(图 2, v, w)。舌侧无一连接于齿座与跟座的嵴。齿座的形状与中间颊齿者近似, 跟座则退化成扁圆形;前者唇侧宽于舌侧, 后者恰好相反。齿柱强烈向前弯曲。釉质层在外壁和后壁加厚。

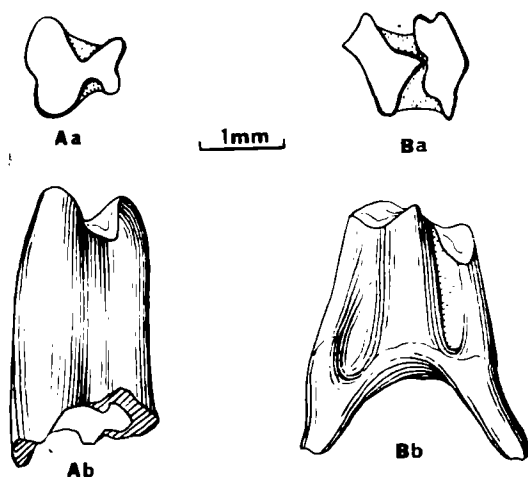


图 3 长褶翼兔(新种), 下乳齿

a. 冠面视 b. 唇侧视

*Alilepus longisinuosus* sp. nov. A.  $dP_3$ (V8132.37);

B.  $dP_4$ (V8132.38);

a. occlusal view; b. buccal view

V 8132.20 标本代表该翼兔的一幼年个体, 其齿缺长度约为成年个体的  $2/3$ , 可惜其上的乳齿均已严重破损。单个的下乳齿表明,  $dP_3$  的冠面形态与 *Alilepus annectens* 的  $dP_3$  明显不同(图 3, A), 即它与  $P_3$  有较大的差异。 $DP_3$  的齿座前叶几乎缺失, 这与  $P_3$  齿座前外凸弱是一致的。前方远端面有一弱凹, 可能与  $P_3$  的前外褶同源。内侧和外侧都有一凹沟, 无疑对应于  $P_3$  的后内褶及后外褶。 $DP_3$  齿座相对于跟座显然比 *A. annectens* 的弱很多。 $DP_4$ (图 3, B) 齿座与跟座的宽度近等; 齿座无前叶, 后壁成“V”型; 舌侧低处有一连接齿座与跟座的嵴; 跟座舌、唇侧均有一小褶, 前一小褶随着磨蚀而很快消失。 $DP_3$  的齿根已破损;  $dP_4$  双根: 前舌侧根及后唇侧根。

### 比较与讨论

1. 依上描述, 禄丰翼兔的颌骨及牙齿, 在大小及特征上都具有明显的同一性。虽然  $P_3$  的形态和构造, 如后内褶和后外褶的相对长度、中间齿桥的存在与否、有无舌侧齿嵴、前内褶和前外褶的发育程度等, 都具有明显的变异性, 但这并不妨碍把上述禄丰标本都归入同一种。

狄斯(Dice, 1929), 依  $P_3$  的构造特征, 将兔科分成三个亚科: Palaeolaginae, Archaeolaginae 和 Leporinae。把  $P_3$  具有一后内褶和一后外褶的兔类归入前一亚科。该亚科在晚中新世至更新世早期, 广布北半球, 有欧亚大陆的 *Alilepus*, 欧洲的 *Pliopentalagus* 和 *Trischizolagus*, 非洲的 *Serengetilagus*, 北美的 *Nekrolagus* 和 *Pranilepus*。在这些兔类中,  $P_3$  总有一清楚的后外褶, 但后内褶则可能很短, 或者被封闭成一孤立的岛状褶。按  $P_3$  的特征, 禄丰化石兔应当归入 Palaeolaginae 亚科, 并与 *Alilepus* 属最接近。

*Alilepus* 为狄斯(1931)创建。该属过去只发现于旧大陆, 而且仅限于古北界的华北、北亚和东欧的晚中新世至早更新世的地层中。在属于现代东洋界的我国西南区被发现尚系首次。

*Alilepus* 的属型种系舒罗塞(Schlosser, 1924)描述的内蒙二登图的 *Lepus annectens*。禄丰标本在颌骨和牙齿的形态及构造上, 多少与属型种模式产地的材料相似, 但云南石灰坝翼兔与内蒙二登图的 *A. annectens* 仍然有以下不同:

(1) 两者牙齿的大小相近,但其平均值略有不同,禄丰翼兔的要小些(图 4)。

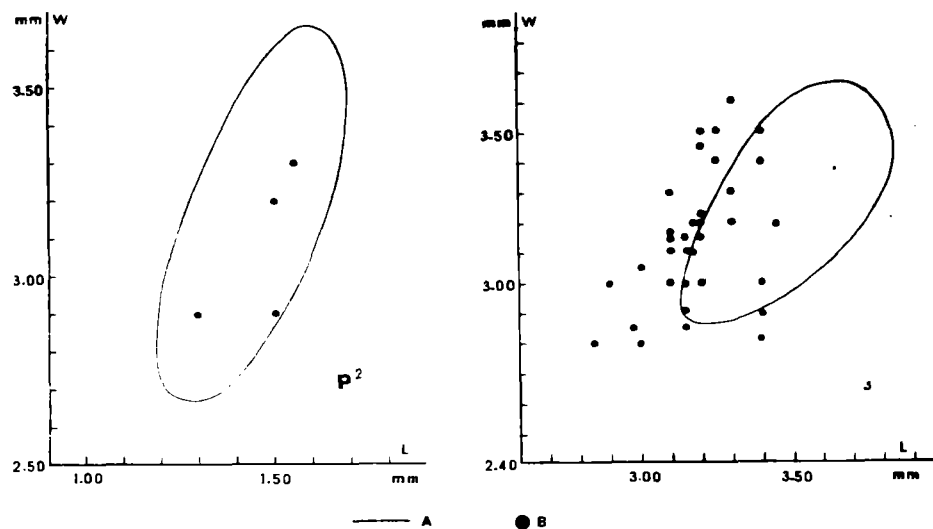


图 4 禄丰长褶翼兔与二登图联合翼兔  $P^2$  及  $P_3$  测量图解

A. 二登图 2; B. 禄丰石灰坝

Scater diagrams showing length and width of  $P^2$  and  $P_3$  of Lufeng *Alilepus longisinuus* and Ertemte *Alilepus annectens*

A. Ertemte 2; B. Lufeng

(2) 步林 (Bohlin, 1942) 在描述二登图的 *Alilepus annectens* 时发现,在其门齿终止处的颞桥上,有一深的鼻腔凹,这一特征的构造使它明显地区别于其它属种。虽然禄丰标本未保存鼻腔凹,但门齿孔的终止表明,即使标本中有这一构造,其位置也必定比内蒙二登图翼兔的靠前。因为其门齿孔的终止,要比步林图示的靠前得多 (Bohlin, 1942, fig. 2, A)。

(3) 禄丰标本  $P^2$  的舌侧前褶较浅,后掠仅达牙齿长度的  $1/3$ ,但唇侧前褶较深;在 *A. annectens* 中,舌侧前褶后掠一般总超过  $1/3$ ,而唇侧前褶较浅。

(4) 在禄丰标本中,多数  $P_3$  后内褶的深度都大于后外褶,后内褶比后外褶浅者仅占 23.5%;而在二登图标本中(包括 1980 年采集到的——见 Qiu, 待刊; 舒罗塞 1924 年及步林 1942 年描述的 24 枚  $P_3$ ), 仅有一个牙齿的后内褶比后外褶长。两地标本  $P_3$  中间齿桥的发育程度亦有差异: 云南标本中显得较弱,齿桥完整者仅占  $2/3$  弱;而内蒙标本,齿桥无一断开,一般都相当发育。 $P_3$  齿座的前叶在禄丰标本中也较弱,极少向唇侧突出。

(5) 下乳齿的区别尤为明显。云南标本的  $dP_3$  和  $dP_4$  都没有一像内蒙标本那样的齿跟前叶,与  $P_3$  的差异明显。此外, *A. annectens* 的  $dP_4$  都有三根,而禄丰翼兔的  $dP_4$  仅有两根。

在我国,除内蒙二登图外, *Alilepus* 还发现于华北保德期到泥河湾期的地层中(关于新第三系的划分,详见李传夔等, 1984), 有 1929 年杨钟健记述武乡 (73 地点, 保德期)

的“*Lepus*” *annectens*, 德日进 (Teilhard, 1942, 1940) 报道榆社(静乐期)的 *Alilepus annectens* 及周口店 18 地点(泥河湾期)的 *A. cf. annectens*。前两者下颌骨及牙齿的大小和特征,都很接近内蒙标本;后者  $P_3$  形态无异于模式标本者,但其下颌骨粗壮,齿缺短,能否归入该种,确实有待更多材料的证实。

古列也夫 (Gureev, 1964) 在《苏联动物群》一书中,把 *Alilepus* 属指定为四种: *annectens*, *brachypus*, *ucrainicus* 和 *lascarevi*。*A. brachypus* 系杨钟健 1927 年描述的北京三家店的 *Caprolagus brachypus*, 它的  $P_3$  具有 *Alilepus* 一样的构造,但后内褶褶中的釉质层较为复杂,褶以在舌侧开口狭窄为特征。施莱德 (Schreuder, 1936) 认为它不属于 *Caprolagus* 而应为 *Hypolagus* 属。德日进 (1942) 也同意把它归入 *Hypolagus*。步林 (1942) 重新研究并图示了杨钟健描述的这一标本的  $P_3$ , 他把该标本和上述在山西静乐、寿阳和榆社第四系中所采到的,  $P_3$  具有一封闭或呈岛状后内褶的化石兔类同归一类 (见 Teilhard & Young, 1931; Young, 1935; Bohlin, 1942)。从  $P_3$  的构造,特别是后内褶都有复杂的釉质层看,步氏的归并似乎有一定的道理。虽然二登图及禄丰翼兔的  $P_3$ , 都会偶见岛状的后内褶,但这一褶在 *Alilepus* 中比较简单,而且褶的长轴总垂直或近垂直于牙齿的纵轴、不像“*Caproiagus*”的那样倾斜。因此,在材料还不足的情况下,暂时把上述产于第四系的化石兔类与 *Alilepus* 分开, 当作属分类位置未定的一种 (“*Caprolagus*” *brachypus*) 来处理似乎较为妥当。*Alilepus ucrainicus* 见于苏联上新统,以其  $P^2$  相对较小,仅有一前褶;  $P^3-M^2$  的次沟短及比较平滑的次沟釉质层而与禄丰标本有所不同。苏联晚中新世的 *A. lascarevi* 又以较大的个体,短的  $P_3$  后内褶,发育的  $P_3$  中间齿桥及  $P^3-M^2$  次沟的锯齿状釉质层也异于云南翼兔。

达克斯纳等 (Daxner and Fejfar 1967) 描述了罗马尼亚马鲁斯特 (Malusteni) (MN15) 的一个翼兔未定种, *Alilepus* sp.。其下中间颊齿的形态,如前叶前舌侧不很凸出等,多少与云南标本相似,但其  $P_3$  前缘有一前褶及前内褶相当发育,明显不同于我国 *Alilepus* 属的所有种类。

综上所述,禄丰标本作为 *Alilepus* 中一新种,与该属其它种在形态和构造上的界限还是清楚的。由于新种及 *A. annectens* 的  $P_3$ , 都表现了明显的变异性,要在禄丰和二登图两地的标本中各自找到一个形态接近的牙齿并不困难,可能这只不过是 *Alilepus* 属中,两个不同种群  $P_3$  在种内变异的偶然相似而已,而两者各自所具有不同的、占主导地位的性状,正代表它们不同的进化趋势。

2. 不少学者认为(如 Dawson, 1958, 1967), *Alilepus* 可能起源于东亚。由于从晚渐新世以后到最晚中新世的地层中,兔科化石在这一地区记录甚少。因此,其世系及真正的发祥地,仍然模糊不清。但可以设想, *Alilepus* 有可能是从一近似于 *Gobiolagus* 或 *Ordolagus* 的祖先进化而来的。在渐新世 *Ordolagus* 的一些种中,  $P_3$  已有一明显的后外褶及一弱的前外褶(见 Burke, 1941; Muizon, 1977)。一后内褶的出现,将会获得 *Alilepus*  $P_3$  的构造形式。

*Alilepus* 被认为很可能与较进步的兔类 (leporines), 如 *Lepus*, *Pronolagus*, *Pentalagus* 等有密切亲缘关系的祖先类型。关于 *Alilepus* 向兔亚科的进化,希巴德 (Hibbard, 1963) 通过对第三纪晚期以来兔类  $P_3$  的研究,认为 *Alilepus* 的  $P_3$  首先以封闭其后内褶形成岛



状褶后,再逐渐失去中间齿桥,使后内褶与后外褶沟通,结果便形成了 *Lepus* 的  $P_3$ 。北美的 *Nekrolagus*, *Pratilepus* 及我国的“*Caprolagus*” *brachypus* 可能正代表了希氏解释的从 *Alilepus* 向 *Lepus* 进化的中间类型,  $P_3$  上述的变化趋势无疑是存在的。但是,禄丰翼兔却又好象代表了 *Alilepus* 属中一种群向现代兔类进化的另一趋向,它是通过  $P_3$  后内褶的增长和中间齿桥的退化来实现的。现生苏门答腊的 *Nesolagus* 属,可能有像云南翼兔一样的祖先。很明显,随着 *Alilepus longisinuus* 中间齿桥的退化,后内褶与后外褶的沟通,一个 *Nesolagus* 的  $P_3$  即形成。因此说,由 *Alilepus* 向现生兔类的进化可能是多元的。它除了上述改变褶和齿桥的构造来实现外,还有使齿座和褶复杂化的另一支系。北美的 *Nekrolagus*—*Sylvilagus*, *Cryptolagus* 一支;欧洲的 *Pliopentalagus*—*Pentalagus* 一支及北非的 *Pliopentalagus*—*pronolagus* 一支,可能代表着这一支系。它们在改变后内褶和后外褶的同时,又都增加了一前褶,并使自己的齿褶变得更加复杂。

*Alilepus longisinuus* 的可能进化及其与我国其它属种的关系如下图 5 所示:

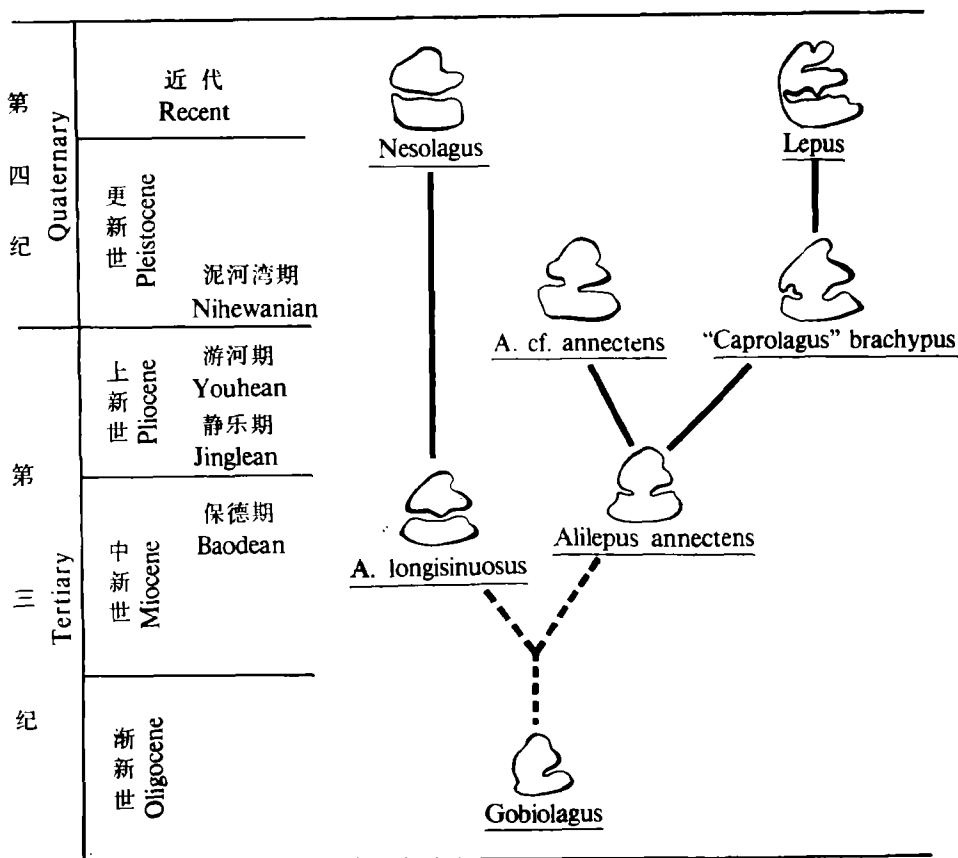


图 5 长褶翼兔其它一些兔类的设想关系

Suggested relationships of *Alilepus longisinuus* to some other leporids

3. 古列也夫在 1964 年修订 *Alilepus* 属的特征时,把  $P^2$  仅有一前褶作为一重要的特征赋予了该属,这显然有必要进行再修正。在他图示苏联的 *A. ucrainicus* 中, $P^2$  很小,

确实只有一前褶。他认为 *A. annectens* 的  $P^2$  仅有一前褶,系据舒罗塞 1924 年的图示,但正如步林(1942)所说,那些图解不很确切。从二登图及禄丰的材料看, $P^2$  除有一深的舌侧前褶外,都还有一延伸齿柱的唇侧前褶,这一褶有时很浅,但始终存在。马茨等(Mats et al., 1982)在苏联中贝加尔的晚第三系中,发现 *Alilepus* 的  $P^2$  除一深的前褶外,在其前缘的舌侧和唇侧,均有一明显的褶。虽然这些单个的牙齿是否确系 *Alilepus* 所有,仍需进一步确定,但似乎说明, $P^2$  的前褶数量及其发育程度,仅代表种一级的特征。基于这一原则,可以认为在兔类的进化过程中,其  $P^2$  的复杂化,并不是一简单的过程。步林(1942)认为,*Alilepus* 和 *Lepus* 在使自己  $P^2$  的复杂化,可能有不同的过程:前者先展唇侧前褶,而后者则是舌侧前褶。如证明确实遵循这样的规律,则自然会动摇多数学者所认为 *Lepus* 是由 *Alilepus* 进化而来的假说。

4. 长褶翼兔主要采自第 2—6 层。据此,有理由怀疑从第 1 层所获得的一单个牙齿可能属于下部堆积物再搬运的产物,或者是采集过程中混杂了的结果。也就是说,还没有多少证据说明,*A. longisinuus* 生活到了第 1 层沉积物所代表的时代。

至于 *A. longisinuus* sp. nov. 所指示的确切时代还难于确定,但可以肯定,*Alilepus* 仅记录于最晚中新世到早更新世的层位中。在其构造特征所表明进化水平上,新种与我国早更新世的 *A. cf. annectens* 相比更接近于华北保德期的 *A. annectens*,或者相当于苏联晚中新世的 *A. lascarevi* 以及上新世的 *A. ucrainicus*。因此,根据禄丰动物群其它成员所指示的,认为石灰坝 D 剖面 2—6 层所代表的时代,同属最晚中新世保德期,即相当于欧洲土洛里期(Turolian)或者是印巴次大陆的道克派珊期(Dhok Pathan)是可能的。而第 1 层所代表的时代要晚得多。

(1985 年 9 月 25 日收稿)

### 参 考 文 献

- 李传夔、吴文裕、邱铸鼎, 1984. 中国陆相新第三系的初步划分与对比. 古脊椎动物, 22: 163—178.
- 吴汝康、韩德芬、徐庆华、陆庆五、潘悦容、张兴永、郑良、肖明华, 1981. 世界首次发现的腊玛古猿头骨化石. 科学通报, 18: 1125—1127.
- 祁国琴, 1979. 云南禄丰上新世哺乳动物群. 古脊椎动物与古人类, 17: 14—22.
- 祁国琴, 1985. 禄丰古猿化石地点地层概述. 人类学学报, 4: 55—69.
- 邱铸鼎、韩德芬、祁国琴、林玉芬, 1985. 禄丰古猿地点的小哺乳动物化石. 人类学学报, 4: 13—32.
- Bohlin, B., 1942. A revision of the fossil Lagomorpha in the Palaeontological Museum, Upsala. Bull. Geol. Instit. Upsala, 30(6): 117—154.
- Burke, J. J., 1941. New fossil Leporidae from Mongolia. Amer. Mus. Novitates, 1117: 1—273.
- Dawson, M. R., 1958. Later Tertiary Leporidae of North America. Univ. Kansas Paleont. Contr. Vertebrata, 6: 1—75.
- Dawson, M. R., 1967. Lagomorph history and the stratigraphic record. Univ. Kansas. Depart. Geol., 2: 287—316.
- Daxner, G. and Fejfar, O., 1967. Über die Gattungen *Alilepus* Dice, 1931 und *Pliopentalagus* Gureev, 1964 (Lagomorpha, Mammalia). Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 71: 37—55.
- Dice, L. R., 1929. The phylogeny of the leporids with the description of a new genus. Journ. Mamm., 10: 340—344.
- Dice, L. R., 1931. *Alilepus*, a new name to replace *Allolagus* Dice, preoccupied, and notes on several species of fossil hares. Journ. Mamm., 12: 159—160.
- Gureev, A. A., 1964. Fauna of the USSR. Mammals, Vol. 3, Issue 10. Lagomorpha. Akad. Nauk USSR, Zool. Inst. nov. ser. 87: 1—276.
- Hibbard, C. W., 1944. Abnormal tooth pattern in the lower dentition of the jackrabbit, *Lepus californicus*.

- niscus deserticola* (Mearns), *Jour. Mamm.*, 25(1): 64—66.
- Hibbard, C. W., 1963. The origin of the  $P_3$  pattern of *Sylvianagus*, *Caprolagus*, *Oryctolagus* and *Lepus*, *Journ. Mamm.*, 44(1): 1—15.
- Hibbard, C. W. 1969. The rabbits (*Hypolagus* and *Pratilepus*) from the upper Pliocene, Hagerman local fauna of Idaho. *Pap. Mich. Acad. Sci. et c.* 1(1): 81—97.
- Mats, V. D. et al., 1982. The Pliocene and Pleistocene of middle Baikal. *Sci. Press, Siberia, USSR*, 1982: 1—192.
- Muizon, C. de, 1977. Revision des Lagomorphes des couches a *Baluchitherium* (Oligocene superieur) de San-tao-ho (Ordos, Chine). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3(488): 265—294.
- Qiu Z. D., (in press). Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Nei Mongol, China.—Hares and pikas (Lagomorpha): Leporidae and Ochotonidae. *Senckenbergiana Lethaea*.
- Schlosser, M., 1924. Tertiary vertebrates from Mongolia. *Palaeont. Sinica*, (C)1(1): 1—119.
- Schreuder, A., 1936. *Hypolagus* from the Tegelen clay; with a note on recent *Nesolagus*. *Arch. Neerland Zool.*, 2: 225—239.
- Teilhard de Chardin, P., 1942. New rodents of the Pliocene and lower Pleistocene of North China. *Publs. Inst. Geobiol. Peking*, 9: 1—98.
- Teilhard de Chardin, P., 1940. The fossils from Locality 18 near Peking. *Palaeont. Sinica*, N. S. (C) 9: 1—94.
- Teilhard de Chardin, P. and Young, C. C., 1931. Fossil mammals from northern China. *Palaeont. Sinica*, (C) 9: 1—67.
- Young, C. C., 1927. Fossile Nagetiere aus Nord China. *Palaeont. Sinica*, (C) 5(3): 5—83.
- Young, C. C., 1935. Miscellaneous mammalia fossils from Shansi and Honan. *Palaeont. Sinica*, (C) 9 (2): 5—43.

## FOSSIL LAGOMORPHA FROM THE HOMINOID LOCALITY OF LUFENG, YUNNAN

Qiu Zhuding Han Defen

(Institute of Vertebrate Paleontology and Palaeoanthropology, Academia Sinica)

**Key words** Yunnan; Lufeng; Miocene; Lagomorpha

### Summary

Among the fossil remains found in the lignite at Shihuiba, from the *Ramapithecus* locality of Lufeng, Yunnan, are specimens of a previously reported member of the family Leporidae (Qi, 1979; Wu et al., 1981; Qiu et al., 1985). Material of the mammalian order Lagomorpha in the Lufeng collection is quite rich, but contains only one taxon of Palaeolaginae, *Alilepus*. Based on 69 specimens collected in the last decade, descriptions and comparisons of this leporid are made. Based on the development of  $P_3$ , a suggested relationship of the new species to some other leporids of China is given in this paper.

### *Alilepus* Dice, 1931

#### *Alilepus longisinuosus* sp. nov.

(Pl. I; Text-figs. 1—5)

**TYPE** A right mandibular fragment with part of incisor and  $P_3$ — $M_2$  (IVPP V8131).

**TYPE LOCALITY** Shihuiba, Lufeng County, Yunnan.

**TYPE LEVEL** Baodean, Uppermost Miocene.

**FURTHER MATERIAL** See the Chinese text.

**ETYMOLOGY** Sinus, Latin—fold, plus long (Latin), a prefix. In allusion to the long posterointernal fold of  $P_3$ , and to the tendency toward loss of the bridge to form a long fold on  $P_3$ .

**DIAGNOSIS** About the same size as *Alilepus annectens*. Incisive foramen ending posteriorly on a line with the anterior alveolar border of  $P^2$ . Anterolingual fold shallow and anterobuccal fold distinct on  $P^2$ . On  $P_3$  bridge connecting the trigonid and talonid weak or absent. Posterointernal fold deep and anteroexternal lobe of trigonid weak.

**DIFFERENTIAL DIAGNOSIS** *Alilepus longisinuus* is distinguished from *A. annectens* by its smaller average size; more anteriorly ending incisive foramen; and more shallow anterolingual fold and distinct anterobuccal fold of  $P^2$ . It also differs generally in having a deeper posterointernal fold, poorly developed bridge and weaker anteroexternal lobe of trigonid on  $P_3$ ; by the absence of an anteroexternal fold on  $dP_3$ , by the absence of an anterior lobe of trigonid on  $dP_4$ , and by the presence of only two roots on  $dP_4$ . *A. longisinuus* differs from *A. ucrainicus* by its large  $P^2$  with two anterior folds and its long hypostria with rather strong crenulation of  $P^3$ — $M^2$ . It differs from *A. lascarevi* by its smaller size and weaker bridge of  $P_3$ , and weaker crenulation in the hypostria of upper molariform teeth. *A. longisinuus* differs from *Alilepus* sp. from Malusteni, Romania by the absence of an anterior fold and by having a well developed anterointernal fold of  $P_3$ .

**MEASUREMENTS** See the Chinese text.

**DESCRIPTIONS** The ending of the incisive foramen, on a line with the anterior alveolar border of  $P^2$ , can be seen to be more anteriorly placed than that of *A. annectens* as illustrated by Bohlin (1942, p121). The smallest palatal bridge length is about 7.5 mm anteroposteriorly with the posterior border on a line with the lingual side of  $M^1$  and the posterior border of the base of zygoma. The palatal foramen is small, posterointernally, there is another smaller foramen. The lower jaw is of the same shape and structure as in *A. annectens*.

$P^2$  consists of a single lobe with two cement-filled folds on the anterior surface. The anterolingual fold is narrow and swings labially for about one third of the occlusal surface, while the anterobuccal fold is wide and shallow. The former seems to be more shallow and the latter more distinct than that of *A. annectens*. On  $P^3$  the hypostria is straight and crosses half or more of the occlusal surface. The walls of the hypostria are strongly crenulated.  $P^4$  and  $M^1$  are very alike in morphology with also deep and usually crenulated hypostria.  $M^2$  is relatively small and less crenulated.  $P_3$  has one anteroexternal, posteroexternal and posterointernal fold. All the folds persist to the base of the shaft and are filled with cement. In 12 out of 34 teeth  $P_3$  has a visible anterointernal fold. The bridge linking the trigonid and talonid varies from complete to absent, which is generally weaker than that of *A. annectens*. In 5 specimens the bridge linking the trigonid with the talonid is nearly disconnected. In 6 teeth the bridge is absent and a long fold between the trigonid and talonid is present. The posterointernal fold is usually longer than or equal to the posteroexternal fold. Only in 8 teeth

is the former more shallow than the latter. Five specimens have a lingual bridge close to the Posterointernal fold, making an enamel lake in two specimens. The posterointernal and posteroexternal folds are straight or swing slightly backward. The anterolingual part of the trigonid is weak and less projected than that of *A. annectens*. The lower molariform teeth are almost of the same shape and structure as in *A. annectens*. On  $M_3$  the lingual bridge is missing. Only the lower deciduous teeth are represented, which differ substantively from those of *A. annectens*. Neither an anteroexternal fold is present on  $dP_4$ , nor an anterior lobe of trigonid on  $dP_4$ .  $DP_4$  is two-rooted.

#### REMARKS

Almost all the specimens were collected from layer 2 to 6 of section D (see Qi, 1985). One tooth recovered from layer 1 is considered to be a mistake of collecting or redeposited from the underlying sediments. The leporid material from this locality seems to be quite homogenous, except for  $P_3$ .  $P_3$  is variable not only in shape and size, but also in detailed structures: such as the presence or absence of the median or lingual bridge between the trigonid and talonid, the presence or absence of the isolated enamel lake; the development of the anterointernal fold; and the relative length between the posterointernal and posteroexternal folds. Nevertheless, the variation is so continuous in size and pattern that no break that would allow distinction of different taxa can be detected. All the specimens, therefore, are here treated as members of a single species. The  $P_3$  in *A. annectens* also demonstrates great variability, so that it is easy to find a few specimens that are very similar to the  $P_3$  of the Lufeng leporid in morphology. However, the comparatively weak development of the median bridge in  $P_3$  of the Lufeng material is distinct (only about 68% of the specimens display the complete bridge, but it is seen in the totality of *A. annectens* from Ertemte and Harr Obo). The longer posteroexternal fold in *A. annectens* of Ertemte is also striking (In the Ertemte sample only 1 tooth out of 20 has the posterointernal fold deeper than the posteroexternal fold. This is the case, however, in half of the total Lufeng sample). The similarities between *A. annectens* and *A. longisinuus* may be due to chance overlapping variation of  $P_3$  between the two populations within this genus, while their differences in  $P_3$  may be interpreted as different evolutionary trends. The evolutionary divergence of *Alilepus* leading to the modern leporids is, in our opinion, polyphyletic. One population of *Alilepus* may have given rise to Pleistocene leporids via intermediates, such as *Nekrolagus* and *Pratilepus* of North America or "*Caprolagus*" *brachypus* of China as suggested by Hibbard (1944, 1963). In this intermediate stage the  $P_3$  has an isolated posterointernal lake that then fused with the posteroexternal fold to form the long fold of recent advanced leporines, such as *Lepus* and *Sylvilagus*. The line from Lufeng *Alilepus* to *Nesolagus* of Sumatra might represent another evolutionary trend, in which the  $P_3$  only reduced its median bridge to form the long fold. A deepening of the posterointernal fold or the reduction of the bridge between the trigonid and talonid might change that  $P_3$  of *A. longisinuus* into one similar to that of *Nesolagus*.

Since there is a gap in the fossil record during much of the Miocene, the phylogeny and relationships of *A. longisinuus* are still obscure. However, the genus *Gobiolagus* or *Ordolagus*, in which  $P_3$  has a pronounced anteroexternal, even posterointernal fold in some specimens in addition to a prominent posteroexternal fold (see Burke 1941), might have given rise to *Alilepus*, in which all the three folds are always present. Text-fig. 5 shows the suggested phylogeny of *A. longisinuus* and relationships of this species to some other related leporids of China.



长褶翼兔(新种) *Alilepus longisinuosus* sp. nov.  $\times 2$ .

1. 一具  $P^2-P^4$ ,  $M^2$  的破右上颌骨, 冠面视, V8132.52  
A right maxillary fragment with  $P^2-P^4$ ,  $M^2$ , occlusal view;
2. 一具部分  $I_2$ ,  $P_3-M_2$  的破右下颌骨, 正型标本, V8131  
A right mandibular fragment with part of  $I_2$  and  $P_3-M_2$ , type, V8131,  
A. 唇侧视 labial view B. 舌侧视 lingual view C. 冠面视 occlusal view;
3. 一具  $P_3-M_1$  的破左下颌骨, 唇侧视, V8132.28  
A left mandibular fragment with  $P_3-M_1$ , labial view;
4. 一具  $I_2-P_3$  的破左下颌骨, 唇侧视, V8132.29  
A left mandibular fragment with  $I_2-P_3$ , labial view;
5. 一具  $P_3-M_3$  的破左下颌骨, 唇侧视, V8132.41  
A left mandibular fragment with  $P_3-M_3$ , labial view

(王哲夫摄)