

论文

苏门答腊兔(*Nesolagus*, Leporidae)化石种类 在东南亚地区的首次发现

金昌柱^{①*}, TOMIDA Yukimitsu^②, 王元^{①③}, 张颖奇^①

① 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;

② National Museum of Nature and Science, Tokyo 169-0073, Japan;

③ 中国科学院研究生院, 北京 100049

* E-mail: jinchangzhu@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2009-06-25; 接受日期: 2010-02-13

中国科学院知识创新工程重要方向项目(编号: KZCX2-YW-159)和国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2006CB806400)资助

摘要 中华苏门答腊兔(*Nesolagus sinensis* sp. nov.)系广西崇左三合大洞早更新世巨猿动物群兔形类的惟一代表,也是亚洲首次发现的苏门答腊兔化石种类. 本文对化石种(新种)的形态特征作了描述,并与印度尼西亚和越南的两个现生种及其相关属种进行了比较. 形态学研究表明,化石种个体较小, p3 前内褶沟极弱等性状比现生种原始,但系统发育过程中也像现生种一样仍保留幼体发育特征,表明它可能是苏门答腊兔的直接祖先. 新种与中新世晚期的云南禄丰长褶翼兔(*Alilepus longisinuus*)有密切亲缘关系,它很可能是由类似于长褶翼兔的祖先类型演化而来的. 根据已知材料分析,苏门答腊兔的起源中心可能是中国西南部.

关键词

中国广西
早更新世
中华苏门答腊兔
巨猿动物群

苏门答腊短耳兔(*Nesolagus*)俗称条纹兔,是现生兔形类乃至哺乳动物门类中种群数量最稀少的世界濒危动物之一,过去主要分布在印度尼西亚苏门答腊岛西南部 Barisan 山脉等东南亚地区. 自 Schlegel 和 Jentink 于 1880 年在苏门答腊岛发现条纹兔以来,时隔一个多世纪,近年在东南亚的老挝和越南的长山山脉也发现其踪迹^[1],被确认为新的种类^[2],引起学术界的极大关注. 苏门答腊兔体型较小,背毛呈灰黄色,共有 7 条褐色条纹,臀部和尾鲜红色;体形以耳朵特别短(其耳朵长度为野兔之半),四肢短为特征;昼伏夜行,穴居习性,栖息在海拔 600~1400 m 的热带雨林高地. 苏门答腊兔的牙齿构造原始,尤其是上牙与古兔(*Palaeolagus*)较为相似. 除本文记述的

广西崇左材料外从未有化石的报道.

2007~2008 年间,北京大学广西崇左生物多样性研究基地和中国科学院古脊椎动物与古人类研究所有关人员联合进行地质古生物调查,在广西崇左发现了步氏巨猿(*Gigantopithecus blacki*)的新层位. 经系统发掘,采集到数量颇多的巨猿、似人似猿、猩猩、长臂猿、武陵山大熊猫、中华乳齿象、先东方剑齿象、双齿尖河猪、凤岐祖鹿、中间猪尾鼠、拟低冠竹鼠、硕豪猪、先社鼠和拟爱氏巨鼠等 80 多种哺乳动物化石^[3,4],其中特别发现了一件苏门答腊兔下颌骨标本.

化石地点位于距崇左市区东北约 16 km 的世界濒危珍稀动物白头叶猴主要栖息地——崇左生态公园内的无名山三合巨猿大洞,地理坐标为 22°16.493'N,

107°30.663'E(图 1(a)). 三合大洞发育于二叠纪灰岩中, 系该区最大的大型管道状溶洞, 东洞口底板海拔为 203 m, 高出当地河床约 70 m, 宽约 12.5 m, 高约 15.6 m, 洞穴长度为 156 m, 最宽处约 100 m. 三合大洞堆积物由褐色砂质黏土、黄褐色砂层、褐黄色粉砂层和灰黄色砂质黏土层组成, 可见厚度约 12 m, 其剖面自上而下可分为 7 层(图 1(b))^[3], 苏门答腊兔化石产自第 5 层.

广西三合巨猿动物群的特点和磁性地层年代测定表明其时代应是早更新世中期(距今约 120~160 万年)^[3,4]. 崇左发现的早更新世苏门答腊兔化石是迄今该属的惟一化石代表, 它的发现对探讨其起源、系统

演化以及东南亚地区第四纪哺乳动物扩散事件等目前科学界关注的问题具有重要的意义.

本文研究标本采用的牙齿结构术语和测量方法基本依照 White 和 Morgan^[5], 略有补充(图 2).

1 标本描述

兔形目 Lagomorpha Brandt, 1885

兔科 Leporidae Gray, 1821

苏门答腊兔属 *Nesolagus* Forsyth Major, 1899

属型种: *Nesolagus netscheri* (Schlegel, 1880)

中华苏门答腊兔(新种) *Nesolagus sinensis* sp. nov. (图 3 和 4)

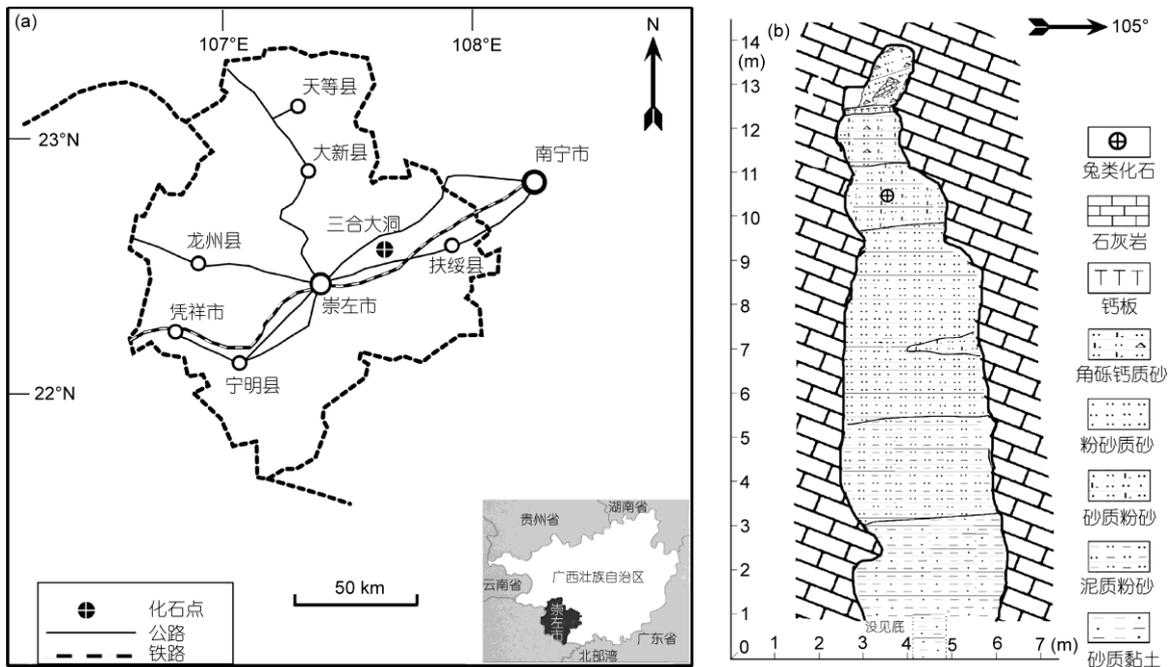


图 1 广西崇左苏门答腊兔化石点地理位置(a)和地质剖面图(b)

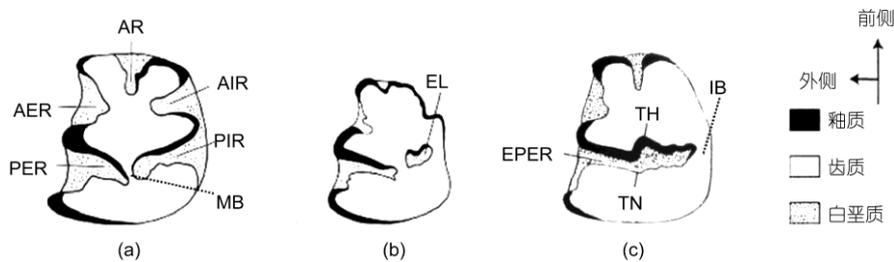


图 2 兔类的下第 3 前臼齿(p3)结构术语

AR, 前褶沟; AER, 前外褶沟; AIR, 前内褶沟; PER, 后外褶沟; PIR, 后内褶沟; MB, 中间齿质桥; EL, 釉岛(后内褶沟); EPER, 伸长的后外褶沟; IB, 舌侧齿质桥; TH, 后外褶沟前壁釉质层; TN, 后外褶沟后壁釉质层

正型标本: 一残破的左下颌骨, 具有部分门齿和 p3~m3(标本编号: IVPP V 15932).

模式产地: 广西壮族自治区崇左生态公园无名山.

地质时代: 早更新世中期.

种名由来: 意指中国境内首次发现的苏门答腊兔化石.

种的特征: 体型较小; 下颌骨齿隙位短, 较弯曲; 下门齿明显靠前; p3 前内褶沟极弱, 前外褶沟宽且深, 白垩质发育; 中间颊齿(p4~m2)后外褶沟在舌侧明显向后膨胀; m3 跟座较大.

标本测量: 见表 1.

描述: 下颌支破损, 下颌体保存较好(图 3). 齿隙位短, 比次兔(*Hypolagus*)和野兔(*Lepus*)下弯, 下后方滋养孔发育, 其中两个较大; 颞孔较大, 位于 p3 前方齿隙位. 下门齿根端在 p3 前下方舌侧形成一大的结节. 下颌体高度(m1 舌侧)为 11.77 mm; 齿隙位指数(齿隙位长/(齿隙位长+齿槽长)×100)为 46.3, 明显比 *Lepus*(一般为 59 左右)小.

下门齿粗壮, 根端伸至 p3 前下方, 比次兔、上新五褶兔(*Pliopentalagus*)和日本琉球兔(*Pentalagus*)明显靠前. 下门齿横断面呈梯形, 背面的两棱角清楚, 下门齿宽度为 3.53 mm. p3 冠面略呈圆三角形, 前缘

圆滑, 异于呈角状的次兔, 无前褶沟, 缺失连接齿座和跟座间的中间齿桥. 前内褶沟极弱, 呈浅缓的釉质层弱凹; 前外褶沟宽且深, 并为白垩质充填. 为了更好地观察齿座和跟座在舌侧的结构, 在 p3 咀嚼面 2 mm 之下横向切割了牙齿, 结果显示 p3 仍保留简化的幼体发育特征(simplified pedomorphic pattern). 图 4 中, (a)是切面之下齿冠面图, (b)为切面之上齿冠面垂直翻转图, 显示横切面的上、下齿冠面差异较大, 说明牙齿处在磨蚀早期, 后外褶沟向舌侧伸展与后内褶沟汇通, 致使 p3 被白垩质完全分隔为齿座和跟座(图 4(b)); 牙齿磨蚀较深(嚼面之下 4.5 mm 开始), 后内褶沟完全封闭、消失, 出现舌侧缘齿桥, 形成典型的 *Lepus* 式伸长的后外褶沟(EPER), 齿座和跟座以舌侧齿桥相连(图 4(a)). 齿座比跟座长而窄, 跟座后壁圆滑. 釉质层在齿座的后缘和牙齿的外壁加厚.

中间颊齿(p4~m2)的形状较相似, 均具有微弱的前外褶沟, 后外褶沟几乎伸达齿冠舌侧缘, 致使连接齿座和跟座的舌侧齿桥显得比较弱, 后外褶沟在舌侧明显向后膨胀. 釉质层在后外褶沟前壁的明显增厚, 后壁的薄, 小褶曲不发育等特点与长褶翼兔(*Alilepus longisinuosus*)、矮兔(*Brachylagus*)、次兔、红兔(*Pronolagus*)和火山兔(*Romerolagus*)等较相似, 而不同于上新五褶兔、琉球兔和粗毛兔(*Caprolagus*)

表 1 中华苏门答腊兔(新种) *Nesolagus sinensis* sp. nov. 牙齿和下颌骨测量^{a)}

测量项	i	p3	p4	m1	m2	m3	LT	LD	LA
长度(mm)	2.4	3.16	2.57	2.59	2.51	1.61	13.10	13.80	15.20
宽度(mm)	3.53								
齿座宽(mm)		3.18	3.71	3.47	3.17	1.92			
跟座宽(mm)		2.93	2.68	2.42	2.51	1.18			

a) LT, 齿列长(length of tooth row); LD, 齿隙位长(length of diastema); LA, 齿槽长(length of alveolar p3~m3)



图 3 中华苏门答腊兔(新种) *Nesolagus sinensis* sp. nov. 左下颌骨

A1, 颊侧视; A2, 舌侧视

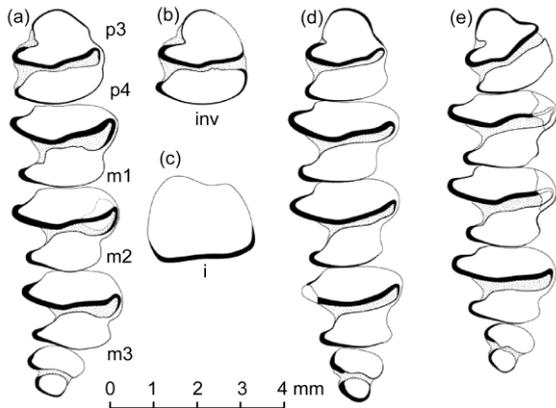


图4 中华苏门答腊兔(新种) *Nesolagus sinensis* sp. nov., 属型种 *N. netscheri* 和蒂氏苏门答腊兔 *N. timminsi* 下颊齿冠面示意图

(a)~(c)为新种左下牙齿(正型标本, V 15932)。 (a) p3~m3 冠面视(切面之下, 磨蚀较深); (b) p3 冠面视(切面之上, 磨蚀浅), inv 示垂直翻转; (c) i 横切面视; (d) *N. timminsi* (BMNo. 1997.396)左下颊齿, 冠面视; (e) *N. netscheri* (BMNo. 21.1.18.1)左下颊齿, 冠面视

等。 p4~m2 的细小区别在于, 跟座宽度递减, 齿柱长度依次缩短, 弯曲度增大。

m3 比中间颊齿明显小, 齿座的宽度比 m2 跟座的还狭窄, 而且缺少连接齿座和跟座的舌侧齿桥。 齿座的形状与中间颊齿者近似, 跟座则退化成扁圆形, 但其大小比矮兔、野兔和琉球兔等其他兔类相对还要大。 齿柱强烈向前弯曲。 釉质层在外壁和后壁加厚。

2 比较和讨论

兔科动物(Leporidae)的亚科级分类迄今尚未得到共识^[6,7]。 上述化石和现生兔类的研究表明, 兔科动物各属之间 p3 齿冠形态区别较大, 分异明显, p3 的各褶沟在进化中出现(或被改形)有序。 因此, 不少学者以此作为兔科次级分类的重要依据。 White^[7]依 p3 系统发育特征, 将兔科分为三个亚科: 1) 成年个体的 p3 无前内褶沟的归于古兔亚科(Palaeolaginae); 2) p3 缺失前、后内褶沟的则属于始祖兔亚科(Archaeolaginae); 3) p3 具有前内褶沟和后内褶沟(或被改形)的属于兔亚科(Leporinae)。 上述标本 p3 具有前内褶沟和后内褶沟的特征应归入兔亚科。

兔亚科迄今至少有 22 属以上, 依 p3 前褶沟的发育程度大致可分为两组形态类群: 1) p3 具有前褶沟

的组群, 如 *Aztlanolagus*, *Bunolagus*, *Caprolagus*, *Lepus*, *Nekrolagus*, *Pentalagus*, *Pliopentalagus*, *Pliosivalagus*, *Poelagus*, *Pronolagus*, *Oryctolagus*, *Serengetilagus*, *Sylvilagus* 和 *Trischizolagus* 等; 2) p3 无前褶沟的组群, 如亚洲的苏门答腊兔 *Nesolagus*, 欧亚大陆和北美的翼兔 *Alilepus*, 北美的矮兔 *Brachylagus*, *Pratilepus*, *Notolagus*, *Paranotolagus*, *Pronotolagus* 和南美的火山兔 *Romerolagus* 等。 广西崇左标本 p3 无前褶沟的特征应属于第 2 组群, 而且从系统发育早期后外褶沟和后内褶沟贯通, 中、后期后内褶沟封闭, 出现舌侧齿桥等特点看它与苏门答腊兔属(*Nesolagus*)最为一致。

目前苏门答腊兔仅有两个现生种: 苏门答腊短耳兔 *Nesolagus netscheri* (Schlegel, 1880)和蒂氏苏门答腊兔 *N. timminsi* Averianov, 2000, 且仅分布于东南亚(图 5)。 现生种体型较小, 一般体长为 35~40 cm, 略大于矮兔 *Brachylagus* (25~29 cm)和火山兔 *Romerolagus* (29~31 cm), 而小于其他现生兔类(穴兔 *Oryctolagus* 体长为 35~45 cm; 日本琉球兔 *Pentalagus* 为 43~47 cm; 红兔 *Pronolagus* 为 40~50 cm; 粗毛兔 *Caprolagus* 为 41~53 cm; 野兔 *Lepus* 为 48~68 cm); 牙齿构造较原始, 系统发育过程中 p3 仍保留着幼年性状的特征。

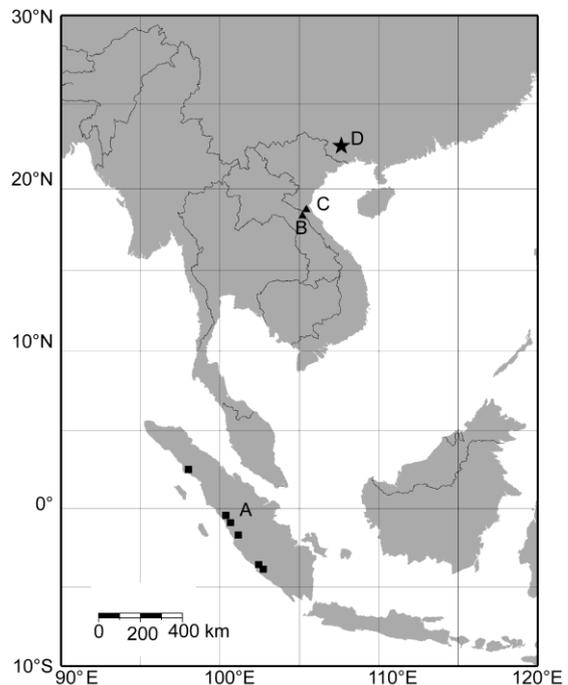


图5 苏门答腊兔(*Nesolagus*)在亚洲的地理分布

A, 苏门答腊短耳兔 *N. netscheri*; B 和 C, 蒂氏苏门答腊兔 *N. timminsi*; D, 中华苏门答腊兔(新种) *N. sinensis* sp. nov.

迄今东南亚地区尚未发现任何化石种类。

Nesolagus 的属型种是 Schlegel 和 Jentink^[8]描述的印度尼西亚苏门答腊岛的 *Lepus netscheri*。后来 Forsyth Major^[9]研究兔形类化石时详细观察了收藏于大英博物馆的 *L. netscheri* 完整骨架; 他发现它的四肢显然比 *Lepus* 短, 爪子也不像 *Caprolagus hispidus* 那么强壮, 认为这种兔不善于奔跑并且不经常穴居, 头骨和牙齿构造也与其他兔类不同, 于是创建苏门答腊兔属 *Nesolagus*, 订名为 *N. netscheri*。之后, Schreuder^[10]较详细地记述了属型种的牙齿和头骨的形态, 具有上门齿粗壮的特征; 上颊齿内褶沟相当浅且无褶曲, P2 具两前褶沟; 下颊齿后外褶沟的釉质层较平缓, 无褶曲, p3 无前褶沟且缺失中间齿桥。崇左化石标本的个体大小落在属型种 *N. netscheri* 的变异范围(崇左的下齿槽长为 15.2 mm, 属型种为 14~17 mm^[10]), 但前者 p3 前内褶沟相当微弱, 前外褶沟宽深且白垩质发育, 下中间颊齿(p4~m2)后外褶沟在舌侧明显向后膨胀, 舌侧齿桥较发育等特征区别于属型种。

俄罗斯学者 Surridge 等^[1]有幸在老挝发现了苏门答腊兔的踪迹, 其分布范围已扩展到越南。Averianov 等^[2]根据在越南 Ha Tinh 省 Nuoc Sot 村采集的现生苏门答腊兔较完整骨架进行形态学方面的研究, 与属型种 *N. netscheri* 比较有一定的差别, 建立了苏门答腊兔另一新种蒂氏兔 *N. timminsi*。该种以体型略大(*N. timminsi* 正型标本的下齿槽长为 16.1 mm^[2]), p3 前外褶沟较弱而无白垩质, 齿座后壁釉质层较厚且较平缓; 下中间颊齿(p4~m2)舌侧齿桥较弱, 齿座前壁釉质层较平缓; m3 小且下跟座明显缩小, 有的标本具有舌侧齿桥等特征而有别于崇左化石标本。

通过上述比较, 崇左化石以体型较小、下颌骨齿隙位短、p3 前内褶沟很不发育、前外褶沟宽且深、下中间颊齿后外褶沟在舌侧明显向后膨胀和 m3 跟座大等特征显然与苏门答腊兔现有种类有很大的区别, 应代表该属一新的种类, 定名为中华苏门答腊兔 *Nesolagus sinensis* sp. nov.

3 中华苏门答腊兔的系统关系及起源

苏门答腊兔体形介于鼠兔(*Ochtona*)和穴兔(*Oryctolagus*)之间, 与兔属(*Lepus*)明显不同, 但其体形与现生的北美矮兔(*Brachylagus*)、南美火山兔(*Romerolagus*)、非洲红兔(*Pronolagus*)以及亚洲日本

琉球兔(*Pentalagus*)和粗毛兔(*Caprolagus*)较相似: 它们均具有体型小, 耳朵短, 四肢较短, 前、后肢长度的比例较接近, p3 均具有前、后外褶沟和后内褶沟等特点。然而, 这些兔类彼此地理分布相距甚远, 很难想象起源于同一祖先类型, 是否是趋同适应的结果, 尚有待于研究。

北美矮兔 *Brachylagus* 为单型种 *B. idahoensis* (Merriam, 1891), 现生兔类(leporines)中其体型最小, 牙齿形态最相似于苏门答腊兔。中华苏门答腊兔与矮兔比较, 后者以其体型小、p3 后外褶沟的细釉质层(TN)褶曲发育和 m3 甚退化等特征而有别于前者。有趣的是矮兔和苏门答腊兔均保留简化的幼体发育特征(即个体发育早期 p3 齿座和跟座完全被白垩质隔离)。White^[7]观察了 219 件矮兔 p3 的标本, 其中 88% 的 p3 齿座与跟座完全分离, 而 12%(可能是老年个体)后外褶沟伸至舌侧齿缘, 齿座和跟座以舌侧齿桥相连。鉴于中华苏门答腊兔和矮兔的 p3 均无前褶沟, 其系统发育相似的特点, 有的人认为这两属可能有一定的亲缘关系。然而, DNA 测试结果表明两属的亲缘关系较疏远^[11], 表型上的相似性可能是趋同演化的结果。矮兔可能起源于北美早更新世的维氏翼兔(*Alilepus wilsoni* White, 1991)^[7]。

火山兔 *Romerolagus* 仅分布于南美墨西哥, 仅一种 *R. diazi* (Ferrari-Férez, 1893), 其体形颇似鼠兔, 形态特征原始, 有活化石之称。火山兔 p3 无前褶沟, 前外褶沟较深且白垩质发育等特点相似于苏门答腊兔, 但其 p3 无前内褶沟, 中间齿桥发育, 后内褶沟呈釉岛状, m3 跟座甚退化等特征明显不同于苏门答腊兔。从火山兔 p3 后内褶沟呈釉岛状的特点看, 它与北美的堪萨草原兔 *Pratilepus kansasensis* Hibbard, 1934 有较近亲缘关系^[5]。

红兔 *Pronolagus* 属至少有三种, 均分布于非洲南部。属型种为粗尾红兔 *P. crassicaudatus* (Geoffroy, 1832)。红兔体形明显大于苏门答腊兔, p3 短宽, 具有前褶沟, 前内褶沟较深且白垩质发育, 存在中间齿桥而异于苏门答腊兔。从红兔 p3 前褶沟发育和后内褶沟较深的特点看它比苏门答腊兔更接近于三裂齿兔 *Trischizolagus*。

日本琉球兔 *Pentalagus* 分布范围很局限, 仅栖息在日本琉球群岛的奄美岛和德之岛, 仅有一种 *P. furnessi*。日本琉球兔 p3 具有前褶沟, 褶曲显著, 大约呈山字形, 后内褶沟和后外褶沟褶曲均异常强烈,

呈高锯齿形, 具中间齿桥; 下中间颊齿(p4~m2)后外褶沟强烈褶曲; m3 显著退化等特征与苏门答腊兔截然不同, 其亲缘关系可能较远。

粗毛兔 *Caprolagus* 仅分布在喜马拉雅山南麓尼泊尔和印度阿萨姆邦西北部的热带稀树草原, 仅一种 *C. hispidus*^[12], 以体毛粗, 爪子强壮和牙齿大为特征。粗毛兔 p3 具 *Lepus* 式伸长的后外褶沟的特点有些相似于苏门答腊兔, 但 p3 前褶沟褶曲显著, 呈山字形, 前内褶沟和前外褶沟皆很发育, 后外褶沟釉质层(TN)小褶曲发育等特征与苏门答腊兔显然有很大的区别。

翼兔 *Alilepus* 分布较广, 欧亚大陆和北美均有发现, 主要分布在古北界, 如属型种 *A. annectens* (内蒙古二登图, 中新世晚期), 希氏翼兔 *A. hibbardi* (北美, 中中新世晚期(Clarendonian 期)), *A. lascarevi* (前苏联, 上新世晚期), *A. ucrainicus* (前苏联, 中新世晚期), *A. vagus* (北美, 早上新世-Hemphillian 晚期), *A. wilsoni* (北美, 早更新世-Blancan 晚期)和 *A. cf. annectens* (北京灰峪, 早更新世)等; 而在南北的过渡带和东洋区仅发现安徽淮南李氏翼兔 *A. lii* 和云南禄丰长褶翼兔 *A. longisinuosus* 两种。

A. lii 下颊齿的后外褶沟釉质层小褶曲很发育,

p3 后内、外褶沟的釉质层强烈褶曲, 齿座和跟座之间的中间齿桥相当宽等特点显然不同于中华苏门答腊兔, 它可能是上新五褶兔的祖先类型^[13]。

A. longisinuosus 与中华苏门答腊兔比较, 前者齿隙位指数较小(其指数为 50.4, 后者为 46.3, 而 *Lepus* 为 59 左右), 正型标本 p3 前内褶沟极弱, 中间齿桥退化, 后外褶沟和后内褶沟贯通, 形成伸长的后外褶沟, 下颊齿褶沟的釉质层缺少褶曲等形态特征很相似于后者。然而, 前者 p3 前外褶沟无白垩质, 相当多的标本后内褶沟发育, 仍保留中间齿桥等特点显然比后者原始。两属之间很可能有密切的祖裔关系^[6]。

中华苏门答腊兔的可能进化及其与相关兔类的关系如图 6 所示。

翼兔祖先类型很可能是北美的 *Hypolagus parviplicatus*^[7]。Dawson^[14]认为 *Alilepus* 可能起源于东亚, 但依目前的资料, *Alilepus* 在北美的出现略早于东亚, 迄今地史分布最早的 *A. hibbardi* 发现于北美, 其时代为中中新世晚期(Clarendonian 期), 而在东亚地区最早的兔类化石记录系云南禄丰晚中新世(距今约 8 Ma)的 *A. longisinuosus*^[6], 由此推测, *Alilepus* 的起源地区有可能是北美而不是东亚地区。

最原始的希氏翼兔 p3 已具有前内褶沟和后内褶

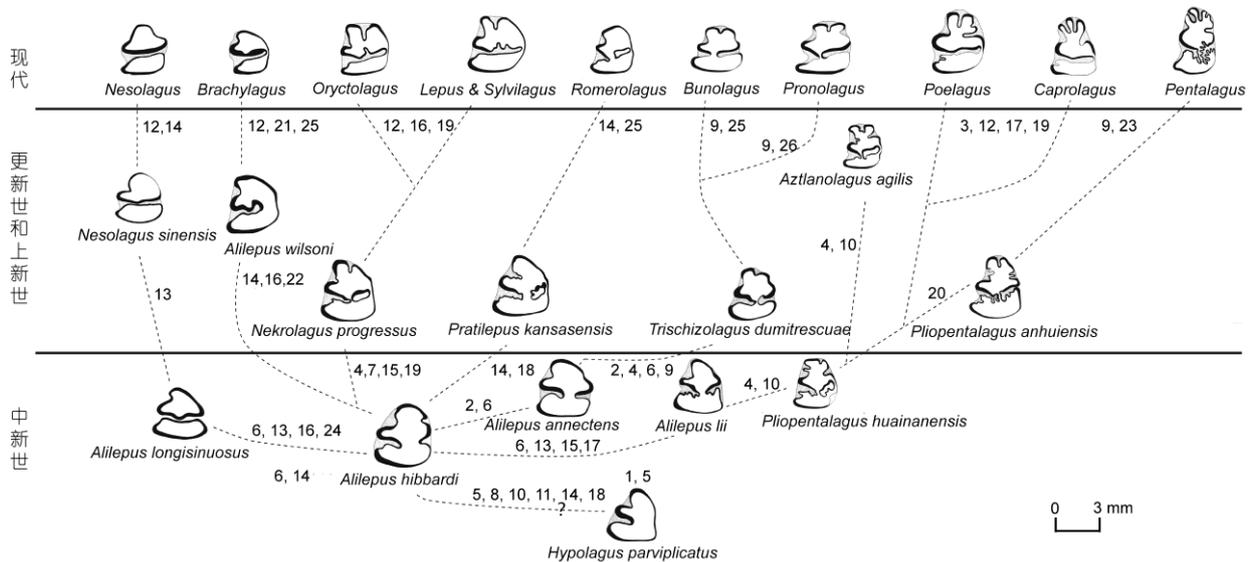


图 6 中华苏门答腊兔与相关兔类的亲缘关系推测

1, 初具 AIR 和 PIR; 2, PIR 比 AIR 深; 3, AIR 比 PIR 深; 4, 具 AR; 5, 无 AR; 6, 大多数标本均具 AIR; 7, 大多数标本缺失 AIR; 8, PIR 切入弱或缺失; 9, PIR 切入深; 10, PIR 釉岛; 11, PER 伸至齿宽之半(或不到); 12, PER 伸至超过齿宽之半; 13, AER 深; 14, AER 浅; 15, TN 褶曲发育; 16, TN 平缓; 17, AER 伸至齿宽的 34%~50%; 18, AER 伸至齿宽的 25%~42%; 19, 釉岛被 PER 捕获; 20, 釉岛向舌侧开放; 21, PER 伸至 p3 舌侧齿缘; 22, PER 内部膨胀并斜向前; 23, PER 的 TN 明显斜向后; 24, PIR 和 PER 汇通; 25, 体形矮化; 26, 体形增大

沟及很宽的中间齿桥, 它被很多学者认为可能是与较进步的兔类, 如 *Aztilanolagus*, *Caprolagus*, *Lepus*, *Nesolagus*, *Pentalagus* 和 *Pronolagus* 等有密切亲缘关系的祖先类型^[6,7,15,16]。翼兔向现生兔类的进化过程中 p3 构造的变化是有序且多样的。云南长褶翼兔是以 p3 中间齿桥退化, 后外褶沟和后内褶沟汇通过程向苏门答腊兔进化; 安徽李氏翼兔很可能是通过 p3 后内褶沟封闭成釉岛, 再衍生前褶沟的过程演化为淮南上新五褶兔 *Pliopentalagus huainanensis*。淮南上新五褶兔 p3 演化趋势沿三个支系发展: 第一支系为 p3 仍保留中间齿桥, 釉岛向舌侧开放, 向日本琉球兔 *Pentalagus* 进化; 另一支系是继续保留釉岛, 演变成北美的 *Aztilanolagus*; 第三支系是 p3 釉岛被后外褶沟捕获, 致使后外褶伸至 p3 舌侧齿缘, 最终演化成 *Caprolagus* 和 *Poelagus* 等(图 6)。翼兔系统发育过程中 p3 釉岛状后内褶沟的形成、被后外褶沟捕获、釉岛向舌侧开放和中间齿桥的退化过程对探讨兔类的系统演化意义较大, 但发生的机制迄今并不十分清楚, 有待于今后研究解决。

4 结语

(1) 早更新世中华苏门答腊兔是亚洲地区目前发现的惟一而且是最早的化石种类。

(2) 中华苏门答腊兔由于具有个体小, 下颌骨齿隙位短, p3 前内褶沟极弱, 前外褶沟深且白垩质充填,

m3 跟座较大等特点, 表明了它具有比该属已知种更为原始的性状。它可能起源于 *A. longisinuus*, 苏门答腊兔属起源中心可能是中国西南地区。新种的形态特征比越南和老挝的蒂氏兔 *N. timminsi* 更相似于印尼的苏门答腊短耳兔 *N. netscheri*, 其扩散并到达印度尼西亚苏门答腊岛的时间可能与中华乳齿象同期, 为更新世早期。

(3) 新种 p3 仍保留简化的幼体特征(个体发育早期齿座和跟座完全分离)表明, 新种可能是现生苏门答腊兔的直接祖先。

(4) *Alilepus* 在中新世时可能从北美迁徙至我国境内后至少分化成南方两个支系和北方一个支系: 南方一支 p3 中间齿桥逐渐退化, 以长褶翼兔 *A. longisinuus* 为代表, 它通过 p3 中间齿桥的退化和后内褶沟封闭演化成 *Nesolagus* 属; 另一支 p3 中间齿桥发育, 颊齿褶沟釉质层强烈褶曲, 以李氏翼兔 *A. lii* 为代表, 它通过 p3 增加一个前褶沟, 并使齿褶变得更加复杂来演变成上新五褶兔; 北方一支 *A. annectens* 很可能代表与上三裂齿兔 *Trischizolagus* 关系更为接近的祖先类型。

(5) 广西崇左三合大洞巨猿动物群中华苏门答腊兔(*Nesolagus sinensis* sp. nov.)与巨猿、猩猩、长臂猿、中华乳齿象、凤岐祖鹿、双齿尖野猪、树鼩、扁颅蝠、飞松鼠、笔尾树鼠和猪尾鼠等旧大陆热带-亚热带森林型动物共生, 这表明了中华苏门答腊兔生存时的自然景观为温暖湿润的热带雨林环境^[3,4]。

致谢 北京大学广西崇左生物多样性研究基地潘文石教授、秦大公先生和中国科学院古脊椎动物与古人类研究所唐治路先生等在野外调查工作中给予多方面的热情支持, 郑家坚、李传夔和董为研究员帮助修改初稿并提出宝贵意见, 作者在此一并表示衷心感谢。

参考文献

- 1 Surridge A K, Timmins R J, Hewitt G M, et al. Striped rabbits in Southeast Asia. *Nature*, 1999, 400: 726
- 2 Averianov A O, Abramov A V, Tikhonov A N. A new species of *Nesolagus* (Lagomorpha, Leporidae) from Vietnam with osteological description. *Contrib Zool Inst St Petersburg*, 2000, 3: 1—23
- 3 金昌柱, 秦大公, 潘文石, 等. 广西崇左三合大洞新发现的巨猿动物群及其性质. *科学通报*, 2009, 54: 765—773
- 4 金昌柱, 秦大公, 潘文石, 等. 广西崇左三合巨猿大洞早更新世小哺乳动物群. *第四纪研究*, 2008, 58: 1129—1137
- 5 White J A, Morgan N H. The Leporidae (Mammalia, Lagomorpha) from the Blancan (Pliocene) Tanton local fauna of Washington. *J Vert Paleontol*, 1995, 15: 366—374
- 6 邱铸鼎, 韩德芬. 禄丰古猿地点的兔形目化石. *人类学学报*, 1986, 5: 41—53
- 7 White J A. North American Leporidae (Mammalia, Lagomorpha) from late Miocene (Clarendonian) to latest Pliocene (Blancan). *J Vert*

- Paleontol, 1991, 11: 67—89
- 8 Schlegel H, Jentink F A. On an anomalous species of hare discovered in the Iale of Sumatra, *Lepus netscheri*. Notes Leyden Mus Leiden, 1880, 2: 59—65
 - 9 Forsyth Major C I. On fossil and Recent Lagomorpha. Trans Linn Soc Lond, 1899, 2: 433—520
 - 10 Schreuder A. *Hypolagus* from the Tegelen Clay, with a note on recent *Nesolagus*. Arch Neerland Zool, 1936, 2: 225—239
 - 11 Matthee C A, van Vuuren B J, Bell D, et al. A molecular supermatrix of the rabbits and hares (Leporidae) allows for the identification of five intercontinental exchanges during the Miocene. Syst Biol, 2004, 53: 433—447
 - 12 Patnaik R. Pliocene Leporidae (Lagomorpha, Mammalia) from the upper Siwaliks of India: Implications for phylogenetic relationships. J Vert Paleontol, 2002, 22: 443—452
 - 13 金昌柱. 安徽淮南新生代晚期老洞动物群的兔形类. 古脊椎动物学报, 2004, 42: 230—245
 - 14 Dawson M R. Lagomorph history and the stratigraphic record. Univ Kansas Dept Geol, 1967, 2: 278—316
 - 15 Tomida Y, Jin C Z. Extant African leporids, *Caprolagus* and *Pentalagus* revisited: Paleontological views on dental and cranial characters. In: Society of Vertebrate Paleontology 67th Annual Meeting, Austin, USA. J Vert Paleontol, 2007, 27(Suppl 3): 158A
 - 16 Hibbard C W. The origin of the p3 pattern of *Sylvilagus*, *Caprolagus*, *Oryctolagus* and *Lepus*. J Mammal, 1963, 44: 1—15