中国晚新生代猫科剑齿虎的分类述评及古生态探讨

李雨^{1,2*}, 刘文晖³, 王李花^{1,2}

1. 云南大学脊椎动物演化研究院, 昆明 650091;

2. 教育部“云南重大生物演化事件及古环境”国际合作联合实验室, 云南大学古生物研究院, 昆明 650091;

3. 中国国家博物馆, 北京 100006

* 联系人, E-mail: liyu@ynu.edu.cn

2020-09-14 收稿, 2020-12-23 修回, 2020-12-25 接受, 2020-12-29 网络版发表

国家自然科学基金(41902015)、现代古生物学与地层学国家重点实验室开放课题基金(193116)、云南省科技厅-云南大学“双一流”建设联合基金(2018FY001(-005))、中国科学院战略性先导科技专项(XDB26000000, XDA20070203)和中国科学院国际伙伴计划(GJHZ1885)资助

摘要 猫科剑齿虎类是晚新生代哺乳动物群中最常见且重要的化石组分之一, 它的研究对分析和对比动物群具有极其重要的生物地层学意义和古生态意义。中国晚新生代陆相地层中出产了非常丰富的剑齿虎类化石, 然而在前人的报道中, 受限于有限的化石材料, 一些属种的有效性有待讨论。基于对经典材料的实地观测, 以及对部分近年来未受关注类群的探讨, 结合最新的研究进展, 中国的剑齿虎类得到了一次全面的梳理。最终确认有效属种共6属13种, 分别是: 恐剑齿虎*Machairodus horribilis*、巴氏剑齿虎*Ma. palanderi*、钝齿锯齿虎*Homotherium crenatidens*、最后锯齿虎*H. ultimum*、欧亚副剑齿虎*Paramachaerodus transasiaticus*、马氏副剑齿虎*Par. maximiliani*、巨颚巨颚虎*Megantereon megantereon*、泥河湾巨颚虎*Meg. nihowanensis*、意外巨颚虎*Meg. inexpectatus*、大后猫*Metailurus major*、最晚后猫*Met. ultimus*、横断山后猫*Met. hengduanshanensis*和冠恐猫*Dinofelis cristata*。分析了剑齿虎类尤其是那些中间形态类型的系统关系及存在的问题。结合不同地点的动物群组合特征, 对中国相关剑齿虎类的古生态进行了探讨。恐剑齿虎的生态位很可能与现生虎近似, 主要捕食中大型有蹄类。副剑齿虎类和巨颚虎类与现生美洲豹相似, 两者分别以中小型及大型食草动物为主要取食对象, 上述类群主要生活在林地环境。巴氏剑齿虎和锯齿虎类则与现生狮近似, 以捕食中大型猎物为主, 后猫类与现生豹近似, 偏好于捕食与自身体型相当或稍大的猎物, 这些类群主要生活在相对更加开阔的地带。恐猫类的生境尚不十分明了, 其捕猎习性可能近似于现生的狮或虎。

关键词 中国, 晚新生代, 剑齿虎亚科, 系统分类, 古生态

剑齿虎亚科(Machairodontinae)是猫科(Felidae)的两大分支之一, 另一支是具圆锥状上犬齿的猫亚科(Felinae), 包括了所有现生猫类及相关化石类群。作为一类绝灭了形态较为特化的中到大型凶猛食肉动物, 剑齿虎类曾广泛分布于欧洲、亚洲、非洲、南美洲和北美洲的中中新世-晚更新世地层中, 是晚新生代哺乳动物群中的常见代表^[1-3]。在猫科动物的大部分演化史上,

其化石无论是在种类上还是数量上都远远超过了同时期的猫亚科动物, 是食肉目中演化最为成功的类群之一。它的演化速率较快, 种类繁多且分布广泛, 因此, 剑齿虎亚科成员的研究对于分析和对比动物群具有极其重要的生物地层学意义^[4]。

传统上, 依据剑齿(特化增大的上犬齿)的形态和发育程度, 剑齿虎亚科被划分成3个族, 分别是: 锯齿虎族

引用格式: 李雨, 刘文晖, 王李花. 中国晚新生代猫科剑齿虎的分类述评及古生态探讨. 科学通报, 2021, 66: 1441-1455

Li Y, Liu W H, Wang L H. Chinese Machairodontinae (Carnivora, Felidae) and their ecological significance (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 1441-1455, doi: 10.1360/TB-2020-1164

(Homotherini)、刃齿虎族(Smilodontini)和后猫族(Metailurini)。锯齿虎族又称弯刀型剑齿虎类,上犬齿呈弯刀状,多数带锯齿缘,包括*Machairodus*、*Lokotunjai-lurus*、*Xenosmilus*、*Homotherium*等;刃齿虎族又称匕首型剑齿虎类,上犬齿呈匕首状,齿缘不带锯齿或发育小锯齿,包括*Paramachaerodus*、*Megantereon*、*Smilodon*等;后猫族,发育中度侧扁的上犬齿,包括*Adelphailurus*、*Stenailurus*、*Fortunictis*、*Metailurus*、*Dinofelis*等^[1-3]。各族的成员在中国晚新生代地层中均有发现,属中国北方的甘肃和山西地区最为丰富(地史分布见图1),其中一些类群甚至有保存非常完好的化石代表,为中国晚新生代剑齿虎类的研究奠定了很好的物质基础。

1 中国剑齿虎亚科的分类修订

1.1 剑齿虎属*Machairodus*

根据目前的分类研究结果,剑齿虎属主要囊括了欧洲、亚洲、非洲和北美洲大陆中-晚中新世时期带弯刀状剑齿的类群。这些类群根据特征状态可以分成3个不同的演化级:一个是目前以*Ma. pseudaeluroides*为唯一代表的原始级,该种材料仅发现于土耳其中新世至晚中新世早期地层中,有着更短的p4和m1^[5];一个是以*Ma. alberdiae*和*Ma. aphanistus*为代表的中间级,前者仅发现于西班牙晚中新世瓦里西期(MN9),后者广泛发现于欧洲晚中新世瓦里西期(MN9~10),在吐洛里期(MN11~12)也有零星的化石记录^[6-10]。Antón等人^[11]曾根据保存较完整头骨及下颌材料的对比,将北美亨普希尔早期(对应于MN10)的“*Nimravides*”*catocopsis*归入到*Machairodus*中,与*Ma. aphanistus*处于同一演化级;最后一个是以欧洲吐洛里期类群*Ma. giganteus*为代表的进步级^[12,13]。一些学者认为*Ma. giganteus*和*Ma. aphanistus*的特征差异已经打到属一级的水平,提出将前者归入另一个属*Amphimachairodus*中^[2,3]。但也有学者认为从*Machairodus*到*Amphimachairodus*存在特征渐变和镶嵌变化的现象,两者之间存在很多中间形态类群,并不适合进行属一级的划分^[13,14],本文暂采用后一分类观点。从头骨乳突、副枕突的发育状况以及下颌冠状突的退化程度等特征上看,中国保德期的*Ma. horribilis*、*Ma. palanderi*、*Ma. tingii*与*Ma. giganteus*处于同一演化水平。由于恐剑齿虎在建种的时候只有来自不明地点的零散牙齿,一直没有得到广泛的认可^[15,16]。巴氏

种、丁氏种自20世纪70年代开始就被欧洲大多数学者认为是*Ma. giganteus*的同物异名^[17-19]。实际上,将大部分吐洛里期的剑齿虎材料都归入到*Ma. giganteus*中的这个归并很可能过于简化了,因为这样一来,*Ma. giganteus*至少在牙齿特征上会存在很大的种内变异,涉及p3的相对大小,c-p3的齿隙大小,p3、p4附属小尖以及m1的下后尖-下跟座发育程度,而这些特征通常都是用以区分不同类群的依据。2008年,邱占祥等人^[16]依据山西保德的两件属于恐剑齿虎的头骨材料,对中国种与欧洲种进行了对比,肯定了巴氏种和恐种的有效性,并指出丁氏种是后者的同物异名。因此,目前中国的剑齿虎属包含两个有效种:巴氏剑齿虎*Machairodus palanderi* Zdansky, 1924^[20](图2)和恐剑齿虎*Machairodus horribilis* Schlosser, 1903^[15]。

与欧洲种相比,巴氏种的体型较小,发育P2, p3相对较短, p3的前附尖退化缺失, m1的下后尖-下跟座也更为退化,与下原尖之间无分沟。与欧洲种相比,恐剑齿虎的体型较大,乳突末端加宽,副枕突相对不那么退化,发育带双根的P2, p3、p4发育有额外的附属小尖。祁国琴^[21]根据云南禄丰材料建立的*Epimachairodus fires*在相对较短的p3、无多余附属小尖的p3和p4等特征上与巴氏种相似,但也存在一些差别,有着相对更大的上犬齿, p3相对p4更短并有一个小的前附尖,其分类性质还有待进一步研究。

1.2 锯齿虎属*Homotherium*

锯齿虎属广泛分布于早上新世至中更新世的欧洲、亚洲、非洲和美洲大陆。作为一类地理分布广、延续时间长的剑齿虎类,曾有大量物种被归入其中,但对于其中许多类群的分类地位一直存有争议^[16,22,23]。中国曾经有5个物种被归入锯齿虎属中,从分布时代和特征上看,它们分别代表了两个进化级。原始级以早更新世产地如河北泥河湾、甘肃龙胆、安徽繁昌发现的钝齿锯齿虎*H. crenatidens*为代表^[24,25],进步级则以中更新世产地如北京房山周口店的最后锯齿虎*H. ultimum*为代表^[26,27]。

宗冠福等人^[28]曾依据横断山地区一件带P3~P4的上颌骨材料建立了横断山锯齿虎*H. hengduanshanensis*,建种的依据主要是横断山材料的P3具有双根三尖,区别于*H. crenatidens*。但根据刘金毅和邱占祥^[25]记述的安徽繁昌的*H. crenatidens*标本,可见其P3也具有双根三尖的性质。雷次玉和林一璞^[29]曾依据江苏溧阳更早

图 1 (网络版彩色)中国剑齿虎亚科地史分布图

Figure 1 (Color online) Geographic and chronological distribution of Machairodontinae fossil sites in China

新世地层的一枚带锯齿的上犬齿和下第3门齿建立了溧阳锯齿虎*H. liyangensis*, 对比发现, 它们建种所依据的上犬齿在形态上与*H. crenatidens*无甚差别, 仅前后长小于后者的标本, 很可能为个体差异. 鉴于此, *H.*

*hengduanshanensis*和*H. liyangensis*应为无效种名, 两者是*H. crenatidens*的后出同物异名.

Homotherium ultimum(图3)由Teilhard de Chardin^[26]根据周口店第9地点材料所建立, 当时被归入“*Machair-*

图 2 (网络版彩色)巴氏剑齿虎*Machairodus palanderi*头骨PMU(瑞典乌普萨拉大学演化博物馆) M21831及下颌PMU M21756, 山西保德. (a) 头骨顶面视; (b) 头骨腹面视; (c) 头骨右侧视; (d) 右半下颌侧视

Figure 2 (Color online) Cranium PMU M21831 and mandible PMU (Evolution Museum of Uppsala University, Sweden) M21756 of *Machairodus palanderi* from Baode, Shanxi Province. (a) Dorsal view of the cranium; (b) ventral view of the cranium; (c) right lateral view of the cranium; (d) buccal view of the right hemi-mandible

odus (*Epimachairodus*)”中, 后又包含了周口店第13地点产出的保存较完好的头骨以及下颌材料^[27]. 该种具有极度退化的p3, 齿冠向后倾斜、齿尖高耸的长刃状p4, 以及完全缺失原尖的上裂齿, 这些特征代表了一个非常进步的类型. 郑绍华和韩德芬^[30]曾根据辽宁营口金牛山中更新世地层中的牙齿和下颌材料建立崔氏锯齿虎*H. cuii*, 主要建种依据金牛山标本的p3完全退化缺失, 认为代表了一个更进步的类型. 对伴生哺乳动物群的对比研究显示, 金牛山动物群的时代也相对稍晚^[30]. 实际上, 周口店标本的p3已经退化变得非常小. 除此之外, 金牛山标本和周口店标本的其他特征极为相似, 如极度退化的上裂齿原尖, 相对较小的p4/m1比值, 因此两

图 3 (网络版彩色)最后锯齿虎*Homotherium ultimum*选型标本IVPP(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所) RV41006, 北京房山周口店第13地点. (a) 头骨顶面视; (b) 头骨腹面视; (c) 头骨右侧视

Figure 3 (Color online) Lectotype of *Homotherium ultimum* IVPP (Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences) RV41006 from Zhoukoudian locality 13, Beijing. (a) Dorsal view; (b) ventral view; (c) right lateral view

者更可能属于同一个种*H. ultimum*, 而金牛山略显进步.

1.3 副剑齿虎属*Paramachaerodus*

Paramachaerodus(=*Paramachairodus*)的属名是Pilgrim于1913年建立的, 可能是受到*Machairodus*属名的影响, 之后一些学者在提到该属的时候将其拼写改成了*Paramachairodus*, 但并没有给出如此修改的理由. 正如Salesa等人^[31]在其修订文章中所指出的, 这种缺乏正式提议和解释的更改是无效的, 建议保留该属名的原始拼写. 根据目前的研究结果, 副剑齿虎属共包括了欧亚大陆晚中新世时期的4个种: *Par. ogygia*, *Par. orientalis*, *Par. maximiliani*和*Par. transasiaticus*, 其中后两者在中国有分布^[20,32]. 马氏副剑齿虎*Par. maximiliani*是Zdansky^[20]依据我国河南新安的材料所建, 一些学者曾对它的有效性提出了质疑, 认为Zdansky所提出的鉴别特征, 如上犬齿更弯曲、前后刃缘均有小锯齿, 不存在系统分类学价值, 因其前后刃缘的锯齿都不是很明显,

上犬齿锯齿的有无更有可能是由于牙齿磨蚀或保存状况引起, 因此将*Par. maximiliani*视为*Par. orientalis*的同物异名^[33~35]。但正如Salesa等人^[31]所指出的, *Par. maximiliani*(图4(a)~(c))虽然形态上与*Par. orientalis*相似, 但体型更大, 有更为特化的P3、P4及m1, 考虑到*Par. maximiliani*的时代相比*Par. orientalis*也更晚, *Par. maximiliani*应被视为一个有效种。欧亚副剑齿虎*Par. transasiaticus*是根据临夏盆地和保加利亚材料所建^[32], 它保存了介于*Par. ogygia*和*Par. orientalis*、*Par. maximiliani*之间的中间形态, 使我们可以对该属的总体演化趋势进行总结。上述4个种按时代从老到新, 其体型逐渐增大, 门齿列逐渐变窄, 齿缘锯齿从无逐渐趋于显著, P4变得更长窄, P4原尖退化变小, m1下后尖-下跟座结构逐渐退化。

1.4 巨颚虎属*Megantereon*

巨颚虎属主要分布于中上新世至中更新世的欧洲、亚洲、非洲和北美洲大陆。它的系统分类一直以来都存有争议, 学者根据世界各地的材料陆续创建了

10余个物种, 但是由于材料大多较零散破损, 加之对种内变异和种间差异的争论, 对于其中哪些种是有效的, 学界还未达成共识^[36~38]。中国曾经报道有5个种: 巨颚虎*Meg. megantereon*^[39]、小巨颚虎*Meg. microta*^[40]、泥河湾巨颚虎*Meg. nihowanensis*^[24]、意外巨颚虎*Meg. inexpectatus*^[27]及蓝田巨颚虎*Meg. lantianensis*^[41]。其中, *Meg. megantereon*曾一度被视为*Meg. cultridens*的同物异名。 *Meg. megantereon*保存最好的标本是产自法国St-Vallier的一件头骨和一件下颌^[42], 而法国的Senèze地点则出土了一件保存较完整的*Meg. cultridens*骨架, 包括完整的头骨和下颌^[43]。邱占祥等人^[44]曾指出*Meg. megantereon*以具有前臼齿退化程度较弱、后关节突和乳突下伸程度不强、乳突下端不低于听泡壁等特征区别于*Meg. cultridens*, 代表了一个相对原始的类型。刘金毅^[39]在报道安徽繁昌人字洞的巨颚虎化石时, 仔细对比了上述两种, 详尽列举了它们的11项差异, 认为这些差异超出了种内变异的范围, 应视为两个不同的种。Zhu等人^[40]根据广西崇左早更新世早期地层中发现的一件巨颚虎下颌和几颗上牙建立了

图4 (网络版彩色)马氏副剑齿虎*Paramachaerodus maximiliani*模式标本PMU M69(a~c), 河南新安和意外巨颚虎*Megantereon inexpectatus*模式标本IVPP RV39094(d~f), 北京房山周口店第1地点。(a), (d) 顶面视; (b), (e) 腹面视; (c), (f) 左侧视

Figure 4 (Color online) Holotype of *Paramachaerodus maximiliani* PMU M69 from Xin'an, Henan Province (a~c) and Holotype of *Megantereon inexpectatus* IVPP RV39094 from Zhoukoudian, Beijing (d~f). (a), (d) Dorsal view; (b), (e) ventral view; (c), (f) left lateral view

Megantereon microta, 文中提到*Meg. microta*以P3较小, 附尖不发育区别于St. Vallier的*Meg. megartereon*. 首先, 就P3大小而言, 尽管崇左标本确实小于St. Vallier标本, 但却与法国Pardines地区的材料尺寸^[44]非常接近. 另外, St. Vallier标本P3发育一小的前附尖, 而这个特征在剑齿虎类中存在一定程度的变异. 实际上, 两者最明显的差别在P4上, 两者的P4均发育前小附尖, 但崇左标本的相对较小, 其P4原尖也相比St. Vallier的更大更发育, 体现了两者进化水平的差异, 崇左的巨颚虎略显原始. 对比发现, 崇左的正型下颌标本与St. Vallier的下颌在特征上非常相似, 它们与繁昌的*Meg. megartereon*标本一起以下述特征区别于Senèze的*Meg. cultridens*: p3退化程度相对较弱, p4/m1比值较大, m1冠面视唇侧呈弧形强烈膨突, 前后刃叶几乎等高, 后刃叶略长, 前后刃叶交角较小, 无跟座等. 鉴于此, 在找到更完整的头骨材料之前, 我们暂将*Meg. microta*视为*Meg. megartereon*的后出同物异名.

Werdelin和Flink^[38]曾将中国的另外3个种视为印度西瓦里克*Meg. falconeri* Pomel, 1853的同物异名, 但并没有给出具体依据, 正如他们指出的西瓦里克的标本还有待今后进一步审视. 对于*Meg. nihowanensis*, Schaub^[45]曾总结到其较短的面部和独特的P3形态足以确定它是一个有效的种. 而Viret^[42]却认为泥河湾种P3的退化是一种随机变异的现象, 他认为St. Vallier和泥河湾材料的头骨无论形态还是尺寸都非常相近, *Meg. nihowanensis*应被视为同物异名. 20世纪末至21世纪初, 甘肃东乡族自治县龙担地点发现了数量丰富的巨颚虎化石. 邱占祥等人^[44]对这批材料进行了详细研究, 将其鉴定为*Meg. nihowanensis*. 龙担的所有巨颚虎材料的P3形态都与泥河湾出产的选型材料一致, 均强烈退化变小以及前端明显向舌侧倾斜, 可见这个差异并不是随机现象, 是一项稳定的有鉴定意义的特征. 龙担和泥河湾材料的p3以及P4的原尖也更为退化, 而St. Vallier标本的p3退化程度较弱, 具有分离的双根, 其P4原尖也更大更向舌侧延伸突出. 另外, 龙担与泥河湾的巨颚虎材料在颊基部形态上也呈现出较高的一致性, 即后关节突和乳突明显伸向腹侧, 在侧面遮挡住听泡, 与*Meg. megartereon*不同, 显示*Meg. nihowanensis*有着相对更进步的特征构造. 从颊基部形态上看, 龙担和泥河湾材料与欧洲的*Meg. cultridens*相似, 欧洲学者曾将*Meg. nihowanensis*视为*Meg. cultridens*的同物异名^[37]. 欧洲众多地点的Villafranchian地层中都报道过*Meg. cultridens*

的化石, 但绝大多数材料较为破损, 保存最好的要数法国Senèze的标本, 与Senèze的标本相比, 龙担和泥河湾材料的P3和p3的退化程度相对更强, P3常斜置, P3、P4的长轴斜交, P4原尖也相对更退化, 下颌颞叶较小, 下伸程度弱于后者. 此外, 龙担标本的枕面形态更接近三角形, 而Senèze标本的枕面呈钟形^[44], 以上特征差异显示*Meg. nihowanensis*是一个有效种.

*Meg. inexpectatus*是Teilhard de Chardin^[27]根据周口店第1地点的剑齿虎类头骨建立的(图4(d)~(f)). 该种与*Meg. nihowanensis*的最大差异在于其P4原尖强烈退缩, 未能像后者一样呈现三角形的咀嚼面, 考虑到*Meg. inexpectatus*的生存时代更晚, 应为一个相对更进步的有效种. *Meg. lantianensis*是胡长康和齐陶^[41]主要依据陕西蓝田公王岭动物群中的一件下颌材料所建. 它与龙担的*Meg. nihowanensis*存在较多的差别, 如更宽大的颞叶, 相对m1更小的p3和p4^[44], 指示其较后者要相对更进步一些, 可能与*Meg. inexpectatus*处于同一进化水平, 但由于后者仅保留有头骨, 因此很难与蓝田标本进行直接对比. 胡长康和齐陶^[41]曾指出蓝田标本与*Meg. inexpectatus*存在有3点不同: 前者上犬齿前后径长度为29 mm, 后者为25 mm; 前者的m1长23 mm, 后者的P4长35 mm, 指示前者体型明显较小; 前者的m1下前尖长度为全长1/3, 后者的P4第2叶和第3叶基本等长, 二者无法匹配. 实际上, 巨颚虎上犬齿前后径长度存在一定的个体变异, 很难成为有效的鉴定特征. 关于裂齿的长度数据, 根据邱占祥等人^[44]的测量数据, 龙担和泥河湾的*Meg. nihowanensis*的P4长度为29.8~33.7 mm, m1长度为20.8~24 mm, 可见同一种的P4和m1的平均长度是存在明显差距的. *Meg. lantianensis*的m1前后叶长度差异并非文中描述的如此夸张, 法国Senèze的*Meg. cultridens*的m1前后叶的差异比蓝田材料要更大, 但同一个体的P4的第2和第3两叶也几乎等长. 因此, 以上3点不足以说明蓝田材料与*Meg. inexpectatus*的明显差异, 很可能是后者的同物异名.

1.5 后猫属*Metailurus*

后猫属是Zdansky^[20]根据山西保德、河南新安和甘肃庆阳等晚中新世地点的一些带剑齿的猫科头骨和下颌所建, 这些材料形态特殊, 混合了猫亚科和剑齿虎亚科的特征, 当时区分出大小不同的两种: 大后猫*Met. major*(图5, (a)~(d))和小后猫*Met. minor*. 中国后续又有三个种的材料被归入其中, 分别是: 蒙古后猫*Met. mon-*

图 5 (网络版彩色)(a)~(d) 大后猫*Metailurus major*模式标本PMU M 3841~3842, 山西保德. (a) 头骨顶面视; (b) 头骨腹面视; (c) 头骨左侧视; (d) 左半下颌颊侧视; (e)~(g) 冠恐猫*Dinofelis cristata*头骨及下颌PMU M3657~3658, 河南浚池. (e) 头骨腹面视; (f) 头骨右侧视; (g) 左半下颌颊侧视
Figure 5 (Color online) (a)~(d) Holotype of *Metailurus major* PMU M 3841~3842 from Baode, Shanxi Province. (a) Dorsal view of the cranium; (b) ventral view of the cranium; (c) left lateral view of the cranium; (d) buccal view of the left hemi-mandible; (e)~(g) Cranium and mandible PMU M3657~3658 of *Dinofelis cristata* from Mianchi, Henan Province. (e) Ventral view of the cranium; (f) right lateral view of the cranium; (g) buccal view of the left hemi-mandible

goliensis^[46], 横断山后猫*Met. hengduanshanensis*^[28]和最晚后猫*Met. ultimus*^[47]. *Met. minor*现被归入Spassov and Geraads新建立的吉猫属*Yoshi*中. 对比发现, 除体型外, 它与后猫属的典型成员大后猫在头骨特征上存在较大差异, 如下颌联合垂直化程度低, 缺失下颌凸缘, 乳突较小, 乳突与关节后突之间的距离显著大于乳突与副枕突之间的距离等, 这些特征与剑齿虎类的差异较大, 指示其可能与现生猫类的亲缘关系更近^[48]. 中中新世(MN 6~8)内蒙古通古尔组地层中发现的*Met. mongo-*

*liensis*是归入该属中时代最早的物种, 仅保存有带完整齿列的下颌水平支, 其尺寸明显小于大后猫和最晚后猫, c-p3齿隙也显著小于后两者, 下颌水平支在c-p3齿隙处没有向上抬升的趋势, 更接近原始状态, 很可能不属于后猫属的一员, 对于其真正的分类性质还有待更多更完整材料的发现. 综上, 目前可以明确归入后猫属中的类群仅有属型种大后猫、最晚后猫和横断山后猫. 前者广泛分布于欧亚大陆的晚中新世, 后两者分别发现于我国晚上新世及早更新世时期, 它们之间存在很

大的时间间隔。

1.6 恐猫属 *Dinofelis*

恐猫属是Zdansky^[20]根据河南渑池发现的猫类材料所建, 同层位中还发现有真马、安氏犬、古中华虎、长鼻三趾马、古中华野牛等^[20,49], 指示其时代为早更新世。恐猫属的演化历史较为复杂, 其中至少有一个支系演化出与现生豹类趋同的形态(似豹类的头骨和不太扁平、几乎呈圆锥状的上犬齿、相对较长的P3)。而另一个支系则沿着相反的方向演化出更剑齿化的物种(上犬齿侧扁、下犬齿退化、裂齿发达、乳突结构特化), 如*D. piveteaui*和*D. aronoki*^[50]。河南渑池的艾氏恐猫*D. abeli*(图5(e)~(g))和印度西瓦里克的冠恐猫*D. cristata*是恐猫属中形态最接近现生豹类的, 两者形态相似, 目前普遍认为前者是后者的同物异名^[50,51]。渑池的标本受侧向挤压力作用较强, 使得其总体看起来非常窄长。近期, 本文作者刘文晖在河北泥河湾盆地采集到一件恐猫头骨及下颌, 这件标本保存完整, 几乎没有受外部挤压力的影响而变形。据初步观察, 泥河湾标本在大小比例和形态特征上与西瓦里克的标本非常相似。基于此, 中国和西瓦里克的材料应该属于同一个种, 而后者具有优先权。

2 剑齿虎亚科系统关系及存在的问题

作为晚新生代哺乳动物群的常见代表, 剑齿虎亚科的系统发育关系一直是学界关注的热点问题。目前

对其系统发育关系的假设主要有两种形式: 一种是基于传统的表型分类, 将其划分成3个族: 锯齿虎族、刃齿虎族和后猫族^[1,2]; 一种是基于特征编码和计算机分析的分支系统学方法^[3]。目前, 两种形式得出的结论有很大的不同, 并且不同学者基于不同特征矩阵和类群得出的结论也有所不同。如Christiansen^[3]基于50个头骨及下颌特征, 22个类群得到的支序图显示, 传统分类的刃齿虎族不构成一个单系群, 相反*Smilodon*与锯齿虎族组成一个支系, 该支系又与*Megantereon*构成姐妹群, *Machairodus aphanistus*位于整个剑齿虎亚科的基干位置, 与*Ma. giganteus*的亲缘关系较远。Wallace和Hulbert^[52]基于37个头骨及下颌特征, 13个类群得到的支序图结果支持传统所认为的刃齿虎族构成一个单系群, *Machairodus aphanistus*与*Ma. coloradensis*为姐妹群, 两者与*Homotherium*一起组成锯齿虎族。Werdelin和Flink^[38]在对Christiansen的特征矩阵进行修订和修改的基础上得到的分支结果也不同。鉴于此, 本文采用传统的“三分法”分类观点(图6)。目前, 有关各族的起源、组成、族内各成员之间的系统发育关系等问题依然模糊不清, 其中围绕中间形态后猫族及一些原始剑齿虎类(如副剑齿虎)的争议最大。

就晚中新世出现的后猫属来说, 它以发育中长且侧扁的上犬齿及垂直化的下颌联合为特征。有学者认为它代表了剑齿虎亚科的早期成员, 并与后期出现的恐猫属有较近的亲缘关系^[1,33,50]。但它同时又具有一些现生猫类的特性, 如头骨顶端膨突、最高点位于额骨

图6 基于传统表型分类法的猫科谱系简图, 修改自Werdelin等人^[2]

Figure 6 Phylogenetic hypotheses for the family Felidae based on traditional phenetic classification, modified from Werdelin et al.^[2]

处、下颌无颈嵴、冠状突较高等,被认为应该归入猫亚科^[20,53,54]。与后猫同时代的副剑齿虎,也存在类似的分类问题,但总的来说,目前普遍认为它属于原始的剑齿虎类^[2,31]。后猫族的另一典型代表恐猫属的组成则更为复杂,它同时包含了形态分别与现生豹类及剑齿虎类相似的物种,对于其系统分类位置的争议也一直没有停歇。Zdansky^[20]依据河南渑池的材料建立该属时,泛泛地将其时代归于当时统称的“蓬蒂期”,起初被误认为对应于早上新世,而后又被普遍认为对应于晚中新世,而当时建立的艾氏恐猫是该属中形态最似豹类的物种。因此,在研究早期比较盛行的观点认为,恐猫属与现生豹类的亲缘关系较近,属于猫亚科的成员^[20,55~58]。但如前所述,根据伴生动物群组合,艾氏恐猫的时代应为早更新世,不能代表恐猫属的早期原始形态类型。之后,另一些学者也更多地注意到恐猫属在头骨及头后骨骼上的剑齿虎特性(如退化的下犬齿、增长的裂齿、呈方形的下颌前部、尺骨半月切迹上发育沟槽等),从而将恐猫属归入剑齿虎亚科,认为与豹类相似的形态是受功能趋同的影响,这也是目前比较盛行的观点^[50,58]。目前很难说明各个类群间的相似性特征是基于同源还是功能趋同,这也是导致这些中间形态类群系统地位不确定的主要原因之一。牙齿和颌部的结构通常是用来重建猫科演化历史的关键特征,除此之外,基枕部的结构也异常重要。猫亚科动物与典型的剑齿虎类相比,一个非常重要的差别在于两者听泡区域周围的结构。在典型的剑齿虎类中,乳突显著增大并向前下方延伸明显超出副枕突,而副枕突退化变小,乳突与关节后突之间的距离显著小于乳突与副枕突之间的距离。而在现生猫类中,乳突相对较小,并不向前下方扩展,乳突末端位于副枕突末端上方水平处,乳突与关节后突之间的距离也明显大于乳突与副枕突之间的距离。法国St-Gérard-le-Puy地点早中新世地层中发现的*Proailurus lemanensis*材料^[59](IVPP FV 2104)保存了较好的枕骨区域,观察发现其乳突较小,副枕突较发育,副枕突向腹侧延伸明显超出乳突部分,且乳突与关节后突之间的距离仅稍大于乳突与副枕突之间的距离。由此可看出,现生猫类与剑齿虎类在此特征上是向着两个相反的方向发展。根据目前的化石记录,副剑齿虎属中仅*Par. ogygia*及*Par. transasiaticus*保存有较完整的带基枕部区域的头骨材料,与原猫相比,两者的乳突明显增大,向前腹侧延伸突出,末端超出副枕突末端,乳突与关节后突之间的距离几乎与乳突与副枕突之间的

距离相等,这些特征显现出剑齿虎类的一些性状特点。后猫属保存有头骨材料的仅有大后猫和最晚后猫,最晚后猫的材料均缺失枕部区域^[47],大后猫的正型标本基枕骨破损缺失,但右侧乳突保留,而希腊Pikermi及Halmyropotamos地点的大后猫标本枕骨区域保存较为完整^[53,60]。据观察,大后猫的乳突大于原猫,乳突向腹侧延伸超出副枕突末端,但乳突与后关节突的距离稍小于乳突与副枕突之间的距离,与*Proailurus*相似。就上述基枕部特征的对比分析来看,副剑齿虎与后猫更可能代表了剑齿虎支系的早期成员,但更为细致的耳区内部形态对比还有待进一步研究。

对于那些进步剑齿虎类如*Homotherium*、*Megantereon*,尽管它们的系统地位比较明确,但正如Werdelin等人^[2]所指出的,各支系的起源及相关类群之间的亲缘关系仍模糊不清。如*Machairodus*中各成员之间的亲缘关系如何,哪一类群最终演化出*Homotherium-Xenomilus*支系,北美的*Nimravides*及*Dinobastis*分别与欧亚大陆的*Machairodus*及*Homotherium*之间的亲缘关系如何,上新-更新刃齿虎族可能起源于*Paramachaerodus*支系,但两者之间仍存在很大的形态间隔。分支系统学作为分析生物类群谱系关系的方法,得到很多古生物科研工作者的认可和应用并且日趋成熟。在猫科动物的系统演化关系方面,也有越来越多的研究者使用分支系统学方法来解决^[48,61]。但综合来看,前人在支序分析中使用的类群和特征都非常有限,并不能得到令人信服结论,对于争议类群的系统位置也没能达成一致,相关研究工作还有待完善。

3 中国剑齿虎类的古生态探讨

剑齿虎类化石广泛发现于中国晚中新世地层中,这一时期剑齿虎类多样化程度较高,按本文的整理修订,共计3属5种。从体型上,大致可分为大型的剑齿虎属和中型的副剑齿虎属和后猫属。其中最为典型和重要的产地之一为甘肃临夏盆地。临夏盆地发育有良好的晚中新世沉积,出产了非常丰富的哺乳动物化石。据观察对比,其中剑齿虎类包括*Met. major*、*Par. transasiaticus*、*Ma. palanderi*,均产自上中新统柳树组上部的红黏土沉积中,属杨家山动物群。在同域生存的现生大猫中,小体型的物种会尽量避免与大体型物种的直接碰撞^[62,63]。因此,在现代生态系统中,两种以上大猫的共存一般发生在栖息地有一定植被覆盖的地方,可为较小体型的物种提供避难所,如非洲的狮和豹、亚洲

的虎和豹所展现的^[64,65]。另外,在猎物资源较充足的情况下,两种体型相当的大猫可以同域共存,比如现生的美洲狮和美洲豹,但两者的成年个体会尽量避免正面碰撞^[64]。杨家山动物群中发现有很多三趾马动物群的典型成员,指示了该时期为较为开放的稀树草原环境,而丰富的大型种类的出现以及柳树组地层中出现了多层河流相沉积和钙结核层表明其气候较晚中新世早期要湿润^[66,67]。结合多种猫科动物同域共存现象,临夏盆地在晚中新世时期主要为比较湿润的温带稀树草原环境,在局部地区有大片林地的存在,形成开阔草地与林地镶嵌的混合环境。

现今,多种猫科动物同域共存的现象也同样见于非洲的坦桑尼亚及塞伦盖蒂大草原,包括5属6种。体型从大到小依次为:狮(*Panthera leo*)、豹(*Pan. pardus*)、猎豹(*Acinonyx jubatus*)、薮猫(*Leptailurus serval*)、狞猫(*Caracal caracal*)及野猫(*Felis silvestris*)^[68]。它们分别以不同猎物资源偏好、社会结构、栖息环境、活动类型等占据不同的生态位以避免竞争劣势^[63]。如狮以集群狩猎而不同于所有其他现生猫类,主要捕猎与其体型相当甚至更大的猎物;豹的猎物范围较广(generalist),但主要捕食中大型猎物,猎豹为昼行性动物,其捕食策略也更多地依赖其在开阔地带的高速奔跑能力,而像狞猫和薮猫这样的小型猫类则主要捕食小型猎物,其埋伏突击的捕猎方式均需要相当程度的植被提供隐蔽^[68]。同域生存的化石猫类很可能会采取相似的生存策略。对化石类群来说,由于很难对其社会结构、活动类型进行准确推断,本文仅根据对现生猫科动物捕猎结构及伴生哺乳动物群的研究,推测各剑齿虎类的偏好生境和猎物类型。*Ma. horribilis*和*Ma. palanderi*是晚中新世两种体型庞大的剑齿虎类,前者可能主要生活在林地,体重可达405 kg。然而由于其特殊的颌部解剖结构——拥有发达的前后关节突和深的关节窝,类似现生豹类,其上下颌只能张开大约70°,而不像刃齿虎那样可以张大到120°^[61],意味着它难以像后者那样对付大型猎物,而以相对较小体型的猎物为主。恐剑齿虎目前的明确分布主要包括山西保德、榆社、霍州和甘肃武都。这些地方生活着一些四肢短粗、林地生活的中型三趾马如平齿三趾马*Hipparion platyodus*和福氏三趾马*H. forstenae*,以及像大弱獠猪*Microstonyx major*和似猪兽原河猪*Propotamochoerus hyotherioides*等中型偶蹄类^[61,66,69],可能是恐剑齿虎的主要猎物。现生的虎是一种生活在山林地带的大型猫科动物,最主要的猎

物为鹿类(如加拿大马鹿*Cervus canadensis*)和猪类(如野猪*Sus scrofa*)^[68],均为常见的中等体型的偶蹄类动物。可见恐剑齿虎在当时的生态位和现生的虎非常相似。比较而言,巴氏剑齿虎的体型要稍小于恐剑齿虎,两者的分布区有所重叠,巴氏种可能更偏好于生活在开阔地带,以捕捉中大型猎物为食,与现生的非洲狮相似。临夏盆地的大深沟动物群和杨家山动物群均有巴氏剑齿虎的记录。大深沟动物群所生存的环境比杨家山动物群更加开阔,生存着大型的渭河三趾马*H. weihoense*和贾氏三趾马*H. chiai*以及像陕西转角羚*Shaanxispira*和中新羚*Miotragocerus*这样的中大型的牛科动物^[70]。而巴氏剑齿虎的另一主要分布地山西保德,在晚中新世时期为林地和开阔草原混交环境,也生存着丰富的中大型有蹄类动物如中间乌米兽*Urmitherium intermedium*、维氏中华羚*Sinotragus wimani*和膜鼻三趾马*H. dermatorhinum*^[71]。相比上述两者,*Metailurus*和*Paramachaerodus*为中等体型,这两类动物在多个地区的同域共存说明两者之间存在一定程度的生态隔离,当两者发生正面碰撞时,前者因稍大的体型更具竞争优势。保加利亚晚中新世的Hadjimovo-1地点发现了*Metailurus cf. major*的一具几乎完整的骨架^[72],对比发现其身体比例与现生豹非常相似(尽管前后肢指数指示前者有着更强的跳跃能力),可能占据与之类似的生态位,主要捕食与自身体型相当或稍大的猎物,如中等体型的有蹄类以及上述大型有蹄类动物的幼年个体。对西班牙Batallones地点的*Par. ogygia*头后骨骼研究指示副剑齿虎的生活地区以林地为主,生态位类似现生的美洲豹^[65],平颊三趾马*H. hippidiodus*、斯氏弓颌猪*Chleuastocherus stehlini*、新罗斯祖鹿*Cervavitus novorossiae*、叉角鹿*Dicrocerus* sp.、和政獭*Tapirus hezhengensis*等林地生活的中小型有蹄类动物可能是它的主要猎物。

*Megantereon*和*Homotherium*主要发现于中国的早-中更新世地点,并且通常共生在一起。钝齿锯齿虎和泥河湾巨颞虎在甘肃龙担、河北泥河湾盆地都出产有非常完好的标本。作为较晚期出现的进步类群,这两类动物发展出典型的剑齿虎类特征——上犬齿显著拉长,向下延伸超出下颌骨底缘。相对于脑颅,面部位置的上扬,颌关节位置的下移,附着颞肌的下颌上升支的退化,关节窝前后突的退化等衍生出的一系列形态适应改变都与增大上下颌的最大张开度有关,使得其最大开口可达90°~95°^[1,73],远超现生大猫,意味着它们可以对付

相对更大型的猎物。在甘肃龙担、河北泥河湾、北京周口店等地点均发现有大型的食草动物, 如泥河湾披毛犀 *Coelodonta nihowanensis*、古中华野牛 *Bison palaeosinensis*、丽牛 *Leptobos*、埃氏马 *Equus eisenmannae*、三门马 *Equus sanmeniensis*、真枝角鹿 *Eucladoceros* 等^[24,44,74]。欧洲的更新世动物群也普遍出现了这两类剑齿虎共存的情况, 并伴随有大型的食草动物, 如法国的 St. Vallier、Senèze、西班牙的 La Puebla de Valverde 和 Venta Micena 遗址^[1]。其中属 St. Vallier 与龙担动物群在组分上最为接近, 该地点伴生的食草动物有古马 *Equus stenonis*、真枝角鹿 *Eucladoceros*、窄额丽牛 *Leptobos stenometopon*、伊特鲁里亚斯蒂芬犀 *Stephanorhinus etruscus*, 该地点的古马为欧洲诸地点中体型最大者^[42]。可见这两种更新世剑齿虎类的主要猎物为中至大型的牛科、马科和鹿科动物。两属动

物在头骨形态和四肢比例上有着较为明显的差异。狮子大小的锯齿虎的头骨较为狭长, 四肢较细长, 表明它主要生活在相对开阔的地带, 并像非洲狮一样有较强的长距离奔跑能力, 更擅长以奔袭方式捕猎^[75]。而美洲豹大小的巨颞虎的头骨短宽而高, 通过杠杆作用, 吻部前端可以施展的咬合力也会更强。它的四肢较为粗短, 相比长距离奔袭, 更适合对猎物发动突袭^[1,43]。这种袭击策略需要依托于草丛灌木的掩蔽, 因此巨颞虎的生境中林地可能会占有相当的比例。河南渑池早更新世的冠恐猫 *Dinofelis cristata* 目前还没有头后骨骼的发现, 从头骨形态上看, 它是该属中最豹形的物种(形态似虎), 上犬齿明显较短且不十分侧扁, 下颌缺乏颞叶, 冠状突也更为发达, 应当无法施展像典型剑齿虎类那样强力的犬齿咬撕(canine shear bite)技能, 其捕猎习性可能更像一头小型的虎或狮^[50]。

致谢 感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所邓涛研究员对文章初稿提供的修改意见、孙博阳和史勤勤博士在文章撰写过程中提供的有益探讨、陈津女士在笔者借阅标本时提供的帮助、熊武阳先生提供部分参考文献并帮助拍摄意外巨颞虎标本照片, 及高伟先生帮助拍摄部分标本照片; 感谢天津自然博物馆张晓晓女士在文章投稿过程中提供的帮助; 感谢瑞典乌普萨拉大学演化博物馆 Benjamin Kear 博士在查阅馆藏标本时提供的帮助; 感谢法国巴黎自然历史博物馆 Guillaume Billet 博士帮助查阅相关标本编号; 感谢云南大学 Claire Peyre de Fabrègues 博士帮助修改英文摘要; 感谢两位匿名审稿人对文章的宝贵修改意见。

参考文献

- 1 Turner A, Antón M. The Big Cats and Their Fossil Relatives: An Illustrated Guide to their Evolution and Natural History. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 15–93
- 2 Werdelin L, O'Brien S J, Johnson W E, et al. Phylogeny and evolution of cats (Felidae). In: Macdonald D W, Loveridge A J, eds. Biology and Conservation of Wild Felids. Oxford: Oxford University Press, 2010. 60–82
- 3 Christiansen P. Phylogeny of the sabertoothed felids (Carnivora, Felidae, Machairodontinae). Cladistics, 2013, 29: 543–559
- 4 Liu J Y. Review on the systematic and functional studies of saber-toothed felids (in Chinese). In: Dong W, ed. Proceedings of the Ninth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology. Beijing: China Ocean Press, 2004. 55–68 [刘金毅. 猫科剑齿虎化石研究的现状与回顾. 见: 董为, 编. 第九届中国古脊椎动物学学术年会论文集. 北京: 海洋出版社, 2004. 55–68]
- 5 Schmidt-Kittler N. Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasien. Palaeontographica, 1976, 155: 127–134
- 6 Ginsburg L, Morales J, Soria D. Nuevos datos sobre los carnívoros de los Valles de Fuentidueña (Segovia). Estud Geol, 1981, 37: 383–415
- 7 Antón M, Salesa M J, Morales J, et al. First known complete skulls of the scimitar-toothed cat *Machairodus aphanistus* (Felidae, Carnivora) from the Spanish late Miocene site of Batallones-1. J Vertebr Paleontol, 2004, 24: 957–969
- 8 Monesillo M F, Salesa M J, Antón M, et al. *Machairodus aphanistus* (Felidae, Machairodontinae, Homotherini) from the late Miocene (Vallesian, MN 10) site of Batallones-3 (Torrejón de Velasco, Madrid, Spain). J Vertebr Paleontol, 2014, 34: 699–709
- 9 Madurell-Malapeira J, Robles J M, Casanovas-Vilar I, et al. The scimitar-toothed cat *Machairodus aphanistus* (Carnivora: Felidae) in the Vallès-Penedès Basin (NE Iberian Peninsula). C R Palevol, 2014, 13: 569–585
- 10 Fernández-Monesillo M, Antón M, Salesa M J. Palaeoecological implications of the sympatric distribution of two species of *Machairodus* (Felidae, Machairodontinae, Homotherini) in the Late Miocene of Los Valles de Fuentidueña (Segovia, Spain). Hist Biol, 2019, 31: 903–913
- 11 Antón M, Salesa M J, Siliceo G. Machairodont adaptations and affinities of the Holarctic late Miocene homotherin *Machairodus* (Mammalia, Carnivora, Felidae): The case of *Machairodus catocopsis* Cope, 1887. J Vertebr Paleontol, 2013, 33: 1202–1213
- 12 de Beaumont G. Recherches sur les félinés (Mammifères, Carnivores) du Pliocène inférieur des sables à Dinotherium des environs d' Eppelsheim

- (Rheinhessen). Arch Sci, 1975, 28: 369–405
- 13 Geraads D, Spassov N. A skull of *Machairodus* Kaup, 1833 (Felidae, Mammalia) from the late Miocene of Hadjidimovo (Bulgaria), and its place in the evolution of the genus. *Geodiversitas*, 2020, 42: 123–137
 - 14 Morlo M, Semenov Y. New dental remains of *Machairodus* Kaup 1833 (Felidae, Carnivora, Mammalia) from the Turolian of Ukraine: Significance for the evolution of the genus. *Kaupia Darmst Beitr Naturkd*, 2004, 13: 123–138
 - 15 Schlosser M. Die fossilen Knochenüberreste von Pikermi in Griechenland. *Abh Bayer Akad Wiss*, 1903, 7: 1–94
 - 16 Qiu Z X, Shi Q Q, Liu J Y. Description of skull material of *Machairodus horribilis* Schlosser, 1903 (in Chinese). *Vert Palasiat*, 2008, 46: 265–283 [邱占祥, 史勤勤, 刘金毅. *Machairodus horribilis* Schlosser, 1903头骨材料记述. 古脊椎动物学报, 2008, 46: 265–283]
 - 17 Sotnikova M V. A new species of *Machairodus* from the late Miocene Kalmakpai locality in eastern Kazakhstan (USSR). *Ann Zool Fenn*, 1992, 28: 361–369
 - 18 Roussiakis S J, Theodorou G E. Carnivora from the Late Miocene of Kerassia (Northern Euboea, Greece). In: Reumer J W F, Wessels W, eds. *Distribution and Migration of Tertiary mammals in Eurasia*. Deensea, 2003, 10: 469–497
 - 19 Peigné S, de Bonis L, Likius A, et al. A new machairodontine (Carnivora, Felidae) from the Late Miocene hominid locality of TM 266, Toros-Menalla, Chad. *C R Palevol*, 2005, 4: 243–253
 - 20 Zdansky O. Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Palaeontol Sin*, 1924, 2: 1–149
 - 21 Qi G Q. Description of Carnivora fossils from Lufeng (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 1983, 2: 11–21 [祁国琴. 禄丰食肉类化石记述. 人类学学报, 1983, 2: 11–21]
 - 22 Sardella R, Iurino D A. The latest Early Pleistocene sabertoothed cat *Homotherium* (Felidae, Mammalia) from Monte Peglia (Umbria, central Italy). *Riv Ital Paleontol Stratigr*, 2012, 51: 15–22
 - 23 Antón M, Salesa M, Galobart A, et al. The Plio-Pleistocene scimitar-toothed felid genus *Homotherium* Fabrini, 1890 (Machairodontinae, Homotherini): Diversity, palaeogeography and taxonomic implications. *Quat Sci Rev*, 2013, 96: 259–268
 - 24 Teilhard de Chardin P, Piveteau J. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Ann Paleontol*, 1930, 19: 1–134
 - 25 Liu J Y, Qiu Z X. Carnivora. In: Jin C Z, Liu J Y, eds. *Paleolithic Site—The Renzidong Cave, Fanchang, Anhui Province* (in Chinese). Beijing: Science Press, 2009. 263–279 [刘金毅, 邱占祥. 食肉目. 见: 金昌柱, 刘金毅, 编. 安徽繁昌人字洞: 早期古人类活动遗址. 北京: 科学出版社, 2009. 263–279]
 - 26 Teilhard de Chardin P. Fossil mammals from locality 9 of Choukoutien. *Palaeontol Sin Ser C*, 1936, 7: 9–15
 - 27 Teilhard de Chardin P. On Two Skulls of *Machairodus* from the Lower Pleistocene Beds of Choukoutien. *Acta Geol Sin*, 1939, 19: 235–256
 - 28 Zong G F, Chen W Y, Huang X S, et al. Cenozoic Mammals and Environment of Henduanshan Mountains Region (in Chinese). Beijing: Ocean Press, 1996. 55–58 [宗冠福, 陈万勇, 黄学诗, 等. 横断山地区新生代哺乳动物及其生活环境. 北京: 海洋出版社, 1996. 55–58]
 - 29 Lei T Y, Lin Y P. A new *Homotherium* species from Xialin, Liyang, Jiangsu (in Chinese). *Vert Palasiat*, 1982, 20: 54–57 [雷次玉, 林一璞. 江苏溧阳夏林似剑齿虎一新种. 古脊椎动物与古人类, 1982, 20: 54–57]
 - 30 Zheng S H, Han D F. Mammalian fossils. In: Zhang S S, ed. *Comprehensive Study of the Jinniushan Paleolithic Site* (in Chinese). Mem Institute of Vertebrate Palaeontology and Palaeoanthropology, Academia Sinica, 1993, 19: 109–112 [郑绍华, 韩德芬. 哺乳类化石. 见: 张森水, 编. 金牛山(1978年发掘)旧石器遗址综合研究. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所集刊, 1993, 19: 109–112]
 - 31 Salesa M J, Antón M, Turner A, et al. Systematic revision of the Late Miocene sabre-toothed felid *Paramachaerodus* in Spain. *Palaeontology*, 2010, 53: 1369–1391
 - 32 Li Y, Spassov N. A new species of *Paramachaerodus* (Mammalia, Carnivora, Felidae) from the late Miocene of China and Bulgaria, and revision of *Promeganteron* Kretzoi, 1938 and *Paramachaerodus* Pilgrim, 1913. *Palaeontol Z*, 2017, 91: 409–426
 - 33 de Beaumont G. Notes complémentaires sur quelques félidés (Carnivores). *Arch Sci*, 1978, 31: 219–227
 - 34 Ginsburg L. Order Carnivora. In: Rössner G E, Heißig K, eds. *The Miocene Land Mammals of Europe*. München: Springer Verlag, 1999. 109–148
 - 35 Pilgrim G. Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe in the Department of Geology. British Museum of Natural History, 1931. 1–127
 - 36 Ficcarelli G. The Villafranchian machairodonts of Tuscany. *Paleont Ital*, 1979, 71: 17–26
 - 37 Turner A. *Meganteron cultridens* (Cuvier) (Mammalia, Felidae, Machairodontinae) from Plio-Pleistocene deposits in Africa and Eurasia, with comments on dispersal and the possibility of a new world origin. *J Paleontol*, 1987, 61: 1256–1268
 - 38 Werdelin L, Flink T. The Phylogenetic Context of *Smilodon*. In: Werdelin L, McDonald H. G, Christopher A S, eds. *Smilodon: The Iconic Sabertooth*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2018. 14–30
 - 39 Liu J Y. *Meganteron* fossil remains from Renzidong Cave, Fanchang County, Anhui Province, China (in Chinese). *Vert Palasiat*, 2005, 43: 122–134 [刘金毅. 安徽繁昌人字洞的巨颞虎(*Meganteron*)化石. 古脊椎动物学报, 2005, 43: 122–134]
 - 40 Zhu M, Yan Y, Liu Y, et al. The new Carnivore remains from the Early Pleistocene Yanliang *Gigantopithecus* fauna, Guangxi, South China. *Quat Int*, 2015, 434: 17–24
 - 41 Hu C K, Qi T. Gongwanling Pleistocene mammalian fauna of Lantian, Shaanxi (in Chinese). *Palaeontologia Sinica Whole Number 155*, New

- Series C, Number 21. Beijing: Science Press, 1978. 1–64 [胡长康, 齐陶. 陕西蓝田公王岭更新世哺乳动物群. 中国古生物志, 第155册新丙种21号. 北京: 科学出版社, 1978. 1–64]
- 42 Viret M J. Le Loess a bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Natl Arch Mus Hist Nat Lyon*, 1954, 4: 74–78
 - 43 Christiansen P, Adolfssen J S. Osteology and ecology of *Megantereon cultridens* SE311 (Mammalia; Felidae; Machairodontinae), a sabrecat from the late Pliocene-early Pleistocene of Senéze, France. *Zool J Linn Soc*, 2007, 151: 833–884
 - 44 Qiu Z X, Deng T, Wang B Y. Early Pleistocene Mammalian Fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China (in Chinese). *Palaeontologia Sinica*, Whole Number 191, New Series C, Number 27. Beijing: Science Press, 2004. 81–92 [邱占祥, 邓涛, 王伴月. 甘肃东乡龙担早更新世哺乳动物群. 中国古生物志, 第191册新丙种27号. 北京: 科学出版社, 2004. 81–92]
 - 45 Schaub S. Observations critiques sur quelques Machairodontides. *Eclogae Geol Helv*, 1934, 27: 399–406
 - 46 Colbert E H. Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. *Bull Am Mus Nat Hist*, 1939, 76: 47–81
 - 47 Li Y. Restudy of *Metailurus major* from Yushe Basin, Shanxi Province reported by Teilhard de Chardin and Leroy (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 2014, 52: 467–485 [李雨. 对德日进和罗学宾所研究的山西榆社大后猫(*Metailurus major*)化石的再研究. 古脊椎动物学报, 2014, 52: 467–485]
 - 48 Spassov N, Geraads D. A new felid from the late Miocene of the Balkans and the contents of the genus *Metailurus* Zdansky, 1924 (Carnivora, Felidae). *J Mamm Evol*, 2015, 22: 45–56
 - 49 Young C C. Miscellaneous mammalian fossils from Shansi and Honan. *Palaeontol Sin Ser C*, 1935, 9: 1–42
 - 50 Werdelin L, Lewis M E. A revision of the genus *Dinofelis* (Mammalia, Felidae). *Zool J Linn Soc*, 2001, 132: 147–258
 - 51 Potapova E, Lavrov A. Morphology of the auditory region of the skull in *Dinofelis* sp. (Felidae, Canivora). *Paleontol J*, 2015, 49: 190–199
 - 52 Wallace S C, Hulbert R C. A new machairodont from the Palmetto Fauna (Late Hemphillian) of Florida, with comments on the origin of the Smilodontini. *J Vertebr Paleontol*, 2013, 31: 1–7
 - 53 Roussiakis S J. *Metailurus major* Zdansky, 1924 (Carnivora, Mammalian) from the classical locality of Pikermi (Attica, Greece). *Ann Paleontol*, 2001, 87: 119–132
 - 54 Teilhard de Chardin P, Leroy P. Les félidés de Chine. Institut de Geobiologie, Peking, 1945. 1–56
 - 55 Hemmer H. Zur Nomenklatur und Verbreitung des Genus *Dinofelis* Zdansky, 1924 (Themilurus Piveteau, 1948). *Palaeontol Afr*, 1965, 9: 75–89
 - 56 Hendey Q B. Carnivore remains from the Kromdraai australopithecine site (Mammalia: Carnivora). *Ann Transvaal Mus*, 1973, 28: 99–112
 - 57 Hendey Q B. The late Cenozoic Carnivora of the southwestern Cape Province. *Ann South Afr Mus*, 1974, 83: 1–369
 - 58 Berta A, Galiano H. *Megantereon hesperus* from the late Hemphillian of Florida with remarks on the phylogenetic relationships of machairodonts (Mammalia, Felidae, Machairodontinae). *J Paleontol*, 1983, 57: 892–899
 - 59 Piveteau J. Les Carnivores. In: Piveteau J, ed. *Traité de Paléontologie*, Tome VI, Vol. 1. Paris: Masson et Cie, 1961. 641–820
 - 60 Melentis J K. Die Pikermifauna von Halmyropotamos (Euböa, Griechenland). 2. Teil: Osteologie. *Ann Géol Pays Hell*, 1968, 21: 217–306
 - 61 Deng T, Zhang Y X, Zeng Z J, et al. A skull of *Machairodus horribilis* and new evidence for gigantism as a mode of mosaic evolution in machairodonts (Felidae, Carnivora). *Vert PalAsiat*, 2016, 54: 302–318
 - 62 Bothma J, Walker C. Larger Carnivores of the African Savannas. Berlin: Springer-Verlag, 1999. 1–274
 - 63 Salesa M J, Pesquero M D, Siliceo G, et al. A rich community of Felidae (Mammalia, Carnivora) from the late Miocene (Turolian, MN 13) site of Las Casiones (Villalba Baja, Teruel, Spain). *J Vertebr Paleontol*, 2013, 32: 658–676
 - 64 Seidensticker J. On the ecological separation between tigers and leopards. *Biotropica*, 1976, 8: 225–234
 - 65 Salesa M J, Anton M, Turner A, et al. Inferred behaviour and ecology of the primitive sabre-toothed cat *Paramachairodus ogygia* (Felidae, Machairodontinae) from the Late Miocene of Spain. *J Zool*, 2006, 268: 243–254
 - 66 Deng T. Evolution of the late Cenozoic mammalian faunas in the Linxia Basin and its background relevant to the uplift of the Qinghai-Xizang Plateau (in Chinese). *Quat Sci*, 2004, 24: 413–420 [邓涛. 临夏盆地晚新生代哺乳动物群演替与青藏高原隆升背景. 第四纪研究, 2004, 24: 413–420]
 - 67 Deng T. Late cenozoic environmental changes in the Linxia Basin (Gansu, China) as indicated by cenograms of fossil mammals. *Vert PalAsiat*, 2009, 47: 282–298
 - 68 Sunquist M E, Sunquist F C. Family Felidae. In: Wilson D E, Mittermeier R A, eds. *Handbook of the Mammals of the World*. Vol. 1 Carnivores. Barcelona: Lynx Edicions, 2009. 54–168
 - 69 Qiu Z X, Huang W L, Guo Z H. The Chinese Hipparionine Fossils (in Chinese). *Palaeontologia Sinica*, Whole Number 175, New Series C, Number 25. Beijing: Science Press, 1987. 30–133 [邱占祥, 黄为龙, 郭志慧. 中国的三趾马化石. 中国古生物志, 第175册新丙种第25号. 北京: 科学出版社, 1987. 30–133]
 - 70 Deng T, Qiu Z X, Wang B Y, et al. Late Cenozoic biostratigraphy of the Linxia Basin, northwestern China. In: Wang X M, Flynn L J, Fortelius M, eds. *Neogene Terrestrial Mammalian Biostratigraphy and Chronology of Asia*. New York: Columbia University Press, 2013. 243–273

- 71 Deng T, Wang W M, Yue L P, et al. New advances in the establishment of the Neogene Baode Stage (in Chinese). *J Stratigr*, 2004, 28: 41–47 [邓涛, 王伟铭, 岳乐平, 等. 新近系保德阶建阶研究新进展. *地层学杂志*, 2004, 28: 41–47]
- 72 Kovatchev D. Description d'un squelette complet de *Metailurus* (Felidae, Carnivora, Mammalia) du Miocène supérieur de Bulgarie. *Geol Balc*, 2001, 31: 71–88
- 73 Salesa M J, Antón M, Turner A, et al. Aspects of the functional morphology in the cranial and cervical skeleton of the sabre-toothed cat *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) (Felidae, Machairodontinae) from the Late Miocene of Spain: Implications for the origins of the machairodont killing bite. *Zool J Linn Soc*, 2005, 144: 363–377
- 74 Kahlke H D, Chow B S. A summary of stratigraphical and paleontological observations in the lower layers of Choukoutien, Locality 1, and on the chronological position of the site (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 1961, 3: 212–240 [卡克尔, 周本雄. 周口店第一地点下部各层的地层、古生物学观察及第一地点的时代. *古脊椎动物与古人类*, 1961, 3: 212–240]
- 75 Antón M, Galobart A, Turner A. Co-existence of scimitar-toothed cats, lions and hominins in the European Pleistocene. Implications of the post-cranial anatomy of *Homotherium latidens* (Owen) for comparative palaeoecology. *Quat Sci Rev*, 2005, 24: 1287–1301

Summary for “中国晚新生代猫科剑齿虎的分类述评及古生态探讨”

Chinese Machairodontinae (Carnivora, Felidae) and their ecological significance

Yu Li^{1,2*}, Wenhui Liu³ & Lihua Wang^{1,2}

¹ Centre for Vertebrate Evolutionary Biology, Yunnan University, Kunming 650091, China;

² MEC International Joint Laboratory for Palaeobiology and Palaeoenvironment, Institute of Palaeontology, Yunnan University, Kunming 650091, China;

³ National Museum of China, Beijing 100006, China

* Corresponding author, E-mail: liyu@ynu.edu.cn

Being a common element in late Cenozoic mammalian faunas, saber-toothed felids (or machairodonts) are of important significance for biostratigraphic inferences and paleoecological reconstructions. Late Cenozoic strata in China have produced abundant fossils of saber-toothed felids, including typical forms with extremely elongated and compressed upper canine and very specialized jaw joint structure, such as *Machairodus*, *Megantereon*, *Homotherium*, as well as some intermediate forms which morphology lies between Felinae and Machairodontinae, such as *Paramachaerodus*, *Metailurus*, *Dinofelis*. Our review suggest that there were at least 13 species of 6 genera of Machairodontinae existed in China, including: *Machairodus horribilis*, *Ma. palanderi*, *Homotherium crenatidens*, *H. ultimum*, *Paramachaerodus transasiaticus*, *Par. maximiliani*, *Megantereon megantereon*, *Meg. nihowanensis*, *Meg. inexpectatus*, *Metailurus major*, *Met. ultimus*, *Met. hengduanshanensis* and *Dinofelis cristata*. *Ma. horribilis* and *Ma. palanderi* are two advanced forms of this genus that stand the same broad evolutionary stage with European species *Ma. giganteus*. Compared with *Ma. giganteus*, *Ma. horribilis* is larger in size with broader end of mastoid process and less reduced paraoccipital process, it has a two-rooted P2, its p3 and p4 develop additional cuspids. While, *Ma. palanderi* is smaller in size, also preserves P2, its p3 is more retracted with more reduced mesial cuspid, the metaconid-talonid complex is also more reduced. For the two pleistocene species of *Homotherium*, the younger age *H. ultimum* is more advanced than *H. crenatidens*, it has extremely reduced p3, elongated and more blade-like p4 with high and posteriorly tilted cuspids and P4 without any trace of protocone. *Par. maximiliani* is the most advanced forms of this genus, compared with other earlier aged forms, it has a more elongated and blade-like P4 with well-developed ectostyle and smaller protocone, the talonid of m1 is extremely reduced. Compared to *Meg. megantereon*, *Meg. nihowanensis* shows relatively more derived traits, as the p3 and the protocone of P4 is more reduced, the mastoid process and postglenoid process protruding more ventrally, covering the auditory bulla in lateral view. The specialized P4 with extremely reduced protocone shows that *Meg. inexpectatus* is a more advanced form than the other two, which also found in younger deposits. A well-preserved skull from Nihowan Basin confirms that the species *D. abeli* established based on specimens from Mianchi, Henan Province should be treated as a synonym of Siwalik species *D. cristata*, this species shows the most *Panthera*-like features in the genus. Furthermore, we examined phylogenetic studies focused on Machairodontinae, especially those including highly controversial intermediate forms, and made some comments on them. Combining the mammal fauna of different sites in China, we briefly discussed the paleoecology of relevant groups, and inferred their preferred habitat and prey groups. The niche of *Ma. horribilis* was probably similar to that of the extant tiger, which mainly preys on medium to large ungulates. The niches of *Paramachaerodus* and *Megantereon* are found to be similar to that of the extant jaguar. The former fossil form mainly feeds on small to medium-sized herbivores, while the latter is more likely to handle larger ones. The three fossil groups mentioned above mainly lived in woodland environment. The niches of *Ma. palanderi* and *Homotherium* were probably similar to that of the lion, which mainly preys on medium to large ungulates. In contrast, the niche of *Metailurus* was close to that of the leopard, which prefers to hunt preys of similar or slightly larger size than itself. These three taxa mainly live in more open areas than woodlands. The preferred habitat of *Dinofelis cristata* is still unknown, but its hunting habits may be similar to that of extant lions or tigers.

China, late Cenozoic, machairodont, classification, ecological inference

doi: [10.1360/TB-2020-1164](https://doi.org/10.1360/TB-2020-1164)