临夏盆地安琪马类新材料兼论东亚地区安琪马类演化

孙博阳^{1,2}, 邓涛^{1,2,3*}

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;

2. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044;

3. 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: dengtao@ivpp.ac.cn

2020-06-28 收稿, 2020-09-20 修回, 2020-09-22 接受, 2020-09-23 网络版发表

国家自然科学基金(41902001)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA20070203, XDB26000000, XDA20070301)和中国科学院国际伙伴计划(GJHZ1885)资助

摘要 甘肃临夏盆地产有不同时代的安琪马类化石, 其中王家山地点的材料属于大型的粗壮中华马(*Sinohippus robustus*), 而详细的观察对比证实老沟地点的颊齿标本为戈壁安琪马(*Anchitherium gobiense*)。结合新材料, 东亚, 即中国和日本已知的安琪马类化石可进行对比。南京方山所谓的*Anchitherium aurelianense*确实与*A. gobiense*更为相似, 应视为一个不同于欧洲真正的*A. aurelianense*的类群。湖北房县的*A. gobiense*, 其体型明显大于内蒙古的*A. gobiense*正副型材料, 新疆材料所指示的体型。内蒙古通古尔的*A. gobiense*建种材料中实际上也存在两种体型明显不同的类型, 湖北房县材料和通古尔材料中体型较大者可暂时定为*A. gobiense* type B。日本的*Anchitherium* aff. *gobiense*和欧亚大陆其他类型差异明显, 应保留其最初命名*Anchitherium hypohippoides*。欧亚大陆的安琪马类起源于北美的*Kalobatippus*, 在迁入欧亚大陆后迅速分化为欧洲支系和东亚支系。东亚支系中日本类群最为原始, 而中国类群随时代分为不同的演化阶段。东亚安琪马支系呈现出体型减小又增大的现象, 这是欧亚马科动物中的常态, 与动物本身应对迁徙活动的需求, 以及气候环境的由恶劣到趋于稳定至再改善的过程相关联。

关键词 安琪马, 中华马, 东亚, 演化, 迁徙

安琪马亚科(*Anchitheriinae*)是马科(*Equidae*)中较为独特的一个演化旁支, 生活在中新世时期的全北区, 每肢有三蹄, 颊齿低冠、脊形, 构造简单, 无白垩质^[1,2]。安琪马类长期以来被认为以嫩叶为食, 生活在森林边缘, 然而后来的一些食性分析表明它们也会吃粗硬的植物^[3]。中国的安琪马亚科分为安琪马*Anchitherium*和中华马*Sinohippus*两个属。Schlosser^[4]建立的*Anchitherium zitteli*是中国第一种被命名的安琪马属动物, 后来Schlosser^[5]又将该种归入次马属*Hypohippus*, 翟人杰^[6]则以该种为属型种建立中华马属。Zdansky^[7]报道了山西保德的安琪马亚科材料, 未定至属种, 后由侯索宽等

人^[8]归入中华马属。Colbert^[9]研究了内蒙古通古尔地区的安琪马类材料, 建立新种戈壁安琪马(*Anchitherium gobiense*)。解放后, 中国古生物学者展开自主研究, 在各地发现并报道了安琪马亚科材料, 包括南京方山^[10]、山西保德^[6,11]、湖北房县^[12]、甘肃秦安、内蒙古化德^[13]及四子王旗^[8]、新疆准噶尔盆地^[14,15]、甘肃临夏盆地^[8]等。

MacFadden^[2]评论安琪马亚科是“马科中研究程度最低者”。中国安琪马类化石发现的地点并不少, 但材料都非常零散, 大部分为单个牙齿, 以及少数的上下颌, 肢骨。中国已知安琪马类材料, 尤其是安琪马属材

引用格式: 孙博阳, 邓涛. 临夏盆地安琪马类新材料兼论东亚地区安琪马类演化. 科学通报, 2021, 66: 1479–1489

Sun B Y, Deng T. New specimens of anchitheriine from the Linxia Basin, Gansu and evolution of East Asian anchitheriines (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 1479–1489, doi: 10.1360/TB-2020-0786

料的真正性质至今并不是很明确,与欧亚大陆其他地区各个门类的关系更是很少有人进行深入地讨论。最近,甘肃临夏盆地又发现部分安琪马类新材料,包括王家山地点的大型类型和老沟地点的小型类型。王家山此前出产过保存比较好的安琪马类材料,由侯素宽等人^[8]研究报道并建立新种粗壮中华马(*Sinohippus robustus*),这是欧亚大陆所发现的体型最大、时代最晚的安琪马类。老沟动物群曾以简要的形式报道^[16],其中的安琪马类化石被鉴定为*A. gobiense*,未发表详细的观测结果。老沟动物群是中国中中新世哺乳动物群中时代最晚的,基本位于中/晚中新世交界时期^[17],因此对动物群成分的研究尤其重要。老沟材料的研究,结合欧洲安琪马类材料,以及和中国潜在关系最近的日本材料的观察对比,有助于对东亚安琪马的演化和迁徙进行深入地探讨。

1 地质背景

老沟(地点号LX 0003;位置35°28'05.3"N, 103°24'50.5"E;海拔2200 m)隶属于和政县三合乡,位于广通河北岸(图1)。虎家梁组在此地十分发育,有大量含砾石的灰黄色砂岩。上覆浅棕黄色粉砂岩为主的柳树组,下伏夹杂灰白色泥灰岩条带、浅棕色和浅橙色泥岩互层的东乡组。其中虎家梁组中出产丰富的中中新世哺乳动物群化石,包括灵长类*Pliopithecus* sp.,食肉类*Amphicyon tairumensis*、*Gobicyon* sp.、*Hemicyon teilhardi*、*Percrocuta tungurensis*,长鼻类*Gomphotherium* sp.、*Platybelodon grangeri*,奇蹄类*Anchitherium gobiense*、*Alicornops laogouense*、*Hispanotherium matritense*,偶蹄类*Listriodon mongoliensis*、*Kubanochoerus gigas*、*Palaeotragus tungurensis*^[16]。老沟的时代被定为中中新世晚期,通古尔阶上部(MN7/8),动物群属于虎家梁组上部,成分可与内蒙古苏尼特左旗通古尔台地默尔根动物群、新疆乌伦古河流域可可买登动物群对比^[17]。新材料中一部分(图2)来自这一地点。

王家山(地点号LX 0501;位置35°22'34.3"N, 103°12'48.9"E;海拔2575 m)位于临夏盆地南缘(图1)。其剖面近年来植被覆盖较严重,可见少数出露地层,为较典型的柳树组深棕色红黏土^[16]。至今有明确报道的只有*Sinohippus robustus*^[8]和*Tapirus hezhengensis*^[18]。王家山的时代被定为晚中新世晚期,保德期(MN13),动物群属于柳树组上部,成分可与甘肃临夏青卜山动物群、山西保德动物群、甘肃武都龙家沟动物群、陕西府谷庙

图1 甘肃临夏盆地王家山与老沟化石点地理位置
Figure 1 Geographical location of Wangjiashan and Laogou localities in Linxia Basin, Gansu Province

图2 (网络版彩色)老沟地点戈壁安琪马下颊齿。(a1), (a2) V 26819.1, 左dp4; (b1), (b2) V 26819.4, 右p4; (c1), (c2) V 26819.5, 右m1; (d1), (d2) V 26819.6, 右m3。(a1), (b1), (c1), (d1) 咀嚼面视; (a2), (b2), (c2), (d2) 颊侧面视。比例尺=1 cm
Figure 2 (Color online) Lower cheek teeth of *Anchitherium gobiense* from Laogou locality. (a1), (a2) V 26819.1, left dp4; (b1), (b2) V 26819.4, right p4; (c1), (c2) V 26819.5, right m1; (d1), (d2) V 26819.6, right m3. (a1), (b1), (c1), (d1) occlusal view; (a2), (b2), (c2), (d2) labial view. Scale bar=1 cm

梁动物群、内蒙古化德二登图动物群等对比^[17]。新材料中一部分(图3)来自这一地点。

图3 (网络版彩色)王家山地点粗壮中华马下颌残段(V 25407). (a) 咀嚼面视。(b) 安琪马类下颊齿咀嚼面结构术语, 参照侯素宽等人^[8]、Alberdi等人^[19], 及邱占祥和王伴月^[20]. Pacd, 下前尖; Mecd, 下后尖; Mesd, 下后附尖; Encl, 下内尖; Hcld, 下次小尖; Prcd, 下原尖; Hycd, 下次尖; Pald, 下前脊; Meld, 下后脊; Prld, 下原脊; Hyl, 下次脊; Enld, 下内脊; Prfd, 下前谷; Pofd, 下后谷; Efxd, 下外谷; S, 齿柱; Dbc, 远中嵴。(c) 左侧视。比例尺=2 cm

Figure 3 (Color online) Fragment of mandible of *Sinhippus robustus* from Wangjiashan locality (V 25407). (a) Occlusal view. (b) Nomenclature of structure on the occlusal surface of the lower cheek tooth of anchitherine, based on Hou et al.^[8], Alberdi et al.^[19] and Qiu and Wang^[20]. Pacd, paraconid; Mecd, metaconid; Mesd, metastylid; Encl, entoconid; Hcld, hypoconulid; Prcd, protoconid; Hycd, hypoconid; Pald, paralophid; Meld, metalophid; Prld, protolophid; Hyl, hypolophid; Enld, entolophid; Prfd, preflexid; Pofd, postflexid; Efxd, ectoflexid; S, stylid; Dbc, distobuccal crest. (c) Lateral view. Scale bar = 2 cm

2 材料与方法

(i) 研究方法. 本研究中安琪马类牙齿结构术语参照Alberdi等人^[19]及邱占祥和王伴月^[20](图3). 测量方法参照侯素宽等人^[8], 精确到0.1 mm, 测量数据见表1和2.

(ii) 单位名称缩写. AMNH: 美国自然历史博物馆化石编号; IVPP V: 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所脊椎动物化石编号.

3 标本记述

3.1 系统分类

马科 Equidae Gray, 1821

表1 老沟戈壁安琪马下颊齿测量(mm)

Table 1 Measurements of the lower teeth of *Anchitherium gobiense* from Laogou locality (mm)

牙齿	长度	下原尖处宽	下次尖处宽	高度
V 26819.1 dp4	23.2	9.3	9.6	7.1
V 26819.2 p4	21.0	12.2	12.2	15.8
V 26819.3 p4	22.3	11.9	11.9	16
V 26819.4 p4	20.5	12.4	12.5	14
V 26819.5 m1	20.6	13.8	12.9	11.4
V 26819.6 m3	24.8	10.8	8.8	11

表2 王家山粗壮中华马(V 25407)下颊齿测量(mm)

Table 2 Measurements of the lower teeth of *Sinhippus robustus* (V 25407) from Wangjiashan locality (mm)

牙齿	长度	下原尖处宽	下次尖处宽	高度
p2	27.5	10.2	12.2	20.3
p3	27.0	13.1	13.7	24.0
p4	25.3	13.0	13.7	26.4

安琪马亚科 *Anchitheriinae* Leidy, 1869

安琪马属 *Anchitherium* Meyer, 1844

戈壁安琪马 *Anchitherium gobiense* Colbert, 1939

正型 AMNH 26502, 右上颌带P1-M3. 采自内蒙古苏尼特左旗赛汗高毕苏木的通古尔台地断崖.

本研究记述标本 V 26819.1, 左dp4; V 26819.2, 左p4; V 26819.3, 右p4; V 26819.4, 右p4; V 26819.5, 右m1; V 26819.6, 右m3(图2). 采自甘肃和政县老沟地点.

修订特征 与*Anchitherium aurelianense*相似但体型略大的安琪马类. 上颊齿低冠, 横宽, 内齿带发育, 前尖和后尖在外脊上的相应位置不形成垂直的肋状. 上臼齿次附尖比*A. aurelianense*更膨大, 但比北美的*Kalobatippus agatense*要弱. 下门齿列窄弧形, 比*A. aurelianense*的更窄; p1存在但很小. 下颊齿高, 未磨蚀时下后尖与下后附尖明显, 并带有发达的前、外及后齿带. 下臼齿从前向后尺寸递减, m3较小. 侧掌跖骨粗壮, 距骨与骰骨关节面小.

时代 中中新世, 通古尔期.

分布 内蒙古通古尔、新疆准噶尔盆地、甘肃临夏.

评注 Colbert^[9]记述了一批产自内蒙古通古尔地区的安琪马材料, 认为其与欧亚大陆典型的*Anchitherium aurelianense*差异显著, 因此建立了一个新种*A. go-*

biense. Matsumoto^[21]记述了产自日本岐阜县可儿盆地平牧组的安琪马类材料,建立了新种*A. hypohippoides*. Colbert^[9]根据Matsumoto^[21]的图版指出*A. hypohippoides*的下臼齿与戈壁安琪马非常接近,但因日本材料保存状况较差并没有给出进一步的结论.周明镇和胡长康^[10]认为中国、中亚和欧洲的安琪马类在形态和地理分布上是连续的,因此将*A. gobiense*视为*A. aurelianense*的同物异名.此后,中国早-中新世地层中发现的小型安琪马均鉴定为*A. aurelianense*.叶捷等人^[15]则认为中国的安琪马类是整个安琪马类演化中一个特有的支系,承认*A. gobiense*的有效性.他们将新疆准噶尔盆地发现的安琪马类新材料鉴定为*A. gobiense*,将阎德发^[12]报道的湖北房县的*A. aurelianense*也修订为*A. gobiense*.Miyata和Tomida^[22]认为可儿盆地的材料与*A. gobiense*存在明显的相似之处.如二者的上颊齿列长度相似,都具有较大的次附尖,前臼齿的内中谷位置都有明显的齿柱;而且除了可儿材料的p2下原尖具有明显的外后脊,m2下跟座及m3无外齿带之外,二者的下颊齿没有本质上的区别.因此他们将*A. hypohippoides*废弃,将可儿盆地的材料修订为*Anchitherium* aff. *gobiense*.根据本研究的观察,欧洲的*A. aurelianense*也存在上颊齿内谷具有齿柱的现象,且特定的牙齿是否存在齿柱并不确定,齿柱的发达程度也不尽相同.因此齿柱的相关特征应被视为一种变异.日本材料、通古尔材料和欧洲的*A. aurelianense*上颊齿次附尖在中轻度磨蚀状态下都比较发达,深度磨蚀时与次尖相连,因此并非有区分意义的特征.日本材料和欧洲*A. aurelianense*的中附尖均向前外方斜伸,而通古尔材料的中附尖垂直伸向外方.在下颊齿方面,日本材料的下颊齿齿叶外端较圆润,尖锐程度明显低于戈壁种;其外谷向前内方斜伸,和欧洲*A. aurelianense*相似,而非*A. gobiense*相对垂直地伸向内方^[23].结合年代数据,日本材料代表着一类与欧洲*A. aurelianense*更加类似但体型较大的原始类型,和*A. gobiense*可能并没有较近的关系.

描述 下颊齿除dp4和m3外均呈W形.下前脊舌侧端略向后弯折.下次小尖发育.下原尖和下次尖在轻中度磨蚀时较为尖锐,呈窄U形至圆V形.前、后、颊侧齿带发育,舌侧齿带很弱,仅在齿尖间略显,m3整体齿带均较弱,dp4几乎看不到齿带.磨蚀初期的p4的下后尖和下后附尖在顶部分离,在近齿冠顶部的舌侧面由一弱的纵沟相隔,下内尖为一高耸的锥柱状,下次小尖通常以一个附属小柱的形式出现,偶尔也以齿冠侧面

一个带状突起的形式出现;随着磨蚀的过程p4下后尖和下后附尖相连接,呈现一个向后方伸出的棒状,下内尖和下次小尖也逐渐形成双叶状,进一步又形成一个膨大的锤头状.m1整体特征与p4相同,牙齿后半部分宽度明显小于前半部分.dp4和m3呈现与其他下颊齿不同的三叶状结构,下次小尖为一个孤立的、膨大的柱状,至磨蚀的中晚期都仍不与下内尖相连.

中华马属 Genus *Sinohippus* Zhai, 1962

属型种 *Sinohippus zitteli*(Schlosser, 1903).

特征 大型的安琪马类.眶前窝大而深,后缘界线显著,与眼眶前缘距离短,上缘、前缘和下缘无明显的界线;眶下孔深、位于眶前窝内的前下方.下颌联合部长,在犬齿后显著收缩.下门齿前倾,第一对下门齿大而粗壮,第二对比第一对稍小,第三对非常小.前臼齿列及臼齿列的宽度分别向前和向后明显变小.内齿带弱或无.上颊齿原脊和后脊皆显著地向后倾斜,与外脊相连处不曲折.下颊齿外谷很深,与齿列长轴近垂直,下前脊长,下内脊向前弯折.DP1双根愈合.P2原脊不发育,仅在原脊的位置发育两个小的突起.p2原尖外壁发育远中嵴.m3第三叶小.

时代 晚中新世,保德晚期.

分布 山西保德、甘肃临夏和秦安、内蒙古化德和四子王旗.

评注 Schlosser^[4]描述了一批可能来自山西地区的马科材料,据此建立了新种齐氏安琪马*Anchitherium zitteli*,后来Osborn^[24]认为这个种应归属于次马*Hypohippus*当中.Schlosser^[5]在研究张家口以北乌兰霍里地区的材料时采纳了这一观点,并将此地的材料鉴定为齐氏次马*Hypohippus zitteli*.Colbert^[9]将*H. zitteli*和当时新建立的戈壁安琪马进行了对比,指出*H. zitteli*的体型更大,颊齿列更细长,原脊和后脊更加倾斜且与外脊完全连通,这些都是显著的进步特征.翟人杰^[6]记述了一批产自山西保德的大型安琪马类材料.他认为这批材料和前人所定义的*Hypohippus zitteli*应属于一类.但他同时也认为这一类化石既不同于北美的*Hypohippus*也不同于欧洲典型的安琪马,应单独立一新属中华马*Sinohippus*.Salesa等人^[25]将西班牙的*Anchitherium sampelayoi*归入中华马属,即桑氏中华马*Sinohippus sampelayoi*.他们认为,桑氏种的体型大于欧洲安琪马属中的任何一种,其颊齿相对高冠,内齿带缺失.叶捷等人^[15]认为中华马下齿列的特征除尺寸大外,最重要的是齿列的宽度向中间增大,向前后两端逐渐缩减.侯

素宽等人^[8]认为中华马相比安琪马的最显著区别是特殊的门齿区和显著收缩的前臼齿列和白齿列,而西班牙材料缺少门齿区和完整的颊齿列。以上研究均表示,*S. sampelayoi*是否应归入中华马有待于更多更完整材料的发现。Daxner-Höck和Bernor^[26]单纯引述了Salesa等人^[25]的观点,但未发表论断。鉴于桑氏种的材料确实很少,本研究暂不将其归入中华马属。因此该属目前仅包括*S. zitteli*和*S. robustus*两个有效种。

粗壮中华马 *Sinohippus robustus* Hou, Deng, He et Chen, 2007

正型 IVPP V 15164, 右下颌水平支及下颌联合带门齿齿列和右侧颊齿列。采自甘肃和政县买家集乡王家山。

本研究记述标本 IVPP V 25407, 左下颌骨水平支带p2~p4, 采自甘肃和政县买家集乡王家山(图3)。

特征 较*Sinohippus zitteli*更大型的中华马类。前臼齿原尖、次尖膨大, 前收缩沟发育。下颊齿非常粗壮, p2下原尖外壁发育强壮的远中嵴, m3第三叶较*S. zitteli*的大。

时代 同属。

分布 甘肃临夏、内蒙古四子王旗。

描述 下颌水平支粗壮, 骨体最厚处厚度为28.4 mm, p3中部至水平支底缘深度为51 mm, 前臼齿列长度为82.1 mm。下颌所属个体较年轻, 牙齿磨蚀程度低, 齿冠明显高于其他安琪马类。p2前叶收缩得很厉害, 原尖外壁发育明显的远中脊。外谷深, 与齿列长轴近垂直; 颊齿外壁新月形; 外齿带及前后齿带很强壮, 齿带边缘呈锯齿状; 内齿带弱, 仅在前谷口和后谷口形成锯齿和齿柱; 下后尖与下后附尖大小相似, 在顶端分离; 下前脊长; 下内脊与齿列长轴斜交, 自中部明显折向前内方。下内尖呈发达的尖锥柱状, 下次小尖为一小片在下内尖后方突起的区域, 在齿冠侧面的高度不足下内尖的2/3。除p2外, 下前臼齿在后谷最靠近舌侧开口的位置均有一个突起的小齿柱。

3.2 比较

叶捷等人^[15]指出, 中国发现于不同层位的安琪马与中华马下颊齿齿叶外端(下原尖和下次尖外壁)较尖锐、下臼齿列向后明显变窄, 这些特征表明上述两属构成了安琪马类中特有的一个演化支系。他们还指出, 南京方山标本的尺寸和形态与欧洲的*A. aurelianense*最为接近, 但在形态上与*A. gobiense*也有相近之处, 如

颊齿齿叶外端较尖锐, 下次小尖发育, 前、后和外齿带较发育等。他们认为这些相似特征是中国安琪马支系成员共同的稳定特征, 因此“南京方山标本代表了*A. aurelianense*的中国种群, 有可能是中国*Anchitherium*支系的祖先类型或早期代表”。侯素宽等人^[8]通过对中国安琪马类材料的观察, 认为除新疆的戈壁安琪马下颊齿外壁较为尖锐之外, 其他安琪马属材料在这一方面存在差异, 并且落入欧洲安琪马属变异范围内; 他们根据计算得出中国的中华马属和大部分安琪马属材料下臼齿列收缩程度接近或大于欧洲安琪马属的上限。侯素宽等人^[8]还指出西班牙已经发现了大小和上臼齿收缩程度与中华马相似的类群。最终他们认为没有足够证据表明中国的安琪马类代表了安琪马亚科独特的演化支系。尽管最终的结论有所出入, 但以上作者较为一致地认为安琪马类下颊齿列宽度向两端的收缩情况是一个非常重要的鉴定特征。本研究尽可能地收集了之前报道的较为完整的中国安琪马类下颊齿列, 测量各枚下颊齿下原尖处和下次尖处的宽度, 以折线图形式进行直观对比(图4)。由于安琪马类牙齿的宽度数据受磨蚀的影响很大, 因此相似的门类有可能出现绝对数值差异明显的现象, 但相对宽度的总体变化趋势还是能够比较稳定地展现, 如牙齿磨蚀程度很浅的王家山地点*S. robustus*新材料的数值明显小于磨蚀程度中等的正型标本, 但二者齿列宽收缩程度是非常一致的。在结果中可以发现, 南京方山材料的齿列宽变化程度很小, 其他地区的*A. gobiense*和中华马的下颊齿列向两端的收缩程度非常明显。这表明可能正如叶捷等人^[15]

图4 中国安琪马类下颊齿列宽度折线图, 显示从中间向两端收缩。横轴中P为各颊齿(p2-m3)原尖处宽度, H为各颊齿次尖处宽度

Figure 4 Line chart of Chinese anchitheriines, showing the decrease of width of lower cheek tooth row from middle to both ends. In horizontal axis, P represents width at protoconid of each cheek tooth (p2-m3) and H represents width at hypoconid of each cheek tooth

所提出的观点, 南京方山的“*A. aurelianense*”是一个早期原始的独特类群。

关于中国安琪马类下颊齿外壁圆润程度的问题, 针对之前学者的争议, 本研究重新观察了中国和欧洲的材料, 发现了一些规律。安琪马类的下颊齿外壁的圆润程度受磨蚀的影响比较明显, 磨蚀越深, 就显得更加圆润。且在同一枚牙齿上, 下次尖的外缘比下原尖更加圆润一些。类似的情况还有下颊齿外谷的结构, 外谷的长度会随着磨蚀而减小。侯素宽等人^[8]认为安琪马类下颊齿外谷的朝向是一个重要的鉴定特征, 进步类型的外谷尖细且近乎垂直于牙齿长轴。然而随着磨蚀程度加深, 外谷的内端也会向前方倾斜, 这一点在通古尔的戈壁安琪马副型标本上表现得最为明显^[9]。因此, 本研究认为, 安琪马类下颊齿在中轻度甚至轻度磨蚀时是观察外壁圆润程度的最佳状态; 未磨蚀状态下, 牙齿外壁在咀嚼面上存在脊状的突起, 对观察造成比较大的干扰。另一方面, 外谷的形态在中等磨蚀状态下仍然能保持相对稳定的状态, 不会对观察造成明显影响。

老沟的新材料与新疆准噶尔盆地材料、内蒙古通古尔*A. gobiense*模式标本的尺寸相当。中等磨蚀程度下, 下颊齿外壁尖锐程度与新疆材料相似。外谷与牙齿长轴接近垂直, 末端也较为尖细。且老沟材料m1和m3宽度向后方明显收缩, 收缩的程度明显大于方山材料, 而其他地点材料相似。结合以上特征, 应鉴定为*A. gobiense*。与新疆准噶尔盆地的材料相比, 老沟材料长度略长, 在相近磨蚀程度下齿冠高度高于准噶尔材料, 这可能与二者所处的演化阶段不同。新疆准噶尔盆地哈拉马盖组岩层的时代为16~15 Ma, 早于老沟地点的12 Ma左右^[17]。

本研究所描述的王家山材料的大小和基本形态与王家山之前报道过的*S. robustus*非常一致。新材料与正型标本相比, 磨蚀程度较轻, 可提供一些牙齿个体发育方面的信息。在新材料向着正型标本的年龄段磨蚀的过程中, p2端附尖逐渐变为近似的三角形, 下内脊和下内尖相连, 形成一个向前方弯折的棒状, 在p2和p3上有一个向内后方突起的尖角; 下后尖和下后附尖逐渐相连, 但在p3和p4上仍由舌侧的一条小沟和尖锐的外谷末端共同切入而形成中部收缩的状态, p3的下后附尖还形成了一个向后伸出的尖角; 经过磨蚀后, 颊齿外壁部分珐琅质和齿质区域共同形成尖锐的V字形。

关于中华马属两个种的差异, 侯素宽等人^[8]指出: *S. robustus*体型明显大于*S. zitteli*; 在形态上相比于*S.*

zitteli, *S. robustus*牙齿更粗壮, 前臼齿原尖和次尖膨大, 齿带发达, M3前刺不发育, p2远中嵴发达, m3第三叶发达。通过对这两种材料的观测可知, 除了上述体型和牙齿形态的差异之外, *S. robustus*的吻部相对长度明显长于*S. zitteli*。*S. robustus*的下颊齿列长和吻端至p2前缘的长度分别为167.7和105.8 mm, 即齿列长为吻部长的1.6倍左右; 相比之下*S. zitteli*的这两个测量长度为144和74.4 mm, 即齿列长为吻部长的近2倍。

4 东亚地区安琪马类系统关系

目前, 东亚地区已报道的安琪马类共有2属5种。最早的安琪马即为日本的*A. hypohippoides*, 材料发现于岐阜县可儿盆地早中新世平牧组上部, 年代约为18~17 Ma^[27]。其次为南京方山的“*A. aurelianense*”, 位于下中新统山旺阶上部, 年代约为17.5~16 Ma。中中新世早期的*A. gobiense*分布于准噶尔盆地, 年代约为16~15 Ma; 以及湖北房县二郎岗地点, 年代约为14 Ma。中中新世晚期的*A. gobiense*分布于通古尔默尔根地点, 年代约为13~12 Ma; 以及甘肃临夏盆地老沟地点, 年代约为12 Ma。晚中新世类群为中华马的两个种, 分布时代相同, 均约为7~5.3 Ma^[17]。

MacFadden^[2]的系统发育观点认为安琪马亚科共分为两个支系。其中一个为北美支系, 包括*Hypohippus*和*Megahippus*。另一个支系为北美-欧亚支系, 由北美类群*Kalobatippus*和欧亚类群构成姐妹群, 而欧亚类群包括安琪马和中华马。而MacFadden^[28]又将*Kalobatippus*视为安琪马亚科中最原始的一个类型, 北美支系和欧亚支系都是从这一属中发展而来的。因此多年以来, 欧亚安琪马类来自北美*Kalobatippus*的观点并未改变。侯素宽等人^[8]总结了*Hypohippus*和*Megahippus*与中华马属牙齿上的不同, 其中几点也同样适用于安琪马, 如*Hypohippus*和*Megahippus*下颊齿外谷和齿叶与齿列长轴明显斜交、下内脊不弯折、DP1发育弱(*Megahippus*甚至缺失DP1)等。此外, *Hypohippus*上颊齿的原尖和次尖向后方延伸, 次附尖小^[29,30]; 安琪马和中华马的原尖和次尖是向内后方延伸, 次附尖更加发达。*Kalobatippus*在以上各个方面相比*Hypohippus*和*Megahippus*更接近安琪马和中华马^[31], 因此从形态上来说, 将*Kalobatippus*、安琪马属和中华马属视为一个与*Hypohippus*、*Megahippus*不同的支系更加合理(图5)。

*Kalobatippus*有一些与欧亚大陆安琪马明显不同的原始特征。*Kalobatippus*上颊齿外壁W形相对较为宽

图5 安琪马亚科部分种系统关系与地史分布. *A. gobiense*体重据邓涛^[32]的方法, 其他种的体重根据Legendre^[33]的方法以现有数据进行估算, 时代和古环境框架据邓涛^[34]的方法

Figure 5 Proposed phylogenetic interrelationships and geohistorical distribution of partial species of Anchitheriinae. Body weight of *A. gobiense* after Deng^[32], that of other species is after Legendre^[33] on the basis of available data. Framework of geochronology and paleoenvironment after Deng^[34]

浅^[31], 欧亚大陆安琪马类相同的结构则更加窄深, 尤其是在后期进步类型, 如通古尔的戈壁安琪马以及奥地利维也纳盆地Pannonian C地点、德国达姆施塔特西南Eppelsheim地点Dinotheriensande(“恐象砂坑”)的晚中新世最早期的安琪马材料中表现得尤为明显。日本的*A. hypohippoides*的外壁形态非常接近*Kalobatippus*, 表明其原始性, 与产出地层的年代吻合^[21-23]。另一方面, 欧洲*A. aurelianense*材料中也可以观察到类似的特征。此外, *Kalobatippus*的下后尖和下后附尖在磨蚀的中晚期仍然保持分离, 不过这个特征在中国安琪马中比较罕见, 欧洲的*A. aurelianense*的一些材料中则可以观察到这类现象。Salesa等人^[25]认为*A. aurelianense*是欧洲最早的安琪马, 它的首现位于Rambian期中期, 年代将近18 Ma, 与日本的*A. hypohippoides*大致相当。

鉴于欧洲和东亚安琪马的首现时间大致相同, 且早期均出现一些原始的特征, 应可以得出如下结论: 欧亚大陆的安琪马产生于北美的*Kalobatippus*, 几乎在到达欧亚大陆的同时便分出至少两个分支, 其中东亚作为单独的一个分支。东亚分支中按形态的原始程度可分为3个演化阶段, 分别以*A. hypohippoides*、南京方山的“*A. aurelianense*”和*A. gobiense*为代表。这一结论与叶捷等人^[15]关于南京方山材料代表中国特有支系的观点相近。他们指出方山材料在形态上与*A. gobiense*也有相近之处, 即颊齿齿叶外端显得较尖锐、下次小尖发育、前后和外齿带较发育等, 因此戈壁安琪马很可能是由方山类群产生出来的。湖北房县的材料被先后归

为*A. aurelianense*和*A. gobiense*, 然而房县材料的体型明显大于*A. gobiense*正副型材料 and 新疆材料, 尺寸接近*A. hypohippoides*。在通古尔材料当中, AMNH 26554尺寸明显大于其他材料, 与房县材料相当^[9,12]。因此有理由相信, 在所有归入戈壁安琪马的材料中, 存在另一类体型更大的类型。房县材料为一老年个体, 磨蚀严重, 对形态的判断有一定的干扰, 因此暂将这一大型类型定名为*A. gobiense* type B。安琪马属在中国晚中新世最早期绝迹, 几乎在整个濠河期没有任何记录, 中华马属的两个种大致在保德期同时出现于中国北方(图5)。Salesa等人^[25]报道了欧洲的大型安琪马类材料, 并主张将其鉴定为中华马属, 其出现时代大约是11 Ma, 但其归属并没有得到广泛认同。

5 古动物地理与古生态

马科动物一共有3次主要的欧亚大陆入侵事件。分别为早中新世安琪马的入侵、晚中新世三趾马的入侵, 以及早更新世真马的入侵^[35]。在3次入侵事件中, 这些马科的不同类群当中都出现了相似的现象, 即入侵的初期出现体型较大的代表, 随后整个类群出现体型减小的趋势, 在演化的晚期或末期再次出现体型大的门类。在之前的大量研究中, 这一点在三趾马和真马中表现得最为典型。欧亚大陆最早的三趾马之一, *Hipparion* (*Hippotherium*) *primigenium*的体型非常大, 头基长最大可超过450 mm^[36], 比整个晚中新世时期生活的绝大部分三趾马体型都要大。到了上新世, 欧亚大陆三趾马的

体型再次呈现增大的趋势,在早更新世时期出现了体型堪比真马、头基长超过500 mm的*Hipparion(Proboscideiparion) sinense*和*Hipparion(Plesiohipparion) shanxiense*^[37-39]。欧洲的*Equus livezonensis*和甘肃东乡族自治县的*Equus eisenmannae*都是欧亚大陆最早的真马,二者的体型都非常巨大^[40,41]。早更新世中期至晚期,欧亚大陆普遍生活着中小体型的真马^[37,39];中更新世的欧洲再次出现了体型巨大的*Equus mosbachensis*^[42-44],而中更新世末期中国则出现了体型也非常大的*Equus beijingensis*^[45];晚更新世的中国又出现了体型巨大的大连马*Equus dalianensis*^[46]。

根据目前已知的安琪马材料的情况,安琪马亚科也有类似上述马亚科的现象。早中新世分布于日本岐阜地区的*A. hypohippoides*年代较早,目前定为18~17 Ma,其体型明显大于欧亚大陆最常见的*A. aurelianense*。中国最早出现的安琪马年代在大约17.5 Ma,是一种体型较小的类型。大约同一时期开始广布于欧洲的*A. aurelianense*及其各个亚种体型也均较小。中中新世早期时期出现在中国的*A. gobiense*体型稍有增大,但仍属于中小体型。至中中新世中晚期在湖北房县和内蒙古通古尔开始出现体型较大的安琪马类,体型与日本发现的*A. hypohippoides*相近,甚至与晚中新世体型较大的*Sinohippus zitteli*相近。当然,在这一时期仍有小型类型存在,如通古尔和老沟的*A. gobiense*;欧洲晚中新世最早期也存在过体型较小的安琪马类^[1,19,25]。在晚中新世晚期出现了体型进一步增加的属*Sinohippus*,其中的*Sinohippus robustus*是欧亚大陆年代最晚,也是体型最大的安琪马类,体型仅次于生活在北美的安琪马类最进步成员*Megahippus*。Wang和Deng^[47]指出,马科动物在演化中体现出的一个重要的趋势便是体型的减小以及伴随而来的牙齿缩减。根据上文对马科动物体型变化的总结,马科动物在重大的气候和迁徙事件来临时往往伴随着体型的增大。欧亚大陆最早出现的安琪马、三趾马和真马体型都明显大于其祖先类型,这与对气候的适应相关。马科动物由北美迁入欧亚大陆有赖于海平面下降形成的白令陆桥,而海平面下降必然是由气候变冷,两极冰盖形成所引发^[48]。较大的体型更能适应急剧变冷的气候,而且大型动物也更容易进行超远距离的迁徙。而一旦当马科动物在欧亚大陆定居,气候和

环境逐渐稳定,动物群总体多样性和数量开始增长时,减小体型有利于降低能量消耗,避免与其他相近生态位的动物出现激烈竞争。当气候和环境逐渐改善,食物也充足时,马科动物又会出现短期内体型增大的情况。中中新世中国安琪马类的体型增大就正值气候适宜期(图5)。Fortelius等人^[49]的环境分析结果表明保德期中国北方地区的环境比濠河期明显湿润。薛祥煦等人^[50]在总结陕西府谷晚中新世哺乳动物群时也指出该地区晚中新世早期动物群(8~7 Ma)所显示的生存环境明显比晚期(7~5.2 Ma)要开阔和干旱,而体型很大的中华马属正是在晚中新世晚期才在中国北方出现的。

6 结论

本文报道了甘肃临夏盆地安琪马类的新材料,其中老沟的材料鉴定为戈壁安琪马(*Anchitherium gobiense*),王家山的材料鉴定为粗壮中华马(*Sinohippus robustus*)。

之前被鉴定为*A. aurelianense*的南京方山安琪马类材料下颊齿向两端收缩程度明显低于中国类群,与欧洲较为原始的类群相似;而其牙齿咀嚼面结构更接近中国门类。因此方山材料可能代表中国地区的一个原始支系,与真正的欧洲*A. aurelianense*不同,暂以“*A. aurelianense*”定名。湖北房县的*A. gobiense*体型明显大于通古尔正副型,以及新疆准噶尔盆地、甘肃临夏盆地等地区材料,通古尔的建种材料中也有体型明显大于正副型的类型。房县材料和通古尔大型材料可能代表一个不同于真正*A. gobiense*的类群,暂定名为*A. gobiense* Type B。

欧亚大陆安琪马类起源于北美属*Kalobatippus*,几乎在到达欧亚大陆的同时分化为欧洲类群和东亚类群,其中东亚类群按时期和演化水平可分为以下阶段:早中新世日本岐阜县可儿盆地*A. hypohippoides*、早中新世南京方山“*A. aurelianense*”、中中新世广泛分布的*A. gobiense*和Type B、晚中新世晚期的*Sinohippus*。

和马科动物的其他类群一样,安琪马类在欧亚大陆的迁入与发展过程中的体型呈现以下变化过程:在迁入过程中,为应对长距离迁徙活动和寒冷环境,体型增大;环境趋于稳定,动物群整体多样性与数量明显增长,为避免过度竞争,体型减小;气候改善,食物充足时,体型再度增大。

致谢 感谢两位审稿人提出的宝贵意见。感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所王世骥研究员提供研究标本和有益讨论,侯素宽副研究员提供重要参考文献,陈瑜先生绘制安琪马类动物复原图,陈津女士协助查阅中国安琪马亚科标本,

周珊女士协助查阅相关图书. 感谢奥地利维也纳自然博物馆Ursula Göhlich博士、德国达姆施塔特黑森州立博物馆Oliver Sandrock博士和Marisa Blume女士、慕尼黑巴伐利亚州立古生物与地质博物馆Gertrud Rößner博士在欧洲安琪马类观测工作中给予的热情支持和帮助.

参考文献

- Abusch-Siewert S. Gebißmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen (in German). *Cour Forsch-Inst Senckenberg*, 1983, 62: 1–401
- MacFadden B J. Fossil Horses: Systematic, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae. Cambridge: Cambridge University Press, 1992
- Kaiser T M. *Anchitherium aurelianense* (Equidae, Mammalia): A brachyodont “dirty browser” in the community of herbivorous large mammals from Sandelzhausen (Miocene, Germany). *Paläontol Z*, 2009, 83: 131–140
- Schlosser M. Die Fossilen Säugetiere Chinas. Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, 22. München: Bayerischen Akademie der Wissenschaften, 1903
- Schlosser M. Tertiary vertebrates from Mongolia. *Paleont Sin Ser C*, 1924, 1: 1–119
- Zhai R J. On the generic character of “*Hypohippus zitteli*” (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 1962, 6: 48–55 [翟人杰. 安琪马类化石的新材料. 古脊椎动物与古人类, 1962, 6: 48–55]
- Zdansky O. *Equus* und andere Perissodactyla. *Paleont Sin Ser C*, 1935, 6: 1–54
- Hou S K, Deng T, He W, et al. New materials of *Sinohippus* from Gansu and Nei Mongol, China (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 2007, 45: 213–231 [侯素宽, 邓涛, 何文, 等. 记甘肃和内蒙古新发现的中华马化石. 古脊椎动物学报, 2007, 45: 213–231]
- Colbert E H. A new anchitheriine horse from the Tung Gur Formation of Mongolia. *Am Mus Novit*, 1939, (1019): 1–9
- Chow M C, Hu C K. The occurrence of *Anchitherium aurelianense* at Fangshan, Nanking (in Chinese). *Acta Palaeont Sin*, 1956, 4: 525–533 [周明镇, 胡长康. 南京方山中新世哺乳类动物化石的发现. 古生物学报, 1956, 4: 525–533]
- Zhai R J. Additional note on *Sinohippus zitteli* (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 1963, 7: 168–172 [翟人杰. 齐氏中华马补记. 古脊椎动物与古人类, 1963, 7: 168–172]
- Yan D F. Einige der fossilen miozänen Säugetiere der Kreis von Fangxian in der Provinz Hupei (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 1979, 17: 189–199 [阎德发. 湖北房县几种中新世哺乳动物化石. 古脊椎动物与古人类, 1979, 17: 189–199]
- Qiu Z D. Some mammalian fossils from the Pliocene of Nei Mongol and Gansu (Kansu) (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 1979, 17: 225–235 [邱铸鼎. 华北几个地点的上新世哺乳动物化石. 古脊椎动物与古人类, 1979, 17: 225–235]
- Ye J. Middle Miocene artiodactyls from the northern Junggar Basin (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 1989, 27: 37–52 [叶捷. 准噶尔盆地北缘中新世偶蹄类. 古脊椎动物学报, 1989, 27: 37–52]
- Ye J, Wu W Y, Meng J. *Anchitherium* from the Middle Miocene Halamagai Formation of northern Junggar Basin, Xinjiang (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 2005, 43: 100–109 [叶捷, 吴文裕, 孟津. 准噶尔盆地北缘哈拉玛盖组中的*Anchitherium*. 古脊椎动物学报, 2005, 43: 100–109]
- 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. *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*. New York: Columbia University, 2013. 243–273
- Deng T, Hou S K, Wang S Q. Neogene integrative stratigraphy and timescale of China. *Sci China Earth Sci*, 2019, 62: 310–323 [邓涛, 侯素宽, 王世骥. 中国新近纪综合地层和时间框架. 中国科学: 地球科学, 2019, 49: 315–329]
- Deng T, He W, Chen S Q. A new species of the late Miocene Tapirs (Perissodactyla, Tapiridae) from the Linxia Basin in Gansu, China (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 2008, 46: 190–209 [邓涛, 何文, 陈善勤. 甘肃临夏盆地晚中新世獐类化石(奇蹄目、獐科)一新种. 古脊椎动物学报, 2008, 46: 190–209]
- Alberdi M T, Ginsburg L, Ronríquez J. *Anchitherium aurelianense* (Mammalia, Equidae) (Cuvier, 1825) dans l’Orléanien (Miocène) de France. *Geodiversitas*, 2004, 26: 115–155
- Qiu Z X, Wang B Y. Paraceratheres Fossils of China (in Chinese). *Paleontologia Sinica: New Series C, Number 29*. Beijing: Science Press, 2007 [邱占祥, 王伴月. 中国的巨犀化石. 中国古生物志: 新丙种第29号. 北京: 科学出版社, 2007]
- Matsumoto H. Descriptions of Some New Fossil Mammals from Kani District, Prov. of Mino, with Revisions of Some Asiatic Fossil Rhinocerotids. *Science Reports of the Tohoku Imperial University, Second Series (Geology)*, 1921, 5: 75–91
- Miyata K, Tomida Y. *Anchitherium* (Mammalia, Perissodactyla, Equidae) from the early Miocene Hiramaki Formation, Gifu Prefecture, Japan, and its implication for the early diversification of Asian *Anchitherium*. *J Paleontol*, 2010, 84: 763–773
- Shinkama T, Yoshida S. On an equid fossil from Hiramaki Formation. *Trans Proc Palaeont Soc Jpn*, 1961, 44: 171–174
- Osborn H. Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North American. *Mem Am Mus Nat Hist*, 1918, 2: 1–217
- Salesa M J, Sánchez I M, Morales J. Presence of the Asian horse *Sinohippus* in the Miocene of Europe. *Acta Palaeont Pol*, 2004, 49: 189–196

- 26 Daxner-Höck G, Bernor R L. The early Vallesian vertebrates from Atzelsdorf (Late Miocene, Austria) 8. *Anchitherium*, Suidae and Castoridae (Mammalia). *Ann Naturhist Mus Wien Ser A*, 2009, 111: 557–584
- 27 Tomida Y, Nakaya H, Saegusa H. Miocene land mammals and stratigraphy of Japan. In: Wang X M, Flynn L J, Fortelius M, eds. *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*. New York: Columbia University, 2013. 314–333
- 28 MacFadden B J. Evolution: Fossil horses—Evidence for evolution. *Science*, 2005, 307: 1728–1730
- 29 Barbour E H. A new fossil horse, “*Hypohippus matthewi*”. *Nebr Geol Surv*, 1914, 4: 169–173
- 30 Mawby J E. *Megahippus* and *Hypohippus* (Perissodactyla, Mammalia) from the Emerald Formation of Nevada. *PaleoBios*, 1968, 7: 1–13
- 31 Romer A S. A lower Miocene horse, *Anchitherium agatense* (Osborn). *Am J Sci Ser 5*, 1926, 12: 325–335
- 32 Deng T. Late Cenozoic environmental changes in the Linxia Basin (Gansu, China) as indicated by cenograms of fossil mammals (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 2009, 47: 282–298 [邓涛. 哺乳动物化石群落线指示的甘肃临夏盆地晚新生代环境演变. *古脊椎动物学报*, 2009, 47: 282–298]
- 33 Legendre S. Analysis of mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata*, 1986, 16: 191–212
- 34 Deng T. Records and characteristics of the mammalian faunas of northern China in the Middle Miocene Climatic Optimum (in Chinese). *Quat Sci*, 2016, 36: 810–819 [邓涛. 中国北方哺乳动物群在中中新世气候适宜期的记录和表现. *第四纪研究*, 2016, 36: 810–819]
- 35 Sun B Y, Deng T. The *Equus* datum and the early radiation of *Equus* in China. *Front Ecol Evol*, 2019, doi.org/10.3389/fevo.2019.00429
- 36 Bernor R L, Tobien H, Hayek L A C, et al. *Hippotherium primigenium* (Equidae, Mammalia) from the late Miocene of Höwenegg (Hegau, Germany). *Andrias*, 1997, 10: 1–230
- 37 Bernor R L, Qiu Z X, Hayek L A. Systematic revision of Chinese hipparion species described by Sefve, 1927. *Am Mus Novit*, 1990, 2984: 1–60
- 38 Bernor R L, Sun B, Chen Y. *Plesiohipparion shanxiense* n. sp. from the Early Pleistocene (Nihowanian) of Shanxi, China. *Boll Soc Paleontol Ital*, 2015, 54: 197–210
- 39 Qiu Z X, Huang W L, Guo Z H. The Chinese Hipparionine Fossils (in Chinese). *Paleontologia Sinica: New Series C*, Number 25. Beijing: Science Press, 1987 [邱占祥, 黄为龙, 郭志慧. 中国的三趾马化石. *中国古生物志: 新丙种第25号*. 北京: 科学出版社, 1987]
- 40 Alberdi M T, Ortiz-Jaureguizar E, Prado J L. A quantitative review of European stenonoid horses. *J Paleontol*, 1998, 72: 371–387
- 41 Qiu Z X, Deng T, Wang B Y. Early Pleistocene Mammalian Fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China (in Chinese). *Paleontologia Sinica: New Series C*, Number 27. Beijing: Science Press, 2004 [邱占祥, 邓涛, 王伴月. 甘肃东乡龙担早更新世动物群. *中国古生物志: 新丙种27号*. 北京: 科学出版社, 2004]
- 42 Deng T, Xue X X. Chinese Fossil Horses of *Equus* and Their Environment (in Chinese). Beijing: Ocean Press, 1999 [邓涛, 薛祥煦. 中国的真马化石及其生活环境. 北京: 海洋出版社, 1999]
- 43 Eisenmann V, Crégut E. *Equus mosbachensis* et les grands chevaux de la Caune de l’Arage et de Lunel-Viel: crâniologie comparée. *Bull Mus Natn Hist Nat*, 1985, 4: 157–173
- 44 Eisenmann V. Gigantic horses. In: Petculescu A, Stiucă E, eds. *Advances in Vertebrate Paleontology “Hen to Panta”*. Bucharest: Romanian Academy, 2003. 31–40
- 45 Liu H Y. A new species of *Equus* from Locality 21 of Zhoukoudian (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 1963, 7: 318–324 [刘后一. 周口店第21地点马属一新种. *古脊椎动物与古人类*, 1963, 7: 318–324]
- 46 Zhou X X, Sun Y F, Xu Q Q, et al. Note on a new late Pleistocene *Equus* from Dalian (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 1985, 23: 69–76 [周信学, 孙玉峰, 徐钦琦, 等. 记大连晚更新世马属一新种. *古脊椎动物学报*, 1985, 23: 69–76]
- 47 Wang S Q, Deng T. Some evolutionary trends of *Equus eisenmannae* (Mammalia, Perissodactyla) in the stratigraphic sequence of Longdan, China, in comparison to modern *Equus*. *J Vertebr Paleontol*, 2011, 31: 1356–1365
- 48 Zachos J, Pagani M, Sloan L, et al. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 2001, 292: 686–693
- 49 Fortelius M, Eronen J, Liu L, et al. Late Miocene and Pliocene large land mammals and climatic changes in Eurasia. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2006, 238: 219–227
- 50 Xue X X, Zhang Y X, Yue L P. Discovery and chronological division of the *Hipparion* fauna in Laogaochuan Village, Fugu County, Shaanxi. *Chin Sci Bull*, 1995, 40: 926–929 [薛祥煦, 张云翔, 岳乐平. 陕西府谷老高川三趾马动物群的发现及时代分期. *科学通报*, 1995, 40: 447–449]

Summary for “临夏盆地安琪马类新材料兼论东亚地区安琪马类演化”

New specimens of anchitheriine from the Linxia Basin, Gansu and evolution of East Asian anchitheriines

Boyang Sun^{1,2} & Tao Deng^{1,2,3*}¹ Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;² Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;³ University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China* Corresponding author, E-mail: dengtao@ivpp.ac.cn

Anchitheriinae are an extinct subfamily of the Perissodactyla family Equidae, the same family which includes modern horses, zebras and donkeys. *Anchitheriinae* are the most poorly studied of the Equidae. The distribution of anchitheriines in China has been recorded in Shanxi, Gansu, Inner Mongolia, Xinjiang, Hubei and Jiangsu in the early to middle, and the latest Miocene. Recently, some specimens of *Anchitheriinae* have also been found in the Linxia Basin, Gansu. A specimen from the Wangjiashan locality was found to be a large-sized individual with complex morphology characteristic. The specimen was identical to the reported material of *Sinohippus robustus* from the same locality. Both specimens were very large size, had a distobuccal crest on the labial wall of p2, and displayed a deep and narrow ectoflexid perpendicular to major axis of the tooth. Based on these observations, the new specimen was identified as *S. robustus*.

Specimens from the Laogou locality have been identified as *Anchitherium gobiense* in brief reports of the local fauna. Identification of the specimens was confirmed based on the complexity of diagnostic feature complexity such as medium size and characteristics of the lower cheek tooth row that progressively reduced from the middle to the ends. A detailed morphological analysis of these samples was performed on East Asian anchitheriines and compared to specimens from China and Japan. These observations confirmed a previous hypothesis that “*Anchitherium aurelianense*” from Fangshan, Nanjing, were more similar to *Anchitherium gobiense*, and should be considered as a different lineage from the true *Anchitherium aurelianense* found in Europe. The specimen from Fangxian, Hubei, was identified as *Anchitherium gobiense* from a previous research study. However, the size of the specimen was significantly larger than the Xinjiang specimens, and the holotype and the paratype specimens from Tunggur of Inner Mongolia. Two forms with obviously different sizes were also observed amongst the Tunggur specimens.

The Fangxian specimen, and the larger from Tunggur were temporally attributed as *Anchitherium gobiense* type B. Based on morphological differences, *Anchitherium* aff. *gobiense* from the Kani Basin, Japan, are different from true *Anchitherium gobiense* and other forms found in Eurasia and considered to be *Anchitherium hypohippoides* in the present paper. The Japanese form has a less concave labial wall on the upper cheek tooth, which is a very primitive feature usually seen in ancestral forms found in North America, such as genus *Kalobatippus*.

Eurasian anchitheriines were derived from North American *Kalobatippus*, and rapidly separated into the European and East Asian clades after they dispersed into Eurasia. The Japanese species *Anchitherium hypohippoides*, is the most primitive form, and different evolutionary stages were present in the Chinese clade over time. These stages are represented by “*A. aurelianense*” of Fangshan, *A. gobiense* group (including *A. gobiense* s. s. and Type B) and *Sinohippus*. Large species derived from *Sinohippus* occurred suddenly in China in the latest Miocene, showed gaps in both chronological and morphological transition. The origin of *Sinohippus* is unclear, but is a likely relative to a large form of *Anchitherium sampelayoi* in Europe. The first occurrence of latter come from Spain in about 11 Ma.

An evolutionary trend was present in the East Asian anchitheriine clade, in which the body size of anchitheriines was firstly reduced and then increased. This is a normal phenomenon in Eurasian Equidea, such as *Hipparion* and *Equus*, and correlated to the demand of the animal itself for immigration, and the pattern of change in the climate and environment. Transcontinental immigration often depends on the connection of land bridges caused by drops in the sea level which eventually occur as a result of climate cooling. Large body size is advantageous in having resistance to cold and allows very long-distance immigration. In contrast, reduced body size can help to avoid fierce competition against other forms in similar niches and often results from warmer climates and increased richness of the community. With further improvement in the environment, the body size of anchitheriines may increase due to the improved availability of resources.

***Anchitherium*, *Sinohippus*, East Asia, evolution, immigration**doi: [10.1360/TB-2020-0786](https://doi.org/10.1360/TB-2020-0786)