

中国新近纪牛科分类及演化规律¹⁾

陈冠芳 张兆群

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

摘要:我国新近纪的牛科相当繁盛。至今已记录了 30 属,归入 5 个亚科(Hypsodontinae, Urmiaetheriinae, Caprinae, Antilopinae 和 Bovinae)。化石主要出现在我国北方且大部分为土著类型,以颊齿中等高冠至高冠、前臼齿列短、头骨粗壮、弯曲和角心特化为特征。在整个新近纪时期,牛科经历了 5 个发展阶段和 4 次大的更替。与同时代欧亚大陆其他地区的牛科类群相比,中国牛科化石出现的时间早,且基本组成不同。在中新世,我国的牛科主要由 Hypsodontinae, Urmiaetheriinae, Caprinae 的早期特化类型和 *Gazella* 组成, *Boselaphini* 稀少并缺乏转角羚羊(Antilopinae); 在上新世,除 *Gazella* 外,我国北方仍生活着 Caprinae 的一组土著类型。

关键词:新近纪,牛科,分类,演化规律

中图法分类号:Q915.876 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-3118(2009)04-0265-17

牛科(Bovidae)是欧亚大陆新近纪哺乳动物群的重要组成部分。中国新近纪牛科化石最早由 Schlosser (1903)描述。依据零散的牙齿材料,他记述了 8 属 15 种。由于化石来自于中药铺,产地和层位皆不详。对于牛科类群较全面系统的认识始于 20 世纪 30 年代。当时,一些中、外古生物学者在我国山西、陕西、甘肃和青海等地收集到大量的新近纪牛科化石,包括完整的头骨、角心和牙齿,共描述了 35 种,归入 24 属,6 个亚科中(Bohlin, 1935a,b, 1937; Teilhard de Chardin and Young, 1931; Teilhard de Chardin and Trassaert, 1938)。无疑,这为后人对我国牛类的进一步研究奠定了基础。1945 年, Simpson 将它们置入他分类中的 4 个亚科(Hippotraginae, Antilopinae, Caprinae 和 Bovinae)。此后,中、外古生物学者广泛沿用这一结果。20 世纪 50 年代以后,中科院古脊椎动物与古人类研究所的同事们在我国北方和西南地区新近纪的地层中也采集到许多牛类材料。他们不仅建立了一些新的属种,而且也对已有的一些属种的分类位置作了修正。本文试图全面总结我国新近纪牛科化石研究的新进展,在讨论分类的基础上,探讨新近纪牛科类群的演化规律,并与欧亚大陆其他地区对比。为对比方便,本文暂时采用欧洲的哺乳动物分带大致标定我国各主要牛科化石的时代。

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

收稿日期:2009-04-17

1 中国新近纪牛科化石分类

我国的牛科在新近纪时期相当繁盛,至今已描述了30个属,可归入5个亚科(Hypsodontinae, Urmiatheriinae, Caprinae, Antilopinae 和 Bovinae)中。张兆群(2003)和陈冠芳、张兆群(2004)将我国曾归入 Hippotraginae 的种类分别归入 Urmiatheriinae 和 Caprinae 中。因此,我国现有化石材料中尚无 Hippotraginae 成员。

1.1 高冠羚羊亚科 Hypsodontinae Köhler, 1987

此亚科主要分布于早—中中新世的东亚(中国和蒙古)、西亚(土耳其)和欧洲东部(外高加索),包括高冠羚羊 *Hypsodontus*, 库班羚 *Kubanotragus* 和中华古羊 *Sinopalaeoceros* 等属。其主要特征是角心向内旋转(右角心顺时针方向旋转)、颊齿高冠、臼齿无底柱和下臼齿具山羊褶。无疑,与同时代或稍晚的始羚 *Eotragus* 相比,它是相当特化的一类。Köhler (1987)将我国的土耳其羊 *Turcocerus* 和非洲肯尼亚的 *Oioceros tanyceras* Gentry, 1970 归入此亚科。Gentry (2003)认为 *Turcocerus*, *Kubanotragus* 和 *Sinopalaeoceros* 可能是 *Hypsodontus* 的同物异名。陈冠芳、张兆群(2004)认为 *Turcocerus* 可能属于 Urmiatheriinae。另外, *Oioceros tanyceras* 的一些性状,如头骨具矢状脊,颊齿中等高冠,下臼齿具小的底柱、山羊褶弱或无,角心长并向头骨两侧伸展等表明它可能不是 Hypsodontinae 的成员。*Kubanotragus* 和 *Sinopalaeoceros* 在个体大小、齿冠高低以及角心形状等方面与 *Hypsodontus* 不同。由于前两者仅以为数不多的上、下臼齿和(或)不完整的角心为代表,人们对它们的面貌还不甚了解。在这种情形下,建议仍将它们看作是有效属。

在我国,记录了此亚科的2属:*Sinopalaeoceros* 和 *Kubanotragus*。

中华古羊 *Sinopalaeoceros* 是由陈冠芳(1988)以 *Oioceros* (?) *xiejiaensis* Li & Qiu, 1980 为基础建立的属。它包含2种:属型种 *S. xiejiaensis* (Li & Qiu, 1980) 和 *Sinopalaeoceros* sp. n. (未描述,孟津等,2006)。它们各以几枚牙齿为代表,分别出现在青海西宁早中新世的谢家组(相当于欧洲的 MN 2)和新疆准噶尔盆地北缘铁尔斯哈巴合晚渐新世地层中。其主要特征是个体小、颊齿齿冠高、臼齿无底柱、下臼齿具山羊褶和上臼齿前外肋发育等。从地质时代上看,它可能是这一亚科最早的代表。从牙齿特征看,它已相当高冠,可能是栖息在开阔草原或疏林环境中的一类小羚羊。与其相比, *Hypsodontus* Sokolov, 1949 个体大,牙齿粗壮,颊齿齿冠相对较低和上臼齿前外肋不明显,出现时代稍晚(MN 5-6)。

库班羚 *Kubanotragus* 是 Gabunia (1973) 依据出自北高加索中中新世(MN 6)地点 Belometscheskaya 的几枚角心建立的。它包括2种:*Kubanotragus sokolovi* (属型种) 和 *K. gaopoensis* Chen, 1990。后者出现在我国陕西蓝田寇家村组中中新世地层(MN 7/8)中,以一枚不完整左角心、一枚右角心和一些带牙齿的上、下颌骨为代表。它们的主要特征是角心向内方向旋转和牙齿高冠、前臼齿列短,下臼齿具山羊褶。与 *Hypsodontus* 不同在于它的角心长而直、匀称、无棱,螺旋,基部横切面呈圆形—椭圆形。与 *Sinopalaeoceros* 的不同在于它牙齿大而粗壮,颊齿齿冠相对较低等。

1.2 乌米兽亚科 *Urmiatheriinae* Sickenberg, 1933

此亚科最早是由 Sickenberg (1933) 以 *Urmiatherium* 和 *Paraurmiatherium* 为基础建立的。Bohlin (1935a) 将它并入 *Ovibovinae* 中。陈冠芳、张兆群 (2004) 为中国北方中新世的一组特化羊类 (*Turcocerus*, *Urmiatherium*, *Plesiaddax*, *Hezhengia* 和 *Shaanxispira*) 重新启用了 *Urmiatheriinae* 这个名称。目前, 它包含 2 族: *Turcocerini* 和 *Urmiatheriini*, 分布于中—晚中新世的东亚 (中国)、西亚 (土耳其和伊朗) 和东欧。其特征是个体大, 脑颅部变短, 脸部长而窄, 角心内旋或特化, 颊齿中等高冠或次高冠及前臼齿列变短 (与臼齿列的长度值相比) 等。

土耳其羊族 *Turcocerini* 仅以 *Turcocerus* 为代表。与 *Hypsodontinae* 的主要不同在于它的颊齿中等高冠或次高冠, 下臼齿窄并具底柱, 头骨具矢状脊, 角心短而纤细, 向内盘旋明显, 从角基向角顶变尖迅速和向上中等分散等。

土耳其羊 *Turcocerus* 是 Köhler (1987) 依据内蒙古通古尔 ? *Oioceros grangeri* Pilgrim, 1934 建立的属。它主要发现于我国北方中中新世的地层中。已知的产地有河北磁县 (MN 6)、河南新安 (MN 7/8)、湖北房县 (MN 7/8)、陕西蓝田 (MN 7/8)、内蒙古通古尔 (MN 7/8)、甘肃临夏盆地 (MN 7/8)、青海西宁民和 (MN 7/8) 和新疆乌伦古河 (MN 7/8) 等。已记述了 7 种: 中中新世早期 (MN 6) 的 *T. jiulongkouensis* (Chen & Wu, 1976), *T. robustus* (Chen & Wu, 1976) 和 *T. stenocephalus* (Chen & Wu, 1976); 中中新世晚期 (MN 7/8) 的 *T. grangeri* (Pilgrim, 1934), *T. noverca* (Pilgrim, 1934), *T. kekemaidensis* Ye et al., 1999 和一未定种 *Turcocerus* sp. (陈冠芳, 1988)。叶捷等 (1999) 认为陕西临潼的 *Oioceros lishanensis* Li & Wu, 1978 可能不属于此。无疑, *Turcocerus* 是我国北方中中新世时期一类相当繁盛的羚羊。它可作为该时期的一个指示性动物。

此外, *Turcocerus* 还出现在蒙古 (陈冠芳, 1988; Dmitrieva, 1977) 和土耳其中中新世的地层中。Köhler (1987) 为出自后者的材料建立 *T. gracilis* 种。

乌米兽族 *Urmiatheriini* 主要出现在晚中新世的我国北方和西亚。它包含 *Lantiantragus*, *Urmiatherium*, *Plesiaddax*, *Hezhengia*, *Tsaidamotherium*, *Shaanxispira*, *Sinotragus* 和 *Prosinotragus* 等类型。与 *Turcocerini* 的不同在于它具更进步或特化的性状, 如个体大, 头骨明显弯曲, 脑颅部短, 顶骨与枕面之间的交角小, 有的甚至几乎成为后者 (枕面) 的一部分, 眼眶前缘位于 M3 后缘之后, 眶前窝宽而浅, 角心位于眼眶后部或之后, 内旋明显或特化, 角柄短或无, 以及前臼齿列短和磨蚀的上臼齿上有一个靠近舌侧的珐琅质小孔, 下臼齿底柱不发育或无等。

蓝田羊 *Lantiantragus* 发现于陕西蓝田灞河组下部地层中, 时代为晚中新世早期, 相当于欧洲的 MN 9, 目前只有一种: *Lantiantragus orientalis* (属型种) (Chen & Zhang, 2004)。它的一些特征 (如个体大, 脸部狭长, 颊齿中等高冠, 前臼齿列和臼齿列的长度比值小于 60% 等) 不仅和我国北方通古尔期的 *Turcocerus* 的类似, 而且也与保德期哺乳动物群中的 *Urmiatherium* 和 *Plesiaddax* 的相近。此外, 它和前者还共享了前颌骨和鼻骨接触, 鼻骨狭长、其背面平和前端无侧翼以及下臼齿具底柱等性状, 与后者共有的特征还表现在磨蚀的上臼齿两叶之间近舌侧存在一珐琅质中孔。这表明蓝田羊可能是它们之间的一个过渡类型, 或者说, 它可能起源于中中新世的 *Turcocerus*, 而晚中新世的 *Urmiatherium* 和 *Plesiaddax* 等相关类型可能与它有较近的亲缘关系。

陕西转角羚 *Shaanxispira* 是陕西蓝田灞河组中部(MN 11)哺乳动物群的成员。它包含 2 种: *S. chowi* Liu et al., 1978 和 *S. baheensis* Zhang, 2003。它与 *Urmitheriinae* 中其他属的不同在于它的角心长而直、内旋、具棱,脸部较低宽,鼻骨隆起,颅顶面与枕面之夹角明显,牙齿珐琅质较褶皱;下臼齿底柱不发育;p4 的下后尖横向伸出或指向前,位于下原尖的后部等。

乌米兽 *Urmitherium* 出现在晚中新世的我国北方、西亚的伊朗和土耳其及欧洲的希腊。属型种 *U. polaki* Rodler, 1889 出自伊朗 Maragha 晚中新世。*Urmitherium intermedium* Bohlin, 1935 是我国北方晚中新世(MN 12-13)的主要牛科成员之一。它的基本特征:个体大,头骨粗壮,弯曲发生在角基前缘处的额面上,脑颅短,颅顶面向后下方倾斜,与枕面之交角小,颅顶部和枕面几乎处在同一平面中;眼眶前缘位于 M3 后缘之后,角心短而直,指向后上方,位于眼眶之后,角基在额面上占据的面积大,两角心基部紧靠,基部横切面为三角形;无角柄、脸部短和前臼齿列短等。它与属型种的不同在于它的个体小,角基宽度大于脑颅部宽度,雄性角心退化,为一对非常靠近的扁平的脊组成,而雌性的角心指向后,基枕部长和枕髁具明显的棱等。

近旋角羊 *Plesiaddax* 发现于晚中新世的我国北方和西亚(土耳其)。属型种 *Plesiaddax depereti* Schlosser, 1903 来自山西保德和河曲。它和 *Urmitherium* 有类似特征:个体大,头骨粗壮,弯曲发生在角基前缘处的额面上,脑颅部短,颅顶面向头骨后下方倾斜明显,几乎和枕面处在同一平面中,角心位于眼眶之后,角基在额骨面上占据的面积大,无角柄和前臼齿列短等。与 *Urmitherium* 不同之处在于它的角心向头骨两侧平伸,基部不相连,脸部长。*Plesiaddax minor* Bohlin, 1935 来自山西保德和陕西府谷。与属型种的不同在于它的个体小和腭面后缘的中缺刻位置更靠后。

和政羊 *Hezhengia* 见于晚中新世的甘肃和政。它仅有一种,即属型种 *Hezhengia bohlini* (Qiu et al., 2000)。它的主要特征是个体中等大小,头骨弯曲发生在角基前缘的额面上,脑颅部短,与枕面的交角小,颅顶面几乎与枕面处在同一平面中,枕面面向后;眼眶前缘位于 M3 后缘之后,眶前窝宽而浅;角心粗短,位于眼眶之后,先向侧方伸展,然后转向前方,角基部大、横切面呈三角形和颊齿次高冠等。邱占祥等(2000)将它置入 *Ovibovinae* 中。根据其头骨和角心性状,张兆群(2003)和陈冠芳、张兆群(2004)将它归入 *Urmitheriini* 中,并认为它的大部分特征与 *Plesiaddax* 的接近,不同在于它的角心长,其上部稍弯向前和前臼齿列长(与臼齿列长度相比)等。有可能它们为同一属的类型,仅仅比 *Plesiaddax* 的原始。

中华羚 *Sinotragus* 分布于晚中新世的我国北方和西亚土耳其。属型种是 *Sinotragus wimani* Bohlin, 1935, 来自山西保德。它曾被置入 *Hippotraginae* (Simpson, 1945)。依据它的主要特征:头骨弯曲发生在角基前缘处的额面上,脑颅部短,颅顶面向后下方倾斜,额面隆起;角心粗短,内旋,向后弯曲,基部在额面上所占据的面积大;眼眶向头骨两侧突出不明显,其前缘位于 M3 后缘之后和前臼齿列短等,张兆群(2003)和陈冠芳、张兆群(2004)认为它可能属于 *Urmitheriini*。它的角心向内旋转和具前、后棱等性状与 *Shaanxispira* 的相近,但其角心位于眼眶后半部之上,向后弯曲明显(表明它为盘旋),向上分散程度不大,基部横切面为三角形和向上变尖迅速等特征使之与后者不同。Geraads et al.

(2002)描述了土耳其 Mugla 晚中新世的一种: *Sinotragus occidentalis*。它的主要特征(头骨弯曲并未发生在角基前缘的额面上,脑颅部长和角心不旋转等)和我国 *Sinotragus* 的不同。它们可能不属同一类。

原中华羚 *Prosinotragus* 发现于晚中新世的甘肃庆阳。属型种 *P. tenuicornis* Bohlin, 1935 以一个不完整的头骨为代表(EX. 5, Loc. 116)。其头骨的一些特征和 *Sinotragus* 很相像,如头骨弯曲,脑颅部短,颅顶面向头骨后下方倾斜,眼眶向头骨两侧突出不明显,角心向内旋转,向后弯曲,向上分散不明显,具前棱,基部横切面为椭圆形,向上逐渐变为三角形等;不同在于它的角心细,前棱明显和内旋弱等。有可能它是 *Sinotragus* 的同物异名。

柴达木兽 *Tsaidamotherium* 发现于我国青海柴达木盆地晚中新世地层中。属型种 *Tsaidamotherium hedini* Bohlin, 1935 是以 3 个不完整的头骨为代表。Köhler (1987)将它从 *Ovibovinae* 或 *Ovibovini* (*Caprinae*)中分出,归入 *Urmiaetheriini* 中。基于它的头骨特征:头骨弯曲,脑颅部短,颅顶面与枕面的交角小,几乎与枕面处在同一平面中,角基部在额面上占据的面积大和无角柄等,本文同意这一观点。它不同于此族其他属的主要性状是它的两角心不对称。

1.3 羊亚科 *Caprinae* Gray, 1821

我国北方新近纪的羊亚科包括 14 属,其中绝大多数为我国或东亚的土著类型。这主要包括 *Tossunnoria*, *Olonbulukia*, *Qurlignoria*, *Dorcadoryx*, *Lyrocerus*, *Sinoreas*, *Sinoryx*, *Pachygazella* 和 *Sinocapra* 等。它们的共同特征是头骨弯曲明显,脑颅部变短,眼眶向头骨两侧呈筒状突出,角基部常常具窝和无角后窝。

粗壮羚 *Macrotragus* 是陈冠芳、张兆群(2007)依据山西保德晚中新世(MN 12-13)的? *Protoryx shansiensis* (Bohlin, 1935)建立的。它出现在我国甘肃和山西晚中新世晚期至早上新世(MN 12-14)的地层中,包括 3 种: *Macrotragus shansiensis* (属型种), *M. planifrons* (Bohlin, 1935)和? *M. bohlini* (Teilhard & Trassaert, 1938)。它和 *Protoryx* Major, 1891 的不同主要在于它的头骨宽,其宽度接近或甚至超过 *Palaeoryx* Gaudry, 1861 的头骨相应宽度;眼眶不向头骨两侧突出;眶上孔小,两者之间的间距大;脑颅部短,两侧几乎平行;枕面平,面向后;角心大而粗壮,内外更为侧扁和稍弯曲;前臼齿列长度变短(和臼齿长度相比)等。

华北羚 *Huabeitragus* 是陈冠芳、张兆群(2007)以种? *Protoryx yushensis* Teilhard & Trassaert, 1938 为基础建立的。它只包含一种: *Huabeitragus yushensis* (属型种),出现在山西榆社高庄组,晚中新世一早上新世(MN 13-14)。它不同于 *Macrotragus* 的主要特征是个体小,头骨狭长;其弯曲出现在角基前缘处的额面上,弯曲接近直角;脑颅部窄,颅顶面平;间顶骨大,呈长方形或梯形;枕面向后下方倾斜,呈低矮的长方形;乳突小,不与顶骨接触;基枕部呈正方形,面平,无纵中脊和中纵沟,前、后节结不发育,卵圆孔相对小;角心细弱,向上的分散度大,基部横切面为次三角形,具前棱,侧面视角心向后或后外方倾斜并稍弯曲。它不同于 *Protoryx* 的特征是头骨弯曲明显,这一弯曲出现在角基前缘处的额面上;眶上孔小,两者之间的间距大;角基之间的额缝隆起呈脊;脑颅部短窄;枕面面向后,呈低矮的长方形;基枕部呈方形,面平或稍凸,无中纵脊,也无中纵沟,其前、后节结不发育;角心具前棱,基部横切面为次三角形,向上的分散度大(前面观)等。

古大羚 *Palaeoryx* 是晚中新世广布于欧亚大陆的一类大型羚羊。Gentry (1971)将它

从 Hippotraginae 分出, 归入 Caprinae。它的主要特征是角心倾斜方向和脸面长轴延伸方向处在同一平面中。*Palaeoryx sinensis* (Killgus, 1922) 和 ? *Palaeoryx* sp. 是由 Bohlin (1935a) 描述的我国类型。前者产地不明, 后者见于甘肃庆阳晚中新世地层中。与欧洲同时代的种 *Palaeoryx pallasi* 的不同主要是它的头骨在眼眶和脑颅部稍宽些, 角心位于眼眶之上、基部横切面圆和两角基之内侧距大等。

库羊 *Qurliqnorina* 发现于晚中新世的我国青海柴达木盆地和宁夏吴忠, 包括 2 种: *Qurliqnorina cheni* Bohlin, 1937 和 *Qurliqnorina* sp. (Qiu et al., 1987)。它的主要特征是中等大小, 额骨窄, 眶上孔大, 相互靠近; 角心直, 明显向上分散, 具前棱, 稍向外转, 角心表面具有许多明显的纵沟, 角柄短。Gentry (2000) 认为它可能是藏羚羊 (*Pantholops hodgsoni*) 的祖先类型。

敖羚 *Olonbulukia* 发现于晚中新世的青海省柴达木盆地。仅有一种: *Olonbulukia tsaidamensis* Bohlin, 1937。Gentry (2000) 和陈冠芳 (2005) 认为它和 *Protoryx* 相似。由于一方面, 它们之间存在一些不同特征, 如它的头骨弯曲度出现在角基前缘的额面上, 角基之间的额面平, 几乎和颅顶面处在同一平面中, 角柄长, 两角基之内侧距大, 两角心几乎平行向上, 内外侧扁更为明显, 其上端向后弯曲以及角后窝大而浅等; 另一方面, 已知的材料极少, 仅以一个破损的脑颅部带两个角心为代表, 因此, 笔者认为目前它最好维持现状。

托苏羊 *Tossunnoria* 发现于晚中新世的青海柴达木盆地。属型种 *Tossunnoria pseudibex* Bohlin, 1937 以一个不完整的头骨为代表。它的特征是中等大小, 脑颅部短, 听泡大; 角心短, 内外侧扁, 位于眼眶之后, 具前棱, 向上分散明显; 前臼齿列短。

小羚羊 *Dorcadoryx* 出现在晚中新世至早上新世 (MN 11-14) 的蒙古和我国北方 (陕西和山西)。陈冠芳 (2005) 将它从 Antilopinae 中分出, 归入 Caprinae, 并认为 *Tragoreas* 的中国类型 (Bohlin, 1935a) 和 ? *Microtragus* sp. 也是它的成员。目前, 它包括 5 种: *Dorcadoryx triquetricornis*, *D. orientalis* Chen, 2005, *D. lagrelii* (Bohlin, 1935), ? *D. palaeosinensis* (Bohlin, 1935), ? *Dorcadoryx* spp.。其主要特征是个体小, 头骨狭长, 其弯曲发生在额顶骨之间。脑颅部呈圆筒状。间顶骨大, 呈梯形。枕面窄而高, 具枕中脊, 基枕部窄, 呈梯形, 具中纵沟。眼眶呈筒状, 稍向外突出, 其前缘位于 M3 之上方, 角心基部之间的额面不向上抬升。眶上孔小, 眶前窝大而深。角心直或稍向后弯曲, 位于眼眶之上, 内外侧扁, 不旋转。前面观, 两角心稍向外分散; 侧面观, 它们向后倾斜; 角基横切面为三角形或椭圆形, 实心。角柄长。角后窝大而浅。颊齿中等高冠, 前臼齿列短, p4 的下后尖和下前尖相连, 封闭前内谷。

粗角羚羊 *Pachygazella* 发现于晚中新世的陕西神木。仅有一种: *Pachygazella grangeri* Teilhard & Young, 1931, 以一个不完整的头骨为代表。它的主要特征是角心粗短, 位于眼眶之上, 向上的分散程度小, 基部横切面为圆形, 角基内部无窦; 脑颅部长。

中华大羚 *Sinoryx* 是我国华北地区上新世的一类大型羚羊。属型种 *S. bombifrons* Teilhard & Trassaert, 1938 是以一个不完整的头骨为代表, 出自榆社高庄组。它的主要特征是头骨弯曲发生在角基前缘处的额面上, 脸部宽短, 眼眶前缘位于 M3 之上方, 眶上孔小, 眶前窝大而深; 鼻骨宽; 角心直, 不旋转, 基部横切面呈圆形, 前面观, 向上分散大, 侧面观, 倾斜中等, 无角后窝; 牙齿中等高冠, 前臼齿列短, 上臼齿附尖不发育, 磨蚀后两叶之间

具一珙琅质小孔等。曾归入 *Paraprotoryx killgusi* 的收集自山西榆社的一个不完整头骨应属于 *Sinoryx*。

琴角羚牛 *Lycocerus* 和紧旋角羚牛 *Sinoreas* 为大型转角羚羊,仅发现于山西榆社高庄组,早上新世。它们之间的主要不同在于角心旋转的性质不同,前者角心盘旋,后者螺旋。由于角心旋转,Simpson (1945)将它们置入 *Tragelaphinae*。依据特征:角心外转,具棱,位于眼眶之后,头骨弯曲,眶上孔小,无眶上窝,额骨和角心基部具窝等,它们可能不属于 *Tragelaphini* (*Bovinae*),更可能是 *Caprinae* 的成员。

中国山羊 *Sinocapra* 是一类小型山羊,出现于榆社上新世晚期(MN 16),麻则沟组(陈冠芳,1991)。它以个体小,角心短而直,内外明显侧扁等特征与同时代或时代稍晚的羊亚科其他属区分。

巨羊 *Megalovis* 是欧亚大陆晚上新世至早更新世的一类大型羚羊。属型种:*M. laticeps* Schaub, 1923, 产自法国 Seneze, 时代为早更新世。Giuli and Masini (1983)将收集自山西榆社赵庄晚上新世的一个炮骨归入此属,认为它的大小和形状与属型种的非常相似。

绵羊 *Ovis* 是一现生属,分布于欧亚大陆和北美。Teilhard and Trassaert (1938)曾将收集自山西榆社“榆社 III 带”的一些上、下颌骨和肢骨归入 *Ovis* cf. *O. shantungensis* Matsu-moto, 1926。其中的一个带牙齿的上颌骨(THP 19015)可能出自麻则沟组,晚上新世。此外,收藏在天津自然博物馆、收集自榆社盆地麻则沟组的一个不完整上颌骨(THP 10085),一破损头骨(THP 10077)和一不完整下颌骨(THP 10064)可能也属于 *Ovis* (陈冠芳,未发表)。它可能代表 *Ovis* 的最早类型。

1.4 羚羊亚科 *Antilopinae* Gray, 1821

我国新近纪记录了此亚科的 2 属:*Gazella* 和 *Antilospira*。

Gazella 是一类小型羚羊。它最早可能出现在非洲利比亚 Zelten 早中新世地层中,在晚中新世时期广布于旧大陆。其主要特征是个体小,头骨不弯曲,若弯曲,一般出现在颅顶部,脑颅长,眶前窝大,眼眶不向头骨两侧突出,其前缘位于 M3 之上;角心小,位于眼眶之上,直或稍弯曲,不旋转,实心,具大的角后窝,在原始类型中,前臼齿列长等。灞河组下部出现的 *Gazella* sp. (张兆群等,2002)可能是我国 *Gazella* 的最早类型,其时代为晚中新世早期,相当于欧洲的 MN 9。晚中新世晚期(保德期),*Gazella* 广布于我国北方,已记述了它的 3 个种:牙齿高冠的 *G. dorcadoides* Schlosser, 1903 与牙齿低冠的 *G. paotehensis* Teilhard & Young, 1931 和 *G. gaudryi* (Schlosser, 1903)。前者发现于我国西部的新疆温泉、甘肃庆阳、陕西府谷和山西保德等地;后两种见于山西榆社、保德和陕西府谷、蓝田等地。依据齿冠高低和牙齿釉质之稳定碳同位素推测其食性取向,Kurtén (1952)和 Passey et al. (2007)认为中国北方的 *Gazella* 在晚中新世可能处在不同的生境中。他们以保德—蓝田为界将我国北方分为东西两部分:西部的 *G. dorcadoides* 是生活在干旱草原环境中,而东部的另 2 种可能处在气候相对潮湿的森林中。上新世时期,西部出现了 *Gazella kuiteensis*, 它可能是 *G. dorcadoides* Schlosser, 1903 的后代,而东部的羚羊可能起源于晚中新世的 *G. gaudryi*, 从它分化出两条演化线:一条是 *G. nihensis*—*G. yushensis*—*G. paragutturosa*, 另一条是 *G. gaozhuangensis*—*G. blacki*—*G. sinensis* (陈冠芳,1997)。

旋角羚羊 *Antilospira* 是一类中等大小的转角羚羊,发现于山西和河北的晚上新世和早更新世的地层中。已报道了它的 5 个种:*Antilospira licenti* Teilhard & Young, 1931(属型种), *A. gracilis* Teilhard & Trassaert, 1938, *A. zdanskyi* Teilhard & Trassaert, 1938, *A. robusta* Teilhard & Trassaert, 1938 和 *A. yuxianensis* Tang, 1980。它的主要特征是头骨弯曲,脑颅部短,眶前窝大,角心外转,前棱发育,位于眼眶之上和角后窝大而深等。从角心的大小和形态特征判断,榆社的 *Antilospira gracilis* 和河北蔚县的 *A. yuxianensis* 可能是属型种 *Antilospira licenti* 的同物异名。而榆社种 *Antilospira zdanskyi* 和 *A. robusta* 是否属于此属 (*Antilospira*) 有待进一步探讨。

1.5 牛亚科 Bovinae Gray, 1821

始羚 *Eotragus* 是牛科一原始类型。它主要分布于早—中中新世(MN 4-7)的中、西欧,非洲和南亚,以个体小,角心直,不旋转,基部横切面为圆形或卵圆形,颊齿低冠,前臼齿列长和下臼齿无山羊褶等性状区别于其他类型。在我国,只在新疆准噶尔盆地北缘哈拉玛盖组底部发现它的几枚角心和一破损的左下颌带 m2-m3。叶捷(1989)将它们命名为 *Eotragus halamagaiensis*, 其时代为中中新世早期(MN 6)。在角心和牙齿的形状和大小上,它接近欧洲同时代(MN 6-7)的 *Eotragus sansaniensis* Lartet, 1851。不同在于角基横切面更圆、下臼齿齿冠窄长和 m2 长等。它可能是从欧洲迁徙而来。

蓝牛族 *Boselaphini* 主要出现在中—晚中新世的欧洲、非洲和东南亚。它的主要特征是头骨低宽,几乎不弯曲(即脑颅轴和脸部轴之间的交角小或无),角心具棱,颊齿冠低,前臼齿列长,珐琅质褶皱和下臼齿无山羊褶等。我国已报道的仅有 2 属:*Selenoportax* Pilgrim, 1939 和 *Miotragocerus* Strömer, 1928, 均生存于晚中新世。前者发现于云南禄丰煤层中,至今还未对它进行描述(韩德芬,1985)。后者出自山西保德、陕西府谷和甘肃和政。张兆群(2005)将我国的 *Tragocerus* (Schlosser, 1903; Bohlin, 1935a) 归入此属,并认为它在我国包含 2 种:*M. gregarius* 与 *M. spectabilis*。从府谷的标本看,它的一些特征,如额面向上抬升明显,短的前臼齿列, p2 和 p3 具长而位置靠后的下次尖, p4 的下后尖大并向前、后伸展等比欧洲类型(*M. monacensis*, *M. pannoniae* 和 *M. gaudryi*) 的进步。这可能表明我国的蓝牛是从欧洲迁徙而来。至于山西榆社晚中新世的 ? *Tragocerus laticornis* Teilhard & Trassaert, 1938, 可能不是 *Miotragocerus* 的成员。

2 新近纪牛科化石的地史地理分布

新近纪的牛科种类在我国的分布是不均衡的,主要出现在我国北方。在早中新世和更早的晚渐新世时期,见于新疆和青海的个别地点。进入中中新世,向东扩展并占据了北方,在中中新世晚期—晚中新世时期,达到了最大的分布范围:东起河北磁县,西至新疆,南到湖北房县,北至内蒙古二连通古尔。到上新世时期,它的出现范围似乎有所缩小,主要集中在华北地区(山西和陕西)和甘肃等地。

在晚中新世我国西南的一些地区也出现了牛科化石。如在云南禄丰晚中新世(MN 12-13)地层中发现 *Selenoportax* 和一属种未定种(Bovinae gen. et sp. indet.) (韩德芬,

1985)。它们的性质可与印度西瓦利克 Dhok Pathen 期牛类的相比(Pilgrim, 1939),明显地和我国北方的不同。在西藏布隆和吉隆晚中新世地层中出现 *Gazella* (郑绍华,1985;计宏祥等,1980),其性状与我国北方的接近。

但在我国东部地区,尽管人们在早中新世的山东山旺和江苏泗洪、中中新世的南京方山和浦镇以及晚中新世的六合等地收集到大量的哺乳动物材料,但是,有关新近纪的牛科化石至今还没有被发现(Qiu et al., 1999)。同样,在华南地区,古生物学者也未找到新近纪的牛科化石。

这种分布格局可能说明两个问题:第一,从早中新世起,我国北方哺乳动物群的组成(至少牛类)已经与我国其他地区的不同;第二,这反映了我国北方在新近纪时期的生境与我国其他地区的不一致。

3 牛科类群的更替

已有牛科类群地史与地理分布(表1)表明,新近纪时期我国北方的牛类可能经历了5个发展阶段和4次大的更替。

3.1 5个发展阶段

第一阶段:谢家期(早中新世, MN 2)及更早的晚渐新世,牛科仅以 *Sinopalaeoceros* 为代表,出现于青海和新疆。

第二阶段:通古尔期(中中新世, MN 6-8), *Turcocerus* 构成牛科化石的主体,分布于我国北方。

第三阶段:灞河期+保德期(晚中新世, MN 9-13),牛科化石主要由 *Urmiatheriini*, *Caprinae* 的早期特化类型和 *Gazella* 组成,出现于我国北方。这一时期的牛科在属种数量上大大超过了通古尔期,使之成为新近纪牛类最繁盛、最分化的时期,也是分布最广的时期。

第四阶段:榆社期早期(早上新世, MN 14-15),是以 *Gazella* 和 *Caprinae* 的土著类型为特征,主要分布在华北地区和甘肃等地。

第五阶段:榆社期晚期(晚上新世, MN 16),牛科属种明显减少,主要以 *Gazella*, *Antilospira* 和现生类型(*Ovis* 和 *Gazella subgutturosa*)的出现为特征,分布于华北地区。

3.2 4次大的更替

第一次更替发生在第一和第二阶段之间,即中中新世通古尔期(MN 6)之前。这次变化造成:1) 谢家期及其之前(MN 2或更早)的 *Sinopalaeoceros* 的灭绝。它可能未进入山旺期(MN 4-5)和通古尔期。2) *Turcocerus* 在通古尔期早期(MN 6)首次出现,并逐渐成为我国北方这一时期分布最广,持续时代最长(MN 6-8),种的数量最多的一属。3) *Eotragus* 和 *Kubanotragus* 在我国北方首次出现(分别为通古尔早期, MN 6和晚期, MN 7/8)。

第二次更替发生在第二和第三阶段之间,即灞河期—保德期之前。这次变化表现在:1) 通古尔期的牛科类群(*Turcocerus*, *Kubanotragus* 和 *Eotragus*)灭绝。它们均未进入晚中新世。2) 替代它们的是一批新的类型:*Urmiatheriini*, *Caprinae* 的特化类型和 *Gazella* (*An-*

tilopinæ)。3) *Miotragocerus* (Boselaphini, Bovinae) 在晚中新世从欧洲进入我国北方。这里需要提及的是这些新类型在我国北方首次出现的时间是不同的。它们分别为:

MN 9: 出现 *Lantiantragus* (Urmitheriini) 和 *Gazella* (Antilopini);

MN 11: 出现 *Shaanxispira* 和 *Hezhengia* (Urmitheriini), *Miotragocerus* (Boselaphini), 和 *Dorcadoryx* (Caprinae)。

MN 12-13: 出现 *Plesiaddax*, *Urmitherium*, *Tsaidamotherium* 和 *Sinotragus* (Urmitheriini); *Tossunnoria*, *Qurlignoria*, *Olonbulukia*, *Pachygazella*, *Palaeoryx*, *Macrotragus*, *Huabeitragus*。

这表明这次更替开始于灞河期,只是在保德期变得更明显。

表 1 中国牛科类群(亚科、属)及其时代分布

Table 1 Subfamilies and genera of Chinese Bovidae and their geological distribution

| Taxa | L. Olig. | Miocene (MN) | | | | | | | | | | | | | Pliocene (MN) | | |
|------------------------|----------|--------------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|---------------|----|----|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 |
| Hypsodontinae | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Sinopalaeoceros</i> | + | | + | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Kubanotragus</i> | | | | | | | | + | + | | | | | | | | |
| Urmitheriinae | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Turcocerus</i> | | | | | | | + | + | + | | | | | | | | |
| <i>Lantiantragus</i> | | | | | | | | | | + | | | | | | | |
| <i>Shaanxispira</i> | | | | | | | | | | | | | + | | | | |
| <i>Hezhengia</i> | | | | | | | | | | | | | + | | | | |
| <i>Urmitherium</i> | | | | | | | | | | | | | | + | + | | |
| <i>Plesiaddax</i> | | | | | | | | | | | | | | | + | + | |
| <i>Tsaidamotherium</i> | | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| <i>Prosinotragus</i> | | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| <i>Sinotragus</i> | | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| Caprinae | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Qurlignoria</i> | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | |
| <i>Olonbulukia</i> | | | | | | | | | | | | | | | + | + | |
| <i>Tossunnoria</i> | | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| <i>Palaeoryx</i> | | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| <i>Dorcadoryx</i> | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + |
| <i>Huabeitragus</i> | | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| <i>Pachygazella</i> | | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| <i>Macrotragus</i> | | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| <i>Sinoryx</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | + |
| <i>Lyrocerus</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | + |
| <i>Sinoreas</i> | | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| <i>Ovis</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | + |
| <i>Megalovis</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | + |
| <i>Sinocapra</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | + |
| Antilopinae | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Gazella</i> | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + |
| <i>Antilospira</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | + |
| Bovinae | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Eotragus</i> | | | | | | | | + | | | | | | | | | |
| <i>Miotragocerus</i> | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | |
| <i>Selenoportax</i> | | | | | | | | | | | | | | | + | + | |

第三次更替发生在第三和第四阶段之间,即榆社期之前。这次变化也很明显,表现在:1) 构成晚中新世牛科主体的 *Urmiatheriini* (*Lantiantragus*, *Shaanxispira*, *Hezhengia*, *Plesiaddax*, *Urmiatherium*, *Tsaidamotherium* 和 *Sinotragus*), *Caprinae* 早期特化的类型 (*Tossunnoria*, *Qurlignoria*, *Olonbulukia*, *Pachygazella* 和 *Palaeoryx*) 以及 *Miotragocerus* (*Boselaphini*) 等灭绝,未进入榆社期。2) *Huabeitragus* 和 *Dorcadoryx* 继续发展;3) 晚中新世 *Gazella* 种:*Gazella dorcadoides*, *G. gaudryi* 和 *G. paotehensis* 被早上新世的 *G. gaozhuangensis*, *G. yushensis* 和 *G. nihensis* 等替代。4) *Sinoryx*, *Lyrocerus* 和 *Sinoreas* 的首次出现。

第四次更替发生在第四和第五阶段之间。在晚上新世(榆社晚期, MN 16)之前,上新世早期的类型均灭绝,这包括 *Huabeitragus*, *Dorcadoryx*, *Sinoryx*, *Lyrocerus*, *Sinoreas* 及 *Gazella* 种:*G. gaozhuangensis*, *G. yushensis* 和 *G. nihensis* 等。代之的是 *Antilospira*, *Sinocapra*, *Megalovis*, *Ovis* 及 *Gazella* 种:*G. blacki*, *G. sinensis* 和 *G. subgutturosa* 等。当然,这次变化似乎没有前几次那么明显,尤其是新类型出现明显少。但它意味着:1) 古老牛类属种(指晚中新世及其之前的属种)的灭绝;2) 现生牛类属(种)的出现和发展。

4 与欧亚大陆其他地区同时代牛类的比较

与欧亚大陆其他地区新近纪的牛类相比,我国北方牛类出现的时间早,并在基本组成上与其明显不同。

4.1 牛类在我国北方的出现早于欧亚大陆其他地区

在欧洲,最早的牛类见于法国 Artenay (MN 4, 距今约 18 Ma),以 *Eotragus* 为代表 (Gentry and Heizmann, 1996)。它的头骨已具角心。在南亚西瓦利克地区,最早的类型是? *Eotragus* (Barry and Flynn, 1989)。它出现的时间(>18 Ma)与欧洲的大致相当。

Namibiomyx 被看作是非洲最早的牛类代表,测定的古地磁绝对年龄为距今 20~18.0 Ma,它的牙齿齿冠稍高,角心未知 (Morales et al., 1995)。

黄学诗(1985)认为 *Palaeohypsodontus* Trofimov, 1958 和 *Hanhaicerus* Huang, 1985 可能是至今牛类中最古老的类型。它们出现在蒙古和我国内蒙古乌兰塔塔尔中渐新世地层中,分别以两个破损的下颌骨和几个牙齿为代表。Gentry et al. (1999)从牛科的基本特征(头骨具角心)出发,认为它们还不能作为真正的牛类(Bovidae),只能看作 Bovoidae。事实上,从牙齿的特征看,它们已具有 Bovidae 的性状:牙齿高冠,臼齿由 4 个新月形齿脊组成,附尖和肋不发育,下臼齿内侧壁平,珐琅质光滑,无齿带和古鹿褶,底柱小或不发育等。这两类动物能否确切归入牛科尚需要更多的化石证据。

高冠羚羊 *Sinopalaeoceros* 发现于我国新疆晚渐新世和青海西宁谢家组(早中新世,距今 21 Ma)的地层中。这表明中国牛类出现时代明显早于旧大陆其他地区牛类出现的时代,即使 *Palaeohypsodontus* 和 *Hanhaicerus* 不被看作是最早出现的牛类。

4.2 新近纪不同时段牛类组成的比较

早中新世 早中新世早期,我国北方是以 *Sinopalaeoceros* (MN 2) 为代表。但在欧亚大陆其他地区,人们还没有发现这一时期牛类的踪迹。

在早中新世的中晚期,我国北方的牛类至今还未被发现。但在欧洲的中、西部,则出现了 *Eotragus* (MN 4-5) 和 *Pseudotragus* (MN 5) (Gentry and Heizmann, 1996; Gentry et al., 1999)。在南亚西瓦利克地区也可能存在 ?*Eotragus*。在非洲,则以 *Eotragus* 和 *Protragocerus* 为主 (Gentry, 1978)。由此看来,在这一时期,欧洲中、西部,南亚和非洲等地区的牛类组成相近。其低冠的颊齿可能反映它们栖息在森林环境中。

中中新世 在中中新世时期, *Turcoceros* (MN 6-8) 和 *Kubanotragus* (MN 7/8) 构成了我国北方牛类的主体。它们的前臼齿列短,颊齿中等高冠一次高冠。但在欧洲中、西部却生活着与之截然不同的类型: *Eotragus* (MN 6/7), *Boselaphini* (*Austroportax*, MN 7/9, *Protragocerus*, MN 7-9 和 *Miotragocerus*, MN 8-10) 和 *Caprinae* 的一早期类型 (*Tethytragus*) (Gentry and Heizmann, 1996; Alcalá et al., 1989-1990)。它们的前臼齿列长和颊齿低冠。南亚的类型与欧洲的相似,主要为 *Eotragus*, *Boselaphini* (*Protragocerus*, *Sivaceros*, *Miotragocerus*, *Selenoportax*) 和 *Tethytragus* 等,此外,还出现了 *Gazella* (Pilbeam et al., 1977)。在非洲,除具有与中、西欧和南亚相近的类型 *Boselaphini* (*Protragocerus*) 和早期的 *Caprinae* (*Gentrytragus*) 外,还出现了 *Gazella* 和 ?*Oioceros tancyensis* 等 (Gentry, 1970)。

有意思的是,在西亚(土耳其)和东欧(外高加索地区)的中中新世早期(MN 6),不仅出现了与我国北方相似的类型: *Hypsodontus*, *Kubanotragus* 和 *Turcoceros*, 同时也存在西欧的 *Paratragocerus* (*Boselaphini*) (Gabunia, 1973; Köhler, 1987; Kostopoulos, 2005)。

晚中新世 这一时期是牛类在欧亚大陆大发展和大分化的时期。尽管我国北方与西亚和欧洲(尤其是东欧)同时出现了一些相同的属,如 *Gazella* 和 *Palaeoryx*, 但它们的基本成员仍不相同。

Urmitheriini 和 *Caprinae* 的早期特化类型 (*Tossunnoria*, *Qurliqnorina*, *Olonbulukia*) 在我国北方发展、分化,成为这一时期牛类的主体。在属一级水平上,其总数占这一时期我国牛类总体的 87% 以上。有趣的是 *Miotragocerus* (*Boselaphini*) 首次进入我国北方 (MN 11), 而它已在中、西欧灭绝(最后出现时间是 MN 9)。

在欧洲, *Boselaphini* 仍然是主要类型。中中新世的 *Boselaphini* 类型 (*Miotragocerus*, *Austroportax*, *Protragocerus*) 最后出现在晚中新世早期 (MN 9); 到晚中新世中—晚期 *Tragoportax* 取代了它们,并向东扩展,广布于东欧。此外,还出现了大量的原始山羊类型 (*Palaeoryx*, *Pachytragus* 和 *Protoryx* 等) 和转角羚羊 (*Prostrepsiceros*, *Ouzoceros*, *Protragelaphus*, *Nisidorcas*, *Oioceros* 和 *Samotragus* 等) (Gentry, 1971; Solounias, 1981); 在西班牙晚中新世晚期地层中还记录了 *Bovini* (Alcalá et al., 1989-1990)。这些类型还未在我国北方出现。

在西亚(土耳其和伊朗),一方面出现了类似于我国北方的牛类: *Urmitherium* 和 *Plesiaddax*, 而另一方面,存在与希腊 Samos 的相近类型: 转角羚羊 (*Oioceros*, *Protragelaphus*, *Prostrepsiceros*), 羊亚科 *Criotherium*, *Protoryx* 和 *Boselaphini* (*Tragoportax*)。这可能表明该地区是东亚和中、西欧牛类的过渡区。

南亚的牛类仍以 Boselaphini (*Sivaceros*, *Tragoportax*, *Ruticeros*, *Pachyportax*, *Selenoportax*, *Perimia*) 为主体。此外, Reduncini (*Cambayella*), Bovini (*Proamphibos*) 和转角羚羊 (*Antilope*, *Dorcadoxa*) 也已存在 (Pilgrim, 1939; Pilbeam et al., 1977)。

在非洲,以本土类型为主:如 Reduncinae, Alcelaphinae (*Aepyceros*) 和 Tragelaphinae 等 (Gentry, 1978)。

上新世 欧亚大陆这一时期牛科属种的记录已明显减少,并出现一些相近的类型,如 *Gazella* (*Antilopinae*) 及上新世晚期的转角羚羊(我国的 *Antilospira* 和欧洲的 *Gazellospira*) 和巨羊 (*Megalovis*) 等。不同在于我国华北地区的牛类似乎仍以 Caprinae 的土著类型为主,如早期的 *Huabeitragus*, *Macrotragus*, *Sinoryx*, *Lyrocerus*, *Sinoreas*, 晚期的 *Sinocapra*, 并出现现生属 *Ovis*。在欧洲,出现了 *Leptobos* (Bovini) (Alcala et al., 1989-1990)。

在西亚还未见到这一时期的牛类报道。

在南亚,出现的类型似乎更接近非洲: Boselaphini 已不存在,出现 Bovini, Hippotraginae (*Sivaoryx*, *Sivatragus*), Alcelaphinae (*Damalops*) 和 Reduncinae (*Hydaspicobus*, *Vishnucobus*, *Indoreduca*, *Gangicobus*, *Sivadenota*, *Sivacobus*) (Pilgrim, 1939)。

在非洲,牛类真正分化发生在上新世,出现了大量现生的本土属和种,与欧亚大陆的完全不同。

由此看来,在新近纪时期,我国北方牛类的基本组成与欧亚大陆其他地区的明显不同。我国北方的牛科以 Hypsodontinae, Urmitheriinae 和 Caprinae 的特化类型为主。在欧亚大陆其他地区则发育了 *Eotragus*, Boselaphini, 转角羚羊 (*Antilopinae*) 和 Caprinae 的早期类型等,而西亚和东欧似乎从中中新世开始逐渐发展为东亚和中、西欧之间牛类交流的混合(过渡)区。牛类至少有两次从欧洲迁徙进入我国北方,第一次发生在 MN 6, 中中新世早期, *Eotragus* 的入侵,第二次出现在晚中新世, *Miotragocerus* 进入我国北方。依据上述现象推测: 1) 我国北方的牛类在新近纪时期基本上是独立演化的(至少中新世的牛类是这样),与欧亚大陆其他地区牛类处在不同的演化线上; 2) 它所处的生境也与中、西欧和南亚的不同。

在早—中中新世之间、中—晚中新世之间、晚中新世—早上新世之间以及早上新世和晚上新世之间气候应该各有一次大而明显的震荡,这些震荡导致生境改变,从而分别破坏了早中新世 *Sinopalaeoceros*, 中中新世 *Turcocerus*, 晚中新世类型和上新世类型所依赖的生存环境,造成它们灭绝。这种生境的形成和变化似乎与青藏高原隆起和东南季风气候的形成有关(张兆群等, 2006)。

5 结论

1) 我国新近纪的牛类相当繁盛,至今已记述了 5 亚科、30 属(表 1)。它主要是由 Hypsodontinae, Urmitheriinae 和 Caprinae 的特化类型等组成,最早出现在渐新世中、晚期。进入中新世后开始发展,到晚中新世,它的分化达到了顶峰;在上新世时期开始衰退,其属种数目明显少。

2) 新近纪的牛类在我国主要出现在北方。在西南,云南禄丰和西藏晚中新世地层中也有它的记录。但其前者的性状可与南亚西瓦利克同时代的比较,后者与我国北方的接近。

3) 我国北方的牛类在新近纪至少经历了 5 个发展阶段和 4 次大的更替。4 次大的更替:第一次出现在中中新世之前,是 *Sinopalaeoceros* 灭绝、*Turcocerus* 大发展时期;第二次发生在保德期之前,*Turcocerus*, *Kubanostragus* 和 *Eotragus* 灭绝,出现了大量的新类型(*Urmia-theriini* 和 *Caprinae* 的早期特化属)。第三次在榆社期之前,晚中新世的 *Urmia-theriini* 和 *Caprinae* 的大部分早期特化属种灭绝,*Gazella* 则繁荣昌盛;第四次在上新世晚期之前,转角羚羊和一些现生类型(*Ovis* 和 *Gazella subgutturosa*) 出现。

4) 与欧亚大陆其他地区同时代的牛类相比,我国的牛类出现时间早,而且其基本组成不同。在中新世,我国北方是以 *Hypsodontinae*, *Urmia-theriinae* 和 *Caprinae* 特化或土著类型为主体;而欧亚大陆其他地区的牛类主要由 *Eotragus* 和 *Boselaphini* 组成,并在晚中新世时期出现许多转角羚羊、*Caprinae* 的早期类型和 *Bovini*。在上新世,我国北方牛类主体仍是 *Caprinae* 的土著类型,晚期出现 *Ovis*。

TAXONOMY AND EVOLUTIONARY PROCESS OF NEOGENE BOVIDAE FROM CHINA

CHEN Guan-Fang ZHANG Zhao-Qun *

(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044*)

* Corresponding author: zhangzhaoqun@ivpp.ac.cn)

Key words North China, Miocene, Pliocene, Bovidae, taxonomy, turnover

Summary

Bovidae is one of the most diversified groups of Neogene mammals. The study of Chinese Neogene Bovidae traced back to the beginning of the 20th century (Schlosser, 1903). During the 1920's and 1930's, Neogene bovid fossil collecting and describing reached a peak. From the 1950's on, not only some new bovid taxa have been reported based on the materials obtained from Northern and Southwest China, but also the systematic positions of some bovid genera have been revised by Chinese paleontologists.

In this paper, we try to review the taxonomy based on the most recent progress. Till now, 30 genera belonging to 5 subfamilies of Bovidae have been recognized from Chinese Neogene (Table 1). Most of the genera were found from North China. There discovered few taxa from the Late Miocene of Southwest China.

Analysis of the geological and geographical distribution of fossil Bovidae from China shows 5 evolutionary phases and 4 turnovers during the Neogene:

Phase 1: Late Oligocene-Early Miocene. Fossil Bovidae is only represented by *Sinopalaeoceros* Chen, 1988 (*Hypsodontinae*). It occurred in the Early Miocene of Qinghai and in the Late Oligocene of Xinjiang.

Phase 2: Middle Miocene (Tunggurian). Bovids are characterized by the presence of *Turcocerus* Köhler, 1987 and *Kubanostragus* Sokolov, 1973. They distributed only in North China.

Phase 3: Late Miocene (Bahean-Baodean). Bovids are characterized by the flourishing of *Urmia-theriini*, and a specialized group belonging to *Caprinae*. *Gazella* (*Antilopinae*) is also one of the most common genera.

Phase 4: Early Pliocene. The dominant elements are *Gazella* and endemic forms of Caprinae.

Phase 5 Late Pliocene. Bovids are characterized by the occurrence of extant genera and species, e. g. *Ovis* and *Gazella subgutturosa*.

These phases also indicate 4 turnover events of bovid faunas during the Neogene.

The first turnover event happened after the first phase, in between the Early and Middle Miocene. *Sinopalaeoceros* went extinct, and there occurred *Turcoceros*, which is the dominant element during the Middle Miocene in North China. The Middle Miocene/Late Miocene boundary witnessed the second remarkable turnover event of Bovidae. None of the Middle Miocene taxa survived into the Late Miocene. The third turnover event happened near the Miocene/Pliocene boundary. The diversified group Urmiatheriini went extinct. The fourth turnover event is characterized by the occurrence of extant genera and species during and after the Late Pliocene.

Excluding the argued *Palaeohypsodontus* and *Hanhaicerus*, there recorded earlier bovid taxa in China than in other areas of Eurasian continent. The faunal composition of Chinese Bovidae during the Neogene is also distinct. Hypsodontinae, Urmiatheriinae, and endemic forms of Caprinae constitute the major part of Miocene bovid faunas. In other areas of Eurasia, Bovinae (including *Eotragus*, Boselaphini, Bovini), spiral horned Antilopinae, and early forms of Caprinae are the dominants in the Miocene.

There recorded two major immigration events of Bovidae during the Neogene, e. g. the immigration of *Eotragus* at MN 6, and *Miotragoceros* during the Late Miocene. However, these immigration events did not alter the endemic faunal composition of Chinese Bovidae.

References

- Alcala L, Morales J, Moya-Sola S, 1989–1990. El registro Fossil neogeno de los Bovidos (Artiodactyla, Mammalia) de Espana. *Palaeont Evol*, **23**: 67–73
- Barry J C, Flynn L, 1989. Key biostratigraphic events in the Siwalik sequence. In: Lindsay E H, Fahlbusch V, Mein P eds. *European Neogene Mammal Chronology*. New York and London: Plenum Press. 557–571
- Bohlin B, 1935a. Cavicornier der *Hipparion*-fauna Nord-Chinas. *Palaeont Sin*, Ser C, **9**(4): 1–166
- Bohlin B, 1935b. *Tsaidamotherium hedini*, n. g. n. sp. Ein Einhörniger Ovibovine, aus den Tertiären Ablagerungen aus der Gegend des Tossun Nor, Tsaidam. *Geografiska Annaler*, 66–74
- Bohlin B, 1937. Eine Tertiäre Säugetier-Fauna aus Tsaidam Sino-Swedisch Expedition. *Palaeont Sin*, Ser C, **14**(1): 1–111
- Chen G F (陈冠芳), 1988. Remarks on the *Oioceros* species (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) from the Neogene of China. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **26**(3): 157–172 (in Chinese with English summary)
- Chen G F (陈冠芳), 1990. Discovery of the genus *Kubanotragus* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) from the Middle Miocene in Lantian district, Shaanxi Province, China. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **28**(1): 1–8 (in Chinese with English summary)
- Chen G F (陈冠芳), 1991. A new genus of Caprini (Bovidae, Artiodactyla) from Upper Pliocene of Yushe, Shanxi. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **29**(3): 230–239 (in Chinese with English summary)
- Chen G F (陈冠芳), 1997. The genus *Gazella* Blainville, 1816 (Bovidae, Artiodactyla) from the Late Neogene of Yushe basin, Shanxi Province, China. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **35**(4): 233–249 (in Chinese with English summary)
- Chen G F (陈冠芳), 2005. *Dorcadoryx* Teilhard & Trassaert, 1938 (Bovidae, Artiodactyla) from the Bahe Formation of Lantian, Shaanxi Province, China. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **43**(4): 272–282 (in Chinese with English summary)
- Chen G F (陈冠芳), Wu W Y (吴文裕), 1976. Miocene mammalian fossils of Jiulongkou, Cixian district, Hebei. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **14**(1): 6–15 (in Chinese)
- Chen G F (陈冠芳), Zhang Z Q (张兆群), 2004. *Lantiantragus* gen. sp. nov. (Urmiatheriinae, Bovidae, Artiodactyla) from the Bahe Formation of Lantian, Shaanxi Province, China. *Vert PalAsiat* (古脊椎动物学报), **42**(3): 205–215 (in Chinese with English summary)

- Chen G F(陈冠芳), Zhang Z Q(张兆群), 2007. Restudy of Chinese fossil bovids referred to *Protoryx* (Bovidae, Artiodactyla). *Vert Palasiat(古脊椎动物学报)*, **45**(2): 98-109
- Dmitrieva E L, 1977. Neogene antelopes of Mongolia and adjacent territories. *Joint Soviet-Mongol Palaeont Exped, Trans*, **6**: 1-115
- Gabunia L K, 1973. The fossil vertebrate fauna from Belometcheskaya. *Tibilisi: Metsniereba*. 1-138
- Gentry A W, 1970. The Bovidae (Mammalia) of the Fort Ternan fossil fauna. In: Leakey L S B, Savage R J G eds. *Fossil Vertebrates of Africa*. London and New York: Academic Press. 243-323
- Gentry A W, 1971. The earliest goats and other antelopes from Samos *Hipparian* Fauna. *Bull Brist Mus (Nat Hist) Geol*, **20**(6): 229-296
- Gentry A W, 1978. Bovidae. In: Cooke H B S, Maglio V L eds. *Evolution of African Mammals*. Harvard: Harvard University Press. 540-572
- Gentry A W, 2000. Caprinae and Hippotragini (Bovidae, Mammalia) in the Upper Miocene. In: Vrba E S, Schaller G B eds. *Antelopes, Deer and Relatives; Fossil Record, Behavioral Ecology, Systematic and Conservation*. New Haven: Yale University Press. 65-83
- Gentry A W, 2003. Ruminantia (Artiodactyla). In: Fortelius M, Kappelman J, Sen S eds. *Geology and Paleontology of the Miocene Sinap Formation, Turkey*. New York: Columbia University Press. 332-379
- Gentry A W, Heizmann E P J, 1996. Miocene ruminants of the central and eastern Tethys and Paratethys. In: Bernor R, Fahlbusch V, Mittmann H W eds. *The Evolution of Eastern Eurasian Neogene Mammal Faunas*. New York: Columbia University Press. 378-389
- Gentry A W, Rössner G E, Heizmann E P J, 1999. Suborder Ruminantia. In: Rössner G E, Heissig K eds. *The Miocene Land Mammals of Europe*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 225-258
- Geraads D, Güleç E, Kaya T, 2002. *Sinotragus* (Bovidae, Mammalian) from Turkey and the Late Miocene Middle Asiatic Province. *Neues Jahrb Geol Palaeont Monatsh*, **8**: 477-489
- Giuli C, Masini F, 1983. A new element of the Late Villafranchian (Tasso Unit) faunas of Italy: occurrence of Ovibovini (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) in the fauna of Casa Frate (Upper Vadarno, Tuscany). *Bott Soc Paleont Ital*, **27**(3): 271-280
- Han D F(韩德芬), 1985. The Artiodactyla of *Ramapithecus* site, Lufeng, Yunnan. *Acta Anthropol Sin(人类学学报)*, **4**(1): 44-54(in Chinese with English abstract)
- Huang X S(黄学诗), 1985. Fossil bovids from the Middle Oligocene of Ulanatal, Nei Mongol. *Vert PalAsia(古脊椎动物学报)*, **23**(2): 152-160(in Chinese with English summary)
- Ji H Y(计宏祥), Hsu C Q(徐钦琦), Huang W P(黄万波), 1980. The *Hipparain* fauna from Guizhong basin, Xizang. *Palaeontology of Xizang, Ser 1*. Beijing: Science Press. 18-32(in Chinese)
- Köhler M, 1987. Boviden des Türkischen Miozäns(Känozoikum und Braunkolen der Türkei, 28). *Palaeont Evol*, **27**: 133-246
- Kostopoulos D S, 2005. The Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Late Miocene of Akkasdagi, Turkey. *Geodiversites*, **27**(4): 747-791
- Kurtén B, 1952. The Chinese *Hipparain* Fauna. *Soc Sci Fenn Comment Biol*, **13**(4): 1-82
- Li C K(李传夔), Qiu Z D(邱铸鼎), 1980. Early Miocene mammalian fossils of Xining basin, Qinghai. *Vert PalAsia(古脊椎动物学报)*, **18**(2): 198-214(in Chinese with English summary)
- Li Y Q(李玉清), Wu W Y(吴文裕), 1978. Miocene Artiodactyla from Lingtung and Lantian, Shensi. *Prof Pap Stratigr Palaeont*, **7**: 127-135(in Chinese)
- Liu D S(刘东生), Li C K(李传夔), Zhai R J(翟人杰), 1978. Pliocene vertebrates of Lantian, Shensi. *Prof Pap Stratigr Palaeont*, **7**: 149-200(in Chinese)
- Meng J(孟津), Ye J(叶捷), Wu W Y(吴文裕) et al., 2006. A recommended boundary stratotype section for Xiejian stage from Northern Junggar Basin: implications to related bio-chronostratigraphy and environmental changes. *Vert Palasiat(古脊椎动物学报)*, **44**(3): 205-236(in Chinese with English summary)

- Morales J, Seria D, Pickford M, 1995. Sur les origines de la famille des Bovidae (Artiodactyla, Mammalia). *Comptes Rendus Akad Sci*, **321**(2): 1211-1217
- Passy B H, Eronen J T, Fortelius M et al., 2007. Paleodiets and paleoenvironments of Late Miocene gazelles from North China: evidence from stable carbon isotopes. *Vert PalAsiat*(古脊椎动物学报), **45**(2): 118-127
- Pilbeam D, Barry J, Meyer S M I, 1977. Geology and palaeontology of Neogene strata of Pakistan. *Nature*, **270**: 684-689
- Pilgrim G E, 1934. Two new species of sheep-like antelopes from the Miocene of Inner Mongolia. *Am Mus Novit*, (716): 1-29
- Pilgrim G E, 1939. The fossil Bovidae of Indian. *Mem Geol Surv India Palaeont Indica*, Calcuta, **26**(1): 1-356
- Qiu Z X(邱占祥), Wang B Y(王伴月), Xie G P(颀光普), 2000. Preliminary report on new genus of Ovisovinae from Hezheng district, Gansu, China. *Vert PalAsiat*(古脊椎动物学报), **38**(2): 128-134(in Chinese with English summary)
- Qiu Z X, Wu W Y, Qiu Z D, 1999. Miocene mammal fauna sequence of China: palaeozoogeography and Eurasian relationships. In: Rössner G E, Heissig K eds. *The Miocene Land Mammals of Europe*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 443-455
- Qiu Z X(邱占祥), Ye J(叶捷), Jiang Y J(姜元吉), 1987. Some mammalian fossils of Bahe Stage from Wuzhong, Ningxia. *Vert PalAsiat*(古脊椎动物学报), **25**(1): 46-56(in Chinese with English summary)
- Schlosser M, 1903. Die fossilen Säugetiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. *Abh Bayer Akad Wiss*, **22**(1): 1-221
- Sickenberg O, 1933. *Paraumiatherium rugosifrons*, ein neuer bovid aus dem unterpliozan von Samos. *Palaeobiologica*, **5**(1): 81-102
- Simpson G G, 1945. The principle of classification and a classification of mammals. *Bull Am Mus Nat Hist*, **85**: 1-350
- Solounias N, 1981. The Turolian fauna from the Island of Samos, Greece. *Contrib Vert Evol*, **6**: 99-232
- Tang Y J(汤英俊), 1980. Note on a small collection of Early Pleistocene mammalian fossils from northern Hebei. *Vert PalAsiat*(古脊椎动物学报), **18**(4): 314-323(in Chinese with English summary)
- Teilhard de Chardin P, Trassaert M, 1938. Cavicornier of South-Eastern Shansi. *Palaeont Sin*, New Ser C, **6**: 1-99
- Teilhard de Chardin P, Young C C, 1931. Fossil mammals from Northern China. *Palaeont Sin*, Ser C, **9**(1): 1-67
- Ye J(叶捷), 1989. Middle Miocene artiodactyls from the Northern Junggar Basin. *Vert PalAsiat*(古脊椎动物学报), **27**(1): 37-52(in Chinese with English summary)
- Ye J(叶捷), Wu W Y(吴文裕), Bi S D(毕顺东) et al., 1999. A new species of *Turcocerus* from the Middle Miocene of the Northern Junggar Basin. In: Wang Y Q, Deng T eds. *Proc 7th Ann Meeting Chin Soc Vert Palaeont*. Beijing: China Ocean Press. 149-156(in Chinese with English summary)
- Zhang Z Q(张兆群), 2003. A new species of *Shaanxipira* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) from the Bahe Formation, Lantian, China. *Vert PalAsiat*(古脊椎动物学报), **41**(3): 230-239
- Zhang Z Q(张兆群), 2005. Late Miocene Boselaphini (Bovidae, Artiodactyla) from Fugu, Shaanxi Province, China. *Vert PalAsiat*(古脊椎动物学报), **43**(3): 208-218
- Zhang Z Q(张兆群), Deng T(邓涛), Qiu Z D(邱铸鼎), 2006. Evolutionary process of Neogene fossil mammals in China. In: Rong J Y, Fang Z J, Zhou Z H et al. eds. *Originations, Radiations and Biodiversity Changes-Evidences from the Chinese Fossil Record*. Beijing: Science Press. 757-768, 951-953(in Chinese with English summary)
- Zhang Z Q(张兆群), Gentry A W, Kaakinen A et al., 2002. Land mammal faunal sequence of the Late Miocene of China: new evidence from Lantian, Shaanxi Province. *Vert PalAsiat*(古脊椎动物学报), **40**(3): 165-176
- Zheng S H(郑绍华), 1985. The *Hipparian* fauna of Bulong Basin, Biru, Xizang. *Palaeontology of Xizang*, Ser 1. Beijing: Science Press. 33-47(in Chinese)