

猫科动物的分类

——分子系统学框架和化石证据

张凯^① 沈雪丽^② 刘凯恺^③ 姜皓^{④⑤} 江左其杲^{④⑥*}

① 东北林业大学 哈尔滨 150040; ② 中国农业大学 北京 100091; ③ 浙江省森林资源监测中心 杭州 310020;

④ 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;

⑤ 中国科学院大学 北京 100049; ⑥ 北京大学地球与空间科学学院, 造山带与地壳演化

教育部重点实验室 北京 100871

摘要: 猫科动物的演化关系传统上一直是富有争议的, 这很大程度上造成了猫科在属一级的分类众说纷纭。新兴的分子生物学技术为我们理解猫科动物的系统发育提供了新的视角, 本文回顾了近些年来猫科分子系统学研究, 以 Johnson 等 (2006) 和李钢等 (2016) 的研究结果为核心, 同时结合确切的化石记录进行佐证, 推断猫科的演化历史。我们发现, 分子系统学提出的现代猫科动物于晚中新世开始适应辐射、先后分化出了 8 个支系等观点, 与化石证据基本吻合; 但是分子系统学对部分支系起源的推断与化石证据存在差异。结合化石记录的分析, 我们认为现代猫科 8 个支系中除狞猫支系和虎猫支系以外, 其余均最有可能起源于亚洲, 现代猫科动物在演化过程中至少经历了 30 次洲际迁徙。结合演化历史和形态学研究, 我们遵循邱占祥等 (2004) 的观点, 将现存的猫科动物全部归于猫亚科 (Felinae), 并将现代猫亚科动物划分为 15 个属 40 个物种。

关键词: 猫科; 演化; 分子系统学; 化石记录

中图分类号: Q959 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2023) 01-001-29

The Modern Classification of Felidae

——Combining Molecular Phylogeny Framework and Fossil Evidence

ZHANG Kai^① SHEN Xue-Li^② LIU Kai-Zhao^③ JIANG Hao^{④⑤} JIANG-ZUO Qi-Gao^{④⑥*}

① Northeast Forestry University, Harbin 150040; ② China Agricultural University, Beijing 100091;

③ Monitoring Centre for Forest Resources of Zhejiang, Hangzhou 310020;

④ 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;

⑤ University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; ⑥ Key Laboratory of Orogenic Belts and Crustal Evolution, School of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

基金项目 国家自然科学基金青年基金项目 (No. 42102001);

* 通讯作者, E-mail: jiangzuo@ivpp.ac.cn;

第一作者介绍 张凯, 男, 学士; 研究方向: 哺乳动物演化; E-mail: 20847098@qq.com。

收稿日期: 2022-02-07, 修回日期: 2022-10-02 DOI: 10.13859/j.cjz.202301001

Abstract: [Objectives] The evolutionary relationship of Felidae has been controversial. As a result, there are highly divergent views on classification of cats at the generic level. The emerging phylogeny using gene or genomic data provides a new viewpoint to understand the evolution of cats. **[Methods]** This paper reviews the molecular phylogeny of Felidae over recent years, and we deduce the evolutionary history of Felidae in combination with fossil records. The phylogenies by Johnson et al. (2006) and Li et al. (2016) are used as the core, corroborated by specific fossil records. **[Results]** Recent molecular phylogenies propose living cats radiated in the Late Miocene and diverged into eight branches. Though the divergent age of these branches largely coincides with fossil evidence, the inferred origination area of some branches is not supported by fossil records. Combining the evidence from these fossil records, we propose that the most living cat lineages are likely originated in Asia except for the *Caracal* lineage and *Leopardus* lineage, and living cats experienced at least 30 intercontinental migrations in the process of evolution, far more than those inferred from only molecular phylogeny. **[Conclusion]** Based on the study of evolutionary history and morphology, we suggest that all the living cats should be classified into Felinae, and subdivided into 15 genera and 40 species.

Key words: Felidae; Evolution; Molecular phylogeny; Fossil evidence

猫科 (Felidae) 是食肉目 (Carnivora) 猫形亚目 (Feliformia) 下的一科, 现存约 40 个物种, 从自然界的顶级掠食者——狮 (*Panthera leo*)、虎 (*P. tigris*) 和豹 (*P. pardus*), 到人类饲养的家猫 (*Felis catus*), 都属于猫科的成员。猫科动物现在广泛分布在除南极洲外的全球各大陆, 能适应从沙漠到热带雨林、再到高山的多种生境类型 (Sunquist et al. 2002)。根据体型大小, 它们被分成了 3 组: 小型猫科动物 (体重 10 kg 以下)、中型猫科动物 (体重 10 ~ 40 kg) 和大型猫科动物 (体重 40 kg 以上) (Mattern et al. 2000)。不同猫科动物通过栖息环境和猎物大小的不同, 实现了生态位的分化 (Sunquist et al. 2002)。但是, 所有的猫科动物都是高度食肉的掠食者, 特化以伏击方式捕杀猎物, 它们的生态位总体上是非常近似的 (Sunquist et al. 2002, Werdelin et al. 2010, Kitchener et al. 2017)。

猫科动物因其华丽的外表和重要的生态位作用, 吸引了各国政府、诸多生物学家和社会各界的广泛关注。但是近代以来, 由于人类滥捕滥杀并破坏它们的栖息地, 导致猫科动物在世界上的分布和数量都持续下降。现在除家猫外, 其他所有猫科动物都受到了一定程度的威

胁 (Hunter 2015, Castelló 2020)。然而, 猫科动物的演化关系长期以来一直是含糊不清的, 这造成了猫科在属一级的分类存在广泛争议。在传统的分类中, 按不同分类标准划分, 猫科的属少的只有 2 个, 多的却达到了 20 多个 (Severtzov 1858, Gray 1867, Hemmer 1978, Herrington 1986, Salles 1992, Wozencraft 1993, Werdelin 1996, Wozencraft 2005, Kitchener et al. 2017)。Pocock (1917) 依据爪子能否完全缩回爪鞘以及舌骨是否完全骨化, 将猫科分为 3 个亚科: 猎豹亚科 (Acinonychinae)、豹亚科 (Pantherinae) 和猫亚科 (Felinae), 并依据颅骨结构将豹亚科分为 2 个属, 猫亚科分为 14 个属, 猎豹亚科 1 个属, 共计 17 个属; Pocock (1917) 建立的分类系统影响深远, 他采用的很多亚科及属级分类单元直到最近仍在使用。

由于现存所有猫科动物都占据着高度相似的生态位, 导致它们在形态上的演化非常保守。例如, 相比食肉目的其他科, 猫科不同属种的形态差异更小, 齿式也更为固定, 通常为 $3 \cdot 1 \cdot 3(2) \cdot 1/3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 1$, 仅仅第二上前臼齿在一些物种中存在稳定或不稳定的缺失 (高耀亭 1987) (图 1)。因此, 仅依靠对现存物种的形态学观

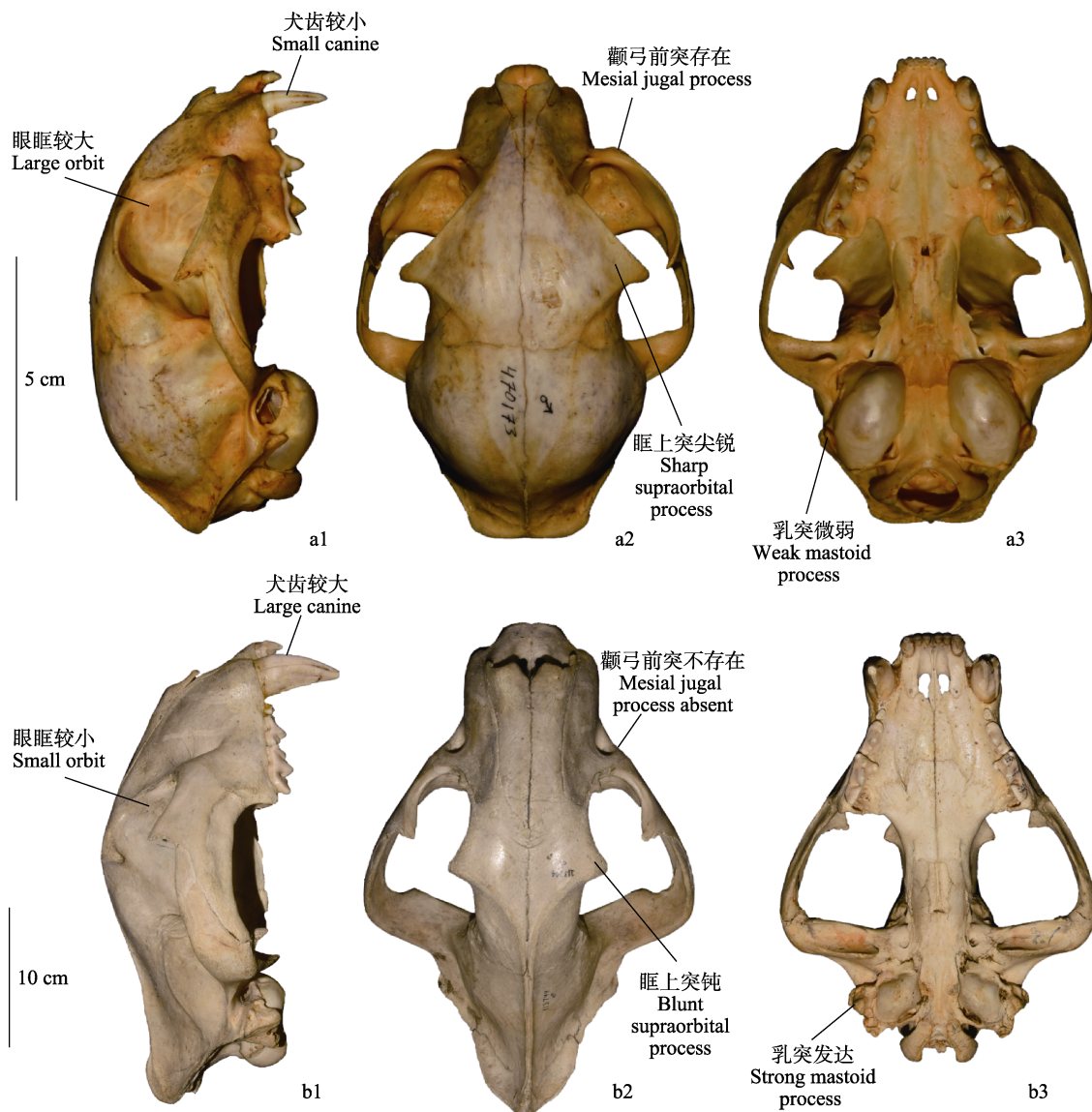


图 1 野猫 (*Felis silvestris*, a1~3) 和虎 (*Panthera tigris*, b1~3) 头骨部分重要区别特征对比

Fig. 1 Cranial comparison of *Felis silvestris* (a1 - 3) and *Panthera tigris* (b1 - 3)

with some key differences labelled in figure

察难以对它们进行准确分类，只有厘清猫科物种之间的演化关系，才能从根本上破解猫科分类的难题，而这一点正是传统分类学所忽视的 (Werdelin 1996)。

分子生物学的进步革新了我们对猫科系统发育的认识。Johnson 等 (2006) 根据多个基因联合的方法，结合分子钟，重建出猫科动物系统发育树，并得到广泛引用。Li 等 (2016)

首次根据基因组数据重建了猫科动物系统发育，对 Johnson 等 (2006) 的系统发育树进行了一些修正，得到了目前最为可信的结果 (图 2)。但由于 DNA 分子进化速度并不总是恒定的，所以仅依靠分子生物学手段容易造成误差，只有结合化石参考点进行校正，才能准确地估计支系的分歧时间，从而确定猫科物种之间的亲缘关系 (Futuyma 1998)。

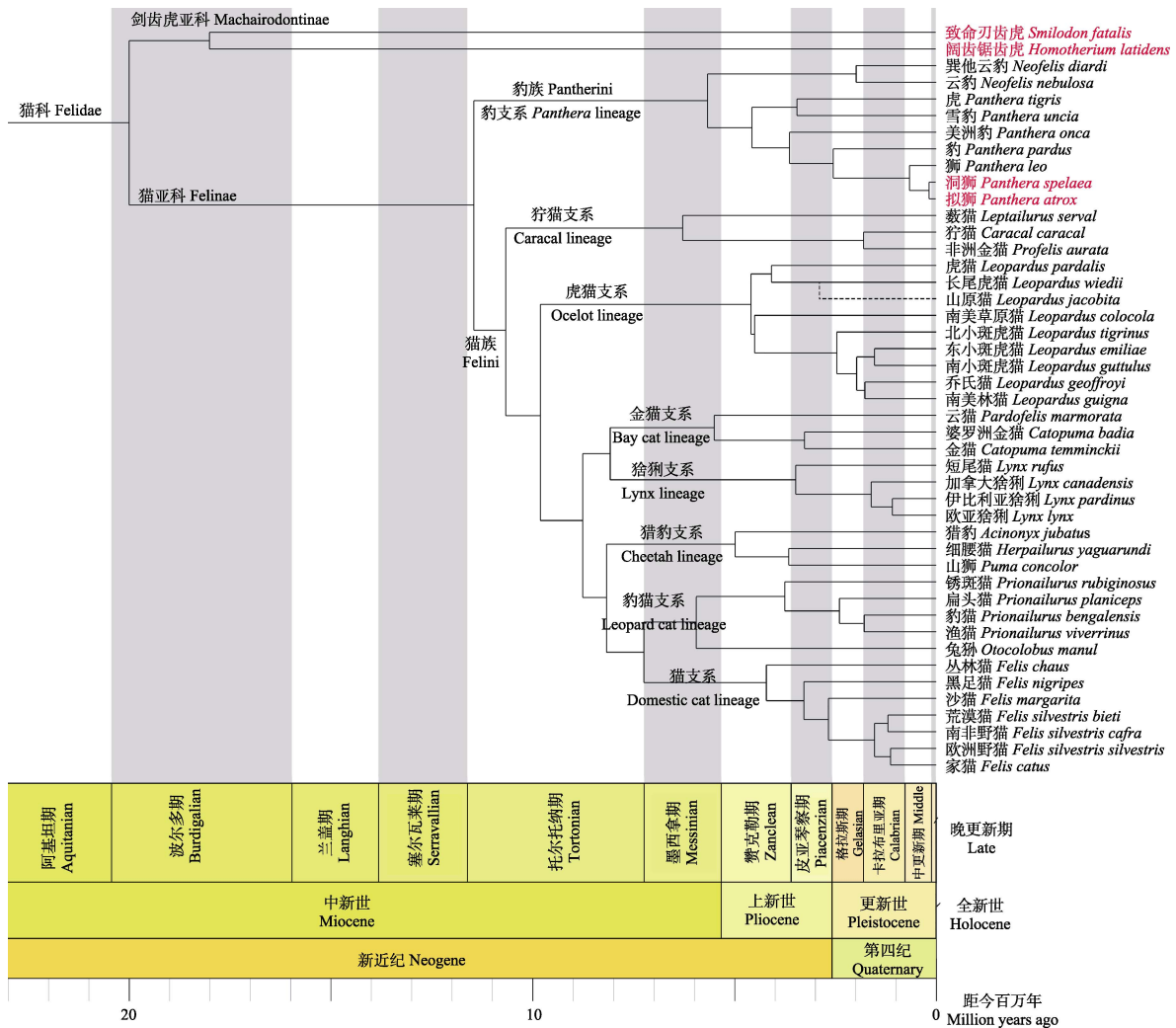


图2 猫科动物分子系统发育树(红色代表化石物种)(依据 Li et al. 2016, Figueiró et al. 2017,

Froese et al. 2017, de Manuel et al. 2020, Lescroart 2021, Trindade et al. 2021 结果)

Fig. 2 Phylogeny of Felidae based on genomic data (species in red represents extinct ones) (Li et al. 2016, Figueiró et al. 2017, Froese et al. 2017, de Manuel et al. 2020, Lescroart 2021, Trindade et al. 2021)

由于猫科动物的保护越来越得到我国政府和国际社会的重视,解决猫科分类的难题迫在眉睫。本文将综合分子和化石两方面证据,还原猫科动物的演化历史,并以此探讨现存猫科物种的分类。

1 现代猫科动物的起源

根据目前的化石证据,最早的猫科动物是原猫(*Proailurus*),它们大概于 2 500 至 2 000

万年前生活在欧洲(Beaumont 1978, Peigné 1999, Werdelin et al. 2010)。原猫产生了两支后裔,一支演化为剑齿虎亚科(Machairodontinae),现在这个亚科已经全部灭绝(Turner et al. 1997, van den Hoek Ostende et al. 2006, Werdelin et al. 2010)。另一支则演化为施泰尔猫(*Styriofelis*),后者又演化为现代猫科动物(Beaumont 1978, Werdelin et al. 2010)。传统的分类习惯将现代猫科动物分为 3 个亚科

(Pocock 1917, Wozencraft 1993, Wozencraft 2005, Kitchener et al. 2017), 即猎豹亚科、豹亚科和猫亚科, 2017 年世界自然保护联盟 (International Union for Conservation of Nature, IUCN) 物种存续委员会 (Species Survival Commission, SSC) 猫科专家组的分类中仍然列出了豹亚科和猫亚科 (Kitchener et al. 2017)。但分子和化石两方面的证据都表明, 现代猫科动物只有 1 200 万年的历史, 而剑齿虎亚科已经有 2 000 万年的演化历史了, 甚至剑齿虎亚科的两个族——剑齿虎族 (Machairodontini) 和刃齿虎族 (Smilodontini), 都各自有 1 800 万年的历史 (Werdelin et al. 2010, Paijmans et al. 2017), 因此有学者认为, 与剑齿虎亚科相比, 现代猫科动物不足以分成两个亚科, 应合并为一个猫亚科 (Turner et al. 1997, 邱占祥等 2004, Hunter 2015)。事实上, 相比起剑齿虎亚科中不同族之间巨大的形态差异, 现代猫科动物之间的差异明显更小, 其都具有圆锥状的犬齿, 犬齿侧面有纵沟, 鼻骨末端尖锐, 眶后突发达, 与剑齿虎相互区分。因此, 从形态证据和分化时间综合考虑, 我们认为, Turner 等 (1997) 和邱占祥等 (2004) 将所有现代猫科动物都归入猫亚科的分类方式更为恰当, 我们遵循该观点, 并将原来的亚科降级为族, 即豹族 (Pantherini) 和猫族 (Felini)。

化石显示, 施泰尔猫是一种中型猫科动物, 体型与今天的金猫 (*Catopuma temminckii*) 相当, 于距今 2 000 至 1 200 万年前生活在欧洲 (Salesa 2012)。然而与化石记录矛盾的是, 分子证据显示现代猫亚科的演化中心并不是欧洲, 而是亚洲, 最可能是东亚 (Johnson et al. 2006, Li et al. 2016)。事实上这可能与东亚地区的化石记录不完备有关。甘肃省临夏盆地石那奴发现的广河假猫 (*Pseudaelurus guanghensis*) 即可能属于施泰尔猫 (曹忠祥等 1990)。现代猫科中云豹 (*Neofelis* spp.) 处在较早分化的位置, 因此现代猫科的共同祖先很可能也是一类类似于云豹的动物, 生活在亚洲东南部的密林

里, 这种环境条件下很难形成化石 (Werdelin et al. 2010, Kitchener et al. 2017)。正因为此, 我们至今仍然不清楚现代猫科到底源自于哪种施泰尔猫, 但分子证据清晰地表明, 它们依次分化出 8 个支系, 并最终演化为今天的约 40 种猫科动物 (Johnson et al. 2006, Li et al. 2016)。下面, 我们按照 8 个支系分化的先后顺序介绍现代猫科的演化历史。

2 现代猫科 8 个支系的演化

2.1 豹支系 (*Panthera* lineage)

分子生物学研究显示, 豹支系是现代猫亚科中最早分化出的一支, 早在距今约 1 200 万年前就与其他猫亚科动物分化了 (Figueiró et al. 2017)。该支系在全球分布非常广泛, 在生态上特化捕食各种大中型有蹄动物 (Sunquist et al. 2002, Kitchener et al. 2017)。该支系在传统的形态学分类中也是一个公认的支系, 过去被单独列为一个豹亚科 (Pocock 1917, Wozencraft 1993, Wozencraft 2005, Kitchener et al. 2017), 我们将它作为猫亚科下的一族——豹族 (Pantherini), 而其他猫亚科动物全部归入猫族 (Felini)。

分子研究显示, 豹支系大约在距今 570 万年前分化为两支 (Li et al. 2016), 分别对应豹族的两个属, 云豹属 (*Neofelis*) 和豹属 (*Panthera*) (Kitchener et al. 2017)。其中, 云豹属一直在东南亚地区演化。云豹属曾长期被认为是一个单型属, 仅包含云豹 (*N. nebulosa*) 一个物种 (Wozencraft 2005), 但近期的形态学和遗传学研究都证实了生活在巽他群岛的云豹实际上是一个独立物种, 即巽他云豹 (*N. diardi*) (Buckley-Beason et al. 2006, Kitchener et al. 2006, Christiansen 2008a, Wilting et al. 2011), 两种云豹分化已有约 200 万年 (Li et al. 2016)。

与云豹属一直留在东南亚发展不同, 豹属扩散到了世界各地 (O'Brien et al. 2007, Li et al. 2016)。大约在距今 460 万年前, 豹属的祖先分化为两个演化支, 一支留在亚洲, 我们称为“亚洲豹类”, 后来演化为虎和雪豹 (*P. uncia*); 另

一支迁居非洲,我们称为“非洲豹类”,后来演化为狮、豹和美洲豹(*P. onca*)(图 3: M1)(Davis et al. 2010, Li et al. 2016, Figueiró et al. 2017)。与分子证据相吻合的是,非洲最早的豹属化石大概于距今 370 万年前产于坦桑尼亚的累托里(Laetoli)遗址(Barry et al. 1987),这说明“非洲豹类”在分化后不久就从亚洲扩散到了非洲。人们在累托里遗址共发现了两种豹属动物,体型大者有狮大小,体型小者则与豹子接近,它们的形态与现存豹属均不相同(Barry et al. 1987, Werdelin et al. 2010)。结合分子测定的年代,它们应该是“非洲豹类”演化支的早期成员。

美洲豹的情况是最为特殊的,虽然今天它生活在中南美,但它却与狮、豹一样起源自非洲(Argant et al. 2011, Jiangzuo et al. 2020),因此也属于“非洲豹类”。分子遗传学研究显示,美洲豹大约在距今 370 万年前与狮、豹的共同祖先分化(Figueiró et al. 2017)。最早的美洲豹类化石发现自南非,其年代为距今 190 万年(Barry et al. 1987)。更新世气候变冷,造就了更加开阔的草原,同时海平面下降导致不同大陆相连,促使这些发源于非洲的豹属动物进行洲际迁徙(Argant et al. 2011, Jiangzuo et al. 2020)。大约在 180 万年前,早期的美洲豹类—

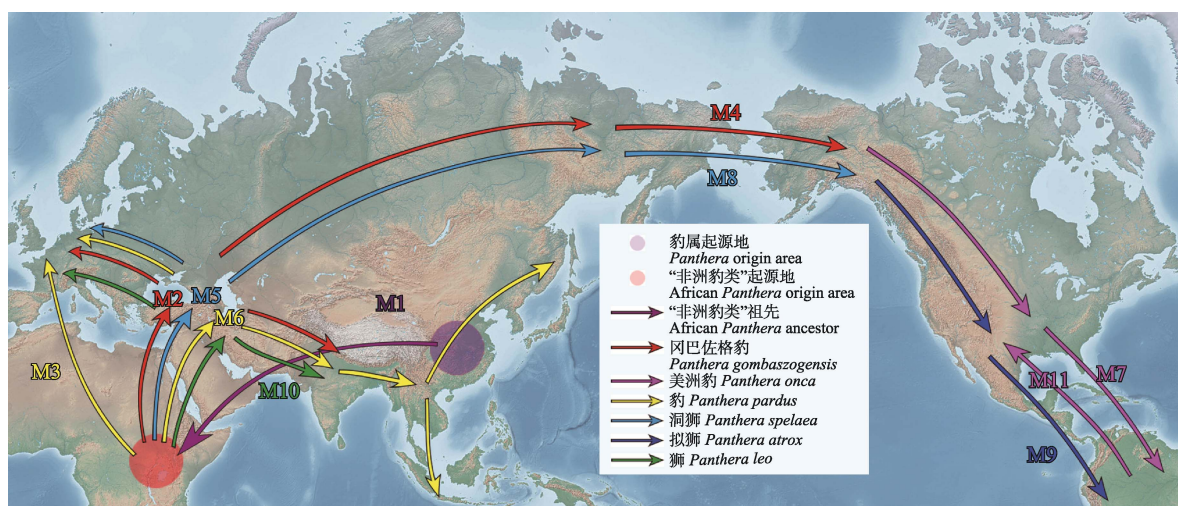


图 3 “非洲豹类”演化历程示意图

Fig. 3 Dispersal of African pantherine cats

M1. 460 万年前,“非洲豹类”的祖先从东亚迁徙到非洲; M2. 180 万年前, 冈巴佐格豹 (*Panthera gombaszogensis*) 从非洲扩散到欧亚; M3. 90 ~ 100 万年前, 豹 (*P. pardus*) 首次进入欧洲; M4. 80 ~ 100 万年前, 冈巴佐格豹进入北美, 演化为美洲豹 (*P. onca*); M5. 60 ~ 80 万年前, 洞狮 (*P. spelaea*) 从非洲迁徙到欧亚大陆, 很快遍布欧亚大陆北部, 将冈巴佐格豹取代; M6. 50 ~ 60 万年前, 豹第二次进入欧亚大陆, 很快遍布欧洲和亚洲南部; M7. 40 万年前, 美洲豹进入南美; M8. 16 万年前, 洞狮进入北美, 演化为拟狮 (*P. atrox*); M9. 晚更新世, 拟狮扩散到南美; M10. 10 万年前, 现代狮 (*P. leo*) 起源于非洲, 并在 4.5 万年前进入西南亚和欧洲; M11. 在 1.2 万年前的更新世末, 洞狮、拟狮和北美的美洲豹灭绝, 南美的美洲豹重新扩散到北美。

M1. 4.6 Myr, dispersal of the “African pantherine cats” from East Asia to Africa; M2. 1.8 Myr, dispersal of *Panthera gombaszogensis* from Africa to Eurasia; M3. 0.9 - 1 Myr, dispersal of *P. pardus* from Africa to Europe; M4. 0.8 - 1 Myr, dispersal of *P. gombaszogensis* in North America and evolved into *P. onca*; M5. 0.6 - 0.8 Myr, dispersal of *P. spelaea* from Africa to Eurasia and spread over northern Eurasia, displacing *P. gombaszogensis*; M6. 0.5 - 0.6 Myr, dispersal of modern *P. pardus* entered Eurasia, and spread all over Europe and southern Asia; M7. 0.4 Myr, dispersal of *P. onca* in South America; M8. 0.16 Myr, dispersal of *P. spelaea* entered North America and evolved into *P. atrox*; M9. In the Late Pleistocene, dispersal of *P. atrox* to South America; M10. *P. leo* originated in Africa at 0.1 Myr and entered Southwest Asia and Europe at 0.045 Myr; M11. The extinction of *P. spelaea*, *P. atrox* and *P. onca augusta* from North America at the end of the Pleistocene 0.012 Myr, and dispersal of modern *P. onca* from South America to North America.

—冈巴佐格豹 (*P. gombaszogensis*) 出现在欧洲与西亚, 它的体型比现代美洲豹略大, 是第一种进入欧洲的豹属动物 (图 3: M2) (Hemmer et al. 2010, Argant et al. 2011)。冈巴佐格豹在 80 ~ 100 万年前扩散到北美, 产生奥古斯塔美洲豹 (*P. onca augusta*) (图 3: M4), 最终于约 40 万年前进入南美, 演化为现代美洲豹 (Argant et al. 2011) (图 3: M7)。后来由于环境变迁, 以及受到后崛起的狮的竞争, 冈巴佐格豹最终于 30 ~ 40 万年前灭绝 (Argant et al. 2007, Argant et al. 2011, Jiangzuo et al. 2020)。通过对线粒体基因进行分析发现, 现生美洲豹的共同祖先大概在距今 30 ~ 50 万年生活在南美北部 (Eizirik et al. 2001)。距今 1.2 万年前的更新世末灭绝事件导致生活在北美和中美的奥古斯塔美洲豹灭绝 (Moreno et al. 2015), 今天生活在这些地区的美洲豹种群, 都是来自南美的迁居者的后裔 (图 3: M11) (Eizirik et al. 2001)。

尽管豹的外貌看起来和美洲豹非常近似, 但实际上它和狮的亲缘关系更近 (Davis et al. 2010, Li et al. 2016, Figueiró et al. 2017)。分子生物学证据显示, 豹和狮直到大约 260 万年前才分歧 (Figueiró et al. 2017), 而非洲最早的豹类化石出现在距今 190 万年前 (Geraads 1997, Werdelin et al. 2010)。从化石记录看, 豹从距今 90 ~ 100 万年前起开始向欧亚大陆扩散 (Turner et al. 1997, Werdelin et al. 2010) (图 3: M3), 其后的几十万里, 豹可能多次进入欧洲 (Stein et al. 2013)。有学者将更新世欧洲的豹识别为多个不同亚种, 其中晚更新世的豹被称为洞豹 (*P. pardus spelaea*), 在形态上与今天的波斯豹 (*P. pardus tulliana*) 最相似 (Stein et al. 2013)。洞豹曾与洞狮 (*P. spelaea*)、洞熊 (*Ursus spelaeus*) 和洞斑鬣狗 (*Crocuta spelaea*) 等多种大型食肉动物共同生活在冰河世纪的欧洲 (Stein et al. 2013), 直到全新世初才灭绝 (Sauqué et al. 2013)。亚洲的豹也来源于非洲, 分子证据显示, 现生所有亚洲豹都产生于距今 50 ~ 60 万年前来自非洲的一次扩散

事件 (图 3: M6) (Paijmans et al. 2021), 它们进入亚洲后因高山、沙漠等地理屏障的隔离, 产生了众多不同地理亚种 (Miththapala et al. 1996, Uphyrkina et al. 2001), 因而其遗传多样性远远低于现生非洲豹 (Pecnerova et al. 2021)。值得指出的是, 现生豹出现在亚洲大陆和爪哇, 而不见于位于它们中间的苏门答腊。从化石记录来看, 苏门答腊在 12 万年前是有豹的 (Tougaard 2001, Louys 2012), 大约 7.4 万年前多巴超级火山的大规模爆发, 导致岛上的豹灭绝 (Wilting et al. 2016)。后来, 由于苏门答腊中小型有蹄动物的密度低于爪哇 (Meijaard 2004), 豹因生长、繁殖效率低而无法在与豺 (*Cuon alpinus*)、云豹和金猫的竞争中取胜, 因此没有能够重返该岛生活 (Seidensticker 1986, Meijaard 2004, Volmer et al. 2017)。与狮、美洲豹不同, 豹从未进入过新大陆 (Turner et al. 1997)。

目前已知最早的狮类化石来自距今 120 ~ 180 万年前的坦桑尼亚 (Hemmer 2011, Deino 2012)。从化石记录看, 早期的狮类一直生活在非洲, 直到大约 60 ~ 80 万年前, 一部分狮进入欧亚演化为洞狮 (图 3: M5) (Marciszak et al. 2010, Hemmer 2011, Sotnikova et al. 2014), 而留在非洲的那部分狮则成为现代狮的祖先 (Barnett et al. 2014, Bertola et al. 2016, de Manuel et al. 2020)。de Manuel 等 (2020) 运用分子生物学研究手段, 计算出洞狮与现代狮分化于距今 47 万年前, 比化石证据显示的洞狮出现年代要明显晚一些。de Manuel 等 (2020) 以狮的一个世代为 5 年计算, 得出洞狮与现代狮分化了 94 000 代。然而 5 年一代其实是一个引用错误, 狮的平均世代实际上为 7 年左右 (Black et al. 2013), 这样洞狮与现代狮的分化大概在 66 万年, 与化石记录吻合。洞狮在大约 16 万年前进入北美, 演化为拟狮 (*P. atrox*) (图 3: M8) (Harington 1969, Hemmer 2011, Froese et al. 2017)。晚更新世的岩画表明洞狮与现代狮外貌不同, 没有或只有很少的鬃毛 (Chauvet et al. 1996, Yamaguchi et al. 2004)。有关洞狮、

拟狮是一个独立物种，还是现代狮的亚种，学界一直争论至今。现在分子和化石证据一致认为，洞狮与现代狮在大约 60~80 万年前分歧，单看分歧时间仍在一个物种的范围内，例如，非洲豹和亚洲豹分化已经有 50~60 万年 (Paijmans et al. 2021)，它们目前仍是公认的同一个物种。但是，分子测序发现洞狮与现代狮是两个不同的演化支，自分化之后就没有再发生过杂交 (Burger et al. 2004, de Manuel et al. 2020)，而且它们长期适应不同环境导致形态差异显著，以致于有些学者一度将它们归入虎、美洲豹或者豹一类 (Groiss 1996, Christiansen 2008b, Christiansen et al. 2009, King et al. 2014)，因此我们建议将洞狮作为一个独立物种。拟狮与洞狮的分化时间很短，但是存在一些形态学差异 (Merriam et al. 1932)，二者应该作为不同的物种还是同一个物种的不同亚种，有待进一步研究。

很多史前狮类体重可以达到 300~400 kg，这样的个体并非孤例，而是来自不同时代，几乎遍布狮类的整个分布区，因此狮类是有史以来最大的猫科动物之一 (Merriam et al. 1932, Hendeby 1972, Anyonge 1993, Sorkin 2008, Christiansen et al. 2009, Kitchener et al. 2010, Marciszak et al. 2014, Sabol 2014, Manthi et al. 2017)。狮类还一度是世界上分布最广的陆生哺乳动物之一，它们从非洲出发，经欧亚和北美，一直扩散到南美的巴塔哥尼亚高原 (图 3: M9) (Barnett et al. 2009, Werdelin et al. 2010, Hemmer 2011, Barnett et al. 2014, Chimento et al. 2017)，唯独在华南和东南亚地区不见踪影，可能与来自虎的竞争有关 (Werdelin et al. 2010)。在距今 1.2 万年前的更新世末灭绝事件中，北方草原的崩溃导致大型食草动物大量减少，高度依赖大型猎物的洞狮和拟狮也随之灭绝，生活在非洲和西南亚的现代狮就成为该家族仅存的硕果 (Turner et al. 1997, Hemmer 2011)。根据 de Manuel 等 (2020) 的分子生物学研究，我们可以计算出出现代狮的最晚共同祖

先于距今 10 万年前生活在非洲，而今天的亚洲狮是在大约 4.5 万年前从北非迁居而来的 (图 3: M10) [根据 Black 等 (2013) 修正世代长度后的结果]。

虎的祖先一般认为是一种名为古中华虎 (*P. palaeosinensis*) 的动物 (Hemmer 1967, Hemmer 1987)，它的体型只有豹或美洲豹大小，大约在 200 多万年前生活在中国的华北和西北地区 (邱占祥等 2004, Christiansen 2008b, Mazak 2010, Mazak et al. 2011)。最早的 *P. tigris* 化石产自陕西蓝田 (胡长康等 1978)，其年代为距今 115~130 万年 (Qiu 2006)。早期的虎在亚洲东部扩散很快，于大约 70~80 万年前抵达爪哇 (Kitchener et al. 2010)。但分子生物学研究显示，现代虎的冠群起源很晚，其共同祖先于距今 7~11 万年前生活在华南地区 (Liu et al. 2018)。在大约 7.4 万年前，苏门答腊的多巴超级火山大规模爆发，导致巽他地区的古虎灭绝，现代虎的祖先在灾后迁居到此地，重建了今天的巽他虎种群 (Liu et al. 2018)。与 3 种“非洲豹类”多次进行洲际迁徙不同，虎从未离开过亚洲，它的发展长期局限在东亚和东南亚，这可能与虎高度依赖丛林环境有关 (Kitchener et al. 2010, Werdelin et al. 2010)。有证据表明，虎在晚更新世才扩散到南亚和东北亚，在全新世初期才进入中亚和西亚 (Liu et al. 2018)。虽然虎从来没有能够走出亚洲，但它曾经踏着陆桥登上了亚洲东部的很多岛屿，如日本群岛、巽他群岛、斯里兰卡和菲律宾群岛都发现过虎的化石，不过除巽他群岛的苏门答腊、爪哇和巴厘 3 个岛外，其他岛上的虎早在人类文明出现以前就已经绝迹 (Shikama et al. 1958, Shikama et al. 1963, Takai et al. 1966, Medway 1977, Turner et al. 1997, Meijaard 1999, Manamendra-Arachchi et al. 2005, Piper et al. 2008, van der Geer et al. 2011, Liu et al. 2018)。

雪豹代表了豹支系适应高山环境的一个分支，因头骨外形独特和不能吼叫这一特点，它长期被排斥在豹属之外，单列一个雪豹属

(*Uncia*) (Pocock 1917, Wozencraft 1993, Wozencraft 2005)。但基因测序证实了它与虎的姐妹群关系, 因此现在它已经被并入豹属 (Johnson et al. 2006, Davis et al. 2010, Li et al. 2016, Figueiró et al. 2017, Kitchener et al. 2017)。近期对细胞核基因组的分析结果表明, 雪豹与虎大概在 350 万年前分化 (Figueiró et al. 2017)。然而, 仅决定于母系血统的线粒体 DNA 分析结果却显示, 雪豹与狮、豹的亲缘关系更近, 它们的共同母系祖先生活在距今 210 万年前 (Li et al. 2016)。这说明, 雪豹的祖先在与虎分化之后, 可能与狮、豹的共同母系祖先发生了杂交, 而后雌性后代又与父本发生了很多代回交。目前尚未找到这次杂交事件的化石证据, 但由于雪豹从未进入过非洲, 这次杂交应该发生在亚洲。我们可以推断出, 当时豹属物种之间尚未形成生殖隔离, 而雪豹种群很可能正处在一个瓶颈期, 以致于这次基因渗入(introgression)后果非常严重, 使雪豹的母系血统完全被“狮-豹支系”所取代 (Li et al. 2016)。雪豹的化石记录非常稀少, 在上新世和早更新世没有确切记录 (Hemmer 2022); 出土于巴基斯坦北部、年代为 120 ~ 140 万年前的化石材料, 曾被认为应归属于雪豹 (Turner et al. 1997), 但裂齿形态显示其更可能的归属是豹或山狮[此处“山狮”实际上是维氏豹 (*Viretailurus pardoides*)] (Hemmer 2022)。雪豹在中更新世也只有两个下颌记录, 一个来自法国东比利牛斯省的 Arago 洞穴 (Hemmer 2022), 另一个来自中国北京的周口店第 3 点 (Pei 1936, Kurtén et al. 1960), 这两个记录表明, 雪豹在中晚更新世的分布远比今天广阔。

2.2 狞猫支系 (Caracal lineage)

狞猫支系包括 3 种非洲的中型猫科动物, 狞猫 (*Caracal caracal*)、非洲金猫 (*Profelis aurata*) 和薮猫 (*Leptailurus serval*), 该支系是现代猫亚科第二个分化出来的支系, 也是猫族中最早分化的一支 (Li et al. 2016)。该支系的祖先早在 1 070 万年前就与其他猫族动物分歧

了, 它可能在晚中新世从亚洲迁徙到非洲, 随后在非洲适应辐射 (Johnson et al. 2006, O'Brien et al. 2007, Li et al. 2016)。分子生物学研究显示, 该支系中薮猫最早分化, 大概分化于 630 万年前, 而狞猫和非洲金猫直到大约 180 万年前仍有着相同的祖先 (Li et al. 2016)。非洲最早的狞猫支系化石可追溯至距今 400 万年前, 结合分子确定的分歧时间来看, 这些化石可能是早期的薮猫类, 也可能是狞猫、非洲金猫这个演化支的基底成员 (Werdelin et al. 2010)。

狞猫支系的 3 种动物形态各异, 传统的分类习惯将它们归入为 3 个不同的属 (Wozencraft 2005)。早期的形态学研究一般认为非洲金猫与金猫是近亲 (Pocock 1917, Pocock 1939), 而狞猫与猞猁 (*Lynx spp.*) 是近亲 (Severtzov 1858, Pocock 1917)。在分子系统学研究证实这 3 种非洲猫科动物具有较近的亲缘关系之后, Johnson 等 (2006) 提出将它们 3 个都归入狞猫属 (*Caracal*)。Kitchener 等 (2017) 考虑到薮猫分化较早, 提出将薮猫单列一属 (薮猫属 *Leptailurus*), 而将狞猫和非洲金猫都归入狞猫属。我们认为, 虽然系统发育以及分化时间是分类的重要标准, 但却不是唯一标准, 分类更重要的是反映演化过程中实际发生的形态学分异和多样性 (Mayr et al. 2002, 张弥曼等 2015)。尽管非洲金猫和狞猫的分歧时间不长, 但它们形态差异显著 (如图 4, 非洲金猫外鼓骨很小, 而狞猫相对较大), 生态习性也有所不同 (分别适应森林和草原环境)。基于形态学和生态学不支持将它们归于一属, 因此我们建议恢复非洲金猫属 (*Profelis*), 按传统将狞猫支系的 3 个物种归于 3 个不同的属之中。

2.3 虎猫支系 (Ocelot lineage)

虎猫支系大约在 980 万年前与猞猁、山狮 (*Puma concolor*) 和家猫的共同祖先分化 (Li et al. 2016), 与其他猫科动物有 38 条染色体不同的是, 该支系成员都只有 36 条染色体, 这一特征可能源自该支系分化早期的一次染色体变异 (Werdelin 1989)。在中新世末到早上



图4 非洲金猫 (*Profelis aurata* AMNH M 89441, a1 ~ 3) 与狞猫 (*Caracal caracal* USNM 182310, b1 ~ 3) 的头骨对比

Fig. 4 Cranial comparison of *Profelis aurata* AMNH M 89441 (a1 - 3) and *Caracal caracal* USNM 182310 (b1 - 3)

新世，海平面下降导致欧亚和北美大陆之间的白令海峡露出地表 (Haq et al. 1987)，虎猫支系的祖先可能在这一时期从亚洲进入北美 (Werdelin et al. 2010, Li et al. 2016)。在北美发现了一些这一时期的中小型猫科动物化石，包括‘*Felis*’ *lacustris*、‘*Felis*’ *rexroadensis*、‘*Felis*’ *longignathus* 和‘*Felis*’ *proterolyncis*，虽然目前没有确切证据，但其中一些可能代表了虎猫支

系的早期成员 (Werdelin et al. 2010)。在上新世末、更新世初，海平面再次下降导致南、北美洲通过巴拿马陆桥相连接 (Haq et al. 1987, Woodburne 2010)，虎猫支系又趁势南下，成为第一批进入南美的猫科动物，并最终在这里演化成为至少 9 种中小型猫科动物 (Johnson et al. 2006, O’Brien et al. 2007, Werdelin et al. 2010, Li et al. 2016)。

由于缺少化石证据，虎猫支系适应辐射的时间和地点尚不明确。早期学者认为，虎猫支系直到进入南美之后才分化（Werdelin 1989）。但是，Trindade 等（2021）的基因组测序结果显示，该支系可能早在大约 460 万年前就已经开始分化为两个演化支。其中一个演化支大概在 450 万年前又进一步分化，而另一个演化支则在约 410 万年前分化出虎猫（*Leopardus pardalis*）和长尾虎猫（*L. wiedii*）。如果分子测定的年代准确，那上述分化均发生在南北美大陆连接之前（Haq et al. 1987, Woodburne 2010），这说明虎猫支系在北美就已经有了一定程度的分化，巴拿马陆桥形成之后，该支系的各演化支又相继进入南美进一步演化。

基因组测序结果确定山原猫（*L. jacobita*）属于虎猫支系，并且与虎猫、长尾虎猫的亲缘关系最近（Li et al. 2016, Lescroart 2021），然而它的具体系统发育位置和分化年代尚存在很大的不确定性。Li 等（2016）的研究认为，山原猫是虎猫和长尾虎猫的外群，而 Lescroart（2021）的初步结果则显示，虎猫可能才是它们 3 个中最基础的一员，山原猫和长尾虎猫是姐妹群，但同时发现两者之间的联系非常不稳定。

分子系统学研究显示，南美草原猫（*L. colocolo*）与“小斑虎猫”、南美林猫（*L. guigna*）和乔氏猫（*L. geoffroyi*）的亲缘关系最近，并且是这个演化支中最早分化出来的一员（Li et al. 2016, Lescroart 2021, Trindade et al. 2021），Trindade 等（2021）的分子测序结果显示，它分化于距今 450 万年前。南美草原猫的分类争议主要在种级及种下分类。Garcia-Perea（1994）依据形态特征，将草原猫划分为 3 个物种，而 Nascimento 等（2021）综合形态特征和线粒体 DNA 两方面证据，将该种划分为 5 个物种。目前尚未对草原猫做过系统的细胞核基因组测序。线粒体 DNA 测序结果表明，尽管草原猫确实存在明显的种内遗传学差异，但这些差异可能达不到种一级的水平（Johnson et al. 1999, Cossios et al. 2009, Ruiz-García et al. 2013）。现

生草原猫的最晚共同祖先只有大约 50 ~ 80 万年的历史（Cossios et al. 2009, da Silva Santos et al. 2018, Nascimento et al. 2021），而分歧最晚的两个种群——潘塔纳种群和乌拉圭种群，分化时间只有 26 ~ 28 万年（da Silva Santos et al. 2018, Nascimento et al. 2021），如此短暂的分化时间似乎不足以分出那么多的物种。在没有新的证据之前，我们暂时采用 IUCN/SSC 猫科专家组的观点，将草原猫复合群整体作为一个物种，即南美草原猫（*Leopardus colocola*）（Kitchener et al. 2017），而将 Nascimento 等（2021）列出的 5 个种群作为亚种，即智利中部的指名亚种（*L. c. colocola*）、从厄瓜多尔到阿根廷西北的北方亚种（*L. c. garleppi*）、阿根廷和智利最南端的南方亚种或潘帕斯亚种（*L. c. pajeros*）、巴西中部和巴拉圭的巴西亚种或潘塔纳亚种（*L. c. braccatus*）以及巴西南部、乌拉圭和阿根廷东北的乌拉圭亚种（*L. c. munoai*）。

最近的分子生物学研究显示，原本被认为是单独物种的“小斑虎猫”实际上包含了多个物种（Trigo et al. 2008, Trigo et al. 2013, Li et al. 2016, Kitchener et al. 2017, Lescroart 2021, Trindade et al. 2021），这一点已经得到形态学方面的印证（Nascimento et al. 2017）。Nascimento et al.（2017）综合了形态学和分子生物学结果重新修订了“小斑虎猫”的分类，将其拆分为 3 个物种：中美、南美北部和西部的北小斑虎猫（*L. tigrinus*），巴西东部和中部的东小斑虎猫（*L. emiliae*），以及巴西南部、乌拉圭和阿根廷东北的南小斑虎猫（*L. guttulus*）。南美的几条大河，如亚马孙河、拉普拉塔河-巴拉那河，构成了小斑虎猫扩散的地理屏障。几种“小斑虎猫”甚至不是姐妹群，基因组测序结果显示，与北小斑虎猫相比，东小斑虎猫、南小斑虎猫与乔氏猫、南美林猫亲缘关系更近（Li et al. 2016, Lescroart 2021, Trindade et al. 2021）。上述分子证据表明，原来作为一个物种的“小斑虎猫”是一个并系群，“小斑虎猫”与乔氏猫、南美林猫加在一起才构成一个单系

群,其中北小斑虎猫无疑处于最基础的位置(Li et al. 2016, Lescroart 2021, Trindade et al. 2021),在距今约 250 万年前分化(Trindade et al. 2021)。但另外 4 个物种的系统位置尚难确定,Trindade 等(2021)的结果显示,它们在大约 200 万年前分化为两支,其中一支在 150 万年前继续分化,演化为今天的东小斑虎猫与南小斑虎猫;另一支则在 180 万年前分化,最终演化为今天的乔氏猫和南美林猫。然而,Lescroart (2021)的研究却认为乔氏猫与东小斑虎猫、南小斑虎猫关系较近,而与南美林猫较远。同时,由于之前的研究均都没有涵盖南美东北部和西南部的样本,“小斑虎猫”的分类仍然有很大的不确定性(Lescroart 2021, Trindade et al. 2021)。显然,小斑虎猫复合群的分类和系统发育有待于进一步研究,但过去将“小斑虎猫”作为一个物种很明显是不科学的,在没有更多新证据之前,我们暂时采用 Nascimento 等(2017)的意见,将原“小斑虎猫”拆分成 3 个物种,这也是目前最恰当的一种分类方式。

尽管虎猫支系的冠群在 8 个支系中相对较年轻,但物种多样性却是最高的,这可能是该支系在长期隔绝的南美地区演化、缺乏竞争所致。同样,虎猫支系可能也是演化历程最复杂的一个支系,由于该支系各个物种都主要在南美演化,经常发生接触,再加上它们分歧时间较短,很容易发生杂交(Li et al. 2016)。分子测序发现,南小斑虎猫和乔氏猫在巴西南部存在稳定的杂交区(Trigo et al. 2008, Trigo et al. 2013),东小斑虎猫与南美草原猫、乔氏猫在古代都曾发生过杂交(Li et al. 2016)。过去很多学者依据形态学差异,将虎猫支系的物种划分为多个属,包括虎猫属(*Leopardus*)、乔氏猫属(*Oncifelis*)、草原猫属(*Lynchailurus*)和山原猫属(*Oreailurus*)(Hemmer 1978, Wozencraft 1993, Garcia-Perea 1994),但后来的学者考虑到该支系各物种分歧较晚且曾经多次发生杂交,支持将它们归入同一个属之中(Johnson et al.

2006, Li et al. 2016, Kitchener et al. 2017)。虎猫支系在属一级的分类有待进一步研究,在此我们暂时采用 IUCN/SSC 猫科专家组的观点,将虎猫支系全部物种归入到虎猫属之中(Kitchener et al. 2017)。

2.4 金猫支系 (Bay cat lineage)

金猫支系包括主要生活在东南亚的至少 3 种中小型猫科动物,云猫(*Pardofelis marmorata*)、金猫和婆罗洲金猫(*Catopuma badia*)(Johnson et al. 2006, Li et al. 2016)。Johnson 等(2006)构建的现代猫科系统发育树上,将金猫支系放在了紧随豹支系、第二个分化的位置。而 Li 等(2016)更为全面、数据量更大的新研究则认为,金猫支系与猓狸支系是姐妹群,而猓狸支系和虎猫支系在猫族中处在更为基础的位置。Li 等(2016)认为,金猫、猓狸的共同祖先与山狮、家猫的共同祖先在距今 880 万年前分化,而金猫支系与猓狸支系的分道扬镳则发生在约 810 万年前。此外,仅决定于父系血统的 Y 染色体分析结果支持金猫支系与豹支系是姐妹群,这可能是由于金猫支系的祖先在刚与猓狸支系分化开的时候,就很快与豹族大猫的父亲祖先发生了大规模杂交,导致金猫支系的父系血统完全被豹支系所取代(Li et al. 2016)。

金猫支系包括两个属,云猫属(*Pardofelis*)和金猫属(*Catopuma*),分子证据表明两个属大概在距今 550 万年前分歧(Li et al. 2016)。在分子系统学应用于猫科分类研究之前,很少有学者意识到这两个属是近亲。云猫过去常被与云豹归类在一起(Hemmer 1978, Herrington 1986, Salles 1992, Wozencraft 1993),实际上,它与云豹相似的头骨形态和毛皮颜色只是猫亚科的祖征,而非共同衍征;由于它们长期在东南亚地区演化,因而保留了更多祖征,并不能说明二者近缘关系近(Werdelin et al. 2010)。云猫属长期被认为是一个单型属(Wozencraft 1993, Wozencraft 2005),但 Luo 等(2014)的分子研究显示,北方大陆的云猫与马来半岛、巽他群岛的云猫遗传差异很大,分化可能已达

到 180 万年。虽然目前因取样不足，尚难以定论，但未来的研究可能会将其拆分成不同物种（Kitchener et al. 2017）。

金猫属包括金猫和婆罗洲金猫两个物种，它们的最晚共同祖先可追溯到距今 330 万年前。后来，婆罗洲金猫特化在热带雨林中生活，渐渐被孤立在婆罗洲。而金猫仍与其祖先一样能适应多种生境，因而分布要广阔得多（Patel et al. 2016）。与云猫的现生种群拥有悠久的历史不同，金猫的现生种群非常年轻，至今只有 11 万年的历史（Patel et al. 2016），这点与虎情况相似。同样与虎一致的是，约 7.4 万年前多巴火山的大规模爆发也消灭了巽他地区的金猫，现在巽他地区的金猫都是从北方迁来的少数个体的后裔，导致其遗传多样性比较低（Patel et al. 2016）。这一点也反映在它们的外形上，中国和中南半岛的金猫都有红、灰、花斑和黑 4 种色型，而马来半岛和苏门答腊只有红和灰两种色型（Patel et al. 2016）。

2.5 猞猁支系（*Lynx lineage*）

猞猁支系仅包含一属——猞猁属（*Lynx*），现存 4 个物种，欧亚猞猁（*L. lynx*）、伊比利亚猞猁（*L. pardinus*）、加拿大猞猁（*L. canadensis*）和短尾猫（*L. rufus*）（Li et al. 2016）。化石记录显示，目前已知最早的猞猁是伊西铎猞猁（*L. issiodorensis*），它在约 350 ~ 200 万年前生活在欧亚大陆北部（图 5：M3），与现代猞猁相比，它的头骨更加狭长，四肢也更为粗短，更接近于典型猫属的构造。过去曾认为伊西铎猞猁就是现存 4 种猞猁的共同祖先（Kurtén 1978, Werdelin 1981），然而最新的分子生物学研究显示，短尾猫早在距今 350 万年前就从猞猁属的演化主干上分离了，早于伊西铎猞猁的出现年代（Li et al. 2016），因此伊西铎猞猁应该不是短尾猫的祖先，但可能是另外 3 种猞猁的祖先。

猞猁属现存的 4 种成员中，短尾猫是最先分化的，但 3 种“猞猁”的分化先后存在争议，采用不同的分析方法将得到不同结论，这是因为这 3 个物种的分化时间相隔非常近（Beltrán

1996, Johnson et al. 2004）。近年来随着研究的深入，越来越多学者认为加拿大猞猁在它们 3 个中最先分化，而伊比利亚猞猁和欧亚猞猁是姐妹群（Johnson et al. 2004, Johnson et al. 2006, Li et al. 2016）。然而这些研究同时也指出，这三者的分化时间的确非常接近，都发生大约 150 万年前（Johnson et al. 2004, Johnson et al. 2006, Li et al. 2016）。研究同时发现，欧亚猞猁与加拿大猞猁在更新世时期曾经通过白令陆桥进行接触，并发生了杂交，导致它们之间存在基因渗入现象，这使得 3 种猞猁之间的关系变得更加混乱（Li et al. 2016）。

有关猞猁属的起源和早期扩散历史，目前尚无定论。Werdelin（1981）曾提出“非洲起源说”，理由是曾在非洲发现过距今 400 万年前的伊西铎猞猁化石，然而这些化石保存了太少的形态学特征，很难定性，实际上更可能属于狞猫支系（Werdelin et al. 2010），因此“非洲起源说”是缺乏依据的。近年来，一些分子生物学家基于现存最基础的两种猞猁属成员都生活在北美这一事实，提出了“北美起源说”，认为猞猁祖先是与虎猫祖先一同进入北美，在北美先分化出了短尾猫和加拿大猞猁之后，又返回欧亚大陆进一步分化产生欧亚猞猁和伊比利亚猞猁（Johnson et al. 2006, O'Brien et al. 2007, Li et al. 2016）。但是，这一观点目前无法得到化石证据的支持；早期的猞猁化石主要发现于欧亚大陆（Werdelin 1981）。而分子研究显示 3 种“猞猁”的两次分化时间非常接近，这暗示着它们应该在同一地起源，而这个起源地显然更可能是亚洲。根据分子系统发育的证据，猞猁的姐妹群不是虎猫支系，而是金猫支系（Li et al. 2016），后者一直在亚洲东南部演化。综上所述，我们认为猞猁支系最可能的起源地是东亚（图 5：M1）。

我们推测，形似短尾猫的猞猁属基底成员也曾经在东亚地区生活过，只是后来灭绝了，暂时没有发现化石。而短尾猫和加拿大猞猁如今都生活在北美，实际上代表了两次不同的

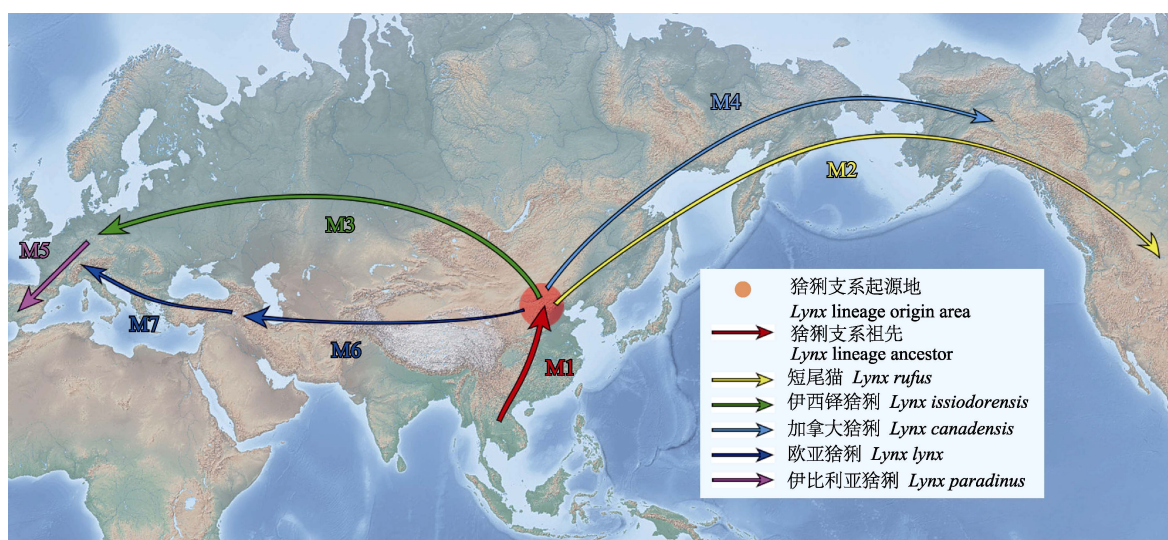


图5 猞猁支系的演化历程示意图

Fig. 5 Dispersal of Lynx lineage

M1. 810 万年前, 猞猁支系与金猫支系分歧; M2. 350 万年前, 短尾猫 (*Lynx rufus*) 分歧, 并进入北美; M3. 350 ~ 200 万年前, 伊西铎猞猁 (*Lynx issiodorensis*) 生活在欧亚大陆北部; M4. 150 万年前, 加拿大猞猁 (*Lynx canadensis*) 分化, 并在中更新世晚期迁徙到北美; M5. 150 万年前, 欧洲的伊西铎猞猁演化为伊比利亚猞猁 (*Lynx pardinus*); M6. 150 万年前, 亚洲的伊西铎猞猁演化为欧亚猞猁 (*Lynx lynx*); M7. 中更新世晚期, 欧亚猞猁进入欧洲并不断扩散, 导致伊比利亚猞猁分布渐渐退缩。

M1. 8.1 Myr, divergence of Lynx lineage and Bay Cat lineage; M2. 3.5 Myr, divergence and arrival of North America *Lynx rufus*; M3. 3.5 - 2 Myr, *Lynx issiodorensis* in northern Eurasia; M4. 1.5 Myr, divergence and later arrival of *Lynx canadensis* to North America; M5. 1.5 Myr, divergence of *Lynx issiodorensis* into *Lynx pardinus* in Europe; M6. 1.5 Myr, divergence of *Lynx issiodorensis* into *Lynx lynx* in Asia; M7. Arrival of *Lynx lynx* in Europe in the late Middle Pleistocene, resulting in a gradual distribution retreat of *Lynx pardinus*.

扩散事件, 与 Werdelin (1981) 依据化石还原的猞猁属进入北美的过程相符。大概在晚上新世, 早期猞猁属成员迁居北美产生了短尾猫 (图 5: M2), 后来随着气候变冷, 北美大陆冰川将短尾猫的分布长期限制在北美南部, 从那时起短尾猫就演化为一种泛化的食肉动物, 可以适应多种栖息地, 以各种各样的猎物为食 (Werdelin 1981, Anderson et al. 2003)。但由于墨西哥以南的地区已经被虎猫抢先占领, 短尾猫无法再继续南下扩张 (Sánchez-Cordero 2008)。而加拿大猞猁直到中更新世才进入北美大陆 (图 5: M4), 早先已经在北美南部定居的短尾猫通过竞争排挤了加拿大猞猁, 使它无法向南方扩散 (Werdelin 1981, Anderson et al. 2003)。有观点认为, 在更新世, 加拿大猞猁从未踏上过北美大陆冰川以南的土地 (Guthrie

1990, Pielou 1991)。更新世末大陆冰川消退, 短尾猫和加拿大猞猁各自扩展了自己的分布, 形成了今天的分布格局, 它们在美国、加拿大两国交界区的很多地方相遇, 并产生了杂交 (Schwartz et al. 2004, Homyack et al. 2008, Koen et al. 2014)。

综合化石和分子两方面的证据, 大约在 150 万年前 (Johnson et al. 2004, Li et al. 2016), 伊西铎猞猁在欧洲演化为伊比利亚猞猁 (图 5: M5), 在亚洲则演化为欧亚猞猁 (图 5: M6) (Werdelin 1981)。更新世时期伊比利亚猞猁的分布远比今天广阔, 在中欧、南欧很多地方都发现过化石。当时的伊比利亚猞猁被认为是一个独立亚种, 体型比现生种群更大, 和欧亚猞猁相当, 称为洞伊比利亚猞猁 (*L. pardinus speleus*) (Werdelin 1981, Kurtén et al. 1987,

Sommer et al. 2006)。早期的欧亚猞猁主要生活在亚洲，可能在中更新世晚期才进入欧洲（图 5: M7）（Rueness et al. 2014），它进入欧洲后逐渐取代了大部分地区的伊比利亚猞猁，到中世纪时期伊比利亚猞猁的分布就被限制在伊比利亚半岛南部这一隅之地（Rodríguez-Varela et al. 2016）。近代以来由于人类对伊比利亚猞猁本身及其主要猎物——穴兔（*Oryctolagus cuniculus*）的滥捕滥杀，伊比利亚猞猁陷入了濒临灭绝的境地，IUCN 在 2002、2006 和 2008 年的评定中，伊比利亚猞猁都被评定为极危级，是唯一一种被评定为极危级的猫科物种。虽然在 2015 年的评级中，伊比利亚猞猁的濒危等级已降级为濒危级，但由于数量稀少、分布狭窄以及种群遗传多样性极低，伊比利亚猞猁被普遍认为是灭绝风险最高的猫科动物（Rodríguez et al. 2015）。

2.6 猎豹支系（Cheetah lineage）

分子生物学研究显示，猎豹支系大约在 820 万年前与豹猫、家猫的共同祖先发生分化，该支系包括三种外形迥异的猫科动物，体型大而纤细的猎豹（*Acinonyx jubatus*）、体型大而较粗壮的山狮以及体型较小的细腰猫（*Herpailurus yagouaroundi*）（Li et al. 2016）。猎豹的形态在猫科中十分独特，以致于很多学者都误认为它是猫科中最早分化的一种，长期将它列为一个单独的亚科——猎豹亚科（Pocock 1917, Wozencraft 1993, Wozencraft 2005）。然而最新的分子遗传学研究却否定了这种说法，新研究发现猎豹的分化并没有那么久远，它与山狮、细腰猫共同构成了猎豹支系，而该支系是现代猫科中分化较晚的一支——在 8 个支系中第 6 个分化出来，因此猎豹作为独立亚科的地位被取消（Li et al. 2016, Kitchener et al. 2017）。

过去很多学者认为猎豹支系起源于北美，理由是山狮和细腰猫都生活在新大陆，而在北美也发现了史前“猎豹”的化石（Adams 1979）。Adams（1979）认为北美的猎豹是现代猎豹和山狮之间的过渡类型，并在猎豹属（*Acinonyx*）下建立了一个惊豹亚属 [*Acinonyx (Miracinonyx)*]。

但后续研究则表明，惊豹和新大陆的山狮亲缘关系更加接近，而与猎豹外形相似只是平行演化的结果，因而惊豹被从猎豹属中剔除，提升为一个独立属——惊豹属（*Miracinonyx*）（Barnett et al. 2005, van Valkenburgh et al. 2018）；真正的猎豹从未涉足北美（Werdelin et al. 2010, Faurby et al. 2016, van Valkenburgh et al. 2018）。目前最早的猎豹的化石发现在旧大陆的晚上新世（van Valkenburgh et al. 2018）。因此，猎豹支系的真正起源地应该不是北美，而更可能是亚洲（Li et al. 2016）。猎豹支系的直系祖先可能是一种类似维氏豹的动物（van Valkenburgh et al. 2018）。维氏豹是一种比猞猁略大的中型猫科动物，在距今 260 ~ 83 万年前生活在欧亚大陆北部（图 6: M1），因形态与山狮相似，它一度被认为是山狮的近亲，被称为“欧亚山狮”（Eurasian puma）（Turner et al. 1997, Hemmer et al. 2004, Malapeira et al. 2010, Cherin et al. 2013），但现在认为它应该是猎豹支系中最为基底的成员，与现代山狮并没有特别近的亲缘关系（van Valkenburgh et al. 2018）。van Valkenburgh 等（2018）推测，类似于维氏豹的猎豹支系先祖在 600 ~ 700 万年前生活在亚洲，在 500 万年前分化为两支，一支留在旧大陆演化为猎豹，另一支则演化为细腰猫、惊豹和山狮，后者迁徙到新大陆。

大约 350 万年前，巨猎豹（*Acinonyx pardinensis*）开始在欧洲地区出现（图 6: M2），它的体型比现生猎豹要大，而且略微粗壮一些，没有现生猎豹那么特化适应奔跑（Hemmer 2001）。巨猎豹类动物一直生存到距今 50 万年前，在欧亚大陆有着非常广泛的分布（Hemmer et al. 2008, van Valkenburgh et al. 2018）。现代猎豹的起源还存在争议，Hemmer et al.（2008）认为现代猎豹是巨猎豹直接演化而来的；而现代猎豹可能直到中更新世才进入非洲（图 6: M6）（Li et al. 2016）。也有观点认为现代猎豹并非源自巨猎豹，它们的共同祖先来自于非洲（van Valkenburgh et al. 2018）。然而后一观点

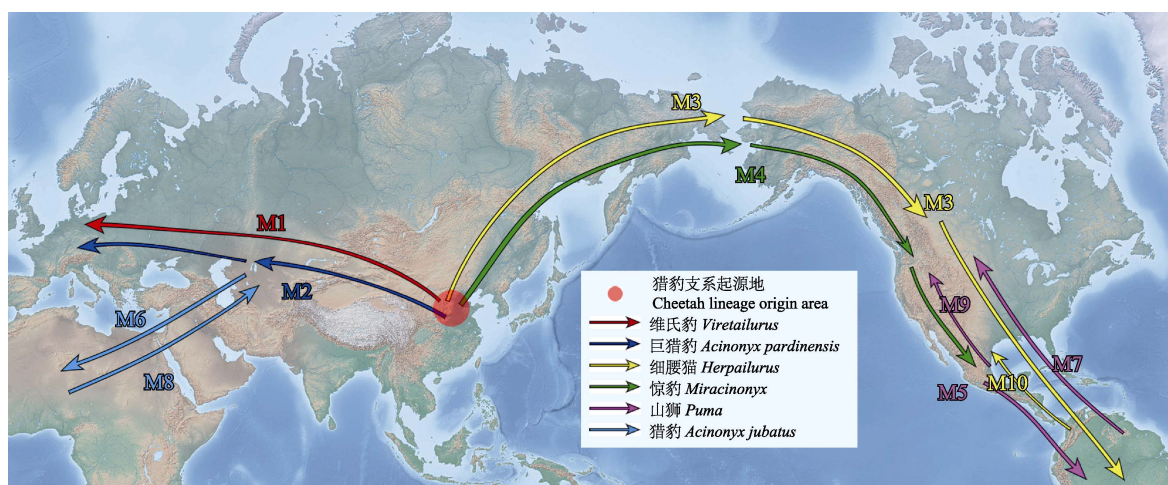


图6 猎豹支系的演化历程示意图

Fig. 6 Dispersal of Cheetah lineage

M1. 维氏豹 (*Viretailurus pardoides*) 最先与猎豹支系其他成员分化, 在 260 ~ 83 万年前, 维氏豹生活在欧亚大陆北部; M2. 猎豹于 500 万年前与山狮、细腰猫分歧, 在 350 ~ 50 万年前, 巨猎豹 (*Acinonyx pardinensis*) 生活在欧亚大陆北部; M3. 晚上新世, 细腰猫 (*Herpailurus yagouaroundi*) 与惊豹、山狮分歧, 并从东亚进入北美, 后又扩散到南美; M4. 最晚到 360 万年前, 惊豹 (*Miracinonyx*) 迁徙到北美; M5. 早更新世, 惊豹进入南美演化为山狮 (*Puma concolor*); M6. 中更新世, 现生猎豹 (*Acinonyx jubatus*) 由巨猎豹演化而来, 并扩散进入非洲; M7. 最晚到 30 万年前, 山狮扩散到北美; M8. 晚更新世, 现生猎豹进入亚洲; M9 和 M10. 更新世末, 惊豹灭绝, 北美洲的山狮、细腰猫也经历了一个严重的种群瓶颈, 来自南方的迁居者在灾后重建了种群。

M1. Divergence of *Viretailurus pardoides* from other members of Cheetah lineage, 2.6 - 0.83 Myr, *Viretailurus pardoides* in northern Eurasia; M2. Divergence of *Acinonyx* sp. from *Puma* and *Herpailurus* at 5 million years ago. *Acinonyx pardinensis* lived in northern Eurasia at 3.5 - 0.5 Myr; M3. Divergence of *Herpailurus* from *Miracinonyx* and *Puma* in the Late Pliocene, and arrival of North America from East Asia; M4. Arrival of *Miracinonyx* sp. to North America at 3.6 Myr; M5. Entrance of *Miracinonyx* sp. into South America and evolved into *Puma* in the Early Pleistocene; M6. Appearance of modern *Acinonyx jubatus* from *Acinonyx pardinensis* and spread into Africa in the Middle Pleistocene; M7. Spread of *Puma concolor* spread to North America at 0.3 Myr; M8. Modern *Acinonyx jubatus* entered Asia in the late Pleistocene; M9 and M10. Extinction of *Miracinonyx* sp., and population bottleneck of North American *Herpailurus yagouaroundi* and *Puma concolor* population at the end of the Pleistocene, and new immigrant from the South reestablished the population.

无法得到化石证据支持。尽管有报道称在非洲发现了古老的“猎豹”化石 (van Valkenburgh et al. 2018), 但这些早期的猎豹可能和现生猎豹没有直接的亲缘关系。近期的遗传学研究显示, 亚洲猎豹和南非猎豹分化只有 3.2 ~ 6.7 万年, 这意味着巨猎豹当年留在欧亚大陆的后裔已经全部灭绝, 而现代猎豹是末次冰期才从非洲重返亚洲的 (图 6: M8) (Charruau et al. 2011, van Valkenburgh et al. 2018)。

进入北美的猎豹支系成员中, 细腰猫最早分化, 而惊豹和山狮的亲缘关系最近 (Kurtén 1975, van Valkenburgh et al. 1990)。考虑到

细腰猫与山狮分化较久, 大概有 370 万年 (Li et al. 2016), 而且它们形态差异很大, 多数学者将细腰猫归于一个单独的属——细腰猫属 (*Herpailurus*), 而不是划入山狮属 (*Puma*) 之中 (Kitchener et al. 2017)。由于化石记录不足, 细腰猫与惊豹、山狮是早先在亚洲就已经分歧, 还是后来进入北美之后才分歧, 目前无从考证。然而, 与绝大多数猫科动物的现生种群都比较年轻不同, 细腰猫的现生种群相当古老, 根据线粒体 DNA 研究, 其共同母系祖先至少要追溯到距今 320 万年前, 这也许说明细腰猫很早就完成了从亚洲到北美、再到南美的

迁徙(图 6: M3)(Ruiz-García et al. 2018)。

化石记录显示, 惊豹最早于距今 360 万年前出现在北美(图 6: M4)(van Valkenburgh et al. 1990, Carranza-Castaneda et al. 1996, Turner et al. 1997, Barnett et al. 2005), 这说明“惊豹-山狮”这个演化支在晚上新世就已经从亚洲进入北美。很多人认为惊豹完全是猎豹在北美生态系统的“等价物”, 这其实多少是一种误解。惊豹和猎豹只是总体外形比较像, 但它比猎豹粗壮, 脑袋也相对更大, 而肩胛骨相对较小, 这意味着它的奔跑速度不会像猎豹那样快(van Valkenburgh et al. 2018)。一般认为惊豹就是山狮的祖先(Kurtén 1975, van Valkenburgh et al. 1990)。从化石证据来看, 山狮这个物种于早更新世晚期在南美地区起源(图 6: M5)(Chimento et al. 2018), 直到大约 20~30 万年前才扩散到北美(图 6: M7)(Kurtén 1975)。

距今 1.2 万年前的更新世末灭绝事件, 对猎豹支系造成了深远影响, 惊豹就此彻底灭绝(Turner et al. 1997)。猎豹也在这场灾难中损失惨重, 分子遗传学研究发现猎豹在那个时期经历了一个非常严重的种群瓶颈, 这也是猎豹的遗传多样性至今仍然非常低的一个重要原因(O'Brien et al. 1987, Menotti-Raymond et al. 1993, Dobrynin et al. 2015)。而当时北美洲的山狮、细腰猫种群也经历了一个严重的瓶颈, 来自南方的“移民”在灾后重建了种群(图 6: M9 和 M10)(Culver et al. 2000, Caragiulo et al. 2014, Ruiz-García et al. 2018)。

2.7 豹猫支系 (Leopard cat lineage)

豹猫支系和猫支系是现代猫科动物中最后分化出来的两个支系。有个长期的争议是兔狲(*Otocolobus manul*)到底属于豹猫支系还是猫支系。最新的分子生物学研究显示, 综合父系、母系血统的细胞核基因组测序数据, 支持兔狲属于豹猫支系(Johnson et al. 2006, Li et al. 2016)。但研究同时指出, 兔狲在豹猫支系中分化非常早, 豹猫支系与猫支系大约在 720 万年前分歧, 而仅 130 万年之后, 兔狲就与豹猫支系的

其他成员分离了(Li et al. 2016)。而且, 研究还发现兔狲的母系 DNA 更接近于猫支系, 而不是豹猫支系。这说明兔狲、豹猫属(*Prionailurus*)和猫属(*Felis*)各自的祖先在分化之初曾发生过大规模杂交(Li et al. 2016)。事实上, 兔狲的生态习性以及头骨形态和猫支系更加接近, 而和豹猫属有着显著差异。

豹猫支系的成员除兔狲单列一属之外, 其他都被归于豹猫属。分子证据显示豹猫属的共同祖先可追溯到距今 380 万年前。豹猫属中, 现生活在南亚的锈斑猫(*Prionailurus rubiginosus*)最先分化; 随后是生活在马来半岛和巽他群岛的扁头猫(*P. planiceps*), 大概在 240 万年前分化; 而豹猫(*P. bengalensis*)和渔猫(*P. viverrinus*)的分歧发生在约 180 万年前(Li et al. 2016)。琉球群岛中的西表岛的豹猫一度被认为是独立物种, 但近期的形态学和遗传学研究都不支持它的独立物种地位, 证实了其应当属于豹猫的北方亚种(*P. bengalensis euphilurus*)(Masuda et al. 1994, Suzuki et al. 1994, Masuda et al. 1995)。

最新的研究还发现, 马来半岛、巽他群岛的豹猫与北方大陆的豹猫分化已有百万年之久(Tamada et al. 2008, Luo et al. 2014, Li et al. 2016), IUCN/SSC 猫科专家组目前已认可其独立物种地位, 称之为巽他豹猫(*P. javanensis*)(Kitchener et al. 2017)。两种豹猫的分界线原本是在克拉地峡, 更新世的气候波动引起海平面时升时降, 导致克拉地峡附近不适宜豹猫生存, 造成了两种豹猫的隔离。全新世以来豹猫开始穿过克拉地峡向南扩散, 蚕食巽他豹猫的领地, 两者在马来半岛相遇并发生杂交, 导致两者分界线正在渐渐南移(Luo et al. 2014)。

2.8 猫支系 (Domestic cat lineage)

猫支系即分类学上的猫属, 包括分布在旧大陆的几种小型猫科动物(Johnson et al. 2006, Li et al. 2016)。猫属的起源地目前还不清楚, 因为该属的化石记录非常混乱, 有很多无法确定归属的小型猫科化石被临时性地修订在广义的猫属之中(Werdelin et al. 2010)。分子证据

显示猫支系与豹猫支系是姐妹群(Johnson et al. 2006, Li et al. 2016), 而且猫属与豹猫属在生态上存在一定的互斥关系, 由于豹猫属的起源地显然是亚洲东南部, 因此猫属可能发源于更靠北或更靠西的地方。目前已知最早的确切属于猫属的化石记录是裴氏猫(*Felis peii*), 产自山西榆社, 生存年代为距今 370 ~ 290 万年前的晚上新世, 其形态、大小均与现生丛林猫(*F. chaus*)比较接近(Teilhard de Chardin et al. 1945), 这与分子系统学显示的丛林猫于 420 万年前在猫属中最先分歧相一致(Johnson et al. 2006, Li et al. 2016), 因此猫属的共同祖先可能就是一种形似丛林猫的动物, 生活在中国华北和西北地区。

分子生物学研究显示, 在丛林猫之后, 体型最小的黑足猫(*F. nigripes*)大概在 330 万年前分歧, 并迁居到非洲南部; 到 270 万年前, 沙猫(*F. margarita*)和野猫复合群(*F. silvestris* complex)也分化开(Li et al. 2016)。野猫复合群的分类问题近年来引起了广泛争议。传统观点主要基于形态学观察, 认为“野猫”(‘*Felis silvestris*’)和荒漠猫(*F. bieti*)各自是独立物种(Wozencraft 1993, Wozencraft 2005), 但后来对细胞核 DNA 进行分析发现, 传统的“野猫”其实是一个并系群, 不应作为一个单独的物种, 其中一个亚种——亚洲野猫(*F. silvestris ornata*)与荒漠猫构成姐妹群, “野猫”与荒漠猫加在一起构成了一个单系群(Driscoll et al. 2007, Yu et al. 2021)。Kitchener 等(2009)认为, 荒漠猫在形态上是独特的, 而且它和亚洲野猫在中国青海东部同域分布, 因而不宜被视为野猫的一个亚种。Kitchener 等(2017)建议保留荒漠猫的独立物种地位, 将原来的“野猫”拆分为两个物种, 欧洲野猫(*Felis silvestris*)和“亚洲/非洲野猫”(‘*Felis lybica*’)。但是, 由于亚洲野猫与荒漠猫较近, 而与“非洲野猫”较远, “亚洲/非洲野猫”成为一个并系群, 作为一个物种是不合理的。Yu 等(2021)发现亚洲野猫的分布在过去被高估了, 它在青海东部

没有分布, 与荒漠猫不存在分布重叠; 而且, 亚洲野猫与荒漠猫在古代曾发生过杂交, 带有亚洲野猫母系血统的荒漠猫有一部分已经失去“尾毛长而蓬松”这一特征, 这说明荒漠猫的形态独特性已经因杂交而减弱。因此, Kitchener 等(2009)提出的反对将荒漠猫作为野猫亚种的两个理由都是不成立的(Yu et al. 2021)。鉴于“野猫”的几个类群和荒漠猫彼此间遗传距离基本相等, 而且它们在过去发生过多次广泛杂交, 而荒漠猫与家猫的杂交一直持续到现在, Yu et al. (2021)认为野猫复合群整体符合生物学物种概念, 应将野猫复合群整体作为一个物种, 而荒漠猫作为其中一个亚种。但值得注意的是, 分子证据显示, 野猫复合群的各个分支, 包括荒漠猫分化于大概 150 万年前(Yu et al. 2021), 明显早于 IUCN/SSC 猫科专家组确定的猫科亚种(几万年到十几万年), 甚至早于一些物种, 例如加拿大猞猁、欧亚猞猁与伊比利亚猞猁之间的分歧就只有 150 万年左右(Li et al. 2016, Kitchener et al. 2017)。Yu 等(2021)称也不反对另一种分类建议, 将“野猫”各个分支及荒漠猫全部提升为种, 以保持每个物种的单系群状态, 事实上 Kitchener 等(2017)也提出过相同建议, 但这需要对野猫复合群进行系统的细胞核基因组测序才可以确定(Yu et al. 2021)。迄今为止, 野猫复合群的分类仍是一个悬而未决的难题。在没有新证据之前, 我们暂时采用 Yu 等(2021)的分类意见, 将野猫复合群整体作为一个物种, 而欧洲野猫(*F. silvestris silvestris*)、北非野猫(*F. silvestris lybica*)、南非野猫(*F. silvestris cafra*)、亚洲野猫(*F. silvestris ornata*)和荒漠猫(*F. silvestris bieti*)都作为亚种。

考古学证据表明, 家猫在大约 9 500 年前在中东地区被驯化, 与新月沃地的农业起源同时, 早期农民驯养家猫可能是为了对付谷仓里为数众多的老鼠(Vigne et al. 2004, Driscoll et al. 2007)。尽管不同品种的家猫外形差异很大, 但基因测序显示它们都有着相同的起源, 其唯一

来源就是北非野猫，其他野猫和其他小型猫科动物都没有参与家猫的驯化过程(Driscoll et al. 2007)。Li et al. (2016) 对细胞核 DNA 的测序结果显示家猫与欧洲野猫的关系比它和“非洲野猫”还要近，这其实是一个误会。他们研究中的“非洲野猫”样本是一只名为 Nancy 的野猫，虽然被认为捕捉于阿拉伯半岛（其具体来源可能存在疑问），但是根据基因分析显示该个体实际上是一只南非野猫（Mullikin et al. 2010）。南非野猫可能属于野猫复合群中早期分异的一个分支，和北非野猫并不属于同一个分支（Driscoll et al. 2007），因此 Li 等（2016）的结果与家猫起源于北非野猫的假说并不冲突。家猫到底算作是野猫的亚种还是一个独立

物种一直存在争议，现在 IUCN/SSC 猫科专家组已经认可了其独立物种的地位（Kitchener et al. 2017）。借助人类的帮助，现在家猫的足迹已经踏遍世界各地，数量超过 7 亿只，是唯一一种不受威胁的猫科动物（O’Brien et al. 2007）。

3 演化过程中的洲际迁徙

Johnson 等（2006）估计现代猫科动物的适应辐射经过了 10 次洲际迁徙，他们没有充分考虑化石记录，因而大大低估了迁徙的次数。我们发现现代猫科动物至少经历了 30 多次洲际迁徙（表 1），呈现出 3 次明显的“迁徙潮”。第一次迁徙潮是以东亚为中心的对外扩散，发生在晚中新世到上新世。主要扩散事件包括，

表 1 现代猫科演化过程中的主要洲际迁徙事件
Table 1 Major continental migrant events of Felidae

序号 No.	迁徙者 Migrant	迁徙方向 Migration direction	年代（百万年） Time (millions of years)	参考文献 References
1	狞猫支系 Caracal lineage	亚洲→非洲 Asia - Africa	6 ~ 9	Johnson et al. 2006, Li et al. 2016
2	虎猫支系 Ocelot lineage	亚洲→北美 Asia - North America	5	Johnson et al. 2006, Li et al. 2016
3	非洲豹类 African <i>Panthera</i>	亚洲→非洲 Asia - Africa	4.6	Werdelin et al. 2010, Figueiró et al. 2017
4	细腰猫 Jaguarundi	亚洲→北美 Asia - North America	晚上新世 Late Pliocene	Li et al. 2016, Ruiz-García et al. 2018, van Valkenburgh et al. 2018
5	短尾猫 Bobcat	亚洲→北美 Asia - North America	晚上新世 Late Pliocene	Werdelin 1981
6	惊豹 <i>Miracinonyx</i>	亚洲→北美 Asia - North America	晚上新世 Late Pliocene	van Valkenburgh et al. 1990, van Valkenburgh et al. 2018
7	细腰猫 Jaguarundi	北美→南美 North America - South America	2 ~ 3	Li et al. 2016, Ruiz-García et al. 2018, van Valkenburgh et al. 2018
8	虎猫 Ocelot	北美→南美 North America - South America	2 ~ 3	Li et al. 2016, Trindade et al. 2021
9	长尾虎猫 Margay	北美→南美 North America - South America	2 ~ 3	Li et al. 2016, Trindade et al. 2021
10	南美草原猫 Pampas cat	北美→南美 North America - South America	2 ~ 3	Li et al. 2016, Trindade et al. 2021
11	小斑虎猫复合群 <i>Oncilla</i> complex	北美→南美 North America - South America	2 ~ 3	Li et al. 2016, Trindade et al. 2021
12	美洲豹 Jaguar	非洲→欧亚 Africa - Eurasian	1.8	Argant et al. 2011
13	黑足猫 Black-footed cat	亚洲→非洲 Asia - Africa	早更新世 Early Pleistocene	Li et al. 2016
14	豹 Leopard	非洲→欧洲（亚洲？） Africa - Europe (Asia?)	0.9 ~ 1	Werdelin et al. 2010

续表 1

序号 No.	迁徙者 Migrant	迁徙方向 Migration direction	年代 (百万年) Time (millions of years)	参考文献 References
15	美洲豹 Jaguar	亚洲→北美 Asia - North America	0.9	Argant et al. 2011
16	山狮 (惊豹) Puma (<i>Miracinonyx</i>)	北美→南美 South America - North America	早更新世 Early Pleistocene	Chimento et al. 2018
17	猎豹 Cheetah	欧亚→非洲 Eurasian - Africa	中更新世 Early Pleistocene	Li et al. 2016
18	加拿大猞猁 Canadian lynx	亚洲→北美 Asia - North America	中更新世 Early Pleistocene	Werdelin 1981
19	狮 Lion	非洲→欧亚 Africa - Eurasian	0.6 ~ 0.8	Hemmer 2011, Sotnikova et al. 2014, Manuel 2020
20	豹 Leopard	非洲→欧亚 Africa - Eurasian	0.5 ~ 0.6	Pajmans et al. 2021
21	美洲豹 Jaguar	北美→南美 North America - South America	0.3 ~ 0.4	Argant et al. 2011
22	山狮 Puma	南美→北美 South America - North America	0.3	Kurtén 1975
23	狮 Lion	亚洲→北美 Asia - North America	0.16	Hemmer 2011, Froese et al. 2017
24	野猫 Wildcat	亚洲→非洲 Asia - Africa	中或晚更新世 Middle-Late Pleistocene	Li et al. 2016
25	丛林猫 Jungle cat	亚洲→非洲 Asia - Africa	中或晚更新世 Middle-Late Pleistocene	Li et al. 2016
26	沙猫 Sand cat	亚洲→非洲 Asia - Africa	中或晚更新世 Middle-Late Pleistocene	Li et al. 2016
27	狞猫 Caracal	非洲→亚洲 Africa - Asia	中或晚更新世 Middle-Late Pleistocene	Li et al. 2016
28	狮 Lion	北美→南美 North America - South America	晚更新世 Late Pleistocene	Chimento et al. 2017
29	猎豹 Cheetah	非洲→亚洲 Africa - Asia	0.05	Charruau et al. 2011
30	狮 Lion	非洲→欧亚 Africa - Eurasian	0.04	de Manuel et al. 2020
31	美洲豹 Jaguar	南美→北美 South America - North America	0.01	Eizirik et al. 2001
32	细腰猫 Jaguarundi	南美→北美 South America - North America	0.01	Ruiz-García et al. 2018

狞猫支系进入非洲，虎猫支系扩散到北美 (Werdelin et al. 2010)；不过，我们认为猞猁和猎豹的祖先并没有像 Johnson 等 (2006) 估计的那样，在这一时期迁入北美；“非洲豹类”的祖先也在稍晚些时候迁徙到非洲 (Werdelin et al. 2010)。第二次迁徙潮总体上是沿着“非洲→欧亚→北美→南美”的方向进行单向扩散，从上新世末开始，一直持续到晚更新世。该阶段仅有几次逆向迁徙，包括现代猎豹的祖先从欧亚进入非洲，黑足猫可能也在这一时期扩散到非洲 (Li et al. 2016)；而山狮从南美重返北美 (Kurtén 1975)。第三次迁徙潮是由南向北

的扩散，发生在晚更新世到全新世，奠定了现代猫科动物今天的分布格局。由于晚更新世北方草原环境变化剧烈，很多动物因此而灭绝，一些生活在南方的猫科动物乘势向北扩散。狮、猎豹在晚更新世重返东南亚，狞猫可能也在同一时期进入东南亚 (Li et al. 2016)；更新世末，多种猫科动物在北美洲的一些地区灭绝，来自南方的美洲豹、山狮和细腰猫在全新世初重建了种群 (Culver et al. 2000, Eizirik et al. 2001, Caragiulo et al. 2014, Ruiz-García et al. 2018)；虎和猞猁也在全新世初大大扩展了分布范围 (Luo et al. 2014, Rueness et al. 2014)。

4 结论

我们根据目前最可靠的分子系统发育树，并结合明确的化石记录，力求准确地回顾了现代猫科动物的演化历史。结合演化历史和形态学研究，我们建议将现存猫科动物修订为 1 个亚科 2 个族 15 个属 40 个物种。然而，当前的分子生物学研究尚未覆盖到全部的猫科物种，而且化石记录也不完备，很多重要节

点尚缺乏化石证据支持，因此，猫科演化历程的细节还有待进一步完善。此外，由于现代猫科动物都是在最近几百万年迅速适应辐射的，DNA 序列差异非常小，而且它们在形态上演化也非常保守，很多化石难以鉴定，因此直到今日，猫科系统发育树仍在不断地进一步完善之中，这将导致猫科在属一级的分类持续不稳定。

附录 现存猫科动物的系统分类

猫亚科 Felinae Batsch, 1788

豹族 Pantherini Pocock, 1917

豹支系 *Panthera* lineage

云豹属 *Neofelis* Gray, 1867

云豹 *Neofelis nebulosa* (Griffith, 1821)

巽他云豹 *Neofelis diardi* (G. Cuvier, 1823)

豹属 *Panthera* Oken, 1816

豹 *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758)

狮 *Panthera leo* (Linnaeus, 1758)

美洲豹 *Panthera onca* (Linnaeus, 1758)

虎 *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758)

雪豹 *Panthera uncia* (Schreber, 1775)

猫族 Felini Batsch, 1788

狞猫支系 Caracal lineage

薮猫属 *Leptailurus* Severtzov, 1858

薮猫 *Leptailurus serval* (Schreber, 1776)

狞猫属 *Caracal* Gray, 1843

狞猫 *Caracal caracal* (Schreber, 1776)

非洲金猫属 *Profelis* Severtzov, 1858

非洲金猫 *Profelis aurata* (Temminck, 1827)

虎猫支系 Ocelot lineage

虎猫属 *Leopardus* Gray, 1842

虎猫 *Leopardus pardali* (Linnaeus, 1758)

长尾虎猫 *Leopardus wiedii* (Schinz, 1821)

山原猫 *Leopardus jacobita* (Cornalia, 1865)

南美草原猫 *Leopardus colocola* (Molina, 1782)

北小斑虎猫 *Leopardus tigrinus* (Schreber, 1775)

东小斑虎猫 *Leopardus emiliae* (Thomas, 1914)

南小斑虎猫 *Leopardus guttulus* (Hensel, 1872)

乔氏猫 *Leopardus geoffroyi* (d'Orbigny and Gervais, 1844)

南美林猫 *Leopardus guigna* (Molina, 1782)

金猫支系 Bay cat lineage

云猫属 *Pardofelis* Severtzov, 1858

云猫 *Pardofelis marmorata* (Martin, 1837)

金猫属 *Catopuma* Severtzov, 1858

金猫 *Catopuma temminckii* (Vigors and Horsfield, 1827)

婆罗洲金猫 *Catopuma badia* (Gray, 1874)

猞猁支系 Lynx lineage

猞猁属 *Lynx* Kerr, 1792

欧亚猞猁 *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758)

伊比利亚猞猁 *Lynx pardinus* (Temminck, 1827)

加拿大猞猁 *Lynx canadensis* Kerr, 1792

短尾猫 *Lynx rufus* (Schreber, 1777)

猎豹支系 Cheetah lineage

猎豹属 *Acinonyx* Brookes, 1828

猎豹 *Acinonyx jubatus* (Schreber, 1775)

山狮属 *Puma* Jardine, 1834

山狮 *Puma concolor* (Linnaeus, 1771)

细腰猫属 *Herpailurus* Severtzov, 1858

细腰猫 *Herpailurus yagouaroundi* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803)

豹猫支系 Leopard cat lineage

兔狲属 *Otocolobus* Brandt, 1842

兔狲 *Otocolobus manul* (Pallas, 1776)

豹猫属 *Prionailurus* Severtzov, 1858

豹猫 *Prionailurus bengalensis* (Kerr, 1792)

巽他豹猫 *Prionailurus javanensis* (Desmarest, 1816)

渔猫 *Prionailurus viverrinus* (Bennett, 1833)

扁头猫 *Prionailurus planiceps* (Vigors and Horsfield, 1827)

锈斑猫 *Prionailurus rubiginosus* (I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1831)

猫支系 Domestic cat lineage

猫属 *Felis* Linnaeus, 1758

家猫 *Felis catus* Linnaeus, 1758

野猫 *Felis silvestris* Schreber, 1777

沙猫 *Felis margarita* Loche, 1858

黑足猫 *Felis nigripes* Burchell, 1824

丛林猫 *Felis chaus* Schreber, 1777

致谢 在本文第一作者从事动物学研究过程中, 其挚友骆依敏一直给予支持和鼓励, 并在检索文献方面提供了大量帮助; 在本文撰写过程中, 徐海同、袁畅与第一作者进行了大量有益的讨论。作者在此表示衷心感谢。

参 考 文 献

- Adams D B. 1979. The Cheetah: native American. *Science*, 205(4411): 1155–1158.
- Anderson E M, Lovallo M J. 2003. Bobcat and lynx // Feldhamer G A, Thompson B C, Chapman J A. *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. 2nd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 758–786.
- Anyonge W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology*, 231(2): 339–350.
- Argant A, Argant J. 2011. The *Panthera gombaszogensis* story: the contribution of the Château Breccia (Saône-et-Loire, Burgundy, France). *Quaternaire, Hors-série 4*: 247–269.
- Argant A, Argant J, Jeannet M, et al. 2007. The big cats of the fossil site Château Breccia Northern Section (Saône-et-Loire, Burgundy, France): stratigraphy, palaeoenvironment, ethology and biochronological dating. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 259: 121–140.
- Barnett R, Barnes I, Phillips M J, et al. 2005. Evolution of the extinct Sabretooths and the American cheetah-like cat. *Current Biology*, 15(15): R589–R590.
- Barnett R, Shapiro B, Barnes I, et al. 2009. Phylogeography of lions (*Panthera leo* ssp.) reveals three distinct taxa and a late Pleistocene reduction in genetic diversity. *Molecular Ecology*, 18(8): 1668–1677.
- Barnett R, Yamaguchi N, Shapiro B, et al. 2014. Revealing the maternal demographic history of *Panthera leo* using ancient DNA and a spatially explicit genealogical analysis. *BMC Evolutionary Biology*, 14(1), 1–11.
- Barry J C, Leakey M D, Harris J M. 1987. *The Large Carnivores from the Laetoli Region of Tanzania, Laetoli: a Pliocene Site in Northern Tanzania*. Oxford: Clarendon Press, 235–258.
- Beaumont G D. 1978. Notes complémentaires sur quelques Félidés (Carnivores). *Archives des Sciences Physiques et Naturelles*, Genève, 1978, 31(3): 219–227.
- Beltra'n J, Rice J E, Honeycutt R L. 1996. Taxonomy of the Iberian Lynx. *Nature*, 379(6564): 407–408.
- Bertola L D, Jongbloed H, van der Gaag K J, et al. 2016. Phylogeographic patterns in Africa and high resolution delineation of genetic clades in the lion (*Panthera leo*). *Scientific Reports*, 6(1): 30807.
- Black S A, Fellous A, Yamaguchi N, et al. 2013. Examining the extinction of the Barbary Lion and its implications for felid conservation. *PloS ONE*, 8(4): e60174.
- Buckley-Beason V A, Johnson W E, Nash W G, et al. 2006. Molecular evidence for species-level distinctions in Clouded Leopards. *Current Biology*, 16(23): 2371–2376.
- Burger J, Rosendahl W, Loreille O, et al. 2004. Molecular phylogeny of the extinct Cave Lion *Panthera leo spelaea*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30(3): 841–849.
- Caragiulo A, Dias-Freedman I, Clark J A, et al. 2014. Mitochondrial DNA sequence variation and phylogeography of Neotropic Pumas (*Puma concolor*). *Mitochondrial DNA*, 25(4): 304–312.
- Carranza-Castaneda O, Miller W E. 1996. Hemphillian and Blancan felids from central Mexico. *Journal of Paleontology*, 70(3): 509–518.
- Castelló J R. 2020. *Felids and Hyenas of the World: Wildcats, Panthers, Lynx, Pumas, Ocelots, Caracals, and Relatives*. Princeton: Princeton University Press.
- Charruau P, Fernandes C, Orozco-Terwengel P, et al. 2011. Phylogeography, genetic structure and population divergence time of Cheetahs in Africa and Asia: evidence for long-term geographic isolates. *Molecular Ecology*, 20(4): 706–724.
- Chauvet J M, Brunel D E, Hillaire C. 1996. *Dawn of Art: the Chauvet Cave, the Oldest Known Paintings in the World*. New York: Harry N. Abrams.
- Cherin M, Iurino D A, Sardella R. 2013. Earliest occurrence of *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Carnivora, Felidae) at the Plio/Pleistocene transition in western Europe: new evidence from the Middle Villafranchian assemblage of Montopoli, Italy. *Comptes Rendus Palevol*, 12(3): 165–171.
- Chimento N R, Agnolin F L. 2017. The fossil American Lion (*Panthera atrox*) in South America: Palaeobiogeographical

- implications. *Comptes Rendus Palevol*, 16(8): 850–864.
- Chimento N R, Dondas A. 2018. First record of *Puma concolor* (Mammalia, Felidae) in the Early-Middle Pleistocene of South America. *Journal of Mammalian Evolution*, 25(3): 381–389.
- Christiansen P. 2008a. Species distinction and evolutionary differences in the Clouded Leopard (*Neofelis nebulosa*) and Diard's Clouded Leopard (*Neofelis diardi*). *Journal of Mammalogy*, 89(6): 1435–1446.
- Christiansen P. 2008b. Phylogeny of the great cats (Felidae: Pantherinae), and the influence of fossil taxa and missing characters. *Cladistics*, 24(6): 977–992.
- Christiansen P, Harris J M. 2009. Craniomandibular morphology and phylogenetic affinities of *Panthera atrox*: implications for the evolution and paleobiology of the lion lineage. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3): 934–945.
- Cossios D, Lucherini M, Ruiz-Garcia M, et al. 2009. Influence of ancient glacial periods on the Andean fauna: the case of the Pampas Cat (*Leopardus colocolo*). *BMC Evolutionary Biology*, 9(1): 1–12.
- Culver M, Johnson W E, Pecon-Slattery J, et al. 2000. Genomic ancestry of the American Puma (*Puma concolor*). *Journal of Heredity*, 91(3): 186–197.
- da Silva Santos A, Trigo T C, de Oliveira T G, et al. 2018. Phylogeographic analyses of the Pampas Cat (*Leopardus colocola*; Carnivora, Felidae) reveal a complex demographic history. *Genetics and Molecular Biology*, 41: 273–287.
- Davis B W, Li G, Murphy W J. 2010. Supermatrix and species tree methods resolve phylogenetic relationships within the big cats, *Panthera* (Carnivora: Felidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56(1): 64–76.
- de Manuel M, Barnett R, Sandoval-Velasco M, et al. 2020. The evolutionary history of extinct and living lions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(20): 10927–10934.
- Deino A L. 2012. ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of Bed I, Olduvai Gorge, Tanzania, and the chronology of early Pleistocene climate change. *Journal of Human Evolution*, 63(2): 251–273.
- Dobrynin P, Liu S, Tamazian G, et al. 2015. Genomic legacy of the African Cheetah, *Acinonyx jubatus*. *Genome Biology*, 16(1): 1–20.
- Driscoll C A, Menotti-Raymond M, Roca A L, et al. 2007. The Near Eastern origin of cat domestication. *Science*, 317(5837): 519–523.
- Eizirik E, Kim J H, Menotti-Raymond M, et al. 2001. Phylogeography, population history and conservation genetics of Jaguars (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae). *Molecular Ecology*, 10(1): 65–79.
- Faurby S, Werdelin L, Svenning J C. 2016. The difference between trivial and scientific names: there were never any true Cheetahs in North America. *Genome Biology*, 17(1): 1–2.
- Figueiró H V, Li G, Trindade F J, et al. 2017. Genome-wide signatures of complex introgression and adaptive evolution in the big cats. *Science Advances*, 3(7): e1700299.
- Froese D, Stiller M, Heintzman P D, et al. 2017. Fossil and genomic evidence constrains the timing of bison arrival in North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(13): 3457–3462.
- Futuyma D J. 1998. *Evolutionary Biology*. Sunderland: Sinauer Associates.
- García-Perea R. 1994. The Pampas Cat group (Genus *Lynchaillurus* Severtzov, 1858) (Carnivora: Felidae), a systematic and biogeographic review. *American Museum Novitates*, 3096: 1–35.
- Geraads D. 1997. Carnivores du Pliocène terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 30(1): 127–164.
- Gray J. 1867. Notes on the skulls of the cats (Felidae). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 258–277.
- Groiss J T. 1996. Der Höhlentiger *Panthera tigris spelaea* (Goldfuss). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*, 399–414.
- Guthrie R D. 1990. *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe*. Chicago: University of Chicago Press.
- Haq B U, Hardenbol, J., Vail, P.R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235(4793): 1156–1167.
- Harington C R. 1969. Pleistocene remains of the lion-like cat (*Panthera atrox*) from the Yukon Territory and northern Alaska. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 6(5): 1277–1288.
- Hemmer H. 1967. Wohin gehört “*Felis*” *palaeosinensis* Zdansky, 1924 in systematischer Hinsicht? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 1967, 129: 83–96.
- Hemmer H. 1978. The evolutionary systematics of living Felidae: present status and current problems. *Carnivora*, 1: 71–79.
- Hemmer H. 1987. The phylogeny of the Tiger (*Panthera tigris*) //

- Tilson R, Seal U S. *Tigers of the World: the Biology, Biopolitics, Management, and Conservation of an Endangered Species*. Park Ridge: Noyes Publications, 28–35.
- Hemmer H. 2001. Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermassfeld. Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen), 3: 699–782.
- Hemmer H. 2011. The story of the Cave Lion-*Panthera Leo spelaea* (Goldfuss, 1810) -A review. Quaternaire, 4: 201–208.
- Hemmer H. 2022. An intriguing find of an early Middle Pleistocene European Snow Leopard, *Panthera uncia pyrenaica* ssp. nov. (Mammalia, Carnivora, Felidae), from the Arago cave (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments, 1: 1–14.
- Hemmer H, Kahlke R D K. 2008. Cheetahs in the Middle Pleistocene of Europe: *Acinonyx pardinensis* (sensu lato) intermedius (Thenius, 1954) from the Mosbach Sands (Wiesbaden, Hesse, Germany). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen, 249(3): 345–356.
- Hemmer H, Kahlke R D, Vekua A. 2004. The Old World Puma *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Carnivora: Felidae) in the Lower Villafranchian (Upper Pliocene) of Kvabebi (East Georgia, Transcaucasia) and its evolutionary and biogeographical significance. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen, 233(2): 197–233.
- Hemmer H, Kahlke R D, Vekua A K. 2010. *Panthera onca georgica* ssp. nov. from the Early Pleistocene of Dmanisi (Republic of Georgia) and the phylogeography of jaguars (Mammalia, Carnivora, Felidae). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen, 257(1): 115–127.
- Hendey Q B. 1972. The late Cenozoic Carnivora of the South-western Cape Province. Wynberg: Rustica Press.
- Herrington S J. 1986. Phylogenetic Relationships of the Wild Cats of the World. Lawrence: University of Kansas, Doctoral dissertation.
- Homyack J, Vashon J, Libby C, et al. 2008. Canada Lynx-bobcat (*Lynx canadensis* × *L. rufus*) hybrids at the southern periphery of lynx range in Maine, Minnesota and New Brunswick. The American Midland Naturalist, 159(2): 504–508.
- Hunter L. 2015. Wild Cats of the World. London: Bloomsbury Publishing.
- Jiangzuo Q G, Liu J Y. 2020. First record of the Eurasian Jaguar in southern Asia and a review of dental differences between pantherine cats. Journal of Quaternary Science, 35(6): 817–830.
- Johnson W E, Eizirik E, Pecon-Slattery J, et al. 2006. The late Miocene radiation of modern Felidae: a genetic assessment. Science, 311(5757): 73–77.
- Johnson W E, Godoy J A, Palomares F, et al. 2004. Phylogenetic and phylogeographic analysis of Iberian Lynx populations. Journal of Heredity, 95(1): 19–28.
- Johnson W E, Slattery J P, Eizirik E, et al. 1999. Disparate phylogeographic patterns of molecular genetic variation in four closely related South American small cat species. Molecular Ecology, 8: S79–S94.
- King L M, Wallace S C. 2014. Phylogenetics of *Panthera*, including *Panthera atrox*, based on craniodental characters. Historical Biology, 26(6): 827–833.
- Kitchener A C, Beaumont M A R D. 2006. Geographical variation in the Clouded Leopard, *Neofelis nebulosa*, reveals two species instead of one. Current Biology, 16(23): 2377–2383.
- Kitchener A C, Breitenmoser-Würsten C, Eizirik E, et al. 2017. A revised taxonomy of the Felidae, the final report of the Cat Classification Task Force of the IUCN/SCC Cat Specialist Group. Cat News Special Issue, 11: 1–80.
- Kitchener A C, Rees E. 2009. Modelling the dynamic biogeography of the wildcat: implications for taxonomy and conservation. Journal of Zoology, 279(2): 144–155.
- Kitchener A C, Yamaguchi N. 2010. What is a Tiger? Biogeography, morphology, and taxonomy // *Tigers of the World*. Norwich: William Andrew Publishing, 53–84.
- Koen E, Bowman J, Lalor J, et al. 2014. Continental-scale assessment of the hybrid zone between Bobcat and Canada Lynx. Biological Conservation, 178: 107–115.
- Kurtén B. 1975. Fossil puma (Mammalia: Felidae) in North America. Netherlands Journal of Zoology, 26(4): 502–534.
- Kurtén B. 1978. The lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet & Jobert), late Pliocene // *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Academy of Sciences, Societas Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica Fennica Vanamo, 314–322.

- Kurtén B, Granqvist E. 1987. Fossil Pardel Lynx (*Lynx pardina spelaea* Boule) from a cave in southern France // *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Academy of Sciences, Societas Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica Fennica Vanamo, 39–43.
- Kurtén B, Vasari Y. 1960. An attempted parallelization of the Quaternary mammalian faunas of China and Europe. *Societas scientiarum Fennica Commentationes Biologicae*, 23(8): 1–12.
- Lescroart J. 2021. A complex whole-genome phylogeny for elusive Neotropical small cats // *Biodiversity Genomics* 2021.
- Li G, Davis B W, Eizirik E, et al. 2016. Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (Felidae). *Genome Research*, 26(1): 1–11.
- Liu Y C, Sun X, Driscoll C, et al. 2018. Genome-wide evolutionary analysis of natural history and adaptation in the world's Tigers. *Current Biology*, 28(23): 3840–3849.
- Louys J. 2012. Mammal community structure of Sundanese fossil assemblages from the Late Pleistocene, and a discussion on the ecological effects of the Toba eruption. *Quaternary International*, 258: 80–87.
- Luo S J, Zhang Y, Johnson W E, et al. 2014. Sympatric Asian felid phylogeography reveals a major Indochinese-Sundaic divergence. *Molecular Ecology*, 23(8): 2072–2092.
- Malapeira J M, Alba D M, Solà S M, et al. 2010. The Eurasian puma-like cat “*Puma pardoides*” (Owen 1846) (Carnivora, Felidae): taxonomy, biogeography and dispersal events. *Cidaris*, 30: 169–172.
- Manamendra-Arachchi K, Pethiyagoda R, Dissanayake R, et al. 2005. A second extinct big cat from the Late Quaternary of Sri Lanka. *The Raffles Bulletin of Zoology, Supplement* 12: 423–434.
- Manthi F K, Brown F H, Plavcan M J, et al. 2017. Gigantic Lion, *Panthera leo*, from the Pleistocene of Natodomeri, eastern Africa. *Journal of Paleontology*, 92(2): 305–312.
- Marciszak A, Schouwenburg C, Darga R. 2014. Decreasing size process in the cave (Pleistocene) lion *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810) evolution-a review. *Quaternary International*, 339: 245–257.
- Marciszak A, Stefaniak K. 2010. Two forms of Cave Lion: Middle Pleistocene *Panthera spelaea* fossilis Reichenau, 1906 and Upper Pleistocene *Panthera spelaea spelaea* Goldfuss, 1810 from the Bisnik Cave, Poland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Abhandlungen*, 258(3): 339.
- Masuda R, Yoshida M C. 1995. Two Japanese wildcats, the Tsushima Cat and Iriomote Cat, show the same mitochondrial DNA lineage as the Leopard Cat *Prionailurus bengalensis*. *Zoological Science*, 12(5): 655–659.
- Masuda R, Yoshida M C, Shinyashiki F, et al. 1994. Molecular phylogenetic status of the Iriomote Cat *Felis iriomotensis*, inferred from mitochondrial DNA sequence analysis. *Zoological Science*, 11(4): 597–604.
- Mattern M Y, McLennan D A. 2000. Phylogeny and Speciation of Felids. *Cladistics*, 16(2): 232–253.
- Mayr E, Bock W J. 2002. Classifications and other ordering systems. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 40(4): 169–194.
- Mazak J H. 2010. What is *Panthera palaeosinensis*? *Mammal Review*, 40(1): 90–102.
- Mazak J H, Christiansen P, Kitchener A C. 2011. Oldest known pantherine skull and evolution of the Tiger. *PLoS ONE*, 6(10): e25483.
- Medway L. 1977. The Niah excavations and an assessment of the impact of early man on mammals in Borneo. *Asian Perspectives*, 20(1): 51–69.
- Meijaard E. 1999. The Bornean Tiger; Speculation on its Existence. *Cat News*, 30(12): e16.
- Meijaard E. 2004. Biogeographic history of the Javan Leopard *Panthera pardus* based on a craniometric analysis. *Journal of Mammalogy*, 85(2): 302–310.
- Menotti-Raymond M, O'Brien S J. 1993. Dating the genetic bottleneck of the African Cheetah. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(8): 3172–3176.
- Merriam J C, Stock C. 1932. The Felidae of Rancho La Brea. *Carnegie Institution of Washington Publications*, 442: 1–231.
- Miththapala S, Seidensticker J, O'Brien S J. 1996. Phylogeographic subspecies recognition in Leopards (*Panthera pardus*): molecular genetic variation. *Conservation Biology*, 10(4): 1115–1132.
- Moreno A K M, Lima-Ribeiro M S. 2015. Ecological niche models,

- fossil record and the multi-temporal calibration for *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (Mammalia: Felidae). *Brazilian Journal of Biological Sciences*, 2(4): 309–319.
- Mullikin J C, Hansen N F, Shen L, et al. 2010. Light whole genome sequence for SNP discovery across Domestic Cat breeds. *BMC genomics*, 11(1): 1–8.
- Nascimento F O D, Cheng J, Feijó A. 2021. Taxonomic revision of the Pampas Cat *Leopardus colocola* complex (Carnivora: Felidae): an integrative approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191(2): 575–611.
- Nascimento F O, Feijó A. 2017. Taxonomic revision of the tigrina *Leopardus tigrinus* (Schreber, 1775) species group (Carnivora, Felidae). *Papéis Avulsos de zoologia*, 57: 231–264.
- O'Brien S J, Johnson W E. 2007. The evolution of cats. Genomic paw prints in the DNA of the world's wild cats have clarified the cat family tree and uncovered several remarkable migrations in their past. *Scientific American*, 297(1): 68–75.
- O'Brien S J, Wildt D E, Bush M, et al. 1987. East African Cheetahs: evidence for two population bottlenecks? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 84(2): 508–511.
- Pajmians J L, Barlow A, Becker M S, et al. 2021. African and Asian Leopards are highly differentiated at the genomic level. *Current Biology*, 31(9): 1872–1882. e5.
- Pajmians J L, Barnett R, Gilbert M T P, et al. 2017. Evolutionary history of Saber-toothed Cats based on ancient mitogenomics. *Current Biology*, 27(21): 3330–3336. e5.
- Patel R P, Forster D W, Kitchener A C, et al. 2016. Two species of Southeast Asian cats in the genus *Catopuma* with diverging histories: an island endemic forest specialist and a widespread habitat generalist. *Royal Society open science*, 3(10): 160350.
- Pecnerova P, Garcia-Erill G, Liu X, et al. 2021. High genetic diversity and low differentiation reflect the ecological versatility of the African Leopard. *Current Biology*, 31(9): 1862–1871. e5.
- Pei W C. 1936. On the mammalian remains from Locality 3 at Choukoutien. *Paleont. Sinica*, 7: 1–108.
- Peigné S. 1999. *Proailurus*, l'un des plus anciens Felidae (Carnivora) d'Eurasie: systématique et evolution. *Bulletin-Société D histoire Naturelle De Toulouse*, 135: 125–134.
- Pielou E C. 1991. After the Ice Age-the Return of Life to Glaciated North America. Chicago: University of Chicago Press.
- Piper P J, Ochoa J, Lewis H, et al. 2008. The first evidence for the past presence of the Tiger *Panthera tigris* (L.) on the island of Palawan, Philippines: extinction in an island population. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 264(1–2): 123–127.
- Pocock R I. 1917. The classification of existing Felidae. *Journal of Natural History*, 20(119): 329–350.
- Pocock R I. 1939. The Fauna of British India, including Ceylon and Burma, Mammalia-Vol. I. Primates and Carnivora (in part), Families Felidae and Viverridae. London: Taylor and Francis.
- Qiu Z X. 2006. Quaternary Environmental Changes and Evolution of Large Mammals in North China. *Vertebrata Palasiatica*, 44(2): 109.
- Rodríguez A, Calzada J. 2015. *Lynx pardinus* (errata version published in 2020), The IUCN Red List of Threatened Species 2015, <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T12520A174111773>. en ed.
- Rodríguez-Varela R, García N, Norez C, et al. 2016. Ancient DNA reveals past existence of Eurasian Lynx in Spain. *Journal of Zoology*, 298(2): 94–102.
- Rueness E K, Naidenko S, Trosvik P, et al. 2014. Large-scale genetic structuring of a widely distributed carnivore-the Eurasian Lynx (*Lynx lynx*). *PloS ONE*, 9(4): e93675.
- Ruiz-García M, Cossíos D, Lucherini M, et al. 2013. Population genetics and spatial structure in two Andean cats (the Pampas Cat, *Leopardus pajeros* and the Andean Mountain Cat, *L. jacobita*) by means of nuclear and mitochondrial markers and some notes on skull biometrics // Ruiz-Garcia M, Shostell J M. *Molecular Population Genetics, Evolutionary Biology and Biological Conservation of Neotropical Carnivores*. Hauppauge: Nova Science Publishers, 187–244.
- Ruiz-García M, Pinedo-Castro M, Shostell J M. 2018. Mitogenomics of the Jaguarundi (*Puma yagouaroundi*, Felidae, Carnivora): disagreement between morphological subspecies and molecular data. *Mammalian Biology*, 93: 153–168.
- Sabol M. 2014. *Panthera fossilis* (Reichenau, 1906) (Felidae, Carnivora) from Za Háčovnou Cave (Moravia, The Czech Republic): a fossil record from 1987–2007. *Acta Musei*

- Nationalis Pragae, Series B, Historia Naturalis, 70: 59–70.
- Salesa M J, Antón M, Morales J, et al. 2012. Systematics and phylogeny of the small felines (Carnivora, Felidae) from the Late Miocene of Europe: a new species of Felinae from the Vallesian of Batallones (MN 10, Madrid, Spain). *Journal of Systematic Palaeontology*, 10(1): 87–102.
- Salles L O. 1992. Felid Phylogenetics: Extant Taxa and Skull Morphology (Felidae, Aeluroidea). New York: American Museum of Natural History.
- Sánchez-Cordero V, Stockwell D, Sarkar S, et al. J. 2008. Competitive interactions between felid species may limit the southern distribution of Bobcats *Lynx rufus*. *Ecography*, 31(6): 757–764.
- Sauqué V, Cuenca-Bescós G. 2013. The Iberian Peninsula, the last European refugium of *Panthera pardus* Linnaeus 1758 during the Upper Pleistocene. *Quaternaire*, 24(1): 35–48.
- Schwartz M, Pilgrim K, McKelvey K, et al. 2004. Hybridization between Canada Lynx and Bobcats: genetic results and management implications. *Conservation Genetics*, 5(3): 349–355.
- Seidensticker J. 1986. Large carnivores and the consequences of habitat insularization: ecology and conservation of Tigers in Indonesia and Bangladesh // Miller S D, Everett D D. *Cats of the World: Biology, Conservation, and Management*, Washington: National Wildlife Federation, 1–41.
- Severtzov, M. 1858. Notice sur la classification multisériale des Carnivores, spécialement des Félidés, et les études de zoologie générale qui s'y rattachent. *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée*, 2: 385–396.
- Shikama T, Okafuji G. 1958. Quaternary cave and fissure deposits and their fossils in Akiyosi District, Yamaguti Prefecture. *Science Reports of the Yokohama National University*, 7: 43–103x.
- Shikama T, Okafuji G. 1963. On some Choukuotien mammals from Isa, Yamaguchi Prefecture, Japan. *Science Reports of the Yokohama National University*, 9: 51–58.
- Sommer R, Benecke N. 2006. Late Pleistocene and Holocene development of the felid fauna (Felidae) of Europe: a review. *Journal of Zoology*, 269(1): 7–19.
- Sorkin B. 2008. A biomechanical constraint on body mass in terrestrial mammalian predators. *Lethaia*, 41(4): 333–347.
- Sotnikova M V, Foronova, I.V. 2014. First Asian record of *Panthera (Leo) fossilis* (Mammalia, Carnivora, Felidae) in the Early Pleistocene of Western Siberia, Russia. *Integrative Zoology*, 9(4): 517–530.
- Stein A B, Hayssen V. 2013. *Panthera pardus* (Carnivora: Felidae). *Mammalian Species*, 45(900): 30–48.
- Sunquist M E, Sunquist, F. 2002. *Wild Cats of the World*. Chicago: University of Chicago Press.
- Suzuki H, Hosoda T, Sakurai S, et al. 1994. Phylogenetic relationship between the Iriomote Cat and the Leopard Cat, *Felis bengalensis*, based on the ribosomal DNA. *The Japanese Journal of Genetics*, 69(4): 397–406.
- Takai F, Hasegawa Y. 1966. Vertebrate fossils from the Gansuiji formation. *Journal of the Anthropological Society of Nippon*, 74(3–4): 155–167.
- Tamada T, Siriaronrat B, Subramaniam V, et al. 2008. Molecular diversity and phylogeography of the Asian Leopard Cat, *Felis bengalensis*, inferred from mitochondrial and Y-chromosomal DNA sequences. *Zoological Science*, 25(2): 154–163.
- Teilhard de Chardin P, Leroy P. 1945. *Les Felides de Chine*. Peking: Catholic University Press.
- Tougaard C. 2001. Biogeography and migration routes of large mammal faunas in South-East Asia during the Late Middle Pleistocene: focus on the fossil and extant faunas from Thailand. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol*, 168(3–4): 337–358.
- Trigo T C, Freitas T R O, Kunzler G, et al. 2008. Inter-species hybridization among Neotropical cats of the genus *Leopardus*, and evidence for an introgressive hybrid zone between *L. geoffroyi* and *L. tigrinus* in southern Brazil. *Molecular Ecology*, 17(19): 4317–4333.
- Trigo T C, Schneider A, de Oliveira T G, et al. 2013. Molecular data reveal complex hybridization and a cryptic species of neotropical wild cat. *Current Biology*, 23(24): 2528–2533.
- Trindade F J, Rodrigues M R, Figueiró H V, et al. 2021. Genome-wide SNPs clarify a complex radiation and support recognition of an additional cat species. *Molecular Biology and Evolution*, 38(11): 4987–4991.
- Turner A, Antón M. 1997. *The Big Cats and Their Fossil Relatives: an Illustrated Guide to Their Evolution and Natural History*.

- New York: Columbia University Press.
- Uphyrkina O, Johnson W E, Quigley H, et al. 2001. Phylogenetics, genome diversity and origin of modern Leopard, *Panthera pardus*. *Molecular Ecology*, 10(11): 2617–2633.
- van den Hoek Ostende L W, Morlo M, Nagel D. 2006. Fossils explained 52: Majestic killers: the Sabre-toothed Cats. *Geology Today*, 22(4): 150–157.
- van der Geer A, Lyras G, de Vos J, et al. 2011. Evolution of Island Mammals: Aadaptation and Extinction of Placental Mammals on Islands. Hoboken: John Wiley & Sons.
- van Valkenburgh B, Grady F, Kurtén B. 1990. The Plio-Pleistocene cheetah-like cat *Miracinonyx inexpectatus* of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(4): 434–454.
- van Valkenburgh B, Pang B, Cherin M, et al. 2018. The Cheetah: evolutionary history and paleoecology // Marker L B, Boast L K, Schmidt-Kuentzel A. *Cheetahs: Biology and Conservation*. London: Academic Press, 25–32.
- Vigne J D, Guilaine J, Debue K, et al. 2004. Early taming of the cat in Cyprus. *Science*, 304(5668): 259.
- Volmer R, Hölzchen E, Wurster A, et al. 2017. Did *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758) become extinct in Sumatra because of competition for prey? Modeling interspecific competition within the Late Pleistocene carnivore guild of the Padang Highlands, Sumatra. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 487: 175–186.
- Werdelin L. 1981. The evolution of lynxes // *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Academy of Sciences, Societas Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica Fennica Vanamo, 37–71.
- Werdelin L. 1989. The radiation of felids in South America: when and where did it occur? // 5th International Theriological Congress, Rome: Abstracts of Papers and Posters, 290–291.
- Werdelin L. 1996. The history of felid classification // Nowell K, Jackson P. *Wild Cats*. Gland: IUCN, xviii–xxii.
- Werdelin L, Yamaguchi N, Johnson W E, et al. 2010. Phylogeny and evolution of cats (Felidae) // David W M, Andrew J L. *Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford: Oxford University Press, 59–82.
- Wilting A, Christiansen P, Kitchener A C, et al. 2011. Geographical variation in and evolutionary history of the Sunda Clouded Leopard (*Neofelis diardi*) (Mammalia: Carnivora: Felidae) with the description of a new subspecies from Borneo. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58(2): 317–328.
- Wilting A, Patel R, Pfestorf H, et al. 2016. Evolutionary history and conservation significance of the Javan Leopard *Panthera pardus melas*. *Journal of Zoology*, 299(4): 239–250.
- Woodburne M O. 2010. The Great American biotic interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution*, 17(4): 245–264.
- Wozencraft W C. 1993. Order Carnivora. *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference Vol 1*. 2nd ed. Washington: London Smithsonian Press, 279–348.
- Wozencraft W C. 2005. Order Carnivora. *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference Vol 1*. 3th ed. Washington: JHU Press, 532–628.
- Yamaguchi N, Cooper A, Werdelin L, et al. 2004. Evolution of the mane and group-living in the Lion (*Panthera leo*): a review. *Journal of Zoology*, 263(4): 329–342.
- Yu H, Xing Y T, Meng H, et al. 2021. Genomic evidence for the Chinese Mountain Cat as a Wildcat conspecific (*Felis silvestris bieti*) and its introgression to domestic cats. *Science Advances*, 7(26): eabg0221.
- 曹忠祥, 杜恒俭, 赵其强, 等. 1990. 甘肃广河地区中新世哺乳动物化石的发现及其地层学意义. *现代地质*, 4(2): 16–29.
- 高耀亭. 1987. 中国动物志: 哺乳纲 第八卷: 食肉目. 北京: 科学出版社.
- 胡长康, 齐陶. 1978. 陕西蓝田公王岭更新世哺乳动物群. 北京: 科学出版社.
- 邱占祥, 邓涛, 王伴月. 2004. 甘肃东乡龙担早更新世哺乳动物群. 北京: 科学出版社.
- 张弥曼, 朱敏. 2015. 中国古脊椎动物志 第一卷: 鱼类. 北京: 科学出版社.