

# 中国首次发现恐象化石<sup>1)</sup>

邱占祥<sup>1</sup> 王伴月<sup>1</sup> 李虹<sup>2</sup> 邓涛<sup>1</sup> 孙燕<sup>2</sup>

(1 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

(2 内蒙古博物馆 呼和浩特 010020)

**摘要:** 记述了一件恐象类的下颌。经查证,该下颌产于甘肃临夏州东乡县班土村晚中新世柳树组底部的砂岩透镜体中。根据联合部斜向前下方和 p3 具下内尖等特征,该下颌被归入原恐象属 *Prodeinotherium*。该下颌以 p3 相对于其他颊齿特别小、无真正下外脊而区别于该属已知各种。这是中国目前所知惟一件恐象化石,故定名为中华原恐象 *P. sinense*。恐象类在欧洲、南亚和非洲早-中中新世已广泛分布,至晚中新世已十分进步。中华原恐象一方面保留了某些早期恐象的性状,另一方面又具有一些自身特有的性状。这表明中华原恐象可能较早从恐象主干中分出,而后成为独立发展起来的一支。在中国或周边地区早-中中新世地层中应该还有恐象化石,等待我们去发现。

**关键词:** 中国,甘肃临夏;晚中新世;恐象

**中图法分类号:** Q915.878 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3118 (2007)04-0261-17

恐象是一类极为特殊的象类。和其他象类不同,它没有上门齿;下颌联合部和一对粗大的下门齿弯曲向下;第一臼齿为三脊型,其他臼齿为双脊型。关于这类动物的分类地位和生活方式在早期的古生物学家中曾引起过广泛的争论。根据 Weinsheimer (1883) 的介绍, Cuvier 曾将其视为巨型獭类; Kaup 以为它是一类古代的河马;有人则认为是海牛类 (Buckland 等)。直到 1864 年 Claudis 发表了对这类动物的耳骨迷路的研究,认为它和象类相同,应归入象类,此后这一意见才逐渐获得认同。目前关于恐象的科以上的分类地位尚有不同意见 (McKenna and Bell, 1997),但在象类专家中倾向性的意见是把它视作象目基干中在重兽 (*Barytherium*) 之后分出的一支,与所有后期象类 (*Paleomastodon* 及以后的象类) 为姊妹群关系 (Tassy, 1996 等)。

欧洲是发现恐象化石最早、也是最多的地方。根据 Weinsheimer (1883) 的考证,恐象化石第一次见诸于文献是在 1715 年,是 Réaumur 根据 17 世纪初在里昂附近发现的一枚牙齿的图片记述的,当时并不知属于何种动物。此后在奥地利、法国、德国等国不断有恐象牙齿、下颌残段和肢骨发现,都没有明确的归属。直到 1829 年 Kaup 才根据在德国 Eppelsheim 发现的第一件恐象的下颌骨正式将其命名为 *Deinotherium giganteum*。由于开始将向下弯曲的门齿错误地修复为向上弯曲, Kaup 最初也没有认识到其象类的属性。此后

1) 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (编号: KZCX2-YW-120)、国家科技基础性工作专项 (编号: 2006FY120300) 和国家自然科学基金重点项目 (编号: 40232023) 资助。

的发现表明,恐象化石在南欧的分布十分广泛,在法国、德国、瑞士、奥地利、西班牙、葡萄牙、希腊、塞尔维亚、匈牙利、捷克、保加利亚、罗马尼亚、摩尔多瓦、乌克兰、俄罗斯等国都有很多化石(Depéret, 1887; Mayet, 1908; Osborn, 1936; Huttunen, 2002a, b; Koufos et al., 2003 等),其分布向东一直达到高加索(Borissiak and Beliajeva, 1948)。

亚洲是第二个发现恐象化石的大陆。第一件恐象化石发现于印度 Perim 岛,由 Falconer 于 1845 年报道(Falconer, 1868)。化石主要发现于印巴次大陆(Lydekker, 1876, 1880; Forster-Cooper, 1922; Dehm, 1963 等)。此后在伊朗(Bernor et al., 1979)、土耳其(见 Sanders, 2003)和以色列(见 Tchernov and Shoshani, 1996)等都有发现。最近在缅甸也发现了恐象的牙齿(Takai et al., 2006)。但是在中国境内却从未发现过恐象的踪迹。

在非洲最早的报道见于 1911 年:这一年 Andrews 记述了产自东非维多利亚湖区早中新世的恐象下颌;而 Haug 提到的一枚产自奥莫河谷的恐象牙齿实际发现于 1903 年(Haug, 1911:1727)。在非洲,除了在东非(埃塞俄比亚、肯尼亚、坦桑尼亚;见 MacInnes, 1942; Arambourg, 1947; Harris, 1983 等)广泛分布外,在北非利比亚的 Gebel Zelten(Harris, 1973)和南部的莫桑比克(Harris, 1977)都有其踪迹。最近 Kappelman 等(2003)报道了产自埃塞俄比亚渐新世地层中的几颗恐象类牙齿,表明非洲大概是恐象的发源地。

2005 年 8 月,本文前两作者在内蒙古博物馆购自甘肃临夏的哺乳动物化石中发现一件恐象类的下颌。为了弄清标本的产地和层位,本文作者之一(李虹)多次与化石经手人交谈,终于肯定该化石产于甘肃临夏回族自治区东乡族自治县的班土村。为了慎重起见,2006 年 11 月本文另一作者(邓涛)在原化石所有人的陪同下一起到现场复核。由于这件标本是和陆龟化石(在附近其他属于同层的化石点中发现了大量陆龟)一起发现的惟一一件较有价值的带牙的“龙骨”,给当时参与发掘的人都留下了深刻的印象,所以这一化石点很容易地就被找到了。根据观察,化石的保存状况和所附岩石(黄色砂岩)与该地点者基本吻合,该层砂岩与下伏虎家梁组的砂岩在颜色和粒度上都有所不同。这些都表明,这一地点极可能就是这件恐象下颌的真正产地。

恐象在欧洲从发现至今已近 300 年、在南亚已逾 150 年、在非洲也已超过 100 年,而在中国上百年的古脊椎动物发掘和研究的历史中,虽然各种象类化石发现很多,却从来没有发现过任何恐象化石。恐象没有进入中国大陆似已成定论。这次意外的发现改变了这一结论。这一发现不只简单地扩大了恐象的分布范围,而且又一次生动地告诫我们,对古生物学中建立在缺失基础上的结论需要采取极为慎重的态度。

牙齿冠面术语基本依 Tassy(1996)。

## 1 含恐象化石的地层概况

含恐象化石的地点位于临夏州东乡县那勒寺乡班土村的北坡,中科院古脊椎所野外地点 LX 200043,地理坐标:N 35°33'08.4", E 103°27'40.7",海拔 2228 m(图 1)。

剖面自上而下为:

晚更新世

11. 马兰黄土

约 20 m

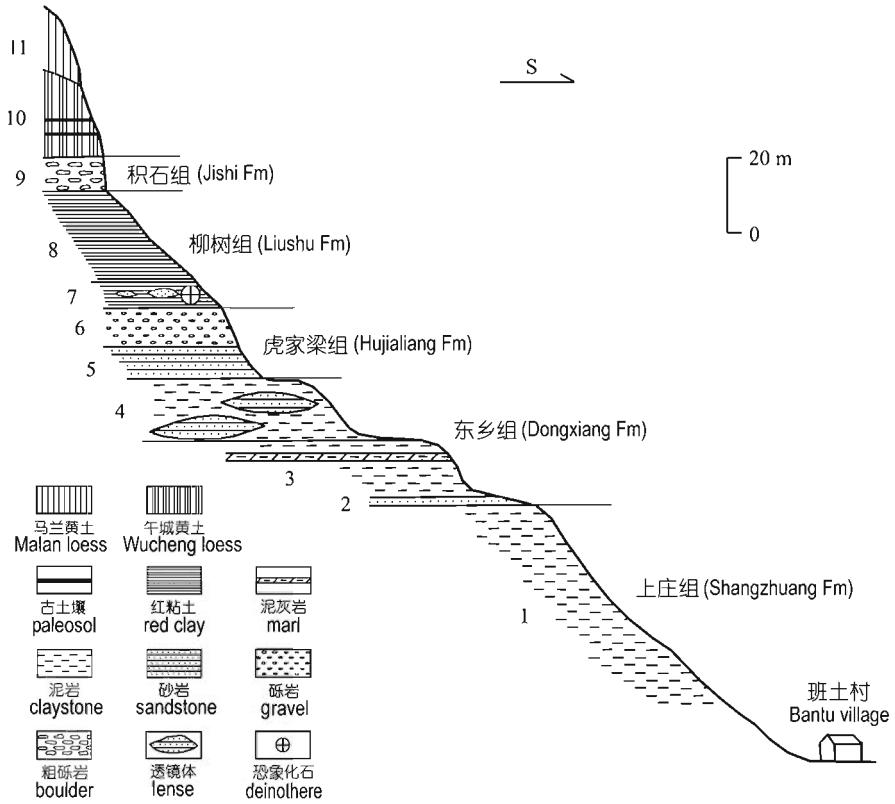


图 1 产中华原恐象(新种)化石地点剖面简图

Fig. 1 Sketch of profile at the locality yielded *Prodeinotherium sinense* sp. nov.

	~ ~ ~ ~ ~ 不整合 ~ ~ ~ ~ ~	
早更新世		
10. 午城黄土		24 m
	- - - - - 假整合 - - - - -	
晚上新世		
9. 积石组, 灰黑色砾岩		10 m
	- - - - - 假整合 - - - - -	
晚中新世柳树组		
8. 浅棕红色块状粉砂质泥岩, 具灰绿色斑纹, 含大量形状不规则的钙质结核(三趾马红土); 局部含浅灰绿色薄夹层, 在山梁的北坡发现富集的三趾马动物群化石		25 m
7. 棕红色块状粉砂质泥岩夹泥质砂岩透镜体(长约 10 m); 透镜体中含密集堆积的陆龟化石, 中华原恐象化石产于此层		7 m
中中新世虎家梁组		
6. 灰色、局部锈黄色砂砾岩, 具大型交错层理		10 m
5. 灰黄、灰白色厚层砂岩, 具板状层理, 含具大型交错层理的床砂透镜体。透镜体中发现过嵌齿象( <i>Gomphotherium</i> sp.) 头骨化石		9 m

## 中中新世东乡组

- |  |      |
|--|------|
| 4. 浅棕红色粉砂质泥岩夹灰白色或锈黄色砂岩透镜体。泥岩具水平层理,砂岩具斜层理 | 16 m |
| 3. 紫红色泥岩,含灰黑色团块,夹多层薄层钙质结核层或泥灰岩条带         | 15 m |
| 2. 灰绿色板状砂岩,具斜层理,向东逐渐尖灭                   | 2 m  |

## 早中新世上庄组

- |                            |      |
|----------------------------|------|
| 1. 棕红色块状泥岩,中部夹多层浅黄色钙质粉砂岩薄层 | 60 m |
|----------------------------|------|

## 2 化石描述

## 象目 Order Proboscidea Illiger, 1811

## 恐象亚目 Suborder Deinotherioidea Osborn, 1921

## 恐象科 Family Deinotheriidae Bonaparte, 1841

原恐象属 Genus *Prodeinotherium* Éhik, 1930中华原恐象(新种) *Prodeinotherium sinense* sp. nov.

(图 2-5; 表 1-3)

**模式标本** IMM-C-2005-0017(内蒙古博物馆编号),一件下颌,其下颌角破损,左垂直支上半部和右冠状突缺失;牙齿保留左 m1-m3 及左 p4 的最后端和右 p3-m3。现存内蒙古博物馆。

**地点与层位** 甘肃省临夏回族自治州东乡族自治县班土村北坡;柳树组底部砂岩透镜体,晚中新世早期(与欧洲 Vallesian 相当?)。

**鉴别特征** (仅依下颌) 尺寸中等(p3-m3 长 328 mm)。水平支在 m3 处断面接近圆形;联合部细长,较直地斜向前下方,与水平支组成约 45°角,前端(和门齿)不垂直或后弯;颞孔一个,圆形,位于 p3 前根之下。p3 特别小,冠面卵圆形;下后尖稍小于下原尖,两者并列,稍经磨耗即相连;下次尖约与下原尖等大,三角锥形,与下原尖后壁在齿冠下半部相连,但不组成下外脊;下内尖串珠状,弧形斜向内前方。p4-m3 脊间谷唇侧有瘤状突起;m2-m3 下中尖很发育,其前端伸达下后脊后壁中部,下次脊与下后脊大约等长(横向),后齿带宽大,m3 者呈三角锥形向后突出。

**描述** 左垂直支前缘基部保留,斜向后上方(图 2A3)。关节髁内端断失,应为横轴形,保留长 55 mm,前后径长 47 mm,关节面面向后上方(图 2A1)。联合部细长,后缘位于 p4 中部,中矢曲线长 295 mm。联合部背面纵槽形,槽深约 30 mm,最深处位于联合部中部,两端变浅;两侧齿槽缘峭形,两齿槽缘在 p3 之前宽 98 mm,向前趋中,至前端两峭间距离 65 mm(图 2A1)。自侧面看,下颌前部自 p4-m1 处弯向下方,其长轴和水平支长轴组成约 45°角;下颌在 p3 处宽 215 mm,高 134 mm;最前端宽 180 mm,高 138 mm,最窄处位于前端稍后,宽 167 mm。颞孔每侧只有一个,圆形,位于 p3 下方,约在骨高的中部稍下(图 2A3-A4)。水平支在前臼齿处高大于宽,在 m3 处高、宽相等(表 1)。齿列位于水平支偏内侧,在臼齿外侧水平支形成宽的浅槽。此槽在 m3 处宽 70 mm,向后延伸至 m3 之后约 45 mm。

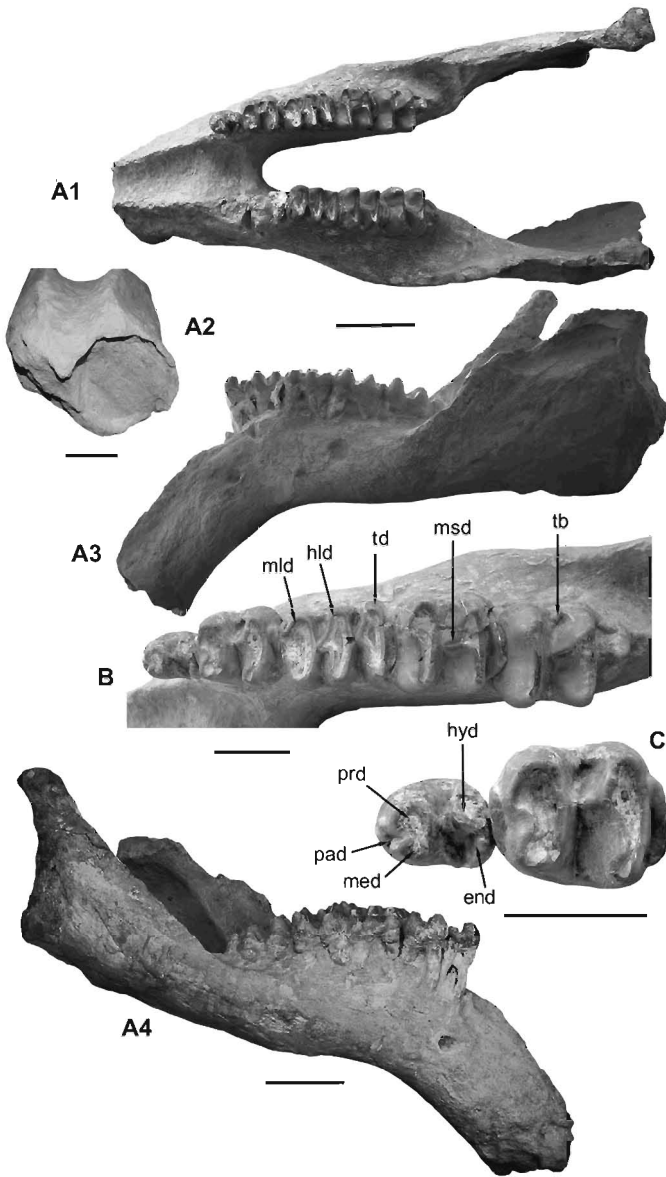


图2 中华原恐象(新种)下颌, IMM-C-2005-0017(正型)

Fig. 2 Mandible of *Prodeinotherium sinense* sp. nov., IMM-C-2005-0017 (holotype)

A1. 顶面 top view; A2. 联合部前面 anterior view of symphysis; A3. 左侧面 left lateral view; A4. 右侧面 right lateral view; B. 右 p3-m3 冠面 right p3-m3 crown view; mld. 下后脊 metalophid, hld. 下次脊 hypolophid, td. 第三脊 tritolophid, msd. 下中尖 mesoconid, tb. 颊侧突起 buccal tubercle; C. 右 p3-p4 冠面 right p3-p4 crown view; prd. 下原尖 protoconid, pad. 下前尖 paraconid, med. 下后尖 metaconid, end. 下内尖 entoconid, hyd. 下次尖 hypoconid

比例尺 Scale bars: A1, A3, A4 = 10 cm; A2, B-C = 5 cm

门齿一对,已缺失,仅左者保留椭圆形的齿槽,宽 85 mm,高 97 mm,断面长轴微斜向外下方。从齿槽判断,门齿应伸向前下方,微微偏向外。

p3 仅右者保存(图 2A1, A4, B-C)。冠面(图 2C)轮廓近卵圆形,前窄后宽,前缘圆、后缘较平,颊侧圆隆,舌侧前半部圆,后半部微凹。下原尖和下后尖圆锥形,后者稍小,位置稍后,稍经磨损两者即愈合,留有前、后沟。下次尖圆三角锥形,前内角与下原尖后壁下半部相连,使脊间谷分为颊、舌两半,颊半部浅,而舌半部深,呈盆形。下内尖为串珠状窄而低的弧形脊,微弱弯向舌前方,并逐渐降低变细。下前尖为一小突起,位于分隔下原尖和下后尖的前沟的末端。后齿带不明显。自侧面看(图 2A4)三角座高(32 mm),跟座低而短。

右 p4 保存完整(图 2B-C),左者仅保存最后端(图 2A1; 图 3)。冠面轮廓近梯形,前窄后宽,前缘在前齿带外端处最凸出,后缘因有壁架状(shelf-like)的后齿带而向后隆凸。牙齿双脊型,脊微向后弯凸。下后脊(图 2B mld)磨损深,横向短于下次脊(图 2B hld)。下原尖前嵴明显,斜向舌前方,末端接近牙齿中轴。下后尖舌端膨大,向中轴方向变细。下次脊磨损较下后脊轻,其磨面较下后脊更窄长。下中尖(mesoconid, 图 2B msd)嵴形,比下原尖前嵴更明显,末端与下后脊后壁下半部相连,将中谷(median valley, 依 Harris, 1973:316)分为外小、内大的两半,外谷盆形,内谷窄长沟形。前、后齿带均为壁架状。前者窄短,占据前缘舌侧 2/3,壁架向舌侧缓慢降低。后齿带宽大,位于后缘正中,向舌侧稍稍降低。中谷在颊侧有两个小隆起,舌侧无。磨损后冠高 37 mm。

m1 是颊齿中磨损最深者(图 2A1, B)。m1 齿冠轮廓近长方形,向后渐宽;三脊型齿。下后脊和前齿带由于磨损深而大部分愈合,前齿带仅在外端与下后脊分开,下后脊的后壁圆隆。下中尖比 p4 者更显著,更接近牙齿中轴,并与下后脊相连。下次脊的后壁向后隆凸。第三脊(tritlophid, 依 Harris, 1973:316; 本文图 2B td)横向最长,后壁较平直。下次小尖前嵴(pre-hypoconulid crest)比下中尖弱,且更偏向颊侧。后齿带壁架状,外高内低。下后脊和下次脊间的谷在颊侧有小瘤;下次脊和第三脊间的谷在颊、舌侧边缘都稍隆起,使谷口封闭。内侧冠高 33 mm,外侧冠高 26 mm。

左 m2 保存完整,右侧者脊稍破碎(图 2A1, B)。轮廓为长方形,后端稍稍宽于前端。下后脊较直,下原尖前嵴表现弱,末端约在下后脊颊侧 1/3 的内端。下次脊接近平直。下中尖嵴形,很长,比下原尖前嵴更向舌侧移,但不达牙齿中轴,其末端仅在下半部与下后脊相连。中谷颊侧有瘤状突起。前齿带因 m1 后齿带的挤压而接近消失,仅在颊侧尚保留一段嵴形。后齿带很宽大,呈弧形壁架状,位于中部;与下次脊以深沟相隔,并使牙齿后缘成为圆弧形。下后脊舌侧高 43.5 mm,颊侧高 31 mm;下次脊舌侧高 47 mm(接近最大高),颊侧高 34 mm。

m3 以右者保存更好(图 2B)。m3 由两脊组成正方形,带一圆三角形的后跟座。下后脊和下次脊都较平直。下原尖前嵴表现微弱。下中尖嵴形显著,和 m2 者一样发育,其前端伸达下后脊的后壁,几乎伸达牙齿中轴。脊间谷在颊、舌两侧都有瘤状结构,但颊侧的更大。前齿带已完全被 m2 的后齿带所覆盖。后齿带形成很大的跟座。左侧者中部为一高大的锥状突起;内、外两侧由串珠状瘤组成低嵴,内侧者稍短,而外侧者较细长,由 7 个小突组成。右 m3 的跟座外侧为一大突起,而内侧瘤状嵴较细长(图 2B)。下后脊舌侧高

52.5 mm, 颊侧高 40 mm, 脊间谷底舌侧高 16 mm, 下次脊舌侧高 47 mm, 颊侧高 42 mm, 跟座最大高 30 mm。

表 1-2 中没有包括的牙齿测量: p3-p4: 102 mm; m1-m3: 223 mm; m2-m3: 161 mm。

表 1 某些恐象下颌的测量与比较

Table 1 Measurements and comparison of mandibles of some deinotheres (mm)

测量项 Measures	<i>P. sinense</i>	<i>P. hungaricum</i> Éhik, 1930	<i>P. bavaricum</i>		<i>P. hobleyi</i> Harris, 1973	<i>D. giganteum</i>		
			Untierzolling	Franzensbad		I	II	III
			Hut. & Göhlich, 2002			Weinsheimer, 1883	Depéret, 1887	
1	830		680	518	630	905	1075	
2						745	720	
3						395		
4	290				290	385	375	
5	135	123, 134			133 *	165		135
6	78	83, 81			73 *	130	120	
7	120	106, 100	120	110	111 **	155	152	132
8	120	103, 107	113	110	107 **	138	135	
9	328		310	310		415	400	353
10	~190		185	185				
11	290		350	280		565	620	330
12	~180	160	209	165	127	225		234
13	138					220	230	
14	97					128	138	65
15	85					95	103	

\* 在 p3 处(at p3); \*\* 在 m3 处(at m3)。

- I. 根据 Eppelsheim 一个大头骨及下颌模型 (cast of a large skull and mandible from Eppelsheim);
- II. 根据 Eppelsheim 雄性成年个体 (male individual from Eppelsheim, Kaup, 1841, Pl. XI, Fig. 1);
- III. 根据 Depéret (1887) 记述的 *D. levius* 下颌测量 (measured from mandible of *D. levius* described by Depéret [1887, Pl. XXII])。
  1. 最大长: 门齿齿槽 - 垂直支后缘 (total L: i2 alveol. border - post. border of ascend. ramus);
  2. 后颊孔 - 垂直支后缘 (post. mental for. - post. border of ascend. ramus);
  3. p3 前缘 - 垂直支前缘 (ant. border of p3 - ant. border of ascend. ramus);
  4. 下颌在关节突处高 (H at condyle);
  5. 水平支在 p4 处高 (H of horiz. ramus at p4);
  6. 水平支在 p4 处厚 (W of horiz. ramus at p4);
  7. 水平支在 m2 后缘处高 (H of horiz. ramus at post. border of m2);
  8. 水平支在 m2 后缘处厚 (W of horiz. ramus at post. border of m2);
  9. p3-m3 长 (L of p3-m3);
  10. 联合部水平长 (ant. - post. L of symphysis, horizontally measured);
  11. p3-i2 齿隙长 (diastema between p3-i2);
  12. 联合部前端宽 (W of ant. end of symphysis);
  13. 联合部前端高 (H of ant. end of symphysis);
  14. 门齿齿槽最大前后长 (sagit. L of i2 alveolus);
  15. 门齿齿槽最大横宽 (W of i2 alveolus).

表 2 几种恐象下颊齿的测量与比较

Table 2 Measurements and comparison of lower cheek teeth of some deinotheres (mm)

	<i>P. sinense</i>	<i>P. hungaricum</i>	<i>P. hobleyi</i>		<i>P. pentapotamiae</i>	<i>D. indicum</i>
	IMM-C- 2005-0017	Éhik, 1930	N	Harris, 1973	Lydekker, 1880	Neotype (left side) Sahni & Tripathi, 1957
p3 L	40.6	39.2	6	39.6 ~ 50.7		72
W anterior	30					
W posterior	33	31.6	6	31.7 ~ 40.7		50
p4 L	<b>61</b>	44.6, 49.8	5	44.3 ~ 58.9	45.7	70
W metalophid	47		6	38.4 ~ 46.9		61
W hypolophid	<b>53</b>	44.1, 43.3 ±	4	34.9 ~ 45.6	44.2 *	61
m1 L	<b>75</b>	58.7	6	55 ~ 82.7	59.4	88.5
W metalophid	51		6	38.8 ~ 48.8		61.5
W hypolophid	<b>55</b>	46 ±	6	39.5 ~ 51	45.7 *	65
W tritolophid	53.5		6	33.8 ~ 45.9		59
m2 L	73.5	62.3, 62.2	4	54.8 ~ 76.3	61	97
W metalophid	<i>61</i>		6	50.3 ~ 65.5	54.6 *	87
W hypolophid	65	55.1, 54.6	4	48 ~ 62.2		89
m3 L	<b>90</b>	72.5, 73.2	3	66.9 ~ 84	73.7	104
W metalophid	<b>70</b>	55.5	3	54.1 ~ 63.4	57.2 *	96.5
W hypolophid	70		3	46.4 ~ 59.3		85
W post. cingulum	44					

	<i>P. bavaricum</i>	<i>D. giganteum</i>	<i>P. bavaricum</i>	<i>D. giganteum</i>	<i>Prodeinotherium</i>	<i>Deinotherium</i>
	Range		Range (N = 107)	Range (N = 150)	Max	Min
	Bergounioux & Crouzel, 1962		Dehm, 1963		Harris, 1973	
p3 L	37 ~ 55	51 ~ 86	42 ~ 50	56 ~ 63	51	51
W posterior	28 ~ 43	43 ~ 66			43	43
p4 L	45 ~ 60	61 ~ 94	50 ~ 60	62 ~ 73	60	61
W hypolophid	39 ~ 51	48 ~ 75			52	48
m1 L	54 ~ 74	73 ~ 112	64 ~ 74	74 ~ 88	73	74
W hypolophid	42 ~ 53	54 ~ 90			53	54
m2 L	51 ~ 74	73 ~ 120	60 ~ 72	76 ~ 88	75	73
W metalophid	47 ~ 68	62 ~ 99			70	63
m3 L	56 ~ 80	74 ~ 125	67 ~ 80	81 ~ 100	81	75
W metalophid	46 ~ 68	61 ~ 105			68	65

注: 斜体为只在 *Prodeinotherium* 变异范围内, 粗体为只在 *Deinotherium* 变异范围内 (Measurements exclusively in range of variation of *Prodeinotherium* are in italics; those exclusively in range of variation of *Deinotherium* are in bold).

\* 最大宽 (largest widths).



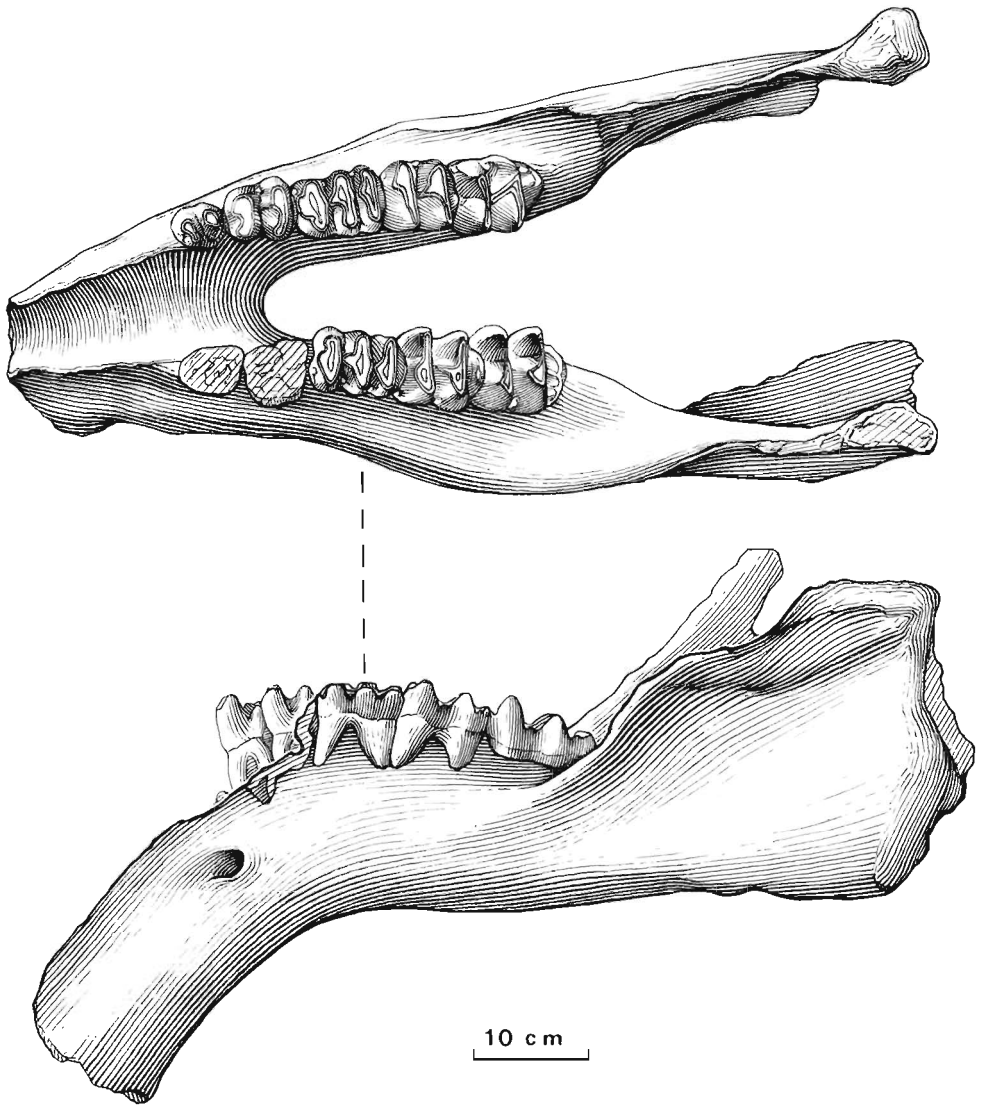


图3 中华原恐象(新种)下颌素描, IMM-C-2005-0017(正型)顶面(上)和左侧面(下)

Fig. 3 Sketch of the mandible of *Prodeinotherium sinense* sp. nov., IMM-C-2005-0017 (holotype), top view (above) and left lateral view (below)

### 3 比较和讨论

#### 3.1 恐象类在属、种级别上划分的历史及现状

最初发现的恐象化石多为零散牙齿。由于大小差别很大,曾被分成很多种。1883年 Weisheimer 对恐象化石进行总结时,已经分成多达 15 个种了。Weisheimer 发现,这些牙齿虽然在大小上差异很大,但却是连续的,没有显著的间断;在牙齿和下颌的形态上也没

有显著的区别。Weisheimer 最后把所有这些种全都归为一属一种,即 *Deinotherium giganteum*。Éhik (1930) 根据在匈牙利发现的一个个体较小的种创建了一个新属 *Prodeinotherium*。但这一建议直到 20 世纪 60 年代一直很少有人赞同。在 20 世纪 50 年代,Gräf 曾特别对 *D. bavaricum*, *D. levius* 和 *D. giganteum* 这三个种下颌和牙齿的形态及大小和牙齿比例关系作过系统的分析,提出了一系列区分这三个种的特征(Gräf, 1957)。此后 Bergounioux and Crouzel (1962) 对 Gräf 所提出的形态区别特征逐项进行了分析,认为这些特征的变化在恐象演化历史中确实存在,其演化方向也是清楚的;但进步性状在不同种中的出现并非同时,再加上个体变异较大,使这些特征很难应用于种的划分中。他们主张,欧洲的恐象可以分为早-中中新世较小而原始的 *D. bavaricum* 和中-晚中新世较大而进步的 *D. giganteum* 两个种。从 20 世纪 70 年代初开始,恐象的研究进入了一个新的阶段。Harris (1973) 研究了利比亚 Gebel Zelten 的恐象头骨、下颌和颅后骨骼,并对所有恐象化石做了系统整理。Harris 认为 Gebel Zelten 的材料和欧洲的 *D. bavaricum* 在大小和基本特征上非常接近,但 Gebel Zelten 的材料表明,它和 *D. giganteum* 在大小、头骨和颅后骨骼上的差别达到了属一级的水平,因此重新启用了 *Prodeinotherium* 这个属,认为它和 *Deinotherium* 是两个独立的有效属(详见 Harris, 1973)。但 Harris 对 Gräf 所提出的在下颌和牙齿上的区别特征基本上持否定态度。在 Harris 列举的这两个属的特征中只提到 *Prodeinotherium* 的下门齿近于垂直,而在 *Deinotherium* 中下门齿更长,弯曲至联合部之下(Harris, 1973: 295)。这样,Harris 就把恐象分为 2 属,将众多的种合并为 6 个种,每个大陆都只有两个种,即:*Prodeinotherium* 在欧洲是 *P. bavaricum* (本文作者认为属型种 *P. hungaricum* 仍应为有效独立种,详见后),在非洲是 *P. hobleyi*,而在南亚则是 *P. pentapotamiae*; *Deinotherium* 在欧洲是 *D. giganteum*,在非洲是 *D. bozasi*,而在南亚则是 *D. indicum*。这一意见几乎毫无疑问地被所有古生物学家所接受。最近 Huttunen 对欧洲的恐象化石又一次进行了全面系统的整理(Huttunen, 2002a)。根据她的统计,到 2002 年为止恐象类共创建过 31 个种。她完全接受了 Harris 所提出的恐象应该划分为 2 属 6 种的意见。Huttunen 同样也认为 Gräf 所提到的诸多区别特征无法实际应用,但认为其中在 p3 上的不同是惟一有效的形态区别特征。

### 3.2 班土下颌和已知恐象属、种的比较

根据现在大多数古生物学家的认识,*Prodeinotherium* 和 *Deinotherium* 这两个属虽然在头骨和颅后骨骼上区别显著,但在下颌上,目前得到承认的只有两点:1)前者小,后者大(但没有截然的分界线);2)前者 p3 的下原尖和下后尖平行排列,而在后者中它们不同程度地愈合为一单尖(见 Huttunen, 2002a:245)。由于在每个大陆上这两个属都只有一个种,这实际上也就变成了各个大陆内两个种的区别特征了。

在下颌的大小上,表 1 清楚地表明,就总体来说,班土下颌和 *Prodeinotherium* 更接近,而小于 *Deinotherium* 者。班土下颌的总长显著大于 *P. bavaricum* 和 *P. hobleyi* 者主要是由于其联合部不像在后者中那样向后弯曲的缘故。

对于 *Prodeinotherium* 和 *Deinotherium* 这两个属在下牙大小上的差异,许多学者都做过统计。Bergounioux and Crouzel (1962) 及 Dehm (1963) 提供了它们的变异范围,而 Harris

(1973)则列出了前者的最大值和后者的最小值。从表2我们可以看出:1)两属在大小上确实是逐渐过渡的,没有明显的间断。2)班土下牙齿的大小介于两属之间。其 p3 明显小于 *Deinotherium* 者,而完全落入 *Prodeinotherium* 之内;但 p4、m1 和 m3 的长和宽都超过了 *Prodeinotherium* 属的最大值,与 *Deinotherium* 属的小者相当。

从形态上讲,虽然 Gräf (1957)所提出的许多用于区别上述两属的特征大多已被否定,但它们作为反映进化水平的功能仍然有效。下面分别叙述之。

1) Gräf 认为下颌垂直支前缘由斜向后上方逐渐变为接近垂直和斜向前上方。后来的材料表明,在有些 *Prodeinotherium* 的材料(例如 Gebel Zelten 的 *P. hobleiy* 和德国 Unterzolling 发现的 *P. bavaricum* 骨架)中,其垂直支前缘的方向就和 *D. giganteum* 者没有区别(见 Harris, 1973 和 Huttunen and Göhlich, 2002)。班土标本的垂直支前缘只保留了基部,但看起来像是斜向后上方的。在这一点上,它和匈牙利的 *P. hungaricum* 接近。

2) Gräf 认为联合部和下门齿是由斜向前下方逐渐变为前端垂直向下,再变为弯向后方。实际上,Gebel Zelten 的 *P. hobleiy*,特别是 Unterzolling 的 *P. bavaricum* 的下颌,联合部前端已经变得弯向后方(图4C)。因此,这不能作为区别两属的特征。我们还注意到,联合部开始比较细弱,到后期可以变得异常粗壮(图4E)。班土标本的联合部非常细长,而且完全没有向后弯曲的迹象(图4H),显然是属于最原始的状态。在这一点上,班土标本也和匈牙利的 *P. hungaricum* 者比较接近。

3) Gräf 认为 p3 由下原尖和下后尖分离、接近并排,并具锥形下前尖,逐渐变为下后尖变小而位置后移,至与下原尖完全合并;下前尖逐渐退失(见图5)。这是 Gräf 所提出的区别两属特征中惟一被大多数古生物学家所接受的一点。班土标本在这一点上无疑与 *Prodeinotherium* 一致。但班土标本的 p3 和所有已知恐象材料都不同的是,其下次尖为三角锥形,下外脊几乎完全不发育(图5A)。在匈牙利的 *P. hungaricum* 中,下次尖也为纵长的扁脊形,与下原尖向后伸出的纵嵴连合组成下外脊(图5B);而在 *Deinotherium* 中下外脊更成为 p3 中十分突出的部分(图5D-E)。班土标本这一 p3 的特征究竟是近祖,抑或是近裔性状,目前尚难以断定。班土标本 p3 与其他颊齿相比特别小。表3是 p3/p4 长度比在各种中的比较。从中可以看出,其比值为 66.6,小于所有其他各种(最小者为 74.1)。这一特征很可能是各齿增长速度不同所引起的,应该是班土标本的自近裔性状。

4) Gräf 还提到颊孔位置逐渐前移。班土标本和所有已知的恐象都不同的是它每侧只有一个颊孔(其他恐象均为双颊孔)。目前我们无法判断,这是近祖性状,还是班土标本的自近裔性状。

综上所述,班土下颌和欧洲所有已知各种,除匈牙利的 *P. hungaricum* 外,都有十分显著的区别。匈牙利的标本,虽然和班土的标本差别也相当明显(联合部粗壮、双颊孔、p3 具萌芽状下外脊等),但在下颌垂直支前缘和联合部伸展的方向以及 p3 具并排的下原尖和下后尖等方面却和班土标本较为接近。以上对比表明,匈牙利标本可能是欧洲一个形态比较原始的种,*P. hungaricum* 的种的地位也许应予恢复。

班土标本和南亚发现的恐象化石的关系,由于后者的材料很零散(一个完整的下颌也没有),目前很难确切判定。根据 Sahni and Tripathi (1957)对印度、巴基斯坦材料最近一次整理,这里共有三个种:*D. pentapotamiae*、*D. indicum* 和 *D. orlovii*。第一个种最好的材料

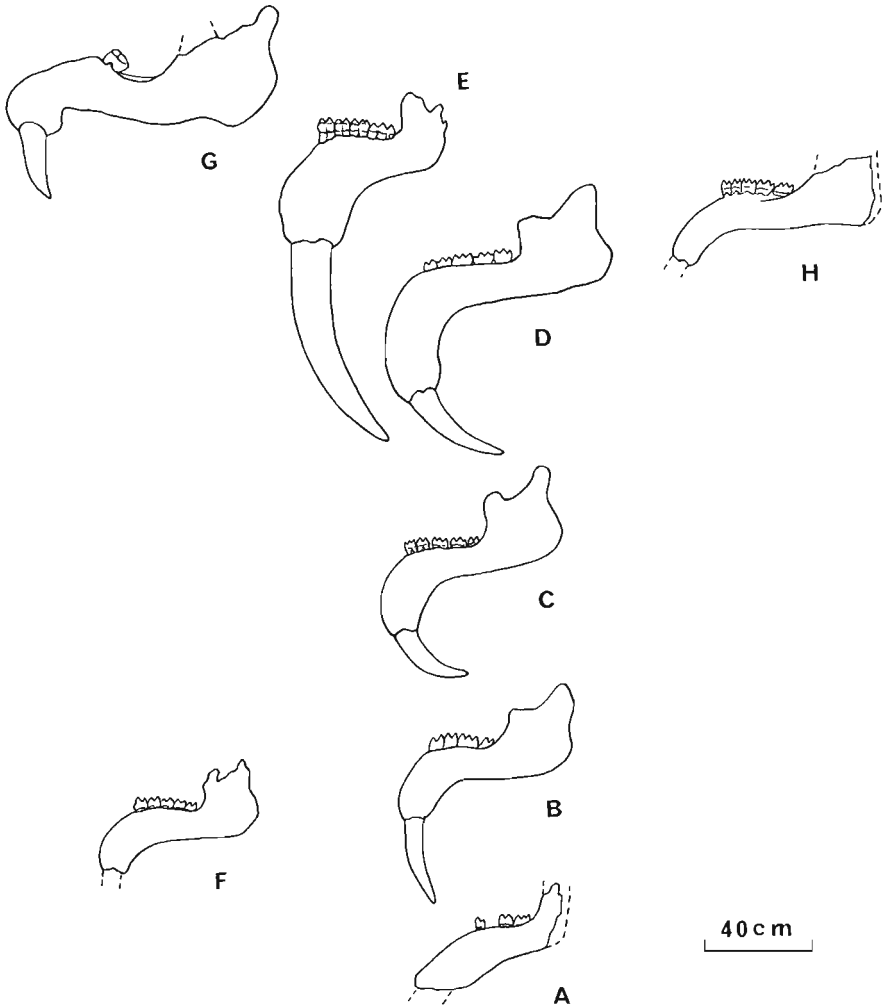


图4 几种恐象下颌侧面的对比

Fig. 4 Comparison of mandibles of some deinotheres in lateral view

A. *P. hungaricum* (after Éhik, 1930); B. *P. bavaricum* (after Gräf, 1957); C. *P. bavaricum* (from Unterzolling, after Huttunen and Gählich, 2002); D. *D. giganteum* (after Gräf, 1957); E. *D. giganteum* (from Kettlasbrunn, after Bachmayer and Zapfe, 1976); F. *P. hobleyi* (after Harris, 1973); G. *D. bozasi* (after Arambourg, 1947); H. *P. sinense* (IMM-C-2005-0017)

是一段带 p4-m3 的下颌。根据 Sahni 和 Tripathi 的意见,这个种的特征是尺寸小(见表 2),水平支在 m3 处高大于宽,下牙附属结构(脊间谷内突起)不发育或微弱。现在一般都把它归入 *Prodeinotherium* 属(Harris, 1973; Hutunen, 2002a 等)。由于材料中没有最为特征的 p3,这个种的真正属性尚有待证实。和班土的标本相比,它不但尺寸明显较小(见表 2),而且其 p4-m3 的脊间谷几乎完全没有附属突起(班土标本中发育)。*D. indicum* 的性质比较清楚。其新型(neotype)的尺寸很大(见表 2);p3 特别大,三角形(磨耗很重,冠面

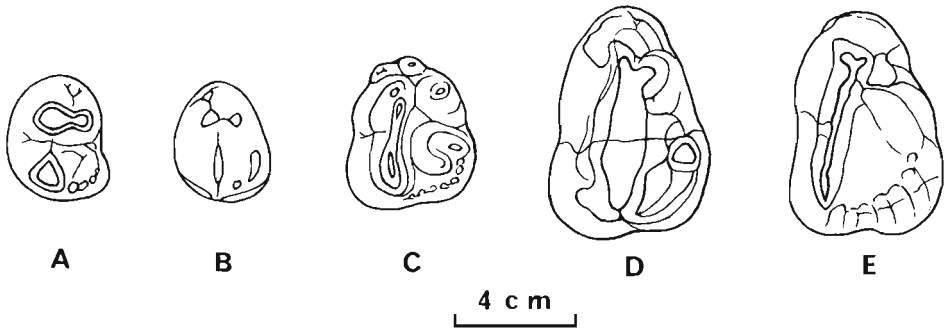


图 5 几种恐象 p3 冠面的对比

Fig. 5 Comparison of p3's of some deinotheres (in crown view)

A. *P. sinense* (IMM-C-2005-0017); B. *P. hungaricum* (after Éhik, 1930); C. *P. bavaricum* (after Gräf, 1957); D. *D. giganteum*; E. *D. bozasi* (D-E, after Arambourg, 1947)

形态难于辨识,但另一件标本上下原尖顶端微分);水平支在 m3 处高、宽接近,颊齿上脊间谷的附属突起发育。这个种应该归入 *Deinotherium* 属无疑义。和班土标本相比,除了个体更大(见表 2),其左 p3 长于左 p4(比右 p4 稍短),而且齿冠轮廓是前端尖的三角形。这种情况在 Falconer 所记述的那个只剩牙根的下颌上也可以看出(Falconer, 1868:404, Pl. 33, fig. 5)。至于 *D. orlovi*,由于材料中只有零散的上颊齿,暂时无法和班土的下颌相比。

非洲的 *P. hobleiy* 和 *D. bozasi* 和班土标本都有很明显的区别。前者 and 欧洲的 *P. bavaricum* 比较接近,而 *D. bozasi* 的下颌形态非常特殊,联合部前端几乎以直角弯向下方(图 4G)。

表 3 几种恐象 p3 和 p4 的长度比

Table 3 Comparison of p3/p4 ratios in some deinotheres

	<i>P. sinense</i>		<i>P. hungaricum</i>		<i>P. bavaricum</i>		
	IMM-C-2005-0017		Éhik, 1930		Weinsh., 1883	Mayet, 1908	Koufos et al., 2003
p3 L (mm)	40.6		39.2		48	43	38.8
p4 L (mm)	61		44.6, 49.8		56	48	50.6
p3/p4 (%)	66.6		78.7, 87.9		85.7	89.6	76.7

	<i>P. hobleiy</i>		<i>D. indicum</i>		<i>D. giganteum</i>		
			Neotype (left)				II
	N	Harris, 1973	Sahni & Tripathi, 1957		N	Weinsh., 1883	Deperet, 1887
p3 L (mm)	6	39.6 ~ 50.7	72		5	60 ~ 65	55 63
p4 L (mm)	5	44.3 ~ 58.9	70		5	65 ~ 85	70 70
p3/p4 (%)	5	79.6 ~ 89.4(85.9) *	102.8		5	74.1 ~ 92.3(83.3) *	78.6 90

\* 括号内为平均数 mean in brackets.

### 3.3 班土下颌的性质和分类地位

班土下颌在大小上介于 *Prodeinotherium* 和 *Deinotherium* 之间,在 p3 的基本形态上则和前者接近,因此应该归入 *Prodeinotherium* 属,已如上述。班土下颌显示了若干在恐象类演化过程早期阶段所出现的性状,例如垂直支前缘似乎斜向后上方;联合部和下门齿细长,比较直地伸向前下方,而不向后弯曲。班土标本还有一些自己独特的性状,如颊孔单一,p3 下外脊不发育等。这些都表明班土标本是不同于 *Prodeinotherium* 已知各种的一类恐象,兹以中华原恐象(*Prodeinotherium sinense*)命名之。

中华原恐象产出于柳树组的底部。在班土西约 2.5 km 的郭泥沟地点,在同一层位中曾发现过 *Dinocrocota*, *Tetralophodon*, *Hipparion*, *Parelasmotherium linxiaense*, *Ningxiatherium* 和 *Shaanxispira* 等典型的晚中新世早期的动物(Deng, 2001)。中华原恐象在这么晚的地层中发现多少令人感到有些意外。恐象类的地史分布,目前比较一致的意见是,*Prodeinotherium* 主要分布于欧、亚、非早-中中新世,只有极少量化石可能出于晚中新世地层[发现于德国 Eppelsheim 等地晚中新世的恐象砂层(Dinothriensande)中]。*Deinotherium* 则主要分布于欧、亚、非晚中新世及以后的地层中(在非洲距今约 1 Ma)。中华原恐象可以看作是 *Prodeinotherium* 在亚洲中部具有若干独特性状的一个时代较晚的种。这一支可能早在早中新世(甚至更早?)就从恐象的主干中分出。考虑到中华原恐象的独特性状应该有其独自起源和演化的历史,我们推断,在中国或周边地区的早-中中新世地层中可能还有恐象化石,等待我们去发现。

**致谢** 在成文过程中作者曾与李传夔先生和倪喜军博士深入交换过意见。承蒙他们不吝赐教,提出许多中肯的意见;倪喜军还曾帮助搜寻最新文献,使作者受益匪浅,也使本文避免了若干失误。法国同行 D. Geraads 热心地提供我们没有找到的印度 20 世纪 50 年代的文献。内蒙古博物馆自然部的吴春雨、张建升、商长涌、冯陆、杜春梅、刘智龙和刘华珍在征集和修复恐象类化石方面作了工作。沈文龙先生帮助绘图。这里一并致以诚挚的谢意。

## FIRST DISCOVERY OF DEINOTHERE IN CHINA

QIU Zhan-Xiang<sup>1</sup> WANG Ban-Yue<sup>1</sup> LI Hong<sup>2</sup> DENG Tao<sup>1</sup> SUN Yan<sup>2</sup>

(1 Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044  
qiuzhanxiang@ivpp.ac.cn)

(2 Nei Mongol Museum Hohhot 010020)

**Key words** Linxia of Gansu, China; Late Miocene; deinothere

### Summary

While visiting the Nei Mongol Museum in July 2005, the two senior authors of the present paper happened to have come across a mandible of apparently a kind of deinothere, although it was still largely embedded in yellow sandstone. The deinothere morphology of the specimen has soon been clearly revealed after further preparation. Fully realized the possible importance of the specimen, the authors immediately started to make every effort to find out its real prove-

nance. Through repeated inquiries from the “dragon-bone” dealer who sold the mandible to the museum, Li Hong finally succeeded in locating the place where the fossil came, a village called Bantu in Dongxiang, Gansu. In order to eliminate any possible doubts, Deng Tao went to Bantu in November, 2006, and found the villager who had taken charge of the excavation at the site where the mandible had been unearthed. Being the single object with large teeth of some value among the large quantity of turtle shells from this site, the deinotherium mandible had left a deep impression on the villager, and this could account for the easy finding of the site. A closer comparison of the sediments and the preservation states of the fossils of the site against those observed on the deinotherium mandible left almost no doubt to Deng that this should be the right site of the deinotherium mandible. As observed by Deng, this site is one of a few lenses composed of grayish yellow coarse sandstone, with particularly rich turtle shells, about 100 m high on a south-facing slope (Fig. 1). These lenses are located in the very basal part of Liushu Formation, which is paleontologically dated as of early Late Miocene in age. Unconformably underlying is a layer of conglomerates, a widespread unit highly characteristic of the top part of the Middle Miocene Hujialiang Formation (Tungurian) in the Linxia Tertiary basin. Some 2.5 km west of Bantu, from about the same level as the above lenses, a rich mammalian fauna was reported (Deng, 2001). It is certainly of early Late Miocene in age (equivalent to the European Vallesian), consisting of *Dinocrocota*, *Tetralophodon*, *Hipparion*, *Parelasmotherium*, *Ningxiaotherium* and *Shaanxispira*, etc.

### *Prodeinotherium sinense* sp. nov.

(Figs. 2–5; Tables 1–3)

**Holotype** IMM–C–2005–0017, a mandible with right p3–m3 and left m1–m3, lacking upper half of left ascending ramus and right coronoid process, with mandibular angle damaged, housed in Nei Mongol Museum.

**Locality and age** The only known specimen was found from the Bantu village in Dongxiang Autonomous County of Linxia Hui Autonomous Prefecture, Gansu Province; from the basal part of Liushu Formation of Late Miocene.

**Diagnosis** (only for mandible) Deinotherium of medium size. Cross section of horizontal ramus at the level of m3 about circular; symphysis slender and nearly straight, bending downward, forming an angle of about 45° with the horizontal ramus; mental foramen single on each side, rounded in form, situated below anterior end of p3. The p3 very small relative to the other enlarged cheek teeth, roughly oval in crown view, with metaconid only slightly smaller than protoconid, transversely aligned and forming transverse ridge with protoconid when slightly worn; hypoconid trihedral in form, with its anterolingual angle connecting protoconid, but without forming a genuine ectolophid; entoconid beaded, bending anterolingually. Tubercles present on buccal sides of median valleys in p4–m3.

**Comparison and discussion** Since Harris' first attempt on the systematic revision of the deinotheres of the world in 1973, the 2-genus-6-species classification of the deinotheres has become almost the unique option widely adopted among the Proboscidean specialists. These taxa are the 3 species of each of *Prodeinotherium* and *Deinotherium*; *P. bavaricum* (Europe), *P. hobleyi* (Africa), *P. pentapotamiae* (south Asia); and *D. giganteum* (Europe), *D. bozasi* (Africa) and *D. indicum* (south Asia).

A detailed comparison of the Bantu mandible with those of other deinotheres shows clearly that the Bantu specimen represents a new species of the genus *Prodeinotherium*, called here *P. sinense*. The widely accepted diagnostic feature of *Prodeinotherium* is the presence of a paraconid and a large metaconid separated from and roughly transversely aligned with protoconid in p3 (Fig. 5B, C). In all known specimens of *Deinotherium* the paraconid and metaconid are highly reduced, metaconid being largely merged with protoconid (Fig. 5D, E). In this feature

the Bantu mandible resembles definitely *Prodeinotherium* rather than *Deinotherium* (Fig. 5A). The Hungarian material, first described by Éhik (1930) as a new genus and species, *Prodeinotherium hungaricum*, has been usually transferred to *P. bavaricum* (Harris, 1973; Huttunen, 2002a,b; etc.). However, the Hungarian mandible is distinctive from all the other deinotheres in having its symphysis and lower tusks extending anteroinferiorly, without turning backward in their distal ends (Fig. 4A vs B-G). The symphysis and the lower tusks of the Bantu mandible show the same direction of extension as in the Hungarian specimen, although it is much slender and more or less straight compared to the latter. The features of the Bantu mandible distinguishing from all the other known species of deinotheres are the single infraorbital foramen on each side of the horizontal rami, the absence of a genuine ectolophid in p3, and the particularly small size of the p3 relative to the much enlarged p4-m3 (Figs. 2A1, B-C; 3). As far as the overall size is concerned, the Bantu mandible is larger than all of the specimens so far referred to *Prodeinotherium*, except the p3 (Tables 1-2). Morphologically the Bantu specimen is also characterized by the square shaped molars and the better development of tubercles in the median valleys, particularly on buccal side, and the cingula, especially the posterior one in m3. The above comparison shows clearly that the Bantu specimen should be considered a new species of *Prodeinotherium*. On the other hand, the small size, the anteroinferior extension of the symphysis and the weak development of the ectolophid in p3 render it plausible that *P. hungaricum* may be a valid species.

The finding of *P. sinense* in the Late Miocene deposits is somehow beyond our expectation. Most of the material of *Prodeinotherium* is so far known from Early-Middle Miocene deposits, with only a few occurred in Late Miocene (mainly in Dinotheriensande in Germany). From the Late Miocene on, the predominant deinotheres were the large-sized and morphologically more advanced species (*D. giganteum*, *D. bozasi* and *D. indicum*). The unusual combination of both primitive and advanced characters in *P. sinense* may allude to a possibility that there might be a separate mid-Asian lineage split from the main deinotheres stem in Early Miocene (or even earlier?) and *P. sinense* might be a form representing only the upper segment of that lineage. Other Early-Middle Miocene deinotheres fossils seem to await us to find in China or adjacent areas in the future.

**Acknowledgements** We owe our debt of gratitude to Prof. Li Chuankui and Dr. Ni Xijun for their critical review of the manuscript and valuable discussion, and Dr. D. Geraads for his help in sending Sahni and Tripathi's 1957 paper, which was unavailable to the authors during the early stage of the preparation of the present paper.

## References

- Andrews C W, 1911. On a new species of *Dinotherium* from British East Africa. *Proc Zool Soc*, **1911**: 943-945
- Arambourg C, 1947. Contribution a l'étude géologique et paléontologique du bassin du lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo. *Mission scientifique de l'Omo, 1932-1933, Pt 2*, **1**(3): 231-559
- Bachmayer F, Zapfe H, 1976. Ein bedeutender Fund von *Dinotherium* aus dem Pannon von Niederösterreich. *Ann Naturhist Mus Wien*, **80**: 145-162
- Bergounioux F-M, Crouzel F, 1962. Les Déinothéridés d'Europe. *Ann Paléont*, **48**: 13-56
- Bernor R L, Tobien H, Van Couvering J A, 1979. The mammalian biostratigraphy of Maragheh. *Ann Géol Pay Hellén*, tome hors sér, (1): 91-99
- Borissiak A A, Beliajeva E, 1948. Localities of Tertiary land mammals in territory of USSR. *Trav Paleont Inst*, **15**(3): 1-116 (in Russian)
- Dehm R, 1963. Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 3. *Dinotherium* in der Chinji-Stufe der unteren Siwalik-Schichten. *Abh Bayer Akad Wiss, Mat-Naturwiss Kl*, n f, **114**: 1-34



- Deng T (邓涛), 2001. New remains of *Parelasmotherium* (*Perissodactyla*, *Rhinocerotidae*) from the Late Miocene in Dongxiang, Gansu, China. *Vert Palasiat* (古脊椎动物学报), **39**(4): 306–311
- Depéret C, 1887. Recherches sur la succession des faunes de vertébrés miocènes de la vallée du Rhone. *Arch Mus Hist Nat Lyon*, **4**: 45–313
- Éhik J, 1930. *Prodinothierium hungaricum* n. g., n. sp. *Geol Hung, Ser Palaeont*, **6**: 1–24
- Falconer H, 1868. *Paleontological Memoirs and Notes of the Late H. Falconer, Vol 1*. London: R Hardwicke. 1–590
- Forster-Cooper C, 1922. Miocene Proboscidea from Baluchistan. *Proc Zool Soc London*, **3**: 609–626
- Gräf I E, 1957. Die Prinzipien der Artbestimmung bei *Dinothierium*. *Palaeontogr, Abt A*, **108**: 131–185
- Haug É, 1908–1911. *Traité de géologie, Vol II. Dinothierium*. Paris: Librairie Armand Colin. 1727
- Harris J M, 1973. *Prodeinotherium* from Gebel Zelten, Libya. *Bull Br Mus (Nat Hist)*, *Geol*, **23**(5): 283–348
- Harris J M, 1977. *Deinotheres* from southern Africa. *S Afr J Sci*, **73**: 281–282
- Harris J M, 1983. Family *Deinotheriidae*. In: Harris J M ed. *Koobi Fora Research Project, Vol 2*. Oxford: Clarendon Press. 22–39
- Huttunen K, 2002a. Systematics and taxonomy of the European *Deinotheriidae*. *Ann Naturhist Mus Wien*, **103A**: 237–250
- Huttunen K, 2002b. *Deinotheriidae* (*Proboscidea*, *Mammalia*) dental remains from the Miocene of Lower Austria and Burgenland. *Ann Naturhist Mus Wien*, **103A**: 251–285
- Huttunen K, Göhlich U B, 2002. A partial skeleton of *Prodeinotherium bavaricum* (*Proboscidea*, *Mammalia*) from the Middle Miocene of Unterzolling (Upper Freshwater Molasse, Germany). *Geobios*, **35**(4): 489–514
- Kappelman J, Rasmussen D T, Sanders W J et al., 2003. Oligocene mammals from Ethiopia and faunal exchange between Afro-Arabia and Eurasia. *Nature*, **246**: 549–552
- Koufos G D, Zouros N, Mourouzidou O, 2003. *Prodeinotherium bavaricum* (*Proboscidea*, *Mammalia*) from Lesvos island, Greece; the appearance of deinotheres in the Eastern Mediterranean. *Geobios*, **36**(3): 305–315
- Lydekker R, 1876. *Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata. 2. Molar teeth and other remains of Mammalia*. *Palaeont Indica, Ser 10, 1*(2): 1–69
- Lydekker R, 1880. *Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata. 5. Siwalik and Narbada Proboscidea*. *Palaeont Indica, Ser 10, 1*(5): 182–300
- MacInnes D G, 1942. Miocene and Post-Miocene Proboscidea from East Africa. *Trans Zool Soc London*, **25**(2): 33–106
- Mayet D L, 1908. Étude des mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Ann Univ Lyon, n sér, 1*(24): 1–336
- McKenna M C, Bell S K, 1997. *Classification of Mammals above the Species Level*. New York: Columbia University Press. 1–631
- Osborn H F, 1936. *Proboscidea, Vol 1. Chapter IV. The deinotheres (Deinotherioidea) of western Eurasia and of Africa*. New York: American Museum Press. 80–117
- Sahni M R, Tripathi C, 1957. A new classification of the Indian deinotheres and description of *D. orlovii* sp. nov. *Mem Geol Soc India (Palaeont Indica)*, **33**(4): 1–33
- Sanders W J, 2003. *Proboscidea*. In: Fortelius M, Kappelman J, Sen S et al. eds. *Geology and Paleontology of the Miocene Sinap Formation, Turkey*. New York: Columbia University Press. 202–219
- Takai M, Saegusa H, Thaug-Hitke et al., 2006. Neogene mammalian fauna in Myanmar. *Asian Paleoprimate*, **4**: 143–172
- Tassy P, 1996. Dental homologies and nomenclature in the Proboscidea. In: Shoshani J, Tassy P eds. *The Proboscidea*. Oxford: Oxford University Press. 21–25
- Tchernov E, Shoshani J, 1996. Proboscidean remains in southern Levant. In: Shoshani J, Tassy P eds. *The Proboscidea*. Oxford: Oxford University Press. 225–233
- Weinsheimer O, 1883. Über *Dinothierium giganteum* Kaup. *Palaeont Abh*, **1**(3): 207–282