

云南宜良始新世真犀类化石

周明镇 徐余璋

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

犀类化石是第三纪及更新世地层中最常见的哺乳动物化石种类之一。我国关于第三纪及第四纪犀类方面的研究,开始很早(上世纪后期),积累的资料相当丰富;并有过一些比较系统的研究。但是,关于早第三纪的种类,过去发现的种类和材料极少。解放以来,特别是近两三年,虽然发现了不少有价值的材料,但目前这些材料的研究大部分尚在进行中。

1959—1960年,古脊椎动物与古人类研究所和地质部地质博物馆在云南宜良(前路南彝族自治州境)发现了始新世几种最早的真犀类化石。我们在这篇报告中,对这些材料,作了描述;并对世界上有关最早的真犀类化石上存在的一些问题作了初步介绍和探讨。

依照目前一般通用的,如辛普生和维来(Simpson, G. G. 1945; Viret, J. in Piveteau, 1958)的分类,将犀类超科(Rhinocerotoidae)分为四个科,它们在我国境内发现及分布的情况可简述如下:

1. 獾犀科 (Hyrachyidae)

时代仅限于始新世。根据现有资料,这一科是犀类中化石出现最早和构造上一般说来比较原始的犀类。这一类动物的地区分布,过去认为仅限于北美洲。后来,伍德(Wood, H. E.)在总结研究整个这一科的化石时,根据中国河南滎池的一个标本(*Isectolophinae?* gen. et sp. indet)的形态,他提出河南滎池的标本很可能代表獾犀属的一种(*Hyrachyus* cf. *modestus*) (Wood, 1934),因此,他认为亚洲也有这一类化石的存在。根据最近的发现,我国始新世肯定有獾犀类生存,在山东(新泰),河南(?)有典型的獾犀(*Hyrachyus*)属的较好的化石为代表。

2. 跑犀科 (Hyracodontidae)

时代为中、晚始新世及渐新世。包括一切体形较小、结构轻巧的早期犀类。最早一直认为它们的分布仅限于北美洲,1925年以后连续在我国内蒙发现了三个比较原始的属(*Teilhardia*, *Ardynia*, *Caenolophus*)。近年来,在蒙古人民共和国和我国云南(路南)、河南(?)、山西(垣曲)、山东(?)始新统中都有发现。最多的是 *Caenolophus* 属的化石,与本科内其他各属的关系尚不清楚。渐新世的种类在我国则尚未发现。

3. 两栖犀科 (Amynodontidae)

时代为晚始新世及渐新世。这是早期犀类中的一个特化的分科。习性为半水栖性。

这一科的地理分布范围较广,包括北美、西欧及亚洲大部地区(从中亚、东南亚一直到西南亚)。最早代表在北美 (*Orthocynodon*——中始新世),最晚代表在西南亚 (*Metamynodon bugtiensis*——早中新世)。最近几年亚洲各地又都有新的材料发现。在已知的约12个属内,我国过去仅知道有2个属 (*Amynodon*, *Cadurcodon*)。近数年来,云南、河南、陕西等地新发现的材料表示,我国至少有四个始新世和渐新世属,代表的种类相当丰富。

4. 真犀科 (*Rhinocerotidae*)

本科是犀类中最发达的一科。现代非洲、亚洲及中新世以后分布于世界各地的犀类几乎全部属于这一科,其中包括8个亚科,三十余属。在我国下第三系中过去发现的化石,主要仅限于巨犀(*Indricotheriinae*)一个亚科。真犀科最早的化石记录,发现于始新统,材料很少,共有三个亚属,即: *Prohyracodon*, *Eotrigonias*, *Forstercooperia*。 *Forstercooperia* 化石发现于我国内蒙二连附近(伊尔丁曼哈上始新统)。过去有些古脊椎动物学家认为它是巨犀亚科的祖先。最近,格洛莫娃(Gromova, 1948)根据它的犬齿加大的性质,将它从巨犀类中分了出来。但无论如何,这个属是早已从真犀类中分化出去的一个旁支。 *Eotrigonias* 照美国专门研究犀类化石的伍特的意见,坚信它为比较原始的一种真犀类,但不少人[如马修(Matthew)]持有不同意见,这一属的化石最近在苏联远东地区有发现。 *Prohyracodon* 的化石,过去仅由在罗马尼亚外雪尔凡尼亚(Transylvania)杂色粘土中发现的几个零星牙齿为代表。时代经后来一再核查,确定为中始新世。照伍特及多数古生物学家的意见认为它是最接近于真犀类祖先的一种原始真犀类属。除了罗马尼亚的少数材料,在世界上其他任何地方的始新统中,还未找到接近于这一属或更原始的真犀类的化石。最近,宜良发现的真犀类化石,有较完整的上、下颚,包括几乎全部颊齿,比罗马尼亚发现的材料多而完整。从这些材料的观察,可以确定至少有二个种是属于罗马尼亚发现的 *Prohyracodon* 同一属的原始真犀类,另外还有一个相近的属(新属)。这些发现,除了对早期犀类化石的资料积累和有关地层时代和地理分布等问题的了解有很大帮助外,并对真犀科的起源及早期进化问题的研究提供了重要的线索。

除了云南宜良的发现以外,我们在河南卢氏的上始新统中也找到了早期真犀类的化石;因为这些材料的研究还在进行中,因此,目前这一报告的内容,主要限于宜良标本的描述,和与 *Prohyracodon* 这一属有关的几属早期真犀类的分类性质上的一些问题的讨论。

最后,我们感谢地质部地质博物馆和胡承志同志将云南采集的标本供给我们研究;张兆惠和沈文龙同志分别帮助摄制标本照象和绘制插图。

化石记述

科 *Rhinocerotidae*

属 *Prohyracodon* Koch

种 *Prohyracodon meridionale*(新种)

正型标本: 一个保存较好的右上颚骨。颚骨上带有 P^2-M^3 , 其中除 M^1 的前附尖(Parastyle)及前尖(Paracone)破损外,其余颊齿均很完全,在 P^2 前端还保存有 P^1 的部分

齿根。正型标本保存在地質部地質博物館。标本编号 V0046 (图版 I, 图 2A-B)。

地点及层位：云南宜良(旧路南县)大可靠风碑；下路南组(上始新统)上部。

种的特征：一种个体很小的原始眞犀类。上頰齿齿式为 $4 \cdot 3$ 。 M^{1-3} 的长度比 *P. orientale* 的较大， P^{2-4} 的长度则与之相等。前臼齿比较原始而大，原脊的长度几乎两倍于后脊；中谷向内側开口；齿缘异常发达，从前到内向后形成連續的脊状突起；外脊的外壁在前、后尖处有二发达的外肋； P^{3-4} 的内側面，由于第四尖(tetartocone)显现较为清楚，故更近于方形； P^2 呈三角形，原脊仅在底部与外脊相連。臼齿的构造，与 *P. orientale* 的很相似，前后沿齿缘很发达，内、外側仅在橫脊間有齿缘的痕迹；前附尖为正常“犀牛型”；反前刺在所有臼齿上均发育； M^3 成三角形，外脊与后脊基本上完全愈合。

标本描述：正型标本是一个保存得比较完整的右上頰。除 P^1 及 M^1 的前附尖、前尖部分破損(在采集时)外，其余頰齿保存都很好。頰齿磨蝕程度不深。第三臼齿刚开始使用。

前臼齿的总的构造性质很原始。 P^{2-4} 长 25.8 毫米，与 *P. orientale* 相同。 P^1 虽已破損，但从殘存的小部分齿根看来，其大小可能与 P^2 相近，或稍小。

P^2 ——非常原始，近似于一般眞犀类的前臼齿的性质。冠面呈三角形，前后长度仅稍短于 P^3 。齿缘发达，从前面經内側到后面形成連續的脊状突起，外側的部分很弱，成一排微小的疣状构造。外脊的外壁有发达的前肋，前附尖稍有发育；原脊仅在底部与外脊相連。

P^3 ——臼齿化程度比 P^2 較深。舌面較近于方形，因而使牙齿冠面的輪廓略呈长方形；齿缘除外脊部的以外均連續，与 P^2 相同；原脊很发育，其舌面部分在原尖处折向后延；并显示有第四尖的初步萌芽，但仍与原尖紧相連續；后小尖虽較低，但仍可看出錐形的痕迹并与外脊相連形成后脊，两脊間形成中谷，在后小尖与第四尖交接处向后开口；外脊的外壁上有两个发达的外肋；前附尖及后附尖均較显著。

P^4 ——构造基本上与 P^3 相同，仅較 P^3 稍大，同时齿缘在舌面原尖处中断；外側齿缘痕迹更为微弱，牙齿的内側面由于第四尖显现较为清楚，更近于方形。总的来說，性质比 P^3 更趋臼齿化。

臼齿的构造与 *P. orientale* 几乎相同， M^1-M^3 长 57 毫米，比 *P. orientale* (55 毫米)稍大。所有臼齿的前后齿缘都很发达，在臼齿外側及内側二橫脊之間仅有齿缘的痕迹，成小疣状；前附尖及前肋均較发达，前者呈肋状突起紧靠前尖，臼齿前面的齿缘即由此开始，往舌面延伸；所有臼齿的原脊均有反前刺发育，在未經磨蝕的臼齿中不太显著，愈往基部磨蝕则愈显著。

M^1 ——磨蝕程度較深，反前刺特別明显，后尖壁上的外肋也較清楚；前尖壁如保存，其前外肋可能也很清楚。

M^2 ——最大，外脊的后半部特別向内傾斜，后端稍向外翘起，成一寬的斜坡面，与較原始的典型的犀类的臼齿中的情况相似。

M^3 ——呈三角形，外脊与后脊基本上已完全愈合，只能在愈合处見到一瑣屑褶皱，在齿冠基部处与牙齿后面成尖状突起的齿缘相会合。

标本测量和比较 (单位:毫米)

	<i>P. meridionale</i>	<i>P. orientale</i> (依伍特, 1929)	
		R.	L.
P ² —M ³ 长	91.5	—	—
P ² —P ⁴ 长	37.2	—	—
M ¹ —M ³ 长	ca 57.0	55.0	52.0
P ³ {	长 (L)	11.3	—
	宽 (W)	13.1	—
P ³ {	长	12.6	—
	宽	15.3	17.0
P ⁴ {	长	13.4	13.4
	宽	16.9	18.4
M ¹ {	长	ca 20.5	15.0
	宽	ca 18.3	—
M ² {	长	22.0	19.0
	宽	21.0	—
M ³ {	长	19.1	19.0
	宽	20.0	19.8

比较: 上面描述的特征表示, 云南标本无疑是具有真犀科 (*Rhinocertidae*) 的基本特征, 如象: (1) 前臼齿相当臼齿化; (2) 臼齿外脊上的小刺退化, 反前刺开始发育; (3) M² 的外脊与后脊愈合, 使冠面轮廓呈三角形等。

同时, 根据现有材料比较, 云南标本无论从颊齿构造的基本性质及个体大小来看, 都可以把它归于 *Prohyracodon* 属, 并可与 *P. orientale* Wood (1929) 直接比较。两个种的颊齿的基本构造很相似, 但在云南标本上仍可以看出一些显著的与欧洲标本不同的特点: (1) 臼齿比较大; (2) 前臼齿内缘比较方, P³ 及 P⁴ 的舌面近于方形; (3) P³ 的齿缘在内侧无中断, 后小尖仍有锥形痕迹; (4) P³ 及 P⁴ 的二外肋很发达, 前附尖及后附尖均显著; 另外 (5) 在罗马尼亚标本上未保存, 但从云南标本上可看到 P² 很原始, 与在真犀类中的情况相似。其他还有一些细小的区别, 如齿缘在臼齿内侧的二横脊间仍有发育等。

就上述, 整个说来, 宜良的标本显然比 *P. orientale* 稍大, 颊齿的性质较 *P. orientale* 略为进步, 在时代上出现也较晚——始新世晚期。

至于与其他各有关属、种的关系, 将在后面一起讨论。

种 *Prohyracodon progressa* (新种)

正型标本: 一个保存较好的左右上颌部。左右颌骨上都带有 P²—M³, 除右 M¹、左 M² 的前附尖及前尖部分及左 M¹, 左、右 P² 的外脊被破损外 (在采集时), 其余颊齿全部保存完好, 在右 P² 前端颌骨上残存有 P¹ 的齿槽。(图版 I, 图 1A-c) 正型标本保存在地质部地质博物馆。标本编号: V 0045。

地点及层位: 云南宜良县, 路南地区大可、小沙河; 下路南组 (上始新统) 上部。

种的特征: 一种比 *P. meridionale* 较为进步的原始真犀类。前臼齿较为进步, P²—P⁴ 的第四尖都已明显地与原脊分化, 并与后脊相结合, 形成发育很好的两个横脊, 但稍经磨蚀后二脊相连, 形成封闭的中谷; P²—P⁴ 外脊二外肋的发达程度稍次于 *P. meridionale*; 齿缘也很发达, 在 P²—P⁴ 的前、内、后沿形成连续脊状突起, 外侧齿缘极为微弱。臼齿构造与 *P.*

meridionale 中的情况几乎完全相似, 仅 M^2 的齿冠面更近于方形, M^3 的外脊与后脊愈合得更完善, 后跟部的齿缘突起较弱。

标本描述: 一个保存比较完整的左右上颌骨、左 M^2 及右 M^1 的前附尖部分缺损, 左 M^1 及左、右 P^2 的外脊部分缺损; 右 P^1 保存有残余的齿槽部分; 颊齿列的前后端颌骨均已破损, 颊齿磨蚀程度不深; 因标本受到由左向右的挤压, 左右上颌骨均由左向右倾斜。左右齿列向前稍稍变窄。

从齿列的长度, 及保存的颌骨部分看来, 头骨比较瘦长, 面部也似乎很长。

前臼齿比 *P. meridionale* 进步, 但个体较小, 与 *P. orientale* 相近。

右 P^1 仅有部分齿槽存在, 但从齿槽的大小看来, P^1 的个体可能不会太小。

P^2 ——后脊发达, 比 *P. meridionale* 的 P^2 进步, 比后面两个牙齿 (P^3, P^4) 臼齿化的程度较高。二横脊均较为发达, 彼此在舌面剑合相連形成封闭的中谷。齿冠面内侧成寬大的弧圆形, 齿缘很发达, 在前、内、后侧形成脊状突起; 大小次于 P^3 , 左右寬度较小。

P^3 ——在构造上与 P^2 基本相似。仅个体较大、较寬; 齿冠的内侧较近于方形; 齿缘特别发达, 不仅在前、内、后侧形成脊状突起, 同时在外侧也较为发育 (与 *P. meridionale* 比较) 形成連續的小瘤状脊, 其前后端向上弯曲, 与前后附尖的褶皱相遇。

P^4 ——比 P^3 稍大, 齿冠内侧面更近于方形, 第四尖更为发育, 但仍与原尖相連; 齿缘在前、后及内侧同样发育, 与 P^3 相同, 外侧齿缘不如 P^3 的清楚。其余基本性质与 P^3 完全相同。

臼齿构造基本上与 *P. meridionale* 的相同。只是 M^2 的齿冠面更近于方形, M^3 的外脊与后脊几乎完全愈合, 后跟部的突起很弱。

标本测量和比较 (单位: 毫米)

	<i>P. progressa</i>	<i>P. meridionale</i>
P^2-M^3 (长)(L)	87.5	91.5
P^2-P^4 长	ca 34.6	37.2
M^1-M^3 长	ca 52.4	ca 57
P^2 { 长 (L.)	—	11.3
{ 寬 (W.)	—	13.1
P^3 { 长	12.3	12.6
{ 寬	14.7	15.3
P^4 { 长	12.4	13.4
{ 寬	15.6	16.9
M^1 { 长	ca 17.3	ca 20.5
{ 寬	ca 18.6	ca 18.3
M^2 { 长	20	22
{ 寬	19.7	21
M^3 { 长	18.2	19.1
{ 寬	20	20

由上面的度量数字可看出, 这个种的颊齿的大小, 比 *P. meridionale* 及 *P. orientale* 都小, 而颊齿构造的性质比这两个种进步 (参见“特征”及描述部分), 特别表现在前臼齿臼齿化的程度比较高, 在 P^2 及 P^4 中, 不仅第四尖已经和原尖显著的分化, 和与后脊結合, 并且已清楚的有和原脊分离的趋势。

宜良犀(新属) *Ilianodon* (gen. nov.)

属型种 *Ilianodon lunanensis* (sp. nov.)

属的特征: 一种个体較大的原始真犀类。下齿列的齿式: ?1, ?0·3·3。第三門齿肯定不存在,第一門齿及犬齿可能也消失,而第二門齿強烈增大。下頰齿的大小从前到后急剧增大(P_3 长17.5毫米, M_3 长29.3毫米)。前臼齿原始,后叶低。 P_4 的后叶尚未形成完善的脊,下后尖虽已与下原尖連結,但仍呈錐形,在与下原尖接合处有一收口,并稍向后伸,前谷很开闊; P_3 更为原始;齿冠面很窄,内側后端有一低錐突起,前叶异常开闊,形成三角座的二个尖几乎呈一稍弯曲的直綫,还未形成真正的前脊。臼齿从 M_1 — M_3 的前叶逐渐增大,而前叶的前端逐渐縮小;臼齿后叶呈简单的弧形脊,前叶后脊与外脊连接处弯曲成直角。所有下頰齿的齿緣均不发达。下顎較为細长,仅在 M_2 前叶以后逐步增厚。 M^3 的齿冠特別高(21毫米),比 *P. progressa* 几乎高一倍(后者高12.6毫米),外脊与后脊完全愈合仅在齿緣附近看到殘存的痕迹;反前刺相当发育,成一小瘤状突起在厚脊后方的谷部;齿緣仅在前沿及内側二横脊之間稍有发育。

种 *Ilianodon lunanensis* (新种)

正型标本: 一个保存較为完整的左下顎,下顎后端垂直支部分,及門齿前端均已破損,其上保存有完整的 P_3 — M_3 , 門齿及 P_2 均已脫落。标本編号:(古脊椎动物与古人类研究所) V 2609.1。(图版 I, 图 3)

另有右 M^3 一个(大致属于同一个体),其前附尖及前尖部分均已破損。标本編号古脊椎动物及古人类研究所 V 2609.2。所有标本都保存在古脊椎动物与古人类研究所。(图版 I, 图 4A—B)

地点及层位: 云南宜良路南大野馬伴;上始新統下路南組下部。

种的特征: 与属的特征同。

标本描述: 一个保存得較好的左下顎。下顎的垂直支,下顎下沿及最前端部分已破損。牙齿除門齿及 P_2 已脫落外,其余頰齿全部保存。頰齿磨蝕程度,除 M_1 外其余的均不厉害。門齿与 P_2 之間的齿缺很短。門齿虽已脫落,只剩齿槽部分,但从所保存的下顎前端观察,下顎联合部很短(約28毫米),除所保存的一个齿槽以外,很难再有第二个牙齿着生的位置;齿槽虽比較大,但也不是特別大,沒有向前外側傾斜的趋势。因此很可能就是真犀科中刚开始加大的第二門齿的齿槽。由于标本保存不好,目前还不能肯定是否有退化的第一門齿存在。

齿列較长,所有頰齿的齿緣均不发达,牙齿大小从前到后逐渐增大,但前臼齿之間的大小相差不大。前臼齿构造整个說来很原始。

P_2 ——未保存,从齿槽观察具二齿根,长度比 P_3 稍短。

P_3 ——三角座成一开闊的稍弯曲的直綫,尚未形成真正的前脊;前谷不发达,仅在内側有一浅的凹陷;后叶的脊发育很不完善,内側有一低錐状突起,后端成一缺口,整个后叶形成一个底向后外方的斜坡。

P_4 ——前叶与在臼齿中相近,但下后尖仍未与下厚尖融合成連續的脊;前谷較深;后

叶低,仅在外側形成一短的縱脊。

白齿从前向后迅速增大,前叶也逐漸加大,相应的前谷也逐漸增大,而前叶的前端寬度則逐漸縮小;前脊由后向前再向內連續弯曲两次,并都近于直角;后叶仅有一次弯曲,呈开闊的弧形,与前叶后脊的接触位置很低,在 M_3 中,內側靠近谷的底部斜向后伸,使开闊的弧形后叶更为明显。

标本測量 (单位:毫米)

P_3-M_3 长 (L)	111.2
P_3-P_4 长	34.9
M_1-M_3 长	76.6
P_3 { 长 (L)	17.5
{ 寬 (W)	6.7
P_4 { 长	17.5
{ 寬	9.3
M_1 { 长	20.6
{ 寬	11.3
M_2 { 长	27.9
{ 寬	13.4
M_3 { 长	30
{ 寬	14.2

比較及討論：以上所描述的特征,表示宜良种与前面描述的 *Prohyracodon* 的两个种有很明显的差别:(1) 个体特别大, M^3 的长、寬及齿冠高度都几乎比 *P. progressa* 大一倍;(2) M^3 的外脊与后脊完全愈合,没有一点殘迹;反前刺更为发达。从这些性质看来,显然,該标本表示的性质比 *Prohyracodon* 属更为进步。

与眞犀科中其他几种在形态和层位上相近的各属比較。与欧洲漸新世的 *Epiaceratherium* 属有很多相同之处。譬如 M^3 的外脊与后脊完全愈合,仅后端根底部分有突起;下白齿比下前白齿长大得多。但在它們之間却存在着重要的差别,如:(1) 下齿列齿式: ?1·?0·3·3, 无下犬齿,仅有一加大的下門齿;而 *Epiaceratherium* 下齿式为 1·1·4·3, 犬齿增大;(2) 下前白齿比較原始,齿緣不发达;而 *Epiaceratherium* 的下前白齿則較为白齿化,齿緣也較为发达;(3) 个体比 *Epiaceratherium* 約小 1/2 左右。

我們將路南种标本和 *Epiaceratherium* 作了直接的比較,并不是肯定了認为两者間在系統上有直接的联系,尤其由于根据現有的材料的不足,还不能对路南种的性质得到比較完整的概念。

从化石的产地和层位說,路南种和前面記述的

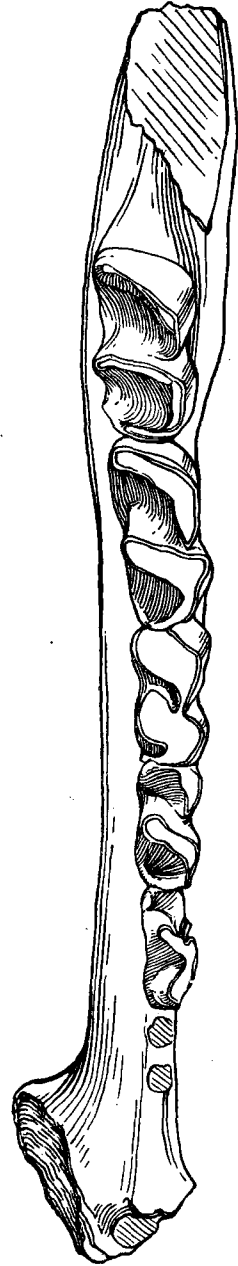


图 1 *Titanodon lunanensis* gen. et sp. nov.
左下顎的頂面視, V. 2609.1. × 1。

两个种都产于同一比较小的地区和层位。很可能有较近的关系。目前主要由于 *Prohyracodon* 属的三个种至今还未发现有下颌齿的材料,故无法与路南犀作进一步的比较。因此,我们暂时将宜良的标本,作为一个新属处理,这样,似乎比较恰当。

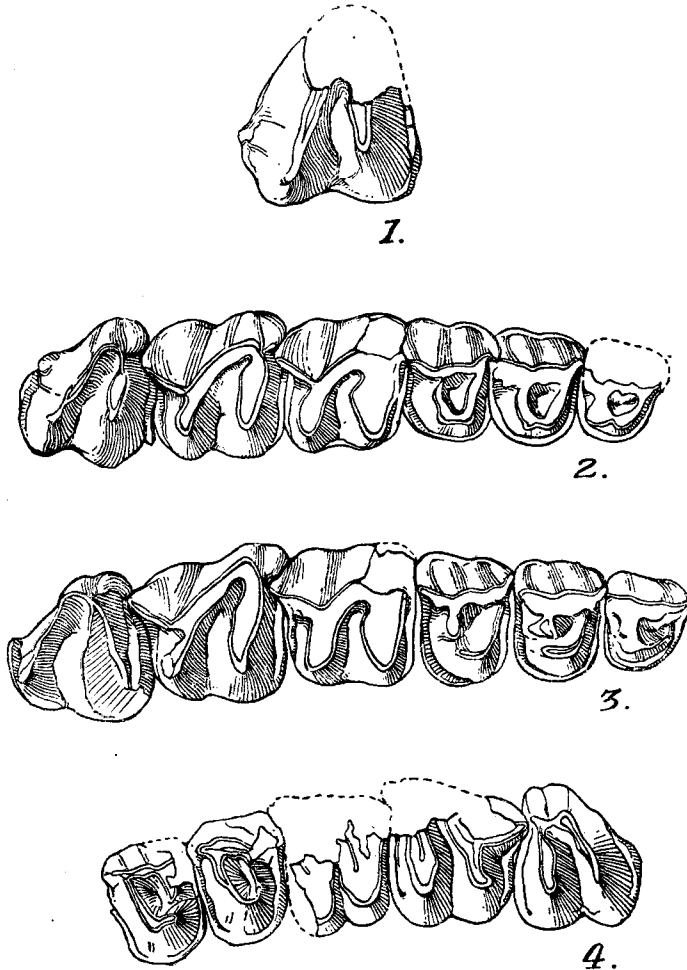


图2 *Ilianodon lunanensis* gen. et sp. nov.

1. *Ilianodon lunanensis* gen. et sp. nov.
右 M^3 的冠面视, V. 2609.2, $\times 1$ 。
2. *Prohyracodon progressa* sp. nov.
右 P^2-M^3 的冠面视, V. 0045, $\times 1$ 。
3. *Prohyracodon meridionale* sp. nov.
右 P^2-M^3 的冠面视, V. 0046, $\times 1$ 。
4. *Prohyracodon orientale* Koch
左 P^2-M^3 的冠面视, $\times 1$ 。(依 Wood, 1929)

讨 论

根据前面记述的材料,我们再来讨论云南新发现的三种真犀类的性质,它们在真犀科中的系统位置,和与其他有关种属的关系。

被归入 *Prohyracodon* 属的云南晚始新世的两个种(南方种与进步种),和欧洲东部(罗马尼亚)中始新世的东方种(*P. orientale*),尽管它们在地理分布上相隔很远,云南的两个种的时代(晚始新世)也比较晚一些,但颊齿的构造性质,很相近似,可以认为它们是属于同一个属,并且代表基本上属于真犀科中同一发展阶段的三个种。但值得注意的是云南发现的两个种,化石的产出地点相距很近。从地层的层位上说,小沙河地点的层位,比靠风碑稍高;但根据现有资料,无论从沉积物和动物群性质方面来看,大致不会超出始新世的界限。但是,如果从标本上保存较清楚、特征比较显著和重要的颊齿(特别是前臼齿)的构造性质上比较,云南的两个种间的差别不仅相当明显,而且还比较大,甚至超过它们各自和欧洲种相比时所表现的差别。其中南方种(*P. meridionale* sp. nov.)和东欧的比较接近,表现在:臼齿大小相近,前臼齿列相应较长,内侧轮廓较成方形(较臼齿化)等。整个说来,这两个种在形态上没有大的或较根本性的差别。如果在地理分布上不是相隔很远的和没有肯定的地层层位的不同,仅从颊齿的形态上看,大部分的差异之点,都可认为是属于同一种内不同个体的变异。与之相反,云南的进步种(*P. progressa* sp. nov.)的颊齿的构造,特别是根据在了解早期犀类进化和分类上比较重要的前臼齿的性质,无论与产出地点和层位上很近的南方种比较,或者与地点相距很远,地质时代较早的东方种相比较,都有更为显著的差异。进步种表现在颊齿构造上的最主要特点是前臼齿臼齿化的程度很高,甚至超过某些相近的渐新世的种类,例如北美渐新世早期三角齿犀(*Trigonias*)属的某些种。进步种的第二至第四前臼齿的后脊都相当发达,第四尖与原尖分离,并与后脊连接,使中谷向牙齿内侧(舌面)开口。而在时代较晚的真犀类,如三角齿犀的 *T. osborni*,以至于在巨犀类中,前臼齿的第四尖都尚未与原尖分离,中谷开口向后。不过,从另一方面看来,进步种的个体很小,就颊齿说,特别是前臼齿相应较小。

上述情况说明,可能进步种与 *Prohyracodon* 属的其他两个种,在系统上很早(中始新世或更早)就已经分开了。云南的两个种虽然化石的产地和层位相近,但是从颊齿的性质看来,可能是代表两个不同的属。这一点需要留待今后发现较多的材料后才可确定。

至于 *Prohyracodon* 属和几属有关的最早的真犀类的关系,至目前为止,世界上知道的始新世真犀类(包括宜良犀、新属)共有四个属(见本文引论部分)。*Forstercooperia* 的性质尚不能完全确定,不管它是不是属于巨犀类,以及巨犀类是否作为一个独立的科,或真犀类中的一亚科,但就其性质来看,该属已经远离开真犀科的主枝了,所以我们可以把它撇开不谈。因此,剩下的就只有宜良犀和原始三角齿犀(*Eotrigonias*)两个属了。

宜良犀的上颌齿部分,目前只有一个第三臼齿为代表。从这个牙齿的性质看,它的齿冠较高,牙齿也较大,外脊后叶完全消失。这些性质都表示它比 *Prohyracodon* 属进步。这一属的其他特征都是属于下颌和下齿列方面的。除了与上齿列相应的一些性质,如颊齿较大和有较高的齿冠等外,最重要的特点是:第三门齿肯定不存在,第一门齿及犬齿可能也消失了,而第二门齿强烈增大。宜良犀的这些性质,因为 *Prohyracodon* 属的下齿列至今尚无发现,在 *Eotrigonias* 中也不清楚,故无法进行直接比较,但可以表示宜良犀已经是一个比较进步的属,显然与 *Prohyracodon* 属在形态以至系统上均已有相当大的分异。

至于 *Prohyracodon* 属和北美的 *Eotrigonias* 之间的关系,可说是目前关于真犀科起源问题上最争持不决的悬案。后者的化石材料不多,发现时代为中始新世末到晚始新世。

照原作者伍特(1927)的意见,他始终认为本属是代表现知的真犀科最原始的一个类型,而且是广泛分布于北美渐新统中的许多 *Trigonias* 及有关属类的共同祖先。但是有一些古生物学者,如马修(Matthew, 1932)等则根本不同意这一属是真犀类,而认为是跑犀科的一种早期的代表。根据我国近年来新发现的一些材料看, *Eotrigonias* 可能为一种真犀类,只是因为它的颊齿具有一些在渐新世真犀类中没有的原始性质,所以使它表现出和跑犀类相同,以至于更可能代表和獾犀类相近的特征,如象上第三臼齿脊有显著的后叶部分存在,臼齿外脊上常有外小刺,前臼齿尚未臼齿化等。从这些特征作者同意伍特的意见,似乎更合理地解释为它作为一种原始真犀类可以具有的古老性质,所以不一定就此认为它可能不是一种真犀类。但如果我们把 *Eotrigonias* 作为一种真犀类,这并不认为它就代表目前已知的晚期真犀类的一种重要的祖先类型。照伍特(1927)的意见它是渐新世的 *Trigonias* 的祖先。我们认为在这一点上,至少 *Prohyracodon* 应该在系统上与它更接近。

两者在牙齿结构上有很多相似点: 1) 前臼齿的大小,从前往后逐渐增大; 2) 前臼齿齿缘很发达,在前、内、后缘形成脊状突起; 3) 臼齿具有反前刺; 4) M^3 的外脊与后脊合并,使齿冠面呈三角形,而另一方面这两个属之间也存在一些不同点: 1) *Prohyracodon* 属的齿列长度,及每一个颊齿的长、宽都相应的比 *Trigonias* 小1—2倍; 2) *Trigonias* 属的前臼齿比 *Prohyracodon* 属的前臼齿更臼齿化, P^2-P^4 的第四尖均已发育; 3) *Prohyracodon* 属的臼齿上的反前刺不如 *Trigonias* 属的发育; 4) *Prohyracodon* 属的臼齿的前附尖比 *Trigonias* 属的强; 5) *Trigonias* 属的 M^3 的后叶尚存有一小的残迹。在这些共同点的基础上,虽然也有很多相异点,但基本性质可以说是一致的。也就是说 *Trigonias* 属的一些特点大都是与 *Prohyracodon* 属在同一个发展方向,而很少可以看出,或认为是本质上的不同。实际上,伍特在他后来对欧洲 *Prohyracodon* 属的再研究中也认为它的臼齿的基本结构是“美洲式”的(即臼齿原尖与原小尖间无收缩部)(1929, p. 3),而与欧洲在时代上稍晚的种类有很大的不同。因此,就上述 *Prohyracodon* 属是在系统上比较接近于渐新世真犀类的 *Trigonias* 等属的祖先,其形态特征上(臼齿结构)也比 *Eotrigonias* 属更接近于晚期的(典型渐新世的)真犀类。

参 考 文 献

- Beliajeva, E. L. 1959 Sur la decouverte de Rhinoceros tertiaires anciens dans la Province Maritime de L' U. R. S. S. Vert. Pal. 3(2), 81—91.
- Borissiak, A. 1918 *Epiaceratherium turgaicum* nov. sp. Mem. Soc. Pal. Russie, 1, 1—68.
- Gregory, W. K. & H. J. Cook 1928 New Material for the Study of Evolution. A Series of Primitive Rhinoceros Skulls (*Trigonias*) from the Lower Oligocene of Colorado. Proc. Colorado Mus. Nat. Hist., 8, No. 1, 1—32.
- Matthew, W. D. 1931 Critical observations on the phylogeny of the rhinoceroses, Publ. Univ. California, Bull. Dept. Geol. Sci., 20, no. 1, 1—9.
- Piveteau, J. 1958 Traité de Paléontologie. Tome, VI, 2, 424—456.
- Simpson, G. G. 1945 The Principles of Classification and A Classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85, 141—143 & 257—258.
- Wood, H. E. 1927 Some Early Tertiary Rhinoceroses and Hyracodonts. Bull. Amer. Pal. XIII (50), 28—37.
- 1929 *Prohyracodon orientale* Koch, The Oldest known true Rhinoceros, Amer. Mus. Novitates, No. 395, 1—17.
- Wood, H. E. 1931 Lower Oligocene Rhinoceroses of the genus *Trigonias*. Journ. Mammalogy, 12, No. 4, 414—428.

- Wood, H. E. 1932 Status of *Epiaceratherium* (Rhinocerotidae). Journ. Mammalogy (general notes) **13**, No. 2, 169—171.
- Wood, H. E. 1934 Revision of Hyrachyidae. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **67**, 181—259.
- Wood, H. E. 1941 Trends in rhinoceros evolution. Trans. New York Acad. Sci., Ser. 2, **3**, No. 4, 83—96.

NEW PRIMITIVE TRUE RHINOCEROSES FROM THE EOCENE OF ILIANG, YUNNAN

CHOW MIN-CHEN & XU YU-XUAN

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology,
Academia Sinica)¹

Fossils of early rhinocerotoids are widely distributed in the various Eocene deposits in Asia. However, most of the forms so far discovered pertain to the Family Amynodontidae which are represented by an appreciable variety of forms. Our knowledge concerning the Hyracodontidae is still meager, but has increased somewhat in the recent years. The occurrence of the Hyrachyidae in Asia or anywhere outside North America has barely been demonstrated (Wood, 1934; p. 188); but, this can now be further confirmed by the discovery of some more determinable specimens from North China which will be described in a forthcoming paper by one of the present authors (Chow).

Apart from these the Eocene record of the true rhinoceroses are surprisingly ill-documented in spite of the fact that two out of a total of three Eocene genera ascribing to the Family Rhinocerotidae are known in or exclusively from Asia.

The genus *Eovrigonias* is represented in Asia by the species *E. borissiakii* recently described by Dr. Beliajeva (1959) based on a few isolated cheek teeth from the Upper Eocene or Lower Oligocene beds of Artiom Valley of the Far East, Soviet Union. While its affinity with the true rhinoceros seems to be well established, its geological age is undecided. In addition, its generic reference, as well as the systematic position of the genus *Eovrigonias* itself, needs further affirmation. Probably it is a new genus related to one of the early true rhinoceroses as was already hinted at by the author (Beliajeva, 1959).

The status of *Forstercooperia* is a more controversial one. Its affinity with the indricotheres (or baluchitheres) and the possibility of its being an ancestral form of the group is still in debating. Besides, available evidences seem to indicate that this form is too far off the main evolutionary line to throw much direct light on the problem of origin and early history of the true rhinoceros.

Recently there had been discovered from the Upper Eocene rocks (Lower Lunan Series) of Lunan Basin in the Iliang District, Eastern Yunnan, an interesting collection of mammalian fossils among which there are some rather well preserved specimens of primitive rhinocerotoids belonging to three distinct species. Two of them are referred to the genus *Prohyracodon*, a genus formerly known only from the Middle Eocene of Transylvania, Rumania. The other one is a new genus to which the name *Ilianodon* has been designated. A description of these fossils and their comparison with the related known forms are given in the present article.

The two new species which have been referred to the genus *Prohyracodon* are basically comparable to *P. orientale* Koch from the Middle Eocene of Eastern Europe. They may be considered

in general to represent three different species belonging to the same stage of evolution of the true rhinoceros. The fossils of the two new species from Iliang, Yunnan, *P. meridionale* and *P. progressa*, are from two different localities not far from each other (less than five kilometers) in the same basin and only slightly different in stratigraphical position. That of *P. progressa* is slightly higher than that of *P. meridionale*, but both are of late Eocene age. For they occur with other late Eocene mammalian fossils and the fossil bearing beds in both localities are overlain by Lower Oligocene sediments containing remains of *Parabroniops*, *Bothriodon*, etc.

A close comparison of the fossils shows that the two species exhibit some important dissimilarities. The structure of the cheek teeth of *P. meridionale* is quite close to that of *P. orientale*. The molars are nearly of same size. The premolars of the former are relatively long and their lingual outline are more squared up. In a word, the two species are so similar that they may be considered specifically identical if they were not so widely separated geographically and of different geological age. And as far as the available evidences are concerned most of the characteristics which are considered to be diagnostic of the respective species may be considered as individual variation within the population of a single species.

On the contrary the structure of the cheek teeth, especially that of the premolars, of *Prohyracodon progressa* differs rather pronouncedly from those of *P. orientale* and *P. meridionale*. It is quite advanced in the structure of the premolar, even more so than in some of the Oligocene forms, such as in certain species of *Trigonias*. The second and fourth premolars have such well developed metaloph that the tetartocone is well separated from the protoloph and to be in connection with the metaloph, so that the median valley of the tooth opens lingually. In this respect the molarization of the premolars has reached a degree beyond that observed in some Oligocene *Trigonias* such as *T. osborni* in which the median valley is opened to the rear. But the teeth of *P. progressa* from Yunnan are of very small size and the premolars are still smaller.

The characteristics of *P. progressa* indicate that probably this species may be generically different from the two other known species of the genus and had been phyletically long separated from the others.

The new genus *Iliamodon* is known chiefly from the characters of the lower dentition and a last upper molar. The upper molar is of larger size, with more hypsodont crown and the posterior buttress of the tooth has lost entirely. Of the lower cheek teeth the third incisor is absent and the first one is most probably non-existent as well. The second one is comparatively greatly enlarged. These characters are impossible to make direct comparison with those of *Prohyracodon* and *Eotrigonias*, for they are still unknown in the two latter genera.

It seems that a close resemblance does exist between the genera *Prohyracodon* and *Trigonias*. They are quite similar in the structure and proportionate size of the premolars, in the presence of antecrochet on the molars, and in the shape of the last upper molars, etc. And, as has been pointed out by Wood (1929) that the molars of *Prohyracodon* are of "American" type, that is the protocone of the molars are not constricted off from the protoconules.

Prohyracodon meridionale (sp. nov.)

Type: A well preserved right maxilla with P²-M³ (Cat. No. V0046, Geol. Mus., Peking; Pl. I, figs. 2A—B).

Locality and Horizon: Kaofenpei, Iliang District, Yunnan; Upper part of Lower Lunan Series (Upper Eocene).

Diagnosis: A small true rhinoceros. Upper cheek teeth—4.3; length of M¹⁻³ greater

than and of P^{2-4} nearly equal to that of *P. orientale*; upper premolars relatively large and primitive in structure; protoloph much longer (nearly twice) than metaloph; median valley opens posteriorly; cingula strongly developed and continuous; two rather strong ribs on the ectoloph at the position of paracone and metacone; inner sides of P^3 and P^4 more squared up due to the better development of the tetartocone; P^2 triangular, protoloph connected to the ectoloph only at the base. Structure of the upper molars like that of the same teeth of *P. orientale*; cingula well developed anteriorly and posteriorly and confine to the entrance of valleys on the inner side; parastyle of normal rhinoceros type; antecrochet developed on all molars; M^3 triangular, ectoloph confluent with metaloph.

Measurements: See table in the Chinese text.

Remarks: This species is quite close to *P. orientale* Koch of European Middle Eocene. It differs from the Rumanian form in that: 1) the molars are slightly larger; 2) the premolars, especially P^3 and P^4 , are more squared up lingually; 3) P^3 more primitive, cingulum not interrupted on the inner side; 4) molars with rudimentary cingula on the inner sides, etc. In general the new species from Yunnan is somewhat slightly more advanced in the structure of cheek teeth than *P. orientale*.

Prohyracodon progressa (sp. nov.)

Type: A well preserved palate with P^2-M^3 on both sides and roots of P^1 (V0045, Geol. Mus. Peking; Pl. I, figs. IA—C).

Locality and Horizon: Hsiaoshaho, Iliang District, Yunnan; Upper part of Lower Lunan Series (Upper Eocene).

Diagnosis: A true rhinoceros of small size but more progressive than *P. orientale* and *P. meridionale* in the structure of cheek teeth. Premolars small; P^2-P^4 with tetartocones distinctly separated from the protoloph and connected with metaloph; in all the known premolars there are two well developed transverse lophs which become united lingually only after certain amount of wearing to form a closed basin; external ribs of ectolophs weaker than that in *P. meridionale*; cingula strongly developed except on the external sides. Molar structure like that of *P. meridionale* except that M^2 being more square in outline and the posterior cingulum of M^3 still weaker.

Measurements: See table in the Chinese text.

Comparative data for upper cheek tooth row are as follows:

	<i>P. progressa</i>	<i>P. meridionale</i>	<i>P. orientale</i> (after Wood, 1929)
Length, P^2-M^3	87.5	91.5	—
Length, P^2-P^4	ca 34.6	37.2	—
Length, M^1-M^3	ca 52.4	57.0	55.0; 52.0

Ilianodon (gen. nov.)

Genotypic species *Ilianodon lunanensis* (sp. nov.)

Diagnosis for the genus: A primitive true rhinoceros of moderately larger size. Lower dentition = ?1: ?0:3:3. Of the lower teeth, third incisor definitely absent, first incisor and canine most probably absent, too; second incisor enlarged; lower cheek teeth progressively increase in size posterowards (length of $P_3 = 17.5$ mm.; $M_3 = 29.3$ mm.) Lower premolars primitive in structure,

with low posterior lobe; posterior lobe of P_4 not fully developed, metaconid remains conical in shape but already in connection with protoconid, anterior valley widely open; P_3 more primitive, with narrower crown, trigonid not fully developed, its two cusps nearly in a line which is but slightly bent at the middle and hardly form an anterior lobe.

Molars increase in size towards the rear while the anterior of the front lobes progressively reducing in size; posterior lobe of the teeth in the shape of single curved crest; the posterior crest of the anterior lobe in contact with the ectoloph to form a right angle. Cingula almost absent on all lower cheek teeth. Mandibular ramus slender, becoming slightly thickened behind M_2 . Length of symphyses about 28 mm. Upper third molar subhypsodont, crown height almost twice than in *P. progressa*, posterior lobe of ectoloph entirely disappeared; anterochet rather well developed.

Ilianodon lunanensis (sp. nov.)

Types: A left lower jaw broken at the posterior and with complete P_2 — M_3 and roots of P_1 and alveolus of the enlarged second incisor; a right upper third molar. Cat. No. Inst. Vert. Paleon., V 2609.2; Pl. I, figs. 3,4A—B.

Locality and Horizon: Dahimapan, Iliang District, Yunnan; Upper part of Lower Lunan Series (Upper Eocene).

Diagnosis: As for the genus given above.

Measurements of the type specimens see table in the Chinese text.

图 版 说 明

图 版 I

1. *Prohyracodon progressa* sp. nov., V. 0045, $\times 1$.
 1A 右上顎, 外側視。
 1B 左, 右上顎, 頂視。
 1C 左上顎, 外側視。
2. *Prohyracodon meridionale* sp. nov., V. 0045, $\times 1$.
 2A 左上顎, 外側視。
 2B 左上顎, 頂視。
3. *Ilianodon lunanensis* gen. et sp. nov.
 左下顎, 頂視。 V. 2609.1, $\times 1$.
4. *Ilianodon lunanensis* gen. et sp. nov.
 4A 右 M^3 后側視。
 4B 右 M^3 頂視。

