

p3: 冠面为前窄后宽的梯形。下三角座长大于宽, 由前往后变宽。下前尖呈圆锥状, 下前脊短, 与前齿带融合, 下原脊从下原尖向前延伸, 稍向内倾斜; 下后脊向内后方倾斜, 与下原脊交角约 100° , 与牙齿长轴交角约 50° , 是横脊中斜度最大的。下跟座为L形, 长度小于下三角座, 宽度大于下三角座。下内尖弱, 位置比下次尖低, 下内脊弱, 从下次尖到下内尖逐渐收缩成尖角状; 下次脊近似与齿列长轴平行, 下次中凹不明显。外齿带弱而连续, 内齿带包围下三角座和下跟座, 在下后尖基部消失。

p4: 基部呈近似圆角的长方形, 前后近似等宽, 比p3长、宽。下三角座呈U形, 宽稍大于长。下前脊比p3的长, 下原脊更向内侧延伸, 与下前脊的交角约 120° , 与下后脊的交角约 75° 。下后脊比下原脊长, 向后的斜度小于p3。下次脊向内倾斜, 相交于下后脊的外 $1/3$ 处。下内尖和下内脊比p3的发育。齿带与p3的相似, 但外齿带在下原尖和下次尖的基部消失。

m1: 磨蚀程度较高, 下三角座外侧破损, 长度大于下跟座。下内尖和下内脊比下前臼齿的发育, 下内脊近似与齿列长轴垂直, 下次脊与下内脊近于直角相交。外齿带发育状况与p4相近, 但内齿带仅在下跟座开口处有微弱分布。

m2: 长、宽都大于m1, 前后宽度相同。下前脊短, 前内侧部分轻微破损, 下原脊从下原尖向前内方延伸至牙齿前缘中点附近, 与下后脊交角 70° , 下后脊向内后方倾斜, 倾斜程度与p4的相近。下次脊向内倾斜程度小于下原脊, 相交于下后脊的外 $1/4$ 处。下内尖和下内脊发育, 下内脊由下内尖向前外侧延伸, 与下后脊平行; 下次脊长度约为下内脊的一半, 二者以较圆滑的角连接, 下跟座的冠面轮廓呈V形。齿带与m1的相同。

m3: 与m2相似, 但比m2稍长。下前脊的位置较高, 使下三角座形成比较深的凹坑, 下原脊与下后脊交角约为 80° , 下三角座整体近似V形。下后尖有微弱收缩的迹象, 下次脊向前延伸与下三角座接触的位置较低, 且比m2的略偏向外侧。齿带发育状况与m2相同。

比较和讨论 GNV-001的下颊齿与两栖犀类的区别明显, 后者下颊齿明显窄长, 外壁几乎平直, 横脊短且向后倾斜显著(Wall, 1989)。獬犀类(如*Hyrachyus*)与蹄齿犀类原始类群(如*Triplopus*)的下颊齿形态相似(邱占祥、王伴月, 2007), 它们以个体较小, 下前臼齿的下次尖孤立, 下内尖不发育, 无下内脊等特征与新标本相区别。蹄齿犀类后期进步类型(如*Hyracodon*, *Triploptides*, *Epitriplopus*和*Ardynia*)的p3-p4下内脊发育接近完整, 下颊齿的下前脊相对较长, 下原脊与下后脊交角近似直角(*Ardynia*除外, 其下三角座呈V形), 齿冠有变高的趋势(Radinsky, 1967; 邱占祥、王伴月, 2007), 也与新标本不同。巨犀类的p3-p4下跟座长, 下颊齿下原脊向内倾斜不明显, m2的下次脊向前侧延伸, m3的下三角座呈U形, 个体较大(Lucas and Sobus, 1989), 与GNV-001区别明显。

新材料下颊齿形态与真犀类典型的“U, L”型有明显的差别。广南犀p4和m2的下次脊都向内倾斜, 尤其是m2和m3的下三角座, 下原尖的位置靠内侧, 且下前脊短, 下三角座呈V形。此外, 目前欧亚大陆以及北美地区已知的晚始新世至早渐新世的真犀类群和广南犀也明显不同(Antoine et al., 2003): 如*Teletaceras*的下前臼齿臼齿化程度较低, p3和p4的下内尖小, 下内脊不完整, 下臼齿内、外侧无齿带, m3的后齿带很弱或缺失(Hanson, 1989); *Guixia*的下颊齿呈长方形, 下原脊与下后脊、下次脊与下内脊的交角约为直角, 下三角座长、宽都大于下跟座, 齿带不发育(尤玉柱, 1977); *Subhyracodon*

的p3尚未完全臼齿化, 下内尖不发育, 下跟座窄, 但p4已完全臼齿化(Scott, 1941); *Epiaceratherium*的p3和p4下原脊与下后脊交角近似呈直角, p4的下内脊稍向后倾斜, 下颊齿无内侧齿带(Uhlig, 1999); *Ronzotherium*的p3下次脊较弱, p4接近完全臼齿化, 下颊齿内齿带通常发育且连续(Dashzeveg, 1991); *Trigonias*的p4臼齿化程度较高, 形态与下臼齿接近, 为典型的真犀类“U, L”型, 个体也明显比GNV-001大(Scott, 1941)。

根据个体大小和形态特征, 与新标本最接近的类群有柯氏犀亚科(*Forstercooperinae*)、原蹄齿犀属(*Prohyracodon*)和紧齿犀科(*Eggysodontidae*); 而柯氏犀类、原蹄齿犀属以及宜良犀属(*Ilianodon*)也被一些学者归入到紧齿犀大类中(Heissig, 1989; Dashzeveg, 1996)。柯氏犀类的*Pappaceras*下前臼齿形态相对原始, p3和p4的下后脊向后倾斜明显, 下跟座短, 下内脊几乎不发育, 下臼齿下原脊与下后脊交角约为直角, 与GNV-001容易区分。原蹄齿犀的下颊齿材料不多, 但该属的个体较小, 下前臼齿臼齿化程度低, 下前脊中等长度或较长, 下原脊几乎不向内侧延伸(Dashzeveg, 1991), 与GNV-001区别明显。宜良犀下前臼齿较为原始, 下颊齿整体窄长, 向后急剧变大, m3下三角座呈U形, 与新标本差别较大(周明镇、徐余瑄, 1961)。GNV-001下颊齿的下前脊短, 下原脊向内倾斜明显, 下原脊与下后脊交角 $70^{\circ}\sim 80^{\circ}$, 下次脊与下后脊相交的位置较低; p3的外齿带弱而连续, 内齿带在下后尖基部消失, p4-m3的外齿带在下原尖和下次尖基部消失, 这些特征与紧齿犀类相似。

表 1 *Guangnanodon*, *Eggysodon*, *Allacerops*和*Proeggysodon*的下颊齿(p3-m3)测量数据比较

Table 1 Measurements of lower cheek teeth (p3-m3) of *Guangnanodon*,

Eggysodon, *Allacerops* and *Proeggysodon*

(mm)

	p3			p4			m1			m2			m3		
	L	W	W/L (%)	L	W	W/L (%)	L	W	W/L (%)	L	W	W/L (%)	L	W	W/L (%)
<i>Guangnanodon youngi</i>	21.5	15.8	73.5	22.8	17.4	76.3	24.0	18.6	77.5	28.8	21.0	73.0	29.8	21.5	72.1
<i>Eggysodon osborni</i> (Möhren)	19.0	13.0	68.4	21.0	14.5	69.0	23.0	16.5	71.7	25.0	17.0	68.0	25.0	17.0	68.0
<i>E. osborni</i> (Kleinblauen)	21.0	16.0	76.2	23.0	17.0	73.9	24.0	18.0	75.0	29.0	20.0	69.0	29.0	19.0	65.5
<i>E. gaudryi</i> (Latou)	25.5	17.0	66.7	26.0	18.5	71.1	28.0	21.0	75.0	30.5	22.0	72.1	30.0	21.5	71.7
<i>E. gaudryi</i> (Puylaurens)	26.5	18.5	69.8	28.0	20.0	71.4	28.5	19.0	66.7	32.0	22.5	70.3	33.5	22.0	65.7
<i>E. reichenau</i>							25.0	17.5	70.0	28.0	19.0	67.9			
<i>Allacerops turgaica</i> (Tort-Mola)	24.8	20.8	83.9	24.0	21.7	90.4	29.9	26.4	88.3	33.2	26.3	79.2	33.0	23.8	72.1
<i>A. turgaica</i> (Chelkar-Tenis)-min	21.5	16.5	70.0	23.0	17.0	70.8	22.0	22.0	73.3	34.0	24.0	72.0	35.0	22.0	62.8
<i>A. turgaica</i> (Chelkar-Tenis)-max	25.0	17.5	80.0	26.5	20.0	87.0	32.5	25.0	100.0	35.0	25.0	83.0	37.5	24.5	78.0
<i>A. minor</i>	21.5	17.0	79.1	27.0	22.0	81.5	31.0	23.0	74.2						
<i>Proeggysodon qiu</i>	17.1	10.3	60.2	18.1	14.6	80.7	21.4	17.7	82.7	27.7	18.7	67.5	29.1	20.3	69.8

Note: Data for *Eggysodon* from Uhlig (1999): *E. osborni* (Möhren) from tables 116 and 118, *E. osborni* (Kleinblauen) from table 124, *E. gaudryi* (Latou) from table 142, *E. gaudryi* (Puylaurens) from table 143, and *E. reichenau* from table 148; Data for *Allacerops turgaica* from Reshetov et al. (1993: table 1), with minimum (min) and maximum (max) values given for measurements of specimens from Chelkar-Tenis instead of values for single tooth; Data for *A. minor* from Beliajeva (1954: table II); Data for *Proeggysodon qiu* from Bai and Wang (2012).

目前,公认的紧齿犀类有3个属,分别是*Eggysodon*, *Allacerops*和*Proeggysodon* (Bai and Wang, 2012)。关于*Eggysodon*与*Allacerops*在牙齿特征上的差别,前人的研究共提及以下4点: 1) *Eggysodon*有两对下门齿,而*Allacerops*有3对下门齿; 2) 前者p1退失,后者具p1; 3) 前者的下颊齿明显比后者的更细长; 4) 前者下颊齿外齿带连续而显著,后者的齿带较弱。其中前两点是Reshetov et al. (1993)提出的,后两点由邱占祥、王伴月(1999)补充。事实上,这两个属下门齿数目以及下颊齿特征的差别并不严格而稳定存在,但这些变异仅发生于少量的材料中。比如法国Moissac的*E. gaudryi*化石是目前该属中仅有的具3对下门齿的材料;而*Allacerops*中仅Ulan Ganga的*A. minor*材料具两对下门齿。De Bonis and Brunet (1995)新发现的*Eggysodon*材料具有p1,这与*Allacerops*的相同。如果依据下颊齿的宽长比值来判断下颊齿整体形态,那么*Allacerops*的比值变化范围比*Eggysodon*的大(图2);其中采自Chelkar-Tenis的*Allacerops*材料中比值最小的那部分(*A. turgaica* (Chelkar-Tenis)-min),其比值与*Eggysodon*的相当(表1; 图2),这表明二者下颊齿的整体宽窄程度接近。此外,两个属在齿带特征上的差异也不明显,因为*E. osborni*的下颊齿外齿带通常薄且不连续(Uhlig, 1999),也有部分材料的外齿带较为发育(de Bonis and Brunet, 1995);而*A. turgaica*下前臼齿的外齿带是较为明显的,只是在下臼齿中弱一些(Reshetov et al., 1993)。以上提及的这些变异确实需要在处理这两个属的归并问题时加以考虑。与*Eggysodon*相比,*Allacerops*的材料相对有限,古生物学家对它的研究程度不高。McKenna and Bell (1997)将*Allacerops*作为*Eggysodon*的同物异名。目前来看,两个属在下门齿数目和p1状态上的变异仅发生于少量标本中,而*Allacerops*在下颊齿的整体形态上变化范围相对较宽,*Eggysodon*齿带发育状况变化相对丰富,这些差异一方面与化石材料的局限性有关,另一方面,它们更可能是属内变异的结果,而非属间差异。因此,建议目前将这些变异作为属内变异来看待,同意邱占祥、王伴月(1999)的观点,仍将二者作为独立的属看待,更为详细的讨论有待新材料的发现。

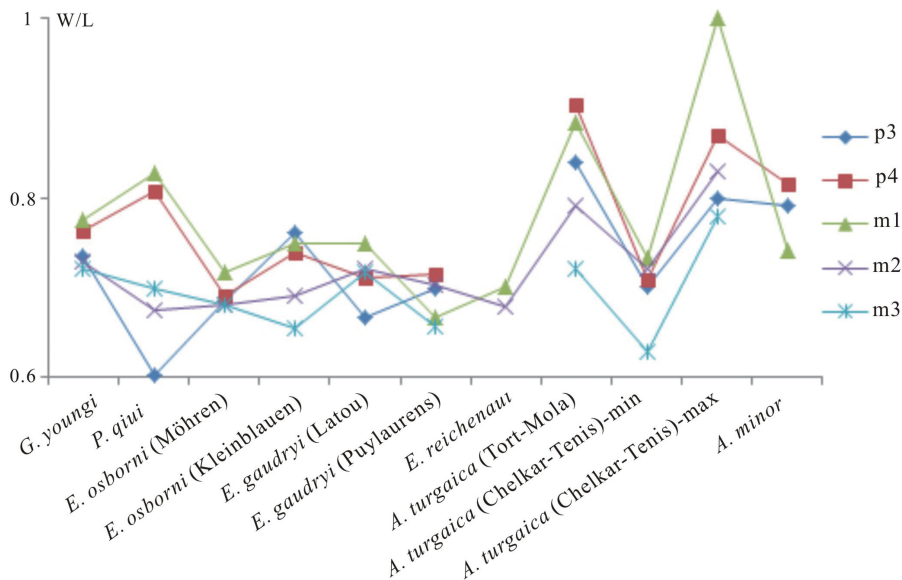


图2 紧齿犀类下颊齿(p3-m3)宽长比值折线图

Fig. 2 Width to length ratio for p3-m3 in four eggysodontid

欧洲的紧齿犀类材料均被归入 *Eggysodon*, 包括 *E. osborni*, *E. gaudryi*, *E. reichenau* 和 *E. pomeli* (Uhlig, 1999)。Uhlig (1999) 对该属的特征进行了较为全面的订正。此后, Becker (2009) 报道过采自 Kleinblauen 的一段 *E. osborni* 未成年个体的不完整下颌。Antonie et al. (2011) 报道了采自法国 Moissac 的 *E. gaudryi* 材料。尽管在个体大小上接近(表1; 图3), 但 GNV-001 与 *Eggysodon* 已知各种最重要的区别在于下前臼齿的特征: 前者 p3 的下后脊向后倾斜显著, 下内尖较低, 下内脊弱, 从下次尖向下内尖收缩, 冠面呈向内收缩的尖叶状, p4 下内尖和下内脊均比 p3 的发育, 但下内脊仍不完整; 而 *Eggysodon* 的 p3 的下内尖更明显, p3 和 p4 的下内脊完整, 其下前臼齿臼齿化程度明显高于 GNV-001 的, 这些特征表明 GNV-001 比 *Eggysodon* 更为原始。同时, 在下臼齿中, GNV-001 的 m3 下三角座形态近似 V 形, 而 *Eggysodon* 的 m3 下三角座的下原脊与下后脊交角更大, 整体呈 U 形; GNV-001 的 m2 的下次脊向内倾斜, 这也与 *Eggysodon* 的各个种不同。此外, GNV-001 与该属各种还有以下异同点: *E. gaudryi* 最为明显的特征是 p2-m2 有发育而连续的外齿带, 在 m3 中则通常没有, 而 GNV-001 除 p3 外, 下颊齿的外齿带不连续, 在下原尖和下次尖基部中断, 二者差别明显(Uhlig, 1999; Antoine et al., 2011)。*E. reichenau* 由于缺少下前臼齿材料, 可与 GNV-001 直接对比的仅为下臼齿, 其典型特征是下前脊较长, 这与下前脊较短的 GNV-001 有明显区别(Uhlig, 1999); 此外, *E. reichenau* 下原脊与下后脊的交角与 *E. gaudryi* 的相近, 都比 GNV-001 的大。*E. pomeli* 尚未发现下颊齿材料, 不能与 GNV-001 直接对比, 但其个体为该属中最大的, 从大小上可与 GNV-001 相区别(Uhlig, 1999)。GNV-001 的部分形态特征与 *E. osborni* 相近, 二者大小相当(表1), 下颊齿(p3-m3)下前脊较短, 下前臼齿的外齿带连续, 内齿带在下后尖基部消失, 下臼齿的外齿带在下原尖和下次尖基部消失, 内齿带弱, 仅分布于下跟座开口处(Uhlig, 1999); 但二者的下前臼齿特征区别明显。

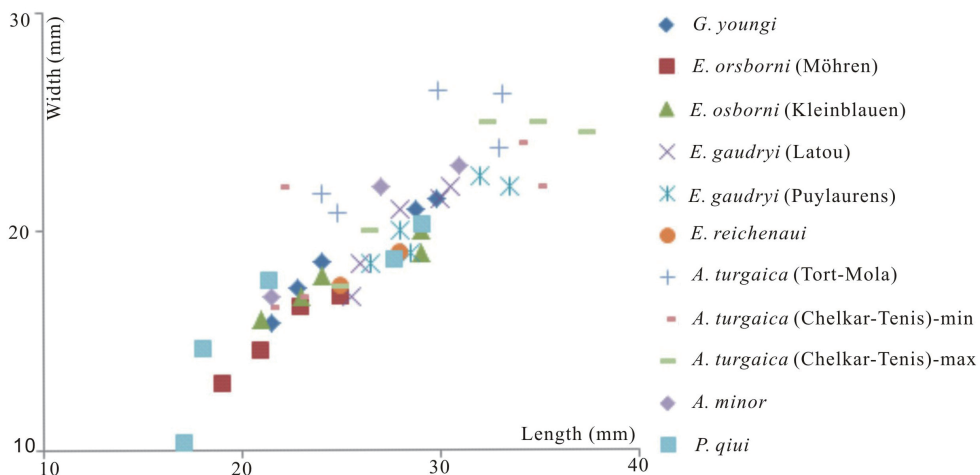


图3 紧齿犀类下颊齿(p3-m3)测量散点图

Fig. 3 Proportions of p3-m3 in four eggysodontid genera

亚洲的紧齿犀类包括 *Allacerops* 和 *Proeggysodon* 两个属(Bai and Wang, 2012)。*Proeggysodon qiu* 是依据内蒙古四子王旗额尔登敖包的不完整下颌创建的, Bai and

Wang (2012)认为*Proeggsodon*与欧洲渐新世的*Eggsodon*有较近的亲缘关系。GNV-001与*Proeggsodon*的p4下次脊都向内倾斜,但二者的下三角座、跟座形态差异明显:GNV-001下前臼齿化程度相对较高,p3和p4都已形成了下内脊,而*Proeggsodon*的下前臼齿化程度低,p4的下内脊较弱,较为原始;GNV-001的下原脊向内倾斜明显,下前脊短,m2-m3的下内脊向后倾斜明显,而*Proeggsodon*的m2下内脊几乎不倾斜;GNV-001下臼齿中有中等发育、不连续的外齿带,后侧齿带明显,而*Proeggsodon*的外齿带较弱,后齿带仅m3的较为显著;GNV-001下臼齿中下次脊与下内脊的交角较为圆滑,而*Proeggsodon*的较为尖锐;此外,GNV-001下颊齿的尺寸比*Proeggsodon*的稍大(图3)。

*Allacerops*包括*A. turgaica*和*A. minor*。Borissiak (1915)依据采自哈萨克斯坦Chelkar-Tenis的不完整头骨、下颌以及头后骨骼材料命名了新种*Epiaceratherium turgaica*; Wood (1932)以该种作为新属*Allacerops*的属型种:*Allacerops turgaica*。Beliajeva (1954)将少量采自蒙古Tatal-Gol的材料定为*Allacerops turgaica minor*; Borsuk-Bialynicka (1968)依据蒙古Ulan Ganga发现的新材料建立新种*Allacerops minor*,与*A. turgaica*相比,其特征为个体小,外脊发育,下颌联合部和犬齿向上弯曲的幅度小,下门齿为两对。Birjukov (1961)和Reshetov et al. (1993)分别在哈萨克斯坦的Myneske-Suyek和Tort-Mola地区报道过这个种的材料。与*Allacerops*两个种相比,GNV-001的个体较小(图3),p3和p4下内尖位置较低,下内脊弱、不完整,下跟座较短。Reshetov et al. (1993)认为Tort-Mola的标本几乎与正型标本一样,与Tort-Mola的标本相比,GNV-001的下颌水平支更为纤细,前者的m2大于m3,是下颊齿中最大的,而GNV-001的m2与m3近似等大。Tort-Mola的标本外齿带在下前臼齿中相对发育,而在下臼齿中较弱,这似乎与GNV-001的接近,但从Reshetov et al. (1993:fig 2)中很难判断下臼齿外齿带是否连续,以及前后齿带的发育状况。邱占祥、王伴月(1999)在甘肃兰州盆地发现过*Allacerops cf. A. turgaica*,由于材料是幼年个体,恒齿中仅保存了m1。尽管GNV-001的m1前外侧有破损,下三角座部分无法与兰州的材料直接对比,但GNV-001的m1比兰州标本的小,下跟座明显较短,下内脊近似与齿列长轴垂直。*A. minor*与*A. turgaica*的下颊齿形态特征区别不大。与*A. minor*相比,GNV-001的p4和m2下次脊向内倾斜明显,下颊齿外齿带相对发育,个体较小(Beliajeva, 1954)。此外,Dashzeveg (1991)在蒙古Khoer-Dzan地区发现过*Allacerops sp.*的材料,由于保存状况不理想,尺寸也明显偏小,其分类还存在争议(邱占祥、王伴月, 1999; Bai and Wang, 2012)。王伴月、邱占祥(2004)在甘肃地区发现的*Allacerops sp.*,材料为幼年个体的左下颌骨具m1,m1还未完全长出,且GNV-001的m1三角座外侧破损,难于直接对比,但其尺寸明显比GNV-001的大。

综上所述,新标本和目前已知的紧齿犀类3个属*Eggsodon*, *Allacerops*和*Proeggsodon*都有显著区别,无法归入到任何已知属种。因此,以GNV-001为正型标本建立新属种——杨氏广南犀(*Guangnanodon youngi* gen. et sp. nov.)。

3 *Guangnanodon*和砚山组的时代

已报道过的分类较为可靠的紧齿犀类目前有3个属,产自额尔登敖包剖面乌兰戈楚组(?)“中白层”的*Proeggsodon*,时代明显晚于沙拉木伦动物群(Bai and Wang, 2012),

很可能为晚始新世。欧洲的*Eggysodon*最早出现的种是*E. osborni*, 于渐新世最早期(MP21)的动物群中出现(Uhlig, 1999); 此前亚洲发现*Allacerops*的地层, 时代最早为早渐新世(Daxner-Höck et al., 2010); 从下前臼齿臼齿化水平来判断, *Guangnanodon*应该比*Proeggysodon*进步, 而比渐新世的*Eggysodon*和*Allacerops*原始, 其时代很可能为晚始新世最晚期。

广南地区的古近系仅张兴永(1981)以消息的形式报道了莲峰十三队及小广南两地的一批哺乳动物, 前一地点的化石被鉴定为*Urtinotherium* cf. *U. intermedium*, 当时将时代定为渐新世; 后一地点的化石为*Prohyracodon* sp.以及*Caenolophus* sp., 时代为始新世。在云南古近纪其他化石地点中, 邱占祥(1962)报道过师宗发现的*Urtinotherium intermedium* (= *Indricotherium intermedium*), 含化石层位为蔡家冲组(云南省地质矿产局, 1990), 目前认为其时代为晚始新世中晚期(童永生等, 1995; 王伴月, 1997; 邱占祥、王伴月, 2007)。云南罗平古近纪地层中报道过巨犀的材料(Chiu, 1962), 如果张兴永(1981)对化石的鉴定是准确的, 那么广南莲峰发现*Urtinotherium* cf. *U. intermedium*的地层层位最有可能与之相当, 时代也为晚始新世中晚期。在云南路南盆地“下路南组上部”发现有*Prohyracodon meridionale*和*P. progressa* (周明镇、徐余瑄, 1961), 这套地层后被划归路美邑组上部(郑家坚等, 1978); 路美邑组上部动物群的年代与沙拉木伦动物群相当, 时代为中始新世晚期(童永生等, 1995; 邱占祥、王伴月, 2007)。宗冠福等(1996)描记了云南丽江象山组的新种*Prohyracodon major*, 当时认为其时代为晚始新世, 目前普遍认为应该为中始新世(童永生等, 1995; 王伴月, 1997)。因此, 小广南产*Prohyracodon* sp.的层位很可能与沙拉木伦组相当, 时代为中始新世晚期。*Caenolophus*是沙拉木伦期动物群的典型代表, 其时代应当与沙拉木伦期相当(童永生等, 1995)。因此小广南产*Caenolophus* sp.的地层层位也很可能与沙拉木伦组相当, 时代为中始新世晚期。

由此可见, 广南盆地小广南至少包含两个化石层, 一是层位相当于沙拉木伦组的*Prohyracodon*-*Caenolophus*层, 时代为中始新世晚期; 另一个是晚始新世最晚期的*Guangnanodon*。而莲峰发现*Urtinotherium* cf. *U. intermedium*的地层层位应与蔡家冲组相当, 时代为晚始新世中晚期。所以广南盆地砚山组包含了中始新世晚期至晚始新世晚期的沉积。

4 结论

尽管GNV-001的门齿和犬齿信息缺失, 但其下颊齿的形态特征和齿带的发育情况与紧齿犀类最为接近。鉴于GNV-001的下前臼齿特征, 尤其是下前臼齿的臼齿化程度, 与紧齿犀类目前已知的3个属*Eggysodon*, *Allacerops*和*Proeggysodon*区别明显, 因此将其作为新属新种——杨氏广南犀(*Guangnanodon youngi* gen. et sp. nov.)归入紧齿犀科。前人提及的区别*Eggysodon*与*Allacerops*的4个特征, 下门齿数目、p1的差异、下颊齿宽窄程度和外齿带发育状况, 适用于大多数材料, 而在有限的化石中发生了变异, 因此更为合理的做法是认同二者为独立的属, 将这些差异作为属内变异, 并在将来的分类鉴定工作中加以注意。对二者差别更为深入的讨论还有待更多更好的化石材料的发现。从紧齿犀类下前臼齿臼齿化程度的差异来判断, 新标本为晚始新世相对原始的*Proeggysodon*和

渐新世较为进步的*Eggysodon*和*Allacerops*之间的过渡类型,其时代很可能为晚始新世最晚期。新标本是中国南方首次发现的紧齿犀类化石,为紧齿犀类的古地理分布和系统发育研究提供了新的证据。新标本的发现结合广南地区曾经报道过的一些哺乳动物化石表明,砚山组包含了中始新世晚期到晚始新世最晚期的沉积,其时代不晚于晚始新世晚期,但该结论还需要更多的标本和方法来印证。

致谢 邱占祥院士在标本鉴定工作中提出宝贵意见、王伴月研究员热心帮助查找文献,金迅、邢海提出了有益的意见;张杰拍摄标本照片,舒柯文(Corwin Sullivan)帮助修改英文摘要,谨此致谢。

References

- Antoine P O, Ducrocq S, Marivaux L et al., 2003. Early rhinocerotids (Mammalia, Perissodactyla) from South Asia and a review of the Holarctic Paleogene rhinocerotid record. *Can J Earth Sci*, **40**: 365–374
- Antoine P O, Métais G, Orliac M J et al., 2011. A new late Early Oligocene vertebrate fauna from Moissac, South-West France. *C R Palevol*, **10**: 239–250
- Bai B(白滨), Wang Y Q(王元青), 2012. *Proeggysodon* gen. nov., a primitive Eocene eggysodontine (Mammalia, Perissodactyla) from Erden Obo, Siziwangqi, Nei Mongol, China. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **50**(3): 204–218
- Becker D, 2009. Earliest record of rhinocerotoids (Mammalia: Perissodactyla) from Switzerland: systematics and biostratigraphy. *Swiss J Geosci*, **102**: 489–504
- Beliajeva E, 1954. Some data on Oligocene rhinoceros of Mongolia. *Tr Paleont Inst*, **55**: 190–205(in Russian)
- Birjukov M D, 1961. Peculiarities of the skeleton of *Allacerops* from the Myneske-Sujiek locality. *Materials on the History of the Fauna and Flora of Kazakhstan*, **3**: 30–46(in Russian)
- Borissiak A A, 1915. On the remains of *Epiaceratherium turgaicum* nov. sp. *Bull Acad Imper Sci, Moscow*, **12**: 781–787(in Russian)
- Borsuk-Bialynicka M, 1968. *Allacerops minor* Beliajeva 1954 (Rhinocerotidae) from the Oligocene of Ulan Ganga, western Gobi Desert. In: Kielan-Jaworowska Z ed. *Results of the Polish-Mongolian Paleontological Expeditions, Part 1. Palaeont Pol*, **19**: 153–159
- Bureau of Geology and Mineral Resources of Yunnan Province(云南省地质矿产局), 1990. *Regional Geology of Yunnan Province. PRC Miner Geol Miner Resour Geol Mem Ser 1*, (21): 1–727(in Chinese with English abstract)
- Chiu C S(邱占祥), 1962. Giant rhinoceros from Loping, Yunnan, and discussion on the taxonomic characters of *Indricotherium grangeri*. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **6**(1): 57–68(in Chinese with English summary)
- Chow M C, 1957. On some Eocene and Oligocene mammals from Kwangsi and Yunnan. *Vert PalAsiat*, **1**(3): 201–214
- Chow M C(周明镇), 1958. Some Oligocene mammals from Lunan, Yunnan. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **2**(4): 263–266(in Chinese with English summary)
- Chow M C(周明镇), Xu Y X(徐余瑄), 1961. New primitive true rhinoceroses from the Eocene of Iliang, Yunan. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **5**(4): 291–304(in Chinese with English summary)
- Chow M C(周明镇), Xu Y X(徐余瑄), Zhen S N(甄朔南), 1964. *Amynodon* from the Eocene of Lunan, Yunnan. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **8**(4): 355–360(in Chinese with English summary)

- Chow M C(周明镇), Zhang Y P(张玉萍), Ding S Y(丁素因), 1974. Some Early Tertiary Perissodactyla from Lunan Basin, E. Yunnan. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **12**(4): 262–273(in Chinese with English summary)
- Dashzeveg D, 1991. Hyracodontids and rhinocerotids (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidea) from the Paleogene of Mongolia. *Palaeovertebrata*, **12**(1–2): 1–84
- Dashzeveg D, 1996. A new hyracodontid (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Ergilin Formation (Oligocene, Quarry 1) in Dzamyn Ude, eastern Gobi Desert, Mongolia. *Am Mus Novit*, (3178): 1–12
- Daxner-Höck G, Badamgarav D, Erbajeva M, 2010. Oligocene stratigraphy based on a sediment-basalt association in Central Mongolia (Taatsiin Gol and Taatsiin Tsagaan Nuur Area, Valley of Lakes): review of a Mongolian-Austrian Project. In: Wang Y Q ed. *Proceedings of International Symposium on Terrestrial Paleogene Biota and Stratigraphy of Eastern Asian in Memory of Prof. Dr. Minchen Chow (Zhou Mingzhen) (I)*. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **48**(4): 348–366
- De Bonis L, Brunet M, 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocene, MP 25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tam-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertebtes. 10. Perissodactyla: Allaceropinae et Rhinocerotidae. *Palaeontogr Abt A*, **236**: 177–190
- Hanson C B, 1989. *Teletaceras radinskyi*, a new primitive rhinocerotid from the Late Eocene Clarno Formation of Oregon. In: Prothero D R, Schoch R M eds. *The Evolution of Perissodactyls*. New York/Oxford: Clarendon/Oxford University Press. 379–398
- Heissig K, 1989. The allaceropine hyracodonts. In: Prothero D R, Schoch R M eds. *The Evolution of Perissodactyls*. New York/Oxford: Clarendon/Oxford University Press. 355–357
- Huang X S(黄学诗), Qi T(齐陶), 1982. Notes on Late Eocene tapiroids from the Lunan Basin, eastern Yunnan. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **20**(4): 315–327(in Chinese with English summary)
- Lucas S G, Sobus J, 1989. The systematics of indricotheres. In: Prothero D R, Schoch R M eds. *The Evolution of Perissodactyls*. New York/Oxford: Clarendon/Oxford University Press. 358–378
- McKenna M C, Bell S K, 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. New York: Columbia University Press. 1–631
- Qiu Z X(邱占祥), Wang B Y(王伴月), 1999. *Allacerops* (Rhinocerotidae, Perissodactyla), its discovery in China and its systematic position. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **37**(1): 48–61(in Chinese with English summary)
- Qiu Z X(邱占祥), Wang B Y(王伴月), 2007. Paraceratheres fossils of China. *Palaeont Sin(中国古生物志)*, New Ser C, (29): 1–188(in Chinese with English summary)
- Radinsky L B, 1967. A review of the rhinocerotid family Hyracodontidae (Perissodactyla). *Bull Am Mus Nat Hist*, **136**: 1–46
- Reshetov V, Spassov N, Baishashov B, 1993. *Tenisia* gen. nov.: taxonomic reevaluation of the Asian Oligocene rhinocerotid *Eggysodon turgaicum* (Borissiak, 1915)(Mammalia, Perissodactyla, Hyracodontidae). *Geobios*, **26**: 715–722
- Russell D E, Zhai R J, 1987. The Paleogene of Asia: mammals and stratigraphy. *Mém Mus Natl Hist Nat, Sci Terre*, **52**: 1–488
- Scott W B, 1941. The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part V. Perissodactyla. *Trans Am Philos Soc*, **28**: 747–980
- Tang Y J(汤英俊), 1978. New materials of Oligocene mammalian fossils from Qujing Basin, Yunnan. *Prof Pap Stratigr Palaeont(地层古生物论文集)*, (7): 75–79(in Chinese)
- Tong Y S(童永生), Zheng S H(郑绍华), Qiu Z D(邱铸鼎), 1995. Cenozoic mammal ages of China. *Vert PalAsiat(古脊椎动物学报)*, **33**(4): 290–314(in Chinese with English summary)

- Uhlig U, 1999. Die Rhinocerotidea (Mammalia) aus der unteroligozänen Spaltenfüllung Möhren 13 bei Treuchtlingen in Bayern. Bayer Akad Wiss Math Naturwiss Kl Abh NF, **170**: 1–254
- Wall P W, 1989. The phylogenetic history and adaptive radiation of Amynodontidae. In: Prothero D R, Schoch R M eds. The Evolution of Perissodactyls. New York/Oxford: Clarendon/Oxford University Press. 341–354
- Wang B Y(王伴月), 1997. Problems and recent advances in the division of the continental Oligocene. J Stratigr(地层学杂志), **21**(2): 81–90(in Chinese with English summary)
- Wang B Y(王伴月), Qiu Z X(邱占祥), 2004. Discovery of Early Oligocene mammalian fossils from Danghe Area, Gansu, China. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **42**(2): 130–143(in Chinese with English summary)
- Wang B Y(王伴月), Zhang Y P(张玉萍), 1983. New find of fossils from Paleogene of Qujing, Yunnan. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **21**(2): 119–128(in Chinese with English summary)
- Wood H E II, 1932. Status of *Epiacetherium* (Rhinocerotidae). J Mammal, **13**(2): 169–170
- Xu Y X(徐余璋), 1961. Some Oligocene mammals from Chuching, Yunnan. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **4**: 315–329(in Chinese with English summary)
- Xu Y X(徐余璋), 1966. Amynodonts of Inner Mongolia. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **10**(4): 123–190(in Chinese with English summary)
- Xu Y X(徐余璋), Chiu C S(邱占祥), 1962. Early Tertiary mammalian fossils from Lunan, Yunnan. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **6**(4): 313–326(in Chinese with English summary)
- You Y Z(尤玉柱), 1977. Note on the new genus of Early Tertiary Rhinocerotidae from Bose, Guangxi. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **15**(1): 46–53(in Chinese)
- Zhang Y P(张玉萍), You Y Z(尤玉柱), Ji H X(计宏祥) et al., 1978. Cenozoic stratigraphy of Yunnan. Prof Pap Stratigr Palaeont(地层古生物论文集), (7): 1–21(in Chinese with English abstract)
- Zhang X Y(张兴永), 1981. Paleogene fossil mammals from Guangnan, Yunnan Province. Vert PalAsiat(古脊椎动物学报), **19**(2): 198(in Chinese)
- Zheng J J(郑家坚), Tang Y J(汤英俊), Zhai R J(翟仁杰) et al., 1978. Early Tertiary strata of Lunan Basin, Yunnan. Prof Pap Stratigr Palaeont(地层古生物论文集), (7): 22–29(in Chinese)
- Zong G F(宗冠福), Chen W Y(陈万勇), Huang X S(黄学诗) et al., 1996. Cenozoic Mammals and Environment of Hengduan Mountains Region. Beijing: China Ocean Press. 1–279