开远小龙潭新发现的宽齿脊棱齿象及古猿时代的讨论

李春晓^{1,2,3†}, 吉学平^{4,5†}, 张世涛^{6†}, 罗俊⁷, 苏艳萍⁸, 李艳波⁸, 甄明⁸, 侯素宽^{1,3}, 江左其果^{1,2,3}, 张晓晓^{1,2,3,9}, 朱云生¹⁰, 徐怀立¹⁰, 白晓春¹⁰, 杨溢¹¹, 王世骐^{1,3*}

1. 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;
2. 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100049;
3. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100101;
4. 云南省文物考古研究所古人类部, 昆明 650118;
5. 云南大学云南省地球系统科学重点实验室, 昆明 650500;
6. 昆明理工大学国土资源工程学院, 昆明 650093;
7. 云南省煤田地质局, 昆明 650218;
8. 开远市文物管理所, 开远 661600;
9. 天津自然博物馆, 天津 300201;
10. 红河州文物管理所, 蒙自 661100;
11. 昆明理工大学公共安全与应急管理学院, 昆明 650093

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: wangshiqi@ivpp.ac.cn

2020-06-25 收稿, 2020-09-14 修回, 2020-09-15 接受, 2020-09-15 网络版发表

中国科学院战略性先导科技专项(XDB26000000, XDA20070203, XDB31030106)和中国科学院前沿科学重点研究计划(QYZDY-SSW-DQC022, GJHZ1885)资助

摘要 小龙潭煤矿发现的禄丰古猿开远种(*Lufengpithecus keiyuanensis*)是中国南方已知最早的中中新世古猿化石,但其年代一直存在中中新世晚期和晚中新世早期两种争议,原因在于化石在地层中的准确层位不能确定,以及对一些象类和猪类化石年代学的解释存在分歧。本研究报道了小龙潭首次发现的宽齿脊棱齿象(*Stegolophodon latidens*)及其准确层位,为解决开远古猿的年代学疑问提供了强有力的证据。脊棱齿象具有非常快的演化速率,从早中新或中中新世早期的m3具5脊,中中新世晚期M3具5脊、m3具6脊,晚中新世早期M3具5~5.5脊、m3具6~7脊,到晚中新世中期M3具6脊、m3具7~8脊,形成了一个年代意义非常明确的演化序列。新发现的宽齿脊棱齿象材料M3具5.5脊, m3具7脊,主齿柱由于中附锥前移与前中心小尖愈合,后中心小尖不特别退化,成显著的“Y”型,二脊以后各脊呈不同程度的倒“V”型,这些特征与巴基斯坦中西瓦利克(Middle Siwaliks)晚中新世道克派珊(Dhok Pathan)组下部9.3~8.3 Ma之间的脊棱齿象形态非常相似,甚至略显进步,两者都可归入缅甸下伊洛瓦底(Lower Irrawaddy)晚中新世早期耶南当(Yenangyaung)动物群的宽齿脊棱齿象。对小龙潭之前发现的其他猪类和象类化石的修订,也支持小龙潭动物群年代为晚中新世早期的结论。新发现的化石层位于小龙潭组煤层的上部,接近灰白色泥灰岩的布沼坝组底部。根据原始资料记录,新发现的象化石与19世纪50和80年代分别发现的开远古猿极有可能为同一层位。近年来的古地磁数据认为该化石层的年代为11.6/11.7 Ma,恰位于中中新世和晚中新世的界线,比西瓦利克发现的宽齿脊棱齿象年代略早,这种不一致留待进一步研究解决。

关键词 小龙潭煤矿, 宽齿脊棱齿象, 禄丰古猿开远种, 晚中新世早期, 生物年代学

引用格式: 李春晓, 吉学平, 张世涛, 等. 开远小龙潭新发现的宽齿脊棱齿象及古猿时代的讨论. 科学通报, 2021, 66: 1469–1481

Li C X, Ji X P, Zhang S T, et al. The new fossil record of *Stegolophodon latidens* from the Xiaolongtan locality, Yunnan, China, and the discussion on the age of the *Lufengpithecus keiyuanensis* (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 1469–1481, doi: 10.1360/TB-2020-0769

云南开远小龙潭煤矿(图1(a))在中国新生代地层和古生物研究中具有重要的地位,是中国南方新近纪地层的代表地点之一. 1956和1957年分别在小龙潭发现了古猿颊齿化石,由Woo^[1,2]研究发表,同时也报道了小龙潭四棱齿象(*Tetralophodon xiaolongtanensis*)化石;1987年, Zhang^[3]报道了在该地点1980年发现的3枚古猿下臼齿和1982年发现的含12枚牙齿的古猿上颌(图1(b)). 小龙潭是中国南方最早的新近纪哺乳动物化石地点,也是最早的古猿化石地点,对研究中国南方晚新生代古环境演化以及人猿超科的生态适应演化具有重要的意义. 然而,长期以来对小龙潭化石地点的年代认识存在很大争议,时间范围从中新世晚期大约MN7/8到晚中新世早期MN10之间^[4],争议的原因可能是由于对部分象类和猪类化石的鉴定和年代学解释存在分歧;最近Li等人^[5]及Zhang等人^[6]对小龙潭地层进行了高精度的古地磁测年,根据前人对时代的估计,将小龙潭地层时间范围限定在14.1~10 Ma之间. 不过,该对比缺少

严格的生物地层对比参考,并且之前的化石缺乏准确的地层层位记录. Li等人^[5]及Zhang等人^[6]对化石层的年代提出了两个可能,即: 11.6/11.7或12.5 Ma.

2014年,小龙潭煤矿布沼坝矿坑东侧开采区在采掘过程中,发现了以象类和猪类为代表的一批化石,从而第一次确定了小龙潭煤矿的一个准确化石层位(图1(c), (d), 图2). 根据原始资料记录以及我们的走访,可以确定小龙潭动物群的化石层位均位于褐煤层上部30 m范围之内,与本研究记述的材料很有可能为同一层位. 新发现上报到文物管理部门后,开远市文化和旅游局筹集经费资助,由吉学平领队,云南省文物考古研究所、红河州文物管理所和开远市文物管理所联合组队对这一批化石进行了抢救性发掘和修复,经我们研究,初步鉴定出宽齿脊棱齿象(*Stegolophodon latidens*)、副弓颌猪(*Parachleuastocherus*)、河狸(*Castoridae* indet.)、鼬(*Mustelidae* indet.)等. 其中,宽齿脊棱齿象在小龙潭动物群中首次被报道(图1(d)). 并且,脊棱齿象类

图1 小龙潭盆地化石地点及化石埋藏. (a) 小龙潭盆地的地形和地貌(Google Earth 3D图像), 红色星号表示化石点位置; (b) 1982年发现的禄丰古猿开远种(*Lufengpithecus keiyuanensis*)上颌^[3], 比例尺: 50 mm; (c) 2014年化石点野外露头照片, 红色星号表示化石层位; (d) 宽齿脊棱齿象化石埋藏状态照片, 比例尺: 1000 mm

Figure 1 Fossil locality and taphonomy in the Xiaolongtan Basin. (a) Topography and geomorphology of the Xiaolongtan Basin (Google Earth 3D image), and the red star indicates the fossil locality; (b) Maxilla of *Lufengpithecus keiyuanensis* discovered in 1982^[3], bar = 50 mm; (c) photographs of outcrops of the fossil localities in 2014; the red star indicates the fossil-bearing layer; (d) depositional of *Stegolophodon latidens*, bar = 1000 mm

图2 开远市小龙潭煤矿中新统小龙潭组(N_{2x})实测剖面图。1, 砾岩; 2, 砂砾岩; 3, 砂岩; 4, 泥质粉砂岩; 5, 粉砂质泥岩; 6, 炭质粉砂岩; 7, 泥岩/黏土岩; 8, 泥灰岩; 9, 褐煤; 10, 植物叶片化石; 11, 木化石; 12, 腹足类化石; 13, 双壳类化石; 14, 哺乳动物化石; 15, 中新统东升桥组; 16, 中新统小龙潭组; 17, 中新统布沼坝组; 18, 第四系; 19, 整合界线; 20, 角度不整合; 21, 断层; 22, 层号

Figure 2 Stratigraphic section of the Miocene Xiaolongtan Formation (N_{2x}) from the Xiaolongtan Coal Mine, Kaiyuan. 1, Conglomerate; 2, sandy conglomerate; 3, sandstone; 4, muddy siltstone; 5, silty mudstone; 6, carbonaceous siltstone; 7, mudstone/clay; 8, marl; 9, lignite; 10, fossil leaf; 11, fossil wood; 12, fossil gastropods; 13, fossil bivalves; 14, fossil mammal; 15, Miocene Dongshengqiao Formation; 16, Miocene Xiaolongtan Formation; 17, Miocene Buzhaoba Formation; 18, Quaternary; 19, conformity; 20, angular disconformity; 21, fault; 22, number of the layer

具有非常重要的年代学意义, 从而对解决小龙潭地层及古猿化石的年代问题提出了新认识。

本研究记述的新材料目前收藏于云南省开远市文物管理所(Kaiyuan Institute of Cultural Heritage Administration, 简称KICHA)。脊棱齿象类颊齿的结构术语及测量方法采用Tassy^[7]和王世骥等人^[8]的方案(图3)。

1 地质概况

云南小龙潭盆地地处开远市西北方向, 是受晚新生代曲靖断裂(属于鲜水河——小江左旋走滑断裂带的一个分支)所控制的拉分盆地^[5]。盆地基底为三叠系个旧组及火把冲组石灰岩。南盘江从盆地北部东西向穿过, 使得新近纪的煤层得以暴露, 逐渐形成了江北的小龙潭矿坑和江南的布沼坝矿坑。新近纪沉积从上至下划分为河头组、布沼坝组、小龙潭组和东升桥组^[9]。最上的河头组时代为更新世, 曾出产过“河头河马动物群”, 但大部分沉积已在煤矿开采过程中耗尽^[9]。

本研究描述的新材料的出土地点位于布沼坝矿坑东侧(23°47'43.43"N, 103°11'17.7"E; 海拔1113 m)。位于小龙潭组褐煤层的顶部, 接近布沼坝组泥灰岩层(图1(a), (c))。

化石出产剖面详细描述如下(图2):

上覆地层: 第四系全新统, 南盘江河流冲积砂砾岩。

——— 角度不整合 ———

中新统布沼坝组(N_{1b}):

(32) 褐灰色-灰白色厚层状-块状泥灰岩、粉砂质泥灰岩。 150~180 m

——— 整合 ———

中新统小龙潭组(N_{1x}):

(31) 黑色块状褐煤, 内含大量白色腹足类、双壳类碎片。 12 m

(30) 灰褐色薄层状炭质粉砂岩, 具有密集的水平状纹层构造。 0.2 m

(29) 黑色块状褐煤, 断面无光泽, 中部含宽齿脊棱齿象等哺乳类化石和被子植物叶片化石。 16 m

(28) 灰褐色薄层状含炭质粉砂岩, 疏松易碎。 2 m

(27) 黑色层状含泥质褐煤。 18 m

(26) 褐灰色薄层状含炭质粉砂岩, 含大量腹足类和双壳类碎片。 1.2 m

(25) 黑色块状含泥质褐煤。 20 m

(24) 灰色薄层状黏土岩, 具水平纹理, 性脆。 0.8 m

(23) 黑色块状褐煤, 断口光亮, 性脆, 含大量碳化树干化石。 23 m

(22) 灰色含炭质碎屑粉砂岩, 含大量腹足类碎片, 疏松。 1.2 m

(21) 黑色含泥质褐煤, 具水平层理。 15 m

(20) 灰褐色薄层状炭质粉砂岩, 含大量腹足类化石和碎片。 1.8 m

(19) 黑色层状含泥褐煤, 具水平层理。 12 m

图 3 脊棱齿象类臼齿的冠面结构术语和测量方法^[7,8]. (a) 结构术语; (b) 冠面测量方法; (c) 冠高测量方法. 1~5: 第1~5脊主齿柱; 1'~5': 第1~5脊副齿柱; ccpop1: 第1脊副齿柱后中心小尖; ccpra1: 第1脊主齿柱前中心小尖(下前尖或下前嵴); ccpra2: 第2脊主齿柱前中心小尖(下中尖); ccpra3: 第3脊主齿柱前中心小尖; ccprp1: 第1脊主齿柱后中心小尖(下原小尖); ccpra2~4: 第2~4脊主齿柱后中心小尖; cga: 前齿带; cgp: 后齿带; ectf1: 第1齿谷外谷; entf1~4: 第1~4齿谷内谷; meso: 每个齿柱的中附锥; po1: 第1副齿柱的主尖(下后尖); po1: 第2副齿柱的主尖(下内尖); po1: 第3副齿柱的主尖(下次尖?); po4, 5: 第4、5副齿柱的主尖; pr1: 第1主齿柱的主尖(下原尖); pr2: 第2主齿柱的主尖(下次尖); pr3: 第3主齿柱的主尖(下内小尖); pr4, 5: 第4、5主齿柱的主尖; sm: 中沟; L: 长度; W: 最大宽度; W1~4: 第1~4脊宽度; hpr: 主齿柱高度; hpo: 副齿柱高度

Figure 3 Notation system and measurements of *Stegolophodon* molars adopted for the present study^[7,8]. (a) Dental terminologies illustrated on a right m3, occlusal view; (b) length and width measurements illustrated on a left M3, occlusal view; (c) height measurements illustrated on a molar, anterior view. 1~5: The first–fifth pretrite half lophids; 1'–5': The first–fifth posttrite half lophids; ccpop1: The first posterior posttrite central conule; ccpra1: The first anterior pretrite central conule (paraconid or paracristid); ccpra2: The second anterior pretrite central conule (mesoconid); ccpra3: The third anterior pretrite central conule; ccprp1: The first posterior pretrite central conule (protoconulid); ccprp2~4: The second–fourth posterior pretrite central conule; cga: Anterior cingulum; cgp: Posterior cingulum; ectf1: Ectoflexid of the first interlophid; entf1~4: entoflexid of the first–fourth interlophids; meso: Mesoconelet of each half lophid; po1: Main cusp of the first posttrite half lophid (mataconid); po2: Main cusp of the second posttrite half lophid (entoconid); po3: Main cusp of the third posttrite half lophid (? hypoconulid); po4, 5: Main cusp of the fourth and fifth posttrite half lophid; pr1: Main cusp of the first pretrite half lophid (protoconid); pr2: Main cusp of the second pretrite half lophid (hypoconid); pr3: Main cusp of the third pretrite half lophid (postentoconulid); pr4, 5: Main cusp of the fourth and fifth pretrite half lophid; sm: Median sulcus; L: Length; W: Maximal width; W1~4: Width at the first–fourth loph; hpr: Crown height at the pretrite side; hpo: Crown height at the posttrite side

(18) 灰黑色碎屑状褐煤层, 含丰富腹足类化石. 炭质碎屑和化石碎片顺层排列. 28 m

(17) 灰黑色薄层状粉砂质炭质泥岩, 具水平纹层. 3.7 m

(16) 灰色薄层状炭质碎屑粉砂岩, 含大量腹足类碎片, 具水平纹理. 2.5 m

(15) 黑色块状褐煤, 断口细腻光亮. 15 m

(14) 黑色块状含泥质褐煤. 22 m

(13) 灰色薄层状含粉砂质泥岩, 含煤碎屑及腹足类碎片. 3.2 m

(12) 黑色块状褐煤, 断口细腻光亮. 6.8 m

(11) 灰黑色薄层状泥质褐煤, 含丰富腹足类碎片. 12 m

(10) 灰色薄层状含煤碎屑粉砂质泥岩, 含丰富腹足类碎片. 4.6 m

(9) 黑色块状褐煤, 疏松, 含大量碳化树干化石. 14 m

(8) 褐灰色薄层状含炭质粉砂岩, 含大量腹足类化石碎片. 3.2 m

(7) 黑色–褐黑色含泥质粉砂质褐煤, 具层理构造. 22 m

(6) 灰白色厚层状–块状粉砂质泥岩, 具水平纹理. 17 m

(5) 褐黑色块状泥质褐煤, 含大量碳化树干树桩化石. 11 m

(4) 灰色薄层状含煤碎屑和腹足类碎屑泥质粉砂岩. 2.1 m

(3) 黑色块状褐煤, 断口细腻光亮, 含碳化树干化石. 14 m

(2) 灰色含煤碎屑粉砂质泥岩, 水平纹理发育, 含腹足类碎片. 1.6 m

(1) 灰色块状砾岩、砂砾岩. >5 m

———整合———

下伏地层:

中新统东升桥组(N₁d): 灰色砂砾岩、灰色砂岩、泥岩夹薄煤层. >20 m

2 系统记述

长鼻目 Proboscidea Illiger, 1811

剑齿象科 Stegodontidae Hopwood, 1935

脊棱齿象属 *Stegolophodon* Schlesinger, 1922

宽齿脊棱齿象 *Stegolophodon latidens*(Clift, 1828)

(图4, 5; 表1)

图 4 宽齿脊棱齿象(*Stegolophodon latidens*)颊齿, 产自小龙潭. (a)~(c) KICHA XLT-BQ-1, 上颌带两侧M2、M3: (a) 冠面视; (b) 左侧齿列舌侧视; (c) 左侧齿列颊侧视. (d)~(f) KICHA XLT-AQ-8, 右侧M3: (d) 冠面视; (e) 舌侧视; (f) 颊侧视. (g)~(i) IVPP V4686, 左侧M3, 后二脊及后齿带: (g) 冠面视; (h) 舌侧视; (i) 颊侧视. (j) KICHA XLT-AQ-2, 左侧m2残部. (k)~(m) KICHA XLT-AQ-1, 右侧m2、m3, 与(j)可能为同一个体: (k) m3舌侧视; (l) m3冠面视, 没有完全从齿槽长出; (m) m2残部, 冠面视. (n)~(p) KICHA XLT-AQ-39, 左侧m3: (n) 冠面视; (o) 颊侧视; (p) 舌侧视

Figure 4 Cheek teeth of *Stegolophodon latidens*, from the Xiaolongtan locality. (a)~(c) KICHA XLT-BQ-1, maxilla bearing left and right M2 and M3 tooth rows, in ventral view (a), and left tooth row of the lingual (b) and buccal (c) views; (d)~(f) KICHA XLT-AQ-8, right M3, in occlusal (d), lingual (e), and buccal (f) views; (g)~(i) IVPP V4688, left M3, the last two lophs and the posterior cingulum, in occlusal (g), lingual (h), and buccal (i) views; (j) KICHA XLT-AQ-2, incomplete left m2, in occlusal view; (k)~(m) KICHA XLT-AQ-1, right m2 and m3, possibly the same individual as (j), (k) and (l), m3 that has not been fully erupted, in lingual (k) and occlusal (l) views, (m), incomplete m2, in occlusal view; (n)~(p) KICHA XLT-AQ-39, left m3, in occlusal (n), buccal (o), and lingual (p) views

图 5 宽齿脊棱齿象(*Stegolophodon latidens*)下门齿及下颌, 产自小龙潭. (a)~(c) KICHA XLT-AQ-43, 右侧下门齿: (a) 内侧视, (b) 背侧视, (c) 腹侧视. (d) KICHA XLT-AQ-2, 左侧下颌残部带m2, 外侧视. (e) KICHA XLT-AQ-1, 右侧下颌残部带m2、m3, 内侧视, 与(d)可能为同一个体

Figure 5 Tusk and hemimandibles of *Stegolophodon latidens*, from the Xiaolongtan locality. (a)~(c) KICHA XLT-AQ-43, right mandibular tusk, in medial (a), dorsal (b), and ventral (c) views. (d) KICHA XLT-AQ-2, left hemimandible bearing m2, in lateral view. (e) KICHA XLT-AQ-1, right hemimandible bearing m2 and m3, in medial view, possibly the same individual as (d)

同物异名 巨颌嵌齿象相似种 *Gomphotherm* cf. *macrognathus* (Pilgrim, 1913); 周明镇和张玉萍^[10] (1974: p24); 周明镇等人^[11] (1978: 文献图版6中图1).

正型标本 出土于缅甸伊洛瓦底组下部耶那当动物群^[12], 晚中新世早期^[13].

本研究记述标本 KICHA XLT-2014-BQ-1: 上颌带

完整左侧M2~M3颊齿, M2重度磨耗, M3轻微磨耗, 右侧齿列破损; KICHA XLT-2014-AQ-8: 一完整右上第三臼齿(r.M3), 几乎无磨耗; KICHA XLT-2014-AQ-39: 一完整左下第三臼齿(l.m3), 几乎无磨耗; KICHA XLT-2014-AQ-1: 右侧第二臼齿和第三臼齿, m2中度磨耗, 主齿柱侧有小部分结构缺失, m3无磨耗; KICHA XLT-

表 1 宽齿脊棱齿象臼齿测量数据(mm)^{a)}

Table 1 Molar measurements from *Stegolophodon latidens* (mm)

		<i>L</i>	<i>W1</i>	<i>W2</i>	<i>W3</i>	<i>W4</i>	<i>W5</i>	<i>W6</i>	Hpr(2)	Hpo(2)
BQ-1	M2	114.1	62.6	65.6	67.7	61.1			22.6+	25.5+
	M3	158.7	75.9	74.9	74.4	68.0	53.8		51.2+	50.3+
AQ-8	M3	185.3	84.7	88.9	89.6	84.5	72.4		54.4	52.7
AQ-39	m3	207.5	72.6	78.2	82.8	80.2	78.1	72.6	48.6	50.9
AQ-1	m2	136.2			62.5	60.3	49.4			31.9+
	m3	191.7	71.4	70.2	66.8	68.9	65.7	59.3		49.4
AQ-2	m2	142.9							26.3+	

a) *W1*~*W6*指第1~6齿脊的宽度; Hpr(2)指第2齿脊主齿柱高度; Hpo(2)指第2齿脊副齿柱高度

2014-AQ-2: 不完整左下颌第二臼齿(l.m2), 中度磨耗. KICHA XLT-2014-AQ-43: 右侧下门齿.

出土地点层位 云南省开远市小龙潭煤矿布沼坝矿坑, 小龙潭组褐煤层上部, 晚中新世早期.

特征描述

KICHA XLT-BQ-1, 上颌带完整的左M2~M3齿列(图4(a)~(c)): M2重度磨耗, 由发育完好的四脊和后齿带组成. 前两脊磨蚀严重以至于中沟消失, 左右两侧齿柱相通. 各脊与各齿谷均前后向压缩, 前两脊几乎与臼齿长轴垂直, 后两脊中附锥前移并与主齿柱的前中心小尖融合, 呈现微弱的倒“V”型. 后齿带发达, 由多个紧密排列的小锥组成.

M3轻微磨耗, 齿冠较低, 由发育完好的前五脊和强壮的后齿带组成(5.5脊). 齿脊顶端圆润, 各齿谷前后向压缩. 舌侧和颊侧齿带不发育, 但前后齿带发达. 前四脊的主齿柱前中心小尖与中附锥融合一体, 且明显向前移, 后中心小尖不很退化, 形成“Y”型. 副齿柱中附锥与副齿柱主尖平行, 后中心小尖发育很弱. 从第2~5脊呈现出愈加明显的倒“V”型. 后齿带由两个较为粗壮的小锥组成.

KICHA XLT-AQ-8(图4(d)~(f)), 右M3: 齿脊几乎没有磨蚀, 整个臼齿宽大, 齿冠较低, 由发育完好的前五脊和强壮后齿带组成(5.5脊). 齿谷前后压缩, 齿脊间距窄; 从整体上看, 齿脊略向前方弯曲. 齿带仅在前侧和后侧存在, 舌侧和颊侧齿带不发育. 前齿带发达, 由一个个排列紧密的小锥组成, 并与主齿柱前中心小尖相连. 前3脊的主齿柱后中心小尖都不甚退化. 中附锥非常发育, 前移并与前中心小尖融合, 整个主齿柱成“Y”型. 在副齿柱侧, 中附锥横向分裂成2个小锥. 第3~5脊呈现较愈加明显的中心前移的倒“V”型. 主齿柱的横向宽度略大

于副齿柱, 主副齿柱之间有明显的中沟. 齿谷中未见白垩质.

IVPP V4686(图4(g)~(i)), 左M3: 仅剩后两脊及一个后齿带. 臼齿残部较宽, 齿冠低. 保存的后两脊齿谷前后压缩, 呈现中心前移的倒“V”型, 齿脊间距窄. 倒数第2脊有弱的前后中心小尖, 中沟清晰; 最后1脊齿脊分裂成约6个小锥, 中沟不清晰; 后齿带主要由一个大锥构成. 该标本曾被归为“巨颌嵌齿象相似种”^[10,11].

KICHA XLT-2014-AQ-2(图4(j), 5(d)), 左下颌残部带m2: 下颌骨水平支较高, 齿列之前的联合部(已破损)强烈向下方倾斜, 上升支垂直于水平支. m2中度磨耗, 有发育完好的前四脊, 后齿带已经发育成脊形, 第1脊破坏严重, 且副齿柱侧部分结构缺失. 齿谷前后向压缩而较窄. 第2、3脊主齿柱磨蚀后呈三叶草型, 前中心小尖于中附锥磨后连通, 且略向前移, 前中心尖大于后中心小尖; 副齿柱侧中附锥比较发育, 但无前后中心小尖. 主齿柱的横向宽度略大于副齿柱, 主副齿柱之间的中沟明显.

KICHA XLT-2014-AQ-1(图5(e)), 右下颌残部带m2~m3齿列: 该右下颌与上文的左下颌很可能为同一个体, 表现的特征也相同. m2(图4(m))中度磨耗, 有发育完好的前四脊, 后齿带已经发育成完整的第5脊. 主齿柱有小部分结构缺失. 齿谷前后向压缩较窄. 第2、3脊主齿柱的磨蚀面呈三叶草型, 前中心小尖与中附锥磨后连通, 且略向前移, 前中心尖大于后中心小尖; 副齿柱侧中附锥比较发育, 无前后中心小尖.

m3(图4(k), (l))为长方形, 前段略宽, 几乎没有磨耗. 整个臼齿很长, 有发育完好的前6脊, 后齿带已经发育成完整的第7脊. 齿谷前后向压缩, 齿脊间的距离非常窄. 侧视呈现出两端高, 中间低的月牙形. 舌侧有碎骨

片遮住第2、3脊的部分结构,主副齿柱之间的中沟不明显。前齿带充分发育,且与主齿柱前中心小尖相连。第2~5脊的主齿柱前中心小尖大于后中心小尖。中附锥非常发育,前移并与主齿柱的前中心小尖融合。副齿柱中附锥不分裂,中心小尖不发育。

KICHA XLT-2014-AQ-39(图4(n)~(p)),左m3:臼齿呈长方形,几乎没有磨耗。臼齿很长,有发育完好的前6脊,后齿带已经发育成较完整的第7脊。齿脊顶端圆润,齿谷前后向压缩而较窄;从整体来看,后面几脊齿脊略呈中心前移的倒“V”型。从侧面观察,牙齿整体向腹侧下凹。舌侧和颊侧齿带不发育。前齿带非常发育,其中的小锥发育粗壮,高度几乎与第1脊的主、副齿柱持平。主齿柱中附锥非常发育,前移并与主齿柱的前中心小尖融合,整个主齿柱成“Y”型。副齿柱侧的中附锥分裂不明显。齿谷中未见白质质。

KICHA XLT-2014-AQ-43(图5(a)~(c)),右下门齿带下颌残部(图中移除了残破的下颌骨体):门齿呈长的棍状;由后部向前逐渐变细且稍向背侧弯曲,同时向外侧略分开,并可明显看到尖端的磨耗面,背侧平,腹侧圆润。除了最前端,没有见到明显的背侧纵沟。测量数据如下:总长为501 mm;距远端340 mm处横截面:44.7(横径)×56.2(背腹径)。

3 脊棱齿象的比较讨论

脊棱齿象属(*Stegolophodon*)是剑齿象科早期代表类群,它与剑齿象属的共近裔特征是上颊齿第2脊主齿柱中附锥与前中心小尖发生融合^[14],从这一点来看,新发现的材料归入脊棱齿象属是确定无疑的。世界上脊棱齿象材料的报道几乎仅限于东亚、南亚和东南亚的早中新世晚期到晚中新世早期^[14]。虽然脊棱齿象的材料非常丰富,但除了比较零散的牙齿之外,很少有较完整的头骨^[15]和下颌报道^[16],因此,学术界对脊棱齿象的认识非常有限;但另一方面,得益于近年来上述地区生物地层学研究的飞速进展,可以把已发现的脊棱齿象材料按演化顺序较好地对应到年代地层框架之中^[17]。我们发现,仅仅在这些颊齿之中,可以观察到脊棱齿象在~8 Ma的生存时限带中具有非常快的进化速率,是理想的地层对比代表性化石。

脊棱齿象的颊齿有一些共同的特征或演化趋势:(a)中间颊齿为四脊,M3/m3齿脊数逐渐增多;(b)齿冠为低冠,相对较宽;(c)主副齿柱的中附锥增大;(d)主齿柱前中心小尖与中附锥愈合,后中心小尖一般趋于退

化,但在一些类群中特别增大;(e)齿脊趋向于变直,但在一些类群中齿脊仍保留着倒“V”型^[8,14]。根据这些特征的发育程度,Saegusa等人^[14]将脊棱齿象类划分为6个类群,在本研究中,我们参考脊棱齿象出现的时间框架,对Saegusa等人^[14]分类体系稍加改动(括号加字母指示特征,括号加数字指示Saegusa等人^[14]中的分类)。

第一类群(1)以出现在泰国北部的*Sl. nasaensis*为代表,是最原始的脊棱齿象。其m3为5脊(a),臼齿尺寸偏小,与其他类群相比,中附锥发育较弱(c)。Tassy等人^[18]认为其时代为早中新世约18~16 Ma,但Ducroq等人^[19]和Chavasseau等人^[17]认为其时代要晚一些,为中中新世早期16~14 Ma。

第二类群(2)主要出现在日本地区,如Yabe^[20]报道的伪宽齿脊棱齿象(*Sl. pseudolatidens*),此外还有*Sl. miyokoe*和*Sl. tsudai*,被Saegusa等人^[14]归为前者不同演化阶段的同物异名。它们的共同形态特征是臼齿尺寸偏小,上M3通常只有5脊,且第5脊发育不完全(a);上下颊齿主齿柱后中心小尖发育很弱或缺失(d),后部齿脊与臼齿长轴基本垂直,即主副齿柱几乎在同一水平线(e)。日本的这些脊棱齿象的时代分布在早中新世晚期18~16 Ma之间^[21]。此外,中国下草湾的淮河脊棱齿象(*Sl. hueiheensis*)也被划入这一类群^[16],时代为早中新世晚期^[22]。这一类群代表了偏离脊棱齿象演化的主线,在早中新世晚期进入到东亚东部的一个支系。

第三类群(3)以泰国班涓莫(Mae Moh)的先宽齿脊棱齿象(*Sl. praelatidens*)为代表。Tassy等人^[18]将其归并为宽齿脊棱齿象相似种(*Sl. cf. latidens*),但Chavasseau等人^[17]对比了大量的材料,认为班涓莫的脊棱齿象与宽齿脊棱齿象有明显区别,应恢复使用先宽齿脊棱齿象的种名。先宽齿脊棱齿象M3具5脊,m3具6脊(a);上颊齿前后中心小尖退化,而下颊齿后中心小尖增大(d),齿脊直(e)。其时代为中中新世晚期13.3~12.2 Ma^[19]。与Saegusa等人^[14]不同,我们没有把属型种宽齿脊棱齿象放入这一类。

第四类群(3,4)以属型种宽齿脊棱齿象(*Sl. latidens*)为代表。宽齿脊棱齿象的选型为一带M2和M3的右上颌,发现于缅甸伊洛瓦底江左岸耶南当(Yenangyaung)地区。由于有三趾马的出现,时代应不早于晚中新世早期。宽齿脊棱齿象M3具5.5脊(后齿带发达,可视为半脊),前两脊主齿柱中附锥前移,与前中心小尖融合,后中心小尖较大,因此这两个主齿柱从冠面视形成“Y”型,这是该类群的典型特点。同时还有一件深磨耗具7

脊的m3,但没有更多的可辨认特征。有研究认为,宽齿脊棱齿象选型的上下牙并非出自同一层^[14,17],其原因可能是因为上牙的尺寸比下牙小一半,因此上牙的层位可能为中中新世,但最近的地层学研究并不支持这一地区存在中中新世地层^[13]。在我们来看,虽然宽齿脊棱齿象选形的上颊齿尺寸很小,但形态上与晚中新世早期脊棱齿象的演化水平并不矛盾。

如果以主齿柱从冠面视形成“Y”型为典型特征,第四类群还包括两类,一类是Tassy^[23]报道的巴基斯坦道克派珊组的“剑齿象型脊棱齿象相似种(*Sl. cf. stegodontoids*)”,这一批标本的材料比较丰富。M3一般是5.5脊,主齿柱前二脊大多有“Y”型发育,特别典型的如Tassy^[23](文献图版8中图2),不太典型的如Tassy^[23](文献图版7中图7);m3一般具6脊,主齿柱前2~3脊也成“Y”型,主齿柱的后中心小尖(除第1脊)相对先宽齿脊棱齿象较小;但上下牙的齿脊在3脊(含)之后多少都呈现“V”型。Tassy^[23]解释,由于脊棱齿象的种内部划分的问题较多,并没有在种一级作过多的比较,仅因为剑齿象型脊棱齿象的选型出现在道克派珊组,便把这些材料也入归剑齿象型脊棱齿象相似种。据Barry等人^[24],Tassy^[23]报道的“剑齿象型脊棱齿象相似种”时代基本在9.3~8.3 Ma之间。在本研究中,我们没有采用Tassy^[23]的意见,而是把这些材料归为宽齿脊棱齿象。

另一类则是考氏脊棱齿象(*Sl. cautleyi*),选型标本发现于印度丕林(Perim)岛,为一左M3。该M3为五脊,齿脊前后距比宽齿脊棱齿象选型大,“Y”型在前两脊主齿柱上发育明显,齿脊较直。丕林岛的时代相当于西瓦立克的那格里(Nagri)组到道克派珊组的部分,据Osborn^[12]的研究,考氏脊棱齿象选型的时代相当于道克派珊组时段。在巴基斯坦博德瓦(Potwar)地区也有一些标本被归为考氏脊棱齿象。

总之,我们这里的第四类群脊棱齿象有如下特征:M3具5~5.5脊,m3具6~7脊(a),主齿柱成比较独特的“Y”型,中心小尖不很退化(d),齿脊在考氏脊棱齿象中直,而在宽齿脊棱齿象中略成“V”型(e)。时代为晚中新世早期,早于8 Ma。

第五类群(5)为泰国塔昌(Tha Chang)砂坑中的一种个体很大、具有副齿柱三叶的类型。材料很少,时代不确定^[14],可能代表了一个很特别的分支。

第六类群(4, 6)为最进步的一个类群,可能包含了好几个种,其中有剑齿象属的姐妹群(直接祖先)。这其中包括中国云南元谋盆地小河组的一些材料。王世骥

等人^[8]将元谋小河组的材料归为剑齿象型脊棱齿象(*Sl. stegodontoids*)。剑齿象型脊棱齿象的选型是西瓦利克道克派珊组莱勒(Lehri)地点的一右M3。这一材料的层位并不很确定,但Pilgrim^[25]推测,该材料层位比考氏脊棱齿象高。该M3有完整的6脊(a),前后中心小尖非常微弱(d),齿脊也比较直(仅在第3脊开始有微弱的“V”型)(e),下m3的形态可参考同一类群的“*Sl. primum*”和“*Sl. maluvaleensis*”,具7~8脊(a),较弱的前后中心小尖(d),第3脊后有较弱的“V”型(e),因此这两种很可能是剑齿象形脊棱齿象的同物异名。剑齿象型脊棱齿象的这些特征与Tassy^[23]报道的道克派珊组下部的“剑齿象型脊棱齿象相似种”、本研究归为的宽齿脊棱齿象并不相同。虽然剑齿象型脊棱齿象选型的时代并不确定,但元谋盆地小河组剑齿象型脊棱齿象时代为晚中新世中期,8.2~7.2 Ma左右^[8]。

与以上各类群对比可以看出,2014年小龙潭新发现的脊棱齿象与第四类群最为相似。小龙潭的M3具5.5脊,m3具7脊,M3与m3的主齿柱呈“Y”型,中附锥与前中心小尖融合并前移,后中心小尖不太退化,齿脊从第3脊之后有较明显的“V”型发育。这里我们将它归为宽齿脊棱齿象(*Sl. latidens*)。抛开我们所说的第二类群和第五类群这两个旁支不谈,第一、三、五、六类群在演化上可能构成了一个完整的序列,具有鲜明的时代意义,并且,M3和m3的齿脊数演化可能作为一个可参考的年代指标,即早中新世晚期或中中新世早期m3具5脊,中中新世晚期M3具5脊、m3具6脊,晚中新世早期M3具5~5.5脊、m3具6~7脊,晚中新世中期M3具6脊、m3具7~8脊。甚至,小龙潭的宽齿脊棱齿象实际上比下伊洛瓦底和道克派珊的大多数宽齿脊棱齿象都要进步,这体现在小龙潭材料M3和m3的齿脊数都在宽齿脊棱齿象的大值,并且m2的后齿带非常发达,几乎形成了第5脊。

4 小龙潭动物群的层位与时代

小龙潭动物群的时代普遍认为在中中新世晚期到晚中新世早期之间,准确的年代则有许多争议。例如,董为^[26]认为其相当于欧洲晚中新世早期的MN9;Qiu和Qiu^[27]认为可能相当于MN8,后续还有一些古地磁的工作。为了进一步解释小龙潭动物群的年代问题,我们首先回顾一下小龙潭动物群的其他种类。

小龙潭动物群以象类、猪类、古猿为代表,首先要讨论的是“巨颌嵌齿象相似种(*Gomphotherium cf.*

macrognathus)”^[10,11], 该鉴定也常用来支持小龙潭的时代是中中新世。事实上, 出自西瓦利克上钦吉层的“巨颌嵌齿象(*Gomphotherium macrognathus*)”已被认为是一个疑难名称^[28], 而小龙潭的“巨颌嵌齿象相似种”的鉴定更是存疑, 它仅为一个左M3的后二脊(图4(g)~(i)), 其齿脊较宽, 最后一脊分裂为5~6小锥, 齿脊略向前方成“V”型。齿脊之间的齿谷被前后向压缩得很狭窄, 与出自西瓦利克、具有前后宽阔齿谷、已经不被认为是有效种名的巨颌嵌齿象(巨颌嵌齿象的唯一标本是一件下牙, 而小龙潭的“巨颌嵌齿象相似种”实为上牙)差别明显, 但与我们本次记述的宽齿脊棱齿象非常接近, 实为同一种。

除宽齿脊棱齿象, 象类中的重要代表是小龙潭四棱齿象(*Tetralophodon xiaolongtanensis*)。其M3和m3各具5脊; 上颊齿第2脊主齿柱中附锥并未与前中心小尖融合。从这一点来看, 似乎确实可以将其置于四棱齿象属, 而非脊棱齿象属; 上颊齿第2脊主齿柱后中心小尖大于前中心小尖, 该特征属于窄齿嵌齿象类群(*Gomphotherium angustidens* group)的共衍征, 并且在很多脊棱齿象的种类中也能见到。因此, 小龙潭四棱齿象和脊棱齿象很可能是从窄齿嵌齿象类群中演化而来, 前两者可能具有一定系统发育的联系。欧洲和非洲最早的四棱齿象类出现于中中新世最晚期^[29,30], 在南亚和中国北方, 均没有其他中中新世的四棱齿象类报道, 在绝大多数情况下, 四棱齿象属的存在可作为晚中新世的标志。

小龙潭还有一种象类钦吉辄齿象(*Zygodolophodon chinjiensis*)^[10,11], 正型出自西瓦利克钦吉层, 小龙潭的钦吉辄齿象与西瓦利克的正型在形态上并没有太多有意义的区别。不过, 辄齿象类牙齿形态的演化速度很慢, 例如, 中中新世的苏黎世辄齿象(*Zygodolophodon turicensis*)与晚中新世的斜脊玛姆象(*Mammot obliquelophus*), 颊齿形态没有明显区别; 小龙潭的钦吉辄齿象, 与在元谋、禄丰、昭通等地发现的禄丰玛姆象(*Mammot lufengense*)形态上也没有很大差别, 因此时代指示意义不大。

在猪类方面, 张玉萍^[31]报道了小河猪(*Potamochoerus parvulus*)和利齿猪(*Listriodon* sp.)。Dong^[26]结合了一些新材料将前者修订为小原河猪(*Propotamochoerus parvulus*), 并且在新材料中发现了双尖猪(*Dicoryphochoerus* sp.)。Pickford和Liu^[32]又进一步从中鉴定出了中华副弓颌猪(*Parachleuastochoerus sinensis*)。其中, 仅利齿猪为中中新世的代表, 其他两属都是晚中新

世早期的。后来陈冠芳^[33]、Pickford和Liu^[32]均不认同利齿猪的鉴定, 后者将其归为似猪兽河马齿猪(*Hippopotamodon hytherioides*), 认为时代是晚中新世早期, 可以与西瓦利克Nagri组对比。而本次考察发现的新材料中也包含副弓颌猪(*Parachleuastochoerus*)(未发表)。

关于开远古猿(*Lufengpithecus keiyuanensis*)的层位, 根据普遍的意见, 开远古猿普遍比元谋和禄丰的古猿原始^[34], 但古猿化石本身很少作为时代判别的依据。Woo^[1,2]首次报道了小龙潭煤矿的开远古猿, 同一批材料中还有周明镇等人^[10]报道的小龙潭四棱齿象。据云南省地质局的原始资料^[35,36], 开远古猿发现于“大煤炭沟老营断层西边”, 小龙潭四棱齿象发现于“小龙潭西北露天矿坑”, 两者均位于“江南井田”, 即布沼坝矿坑, 并且两者距离接近, 在1977年合并形成一个采场。1957年之前, 大煤炭沟两壁上部为泥灰岩, 下部为厚煤层, 在煤层顶板等高线图上, 大煤炭沟剥离煤的宽度约为3~5 m, 据此推测煤层剥离厚度不会超过15 m。而从1957年小龙潭西北露天矿坑的钻孔数据估计, 从布沼坝组泥灰岩界面往下, 当时剥离煤层的最大厚度应该<30 m。因此, 1957年采集到的第一批开远古猿及小龙潭四棱齿象化石, 均位于煤层的上部层位, 距泥灰岩底界不超过30 m, 甚至在15 m以内。

Zhang^[3]报道了20世纪80年代新发现的开远古猿材料, 包括一完整上颌及一些零散颊齿, 这些材料出自同一层位, 距小龙潭组顶20~30 m。

1987年, Dong^[26]报道小龙潭四棱齿象及猪类的一些新材料, 并确认有一件小龙潭四棱齿象的标本, 采自于布沼坝组泥灰岩界面之下8.2 m, 其余标本为历年来小龙潭煤矿出土, 层位均位于小龙潭煤层的上部, 最低不超过泥灰岩界面之下70 m的范围。

根据我们的实测剖面, 化石层位于实测剖面的29层, 黑色块状褐煤层中部, 距布沼坝组泥灰岩界面约20 m(图2)。对比实测剖面以及历年来化石出土的信息, 可以证明, 包括禄丰古猿开远种、宽齿脊棱齿象、小龙潭四棱齿象等小龙潭动物群成员均发现于小龙潭组褐煤层的上部层位。由于布沼坝组泥灰岩与小龙潭组褐煤层存在沉积上的过渡关系, 泥灰岩底部代表的时代在不同位置会有一些差异, 但相差不会太远。因此, 历年出土的小龙潭组的化石可大致视为同一层位, 根据象类、猪类等动物群的信息, 其时代为晚中新世早期的可能性较大。

对该地点的古地磁年代学, Li等人^[5]和Zhang等

人^[6]均标记有二个化石层。Li等人^[5]的上化石层为11.6 Ma, 下化石层为12.5 Ma, Li等人^[5]特别声明, 两个化石层只是根据调查结果推断的两个可能的化石层位, 并不代表存在两个化石层; 而Zhang等人^[6]的工作则利用了钻孔数据, 其结果与Li等人^[5]结果非常接近, 上化石层为11.7 Ma, 下化石层为12.5 Ma。Zhang等人^[6]对两个化石层位的叙述比较含糊, 可能是直接来源于Li等人^[5]的结果。本研究描述的宽齿脊棱齿象的层位可以与Li等人^[5]和Zhang等人^[6]的上化石层对比; 11.6/11.7 Ma的年代恰好位于中中新世和晚中新世的界线附近。该古地磁的年代学数据似乎比西瓦利克发现的宽齿脊棱齿象的年代要略早, 但也在可能的结果范围内。毕竟古地磁的解释离不开生物地层学的年代范围限制, 目前我们发现的可鉴定的、具有明确时代意义的哺乳动物化石门类尚比较有限, 对小龙潭地点的更可靠的解释则

有待于更多古生物化石的发现和研究所, 以及更多测年手段的应用。

5 结论

本文研究了小龙潭组上部化石层出土的脊棱齿象新材料。形态学对比证明这些脊棱齿象与西瓦利克道克派珊组下部层位的脊棱齿象最为相近, 并且都可以归为缅甸下伊洛瓦底组曾经发现的宽齿脊棱齿象。脊棱齿象在演化过程中具有非常明确的年代学意义, 宽齿脊棱齿象的年代为晚中新世早期。研究表明, 1956、1957、1980、1982年几次发现的禄丰古猿开远种化石, 极有可能出自同一层位。并发现了曾报道于东南亚、南亚的宽齿脊棱齿象, 为解决开远古猿的年代学, 以及探讨这一时期中国南方动物区系、动物地理以及古环境的演变提供了有价值的参考。

致谢 感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所董为研究员对地质情况与化石产出地点的详细介绍和讨论、中国科学院古脊椎动物与古人类研究所叶捷研究员和云南省文物考古研究所高峰研究馆员在化石点考察和地层对比方面提供的帮助、中国科学院地质与地球物理研究所李仕虎在地层年代方面的讨论和中肯意见、云南大学刘嘉文共同参与野外研究工作。感谢开远市文化和旅游局对野外发掘的资助。

参考文献

- 1 Woo J K. *Dryopithecus* teeth from Keiyuan, Yunnan Province. *Vert Palasiat*, 1957, 1: 25–32
- 2 Woo J K. New materials of *Dryopithecus* from Keiyuan, Yunnan. *Vert Palasiat*, 1958, 2: 29–33
- 3 Zhang X Y. New materials of *Ramapithecus* from Keiyuan, Yunnan. *Acta Anthropol Sin*, 1987, 6: 81–86
- 4 Dong W, Qi G Q. Hominoid-producing localities and Biostratigraphy in Yunnan. In: Wang X M, Flynn L J, Fortelius M, eds. *Neogene Terrestrial Mammalian Biostratigraphy and Chronology of Asia*. New York: Columbia University Press, 2013. 293–313
- 5 Li S, Deng C, Dong W, et al. Magnetostratigraphy of the Xiaolongtan Formation bearing *Lufengpithecus keiyuanensis* in Yunnan, southwestern China: Constraint on the initiation time of the southern segment of the Xianshuihe-Xiaojiang fault. *Tectonophysics*, 2015, 655: 213–226
- 6 Zhang W, Yan M, Fang X, et al. High-resolution paleomagnetic constraint on the oldest hominoid- fossil-bearing sequence in the Xiaolongtan Basin, southeast margin of the Tibetan Plateau and its geologic implications. *Glob Planet Change*, 2019, 182: 103001
- 7 Tassy P. L'odontologie de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia): Données issues du gisement d'En Pélouan (Miocène moyen du Gers, France). *Geodiversitas*, 2014, 36: 35–115
- 8 Wang S Q, Fu L Y, Zhang J H, et al. New material of *Stegolophodon* from the Upper Miocene Xiaohe Formation, Yuanmou Basin, Yunnan Province (in Chinese). *Quat Sci*, 2015, 35: 573–583 [王世骥, 付丽娅, 张家华, 等. 云南元谋小河组脊棱齿象(*Stegolophodon*)化石新材料. 第四纪研究, 2015 35: 573–583]
- 9 Dong W. Upper Cenozoic stratigraphy and paleoenvironment of Xiaolongtan Basin, Kaiyuan, Yunnan Province (in Chinese). In: Deng T, Wang Y, eds. *Proceedings of the Eighth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology*. Beijing: China Ocean Press, 2001. 91–100 [董为. 云南开远小龙潭盆地上新界地层及古环境. 见: 邓涛, 王原, 主编. 第八届中国古脊椎动物学学术年会论文集, 2001. 91–100]
- 10 Chow M Z, Zhang Y P. Chinese Fossil Elephantoids (in Chinese). Beijing: Science Press, 1974. 1–72 [周明镇, 张玉萍. 中国的象化石. 北京: 科学出版社, 1974. 1–72]
- 11 Chow M Z, Zhang Y P, You Y Z. Notes on some mastodons from Yunnan (in Chinese). *Prof Papers Stratigr Palaeontol*, 1978, 7: 68–74 [周明镇, 张玉萍, 尤玉柱. 云南几种乳齿象类化石记述. 地层古生物论文集, 1978, 7: 68–74]
- 12 Osborn H F. Proboscidea: A Monograph of the Discovery, Evolution, Migration and Extinction of the Mastodons and Elephants of the World, Volume I. New York: The American Museum Press, 1936
- 13 Chavasseau O, Khyaw A A, Chaimanee Y, et al. Advances in the biochronology and biostratigraphy of the continental Neogene of Myanmar. In:

- Wang X M, Flynn L J, Fortelius M, eds. Neogene Terrestrial Mammalian Biostratigraphy and Chronology of Asia. New York: Columbia University Press, 2013. 461–474
- 14 Saegusa H, Thasod Y, Ratanasthien B. Notes on Asian stegodontids. *Quat Int*, 2005, 126-128: 31–48
- 15 Osborn H F. New Eurasiatic and American proboscideans. *Am Mus Nov*, 1929, 393: 1–28
- 16 Chow M Z. New species of fossil Proboscidea from South China (in Chinese). *Acta Palaeont Sin*, 1959, 7: 251–258 [周明镇. 华南象类化石的新发现. *古生物学报*, 1959, 7: 251–258]
- 17 Chavasseau O, Chaimanee Y, Yamee C, et al. New Proboscideans (Mammalia) from the middle Miocene of Thailand. *Zool J Linn Soc*, 2009, 155: 703–721
- 18 Tassy P, Anupandhanant P, Ginsburg L, et al. A new *Stegolophodon* (Proboscidea, Mammalia) from the Early Miocene of Northern Thailand. *Geobios*, 1992, 25: 511–523
- 19 Ducroq S, Chaimanee Y, Suteethorn V, et al. Ages and paleoenvironment of Miocene mammalian faunas from Thailand. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1994, 108: 149–163
- 20 Yabe H. Three alleged occurrences of *Stegolophodon latidens* (Clift) in Japan. *Proc Jpn Acad*, 1950, 26: 61–65
- 21 Tomida Y, Nakaya H, Saegusa H, et al. Miocene land mammals and stratigraphy of Japan. In: Wang X M, Flynn L J, Fortelius M, eds. Neogene Terrestrial Mammalian Biostratigraphy and Chronology of Asia. New York: Columbia University Press, 2013. 314–333
- 22 Qiu Z D, Qiu Z X. Early Miocene Xiejiahe and Sihong fossil localities and their faunas, eastern China. In: Wang X M, Flynn L J, Fortelius M, eds. Neogene Terrestrial Mammalian Biostratigraphy and Chronology of Asia. New York: Columbia University Press, 2013. 142–154
- 23 Tassy P. Les Elephantoidea Miocènes du Plateau du Potwar, Groups de Siwalik, Pakistan. IIIe Partie: Stégodontidés, Éléphantoïdes indéterminés, restes postérieurs. *Conclusions. Ann Paléont*, 1983, 69: 317–354
- 24 Barry J C, Morgan M E, Flynn L J, et al. Faunal and environmental change in the Late Miocene Siwaliks of northern Pakistan. *Paleobiology*, 2002, 28: 1–71
- 25 Pilgrim G E. The correlation of the Siwaliks with mammal horizons of Europe. *Geol Surv Ind*, 1913, 43: 264–326
- 26 Dong W. Miocene mammalian fauna of Xiaolongtan, Kaiyuan, Yunnan Province. *Vert PalAsiat*, 1987, 25: 116–123
- 27 Qiu Z X, Qiu Z D. Chronological sequence and subdivision of Chinese Neogene mammalian faunas. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 1995, 116: 41–70
- 28 Shoshani J, Tassy P. The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives. Oxford: Oxford University Press, 1996. 1–472
- 29 Göhlich U B. Order Proboscidae. In: Rössner G E, Heissig K, eds. The Miocene land mammals of Europe. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1999. 157–168
- 30 Sanders W J, Gheerbrant E, Harris J M, et al. Proboscidea. In: Lars W, William J S, eds. Cenozoic Mammals of Africa. Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press, 2010. 161–251
- 31 Zhang Y P. Miocene suids from Kaiyuan, Yunnan, and Linchu, Shandong (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 1974, 12: 117–123 [张玉萍. 云南开远和山东临朐中新世猪类化石. *古脊椎动物与古人类学报*, 1974, 12: 117–123]
- 32 Pickford M, Liu L. Revision of the Miocene Suidae of Xiaolongtan (Kaiyuan), China. *Bull Soc Paleontol Ital*, 2001, 40: 275–283
- 33 Chen G F. A new species of *Listriodon* Meyer (Suidae, Artiodactyla, Mammalia) from Xin'an, Henan (in Chinese). *Vert PalAsiat*, 1986, 24: 295–307 [陈冠芳. 河南新安中新世利齿猪一新种. *古脊椎动物学报*, 1986, 24: 295–307]
- 34 Harrison T, Ji X P, Su D. On the systematic status of the late Neogene hominoids from Yunnan Province. *China J Hum Evol*, 2002, 43: 207–227
- 35 Team 537 of Yunnan Geological Bureau. Reserve Calculation Report of Yunnan Geological Bureau, the People's Republic of China (in Chinese). Kunming: Yunnan Geological Bureau, 1957 [云南省地质局537队. 中华人民共和国地质部云南省地质局储量计算报告书. 昆明: 云南省地质局, 1957]
- 36 The 10th Geological Team of Yunnan Geological Bureau. Hydrogeology and Engineering Geology Supplementary Survey Report of Jiangnan Well Field in Xiaolongtan Coal Mine, Kaiyuan County, Yunnan Province (in Chinese). Kunming: Yunnan Geological Bureau, 1977 [云南省地质局第十地质队. 云南省开远县小龙潭矿区江南井田水文地质、工程地质补勘报告. 昆明: 云南省地质局, 1977]

Summary for “开远小龙潭新发现的宽齿脊棱齿象及古猿时代的讨论”

The new fossil record of *Stegolophodon latidens* from the Xiaolongtan locality, Yunnan, China, and the discussion on the age of the *Lufengpithecus keiyuanensis*

Chunxiao Li^{12,3†}, Xueping Ji^{4,5†}, Shitao Zhang^{6†}, Jun Luo⁷, Yanping Su⁸, Yanbo Li⁸, Ming Zhen⁸, Sukuan Hou^{1,3}, Qigao Jiangzuo^{1,2,3}, Xiaoxiao Zhang^{1,2,3,9}, Yunsheng Zhu¹⁰, Huaili Xu¹⁰, Xiaochun Bai¹⁰, Yi Yang¹¹ & Shiqi Wang^{1,3*}

¹ 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, China;

² College of Earth and Planetary Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

³ Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

⁴ Department of Paleoanthropology, Yunnan Institute of Cultural Relics and Archaeology, Kunming 650118, China;

⁵ Yunnan Key Laboratory of Earth System Science, Yunnan University, Kunming 650500, China;

⁶ Faculty of Land Resources Engineering, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650093, China;

⁷ Bureau of Coalfield Geology of Yunnan Province, Kunming 650218, China;

⁸ Kaiyuan Institute of Cultural Heritage Administration, Kaiyuan 661600, China;

⁹ Tianjin Natural History Museum, Tianjin 300201, China;

¹⁰ Honghe Institute of Cultural Heritage Administration, Honghe 661100, China;

¹¹ Faculty Public Security and Emergency Management, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650093, China

† Equally contributed to this work

* Corresponding author, E-mail: wangshiqi@ivpp.ac.cn

Lufengpithecus keiyuanensis from the Xiaolongtan Coal Mine is the earliest known Miocene fossil hominoids in southern China, yet its chronological context has long been subjected to disputes, in being either of late Middle Miocene or early Late Miocene age. This controversy is largely due to the uncertainty of the exact positions of previously discovered fossils in the outcrops, and the different chronological interpretations for some proboscidean and suid fossils from associated fossil faunal assemblages. Here we report the first discovery of *Stegolophodon latidens* from Xiaolongtan with an unambiguous stratigraphic provenance, which provides important evidence in constraining the age of *Lufengpithecus keiyuanensis*. *Stegolophodon* has a very high evolutionary rate of dental morphology, and exhibits a pronounced evolutionary trend with time: from the pentalophodont m3 of the Early Miocene or early Middle Miocene, to the pentalophodont M3 and hexalophodont m3 of the late Middle Miocene, to the 5.5-lophed (five principal lophs followed by an extreme well-developed cingulum) M3 and hexa- to heptalophodont m3 of the early Late Miocene, and to the hexalophodont M3 and hepta- to octalophodont m3 of the middle Late Miocene. The newly discovered *Stegolophodon latidens* bears a 5.5-lophed M3 and a heptalophodont m3, the second and subsequent lophs/lophids show a slight chevron structure, and the pretrite mesoconelets shift mesially and fuse with the corresponding pretrite anterior central conules, forming a “Y-shape”. These traits are similar to, or even slightly more derived than those of *Stegolophodon* from the lower part of the Dhok Pathan Formation (9.3–8.3 Ma) in the Middle Siwaliks of the Indian Subcontinent. The materials described here can all be assigned to *Stegolophodon latidens* which was originally discovered from the Yenangyaung fauna, the lower Irrawaddy Formation of Myanmar, deemed of early Late Miocene age. Revisions on the other proboscidean and suid materials also support an early Late Miocene age for Xiaolongtan Fauna.

The new fossils were discovered from the upper part of the lignite layers, close to the bottom of the greyish marls of the Buzhaoba Formation. Based on the original records in the geological reports of the Xiaolongtan Coal Mine, the descriptions of the previous publications, as well as the accounts of the fossil finders, the Xiaolongtan coal mine possesses only one fossiliferous layer, which locates in the upper part on the Xiaolongtan Formation (lignite layers). Therefore, the new fossils situate possibly in the same layer as *Lufengpithecus keiyuanensis* that were found in the 1950’s and 1980’s. From the recent palaeomagnetic investigations, the age of this fossil layer should be 11.6/11.7 Ma, close to the boundary between the Middle and the late Miocene; however, seems to be slightly older than *Stegolophodon latidens* from the Siwaliks. Further investigations should be carried out to resolve this inconsistency.

Xiaolongtan Coal Mine, *Stegolophodon latidens*, *Lufengpithecus keiyuanensis*, early Late Miocene, biochronology

doi: 10.1360/TB-2020-0769