

安徽繁昌人字洞的巨颞虎(*Megantereon*) 化石¹⁾

刘金毅

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要: 安徽繁昌人字洞的巨颞虎在牙齿形态上与法国 St-Vallier 的 *M. megantereon* 比较接近, I3 粗大犬齿化、上犬齿略薄、前臼齿较大、P4 具有前前附尖、前附尖小而前尖粗壮,但与后者相比 P3 以及 P4 的原尖较小,略显进步。据此可以推断人字洞动物群稍晚于 St-Vallier。Ficcarelli 和 Turner 等认为巨颞虎只有一个种,世界各地不同地点标本的形态差异只是种内变异。通过分析笔者认为,法国 Senèze 和 St-Vallier 的巨颞虎所显示的形态差异(尤其上下裂齿)已超出种内变异的范畴,极可能代表了不同的支系。就目前的资料而言,全球至少存在着 3 个不同支系的巨颞虎,分别以 *M. cultridens*、*M. megantereon* 和 *M. whitei* 为代表。

关键词: 安徽繁昌人字洞,巨颞虎,系统分类

中图法分类号: Q915.874 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3118(2005)02-0122-13

1 前言

巨颞虎 (*Megantereon*) 是晚新生代哺乳动物群中的一种常见猫科剑齿虎,中等大小,上犬齿扁长弯曲(前后刃缘光滑,无锯齿),下颌颞突(叶)显著,四肢粗短,颈椎长而腰椎短。它的地理分布广泛,横跨欧亚非北美等大陆,生存和延续的时间较短,除北京周口店的 *Megantereon inexpectatus* 外,绝大多数出自 Villafranchian 和与之相当的地层(北美的 Blanfordian, 见 Berta and Galiano, 1983; 非洲的 Makapanian, 见 Hendey, 1974) 中,是 Villafranchian 动物群的一个标志性化石。对于动物群的年代断定和跨地区对比,巨颞虎具有重要意义。

1998 年至 2001 年间,国家“九五”攀登专项《早期人类起源及环境背景研究》安徽子课题组在繁昌人字洞进行了多次系统发掘,采集到丰富的哺乳动物化石,其中包括巨颞虎。标本保存虽有些破碎,但它的发现无疑有助于揭示动物群的相对年代。在此予以报道,并与其他同类材料进行比较。从物种进化水平的角度,简要分析和探讨人字洞动物群的相对年代。

巨颞虎首先由 Cuvier 于 1824 年记述,为意大利 Upper Valdarno 的 *Megantereon cultridens*。此后 Croizet and Jobert (1828)、Teilhard de Chardin and Piveteau (1930)、Gazin (1933)、Broom (1937)、Teilhard de Chardin (1939)、Ever (1955) 和 Werdelin and Lewis (2000) 等在世界

1) 国家九五攀登专项“早期人类起源及环境背景研究”(编号:95-专-01) 和国家基础科学特殊学科点人才培养基金项目(编号:J9930095) 资助。

收稿日期:2004-12-07

各地陆续发现并创建了 *Megantereon megantereon*、*M. nihowanensis*、*M. hesperus*、*M. whitei*、*M. inexpectatus*、*M. eurynodon* 和 *M. ekidoit* 等不同的巨颞虎。目前对这些种的有效性存在着一些争议,有些学者强调指出其形态差异只是个体或性别差异所致,应予以合并(Viret, 1954; Kurt ǎ, 1968; Hendey, 1974; Ficarelli, 1979; Turner, 1987), Ficarelli (1979) 和 Turner (1987) 甚至提出全世界的巨颞虎仅代表了一个种。但有学者认为其形态和大小差异较大,已超出种内变异的范畴,存在不同的种(Schaub, 1934; Petter and Howell, 1982; Martínez Navarro and Palmquist, 1995; 邱占祥等, 2004)。在此,笔者从裂齿(P4 和 m1)的基本形态和前臼齿的发育状况等方面,着手比较和分析几个不同地点的巨颞虎标本,尝试对其系统分类进行推断和分析,提出初步看法和观点,旨在抛砖引玉与学界同仁共同探讨。

IVPP V 为中国科学院古脊椎动物与古人类研究所脊椎动物化石编号,文中缩写为 V。

2 化石记述

猫科 Felidae Gray, 1821

剑齿虎亚科 Machairodontinae Gill, 1872

刃齿虎族 Smilodontini Kretzoi, 1929

巨颞虎属 *Megantereon* Croizet et Jobert, 1828

巨颞虎(相似)种 *Megantereon* cf. *M. megantereon* Croizet et Jobert, 1828

(图 1~2)

材料 属同一个体的上犬齿、I₂、I₃、P₃ 和 P₄ 左右各 1 枚,以及左 I₂ 1 枚¹⁾(IVPP V 13042.1~11);左下颌碎片,带 p₄ 以及 p₃ 的齿槽(V 13043);残破上犬齿 1 枚(V 13044)。

地点及层位 安徽繁昌县城西约 10 km 的孙村镇癞痢山东南坡上的人字洞(东经 118°54′,北纬 31°38′)。洞裂隙堆积物出露厚度约 30 m,可分为 8 层。化石产自第 5 层棕红色含巨大灰岩角砾亚粘土层(见金昌柱等, 2000),早更新世早期。

描述 上门齿较小, I₂ 至 I₃ 逐渐增大。I₂ (V 13042.1 和 2) 齿冠低矮(唇侧高约 10 mm),左右对称、侧扁,远中近中径和唇舌径分别为 5.7 mm、7.2 mm。唇舌向不对称,唇侧釉质较舌侧略长。主尖弯向舌侧,在舌侧的中部发育了两个清晰的小附尖。从主尖向两侧延伸出清晰的光滑棱嵴,并与附尖相连。齿根长而侧扁,唇侧壁向前膨突呈弧形,舌侧壁平直(侧面视)。

I₂ (V 13042.3) 与 I₂ 形态相仿,稍大。远中近中径和唇舌径分别为 6.5 mm、8.6 mm,唇侧齿冠高约 11.0 mm。

I₃ (V 13042.4 和 5) 远中近中径和唇舌径分别为 9.4 mm、11.2 mm。齿冠较高(最大约为 16 mm),主尖弯向舌侧,呈弯钩状,已犬齿化。与 I₂ 和 I₂ 不同,齿冠左右非对称,远中侧釉质长于近中侧的。近中基部釉质突起形成瘤状斜嵴,环绕在近中舌侧角。主尖向两

1) 牙齿在地层中以残破上颌骨形式保存,但上颌骨受大块角砾的挤压而严重破损,碎成无数的小片(甚至牙齿也碎成若干片)。颌骨碎片从地层中取出后,相互间难以重新拼合在一起。

侧各延伸出一条嵴,但远中侧的长于近中侧的。齿根粗壮,横截面为半圆形,近中侧壁平直,远中侧壁膨突呈弧形。

上犬齿(V 13042.6和7,见图1.1~2)比较完整,仅齿颈处稍有破损。尺寸较大,齿尖至齿根顶部间的距离约为170 mm,前弧长(含齿根)约210 mm,后弧长约178 mm;上犬齿呈长长的弯刀形,前后刃缘光滑无锯齿;齿冠明显长于齿根,侧扁为薄片状,齿颈处横截面为扁椭圆形;齿冠舌侧较平,唇侧略显膨突,因此前后刃缘稍偏向舌侧;齿根较短,但比

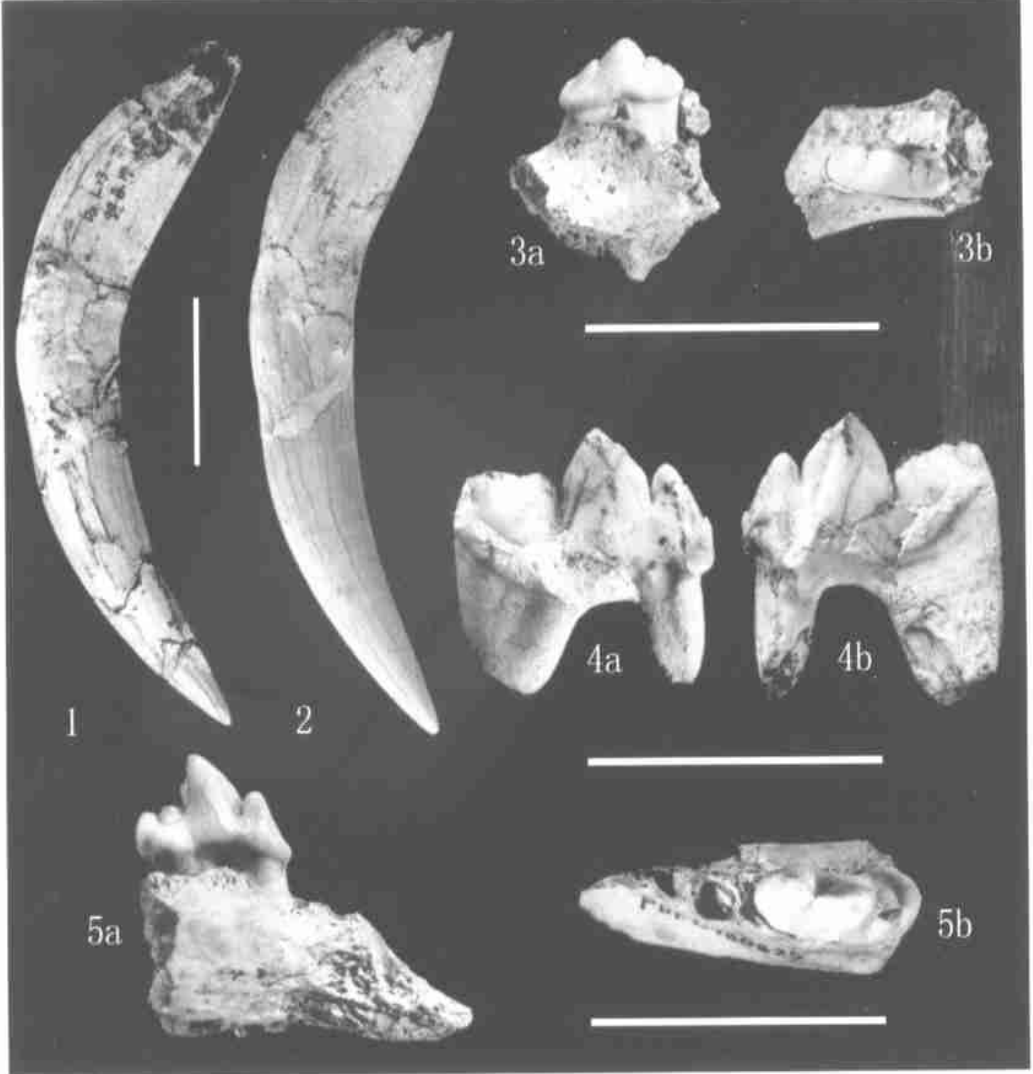


图1 人字洞巨颞虎的牙齿,比例尺=4 cm

Fig. 1 Teeth of *Megantereon* from Renzidong Cave, scales = 4 cm

1. 左上犬齿 left upper canine (V 13042.7), 唇侧视 labial view; 2. 右上犬齿 right upper canine (V 13042.6), 舌侧视 lingual view; 3. 右 right P3 (V 13042.8), a. 唇侧视 labial view; b. 冠面视 crown view; 4. 左 left P4 (V 13042.10), a. 唇侧视 labial view; b. 舌侧视 lingual view; 5. 左 left p4 (V 13043), a. 舌侧视 lingual view; b. 冠面视 crown view

齿冠粗厚,中央明显膨大,因此上犬齿的最大前后径不在齿颈处,而在齿根的中央。两犬齿在齿颈处的前后径分别为 26.8 mm、27.6 mm,唇舌径则为 14.4 mm、14.6 mm,厚长指数(唇舌径/前后径)约为 53%。V 13044 属幼年个体,较小,前后刃缘光滑无锯齿,齿颈处的前后径和唇舌径分别为 18.1 mm、9.6 mm,厚长指数为 53%。

V 13042.8 和 9 为上颌碎片,带 P3。P3 之前无齿槽,表明无 P2。上犬齿与 P3 间的齿隙较短,约为 12.8 mm (据 V 13042.9)。

P3 (V 13042.8 和 9,见图 1.3)中等大小,约占上裂齿总长的 51%。冠面为长方形,舌侧后端略膨突增厚,长和宽分别为 17.1 mm、6.9 mm;16.8 mm、6.8 mm。冠面上发育了多个齿尖,主尖较大、侧扁、位于中央,自尖顶向前后伸出两条侧嵴;主尖前后方各有 1 个和 2 个附尖;主尖和附尖排列在与牙齿的长轴斜交的直线上,附尖未明显游离主尖,分别处在主尖的前后侧嵴上,仅以一浅裂凹与主尖分离;前附尖略大于后附尖,紧紧地依附于主尖,偏向舌侧;前附尖前侧嵴的基部膨突成一瘤状突;后附尖较小,偏向唇侧;它的舌侧略膨突,形成牙齿的最宽处,但此处明显磨蚀,齿质已暴露;齿冠基部四周有微弱的齿带;齿冠由两个分叉的齿根支撑,后侧的略大。

V 13042.10 (见图 1.4)为左 P4,比较完整,仅原尖残缺,长约 33.0 mm。V 13042.11 (见图 2)为右 P4,长约 33.4 mm。唇侧发育 3 个排列成一条直线的主尖,由前至后分别为前附尖、前尖和后尖。前附尖较小,约占总长的 26%,与前尖为一裂凹所分隔,从尖顶向前后延伸出两条侧嵴,但后侧嵴较短,在前侧嵴的基部发育了一个小而清晰的前前附尖(pre-parastyle),它与前附尖之间同样存在一个浅的裂凹;前尖高大侧扁,唇侧膨突,从尖顶向前后延伸出两条侧嵴,两者等长;从前尖的尖顶向舌侧基部延伸出一条低矮的粗棱,该棱在下方舌侧突出,与原尖相连;后尖扁平呈刃叶状,占全长的 35.5%,唇侧面膨突,舌侧面较平,与前尖以一裂凹为界;标本 V 13042.11 上原尖发育但不发达,与前尖和前附尖之间并没有凹谷相隔,位于前尖和前附尖间裂凹的内侧,下方有一齿根,但它与前附尖下方的齿根已部分愈合,两者间仅以浅沟为界。后尖下方另有一独立的粗大齿根。

V 13043 (见图 1.5)为一左下颌碎片,带 p4 以及 p3 的齿槽。齿槽显示 p3 仍具有两个分叉的齿根,显示 p3 尚未显著退化。p4 呈长方形,长宽分别为 21.4 mm、9.6 mm。主尖居中,高大呈三角形,尖顶倾向后方;前附尖的尖顶钝圆,以一裂凹与主尖分隔;后侧发育了两个附尖,尖顶钝圆,大小与前附尖相当;在后附尖的内侧,齿冠明显向舌侧扩展形成一跟座形态的“台地”。

比较与讨论 上述标本中上犬齿巨大侧扁弯

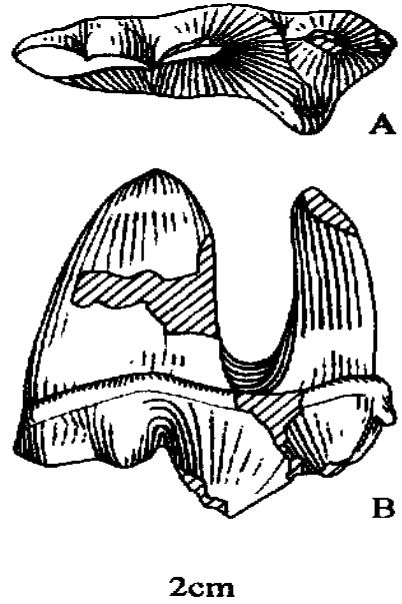


图 2 人字洞巨颚虎的上裂齿(V 13042.11)

Fig. 2 The upper carnassial of *Megantereon* from Renzidong Cave (V 13042.11)

A. 冠面视 crown view; B. 唇侧视 labial view

曲形如匕首,前后刃缘光滑无锯齿,厚长指数较大,毫无疑问属于巨颞虎 *Megantereon*。其他的上牙如门齿和前臼齿与上犬齿(V 13042.6和7)为同一个体,鉴定应无异议。标本 V 13043的 p4 上发育有两个清晰的后附尖,区别于锯齿虎(*Homotherium*),与 *Machairodus* 比较接近,但后者个体较大且主尖近乎垂直,加之时代因素可以排除属于 *Machairodus* 的可能。实际上它的形态更接近于法国 St-Vallier 和 Sen èe 等地的巨颞虎,只是尺寸稍大,不过人字洞的其他上牙(如上犬齿和上裂齿)同样偏大,在此将其归入 *Megantereon* 应无太大疑问。

在欧洲 Villafranchian 地层中巨颞虎颇为常见,曾出现在法国的 Les Etouaires、Pardines、St-Vallier、Chillac 和 Sen èe (Viret, 1954; Schaub, 1925); 意大利的 Upper Valdarno、Olivola 和 Tasso (Fabrini, 1890; Ficarelli, 1979); 西班牙的 Villaroya、La Puebla de Valverde (Kurt é and Crusafont, 1977) 和 Venta Micena (Pons-Moy à, 1987)。不过,绝大多数化石材料较为破碎,仅为下颌及下牙,人字洞的标本难以与之直接比较,但法国 St-Vallier 和 Sen èe 的标本则较为完整(表 1)。

法国 St-Vallier 是欧洲 Villafranchian 中期的经典动物群,曾发现巨颞虎化石(两个亚成年个体头骨和一件下颌骨),Viret (1954) 研究鉴定为 *Megantereon megartereon*。与 St-Vallier 的标本相比,人字洞的标本在诸多特征上与后者相似,如 B 粗大犬齿化;上犬齿薄而稍短;p3 仍具有分叉的齿根和前臼齿主尖后倾等,尤其是两者的上裂齿形态近乎一致(如具有前前附尖、前附尖小而前尖粗壮)。人字洞标本的前臼齿稍有退化,但仍较其他地点的巨颞虎发达,从这点看它与 St-Vallier 的巨颞虎也相似。不过,人字洞的标本尺寸较大(表 1),前臼齿略显退化(参见表 1,比较 P3/ P4);无 P2 (St-Vallier 的 QSV 1150 仍然保留左 P2);P4 的原尖发育但不发达(St-Vallier 的原尖发达,上裂齿冠面视近似 Y 形,参见 Viret, 1954, Pl 13, 1b),与 St-Vallier 者略显不同,体现了两者进化水平的差异:人字洞的巨颞虎略显进步。

法国 Sen èe 则是欧洲的另一个著名化石地点,出土了丰富的哺乳动物化石,包括一具迄今最完整的 *Megantereon cultridens* 骨架。Schaub (1925) 研究过其肢骨,并与其他剑齿虎进行了系统比较,将巨颞虎与锯齿虎区别开来(当时两者常常混为一谈,均悉数归入了 *Machairodus*)。但令人遗憾的是迄今尚未对其头骨作深入研究(Schaub 1944 年只是简单记述过)。邱占祥赴欧洲访问曾带回 Sen èe 的标本照片,笔者才有机会简要研究和分析 Sen èe 的巨颞虎,并和人字洞的标本作一比较。人字洞标本与 Sen èe 的相比,最明显不同之处在于上裂齿的形态:后者不具有前前附尖、前附尖粗大而前尖相对弱化。此外,前者尺寸稍大(表 1),B 粗大犬齿化、前臼齿相对发达(参见表 1,p4L、P3/ P4)、上犬齿略薄、P3 和 p4 的主尖向后倾斜且附尖与主尖分离不强烈,同样区别于后者。

巨颞虎在我国也是颇为常见的,在河北泥河湾(Teilhard de Chardin and Piveteau, 1930)、山西榆社(Teilhard de Chardin and Leroy, 1945)、陕西蓝田公王岭(胡长康、齐陶, 1978)、云南元谋(尤玉柱等,1978)和甘肃东乡(邱占祥等,2004)等地点出现。它在我国一直生存至中更新世中晚期,如北京周口店 Loc. 1 的 *M. inexpectatus* (Teilhard de Chardin, 1939) 成为欧亚最晚的代表。

M. nihowanensis 是 Teilhard de Chardin and Piveteau (1930) 依据河北泥河湾的材料建立

的,包括两件头骨和一件下颌骨。和 *M. nihowanensis* 比较,人字洞标本个体略大,前臼齿相对发达,P3 具有前附尖,p3 具有分离的齿根。特别值得指出的是两者的上裂齿形态不尽相同(人字洞 P4 前附尖微弱,而后者则相对粗壮些)。邱占祥等(2004)在甘肃东乡发现和记述了若干巨颚虎标本,在头骨形态以及牙齿比例等方面它们与泥河湾的近乎一致,鉴定为 *M. nihowanensis*。人字洞与甘肃东乡的巨颚虎最显著的一个差异在于前臼齿的发育状况,后者的 P3/P4 最高值仅为 47.6%;p3 仅有一个齿根,无前附尖。

表 1 *Megantereon* 牙齿测量和对比Table 1 Measurements and comparisons of the teeth of *Megantereon* (mm)

	Fanchang		St-Vallier ¹⁾	Nebraska ²⁾	ZKD ³⁾	Sen œe ⁴⁾	LD ⁵⁾	NHW ⁶⁾	GWL ⁷⁾	Schurveburg ⁸⁾
	left	right								
I1 L	5.7	5.7	—	—	—	—	—	—	—	—
W	7.2	7.2								
I2 L	6.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
W	8.6									
I3 L	9.7	9.4	—	—	—	—	10.0	—	—	—
W	11.3	11.2					11.2			
C ^{sup} L	26.8	27.6	19.7	—	—	24.5	25.7	—	29.0	—
W	14.4	14.6	10.7			13.8	15.0			
H	98.0	99.8	—				107			
P3 L	16.8	17.1	17.5	—	16.0	15.1	13.4	14.0	—	—
W	6.8	6.9	—		7.0	8.3	6.9	—		
P4 L	33.0	33.4	29.5	—	35.0	31.3	31.7	31.0	—	—
W	—	13.0					14.0	—		
p3 L	—	—	11.8	10.7	—	12.1	9.5	9.5	7.5	6.6
W			—	5.6		6.2	5.8	—	4.5	3.9
p4 L	21.4	—	18.0	18.3	—	19.1	21.5	19.0	18.0	14.5
W	9.6		8.5	7.2		9.3	10.0	—	8.0	—
m1 L	—	—	19.0	19.7	—	22.8	24.0	24.0	23.0	17.6
W			9.0	9.3		9.7	10.7	—	10.0	8.5
C ^{sup} :W/L *	53.7	52.9	54.3	—	—	56.3	58.6	—	—	—
P3/P4 *	50.9	51.2	59.3	—	45.7	48.2	42.3	45.16	—	—
pastl/P4 *	26.0	26.2	26.0	—	24.7	30.0	—	—	—	—
para/P4 *	38.5	37.9	39.5	—	39.3	34.3	—	—	—	—
meta/P4 *	35.5	35.9	34.5	—	36.0	35.6	—	—	—	—
p3/m1 *	—	—	62.1	54.3	—	53.1	39.6	39.6	32.61	37.5
p4/m1 *	—	—	94.7	92.9	—	83.8	89.6	79.2	78.26	82.39

Abbreviations: L. length; W. width; sup. superior; pastl. parastyle; para. paracone; meta. metacone.

1) *M. megantereon*, after Viret (1954) [Lower teeth, measured from pl. 13, fig. 2a of Viret (1954)]; 2) *M. hesperus*, UNSM 25494, after Berta and Galiano (1983); 3) *M. inexpectatus* of Zhoukoudian Loc. 1, after Teilhard de Chardin (1939) [The length ratios of three lobes of upper carnassial, measured and calculated from fig. 6b of Teilhard de Chardin (1939)]; 4) *M. cultridens*, measured from the photos presented by Prof. Qiu Zhanxiang; 5) *M. nihowanensis* of Longdan, HMV 1217, after Qiu et al., (2004); 6) *M. nihowanensis* of Nihewan, after Teilhard de Chardin and Piveteau (1930); 7) *M. lantianensis* of Gongwangling, after Hu and Qi (1978); 8) *M. whitei* of Schurveburg, TM 856, after Turner (1987); * In terms of percentage.

M. inexpectatus 是 Teilhard de Chardin (1939) 依据北京周口店 Loc. 1 的标本建立的, 包括一个比较完整的头骨。它的 P3 较大, 未显著退化, P4 为长的薄刃形, 原尖退化变小, 区别于泥河湾的 *M. nihowanensis*, 代表着一个新种 (Teilhard de Chardin, 1939)。与周口店的标本不同, 人字洞标本略小, 前臼齿和上裂齿的原尖相对发达, 然而在上裂齿的形态上, 两地的巨颞虎较为一致, 如前前附尖发育、唇侧三主尖的比例 (前附尖小而前尖粗壮)。

以上的比较表明, 人字洞的标本在前臼齿 (尤其是 P4) 等方面有别于法国 Sen èe、河北泥河湾和甘肃东乡的巨颞虎, 而与法国 St-Vallier 和北京周口店的材料比较接近, 但是 *M. inexpectatus* 的 P4 原尖明显退化。所以从整体上看它与法国 St-Vallier 的巨颞虎更接近些, 但标本过于破碎, 鉴定中尚存在一些不确定因素, 故暂定为 *Megantereon* cf. *M. megantereon*。

从巨颞虎进化的一般趋势来看, 人字洞的巨颞虎形态较 St-Vallier 的进步无疑, 因此人字洞动物群的年代应不会早于 St-Vallier, 后者大约为距今 2.2 Ma (邱占祥, 2000)。金昌柱等 (2000) 曾对繁昌人字洞的动物群进行了初步研究, 与国内外相关动物群对比分析, 推断人字洞动物群处在距今 2~2.4 Ma 间。本文的研究与这一结论基本吻合, 不过单就巨颞虎的进化水平而言, 笔者倾向认为它应在距今约 2~2.2 Ma 间。

3 巨颞虎的系统分类问题浅析

作为广布型动物, 巨颞虎在欧洲、亚洲、非洲和北美洲均有化石发现, 不同学者先后创建了约有 10 余个种的巨颞虎。究竟是只有一个种 (如 Ficcarelli 和 Turner 所宣称的那样) 还是确实存在若干不同的种呢? 这是一个亟需解决的基本理论问题, 它对于探讨和研究巨颞虎的起源、演化、迁移和扩散以及不同地点的动物群对比等方面具有直接的影响。时至今日, 这个问题悬而未决有其不可克服的客观因素。第一, 绝大多数地点的巨颞虎标本过于零星破碎, 不同种之间的比较存在困难; 第二, 种内变异和种间差异的判别缺少客观的标准。对此笔者同样难以克服和逾越, 在此仅就所能观察到的形态特征作一探讨和分析, 并就巨颞虎的系统分类问题提出自己的观点和认识, 正确与否留待今后化石证据的进一步验证。

法国 St-Vallier 和 Sen èe 的巨颞虎标本比较给人以启迪。Sen èe 的 *M. cultridens* 下颌颞突巨大, 下门齿和下犬齿着生位置强烈向上抬升, 下颌前端因此显得特别粗大, 与 St-Vallier 的 *M. megantereon* 形成了极其鲜明的对比, 两者之间的形态差异可以概要列举如表 2, 这究竟代表了种内的还是种间的区别, 是一个值得探讨的问题, 但比较棘手。北美洲 *M. hesperus* 的发现为此提供了一丝极具价值的线索。*M. hesperus* 的下颌颞突较小, 下门齿和下犬齿的着生位置并未显著提升, 犬齿与前臼齿间的齿隙较短, 前臼齿尺寸较大, 未显著退化 (如标本 UNSM 25495, p3 具有两个独立的齿根, p4 约占下裂齿全长的 92%, 参见 Schultz and Martin, 1970)、下裂齿的前后刃叶间形成的夹角较小 (Gazin, 1933)¹⁾。单就

1) Gazin (1933) 描述如下 “The carnassial is relatively slender with the greatest transverse width well forward across the paracoid portion. The shearing blades ... form a sharp angle when viewed from the side.”

下颌而言, *M. hesperus* 无疑与 St-Vallier 的巨颚虎更为接近, 区别于 Sen èe 的(参见表 2)。假如说 St-Vallier 与 Sen èe 的巨颚虎差异为种内变异, 人们就有理由期待在北美的材料中重现 Sen èe 的相关性状, 但目前所发现的化石(据笔者所了解)却未能观察到。因此, 比较合理的推测是 St-Vallier 与 Sen èe 的巨颚虎间存在种级分异, 其中只有前者扩散至北美洲。一般认为北美洲的 *Smilodon* 是从 *Megantereon* 衍生而来(Kurt ó, 1963; Berta, 1987), 原始种类 *S. gracilis* 在许多性状上与 *M. megantereon* 保持一致, 如下门齿和下犬齿着生位置未明显抬升、下犬齿与 p3 间的齿隙较短、下颌颞突相对小(参见 Berta, 1987, fig. 5A)、P4 具有前前附尖、m1 前后刃叶形成的夹角较小(参见 Berta, 1987, fig. 1B)、前臼齿退化

表 2 St-Vallier 和 Sen èe 的巨颚虎牙齿形态比较

Table 2 Morphological comparison between *Megantereon* of St-Vallier and Sen èe

<i>M. megantereon</i> (St-Vallier)	<i>M. cultridens</i> (Sen èe)
(1) 下颌颞突相对小一些 mandibular flange relatively small	下颌颞突巨大, 显著突出 mandibular flange proportionately enlarged
(2) 上第三门齿粗大, 已犬齿化 I3 enlarged and canine-like	上第三门齿略大于其他门齿 I3 slightly larger than other incisors
(3) 下门齿和犬齿着生的位置略高于颊齿 the insertions of lower incisors and canines slightly higher than the cheek tooth-row	下门齿和下犬齿着生的位置抬升强烈, 高于颊齿 the insertions distinctly higher than the cheek tooth-row
(4) 下门齿与前臼齿间的齿隙较短 lower postcanine diastema short	下门齿与前臼齿间的齿隙较长 lower postcanine diastema long
(5) 前臼齿未明显退化, P3 约占上裂齿长度的 59%, p4 约占下裂齿长度的 95% premolars less reduced; P3/P4 roughly 59%; p4/m1, 95%	前臼齿略退化, P3 约占上裂齿长度的 48%, p4 约占下裂齿长度的 84% premolars reduced; P3/P4 only 48%; p4/m1, 84%
(6) 下第三前臼齿无前附尖 no anterior accessory cusp on p3	下第三前臼齿具有前附尖 anterior accessory cusp present
(7) 上裂齿具有前前附尖 pre-parastyle present on the upper carnassial	上裂齿无前前附尖 no pre-parastyle
(8) 上裂齿的前附尖较小, 而前尖粗大 parastyle of P4 relatively small, paracone enlarged	上裂齿的前附尖趋于增大, 而前尖则相对变小 parastyle of P4 proportionately enlarged, paracone somewhat shortened
(9) 下裂齿冠面视唇侧面呈圆形强烈膨突, 前后刃叶与牙齿的长轴强烈斜交, 前刃叶由前舌侧向后唇侧延伸, 而后刃叶则由前唇侧向后舌侧延伸 the labial side of m1 extensively swelling in arc, the shearing blades oblique to the long axis of m1 at a large angle (crown view)	下裂齿前后刃叶与牙齿的长轴斜交, 但不强烈 the shearing blades oblique at a small angle
(10) 下前尖呈圆锥状, 下前尖的后侧嵴与下原尖的前侧嵴之间形成的夹角较小(从牙齿的侧面观察) paraconid somewhat conical, the shearing blades forming a sharp angle (labial view)	下裂齿下前尖的后侧嵴与下原尖的前侧嵴之间所形成的夹角较大 the shearing blades forming an obtuse angle
(11) 下裂齿无跟座 no talonid on the lower carnassial	下裂齿具有退化的跟座 vestigial talonid present

并不显著(P3/P4 三件标本均值为 51.4% ; p4/m1 九件标本均值为 88.9% ;据 Berta, 1987 表 1 和 3 计算),明显区别于 *M. cultridens* (尤其是前臼齿的发育状况,*S. gracilis* 地质时代明显晚于 Sen èe 的 *M. cultridens*, 但前臼齿甚至较后者还要发达些),可以排除 *Smilodon* 源自 *M. cultridens* 的可能性,它极可能源自 *M. meganteron* 并经由 *M. hesperus* 进一步演变而来。前文笔者推断 St-Vallier 与 Sen èe 的巨颞虎间存在种级分异且只有前者扩散至北美洲,*Smilodon* 的分析支持了这一判断。

裂齿(P4 和 m1)是食肉类标志性结构,为进食(撕咬、切割)的主要工具,其形态大小以及着生位置在食肉动物分类中具有较高的鉴定价值。St-Vallier 与 Sen èe 的巨颞虎 P4 和 m1 的形态从整体上看基本一致,但是各齿尖(刃叶)比例关系及形态等方面还是存在一定差异。St-Vallier 的 P4 具有前前附尖,与 *Machairodus* 和 *Paramachairodus* 等原始种类相似,可能代表着近祖性状,Sen èe 的则不具有,似乎与其地质年代相吻合。但前者的 m1 无跟座(近裔),后者仍保留退化的跟座(近祖),显然不能用进化水平的高低来解释。这种性状镶嵌的现象极可能缘于系统发育上的分异。此外,前者的 P4 前尖粗大,前附尖弱小,后者则相反(表 1)。St-Vallier 的 m1 冠面视唇侧呈弧形强烈膨突,前后刃叶与牙齿的长轴强烈斜交,前后刃叶几乎等高,后刃叶略长,从侧面看,下前尖的后侧嵴和下原尖的前侧嵴明显向下方延伸,因此前后刃叶相互形成的夹角较小。Sen èe 的 m1 前后刃叶与牙齿的长轴小角度斜交,后刃叶明显长于前刃叶,前后刃叶相互形成的夹角较大。由此可见,两者 m1 的形态差异颇为明显。在巨颞虎的进化过程中,m1 呈现出最大的保守性,一般显示较少的变化(Mart íez-Navarro and Palmquist, 1995),因此两者裂齿的形态差异恐难以以种内变异来解释。

巨颞虎的前臼齿一般趋于退化,Ficcarelli (1979)据此认定它的前臼齿(P4 除外)已基本失去功能意义,大小形态变异较大,属种内变异。笔者对此难以苟同,人字洞标本中 P3 和 p4 仍然具有两个齿根,牙齿表面或齿尖具有明显的磨蚀痕迹,表明它们具有正常的咬合关系,即具有正常的功能。此外从表 1 中可以看出法国 St-Vallier、北美洲 Nebraska、繁昌人字洞和周口店的巨颞虎前臼齿(注意 P3/P4 和 p4/m1 值)相对发达,而法国 Sen èe、河北泥河湾和陕西蓝田的巨颞虎前臼齿则相对退化。除前臼齿外,繁昌人字洞和周口店的巨颞虎上裂齿形态与 St-Vallier 的近乎一致(具前前附尖、前附尖小而前尖大);北美洲的 *M. hesperus* 则在下裂齿(如前后刃叶间的夹角)、颞突和门齿犬齿的着生位置等方面与 St-Vallier 的保持一致;另一方面泥河湾和蓝田的巨颞虎则在上下裂齿、下颞突以及下门齿和犬齿的着生位置等方面与 Sen èe 的保持一致。从有限的资料来看,巨颞虎的前臼齿发育状况并非随机地变化着,而是与其他性状(如裂齿的形态)存在着相关性,前臼齿大小的差异性并非如 Ficcarelli 所言只是种内变异(随机性),结合前文裂齿形态的分析可以看出以 St-Vallier 和 Sen èe 为代表的巨颞虎极可能代表了不同的支系,前者的前臼齿相对后者发达,而且这一趋势在其晚期代表如北京周口店的 *M. inexpectatus* 以及衍生种类 *Smilodon fatalis* 仍能得到体现,这就不难理解为什么它们的地质时代晚但前臼齿仍较发达(与 Sen èe 的相当或更发达,明显较泥河湾和蓝田的发达)。

下门齿和下犬齿的着生位置是另一个值得关注的性状。与其他种类如锯齿虎相比,巨颞虎的下门齿和下犬齿着生位置有了较为明显的提高,但在巨颞虎中又存在明显的强弱差异,在 St-Vallier 的巨颞虎上远不及 Sen èe 的强烈。由于上下颌咬合的缘故,下颌前

端的增高必将引起上颌前端即吻部的变化。剑齿虎的头骨普遍存在吻部扭转(facial rotation)现象(参见 Emerson and Radinsky, 1980, fig. 5), Emerson and Radinsky (1980)的测量显示这种扭转与下门齿和下犬齿的着生位置存在密切联系(如 *Eusmilus* 的旋转角度高达 $+22^\circ$, 而 *Homotherium* 的则仅为 $+3^\circ$)。由此可见下门齿和下犬齿着生位置的不同对其头骨吻部形态有着深刻的影响, St-Vallier 和 Sen è 的巨颞虎在下犬齿与 p3 间的齿隙和颞突等方面显示的差异可能与此有着密切的联系。另一方面下犬齿位置的提升可能还会进一步引起上下犬齿咬合关系的改变(Schaub, 1925), 如果确是这样, 就不难理解 St-Vallier 和 Sen è 的巨颞虎在 I3 发育程度上的差异性了。

以上的分析表明 St-Vallier 和 Sen è 的巨颞虎, 无论是颌骨的形态还是牙齿的结构均存在着明显的差异, 而且极可能已超出种内变异的范畴, 代表着两个不同的支系。Ficcarelli (1979) 研究意大利 Tuscany 的巨颞虎化石时, 将所有材料归入同一种内, 但不得不承认作为种内变异, 它们的变异范围太大, 甚至比 *Homotherium crenatidens* 和 *H. nestianum* 的种间差异还要显著。他还曾明确指出其中一些“变异”标本(如 IGF 15355)与 St-Vallier 的巨颞虎形态一致(P4 的形态和 P3 的发育程度), 而区别于其他标本。实际上他已经注意到 St-Vallier 标本与其他巨颞虎的形态差异, 只是未能引起足够的重视。由此不难发现, Tuscany 地区的巨颞虎形态变异大, 乃是存在不同种类的缘故。

Megantereon whitei 是 Broom (1937) 依据南非 Schurveburg 的一个残破下颌建立的。Turner (1987) 认为它与 *M. cultridens* 实际为同一种。最近 Martínez-Navarro and Palmquist (1995) 运用数理统计的方法(判别分析和主成分分析)对非洲及欧洲的 *M. whitei* 进行了研究。研究结果表明它是有别于 *M. cultridens* 的有效独立种。它的个体特别小, 明显小于其他种类, 而且前臼齿极度退化(尤其是 p3), 邱占祥等(2004)对此表示赞同。由此看来, 欧亚、非洲和北美洲的巨颞虎并非如 Ficcarelli (1979) 和 Turner (1987) 等宣称的那样仅为一个种, 而是至少存在着 3 个不同的类群或支系, 分别以法国 St-Vallier、Sen è 和南非 Schurveburg 的巨颞虎为代表。

法国 St-Vallier 的 *M. megantereon* 以前臼齿相对发育、上裂齿前附尖小而前尖粗壮、下裂齿前后刃叶夹角较小、下门齿和下犬齿着生位置抬升不强烈以及下颌颞突较小等为特征, 北美洲 Nebraska 的 *M. hesperus*、欧洲塔吉克斯坦的 *M. vakhschensis* (参见 Scharapov, 1996, fig. 4) 和北京周口店的 *M. inexpectatus* 等在上述特征上与此相似, 显示出较近的系统发育关系, 而且北美洲的 *Smilodon* 极可能源于这一支系。

法国 Sen è 的 *M. cultridens* 则以前臼齿退化、上裂齿前附尖粗大而前尖弱、下裂齿刃叶发达且前后刃叶夹角较大、下门齿和下犬齿着生位置抬升强烈以及下颌颞突突出等为特征, 我国河北泥河湾的 *M. nihowanensis*、陕西蓝田的 *M. lantianensis* 以及意大利 Tuscany 的大部分巨颞虎化石材料与此比较接近, 应属于该支系。

南非 Schurveburg 的 *M. whitei* 以个体小、前臼齿极度退化为特征, 南非 Sterkfontein 的 *M. gracilis*、Kromdraai A 的 *M. eurynodon*、肯尼亚 South Turkwel 的 *M. ekidoit* (参见 Werdelin and Lewis, 2000, fig. 1) 以及 East Rudolf 的标本(AM 101471) 应属于该支系。该支系主要分布在非洲, 历史上也曾一度扩散至欧洲西班牙的 Venta Micena、希腊的 Apollonia 和格鲁吉亚的 Dmanisi (Martínez-Navarro and Palmquist, 1995, 1996)。

致谢 本文研究得到邱占祥教授的悉心指导和帮助。野外发掘得到金昌柱、徐钦琦研究员和安徽省博物馆的郑龙亭、安徽省考古研究所的韩立刚以及繁昌县博物馆的徐繁、汪发志和盛昌林诸多先生的大力协助。董为和同号文博士帮助修改英文摘要。张杰和许勇先生分别拍摄标本和绘制插图,在此谨表示衷心的感谢。

MEGANTEREON FOSSIL REMAINS FROM RENZIDONG CAVE, FANCHANG COUNTY, ANHUI PROVINCE, CHINA

LIU Jin-Yi

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044)

Key words Renzidong Cave, Fanchang, Anhui, *Megantereon*, systematic classification

Summary

Some *Megantereon* fossil remains from RZD (abbreviation of Renzidong Cave), Fanchang County, Anhui Province, are described and compared in the present paper. In addition, the geological age and the systematic classification of *Megantereon* are discussed.

Felidae Gray, 1821

Machairodontinae Gill, 1872

Smilodontini Kretzoi, 1929

Megantereon Croizet et Jobert, 1828

Megantereon cf. M. megantereon Croizet et Jobert, 1828

(Fig. 1~2)

Described specimens V 13042. 1~11, upper teeth of the same individual with absence of right I2 and M1s; V 13043, fragmentary lower jaw with p4 and the alveoli of p3; V 13044, broken upper canine of a juvenile individual.

Age and locality Early early Pleistocene; Renzidong Cave, Fanchang County, Anhui Province, China (118°54' E, 31°38' N).

Measurements See Table 1.

Brief description The upper incisors (V 13042. 1~5) are small in general, the third incisors, however, are enlarged and canine-like. The upper canines (V 13042. 6~7 and V 13044) are elongated, slender and slightly curved with smooth edges of both front and rear. Their thickness index is about 53%. No P2 is preserved on the maxillary at all and a short diastema of 12.8 mm is left behind the upper canine. P3 (V 13042. 8 and 9), medium-sized with two bifurcated roots, is rectangular in the crown view with a large main cusp located in the middle. One and two accessory cusps are developed in front of and behind the main cusp respectively. P3 is about 51% of upper carnassial in length. P4 or upper carnassial (V 13042. 10 and 11) is long and thin, mainly composed of four cusps which are parastyle, paracone and metacone on the labial side, and protocone on the lingual. Among them, parastyle is the smallest one about 26% of the total carnassial length, while paracone is high and large, and metacone is not cuspidal but trenchant like a thin blade, about 35.5% of the total length. Besides the cusps mentioned above, a tiny cusp (pre-parastyle) is also developed in front of parastyle, which is similar to that of St-Vallier but different from that of Sen ~~oe~~. Slightly reduced protocone is located exactly on the opposite side of the notch between parastyle and paracone, and not independent of the latter, i. e., no depression or valley to separate it from parastyle and paracone. The broken lower jaw (V 13043) shows that there

are two separate alveolar foramina on the mandible indicating that p3 still has two bifurcated roots. The lower fourth premolar or p4 is rectangular in the crown view. A large main cusp inclining backwards slightly is developed in the middle of its crown, and only one accessory cusp is developed in front of the main cusp, but two behind.

Remarks The upper canines from RZD conspicuously differ from those of *Homotherium* and *Machairodus* etc. in their smooth edges and greater thickness, thus the specimens mentioned above doubtlessly belong to the genus *Megantereon*. Among the *Megantereon* fossils ever discovered, the specimens of RZD are similar to *M. megantereon* of St-Vallier in having enlarged and canine-like I3, relatively thinner and shorter upper canines, less reduced premolars, both P3 and p3 with bifurcated roots, presence of pre-parastyle on P4, and similar morphology and length ratios of the upper carnassial's lobes etc., but somewhat different from *M. cultridens* of Sen  e, *M. nihowanensis* of Nihewan, Hebei, and Longdan, Gansu, in the shape of upper carnassials and the size of premolars. Although the specimens of RZD also show some similarities to *M. inexpectatus* of Loc. 1, Zhoukoudian in the size of premolars and the length ratios of upper carnassial's lobes, the latter is readily distinguished from the former by its much more reduced protocone of P4. Therefore, the fossil remains from RZD are tentatively identified here as *Megantereon* cf. *M. megantereon*. Moreover, the specimens of RZD also show minor differences from those of St-Vallier in their larger size, slightly more reduced P3 and protocone of P4 as well, which indicates that the saber-tooth cat of RZD is slightly more progressive than that of St-Vallier, the RZD fauna accordingly should not be earlier than that of St-Vallier in geological age.

Discussion on the systematic classification of *Megantereon* *Megantereon cultridens* were first proposed by Cuvier in 1824 based on the upper canines from Upper Valdarno of Italy. Afterwards, Croizet and Jobert (1828), Teilhard de Chardin and Piveteau (1930), Gazin (1933), Broom (1937), Teilhard de Chardin (1939), Ewer (1955), and Werdelin and Lewis (2000) intermittently described other saber-tooth fossils unearthed from Asia, Africa and North America, and erected some new species such as *Megantereon megantereon*, *M. nihowanensis*, *M. inexpectatus*, *M. hesperus*, *M. whitei*, *M. eurynodon*, *M. ekidoit* and so on. With regard to those different species, Ficcarelli (1979) and Turner (1987) insisted on that in fact they represent only one species, i. e. *Megantereon cultridens*, and they only have intraspecific heteromorphosis. But Schaub (1934), Petter and Howell (1982), Mart   ez-Navarro and Palmquist (1995), Qiu et al. (2004) and others disagreed with them on this point.

The present author simply studied the morphological differences between the saber-tooth cats of St-Vallier and Sen  e (Table 2). To evaluate these dissimilarities, a preliminary investigation was made on other *Megantereon* fossils such as *M. hesperus* of North America, *M. inexpectatus* of Zhoukoudian, *M. nihowanensis* of Hebei, and *M. lantianensis* of Shaanxi, China, and *Smilodon gracilis* of North America as well. Moreover, further analysis was also made on the distributions of the relevant characters listed in Table 2 among the aforementioned saber-tooth cats and their implied biological significance as well. The studies reveal that some characters listed in Table 2 such as the morphology and size of premolars and carnassials are of phylogenetic significance, and others such as the size of I3 and the insertions of lower incisors and canines are of functional implication. As a result, it is inferred that the saber-tooth cats of St-Vallier and Sen  e might have diverged in both phylogenesis and ecological adaptation, and that they would represent two different clades. In addition, Mart   ez-Navarro and Palmquist (1995) verified that *M. whitei* was a valid species different from *M. cultridens* of Eurasia in its smaller size and much more reduced p3. Therefore, there are possibly at least 3 different groups or clades of *Megantereon* existed all over the world, which are typified by *M. megantereon* of St-Vallier, *M. cultridens* of Sen  e and *M. whitei* of Schurzburg, South Africa, respectively.

References

- Berta A, 1987. The sabercat *Smilodon gracilis* from Florida and a discussion of its relationships (Mammalia, Carnivora, Smilodontini). Bull Florida State Museum, Biol Sci, **31**(1): 1~63
- Berta A, Galiano H, 1983. *Megantereon hesperus* from the Late Hemphillian of Florida with remarks on the phylogenetic relationships of machairodonts (Mammalia, Felidae, Machairodontinae). J Paleont, **57**(5): 892~899
- Broom R, 1937. On some new Pleistocene mammals from limestone caves of the Transvaal. South Afri Sci, **33**: 750~768
- Croizet J B, Jobert A C G, 1828. Recherches sur les ossements fossils du department du Pay-de-Dôme. Paris: Delahayes. 1~224
- Emerson S B, Radinsky L, 1980. Functional analysis of sabertooth cranial morphology. Paleobiology, **6**(3): 295~312
- Ewer R F, 1955. The fossil carnivores of the Transvaal caves: Machairodontinae. Proc Zool Soc Lond, **125**: 587~615
- Fabrini E, 1890. I *Machairodus* (*Meganthereon*) del Valdarno superiore. Bull Comit Geol Italia, **3**(1): 1~43
- Ficcarelli G, 1979. The Villafranchian machairodonts of Tuscany. Palaeont Italica, N Ser, **41**: 17~26
- Gazin C L, 1933. New felids from the Upper Pliocene of Idaho. J Mammal, **14**(3): 251~256
- Hendey Q B, 1974. Faunal dating of the late Cenozoic of Southern Africa, with special reference to the Carnivora. Quat Res, **4**: 149~161
- Hu C K (胡长康), Qi T (齐陶), 1978. Gongwangling Pleistocene Mammalian Fauna of Lantian, Shaanxi. Paleont Sin (中国古生物志), New Ser C, **21**: 1~64 (in Chinese with English summary)
- Jin C Z (金昌柱), Dong W (董为), Liu J Y (刘金毅) et al., 2000. A preliminary study on the Early Pleistocene deposits and mammalian fauna from the Renzi Cave, Fanchang, Anhui, China. Acta Anthropol Sin (人类学学报), Sup **19**: 235~245
- Kretzoi N, 1929. Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluoideen. Proc 10th Intern Congr Zool, **2**: 1293~1355
- Kurt ǎ B, 1963. Notes on some Pleistocene mammal migrations from the Palearctic to the Nearctic. Eiszeitalter Gegenwar, **14**: 96~103
- Kurt ǎ B, 1968. Pleistocene Mammals of Europe. London: Weidenfeld and Nicolson. 1~317
- Kurt ǎ B, Crusafont P M, 1977. Villafranchian carnivores (Mammalia) from Puebla de Valverde (Teruel, Spain). Comment Biol, **85**: 1~39
- Mart ńez-Navarro B, Palmquist P, 1995. Presence of the African saber-toothed felid *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Felidae, Carnivora, Mammalia) in the lower Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Granda, Spain) with some considerations on the origin, evolution and dispersal of the genus. J Archaeol Sci, **22**: 569~582
- Mart ńez-Navarro B, Palmquist P, 1996. Presence of the African saber-toothed felid *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Mammalia, Carnivora, Machairodontinae) in Apollonia-1 (Mygdonia Basin, Macedonia, Greece). J Archaeol Sci, **23**: 869~872
- Petter G, Howell F C, 1982. Un F ǎid ǎ machairodonte des formations Plio-Pleistoc ǎe des Siwaliks: *Megantereon falconeri* Pomel/ = *M. sivalensis* (F. B C.) / (Mammalia, Carnivora, Felidae). C R Acad Sci Ser 3: Sci Vie, **295**: 53~56
- Pilgrim G E, 1931. Catalogue of the Pliocene Carnivora of Europe in the Department of Geology. London: Brit Mus Nat Hist, 1~127
- Pons-Moy ǎ J, 1987. Los carn ńvoros (Mammalia) del Venta Micena (Granda, Espa a). Paleont L Evol Mem Esp, **1**: 109~128
- Qiu Z X (邱占祥), 2000. Nihewan fauna and Q/N boundary in China. Quat Sci (第四纪研究), **20**(2): 142~154 (in Chinese with English summary)
- Qiu Z X (邱占祥), Deng T (邓涛), Wang B Y (王伴月), 2004. Early Pleistocene Mammalian Fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China. Paleont Sin (中国古生物志), New Ser C, **27**: 1~198 (in Chinese with English summary)
- Scharapov S, 1996. Sǎbelzahnkatzen (Mammalia: Carnivora: Machairodontinae) aus dem sp ǎten K ǎnozoikum Tadschikistans. Senckenbergiana lethaea, **76**: 251~257
- Schaub S, 1925. Ueber die Osteologie von *Machaerodus cultridens* Cuvier. Eclogae Geol Helv, **19**(1): 255~266
- Schaub S, 1934. Observations critiques sur quelques Machairodontid ǎ. Eclogae Geol Helv, **27**(2): 399~406
- Schultz C B, Martin L D, 1970. Machairodont cats from the early Pleistocene Broadwater and Lisco Local faunas. Bull Univ Nebraska State Mus, **9**(2): 33~38
- Teilhard de Chardin P, 1939. On two skulls of *Machairodus* from the Lower Pleistocene Beds of Choukoutien. Bull Geol Soc China, **14**: 235~256
- Teilhard de Chardin P, Leroy P, 1945. Les f ǎid ǎ de Chine. Pub Inst Geol, **11**: 1~58
- Teilhard de Chardin P, Prveteau J, 1930. Les mammif ǎes fossiles de Nihewan (Chine). Ann Pal ǎont, **14**: 1~134
- Turner A, 1987. *Megantereon cultridens* (Cuvier) (Mammalia, Felidae, Machairodontinae) from Plio-Pleistocene deposits in Africa and Eurasia, with comments on dispersal and the possibility of a New World origin. J Paleont, **61**(6): 1256~1268
- Viret M J, 1954. Le Loess a bancs durcis de St-Vallier et sa faune de mammif ǎes Villafranchiens. Nouv Archives Mus Hist Nat Lyon, **4**: 1~197
- Werdelin L, Lewis M E, 2000. Carnivora from the south Turkwel hominid site, Northern Kenya. J Paleont, **74**(6): 1173~1180
- You Y Z (尤玉柱), Liu H Y (刘后一), Pan Y R (潘悦容), 1978. Plio-Pleistocene deposits and mammalian faunas of Yuanmou Basin, Yunnan. Profes Pap Stratigr Paleont (地层古生物论文集), **7**: 40~67 (in Chinese with English summary)