

中国新第三纪中-小型猿类化石及其意义

潘悦容

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

摘 要

中国新第三纪中-小型猿类主要有早中新世江苏泗洪的双沟醉猿 (*Dionysopithecus shuanggouensis* Li, 1978) 和江淮宽齿猿 (*Platodontopithecus jianghuaiensis* Gu and Lin, 1983); 中中新世宁夏同心的占祥上猿, (*Pliopithecus zhanxiangi* Harrison, Delson and Guan, 1991) 和晚中新世云南禄丰的粗壮池猿 (*Laccopithecus robustus* Wu and Pan, 1984) 以及晚中新世甘肃武都的武都森林古猿 (*Dryopithecus wuduensis* Xue and Delson, 1988), 分为5属5种, 大致可归属于3个科: 原康修尔猿科 (*Proconsulidae*)、上猿科 (*Pliopithecidae*) 和猿科 (*Pongidae*), 这些种属可与非、欧洲同时期的种属相比较, 而亚洲其他地区如巴基斯坦、泰国和印度中新世时期零星牙齿的发现, 提供了狭鼻猴类向东亚迁移的例证并且与早-中中新世期间全球性海平面下降事件有关。中国小型猿类在中中新世早期呈现出与东非原康修尔猿类的系统关系, 到了中新世中期则呈现出与欧洲上猿类的系统关系并在晚中新世在云南地区进一步演化, 使之成为探讨长臂猿起源与进化的重要课题。

关键词 原康修尔猿科, 上猿科, 猿科, 中新世, 中国

50年代以前, 新第三纪中-小型猿类只在我国北方地区发现一些零星化石。1924年, 施罗塞记述了产自内蒙化德二登特晚中新世的一枚上臼齿, 命名为后生上猿 *Pliopithecus posthumus*。这枚 M^3 的齿冠磨耗很深, 但能看出有一个较壮的前尖和较小的后尖, 大的原尖和退化的次尖, 有一显著的齿带包围在原尖的前、后部 (Schlosser, 1924)。如此深的磨耗, 确实给鉴定工作带来不少困难以致于一些学者怀疑它可能不是灵长类 (Fleagle, 1984; Szalay and Delson, 1979), 但也有人把它和在印度 Haritarlyangar 地点发现的一枚左 M^3 归于同一个属 *Krishnapithecus posthumus* (Ginsburg et Mein, 1980)。

1946年, 步林记述过所谓“甘肃猴” (*Kansupithecus*), 标本为附 I_1-P_4 牙根和右 M_1 牙龈的下颌联合部 (T. b. 309) 和一枚残破的 M_2 (T. b. 557)。前者联合部下缘几乎延伸到 P_4 后面的下方, 有一颊孔。从齿根判断犬齿比门齿大得多, 与下前臼齿的尺寸略等, 步林认为这种新类型不在长臂猿或猴科线上而可能在人猿超科系统, 形态和尺寸较适合于上猿。由于标本保存欠佳, 没有多少基本特征被描述, 只是出于地层上的考虑, 暂不给它种名 (Bohlin, 1946)。Szalay and Delson (1979) 将它试放在不确定的上猿科 (*Pliopithecidae*)。尽管如此, 它的发现为后来在中国大陆特别是在西北地区寻找新材料提供了线索。

近20年来,新第三纪小型猿类的发现与研究有了长足的进展,江苏泗洪早中新世的双沟醉猿和江淮宽齿猿、宁夏同心中中新世的占祥上猿和云南禄丰晚中新世的粗壮池猿等的发现,根本上改变了亚洲小型猿类稀少的状况,也显示了中国在解决小型猿类起源与进化的重要性。

1 早中新世的小型猿类

1.1 双沟醉猿 (*Dionysopithecus shuangouensis* Li, 1978)

江苏泗洪中新世早期的双沟醉猿为亚洲有明确层位和形态特色新第三纪小型猿类的首次记录,材料为附有 M^1-M^3 残破的左上颌。另外,在安徽明光县花果山相当于双沟醉猿的层位收集到的一枚可能也属于同一种类的臼齿(M_3)化石。虽然材料不多,但无论从地理分布或化石的形态上对研究小型猿类的进化具有重要的意义。化石产自下草湾组泥岩之上,为一层灰白色泥质团块状的砾岩层,与它共生的哺乳动物群约47种,根据化石和区域性地层对比,时代为中新世早期,相当于欧洲陆相哺乳动物分期的Aragonian的早期(李传等,1983)。MN3-5(李传等,1984;邱占祥、顾玉珉,1986,1991;邱铸鼎等,1986;邱铸鼎,1987),约距今16-17百万年(Bernor,1988)。按现在的观点,MN1-5都被视为早中新世(邱占祥等,1990;Qiu and Qiu,1994)因而,泗洪动物群的时代应属于早中新世。

在形态上,双沟醉猿的上臼齿轮廓近方形,三个臼齿的大小与长臂猿类相似的 M^2 最大, M^1 略大于 M^3 。尺寸小于树猿(*Dendropithecus*)和上猿(*Pliopithecus*),结构较简单;三角座上的三尖呈丘形,彼此远离,由低长而显著的脊相连,三角凹深;次尖低且小于原尖,位置近舌侧;前窝小;齿带较树猿及上猿者弱,外齿带近于缺失; M^3 无后尖,次尖退化,位置向外呈两小串珠状尖, M^3 和其他猿类一样变异大,轮廓近于圆形,牙齿的次生沟脊等较多,结构较复杂(李传,1978)。双沟醉猿无论在形态上或尺寸上,与东非产自乌干达Napak早中新世的细猿(*Micropithecus clarki* Fleagle and Simons, 1978)相似。两属的建立只相差几个月。醉猿的材料只限于附三个臼齿的破上颌,缺少主要的头骨和骨骼材料,但从同一地点其他醉猿牙齿的形态上,两属之间也存在些差异(与Harrison交谈)。

1.2 江淮宽齿猿 (*Platodontopithecus jianghuaiensis* Gu and Lin, 1983)

江淮宽齿猿为江苏泗洪中新世早期的另一种猿类,材料为单个的3个上臼齿(M^1 、 M^2 、 M^3)和一枚 M_3 。臼齿低冠, M^3 的咬合面有皱纹;上臼齿的颊舌径大于近中远中径。上臼齿的舌、颊侧、下臼齿的颊侧有发育的齿带(顾玉珉、林一璞,1983)。齿尖呈丘形,齿冠的轮廓较上猿类圆,这些形态特征与东非早中新世的*Proconsul*类的牙齿较相似。不少学者建议把它放在原康修尔猿科(Proconsulidae,)(Fleagle,1984,1988,Harrison et al.,1991;潘悦容,1995)。由于材料限制,进一步的研究期待新材料的发现。

1.3 占祥上猿 (*Pliopithecus zhanxiangi* Harrison, Delson and Guan, 1991)

1986年,邱占祥和关键报道了宁夏同心中中新世(相当于通古尔早期)一枚左 M_2 (BPV.261)订名为上猿属未定种(*Pliopithecus* sp.)。这枚下臼齿尺寸大,下次小尖大且较靠唇侧、与下次尖和下原尖几乎呈一直线,有不封闭的“上猿三角”,其时代相当于欧洲的陆相哺乳动物带MN7(邱占祥、关键,1986)。1991年,Harrison等又报道了产自同一地区的上猿新材料。正型标本为一具变形的部分头骨(BPV-1021),附左P-M和右P-M及

左 I^1-C 和 P^3 的齿槽。单个左 M_2 (BPV. 261) (邱占祥等, 1986); 附左 M^2-M^3 和右 P^4-M^3 部分头骨的上颌骨 (BPV. 1022), 附 $C-P^4$ 的右上颌, 保留了 M^1 的齿根和部分 I^1 、 I^2 和 M^3 的齿槽 (BPV. 1023); 附 P^3-M^3 的左上颌 (BPV. 1024)。此外, 还有两件地点不祥的附 M_1-M_3 的右下颌和一枚右 M_2 (BGN)。订名为占祥上猿 (*Pliopithecus zhanxiangi*)。依 Harrison 等研究, 占祥上猿为一种大型的上猿类, 头骨和牙齿尺寸相当于白眉长臂猿 (*Hyllobates hoolock*)。从 M_1 到 M_3 尺寸递增, 上犬齿相对低冠和粗壮, 上颊齿很宽并有发育的齿带, 上、下颊齿的咬合面有发育的次生皱纹。在头骨标本中, 蝶骨大翼上的卵圆孔前缘位于蝶骨体的范围内而不像许多高等灵长类一样位于球状面上。近中缘由岩部支撑。同心上猿的头骨和牙齿所表现出与欧洲上猿相似的形态说明上猿科的成员, 在欧洲出现的时候就很快地扩散到了亚洲东部。早中新世的原康修尔猿类也同样存在类似的情况。这似乎暗示了早期狭鼻猴类存在两种主要的适应性。而欧亚的上猿类当它们以最初形态出现时就达到了高度的分歧(欧洲上猿属的3个种类和中国的一个种类以及欧洲的一种 *Crouzellinae*) 并且向各个地区辐射, 同时, 在群体和集团之间的相互混合已经在欧洲以外的地区形成(可能在非洲)。上猿类是否同时从欧洲/ 西亚进入东亚如他们到达西欧一样还不清楚。上猿类和原康修尔猿类在欧、亚迄今已知还没有同时出现在一个遗址里(当然也包括非洲), 表明这两个群体有不同的生态类型。东非和东亚的原康修尔猿类都有效地出现在局限的热带或亚热带森林和林地环境, 而欧亚的上猿类却栖息在较北地区温暖的林地环境, 欧洲中中新世的上猿类比 *Crouzellinae* 亚科更普遍, 但在晚中新世的亚洲却更罕见 (Harrison *et al.*, 1991)。

2 晚中新世的中、小型猿类

2.1 粗壮池猿 (*Laccopithecus robustus* Wu and Pan, 1984)

云南禄丰的粗壮池猿与禄丰古猿 (*Lufengpithecus lufengensis*) 共生, 为迄今新第三纪时代最晚的小型猿类(约800万年, 相当于欧洲的 MN 11), 无论从地史分布和地理位置上都具有重要的意义。它发现在云南省, 与现生长臂猿的分布趋同, 而在形态上又介于欧洲中一晚中新世的上猿和现生长臂猿之间(吴汝康等, 1984, 1985; Pan, 1988), 为探讨长臂猿的起源, 扩大了新的认识。

池猿的材料有一具受压而变形的头骨包括完整的颜面部、部分额骨和完整的上齿系; 若干上、下颌骨和单个牙齿以及一段第五小指骨。池猿的个体相当于合趾猿约10—12公斤¹⁾; 犬齿呈明显的性别差异, 雄性的犬齿高大而粗壮, 雌性者却短得多 (Pan *et al.*, 1989); 池猿的门齿相对地短、宽, 与上臼齿比较上前臼齿较其他的小型猿类大; 上臼齿的轮廓呈方形, 舌齿带欠发育。像上猿一样 M^3 不缩小, 上臼齿的颊齿带发育。雄性的 P_3 呈扇形, 雌性者较短; P_4 延长、臼齿化。下臼齿的颊侧齿带弱, M_3 延长。下颌骨较高, 联合部延伸到 P_3 后半部的底部。面部较短, 鼻部短而宽, 眶间距宽。而池猿在某些特征上也有别于上猿如下臼齿的齿带弱; 上臼齿的舌齿带不发育, 在一些标本中只出现在原尖的前部; 咬合面上缺少釉质褶皱等也正是池猿与现生长臂猿的相似之处。由于上猿的头骨和牙齿的某些性状与现生长臂猿有一定的相似性, 一些学者曾一度把它放在长臂猿类的祖先线上 (Hürzeler, 1954,

Frisch, 1973) 但上猿的骨骼保留了阔鼻猴类的许多特征, 同时也缺少现生长臂猿的某些形态特征, 至于上猿的肢骨表现出与长臂猿类相似的性状表明这种猿类无疑是攀援的高等灵长类而且能与不具备抓握能力尾巴的蜘蛛猴作比较 (Zapfe, 1958、1960、1961; Simons and Fleagle, 1973), 上猿保留的一些特征也表明它比现生的狭鼻猴类更加原始。这样, 上猿在长臂猿祖先线上的地位产生了疑问 (Simons, 1972; Harrison, 1982; Fleagle, 1984)。然而, 池猿的头骨和牙齿似乎比上猿更相似于现生长臂猿。有趣的是池猿的第五指骨 (PA、1119), 选择九项直线测量项目与 M^1 的近中远中长度的相关系数都是有意义的, 而且落在现生长臂猿的范围内, 骨壁的轮廓与厚度在腹、侧面透视结果明显地与合趾猿 (*Hylobates syndactylus*) 相似, 前面的骨干最大弯曲处和骨腔中稍卷曲这一长臂猿的特征 (Susman, 1976), 因此, 粗壮池猿的第五小指骨表现出一系列与攀援和悬吊有关的特征如骨干的旋转、腹面弯曲、明显弯曲的边缘, 深的转子髁和一显著的颞上边缘。此外, 第五指骨还显示出与现生长臂猿相似的混合特征包括不对称的弯曲边, 远中骨干的横凹和厚的骨壁。在池猿和上猿之间尽管存在许多牙齿和头骨上的相似性, 但池猿的指骨形态表现出许多与现生长臂猿相似的特征特别是合趾猿 (Meldrum and Pan, 1988)。另外, 池猿是迄今已知新第三纪小型猿类的最晚记录, 同时又发现在现生长臂猿的栖息地云南省, 而其肢骨形态又不同于欧洲上猿的同类肢骨 (Begun, 1988) 而更相似于现生长臂猿。因此, 池猿肢骨的发现与研究, 其意义在于补充了化石记录中研究长臂猿起源的重要信息。就现在的情况来说, 材料有限, 同时也缺少关键性的上肢骨材料; 在晚中新世和更新世之间还有很大一段缺环, 这一时期的化石才是解决问题的关键。顺便提及的是比禄丰时代稍晚的元谋小河古猿地点, 近年描述一种与元谋古猿共生的小型猿类: 元谋进步滇猿 (*Dianopithecus progressus* Pan, 1996), 实际上是元谋古猿的乳齿, 其尺寸与大型古猿的牙齿尺寸悬殊, 而与小型猿类的牙齿尺寸相当; 在形态上与其恒齿的结构也差别很大。在此予以修正, 取消元谋滇猿的属种名和池猿未定种 (*Laccopithecus* sp.) (潘悦容, 1996、1997; Pan, 1997)。但在元谋古猿遗址中, 也不排除其他小型猿类存在的可能性。

2.2 武都森林古猿 (*Dryopithecus wuduensis* Xue and Delson, 1988)

产自甘肃省武都县龙家沟, 化石采自紫红色砂质泥岩层, 依哺乳动物群初步研究, 地质时代为晚中新世, 代表林地和草原镶嵌的生态类型, 其时代可与欧洲的 Turolian、印度—巴基斯坦西瓦立克的 Nagri 带或中国云南禄丰古猿的时代相比 (薛祥熙等, 1988; Xue and Delson, 1989)。材料为一具附残破的完整齿列的左下颌体及下部 1/3 上升支、 P_4 之前的右下颌体。除左前臼齿保存较好外, 其他的牙齿几乎全遭损坏。联合部内面的上、下横圆枕发育和有一颊舌肌窝, 为一种小型的森林古猿 (编号: 47 Wdool) (薛祥熙等, 1988)。虽然原作者将它归于森林古猿属, 由于牙齿损坏严重, 影响观察齿尖上一些关键性的形态特征。但其下颌体高大, 比云南禄丰晚中新世的粗壮池猿下颌体高, 为一种中等尺寸的猿类。

3 其他亚洲中新世小型猿类

在亚洲的其他地区的中新世时期, 有些零星牙齿的发现。1978年, Chopra 报道了印度西瓦立克 Haritalyagar 地点 Nagri 层的一枚小型猿类的左 M^3 (PUA 950-69), 被归于上猿属的一个新种 (*Pliopithecus krishnai*)。与它共生的灵长类有森林古猿类 (*dryopithecine*) 和

种兔猴灵长类 (*Indroloris*) (Chopra, 1978; Gingerich and Sahni, 1979)。这枚臼齿的齿冠较短而宽, 近中远中长为5.7毫米, 唇舌宽为7.05毫米, 其尺寸落在长臂猿的范围内。原尖有些圆, 舌齿带中等发育包围在原尖近中侧的一半处。齿带的发育程度和唇舌侧延长的咬合面被认为是进步特性 (Chopra, 1978; Chopra and Kaul, 1979)。由于材料太少, 只限于一枚臼齿, 而 M^3 在猿类中为易变的牙齿, 性质不稳定。另外, 该文对上猿类颊齿发育的特性未描述, 这枚牙齿又与森林古猿共生, 而大型猿类的乳齿常常困扰着小型猿类的鉴定。但有的学者把它提升为新属 (*Krishnapithecus krishnaii*) (Ginsburg et Main, 1980)。

1987年, Berry 等描述了一枚 M^1 (GSP 24307) 产自 Y. 592地点, 在巴基斯坦北部的 Kamliial 组, 古地磁测定为距今16.1百万年前。次年, Bernor 等 (1988) 又报道了产自巴基斯坦南部 Sind 的 Manchar 组的三枚狭鼻猴类新材料: 一枚刚萌出的上犬齿 (GSPS-76), 产自 S_2 地点, 标本保留了完整的齿冠, 尺寸小, 有舌齿带; 一枚左 P^4 (H-GSP8114/3690) 和右 M_1 (H-GSP 8114/609)。 P^4 的舌齿尖较圆, 舌齿带狭而圆, 在舌尖的周围呈现出很发育的远中舌边缘。 M_1 为一枚未萌出齿槽的牙齿, 呈现出釉质褶皱, 齿尖低而圆。这些新标本的生物地理和共生的动物群与 Kamliial 组的动物群相当, 古地磁年代测定为距今17—16百万年前 (Johnson et al., 1985), 相当于 MN 4 (Orleanian) 接近于早/中中新世的界线。从形态和尺寸上被归于醉猿 (*Micropithecus* sp.), 这种归类基于巴基斯坦和江苏泗洪的地质时代相当 (Berry et al., 1987 Bernor et al., 1988) 但从其上臼齿的形态来看, 巴基斯坦的标本轮廓较圆, 更像东非的细猿 (*Micropithecus*), 而醉猿的臼齿齿冠更呈方形 (Pan, 1994)。另外, Harrison (1989) 建立的细猿一新种 (*Micropithecus leakeorum*) 就产自肯尼亚 Maboko 岛的中中新世地点 (距今15—16百万年前), 表明细 这一属可以延续到中中新世较江苏泗洪稍晚的时代。近年来, 亚洲小型猿类的地理分布又有了新的线索, Suttethorn et al. (1990) 报道了泰国北部 pong 盆地 Ban San Khlang 地点中中新世的一枚左 M_1 (TF2451), 订名为 *Dendropithecus orientalis* (东方树猿), 它以尺寸小, 下次小尖中等发育且较位于齿冠侧面, 颊齿带较发育, 三角座明显小于跟座的特点区别于其他种类 (Suttethorn et al., 1990) 这枚 M_1 的尺寸 (长: 5.85毫米, 宽: 4.9毫米) 相当于细猿 M_2 的大小。上述的这些材料只限于少量的单个牙齿, 一些种属的建立期待今后有更多的材料来证实。它们发现的意义在于生物年代和生物地理上, 在早—中中新世期间 (约距今16—17百万年前) 与全球性的海平面下降事件有关 (Barry et al., 1985)。狭鼻猴类从非洲通过阿拉伯、印度—巴基斯坦、泰国扩大到东亚, 非洲动物群迁入亚洲南部并扩大到东亚。

4 结 论

(1) 中国新第三纪的小型猿类最早记录为 Schlosser (1924) 报道的内蒙二登特的后生上猿 (*Pliopithecus posthumus*) 相当于保德期, 时代为晚中新世。由于牙齿严重磨耗, 不少学者提出质疑。而 Bohlin (1946) 报道的“甘肃猴” (“*Kansuaptithecus*”), 其形态接近于高等灵长类, 时代可能为中中新世, 由于下颌骨和牙齿破损, 种属难以确定, 层位上也有疑问。虽然受材料的限止, 但是早期的发现为中国寻找新第三纪的小型猿类提供了线索。

(2) 中新世早期与东非原康修尔猿科的系统关系: 中新世早期中国的小型猿类地点以江苏泗洪为代表, 已报道的有两种猿类¹⁾: 一种是双沟醉猿 (*Dianysopithecus shuagouensis*), 尺寸和形态可与东非早-中中新世的细猿 (*Micropithecus*) 相对比, 为尺寸最小的一种小型猿类 (体重约3.3公斤²⁾) 尺寸较现生长臂猿小得多, 上臼齿的形态与现生长臂猿有某些相似性, 但时代较早 (约距今16—17百万年前, 相当于欧洲的 MN3-5), 缺少肢骨材料。另一种尺寸大的江淮宽齿猿 (*Platodontopithecus jianghuaiensis*) (体重约15公斤²⁾), 低冠齿, 齿带发育, 其形态与系统关系追溯到东非的原康修尔猿 (*Proconsul*)。泗洪的两种小型猿类通常被归于原康修尔猿科 (*Proconsulidae*) (Fleagle, 1988等)。东非的这一科包括六个属, 早-中中新世, 在乌干达和肯尼亚境内。在早中新世时期, 一些属很快地沿着阿拉伯, 印度-巴基斯坦、泰国扩大到东亚, 至少小尺寸的一些属种像细猿 (*Micropithecus*) 之类的化石在巴基斯坦、泰国同时期的地层里发现, 提供了狭鼻猴类从东非迁徙到东亚 (如江苏泗洪) 的例证, 并且与早-中中新世期间全球性海平面下降的事件有关。对东非和亚洲之间动物群交流, 灵长类动物群的迁徙和古生态的研究都具有重要的意义。

(3) 中中新世时期与欧洲上猿科的系统关系: 在中中新世早期继江苏泗洪之后, 中国的小型猿类呈现出与欧洲的上猿科的系统关系, 以宁夏同心中中新世的占祥上猿 *Pliopithecus zhanxiangi* 为代表, 有八件头骨-牙齿标本, 依哺乳动物群研究, 其年代约距今15百万年前, 早Tungurian期, 广义的可与欧洲的 Sansan (早Astararian期, MN6) 上猿地点的时代作对比 (Harrison *et al.*, 1991), 同心上猿的头骨和牙齿所表现出与欧洲 Sansan 的上猿 (*Pliopithecus antiquus*) 相似的形态表明上猿科的成员, 当它们在欧洲以最初的形态出现时就很快地扩散到了亚洲。上猿科 (*Pliopithecidae*) 广布在欧洲中-晚中新世的十几个遗址里, 包括两亚属7个种, 以匈牙利卢多巴尼亚上猿的时代最晚, 相当于 Vallesian 期, MN9, 宁夏同心的占祥上猿为亚洲时代最早的上猿类, 也是欧洲中中新世动物群进入亚洲的例证, 对研究中中新世时期欧、亚动物群之间的交流都很有意义。

(4) 晚中新世时期小型猿类在中国的演化: 中中新世早期 (约距今16—17百万年前) 原康修尔猿科的一些成员由东非进入中国, 随后, 约距今15百万年前的中中新世另一支小型猿类上猿类由欧洲进入中国大陆并得到了发展。到了晚中新世 (约距今800万年前) 小型猿类在中国演化以云南禄丰的粗壮池猿 (*Laccopithecus robustus*) 为代表, 池猿为合趾猿大小的猿类, 材料较丰富有头骨、上、下颌和若干单个牙齿以及一段第五小指骨。头骨和牙齿的形态介于上猿类和现生长臂猿之间, 为迄今已知新第三纪小型猿类的最晚记录, 又发现在现生长臂猿的栖息地云南省。虽然它的牙齿和头骨与欧洲的上猿类有一定的相似性, 但池猿的指骨与上猿的同类肢骨不同而与合趾猿有更多的相似性。基于上述的形态特点, 有的学者推测: 如果上猿科的某些成员是现生长臂猿祖先的话, 那么它应该是逐渐增大体型去适应臂行, 然后再体型变小, 池猿可作为化石长臂猿。如果它不是上猿类的话, 它就是化石长臂猿, 那么, 池猿应该是约在15百万年前从亚洲大型猿类线上分出, 朝臂行发展和逐渐缩小

1) 雷次玉 (1985) 报道了江苏泗洪中中新世的三种猿类: 天岗湖长臂猿 (*Hyllobates tianganhuensis*)、王氏上新猿 (*Pliopithecus wangi*) 和泗洪森林古猿 (*Dryopithecus sishongensis*) 已被归入双沟醉猿 (*Dianysopithecus shuagouensis*) 和宽齿猿 (*Platodontopithecus*) (Bernor *et al.*, 1988; Harrison *et al.*, 1991);

体型和性别差异 (Tyler, 1993)。要解决这一关键性的问题, 期待头后骨骼特别是上臂骨的发现和上新世时期新材料的发现, 联想到古脊椎动物学家对北美新第三纪啮齿类研究, 在晚中新世—上新世时期的早 Hemphillian 事件 (距今 8.5—6.7±0.5 百万年前) (Repenning, 1987)。对这一时期禄丰池猿的形态变化是值得关注的。

笔者感谢日本京都大学灵长类研究所国松丰博士对元谋古猿地点的进步滇猿 (*Dianopithecus progressus*) 的修正提出宝贵意见, 同时也感谢加拿大多伦多大学人类学系 Begun D. 博士和日本京都大学灵长类研究所高井正成博士, 在他们访华时对元谋标本进行有益的讨论。本项目为中国科学院特别支持费 (980401) 资助。

参 考 文 献

- 李传 . 1978. 江苏泗洪中新世长臂猿类化石. 古脊椎动物与古人类, 16 (3): 187—192.
- 李传, 林一璞, 顾玉珉等. 1983. 江苏泗洪下草湾中新世脊椎动物群. 古脊椎动物与古人类, 21 (4): 313—327.
- 李传, 吴文裕, 邱铸鼎. 1984. 中国陆相新第三系的初步划分与对比. 古脊椎动物学报, 22 (3): 163—178.
- 吴文裕. 1986. 江苏泗洪下草湾中新世脊椎动物群——4. 睡鼠科 (哺乳纲, 啮齿目). 古脊椎动物学报, 24 (1): 32—42.
- 吴汝康, 潘悦容. 1984. 云南禄丰晚中新世的长臂猿类化石. 人类学学报, 3 (3): 185—194.
- 吴汝康, 潘悦容. 1985. 禄丰粗趾池猿头骨的初步观察——兼论池猿的系统关系. 人类学学报, 4 (1): 7—12.
- 邱占祥, 关键. 1986. 宁夏同心发现的一颗上猿牙齿. 人类学学报, 5 (3): 201—208.
- 邱占祥, 顾玉珉. 1986. 江苏泗洪下草湾中新世脊椎动物群——3. 两种肉食类化石: *Semigenetta Pseudaelurus*. 古脊椎动物学报, 24 (1): 20—31.
- 邱占祥, 邱铸鼎. 1990. 中国晚第三纪地方哺乳动物群的排序及其分期. 地层学杂志, 14 (4): 241—260.
- 邱占祥, 顾玉珉. 1991. 江苏泗洪下草湾中新世脊椎动物群——8. *Dorcatherium* (Tragulidae, Artiodactyla). 古脊椎动物学报, 29 (1): 21—38.
- 邱铸鼎. 1987. 江苏泗洪下草湾中新世脊椎动物群——7. 山河狸科 (哺乳纲, 啮齿目). 古脊椎动物学报, 25 (4): 283—296.
- 邱铸鼎, 林一璞. 1986. 江苏泗洪下草湾中新世脊椎动物群——5. 松鼠科 (哺乳纲, 啮齿目) 古脊椎动物学报, 24 (3): 195—209.
- 顾玉珉, 林一璞. 1983. 记江苏泗洪首次发现森林古猿类化石. 人类学学报, 2 (4): 305—314.
- 雷次玉. 1985. 中国江苏中新世古猿类的研究. 中国地质学报, 59: 17—24.
- 薛祥煦, Eric Delson. 1988. 中国甘肃森林古猿一新种. 科学通报, 6: 449—453.
- 潘悦容. 1995. 中国发现的化石灵长类. 见: 夏武平等主编. 灵长类研究与保护. 北京: 中国林业出版社, 99—105.
- 潘悦容. 1996. 云南元谋小河地区古猿地点的小型猿类化石. 人类学学报, 15 (2): 93—104.
- 潘悦容. 1997. 灵长目. 见: 和志强主编. 元谋古猿. 昆明: 云南科技出版社, 120.
- Barry JG, Johnson NM, Raza SM *et al.* 1985. Neogene mammalian fauna change in southern Asia: correlations with climatic, tectonic and eustatic events. *Geology*, 13: 637—640.
- Barry JC, Jacobs LL, Kelley J. 1987. An early middle Miocene catarrhine from Pakistan with comments on the dispersal of catarrhine into Eurasia. *J Hum Evol*, 15: 501—508.
- Begun DR. 1988. Catarrhine phalanges from the Late Miocene (Vallesian) of Rudabanya, Hungary. *J Hum Evol*, 17: 431—438.
- Bernor RL, Flynn LJ, Harrison T *et al.* 1988. *Dionysopithecus* from southern Pakistan and the biochronology and biogeography of early Eurasian catarrhines. *J Hum Evol*, 17: 339—358.
- Bohlin B. 1946. The fossil mammals from the Tertiary deposit of Taben-Buluk western Kansu. *Pal Sin*, n. s. c. (8b) 1—259.

- Chopra SRK. 1978. New fossil evidence on the evolution of Hominoidea in the Sivalik and its bearing on the problem of the evolution of early man in India. *J Hum Evol*, 7: 3—9.
- Chopra SRK, Kaul S. 1979. A new species of *Pliopithecus* from the Indian Sivalik. *J Hum Evol*, 8: 475—477.
- Fleagle JG. 1984. Are there any fossil Gibbons? In: Preuschoft H *et al.* eds. *The Lesser Apes. Evolutionary and Behavioral Biology*. Edinburgh: Edinburgh University Press, 431—447.
- Fleagle JG. 1988. *Primate Adaptation and Evolution*. Inc San Diego: Academic Press, 1—186.
- Fleagle JG, Simons E L. 1978. *Micropithecus clarki*, a small ape from Miocene of Uganda. *Am J Phys Anthropol*, 49: 427—440.
- Frisch JE. 1973. The hylobatid dentition. *Gibbon and Siamang*, 2: 56—95.
- Gingerich PD, Sahni A. 1979. *Indraloris* and *Sivaladapis*: Miocene adapid primates from the Siwaliks of India and Pakistan. *Nature*, 279: 415—416.
- Ginsburg L et Mein P. 1980. *Crouzelia rhodanica* nouvelle espèce de Primate catarrhinien et essai sur la position systématique des Pliopithecidae. *Bull Mus Nat Hist Naturel, Paris, Ser 4*, 2: 57—85.
- Harrison T. 1982. Small bodied apes from the Miocene of East Africa. ph. D. Thesis. London: University of London Press.
- Harrison T. 1989. A new species of *Micropithecus* from the middle Miocene of Kenya. *J Hum Evol*, 18: 537—557.
- Harrison T, Delson E, Guan Jian. 1991. A new species of *Pliopithecus* from the middle Miocene of China and its implication for early catarrhine zoogeography. *J Hum Evol*, 21: 329—361.
- Hürzeler J. 1954. Contribution à l'adontologie et la phylogénese du genre *Pliopithecus*. *Ger vais. Ann Paléontol*, 40: 5—63.
- Johnson NM, Stix J, Tauxe L *et al.* 1985. Paleomagnetic chronology, fluvial processes and tectonic implications of the Sivalik deposits near Chinji Village, Pakistan. *J Geol*, 93: 27—40.
- Meldrum JJ, Pan Yuerong. 1988. Manual proximal phalanx of *Laccopithecus robustus* from the latest Miocene site of Lufeng. *J Hum Evol*, 17: 719—732.
- Pan Yuerong. 1988. Small fossil primates from Lufeng, a latest Miocene site in Yunnan Province, China. *J Hum Evol*, 17: 359—366.
- Pan Yuerong. 1994. Recent discoveries of fossil non-human hominoids in China. In: Thierry B *et al.* *Current Primatology Selected Proceeding of the XIVth Congress of the International Primatological Society. Vol. 1, Ecology and Evolution*. Strasbourg, France: University Louis Pasteur, 285—294.
- Pan Yuerong. 1997. Evolutionary changes in small apes from Lufeng, Yuanmou, Yunnan, China. In: Jablonski N ed. *The Changing Face of East Asia during the Tertiary and Quaternary. Proceedings of the fourth Conference on the Evolution of the East Asian Environment*. Hong Kong: Centre of Asian Studies. The University of Hong Kong, 423—429.
- Pan Yuerong, Waddle DM, Fleagle JG. 1989. Sexual dimorphism in *Laccopithecus robustus*: a late Miocene hominoid from China. *Am Phys Anthropol*, 79: 137—158.
- Repenning GA. 1987. Biochronology of the microtine rodents of the United States. In: Woodburne MO ed. *Cenozoic Mammals of North America*. Berkeley: University of California Press.
- Schlosser M. 1924. Fossil primates from China. *Pal Sin C*, 2: 1—16.
- Simons EL. 1972. *Primate Evolution. An introduction to man's place in nature*. New York: Macmillan Publishing Co. Inc.
- Simons EL, Fleagle JG. 1973. The history of extinct gibbon-like primates. *Gibbon and Siamang*, 2: 121—148.
- Tyler DE. 1993. The evolutionary history of the gibbon. In: Jablonski NG *et al.* eds. *Evolving Land Seapes And Evolving Biotas Of East Asia Since The Mid-Tertiary. Proceedings of the Third Conference on the Evolution of the East Environment*. Hong Kong: Centre of Asian Studies. The University of Hong Kong, 228—240.
- Susman RL. 1976. Functional and evolutionary morphology of hominoid manual rays. II—V, ph. D, Dissertation, University of Chicago Press.

- Suteethorn V, Buffetaut E, Buffetaut-Tong H *et al.* 1990. A hominoid locality in the Middle Miocene of Thailand. *C R Acad Sci Paris*, 311. Serie II, 1448—1454.
- Szalay FS, Delson E. 1979. Evolutionary history of the primates. New York: Academic Press.
- Xue Xiangxu, Delson E. 1989. A new species of *Dryopithecus* from Gansu, China. *Chinese Science Bulletin*, 34: 223—229.
- Zapfe H. 1958. The skeleton of *Pliopithecus (Epipliopithecus) vindobonensis* Zapfe & Hürzeler. *An J Phys Anthropol*, 16: 441—455.
- Zapfe H. 1960. A new fossil anthropoid from Miocene of Austria. *Curr Anthropol*, 1: 428—429.
- Zapfe H. 1961. Die Primatenfunde aus der Miozäne Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinska Nova Ves), Tschechoslowakei. *Mem Suisses Pal*, 78: 5—293.
- Zhanxiang Qiu and Zhuding Qiu. 1995. Chronological sequence and subdivision of Chinese Neogene Mammalian faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 116: 41—70.

MIDDLE-SMALL BODIED APES FROM NEOGENE IN CHINA AND THEIR SIGNIFICANCE

Pan Yuerong

(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica, Beijing 100044*)

Summary

Middle-Small bodied apes from Neogene, China mainly include the *Dionysopithecus shuangouensis* Li, 1978 and the *Platodontopithecus jianghuaiensis* Gu and Lin, 1983 from Sihong, Jiangsu, Early Miocene, the *Pliopithecus zhanxiangi* Harrison, Delson, Guan, 1991 from Tongxian, Ningxia, Middle Miocene and the *Laccopithecus robustus* Wu and Pan, 1984 from the Lufeng, Yunnan, Late Miocene as well as the *Dryopithecus wuduensis* from Wudu, Gansu, Late Miocene. In addition, *Pliopithecus p osthumus* Schlosser, 1924 from Inner Mongolia, which is the heavily worn upper molar and *Kansupithecus Bohlin*, 1946 from Gansu, which is part of mandible, are dubious in the morphology and age. It may apply a clue for the fossil anthropoid in the northwest of China.

The *Dionysopithecus shuangouensis* is represented by a left maxillary fragment with $M^1 - M^3$. It can be compared with *Micropithecus* from Early Miocene, East Africa in size and some morphological features. Also *Platodontopithecus jianghuaiensis* is only represented by five isolated molars. The dental morphology shows some features similar to Proconsulid from East Africa. Therefore, the Sihong catarrhines appear to be closely related to proconsulidae from the early Miocene of East Africa. In addition, several proconsulid isolated teeth (*Dionysopithecus* sp.) from the Kamli Formation of northern Pakistan and the Manchar Formation of southern Pakistan in Early/Middle Miocene (*Dionysopithecus* sp.) support a relation of East Africa. The *Dionysopithecus* sp. is supported by the approximate contemporary of the Sihong (Early Miocene). The upper molars of the *Dionysopithecus shuangouensis* appear more square lingual margin than that of *Micropithecus*. Meanwhile,

the *Micropithecus leakeyorum* Harrison, 1989 from the Maboko, Kenya indicated that this genus can be extended to Middle Miocene. We expect more materials to be found. Present evidence suggests the association with the major sea level low stand events at 17—16Ma.

Following the Sihong catarrhines, the *Pliopithecus zhanxiangi* which includes 8 cranio-dental specimens has been recovered from the Tongxian, Ningxia in Middle Miocene (about 15 Ma, Tunggurian), MN 6. The discovery of *P. zhanxiangi* had been conformed that the Pliopithecid had been extended into Asia during the early Middle Miocene soon after earliest appearance in Europe. Small-sized ape is closely related to European pliopithecids during Middle Miocene and evolved in the Miocene in Yunnan province where extant hylobatids exists. By the way, the main morphological features of the *Dianopithecus progressus* Pan, 1996 from the Yuanmou hominoid site, which is described recently, are based on the materials that could be the milk teeth of great ape. The assessment has been suggested to be called off.

The *Laccopithecus robustus* Wu and Pan, 1984 is known from 90 specimens including a partial cranium, mandibles, maxillae and numerous isolated teeth as well as a proximal phalanx. *Laccopithecus* is similar to European pliopithecines and some morphological features and to *Hylobates concolor* and *H. syndactylus* in other aspects of its dental and cranial morphology. But the proximal phalanx of *Laccopithecus* shows a number of features associated with grasping and manual suspension. In addition, the phalanx displays a combination of features that are similar to extant hylobatids, including asymmetry of the flexor ridges and transverse concavity of the ventral surface of the distal shaft and thick cortices (Meldrum and Pan, 1988). According to features above, Tyler (1993) analyses that if a member of the pliopithecidae were the ancestor of extant hylobatids, it would have had grown large, became adapted to brachiation and then grown small again. If it is not a pliopithecid then it would be a fossil hylobatid. It would have had to have separated from the Asian great ape lines approximately 15 Ma and developed full brachiation, and undergone a reduction in body size and dental sexual dimorphism (Tyler, 1993). With relation to the study of Tertiary rodents in North America that has brought to light two events during the late Miocene—Pliocene period: (1) An early Hemphillian event $8.5—6.7 \pm 0.5$ Ma ago and (2) Late Hemphillian event $6.7 \pm 0.5—4.8 \pm 0.2$ Ma (Repenning, 1987). This would suggest that the Lufeng period corresponds to the Early Hemphillian event (Pan, 1997). What is worthy to note is the morphological change of the *Laccopithecus robustus*.

I am very grateful to Dr. Yutake Kunimatsu from the Primate Research Institute, Kyoto University for his kindly suggestion to the review of the *Dianopithecus progressus* and I am also grateful to Dr. David Begun from the Department of Anthropology, University of Toronto, Canada and Dr. Takai Masanaru from the Primate Research Institute, Kyoto University to discuss the materials from the Yuanmou when they visited IVPP, Beijing.