

# 禄丰西瓦古猿和腊玛古猿的 关系及其系统地位

吴汝康 徐庆华 陆庆五

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

**关键词** 禄丰;西瓦古猿;腊玛古猿;同种二形

## 内 容 提 要

本文对十年来采集的禄丰腊玛古猿和西瓦古猿化石进行阶段性研究,对这两类古猿的关系及其系统地位提出进一步的看法:禄丰腊玛古猿和西瓦古猿在形态上表现出同种二形的性质,因此它们是同一个种的雌雄个体,它们的学名被修订为禄丰西瓦古猿(*Sivapithecus lujiengensis*);禄丰标本的有些特征不同于同时代的其他古猿,而相似于南方古猿和非洲猿类,因此它们可能是向南方古猿和非洲猿类方向进化的一个代表类型。

云南禄丰古猿化石地点从1975年被发现以来已有十年了。在此期间,由中国科学院古脊椎动物与古人类研究所和云南省博物馆联合组成的发掘队先后在这个化石地点进行了九期发掘,采集到大量的古猿和其他哺乳动物化石,以及软体动物和植物化石。

古猿化石计有:

腊玛古猿的颅骨3个,下颌骨5个,颅骨破片4件,上、下颌骨破片19件,上、下齿列22件和单个牙齿329个,以及指骨2根。

西瓦古猿的颅骨2个,下颌骨5个,颅骨破片2件,上、下颌骨破片22件,上、下齿列7件和单个牙齿321个,以及肩胛骨和锁骨各一块。

近十年来,随着世界各地新化石的发现和研究的深入,以及分子人类学的进展,科学家们对腊玛古猿和西瓦古猿之间的关系及其系统地位提出了各种不同的见解,引起了激烈的争论。有人保持传统的观点,认为腊玛古猿是人类的最早祖先,而西瓦古猿则是现代大猿类的共同祖先。有人主张这两类古猿都属猿的系统。还有人提出两者都属人的系统。目前,这些争论方兴未艾,各派观点相持不下,其根本原因是由于缺乏具有足够说服力的化石证据。

禄丰发现的古猿化石无论从量和质上都大大地超过世界其他地区发现的古猿标本。它们为探讨人类起源理论提供了重要根据,因此受到了国际学术界的重视。

在过去几年中,随着禄丰古猿重要化石的发现和研究的进展,我们已发表过几篇论文,提出过一些初步的看法。本文对十年来累积的禄丰古猿材料作一阶段性研究,并对禄

丰腊玛古猿和西瓦古猿之间的关系及其系统地位提出进一步的看法。

禄丰的古猿标本按过去的鉴定分为两个类型：腊玛古猿和西瓦古猿。近年来我们在文章中倾向于把它们看作为同一类型的雌雄个体，在本文的讨论中我们肯定了这种看法。但是为了描述、比较和讨论的方便，也为了便于读者理解，因此在本文中我们仍延用过去的叫法，来进行描述和比较。

## 一、 颅 骨

关于颅骨的形态，过去我们对西瓦古猿的描述较多，对腊玛古猿的较少，也较零星，这里我们将对腊玛古猿颅骨作比较系统的描述，对西瓦古猿颅骨作简略的描述，以便读者对这两类古猿的形态有一个完整的印象，并作为后面比较和讨论的根据。

### (一) 腊玛古猿颅骨的特征

禄丰腊玛古猿颅骨保存较完整的只有 PA 677 标本(吴汝康等,1981,1983; Wu and Xu, 1985)，因此把它作为形态描述的主要依据。

总的来说，禄丰腊玛古猿颅骨形态比较纤细，尺寸也较小。它的重要特点之一是颞脊比较弱，左右分离，呈弧形。从 PA 677 颅骨可以看出，两侧颞脊起始于眶上脊外侧端的后缘，平行向中移行，至眶上脊中部突然向后转折，到颅顶中部两脊趋近，随后又逐渐分开。颞脊的后部情形，我们可以从 YV 652 颅骨上看出。这个颅骨保存了大部分枕骨和顶骨，它的颞脊中段与 PA 677 颅骨的相似，两侧颞脊趋近后，又逐渐分开，后段呈纤细的波纹向后外弯曲，大概在距枕外隆凸较远处与项脊合并。

禄丰腊玛古猿颅骨的第二个重要特征是没有矢状脊或极其微弱。从 YV 652 颅骨上可以看到，矢状脊起始于枕外隆凸，稍微隆起，向前延伸到颞脊趋近处消失。

枕外隆凸很小，颈脊和枕外脊都很弱，枕骨的表面相当光滑。这些特征都可以从 YV 652 标本上清楚地看出。

腊玛古猿的面部是比较窄的，两眶外侧缘之间的距离约为 106.6 毫米。眶上脊很弱，左右分开，其间隔有宽阔而凹陷的眉间区。这是禄丰颅骨的一个共有特点。

PA 677 颅骨的眼眶因断裂、错位而发生变形，但根据左侧下部眶缘带角的情形判断，眶型是方的，而不是圆的。

眶间隔很宽，根据 PA 677 颅骨的测量约为 23.5 毫米。很宽的眶间隔是禄丰颅骨的又一特色，这一重要性质使它们在系统关系上与南方古猿和非洲大猿类相近，而与亚洲猩猩相远。

从 PA 677 颅骨上可以看出，颧骨是浅的；额蝶突较狭窄，在左侧还保留着两个颧面孔；鼻骨断裂，左右侧部分重叠，造成鼻孔狭窄，推测鼻孔原来的形状是长梨形的；鼻孔上缘的位置稍高于眶下缘。

腊玛古猿的犬齿小，相应地，犬齿轭不显著，犬齿窝浅。

上颌颧突的位置很靠前，因此突颌程度小。

鼻一齿槽突坡很短,呈凹弧形,向后平缓地下倾,并与鼻腔底部的上颌腭突相连续。

PA 677 颅骨的底部严重变形。枕骨大孔的周围骨头有些断裂和重叠,造成枕骨大孔的缩小和变形。估计它的形状可能为心形。同样,枕骨大孔的位置也难以作出准确的判断,但根据枕骨大孔前缘到鼻后棘之间的距离和项平面的长度来看,枕骨大孔的位置可能要比现代大猿类的靠前一些。枕骨髁狭长,呈肾形。在左侧保存有短而宽的下颌窝和关节面,有很凸起的孟后突,小而弱的乳突。腭骨不很深陷,齿槽突由后向前变浅,在右 I<sup>1</sup> 后方可以看到较大的门齿窝的部分遗迹,在左右 M<sup>3</sup> 的上方有清晰的腭大孔。

上颌齿弓,根据 PA 677 颅骨和其他上颌骨保留的齿列来分析,前部齿排列圆顺,两侧颊齿向后逐渐张开,呈亚“V”字形。犬齿低,突出于齿列平面的程度约为犬齿齿冠高度的三分之一。在犬齿和 I<sup>1</sup> 之间有一个小的齿隙。

## (二) 西瓦古猿颅骨的特征

禄丰的西瓦古猿颅骨以 PA 644 标本(陆庆五等, 1981; 吴汝康等, 1983) 保存最好,因此被当作典型标本。在这里也就作为形态描述的主要依据。

PA 644 西瓦古猿颅骨,根据它的形态、大小和牙齿磨损程度来判断,是一个成年的雄性个体。它与 PA 677 腊玛古猿颅骨相比,显然要大和粗壮得多。

西瓦古猿的颅顶结构与腊玛古猿的迥然不同。这主要表现在它具有强烈突起的“V”字形的颧脊和矢状脊。颧脊的起始部与腊玛古猿的相同,但在眶上脊中部向后转折后,却径直斜行,至颅顶中部左右两脊汇合,并向后延续为矢状脊。由于两侧颧脊汇合,因此在前额部出现一个面积很大、表面平整的额三角。

面部短宽,两眶外侧缘的间距约为 146.5 毫米。整个面部自上而下呈凹弧形,带有向上翘起的上颌前部。颧弓明显向外张开。

象腊玛古猿那样,西瓦古猿的眶上脊较弱、左右分离和隔有宽而凹陷的眉间区。但比腊玛古猿稍微粗壮。没有眶上沟。

眶间隔比腊玛古猿的更宽,约为 30.5 毫米,凹陷,并与凹陷的眉间区相连续,在那里出现两条弱的、凹弧形的横脊。

眼眶轮廓因周围骨断裂和错位而变形,但从下外侧眶缘稍带角形的情形来看,原来的眼眶可能是四角稍方的圆形。颧骨额突相当宽平,它的基部有两个颧面孔。

鼻孔上部有些变形,下部保持原样,因此可以判断它是狭长和呈长梨形的。鼻孔上缘的位置稍高于眶下缘。

鼻一齿槽突坡短而窄,呈凹弧形,带有微弱的鼻前棘。此坡向后倾斜,并与鼻腔底部的上颌腭突相连续。也许由于此处发生骨裂,因此看不出有门齿窝的痕迹。上颌颧突较靠前,突颌不太明显。

西瓦古猿的犬齿大,因此出现显著的犬齿痕。从前面观察,两侧犬齿呈“八”字形或倒“V”字形强烈地向外张开。犬齿窝深。

内侧门齿的齿痕明显,其间有一条宽而深的纵沟。

上颌齿弓有些变形,估计是近似“U”字形的,后部稍稍张开。犬齿齿冠大大地突出

于齿列平面,几乎达到齿冠本身高度的三分之二。在犬齿和 $I^2$ 之间有一个较大的齿隙。

### (三) 颅骨特征的比较

通过上述的形态描述,我们对禄丰腊玛古猿和西瓦古猿颅骨的形态特征有了基本的了解,在这里我们将对它们作一系列的形态比较。

#### 1. 禄丰两类古猿之间的比较

在上二节中,我们清楚地看到禄丰腊玛古猿和西瓦古猿的颅骨在形态上既有相似性,又有差异性;在尺寸上前者较小,后者较大。这些形态异同和大小差别是很能说明它们之间的分类关系的。它们的共有特征主要表现在:

- (1) 眶上脊弱,左右分离,隔有宽而凹陷的眉间区,没有眶上沟;
- (2) 眶间隔很宽,眼眶带方形;
- (3) 鼻孔狭窄,呈长梨形;
- (4) 面部短,颧突较靠前,突颌不太明显;
- (5) 鼻一齿槽突坡短,平缓地向后倾斜,并与鼻腔底部的上颌腭突相连续。

这些共同特征表明,禄丰腊玛古猿和西瓦古猿在分类上应属同一个类型。因为一般来说,在同一类型的个体中,上述这些特征都是一致的。

禄丰腊玛古猿和西瓦古猿颅骨的形态差异,根据两者共同保存的性状比较如下:

性状	腊玛古猿	西瓦古猿
颧脊	弱而分离	强而汇合
矢状脊	无或微弱	强
面中部	较窄	很宽
颧弓	不大张开	很张开
犬齿轭	弱	强
犬齿窝	较浅	很深
犬齿	低小	高大
上颌齿弓	亚“V”字形	近“U”字形

上面这些形态差异,除了齿弓以外,在现代大猿类(尤其是猩猩)中一般都表现为两性间的差异。因此,这与它们之间的相似性联系起来,使我们相信禄丰腊玛古猿和西瓦古猿是同一类型的雌雄个体。

#### 2. 与同时代其他古猿的比较

迄今为止,腊玛古猿颅骨只在禄丰被发现;西瓦古猿颅骨,除了禄丰有发现以外,尚在巴基斯坦和土耳其各发现一个很不完整的颅骨。除此之外,都是些上颌破片或颅骨碎块。

从印度发现的 YPM 13799 腊玛古猿右上颌骨 (Lewis, 1934) 具有浅的犬齿窝和小的齿隙,四个颊齿( $P^3-M^2$ )的大小与禄丰 PA 677 颅骨的差不多。但从犬齿齿槽和门齿

根的大小来看,犬齿和门齿显然要比禄丰的小。

肯尼亚的腊玛古猿威克种的左、右上颌骨断块 (Leakey, 1962; Andrews and Tekkaya, 1976) 有很深的犬齿窝, 很小的犬齿和相对较大的臼齿。安德鲁斯和沃克 (Andrews and Walker, 1976) 曾对齿弓作过复原, 它的张开角是小的。这些特点明显地不同于禄丰腊玛古猿。

匈牙利的鲁道古猿 (*Rudapithecus*) RUD-12 左上颌骨 (Kretzoi, 1975) 虽被大多数学者看作为腊玛古猿类型, 但它的犬齿低小, 犬齿窝较浅, 牙齿尺寸较小, 形态比较原始, 可见它比禄丰腊玛古猿的要原始一些, 而接近于森林古猿。

从巴基斯坦发现的西瓦古猿印度种 (*Sivapithecus indicus*) GSP 15000 颅骨 (Pilbeam and Smith, 1981; Pilbeam, 1982) 保存有完整的上颌和左侧面骨。它的面部自上而下呈凹弧形, 上颌前部翘起, 内侧门齿齿根强烈弯曲, 有很深的中央门齿间沟, 两侧犬齿呈“八”字形强烈张开, 犬齿显著, 鼻一齿槽突坡平缓下倾, 眶上脊弱。这些特征与禄丰 PA 644 西瓦古猿颅骨的形态是很相似的。但是, GSP 15000 标本的面部狭长, 颧弓不大张开, 尤其值得注意的是, 眶间隔和眉间区都特别窄, 眼眶呈长圆形。这些特点是与禄丰标本完全不同的。而窄的眶间隔和圆形的眶型正是现代亚洲猩猩所具有的特征。因此, 西瓦古猿印度种很可能是猩猩的祖先。此外, 巴基斯坦颅骨的犬齿窝是很发达的, 又深又大, 因而上颌显得很突出。一个大的门齿孔却好在鼻一齿槽突坡的后端。上颌齿弓是典型的“U”字形的。这些特征也与禄丰标本很不相同, 而且表现出更象现代猩猩的性质。

从土耳其西奈帕发现的 MTA 2125 西瓦古猿梅特种 (*Sivapithecus metei*) 颅骨 (Andrews and Tekkaya, 1980) 保存了完整的上腭和大部分鼻区, 以及右侧部分颧骨和眼眶。它象禄丰 PA 644 颅骨那样, 也具有宽而短的面部, 张开的颧弓和“八”字形张开的犬齿。不过, 它的眶间隔是窄的, 上颌齿弓是典型的“U”字形, 这些特征显然与禄丰标本相异, 而与巴基斯坦颅骨相同。

在这里, 我们顺便提一下从希腊马其顿发现的乌朗诺古猿 (*Ouranopithecus*) RPI 128 上颌骨 (Bonis and Melentis, 1978), 它的鼻孔短宽, 臼齿很大, 而前部齿相对较小。这些与禄丰和其他地区发现的西瓦古猿标本都很不相同。而且它的个体也比任何西瓦古猿的大。博尼斯和梅伦蒂斯曾经认为, 乌朗诺古猿是巨猿的祖先。

### 3. 与南方古猿的比较

禄丰颅骨与南方古猿相比是值得注意的, 无论在形态和大小上, 腊玛古猿颅骨与南方古猿纤细型标本相近, 而西瓦古猿的则与南方古猿粗壮型标本相近。

以纤细型的南方古猿非洲种 (*Australopithecus africanus*) STS-5 颅骨 (Broom and Robinson, 1950) 为例, 它没有矢状脊, 颧脊是分离的, 眶间隔宽, 面部窄, 眼眶呈方形, 齿弓略为张开 (根据齿槽突的形状), 这些特征在禄丰腊玛古猿颅骨上是相似地存在的。这些相似性可能反映着它们之间在亲缘关系上的联系。另一方面, STS-5 颅骨的眉间区和眶上脊连成一片, 并向前突出, 构成所谓“眶上圆枕”, 致使横贯鼻根—眶中区的中面部特别凹陷, 这种情形在禄丰腊玛古猿颅骨中是看不到的。南方古猿的这种性质, 从演化意义上来说, 可以看作是一种获得性的特征。此外, STS-5 颅骨的鼻孔短宽, 鼻一齿槽突坡与

鼻腔底部腭突连接成阶梯状,上颌前面成斜平面。这些特征在禄丰和其他的晚中新世古猿中也是不存在的,因此都是后来的获得性特征。

粗壮型南方古猿 KNM-ER 406 颅骨 (Leakey, Mangai and Walker, 1971) 具有宽的眶间隔,四角稍方的圆形眼眶,短而开阔的面部。这些特征看起来是很象禄丰 PA 644 西瓦古猿颅骨的。此外,KNM-ER 406 颅骨的颞脊也象禄丰颅骨那样是左右汇合并延续为矢状脊的,只是颞脊前段很弯曲,额三角面积较小而已。同样,“东非人”——南方古猿鲍氏种 (*Australopithecus boisei*) (Tobias, 1967) 头骨的情形也是如此。这使我们推测,南方古猿粗壮型颅骨的颞脊—矢状脊结构可能继承于象禄丰西瓦古猿那样的形式。象南方古猿纤细型颅骨那样,粗壮型颅骨的眉间—鼻根区是更加向前突出的,鼻孔很宽,上颌前面成斜平面。由于前部齿特别缩小,犬齿几乎消失,犬齿窝也不存在,而臼齿却大大地巨齿化。这些特征都是粗壮型南方古猿因适应自己的生活环境而获得的性状。因此,它们与禄丰标本的相应特征在形式上很不相同。

南方古猿阿法种 (*Australopithecus afarensis*) 没有颅骨被发现。它的一个上颌骨 AL 200-1a (Johanson and White, 1979; White, Johanson and Kimbel, 1983) 在牙齿大小和齿弓形式上与禄丰西瓦古猿相接近。但是它的犬齿已变得相当小,宽度大于长度,已完全表现出早期人类的特色。因此,在这里我们似乎可以看到原始性的保留和进化的趋势。

#### 4. 与现代大猿类的比较

禄丰腊玛古猿和西瓦古猿颅骨与现代大猿类相比出现一种令人感兴趣的现象。这就是禄丰腊玛古猿和西瓦古猿颅骨在大小和许多面部特征上分别与亚洲猩猩的雌、雄颅骨比较相似,而与非洲大猩猩和黑猩猩的差别较大。但就另一些特征来说,禄丰标本却与非洲猿类比较相似,而与亚洲猩猩大不相同。这些现象在分类和系统关系上有什么意义呢?这是值得探讨的问题。下面我们先来作些具体的比较。

以禄丰腊玛古猿颅骨与雌性猩猩颅骨相比,它们共有下列的相似性:分离而呈弧形的颞脊,弱而分离的眶上脊,没有眶上沟,窄的面部和长梨形的鼻孔,以及没有矢状脊(或极微弱)。它们之间的区别着重表现在:禄丰腊玛古猿具有宽的眶间隔,方形的眼眶和亚“V”字形的上颌齿弓;而猩猩是窄的眶间隔,圆形的眼眶,和“U”字形的上颌齿弓。

禄丰的西瓦古猿颅骨与雄性猩猩颅骨相比具有下列的相似特征:呈“V”字形的颞脊,汇合后延续为矢状脊,弱而分离的眶上脊,无眶上沟,宽的面部,张开的颧弓,长梨形的鼻孔,鼻—齿槽突平缓倾斜,并延续为鼻腔底部的腭突,两侧犬齿呈“八”字形张开,显著的犬齿窝,深的犬齿窝,明显的内侧门齿窝和中央门齿沟,整个面部从上而下呈凹弧形,上颌前部翘起。它们之间的区别主要表现在:西瓦古猿的眶间隔很宽,眼眶呈方形,上颌齿弓有些张开;而雄性猩猩的眶间隔狭窄,眼眶呈圆形或椭圆形,上颌齿弓呈“U”字形,甚至后部有些收缩。

上述比较表明,禄丰腊玛古猿和西瓦古猿颅骨分别相似于现代猩猩的雌、雄个体,而它们又以宽的眶间隔和方的眼眶共同区别于猩猩。我们认为这种相似性正好说明禄丰的两类古猿实际上是同一个种的雌雄个体,或者换句话说,是性的同种二形。这种相似性也表明它们是继承于共同的祖先。而上述比较中的共同区别却反映出禄丰标本与猩猩在系

统关系上已经分歧。联想到巴基斯坦和土耳其的西瓦古猿颅骨, 它们都具有窄的眶间隔和圆的眼眶以及其他许多特征都相似于猩猩, 因此可以认为这两地区的古猿可能正是亚洲猩猩的祖先。

现在来比较它与非洲大猿类的形态特征。黑猩猩和大猩猩都具有宽的眶间隔和带方形的眼眶, 这两个特点在禄丰标本和所有南方古猿标本中也都是同样存在的。这一重要的事实说明由禄丰腊玛古猿和西瓦古猿所保持的这两个原始特征在南方古猿和非洲大猿类中得到了继承。这就表明在系统关系上禄丰标本是向南方古猿和非洲大猿类进化的代表类型, 或者说是后两者的共同祖先或是接近这种共同祖先的类型。

当然, 非洲大猿类有不少特征是与禄丰颅骨很不相同的。例如, 它们的眶上脊与眉间区连成一片, 发育成很突出的眶上圆枕; 有深的眶上沟; 宽的鼻孔; 鼻一齿槽突坡与鼻腔底部腭突连接成阶梯状; 面中部凹陷很深。这些特征象南方古猿一样, 我们认为是后来的获得性特征, 因此, 与禄丰标本相异。

## 二、下 颌 骨

下颌骨标本十余件, 因受地层挤压, 都有不同程度的变形, 下面就禄丰两类古猿下颌骨的形态进行描述和比较。

### (一) 腊玛古猿下颌骨的特征

前部齿垂直着生(徐庆华等, 1978)。联合部前面陡直, 下部明显后倾; 正中部有“Y”形脊状隆起, 下延达二腹肌棘突(PA 895)。下颌体侧面(YV 710)外侧隆起分上下两支, 由于受挤压而变得很不明显。颞孔为单个, 位置较高, 约在 $P_4$ 下 $1/2$ 处, 孔口朝前上方(YV 678及YV 710)。联合部内面, 齿槽平面中等倾斜(倾角 $60^\circ$ ); 上横圆枕不明显; 颞舌肌窝中等宽度, 窝底平缓后伸相当距离(PA 580, PA 895); 下横圆枕厚度较大, 其底面向后上方伸展的距离不大, 因此下横圆枕后缘离下颌底缘平面较近(PA 895和YV 710); 联合部底缘的前面有骨面粗涩的二腹肌窝, 窝的中央前沿形成略突的二腹肌棘突, 后延成低而细的中矢骨脊, 直至颞舌肌窝底(PA 895)。前齿列稍带圆弧形, 颊齿列逐渐向后张开, 齿弓呈亚“V”字形(PA 580)。下颌支形态仅在PA 580上被保存少许支前缘的基部, 该缘侧面观位置可达 $1/2 M_3$ 处; 颊肌沟较宽。

### (二) 西瓦古猿下颌骨的特征

前部齿也垂直着生。联合部前面也较陡直, 下部略后倾, 正中部有形态浑圆的中央隆起, 向下渐渐缩窄, 止于发达的二腹肌棘突(PA 548)。下颌体侧面有起自下颌支前缘的下颌外侧隆起, 分成上下两支, 上支前伸到 $P_4$ 齿槽处, 下支沿下颌体下缘, 向前绕过颞孔与犬齿颊相续。颞孔单个, 位于 $P_3-P_4$ 下 $1/3$ 处, 孔口朝前上方(PA 548及PA 896)(徐庆华、陆庆五, 1979)。联合部内面, 齿槽平面中等倾斜(倾角 $50^\circ$ ); 上横圆枕不显; 颞舌

肌窝为中等宽度,窝底平缓后伸的距离比禄丰腊玛古猿的稍长。但下横圆枕底面向后延伸的距离较大,约为禄丰腊玛古猿的一倍至 1.5 倍(LC 102 和 YV 711),并且向后上方倾斜较甚,因此下圆枕后缘离下颌底缘平面较远(LC 102)。下横圆枕的厚度甚大(LC 102 和 YV 711)。联合部底缘的前沿有粗糙的骨脊,骨脊后面为宽而粗涩的二腹肌窝(YV 711);骨脊中点为显著突出的二腹肌棘突;紧接此棘突的为粗而显著的中矢骨脊,绕过下横圆枕后缘,消失于颊舌肌窝底(PA 548)。前齿列切缘略前突(PA 548 和 LC 102),犬齿后齿列基本直线向后,稍稍张开,齿弓接近“U”字形(PA 548 和 LC 102)。下颌支宽而深;支前缘陡直,颊齿相对较靠前;支前缘位置达  $M_3$  近中缘;颊肌沟较宽(PA 820)。

### (三) 下颌骨的比较

#### 1. 禄丰两类古猿下颌骨的比较

禄丰两类古猿下颌有下列共同点,只是西瓦古猿的较为明显:联合前面较陡直,下部后倾,腊玛古猿的更甚;齿槽平面中等倾斜;上横圆枕不显;颊舌肌窝中等宽度;颊舌肌窝底平缓后伸;下横圆枕后缘在下颌底缘平面之上;下颌联合底缘有发达的二腹肌窝,中部前沿有二腹肌棘突,由此棘突向后延伸出中矢骨脊,沿骨脊直至颊舌肌窝底;前部齿垂直着生;单个颊孔,孔口朝前上方;颊齿相对较靠前;颊肌沟较宽(吴汝康等,1984)。

禄丰两类古猿下颌骨有下列不同点:

性 状	腊玛古猿	西瓦古猿
下颌联合部前面中央隆起	呈“Y”形脊状;	较浑圆。
下横圆枕	厚度较大,底面向后上方伸展不大,后缘距下颌底缘平面较近;	厚度甚大,底面向后上方伸展较大,后缘距下颌底缘平面较远。
前齿列	稍带圆弧形;	切缘略前突。
齿弓	呈亚“V”字形,颊齿列逐渐向后张开;	接近“U”字形,颊齿列平行后伸,后部稍张开。
颊孔位置	较高( $P_4$ 下 1/2 处);	偏下( $P_3-P_4$ 下 1/3 处)。

禄丰腊玛古猿和西瓦古猿的下颌骨具有许多相似性,似属同一类型。它们的差异似为两性差别。

#### 2. 与同时代其他古猿的比较

禄丰腊玛古猿下颌与巴基斯坦的同类标本较为接近,它们共同的特点是:前部齿垂直着生,联合部前面较陡直,下部后倾的角度也相近,中部有中央隆起,在禄丰标本(PA 895)明显呈“Y”形骨脊,巴基斯坦的(GSP 4622)隆起也隐约可见;颊孔都是单孔;颊肌沟都较宽。它们的不同之点是:禄丰腊玛古猿下颌骨较深;二腹肌窝很明显;联合部内面较宽;下横圆枕厚实且很后伸,底面向后翘起;外侧隆起分上下两支,不大明显;齿弓呈亚



“V”字形。巴基斯坦的腊玛古猿下颌骨较浅;门齿区特别窄;二腹肌窝不明显;联合部内面较窄,下横圆枕较薄而不大后伸,底面不翘起;外侧隆起很膨大,不分支;齿弓呈“V”字形。

禄丰腊玛古猿下颌与同类的土耳其昌迪尔下颌相比,差别较大。后者门、犬齿陡直;深陷的颊舌肌窝将发达的上、下横圆枕隔开;齿弓呈“V”字形,齿弓角较小;齿弓前部较短,后部在前臼齿部位有极度向内弯曲等性状与特南堡的威克腊玛古猿的很相似(Wolpoff, 1980);下颌体后部( $M_3$ 处)厚度较大,其粗壮指数为0.88(Andrews and Tekkaya, 1980)在同类中最大。

匈牙利的鲁道古猿(*Rudapithecus hungaricus*)有些特征较相似于禄丰标本,如门齿垂直着生,下颌支垂直于体,支前缘较靠前,可达 $M_3$ 的近中缘。但它的联合部浅而短缩,以及牙齿上的一些特征却与禄丰标本差别较大,沃特和皮尔比姆在谈到匈牙利鲁道古猿上颌骨(RUD 12)时指出:它与亚洲晚中新世的人猿超科成员相比,更接近非洲森林古猿的形态(Ward and Pilbeam, 1983)凯也认为鲁道古猿可能为*D. fontani*(Kay, 1982)。总之,匈牙利鲁道古猿似乎是较原始的,与森林古猿可能较接近。

禄丰腊玛古猿下颌与希腊乌朗诺古猿(*Ouranopithecus macedoniensis*)的雌性下颌(RPL 54)相比,差别甚大。后者门齿较宽,排列稀疏,使得联合部前面的上部较宽,下部较窄,中部较浑圆,无中央隆起;联合部内面相应也较宽;齿槽平面平缓(倾角 $30^\circ$ );颊舌肌窝较深而窄;上横圆枕较后突;下横圆枕结构如同巴基斯坦的型式,与禄丰的不一致。乌朗诺古猿下颌以硕大而深的下颌骨、釉质厚和牙体大的颊齿为特点,被认为是巨猿的祖先(Bonis and Melentis, 1977)最近有人认为巨猿的颊齿特征与西瓦古猿和猩猩有特殊的亲缘关系(Schwartz, 1984)。

禄丰腊玛古猿下颌与肯尼亚的威克腊玛古猿的相比,差别甚大。后者的前部齿缩小,门齿明显向前倒伏;联合部较浅,前下部后倾较甚;齿槽平面倾角较小,显得平缓、较长;犬齿根相对于 $P_3$ 前根,门齿根相对于犬齿根,都较偏向舌侧,使得前齿列后缩较甚,以致下颌体前侧角落在 $P_3$ 之前根处(Andrews and Tekkaya, 1976);齿弓呈长方形,左右齿列向后略为张开。西蒙斯认为,威克腊玛古猿下颌浅而粗壮,联合部十分伸长等特征不是典型的腊玛古猿性状(Simons, 1981)。

禄丰西瓦古猿下颌与同类的相比,也跟巴基斯坦的较接近。它们的共同特征是:前部齿和联合部前面都较陡直,下部稍后缩。下颌体侧面深度都是由前向后渐渐变浅,但巴基斯坦的递减度大(如GSP 15000),禄丰的下颌体侧部的各部绝对深度都较大。下颌支都宽而深,垂直于体。巴基斯坦下颌支前缘陡直下斜,可遮掩 $M_3$ ,颊肌沟较宽(Pilbeam and Smith, 1981)等性状,禄丰下颌也具备。齿弓都呈“U”字形。从总体看,两者的下颌形态较接近。但两者联合部内面的结构还存在一定差异。禄丰下颌的上横圆枕后突不显,只达 $P_3$ 中点;而GSP 9564的后突明显,可达 $P_4$ 中点水平(Pilbeam and Smith, 1981)。禄丰下颌的颊舌肌窝较平缓而宽敞;而巴基斯坦的(GSP 15000)较深、窄,GSP 9564更甚。禄丰西瓦古猿独特的下横圆枕结构不仅与巴基斯坦的,并且与其他地区的同类标本都差别很大。禄丰的下横圆枕很厚和后突,底面显著地向后上方翘起,因此下横圆枕后缘远离下颌底缘平面。而巴基斯坦西瓦古猿的下横圆枕较薄,不大后突,底面仅轻微翘起,

因而下横圆枕后缘不远离下颌底缘平面。禄丰标本有发达的二腹肌窝,而巴基斯坦的很不明显。这两点是它们之间的最大差别。在下颌体外侧面上,禄丰西瓦古猿有明显的上下两支外侧隆起;而巴基斯坦西瓦古猿的下颌支前缘(GSP 15000)在 $M_2-M_3$ 处向外侧隆起过渡,并消失于 $M_1-M_2$ 下的下部隆起(Pilbeam and Smith, 1981)而 GSP 9564 的外侧隆起在 $M_2-M_1$ 下面呈大面积的分布,向前下方移行,在 $M_2$ 处与下颌下缘合并(Pilbeam, et al., 1980)。巴基斯坦下颌体后部( $M_3$ 处)的厚度及粗壮指数都比禄丰的大。颞孔数两者不同,禄丰的为单孔;而巴基斯坦的为双孔(于 GSP 15000 之左侧),其主孔位置与禄丰的 PA 548 一样,在 $P_3-P_4$ 间齿槽缘下 22 毫米处(Pilbeam and Smith, 1981)。两者的齿弓虽然都为“U”字形,但有区别:禄丰西瓦古猿(PA 548)的前齿列切缘呈中等突度的圆弧状,犬齿后齿列直线向后,后部略向外张。巴基斯坦西瓦古猿(GSP 15000)的下门齿排列比禄丰的紧密,略后缩,前齿弓呈方形(Preuss, 1982), $P_3$ 的齿槽较发达, $C-P_3$ 段齿列外突, $P_3-M_1$ 段齿列渐次靠向舌侧( $M_1$ 处最甚),往后的齿列段又渐渐向外张开,故整个齿弓呈掐腰的“U”字形。

禄丰西瓦古猿下颌与希腊的乌朗诺古猿雄性下颌(RPL 55)相比,差别较大。后者联合部内外面都较倾斜(齿槽平面倾角为 $30^\circ-35^\circ$ ),其下横圆枕的结构跟巴基斯坦的一致,而与禄丰的不一样。下颌体侧面较深,后部深度比禄丰的大, $M_3$ 处的粗壮指数比禄丰的小。齿弓也呈“U”字形,后部略张开。但因其前后齿列排列稀疏,使整个齿弓显得宽而长。整个下颌比禄丰的硕大。

与匈牙利的鲁道古猿伴生的包德瓦古猿(*Bodvapihceus altipalatus*)曾被西蒙斯(Simons, 1981)认为与*S. indicus*十分相似,但好多学者认为它们是同种二形的关系。沃尔波夫在研究 RUD 17 和 RUD 2 的两下颌标本后指出,它们间的性差别是非常大的,相互间的差异程度犹如现生猩猩的两性差别(Wolpoff, 1980)。这种情况倒与禄丰的很相仿。

禄丰古猿下颌通过与同时代古猿的一系列比较,我们得出:禄丰的腊玛古猿与西瓦古猿的下颌,分别与印、巴的*R. punjabicus*和*S. indicus*较相似,而与其他地区的差别较大。这表明禄丰古猿与印、巴的古猿有一定的关系,但它们之间又有许多明显的不同,特别是下横圆枕后缘与下颌底缘平面的关系和下颌体外侧隆起的形式。其他地区的同类古猿与禄丰古猿的关系如何呢?一类,在时代上比禄丰古猿的稍早,地理位置距禄丰较远。如土耳其和匈牙利的古猿,它们的下颌比禄丰的原始。土耳其昌迪尔下颌具有某些肯尼亚威克腊玛古猿的性质,而威克种被认为是不太典型的腊玛古猿。匈牙利的标本被认为带有森林古猿的形态。另一类,在系统关系及地理位置上与禄丰古猿相距更远。如非洲肯尼亚的 1400 万年前特南堡的威克腊玛古猿和更古老的 1700 万年前布卢克(Buluk)的最早的西瓦古猿祖先(Herbert, 1984)。至于乌朗诺古猿,时代稍比禄丰的早,形态上与禄丰的差别甚大,它可能是腊玛古猿和西瓦古猿这庞大支系中孤立而特化的一支,有可能成为向巨猿演变的祖先。

### 3. 与南方古猿的比较

禄丰腊玛古猿下颌与南方古猿纤细型及早期人属的下颌相比,两者有下列共同点:

前部齿垂直着生; 犬齿缩小、变弱; 联合部前面较陡直; 下横圆枕后缘在下颌底缘平面之上。但后者的进化水平较禄丰的高, 还有若干不同于禄丰的特征: 上横圆枕发达(如 AL 288-1 后突达  $P_3$  后端; PA 580 达  $P_3$  中点); 颞舌肌窝深陷(但能人的颞舌肌窝几乎没有, 以致上、下横圆枕连成一体); 下颌骨在自然放置情况下, 联合部下缘上翘、离开下颌底缘水平面(如 AL 288-1 和能人下颌), 这种形态所谓“摇椅式”下颌, 是人类的性状; 下横圆枕后缘还有人类特有的始基性颞隆凸(吴汝康等, 1980); 体外侧隆起不象禄丰古猿那样分成上下两支, 而是单支, 较膨大, 以致体后部 ( $M_3$  处) 较厚(能人为 23.1 毫米, PA 848 为 19 毫米), 加之体后部较浅(能人为 22.6 毫米, PA 848 为 32 毫米), 所以该处的粗壮指数较大(能人为 102.2)。它们的齿弓形态稍有不同, AL 400-1a、LH<sub>4</sub> 和能人的齿弓前部呈均匀的圆弧形, 整个齿弓为亚“V”字形, 与禄丰腊玛古猿的较接近。而 AL 288-1 的前部齿排列较密, 齿弓前部后缩且较窄, 呈方形, 整个齿弓为亚长方形 (Johanson et al., 1978)。

禄丰西瓦古猿下颌与南方古猿粗壮型下颌相比, 在联合部存在较多的相似性, 它们的前部齿垂直着生, 联合部前面陡直, 齿槽平面的倾斜度较一致(如, LC 102 与 KNM-ER 729 的齿槽平面倾角都为  $50^\circ$ ), 因而联合部内面的上部形态也较相似。它们下横圆枕的结构型式相同, 即其后缘都在下颌底缘平面之上, 底面都向后上方翘起, 并且都较粗壮、后突, 这样, 使它们联合部内面的下部形态较相似。它们的颞孔都是单孔。但颞孔位置, 禄丰的 (PA 548 于  $P_3-P_4$  下方的下  $3/5$  处) 较低; 孔口方向, 禄丰的向前上, 南方古猿的向后上。它们的下颌支都较宽, 支前缘较远, 可达  $M_3$ 。南方古猿粗壮型下颌与禄丰西瓦古猿的相异性有: 前者的联合部前面宽大、浑圆, 下部几不后倾; 联合部内面较宽敞; 上横圆枕较发达; 颞舌肌窝深陷; 下颌体后部 ( $M_3$  处) 浅 (Peninj 下颌  $M_3$  处深度为 31.5 毫米, PA 820 的为 40 毫米) 而厚 (Peninj 下颌  $M_3$  处厚度为 34.8 毫米, PA 820 的为 25 毫米), 粗壮指数较大 (Peninj 下颌为 106.7, PA 820 为 62.5); 下颌支不垂直于体 (Peninj 下颌的支体夹角为  $110^\circ$ ); 下颌支深度较禄丰的浅; 颊肌沟宽度小于禄丰的。

上述比较表明, 禄丰腊玛古猿和西瓦古猿的下颌具有南方古猿的某些性状, 特别是下横圆枕后缘在下颌底缘平面之上, 而这一点也是禄丰下颌与同时代其它古猿的不同之点。

#### 4. 与现代大猿类的比较

雌性大猩猩的前部齿较宽大且排列稀疏, 犬齿向外侧倾斜, 下颌联合的上部较宽, 因此联合部前面呈“V”字形, 下部后倾较甚, 所以它与禄丰标本差别甚大。雌性猩猩下颌前部齿和联合部前面都较陡直, 下颌联合的前下部浑圆, 致使联合部前面轮廓呈“U”字形, 这些形态与禄丰腊玛古猿的尚接近。在联合部内面, 雌性大猩猩以较长而斜(倾角为  $30^\circ$ )的齿槽平面及深而窄的颞舌肌窝为特点, 因而与禄丰腊玛古猿的相差甚大。雌性猩猩联合部内面的宽度虽比禄丰的大, 但其齿槽平面的倾斜度 (NO. 247 为  $50^\circ$ ) 与禄丰的 (PA 895 为  $60^\circ$ ) 较接近, 加上其不太显著的上横圆枕及较宽的颞舌肌窝等性状, 所以在总的形态上它与禄丰腊玛古猿的较接近。雌性的大猩猩及猩猩的体外侧隆起都为单支, 与禄丰腊玛古猿的不一样。雌性大猩猩及猩猩的齿弓为典型的“U”字形, 与禄丰腊玛古

猿的亚“V”字形完全不同。总之,禄丰腊玛古猿下颌的形态与现代大猿类中的雌性猩猩较相似,特别是联合部前面及内面的形态。

禄丰西瓦古猿下颌与现代雄性大猿类的比较,同样显示出它与猩猩的较接近。雄性大猩猩及黑猩猩的门齿倒伏,犬齿斜向外侧,联合部前面轮廓分别呈“V”字形及倒梯形,与禄丰的差别甚大。而雌性猩猩的前部齿和联合部前面都较陡直,这两点与禄丰西瓦古猿的相似,但猩猩的联合部前面轮廓呈庞大、浑圆的“U”字形,其下部后缩较甚。在联合部内面,虽然雄性大猩猩和黑猩猩的下横圆枕后缘在下颌底缘平面之上,这与禄丰西瓦古猿的相一致,但它们的其它方面的形态与禄丰西瓦古猿的相差太远。可是雌性猩猩的联合部内面,虽齿槽平面比禄丰西瓦古猿的陡(NO. 925的倾角为 $65^{\circ}$ ),但上横圆枕很弱,颊舌肌窝较宽,以及联合部中等厚度等性状与禄丰西瓦古猿的较近似。然而猩猩的下横圆枕的结构型式恰与禄丰下颌的不一样,即其下圆枕后缘与下颌底缘处于同一平面。三种雄性大猿的体外侧隆起也都是单支,与禄丰西瓦古猿的完全不一样。三种雄性大猿的齿弓虽各有特点,但都属“U”字形,与禄丰的相差较大。大猩猩的齿弓较长,黑猩猩的较宽。雌性猩猩的颊齿列有内收现象(即 $M_2$ 处最甚,至 $M_3$ 处又略张开),这一点恰与巴基斯坦西瓦古猿的较相似。雌性大猩猩及猩猩的下颌支垂直于体的特点与禄丰西瓦古猿的很相似,但整个支与体的深度比例上,雌性大猩猩的与禄丰西瓦古猿的差别较大,而雌性猩猩的与禄丰西瓦古猿的较接近。雌性黑猩猩的下颌与禄丰标本的差别很大,如总的尺寸很小;它的支不垂直于体,而以 $110^{\circ}$ (NO. 102)角度斜交;颊肌沟也很窄。上述比较同样说明,禄丰西瓦古猿下颌与现代大猿类中的雌性猩猩较相似。

### 三、牙 齿

禄丰腊玛古猿和西瓦古猿牙齿的基本特征我们在以前的文章(吴汝康等,1985)中已作过系统描述,因此这里不再细述。在本文中,我们想着重于形态比较和分析,并进一步讨论这两类古猿之间的关系及其系统地位。

#### 1. 禄丰两类古猿之间的比较

禄丰腊玛古猿和西瓦古猿在牙齿形态上是相当一致的,但也存在一些区别。它们之间的相似性主要表现在:上内侧门齿齿冠的唇舌径特别大,长宽指数几乎都在90以上,齿冠舌面有舌结节,并向舌凹延伸出二个(偶为一个)指状突;上外侧门齿特别小,它与内侧门齿之间在齿冠大小上相差十分悬殊,几乎只有后者的一半;上第三前臼齿前尖高大,原尖低小,近中颊侧角向前突出,颊面下部有明显的前齿带;上前臼齿的咬合面有相对连接的两条横脊;上臼齿的咬合面都有四个齿尖(前尖、后尖、原尖和次尖),二条脊(横脊和斜脊)和三个凹(前凹、三角座凹和后凹),厚的釉质,复杂的皱纹;三个上臼齿齿冠的大小关系为 $M^2 > M^3 > M^1$ ;下门齿齿冠舌面都有“V”字形的缘脊;下内侧门齿齿冠切缘水平,而下外侧门齿切缘的远中段向下倾斜;下臼齿齿冠都有五个齿尖(下后尖、下内尖、下原尖、下次尖和下次小尖),排列成Y-5型,二脊(横脊和斜脊),三凹(前凹、跟座凹和后凹),咬合面的釉质厚,皱纹复杂;下臼齿齿冠的大小关系为 $M_2 > M_3 > M_1$ ;下第三臼齿

有时出现下后附尖和第六齿尖。

禄丰腊玛古猿和西瓦古猿牙齿的区别主要反映在：腊玛古猿的犬齿很小，齿尖低而不大锐利，齿根细弱；下第三前臼齿都是双尖型的，即在下原尖的内侧已出现一个较小的下后尖，两尖之间隔有一条明显的垂直沟；下第四前臼齿齿冠后内角一般都不大突出。西瓦古猿的犬齿高大，齿尖锐利，齿根粗壮；下第三前臼齿通常是单尖的，偶尔出现双尖型，但是这种单尖型与一般的单尖型不同，因为它在主脊的中部已发育出一个轻度膨胀的小突起；下第四前臼齿齿冠的后内角通常都是很突出的。

在牙齿尺寸上，腊玛古猿较小，西瓦古猿较大，但都有少量的交叉，只有犬齿是例外。

从上述的形态比较中我们可以清楚地看出，禄丰腊玛古猿和西瓦古猿牙齿的主要区别在于犬齿和前臼齿，以及尺寸的大小。而其他牙齿的形态基本相同。大家知道，在现代猿类中，犬齿的两性差异是最明显的。因此，如果禄丰标本属于两个类型的话，那末其中的每一个类型应该都有两种形态的犬齿。但事实上在禄丰犬齿标本中只能区别出两种形态，不能划分出四种形态，也就是说，腊玛古猿的犬齿是一种形态，西瓦古猿的犬齿也仅仅是一种形态，而且前者表现为雌性的形态，后者表现为雄性的形态。所以两者只能被看作为同一类型，即同一个种的雌、雄个体。而它们之间的一系列相似性也就成为同一个种的共同特征。

禄丰腊玛古猿和西瓦古猿属于同一类型的雌、雄个体，这从牙齿的测量统计分析也可以得到证明。图 1 和图 2 分别为禄丰腊玛古猿和西瓦古猿的上牙和下牙齿冠长宽指数曲线的比较。这些曲线是根据我们对大量单个牙齿的测量统计而作出的。从这两个图中，我们可以清楚地看到，腊玛古猿和西瓦古猿的长宽指数曲线在数值上非常接近，在图形上

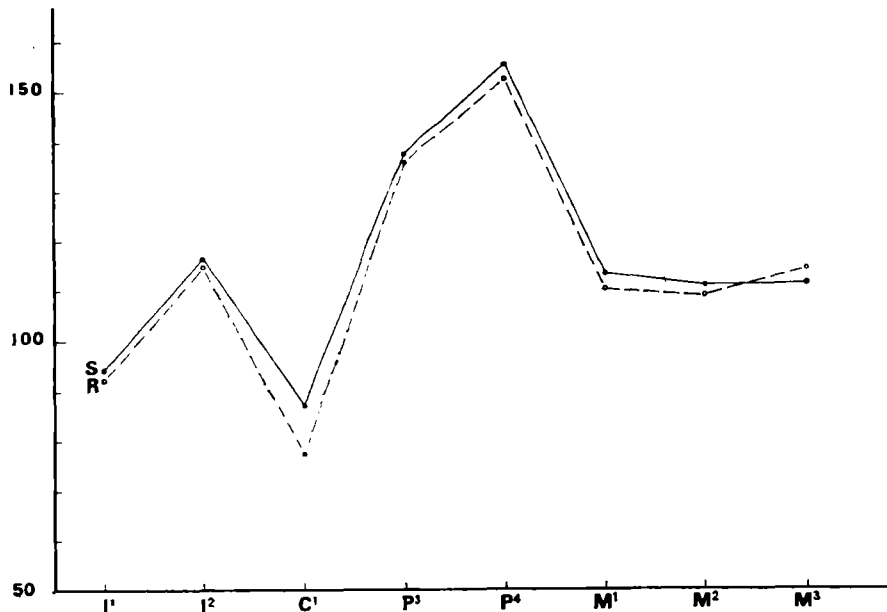


图 1 禄丰腊玛古猿 (R) 和西瓦古猿 (S) 上牙齿冠长宽指数  
Length-breadth index of the crowns of upper teeth of *Ramapithecus* (R) and  
*Sivapithecus* (S) from Lufeng

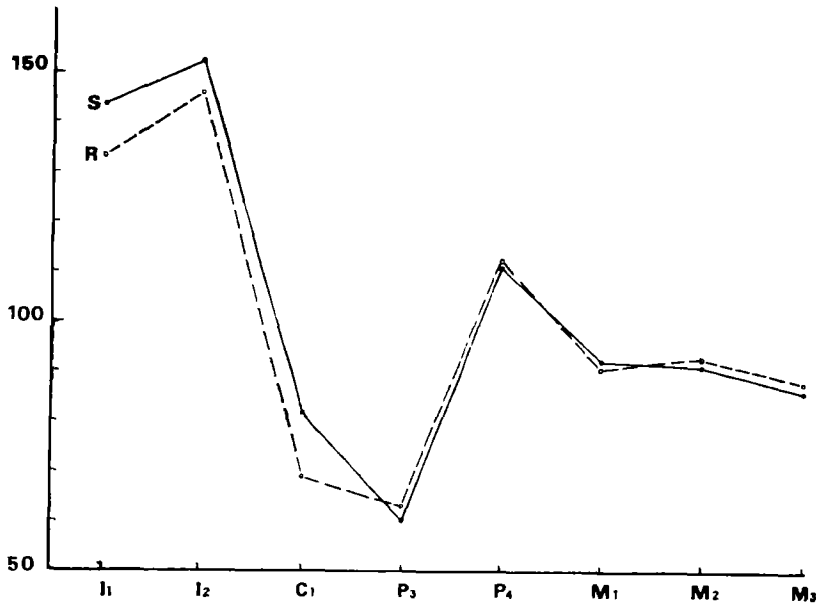


图2 禄丰腊玛古猿(R)和西瓦古猿(S)下牙齿冠长宽指数  
Length-breadth index of the crowns of lower teeth of *Ramapithecus* (R) and  
*Sivapithecus* (S) from Lufeng

是相当一致的。这种性质说明它们应属于同一个种，而不能是两个不同的类型。曲线在犬齿和下第三前臼齿部位显示出的差别是与形态上的不同相符合的，这也恰好反映出同一个种的两性差别。

## 2. 与同时代其他古猿的比较

从云南开远小龙潭煤矿发现的古猿牙齿化石(吴汝康, 1957、1958)在尺寸上可分为两个类型。小的在形态上相似于腊玛古猿,但齿冠偏低,尺寸偏小,下第四前臼齿的跟座较伸长。大的相似于西瓦古猿,尺寸也偏小,下第三前臼齿单尖,跟座凹狭窄,下第四前臼齿的跟座凹很小,后内角不突出。这些性质表明开远标本要比禄丰标本原始一些,它们可以被看作为两个不同的种。值得注意的是,1958年吴汝康在报告中认为,开远的大小不同的两类标本是同一个种的雌雄个体,这种看法可以为禄丰古猿的分类作借鉴。

印度的腊玛古猿化石以 YPM 13799 上颌骨 (Lewis, 1934, 1937) 为例,在牙齿形态上与禄丰腊玛古猿基本相似,但印度标本的齿冠偏低,尺寸偏小。同样,印度的 D-118 和 D-119 两块下颌骨的臼齿也是齿冠偏低,尺寸偏小,而且有明显的颊侧齿带。可见,它们比禄丰标本要原始一些,而与开远标本相接近。

巴基斯坦的 GSP 4622 腊玛古猿旁遮普种下颌骨 (Pilbeam, et al., 1977, 1980) 的门齿是特别窄小的,再加上它的齿弓张开角度特别大,表明它与禄丰标本很不相同,它们代表两个不同的类型。

印度和巴基斯坦的西瓦古猿化石目前被归纳为一个种,即西瓦古猿印度种。它的上

门齿与禄丰标本有较大的差别,例如,巴基斯坦的 GSP 15000 颅骨的内侧门齿,齿冠的近中远中径远大于唇舌径,内侧门齿与外侧门齿之间的大小差距比禄丰标本的更大。在未磨损的内侧门齿上可以看到舌面没有舌结节和指状突,而代之以许多细的釉质皱纹。下第三前臼齿是单尖的。由此可见,西瓦古猿印度种的牙齿与禄丰西瓦古猿标本也是有所不同的,它们不能属于同一个类型。

从土耳其中新世地层里发现的古猿牙齿曾被安德鲁斯和托平 (Andrews and Tobien, 1977) 订为两个类型: 腊玛古猿威克种 (*Ramapithecus wickeri*) 和西瓦古猿达尔文种 (*Sivapithecus darwini*)。它们的臼齿具有发达的齿带,显然比禄丰标本要原始一些。

从土耳其晚中新世地层中发现的腊玛古猿下颌骨和西瓦古猿颅骨分别保存有下颊齿和全部上齿。下颌骨的下第三前臼齿的齿冠是低而伸长的,下第四前臼齿的齿冠后内角很突出,下臼齿都有颊侧齿带。这些特征都与禄丰腊玛古猿的很不相同。土耳其的西瓦古猿颅骨的上犬齿不太高大,上前臼齿是很狭小的,这与禄丰西瓦古猿的也不相同。这种不同看来是与颅骨和下颌骨的区别相适应的。表明这两个地区的标本不可能属于同一个类型。

肯尼亚的腊玛古猿威克种的上、下颌骨具有很小的上犬齿,齿冠是低的,下第三前臼齿有发达的齿带,下第四前臼齿跟座向后内角突出。这些特点表明,肯尼亚的标本与土耳其的腊玛古猿很相似,而与禄丰标本不一样。

匈牙利晚中新世的鲁道古猿和包德瓦古猿分别可与腊玛古猿和西瓦古猿相比较。鲁道古猿的上内侧门齿的齿冠舌面基部增厚和有许多上下行的皱纹,下第三前臼齿齿冠呈扇形,单尖。这些特征显然不同于禄丰腊玛古猿。包德瓦古猿的下臼齿有颊侧齿带,这在禄丰西瓦古猿标本中是缺乏的。由此可见,匈牙利标本要比禄丰的原始。

希腊的乌朗诺古猿是晚中新世古猿化石中最大的一种。它们在形态和尺寸上都与禄丰标本有显著的差别。但是乌朗诺古猿所显现出来的巨大的两性差异,可以启示我们来理解禄丰腊玛古猿和西瓦古猿之间的两性差异,进而去探讨世界其他地区发现的腊玛古猿和西瓦古猿之间可能存在的同种二形关系。

### 3. 与南方古猿的比较

南方古猿阿法种的牙齿 (Johanson and White, 1979) 在形态上保留着晚中新世古猿的许多原始性质。例如,上内侧门齿齿冠的舌面有明显的舌结节和指状突;上外侧门齿很小,它与上内侧门齿在大小上相差很悬殊;上前臼齿和臼齿在基本形态上都与禄丰标本接近。同样,在下颌齿的形态上也有一些特征与禄丰标本相似,如下门齿的形态,下第四前臼齿的后内角不大突出,下第三臼齿也有下后附尖和第六齿尖,下第一臼齿比后两个臼齿小得多。这些相似性反映出禄丰古猿与南方古猿阿法种之间可能存在着一定的联系。

南方古猿非洲种的牙齿 (Robinson, 1956) 比阿法种具有更多的进步性质。犬齿进一步缩小;下第三前臼齿已完全是双尖型的,跟座凹变得宽圆,齿冠轮廓接近下第四前臼齿,表明这个牙齿已进一步臼齿化;下第四前臼齿齿冠的后内角不突出;臼齿的脊纹较简单和粗钝,齿冠变高,咬合面釉质增厚;下第三臼齿还保留着下后附尖和第六齿尖。这些特征与禄丰腊玛古猿和西瓦古猿以及南方古猿阿法种的有关特征相比较,反映出它们

在进化过程中形态特征的继承和变化,从而体现了禄丰标本与南方古猿之间可能存在着一定的亲缘关系。

南方古猿粗壮种的牙齿(Broom and Robinson, 1952)是十分特化的。它的前部齿变得特别小,两颊齿又发展成巨齿型。这是它们适应草原生活的结果,是后期的获得性特征,因此与生活在森林—草地间隔环境的晚中新世古猿在牙齿特征上产生了很大的差别。

#### 4. 与现代大猿类的比较

禄丰腊玛古猿和西瓦古猿的牙齿与亚洲现代猩猩的牙齿相比是很有意义的。首先,在尺寸方面,腊玛古猿的与雌性猩猩的相当,西瓦古猿的也与雄性猩猩的相接近。尤其是最能反映出性别差异的犬齿,腊玛古猿和西瓦古猿在形态和大小都分别接近于猩猩的雌、雄犬齿。这使我们相信禄丰腊玛古猿和西瓦古猿实际上是同一个种的雌雄个体,而并非两个不同的类型。

其次,从形态来看,虽然禄丰标本与猩猩牙齿有不少相似性质,例如,它们都有厚的釉质,复杂的皱纹,臼齿齿冠和齿尖都是中等高度,没有齿带。但是禄丰腊玛古猿的下第三前臼齿都为双尖型,西瓦古猿的下第三前臼齿也偶有双尖型(通常为脊脊上出现一个小突起),这种性质反映出它们向人方向发展的趋势,因此,它们与下第三前臼齿为单尖型的猩猩似乎没有直接的亲缘关系。相反,我们从巴基斯坦发现的 GSP 15000 头骨的下颌骨上可以看出,它的下第三前臼齿完全是单尖的,齿冠轮廓呈扇形,因而在形态上要比禄丰标本更相似于猩猩。这种性质与颅骨和下颌骨的形态比较联系起来,使我们相信巴基斯坦的标本更有可能是亚洲猩猩的祖先。而禄丰标本与猩猩牙齿的一些相似性可被认为是它们所保留的原始性状。猩猩牙齿所以能保留较多的原始性状,很可能是由于它们一直没有离开过亚洲的森林环境,它们的摄食方式和食性没有太大地不同于它们的祖先。

相对地说,非洲的大猩猩和黑猩猩的牙齿在形态上与禄丰标本的差别较大。非洲大猿类的牙齿釉质较薄。大猩猩有高而锐利的齿尖,发达的齿带。黑猩猩的齿冠和齿尖较低,臼齿的主脊不大发达,而细的皱纹相当复杂,也有齿带。如果根据颅骨特征非洲大猿类与禄丰腊玛古猿和西瓦古猿存在着亲缘关系的话,那末,非洲猿类牙齿不同于禄丰标本的一些特征可能都是后来由于生活环境的变迁而产生的获得性特征。

## 四、肢 骨

禄丰古猿的肢骨化石至今才发现四件,都是上肢骨,包括左侧的肩胛骨和锁骨的残块各一件以及两节较完整的指骨。肩胛骨和锁骨埋藏时粘连一起,很可能为同一个体,经鉴定为西瓦古猿的。两节指骨为腊玛古猿的。它们的形态与比较分述如下。

### (一) 肩 胛 骨

肩胛骨标本(YV 716-1)保存的主要部分是肩峰、喙突和关节盂。但肩峰端缺失,仅根部保存。喙突前部也断失,但根部基本完好。标本由于埋藏时受到来自腹侧的地层压



力,将散失在肩胛骨腹侧的一段左侧锁骨压向肩胛骨肋面,使关节孟前上部及其毗连的喙突根部向后上方错动,从而扩大了喙突与关节孟的相对距离。但关节孟的基本形态仍可辨认。标本的其他薄的骨板部,仅保留部分冈上窝。肩胛冈被压碎、倾倒于冈上窝,肩胛冈上缘大部缺失,但它的走向尚明确。肩胛切迹完好保存,冈上窝的内上部缺失。冈下窝几全缺损,仅在肩胛冈根部和关节孟的颈部附近残存少许骨面。

### 1. 肩胛骨的性状

肩峰根部粗大,特别是肩胛冈的外侧根部的下侧面,近冈的外侧缘有两条较宽而光滑的隆凸。由肩峰后背粗涩的骨面(大部已断失)向肩胛冈背脊过渡,越过相当冈的外侧根部后,很快尖灭成纤细的肩胛冈的背脊,直到脊柱缘。肩胛冈走向大致水平。由喙突根的断面看,喙突相当粗厚。喙突上骨面也相当粗涩,其缘脊向肩胛骨上缘推进,迫近肩胛切迹。粗涩的喙突上骨面向喙突根背面延伸,可能相连于关节孟后上缘。关节孟为梨形浅凹陷。孟上粗隆较尖,斜向前、侧方。孟下粗隆为骨面相当粗涩的倒三角形,面积较大。关节孟周缘中等圆钝。肩胛切迹很深而窄,切迹内侧缘向内上方延伸较陡,估计冈上窝面积相当大。肩胛切迹底缘部较厚。冈上窝和冈下窝,分别在肩胛冈中部,近根处有一滋养孔。

### 2. 与南方古猿的比较

南方古猿中保存有肩胛骨的有阿法种 (*A. afarensis*) 的 AL 288-11 和非洲种 (*A. africanus*) 的 STS-7 标本。它们的关节孟都为尖梨形的浅凹,与禄丰的相似,但都窄而长,特别是 STS-7 为甚 (McHenry, 1984),而禄丰的较它们宽阔。阿法种的关节孟周缘较锐,不如禄丰的圆钝。南方古猿阿法种的孟上粗隆较小,并向上、侧方突出,向喙突根部过渡的表面有微弱的皱纹 (Johanson et al., 1982),而不象禄丰的为光滑的关节面。禄丰的孟下粗隆与阿法种的相似,都呈倒三角形,但禄丰的较为粗涩。两者腋缘的形态构造较相似,都较薄,内侧大约一厘米处的肋面都有一显著突出的、宽阔的隆凸,隆凸与腋缘间有一宽沟。阿法种腋缘的外沿,偏肋面处有一细脊;禄丰标本似无此细脊,腋缘较厚。总之,两者关节孟下缘和腋缘周围的结构颇为相似。阿法种肩胛骨的坚实部分的绝大部缺失,但从残存的根部断面看,其喙突及肩胛冈的根部都较薄弱,肩胛切迹底缘似也很薄,而禄丰标本的这些部分都较为厚实。

### 3. 与现代大猿类的比较

(1) 肩峰和肩胛冈: 从禄丰标本肩峰断面看,其根部的上下径大于背腹径,很厚实,横断面略带三角形。猩猩肩峰的根部 (NO. 332) 与它大致相似,但其肩胛冈的外侧根比禄丰的薄。非洲大猿类的肩峰断面基本前后扁平。禄丰标本的肩胛冈背脊粗涩,脊的外侧段可能比内侧段细薄。猩猩的整个背脊为较宽的粗涩骨脊,骨脊中段的粗细均匀,内、外侧段渐宽。非洲猿的此脊都较光滑、细薄。

(2) 喙突: 禄丰标本喙突体的大部缺失,体前面向根部转折处形态浑圆,粗涩的骨面通过喙突根,相连于关节孟的后上缘。这些性状与猩猩 (NO. 332) 的非常相似,猩猩约

喙突尖端部略带钩状,有怀抱关节孟之势。从禄丰的喙突根酷似猩猩的情况推测,其喙突与关节孟的位置关系可能也类似猩猩的。非洲大猿的喙突体前后扁平,体前面较平坦(骨表面仍粗涩)。喙突根垂直喙突体平面,喙突体前面与关节孟之间没有粗涩骨面相连。喙突根紧收成颈。喙突体纵轴相切于关节孟的前上缘。所以,非洲大猿类的喙突体和根的形态以及它们与关节孟的位置关系等方面与禄丰的差别太大。

(3) 关节孟: 禄丰标本的关节孟形状与猩猩的相似,都为尖梨形的浅凹。但关节孟的周缘,猩猩的比禄丰的钝。大猩猩的关节孟形态,有的显得较宽(NO. 318),有的显得尖长(NO. 319),周缘较尖锐。黑猩猩的关节孟也为尖梨形,周缘的圆钝度与禄丰的相近。非洲大猿关节孟的凹度比禄丰的深。非洲大猿类的孟下粗隆都强烈突出,呈“瘤状”(NO. 318和NO. 333),与禄丰大面积的粗涩骨面极不一样。

(4) 冈上窝: 禄丰肩胛骨的肩胛切迹较深,结合冈上窝上缘的方向,推测它的冈上窝面积较大。猩猩的肩胛切迹不显,它的冈上窝上缘平缓。黑猩猩(NO. 333)的与上述猩猩的相似。大猩猩的肩胛切迹情况变化不定,NO. 319的与禄丰标本很相似。而NO. 318的切迹不显,但上缘近脊柱缘处骤然上斜。

总的来看,禄丰西瓦古猿的肩胛骨与南方古猿阿法种的肩胛骨在喙突根和孟上粗隆部以及孟下粗隆和腋缘部的形态结构很相似,只是喙突根、关节孟周缘和腋缘较粗厚。禄丰肩胛骨与雄性猩猩肩胛骨的上述部位特征也大致相似。

## (二) 锁 骨

锁骨段 YV 716-2 与上述禄丰西瓦古猿肩胛骨同属一个体,也为左侧。此标本的肩峰端关节面断失,喙粗隆内侧约 2 厘米处发生断裂,裂面内侧的锁骨体也缺失,仅存留锁骨体的外三分之一份。

### 1. 锁骨的性状

从肩峰端断面看,其前后径不长,显得较粗壮,前面圆钝,往后渐渐变薄。由肩峰端断面向内 3 厘米处的后缘,为范围较小的喙粗隆,呈瘤状凸起。由此向肩峰端延伸出细而平行于后缘的骨脊,骨脊两边的骨面均很粗涩。其前方另有一细骨脊平行于它,两者之间为喙粗隆前凹,凹不深。肩峰端的前下角向内发出一条圆钝的稜,渐渐靠向骨干中轴,达倒三角形的内侧断面。骨干的大致形状为三棱柱形。整个骨干,特别在喙粗隆内侧段更显粗厚,中央隆起,前后缘互相平行,其宽度明显比外侧段的大。如平放肩峰端的上骨面,伴随上骨面的内延,它同时发生向后扭曲。在锁骨体前缘,始于相当喙粗隆位置,有一条向内延伸的粗厚而锐的骨脊,它的锐利部构成锁骨前凹区上表面的前缘。从骨脊所处的解剖位置判断,当为三角肌所附,所以可称其为三角肌脊。

### 2. 与现代大猿类的比较

禄丰标本与猩猩标本(NO. 425)相比,它们肩峰端的横断面形态都为前面圆钝、往后变薄的形态。但禄丰标本的厚度明显比猩猩的大,它前、后、下缘比猩猩的圆钝。喙粗

隆内侧段的横断面都为三角形,骨干径同样是禄丰的较粗。两者的骨干上面都较光滑,都有方向一致的扭曲趋向,但禄丰标本的上面宽度比猩猩的大。

除上述相同点外,它们还有若干相异点。禄丰标本三角肌脊的起始点相当喙粗隆正前方的骨干前缘,骨脊非常粗涩而锐利,长度较大。猩猩三角肌脊的起始点比禄丰的靠内,脊的厚度、长度和粗壮度都低于禄丰标本。喙粗隆的形态,两者差别也甚大:禄丰的隆凸范围小而圆隆;猩猩隆凸的分布范围较大,呈扁平状,隆凸体明显突向后方。由此也形成肩峰端的“细腰”形态。骨干下面的喙粗隆前凹也有较大的差别:禄丰的凹陷区由两平行线作界,较偏外侧,凹底较浅和粗涩;猩猩的凹陷区没有明显界线,较偏内侧,凹底较深和光滑。

与非洲大猿类的锁骨相比,非洲标本(大猩猩 NO. 319, 黑猩猩 NO. 333)的形态与禄丰的差别甚大。非洲锁骨的外侧端都较扁平。它们不存在三角肌脊的结构。此外,喙粗隆都不突出于骨干后缘,故肩峰端的前后缘都很光滑,整个肩峰端均匀地弯向前侧方,不存在“细腰”形态。大猩猩的喙粗隆为光滑的骨脊,紧靠肩峰关节面,沿后缘向下着生,其前方为大面积的,很深的喙粗隆前凹,凹底崎岖不平。黑猩猩的喙粗隆稍比大猩猩的靠内,很微弱,仅以不长的光滑小骨脊依附于骨干后缘。黑猩猩的喙粗隆前凹小而中等深度,临近肩峰关节面。非洲大猿的三角肌附着处和附着方式相似于人类:在扁平的肩峰端内侧为锁骨的前凹区,该区的骨干上方横有高耸的光滑背脊,略偏后方。此处骨干背脊的前下斜面,就是三角肌的附着面。大猩猩的斜面比黑猩猩的稍粗涩。总之,非洲大猿的锁骨与禄丰的差别很大。

综上所述,禄丰西瓦古猿的锁骨与现生大猿类中的猩猩的结构形态较接近,不论是肩峰端断面和喙粗隆的形态,还是骨干的面和稜的形态都很相似。但禄丰的锁骨总体上比猩猩的粗壮。

### (三) 指 骨

指骨 PA 1056 和 PA 1057 的大小和形态大致相同,经鉴定它们可能属禄丰腊玛古猿类的指骨。

指骨 PA 1057 的底关节面为单一的内凹面,远端为滑车,是近节(第一节)指骨的形态,指骨 PA 1056 也是近节指骨。指骨 PA 1057 的骨干掌面的右侧有一纵向凸稜,几达整个骨干,此结构在现代人指骨中也可见到,但没有禄丰化石的明显。在现代人中,有时在左手近中节指掌面的尺侧存在纵向凸稜(右手的凸稜也在尺侧)。由此判断,指骨 PA 1057 为左手的近节指骨,指骨 PA 1056 为右手的近节指骨。此外,参照现代猩猩(NO. 332)不同指别的近节指骨的特征区别,指骨 PA 1056 是右手中指或第四指的近节指骨,指骨 PA 1057 可能是左手食指的近节指骨。

#### 1. 禄丰腊玛古猿近节指骨的特征

右侧中指或第四指 PA 1056 的骨干纵轴掌侧弯曲较甚,骨干横向背面呈圆弧形。骨干掌面尺侧凸稜的远中段明显,近中段不显,但从近中断面看,尺侧明显比挠侧高。骨干

掌面中部的尺、挠侧各有发育的屈肌腱鞘脊,尺侧的较靠远中,挠侧的较靠近中。从掌面看,滑车关节面的挠侧缘有少许骨面超越滑车关节面的近中缘界线。

左侧食指 PA 1057 的骨干形态大致与中指和第四指的相似,惟骨干横向背面呈尖圆的弧形;掌面尺侧凸稜的近中段略比 PA 1056 的隆凸;骨干中部的屈肌腱鞘脊稍比中指和第四指的发育;以及骨干各部稍比中指和第四指的细,特别是骨干底关节面向两侧张开,加上发育的屈肌腱鞘脊,使得靠近骨干头和底处的干径呈现细腰状。骨干长度也比中指和第四指的短。底关节面挠侧的 1/3 缺失,整个关节面可能呈尖椭圆形的凹月面。骨干底的掌面有两光滑的结节,尺侧骨面非常粗涩。

## 2. 与南方古猿的比较

禄丰的指骨与南方古猿阿法种 (AL 288-11) 的同类指骨相比,两者骨干纵向弯曲度相似,横向背侧骨面都呈圆弧状,但禄丰指骨近中段的背掌径大于横径,阿法种的正相反。禄丰指骨掌面有纵向尺侧凸稜;而阿法种指骨没有,掌面光滑。两种指骨掌面的中部都有屈肌腱鞘脊,禄丰的较粗、长且侧突;阿法种指骨的弱、短而不侧突,并且两侧的屈肌腱鞘脊分别向远中和近中延伸出细线状骨脊,使骨干掌面的两侧缘稜角分明。禄丰指骨 (PA 1057) 的底较阿法种的侧突。禄丰指骨(特别是 PA 1057) 由于上述两特征,骨干近中和远中端出现“细腰”区;而阿法种指骨的骨干两侧较直。骨干底关节面形态,禄丰 PA 1057 的为尖椭圆形的凹月面,关节面中间比两边下凹较甚;而阿法种的底关节面呈方形,中间为浅凹,凹面略有高低不平。两者滑车关节面背、掌侧的界线位置一样。它们骨干底的掌面都有两结节,禄丰的比阿法种的发育,且结节间距较小;阿法种的结节不太发育,结节间距较大。禄丰指骨掌面滑车关节面的挠侧缘有少许延伸面超越关节面的近中缘界线;而阿法种没有这特点。

## 3. 与现代大猿类的比较

禄丰指骨与大猩猩的相比,在大小和形态上差别甚大,后者指骨的骨干异常宽,骨干纵向较直。禄丰标本与黑猩猩相比,同样差别较大。黑猩猩指骨的纵向以非常弯曲为特点,其屈肌腱鞘脊非常发达,以致骨干前部有很深凹的掌面。禄丰指骨与猩猩的相比,两者骨干纵向弯曲度相似。背面横向都为圆弧形。骨干掌面的纵向凸稜,禄丰的较弱、偏尺侧;而猩猩的较强壮,凸稜几充满整个掌面。猩猩指骨的屈肌腱鞘脊也相当粗厚,位置与禄丰的相同。猩猩指骨的滑车关节面较大,其在背、掌两面的分布界线,比禄丰的更处近中位,其掌面滑车关节面没有挠侧延伸面的特征。猩猩指骨底的侧突不大,其关节面为中等深度的圆形凹面,其掌面的两结节也较发育,但结节间距较禄丰的大。

综上所述,禄丰古猿的上肢骨与其他部位的化石一样,与现代猩猩有不少相似性。现代猩猩被认为是非常特化的树栖猿类。猩猩指骨的一些脊、凸和结节比禄丰的发达,表明猩猩指骨的强度比禄丰的高,更适应攀荡活动。猩猩指底的中等深度的圆形关节面表明其掌指关节的活动度比禄丰的大。总之,猩猩手指活动度比禄丰的大。禄丰指骨凹月形的底关节面及背掌侧滑车关节面小的性质充分表明其倾向于“屈指”的活动范围。这种伸屈性上的局限性,也被与禄丰古猿同时代的巴基斯坦古猿的指骨所证实。巴基斯坦指骨

的伸屈范围与现代猿类相比,更倾向于屈指位置(Pilbeam et al., 1980)。所以在禄丰指骨与猩猩的比较中可看出:禄丰古猿上肢骨的活动方式接近现代猩猩,但活动度不如猩猩的大,无疑是一种不特化的树栖性古猿。

禄丰西瓦古猿的肩胛骨与南方古猿阿法种的颇为相似。阿法种肩胛骨被认为是适应于上举上肢的动作,就象攀爬的行为(Stern & Susman, 1983)。既然阿法种肩胛骨的主要功能是攀爬行为,那么禄丰肩胛骨的形态大致也能适应于攀爬的行为。禄丰腊玛古猿近节指骨的弯曲度与阿法种的很相似。阿法种近节指骨明显弯曲,表明它具有对悬挂-爬行活动的适应,这种活动需要有强有力的执握能力(Stern & Susman, 1983)。如果阿法种的肩胛骨和指骨统一具有悬挂-攀爬的功能,则禄丰古猿的上肢骨基本上也应具有悬挂-攀爬的功能。

禄丰上肢骨的粗壮不仅有性别(禄丰的肩胛骨和锁骨为西瓦古猿雄性标本)的因素,而且是原始性的表现。如禄丰锁骨的三角肌脊非常粗糙和锐利。它与非洲大猿相比,两者附着三角肌的方式截然不同,非洲大猿的三角肌是附着在较大的粗涩骨面上,与人类的相似,提高了三角肌的机能,是一种进步的性状。另一方面,禄丰上肢骨又具有与南方古猿相似的性状,如它们肩胛骨的关节盂都为尖梨形的浅凹;喙突根一孟上粗隆区和孟下粗隆-腋缘区的形态很相似;近节指骨的弯曲度和滑车的形态也很相似。禄丰古猿的这些南方古猿性状可能属于“一般化”的性质,它们提供了演变成南方古猿那样上肢骨的可能性。

## 五、讨 论

根据前四部分的形态描述和比较,现在我们可以来总结一下禄丰腊玛古猿和西瓦古猿之间的关系及其系统地位,并且附带讨论一下世界其他地区发现的这两类古猿的关系和系统地位,以及人、猿分歧的时间和地点。

近些年来,腊玛古猿和西瓦古猿之间的关系问题是各国人类学家们最关心的问题之一,这个问题的重要性在于它牵涉到腊玛古猿是不是人类的祖先和腊玛古猿这个学名在分类学上的意义。

关于禄丰腊玛古猿和西瓦古猿之间的关系,我们在颅骨、下颌骨和牙齿三部分中作了详细的形态比较分析,得出禄丰腊玛古猿和西瓦古猿是同一个种的雌雄个体,是性的同种二形。这一认识是随着禄丰古猿新材料的不断发现和研究的逐步深入而形成的,也与世界其他地区发现更多的同类古猿有关系。

既然禄丰腊玛古猿和西瓦古猿是同一个种的雌雄关系,那末它们的命名就得作适当的调整。根据国际命名法,因为西瓦古猿(*Sivapithecus Pilgrim*, 1910)的订名早于腊玛古猿(*Ramapithecus Lewis*, 1934),所以腊玛古猿应该归属西瓦古猿;又因为禄丰种名(*lufengensis*, 1978)早于云南种名(*yunnanensis*, 1979),所以种名应采用禄丰种。据此,禄丰的古猿标本的命名应订正为禄丰西瓦古猿(*Sivapithecus lufengensis*)。

别的地区发现的腊玛古猿和西瓦古猿之间的关系是怎样的呢?根据前面的形态比较,我们认为它们也同样是同种二形的性别差异而已。事实上,每一地区发现的腊玛古

猿和西瓦古猿标本,迄今为止都没能在形态上被明确地从其中一个类型中区分出雌的和雄的两个性别来。当然,把这两类古猿看作为同一个种的雌、雄个体,在尺寸上差别是很大的。但是如果与已被大家认可的同时代的乌朗诺古猿所显示出来的巨大的两性差别(Bonis and Melentis, 1980)相比较,那末,腊玛古猿和西瓦古猿之间的差别就能被人们所理解和接受。正如博尼斯(Bonis, 1983)在《中新世人猿超科类的种系关系和高等灵长类的分类》一文中在讨论腊玛古猿的种系和系统地位时所指出的,考虑到性的同种二形的变异,把任何叫作西瓦古猿的标本解释为通常所说的腊玛古猿属的雄性是可能的。近些年来,安德鲁斯先后研究了肯尼亚和土耳其的腊玛古猿和西瓦古猿材料,他明确地把腊玛古猿归入西瓦古猿属(Andrews, 1982)。格林菲尔德(Greenfield, 1979)早就提出腊玛古猿是与西瓦古猿相同的属。印度和巴基斯坦的腊玛古猿和西瓦古猿标本,过去被皮尔比姆等(Pilbeam, 1969; Simons and Pilbeam, 1965)看作为两个完全不同的属。近年来,他已逐步改变了看法。1982年,他和他的合作者利普森(Lipson and Pilbeam, 1982)把这两类古猿看作为密切有关的两个属。后来,他又进一步认为腊玛古猿和西瓦古猿彼此的相似要比我们大多数人过去所想的大得多;的确,它们可能代表同一个属,虽然不是一个单一的种(Pilbeam, 1983)。我们根据禄丰标本与印度和巴基斯坦材料的对比,认为印度和巴基斯坦的腊玛古猿和西瓦古猿也可能是同一类型的雌雄个体。同样,匈牙利的鲁道古猿和包德瓦古猿之间的关系也是如此。

关于腊玛古猿和西瓦古猿的系统地位,这更是当今国际学术界激烈争论的中心问题。这个问题看来一时得不到统一的认识,因为它牵涉到很多方面的问题。

对于禄丰腊玛古猿和西瓦古猿的系统地位,多年来我们进行反复的琢磨。在本文中,通过前面几部分的形态比较可以看出,禄丰标本以其宽的眶间隔、方形的眼眶、厚实而很后突的下横圆枕和带有向后上翘的底面、以及发达的二腹肌窝等特点区别于其他地区的同时代古猿和亚洲猩猩,而与南方古猿类和非洲大猿相接近。此外,肩胛骨和指骨的形态也表明禄丰标本与南方古猿阿法种相近似。因此,禄丰腊玛古猿和西瓦古猿所组成的同种二形的禄丰西瓦古猿(*Sivapithecus lufengensis*)种群很可能是向南方古猿和非洲大猿类方向进化的一个代表类型。而带有象猩猩那样的窄眶间隔、圆眼眶的巴基斯坦和土耳其的腊玛古猿和西瓦古猿种群则可能是向亚洲猩猩方向演化的一支。

利普森和皮尔比姆(Lipson and Pilbeam, 1982),沃德和皮尔比姆(Ward and Pilbeam, 1983)对巴基斯坦的GSP 15000西瓦古猿颅骨和其他材料的研究都认为它们的形态是象猩猩的,腊玛古猿显然不是一个人科的成员。因此,在利普森和皮尔比姆所作的人猿超科进化图中把腊玛古猿和西瓦古猿放在向猩猩方向发展的支系上,而与向人和非洲大猿类方向发展的主干相分歧。普罗伊斯(Preuss, 1982)在研究巴基斯坦的西瓦古猿颅骨后说,西瓦古猿印度种的猩猩状的许多特化性质表明它不可能是人类或非洲猿类的祖先。安德鲁斯(Andrews, 1982)在研究土耳其的材料后指出,腊玛古猿(等于西瓦古猿)与猩猩的亲缘关系比与人、黑猩猩和大猩猩的关系更加密切,因而它不可能被看做是一个直接的人类祖先。所以在他提出的现代的和化石的人猿超科关系图中把土耳其、印度和巴基斯坦发现的西瓦古猿(包括腊玛古猿)分成三个种:*S. metcalfi*, *S. indicus* 和 *S. punjubicus*, 与猩猩并列,同处一个进化分支上;而人、黑猩猩和大猩猩同处另一个进化分支上。

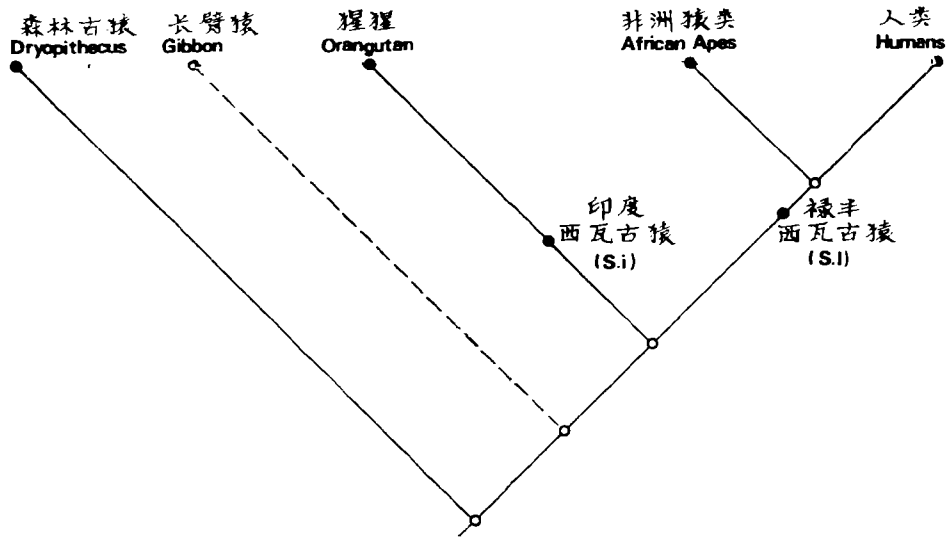


图3 人猿超科关系的简略分支图

Summary cladogram of hominoid relationships, S. l—*Sivapithecus lufengensis*; S. i—*Sivapithecus indicus*

与上述的观点不同,格林菲尔德 (Greenfield, 1980) 根据表型和古生物证据提出晚分歧假说,他把西瓦古猿看作为现代大猿类和人的最后共同祖先。令人感兴趣的是,1983年12月卢因 (Lewin, 1983) 在美国《科学》杂志上报道,1983年夏天,利基 (Leakey) 和沃克 (Walker) 在肯尼亚北部的布卢克发现了一块古猿下颌骨的前部和一块连有一些面骨的部分上颌骨。沃克认为这两块标本与巴基斯坦发现的西瓦古猿极为相似。它们的地质年代为距今1700万年。沃克赞成它们是所有大猿类和人类的祖先的解释。我们知道,巴基斯坦的西瓦古猿是很象猩猩的,既然布卢克标本极象巴基斯坦的西瓦古猿,这就是说在1700万年前在非洲已出现了具有象猩猩那样特征的人和猿的共同祖先。在前面的形态比较中,我们曾经指出,禄丰标本既具有一些接近于南方古猿的获得性特征,又保留着一些从它们象猩猩那样的祖先那儿继承下来的原始性状。因此,在布卢克发现的具有猩猩特征的古猿化石也为我们的观点提供了很好的证据。

还有一种代表性的看法可以用凯 (Kay, 1982) 的观点作例子。他在一篇附带讨论腊玛古猿亚科的系统地位的文章中概括地说,根据解剖学的证据,腊玛古猿类(包括 *Ramapithecus*, *Sivapithecus* 和 *Gigantopithecus*) 在分支系统学上是人科成员。

上面所举例的是国外学者在当今有关人类起源问题争论中一些有代表性的看法。当然还有传统的观点,即把腊玛古猿看作是人类的最早祖先,西瓦古猿是现代大猿类的共同祖先,以及分子人类学的观点。我们不想在此作过多的引述。总之,关于人类起源问题的争论还会继续下去。我们根据自己的研究所得到的认识,认为腊玛古猿-西瓦古猿种群从中新世时期由非洲向欧、亚大陆辐射扩散,后来由于生态环境的变迁和地理隔绝,各地区的古猿形态发生了相当大的适应变化。这种变化导致了它们向不同的方向进化。因此,把世界各地发现的腊玛古猿和西瓦古猿类都看作为猩猩的祖先或人类的祖先,都是

不合适的,也是不符合化石所显示的形态证据的。

关于人和猿的分歧时间和地点,在六十年代,因为承认腊玛古猿是人类的最早祖先,根据化石资料,肯尼亚发现的腊玛古猿化石年代较早,为1400万年前,因此人们相信人和猿的分歧时间至少在1500万年以前,地点在非洲。但是到了七十年代,分子人类学的研究指出,在人和猿的进化系统上,亚洲猩猩是先分化出来的,时间大约在1000万年前,而人和非洲大猿类是在450万年前分歧的。这与化石证据所表明的年代相差太大。

根据我们前面所作的形态比较,在晚中新世亚洲地区已出现了窄眶间隔和圆眼眶的土耳其、巴基斯坦的西瓦古猿类型与宽眶间隔和方眼眶的禄丰西瓦古猿类型。前者代表向猩猩方向演化的一支,后者代表向人和非洲猿类方向发展的一支。因此它们之间的分歧时间当然要早于晚中新世。如果在肯尼亚北部布卢克发现的具有猩猩特征的古猿颌骨将来进一步被证明为人和猿的共同祖先,那末,根据这个颌骨的地质年代为1700万年前,因而人和非洲猿类与亚洲猩猩分歧的时间应该晚于1700万年。事实上,从中新世的腊玛古猿和西瓦古猿类的化石形态来看,它们的个体较小,臼齿齿带比较发达,形态特征的分化没有晚中新世的标本显著。因此,我们认为人和非洲猿类与亚洲猩猩的分歧时间可能是在距今1200—1500万年之间,分歧的地区可能是在亚洲。

那末非洲猿类与人的分歧时间是在什么时候呢?这个问题现在很难作出肯定的回答。因为迄今为止,在世界上还没有发现很有说服力的古猿化石可以用来证明它是黑猩猩或大猩猩的祖先。

本文照片由王哲夫拍摄,插图由陈瑄清绘,作者在此特致谢意。

(1985年11月2日收稿)

### 参 考 文 献

- 吴汝康, 1957. 云南开远发现的森林古猿牙齿化石. 古脊椎动物学报, 1: 25—32.
- 吴汝康, 1958. 云南开远森林古猿的新材料. 古脊椎动物学报, 2: 38—43.
- 吴汝康等, 1980. 坦桑尼亚、肯尼亚古人类概要. 科学出版社.
- 吴汝康等, 1981. 世界首次发现的腊玛古猿头骨化石. 科学通报, 26: 1125—1127.
- 吴汝康、徐庆华、陆庆五, 1983. 腊玛古猿和西瓦古猿的形态特征及其系统关系——颅骨的形态与比较. 人类学报, 2: 1—10.
- 吴汝康、陆庆五、徐庆华, 1984. 腊玛古猿和西瓦古猿的形态特征及其系统关系——下颌骨的形态与比较. 人类学报, 3: 1—10.
- 吴汝康、徐庆华、陆庆五, 1985. 腊玛古猿和西瓦古猿的形态特征及其系统关系——牙齿的形态与比较. 人类学报, 4: 197—204.
- 陆庆五、徐庆华、郑良, 1981. 云南西瓦古猿头骨的初步研究. 古脊椎动物与古人类, 19: 101—106.
- 徐庆华等, 1978. 禄丰腊玛古猿下颌骨化石. 科学通报, 23: 554—556.
- 徐庆华、陆庆五, 1979. 云南禄丰发现的腊玛古猿和西瓦古猿的下颌骨. 古脊椎动物与古人类, 17: 1—13.
- Andrews, P. J. 1982. Hominoid evolution. *Nature* 295: 185—186.
- Andrews, P. J. and I. Tekkaya, 1976. *Ramapithecus* in Kenya and Turkey. IX<sup>e</sup> Congr. Union Int. Sc. Préhist. Protohist., Coll. VI, 7—25.
- Andrews, P. J. and I. Tekkaya, 1980. A revision of the Turkish Miocene hominoid *Sivapithecus me-teai*. *Palaeontology*, 23(1): 85—95.
- Andrews, P. J. and H. Tobien, 1977. New Miocene locality in Turkey with evidence on the origin of
- Andrews, P. J. and A. C. Walker, 1976. The primate and other faunas from Fort Ternan, Kenya. in *Human Origins: Louis Leakey and the East African Evidence*, ed. G. L. Isaac and E. R. McCown, pp. 279—304, Benjamin, Menlo Park, California.
- Ramapithecus* and *Sivapithecus*. *Nature*, 268: 699—701.



- Bonis, L. de, 1983. Phyletic relationships of Miocene hominoids and higher primate classification. in *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, ed. R. L. Ciochon and R. S. Corruccini, pp. 625—649, Plenum Press, New York and London.
- Bonis, L. de and J. Melentis, 1976. Les Dryopithéciniés de Macédoine (Grèce): leur place dans l'évolution des primates hominoïdes du Miocène. *IX<sup>e</sup> Congr. Union Int Sc Préhist. Protohist.*, coll. VI, 26—38.
- Bonis, L. de and J. Melentis, 1977. Les Primates hominoïdes du Vallésien de Macédoine (Grèce). Étude de la mâchoire inférieure. *Géobios* 10(6): 849—885.
- Bonis, L. de and J. Melentis, 1978. Les primates hominoïdes du Miocène supérieur de Macédoine. Étude de la Mâchoire supérieure. *Annales Paléont.* 64: 185—202.
- Bonis, L. de and J. Melentis, 1980. Nouvelles remarques sur l'anatomie d'un primate hominoïde du Miocène: *Ouranopithecus macedoniensis*. Implications la phylogénie des hominides. *C. R. Acad. Sc. Paris, D.* 290: 755—758.
- Broom, R. and J. T. Robinson, 1950. Man contemporaneous with the Swartkrans ape-man. *Am. J. Phys. Anthropol.* N. S., 8: 151—155.
- Broom, R. and J. T. Robinson, 1952. Swartkrans ape-man, *Paranthropus crassidens*. *Transvaal Mus. Mem.*, 6: 1—123.
- Greenfield, L. O., 1979. On the adaptive pattern of "Ramapithecus". *Am. J. Phys. Anthropol.*, 50: 527—548.
- Greenfield, L. O., 1980. A late divergence hypothesis. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 52: 351—365.
- Herbert, W., 1984. The living link? *Science News*, 125(3): 41.
- Johanson, D. C., C. O. Lovejoy, W. H. Kimbel, T. D. White, S. C. Ward, M. E. Bush, B. M. Latimer, and Y. Coppens, 1982. Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (AL 288-1) from the Hadar formation, Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 57: 403—451.
- Johanson, D. C., T. D. White and Y. Coppens, 1978. A new species of the genus *Australopithecus* (primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa, *Kirtlandia*, No. 28
- Johanson, D. C., and T. D. White, 1979. A systematic assessment of early African hominids. *Science*, 203: 231—330.
- Kay, R. F., 1982. *Sivapithecus simonsi*, a new species of Miocene hominoid, with comments on the phylogenetic status of the Ramapithecinae. *Inter. J. Primatol.*, 3: 113—173.
- Kretzoi, M., 1975. New ramapithecines and *Pliopithecus* from the Lower Pliocene of Rudabánya in north-eastern Hungary. *Nature*, 257: 578—581.
- Leakey, L. S. B., 1962. A new Lower Pliocene fossil primate from Kenya. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 4: 689—696.
- Leakey, R. E. F., J. M. Mangai, and A. C. Walker, 1971. New australopithecines from East Rudolf, Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.* 35: 175—186.
- Lewin, R., 1983. Is the Orangutan a living fossil? *Science*, 222: 1222—1223.
- Lewis, G. E., 1934. Preliminary notice of new man-like apes from India. *Am. J. Sci.*, 27: 161—179.
- Lewis, G. E., 1937. Taxonomic syllabus of Siwalik fossil anthropoids. *Am. J. Sci.*, 34: 139—147.
- Lipson, S., and D. Pilbeam, 1982. *Ramapithecus* and hominoid evolution. *J. Human Evolution*, 11: 545—548.
- McHenry, H. M., 1984. The common ancestor: A study of the postcranium of *Pan paniscus*, *Australopithecus*, and other Hominoids. in *The Pygmy Chimpanzee*. ed. R. L. Susman, pp. 201—230, Plenum Publishing Corporation, New York.
- Pilbeam, D., 1969. Newly recognized mandible of *Ramapithecus*. *Nature*, 222: 1093—1094.
- Pilbeam, D. R., 1969. Tertiary Pongidae of East Africa: evolutionary relationships and taxonomy. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.*, 31: 1—185.
- Pilbeam, D. R., 1982. New hominoid skull material from the Miocene of Pakistan. *Nature*, 295: 232—234.
- Pilbeam, D. R., 1983. Hominoid evolution: Harvard's program and field research in Pakistan. *Symbols*, Fall: 2—3, 15.
- Pilbeam, D., G. E. Meyer, C. Badgley, M. D. Rose, M. H. L. Pickford, A. K. Behrensmeyer, and S. M. I. Shah, 1977. New hominoid primates from the Siwaliks of Pakistan and their bearing on hominoid evolution. *Nature*, 270: 689—695.
- Pilbeam, D. R., M. D. Rose, C. Badgley, and B. Lipschutz, 1980. Miocene hominoids from Pakistan. *Postilla* (Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ.), 181: 1—94.
- Pilbeam, D. R., and R. Smith, 1981. New skull remains of *Sivapithecus* from Pakistan. *Memoir Geo-*

- logical Survey of Pakistan*, 11: 1—13.
- Preuss, T. M., 1982 The face of *Sivapithecus indicus*: description of a new, relatively complete specimen from the Siwalike of Pakistan. *Folia Primatol.*, 38: 141—157.
- Robinson, J. T., 1956. The dentition of the Australopithecinae. *Transvaal Mus. Mem.*, 9: 1—179.
- Schwartz, J. H., 1984. The evolutionary relationships of man and orang-utans. *Nature*, 308: 501—505.
- Simons, E. L. and D. R. Pilbeam, 1965. Preliminary revision of the Dryopithecinae. *Folia Primatol.*, 3: 81—152.
- Simons, E. L., 1981. Man's immediate forerunners. in *The Emergence of Man*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 292: pp. 21—41.
- Stern, J. T. Jr and R. L. Susman, 1983. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 60: 279—317.
- Tobias, P. V., 1967. The cranium and maxillary dentition of *Australopithecus (Zinjanthropus) boisei*. in *Olduvai Gorge*, Vol. 2, Cambridge Univ. Press, Cambridge, England.
- Ward, S. C., and D. R. Pilbeam, 1983. Maxillofacial morphology of Miocene hominoid from Africa and Indo-Pakistan. in *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, ed. R. L. Ciochon and R. S. Corruccini. pp. 211—248. Plenum Press, New York and London.
- White, T. D., D. C. Johanson, and W. H. Kimbel, 1983. *Australopithecus africanus*: Its phyletic position reconsidered. in *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, ed. R. L. Ciochon and R. S. Corruccini. pp. 721—780, Plenum Press, New York and London.
- Wolpoff, M. H., 1980. *Paleoanthropology*, Knopf, New York. 379 pp.
- Wu Rukang and Xu Qinghua, 1985. "Ramapithecus and Sivapithecus from Lufeng, China." In *Palaeoanthropology and Palaeolithic Archaeology in the People's Republic of China*, ed. R. Wu and J. W. Olsen. pp. 53—68. Academic Press, Orlando.

## RELATIONSHIP BETWEEN LUFENG *SIVAPITHECUS* AND *RAMAPITHECUS* AND THEIR PHYLOGENETIC POSITION

Wu Rukang (Woo Ju-kang) Xu Qinghua Lu Qingwu

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

**Key words** Lufeng; *Ramapithecus*; *Sivapithecus*; sexual dimorphism

### Summary

A great number of fossils of *Ramapithecus* and *Sivapithecus* were collected at the Shihuiba locality in Lufeng County, Yunnan Province from 1975—1983. The material consists of the following specimens.

*Ramapithecus*: three crania, five mandibles, 23 pieces of fragments of crania and jaw bones, 22 dental rows and 329 isolated teeth, as well as two phalanges;

*Sivapithecus*: two crania, five mandibles, 24 pieces of fragments of crania and jaw bones, seven dental rows and 321 isolated teeth, as well as one scapula and one clavicle.

This paper is a detailed study of the material.

### 1. Crania

The similarities and differences between Lufeng *Sivapithecus* and *Ramapithecus* are briefly described here. They share the following characteristics in the cranial morphology: The supraorbital ridges are slightly developed and uncontinuous with wide and

concave glabella region. The supraorbital sulcus is not apparent. The interorbital region is very wide. The orbital contours are square in shape with rounded corners. The nasal aperture is narrow and pear-shaped. The faces are short. The zygomatic processes of maxilla are situated more anteriorly than in extant great apes, and it is thus less prognathous. The nasopalveolar clivus is short and slightly sloped backward, and continued with the palatine process of maxilla of the base of nasal cavity.

The different features of the cranial morphology between Lufeng *Sivapithecus* and *Ramapithecus* are as follows:

Features	<i>Sivapithecus</i>	<i>Ramapithecus</i>
temporal crests	strong and converging	weak and separated
sagittal crest	strong	no or very weak
mid-face	very wide	relatively narrow
zygomatic arches	quite expanding	less expanding
canine juga	strong	weak
canine fossae	very deep	relatively shallow
canines	high and big	low and small
maxillary dental arcade	sub-U-shaped	sub-V-shaped

## 2. Mandibles

The common characteristics of the mandibles of *Sivapithecus* and *Ramapithecus* from Lufeng are as follows:

The anterior teeth are vertically orientated. The frontal surface of the symphyseal region is vertical and the inferior part oblique rearward, especially in *Ramapithecus*. The alveolar plane is moderately oblique. The superior transverse torus is not pronounced. The breadth of genioglossal fossa is medium and its base extends backward gently. The inferior transverse torus is present above the plane of the basal border of body of mandible, it is thick and projects posterosuperiorly. The digastric fossa on the basal margin of the symphysis is developed. A digastric spine is present on the middle of the frontal margin of the digastric fossa. The middle sagittal ridge is lengthened backward from this spine, and turns in at the bottom of the genioglossal fossa. The mental foramen is single and opens anterosuperiorly. The cheekteeth are orientated posteriorly in relation to the ascending ramus. The buccinator grooves are broad.

The different features between the two kinds of mandibles from Lufeng are as follows:

The middle eminence on the frontal surface of the symphyseal region of *Ramapithecus* shows Y-shaped ridge and that of *Sivapithecus* is perfectly round. The thickness of inferior transverse torus of *Ramapithecus* is great. Its base extends slightly posterosuperiorly, and its posterior margin is nearer to the plane of the basal border of body of mandible. In *Sivapithecus*, the thickness of inferior transverse torus is very great, its base extends more posterosuperiorly. The posterior margin of inferior torus is far from the plane of the basal border of body of mandible. The frontal den-

tal arch of *Ramapithecus* is slightly round, and that of *Sivapithecus* a little jut forward.

The dental arch of *Ramapithecus* is sub-V-shaped, and its cheekteeth rows gradually diverge as it extending posteriorly. In *Sivapithecus*, the dental arch is U-shape, and cheekteeth rows extend parallelly backward, and diverge only slightly at posterior part.

The position of mental foramen of *Ramapithecus* is higher, at half of the depth at P<sub>4</sub>, and that of *Sivapithecus* is lower, at the inferior third of the depth between P<sub>3</sub>—P<sub>4</sub>.

### 3. Teeth

In general, the teeth of Lufeng *Sivapithecus* and *Ramapithecus* are very similar to each other in morphology except canines and lower third premolars. However the teeth of *Sivapithecus* are larger than those of *Ramapithecus*.

The similarities of the teeth between Lufeng *Sivapithecus* and *Ramapithecus* are as follows.

The labiolingual dimensions of the crowns of the upper central incisors are extremely large, and their length-breadth indices almost exceed 90. There is a prominent lingual tubercle on the basal portion of the crown. It extends toward the lingual fossa and divides into two (occasionally one) finger-like projections. The crown of the upper lateral incisor is particularly small, being only roughly half the size of the central incisor. The paracone of the upper third premolar is high and big, but the protocone is low and small. The mesiobuccal angle of the crown is markedly projected forward. There is a pronounced frontal cingulum on the lower part of the buccal surface. The upper premolars have two transversal cristas on the occlusal surface of the crown. The upper molars have four cusps (paracone, metacone, protocone and hypocone), two cristas (transversal crist and oblique crist) and three fossae (anterior fossa, trigonal fossa or central fossa and posterior fossa). The enamel of the occlusal surface is thick, and the wrinkles are relatively complex. The order of the size of the crown of three upper molars is  $M^2 > M^3 > M^1$ . The lower incisors possess a V-shaped ridge which constitutes partly the lingual margin of the crown. The cutting edge of the lower central incisor is horizontal while that of the lateral margin of the lower lateral incisor slopes downward. The lower molars have five cusps (metaconid, entoconid, protoconid, hypoconid and hypoconulid) arranged in "Y-5" pattern, two cristas and three fossae with thick enamel and complex wrinkles. The order of the size of three lower molars is  $M_2 > M_3 > M_1$ . The lower third molar presents sometimes a metastylid and a sixth cusp.

The major differences of the teeth of Lufeng *Sivapithecus* and *Ramapithecus* are as follows:

*Ramapithecus* has small canines with low cusps and gracile roots. The lower third premolars are distinctly bicuspid. The distolingual angle of the crown of the lower fourth premolar is less protruded. *Sivapithecus* has big canines with high cusps and robust roots. The lower third premolar is usually unicuspid, occasionally with two cusps. In such case its metaconid is very small. The distolingual angle of the lower fourth premolar is usually very pronounced.

### 4. Upper limb bones

Upper limb bones include fragments of left scapula and clavicle of the same individual of *Sivapithecus*, and possibly, two proximal phalanges of *Ramapithecus*.

### Scapula

The coracoid process, the acromion and a small part of glenoid cavity were broken off in the scapula YV 716-1.

The notch of scapula is narrow and deep. The internal border extends interosuperiorly. The supraspinous fossa is large. The spine of scapula is very long. The scapula is a large reverse triangle in shape.

The coracoid process and the connected part between the coracoid process and posterosuperior border of the glenoid cavity are very similar to those of orang-utan in morphology. The glenoid cavity is pear-shaped. The infraglenoid tubercle is large and its surface is rough. The spine is rough and robust. This scapula shows features similar to those of orang-utan.

The glenoid cavities of *A. afarensis* (AL 288-11) and *A. africanus* (STS-7) are narrow, but are sharp pear-shaped as in Lufeng scapula. The peripheral margin of glenoid cavity of AL 288-11 is sharper than that of Lufeng. The supraglenoid tubercles of *Australopithecus* are small, prominent, and orientated superolaterally, as seen in Lufeng specimen. The infraglenoid tubercle is triangle-shaped either in *Australopithecus* or in Lufeng specimen, though the surface of the tubercle is smooth in *A. afarensis*. The forms of the inferior margin of glenoid cavity are very similar between the specimens of Lufeng and AL 288-11.

The scapula of Lufeng appears to be more robust than that of *A. afarensis*. The specimen of Lufeng may belong to male individual, and the AL 288-11 female.

### Clavicle

In the clavicle of *Sivapithecus* (YV 716-2), the conoid tubercle is round, the ridge of deltoid muscle is rough and sharp-edged. The anterior foveola of conoid tubercle lies between two parallel and thin ridges, and the bottom of foveola is rough and shallow. The shaft of clavicle is strong and thick.

The shaft is twisted as that of orang-utan. The lateral part of the shaft is bent. The region between the acromial end and the conoid tubercle is waisted. The ridge of deltoid muscle and the conoid tubercle are like those of orang-utan. This clavicle is similar to that of orang-utan in morphological details.

### Phalanges

The PA 1056 phalanx is the middle or forth proximal one, belonging to a right hand. The PA 1057 phalanx is the second proximal one, belonging to a left hand. The PA 1056 phalanx is longer and thicker than PA 1057.

The characteristics of these phalanges are as following:

- (1) The shaft presents a strong longitudinal curvature.
- (2) The dorsal surface of shaft shows curved transversely, especially in the PA 1057.
- (3) There is convex edge on the metacarpal surface of the shaft by ulnar side.
- (4) The ridges of fibrous flexor sheath are developed on the metacarpal surfaces of middle of shafts by ulnar and radial sides. The ridge by ulnar side is near distal end, and that by radial side is near proximal end.
- (5) From metacarpal surface view, a small bony surface can be seen at the radial edge of the trochlear articular surface. This small surface extends over the proximal edge of the trochlear articular surface.

(6) The articular surface of the base of phalanx is concave, sharp-oval in shape. There are two smooth tubercles on the metacarpal surface of the base of phalanx. The shaft is contracted near the head and base of phalanx.

In orang-utan, the articular surface of the base of proximal phalanx is square-round in shape and shallow. It means the lateral activity of proximal phalanx of orang-utan is better than that of *Ramapithecus* from Lufeng. Furthermore, the trochlear articular surface is more extensive in orang-utan than in *Ramapithecus* from Lufeng. It implies that the ability of flexion-extension between the proximal phalanx and the middle phalanx is better in orang-utan than in *Ramapithecus* from Lufeng. Therefore, the phalanx of Lufeng tends to more flexed action, as seen in the hominoid phalanx from Pakistan. However, the phalanx of orang-utan suggests a form better to adapt for grasping nimbly. From the characteristics shared by Lufeng *Sivapithecus* and AL 288-11 in scapulas, it is possible that the *Sivapithecus* from Lufeng seems to possess the ability of using their upper limbs in elevated positions as climbing.

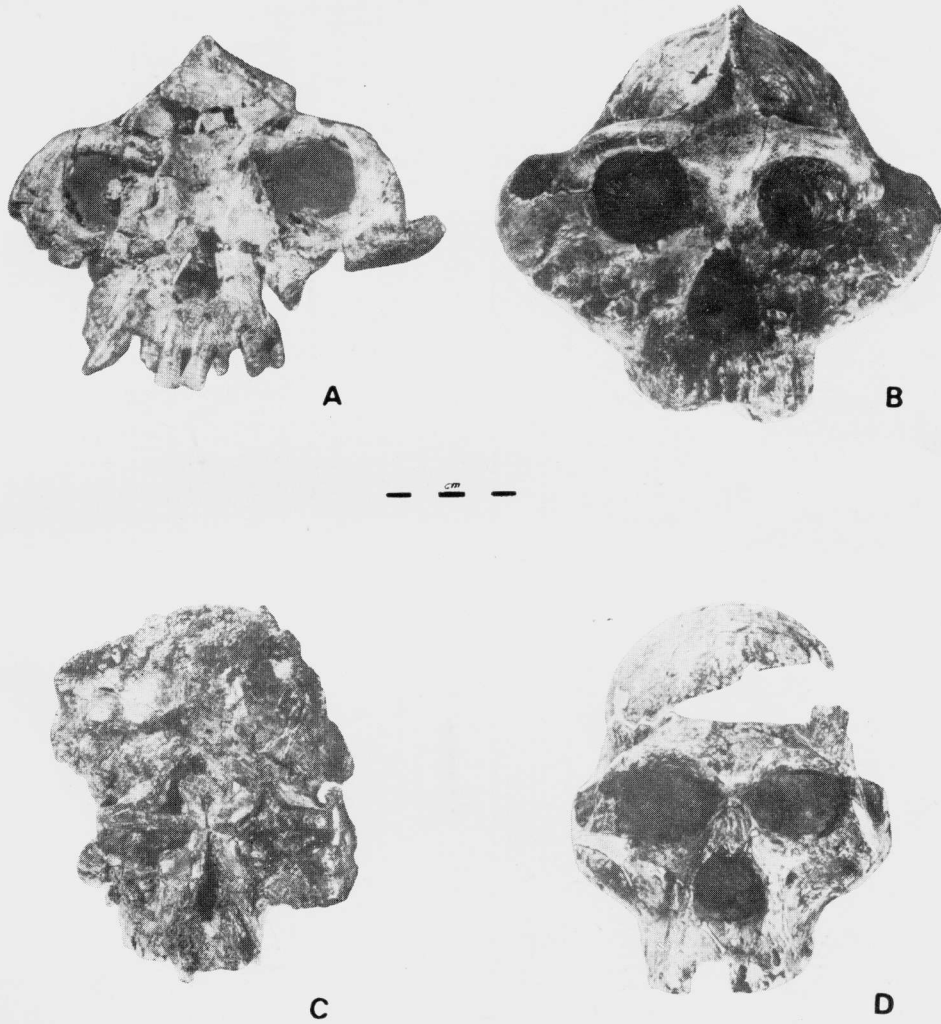
### 5. Discussion

As shown by the above detailed comparison on the Lufeng hominoid material, the differences between the Lufeng *Sivapithecus* and *Ramapithecus* in morphology are in the same extent as those between the male and female of the extant orang-utan. The Lufeng *Sivapithecus* and *Ramapithecus* could be the male and female of a single species respectively. This view is also supported by the statistical analyses on the measurements of Lufeng hominoid dentition (See fig. 1 and 2).

As consistent with the above conclusion, the original names (*Ramapithecus lufengensis* Xu et al., 1978 and *Sivapithecus yunnanensis* Xu et al., 1979) of the Lufeng hominoids should be revised. Since *lufengensis* has priority over *yunnanensis*, and *Sivapithecus* Pilgrim, 1910 has priority over *Ramapithecus* Lewis, 1934, according to the international code of zoological nomenclature, the name for the Lufeng hominoids is *Sivapithecus lufengensis*.

The Lufeng hominoids bear wide interorbital region, square orbits, thick and back-elongated inferior transverse torus with a base warped upwards posteriorly, as well as developed digastric fossae. These features are distinctly similar to those of australopithecines and the African great apes (gorilla and chimpanzee), and are different from the Asian orang-utan and the late Miocene hominoids of other regions. In addition, the morphological features of the scapula and the phalanges show also that the Lufeng specimens are close to the *Australopithecus afarensis*. *Sivapithecus lufengensis*, therefore, may be a representative type at the branch evolved to the australopithecines and the African apes. The Pakistan *Sivapithecus indicus* and Turkish *S. metcai* which possess a narrow interorbital region and the round orbits may be an ancestor of the Asian orang-utan (See fig. 3).

As the hominoids were divided into two morphological types (*S. lufengensis*; *S. indicus* and *S. metcai*) in Asia during the late Miocene, the divergence between both of the types had to take place in the time earlier than the late Miocene. The divergence of the orang-utan from the branch of the African apes and man may be in Asia 12—15 Myr ago, and the divergence of the African apes and man has not a reliable fossil evidence as yet.



禄丰西瓦古猿 (PA 644, A) 和腊玛古猿 (PA 677, C) 与南方古猿粗壮种 (B) 和非洲种 (D) 的  
颅骨比较 [Comparison of the crania of Lufeng *Sivapithecus* (A) and *Ramapithecus* (C)  
with *Australopithecus robustus* (B) and *A. africanus* (D)]

(王哲夫摄)

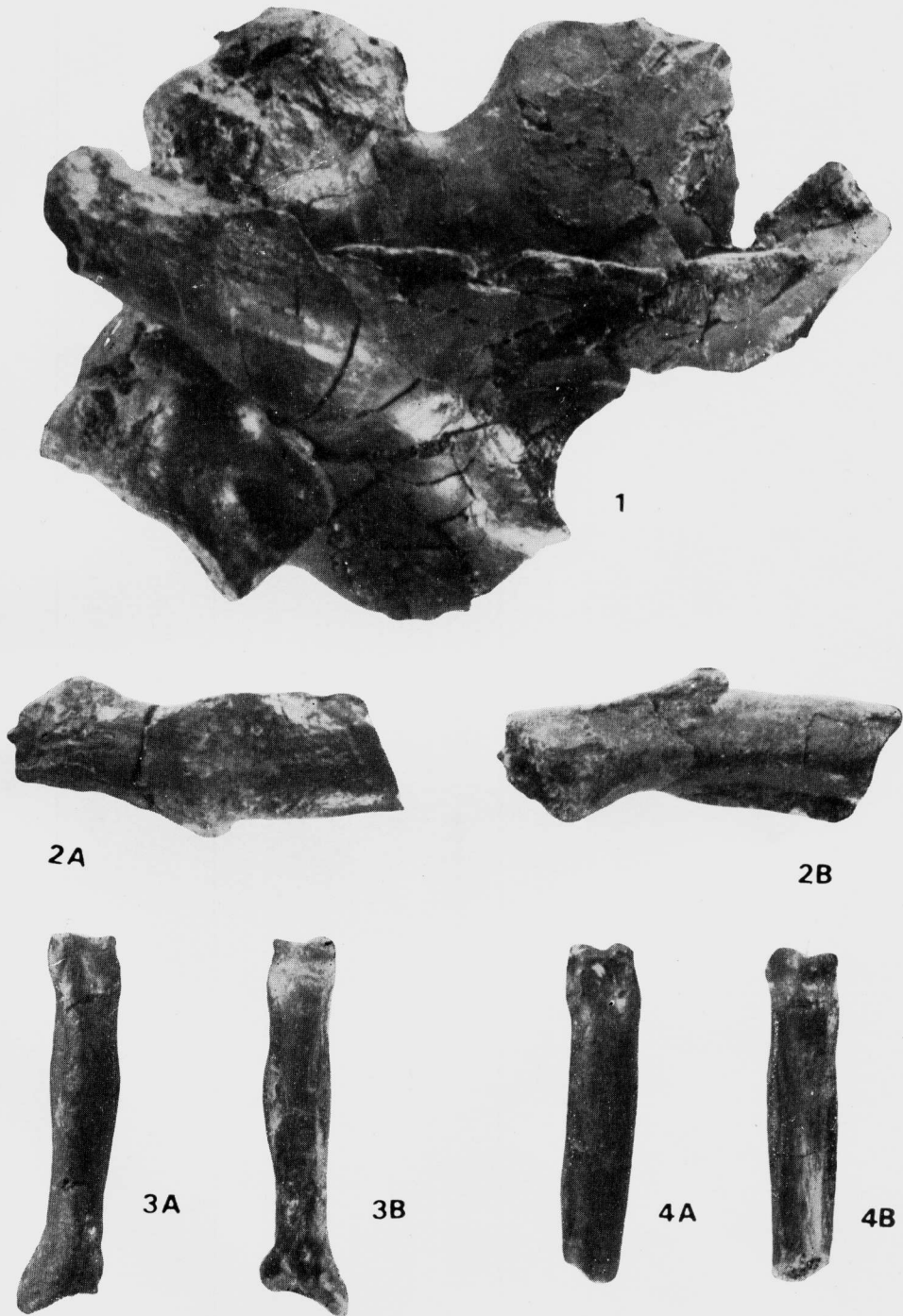


禄丰西瓦古猿和腊玛古猿下颌骨 (Mandibles of *Ramapithecus* and *Sivapithecus* from Lufeng)

- A. 腊玛古猿下颌咬合面观 (Occlusal view of mandible of *Ramapithecus*) (PA 895)  $\times 1$ ;
- B. 腊玛古猿下颌侧面观 (Lateral view of mandible of *Ramapithecus*) (PA 895)  $\times 1$ ;
- C. 腊玛古猿下颌后面观 (Posterior view of mandible of *Ramapithecus*) (PA 895)  $\times 1$ ;
- D. 西瓦古猿下颌后面观 (Posterior view of mandible of *Sivapithecus*) (LC 102)  $\times 1/2$

(王哲夫摄)





禄丰西瓦古猿和腊玛古猿上肢骨(原大) (Upper limb bones of *Sivapithecus* and *Ramapithecus* from Lufeng, natural size)

1. YV 716-1 西瓦古猿左肩胛骨,背面观 (Left scapula of *Sivapithecus*, dorsal view);
2. YV 716-2 西瓦古猿左锁骨残段, 2A. 上面观, 2B. 底面观 (Fragment of left clavicle of *Sivapithecus*, 2A. superior view, 2B. inferior view);
3. PA 1057 腊玛古猿左食指近节指骨, 3A. 背面观, 3B. 腹面观 (Left proximal phalanx of second finger of *Ramapithecus*, 3A. dorsal view, 3B. ventral view);
4. PA 1056 腊玛古猿右中指或第四指近节指骨, 4A. 背面观, 4B. 腹面观 (Right proximal phalanx of middle finger of *Ramapithecus*, 4A. dorsal view, 4B. ventral view) (王哲夫摄)