

# 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

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** 腊玛古猿;西瓦古猿;性的同种二形;猩猩的祖先;晚中新世;禄丰

## 内 容 提 要

本文通过具体的形态比较指出,禄丰腊玛古猿和西瓦古猿应为同一类型的雌雄个体,它们与现代猩猩比较相似,而与大猩猩和黑猩猩差别较大,因此,它们可看作是猩猩的祖先。猩猩这一支大约是在一千二百万年前开始从人猿超科的进化主干上分化出来的。

## 一、前 言

当前,有关人类起源问题的最大争论在于腊玛古猿的系统地位,也就是腊玛古猿究竟是不是人科成员。

从本世纪六十年代以来,人类学界普遍地认为腊玛古猿是已知的最早的人科成员,现在大多数人类学家仍旧是这样认识的。但是近一时期来,特别是近三、四年来,不断有人提出疑问。

腊玛古猿最早是由刘易斯(Lewis, G. E. 1934)根据在印度发现的一块右上颌骨碎片化石定名的,并根据它的一些象人的性质提出腊玛古猿可能是人科的成员。但未引起学术界的重视。

到了六十年代初期,西蒙斯(Simons, E. L.)重新提出腊玛古猿的人科地位。1965年,他和皮尔比姆(Pilbeam, D. R.)综合研究了世界上已知的新第三纪古猿化石,进一步强调腊玛古猿是人科的早期成员,并把从肯尼亚和中国开远发现的部分古猿化石也归入腊玛古猿。从此,腊玛古猿作为人科早期成员的认识越来越被人类学家们所接受。至今,这类化石已在印度、巴基斯坦、土耳其、肯尼亚、希腊、匈牙利和我国被发现。它们的地层年代为一千四百万年至八百万年。因此,一般认为人类最初是在一千四百万年前从猿的进化系统中分化出来的。

但是到了七十年代,随着分子生物学的进展,用“分子钟”的方法来推算人类进化的时间表明,人和猿最早分歧的时间距今大约在五、六百万年前。这与化石资料所得出的进化

时间发生了极大的矛盾。同时,在非洲发现的“南方古猿阿法种”,它的年代大约距今 360 万年前,已被确认为在人类进化系统上,而它的形态特征却与腊玛古猿不同,这也使人类学家们对腊玛古猿是否是人类的祖先产生了怀疑。

近几年来,在有关的各个国际会议上,对于人类起源和腊玛古猿等的系统地位问题发生了激烈的争论。但是,由于缺乏足够的腊玛古猿化石的直接证据,对这个问题一直不能取得一致的认识。

除我国以外,世界各地发现的腊玛古猿化石材料只是上、下颌骨破片和单个的牙齿。1980 年 12 月 1 日在我国云南省禄丰县石灰坝首次发现了腊玛古猿的头骨化石,引起了世界人类学界的重视。自从 1975 年发现这个古猿化石产地以来,已进行了八次发掘,获得了大量的古猿化石,现在计有:

腊玛古猿的颅骨 3 个,下颌骨 4 个,颅骨破片 4 件,上、下颌骨破块 16 件,上、下齿列 20 件和单个牙齿 278 个;

西瓦古猿的颅骨 2 个,下颌骨 5 个,颅骨破片 2 件,上、下颌骨破块 20 件,上、下齿列 7 件和单个牙齿 290 个。

另外,还有少数古猿的肢骨化石。

本文是对腊玛古猿和西瓦古猿颅骨的主要特征,并结合它们的下颌骨和牙齿的性质进行观察比较,提出一些新的认识。

## 二、颅骨的形态与比较

禄丰发现的较完整的古猿颅骨有 5 个,其中 2 个为西瓦古猿;3 个属腊玛古猿类型。另外还有这两种古猿的 6 个破残颅骨和十多件上颌骨破片。现就颅骨额、面部的主要特征分述如下。

### 1. 面部的整体观

禄丰发现的 PA 644 西瓦古猿颅骨保存较好,经初步复原,基本上恢复了额、面部的结构。因此可作为本类型的典型颅骨标本。它是一个成年的雄性个体。

这个颅骨从正面来看,一个显著的特点是面部短而宽,颧弓向两侧张开。这种形态特点与雄性的猩猩头骨十分相似。而在大猩猩和黑猩猩的雄性头骨中,面部相对较长和较窄,颧弓不大张开。1979 年从巴基斯坦发现的 GSP 15000 西瓦古猿印度种头骨也是一个成年的雄性个体 (Pilbeam, 1981)。它的面部是特别长而窄的,总的骨性标志给人以纤细的感觉,而 PA 644 颅骨却显得十分粗壮。

从侧面观察,PA 644 颅骨从眶上脊水平向下,经鼻部到齿槽突前缘呈凹形弯曲,上颌前部明显向上翘起,这是由于内侧门齿齿槽强烈突起所致。雄性猩猩头骨面部的侧面观也呈凹形弯曲,内侧门齿根端处翘起,与 PA 644 颅骨的情形非常相似。而在大猩猩和黑猩猩中,眶区是相当陡的,以下突然转折,向前下成直线倾斜,上颌前部并不向上翘起,因此不同于禄丰标本。巴基斯坦头骨侧面观的情形与 PA 644 的相当接近。

禄丰腊玛古猿的三个颅骨以 PA 677 为最完整,可惜被严重压扁,其面部的尺寸难

于判断。

## 2. 颞脊和矢状脊

禄丰 PA 644 西瓦古猿颅骨的颞脊强烈突起, 形成明显的脊。它们起始于眶上脊外侧段的后缘, 几乎平行地向正中移行, 至眶上脊中部突然向后中转弯, 径直斜行, 大约在颅顶中部汇合, 成为向后延伸的矢状脊。由于左、右颞脊汇合, 因此在前额部形成一个面积较大、表面较平的额三角。

雄性猩猩头骨的颞脊起始于眶上外角, 起始段与眶上脊相联, 中间隔一线沟, 平行移行, 至眶上缘中部附近, 才与眶上脊明显分离, 稍带弧形向后中斜行, 汇合于颅顶中部附近, 并延续为强烈突起成薄板状的矢状脊。PA 644 西瓦古猿颅骨与之相似。

雄性大猩猩的颞脊起自粗壮的额骨颞突的后上缘, 起点稍比猩猩的靠中, 与 PA 644 西瓦古猿颅骨和猩猩头骨明显不同的是颞脊一开始就与眶上脊分开, 向后中延伸, 汇合后形成非常突起的较厚的板状的矢状脊。颞脊的汇合点明显靠前, 大约在颅顶前 1/3 处。额三角明显较小, 而且由于眶上脊强烈突起而使额三角前部呈很深的凹陷, 即眶上沟。

黑猩猩的颞脊在雄性头骨中也是相当弱的, 在颅顶中部趋近。相应地, 在颅顶后部, 矢状脊也是较弱的。颞脊起始点的情形与大猩猩的类同, 也是一开始就与眶上脊很快分开。眶上脊后面也很凹陷, 但不如大猩猩。

PA 644 西瓦古猿颅骨的颞脊与三种大猿相比, 明显与雄性猩猩的较为相似。

巴基斯坦的 GSP 15000 西瓦古猿头骨只在左眼眶上方残存颞脊的起始段。其形态与雄性猩猩和 PA 644 西瓦古猿颅骨大致相同。

腊玛古猿颅骨的颞脊, 从 PA 677 标本上可以看得很清楚, 它们比西瓦古猿的要弱得多, 而且是左右分离的。它们的起始情形与西瓦古猿相同, 与眶上脊分开后, 开始较突起, 大约 2—3 厘米后就逐渐变平, 在颅顶中部稍后处两侧颞脊趋近, 相距约 1.3 厘米, 向后又逐渐分开。颞脊的不汇合形式在 YV 652 腊玛古猿颅骨中也显示得很清楚。由于它的颅顶后部保存较好, 因此可以看出弧形的后部颞脊呈细波状的形式以及微弱的矢状脊。

猩猩的雌性头骨的颞脊与腊玛古猿头骨很相似。一般无矢状脊。

大猩猩雌性头骨的颞脊与腊玛古猿和其他雌性的大猿类的不同, 它们是汇合的。它的颞脊从眶上外角起始后, 立即与眶上脊分开, 很快变弱变平, 在颅顶中部稍前处汇合, 延续为低平而宽的矢状脊, 直达枕外隆凸。额三角前部也是很凹陷的。

黑猩猩雄性头骨的颞脊和矢状脊与腊玛古猿颅骨(尤其是 YV 652) 有些相似, 但黑猩猩的前额部颞脊相当弯曲, 而且眶上沟较深。雌性黑猩猩的颞脊很弱, 而且分离很开, 与禄丰标本绝然不同。

## 3. 眶上脊和眉间

禄丰 PA 644 西瓦古猿颅骨的眶上脊的显著特点是左右分离, 眉间宽而深陷。雄性猩猩头骨的左右眶上脊也是明确分离的, 但眉间稍凹陷, 宽度小得多。雄性大猩猩的眶上脊左右相连, 与眉间一起构成粗壮而强烈突起的眶上圆枕。它的眉间宽大, 明显地向前凸出。雄性黑猩猩的情形与大猩猩类似, 只是不如后者粗壮。

在巴基斯坦西瓦古猿头骨 GSP 15000 上,眶上脊同 PA 644 西瓦古猿颅骨一样也是左右分离的。但眉间窄而平,与 PA 644 颅骨很不相同。

PA 677 腊玛古猿颅骨的眶上脊和眉间的形态与 PA 644 西瓦古猿颅骨完全一致,只是发育程度上纤细得多。同样,雌性猩猩的这两个特征与雄性的也很一致。大猩猩和黑猩猩的雌性头骨,眶上脊也都是左右相连的,无非都是雌性显得细弱些罢了。在大猩猩雌性头骨上,眉间并不向前凸出。

#### 4. 眶型和眶间区

PA 644 西瓦古猿颅骨的眶型基本上为近圆形的,眶间区很宽而下陷,呈一条凹弧形的宽沟。猩猩的眶型是长圆形的,高度稍大于宽度。它的眶间区比较窄而平,尤其是在雌性。大猩猩的眶型是斜方形的,一般都是高度小于宽度。它们的眶间区也很宽,但是很突起的,特别是鼻骨,以鼻间缝为岭形成一条自上而下渐宽的脊。黑猩猩的眶型也是斜方形的,宽度相对更大。眶间区稍凸。

巴基斯坦 GSP 15000 头骨的眶型是长圆形的,高度较大于宽度。它的眶间区很窄,最窄处约 10 毫米,几乎不到 PA 644 西瓦古猿的一半。此外它的眶间区是凸弧形的,在鼻骨的上部还形成一条细脊,鼻骨下部很平整。

禄丰腊玛古猿的眶型和眶间区的情形与西瓦古猿的类同。它们两者在眶型上与猩猩和巴基斯坦 GSP 15000 头骨较接近,基本上都归属为圆形的;而大猩猩和黑猩猩都归属于方的眶型。在眶间区的形态上,却是各有特色,很难归类。

#### 5. 眶下缘与鼻孔上缘的位置

PA 644 西瓦古猿颅骨的鼻孔上缘稍高于眶下缘。黑猩猩的也是稍高于眶下缘,两者相似。猩猩的略低于眶下缘。大猩猩的大大低于眶下缘。巴基斯坦 GSP 15000 头骨的是特别低于眶下缘的,这是与禄丰头骨的明显不同。

禄丰腊玛古猿 PA 677 颅骨的鼻孔上缘也稍高于眶下缘,与雌性猩猩和黑猩猩的比较接近,而与雌性大猩猩和巴基斯坦古猿头骨的差别较大。

#### 6. 鼻孔与鼻一齿槽突坡

PA 644 西瓦古猿颅骨的鼻孔特别窄,呈长梨形,最宽处在下 1/4 处。鼻孔下部侧缘圆钝。鼻一齿槽突坡短小,呈凹弧形。具有微弱的鼻前棘。猩猩的鼻孔形状与禄丰标本差不多,也有圆钝的下部侧缘,但宽度相对较大些。鼻一齿槽突坡长而向前外展开,通常有弱的鼻前棘。大猩猩的鼻孔很宽,呈卵圆形,下部侧缘较锐,并逐渐向中收拢,一直延伸到内侧门齿根的远中侧。它的鼻一齿槽突坡宽大而较短,向下稍收缩,无鼻前棘。黑猩猩的鼻孔相对来说是最短宽的,呈短梨形,但下部侧缘也很圆钝。它的鼻一齿槽突坡短宽而平坦,成一向前下倾斜的坡。

巴基斯坦 GSP 15000 头骨的鼻孔也呈长梨形,但较宽些,最宽处在基部。也有粗钝的侧缘。它的鼻一齿槽突坡是长而平的,有稍明显的鼻前棘。

禄丰腊玛古猿 PA 677 颅骨的鼻孔和鼻一齿槽突坡的形态与西瓦古猿的相一致。

鉴于上述, 禄丰标本的鼻孔形状和鼻前棘的存在, 这两方面与巴基斯坦的西瓦古猿头骨和猩猩头骨都较相似, 而与大猩猩和黑猩猩有显著的区别。

## 7. 犬齿轭和犬齿窝

禄丰的 PA 644 西瓦古猿颅骨有显著的犬齿轭和很深的犬齿窝。从前面观察, 左右犬齿呈“八”字形, 或倒“V”字形, 向前下强烈地张开, 这些特征很象猩猩和巴基斯坦 GSP 15000 头骨, 而与大猩猩和黑猩猩的显然不同。后两者的犬齿轭没有那么明显, 犬齿窝也相对较浅, 左右犬齿的张开角度也较小, 尤其是在黑猩猩中几乎接近平行。

腊玛古猿的犬齿比西瓦古猿的小得多, 但因标本在埋藏前犬齿已脱落, 石化过程中犬齿轭和犬齿窝已被压扁和变形, 所以不好进行比较。

## 8. 内侧门齿轭及其间沟

PA 644 西瓦古猿颅骨有明显的内侧门齿轭和相应的较深的间沟。猩猩头骨的情形与禄丰标本很相近。大猩猩的内侧门齿轭很不明显, 但有时也出现狭窄的间沟。黑猩猩的内侧门齿轭和间沟稍明显。

在巴基斯坦 GSP 15000 头骨上, 由于内侧门齿根特别弯曲和翘起, 因此内侧门齿轭极其明显, 间沟很深。此外, 由于外侧门齿特小, 因此在强烈突起的内侧门齿轭和犬齿轭之间形成宽的外侧门齿沟, 其上端直通鼻一齿槽突坡。这种情形在猩猩和禄丰颅骨中也可见到, 但没有它显著。

腊玛古猿 PA 677 颅骨的上颌前部被压扁和变形, 其他的颅骨保存更差, 更不好观察, 所以不能作此比较。

## 9. 上颌齿弓

禄丰西瓦古猿颅骨的上颌齿弓是接近“U”字形的, 犬齿间较宽, 后部稍张开, 这在 PA 845 颅骨中可以看得很清楚。雄性猩猩头骨的上颌齿弓也近似“U”字形, 在犬齿间最宽, 向后往往稍收拢。大猩猩和黑猩猩是典型“U”字形的, 黑猩猩的有时后部稍收缩。

巴基斯坦 GSP 15000 头骨的上颌齿弓是典型的“U”字形, 但犬齿间扩开很宽。

禄丰和巴基斯坦头骨与黑猩猩头骨的上颌齿弓在犬齿间宽度最大, 这与它们的犬齿都呈“八”字形或倒“V”字形的着生方式有关。

腊玛古猿的上颌齿弓是亚“V”字形的, 它前部较圆顺, 两侧齿列逐渐向后张开。而雌性的猩猩、大猩猩和黑猩猩的上颌齿弓都呈“U”字形, 后两臼齿  $M^2$ - $M^3$  都有向中收拢的现象。

## 10. 上颌齿

禄丰西瓦古猿内侧门齿的最大特点是唇舌径特别大, 它的长宽指数有的甚至超过 100, 即唇舌径大于近中远中径。在现代猿类和巴基斯坦西瓦古猿中, 内侧门齿的唇舌径都小于近中远中径。从内侧门齿的绝对长度(即近中远中径)来说, 禄丰的西瓦古猿内侧门齿的尺寸要比现代猿类和巴基斯坦 GSP 15000 的小得多。猩猩、黑猩猩和 GSP 15000

的中等,而以大猩猩的为最大。

PA 644 颅骨的内侧门齿齿根比较弯曲,也就是说,内侧门齿的着生方向较朝下。这与猩猩的比较相似,黑猩猩的较前冲,大猩猩的最向前冲出。GSP 15000 头骨的内侧门齿齿根是特别弯曲的。

在内侧门齿和外侧门齿的相对大小方面,禄丰的大约为 2:1。猩猩的与之相当,大猩猩和黑猩猩的外侧门齿显得稍大一些,而巴基斯坦 GSP 15000 的大小相差更悬殊。

禄丰腊玛古猿的门齿在形态上与西瓦古猿很一致,只是尺寸较小而已。

PA 644 西瓦古猿颅骨的犬齿,对自身齿列来说是比较大的。现代猿类的犬齿都很硕大,尤其是大猩猩的犬齿。一般来说,禄丰西瓦古猿的犬齿在大小和形态上还是比较接近于猩猩的。巴基斯坦的材料就更类似。

禄丰腊玛古猿的上犬齿形态与西瓦古猿很不相同,它是比较小和低的。它与现代猿类相比较,接近于雌性猩猩的上犬齿,但后者较大和高一些。

在颊齿(前臼齿和臼齿)方面,禄丰西瓦古猿的咬合面釉质的脊纹,一般来说还是比较复杂的,齿尖中等高,釉质较厚。总的来说,牙齿的形态比较象猩猩。当然与巴基斯坦的标本更相似。大猩猩的颊齿脊纹较粗,齿尖高而锐,而且有发达的齿带,因而与禄丰标本大不相同。黑猩猩的釉质皱纹复杂而细,齿尖很低,常出现明显的舌侧齿带,因此与禄丰材料也不一样。

禄丰腊玛古猿颊齿的基本形态与西瓦古猿的差不多,似乎只是尺寸较小而已,看不出有根本性的差别。

综合上述,禄丰西瓦古猿颅骨在面部的整体观、颞脊、眶上脊、眶型、鼻孔、犬齿窝、内侧门齿和犬齿的着生方向和它们的齿轴,以及牙齿的基本特点都比较接近猩猩和巴基斯坦的 GSP 15000 西瓦古猿头骨,而与大猩猩和黑猩猩差别较大。同样,禄丰腊玛古猿颅骨的形态特征在面部整体观、颞脊、眶上脊、鼻孔和牙齿的基本特征方面与猩猩的雌性头骨比较相似,而与大猩猩和黑猩猩的差异较大。这些相似和差异反映出它们之间的亲缘关系。

### 三、讨 论

通过上述比较,我们在这里想着重讨论三个问题。

#### 1. 腊玛古猿和西瓦古猿的关系

这两类古猿的订名最初都是根据从印度发现的颌骨化石而作出的。后来,这两类化石逐渐增多,但令人感兴趣的是,这些化石在印度、巴基斯坦、土耳其、肯尼亚、希腊、匈牙利和中国等国家都是在同地点同地层中发现的。因此,近些年来,有些学者(如皮尔比姆和安德鲁斯等)根据它们之间在牙齿形态上的许多相似性和个体大小上的区别提出,它们两者可能是同一类型的雌雄体。即所谓“性的同种二形”。格林菲尔德(Greenfield, L. O., 1979)甚至明确提出在西瓦古猿和腊玛古猿之间有很高度的相似性,因此腊玛古猿是西瓦古猿的同一物。但是这些看法由于缺乏有力的化石证据,尤其是颅骨化石,因此至今未

被人们所接受。

从颅骨的形态比较中,我们可以清楚地看到,腊玛古猿和西瓦古猿在面部的基本特征上都是一致的,而在尺寸、颞脊、矢状脊和犬齿等的形态差别恰好与现代猩猩的雌、雄颅骨上的形态差异对应地相似,这似乎表明腊玛古猿和西瓦古猿之间是雌、雄的关系,也就是说,它们两者是性的同种二形。

我们也注意到腊玛古猿和西瓦古猿,无论是颅骨、下颌骨和牙齿在尺寸上相差很大,但根据内皮尔(Napier, J. R. 和 Napier, P. H., 1967)他们对现代猩猩体重的统计,雌性的体重只有雄性的47%。因此,在禄丰标本中雌雄性之间的大小差别就可以理解了。

如果腊玛古猿与西瓦古猿的差别只是两性的差别,那末在名称上,由于西瓦古猿(*Sivapithecus*)的订名早于腊玛古猿(*Ramapithecus*),根据国际命名法,腊玛古猿应该归入西瓦古猿类,改称西瓦古猿。

## 2. 西瓦古猿的系统地位

长期以来,西瓦古猿都被看作是一种森林古猿类,是现代猿类的祖先。但是近些年来,也有人认为西瓦古猿具有与南方古猿相似的性质,如牙齿釉质厚和臼齿巨大。因此提出西瓦古猿可能也是人类的祖先。

最近,皮尔比姆(1982)在进一步研究巴基斯坦发现的西瓦古猿印度种头骨(GSP 15000)时指出,它与猩猩之间有种种相似性,可能原来就是共同获得的特征。虽然他怀疑西瓦古猿印度种本身是猩猩的祖先,但是他认为一个相似的晚中新世的种,或许一个亚洲的种,可能是猩猩的祖先。安德鲁斯(Andrews, P., 1982)则明确地主张把“腊玛古猿”归入西瓦古猿。他指出西瓦古猿与猩猩的关系要比与人、黑猩猩和大猩猩的关系更加密切,可以被看作为猩猩的一个亲属。

那末,西瓦古猿究竟是不是猩猩的祖先呢?我们通过上述颅骨形态的一系列比较,清楚地看到禄丰的西瓦古猿(包括“腊玛古猿”)的颅骨与现代猩猩的较相似,而与现代大猩猩和黑猩猩的差别较大。同时表明,禄丰标本与巴基斯坦的GSP 15000西瓦古猿头骨在面部的一系列基本特征上都很相似,归纳起来,禄丰和巴基斯坦的西瓦古猿头骨与猩猩之间主要的共同特征如下:

- (1) 面部自上而下呈凹弧形,上颌前部翘起;
- (2) 颞脊起始段与眶上脊相联和并行;
- (3) 左右眶上脊弱而不连接;
- (4) 带圆形的眼眶;
- (5) 狭长的鼻孔;
- (6) 左右上犬齿的着生方向呈倒“V”字形;
- (7) 上内侧门齿齿根强烈弯曲,齿軛显著;
- (8) 臼齿齿尖中等高,咬合面釉质较厚,皱纹较复杂,没有颊侧齿带。

这些共同的特征与大猩猩和黑猩猩的有着明显的区别,这就有力地说明禄丰和巴基斯坦的西瓦古猿与现代猩猩有着密切的亲缘关系,而与大猩猩和黑猩猩的关系较远。由此可见,西瓦古猿应该被看作为现代猩猩的祖先。

### 3. 西瓦古猿从人猿超科进化主干上分化出来的年代

禄丰含古猿化石地层的地质时代为晚中新世,它的估计年代为八百万年,开远小龙潭煤矿含古猿化石的煤层年代比禄丰早些。巴基斯坦和印度发现西瓦古猿化石的地层年代为一千二百万年至八百万年。其他地区发现这类化石的地层年代都在一千四百万年至八百万年。由于目前可作对比的较完整的西瓦古猿头骨标本还只在中国和巴基斯坦发现,对于非洲和欧洲的材料还远远不够,它们的头骨形态还缺乏更多的了解。因此,对于猩猩祖先的分化年代我们仅根据中国、巴基斯坦和印度的材料来作估计。我们认为现代猩猩的祖先,晚中新世的西瓦古猿大约是在一千二百万年前开始从人猿超科的进化主干上分化出来的。

(1982年11月5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, 1981. 世界首次发现的腊玛古猿头骨化石. 科学通报, **26**: 1125—1127.
- 吴汝康等, 1982. 云南禄丰古猿化石地点再次发现腊玛古猿头骨——1981年发掘报告. 人类学学报, **1**: 97.
- 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.
- Andrews, P. & Tekkaya, I., 1976. *Ramapithecus* in Kenya and Turkey. IX<sup>o</sup> Congr. Union. Int. Sc. Préhist. Protohist., coll, **VI**: 7—25.
- Andrews, P., 1982. Hominoid evolution. *Nature*, **295**: 185—186.
- Andrews, P. & Cronin, J. E., 1982. The relationships of *Sivapithecus* and *Ramapithecus* and the evolution of the orang-utan. *Nature*, **297**: 541—546.
- Greenfield, L. O., 1979. On the adaptive pattern of ‘*Ramapithecus*’. *Am. J. Phys. Anthrop.*, **50**: 527—548.
- Lewis, G. E., 1934. Preliminary notice of new man-like apes from India. *Am. J. Sci.*, **27**: 161—179.
- Napier, J. R. & Napier, P. H., 1976. *A handbook of living primates*. p. 27, Academic Press, London.
- Pilbeam, D. et al., 1977. Geology and paleontology of Neogene strata of Pakistan. *Nature*, **270**: 684—689.
- Pilbeam, D. et al., 1977. New hominoid primates from the Siwaliks of Pakistan and their bearing on hominoid evolution. *Nature*, **270**: 689—695.
- Pilbeam, D. R. et al., 1980. Miocene hominoids from Pakistan. *Postilla*, (181): 1—94.
- Pilbeam, D., 1980. Major trends in human evolution, in *Current Argument on Early Man*. Edited by L.-K. Königsson, pp. 261—285. Oxford: Pergamon.
- Pilbeam, D. & Smith, R., 1981. New skull remains of *Sivapithecus* from Pakistan. *Memoir Geological Survey of Pakistan*, **11**: 1—13.
- Pilbeam, D., 1982. New hominoid skull material from the Miocene of Pakistan. *Nature*, **295**: 232—234.
- Preuss, T. M., 1982. The face of *Sivapithecus indious*: Description of a new, relatively complete specimen from the Siwaliks of Pakistan. *Folia Primat.*, **38**: 141—157.
- Simons, E. L., 1961. The phyletic position of *Ramapithecus*. *Postilla*, **57**: 1—10.
- Simons, E. L. & Pilbeam, D. R., 1965. Preliminary revision of the Dryopithecinae. *Folia Primat.*, **3**: 81—152.
- Simons, E. L., 1981. Man's immediate forerunners. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B292**: 21—41.



# MORPHOLOGICAL FEATURES OF *RAMAPITHECUS* AND *SIVAPITHECUS* AND THEIR PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS

## — Morphology and comparison of the crania

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

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

**Key words** *Ramapithecus*; *Sivapithecus*; Sexual dimorphism; Ancestor of orang-utan; Late Miocene; Lufeng

### Summary

Since 1975 a late Miocene site at Shihuiba, Lufeng County, Yunnan Province has revealed a great number of fossil hominoids and other fossil animals. The hominoid specimens include *Ramapithecus* and *Sivapithecus*.

*Ramapithecus*: three crania, four mandibles, twenty pieces of fragments of crania and jaw bones, twenty dental rows and 278 isolated teeth;

*Sivapithecus*: two crania, five mandibles, 22 pieces of fragments of crania and jaw bones, seven dental rows and 290 isolated teeth.

In addition there are a few extremity bones of hominoids.

The major characters of the crania of *Sivapithecus* are as follows:

The face is short and wide, with both zygomatic archs spreaded outwards. Viewed laterally the mid-facial contour is concave from the supraorbital ridges to the naso-alveolar clivus, but the anterior region of the maxilla is markedly raised upwards. This feature is quite similar to orang-utan and GSP 15000 skull from Pakistan, and different from that of the gorilla and chimpanzee.

The temporal ridges are well developed. They start from both lateral segments of supra-orbital ridges, contact and parallel with them, and then turned strongly backward to form a median sagittal crest at the middle part of the vault.

The supra-orbital ridges are not continuous from side to side of the forehead. This is also an important feature of the Lufeng crania, which resembles that of orang-utan and GSP 15000 skull from Pakistan, but differs from gorilla and chimpanzee.

A specific character of the Lufeng crania is the wide concave glabella that is different from those of all living apes and GSP 15000 skull.

The orbits have a sub-rounded contour. The interorbital region is quite broad and concave.

The positions of the infraorbital rims are located slightly below the superior margin of the nasal aperture.

The nasal aperture is specially narrow, and its lateral borders are bounded inferiorly

by prominent canine juga. The concave-rounded naso-alveolar clivus is short and small, with slight anterior naso-spinale. The canine fossae are very deep. The canines on both sides diverge laterally downward into a reversed V-shape. This feature is also strongly similar to that of orang-utan and GSP 15000, and different from gorilla and chimpanzee.

The central incisor roots are very curved, thus exist the pronounced central incisor juga and a deep central incisor sulcus as in orang-utan and GSP 15000.

The dental arcade of the maxilla is sub-U-shaped, and is slightly diverged posteriorly.

A prominent feature of the central incisors is the particularly great labio-lingual breadth of their crown. The breadth-length indices of some teeth are even more than 100. This is different from all recent apes and GSP 15000 skull.

The lateral incisors are very small, only about one half size of the central incisors. The canines are relatively big. The crowns and cusps of the buccal teeth (premolars and molars) are of median height. They have thick enamel and crenated complex wrinkles on the occlusal surface of the crown, and no cingulum on the molars.

The PA 677 cranium is considered as a typical one of the *Ramapithecus* from Lufeng. Its main morphological characteristics are basically concordant with those of *Sivapithecus* (PA 644), except relatively smaller in size, and is gracile in morphology.

The study of the crania of *Ramapithecus* and *Sivapithecus* from Lufeng shows that they are sexual dimorphism. They have many features similar to those of orang-utan, but different from gorilla and chimpanzee. It is suggested that they are the early ancestor of orang-utan. The branch of orang-utan seems to be divergent from the hominoid main stock at about 12 Myr B. P.



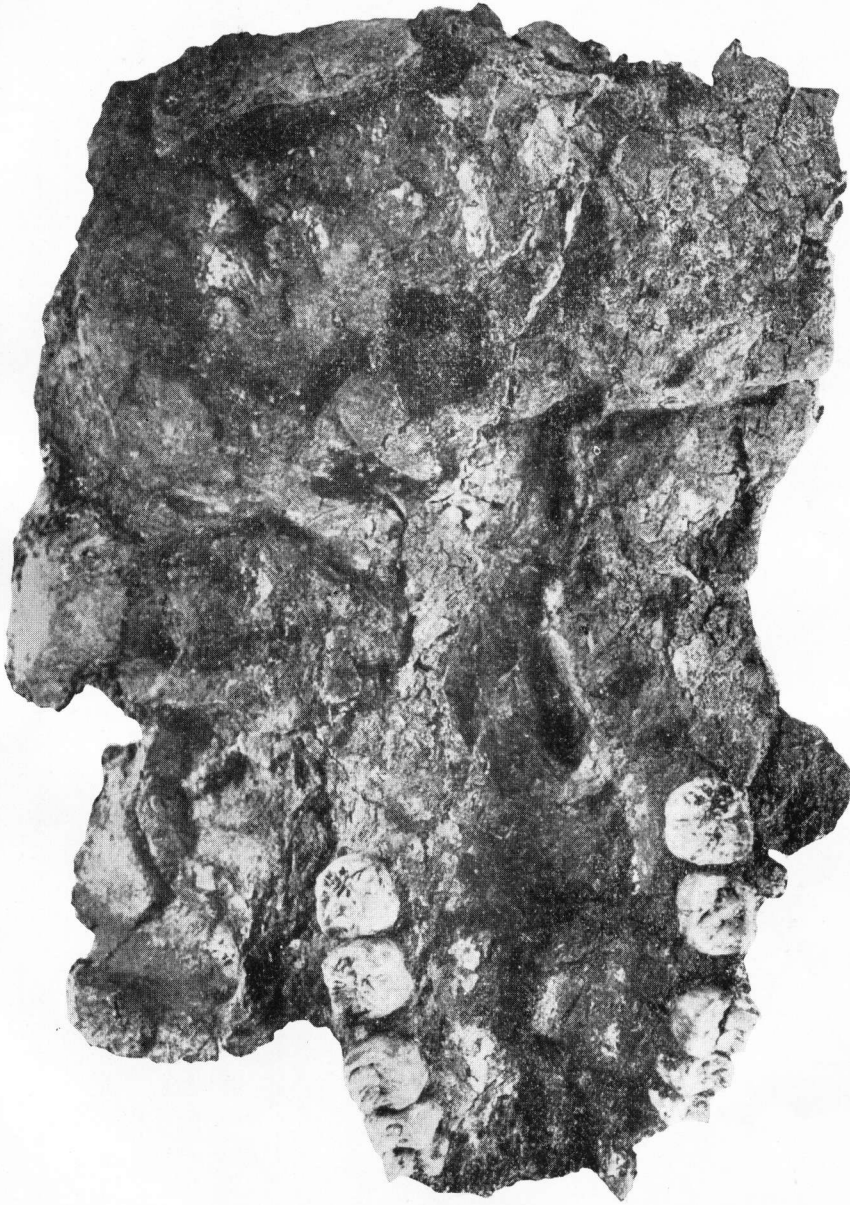
禄丰西瓦古猿颅骨 (Cranium of *Sivapithecus* from Lufeng) (PA 644)×5/6

1. 前面观 (Frontal view);
2. 左侧面观 (Left lateral view)

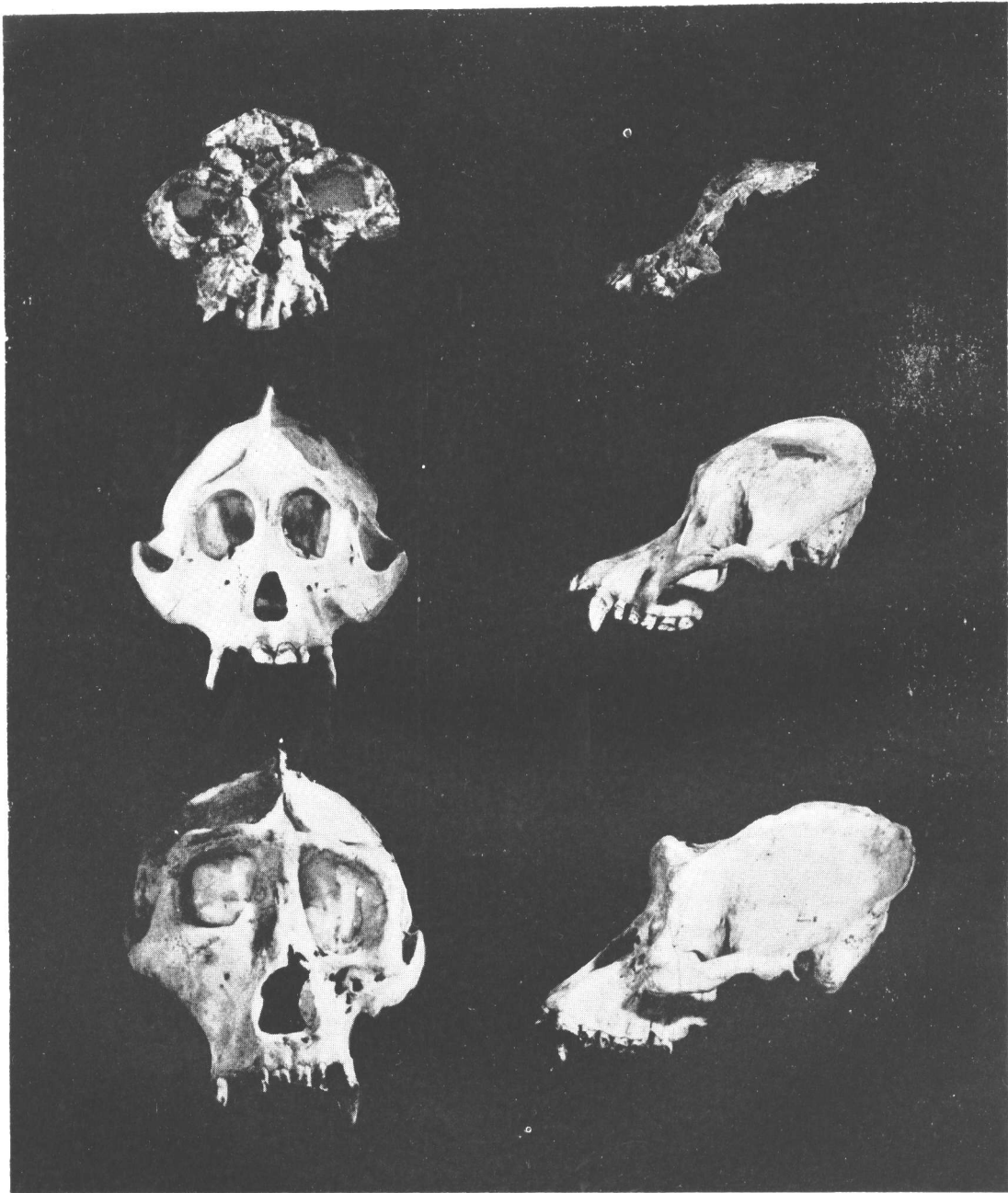
(王哲夫 摄)



禄丰腊玛古猿颅骨 (Cranium of *Ramapithecus* from Lufeng) (PA 677) ×1  
顶面观 (Top view)  
(王哲夫 摄)



禄丰腊玛古猿颅骨 (Cranium of *Ramapithecus* from Lufeng) (PA 677)×1  
底面观 (Basal view)  
(王哲夫 摄)



禄丰西瓦古猿 (PA 644, 上)与雄性猩猩 (中) 和大猩猩 (下) 的颅骨比较 [Comparison of the crania of *Swapithecus* (PA 644, upper), male orang-utan (middle), and male gorilla(lower)]

左: 前面观 (Left: Frontal view);

右: 左侧面观 (Right: Left lateral view)

(王哲夫 摄)