

禄丰粗壮池猿头骨的初步观察 ——兼论池猿的系统关系

吴汝康 潘悦容

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 粗壮池猿;头骨;上猿;晚中新世;禄丰;系统关系

内 容 提 要

本文通过粗壮池猿头骨新材料的初步观察得出,它与欧洲上猿的头骨比较接近,而在某些特征上又与现生长臂猿相似。这与牙齿和颌骨研究的结果是一致的。本文还对亚洲第三纪长臂猿类与其他同时代长臂猿类的关系作了初步的探讨,并对池猿的系统关系作了论述。

在禄丰石灰坝腊玛古猿化石地点,除了发现丰富的大型猿类化石以外,还发现了数量较多的小型猿类化石,即长臂猿类化石,已归于一新属新种粗壮池猿 (*Laccopithecus robustus* Wu and Pan) (吴汝康等, 1984)。到目前为止共获得标本 90 件,包括上、下颌骨 14 件,齿列 8 件,单牙 67 枚,不完整的头骨一个。从 D 剖面的第一层到第六层中均有发现,其中以第二层黑灰色炭质粘土和灰白色砂互层最多,第四、五、六层次之,第三层(褐煤层)和第一层最少。PA 860 头骨发现在第四层的灰白色砂层中。

描述

粗壮池猿的头骨 PA 860 (吴汝康等, 1982) 包括完整的颜面部,部分额骨和有完整齿系的上颌,除了右 I^1 的齿冠大部缺失外,全部牙齿保留。由于头骨受压,使左侧半的面部和上颌向前突出。但右侧基本上保持了原来的形态。

左眼眶边缘保存完好,但眼眶因受压而变形;右眼眶保存了眶下缘和眶内侧缘,眶上缘稍损坏,外侧缘缺失,但眼眶的轮廓基本可以复原。眼眶内的骨板大部分保存,内侧部保存了泪骨,能观察到泪窝和泪孔。

鼻骨保存完整,眶间区宽而平扁。梨状孔大部分保存,左边因受压而使左上犬齿的齿根紧靠近鼻孔,因鼻骨和上颌部保存完好,左边的梨状孔复原后,可以确定梨状孔的形状。鼻短而宽。

在上颌的眶前壁有一对眶下孔,在它的下方有凹陷的犬齿窝。颧弓几乎全缺失,只在 M^1 和 M^2 之间的上方残留颧弓根部。眶下方的上颌部分,从眶下孔向外侧延伸,表明其面部较为宽阔,与 *P. vindobonensis* 相似。

在额骨的前面下方,有明显的两条颧脊,起始于眶上缘的后缘,约在眶上缘的中间向上方延伸,因头骨的顶骨和额骨上部缺失,无法看出颧脊的延伸情况,但从额骨前面残留的额三角来看,和上猿、黑长臂猿相似。

总的来看,粗壮池猿的面部像欧洲的上猿和现代长臂猿,面部较宽,吻部较短,眶边缘稍突起,有发育的眶上圆枕。另外,从吻宽指数、吻长指数、面深度指数、门齿宽指数、眶宽指数、鼻宽指数、腭宽指数来看,前四个指数落在上猿的指数范围内,后三个指数分别落在 *Micropithecus* 和 *Hylobates* 等的指数范围内,表明它和上猿及现生长臂猿的相似性。

因头骨受压,上颌齿弓也随之变形,左齿列向前错动,使齿弓呈不对称的U字形,在左面的 P^1-M^2 的牙齿中间裂开,但是牙齿基本上保持原来的位置;右齿列保存完好, C^1-M^2 长 38.0 毫米,与黑长臂猿(本所收藏的 No. 670)和合趾猿(No. 890)较接近,后两者的 C^1-M^3 长分别为 38.8 毫米和 40.3 毫米。

粗壮池猿头骨颜面部的尺寸,与爪哇的 *H. leuciscus* 的相当,但牙齿显然比该种的大得多,甚至比黑长臂猿的牙齿还粗壮,说明化石种的牙齿相对于面颅尺寸来说比例较大。

I^1 与多数新第三纪的长臂猿类一样呈抹刀状,有发育的舌齿带。 I^2 呈不对称的圆锥形,犬齿化,舌面稍弯曲且有舌齿带,在 PA 860 头骨上,犬齿的内后侧从齿尖到齿冠基部有大的磨耗面,从上犬齿的形态和高度来判断,PA 860 是个雄性头骨。

上前臼齿的基本构造与上猿的相似,但是粗壮池猿的上前臼齿与臼齿相比,显得比例较大。 P^4 的舌齿带比 P^3 的发育,但是上前臼齿的舌齿带也有变异, P^4 的舌齿带从显著到不发育, P^3 的则从不发育到几乎看不见,而 PA 860 头骨上的 P^4 ,舌齿带比较发育,而 P^3 的舌齿带却不显。

上臼齿近方形,原尖和次尖的位置象 *Micropithecus* 一样更靠舌侧,但是池猿的上臼齿舌侧比较突起而使臼齿的轮廓呈方形,在 PA 860 头骨的上臼齿更为明显。上臼齿的形态与上猿相似,但弱的舌齿带却与印度的 *P. krishnaii* 相似。在 PA 876 和 PA 877 中,舌齿带只出现在原尖的近中侧,在 PA 860 头骨的上臼齿,舌齿带也不完全包围原尖,而上猿的上臼齿则舌齿带包围整个原尖,在有的种类中甚至于延至次尖。池猿 M^3 的原尖加大,后凹向后内方扩大,使舌侧宽度大于颊侧的宽度。 M^3 后半部不缩小,这一现象与黑长臂猿和合趾猿的相似。

从 PA 860 头骨的初步观察中得出,它与上猿和黑长臂猿较相似,这与上、下齿系及下颌骨的研究结论是相符的。

讨论

早期的长臂猿类化石发现于东非和欧洲。过去认为现生的长臂猿类是由埃及早渐新世法幼姆层的原上猿 (*Propliopithecus*) 或风神猿 (*Aeolopithecus*) 发展到东非的湖猿 (*Limnopithecus*) 或欧洲的上猿 (*Pliopithecus*), 然后再由它们进化到现生的长臂猿。随着化石材料的增加,特别是头后骨骼的发现与研究, Fleagle 等对过去的一些种属作了修改并建立了新的种属。

上猿是欧洲新第三纪化石灵长类中了解得最多的一种猿类。最初发现上猿的牙齿化石时,确信它是发展到现生长臂猿的一种小型猿类,后来,在研究其头后骨骼的过程中,发现它的运动行为和现生的猴类 (*Cercopithecus*) 相似 (Zapfe, 1958), 把它和其他中新世同时代的种类进行比较时,就很难把它作为现生长臂猿的直系祖先 (Simons and Fleagle, 1973)。

Andrews 和 Simons (1977) 在研究东非的树猿的头后骨骼时指出,这个种比其他中新

世的猿类更适应于悬挂或臂行。因此,它更接近于现生长臂猿的祖先支系。Fleagle 和 Simons (1978) 在建立 *Micropithecus clarki* 一新属种时,对东非早中新世的小型猿类湖猿和树猿进行了讨论。他们指出 *Micropithecus* 的脸部形态和现生长臂猿很相似,而在牙齿上又相似于肯尼亚中新世的树猿,它与树猿的亲缘关系可能比湖猿更近些。同时提出,埃及渐新世和非洲早中新世的化石猿类代表两条不同的辐射系统,一条是埃及渐新世早期的辐射系统,另一条是东非中新世晚期的辐射系统。欧洲中新世的上猿保留了许多渐新世猿类的原始特征,可能和早期的辐射关系更密切些。而东非早中新世所有的小型猿类——*Micropithecus*、*Dendropithecus* 和 *Limnopithecus* 可能接近另一条辐射,它们和中新世的森林古猿 (*Dryopithecus*) 的关系比它们和上猿或早期种属的关系更加密切。

在亚洲,自从 Schlosser (1924) 报道在内蒙化德二登图层晚上上新统发现的一枚上猿臼齿后,长期以来,未发现过确实的新第三纪的长臂猿类材料,而东非和欧洲的种属与现生长臂猿的亲缘关系,如上所述,存在着很多疑问。因此,亚洲的发现常常引起人们的极大关注。

1978年,李传夔报道了江苏泗洪发现的双沟醉猿 (*Dionysopithecus shuangouensis*),这是亚洲新第三纪长臂猿类化石的首次记录。醉猿是代表亚洲一种个体小的长臂猿类,其上臼齿形态最接近于东非早中新世的树猿,而与上猿等差别较大(李传夔,1978)。而禄丰的池猿是晚中新世个体大的长臂猿类,在牙齿的形态和大小上与上猿接近(吴汝康等,1984)。1979年,Chopra 等报道的 *P. krishnani* 是发现在印度哈里塔林加附近的那格里层的一枚左 M^3 ,这也是晚中新世个体大的长臂猿类。

从醉猿、池猿和印度的上猿这三种猿类化石的形态来看,虽然醉猿的个体比其他两种猿类小得多,但在上臼齿四个齿尖的排列和轮廓上三者也有些相似。而在 M^3 的形态上则后两者比较相似。醉猿的 M^3 象其他 M^3 变异大的猿类的一样, M^3 的轮廓与前面两个臼齿有很大的差异,尺寸也比前面的小,次尖退化,齿冠的轮廓呈圆形。而禄丰的池猿和印度上猿的 M^3 ,象欧洲的上猿一样比较大,轮廓基本上呈方形,无论在形态或时代上这两者都比较接近。Chopra 等在描述 *P. krishnani* 的 M^3 时指出, M^3 的舌齿带只出现在原尖的近中侧,他认为这是一种进步特性的表现(Chopra and Kaul, 1979)。在禄丰的 M^1 、 M^2 中也有这种现象,但 M^3 的舌齿带反而比较发育,在 PA 860 头骨的 M^3 上也很明显。

这里值得提出的是 Bohlin 于 1946 年描述的 *Kansupithecus*, 时代为中中新世晚期(李传夔等,1984)。其材料为附有 I_1 — P_4 齿根的下颌联合部,右边还残存了一小的 M_1 的窝,另外,还有一枚可能是下臼齿的碎牙,由于材料很破,Bohlin 未建立正式的种属,只认为它是一种高等灵长类,而不是长臂猿和猴科的类型。Szalay 和 Delson (1979) 将 *Kansupithecus* 试放在分类地位未定的上猿科(?*Pliopithecidae incertae sedis*) 内。尽管其分类地位至今尚未确定,但它提供了与欧洲相关的线索。另外,从我国几个主要的中中新世晚期的哺乳动物群来看,如内蒙通古尔。甘肃咸水河和陕西寇家村等的哺乳动物群反映出在中中新世晚期,欧亚大陆的动物交流比中中新世早期有了进一步的加强。青海西宁盆地咸水河组的四个化石点,在 11 种小哺乳动物中,除一种仓鼠 (*Plesiodipus*) 以外,属一级都可以在欧洲找到(李传夔等,1981)。而与禄丰时代相当的保德期,大、小哺乳动物共有 200 多种,大多数化石种类与欧洲的 Turolian 期的同属,欧亚间的动物交流极为活跃(李传夔等,

1984)。

还要提及的是 Colbert (1937) 描述的 *Amphipithecus*, 产自缅甸 Pondoung 的晚始新统地层, 材料为附有犬齿根、 P_2 和部分 M_2 的残破的下颌骨, 保存了 P_3 、 P_4 和 M_1 的齿冠。三个颊齿跟座上的特征和联合区似乎表明它可能是进步的早第三纪的灵长类。Szalay (1970, 1972) 认为它是狐猴类。Simons (1971) 提出, 从 *Amphipithecus* 下颌骨深度和前臼齿的特征来看, 它比狐猴类更具有高等灵长类适应的特性, 因此, 似乎表明它可能是高等灵长类。化石记录表明高等灵长类可能是从狐猴类发展而来的, 它和旧、新大陆的高等灵长类祖先有关 (Gingerich, 1973, 1976)。尽管目前说法不一, 但是它提供了亚洲研究高等灵长类的化石依据。

从池猿与黑长臂猿的某些相似性来看, 现生长臂猿从池猿发展而来似乎可能性更大些。而醉猿的上臼齿形态似乎与爪哇的 *H. leuciscus* 较接近。因此, 在中中新世以前, 亚洲可能还有比醉猿更早的长臂猿类化石存在, 有待于今后的发现。

解决长臂猿的起源问题也期待于亚洲晚中新世到更新世之间的化石发现。现生长臂猿分布在亚洲南部, 而亚洲更新世的长臂猿类化石主要发现在爪哇、苏门答腊、加里曼丹等地, 我国的四川盐井沟、广西的宜山、巴马、都安、桂林, 云南的西畴, 贵州的桐梓和湖南的保靖等地都有零星牙齿的发现。因此, 从晚中新世至更新世之间的中间环节, 有待于在亚洲发现。

普通长臂猿 (*Hylobates*) 有六个种, 分布在我国的有三个种 (全国强等, 1981), 在云南省境内均有分布 (李致祥等, 1983), 因此, 云南省是现生长臂猿的重要产地之一。池猿是在现生长臂猿的栖息地首次发现的第三纪的长臂猿类化石, 说明在大约距今 800 万年前或更早的时期, 长臂猿类已定居在现生长臂猿的故乡。同时暗示, 在云南和我国的南方地区还可能找到上新世的长臂猿类化石。

本文由王纯德同志照相, 在此特致谢意。

(1984年9月10日收稿)

参 考 文 献

- 全国强, 汪松, 张荣祖, 1981. 我国灵长类动物的分类和分布. 野生动物, **3**: 7—14.
- 李传夔, 1978. 江苏泗洪中新世长臂猿类化石. 古脊椎动物与古人类, **16**: 187—192.
- 李传夔, 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**: 163—179.
- 李传夔, 邱铸鼎, 王士阶, 1981. 青海西宁盆地中新世地层及哺乳动物群性质. 古脊椎动物与古人类, **19**: 313—320.
- 李致祥, 林正玉, 1983. 云南灵长类的分类和分布. 动物学研究, **1**: 111—120.
- 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**: 185—194.
- 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**: 101—108.
- Andrews, P. and E. Simons, 1977. A new African Miocene gibbonlike genus, *Dendropithecus* (Hominoidea, Primates) with distinctive postcranial adaptations: its significance to origin of Hylobatidae. *Folia Primat.*, **28**: 161—170.
- Badoux, D. M., 1959. Fossil mammals from two fissure deposits at Punung (Java). *Thesis Utrecht Univ., Utrecht* (Kemink en Zoon). 151.
- Bohlin, B., 1946. The fossil mammals from the Tertiary deposit of Taben-Buluk, western Kansu. *Pal. Sin.*, n. s. C, **8b**: 1—259.
- Chopra, S. R. K. and S. Kaul, 1979. A new species of *Pliopithecus* from the Indian Sivalik. *J. Hum.*

- Evol.*, 8: 475—477.
- Colbert, E. H., 1937. A new primate from the upper Eocene Pondaung Formation of Burma. *Am. Mus. Novitates*, 951: 1—18.
- Colbert, E. H. and D. A. Hooijer, 1953. Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 102: 1—134.
- Fleagle, J. G., 1975. A small gibbon-like hominoid from the Miocene of Uganda. *Folia Primatol.*, 24: 1—15.
- Fleagle, J. G. and E. L. Simons, 1978. *Micropithecus clarki*, a small ape from Miocene of Uganda. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 49: 427—440.
- Gingerich, P. D., 1973. Anatomy of the temporal bone in the Oligocene anthropoid *Apidium* and the origin of Anthroidea. *Folia Primatol.* 19: 329—337.
- Gingerich, P. D., 1976. Systematic position of the alleged primate *Lantianius xiehuensis* Chow, 1964, from the Eocene of China. *J. Mam.*, 57: 194—198.
- Hürzeler, J., 1954. Contribution à l'odontologie et à la phylogénèse du genre *Pliopithecus* Gervais. *Ann. Pal.* 40: 5—63.
- Schlosser, M., 1924. Fossil primates from China. *Pal. Sin. C*, 2: 1—16.
- Simons, E. L., 1971. Relationships of *Amphipithecus* and *Oligopithecus*, *Nature*, 232: 489—491
- Simons, E. L. and J. G. Fleagle, 1973. The history of extinct gibbon-like primates. *Gibbon and Siang*, 2: 121—148.
- Szalay, F. S., 1970. Late Eocene *Amphipithecus* and origins of catarrhine primates. *Nature*. 227: 355—357.
- Szalay, F. L., 1972. *Amphipithecus* revisited *Nature*, 236: 179—180.
- Szalay, F. S. and E. Delson, 1979. *Evolutionary history of the primates*. Academic Press, New York.
- Zapfe, H., 1958. The skeleton of *Pliopithecus (Epipliopithecus) vindobonensis* Zapfe and Hürzeler. *Am. J. Anthrop.*, 1b: 441—455.
- Zapfe, H., 1961. Die Primatenfunde aus der Miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinska Nova ves), Tschechoslowakei. *Mem. Suisses Pal.*, 78: 5—293.
- Zapfe, H. and J. Hürzeler, 1957. Die Fauna der Miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSR), Primates. *Sitz-Ber. Österreichischer Akad. Wiss. Wien., Math.-Nat. Kl.*, 116: 114—123.

PRELIMINARY OBSERVATION ON THE CRANIUM OF
LACCOPITHECUS ROBUSTUS FROM LUFENG,
YUNNAN WITH REFERENCE TO ITS
PHYLOGENETIC RELATIONSHIP

Wu Rukang (Woo Ju-Kang) Pan Yuerong

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Key words *Laccopithecus robustus*; Cranium; *Pliopithecus*; Lufeng; Phylogenetic relationship

Summary

The paper deals with the *Laccopithecus robustus* cranium (PA 860) which was collected from Lufeng, Yunnan in 1981.

The cranium consists of most part of facial region, a part of the frontal and the maxilla with all teeth *in situ* except the right lateral incisor. The posterior part of the cranium is missing.

The facial part of the left side is distorted due to compression in the process of fossilization while that of the right side is well-preserved.

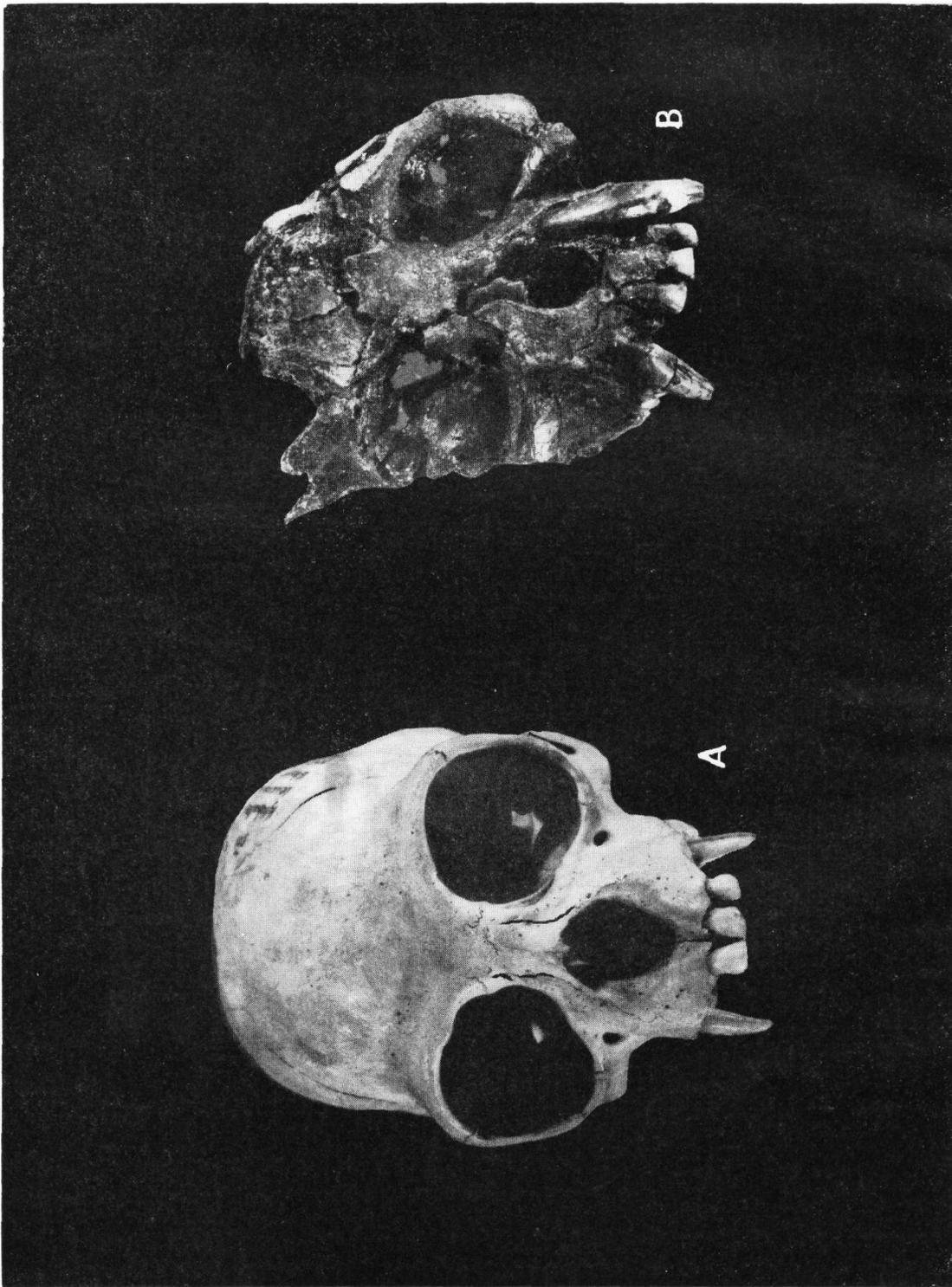
The upper face and nasals are short and broad. The interorbital pillar is broad and flat.

The temporal ridges start from the middle part of the supra-orbital ridges on trigonum frontale, which are similar to that of *Pliopithecus* and *Hylobates*. Seven indices, the snout breadth index, snout length index, facial depth index, incisor breadth index, palatal breadth index, nasal breadth index, orbital breadth index, were calculated. The first four fall within the range of *Pliopithecus* and the rest three, of *Hylobates* etc.

The P⁴ has developed lingual cingulum. Judging from the canines, PA 860 cranium is of a male individual.

Its facial region resembles that of *H. leuciscus* in size. However, its dentition is larger than both *H. leuciscus* and other extant hylobatids in proportion of its face. Preliminary observation of PA 860 cranium indicates that it is similar to *Pliopithecus* on the one hand and to *Hylobates* on the other.

As *Laccopithecus* was found in Yunnan and similar to *H. concolor* in some features, it is possible that *Hylobates* evolved from *Laccopithecus robustus*. In addition, the upper molars of *Dionysopithecus shuangouensis* are morphologically similar to those of *H. leuciscus* from Java. All facts as well as the presence of *Kansupithecus* and *Amphipithecus* give a clue to the Asian origin of the extant hylobatids.



A. *Hylobates leuciscus* 颅骨 (No. 2) $\times 1$, 正面观; Cranium of *Hylobates leuciscus* (No. 2) $\times 1$, frontal view;
B. 粗壮池猿颅骨 (PA 860) $\times 1$, 正面观 Cranium of *Laccopithecus robustus* (PA 860) $\times 1$, frontal view

(王纯德摄)