

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

吴汝康 陆庆五 徐庆华

(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;人猿超科;猩猩祖先;晚中新世;禄丰

内 容 提 要

本文通过禄丰腊玛古猿和西瓦古猿的下颌骨与现代大猿类和其它同时代的古猿及南方古猿类的下颌骨的比较得出:禄丰的两类古猿有不少特征与猩猩相似,因此它们可能与猩猩有较密切的关系,两类古猿可能是同一类型的雌雄个体。但另一方面,禄丰腊玛古猿又显示出一些与南方古猿相似的性状,因而另一种可能是腊玛古猿是与西瓦古猿不同的类型,它比西瓦古猿更接近于人猿的共同主干。

云南省禄丰县石灰坝古猿化石地点自1975年到1981年共进行了八次发掘,已有多次报道(徐庆华等,1978,1979;吴汝康等,1983)。所得古猿下颌骨标本有:腊玛古猿的较完整的下颌骨三个,残片十一件;西瓦古猿的较完整的下颌骨四个,残片十件。本文着重对较完整的标本进行描述与对比。

一、与现代大猿类下颌骨¹⁾的比较

(一) 下 颌 体

1. 前部(联合部)

(1) 前面形态:禄丰西瓦古猿下颌骨的前部齿垂直着生,下颌体前面的上部较陡直,下部稍后收,上部比下部稍宽(见 PA548 及 LC102)。

禄丰西瓦古猿下颌体前面与现代大猿类相比,雄性大猩猩的门齿稍向前倒伏,犬齿辄斜向下内,前面观呈V字形且较前倾,因此与禄丰标本差别较大。雄性黑猩猩的门齿着生较垂直,犬齿辄斜向下内,前面观呈倒梯形且较前倾,显然与禄丰材料也差别较大。雄性

1) 本文用作对比的现代大猿类下颌骨均系本所收藏的标本。

猩猩下颌前部齿垂直着生,下颌体前面较垂直,上部比下部稍宽,因而,它与禄丰西瓦古猿比较相似。但猩猩的前面观呈U字形,下部较后收,整个形体较庞大。

禄丰腊玛古猿下颌体前部大多破损,从保存部分来看,其前部齿着生较垂直(如 PA 580),因此下颌体前面可能也较陡直。三种雌性大猿下颌的前部齿着生及下颌体前面的形态都与相应雄性的相似。因此禄丰腊玛古猿下颌体前面形态同样与雌性的大猩猩及黑猩猩的差别较大,而与雌性猩猩的较为相似。

由此可见,禄丰两类古猿下颌体前面形态与大猩猩及黑猩猩的相差较大,而与猩猩的较为相似。它们的下颌体前面及前部齿的着生都较垂直,整个轮廓大致相似。

(2) 内面形态: 禄丰西瓦古猿(根据标本 LC 102) 下颌的齿槽平面中等倾斜(倾角 50°);上横圆枕较不显著(向后达 P_3 中点水平);颊舌肌窝中等宽度,窝底平缓后伸;下横圆枕强烈后突(达 M_1 中点水平),下横圆枕底面向后上方倾斜;下横圆枕底面的前缘为粗涩的骨嵴,中部为二腹肌棘突;骨嵴后面为宽阔的二腹肌窝。标本 YV 711 更明显地反映了这种粗壮的下横圆枕的特征。未成年的 PA 548 下颌骨,其下横圆枕及二腹肌窝等都较弱。

禄丰西瓦古猿下颌联合部内面与大猿类相比,雄性大猩猩的齿槽平面较长而倾斜(倾角 30°),上横圆枕靠近颊舌肌窝,后突较甚(达 P_3 远中端水平),颊舌肌窝小而深,下横圆枕弱(后突仅达 P_4 远中端水平),后缘中央有一向后突出的板状棘突,上述特征都与禄丰标本的差别较大。但大猩猩的下横圆枕底面也是向后上方倾斜的,也有发达的二腹肌窝。因此,它的下横圆枕形态似与禄丰西瓦古猿的同属一种结构类型。雄性黑猩猩的联合部内面形态与雄性大猩猩的相仿,但其联合部内面较宽,齿槽平面的上半部倾角为 50° ,下半部的为 65° ;上、下横圆枕的后突分别达 P_3 和 P_4 中点水平;下横圆枕后缘无板状棘突。因此雄性黑猩猩与禄丰西瓦古猿差别也较大。禄丰西瓦古猿下颌联合部内面与雄性猩猩的相比: 后者的齿槽平面较陡(倾角 60°);上横圆枕后突不显著(只达 P_3 近中端水平);颊舌肌窝较宽,底较陡直;下横圆枕较弱(仅达 P_3 远中端水平);下横圆枕后缘向左、右延伸,与缘枕(下颌底缘内褶而成的隆凸,雌性较显)毗连;二腹肌窝不显。可见后者的上横圆枕及颊舌肌窝与前者较相似,下横圆枕则差别甚大。

禄丰腊玛古猿下颌联合部内面形态,在齿槽平面、上横圆枕和颊舌肌窝等性状上与禄丰西瓦古猿的类同,但下横圆枕突度(达 P_4 中点水平,见 PA 580)不如西瓦古猿的强。

三种雌性大猿下颌联合部内面形态大致与雄性的相似,无非发达程度上比雄性的弱些。因此,禄丰腊玛古猿下颌联合部内面的形态同样与雌性的大猩猩和黑猩猩的差别较大,而与雌性猩猩的较相似。

综上所述,禄丰的两类古猿下颌联合部内面形态(如上横圆枕不显著、颊舌肌窝不窄等)与大猩猩及黑猩猩的相差较大,而与猩猩的较相似。但在下横圆枕的形态结构上,禄丰标本与大猩猩和黑猩猩的同属一种类型,而与猩猩的不一样。

(3) 深度和厚度: 禄丰西瓦古猿下颌联合部深度最大值为 52 毫米(PA 820, YV 711)、最小值为 46 毫米(PA 548),在化石猿类中属中等深度。而与现代大猿类相比,则小于雄性大猩猩的平均值(53.7 毫米,六例)及猩猩的平均值(55 毫米,三例),而大于雌性黑猩猩(44 毫米,一例)。

禄丰西瓦古猿下颌联合部厚度为 21 毫米 (YV 711 和 LC 102)。三种雄性大猿联合部厚度的平均值为: 大猩猩 27.3 毫米(六例);黑猩猩 19 毫米(一例);猩猩 20.3 毫米(三例)。可见禄丰西瓦古猿的联合部厚度与雄性猩猩的较接近,而与雄性的大猩猩和黑猩猩的有较大的差别。

禄丰腊玛古猿下颌联合部由于形变较大,其深度为估计值,PA 848 和 YV 715 都约为 40 毫米,比雌性的大猩猩(平均值 44.8 毫米,五例)及猩猩的(平均值 42 毫米,三例)小,但较接近猩猩。禄丰腊玛古猿下颌联合部厚度为 12 毫米 (PA 848),明显比雌性的大猩猩(平均值 22.2 毫米,五例)及猩猩(平均值 15.7 毫米,三例)的小,但较接近猩猩,而与大猩猩的相差较大。

从上述数值比较可以看出,西瓦古猿和腊玛古猿的下颌联合部的深度和厚度分别接近猩猩的雄性和雌性的深度和厚度。但在深度上,西瓦古猿的稍低于雄性猩猩和雄性大猩猩。

2. 侧部

禄丰两类古猿下颌体侧部几乎都遭到损坏,只有下颌体底缘的前侧部尚保存完整,它们宽而平坦 (YV 678 和 PA 548),与现代大猿的不一样。下面就下颌体侧部的深度及厚度作比较。

(1) 深度: 禄丰西瓦古猿下颌体侧部 (P_4 和 M_3 处) 深度是相当大的,明显比雄性的大猩猩及黑猩猩的大,而与雄性猩猩的相当。

禄丰腊玛古猿下颌体侧部的深度大致与雌性猩猩的相当。如 P_4 处的深度,禄丰腊玛古猿的二例为: 24 和 31 (毫米);雌性猩猩的二例为: 25 和 31 (毫米)。 M_3 处深度,禄丰腊玛古猿的一例为 32 毫米;雌性大猩猩的平均值为 33 毫米(五例);雌性黑猩猩的一例为 26 毫米;而雌性猩猩的平均值为 31.3 毫米(三例),与禄丰腊玛古猿的接近。

总之,禄丰西瓦古猿和腊玛古猿下颌体侧部的深度是较大的,分别与雄性和雌性猩猩的相当。

(2) 厚度: 禄丰西瓦古猿下颌体的厚度, P_4 处最大者 LC 102 为 17 毫米、最小者 PA 548 为 14.5 毫米,比三种雄性大猿的小。大猩猩平均值为 21 毫米(六例)、黑猩猩一例为 17 毫米、猩猩平均值为 18 毫米(三例);而 M_3 处 (LC 102 为 27 毫米、PA 820 为 25 毫米)一般说来,比三种雄性大猿的大。大猩猩平均值为 26.3 毫米(六例)、黑猩猩一例为 21 毫米、猩猩平均值为 23.3 毫米(三例),这表明禄丰西瓦古猿下颌体后部较为厚实。

禄丰腊玛古猿下颌体侧部的厚度,在 P_4 处二例为 12 和 13 毫米,明显比雌性大猩猩的(平均值 18 毫米,六例)小,比雌性猩猩的平均值(15.3 毫米,三例)稍小。在 M_3 处,三例分别为 18, 19 和 21 毫米,稍比雌性大猩猩的平均值(22.8 毫米,五例)小,与雌性猩猩的(平均值 20.3 毫米,三例)相当。

可见,禄丰两类古猿下颌体侧部, P_4 处的厚度,比现代大猿类的小; M_3 处的厚度,一般说,比现代大猿类的大。而在禄丰标本内,西瓦古猿下颌体后部的厚度,明显大于腊玛古猿。

此外,一般说,相同或相近种类动物的骨骼(同是成年或幼年)虽然尺寸各有不同,但

相应部位的比例关系大致类同,表现出骨骼的形态较相似。下面就禄丰西瓦古猿下颌体前部深度和侧部(P_4 及 M_3 处)深度的比值与三种雄性现代大猿的相应比值进行比较:禄丰西瓦古猿下颌体前部深度与 P_4 及 M_3 处深度的比值(平均值)分别为1.23(四例)及1.32(三例)。三种雄性大猿的相应比值为:大猩猩,1.31(平均值,六例)及1.47(平均值,五例);黑猩猩,1.47及1.69(一例);猩猩,1.26及1.31(平均值,三例)。显然,禄丰西瓦古猿的这两比值与雄性猩猩的较接近。这就表明:禄丰西瓦古猿下颌与雄性的大猩猩及黑猩猩的形态差别较大;而与雄性猩猩的较相似。

3. 齿弓

禄丰西瓦古猿下颌齿弓接近U字形,后部稍张开。它与雄性大猩猩及黑猩猩相比,后两者都为典型的U字形齿弓,它们的颊齿列互相笔直地平行后伸,大猩猩的齿弓较长,黑猩猩的较短宽,它们与禄丰西瓦古猿的相差较大。禄丰西瓦古猿的齿弓与雄性猩猩的相比,后者也为U字形齿弓。但它在犬齿处略为增宽;颊齿列有内收现象, M_2 处最甚;到 M_3 处又略张开。雄性猩猩齿弓的后部与禄丰西瓦古猿的有些相似。由于禄丰西瓦古猿下颌齿弓严重受压变形,难于正确比较。

禄丰腊玛古猿下颌的前部齿排列稍带圆弧形,颊齿列逐渐向后张开,齿弓呈亚V字形。雌性大猩猩的齿弓形式基本上与雄性一致(但雌性的后面稍为张开),因此禄丰腊玛古猿下颌齿弓与雌性大猩猩的相差较大。雌性猩猩的齿弓也为U字形,但前部齿列略呈圆弧形,这与禄丰腊玛古猿的有点相似。

(二) 下 颌 支

禄丰两类古猿的下颌支大都缺失。仅有一个西瓦古猿下颌(PA 820)的右下颌支大部保存。它的前缘垂直于体,从侧面看,该缘向体过渡的基部位于 M_3 之前(即支前缘遮住 M_3),表明禄丰西瓦古猿下颌支的前缘的位置较靠前。它的颊肌沟较宽(YV 711和LC 102)。

在现代大猿类中,雄性大猩猩的下颌支前缘也垂直于体,颊肌沟也较宽。但支的前缘遮住臼齿的情况多变(有遮住 $1/2 M_3$ 、 $1/3 M_3$ 及不遮住 M_3 等),支深与体深的比值比前者的大,表明其形态与禄丰西瓦古猿的差距较大。雄性黑猩猩(No. 102)的下颌支较浅而窄;支的前缘与体斜交(约 110°),支的前缘可遮住 $1/2 M_3$,颊肌沟较窄,这些显然与禄丰西瓦古猿的差别甚大。雄性猩猩的下颌支也较深而宽,而且也较垂直于体,颊肌沟也较宽,这些都较相似于禄丰西瓦古猿。但猩猩的下颌支前缘遮住臼齿的情形多变,与雄性大猩猩的相似。此外,由禄丰西瓦古猿下颌PA 820测得的下颌切迹到齿槽缘(臼齿区)的水平距离与雄性猩猩下颌No. 925的相应值相当;并且它们 M_3 处下颌体的深度也基本相当。可见,两者可能具有同等深度的下颌支。总之,禄丰西瓦古猿下颌与三种大猿下颌相比,在支与体的总体比例上,以及下颌体前面的陡直性等特征上,显示出禄丰西瓦古猿的下颌与雄性猩猩的最为相似。

禄丰腊玛古猿下颌支的材料很少。从PA 580保存的支的前下部来判断,其总的形态

较禄丰西瓦古猿类的纤细,支的前缘可能遮住 $1/2 M_3$, 颊肌沟也较宽。

二、与其他腊玛古猿和西瓦古猿及南方古猿类下颌骨的比较

(一) 下 颌 体

1. 前部(联合部)

(1) 前面形态: 禄丰腊玛古猿下颌体前部保存不好, 难于对比。禄丰西瓦古猿下颌体的前部齿着生较垂直; 下颌体前面较陡直, 下部稍向后收, 下部宽度略比上部的窄(如 PA 548 及 LC 102)。这些形态与巴基斯坦西瓦古猿(GSP 15000)的较相似, 但禄丰下颌体的前下部稍比巴基斯坦的宽。禄丰西瓦古猿与希腊的雄性乌朗诺古猿(RPL 56)相比, 后者整个下颌体前面明显向后倾斜, 两者差别较大。

禄丰腊玛古猿下颌的前部齿着生也较垂直, 排列稍紧, 但不显拥挤。与巴基斯坦的腊玛古猿(GSP 4622)相比, 后者的前部齿排列很紧, 犹如“楔入”两侧前臼齿之间(Pilbeam, 1980), 而且门齿特别窄小, 致使齿弓前部变尖。有些腊玛古猿, 由于前部齿齿根内收, 齿弓前部往后收缩较甚。如土耳其昌迪尔下颌(Andrews, 1971), 前部齿列的前缘与 P_3 的水平距离相差无几, 齿弓前侧角落在 P_3 的近中根处(Andrews 等, 1976)。肯尼亚威克腊玛古猿和匈牙利鲁道古猿的下颌体前面及前部齿的形态也大致类同。因此腊玛古猿类的前部齿, 在不同程度上有齿冠缩小(犬齿齿冠较少超出齿列平面)、垂直着生以及齿列后缩的趋势。这种趋势的功能意义在于: 前部齿排列紧密, 以致犬齿、门齿间的齿隙变小或无。犬齿具有象门齿那样宽的切缘, 与比较垂直的门齿构成几乎连续的切缘, 赋予前部齿以强烈切割的适应性, 从而减少咀嚼杠杆系统的力臂负荷(Pilbeam, 1972)。

禄丰腊玛古猿下颌的前部齿及下颌体前面形态与南方古猿阿法种(如 AL. 288-1)的相比, 两者也较相似。如前部齿着生较垂直, 以及犬齿缩小, 齿冠较少超出齿列平面等。但南方古猿阿法种的下颌体前下部更为垂直, 前部齿排列更密, 门齿很小, 这些都不同于禄丰腊玛古猿。

总之, 禄丰腊玛古猿和西瓦古猿下颌的前部齿及下颌体前面形态与巴基斯坦同类标本较相似。并且前部齿的着生方式和陡直的下颌体前面等方面与南方古猿阿法种有一定的相似性。

(2) 内面形态: 禄丰两类古猿下颌联合部内面, 由齿槽平面至下横圆枕的整个斜坡为中等宽度。希腊的乌朗诺古猿的这一斜坡较宽, 形态上与禄丰的差别较大(如 RPL 54 的齿槽平面较倾斜)。巴基斯坦的西瓦古猿(GSP 15000)的这一斜坡与禄丰西瓦古猿(如 LC 102)的较相似, 如齿槽平面都中等倾斜等(Pilbeam, 1981)。但巴基斯坦的腊玛古猿(如 GSP 4622)的这一斜坡显得较窄, 颊舌肌窝狭小。禄丰两类古猿的上横圆枕与其他同类标本相比, 较不发达。如禄丰西瓦古猿 PA 548 的上横圆枕仅后突到 P_3 中点水平; 巴基斯坦西瓦古猿 GSP 9564 的上横圆枕则后突到 P_4 中点水平。在腊玛古猿类中, 上横圆枕最发达者为土耳其昌迪尔下颌, 其下横圆枕也较发达, 颊舌肌窝显得十分深陷, 整个下颌联合内面的形态与南方古猿粗壮种的很相似(Andrews 等, 1976)。

禄丰两类古猿下颌的下横圆枕非常发达,形态也与众不同:下横圆枕底面向后上方倾斜;下横圆枕底面前缘有发达的二腹肌窝。而巴基斯坦和希腊等下颌的下横圆枕底面是向后下方伸展的,与下颌体底缘平面相交;二腹肌窝不显;其次,下横圆枕后缘与缘枕相毗连[如 GSP 4622, BM (NH) M 15423 (Pilbeam, 1969) 和 RPL 54 等]。在禄丰的古猿下颌中,特别是西瓦古猿的下横圆枕的厚度和后延的绝对长度都特别大,其他同类都不及它。但由于禄丰下颌的联合部前面及齿槽平面都较陡,以致颊舌肌窝位置及下横圆枕前界都较靠前,下横圆枕的相对后突程度不太明显。如 LC 102 的下横圆枕绝对长度为 1.7 厘米,但后突仅达 M_1 中点水平。可是希腊的乌朗诺古猿雄性下颌 RPL 56 的下横圆枕后突长度只有 1 厘米,由于它的齿槽平面较倾斜,下横圆枕的前界相对较靠后,下横圆枕后缘也可达 M_1 中点水平。

禄丰西瓦古猿下颌联合部内面与南方古猿的相比(如 LC 102 与南方古猿鲍氏种相比):上横圆枕后突程度一般没有南方古猿的大;相应的颊舌肌窝也没有南方古猿的深陷。但两者齿槽平面的倾斜度(LC 102 和南方古猿鲍氏种及 KNM-ER 729 的齿槽平面倾角都为 50°);下横圆枕的形态和粗壮程度也相仿;值得注意的是两者的下横圆枕底面都是向后上方倾斜的。

总之,禄丰西瓦古猿下颌联合部内面形态与巴基斯坦西瓦古猿较相似,但巴基斯坦的整个联合部内面的斜坡较禄丰的窄。禄丰两类古猿下颌的上横圆枕显得较平,下横圆枕非常发达。下横圆枕底面向后上方倾斜,这是禄丰标本与其他同类标本的最大区别;而这一性状恰与南方古猿的很相似。

(3) 深度和厚度:禄丰腊玛古猿下颌联合部保存不好,不能作粗壮程度的比较。

禄丰西瓦古猿下颌联合部的深度(PA 548 为 46 毫米, YV 711 为 52 毫米)与巴基斯坦西瓦古猿的(GSP 15000 为 42 毫米, GSP 9564 为 52 毫米)大致相当。

禄丰西瓦古猿下颌联合部的厚度(YV 711 为 21 毫米, LC 102 为 21 毫米)与巴基斯坦西瓦古猿的(GSP 15000 为 20 毫米, GSP 9564 为 20 毫米)也大致相当。

禄丰西瓦古猿下颌联合部的深度及厚度与南方古猿类的相比:在深度上,禄丰的(YV 711 为 52 毫米, LC 102 为 51 毫米)稍比南方古猿鲍氏种的(50.5 毫米¹⁾)大;但在厚度上,南方古猿鲍氏种的(24.6 毫米²⁾)比禄丰西瓦古猿的(YV 711 及 LC 102 都为 21 毫米)大。

可见,禄丰西瓦古猿下颌联合部的粗壮度与巴基斯坦的同类下颌相当。与南方古猿(粗壮种)相比,深度上大致相当;但厚度上不如南方古猿的厚,因为后者具有发达的上横圆枕。

2. 侧部

由于禄丰两类古猿的下颌体侧部都已破损。因此该部的外形、深度和厚度都只能作一定程度的估计。

(1) 深度:禄丰西瓦古猿下颌体 P_4 和 M_3 处的深度比巴基斯坦同类标本的大。

1)、2) 从模型上测得。

(2) 厚度: 在 P_4 处, 禄丰标本与巴基斯坦两类古猿的厚度大小相当; 可是在 M_3 处, 禄丰的与巴基斯坦的腊玛古猿下颌体厚度虽然相当, 但后者 M_3 处深度比前者的浅 (GSP 4622 为 27.3 毫米, PA 848 为 32 毫米), 故巴基斯坦下颌 M_3 处的粗壮指数 (GSP 4622 为 71.4) 比禄丰的 (PA 848 为 59.4) 大。 M_3 处厚度较大的性质早被认为是 *R. punjabicus* 的特征之一。 土耳其昌迪尔腊玛古猿下颌 M_3 处的粗壮指数更大, 为 88.0 (Andrews 等, 1976)。 此外, 产生巴基斯坦腊玛古猿下颌体后部粗壮形态的原因是: M_2 处, 由齿槽缘到下颌底缘之间存在上下一样隆起的亚平行膨胀的性状 (Pilbeam, 1980), 即下颌体后部膨胀的范围较大。 同样, 巴基斯坦西瓦古猿下颌体后部也较膨胀 (但无亚平行膨胀状态), 其 M_3 处的粗壮指数同样大于禄丰西瓦古猿, 因为后者下颌体后部没有巴基斯坦的膨胀。

从上述比较可以看出, 禄丰两类古猿下颌体的侧部较深。 它们下颌体后部的粗壮度不如巴基斯坦同类标本的大。 在这一点上巴基斯坦的标本更相似南方古猿。

现代大猿类下颌体后部的厚度与其深度相对来说是很薄的。 对现代大猿而言, 腊玛古猿和西瓦古猿及南方古猿的下颌都是一种典型的厚下颌 (Simons, 1977)。 与它们“巨齿”化的颊齿相配合, 这样的下颌体更有助于承受咀嚼、研磨产生的强大的力 (Wolpoff, 1980)。

3. 齿弓

西蒙斯 (Simons, 1977) 曾经指出: 典型中新世猿类的齿弓是 V 字形的, 其颌骨两边向后张开。 禄丰腊玛古猿下颌前部齿排列不拥挤, 后缩程度不大, 前齿弓带圆形, 后部张开, 齿弓呈亚 V 字形; 希腊乌朗诺古猿雌性下颌 (RPL 54) 的齿弓似乎与禄丰腊玛古猿的接近, 但其齿弓前部比禄丰腊玛古猿的稍宽; 巴基斯坦腊玛古猿的齿弓前部较窄, 齿弓呈典型的 V 字形; 如齿弓前部的牙排列更密、更后缩, 则产生棱角明显的齿弓前侧角, 使齿弓前部呈方形。 如巴基斯坦西瓦古猿 GSP 15000 (Preuss, 1982)。 在腊玛古猿类中, 方形前齿弓的形态较明显的如土耳其昌迪尔下颌。 方形的齿弓在南方古猿中较普遍, 如 AL. 288-1 的为亚长方形 (Johanson 等, 1978)。 这些形形色色齿弓的基型都为 V 字形。

总之, 禄丰两类古猿下颌齿弓前部缩窄的趋势不如其他同类的明显, 因此, 在这一点上与南方古猿的形态相差较大。 禄丰西瓦古猿的齿弓为后部略张开的亚 U 字形; 禄丰腊玛古猿的为前部带圆形的亚 V 字形。

(二) 下 颌 支

禄丰西瓦古猿下颌 PA 820 与巴基斯坦的 (GSP 15000) 较相似, 支深而宽; 垂直于体 (Pilbeam, 1982); 支前缘基部在 M_3 之前, 因此肌突相对颊齿而言较为靠前, 无疑可增强咀嚼功能。 腊玛古猿中, 也可见此情况。 如匈牙利鲁道古猿下颌 RUD-2 的支深而宽; 肌突基部的升支前缘垂直于体, 并在 M_3 前面, 与南方古猿类的相似 (Simons, 1976)。 腊玛古猿和西瓦古猿下颌支的共同特征是深而宽; 支前缘垂直于体, 其相对位置较靠近中侧。

三、总 结

禄丰腊玛古猿和西瓦古猿下颌具有下列特征:

1. 联合部前面和前部齿的着生都较垂直;
2. 联合部的深度与体后部的深度相比, 相对较大;
3. 齿槽平面中等倾斜;
4. 上横圆枕不显著;
5. 颊舌肌窝宽度中等;
6. 下横圆枕发达, 其底面向后上方倾斜;
7. 下颌体侧部 (P_4 和 M_3 处) 的深度和后部的厚度都较大;
8. 下颌支深而宽, 垂直于体, 支前缘相对较靠前。

禄丰的两类古猿的下颌与现代大猿类的一系列形态比较表明, 禄丰标本与大猩猩及黑猩猩的差别较大, 而在下列五方面与猩猩的较接近:

1. 联合部前面和前部齿的着生都较垂直;
2. 齿槽平面中等倾斜;
3. 上横圆枕不显著, 颊舌肌窝宽度中等, 且窝底不太深陷;
4. 体后部的深度和厚度相当, 禄丰西瓦古猿 (PA 820) 与雄性猩猩 (No. 925) 的联合部深度与体侧部深度的比例关系较接近;
5. 禄丰西瓦古猿的下颌支深度与雄性猩猩的相当, 支深与体深的比例关系也较接近。

以上两者间形态结构和比例关系的相似性, 进一步表明禄丰的两类古猿与现代大猿类中的猩猩最接近。

禄丰两类古猿特别是腊玛古猿的下颌骨与南方古猿类的相比, 有下列相似性:

1. 下颌体前面和前部齿的着生较垂直;
2. 前部齿体积小 (特别是犬齿缩小) 和垂直着生 (主要表现于禄丰腊玛古猿);
3. 臼齿巨齿化, 釉质较厚;
4. 下横圆枕底面向后上方倾斜, 并且强烈后突;
5. 下颌支宽而深。

这些共同特征显示: 它们的齿系具有较强的切割和研磨的能力; 联合部内面有坚固的支撑结构——下横圆枕; 宽而深的下颌支。可能是共同对摄取粗糙食物的适应。

禄丰的两类古猿都有不少特征与猩猩相似, 因此它们可能与猩猩有较密切的关系, 两类可能是同一类型的雌雄个体。但另一方面禄丰的两类古猿, 特别是腊玛古猿又显示出一些与南方古猿相似的性状, 因而另一种可能性是腊玛古猿是与西瓦古猿不同的类型, 它比西瓦古猿更接近于人、猿的共同主干。

(1983年10月22日收稿)

参 考 文 献

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——颌骨的形态与比较。人类学学

- 报, 2: 1—10。
- 徐庆华、陆庆五、潘悦容、祁国琴、张兴永、郑良, 1978. 禄丰腊玛古猿下颌骨化石。科学通报, 23(9): 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., 1971. *Ramapithecus wickeri* mandible from Fort Ternan, Kenya. *Nature*, 231: 192—194.
- Andrews, P., & L. Tekkaya, 1976. *Ramapithecus* in Kenya and Turkey. *IXth Congr. Union Int. Sc. Préhist. Protohist.*, coll. VI, 7—25.
- Johanson, D. C., T. D. White & Y. Coppens, 1978. A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa, *Kirtlandia*, No. 28.
- Pilbeam, D., 1969. Newly recognized mandible of *Ramapithecus*. *Nature*, 222: 1093—1094.
- Pilbeam, D., 1972. *The ascent of man*. Macmillan, New York.
- Pilbeam, D., 1980. Miocene hominoids from Pakistan *Postilla*, No. 181.
- Pilbeam, D., 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 indicus*: description of a new, relatively complete specimen from the Siwaliks of Pakistan. *Folia Primatol.*, 38: 141—157.
- Simons, E. L., 1976. Relationships between *Dryopithecus*, *Sivapithecus* and *Ramapithecus* and their bearing on hominid origins. *IXth Congr. Union Int. Sc. Préhist. Protohist.*, coll. VI, 60—67.
- Simons, E. L., 1977. *Ramapithecus*. *Scient. Amer.*, 236: 28—35.
- Wolpoff, M. H., 1980. *Paleoanthropology*. Alfred A. Knopf, New York.

MORPHOLOGICAL FEATURES OF *RAMAPITHECUS* AND *SIVAPITHECUS* AND THEIR PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS ——MORPHOLOGY AND COMPARISON OF THE MANDIBLES

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

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

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

Summary

The fossils of hominoids bearing locality at Shihuiba, Lufeng County, Yunnan province had been digged for eight seasons during 1975—1981. Mandibles of *Ramapithecus* and *Sivapithecus* of the following were unearthed. The three comparatively complete specimens of mandibles of *Ramapithecus* and four of *Sivapithecus* and more than 20 pieces of their fragments were studied and compared with those of extant large apes and those of related fossil specimens.

The main characters of mandibles of *Ramapithecus* and *Sivapithecus* from Lufeng are as follows:

1. The frontal part of the symphyseal region and the frontal teeth are almost vertically oriented.
2. The depths of the symphyseal region are large compared with those of the posterior of corpora.
3. The alveolar planes are moderately oblique.

4. The superior transverse tori are not pronounced.
5. The genioglossal fossae are of medium breadth.
6. The inferior transverse tori are strongly developed and the bottom of them slants postero-superiorly.
7. The depths of corpora at P4 and M3 are comparatively great.
8. The ascending rami are deep and broad and perpendicular to the corpora with their frontal margin relatively more in front.

Comparison of mandibles from Lufeng with those of the extant great apes suggests that they differ greatly from those of gorilla and chimpanzee, but close to that of orang-utan in five points as follows:

1. The frontal part of the symphyseal region and the frontal teeth are almost vertically oriented.
2. The alveolar planes are moderately oblique.
3. The superior transverse tori are not pronounced and the breadths of genioglossal fossae are medium.
4. They are well-matched in the depth and broadness of posterior parts of corpora and the relation of proportion in depth at the symphyseal region and the lateral part of corpora are comparatively similar between the *Sivapithecus* from Lufeng (PA 820) and the male orang-utan (No. 925).

5. The depth of ascending ramus of *Sivapithecus* from Lufeng corresponds to that of male orang-utan and the relation of proportion is comparatively similar between the depth of ascending ramus and that of corpora.

These resemblance between both further indicates that the two types of hominoids from Lufeng are most similar to orang-utan among the living great apes.

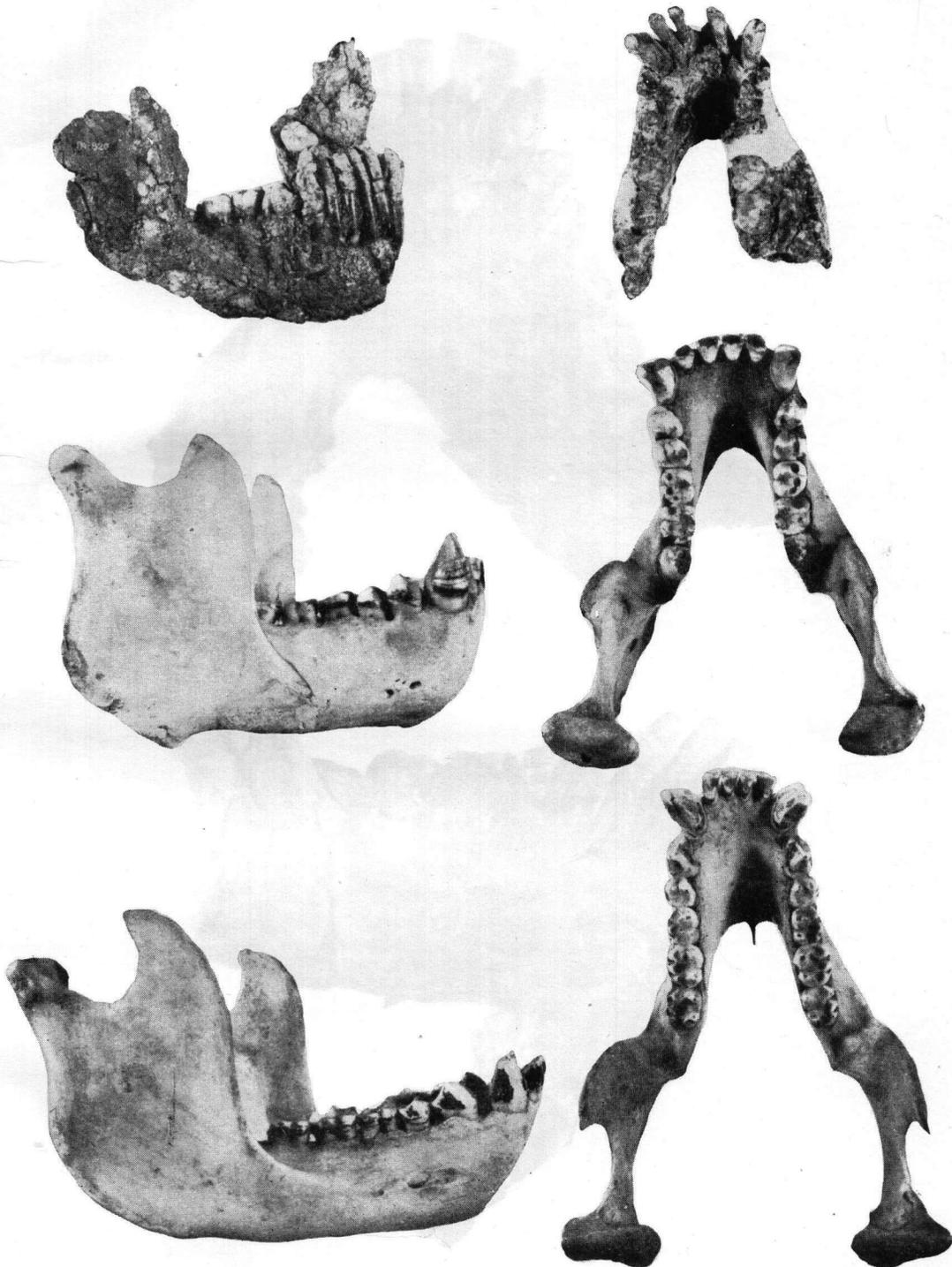
The mandibles of hominoids from Lufeng especially *Ramapithecus* when compared with those of *Australopithecus* present the following main similar characteristics.

1. The frontal part of corpora and the frontal teeth are almost vertically oriented.
2. The sizes of frontal teeth particularly canines, are small and vertically oriented.
3. The cheek teeth are megadontic (relative to body size) with very thick enamel.
4. The bottoms of inferior transverse tori are oblique postero-superiorly and strongly projected backward.

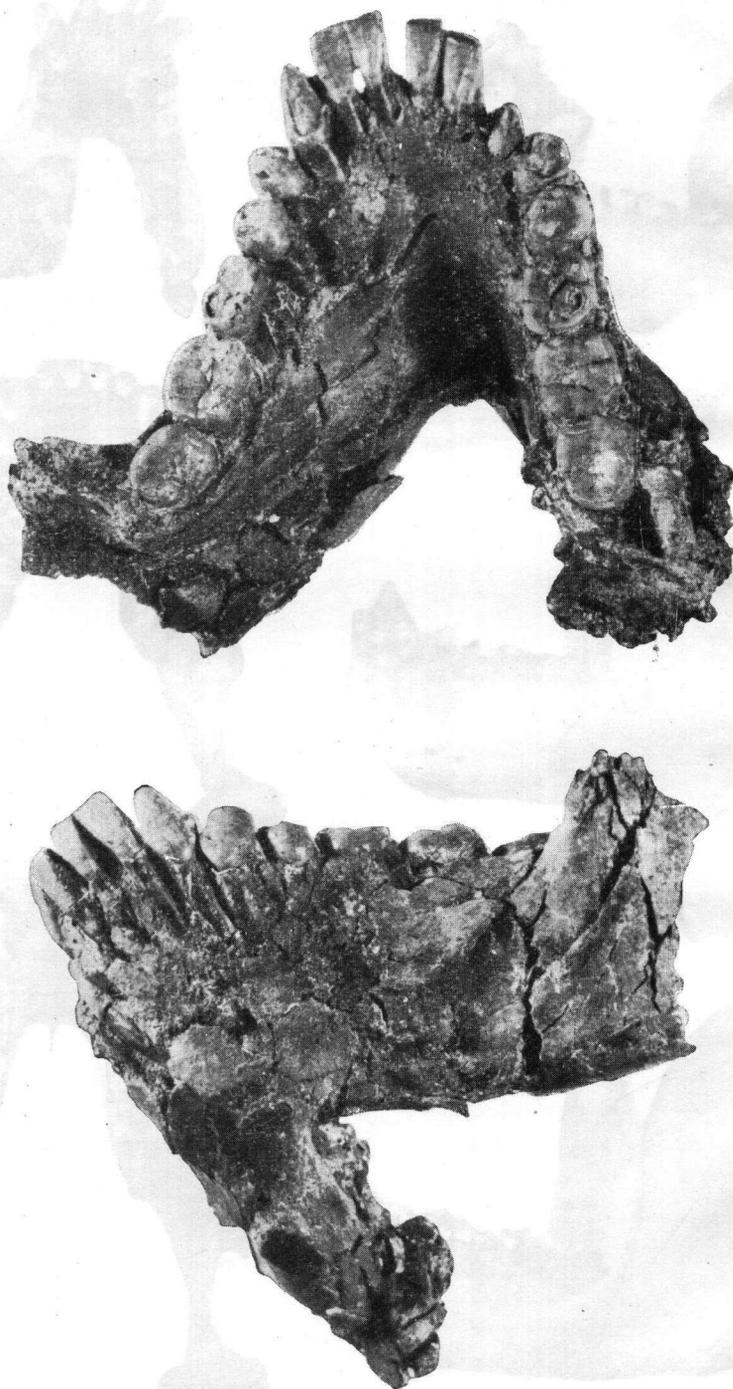
5. The ascending rami are deep and broad.

In short, their common features are: their dentition possesses strong function of cutting and grinding; there are massive mandibular buttresses—the inferior transverse tori in inner side of the symphysis, and the ascending rami are deep and broad. These features may be the result of eating rough diet.

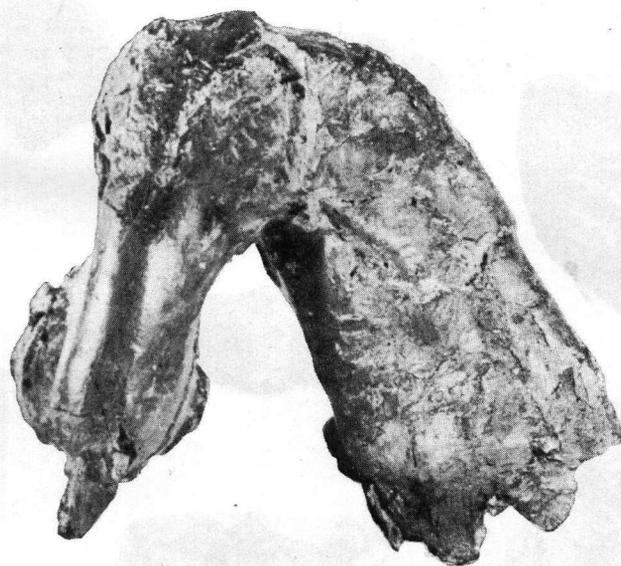
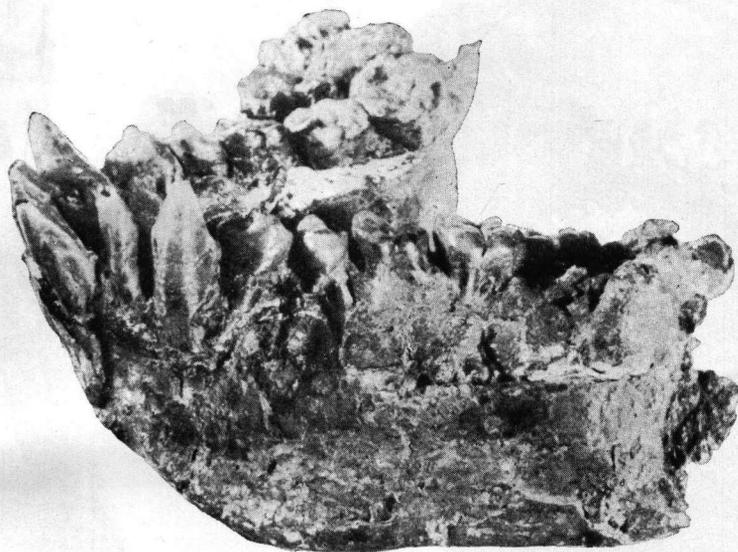
As many characteristics of two kinds of hominoids from Lufeng are similar to those of orang-utan, it seems to indicate that they have close relationships. These two kinds probably belong the same species with great sexual dimorphism. On the other hand, *Ramapithecus* from Lufeng also shows some features similar to *Australopithecus*. Thus, there is also possibility that *Ramapithecus* is a different taxon from *Sivapithecus*, and it is nearer to the common stock of man and African large apes.



禄丰西瓦古猿 (PA820, 左上; LC 102, 右上) 与雄性猩猩 (中) 和大猩猩 (下) 下颌骨的比较, $\times 2/5$
Comparison of mandibles of *Sivapithecus* from Lufeng (PA820, upper left; LC102 upper right)
with those of male orang-utan (middle), and male gorilla (lower), $\times 2/5$
左: 右侧面观 (left: right lateral view); 右: 咬合面观 (right: occlusal view)
(王哲夫 摄)



禄丰腊玛古猿下颌骨 (Mandible of *Ramapithecus* from Lufeng) (PA848), ×1
上：咬合面观 (Upper: occlusal view); 下：左侧面观 (Lower: left lateral view)
(王哲夫 摄)



禄丰西瓦猿古猿下颌骨 (Mandible of *Sivapithecus* from Lufeng) (YV711), $\times 4/5$
上：左侧面观 (Upper: left lateral view); 下：底面观 (Lower: basal view)
(王哲夫 摄)