

中新世古猿研究进展及存在的一些问题

刘武^① 郑良^② 高峰^②

(^①中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044; ^②云南省文物考古研究所, 昆明 650118. E-mail: liuwu@mx.cei.gov.cn)

摘要 近10年在非洲、欧洲及亚洲发现了一批与早期人类起源密切相关的中新世中晚期古猿化石, 其中在东非新发现的具有直立行走功能的地猿始祖种家族祖先亚种及原始人图根种在年代上已达到或接近6 MaBP. 这些发现及研究提示, 非洲作为早期人类起源及人猿最近的共同祖先的生存地的可能性是极大的. 而迄今在欧亚地区, 包括中国云南发现的中新世古猿化石尚不能提供作为人猿共同祖先, 或向后期人类演化的可靠证据. 新的发现使得人们不得不对涉及古猿向早期人类过渡、人猿共同祖先的分支时间、区分人猿的标准、早期人类起源的环境等人类演化的传统观点进行重新考虑. 对在云南元谋发现的古猿化石的研究及其性质的认识, 存在一些需要进一步深入探讨和澄清的问题, 其中也反映出目前国际学术界在中新世古猿研究领域共同面临的难题. 正是由于这些问题的存在, 导致了对化石特征辨识乃至古猿系统演化关系理解的偏差.

关键词 人类起源 中新世古猿 化石 人猿共同祖先

分子生物学研究证据显示人类与黑猩猩最近共同祖先生活在距今7~6 Ma前的中新世晚期, 此后分别向人类和现生黑猩猩的方向演化^[1,2]. 寻找人类和现生大猿类的共同祖先是人猿超科系统演化研究的关键, 也是当前国际古人类学研究的热点. 一般认为现生大猿类和人类的共同祖先可能生活在距今大约16~10 Ma前的中新世中期, 这一时期非洲的古猿逐渐减少并向欧亚大陆扩散, 而古猿在欧亚大陆则继续生存到距今7 Ma前左右^[3~5]. 所以, 中新世中、晚期古猿化石的发现与研究对于解决早期人类起源与演化具有非常重要的价值. 近10余年来, 在非洲、亚洲和欧洲又发现了一些中新世中、晚期的古猿化石, 同时学术界在中新世人猿超科研究上又有了一些新的认识. 最近, 国际古人类学界在这一领域的研究取得了积极的进展, 分别在肯尼亚和埃塞俄比亚发现的两批中新世晚期人猿超科化石对于解决上述问题提供了一线新的希望. 本文将对近10年来在学术界影响较大的几个中新世古猿研究进展做简要的介绍并就相关的问题进行讨论.

1 赤道古猿的发现及对肯尼亚古猿的重新认识

1961年, Leakey^[6]在肯尼亚西部的Fort Ternan发现了距今14 Ma前的古猿上颌骨和一些牙齿化石并将其命名为肯尼亚古猿威克种(*Kenyapithecus wickeri*). 次年, Leakey^[7]在距此地点100 km的维多利

亚湖(Lake Victoria)上的Maboko岛又发现了部分颌骨和牙齿, 他认为这些化石代表着一种新的肯尼亚古猿, 肯尼亚古猿非洲种(*Kenyapithecus africanus*). 年代测定表明, 肯尼亚古猿非洲种生活在距今15.5 Ma前. Leakey根据肯尼亚古猿所具有的某些进步特征将其称之为“一种人类非常早期的祖先(a very early ancestor of man himself)”. 在过去的几十年里, 肯尼亚古猿是在非洲发现的最重要的中新世中期古猿化石. 然而, 由于化石数量较少, 同时也由于年代与之接近的古猿化石在非洲尚无发现, 学术界对肯尼亚古猿的系统地位一直存在不同的意见^[3~5,8].

最近美国北俄亥俄大学古人类学家Ward等人^[9]公布了1993年在肯尼亚中部Tugen山北侧Kipsaramon中新世中期地层中发现的距今15 Ma前的古猿化石. 这批编号为KNM-Th 28860的化石包括一个附有大部分牙齿近乎完整的下颌骨、左上颌中门齿和双侧侧门齿. 头后骨包括部分肩胛骨和胸骨, 一个锁骨、众多的肋骨碎片、右侧肱骨大部和左侧肱骨头、一个完整的右侧桡骨、部分右侧、左侧尺骨及部分左侧桡骨、5块腕骨、部分指骨. 同时还保存有部分胸椎. 这是迄今为止在非洲发现的最为丰富和完整的中新世古猿化石.

对这批化石及相关化石的对比研究显示由Leakey命名的肯尼亚古猿威克种和非洲种在形态上有非常显著的差异, 它们可能代表着两个属之间的差别. 尤其值得注意的是肯尼亚古猿非洲种在许多

特征上与在 Kipsaramon 新发现的化石十分接近。因此,他们提出将在 Kipsaramon 发现的古猿化石与原来的肯尼亚古猿非洲种合并为一个新属新种:赤道古猿非洲种(*Equatorius africanus*)。这样命名主要是基于这一属内的化石均发现于赤道附近,其正型标本为保留有 P³-M¹ 及 M² 齿根的左侧上颌骨(BMNH M 16649)。赤道古猿与非洲中新世早期的原康修尔猿(*Proconsul*)及非洲古猿(*Afropithecus*)共有许多较为原始的特征。但赤道古猿与原康修尔猿和非洲古猿在与肘关节及前臂灵活性有关的特征上存在一些差异。另一方面,赤道古猿所具有的一组衍生性状使其有别于中新世早期的古猿类。与肯尼亚古猿威克种相比,赤道古猿具有一些似乎较为原始的特征。与此相对应,肯尼亚古猿则拥有一些较为进步的特征。此外,赤道古猿上颌窦向齿槽突方向深入程度较大,一直抵达前臼齿区域。这些上颌齿槽及颧骨形态上的差异在确定年代较近的肯尼亚古猿与赤道古猿相比所具有的衍生性状方面是非常重要的。对以上赤道古猿与肯尼亚古猿在化石特征上的差异,多数学者认为赤道古猿非洲种上颌骨的一些形态特征反映出原始性状,而肯尼亚古猿上颌骨的一些特征则呈现出向现生大猿类过渡的衍生趋势。另一种观点则认为赤道古猿与肯尼亚古猿在化石特征上的差别尚位于单一属内差异的范围,肯尼亚古猿威克种并不具有很多衍生性状^[8]。Ward 等人^[9]通过进一步对比发现,肯尼亚古猿威克种的总体形态特点与在土耳其 Paslar 发现的中新世中期古猿 *Griphopithecus* 非常相似。如 *Griphopithecus* 也具有高齿冠的下颌犬齿及前述的肯尼亚古猿威克种上颌中门齿特点。另一方面 *Griphopithecus* 上颌侧门齿缺少赤道古猿所具有的螺旋状齿带。对此, Ward 等人^[9]认为,这些被认定为是肯尼亚古猿威克种自近裔性状的特征出现在欧洲中新世的 *Griphopithecus* 支持肯尼亚古猿与赤道古猿相比具有更多的衍生性状的观点,提示肯尼亚古猿是向后期的中新世古猿及现生大猿类演化的重要成员,并提供了非洲和欧亚大陆中新世古猿联系的证据^[10]。新的发现基本上解决了学术界争论多年的 Fort Ternan 与其他地点的肯尼亚古猿之间形态差异的真正含义。但目前多数学者都承认中新世古猿演化最为关键的问题,即究竟是哪一种古猿是现生大猿和人类最近的共同祖先仍然是个谜^[10,11]。

2 奥兰诺古猿及欧亚晚中新世古猿在人猿超科演化上的作用

迄今为止,在欧洲和亚洲多个地点都发现了属于中新世中、晚期的古猿化石,如森林古猿(*Dryopithecus*),安卡拉古猿(*Ankarapithecus*),*Griphopithecus*,西瓦古猿(*Sivapithecus*),奥兰诺古猿(*Ouranopithecus*)和禄丰古猿(*Lufengpithecus*)等。尽管这些古猿年代接近,均呈现出某些与现生大猿类相似的特征,但同时它们具有相当的形态变异,很可能在系统演化上处于完全不同的位置^[12]。在这些古猿中,目前为学术界知之甚少的 *Griphopithecus* 似乎是其中最为原始的一属,位于大猿类辐射的基底部,与非洲的肯尼亚古猿关系密切。西瓦古猿和安卡拉古猿在许多牙齿和颅骨特征方面都呈现出与猩猩相似的特点。值得注意的是近年来越来越多的学者认为属于欧洲中新世晚期的奥兰诺古猿是目前已知最为进步的欧亚地区大型古猿,它所具有的许多形态特征与非洲大猿和人类有着密切的关系^[12,13]。

位于希腊北部的奥兰诺古猿地点最初是在第一次世界大战期间发现的,当时只找到一些动物化石。20 世纪 70 年代以来,De Bonis 等人在希腊北部重新开始寻找化石并陆续发现了一些出产古猿化石的新地点。这些地点均位于希腊北部的马其顿(Macedonia)附近,故 De Bonis 等人^[14]将其定名为奥兰诺古猿马其顿种(*Ouranopithecus macedoniensis*)。根据生物地层对比和古地磁分析,出产奥兰诺古猿的地层相当欧洲中新世晚期的 Vallesian 动物群的晚期,距今大约 10~9 Ma 前^[14,15]。经过 10 余年的研究,De Bonis 等人^[13,14]对奥兰诺古猿化石特征及生存环境有了比较深入的了解并就这一欧洲中新世晚期古猿的系统地位提出了看法^[13~15]。根据 De Bonis 等人的研究,奥兰诺古猿个体大小相当于雌性大猩猩,根据其牙齿尺寸估计重量约 72 kg。编号为 XIR-1 的头骨化石保留有除左侧眼眶以外的大部分面颅和额部、完整的梨状孔、完整的腭部和上颌齿列及部分颅底。De Bonis 等人^[13,14]认为与其他中新世古猿头骨相比,原康修尔猿头骨与 XIR-1 头骨的主要差别在于原康修尔猿缺乏眉脊结构。禄丰古猿和西瓦古猿都具有与猩猩相似的“亚洲特征”,即眼眶高而椭圆,眶间距较小。在颅骨特征方面,奥兰诺古猿具有许多较为原始的性状,但眉脊可以说是与非洲大猿类和人类关系

密切的衍生性状。De Bonis 等人认为, 奥兰诺古猿下颌髁在形态上与南方古猿和人属更为接近^[16,17]。与猿类相比, 奥兰诺古猿下颌第 3 前臼齿形态比较独特。猿类 P_3 齿冠较高, 呈扇形, 在其颊侧前方表面有一个与上颌犬齿相接所形成的大的磨耗面, 称为研磨小面(horning facet)。这一特征不仅出现在人猿超科成员, 在狭鼻猴类, 包括在渐新世化石狭鼻猴类也具有这一特征。但在南方古猿和人属 P_3 没有研磨小面, 被认为是一种进步的特征。所有奥兰诺古猿 P_3 短而圆, 缺乏研磨小面特征。臼齿齿冠较高而齿尖较低钝圆, 其咬合面形态特征与南方古猿相似。此外, 奥兰诺古猿下颌牙齿尺寸比例与南方古猿接近而与大猿类相差较大。

De Bonis 等人认为虽然奥兰诺古猿具有一些大猿类的原始性状, 但同时还呈现出一系列与后期南方古猿和人属成员密切相关的衍生特征。这些特征包括: 非常厚的颊部牙齿釉质、上颌第 3 前臼齿外侧齿尖膨隆、犬齿呈缩小趋势、犬齿齿冠基底部切面呈圆形、 P_3 短而圆, 缺乏研磨小面、上面部轮廓陡直、眉间部下凹不明显、下颌髁狭窄等。由于这些特征同时可见于南方古猿和人属成员, 加之对奥兰诺古猿头骨特征的对比研究显示奥兰诺古猿头骨与西瓦古猿、禄丰古猿、森林古猿差别非常显著, 使得 De Bonis 等人坚信奥兰诺古猿与上新世-更新世人科成员直接密切关联, 可以被认为是人类最早的祖先或南方古猿及人属共同的姐妹群。根据古地理、古生态及动物群的综合分析, De Bonis 等人^[13,16]推测奥兰诺古猿在欧洲出现后立即向非洲迁移。这一观点也得到了其他学者的支持^[17,18]。

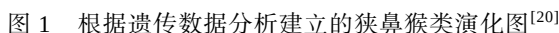
3 关于非洲与欧亚中新世古猿迁移的新假说

上述奥兰诺古猿或其他欧亚地区晚中新世古猿与现生大猿和人类关系密切的观点得到了新的分子生物学研究证据的支持^[19,20]。最近两位从事分子进化的美国学者, Stewart^[20]和 Disotell^[21], 根据他们进行的一项分子生物学、化石及生物地理学的综合分析提出现生大猿类的早期祖先在距今 20 Ma 以前离开非洲向欧亚扩散。而现生大猿类及人类的共同祖先则在过去的 10 Ma 以内从欧亚返回非洲^[20]。在过去的 30 年里, 有关现生人猿超科成员遗传学上相互关系的众多分子生物学研究已经基本澄清了各成员之间的分支顺序^[1]。最近的 DNA 测序分析已

开始重点关注解决旧大陆猴几个主要分支的相互关系^[21]。然而, 一个完整的系统进化树应包括分支顺序, 同时也包括各生物种的分歧时间。而估计这样的分歧时间需要通过分子进化率的计算, 同时也需要一些相关的重要化石的解释。正是基于这样一种情况, Stewart^[20]和 Disotell^[21]综合近年对狭鼻猴化石特征数据的系统分析的结果及现生灵长类遗传标记数据, 借助计算机进行了这项综合分析, 他们发现分别采用化石和遗传学数据分析得出的不同种群分歧时间基本吻合。在此基础上, 他们按最简约的方式将各现生和化石种群标记在进化系统图上, 从而可以直观地分析各祖先种群的分歧时间、顺序及系统关系。根据他们的分析结果, 大约在距今 20 Ma 前, 生活在非洲的早期人猿超科成员的一支离开非洲向欧亚地区迁移, 在非洲留下了原康修尔猿、肯尼亚古猿等。这支来自非洲的古猿在欧亚地区留下了包括长臂猿和猩猩的祖先在内的众多欧亚地区中新世古猿。其中的一支在距今大约 10 Ma 前再次从欧亚返回非洲, 构成了现生非洲大猿(黑猩猩和大猩猩)及人类的共同祖先(见图 1)。他们认为已经发现的森林古猿和奥兰诺古猿的年代和地理位置与这一综合分析的结果非常吻合。发现于欧洲的森林古猿和奥兰诺古猿的年代分别为距今 13~8.5 Ma 前和距今 10~9 Ma 前, 加之已经有人将这两个古猿置于现代大猿祖先的位置^[13,22], 它们完全可能是从欧亚地区向非洲迁移的代表, 而非洲缺乏距今 13~9 Ma 前古猿化石记录也许就代表着真实的情况。早期非洲古猿的代表, 如原康修尔猿、非洲古猿、肯尼亚古猿等很可能最终走向绝灭, 没有留下后代。现代非洲大猿及人类的祖先应追溯到距今 10 Ma 前的欧亚地区的某一种类似于奥兰诺古猿的古猿。但持不同看法的学者认为目前掌握的化石相当薄弱, 还不足以解决这一问题。

4 新近发现的东非中新世晚期早期人科化石及其意义

2000 年底, 法国国家自然历史博物馆的 Picford 等人^[23,24]宣布当年 10 月他们在肯尼亚中部的图根山区(Tugen Hills) 的 Lukeino 组(Lukeino Formation)化石地点发现了距今 6 Ma 前的人类化石, 包括有两件下颌骨残段、三件股骨(其中两件近乎完整)、一件肱骨干、一件近端指骨、6 枚单个牙齿, 代表着至少 5 个个体。由于时值世纪之交, 他们将这批化石称之为



这批化石在牙齿和肢骨的许多特征上都与时代较晚的人科成员接近, 如 I_2 的测量数据及形态、 P_4 跟座较发育、有 Tome 氏齿根结构等, 但同时也具有一些与猿类相似的原始特征, 呈现出原始特征与进步特征并存的镶嵌模式。化石的研究者认为这些新

发现的中新世晚期化石既与后期的人科成员共有一些牙齿特征,同时也呈现出一些所有化石及现生大猿的特点。尤为重要的是,近端趾骨所呈现出的进步特征表明这些化石成员直立行走的能力,表明它们在分类上应归入人科。由于这些化石与年代稍晚的地猿始祖种相比具有一些更为原始的牙齿特征,两者之间可能具有亚种水平的差别。据此,提出将新发现的化石命名为地猿始祖种内的一个亚种:地猿始祖种家族祖先亚种(*Ardipithecus ramidus kadabba*)。kadabba 在当地的阿、法语言意思为根基家族祖先(basal family ancestor)。而在Aramis发现的距今4.4 Ma前的地猿始祖种被命名为地猿始祖种始祖亚种(*Ardipithecus ramidus ramidus*),认为这些在阿瓦什中部地区新发现的化石似乎代表着一个在时间和空间分布上与人类及黑猩猩最近共同祖先类型。这些中新世晚期阿瓦什化石在随后的5 Ma的时间范围内被日益进步的人科成员所承继,包括地猿始祖种、南方古猿阿法种、南方古猿惊奇种及人属。T. White指出新发现的犬齿特征一方面与后期的人类犬齿不完全一致,另一方面黑猩猩的犬齿与这些新发现的牙齿也有差别。这说明化石成员并不恰好处于人猿共同祖先生存的时段,而位于人猿分别后很短的一段时间内,其犬齿尚未完全缩小到后期人类的范围。

在过去的数十年里在非洲发现了大量的南方古猿化石,其中包括距今4 Ma前的地猿始祖种和南方古猿湖畔种,但迄今在非洲发现的中新世古猿化石年代大多在距今10 Ma以前,与遗传学证据推断的人猿分别时间尚有很大的差距,所以最早的人类起源于非洲的观点一直没有得到最后的确认。上述分别在肯尼亚和埃塞俄比亚发现的原始人图根种和地猿始祖种家族祖先亚种的年代均以火山灰同位素测定并辅以古地磁和动物群对比,基本上可以准确地确定化石的年代,提供的年代数据分别为距今6 Ma前和距今5.8~5.2 Ma前,与分子生物学的证据十分接近。此外,对两批化石的研究都提供了比较可靠的直立行走的证据。从这个意义上讲,新的发现为早期人类起源于非洲的观点提供了进一步的支持。本文作者认为,近年研究发现表明非洲作为早期人类起源地的证据在不断增加,人猿最近共同祖先很可能是生活在非洲的。两处化石的年代都在距今6 Ma前左右,两者均具有了许多后期人科成员的特征,尤其

它们都已经拥有了直立行走的能力。所以,人猿最近共同祖先分支时间可能比原来认为的要早,至少要早于距今6 Ma前。原始人图根种和地猿始祖种家族祖先亚种发现后,双方都声称自己发现的化石是接近人猿最近共同祖先并向着后期人类演化主干上的成员。从已经发表的材料看,原始人图根种和地猿始祖种家族祖先亚种化石的年代和直立功能似乎不存在问题。这两批化石的年代都在距今6 Ma前左右,位于分子遗传学证据推断的人猿共同祖先分支的时间范围,两者的化石特征总的来说都比较原始。所以,它们很可能都位于离人猿共同祖先分支点很近的位置。至于究竟哪一个位于人类演化的主干上,或两者都不位于主干位置目前还难以肯定。

传统的观点认为两腿直立行走是区分人和猿的标准。原始人图根种和地猿始祖种家族祖先亚种都已经具有了直立行走的能力。但它们之中很可能只有一个是一人类的祖先成员,另一个或者是向猿类方向演化,或者成为演化的旁支,最终走向绝灭。如果是这样,是否继续使用直立行走作为区分人和猿的标准已经成为了学术界需要重新考虑的问题^[27]。在此之前,已经有研究显示发现于意大利 Tuscany-Sardinia 地点的距今9~7 Ma前的古猿成员 *Oreopithecus bamboolii* 已经具有了一定程度的直立行走能力^[28]。习惯性直立行走作为一种运动方式有可能在人猿分别之前,或早在已经绝灭的古猿中就已经出现。如果这种现象得到进一步的证实,最终将改变人们长期以来所确定的人猿划分标准,也有可能使人们从新考虑原始人图根种和新发现的地猿始祖种家族祖先亚种是否属于早期人科成员。

人类演化的另一个传统观点认为人类的远祖古猿类生活在森林环境中,随着气候向干旱转变,大片的森林变成了稀疏草原,迫使古猿下地,逐渐适应两足直立行走。但近年有人对这一传统观点提出了疑问^[27]。根据对与这两批新发现化石伴生的岩石、土壤、火山喷发特征、动物群等古环境指标的研究显示:当时均为凉爽湿润的森林环境,其中地猿始祖种家族祖先亚种生活在高出今天1500 ft(1ft=0.3048 m)的地方^[24,25]。在此之前发现的距今4.4 Ma前的地猿始祖种始祖亚种也生活在森林环境中^[29]。所以,新的发现与研究表明古猿向人类的转化很可能是在森林环境下发生的。至少一直到距今4.4 Ma前,人类主要生活在森林环境中。图2展示了迄今发现的主要中

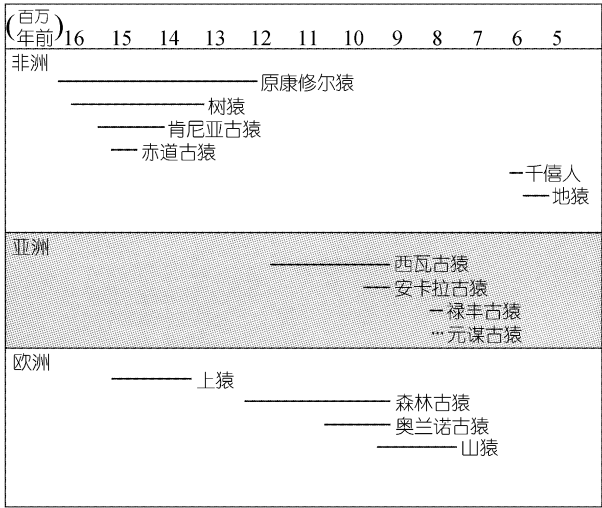


图 2 主要中新世中晚期古猿化石及其年代分布

中新世中晚期古猿化石及其年代分布。

5 元谋古猿的发现以及相关的研究

云南元谋古猿化石自 1986 年发现以来, 迄今已发现一具幼儿头骨、20 余件上下颌骨及近 2000 余枚单个牙齿^[30]。这也是继西瓦古猿和禄丰古猿之后, 在亚洲地区发现的数量最丰富的中新世古猿化石。在过去的 10 余年里, 对这批化石材料进行的研究主要集中在对颅骨、上下颌骨及牙齿形态特征的的描述和对比^[31]。同时, 对元谋古猿化石产地的动物群、地层、年代、古环境等问题也进行了初步的研究^[30]。在元谋古猿化石发现及研究早期阶段, 有关学者根据当时的化石材料, 曾将元谋古猿命名为能人竹棚亚种、人属东方种、蝴蝶腊玛古猿、中国古猿新属等不同的名称。后来, 郑良等人^[31]提出元谋古猿化石的主要特征与禄丰古猿最为接近, 与其他中新世古猿差别较大, 因而将元谋古猿归为禄丰古猿属内的一个新种。近年来, 有关学者对元谋古猿幼年头骨做了进一步的对比研究^[32,33], 同时一些新的研究方法在元谋古猿化石研究上得到了应用并揭示出了元谋古猿与其他一些化石及现生大猿类相似或差异新的信息, 从而使学术界从不同的角度进一步加深了对元谋古猿的认识^[34~38]。随着研究工作的深入, 加之近年来国际学术界在中新世古猿研究领域也有了长足的发展, 包括新的化石发现、研究方法的多样化、对不同地区古猿演化关系的重新认识等, 作者意识到对元谋古猿化石的研究存在许多需要进一步深入探

讨澄清的问题。

5.1 对元谋古猿幼年头骨特征的认识

在迄今所发现的元谋古猿化石中, 编号为 YV0999 的幼年头骨是惟一的一具头骨化石。以往关于元谋古猿性质判定的主要依据都是以这具幼年头骨的形态特征作为判别的基准。最近周国兴^[32,33]在对 YV0999 号头骨做的进一步研究中指出幼年头骨尚在发育中, 许多特征与成年表现有很大的差异。另外, 这具头骨变形严重, 影响了对一些特征的观察, 以往对这具头骨的研究在很大程度上忽略了这两个因素的作用^[32,33]。在充分考虑上述因素的基础上, 周国兴对这具头骨的性状与相近年龄的黑猩猩、大猩猩、猩猩及南方古猿做了对比, 发现在幼年个体上元谋古猿混杂了与早期人类及现代猿类相似的形态特点, 与早期人类相似的特点并不为其所专有, 而与黑猩猩和猩猩接近。总体上与猩猩相似的形状要多一些。本文作者也意识到过去在元谋古猿幼年头骨研究上的局限与不足之处, 在目前进行的头骨特征分析中特别注意克服变形因素的影响, 并考虑到头骨生长发育的规律。通过这些努力, 我们重新确定了一些特征的表现形式。

5.2 与禄丰古猿及开远古猿的关系

除元谋古猿外, 在云南的开远、禄丰和保山也发现了中新世古猿化石。其中, 1992 年在保山发现的一具下颌骨尚无正式研究报告发表。郑良等人^[31]在对比这 4 处地点的古猿化石特征时指出元谋古猿与禄丰古猿、开远古猿、保山古猿比较接近, 而与世界其他地区的古猿差异较大。作者最近对元谋古猿和禄丰古猿化石特征的对比分析在某些方面证实了上述观点^[35,36], 但同时发现元谋古猿与禄丰古猿在化石特征上还存在一些明显的差异。如禄丰古猿牙齿大于元谋古猿、禄丰古猿下颌第三前臼齿为双尖, 而元谋为单尖等^[31,36]。在牙齿釉质厚度、臼齿表面切割脊的发育、牙齿尺寸比例关系及牙齿磨耗等方面元谋古猿与禄丰古猿均具有明显的差别, 说明两者在食物构成、生存环境、群体结构等方面存在差异^[37,39~41]。此外, 作者正在进行的 YV0999 头骨特征研究也发现元谋古猿与禄丰古猿在若干颅面部特征上存在明显的差异, 包括眼眶形态、眶间区和眉间区宽度及隆起程度等。所以, 它们之间的确切系统演化关系以及是否

继续把元谋古猿和禄丰古猿放在一个属内都是值得进一步深入探讨的问题。关于开远古猿,迄今发现的化石包括13枚牙齿和一件上颌骨。近年在进行元谋古猿化石对比时注意到开远古猿化石在许多特征上与元谋古猿相似,而与禄丰古猿有相当的差别,如在牙齿尺寸上开远与元谋古猿接近、缺乏齿带、齿尖较低钝、下第三前臼齿为单尖等。基于这些化石特征并参考年代因素,郑良等人^[31]认为开远古猿可能是分别向元谋古猿和禄丰古猿演化的祖先类型。作者认为,开远古猿化石数量和研究深度还都相对薄弱,今后尚需做进一步的工作。

5.3 单一或多个种

在元谋县境内的古猿产地,至今已发现3个,即竹棚村的豹子洞箐、小河地区的蝴蝶梁子和房背梁子及班果乡的雷老。在以往的研究中一直持有这3个地点发现的古猿化石可能代表着两个不同的种的疑问^[31]。但近年对元谋古猿牙齿特征进行的一系列研究显然不支持两个种的观点。对牙齿测量数据的统计分析表明元谋古猿牙齿尺寸上的差异尚未超出种间的变异范围,可能是性别差异所致^[36]。最近作者从牙齿形态特征、测量数据分析及犬齿形态指数三方面对出自不同地点的元谋古猿在牙齿特征上的相似及差异程度进行了对比,结果显示在本文所对比的牙齿特征中,不同地点的元谋古猿牙齿在形态特征、牙齿大小及犬齿形态比例的表现非常相似,未发现它们彼此之间在这些特征上存在任何明显的差别^[42]。

5.4 年代问题

元谋古猿化石产地的年代一直没有得到彻底解决。根据对伴生动物群的对比及古地磁的分析,一般认为元谋古猿的生存年代与禄丰古猿接近。但也有人认为其时代要早一些^[31]。生存年代的不确定性无疑会影响探讨元谋古猿与其他中新世古猿的演化关系。最近对元谋古猿地点小哺乳动物群的研究显示元谋古猿动物群的时代很可能比原来想象的要早,甚至早于禄丰古猿的时代^[43]。目前,有关元谋古猿地点古地磁年龄的测定工作还在进行中。

5.5 化石完整性及研究方法的多样性

虽然迄今发现的元谋古猿化石数量丰富,但除一具残破的幼儿头骨外,绝大多数化石是单个牙齿。能够提供重要信息的完整成年头骨、骨盆和四肢骨尚

未发现。以往的研究方法也比较局限,还需增加对比的化石性状并对性状的功能及演化意义进行综合的考虑。实际上这些问题也是目前国际学术界在第三纪古猿研究领域共同面临的问题。

6 中新世古猿研究中存在的一些问题

6.1 性状原始性与进步性的区分

在研究中新世古猿化石特征,尤其是试图通过这些特征探讨不同的古猿化石之间的系统演化关系时,确定化石特征的原始性与进步性是极为重要的。然而,在实际工作中准确地判定某些特征是原始性状还是衍生性状是很困难的。此外,在对比形态特征的相似性或相似程度方面不同观察者之间的判断差异对确定化石间的相互关系也会造成很大的影响。如在奥兰诺古猿的研究上就明显地反映出不同学者之间认识上的差异。部分学者认为奥兰诺古猿呈现出许多与非洲大猿和人类密切相关的衍生性状,并由此提出奥兰诺古猿是最为进步的欧亚地区大型中新世古猿,但仍有学者认为其中有些可能是保留下来的原始特征,而另一些与人类相似的特征(如非常厚的牙釉质)也许是平行进化的产物,因为这些特征并没有在最早的人类化石中出现^[12,44]。美国哈佛大学的Pilbeam^[5]认为导致学术界至今未能阐明分布在世界各地的中新世古猿彼此之间的演化关系的主要原因之一,就是对确定系统演化关系有价值的颅骨和牙齿特征缺乏共识。随着发现的中新世古猿化石的日益增多及对不同部位化石特征了解增加,以往提出的许多论证化石间相互关系的相似特征都可能被证实是非同源相似(homoplasy)或平行进化的结果。

6.2 对某些性状的功能意义的不同解释

除确定性状的原始性与进步性之外,目前在解释某些化石特征功能意义时也存在许多有待解决的问题。其中一个典型的例子就是牙齿釉质厚度。多年来,学术界普遍认为牙齿釉质厚度是指示古猿食物结构及生活环境变化的重要指标。生活在中新世早期非洲的原康修尔猿具有较薄的釉质,表明其可能食用水果、嫩芽、树叶等较软的食物。在此之后的肯尼亚古猿牙齿釉质增厚,提示食物变硬及生活环境的改变。所以,较厚的颊齿釉质厚度被认为是包括人属和南方古猿的人科成员的重要特征^[44]。然而,近年的研究发现年代接近的东非早中新世原康修尔猿

与非洲古猿(*Afropithecus*), 及欧洲中新世晚期的森林古猿与奥兰诺古猿在牙齿釉质厚度上各自差别非常大, 甚至年代和分类更为接近早期人科成员的地猿始祖种与南方古猿湖畔种在釉质厚度上差别也很大. 前者的牙齿釉质厚度较薄, 而湖畔种具有较厚的牙齿釉质^[45,46]. 这说明釉质厚度可能经常变化或存在很大变异范围. 此外, 由于被认为是早期人科成员的地猿始祖种具有较薄的釉质, 较厚的釉质厚度是包括人属和南方古猿的人科成员的重要特征的观点开始受到了质疑^[12,47]. 因此, 目前学术界认为牙齿釉质厚度这一特征的功能意义及在研究古猿系统分类上的价值还不是很清楚^[5].

Alpagut 等人^[48]在研究最近发现于土耳其中部晚中新世地层的安卡拉古猿梅特种(*Ankarapithecus meteai*)AS95-200 头骨时注意到, 这件标本同时呈现出若干现生和化石古猿类的特征, 包括与猩猩相似的较窄的眶间距、平的颧骨区、长的前上颌; 而眶上圆枕和额窦的特点又与非洲大猿类接近. 此外还有一些特征分别与森林古猿和奥兰诺古猿化石相近, 这一现象表明在中新世古猿研究中迫切需要明确在系统演化上具有重要价值的化石特征的定义和变异范围. 由于这一问题的存在, 使得对于出现在同一化石上的不同特征在确定古猿化石间的相互关系及系统演化上的意义方面产生了不同的解释. 以 AS95-200 头骨为例, 一些学者认为与亚洲大猿类(猩猩)共有的特征是在系统演化上有价值的同源性状(homologous), 因此那些与森林古猿、奥兰诺古猿及非洲大猿类相近的特征则不具有确定演化分类的价值, 可能是平行进化或趋同进化的结果. 但如果将与森林古猿及奥兰诺古猿共有的特征归类为同源性状, 则许多目前被用于确定与猩猩有关的特征只能解释为原始特征. 所以, 按照目前对化石证据的解释, 只能根据在 AS95-200 头骨上出现有与欧洲中、晚中新世森林古猿、奥兰诺古猿和安卡拉古猿相似的特征, 将其归入人类与大猿类分支的一个基干成员(stem member of the great ape and human clade), 但无法进一步提供与非洲大猿或亚洲大猿类系统关系的证据^[49,50]. 尽管学术界已经认识到在灵长类和人类进化中大量存在的平行进化或非同源相似(homoplasy)现象, 但这种现象的表现程度和具体方式仍然是有

待进一步解决的问题^[51].
致谢 在写作过程中, 徐庆华和陆庆五先生与作者就有关问题进行过讨论, 赵凌霞女士对文章提出了修改意见. 图 1 引自 *Current Biology* (征得该刊编辑部及作者允许), 作者谨致谢意. 本工作受国家“九五”攀登专项(95-专-01)及国家自然科学基金(批准号: 49972011)资助.

参 考 文 献

- 1 Rovolo M. Molecular phylogeny of the hominoids: Inferences from multiple independent DNA sequence data sets. *Mol Biol Evol*, 1995, 14: 248~265
- 2 Horai S, Kayasaka K, Kondo R, et al. Recent African origins revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 532~536
- 3 Andrews P. Evolution and environment in the hominoidea. *Nature*, 1992, 360: 664~665
- 4 Pilbeam D. Genetic and morphological records of the Hominoidea and hominid origins: A synthesis. *Mol Phylogenet Evol*, 1996, 5: 155~168
- 5 Pilbeam D. Research on Miocene hominoids and hominid origins. The last three decades. In: Begun D R, Ward C V, Rose M D, eds. *Function, Phylogeny, and Fossils*. New York: Plenum Press, 1997. 13~28
- 6 Leakey L. A new lower Pliocene fossil primate from Kenya. *Ann Mag Nat Hist*, 1962, 4: 689~696
- 7 Leakey L. Lower dentition of *Kenyapithecus africanus*. *Nature*, 1968, 217: 827~830
- 8 McCrossin M L, Benefit B R. On the relationships and adaptations of *Kenyapithecus*, a largebodied hominoid from the middle Miocene of eastern Africa. In: Begun D R, Ward C V, Rose M D, eds. *Function, Phylogeny, and Fossils*. New York : Plenum Press, 1997. 241~267
- 9 Ward S, Brown B, Hill A, et al. *Equatorius*: A new hominoid genus from the middle Miocene of Kenya. *Science*, 1999, 285: 1382~1386
- 10 Zimmer C. Kenyan skeleton shakes ape family tree. *Science*, 1999, 285: 1335~1337
- 11 Begun D. Middle Miocene hominid origins. *Science*, 2000, 287: 2375~2377
- 12 Fleagle J. *Primate Adaptation and Evolution*. 2nd ed. San Diego: Academic Press, 1999. 467~483
- 13 De Bonis L, Koufos G. Our ancestors. Ancestor: *Ouranopithecus* is a Greek link in human ancestry. *Evolutionary Anthropology*, 1994, 3: 75~83
- 14 De Bonis L, Bouvrain D, Koufos G. New hominid skull material from the late Miocene of Macedonia in Northern Greece. *Nature*, 1990, 345: 712~714
- 15 Koufos G. The first female maxilla of the hominoid *Ouranopithecus macedoniensis* from the late Miocene of Macedonia, Greece. *J Human Evol*, 1995, 29: 385~399

16 De Bonis I, Koufos G. The face and the mandible of *Ouranopithecus macedoniensis*: Description of new specimens and comparisons. *J Hum Evol*, 1993, 24: 469~491

17 Koufos G. Mandible of *Ouranopithecus macedoniensis* (Hominoidea, Primates) from a new late Miocene locality of Macedonia(Greece). *Am J Phys Anthropol*, 1993, 91: 225~234.

18 Moya-Sola S, Kohler M. New partial cranium of *Dryopithecus Lartet*, 1863 (Hominoidea, Primates) from the upper Miocene of Can Llobateres, Barcelona, Spain. *J Human Evol*, 1995, 29: 101~140

19 Gibbons A. New study points to Eurasian ape as great ape ancestor. *Science*, 1998, 281: 622~623

20 Stewart C B, Disotell T R. Primate evolution——in and out of Afirca. *Curr Biol*, 1998, 8: 582~588

21 Disotell T R. The phylogeny of old world monkey. *Evolutionary Anthropology*, 1996, 5:18~24

22 Begun D, Koufos G. Phyletic affinities and functional convergence in Drypithecus and other Miocene and living hominids. In: Begun D R, Ward C V, Rose M D, eds. *Function, Phylogeny, and Fossils*. New York: Plenum Press, 1997. 291~316

23 Senut B, Picford M, Gommery D et al. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *C R Acad Sci*, 2001, 332: 137~144

24 Picford M, Senut B. The geological and faunal complex of late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya. *C R Acad Sci*, 2001, 332: 145~152

25 WoldeGabriel G, Haile-Selassie Y, Renne P R, et al. Geology and palaeontology of the late Miocene Awash valley, Afar rift, Ethiopia. *Nature*, 2001, 412: 175~178

26 Haile-Selassie Y. Late Miocene hoiminids from the middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 2001, 412: 178~181

27 Gee H. Return to the planet of the apes. *Nature*, 2001, 412: 175~178

28 Kohler M, Moya-Sola S. Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 11747~11750

29 WoldeGabriel G. Ecological and temporal placement of early Pliocene hominids at Aramis, Ethiopia *Nature*, 1994, 371: 330~333

30 和志强. 元谋古猿. 昆明: 云南科技出版社, 1997. 1~270

31 郑良, 张兴永. 古猿化石. 见: 和志强主编. 元谋古猿. 昆明: 云南科技出版社, 1997. 21~58

32 周国兴. “东方人”和“蝴蝶人”石器的质疑兼对“蝴蝶拉玛猿”头骨属性的探讨. 北京自然博物馆研究报告, 1997, (56): 231~251

33 周国兴. 元谋古猿幼年头骨的再研究——兼对“巫山人”属性的探讨. 北京自然博物馆研究报告, 1999, (58): 111~123

34 Liu W, Hlusko L, Zheng L. Morphometric analysis of hominoid lower molars found in Yuanmou of Yunnan Province, China. *Primates*, 2001, 42(2): 123~134

35 刘武, 郑良, Walker A. 元谋古猿下颌臼齿三维立体特征. *人类学学报*, 2001, 20(3): 163~177

36 刘武, 郑良, 姜础. 元谋古猿牙齿测量数据的统计分析及其在分类研究上的意义. *科学通报*, 1999, 44(23): 2481~2488

37 郑良, 高峰, 刘武. 牙齿尺寸比例及形态特征与食物结构的关系——元谋古猿的食性分析. 见: 邓涛, 王原, 主编. 第八届中国古脊椎动物学学术年会论文集. 北京: 海洋出版社, 2001. 113~125

38 赵凌霞, 郑良, 姜础. 元谋古猿牙齿釉质生长线与生长发育研究. 见: 邓涛, 王原, 主编. 第八届中国古脊椎动物学学术年会论文集. 北京: 海洋出版社, 2001. 127~132

39 Schwartz G, Wu Liu, Zheng Liang. Preliminary investigation of dental microstructure in the Yuanmou hominoid sample, Yunnan Province, China. *J Hum Evo*, 2002 (in press)

40 Liu Wu, Gao Feng, Zheng Liang. The diet analysis from tooth size and morphology for Yuanmou hominoids, Yunnan Province, China. *Anthropological Science*, 2002 (in press)

41 刘武, 郑良, 高峰. 元谋古猿与禄丰古猿牙齿磨耗差异及其意义. *人类学学报*, 2002 (待刊)

42 郑良, 高峰, 刘武. 元谋雷老与小河竹棚地点古猿牙齿特征变异的比较. *人类学学报*, 2002 (待刊)

43 倪喜军, 邱铸鼎. 云南元谋古猿地点的小哺乳动物群. *人类学学报*, 2002 (待刊).

44 Martin L B. Significance of enamel thickness in hominoid evolution. *Nature*, 1985, 314: 260~263

45 White T D, Suwa G, Asfaw B. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, 1994, 371(6495): 306~312

46 Leakey M G, Feibel G S, McDougall I et al. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, 1995, 376: 565~571

47 Andrews P. Ecological apes and ancestors. *Nature*, 1995, 376: 555~556

48 Alpagut B, Andrews P, Fortelius M, et al. A new specimen of *Ankarapithecus meteai* from the Sinap Fromation of central Anatolia. *Nature*, 1996, 382: 349~351

49 Begun D. Late Miocene European Orang-utans, gorillas humans or none of the above? *J Hum Evol*, 1995, 29: 169~180

50 Moya-Sola S, Kohler M. A *Dryopithecus* skeleton and the origins of great-ape locomotion. *Nature*, 1996, 379: 156~159

51 Larson S. Parallel evolution in the hominoid trunk and forelimb. *Evolutionary Anthropology*, 1998, 7: 87~99

(2001-12-05 收稿)