云南元谋盆地古猿的系统位置、时代及生存环境

祁国琴[①]　董 为[①]　郑 良[②]　赵凌霞[①]　高 峰[②]　岳乐平[③]　张云翔[③]

(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; ③ 西北大学大陆动力学教育部重点实验室、西北大学地质系，西安 710069. E-mail: qiguoqin@ivpp.ac.cn)

摘要　元谋盆地的古猿自发现以来在其系统位置与时代以及生存环境方面存在较大的争议，为此进行了新的野外考察和发掘工作. 根据对新出土的化石材料及考察中采集的相关资料所做的研究，文中认为产于元谋盆地的古猿及所谓“上新世人科”化石属于禄丰古猿的一个种，它与禄丰禄丰古猿(*Lufengpithecus lufengensis*)及开远禄丰古猿(*Lufengpithecus keiyuanensis*)为同一属的不同种，它的有效学名为蝴蝶禄丰古猿(*Lufengpithecus hudienensis*). 动物群的分析及古地磁的测定表明，元谋盆地产古猿的地层在年代上早于禄丰石灰坝产禄丰古猿的地层而晚于小龙潭煤矿产开远古猿的地层，为晚中新世. 蝴蝶古猿生活的环境总体属于亚热带山地森林景观，有茂密的森林和局部过渡型灌丛，气候具有明显的季节性.

关键词　蝴蝶古猿　元谋盆地　晚中新世　哺乳动物群　古环境

人类在何时何地从哪一种猿类中演化出来一直是研究人类自然历史的关键课题之一，因此搞清古猿的种类及地理与时代的分布范围是开展这一课题的基础. 云南省的古猿化石最早在上个世纪 50 年代发现于开远的小龙潭煤矿，即开远禄丰古猿(*Lufengpithecus keiyuanensis*)(简称开远古猿)[1,2]. 到了 70 年代在禄丰石灰坝发现了禄丰禄丰古猿(*Lufengpithecus lufengensis*)(简称禄丰古猿)[3,4]，自 1986 年起在元谋盆地元谋人产地西北方的小河(包括小河村和竹棚村)和雷老地区又发现了古猿化石[5~7]. 在元谋盆地发现古猿后的若干年间经不同学者的发掘和研究，在古猿的系统分类位置方面产生了较大的分歧，如*Ramapithecus hudienensis*[5], *Homo habilis zhupengensis*[6], *Homo orientalis*[7], *Sinopithecus hudienensis*[8], *Lufengpithecus yuanmouensis*[9], *Sivapithecus yunnanensis yuanmouensis*[10], *Lufengpithecus keiyuanensis*[11]. 对古猿的年代推测也有较大的分歧，如距今 3~4 Ma[5]，距今 2 Ma左右[6]，5~6 Ma[12]，在 3.4~6.0 Ma之间[13]，但都认为元谋盆地的古猿晚于禄丰石灰坝的古猿. 为了确定产于元谋盆地的古猿的系统分类位置及其年代，我们在国家“九五”攀登专项的框架内自 1998 年至 2000 年在元谋盆地的小河(包括竹棚)和雷老地区(图 1)进行了两次大规模野外发掘，共获古猿上、下颌骨残段 9 件，单个牙齿 298 枚. 此外还出土了大量的哺乳动物化石. 另外还进行了地质构造、化石沉积埋藏环境、岩石地层等方面的考察.

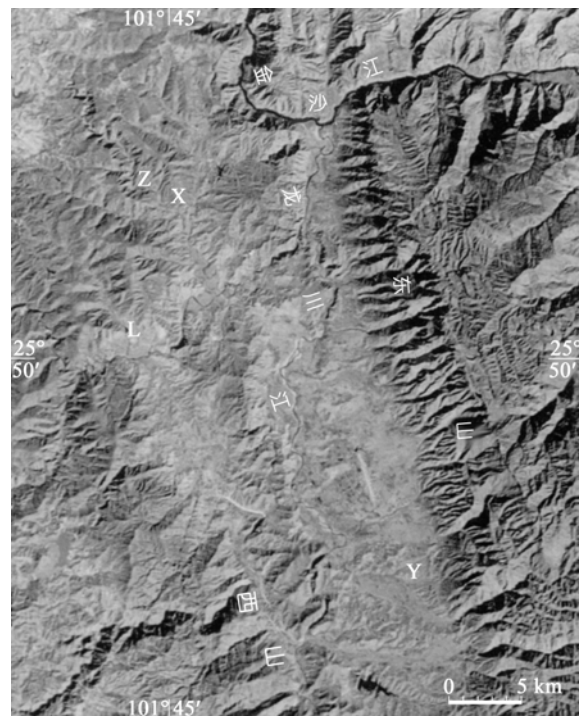


图 1　元谋盆地地理位置图及发掘地区分布图

L 雷老, X 小河, Y 元谋人遗址, Z 竹棚

1　系统记述

哺乳动物纲 Mammalia Linnaeus, 1758

灵长目 Primates Linnaeus, 1758

人猿超科 Hominoidea Gray, 1825

人科 Hominidae Gray, 1825

禄丰古猿属 *Lufengpithecus* Wu, 1987

蝴蝶禄丰古猿 *Lufengpithecus hudienensis* (Zhang 等, 1987)

蝴蝶腊玛古猿*Ramapithecus hudienensis*[5]

竹棚能人*Homo habilis zhupengensis*[6]

东方人*Homo orientalis*[7]

蝴蝶中国古猿*Sinopithecus hudienensis*[8]

元谋禄丰古猿*Lufengpithecus yuanmouensis*[9]

元谋云南西瓦古猿 *Sivapithecus yunnanensis yuanmouensis*[10]

开远禄丰古猿*Lufengpithecus keiyuanensis*[11]

正型 1 件带有P^3-M^3的左上颌骨残段(YV916), 收藏于云南文物考古研究所.

修订特征 头骨面部具有较宽的眶间距, 眶间区不凹陷; 具额窦. 齿弓后部张开, 下颌下横圆枕后缘向后上翘起. 前部齿相对于后部齿的比例较禄丰古猿的大. 上侧门齿舌面的纵脊比开远古猿发育, 齿带比开远古猿弱, 唇侧面横向弯曲度比开远古猿的小. 上犬齿舌侧齿带未延伸到颊侧, 主脊和近中缘脊之间的纵沟比开远古猿的深. 下外侧门齿的唇面弧形过渡到舌面, 远中侧面显得非常小, 而不像禄丰古猿的下外侧门齿唇侧面向远中面的转折明显. 臼齿齿冠短宽, 齿尖较禄丰古猿圆钝、更向齿冠中部聚拢. 第三臼齿短缩. 第三上前臼齿(P^3)的两尖不如开远古猿的膨大. 第三下前臼齿(P_3)为单尖(下原尖), 齿冠轮廓为三角形或扇形, 前凹很小, 后凹窄, 保持了中中新世古猿P_3特有的形态, 没有禄丰古猿所具有的下后尖, 舌侧面主斜脊的基部与开远古猿相比显得膨大, 颊侧前缘没有开远古猿中所具有的发育的齿带.

归入的新材料 2 件右上颌残段(PDYA2, PDYA228), 分别产于小河村旁的 9802、9803 地点; 1 件右下颌残段(PDYA1), 产于小河 9803 地点附近; 1 件左下颌骨残段(PDYA120), 产于雷老 9903 地点; 属同一个体的右下颌骨残段(PDYA229.1)和左下颌骨残段(PDYA229.2)各 1 件, 产于小河 9801 地点; 1 件右下颌骨残段(PDYA122), 产于小河村蝴蝶梁子; 1 件右下颌骨残段(PDYA121), 产于雷老 9903 地点. 1 件左下颌骨残段(PDYA167), 产于雷老. 以及单个牙齿 298 枚, 分别产于竹棚-小河地区和雷老地区.

分布 云南元谋盆地小河地区和雷老地区的小河组, 晚中新世.

描述 上颌骨的形态以PDYA228(图 2(a), (b))为代表. M^1~M^2位置的骨面残破, 暴露上颌窦腔, 可见上颌窦窄而高, 向前延伸到P^4之后的位置. 颌体外侧面P^4上方约 15 mm之后形成一个较大而浅的凹, 应为犬齿窝, 犬齿窝不深陷, 表明犬齿根不很粗壮. P^3和P^4保存较完整, 两枚前臼齿的宽均大于长, P^3的颊侧长大于舌侧长, P^4的舌侧长大于颊侧长, 颊侧尖磨耗浅, 显得较高突.

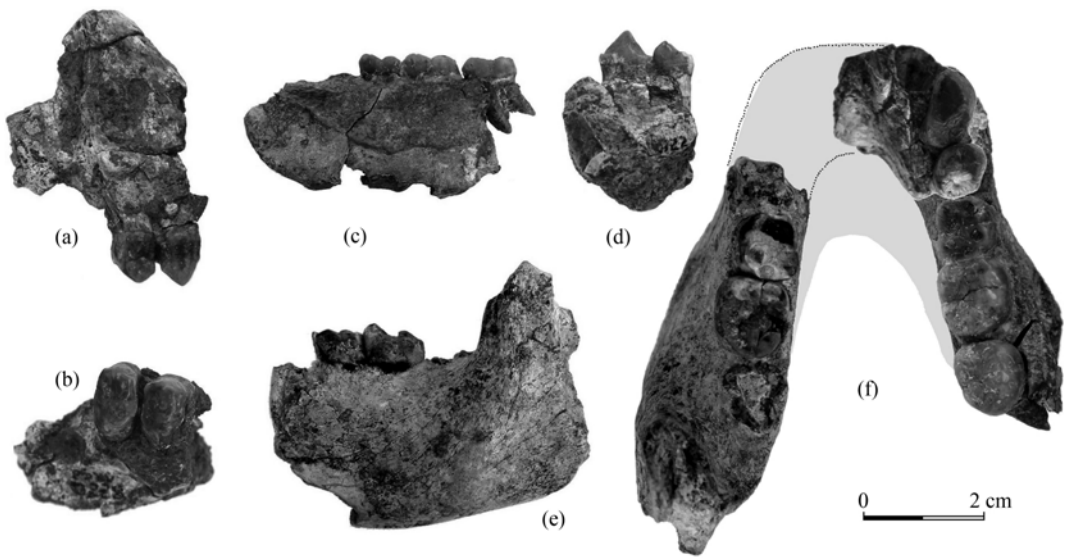


图 2 蝴蝶古猿(*Lufengpithecus hudienensis*)的上、下颌骨残段

右上颌骨残段(PDYV228)颊侧视(a)和嚼面视(b); 右下颌骨残段(PDYV121)舌侧视(c); 右下颌骨残段(PDYV122)舌侧视(d); 左下颌骨残段

(PDYV120)颊侧视(e); 由右下颌骨残段(PDYV122)叠覆于右下颌骨残段(PDYV121)前端并与左下颌骨残段(PDYV120)组合成复原的下颌骨嚼面视(f)

下颌骨的形态以左下颌骨PDYA120(图 2(e))为代表. 从外侧面观下颌支前缘遮住M_3的半个齿冠, 颊肌沟较浅, 宽度不大. 下颌体内侧面, M_1~M_2位置的上横圆枕从齿槽缘开始向下逐渐加厚之后再减弱, 在颌体高 1/3 为最凹陷处, 下横圆枕沿下颌底部边缘发育, 和上横圆枕之间形成浅凹面, 并向后变浅, 至M_3位置已经很弱. 右下颌骨残段PDYA121(图 2(c))代表一小型个体. 颊肌沟很窄, 这和禄丰古猿宽的颊肌沟表现出差别. 从保留的侧门齿颌前部骨面看颌骨前部上段较垂直, 下部内收, 向后倾斜. P_4齿冠缺失. 臼齿以M_1最小, M_2最大, 大小关系为$M_1<M_3<M_2$. M_1明显小于M_2. 臼齿为 5 个尖, 沟纹为Y-五型, M_1颊侧三个尖齿质暴露, M_2原尖刚露出齿质点, 咬合面没有细小的皱纹. 右下颌骨残段PDYA122(图 2(d))保存少许联合部内侧面, 可观察到联合部内侧上半部分的形态. 齿弓前部自中间至P_4为圆弧形, 联合部内侧较窄, 从齿槽缘向下加厚, 形成上横圆枕, 联合部内侧上部向后延伸倾斜, 至P_3远中位置形成颏舌肌窝, 以下部分缺失. P_3为单尖, 明显长大于宽. P_4二尖, 后凹大而后伸, 两尖从齿尖顶沿近中边缘嵴形成近中磨耗面, 颊侧磨耗较深. 后面从齿尖顶至后凹中形成磨面, 亦以颊侧较甚.

新发现的古猿单独牙齿与上述颌骨中的牙齿及郑良等[9]描述过的牙齿完全相同, 在此不再赘述. 这些单独牙齿的测量统计见表 1.

比较与讨论 产于元谋盆地的蝴蝶古猿和产于禄丰石灰坝的禄丰古猿[3,4,14]在牙齿形态特征上确实非常接近, 但它们之间还是有比较明显的差别: 禄丰古猿的前部齿相对于后部齿较小, 在蝴蝶古猿中前部齿相对较大, 门齿区也较禄丰古猿者宽, 禄丰古猿的下颌联合部狭窄. 禄丰古猿的下外侧门齿的唇侧面向远中面的转折明显, 两个面的界线清楚. 在蝴蝶古猿中唇面弧形过渡到舌面, 远中侧面显得非常小. 禄丰古猿和蝴蝶古猿在牙齿上最大的差别是下第三前臼齿P_3. 禄丰古猿的P_3一般为双尖型, 在大多数标本上除下原尖外, 还有 1 个明晰的下后尖; 而蝴蝶古猿的所有P_3均为单尖, 虽然很多标本的舌面主脊基部膨大, 但均没有形成明确的齿尖, 齿冠轮廓为三角形或扇形, 前凹很小, 后凹窄, 保持了中中新世古猿P_3特有的形态. 蝴蝶古猿的臼齿齿尖比禄丰古猿的更圆隆, 更向中聚拢, 使中间凹更窄小, 咬合面的皱纹更少, 稍经磨耗皱纹即消失. 禄丰古猿的齿尖更显尖削, 齿尖更靠近齿冠边缘. 蝴蝶古猿的三个臼齿的大小关系一般是$M^2>M^3>M^1$, $M_2>M_3>M_1$, M^1和M_1是三个臼齿中最小的, 和其他两个臼齿的尺寸相差很多, 但这一特征并不十分稳定, 在以前发现于小河蝴蝶梁子的YV918 号标本上则为$M^2>M^1>M^3$. 这种情况在其他中新世古猿中是很少见到的. 禄丰古猿的第三臼齿大小接近第二臼齿, 缩小的趋势不明显, 总是大于第一臼齿.

开远地点的开远古猿[1,2]在大小和形态特征上比禄丰古猿更接近于元谋盆地的古猿, 特别是在P_3为单尖齿这一点上. 但开远古猿和蝴蝶古猿仍有若干差别. 开远古猿P_3的舌侧面主斜脊的基部不那么膨大, 颊侧前缘齿带发育明显, 这和元谋盆地的蝴蝶古猿不同, 在后者中主斜脊的基部膨大, 颊侧前缘无齿带. 此外, 开远古猿的上侧门齿舌面的纵脊发育弱, 而齿带较发育, 唇侧面横向弯曲度更大; 犬齿舌侧齿带可延伸到颊侧, 在近中和远中缘形成两个结节, 主脊和近中缘脊之间的纵沟较浅; P^3的两尖更膨大, 使中凹呈很小的凹坑状, 后凹却较宽大; M^1不特别缩小, M^2虽然比M^3大, 但差别不那么显著. 在这些特征上开远古猿都和蝴蝶古猿有别.

蝴蝶古猿和产于泰国呵叻地区的晚中新世呵叻古猿[15]相比, 后者的左右颊齿列互相平行, 齿弓呈U型, M_3在臼齿列中显得很大, P_3也较大; 而蝴蝶古猿的左右颊齿列相互斜交, 齿弓呈V型(图 2(f)), M_3在臼齿列中与M_2的大小接近. 因此它们之间的区别非常明显.

西瓦古猿[16]和蝴蝶古猿之间的差别更为明显. 西瓦古猿的上中门齿的宽度很大, 唇舌径小, 舌面几乎都没有发育的舌结节和指状突, 却布满细小的皱纹; 西瓦古猿下臼齿的齿冠都较窄长, 有明显的颊侧齿带. 这些都和蝴蝶古猿的牙齿有明显区别.

2 蝴蝶古猿的分类及系统位置

关于属一级的归属, 曾经有过多种意见. 除了人属可以完全排除之外, 曾把它归入腊玛古猿属(*Ramapithecus*)[5]、创建了一个新属中国古猿属(*Sinopithecus*)[8]、归入西瓦古猿属(*Sivapithecus*)的一个种[17], 归入禄丰古猿属[9]. 和所有其他大约同时代的古猿相比, 特别是和森林古猿(*Dryopithecus*)和西

瓦古猿(*Sivapithecus* = *Ramapithecus*)相比，元谋盆地 的古猿牙齿[18,19]无疑和禄丰古猿最为接近．但在头

表 1 蝴蝶古猿 *Lufengpithecus hudienensis* 单独牙齿的测量统计

齿序	度量/mm	数量	最小值	最大值	平均值	标准差
I^1	远中-近中径	13	7.5	11.8	9.78	1.263
	唇-舌径	13	7.5	10.3	8.91	0.843
	齿冠高	13	8.9	15.4	12.14	1.994
I^2	远中-近中径	8	4.9	6.9	5.66	0.648
	唇-舌径	8	5.3	7.5	6.35	0.865
	齿冠高	8	6.5	10.4	8.66	1.701
C^1	远中-近中径	15	7.2	13.5	9.75	1.955
	唇-舌径	15	7.1	16.3	10.77	3.357
	齿冠高	15	9.2	26	15.17	6.179
P^3	远中-近中径	11	6.7	8.6	7.35	0.561
	颊-舌径	12	8.4	12.1	10.02	0.921
	齿冠高	12	6	11.3	8.49	1.470
P^4	远中-近中径	22	6.1	11.3	7.39	1.077
	颊-舌径	22	9.2	12.5	10.98	1.042
	齿冠高	22	5	8.8	7.49	0.970
M^1	远中-近中径	21	8.6	10.9	9.84	0.660
	颊-舌径	20	8.4	12.8	10.60	1.136
	齿冠高	21	4.2	6.8	5.57	0.734
M^2	远中-近中径	31	9.3	14	11.04	1.222
	颊-舌径	31	10.5	14.4	12.35	1.161
	齿冠高	31	4.8	7.8	6.16	0.855
M^3	远中-近中径	16	8.4	11.5	9.98	1.063
	颊-舌径	16	9.5	13.4	11.34	1.347
	齿冠高	16	4	6.8	5.49	0.825
I_1	远中-近中径	11	4.8	6.4	5.55	0.585
	唇-舌径	11	4	8.4	6.97	1.159
	齿冠高	10	9	14	11.39	1.716
I_2	远中-近中径	5	5	6	5.46	0.397
	唇-舌径	5	6.1	8.6	7.10	1.077
	齿冠高	5	6.1	8.6	7.10	1.077
C_1	远中-近中径	12	7.6	13	9.93	1.974
	唇-舌径	12	5.2	12.3	7.32	2.192
	齿冠高	11	8.9	34	15.55	7.237
P_3	远中-近中径	10	7.9	12.8	11.18	1.458
	颊-舌径	10	5.6	13.8	8.08	2.289
	齿冠高	10	6	13.4	10.40	2.001
P_4	远中-近中径	18	7	10.1	8.31	1.113
	颊-舌径	18	6.8	10	8.59	1.087
	齿冠高	16	5.6	8.7	7.13	0.943
M_1	远中-近中径	23	9	11.8	10.40	0.797
	颊-舌径	23	7.3	10.6	9.21	0.728
	齿冠高	23	4	7.9	5.77	0.798
M_2	远中-近中径	26	10.4	14.6	11.83	0.957
	颊-舌径	26	9.2	13	10.89	0.934
	齿冠高	26	4.8	8.5	6.33	0.785
M_3	远中-近中径	20	10.6	14	12.30	1.047
	颊-舌径	20	9.4	12.4	10.95	0.933
	齿冠高	20	5	7.3	6.27	0.671

骨和下颌上，这方面的证据还不够充足．禄丰古猿和所有大约同时代的古猿都有很明显的差别，其属的独立性是不容怀疑的．禄丰的成年头骨和元谋盆地的幼年头骨都具有较宽的眶间隔，近方形的眼眶，较宽的面部和颧突基部较靠前等共同特征．但元谋盆地的幼年头骨没有禄丰古猿成年头骨上所特有的眉间和眶间深凹．这是否为同一个种内在个体发育不同阶段的表现，目前尚不得而知．总之，根据目前的资料判断，把元谋盆地的古猿归入禄丰古猿属更为合理．

在种一级的分类上，目前只有两种意见．一种意见认为元谋盆地的古猿和开远所发现的古猿为同种，或同一亚种[11]．另一种意见则认为元谋盆地的古猿应为不同于任何已知种的一个单独的种[9]．如上面所述，开远古猿和元谋盆地所发现的化石有相当明显的区别．因此，本文作者认为它们应该分属不同的种，是元谋盆地所特有的一个种．根据国际动物命名法规关于时间优先权的解释，在所有命名中[5~11]，种名*hudienensis*为惟一有效种名，正型标本为带P^3~M^3的左上颌，现存云南省考古研究所(YV916)．

因此根据目前的研究我们认为禄丰古猿属包括 3 个种：开远禄丰古猿、蝴蝶禄丰古猿及禄丰禄丰古猿．由于开远禄丰古猿的时代最早，蝴蝶禄丰古猿次之，禄丰禄丰古猿的时代最晚，因此这 3 个种在系统演化上的关系应为祖裔关系．

在确定了蝴蝶古猿是禄丰古猿属的成员后，我们再对禄丰古猿属的系统位置进行讨论．在对蝴蝶古猿和禄丰古猿以及现代大猿下臼齿三维立体特征进行的观察和对比结果[19]表明它与现生大猿最为接近．禄丰古猿在头骨上和西瓦古猿及猩猩的诸多的相似性状中[14]，共近裔性状有下面部三角形(八字形犬齿)、犬齿窝和颊齿咬合面皱纹特别发育．禄丰古猿和人亚科的相似性状也主要为近祖性状．但泪囊窝和眶下孔、具一对门齿孔，以及釉柱为 3B型和下门齿的生长期较长(平均 3.9 年)[20]等是否为禄丰古猿和人亚科成员之间的共近裔性状还需要进一步证实．另一方面，禄丰古猿具有若干鲜明的自近裔性状，例如眉间和眶间区深凹，两性差异特别显著等．

基于上述的分析，如果把禄丰古猿属放在猩猩亚科，则势必把禄丰古猿和人亚科的共近裔性状(额窦、泪囊窝、眶下孔、釉柱 3B 型、门齿生长期长等)解释为与人亚科成员平行或趋同演化的结果．相反，如果把禄丰古猿放在人亚科，那么禄丰古猿和猩猩亚科的共近裔性状(下面部三角形、犬齿窝、颊齿皱纹发育等)解释为平行或趋同演化．考虑到禄丰古猿既没有猩猩这一支系的最主要的近裔性状(窄的眉间和眶间距离，长圆形眼眶等)，也没有人亚科的最主要的近裔性状(发育的眶上脊，退缩的两性差异等)，加上禄丰古猿本身所具有的鲜明的自近裔性状(凹陷的眉间和眶间区，厚的上中门齿和特别显著的两性差异等)，把禄丰古猿属放在人科基干部分作为一个特化的分支，可能是目前最为合理而简约的一种方案．

3 蝴蝶古猿的生存年代与环境

3.1 与蝴蝶古猿伴生的哺乳动物及蝴蝶古猿的生存年代

攀登项目启动后不仅在元谋盆地发现了很多古猿化石的新材料，而且还发现了大量的与古猿伴生的哺乳动物化石新材料．经对新材料及原来发现的材料[21]所做的深入系统的研究统计，元谋盆地与蝴蝶古猿伴生的哺乳动物化石共有 106 种，如表 2 所示．

与蝴蝶古猿伴生的动物群明显比与开远古猿伴生的动物群[22,23]进步，这在长鼻类的形态和组成上表现得最突出．如元谋盆地的四棱齿象第三臼齿棱数为 6~7 个，开远的四棱齿象只有 5 个半；开远古猿动物群中没有真象亚目的成员而蝴蝶古猿动物群中则有．说明与开远古猿伴生的动物群比与蝴蝶古猿伴生的动物群原始，因而前者的生存时代早于后者．与蝴蝶古猿伴生的小哺乳动物群[24]明显比禄丰石灰坝[25~27]的小哺乳动物原始，对大哺乳动物所做的比较也有同样的结论，说明蝴蝶古猿的生存时代早于禄丰古猿．对小河和雷老含古猿地层剖面所做的高分辨率古地磁采样及测年说明蝴蝶古猿的生存年代在 8.2~7.2 Ma之间[28]，明显早于以往 3.4~6.0 Ma的古地磁测年结果[13]．另一个课题组对竹棚剖面所做的高分辨率古地磁测年结果也证实含蝴蝶古猿层位的年龄早于 7 Ma[29]．出现这种差距的原因是以往的古地磁采样间距较大(50~200 cm)，而我们采用了高分辨率采样(间距始终保持 10 cm)，所以遗漏极性事件的可能就大大地降低，同时使用了精度更高的超导仪器2G测量剩磁，使测量的精度大大提高．而对禄丰石灰坝A剖面和D剖面所做的高分辨率古地磁采样与测年表明禄丰古猿的生存年代在 6.9~5.8 Ma 之间(图 3，未发表数据)，同样证实蝴蝶古猿的生存

表 2 与蝴蝶古猿伴生的哺乳动物化石

攀鼩目 Scandentia
树鼩科 Tupaiidae
云南原裸尾树鼩 *Prodendrogale yunnanica*
树鼩(属、种未定)Ptilocercinae gen. et sp. indet.
食虫目 Insectivora
毛蝟科 Erinaceidae
小毛蝟(亲近种)*Hylomys* aff. *suillus*
鼹鼠科 Talpidae
凿齿云鼹 *Yunoscaptor scalprum*
鼩鼱科 Soricidae
王氏异鼩 *Heterosorex wangi*
长齿微尾鼩 *Anourosorex oblongus*
鼩鼱(种未定 1)*Sorex* sp. 1
鼩鼱(种未定 2)*Sorex* sp. 2
鼩鼱亚科(属、种未定)Soricinae gen. et sp. indet.
食虫类(科、属、种未定)Insectivora fam. gen. et sp. indet.
翼手目 Chiroptera
科未定 Incertae familiae
翼手类(科、属、种未定)Chiroptera fam. gen. et sp. indet.
蝙蝠科 Vespertilionidae
蝙蝠科(属、种未定)Vespertilionidae gen. et sp. indet.
蹄蝠科 Hipposideridae
蹄蝠科(属、种未定)Hipposideridae gen. et sp. indet.
啮齿目 Rodentia
松鼠科 Sciuridae
王氏岩松鼠 *Sciurotamias wangi*
雷老岩松鼠 *Sciurotamias leilaoensis*
岩松鼠(种未定)*Sciurotamias* sp.
祖花松鼠 *Tamiopus atavus*
丽松鼠(种未定)*Callosciurus* sp.
原始长吻松鼠 *Dremomys primitivus*
长吻松鼠(种未定)*Dremomys* sp.
元谋巨松鼠 *Ratufa yuanmouensis*
普通松鼠(属、种未定)Sciurinae gen. et sp. indet.
亚洲中新鼯鼠 *Miopetaurista asiatica*
滇林飞齿鼠 *Hylopetodon dianense*
优美上新鼯鼠 *Pliopetaurista speciosa*
上新鼯鼠(种未定)*Pliopetaurista* sp.
姜氏云鼯鼠 *Yunopterus jiangi*
河狸科 Castoridae
单沟河狸(种未定)"*Monosaulax*" sp.
刺山鼠科 Platacanthomyidae
滇刺山鼠 *Platacanthomys dianensis*
原始猪尾鼠 *Typhlomys primitivus*
三趾马层猪尾鼠 *Typhlomys hipparianum*
始鼠科 Eomyidae
小齿鼠(种未定)*Leptodontomys* sp.
始鼠科(属、种未定)Eomyidae gen. et sp. indet.
竹鼠科 Rhizomyidae
步氏矮冠竹鼠 *Branchyrhizomys blacki*
四根矮冠竹鼠 *Branchyrhizomys tetracharax*
矮冠竹鼠(新种)*Branchyrhizomys* sp. nov.
速掘鼠亚科(属、种未定)Tachyoryctinae gen. et sp. indet.
竹鼠科(属、种未定)Rhizomyidae gen. et sp. indet.
仓鼠科 Cricetidae
韩氏柯氏仓鼠 *Kowalskia hanae*
仓鼠科(属、种未定)Cricetidae gen. et sp. indet.
鼠科 Muridae
云南林鼠 *Linomys yunnanensis*
铸鼎雷老鼠 *Leilaomys zhudingi*
鼠科(属、种未定)Muridae gen. et sp. indet.
豪猪科 Hystricidae
扫尾豪猪(种未定)*Atherurus* sp.
豪猪(种未定)*Hystrix* sp.
非洲跳兔科 Pedetidae
非洲跳兔科(属、种未定)Pedetidae gen. et sp. indet.
兔形目 Lagomorpha
兔科 Leporidae
兔科(属、种未定)Leporidae gen. et sp. indet.
灵长目 Primates
西瓦兔猴科 Sivaladapidae
进步印度懒猴 *Indraloris progressus*
小中国兔猴 *Sinoadapis parvus*
科未定 Incertae familiae
小元谋猿 *Yuanmoupithecus xiaoyuan*
食肉目 Carnivora
犬熊科 Amphicyonidae
古印度犬熊 *Amphicyon palaeoindicus*
钦吉毗瑟犬(相似种)*Vishnucyon* cf. *chinjiensis*
熊科 Ursidae
祖熊(种未定)*Ursavus* sp.
杨氏印度熊 *Indarctos yangi*
似杨氏印度熊 *Indarctos* cf. *yangi*
科未定 Incertae Familiae
巴伐里亚假熊(亚种)*Pseudarctos bavaricus bavaricus*
大熊猫科 Ailuropoidae
元谋始熊猫 *Ailurarctos yuanmouensis*
鼬科 Mustelidae
维氏始蜜獾 *Eomellivora wimani*
元谋平齿獾 *Trochotherium yuanmouensis*
蜜齿獾亚科(属、种未定)Melinae gen. et sp. indet.
肿颌西瓦水獭 *Sivaonyx bathygnathus*
水獭(种未定)*Lutra* sp.
鼬科(属、种未定 1)Mustelidae gen. et sp. indet. 1
鼬科(属、种未定 2)Mustelidae gen. et sp. indet. 2
灵猫科 Viverridae
盐岭毗瑟狸(相似种)*Vishnuictis* cf. *salmontanus*
灵猫科(属、种未定 1)Viverridae gen. et sp. indet. 1
灵猫科(属、种未定 2)Viverridae gen. et sp. indet. 2
鬣狗科 Hyaenidae
灵猫型鼬鬣狗 *Ictitherium viverrinum*
似鬣狗型鼬鬣狗 *Ictitherium hyaenoides*
翁氏滨鬣狗 *Thalassictis wongi*
卓美傍鬣狗 *Adcrocuta eximia*
鬣狗科(属、种未定 1)Hyaenidae gen. et sp. indet. 1
鬣狗科(属、种未定 2)Hyaenidae gen. et sp. indet. 2

续表 2

猫科 Felidae	犀科(属、种未定)Rhinoceratidae gen. et sp. indet.
舒氏剑齿虎(相似种)*Machairodus* cf. *maximiliani*	爪兽科 Chalicotheriidae
剑齿虎(种未定)*Machairodus* sp.	元谋巨爪兽 *Macrotherium yuanmouensis*
小后猫 *Metailurus parvulus*	貘科 Tapiridae
猫属(种未定 1)*Felis* sp. 1	貘(种未定)*Tapirus* sp.
猫属(种未定 2)*Felis* sp. 2	偶蹄目 Artiodactyla
猫属(种未定 3)*Felis* sp. 3	猪科 Suidae
猫属(种未定 4)*Felis* sp. 4	云南西猯(种未定)*Yunnanochoerus* sp.
猫科(属、种未定)Felidae gen. et sp. indet.	弓颌猪(种未定)*Chleuastochoerus* sp.
食肉目(科、属、种未定)Carnivora fam. gen. et sp. indet.	似猪兽河猪 *Hippopotamodon hyotherioides*
长鼻目 Proboscidea	元谋臼齿猪 *Molarochoerus yuanmouensis*
嵌齿象科 Gomphotheridae	鼷鹿科 Tragulidae
小河四棱齿象 *Tetralophodon xiaohensis*	进步丘齿鼷鹿(相似种)*Dorcabune* cf. *progressus*
短颌乳齿象科 Mummutidae	羚鼷鹿(种未定)*Dorcatherium* sp.
竹棚短颌象 *Mammut zhupengensis*	云南鼷鹿(种未定)*Yunnanotherium* sp.
真象科 Elephantidae	麝科 Moschidae
原始剑棱齿象 *Stegotetrabelodon primitium*	麝(种未定)*Moschus* sp.
脊棱齿象(种未定)*Stegolophodon* sp.	鹿科 Cervidae
奇蹄目 Perissodactyla	粗壮真角鹿 *Euprox robustus*
马科 Equidae	短枝副鹿 *Paracervulus brevis*
贾氏考摩三趾马(相似种)*Cormohipparion* cf. *chiai*	缓枝副鹿(相似种)*Paracervulus* cf. *attenuatus*
犀科 Rhinoceratidae	矮鹿 *Muntiacus nanus*
中间亚大唇犀 *Subchilotherium intermedium*	雷老鹿 *Muntiacus leilaoensis*
维氏犀(相似种)*Rhinoceros* cf. *vidali*	鹿亚科(属、种未定)Muntiacinae gen. et sp. indet.

年代早于禄丰古猿. 因此, 攀登项目的研究结果表明, 不论是根据生物地层年代还是根据古地磁地层年代的证据, 蝴蝶古猿的生存年代都晚于开远古猿而早于禄丰古猿, 其绝对年龄约在 8.2~7.2 Ma 之间, 即晚中新世.

3.2 哺乳动物群所反映的生存环境

从表 2 可看出, 小河雷老两地与蝴蝶古猿共生的哺乳动物群由 106 个种类组成, 如果将古猿本身也算在其内可达 107 种. 这个动物群所含的种数比现今亚热带常绿林(45~52 种), 热带亚洲常绿落叶林(44~60 种)、高山森林(42~60 种), 热带非洲草地(40 种)、半干旱灌木带(54~73 种)、落叶林地(51~75 种)、落叶森林(62~63 种)、半落叶森林(59~67 种)、常绿林(72~76 种)、高山林(62~67 种)动物群的种数都高. 据Andrew 研究[30], 动物群的种数在很大程度上反映了自然景观的非单一性. 从动物群的结构看, 107 个种类中灵长类 4 种占动物总数的 3.8 %, 啮齿类 33 种占动物总数 31.1%, 食虫类 8 种占动物总数 7.5%, 食肉类 32 种占动物总数 30.1%, 长鼻类 4 种占动物总数 3.8%, 奇蹄类 6 种占动物总数 5.7%, 偶蹄类 14 种占动物总数 13.2%, 其他种类 6 种占动物总数的 5.7%. 以上分析表明这个动物群是以食肉类、啮齿类和偶蹄类占优势, 这种动物群落结构与土耳其中中新世的Pasalar 动物群的结构有某些相似, 如据Andrews 1990 年发表的初步名单[30], 这个动物群包含 58 种哺乳动物, 其中啮齿类有 13 种, 占动物总数 22.4%, 食虫类 4 种, 占动物总数的 6.8%, 灵长类 2 种, 占动物总数 3.4%, 偶蹄类 12 种, 占动物总数 20.3%, 食肉类 16 种, 占动物总数 28.5%, 其他种类 11 种, 占动物总数 18.9%, 也是以食肉类、啮齿类和偶蹄类占优势.

这种结构还可在现今许多不同生境的哺乳动物群(如亚热带半落叶森林、热带落叶森林和热带半常绿森林的哺乳动物群)中见到, 它提供了元谋古猿生存环境的一些信息.

统计分析发现, 在元谋小哺乳动物群中有 50% 属于严格选择森林环境的类型, 18.4%属于选择森林及相对湿润的林缘生境的物种, 而选择灌丛及开阔草地的物种所占的比例很低仅为 5.3%. 元谋小哺乳动物群所反映的生态环境和禄丰古猿的生态环境十分相似, 两个动物群中不同栖息地选择类型的组成比例并没有统计学上的显著差异($X^2 = 0.4037$, $P = 0.9952$), 都以森林景观为主体, 存在林缘灌丛和草地环境, 并有水体发育[24].

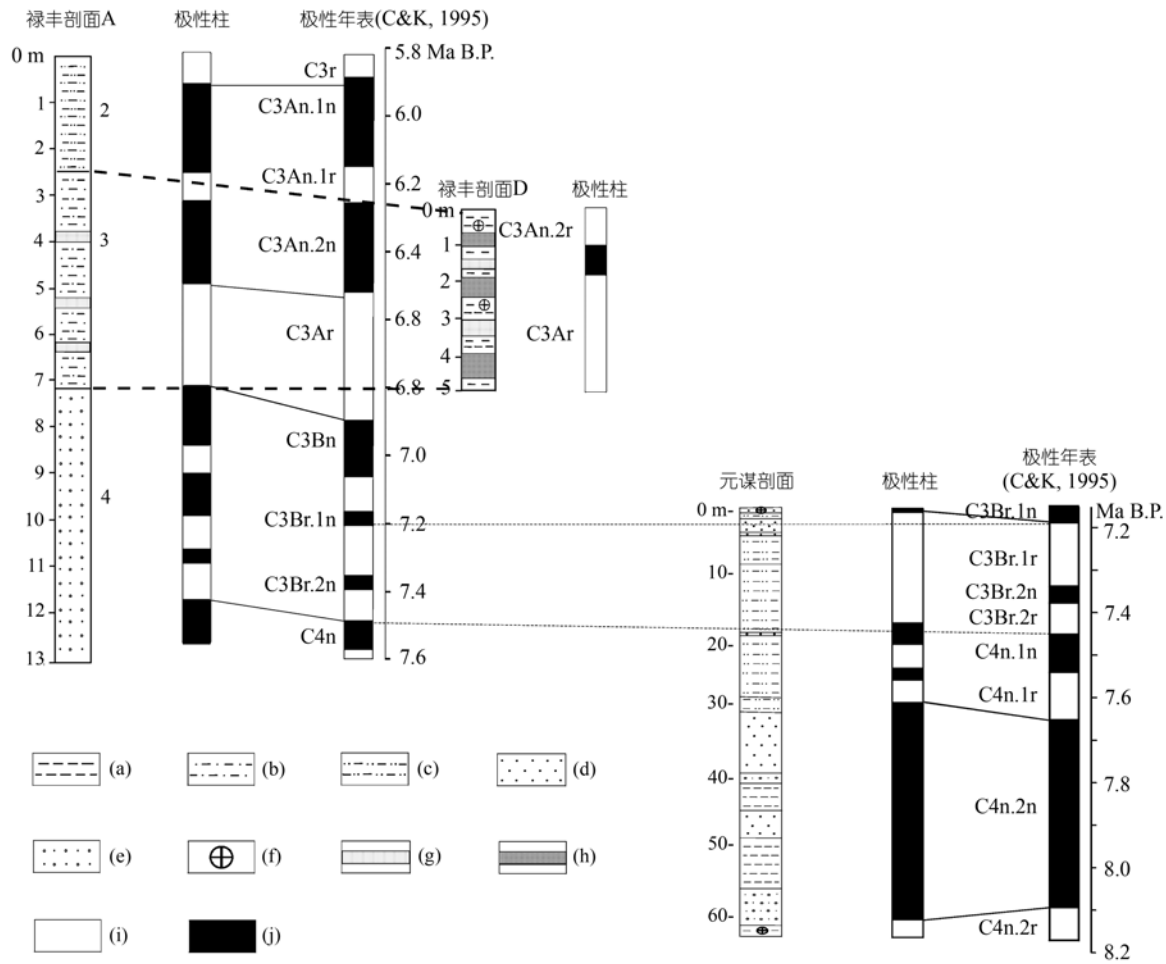


图 3 禄丰古猿地点A, D剖面(未刊资料)与元谋小河剖面磁性地层对比[28]

(a) 黏土; (b) 砂质黏土; (c) 黏土质砂; (d) 砂; (e) 含砾砂; (f) 化石层; (g) 碳质黏土; (h) 褐煤; (i) 负极性; (j) 正极性

通过上面蝴蝶古猿产地哺乳动物群组成的分析, 可看出在哺乳动物中 10 个目都延续至今. 其中攀鼩目是现生东洋界特有的目, 而长鼻目和灵长目(除懒猴外)在亚洲几乎全部生活在东洋界. 其他 7 目中除始鼠科、西瓦兔猴科、嵌齿象科、短颌乳齿象科、犬熊科、爪兽科完全绝灭外, 都可在现生的动物群中找到. 现生鼹科、鼩鼱科、蝙蝠科、松鼠科、鼠科、兔科、熊科、鼬科、马科、猪科、麝科和鹿科广布我国南北, 而毛猬亚科、蹄蝠科、猪尾鼠科、灵猫科、鬣狗科、真象科、犀科和鼷鹿科都为旧大陆热带、亚热带特有的科或主要分布科, 大熊猫科的分布纬度相对较高、但也未超过亚热带的亚高山针叶林和针阔混交林带, 麝科虽广布我国南北、但由于地理替代和生态替代在喜马拉雅山东部和横断山西南颇为集中, 河狸科则为现代全北区特有的喜水啮齿类, 现生仓鼠科主要分布在古北界. 动物群中所有的现生科, 除河狸科、仓鼠科、大熊猫科、鬣狗科、犀科和貘科外都出现在云南地区, 而后 3 个科目前分布在比云南更南的地区. 因此与蝴蝶古猿共生的哺乳动物群与现代东洋界的动物组合虽不完全吻合, 但具有浓厚的东洋界色彩. 大型的树鼩类、众多的热带松鼠类和鼯鼠类、丰富的猪尾鼠类、灵长类、灵猫类、象类和鼷鹿类化石在蝴蝶古猿地点同时出现, 似乎表明元谋地区当时的气候要比现代湿热, 其生态环境可能与今日东南亚一带的情况接近. 在此特别要提一下的是, 发现于蝴蝶古猿地点的鹿科成员的牙齿都属低冠型, 连禄丰古猿产地最常见的、半高冠的楔羚[31]都未曾发现, 说明它们的食物相对柔软, 似为浆液较多的双子叶植物的嫩叶. 这类植物显然只能在温暖湿润的气候环境中才可能繁盛, 因此可以推测元谋盆

地在蝴蝶古猿生存的时代是处于温暖湿润的气候环境中.

鹿科成员的角都有发育的角环[32], 说明它所处的环境气候有明显的季节变化, 角冠的季节性替换使得角环发育增大. 根据对现生鹿类的研究, 鹿角脱换主要受日光照射季节性变化的影响[33,34]. 元谋盆地位于北纬 25°~26°之间, 非常靠近北回归线, 年日照差比纬度较高的华北和西北地区小得多, 当时太阳对元谋盆地照射量的年差异并不大. 所以蝴蝶古猿动物群所处时代的季节变化应该还有别的原因. 由于天空中浮云对阳光的遮盖会减少地面的光照量, 而浮云在空中分布的季节性变化显然受季节性大气环流的影响. 因此, 我们推测元谋盆地在晚中新世时气候环境有较强季节性变化的主要原因是受途经西南地区的季风的影响, 其次才是由纬度产生的年日照差.

我们根据上述的分析推测蝴蝶古猿生活的环境总体属于山地森林景观, 有茂密的森林和过渡型灌丛, 同时存在着宽阔而较平坦的谷地与河流.

致谢 “九五”攀登项目云南队的全体同仁在元谋盆地一同进行野外标本的采集和室内标本鉴定工作. 攀登项目首席科学家邱占祥教授对蝴蝶古猿系统位置的确定做了专门的指导. 在此一并表示衷心感谢. 本文工作受国家“九五”攀登专项基金(95-专-01)资助.

参 考 文 献

1 吴汝康. 云南开远发现的森林古猿牙齿化石. 古脊椎动物学报, 1957, 1(1): 25—32
2 吴汝康. 云南开远森林古猿的新材料. 古脊椎动物学报, 1958, 2(1): 38—43
3 徐庆华, 陆庆五, 潘悦容, 等. 禄丰腊玛古猿的下颌骨化石. 科学通报, 1978, 23(9): 554—556
4 陆庆五, 徐庆华, 郑良. 云南西瓦古猿头骨的初步研究. 古脊椎动物与古人类, 1981, 19(2): 101—106
5 张兴永, 林一朴, 姜础, 等. 云南元谋腊玛古猿属一新种. 思想战线, 1987, (3): 54—56
6 江能人, 孙荣, 梁其中. 元谋早期猿人(牙化石)的发现及其意义. 云南地质, 1987, 6(2): 157—162
7 张兴永, 林一朴, 姜础, 等. 云南元谋发现人属一新种. 思想战线, 1987, (3): 57—60
8 张兴永, 郑良, 高峰. 中国古猿新属的建立及其人类学意义. 思想战线, 1990, (2): 53—58
9 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—60
10 周国兴. 元谋盆地人类化石与文化遗存的研究. 见: 文集编委会. “元谋人”发现三十周年纪念暨古人类国际学术研讨会文集. 昆明: 云南科技出版社, 1998. 18—32
11 Harrison T, Ji X, Su D. On the systematic status of the Late Neogene hominoids from Yunnan Province, China. J Hum Evol, 2002, 43: 207—227
12 宗冠福. 1995. 元谋盆地的新第三纪地层兼论“甘棠组”. 地层学杂志, 19(3): 237—240
13 钱方. 年代测定. 见: 和志强主编. 元谋古猿. 昆明: 云南科技出版社, 1997. 161—178
14 吴汝康. 禄丰大猿化石分类的修订. 人类学学报, 1987, 6(4): 265—271
15 Chaimanee Y, Suteethorn V, Jintasakul P, et al. A new orang-utan relative from the Late Miocene of Thailand. Nature, 2004, 427, 439—441[DOI]
16 Kelley J. The hominoid radiation in Asia. In: Hartwig W C ed. The Primate Fossil Record. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. 369—384
17 姜础, 肖林, 李建明. 云南元谋雷老发现的古猿牙齿化石. 人类学学报, 1993, 12(2): 97—102
18 刘武, 郑良, 姜础. 元谋古猿牙齿测量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
19 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
20 赵凌霞, 郑良, 高峰, 等. 元谋古猿牙齿釉质微观结构研究. 中国科学, D 辑, 2002, 32(11): 921—927
21 宗冠福. 元谋古猿动物群的初步对比及有关问题的讨论. 见: 和志强主编. 元谋古猿. 昆明: 科技出版社, 1997. 122—131
22 董为. 云南开远小龙潭动物群的性质及时代的进一步探讨. 古脊椎动物学报, 1987, 25(2):116—123
23 董为. 云南开远小龙潭盆地上新生界地层及古环境. 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. 91—100
24 Ni X J, Qiu Z D. The micromammalian fauna from the Leilao, Yuanmou hominoid locality: Implication for Biochronology and Paleoecology. J Hum Evol, 2002, 42: 535—546[DOI]
25 祁国琴. 禄丰古猿化石地点地层概述. 人类学学报, 1985, 4(1): 55—69
26 Flynn L J, Qi G. Age of the Lufeng, China, hominoid locality. Nature, 1982, 298: 746—747[DOI]
27 Badgley C, Qi G, Chen W, Han D. Paleoecology of a Miocene, tropical, upland fauna: Lufeng, China. Nat Geogr Res, 1988, 4: 178—196
28 岳乐平, 张云翔, 祁国琴, 等. 云南元谋盆地含古猿化石层古地磁年龄及古生物学意义. 中国科学, D 辑, 2003, 33(11): 1069—1075
29 Zhu R X, Liu Qingsong, Yao Haitao, et al. Magnetostratigraphic dating of hominoid-bearing sediments at Zhupeng, Yuanmou Basin, southwestern China. EPSL, 2005, 236: 559—568[DOI]
30 Andrews P. Paleoecology of Miocene fauna from Pasala, Turkey. J Hum Evol, 1990, 19: 569—582[DOI]
31 韩德芬. 禄丰古猿化石地点偶蹄目化石初步研究. 人类学学报, 1985, 4(1): 44—54
32 董为, 刘建辉, 潘悦容. 云南元谋晚中新世真角鹿化石一新种及其古环境探讨. 科学通报, 2003, 48(3): 271—276
33 Bubenik A. Epigenetical, morphological, physiological, and behavioral aspects of evolution of horns, prohorns and antlers. In: Bubenik G A, Bubenik A B, eds. Horns, Prohorns and Antlers. New York: Springer-Verlag, 1990. 1—113
34 Bubenik A. Evolution of cranial protuberances of Cervoids from velericorn stage into annually deciduous antlers. In: Ohtaishi N, Sheng H L, eds. Deer of China. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B V, 1993. 44—55

(2005-06-30 收稿, 2005-12-20 接受)