

## 综述

## 人类起源研究的新进展和新问题

吴汝康

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

Q98

人类起源的研究近年来有了很大的进展, 与人类起源有关的猿类化石和各种人类化石有了很多新的发现, 分布的范围扩大了, 研究的方法从宏观到微观, 从形态到生态, 更为多样化, 研究工作更加深入; 原先存在的不少问题, 有些得到了解决, 有些有了更多和更深入的了解, 但是另一方面, 在整个人类发展的过程中, 也提出了不少新的问题, 现在还不清楚或是无法解答。人类起源中的一些重要的、根本性的问题, 如什么古猿, 在什么时候和在什么地方最早踏上人类的征途? 世界各地的现代人是在近一、二十万年内由一个地区起源而后分布到世界各地的? 还是在很早的时期(100多万年以前)就已开始在亚、非、欧各洲独立发展起来的? 现在还没有定论, 人类学界还没有一致的认识。本文拟根据时间的早晚, 将人类发展各个时期或阶段的研究情况, 列为一、人猿共同祖先的研究, 二、前人(以南方古猿类化石为代表)的研究, 三、能人的研究, 四、直立人的研究, 五、智人的研究, 分别介绍于下。

## 一、人猿共同祖先的研究

人类起源问题是当今世界上尚未解决的十大科学问题之一, 一般都承认人类是从猿进化来的。现生的猿类共有四类, 大型的猿有三类, 即非洲的黑猩猩和大猩猩, 亚洲的猩猩; 小型的猿只有一种, 即亚洲的长臂猿。现生大猿是人类的近亲, 好比是人类的堂兄弟, 现生小猿和人类的关系就更远一些。现生猿类不是人类的祖先, 人类不是从现生猿类进化来的, 而是从远古的猿类进化来的。

人类和现生大猿有着共同的祖先, 根据现有的化石证据, 人和大猿的共同祖先有着漫长的历史, 长臂猿的进化系统从人猿共同祖先的系统分化出来的时间, 大约在距今2,000万年前, 人的进化系统从人猿共同的进化系统分化出来的时间距今不到1,000万年, 所以从大猿最早的祖先到人猿最后的共同祖先, 经历了上千万年的历程, 早期的共同祖先还是猿类, 从最后的共同祖先分化出最早的人和现生大猿的祖先。

这里, 我把被认为是人猿共同祖先的各种古猿的研究现状, 作一概括的叙述。

## 1. 森林古猿

森林古猿 (*Dryopithecus*) 化石最早是 1856 年在法国南部上加龙的圣高登 (St. Gaudens) 附近的中新统地层中发现的, 以后在其他地方又陆续发现了一系列这类化石, 其年代为 12—10 百万年前。

有人主张把森林古猿属分为两个种 (Simons and Pilbeam, 1965; Szalay and Delson, 1979; Andrews and Martin, 1987), 有人主张分为三个种 (Kelley and Pilbeam, 1986), 更有人主张分为四个种 (Begun, 1987)。

分为两个种的观点是: 一个种是从圣高登发现的正型的 *D. fontani*, 体型最大, 这个种包括 Rudabánya, 大多数德国的地点, Seu d'Urgell, Can Llobateres, Can Ponsic 以及其他 Vallés Penedés 的地点; 另一个种形体较小, 叫 *D. branchoi* 或 *D. laietanus*, 正型标本的名称来自 *branchoi*-Salmendingen 或 *laietanus*-La Tarumba, 从奥地利、德国和西班牙发现的较小的标本也常归属此种, 尺寸的大小是区别两个种的主要标志。1986 年 Kelley and Pilbeam 建议不用 *D. branchoi* 的种名, 其正型标本是一个单个的  $M_3$ , 归入森林古猿不定种。其他人根据尺寸 (Szalay and Delson, 1979) 或形态 (Begun, 1987) 主张把 *D. laietanus* 归入有分类优先权的 *D. branchoi*。

第三个种是 *Dryopithecus keiyuanensis*, 是吴汝康于 1957 年提出的, 1986 年 Kelley and Pilbeam 也提到此种, 是根据云南开远小龙潭煤矿发现的两批十个单独的牙齿确定的, 它们似具有与森林古猿相似的形态。以后吴汝康将其归属禄丰古猿。1979 年 Szalay and Delson 将其归属于西瓦古猿或禄丰古猿。

四个种的主张是认为匈牙利 Rudabánya 标本与 St. Gaudens 标本在形态上不同, 虽然在尺寸上差别不明显, 应为森林古猿的一个新种。

所有的森林古猿都有许多共同点, 特别是齿列, 从而使上述的分为不同的种成为问题, 但是大多数很好保存的森林古猿标本可以互相区别, 甚至臼齿咬合面的形态在各个种都不相同, 它们有着地区和时期上的差别, 不大可能是一个或两个种内的变异。

此外, 还有一些分类上不明确的种类。

亚洲发现的其他森林古猿化石, 大多是破碎的材料。1927 年 Pilgrim 描述了来自印度 Haritalyangar 的一颗磨耗的、近中面损坏的单个下臼齿, 叫作 *Hylopithecus lysudricus*。Xue & Delson (1989) 根据中国甘肃省武都县发现的一块带有牙齿的部分下颌体, 定为一个新种叫 *Dryopithecus wuduensis*。还有其他一些零星的化石。其共同特点是都有薄的臼齿釉质, 齿扣微显或无, 下颌体深、厚度中等, 带有显著的上和下联合部圆枕。E. Delson (1992) 提出把亚洲的标本都归入森林古猿一属是否合适的问题, 他认为最后可能把它们都归入与欧洲的森林古猿不同的一属, 其名称或可用 *Hylopithecus*。

传统的观点认为森林古猿与原康修尔猿 (*Proconsul*) 有关, 现今 *Proconsul* 仍常被指为是森林古猿类 (*Dryopithecine*), 然而一再有人 (如 Kelley and Pilbeam, 1986; Andrews and Martin, 1987; Begun, 1987) 指出森林古猿与中新世的人猿超科成员, 如与肯尼亚古猿 (*Kenyanthropus*) 具有一些共同的性状, 而与原康修尔猿则无。另一方面, 森林古猿与大猩猩而不是猩猩、黑猩猩或南方古猿有一些共同的、可能是原始的性状。因此, 森林古猿最好是作为一种原始的人猿超科成员, 但其在此分支 (clade) 中的地位, 仍不明确。

## 2. 西瓦古猿

西瓦古猿 (*Sivapithecus*) 的属名是 1910 年提出的, 用来描述在现在的巴基斯坦发现的牙齿和下颌骨化石。现今此属包括的材料, 有由巴基斯坦、印度和尼泊尔等南亚的 Siwalik 统发现的以及由土耳其的 Sinap 组发现的材料, 包括以前叫做腊玛古猿的标本。其年代估计为从巴基斯坦 Potwar Plateau 的大约 12.5 百万年前到印度 Haritalyangar 的大约、甚至不到 7 百万年前。以前曾叫做西瓦古猿或类似西瓦古猿的有些标本, 现在已经除外, 例如 *Lufengpithecus*, *Ouranopithecus*, Paşalar 的标本, 中欧发现的一些破碎化石, 非洲的 *Kenyapithecus* 和 *Afropithecus*。

在西瓦立克, 年代最晚的标本是 *Sivapithecus sivalensis*, 是中新世这类标本保存得相对较好的, 其年代大约为 10 百万年前到 7 百万年前之间或更晚一些。较早和保存得较差的标本, 其年代大约为 12.5 百万年前到 10 百万年前, 归属 *S. indicus*, 虽然两者相似的程度足以代表祖先—后裔的顺序, 只有一些小的差别, 可能是长期存在的同一个种。另一个南亚的系统是以西瓦立克唯一的 Potwar 地点 Y 311 (大约 9 百万年) 为代表的 *S. parvada*。在土耳其 Sinap Tepe 的 Sinap 组发现的 Yassiören 的标本, 也归入西瓦古猿属, 定名为 *S. meteai*。

西瓦古猿的标本有许多下颌骨和牙齿, 几件腭骨, 以及一些面骨, 使我们对它的面—颌—齿的变异有适当的概念。它的腭骨、门齿骨和上面部的一些性状与猩猩相似, 而与其他人猿超科成员不同, 这些性状被一般解释为共祖裔性 (synapomorphies), 但它的硕大下颌骨却没有似猩猩的性状, 它的其他的许多性状与其他绝灭的和现生的人猿超科成员不同, 其齿列比任何中新世后的标本更与其他中新世人猿超科成员相似, 如咬合面的釉质厚, 齿质表面只有中等程度的凹凸 (relief), 比猩猩的多, 比黑猩猩的少。

颅后解剖学总的来说, 与其他较大的中新世人猿超科化石的相似。后者作为一组, 与现生大猿在许多重要的性状上有很大的差别。西瓦古猿与现生人猿超科成员除去少数相似之点 (例如肘关节和足的某些部分) 之外, 与预期的人猿超科基本成员在大多数颅后性状 (例如肱骨干的近端明显是非人猿超科成员的) 有着明显的差别。

关于西瓦古猿身体的大小和两性分异的程度很难作出准确的估计。 *S. sivalensis-indicus* 的体重可能在 20—50 公斤之间, *S. parvada* 在 40—70 公斤之间。它们的两性差别可能类似猩猩或大猩猩, 牙齿尺寸与身体尺寸之比可能大于非洲大猿, 或者也大于猩猩。虽然大的身体表示它有一些地面活动, 但主要是在树上四足行动, 缺乏现生猿的特殊攀爬能力和其他适应。

西瓦古猿牙齿咬合面磨耗的研究, 显示它是吃果子的, 与它共生的各种动物群表明其生境为“闭合的”森林或林地而不是“开放的”稀树干草原。

近 10 年来, 大多数人解释西瓦古猿与猩猩的腭—面部相似点为共祖裔性状, 但不久前, 特别是两根肱骨干的形态, 明显指出西瓦古猿不能作为猩猩的姐妹属, 这个问题目前还不能解决。

其他中新世和晚中新世的人猿超科的各属如 *Lufengpithecus*, *Ouranopithecus*, *Kenyapithecus*, *Afropithecus* 以及 Paşalar 标本, 都与西瓦古猿有或多或少的相似, 其关系现在还难于推断。

### 3. 土耳其 Anatolia 中新世的人猿超科化石

土耳其中新世人猿超科化石最早是 1957 年 Ozansoy 在中 Sinap 的下层发现的一块下颌骨破片及部分牙齿, 定为一新属新种叫安卡拉古猿 (*Ankarapithecus meteai*)。Sinap 组位于 Yassiören 地区, 在中 Anatolia 的安卡拉 (Ankara) 之西北大约 55 公里处。1965 年 Ozansoy 发表的专刊中又描述了下 Sinap 层位中发现的一个单个牙齿, 认为与安卡拉古猿不同, 归入森林古猿亚科 (*Dryopithecinae*), 该标本后来遗失。从 1989 年起, 在 Sinap 的野外工作确认了 Sinap 组的中中新世古猿化石, 其绝对年代为 15 百万年前。1980 年 Andrews and Tekkaya 描述了 Sinap 的第三件人猿超科化石标本, 是部分的下面部和完整的上颌齿列, 归属 *Sivapithecus meteai*, 认为它与猩猩具有共同的衍生性状。他们还提出希腊 Macedonia 的 *Ouranopithecus macedoniensis* 也属此种。1983 年 Kay and Simons 认为 Sinap 的标本与印度—巴基斯坦的标本为同种, 连同 Macedonia 的部分标本, 都归入 *Sivapithecus indicus*。1984 年 Martin and Andrews 不同意 *S. meteai* 与 *S. indicus* 是同种, 但认为土耳其的材料与整个希腊的标本, 包括 *Graecopithecus freybergi* 和 *O. macedoniensis*, 都是同一种。最近 Martin (1992) 又改为希腊材料属 *G. freybergi*, 而土耳其的为 *S. meteai*。近来在 Sinap 的工作表明 *S. meteai* 标本的年代大约为 9.5 百万年前。

1974 年 Tekkaya 描述的 Çandir 的一件无疑是中中新世的古猿标本, 定名为 *Sivapithecus alpani*。1976 年 Andrews and Tekkaya 将其归入 *Ramapithecus wickeri*。Anatolia 中中新世的古猿化石主要来自 Bursa 西南大约 80 公里的 Paşalar。1968—1969 年的土耳其—德国褐煤调查队发现了大量哺乳动物化石, 包括 89 颗单个的古猿牙齿, 1977 年 Andrews and Tobien 加以描述, 他们把较小的标本归属于 *Ramapithecus wickeri*, 较大的标本归属 *S. darwini*, 并认为这批标本证明这两个属已经分化。1983 年 Martin 认为较小的标本不是重新恢复使用的 *Kenyapithecus*, 而是 *S. alpani*, 但保留较大的标本为 *S. darwini*。

从 1983 年起, 在 Paşalar 重新进行野外工作, 至今已发现了 1000 多件古猿标本, 大部分是单个牙齿, 但有 7 件部分下颌骨, 6 件上颌骨和大约 15 件头后骨骼。到 1989 年为止的标本, 1990 年 Alpagut 等已加以描述。Martin and Andrews 对标本进行了详细的分析, 报告正在刊印中, 他们认为该地点至少有 2 个种, 最普通的是与 Çandir 的标本同种的 *alpani* 种, 较不普通的是现今任何其他地点都没有的种, 尚未命名。他们在待刊印的文章中反对把它归属于 *Sivapithecus* 或 *Kenyapithecus*, 主要是根据现今尚未描述的 Paşalar 标本鼻下部 (subnasal) 的形态。他们也反对以前把 Paşalar 标本与 Neudorf der March (*Griphopithecus darwini* Abel 1902) 相联系。就已知的形态而言, Neudorf 材料与 *Dryopithecus*, *Kenyapithecus* 和 *Sivapithecus* 相似, 而这些属与 Paşalar 标本的相似肯定是 symplesiomorphies。事实上, 从 1911 年 Dépéret 提示的一张图被认为 Neudorf 标本与 *Dryopithecus fontani* 最为相似。Paşalar 和 Çandir 动物群的年代似在 15 和 14 百万年之间。Alpagut (1990) 认为 Paşalar 的化石与 *Pongo* / *Sivapithecus* clade 具有共同的衍生性状, 特别是釉质齿质交接处的低平 (low relief)。这点的重要性在于它能度量猩猩与非洲猿和人的 clade 的分歧点。但 1991 年 Kappelman *et al.* 曾强烈批评这种解释, 认为 Chini 材料为 *Sivapithecus* / *Pongo* clade 的最早成员。

Anatolia 的人猿超科化石至少有 3 个种。两个种产自 Paşalar 和 Çandir 的中中新统沉积中, 至于 1965 年 Ozansoy 报道的产自下 Sinap 的 “dryopithecine” 的位置不清楚。这两个种都有厚的釉质以及至少是 *alpani* 种有一相对平的釉质齿质交界, 可能代表 pongine clade 的一个早期成员。 *S. metei* 最好是解释为一种晚中新世的人猿超科化石, 是包括西瓦古猿和猩猩的 clade 的成员之一。现今认为这些种都是 Anatolia 的地方性的。

#### 4. 希腊的人猿超科化石

在希腊北部马其顿 (Macedonia) 的雨谷 (Ravin de la Pluie) 地点, 从 1973 年起, 发现了几件晚中新世的人猿超科化石标本。定名为 *Ouranopithecus macedoniensis*。Louis de Bonis 等 (1980) 认为其齿列和鼻—上颌区的解剖表明它与 *Sivapithecus* (Pongidae) 明显不同, 一些衍生性状与上新世—更新世人亚科 (Homininae, 南方古猿和人属) 所共有。1989 年在同一地层组的新地点 Xiorchori 发现的一具相当完整的面部, 使他认为可以肯定上述的结论。

它具有下列的性状:

1. 原始性状 (Plesiomorphic characters), 与中新世非洲猿和 (或) 现生非洲猿的共同性状: 眼眶形状、眶间距离、鼻—齿槽类型和眉嵴的发达。
2. 衍生性状 (Apomorphic characters): 上面部侧面的轮廓、鼻骨和颧骨的发达、犬齿的减小、磨研小面 (honing facet) 缺乏、厚的釉质, 牙齿的相对比例。

他认为实际上, 可以认为 *O. macedoniensis* 是上新世—更新世人亚科的姐妹群或是它们已知的早期祖先。由此推知人亚科与现生非洲猿的分歧可能早于 1 000 万年前。

另外还有在派戈斯 (Pyrgos) 地点发现的一块下颌骨, 定名为希腊古猿 (*Graecopithecus*), 与土耳其 Paşalar 的较大的标本相似。有人认为它也是 *Ouranopithecus*。

*Ouranopithecus* 大约在 1 000 万年前生活于空旷的林区, 经常到地面上活动。它的牙齿与猿不同而与人的相似, 如犬齿较小, 门齿的位置较为垂直等, 它的上面部的侧面轮廓与人的较为近似, 从而 de Bonis 认为它是人类的直接祖先。但是 *Ouranopithecus* 的化石只有一块面骨和一些牙齿, 没有发现其他的骨骼, 而且这种化石只发现于欧洲的希腊, 它的最近的祖先, 也和发现于意大利的山猿那样, 应在非洲, 但至今尚无踪迹, 因此它还不能被认为是人类的直接祖先。

#### 5. 肯尼亚的中新世古猿

1962 年利基 (Louis Leakey) 根据肯尼亚 Fort Ternan 发现的上颌骨破片, 定名为 *Kenyanthropus wickeri*, 他认为它与 1950 年发表的当时叫做 *Sivapithecus africanus* 的上颌骨标本相似, 但为不同的种, 他同时指出它与人科有不少相似处。1965 年 Simons and Pilbeam 同意利基后面的看法, 宣称它与亚洲的 *Ramapithecus punjabicus* 没有区别, 后者被认为是人类的直接祖先。直到 1983 年, Martin 指出其下颌形态与亚洲的不同, 恢复了两属的区别, 以后许多古人类学家都同意这种观点。

利基 1967 年以后重新鉴定了 *Sivapithecus africanus* 的正型标本以及来自起初认为是 Rusinga 岛, 后来确定是 Maboko 岛的标本, 定为肯尼亚古猿的第二个种 *Kenyanthropus africanus*。1978 年 Simons and Pilbeam 把它归入 *Ramapithecus wickeri*。1985 年 Pickford 主张分为两个种, 即 Fort Ternan 的 *K. wickeri* 和 Maboko 以及其他地点的 *K. africanus*, 提出了两者的一系列差别。但 Peter Andrews (1990) 认为两者的一些差别可

能是两性差别而不是不同种的差别。

Maboko 岛是否有肯尼亚古猿, 曾长期争论。1973 年 Yale-Kenya 发掘队在 Maboko 岛开始发掘工作, 在 80 年代, 由于对该岛的野外工作, *K. africanus* 的系统地位和地层关系有了更多的了解。34 颗单独的牙齿和一段尺骨近端的被发现, 此外还发现了一件相对完整但严重变形的下颌骨, 根据这些新材料和对以前发现的标本的重新估价, 认为 *K. wickeri* 与 *Sivapithecus* 的关系远比它与 *K. africanus* 为密切 (Ishida, 1984; Pickford, 1985, 1986)。

1987—1989 年在 Maboko 岛的有控制的发掘中, 发现了肯尼亚古猿的 32 件新标本, 由该岛发现的肯尼亚古猿的标本, 现在总共有 75 件, 正在进行研究中。

此外, 在肯尼亚 Baringo 区 Tugen Hills 基部的 Kipsaramon 的一个广泛的地点复合群是本世纪 70 年代中发现的。

大型的人猿超科成员化石来自地点复合群中的以下 3 个单独的地点。

1. BPRP K091 地点发现一距骨破块, 其形态可与 *Proconsul major* 相比, 但也与 Kalodirr 的 *Afropithecus* 有些共同性状, 其年代稍大于 15.6 百万年前。
2. BPRP K089 地点发现一下右第二臼齿很象 *P. major* 的, 另一近侧趾骨的远端部分, 与 *Proconsul* 或 *Afropithecus* 相似, 其年代约为 15.5 百万年前。
3. BPRP K122 地点发现 40 颗牙齿, 大部分多少是完整的, 全是恒齿, 其年代大约为 15.3 百万年前。

这些牙齿和其他化石可与 *Kenyapithecus* 相比, 但也有明显的不同, 特别是其尺寸较小, 上颌较长, 下颌的颊舌宽较大。总的来说, 表明这些标本是从一较原始的到较为现代化的过渡类型。

非洲古猿 (*Afropithecus*) 是 1985—1986 年在肯尼亚北部特卡纳湖西岸 Lothidok Range 的 Kalodirr 一个中新世地点发现的。有 19 件头骨化石标本, 包括一具颅骨的部分, 几块下颌骨破片和一些单个的牙齿 (Leakey & Leakey 1987, Leakey *et al.*, 1988)。1990 年又发现一块下颌骨和上颌骨破片, 带有保存很好的上下齿列的后部, 但其前部齿列大部缺失。

Lothidok Range 的动物群有 4 个时代, 其中 3 个都有人猿超科成员的化石。最早的动物群来自 Losodok 的 Eragaleit 段, 其时代为晚渐新世, 介于 24—27.5 百万年前之间。在 Kalodirr 和 Moruorot 两地点, 发现有非洲古猿化石, 来自 Kalodirr 和 Laserte 段, 其时代为最晚早中新世, 年代介于 17.8—16.8 百万年前之间。最晚的是 Kalatum 段, 发现有肯尼亚古猿, 其年代小于 13.2 百万年前。

Kalodirr 标本与其他中新世人猿超科成员标本相比, 显示非洲古猿与 Buluk 的大型人猿超科成员标本, 与 Ad Dabatiyah 出土的 *Heliopithecus* 标本以及 Moroto 的腭骨有亲缘关系。有人 (David Begun) 认为 *Heliopithecus* 就是非洲古猿, 它们都有向颊侧扩张的臼齿和前臼齿, 特别是 P4。非洲古猿的硕大低冠的犬齿与来自 Moroto, Napak, 和 Songhor 的标本相似, 其犬齿后凹 (postcanine fossa) 和扩大的前臼齿与 Fort Ternan 的 *Kenyapithecus wickeri* 相似, 但与后者的下颌形态不同, 后者有明显缓缓倾斜的 subincisive planum。

非洲古猿两性分异的程度还不能解决。

特卡纳盆地的许多中新世地点, 其古环境至少是部分森林 (Partial forest)。

非洲古猿的标本共有 45 件, 包括颅骨和颅后骨骼, 可与其他地点的中新世古猿化石进行很好的对比。它与较早的埃及古猿具有共同的原始性状是最有趣的, 它与较晚的肯尼亚古猿也有共同的性状, 可能表示其亲缘关系。

#### 6. 奥太维古猿 (*Otavipthecus*)

Glenn C. Conroy (1992) 报道, 从纳米比亚北部奥太维 (Otavi) 地区的喀斯特填充的角砾岩中发现了一件右下颌体, 带有 P4—M3 的齿冠, P3 的部分齿冠和齿根, 犬齿的部分齿根, 全部 4 个门齿和齿槽以及左犬齿的部分齿槽。下颌骨的独特性状与非洲和欧亚发现的其他中新世的人猿超科成员不同, 代表南非在南方古猿阶段以前的古猿进化的唯一化石证据。伴生动物群的时代为中中新世后期, 大约为  $13 \pm 1$  百万年前, 定名为 *Otavipthecus namibiensis*。

在肯尼亚和乌干达的赤道以南的地方, 这是首次发现的中新世古猿化石。

在肯尼亚和欧亚大陆, 曾有几个地点发现了肯尼亚古猿以及与之密切相关的西瓦古猿, *Otavipthecus* 与它们相比, 既具有一些共同点也有一些不同点。其系统位置不能肯定, 最大的可能是中新世的体型大的人猿超科成员。

#### 7. 埃及中新世的新灵长类

虽然早期的人猿超科成员的颅骨是很少见的, 而 Fayum 的埃及古猿 (*Aegyptopithecus zeuxis*) 却有保存得特别好的几块颅骨的部分, 特别是三块很好保存的面骨。虽然这种古猿只有猕猴那样大小, 可是与比它大得多的非洲古猿相比, 却显示出很多相似点, 相对来说, 也有较少的一些差别, 但两者最大的差别是在尺寸的大小。

近几年来, 对北埃及中新世化石地点的发掘发现了一些灵长类。在 Moghara 组中发现的灵长类, 似有两类。一类以五具下颌骨为代表, 是远古猿 *Prohylobates tandyi*。另一类为较大的灵长类, 有一近乎完整的右肱骨, 肱骨干的近侧端后屈 (retroflexed), 类似 *Aegyptopithecus*, 其独特的形态介于地质年代更老得多的和稍晚的古猿之间。

#### 8. 匈牙利的古猿

60 年代末和 70 年代初, 克雷佐艾 (M. Kretzoi) 在匈牙利东北部的鲁达班雅 (Rudabanya) 发现的古猿化石, 有大小两种, 较小的定名为鲁达古猿 (*Rudapithecus*), 较大的定名为博瓦古猿 (*Bodvapthecus*), 一般认为两者是同一属的两性个体, 归入森林古猿类。

#### 9. 禄丰古猿

从 1975 年起, 在我国云南禄丰县石灰坝陆续发现了大量的古猿化石, 包括颅骨 5 具、上下颌骨 40 多件, 牙齿 1 000 多颗。

化石有大小两型, 原先大型的被定为西瓦古猿, 小型的为腊玛古猿。以后认为两者不是种属差别, 而是两性差别。1987 年改名为禄丰古猿 (*Lufengpithecus*)。它们可能是向南方古猿和非洲猿类方向进化的一种类型, 或与之接近的类型。

#### 10. 存在的问题

从当前对中新世古猿的研究来看, 存在着以下的一些问题。

1. 在亚欧非三洲的中新世繁衍的多种大型古猿, 在以后很长一段时期内, 没有或很少有它们的化石发现。在亚洲从距今大约 500 万年前起, 在欧洲从距今大约 1,000 万年前起, 在非洲则更糟, 从距今大约 1,300 万年前起, 没有或很少有古猿化石

的发现,直到上新世距今大约 400 万年前,在东非有了真正的人科成员南方古猿的出现。由于这样的长时间的巨大空白,因此虽然中新世的大型古猿在 20 种以上,可是还没有一种可以肯定与现生大猿(大猩猩、黑猩猩和猩猩)或人类有密切的关系,它们之间的相互关系也不太清楚,也可能它们与现生猿类和人类并无直接的关系,而只是猿的主干上的若干辐射分支。

2. 中新世的古猿化石大都是破碎的颌骨和单个牙齿,只有少数有部分头骨和肢骨,因此这类研究被说成是研究只有牙齿的猿(dental ape)。根据破碎的部分材料,能够利用的性状只是少数,这样就难以得出肯定的、被一致承认的结论。
3. 即使是少数性状,还得确定性状的性质,如什么性状是近祖性状(plesiomorphy)或原始性状?什么性状是近裔性状(apomorphy)或衍生性状?怎样来确定形态梯度(morphocline)系列中的进化趋势或极向(polarity)?这在古猿化石的研究中存在着很大的困难。
4. 一般认为人猿超科的成员通常是比较一般化的,保持着原先的一般化的结构形式和有灵活的适应性,不像其他的大多数哺乳动物那样地向特化方向发展。可是为什么中新世的古猿以后却明显衰退了呢?是否是它们太一般化了,而较为特化的、灵巧的、四足攀爬的猿类从而占有了古猿的许多生存领域?长臂猿和猩猩是否是由于对树栖生活的特化而能生存到现在?大猩猩和黑猩猩是否是由于用指关节着地的行走方式而能生存到现在?人类能够生存下来是否是由于特殊的两足直立行走的步态?这些问题现在还只能加以猜测而不能解决。

## 二、前人的研究

以南方古猿化石为代表的前人(pre-human),人类学界一致认为是最早的人科成员。南方古猿化石最早是 1924 年达特(Dart)在南非金伯利(Kimberley)附近的汤恩(Taung)发现的,1925 年初发表,命名为南方古猿(*Australopithecus*),揭开了人类发展史上重要的一页。以后在南非的 5 个地点,都发现了这类化石。从 50 年代末起,在东非坦桑尼亚、肯尼亚和埃塞俄比亚的许多地点,也有这类化石发现,定了许多种属名称。

### 1. 南方古猿的类型

一般认为南方古猿类可以分为两大类型,即纤细型和粗壮型。

年代最早的南方古猿是纤细型,俗名叫“露西”(Lucy),是 1973 年美国的约翰逊(Donald Johanson)的考察队在埃塞俄比亚的阿法凹地发现的一个女人全身大部分的骨骼化石,1981 年作了详细的报道。从她的骨盆、脊柱和膝盖骨来看,可以肯定她是两足直立行走的,其年代原先测定为距今 370 万年前,最近重新测定为 340 万年前,定名为南方古猿阿法种(*Australopithecus afarensis*)。年代较晚,在距今大约 300—250 万年之间出现了另一种纤细型南方古猿,定名为南方古猿非洲种,是达特和布鲁姆(Robert Broom)等在南非发现的,在东非没有发现这个种的古猿。

粗壮型南方古猿最早是 30 年代布鲁姆在南非的一些地点发现的,定了一些新的种属名称,如傍人(*Paranthropus robustus*, *P. crassidens*) 迓人(*Plesianthropus transvaalensis*)

等, 1959 年利基夫妇 (Louis and Mary Leakey) 在东非坦桑尼亚的奥杜韦发现了一具完整的粗壮头骨, 命名为南方古猿鲍氏种 (*A. boisei*), 其年代为距今大约 200 万年前, 1985 年夏美国的沃克 (Alan Walker) 等在肯尼亚特卡纳湖西岸发现了一个头骨, 色泽较深, 俗称“黑头骨” (Black Skull), 编号为 KNM-WT 17000, 其前的英文字母为肯尼亚国家博物馆西特卡纳的缩写。头骨粗壮, 与在坦桑尼亚奥杜韦发现的南方古猿鲍氏种相似, 但其年代为距今大约 250 万年前, 比鲍氏种早了 50 万年。

早在 1967 年, 法国的阿仑堡 (Arambourg) 和柯本斯 (Coppens) 曾在埃塞俄比亚南部发现了一块年代接近 250 万年前的下颌骨, 认为可能是南方古猿类, 因此建议命名为南方古猿埃塞俄比亚种 (*A. aethiopicus*), 由于材料太少, 没有引起人类学家的注意。“黑头骨”的发现使该标本引起了重视, 两者被认为可能是同一类型。

关于粗壮型南方古猿的分类, 有不同意见, 有人把它分为 4 个种, 但有人认为最多分为两个种, 即南非的粗壮种和东非的鲍氏种, 也有人认为“黑头骨”代表另一个粗壮种。

纤细型南方古猿最早出现于接近 400 万年前, 这类古猿的形态较为细致, 行动较为敏捷, 能适应多种生境和利用多种食物, 包括部分肉食, 脑子较为发达, 智力较高。在距今大约 200 多万年前发展成为真人, 归入人属 (*Homo*)。

粗壮型南方古猿最初出现于至少是距今 250 万年前, 体形粗壮, 其总的性状很少变化, 只是晚期的类型稍稍特化, 行动较为迟钝, 主要以森林地区边缘的粗糙而坚硬的植物种子和块茎为食, 在东非生存了 150 年以上, 在大约 100 万年前绝灭了, 没有能转变成真人。

## 2. 南方古猿类的系统关系

南方古猿的两大类中有多个属种, 对它们的系统关系有着不同的意见, 80 年代以来, 按年代顺序, 可以大致分为 6 种, 图列于下页。

1980 年托拜厄斯 (P. V. Tobias) 提出的南方古猿系统关系图中的南方古猿非洲种内包括南方古猿阿法种。

1981 年怀特、约翰逊和金贝尔 (T. D. White, D. C. Johanson and W. H. Kimbel) 提出能人不是由南方古猿非洲种演化而来, 而是直接来自阿法种。

1981 年奥尔森 (T. R. Olson) 提出的系统图上, 一方面把南方古猿粗壮种 / 鲍氏种改为傍人粗壮种 / 鲍氏种, 把南方古猿阿法种改为傍人非洲种; 另一方面又把南方古猿非洲种改为人属非洲种, 并提出其祖先为尚未发现的人属未定种, 两支的共同祖先现在还不知道。

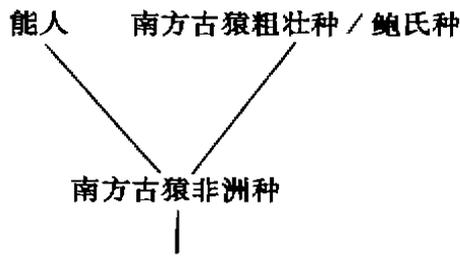
1985 年斯克尔顿、麦克亨利和德劳霍恩 (R. R. Skelton, H. M. McHenry and G. M. Drawhorn) 的图基本上同托拜厄斯的, 只是承认阿法种, 不把它包括在非洲种内。

1986 年德尔逊 (E. Delson) 的系统图加入了新发现的肯尼亚特卡纳湖西岸的 WT 17000 号标本, 认为是南方古猿粗壮种和鲍氏种的祖先。

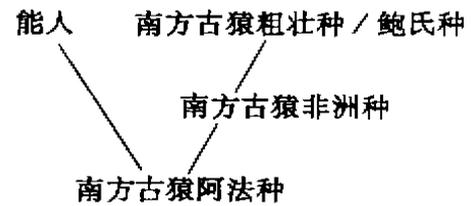
1991 年伍德 (B. A. Wood) 把南方古猿粗壮种和鲍氏种都归入傍人属, 加入了 WT17000 号标本, 还提出人属是从南方古猿阿法种而不是从非洲种演化而来的。

上述各种系统图的共同点是, 除伍德的图以外, 基本上是两支, 一支发展成南方古猿 (或傍人) 粗壮种和鲍氏种而后绝灭了, 另一支发展成入属的能人。

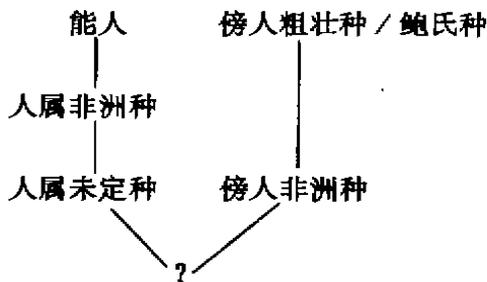
(1) 托拜厄斯, 1980



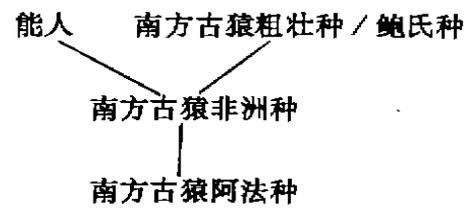
(2) 怀特, 约翰逊和金贝尔, 1981



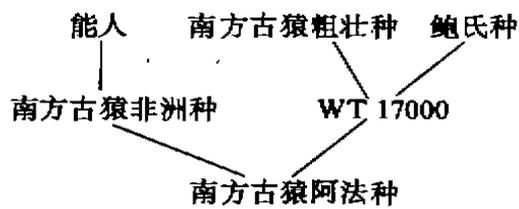
(3) 奥尔森, 1981



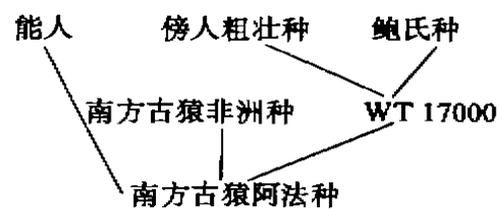
(4) 斯克尔顿, 麦克亨利, 德劳霍恩, 1985



(5) 德尔逊, 1986



(6) 伍德, 1991



### 3. 坦桑尼亚莱托里的足印化石

1976年起玛丽·利基在坦桑尼亚莱托里 (Laetoli) 发现了一组保存得极好的足印, 其年代相当可靠, 是距今 370 万年前的。有两个人并排行走, 另一人踏过了其中一人的足印。这三个人是走过新近落下的火山灰上, 火山灰后来凝固了, 足印保留了下来, 而且保存得非常好, 以致能描绘出足印的细节, 从而可以肯定这种人的步态。足印明确显示出脚跟和脚球, 脚内侧有足弓, 足的外侧承受体重, 大脚趾在正常人的位置。这样的足印完全像现代习惯性地赤脚行走的人的, 是非常清楚的直立行走的步态, 与四足行走的黑猩猩拖沓的步态绝然不同。

在莱托里也发现有距今 370—300 万年前的南方古猿的化石标本, 其年代与足印化石相当; 在埃塞俄比亚的阿法地区也发现有年代相当的南方古猿的化石标本, 可以肯定是两足直立行走的, 可是它们的脚骨并不现代化。莱托里的人类足印很像现代人, 而阿法的脚

骨化石却明显不是很现代化的, 这是现在不能解答的一个谜。更大的问题是其他地区发现的较晚的类似阿法的不现代化的脚骨化石表明它几乎持续了 200 万年之久, 这就更增加了与足印化石的矛盾。专门研究人猿超科成员的步态和肢骨的美国芝加哥大学的塔特尔 (Russell Tuttle) 教授设想足印是尚未发现化石的另一种人的。

### 三、能人的研究

能人 (*Homo habilis*) 是 30 年前路易斯·利基、托拜厄斯和内皮尔 (Leakey, Tobias and Napier) 提出来的。根据的化石最早是 1960 年在坦桑尼亚奥杜韦层位 I 中发现的小孩的顶骨、下颌骨和手骨以及成人的锁骨、手骨和足骨, 1963 年在层位 II 中又发现一个头骨。他们认为这些化石既与同时代的南方古猿明显不同, 但其脑量和牙齿尺寸又明显比直立人为原始, 于是在 1964 年发表文章, 建立人属的一新种, 定名为能人, 认为它是最早的人属成员。文章发表后引起了强烈的反应和不同意见的评论。有些人 (Le Gros Clark, 1964; Holloway, 1965) 认为能人很少进步的特征以区别于南方古猿; 另一些人 (Robinson, 1965; Brace, Mahler & Rosen, 1972) 则认为他们与直立人没有什么区别。

以后在另外一些地点, 如在肯尼亚的库彼福勒 (Koobi Fora)、埃塞俄比亚的奥莫 (Omo) 以及南非的斯瓦特克朗 (Swartkrans) 也发现了这类标本, 奥杜韦也有更多的化石发现, 肯定了能人的存在。

由于各种能人化石有大的变异, 特别是头后骨骼的材料, 形态上有极大的变异范围, 由此提出了这些化石究竟是一个种还是两个种的问题。

理查德·利基在特卡纳湖东岸库彼福勒于 1972 年发现了编号为 KNM-ER 1470 号头骨, 他确定是属于人属, 但未定种名 (R. Leakey 1973); 1973 年发现了 1813 号头骨, 他认为属于南方古猿类的 (R. Leakey 1974)。两个头骨是同时代的。前苏联人阿列克塞叶夫 (Alexeev) 于 1986 年把 1470 号头骨作为人属的一新种, 叫鲁道夫人 (*Homo rudolfensis*), 1989 年格罗夫斯 (Groves) 采用了这个种名。

1991 年, 伍德从各个方面检查了有关能人的全部材料, 认为能人类的化石不只是一个种。他主张奥杜韦的化石属于能人, 是狭义的能人, 而库彼福勒的头骨和肢骨, 一些属于能人, 另一些则是最早人属的另一个种, 他根据面部的一些性状, 把库彼福勒的能人分为两个种, 沿用 1986 年阿列克塞叶夫提出的名称, 把 1470 号头骨归入 *H. rudolfensis*, 是广义的能人, 这个名称的来源是特卡纳湖以前叫鲁道夫湖, 而把 1813 号头骨归入 *H. habilis*, 这两个种是同一时期的, 都处于最原始的人属水平。

奥杜韦的能人或狭义能人 (*H. h. sensu stricto*) 的咀嚼装置 (复合体) 是像较晚的人属的, 但其头后骨骼主要还是与南方古猿类的相似, 而与较晚的人属差别较大, 能两足直立行走, 但也攀爬, 至于攀爬程度的大小, 则有争论。而鲁道夫人的头后骨骼是像较晚的人属的, 却结合着像粗壮南方古猿的面部和齿列。两者的形态有着实质上的不同, 但现今文献中一般讲的能人, 是广义的能人, 包括上述的两个种。

能人的最早年代的可靠证据是距今 190 万年, 但许多地点的单个牙齿的年代可早到距今 200 万年前。1992 年美国耶鲁大学的希尔 (Andrew Hill) 及其同事在清理 1967 年在肯

尼亚巴林戈 (Baringo) 湖区发现的标本时, 发现一块头骨右侧底部的破片, 认为与所有的南方古猿标本不同, 应归属鲁道夫种, 特别重要的是其年代, 用钾—氩法测定为距今 240 万年前, 从而把最早人属的年代大大推前了。这和最早出现的石器的年代 250 万年前相近。

最早的人属的脑子明显大于南方古猿, 面部较直, 其颊齿相对较小, 特别是第三臼齿, 至少在一些标本上是如此, (虽然鲁道夫人的牙齿较能人为大, 面部通常较宽), 枕骨大孔的位置比南方古猿更前, 所有这些进步的性状以及各种测量数据都明显表示他是较早的和较晚的人科成员之间的类型。然而他身上的骨骼却相当原始, 与较晚的人类相比, 则更像南方古猿的。他的臂长而强壮, 手和脚也是早期的类型。

能人通常被当作直立人的单线的祖先, 不管它的颅骨的形态以及可能的颅后骨骼的尺寸和比例的不同, 然而只有一种原先被当作能人的物种是直立人的祖先。

#### 四、直立人的研究

直立人起初叫猿人, 直立人化石在 19 世纪末开始发现, 定了许多种属名称, 如印尼爪哇的直立猿人 (*Pithecanthropus erectus*), 我国北京周口店的中国猿人 (*Sinanthropus pekinensis*), 阿尔及利亚的毛里坦阿特拉猿人 (*Atlanthropus mauritanicus*) 等等, 以后经过研究, 认为各种类型的猿人, 只有地区性的不同, 并没有种属的差别, 而是人属的同一个种, 于是按照分类规则, 改为人属直立种或简称直立人 (*Homo erectus*)。从 50 年代开始, 普遍应用。

##### 1. 直立人在人类史上地位的确立

直立人最早是 100 年前根据在印度尼西亚发现的化石提出的。当时印度尼西亚还是荷兰的属地东印度群岛, 荷兰的青年解剖学家杜布哇 (Dubois) 受了达尔文进化论的影响, 要寻找人与猿之间的缺环, 他认为印尼有与人很相似的长臂猿, 是寻找这种缺环的好地方。于是作为荷兰驻印尼的军医, 于 1887 年去印尼, 经过几年的努力, 终于在 1891 年在爪哇梭罗 (Solo) 河岸的特里尼尔 (Trinil) 发现了一个头盖骨化石, 次年又在离头盖骨 10 多米处发现了一根大腿骨化石, 从大腿骨可以判断它是完全能两足直立行走的人的, 可是头骨很原始, 估计其脑量只有大约 900 毫升, 比现代人的平均脑量 1,400 毫升小得多; 头骨前部上方有粗壮的眉嵴, 后部项肌附着处有显著的弯曲。1894 年杜布哇发表论文, 把化石命名为直立猿人, 他认为这个种既不是猿, 也不是人, 而是真正的从猿到人的过渡类型。文章发表后引起了它究竟是猿还是人的激烈争论。

从 1921 年起, 在北京附近周口店龙骨山陆续有动物化石发现, 1923 年发现了两颗似人的牙齿, 1927 年开始系统的发掘, 发现了一颗保存完整的似人的下臼齿, 经当时的北京协和医学院解剖学教授加拿大人步达生 (Davidson Black) 研究后, 定名为“中国猿人北京种”或北京中国猿人, 现在分类上的学名叫“北京直立人” (*Homo erectus pekinensis*), 俗称北京猿人或北京人。

周口店猿人洞 (第一地点) 的大规模发掘工作从 1927 年开始, 一直持续地进行到 1937 年, 由于日本侵略北京而中断。1929 年至 1935 年周口店的发掘工作, 是由裴文中负

责的。在 1929 年 12 月 2 日发现了闻名世界的北京猿人的第一个头盖骨, 从此猿人(直立人)被人类学界一致承认为原始的人类, 确立了直立人在人类发展史上的地位。

## 2. 30 年代以来直立人化石的重要发现

本世纪 30 年代以来, 直立人化石在非洲、亚洲和欧洲的一些地点都有发现。重要的发现在非洲有 1985 年理查德·利基领导的工作组在肯尼亚特卡纳湖的西北方发现的一具完整的骨架, 只缺少一些手骨和足骨, 这是至今已发现的最完整的直立人化石。编号为 WT 15,000, WT 为西特卡纳 (West Turkana) 的代号, 地点是纳里奥科托姆 (Nariokotome), 属于一个大约 12 岁或稍小的男孩, 肢骨粗壮, 由于全身骨骼完整保存, 其身高可以准确估算, 大约为 1.68 米, 成年时可达 1.8 米以上, 这是颇高的身材。脑量估计为 700—800 毫升, 其年代接近距今 160 万年前 (Brown *et al.*, 1985)。

在肯尼亚的另一地点库彼福勒也有直立人的化石发现, 其中两个保存最好的头骨可能都是女性, 编号为 ER 3733 和 ER 3883. ER 是东鲁道夫 (East Rudolf) 的代号, 其年代测定为大约距今 170 万年前。

在东非坦桑尼亚的奥杜韦峡谷发现有一个头盖骨, 编号为 OH 9, OH 为 Olduvai Hominid 的代号, 其年代为距今大约 120 万年前。更晚的是一块粗壮的髌骨和一根股骨, 编号为 OH 28, 其年代只有距今大约 70 万年前。

在西北非的阿尔及利亚的突尼芬 (Ternifine, 现名 Tighenif), 在开采矿石时发现了三块下颌骨和一块顶骨, 其年代与奥杜韦晚期的相当。

在南非的斯瓦特克朗发现的一些头骨破片和下颌骨, 被认为可能是直立人的, 但也可能是能人的, 该地同时发现粗壮南方古猿。也像在东非那样, 这些发现表明粗壮型南方古猿在人属到来和纤细型南方古猿消失以后仍然生活了近百万年之久。

非洲以外的直立人最早出现的时间和地点目前都不很确定。

1991 年在高加索的格鲁吉亚共和国的考古学家与德国的科学家合作, 在第比利斯 (Tbilisi) 附近的欧洲部分发现了一具保存良好的直立人下颌骨 (Gibbons, 1992), 其年代据古地磁法测定为距今 90 万年或 160 万年, 钾氩法则支持早的年代。如果这个很早的年代能够成立, 则表明欧洲最早的直立人与非洲的同样古老。

在亚洲印度尼西亚直立人的年代可以肯定是距今 70 万年前, 甚至接近 100 万年, 有人认为更早。今年初报道, 美国加州柏克利人类起源研究所的科学家, 最近测定爪哇直立人的年代最早为距今 180 万年前 (Swisher *et al.*, 1994)。

当初杜布哇认为他发现的头骨和股骨出自同一层位, 甚至可能是一个人的, 以后的研究表明, 股骨似乎出自较晚的地层。后来发现的直立人的其他股骨, 如奥杜韦的股骨, 较为粗壮, 与特里尼尔的不同, 后者则很像现代人的。

在杜布哇的发现以后, 其他地点又发现了更加完整的, 更多的爪哇猿人化石。1937 年荷兰的古人类学家孔尼华 (Ralph von Koenigswald) 首先发现了较晚的这类化石, 大多来自桑吉兰 (Sangiran) 周围地区, 其绝对年代无法测定, 其中层被设想为大约距今 70 万年前, 最早的化石, 也是最粗壮和最原始的化石, 可能早达距今 100 万年或更早一些。

1931 年和 1932 年, 在梭罗河岸的另一地点昂栋 (Ngandong) 发现了一批人类化石, 共有 15 个头骨或部分头骨, 但面部全部缺失, 也没有一个牙齿。这些化石都很粗壮, 远比桑吉兰的遗骸为大, 其年代明显比上述的化石为晚。这批梭罗人化石中有两根胫骨, 也

很粗壮，加强了上述认为纤细的特里尼尔股骨是来自与头骨不同时代层位的观点。梭罗人的头骨的形态一致，都具有粗壮的眉嵴和厚的骨壁，最宽处在耳孔的水平，后部有供项肌附着的粗壮骨嵴，其脑量平均为 1050 毫升，比早期爪哇猿人的大约 900 毫升为大，但它们的形态总的来看，是属于直立人的。

梭罗人的年代仍未确定。有人把它们放在距今 30 万—90 万年之间，恰在桑吉兰人化石之后，另有人则认为它们较晚，在距今 10 万—3 万年之间，与现代人的时代重叠，但主要的证据支持较早的年代。

中国的直立人化石最初发现于周口店第一地点。从 1927 年到 1937 年的连续 11 年的发掘中，共挖出北京猿人的 5 个头盖骨、多块头骨破片、14 块下颌骨，100 多颗牙齿和一些破碎股骨，代表男女老少总共大约 40 人。

1949 年以来，周口店又发现了北京猿人的部分头盖骨，下颌骨和一些牙齿。新发现的直立人化石地点有云南元谋、陕西蓝田公王岭和陈家窝，安徽和县等。至于湖北郧县最初报道为南方古猿的头骨，1992 年李天元和埃特勒 (Li and Etler) 新的报告改定为直立人，认为其颅底的一些性状常见于直立人，但面部的一些性状像远古智人。但这两个头骨都严重受压变形，颅骨壁薄，脑量大，年代也不能准确确定，是直立人还是远古智人，以及最近在南京东郊汤山镇的一个石灰岩溶洞内发现了猿人头盖骨，还有待进一步的研究。

北京猿人的年代，用多种方法测定，为距今大约 50 万年到 23 万年前，与爪哇猿人的年代有部分重叠，但总的来说，比爪哇猿人为晚。蓝田猿人的头骨和下颌骨早于北京猿人，形态也较原始。和县猿人的年代大约与周口店的晚期相当，头骨较北京猿人的稍大和稍为进步。至于元谋猿人，只有地面捡到的两颗牙齿，形态上不能提供任何关于时代早晚的信息，其年代曾被定为距今 170 万年前，另有报道认为不到 100 万年。

### 3. 直立人的分类问题

较早的直立人头骨，如库彼福勒的 ER 3733 和 ER 3883 以及 WT 15,000 头骨比其后的直立人的头骨为薄和细致，还有其他一些与智人较为相近的性状，因而英国的伍德于 1991 年把这些较早的标本从直立人中分离出来，归入另一个与之密切相关的种叫 *Homo ergaster*。这个种名是澳大利亚的格罗夫斯和捷克的马齐克 (Mazék) 共同在 1975 年发表的一篇文章中提出的。*ergaster* 来源于希腊文，是工匠的意思，中文拟译为“匠人”。伍德认为其时间较早，形态上却更近于其后的人类主干，因而提出了一个新的问题，是否匠人是晚期人类的直接祖先，而其后的较为粗壮的直立人是人类进化系统的旁支？但一般认为两者的形态差别不足以定为不同的种，“匠人”只是“直立人”的同义词。

### 4. 直立人与智人的界限问题和起源问题

现今国际上通常的分类法，是把人属分为两个种，即直立人种 (*Homo erectus*) 和智人种 (*Homo sapiens*)，但近几年来不断有人提出，把两个种合二为一，即取消直立人种，并入智人种的意见。特别是 1992 年 4 月初美国体质人类学学会在内华达州的著名赌城拉斯维加斯 (Las Vegas) 举行学术年会时，美国的沃尔波夫 (Wolpoff) 和澳大利亚的索恩 (Thorne) 提出，无论在时间上和形态上，直立人与早期智人并没有明确的界限，重要根据是印尼的昂栋头骨 (梭罗人) 被大多数人类学家认为是直立人的，而其年代最近测定只是距今 5 万年前。他们认为直立人的分类不能成立，应予取消，将其并入智人种。但在讨论中不少人不同意这种意见，认为根据目前发现的化石资料，把直立人与智人作为人属的

两个种还是合适的。

人类化石的分类主要是根据人类化石的形态性状和特征来确定的,同时也参照化石年代的早晚。直立人的形态既与其前的能人不同,又与其后的智人有别。直立人的形态特征是脑子比能人大,一般从 800 多毫升到 1000 多毫升,虽然没有一定的界限。头骨厚重而低平,骨壁很厚,颅骨的最宽处较低,在耳孔上方,额部低平,带有粗厚的眉嵴,横贯眼眶上方,颅骨后部有明显的转折,其下部供项肌附着。

直立人的年代最早距今不到 200 万年前,最晚到距今大约 20 万年前。

但是人类化石的形态有着地区上的和时间上的变异,多大程度的形态差异可以作为不同种的标志,有时难于确定,特别是人类化石很稀少,而且大都是不完整的破碎骨骼,就更增加了鉴定上的困难。现今已发现的人类化石,有些既有一些直立人的性状,又有一些智人的性状,例如法国的阿拉戈(Arago)人类遗骸,希腊的佩特拉洛纳(Petralona)头骨,以及最近我国湖北郧县发现的头骨,究竟是直立人还是智人,发生了争论。由此也引起了这些人类化石年代早晚的争论。人类形态的变化是逐渐的,有人主张把这些人类化石作为从直立人到智人的过渡类型。

人类化石绝对年代的测定,是应用同位素测年的各种方法,如 $^{14}\text{C}$ 法、钾-氩法、铀系法和电子自旋共振法、热释光法、氨基酸消旋法等,可是这些方法都需要引入若干假设为前提,对具体样品在何种程度上适用,将决定所得结果可信的程度,可以与实际年代有很大的出入。因而也引起这些人类化石年代早晚的争论。

至于直立人最早从哪里起源以及各洲直立人的相互关系,目前尚无定论。亚、非、欧三洲都有接近于 200 万年前的直立人的报道,但一般认为非洲的年代比较可靠。从化石来说,非洲有直立人以前的能人和各种前人的可靠化石证据,亚洲和欧洲没有,因而现今一般仍倾向于直立人的非洲起源说。

## 五、智人的研究

智人一般分为早期智人(*Early Homo sapiens*)和晚期智人(*Late Homo sapiens*)。早期智人也叫远古智人(*Archaic H. s.*),过去曾叫古人(*Paleoanthropus*)。在距今大约 20 万年前出现,这类化石发现于亚、非、欧三洲的许多地点。晚期智人也叫现代智人(*Modern H. s.*),是指解剖结构上的现代人,过去曾叫新人(*Neoanthropus*)。在距今大约 10 万年前开始,这类化石发现于世界五大洲的许多地点。早期智人中最早发现的是尼安德特人,简称尼人,因而过去曾把这一阶段的人类化石统称为尼人。

### 1. 尼安德特人的问题

1856 年在德国迪塞尔多夫城附近的尼安德特河谷的一个山洞里,工人在清除洞中的堆土时,发现了一个成年男性的头骨和一些体骨和肢骨,后来被叫做尼安德特人,这是尼人化石最早的发现。现今已有大量的尼人化石发现,西北到英国,南到以色列,东到乌兹别克斯坦。尼人的年代最早的距今 20 万年左右,最晚的距今 3 万年左右。

在德国的尼人发现的时候,达尔文的《物种起源》还没有发表,进化的概念还只是在极少数科学家的头脑中模糊地存在,对绝大多数人来说,人类的形象还是上帝特创以来从

来没有改变的模样。

1858 年第一个研究这个头盖骨的科学家谢夫豪森 (Hermann Schaafhausen) 发表论文, 认为它是某种野蛮的原始人种, 爱尔兰的地质学家威廉·金 (William King) 研究后认为它可能是另一个种的绝灭的人类。但当时大多数科学家不认为它是原始人类的头骨。德国的解剖学家、病理学家和人类学家维尔和 (Rudolf Virchow) 认为它是新近死去的一个病态的白痴的遗骸, 骨骼的畸形是由于幼年时患有佝偻病, 随后患了关节炎, 头骨的平扁是由于头部受了严重的打击。英国的赫胥黎说这个头骨虽然有些像猿的性状, 但它是近代人的, 是一种返祖现象。还有人说它是 1814 年追随拿破仑逃回法国时死去的一个哥萨克士兵的头骨。

由于维尔和在当时学术界的权威地位, 他的观点被广泛接受, 直到 1886 年在比利时的斯彼 (Spy) 洞穴中, 又发现了两具尼人骨骼, 虽然维尔和还说他们是两个病态的现代人, 而其他科学家则认为不会有这样的巧合, 并且同时还发现有原始的工具和绝灭动物的遗骸, 于是尼人被承认是远古的人类, 但不承认他是现代人的祖先。

本世纪之初, 有大量尼人骨骼发现, 主要是在法国南部多尔多涅 (Dordogne) 地区, 法国著名的古生物学家布勒 (Marcellin Boule) 主要是根据 1908 年从法国南部圣沙拜尔村 (St. Chapelle) 附近山洞里发现的一具异常完整的男性老人的骨架, 进行了研究, 于 1913 年发表专刊, 塑造了尼人的形像。布勒明显是受了对尼人的先人之见以及当时流行的尼人不是人类祖先的影响, 他的结论是尼人的头部前倾, 双肩高耸, 由于脊柱弯曲使身体不能站直, 膝部弯曲, 两腿外展, 大脚趾可能是像猿那样与其余四趾分开, 有抓握的功能, 他描绘尼人是肌肉发达, 身体笨拙的野蛮人。布勒还说尼人绝灭了, 没有后裔。尼人的这种像猿的形象流传了几十年之久。

1957 年美国 and 英国的科学家重新观察了布勒研究的尼人骨骼, 发现尼人完全能够站直身体, 弯腰曲背的姿势是由于他患有关节炎, 脚不能像猿那样抓握, 特别是他的脑和早期的现代人一样大, 而布勒的著作中却没有提起。

以后的几十年内, 更多的尼人化石被发现, 他们的骨骼在解剖上是相当现代化的, 虽然他们的骨骼粗壮得多, 相应地有着更为强壮的肌肉。他们的头骨与现代人的差别表明其面相要比现代人为原始。额部低平, 眉嵴粗壮, 颌部前突, 颞部退缩等, 但是他的脑子已和现代人一般大小。

在最近的几十年里, 对尼人的概念有了更多的改变, 发掘出来的证据表明他们能使用简单的工具, 身上戴装饰品, 有萌芽的宗教仪式等。他们不是残酷无情的愚鲁的人, 他们照顾老人和残废病人, 埋葬死者并为死者举行葬礼, 埋葬时其亲人还用食物、工具甚至花卉等作为随葬品 (Solecki, 1975)。

尼人与现代人的关系, 还没有解决, 还有不同意见的争论。有人 (如英国的 Christopher Stringer, 以色列的 Yoel Rak) 认为尼人的结构太特化了, 与欧洲的现代人没有任何关系, 他们在 3 万多年前绝灭了, 成为人类进化系统上的一个旁支。另一些人

(如美国的 Milford Wolpoff 和 Ofer Bar-Yosef) 以早期的欧洲人具有某些尼人的性状为根据, 从而主张尼人与早期现代人在某些地区共存了几万年之久, 有很大程度的混杂而成为现代人, 今天的现代人中还存在着尼人的基因。更有一些人根据大多数最后期的尼人的解剖性状像现代人, 从而认为尼人独立发展成现代的欧洲人。

地层上的记录远不是很清楚的, 许多地点没有人骨而只有这种或那种类型的石器。较早的石器属莫斯特文化 (Mousterian), 传统上是归之于尼人制造的, 较晚的石器属夏代尔贝龙或奥瑞纳文化 (Chatelperronian or Aurignacian), 传统上被认为是现代人制作的, 在一层莫斯特工具之上有一层夏代尔贝龙或奥瑞纳工具便意味着现代人突然代替了尼人。

近年来的发现使这种明显划分的界限削弱了, 发现了现代人的骨骼伴有莫斯特工具, 又发现有一具尼人骨架伴随有夏代尔贝龙工具 (Lévêque & Vandermeersch, 1981)。

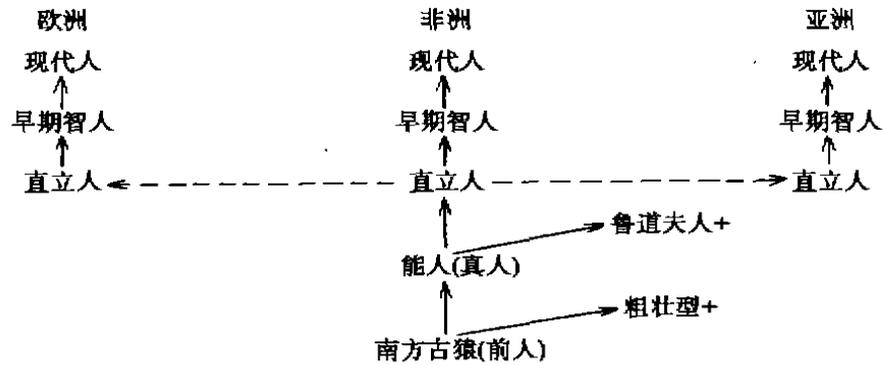
现在尼人改善的形象, 更与现代人相似, 也使其更可能成为现生欧洲人的祖先。

2. 现代人的起源问题

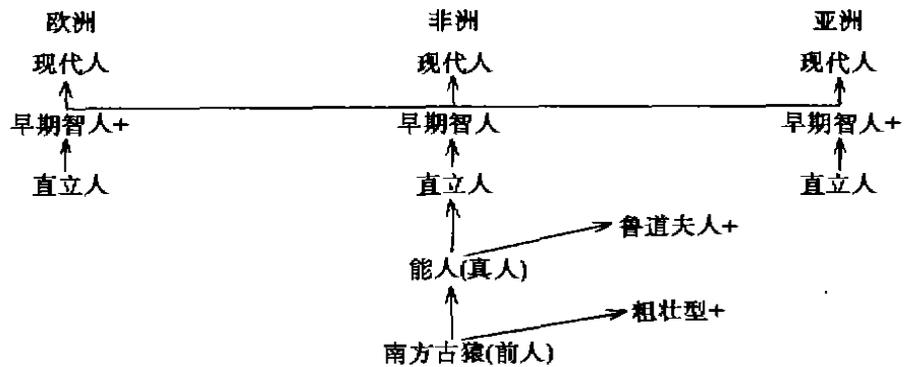
现在生活在世界上不同地区的黄种人、白种人、黑种人和棕种人, 他们是怎样起源的? 这是当前学术界激烈争论的一个问题。

现代人的起源有两种理论, 一种理论叫“现代人起源替代说”, 也叫“单一地区起源说”, 这种理论认为现代人是某一地区的早期智人侵入世界各地而形成的, 这个地区过去认为是亚洲西部, 近年来则改为非洲南部。另一种理论叫“现代人起源连续说”, 也叫“多地区起源说”, 这种理论认为亚、非、欧各洲的现代人是由当地的早期智人以至猿人演化而来。这两种理论长期来争论不休, 1987 年以来又开始激烈争论起来, 为了便于读者理解, 请参看下列人类进化系统示意图。

(1) 现代人起源连续说



(2) 现代人起源替代说



虚线表示关系尚不肯定; +表示绝灭

1987年初,美国伯克利加州大学的分子生物学家卡恩、斯通金和威尔逊(Cann, Stoneking and Wilson, 1987)发表了“线粒体DNA与人类进化”的论文,提出了西方国家记者所谓的“夏娃理论”。他们选择了其祖先来自非洲、欧洲、中东和亚洲的妇女以及新几内亚和澳大利亚土著妇女共147人,利用她们生产婴儿时的胎盘,分析了胎盘细胞内的线粒体的DNA。

卡恩等提出,所有婴儿的线粒体DNA向前追踪,最后追到14—29万年、平均20万年前生活在非洲的一个妇女,这个妇女是现今全世界人的祖先。在9—18万年、平均13万年前,她的一群后裔离开其非洲家乡,分散到世界各地,代替了当地的土著居民,最后在全球定居下来。

这个理论提出后,立即引起了激烈的争论。遗传学家中有不同的意见,古人类学家中也有不同的意见。夏娃理论是支持现代人的单一地区起源说的。

现代人起源两种理论的争论,估计还会继续争论下去。

## 六、结 束 语

从19世纪后半叶达尔文提出进化论,提出人是从古猿进化来的理论以来,世界各国许多人都在寻找、发掘和研究,希望发现什么古猿最早演变成人,人类起源于什么时间和什么地点,可是直到现在还没有解决,人类起源问题至今还是一个谜。

美国的著名古人类学家、哈佛大学教授威廉·豪厄尔斯(William Howells)1993年在他写的一本书里对人类起源的研究作了这样的展望。他说:“化石的发现会愈来愈多,但很少会是巨型炸弹。许多发现会增强我们现在的观点,或是告诉我们怎样来改变我们的观点。但是很难有关于我们起源的地点或诸如此类问题的突然的新发现。我们会像以往一样经常地争论,但是我们希望是在更加稳固基础上的争论。”我认为这种论断是很确切的。

可是近年来我们国内有人根据部分化石便轻易作出错误的鉴定和判断,如前几年云南发现的所谓“蝴蝶人”、“东方人”等等。一位美国古人类学家说,中国的一些古人类发现的报道是“假警报”(false alarm)。

最近许多报纸都报道有人认为在河北阳原发现了160万年前的精致的细石器,从而说人类历史至少往前推到四、五百万年,人类起源于亚洲,可能在中国等。阳原的石器是否真是细石器,是否真是160万年前的,还有不少疑问。即使是真的160万年前的,也不能推论出人类起源的时间和地点。人类起源是涉及世界各大洲的事件,不能从中国的一个地点便推及全世界,简单化的推理是不能解决复杂的科学问题的。

非洲、欧洲以至亚洲的印度尼西亚都发现了可能是接近200万年前的直立人化石,又该如何解释呢?

非洲多年前已发现有250万年前的石器,而且还有制作石器工具的能人化石,又该如何解释呢?

非洲早就发现有接近400万年前的南方古猿化石,又该如何解释呢?

还记得1989年湖北郧县发现了头骨化石,经专家鉴定,肯定它是南方古猿,说它是了不起的发现,是周口店北京猿人发现以来的另一个最重要的发现,是人类起源于中国的

确实证据, 因此在各种报纸、刊物和电视台上大量宣传。当时我正在香港讲学, 有人问起我对这个发现的意见。我说我没有看过真的标本, 但从报道中所说的化石特征以及年代等来看, 疑点颇多, 不能肯定是南方古猿。1989 年底我回北京后, 曾写信给湖北省文化厅的负责人, 提出鉴定有问题, 在未作进一步的鉴定之前, 最好不要再广泛宣传, 以免造成不良影响。后来当事人否定了南方古猿, 改为直立人了。过去还有类似的事, 这里就不多说了。

### 参 考 文 献

- Alexeev, V. P. 1986. *The Origin of the Human Race*, Progress Publishers, Moscow.
- Alpagut, Berna, 1990. A short history of the excavations at the Miocene site at Pagalar, Turkey. *J. Hum. Evol.* 19: 337-341.
- Andrews, P. and H. Tobien, 1977. New Miocene locality in Turkey with evidence on the origins of *Ramapithecus* and *Sivapithecus*. *Nature*, 268: 699-701.
- Andrews, P. and L. B. Martin, 1987. Cladistic relationships of extant and fossil hominoids. *J. Hum. Evol.* 16: 101-118.
- Andrews, P. et al., 1990. Special issue "The Miocene hominoid site at Pagalar, Turkey". *J. Hum. Evol.*, 19: 335-588.
- Aramburg, C. and Y. Coppens, 1967. Sur la découverte, dans le pléistocène inférieur de la vallée de l'Omo (Ethiopie), d'une mandibule d'Australopithécien. *C. r. Acad. Sci., Paris*, 265: 589-590.
- Begun, D. R., 1987. A review of the genus *Dryopithecus*. Ph. D. dissertation. *University Microfilms* (Ann Arbor, 1987).
- Black, Davidson, 1927. On a lower molar hominid tooth from the Chou Kou Tien deposit. *Palaeontologia Sinica*, Series D., 7(1), 1-28.
- Bonis, L. de and J. Melentis, 1980. Nouvelles remarques sur l'anatomie d'un primate hominoid du Miocene: *Ouranopithecus macedoniensis*. Implications la phylogénie des hominides. *C. R. Acad. Sc. Paris, D.* 290: 755-758.
- Boule, M., 1913. L'homme fossile de la Chapelle-aux-Saints. *Ann. Pal.(Paris)*, VI-VIII.
- Brace, C. I., P. E. Mahler & R. B. Bosen, 1972. Tooth measurements and the rejection of the taxon "*Homo habilis*". *Yrbk. Phys. Anthropol.* 16: 50-68.
- Brown, F., J. R. Harris, and A. Walker, 1985. Early *Homo erectus* skeleton from west Lake Turkana, Kenya. *Nature*, 316: 788-792.
- Broom, R., 1936. A new fossil anthropoid skull from South Africa. *Nature*, 138: 486-488.
- Broom, R., 1949. Another new type of fossil ape-man (*Paranthropus crassidens*). *Nature*, 163: 57.
- Cann, Rebecca L., Mark Stoneking and Allan C. Wilson, 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*, 325: 31-36.
- Conroy, Glenn C., et al., 1992. *Otaviapithecus namibiensis*, first Miocene hominoid from southern Africa. *Nature*, 356: 144-148.
- Dart, R. A. 1925. *Australopithecus africanus*, the man-ape of South Africa. *Nature*, 115: 195-199.
- Delson, E., 1986. Human phylogeny revised again. *Nature*, 322: 496-497.
- Delson, Eric et al., 1922. *Apes or Ancestors?* A roundtable workshop at the American Museum of Natural History, March 28.

- Dubois, Eugène, 1894, *Pithecanthropus erectus*, eine menschenähnliche Übergangsform aus Java, Batavia: Landesdruckerei.
- Gibbons, Ann, 1992. Jawing with our Georgian ancestors. *Science*, 255: 401.
- Groves, C. P. 1989. *A Theory of Human and Primate Evolution*, Oxford University Press, Oxford.
- Groves, C. P. and V. Mazék, 1975. An approach to the taxonomy of the Hominidae: Gracile Villafranchian hominids of Africa. *Časopis pro Mineralogii a Geologii*, 20: 225-247.
- Hill, A., S. Ward, A. Deino, G. Curtes & R. Drake, 1922. Earliest *Homo*. *Nature*, 355: 719-722.
- Holloway, R. L., 1965. Cranial capacity of the hominine from Olduvai bed 1. *Nature*, 208: 205-206.
- Ishida, H., 1984. Study of the Tertiary hominoids and their palaeoenvironments in East Africa. *African Study Monographs*. Supplementary Issue 2. Kyoto University, Kyoto.
- Johanson, D. C. and M. A. Edey, 1981. *Lucy: the Beginnings of Humankind*. Simon and Schuster, New York.
- Kappelman, J. et al., 1991. The earliest occurrence of *Sivapithecus* from the middle Miocene Chinj Formation of Pakistan. *J. Hum. Evol.*, 21: 61-73.
- Kelley, J. and D. Pilbeam, 1986. The dryopithecines: Taxonomy, comparative anatomy and phylogeny of Miocene large hominoids. In: Swindler, D. R. and J. Erwin (eds.) *Comparative Primate Biology, volume I: Systematics, Evolution and Anatomy*, pp. 361-411. Alan R. Liss, New York.
- Le Gros Clark, W., 1964. The evolution of man. *Discovery*, 25(7): 49.
- Leakey, L. S. B. 1959. A new fossil skull from Olduvai. *Nature*, 184: 491-493.
- Leakey, L. S. B., P. V. Tobias & J. R. Napier. 1964. New species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature* 202: 7-9.
- Leakey, M. D. et al., 1976. Fossil hominids from the Laetoli Beds. *Nature*, 262: 460-466.
- Leakey, R. E. F. 1973. Further evidence of Lower Pleistocene hominids from East Rudolf, North Kenya, 1972. *Nature*, 242: 170-173.
- Leakey, R. E. F., 1974. Further evidence of Lower Pleistocene hominids from East Rudolf, North Kenya, 1973. *Nature* 248: 653-656.
- Leakey, R. E. and M. G. Leakey, 1987. A new Miocene small-bodied ape from Kenya. *J. Hum. Evol.*, 16: 369-387.
- Leakey, R. E. M. G. Leakey and A. C. Walker, 1988. Morphology of *Turkanapithecus kalakolensis* from Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 76: 277-288.
- Leakey, R. E. M. G. Leakey and A. C. Walker, 1988. Morphology of *Afropithecus turkanensis* from Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 76: 289-307.
- Lévêque, F. and B. Vandermeersch, 1981. Le néandertalien de Saint-Césaire. *La Recherche*, 12: 242-244.
- Li Tianyuan and Dennis A. Etlar, 1992. New Middle Pleistocene hominid crania from Yunxian in China. *Nature*, 357: 404-407.
- Martin, L., 1992. Anatolian mid-Miocene hominoids. In *Apes or Ancestors?* p.21. *Am. Mus. Nat. Hist.* New York.
- Olson, Todd R., 1981. Basicranial morphology of the extant hominoids and Pliocene hominids: The new material from the Hadar Formation, Ethiopia, and its significance in early human evolution and taxonomy. In: *Aspects of Human Evolution*, ed. C. B. Stringer, pp. 49-128, Taylor and Francis, London.
- Pickford, M., 1985. A new look at *Kenyapithecus* based on recent discoveries in Western Kenya. *J. Hum. Evol.*, 14: 113-143.

- Pickford, M., 1986. Geochronology of the Hominoidea: A summary. In "Primate Evolution., (J. G. Else and P. C. Lee eds), 163-170, Cambridge University Press, Cambridge.
- Robinson, J. T., 1965. *Homo habilis* and the Australopithecines. *Nature*, 205: 121-124.
- Schaaflhausen, H., 1858. Zur Kenntniss der ältesten Rassen Schädel. *Arch. Anat. Physiol. Med.*, 453-478.
- Simons, E. L. and D. R. Pilbeam., 1965. Preliminary revision of the Dryopithecinae (Pongidae, Anthropeoidea). *Folia Primat.*, 3: 81-152.
- Skelton, R. R., H. M. McHenry and G. M. Drawhorn, 1986. Phylogenetic analysis of early hominids, *Curr. Anthropol.*, 27: 21-43.
- Solecki, R. S., 1975. The flowers found with Shanidar IV, a Neanderthal burial in Iraq. *Science*, 190: 562-564.
- Stringer, C. B. and P. Andrews, 1988. Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science*, 239: 1263-1268.
- Swisher III, C.C., G.H. Curtis, T. Jacob, A.G. Getty, A. Suprijo, Widiasmoro, 1994: Age of the Earliest Known Hominids in Java, Indonesia. *Science*, 263: 1118-1121.
- Szalay, F. S. and E. Delson, 1979. *Evolutionary History of the Primates*, Academic Press, New York.
- Tobias, P. V. 1980. A study and synthesis of the African hominids of the Late Tertiary and Early Quaternary Periods. In: L.K.Königsson. (ed.) *Current Arguments on Early Man*, pp. 86-113. Pergamon Press, Oxford.
- Walker, A. et al., 1986. 2.5 Myr *Australopithecus boisei* from west of Lake Turkana, Kenya. *Nature*, 322: 517-522.
- White, T. D., D. C. Johanson and W. H. Kimbel, 1981. *Australopithecus africanus*: Its phyletic position reconsidered. *South African Journal of Science*, 77: 445-470.
- Wolpoff, M. H. et al., 1988. Modern human origins. *Science*, 241: 772-773.
- Wolpoff, Milford H. and Alan G. Thorne, 1992. One hundred years of *Pithecanthropus* is enough. Supplement 14 to the *Am. J. Phys. Anthropol.* Annual meeting. 175-176.
- Wood, B. A. 1991. *Koobi Fora Research Project IV: Hominid Cranial Remains from Koobi Fora*. Clarendon, Oxford.
- Xue Xiangxu and E. Delson, 1989. A new species of *Dryopithecus* from Gansu, China. *Chinese Science Bulletin*, 34: 223-229.