

广西化石猩猩牙齿釉质厚度研究

胡 荣¹, 赵凌霞²

1. 厦门大学医学院基础医学部, 厦门 361000;

2. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044

摘 要: 华南和东南亚发现大量更新世的猩猩牙齿化石。本研究应用 CT 扫描三维重建的技术方法研究了广西更新世化石猩猩牙齿釉质厚度, 并与现生类人猿、现代人、化石类人猿以及早期人类进行比较分析。结果显示: 广西猩猩同类牙齿的釉质厚度与牙齿大小相关性很小; 臼齿和前臼齿釉质厚度在上下颌之间不存在显著性差异; 来自广西不同地区的猩猩化石牙釉质厚度无显著差异。与早期人科成员相比, 广西猩猩的牙釉质相对较薄, 平均与相对釉质厚度值都明显小于南方古猿、傍人。与早期人属相比, 小于直立人、尼人以及非洲和欧洲的早期人属化石。与现代人和现生灵长类相比, 广西化石猩猩釉质厚度明显大于大部分猴类和非洲大猿; 平均釉质厚度稍大于现生猩猩, 而与现代人更为接近; 相对釉质厚度小于现代人, 而与现生猩猩差异不大, 都属于偏厚型釉质。本文讨论了釉质厚度与系统分类演化、食性适应的相关问题, 作者推测釉质厚度可能是物种的特征属性, 与牙齿功能适应有密切关联。

关键词: 广西; 化石猩猩; 釉质厚度; CT; 食性

中图法分类号: Q915.86, Q983^{+.8}; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2015)03-0404-13

CT Analysis on Enamel Thickness of Pleistocene Fossil Orangutan from Guangxi, South China

HU Rong¹, ZHAO Lingxia²

1. Basic Medical Department, Medical College of Xiamen University, Xiamen 361000; 2. Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044

Abstract: Thousands of fossil teeth of Pleistocene orangutan were found in South China. In this study, we analyzed enamel thickness of 23 fossil teeth of Pleistocene orangutan from Guangxi by micro-CT scanning and three-dimensional reconstruction, and made some comparisons with other extant primates and modern humans, fossil apes and hominins, and discussed the issues of functional adaptability and taxonomy of enamel thickness of Guangxi fossil orangutan.

收稿日期: 2014-12-02; 定稿日期: 2015-01-26

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41072016) 资助; 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所重点部署项目

第一作者: 胡荣, 厦门大学医学院基础医学部助理教授, 主要从事体质人类学研究. Email: hurong314@xmu.edu.cn

通讯作者: 赵凌霞, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所研究员. Email: zhaolingxia@ivpp.ac.cn

Citation: Hu R. Zhao LX. CT analysis on enamel thickness of fossil orangutan from Guangxi, South China[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2015, 34(3): 404-416

The results are as followings. Enamel thickness of Guangxi fossil orangutan is not significantly related to the tooth size within the same tooth type, and there is no significant difference between maxillary and mandibular cheek teeth, and there is no significant difference with other fossil orangutans from different sites of Guangxi. Compared with other fossil apes, enamel thickness of Guangxi fossil orangutan is intermediate/thick. Both average enamel thickness (AET) and relative enamel thickness (RET) of Guangxi fossil orangutan are smaller than ones of *Australopithecus* and *Paranthropus*, and also smaller than *Homo erectus*, *Neanderthal* and early fossil *Homo* found in Africa and Europe. Compared with extant primates, enamel thickness of Guangxi fossil orangutan is thicker than most of monkeys and African apes obviously. Average enamel thickness of Guangxi fossil orangutan is a little thicker than extant orangutan but closer to modern human. Relative enamel thickness of Guangxi fossil orangutan is thinner than modern humans, and little difference with extant orangutan and both belong to intermediate/thick enamel.

Concerning the taxonomy and phylogeny and diet adaptation of enamel thickness, we suggest that enamel thickness might be an intrinsic property that had evolved independently, and have a relationship with dental function. The intermediate/thick enamel thickness of Guangxi fossil orangutan maybe show that they had a relatively hard food adaptation.

Key words: Guangxi; Fossil orangutan; Enamel thickness; CT; Diet

牙釉质厚度是探讨灵长类生长发育、系统演化和功能适应的一个重要指标, 古人类学中最早曾将腊玛古猿的牙釉质厚度作为其系统分类的重要依据^[1]。经过近三十多年的发展, 牙釉质厚度的研究, 包括釉质厚度与灵长类系统演化及分类问题、釉质厚度与食性适应性、技术方法创新等取得多方面进展。传统的组织切片法对于牙齿标本的破坏性、操作过程中的技术局限和人为误差, 限制了对珍贵化石牙齿的研究。近年来无损计算机断层扫描及三维复原 CT 技术的兴起, 突破了技术方法的限制, 并已经应用于古人类牙齿化石研究。本研究即用无损 CT 扫描三维重建技术, 研究华南化石猩猩釉质厚度及相关问题。

猩猩是目前亚洲唯一的现生大猿, 现生活于印尼加里曼丹岛和苏门答腊岛的热带丛林。最新的分子生物学研究结果显示苏门答腊的 *Pongo pygmaeus abelii* 和加里曼丹 *Pongo pygmaeus pygmaeus* 的分离时间大约在 360 万年前到 40 万年前之间^[2-4]。对这两个地区的猩猩牙齿和头骨形态观察和测量的研究发现, 加里曼丹岛猩猩之间的变异甚至还要稍大于加里曼丹和苏门答腊猩猩之间的差异^[5-7]。这两个地区猩猩牙齿釉质厚度的差异没有统计学意义^[8]。更新世甚至全新世时期猩猩还广泛分布于亚洲大陆, 中国南方、越南、老挝、柬埔寨、泰国均发现过猩猩化石^[9-11]。迄今为止, 在我国华南境内已发现三十多个猩猩化石点, 时间跨度从更新世早期到更新世晚期^[12-15], 共发现猩猩单颗牙齿数千颗。通过对来自于中国华南地区的这些猩猩化石牙齿的研究, 发现华南猩猩牙齿尺寸与形态与印尼现生猩猩存在着一定的差异, 将中国华南地区的猩猩归为魏氏亚种 *Pongo pygmaeus weidenreichi*^[12-16]。本文通过 CT 扫描, 三维重建的方法较精确地测量了广西化石猩猩牙齿

的釉质厚度,并将广西化石猩猩与现生猩猩和其他现生灵长类、现代人、化石类人猿以及古人类进行比较,分析探讨广西化石猩猩釉质的功能适应性以及系统分类意义。

1 研究材料与方法

1.1 研究材料

本文研究的 23 枚化石猩猩牙齿主要来自于大新牛睡山黑洞和广西南宁、柳州等地供销社药材仓库。这些牙齿的牙尖保持完整,没有磨损或者仅有轻微磨损,详细情况见表 1。

1.2 研究方法

标本清洗干净后,放入 225kv ICT(中国科学院高能物理研究所研发,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所运行)中扫描,扫描精度在 25-50 μm 之间。Mimics14.1 软件重建牙齿三维虚拟图像(见图 1),对于有轻微磨损的牙齿利用 Mimics14.1 软件进行修补,再将其复原为完整的三维虚拟图像。3-Matic 软件测量计算二维和三维釉质厚度。

1.2.1 2D 釉质厚度测量

依据 Olejniczak^[17]在 Martin^[18]基础上的改良方法,获得经过近中两个牙尖的颊舌径虚拟切片。具体步骤:首先以齿质最高的三个尖(在上臼齿为相对于釉质的前尖、后尖和原尖;在下臼齿为相对于釉质的下原尖、下后尖和下内尖)确定一个平面 a。然后再通过近中两个尖并垂直于平面 a 确定另一个面 b,即为最终需要的切面。以此切面分隔牙齿为两部分。最后,通过釉质齿质交界面最低两点垂直于平面 b 确定平面 c,以平面 c 切割去多余的齿质,获得最终切片(见图 2)。测量在此切片上的三个数据:釉质面积 c、釉质齿质交界面(Enamel-dentine junction, EDJ)长度 e、齿质面积 b。

表 1 广西化石猩猩 CT 扫描样本

Tab.1 CT scanning samples of fossil orangutan from Guangxi

编号	齿种	地点	编号	齿种	地点
5657-21(2)	右上I1	大新黑洞	5657-302	右上M2	大新黑洞
5657-175	右上P3	大新黑洞	5657-264	右下M2	大新黑洞
5657-172	左上P3	大新黑洞	5657-345	右下M2	大新黑洞
5657-168	右上P3	大新黑洞	5601-120	右下M2	南宁供销合作社
5657-196	左下P3	大新黑洞	5657-396	左上M3	大新黑洞
5657-?	右下P3	大新黑洞	5657-158	右上M3	大新黑洞
5657-322	右上P4	大新黑洞	5657-411	右上M3	大新黑洞
5657-252	右下P4	大新黑洞	5711-60	左上M3	柳州市药材公司
5638-345	右上M1	广西药铺	5701-48	左下M3	南宁供销合作社
5657-393	左上M1	大新黑洞	5601-87	左下M3	南宁供销合作社
5643-310	右下M1	广西药铺	57101-261	右下M3	柳州供销社
5657-387	右上M2	大新黑洞			

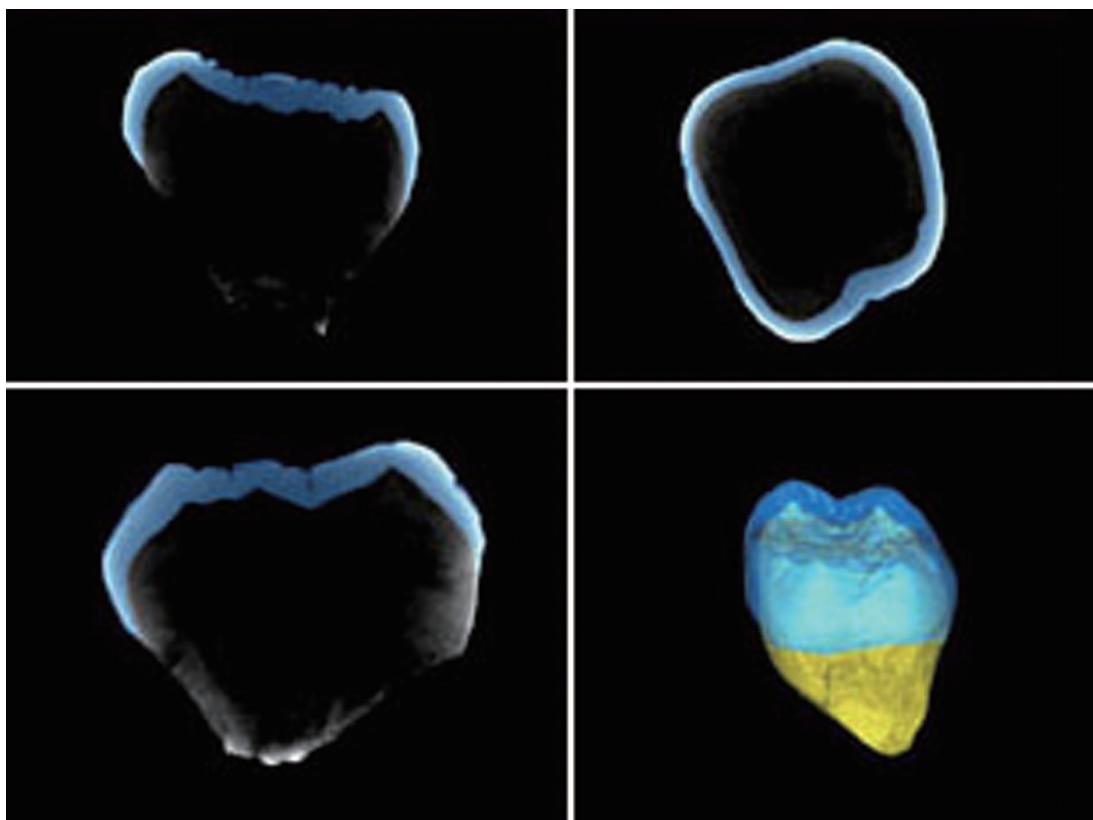


图 1 Mimics 三维复原的牙齿界面（蓝色显示为釉质）

Fig.1 Tooth Interface of Three-dimensional reconstruction in Mimics (Enamel marked by blue)

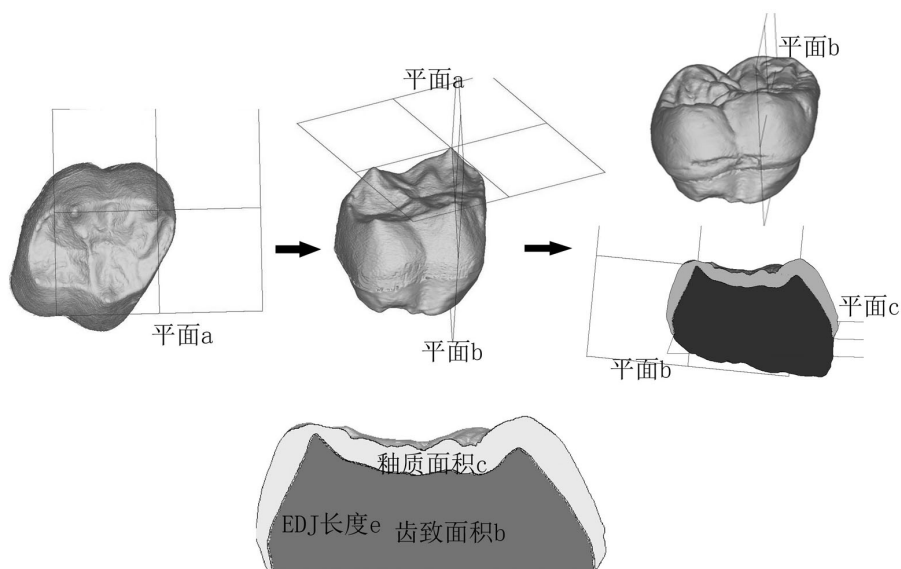


图 2 经近中两牙尖的颊舌径虚拟切片

Fig.2 Buccolingual virtual slice through the two mesial cusps

二维平均釉质厚度 (Average enamel thickness, AET) $2DAET = \frac{c}{e}$

二维相对釉质厚度 (Relative enamel thickness, RET) $2DRET = \frac{2DAET}{\sqrt{b}} \times 100$

1.2.2 3D 釉质厚度测量

利用 Mimics14.1 软件将牙齿进行齿质和釉质分离复原 (见图 3)。依据 Olejniczak^[17] 的方法确定齿冠模型: 选取牙颈釉质最低的三个点确定一个平面 1 通过釉质齿质交界最高的一个点平行于此平面确定另一个平面 2, 这两个平面之间的中间面 3 即为我们需要的切面, 以此平面切割牙齿, 得到计算 3D 釉质厚度的所需齿冠模型 (见图 4)。然后利用软件在此齿冠模型的基础上测定三个值: 釉质体积 C, 釉质齿质交界面 (EDJ) 表面积 E, 齿质体积 B (包含在齿质内的牙髓腔部分)。

三维平均釉质厚度 $3DAET = \frac{C}{E}$, 三维相对釉质厚度 $3DRET = \frac{2DAET}{\sqrt[3]{B}} \times 100$ 。

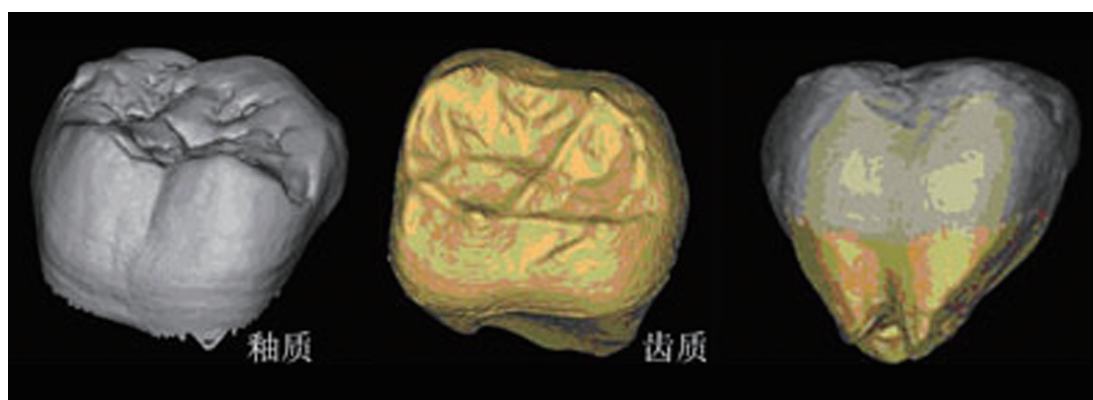


图 3 釉质和齿质三维图像

Fig.3 Three-dimensional images of enamel and dentine

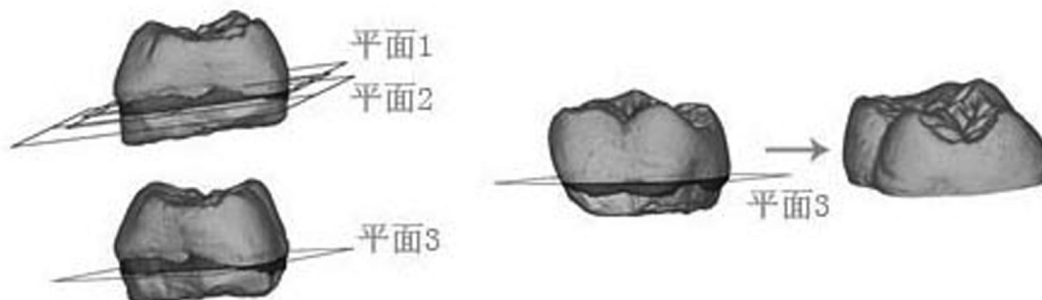


图 4 3D 齿冠模型

Fig.4 Model of Three-dimensional dental crown

2 结 果

总共测量了 23 颗广西化石猩猩牙的釉质厚度，详细数据见表 2。广西化石猩猩臼齿 2D 平均釉质厚度为 1.22mm(0.80-1.61mm)，2D 相对釉质厚度为 15.14(11.29-19.55)；3D 平均釉质厚度为 1.22mm(0.80-1.48mm)，3D 釉质相对厚度为 14.61(10.06-18.27)。前臼齿 2D 平均釉质厚度为 1.33mm(1.11-1.68mm)，2D 相对釉质厚度为 16.44(13.27-19.51)；3D 绝对釉质厚度为 1.26mm(1.00-1.56mm)，3D 相对釉质厚度为 16.60(13.73-19.55)（表 3）。门齿釉质厚度明显小于前臼齿和臼齿。前臼齿釉质厚度稍大于臼齿，但是差异无统计学意义，各自的变异范围也大部分重叠。上下颌牙釉质厚度差异无统计学意义。

利用配对 T 检验，发现 2D 平均釉质厚度与 3D 平均釉质厚度、2D 相对釉质厚度与 3D 相对釉质厚度之间的差异无统计学意义 (P 值分别为 0.214 和 0.685)。表明三维方法计算釉质厚度与二维方法计算釉质厚度，结果一致并无明显差异。将牙齿尺寸大小(长×宽)与釉质厚度做相关性分析，发现牙齿大小与釉质厚度并无显著相关性（表 4）。

表 2 广西化石猩猩不同齿种牙齿釉质厚度
Tab.2 Enamel thickness of fossil orangutan in Guangxi

齿种	N	2D平均 釉质厚度 2DAET(mm)	2D相对 釉质厚度 2DRET	3D平均 釉质厚度 3DAET(mm)	3D相对 釉质厚度 3DRET
I ¹	1	0.68	8.58	0.76	11.50
P ³	3	1.41	17.90	1.32	18.03
P ⁴	1	1.37	14.51	1.5	16.47
M ¹	2	1.35	15.04	1.30	15.81
M ²	2	1.18	14.26	1.20	13.85
M ³	4	1.22	16.29	1.21	16.10
P ₃	2	1.30	16.39	1.17	15.96
P ₄	1	1.11	14.08	1.00	13.73
M ₁	1	1.10	11.29	1.11	11.24
M ₂	3	1.31	16.07	1.27	15.28
M ₃	3	1.12	14.61	1.16	12.80

表 3 广西化石猩猩臼齿、前臼齿釉质厚度
Tab.3 Enamel thickness of molars and premolars of
fossil orangutan in Guangxi

齿种	N	2DAET (mm)	2DRET	3DAET (mm)	3DRET
臼齿	15	1.22	15.14	1.22	14.61
前臼齿	7	1.33	16.44	1.26	16.60
颊齿	22	1.26	15.55	1.23	15.25

2DAET: 2D 平均 釉 质 厚 度；2DRET: 2D 相对釉质厚度；
3DAET: 3D 平均 釉 质 厚 度；3DRET: 3D 相对釉质厚度

表 4 釉质厚度与牙齿尺寸大小相关分析
Tab.4 Correlated analysis between enamel
thickness and dental size

	相关系数R	P
2DAET与牙齿大小	0.082	0.710
2DRET与牙齿大小	0.119	0.620
3DAET与牙齿大小	0.145	0.510
3DRET与牙齿大小	0.299	0.166

3 讨 论

3.1 广西化石猩猩牙齿釉质厚度特点

本研究发现广西化石猩猩釉质厚度与牙齿大小并没有显著相关性,前臼齿、臼齿釉质厚度也无显著性差异,但是门齿釉质厚度明显薄于前臼齿和臼齿。说明广西化石猩猩釉质厚度与牙齿大小并无明显相关性,但与牙齿的功能有一定的关系。Martin(1983)^[18]基于相对釉质厚度将现代人以及类人猿釉质厚度分为四个等级:1)薄釉质,相对釉质厚度值介于 8.9-11.30 之间,主要包括黑猩猩、大猩猩和长臂猿;2)偏薄型釉质,相对釉质厚度值介于 11.31-14.64 之间,在 Martin 研究的样本中没有这个范围内的釉质厚度;3)偏厚型釉质,相对釉质厚度值介于 14.64-17.24 之间,包括现生猩猩;4)厚釉质,相对釉质厚度值介于 17.25-26.20 之间,主要为人类。Grine 和 Martin(1988)^[19]后来在此基础上加了一个超厚型釉质,主要是傍人。基于 Martin 的釉质厚度分型标准,本研究中广西化石猩猩釉质厚度的平均值属于偏厚型。

3.2 广西化石猩猩釉质厚度与现生和化石灵长类、古人类和现代人的比较

3.2.1 与现生猩猩、非洲大猿、现代人以及其他现生灵长类的比较

本研究中的广西化石猩猩上中门齿只有一颗,其平均釉质厚度在现生猩猩的变异范围 0.58-0.92mm 内^[20];前臼齿和臼齿平均釉质厚度要大于现生猩猩。广西化石猩猩相对釉质厚度除 M^1 和 M_2 大于现生猩猩外,其他臼齿小于现生猩猩。总体来说,广西化石猩猩平均釉质厚度明显大于现生猩猩,但相对釉质厚度与现生猩猩接近(见表 5、表 6)。平均釉质厚度和相对釉质厚度的不平行结果,可能与广西化石猩猩牙齿尺寸大于现生猩猩有关。此外,广西化石猩猩相对釉质厚度变异范围较大,此特点与现生猩猩相似(见表 6),本研究中广西化石猩猩平均釉质厚度变异范围在现生猩猩的变异范围之内。

根据 Martin(1983)^[18]确定的釉质厚度等级,非洲大猿属于薄釉质,人类属于厚釉质。本研究中的广西化石猩猩属于偏厚型釉质,不管是平均釉质厚度还是相对釉质厚度都要明显大于非洲大猿,其平均釉质厚度与现代人十分接近(见表 5、表 6),但相对釉质厚度值显小于现代人。

现代人和现生大猿臼齿釉质厚度从 $M1$ 到 $M3$ 逐渐增加^[18, 23],本研究中广西化石猩猩并没有看到这个趋势,广西化石猩猩上臼齿平均釉质厚度以 $M1$ 最大,下臼齿以 $M2$ 最大;相对釉质厚度上臼齿以 $M3$ 最大,下臼齿以 $M2$ 最大。本研究样本量相对较小,且均为单颗牙齿而非完整齿列,可能会影响从 $M1$ 到 $M3$ 变化趋势的结果判断。

与其他现生灵长类的相比,广西化石猩猩平均釉质厚度和相对釉质厚度明显大于合趾猿、长臂猿以及猴类等现生灵长类;但是 2DRET 小于卷尾猴,3DRET 小于卷尾猴和白眉猴,这可能与后二者牙冠体积小及其特殊的食性适应存在一定关系(表 7)。

表 5 广西化石猩猩与现生猩猩门齿和前臼齿 2D 平均釉质厚度的比较 (mm)

Tab.5 Comparison of Guangxi fossil orangutan and extant orangutan in 2D average enamel thickness of molars and premolars

种类	UI1	UP3	UP4	LP3	LP4
广西化石猩猩	0.68	1.14	1.37	1.3	1.11
现生猩猩	0.73	0.91	1	0.8	0.94

(对比数据引自参考文献 20)

表 6 广西化石猩猩与现代人及现生大猿臼齿 2D 釉质厚度的比较

Tab.6 Comparison of Guangxi fossil orangutan and modern human and extant apes in molar 2D enamel thickness

齿种	广西化石猩猩		<i>Homo sapiens</i>		<i>Pan troglodytes</i>		<i>Pongo pygmeus</i>		<i>Gorilla gorilla</i>
	AET	RET	AET	RET	AET	RET	AET	RET	RET
M ¹	1.35	15.04	1.22	18.75	0.66	10.33	0.90	13.51	9.80
M ²	1.18	14.26	1.40	21.59	0.73	11.37	1.10	16.18	12.30
M ³	1.22	16.29	1.38	21.80	0.77	12.82	1.11	18.15	10.80
M ₁	1.1	11.29	1.07	16.99	0.71	12.64	0.87	12.85	10.80
M ₂	1.31	16.07	1.19	20.51	0.76	12.91	1.05	15.44	12.40
M ₃	1.12	14.61	1.24	21.63	0.89	15.00	1.05	17.62	13.90
平均	1.22	15.14	1.22	20.06	0.75	13.23	1.01	15.49	11.68

(对比数据引自参考文献 8,20,21,22)

3.2.2 与古猿和古人类釉质厚度的比较

广西化石猩猩平均釉质厚度大于森林古猿和 *Anoiapithecus brevirostris*, *Pierolapithecus catalaunicus*, 小于奥兰诺古猿、步氏巨猿、南方古猿, (见表 8); 相对釉质厚度大于原康修尔猿非洲种和大型种、森林古猿和山猿, 小于西瓦古猿、禄丰古猿和步氏巨猿、奥兰诺古猿、*Anoiapithecus brevirostris* 和 *Pierolapithecus catalaunicus*, *Proconsul heseloni*, *Proconsul nyanzae* 和非洲古猿。

广西化石猩猩平均釉质厚度稍大于尼安德特人和中石器时代智人外, 与直立人非常接近, 明显小于南方古猿非洲种和傍人; 相对釉质厚度明显小于南方古猿、傍人、直立人以及尼安德特人 (见表 9)。其中, 与尼人、直立人较为接近。

综合上述结果比较, 与中新世 - 上新世 - 更新世的其他古猿相比, 广西化石猩猩的牙釉质相对较薄, 只是厚于非洲的原康修尔猿非洲种、大型种, 欧洲的山猿和森林古猿, 小于其他大部分古猿, 尤其是体型巨大、齿型巨大的步氏巨猿和奥兰诺古猿。南方古猿、傍人、早期人属以及现代人釉质也较厚。广西化石猩猩平均与相对釉质厚度均明显小于南方古猿、傍人, 也小于非洲和欧洲早期人属和化石智人, 与尼人、直立人差异较小。与现代人和现生灵长类相比, 广西化石猩猩釉质厚度小于现代人, 大于大部分猴类和非洲大猿, 与现生猩猩差异不大, 都属于偏厚型釉质。

表 7 广西化石猩猩与现代人以及现生灵长类釉质厚度的比较

Tab.7 Comparison among Guangxi fossil orangutan, modern human and extant orangutan in enamel thickness

种名	2DAET	2DRET	3DAET	3DRET
广西化石猩猩 Fossil <i>Pongo</i>	1.26(0.80-1.68)	15.55(10.88-19.55)	1.23(0.84-1.56)	15.25(10.06-19.55)
<i>Homo sapiens</i> ^[22, 24]	1.22(0.80-1.95)	20.06(11.76-31.84)	1.43(0.67-2.30)	23.97(12.56-40.71)
<i>Homo sapiens</i> ^[18]	—	22.35(13.76-32.26)		
<i>Homo sapiens</i> ^[25]	1.2	—	1.33	—
<i>Pan troglodytes</i> ^[8, 24]	0.75(0.61-0.95)	13.23(8.50-16.60)	0.75(0.56-0.92)	11.80(9.03-14.72)
<i>Pan troglodytes</i> ^[18]	—	10.10(7.02-13.31)		
<i>Pan troglodytes</i> ^[25]	0.72	—	0.81	—
<i>Pan paniscus</i> ^[18]	—	13.6		
<i>Gorilla gorilla</i> ^[8, 24]	1.04(0.83-1.38)	11.68(9.02-15.22)	0.98(0.94-1.25)	9.77(7.12-12.70)
<i>Gorilla gorilla</i> ^[18]	—	10.04(7.02-13.31)		
<i>Gorilla gorilla</i> ^[25]	0.94	—	0.98	—
<i>Pongo pygmaeus</i> ^[8, 24]	1.10(0.72-1.38)	15.49(8.60-22.50)	1.01(0.81-1.42)	14.49(11.22-19.03)
<i>Pongo pygmaeus</i> ^[18]	—	15.93(11.32-20.45)		
<i>Pongo pygmaeus</i> ^[25]	1.01	—	1.01	—
<i>Hylobates muelleri</i> ^[19, 24]	0.44(0.34-0.53)	15.27(10.37-21.83)	0.49(0.36-0.60)	14.72(11.29-18.68)
<i>Symphalangus syndactylus</i> ^[19, 24]	0.54(0.39-0.67)	12.58(9.02-15.59)	0.55(0.35-0.72)	11.15(7.44-14.11)
<i>Hylobates lar</i> ^[26]	—	11.02		
<i>Aotus trivergatus</i> ^[26]	0.21(0.19-0.22)	11.73(10.19-12.94)		
<i>Ateles paniscus</i> ^[26]	0.24(0.20-0.27)	8.89(6.87-10.58)		
<i>Ateles</i> ^[26]			0.39(0.26-0.53)	12.27(7.45-16.94)
<i>Cacajao calvus</i> ^[26]	0.31(0.28-0.35)	11.54(9.84-12.83)		
<i>Cebus paella</i> ^[26]	0.50(0.50-0.50)	18.84(18.37-19.32)		
<i>Chiropotes satanas</i> ^[26]	0.23(0.22-0.23)	9.54(7.92-10.91)		
<i>Callicebus moloch</i> ^[26]	0.26	12.32		
<i>Pithecia</i> ^[26]	0.28(0.28-0.28)	11.61(11.41-11.81)		
<i>Macaca</i> ^[24]			0.73	13.69
<i>Papio</i> ^[24]			0.85(0.55-1.2)	14.84(13.08-16.7)
<i>Cercocebus</i> ^[24]			0.75(0.64-0.91)	17.55(15.44-18.53)
<i>Cebus</i> ^[24]			0.65	23.6
<i>Saimiri</i> ^[24]			0.16(0.12-0.21)	8.19(7.69-8.77)
<i>Eulemur</i> ^[24]			0.23(0.18-0.29)	8.68(6.97-11.5)
<i>Galago</i> ^[24]			0.12	6.33
<i>Loris</i> ^[24]			0.10(0.09-0.1)	5.77(4.85-6.33)

3.3 釉质厚度的食性适应与系统分类演化意义

釉质厚度与食性适应有着密切的关系, 较厚的釉质可能意味着更硬的食物适应。食叶性的灵长类牙釉质较薄^[20, 41], 这可能是因为叶子类的食物对于咀嚼研磨的要求比较低, 而且在齿质点暴露出来后, 较薄的釉质可以在齿质周围形成一个比较锋利的釉质缘, 为

表 8 广西化石猩猩与中新世 - 上新世 - 更新世古猿釉质厚度的比较

Tab.8 Comparison of Guangxi fossil orangutan and Miocene - Pliocene - Pleistocene fossil apes in enamel thickness

种名	2DAET	2DRET	3DAET	3DRET
广西化石猩猩 Fossil <i>Pongo</i>	1.26(0.80-1.68)	15.55(11.29-19.55)	1.23(0.84-1.56)	15.25 (10.06-19.55)
<i>Proconsul africanus</i> ^[27]	—	8.54		
<i>Proconsul major</i> ^[27]	—	13.7		
<i>Proconsul heseloni</i> ^[28]	—	17		
<i>Proconsul nyanzae</i> ^[28]	—	22.4		
<i>Afropithecus turkanensis</i> ^[29]	—	21.4		
<i>Oreopithecus bambolii</i> ^[29]	—	13		
<i>Dryopithecus fontani</i> ^[30]	0.57(0.47-0.66)	10.6(9.6-11.6)		
<i>Dryopithecus fontani</i> ^[18]	—	12.74		
<i>Anoiapithecus brevirostris</i> ^[30]	0.75(0.67-0.86)	18.75(16.70-20.60)		
<i>Pierolapithecus catalaunicus</i> ^[30]	0.74(0.61-0.86)	19.50(17.30-21.80)		
<i>Ouranopithecus macedoniensis</i> ^[31-32]	1.88	25.5	2.15	28.49
<i>Ouranopithecus macedoniensis</i> ^[29]	—	28.34		
<i>Sivapithecus sivalensis</i> ^[33]	—	19.2		
<i>Sivapithecus</i> ^[18]	—	19.73 (16.07-22.68)		
<i>Lufengpithecus lufengensis</i> ^[34]	1.13	17.39	1.17	14.57
<i>Lufengpithecus hudienensis</i> ^[35]	—	14.1		
<i>Gigantopithecus blacki</i> ^[34]	2.41(1.68-3.17)	21.31(14.20-31.02)	2.45(1.79-2.99)	20.41(14.72-26.48)

咀嚼叶子提供一个剪切面^[42]。食果性的灵长类釉质较厚，可能是为了更好地咬破并研磨果实^[43]。如大猩猩主要以叶子为食物，其釉质就相对较薄。此外 Smith 研究发现，来自于加里曼丹岛的猩猩 (*Pongo pygmaeus pygmaeus*) 和来自于苏门答腊的猩猩 (*Pongo pygmaeus abelii*) 釉质厚度差异没有统计学的意义，只存在性别差异。加里曼丹和苏门答腊都属于热带雨林气候，拥有丰富的果实，生存其中的猩猩都以果实为主要食物，二者釉质厚度都属于偏厚型。广西地处亚热带，与热带气候有一定差异，推测更新世时期广西猩猩的食物可能也是以果实为主，同时需要补充一些其他食物，比如草根等相对更硬的食物，以适应栖息环境的季节性变化。因此广西化石猩猩牙齿更大些，平均釉质厚度还要稍厚于现生猩猩，其釉质面积（体积），EDJ 长度（面积）、齿质面积（体积）也都大于现生猩猩，但二者相对釉质厚度差别并不大^[21-22]。

相对于其他灵长类，人类具有厚的牙釉质。现代人的平均釉质厚度和相对釉质厚度均大于其他类人猿。在现生灵长类中，属于原猴亚目的低等灵长类从婴猴 (*Galago*)、眼镜猴 (*Loris*) 以及美狐猴 (*Eulemur*) 釉质非常薄，明显薄于其他高等灵长类（猿猴亚目）。在猿猴亚目中，猴科中的松鼠猴 (*Saimira*)、蜘蛛猴 (*Ateles*) 和丛尾猴 (*Chiropotes*) 的釉质厚度薄于猿类；夜猴 (*Aotus*)、秃尾猴 (*Cacajao*)、伶猴 (*Callicebus*) 和僧面猴 (*Pithecia*) 与黑猩猩和大猩猩的釉质厚度非常相近，但是白眉猴 (*Cercocebus*) 和卷尾猴 (*Cebus*) 的相对釉质厚度厚于猿类，卷尾猴甚至超过了现代人。在猿猴亚目中的猴科中，属于阔鼻猴的松鼠猴、

表 9 广西化石猩猩与化石人类釉质厚度的比较

Tab.9 Comparison of Guangxi fossil orangutan and fossil hominins in enamel thickness

种名	2DAET	2DRET
广西化石猩猩 (<i>Pongo</i> sp.)	1.26(0.80-1.68)	15.55(11.29-19.55)
<i>Australopithecus africanus</i> ^[36]	1.63(1.22-2.08)	22.79(15.69-31.32)
<i>Australopithecus africanus</i> ^[19]	—	22.17
<i>Paranthropus robustus</i> ^[36]	2.03(1.55-2.53)	28.38(22.49-35.68)
<i>Paranthropus robustus</i> ^[19]	—	31.32
<i>Paranthropus crassidens</i> ^[19]	—	29.61
<i>Paranthropus boisei</i> ^[19]	—	34.91
<i>Homo erectus</i> ^[37]	1.28(1.21-1.35)	18.10(15.76-19.61)
<i>Asian Homo erectus</i> ^[38]	—	18.65(15.3-22.5)
<i>Homo neanderthalensis</i> ^[39]	1.06(0.99-1.22)	16.44(15.23-18.12)
<i>Homo neanderthalensis</i> ^[38]	—	16.1(12.7-20.9)
<i>East African early Homo</i> ^[38]	—	20.5(15.6-26.2)
<i>South African early Homo</i> ^[38]	—	29.2(28.7-29.5)
<i>Archaic North African Homo</i> ^[38]	—	20.9(18.8-22.9)
<i>Archaic European Homo</i> ^[38]	—	19.3(16.9-21.5)
<i>MSA Homo sapiens</i> ^[40]	1.17(0.96-1.47)	19.37(16.29-23.28)
<i>Fossil Homo sapiens</i> ^[38]	—	18.5(15.2-23.3)
	3DAET	3DRET
<i>Australopithecus africanus</i> ^[36]	1.48	17.7
<i>Paranthropus robustus</i> ^[36]	1.83	23.37
<i>Neanderthal</i> ^[39]	1.08(0.82-1.63)	15.55(11.61-24.02)

(MSA: Middle Stone Age, 中石器时代)

蜘蛛猴、夜猴、秃尾猴、丛尾猴、伶猴和僧面猴的釉质厚度薄于属于狭鼻猴的猕猴、狒狒 (*Papio*)、白眉猴, 而卷尾猴釉质厚度厚于猕猴、狒狒和白眉猴。由此可见, 在现生灵长类中, 并不是简单的高等灵长类的釉质厚度厚于低等灵长类, 或是体型大的种类釉质厚度大于体型小的。比如卷尾猴体型很小, 它的釉质厚度却并不是很小, 相对釉质厚度甚至还要大于现代人, 可能与其喜食果实及杂食性有关。黑猩猩、大猩猩和猩猩虽然都生活在热带雨林中, 但其食性有差异, 大猩猩以叶子为主其相对釉质最薄, 黑猩猩和猩猩都以果实为主, 但猩猩釉质厚度明显厚于黑猩猩。两种非洲大猿尽管食性不同, 但釉质厚度却接近。现生猩猩与广西化石猩猩生活环境应该有差异, 食物可能也略有不同, 但他们之间釉质厚度的差异小于与非洲大猿之间的差异。因此笔者认为釉质厚度与系统演化分类、生活环境、食性适应等因素具有复杂的相关性, 需要综合而又具体的深入分析和研究。

有趣的是, 被认为与人类亲缘关系最近的黑猩猩釉质厚度与现代人差异较大, 明显薄得多, 而猩猩和本研究中的广西化石猩猩釉质厚度则与现代人更为接近。釉质厚度可能与系统演化也有着较大的关系。中新世的古猿釉质有薄有厚, 而南方古猿、傍人、早期人属、直立人以及现代人釉质都厚, 而现生非洲大猿釉质则相对较薄, 推测在人类演化过程中, 人属这一支保留了祖先厚釉质的特征, 而猿类则保留了相对薄的釉质特征。另一方面

可能也与猿类主要以树叶、果实为食物, 而人属这一支食物中包含有较多质地更为坚韧的蛋白质有一定的关系。这可以解释非洲大猿与现代人釉质厚度之间较大的差异, 却不能解释猩猩与现代人之间差异较小及本研究中广西化石猩猩与尼人、直立人釉质厚度非常接近。笔者大胆推测, 在更新世中晚期, 猩猩与直立人可能曾经共同生活过, 有着相同的生活环境和非常相似的食物; 或者猩猩的祖先与直立人、尼人的祖先有着较近的亲缘关系。要验证这一推测还需进一步深入地研究。

致谢: 感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所前辈老师广西野外工作为本文提供了基础材料, 徐庆华老师在标本整理中给予热心帮助, 张文定、侯叶茂和张立召在 CT 扫描和牙齿三维重建工作中的帮助; 本文是第一作者博士论文的部分工作, 感谢导师吴新智院士在本文思路方面的指导。

参考文献

- [1] Gantt DG. Enamel of primate teeth: its structure with reference to functional and phyletic implication [D]. PhD. Dissertation, Washington University, St.Louis, 1977
- [2] Warren KS, Verschoor EJ, Langenhuijzen S, *et al.* Speciation and intrasubspecific variation of Bornean orangutans, *Pongo pygmaeus pygmaeus*[J]. Molecular Biology and Evolution, 2001, 18(4): 472-480
- [3] Zhang Y, Ryder OA, Zhang Y. Genetic divergence of orangutan subspecies (*Pongo pygmaeus*) [J]. Journal of Molecular Evolution, 2001, 52(6): 516-526
- [4] Locke DP, Hillier LW, Warren WC, *et al.* Comparative and demographic analysis of orang-utan genomes[J]. Nature, 2011, 469(7331): 529-533
- [5] Groves CP, Westwood C, Shea BT. Unfinished business: Mahalanobis and a clockwork orang[J]. Journal of Human Evolution, 1992, 22: 327-340
- [6] Uchida A. Variation in tooth morphology of *Pongo pygmaeus*[J]. Journal of Human Evolution, 1998, 34(1): 71-79
- [7] Courtenay J, Groves C, Andrews P. Inter- or intra-island variation? An assessment of the differences between Bornean and Sumatran orang-utans[A]. In: Schwartz JH ed. Orang-utan Biology[M]. New York: Oxford University Press, 1988: 19-29
- [8] Smith TM, Olejniczak AJ, Martin LB, *et al.* Variation in hominoid molar enamel thickness[J]. Journal of Human Evolution, 2005, 48(6): 575-592
- [9] Hooijer D. A Prehistoric teeth of man and of the orang-utan from central Sumatra, with notes on the fossil orangutan from Java and Southern China [J]. Zool Meded Leiden, 1948, 29: 175-301
- [10] Harrison T, Krigbaum J, Manser J. Primate biogeography and ecology of Sunda shelf islands: a paleontological and zooarchaeological perspective[A]. In: Lehman SM, Fleagle JG eds. Primate Biogeography[M]. New York: Springer, 2006, 331-372
- [11] Kahlke HD. A Review of the Pleistocene History of the Orang-Utan (*Pongo* Lacepede 1799) [J]. Asian Perspectives, xv, 1972: 5-12
- [12] 顾玉珉. 两广部分地区猩猩化石的研究 [J]. 人类学学报, 1987, 6(4): 272-283
- [13] 周国兴. 华南早期褐猿的分布与演化 [J]. 北京自然博物馆研究报告, 2002, 60: 73-87
- [14] 王翠斌, 赵凌霞, 金昌柱等. 中国更新世猩猩类牙齿化石的测量研究及其分类学意义 [J]. 人类学学报, 2009, 28(2): 192-200
- [15] 赵凌霞, 王翠斌, 金昌柱等. 广西崇左木榄山洞古人类遗址中发现的猩猩类牙齿化石及其分类演化意义 [J]. 科学通报, 2009, 54(19): 2920-2926
- [16] 张镇洪, 宋方义, 赖林生等. 广东曲江罗坑动物群初步研究 [A]. 见: 广东省博物馆, 曲江县博物馆主编. 纪念马坝人化石发现三十周年文集 [C]. 北京: 文物出版社, 1988, 54-64
- [17] Olejniczak AJ, Grine FE. Assessment of the Accuracy of Dental Enamel Thickness Measurements Using Microfocal X-Ray Computed Tomography[J]. The Anatomical Record Part A, 288A, 2006: 263-275
- [18] Martin LB. Relationship of the later Miocene Hominoidea[D]. PhD. Dissertation, University College London, London, 1983

- [19] Grine FE, Martin LB. Enamel thickness and development in *Australopithecus* and *Paranthropus*[A]. In: Grine FE ed. Evolutionary history of the “Robust” *Australopithecus*[M]. New York: Aldine de Gruyter, 1988, 3-42
- [20] Smith TM, Kupczik K, Machanda Z, *et al.* Enamel thickness in Bornean and Sumatran orangutan dentitions[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2012, 147(3):417-426
- [21] Smith TM, Olejniczak AJ, Reh S, *et al.* Brief Communication: Enamel Thickness Trends in the Dental Arcade of Humans and Chimpanzees[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2008, 136: 237-241
- [22] Smith TM, Olejniczak AJ, Reid DJ, *et al.* Modern human molar enamel thickness and enamel-dentine junction shape[J]. Archives of Oral Biology, 2006, 51(11): 974-995
- [23] Grine FE. Scaling of tooth enamel thickness, and molar crown size reduction in modern human. South African Journal of Science, 2002, 98: 503-509
- [24] Olejniczak AJ, Tafforeau P, Feeney RN, *et al.* Three-dimensional primate molar enamel thickness[J]. Journal of Human Evolution, 2008, 54(2): 187-195
- [25] Kono RT. Molar enamel thickness and distribution patterns in extant great apes and humans: new insights based on a 3-dimensional whole crown perspective [J]. Anthropological Science, 2004, 112: 121-146
- [26] Martin LB, Olejniczak AJ, Maas MC. Enamel thickness and microstructure in pitheciin primates, with comments on dietary adaptations of the middle Miocene hominoid *Kenyapithecus*[J]. Journal of Human Evolution, 2003, 45(5): 351-367
- [27] Andrews P, Martin L. Hominoid dietary evolution[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-biological Sciences, 1991, 334: 199- 209
- [28] Beynon, AD, Dean MC, Leakey, MG, *et al.* Comparative dental development and microstructure of Proconsul teeth from Rusinga Island, Kenya[J]. Journal of Human Evolution, 1998, 35(2): 16-209
- [29] Smith TM, Martin LB, Leakey MG. Enamel thickness, microstructure and development in *Afropithecus turkanensis*[J]. Journal of Human Evolution, 2003, 44(3): 283-306
- [30] Alba DM, Fortuny J, Moya-Sola S. Enamel thickness in the Middle Miocene great apes *Anoiapithecus*, *Pierolapithecus* and *Dryopithecus*[J]. Proceedings of the Royal Society B-biological Sciences, 2010, 277(1691): 2237-2245
- [31] Smith TM. Incremental development of primate dental enamel[D]. Ph.D. Dissertation, Stony Brook University, New York, 2004
- [32] Smith TM, Martin LB, Redi DJ, *et al.* An examination of dental development in *Graecopithecus freybergi* (= *Ouranopithecus macedoniensis*)[J]. Journal of Human Evolution, 2004, 46(5): 551-577
- [33] Martin LB. Significance of enamel thickness in hominoid evolution[J]. Nature, 1985, 314: 260-263
- [34] 张立召, 赵凌霞. 巨猿牙齿釉质厚度及对食性适应与系统演化的意义 [J]. 人类学学报, 2013, 32(3): 365-376
- [35] Schwartz GT, Liu W, Zheng L. Preliminary investigation of dental microstructure in the Yuanmou hominoid (*Lufengpithecus hudiensis*), Yunnan Province, China[J]. Journal of Human Evolution, 2003, 44(2): 189-202
- [36] Olejniczak AJ, Smith TM, Skinner MM, *et al.* Three-dimensional molar enamel distribution and thickness in *Australopithecus* and *Paranthropus*[J]. Biology Letters, 2008, 4(4): 406-410
- [37] Smith TM, Olejniczak AJ, Kupczik K, *et al.* Taxonomic assessment of the Trinil molars using non-destructive 3D structural and development Analysis. PaleoAnthropology, 2009, 117-129
- [38] Smith TM, Olejniczak AJ, Zermeno JP, *et al.* Variation in enamel thickness within the genus *Homo*[J]. Journal of Human Evolution, 2012, 62(3): 1-17
- [39] Olejniczak AJ, Smith TM, Feeney RN, *et al.* Dental tissue proportions and enamel thickness in Neandertal and modern human molars[J]. Journal of Human Evolution, 2008, 55(1): 12-23
- [40] Smith TM, Olejniczak AJ, Tafforeau P, *et al.* Molar crown thickness, volume, and development in South African Middle Stone Age humans[J]. South African Journal of Science, 2006, 102: 513-517
- [41] Kay RF. The nut-crackers—a new theory of the adaptations of the *Ramapithecinae*[J]. American Journal of Physical Anthropology, 1981, 55: 141-151
- [42] Shimizu D. Functional implications of enamel thickness in the lower molars of red colobus (*Procolobus badius*) and Japanese macaque (*Macaca fuscata*)[J]. Journal of Human Evolution, 2002, 43(5): 605-620
- [43] Macho GA, Spears IR. Effects of loading on the biochemical behavior of molars of *Homo*, *Pan*, and *Pongo*[J]. American Journal of Physical Anthropology, 1999, 109(2): 211-227