

广西化石猩猩牙尖釉质的日分泌率

胡 荣¹, 赵凌霞^{2,3}

1. 厦门大学人类学与民族学系, 厦门, 361005; 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; 3. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京, 100044

摘要: 作为现仅存于亚洲大陆的现生大猿, 更新世时期猩猩曾广泛分布于东南亚大陆及华南地区, 但其保留下来的化石材料主要为单颗牙齿。从牙齿形态、尺寸等外部特征的研究得出的关于猩猩的分类及演化问题的结论并未得到广泛一致的认同, 而研究表明牙齿生长发育特征可作为系统分类研究的一个潜在工具。本研究选取了一批来自于中国广西更新世时期的猩猩牙齿化石, 制作牙齿组织学切片, 测量计算了其牙釉质日分泌率, 结果显示广西化石猩猩牙尖釉质日分泌率在 2.32-6.88 $\mu\text{m}/\text{d}$ 之间, 平均值约为 4.61 $\mu\text{m}/\text{d}$, 从牙尖内部到表面, 釉质日分泌率有增加趋势。此外, 还将广西化石猩猩与其他现生大猿和现代人进行比较, 以期从牙齿生长发育的角度为猩猩的演化和分类问题提供一点线索和证据。

关键词: 猩猩、更新世、牙釉质日分泌率

中图法分类号: Q915.86, Q983+.8; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2018)03-0442-10

Daily cuspal enamel secretion rates of fossil orangutans from Guangxi, China

HU Rong¹, ZHAO Lingxia^{2,3}

1. Department of Anthropology and Ethnology Xiamen University, Xiamen 361005; 2. Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044;

3. CAS Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Beijing, 100044

Abstract: As the only living great ape in Asia, the orangutan was ever widely distributed throughout Southeast Asia and southern China, but preserved fossil materials include mainly isolated teeth. Because of this limited data from external dental characteristics such as shape and size, classification and evolution of orangutans is controversial and not agreed upon by all the scientists. Many studies show that tooth growth and development is a potential tool for taxonomy and phylogeny. In this work, Pleistocene orangutan teeth from Guangxi, were used to create histological slides in order to measure enamel daily secretion rates (DSR). Our results showed that cuspal enamel daily secretion rates were in the range of 2.32-6.88 $\mu\text{m}/\text{d}$, with the average

收稿日期: 2018-02-26; 定稿日期: 2018-07-31

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项 (B 类) (XDB26000000); 国家自然科学基金青年项目 (41502009)

作者简介: 胡荣, 厦门大学人类学与民族学系助理教授, 主要从事体质人类学、古人类学方面的研究。

Email: hurong314@xmu.edu.cn

Citation: Hu R, Zhao LX. Daily cuspal enamel secretion rates of fossil orangutans from Guangxi, China[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2018, 37(3): 442-451

DSR 4.61 $\mu\text{m}/\text{d}$. These results were then compared with other living great apes and modern humans, all of which should help in determining orangutan phylogeny and taxonomy.

Key words: Orangutan; Pleistocene; Dentition; Secretion rate

猩猩是亚洲大陆唯一的现生大猿, 现仅存于加里曼丹和苏门答腊的热带丛林里。从外形来看, 这两个地区的猩猩差别较大, 苏门答腊的猩猩体型偏瘦, 皮毛比较灰, 头发和脸都比加里曼丹的猩猩的长^[1]。过去一般将现生猩猩分为两个亚种 *Pongo pygmaeus abelli* (苏门答腊)、*Pongo pygmaeus pygmaeus* (加里曼丹), 后结合基因结构、形态特征和社会习性的特点将二者划分为两个不同的种: *Pongo abelli* (苏门答腊)、*Pongo pygmaeus* (加里曼丹)^[2-3]。近来, 科学家又在苏门答腊鉴定出一个新的猩猩种属 - 达班努里猩猩 (*Pongo tapannuliensis*)^[4]。尽管现生猩猩现仅存于印度尼西亚, 但在更新世时期猩猩曾广泛分布于东南亚大陆和我国华南地区, 一直到晚更新世末期越南仍有猩猩生存^[5]。仅在我国华南境内就业已发现几十个猩猩化石点^[6-9], 共计猩猩单颗牙齿数千颗, 时间跨度从更新世早期到更新世晚期。

早期研究者认为华南地区更新世时期化石猩猩与现生猩猩并无明显差异^[5], 后经多位人类学家对不同地区的猩猩化石的研究发现, 更新世时期的猩猩化石确实与现生猩猩存在差异, 总体来说灭绝的猩猩牙齿尺寸大于现生猩猩^[7-9], 臼齿咬合面皱褶更为简疏^[10-13]。Hooijer 观察测量了大量来自中国华南猩猩化石、苏门答腊的猩猩亚化石和现生的印尼猩猩牙齿, 发现来自于华南的猩猩化石材料牙齿比现生猩猩要大, 提出华南猩猩应建立一个新的亚种: *Pongo pygmaeus weidenreichi*^[10]。20 世纪 50-60 年代, 为了探究巨猿的归属及化石确切产地和地质年代, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所考察队在华南地区进行洞穴探查, 发现巨猿化石材料的同时也获得了大量的猩猩牙齿化石, 另外通过药铺也购买了一些猩猩化石材料。这些猩猩化石牙齿绝大部分缺乏详细的地层信息, 所能提供的信息有限。顾玉珉等从生长线和尺寸的角度研究了两广地区 83 颗猩猩牙齿^[14], 王翠斌从尺寸等角度研究了主要来自于 17 个化石点或中药铺的 192 颗牙齿^[6], 都同意将中国猩猩归为 *Pongo pygmaeus weidenreichi* 的意见。周国兴比较研究了 8 颗猩猩化石牙齿形态特征并回顾了我国化石猩猩研究历史, 建议将中国猩猩分为更新世和全新世两个亚种, 其中更新世亚种即为 *Pongo pygmaeus weidenreichi*^[15]。但近年来新发现的猩猩化石材料则有确切的地点、层位和年代, 可能提供更为详细可靠的信息。赵凌霞等研究了来自于崇左木榄山洞 (晚更新世早期) 的猩猩化石, 认为有别于印尼猩猩: 牙齿较大, 颊齿咬合面釉质皱纹较简单, 暂归入猩猩魏氏亚种^[7]。王翠斌等研究了来自于崇左三合大洞 (早更新世) 的猩猩化石尺寸, 认为三合大洞猩猩牙齿尺寸要稍大于木榄山洞的猩猩牙齿, 但仍将其归入到猩猩魏氏亚种^[16]。Harrison 等^[9]研究了同样来自于广西崇左的百空洞、巨猿洞和缺缺洞 (200-100 万年前) 的化石猩猩牙齿, 发现这些早更新世的华南化石猩猩牙齿尺寸明显大于现生猩猩, 也同意将前者归入到魏氏猩猩这种华南地区早更新世和中更新世的典型猩猩代表中去。

19 世纪初光学显微镜应用于牙齿研究, 有研究者发现牙齿内部存在一些特征性的标记^[17-18]。到 1860's 偏光显微镜开始应用后, 人们对于牙齿微结构有了进一步的认识: 在牙齿表面和内部保留着周期性的发育记录, 即牙齿生长线, 主要可分为长周期生长线和短周期生长线。牙釉质是牙齿组织结构中最坚硬的部分, 是化石材料中保存最为完好的部分; 牙釉质微观结构在显微镜下也最易观察到, 因此更多的研究关注牙釉质生长线。牙釉质长周期生长线为芮氏线, 短周期生长线为釉柱横纹。釉柱横纹最早是由 Retzius 于 1837 年发现并描述^[17], 在透射光下他发现釉柱被一系列的小横线分成很多份。1964 年, Boyde^[19] 初次引入扫描电镜观察釉质微结构。在扫描电镜下清晰可见垂直于釉柱长轴的规律性间隔横纹 - 釉柱横纹, 并且从内层的釉质 - 齿质交界面到外表面, 釉柱横纹长度呈增长趋势。在 20 世纪初期 Asper^[20] 和 Gysi^[21] 就发现人类釉柱横纹周期大约为一天。1989 年 Boyde 确认人^[22] 的釉柱横纹周期大约为 24 小时。作为日周期线的釉柱横纹, 其长度即为牙釉质日分泌率, 代表釉质形成的速率, 是计算牙尖釉质形成时间的关键, 由此才能精确估算牙冠形成时间和牙齿萌出时间, 从而进一步用于推断未成年死亡个体的年龄等。Bromage 和 Dean^[23] 即利用牙齿生长线推测早期人科未成年个体牙冠形成时间及个体死亡年龄, 并发现早期人科发育模式与现生猿较相似。牙齿萌出时间与一些生活历史变量密切相关, 如断奶年龄、性成熟的年龄、雌性第一次生育的年龄等, 较快的牙齿生长发育速率反映个体较快的生活历史节奏。如古猿以及早期化石人属的第二臼齿齿龈萌出时间早于现代人, 表明它们个体发育及生活历史模式快于现代人, 与现生猿类可能更为相似的。Beyon^[24] 等人还发现, 不同种类的灵长类釉质日分泌率从牙本质尖部釉质 - 齿质交界面到牙尖釉质的增长趋势不同: 现代人在釉质最外面三分之一的部分釉质日分泌率增长速度突然增快; 黑猩猩釉质日分泌率增长速度开始很快, 然后逐渐慢下来, 在靠近表面釉质的部分又突然增快速度; 猩猩釉质日分泌率是缓慢增加; 原康修尔猿釉质日分泌率则一直保持一个较为稳定的较快的速率, 在接近表面釉质的部分突然明显增快。

关于猩猩釉质日分泌率的研究不多, 除了以上提到的 Beyon 等的研究外, Dean 曾经^[25] 比较了现生猩猩、黑猩猩和现代人的牙尖釉质日分泌率, 发现现生猩猩牙尖釉质平均日分泌率快于现代人与黑猩猩, 而且现代人和黑猩猩牙尖外部釉质日分泌率突然明显增快, 但猩猩靠近牙釉质表面的牙尖釉质日分泌增长趋势缓慢, 甚至稍有减慢。2016 年, Smith 比较研究了现生以及化石猩猩牙齿生长发育特征, 发现化石猩猩的牙尖釉质日分泌率要稍快于现生猩猩^[26], 她使用的化石猩猩牙齿标本主要来自于苏门答腊、越南和我国广西柳州的甘前岩以及药铺 (尽管她文中总共使用的化石猩猩牙齿标本有 21 颗, 但用于计算牙尖釉质日分泌率的只有 10 个臼齿尖)。本文研究广西化石猩猩牙尖釉质日分泌率, 分析讨论广西化石猩猩釉质日分泌率与现生大猿、现代人的差异, 以期为猩猩的演化、分类等复杂问题, 提供一些证据和线索。

1 材料与amp;方法

1.1 研究材料

本文研究的猩猩牙齿化石材料来自于中国科学院古脊椎动物与古人类研究所（主要为该单位在 20 世纪 50-60 在广西进行野外探查时所得）。本研究选取了共 46 颗齿冠保存完整、没有或只有轻微磨耗的猩猩牙齿化石（32 颗白齿，14 颗前白齿）。详细情况见表 1。

1.2 研究方法

制作牙齿唇舌径纵向切片^[27]（通过近中两个牙尖）。为保证切片正好通过牙尖与齿质角（dentine horn），在包埋牙齿前用记号笔在牙尖处做好标记，切片时不用正好通过两个牙尖，要稍靠前并保证切面大概垂直于牙颈边缘将牙齿剖开，然后将保有牙尖记号的那半牙齿的剖面磨平到正好通过牙尖，抛光，粘片。然后稍靠牙尖标记后并保证切面大概垂直于牙颈边缘切成牙齿薄片，然后将薄片剖面磨平至正好通过牙尖并抛光，最后得到约

表 1 本研究所使用化石猩猩牙齿材料
Tab.1 Fossil orangutan teeth examined in the current study

编号	齿种	地点	地质年代	编号	齿种	地点	地质年代
lz01	R-M ₁	广西药材仓库	—	lz19	L-M ¹	广西药材仓库	—
lz02	R-M ₁	广西药材仓库	—	lz20	R-M ¹	广西药材仓库	—
lz03	R-M ₁	广西药材仓库	—	lz21	L-M ¹	广西药材仓库	—
lz04	R-M ₁	广西药材仓库	—	5657-294	L-M ³	大新黑洞	Q ₂ ¹
lz05	R-M ₁	广西药材仓库	—	lz22	R-M ³	广西药材仓库	—
lz06	R-M ₁	广西药材仓库	—	lz23	L-M ³	广西药材仓库	—
lz07	R-M ₂	广西药材仓库	—	lz24	L-M ³	广西药材仓库	—
lz08	L-M ₂	广西药材仓库	—	lz25	L-M ³	广西药材仓库	—
lz09	R-M ₂	广西药材仓库	—	lz26	L-M ³	广西药材仓库	—
lz11	L-M ₂	广西药材仓库	—	5638-81	R-P ³	柳州供销社药材仓库	—
lz12	R-M ₂	广西药材仓库	—	5638-132	R-P ³	柳州供销社药材仓库	—
lz28	L-M ₂	广西药材仓库	—	5649-139	R-P ³	柳州供销社药材仓库	—
57101-332	L-M ₂	柳州供销社药材仓库	—	5638-78	R-P ⁴	柳州供销社药材仓库	—
5638-305	R-M ₃	柳州供销社药材仓库	—	5638-79	L-P ⁴	柳州供销社药材仓库	—
lz10	R-M ₃	药铺	—	57101-137	L-P ⁴	柳州供销社药材仓库	—
lz13	L-M ₃	广西药材仓库	—	5638-240	R-P ⁴	柳州供销社药材仓库	—
lz14	L-M ¹	广西药材仓库	—	5638-100	R-P ₃	柳州供销社药材仓库	—
lz15	L-M ¹	广西药材仓库	—	5701-131	L-P ₃	南宁供销合作社	—
lz16	L-M ¹	广西药材仓库	—	5711-43	R-P ₃	柳州市药材公司	—
lz17	L-M ¹	广西药材仓库	—	57101-125	L-P ₄	柳州供销社药材仓库	—
5657-388	L-M ¹	柳州供销社药材仓库	Q ₂ ¹	5638-172	R-P ₄	柳州供销社药材仓库	—
5638-155	L-M ¹	柳州供销社药材仓库	—	5601-128	L-P ₄	南宁供销合作社	—
lz18	L-M ¹	广西药材仓库	—	57101-122	R-P ₄	柳州供销社药材仓库	—

100-120 μm 的牙齿组织学切片。

每颗牙齿均选取颊侧尖作为观察测量的牙尖。将牙尖部釉质分为内、中、外三个部分（见图 1），偏光显微镜（Leica DMRX）200 $\times$ 镜下在每个部分选取六个区域测量釉柱横纹长度。200 $\times$ 镜下拍摄的照片在电脑上选取釉柱横纹清晰的区域，每个区域数 31 条连续釉柱横纹，利用 AutoCAD 软件测量第 1 条和第 31 条之间的直线距离长度，此为相对长度，该长度经由比例尺（拍摄显微镜照片时会附带比例尺）换算成绝对长度（结果保留两位小数点，单位为 μm ）后除以 30 即记为该区域的牙尖釉质日分泌率，每个区域连续数三遍，测量三遍，三次结果误差在 5% 以内认为有效结果，取三次结果平均值作为该区域最终的牙尖釉质日分泌率。以此方法，计算测量出六个区域各个的釉质日分泌率，最终取六个区域的平均值作为每一部分釉质（牙尖釉质内部，牙尖釉质中部，牙尖釉质外部）的日分泌率；再取内、中、外三个部分釉质日分泌率的平均值作为整颗牙齿的釉质日分泌率。

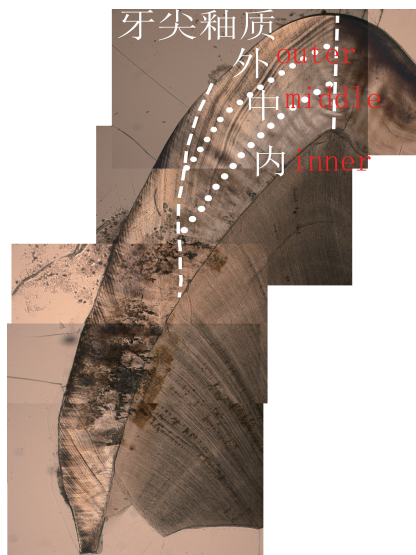


图 1 牙尖釉质三个分区
Fig.1 three regions of cuspal enamel
(Iz12, 原尖, protoconid, 50 $\times$)

2 结果与讨论

2.1 广西化石猩猩釉质日分泌率

广西化石猩猩白齿、前白齿牙尖釉质日分泌率详细数据见表 2。

本研究中广西化石猩猩白齿与前白齿牙尖釉质日分泌率范围大约在 2.32-6.88 $\mu\text{m}/\text{d}$ 之间，平均值约为 4.61 $\mu\text{m}/\text{d}$ 。从牙尖内部到表面，釉质日分泌率明显增加 (Jonckheere-Terpstra test, $P < 0.001$)。经统计分析发现广西化石猩猩白齿及前白齿釉质日分泌率差异无统计学意义（独立样本 t 检验, $t = 0.741$, $P = 0.551$ ）。Beynon 等也曾发现现代人以及现生大猿前白齿和白齿釉质日分泌率无显著性差异^[29]。广西化石猩猩不同齿型牙尖釉质日分泌率详细情况见表 3，就牙尖釉质日分泌率而言，广西化石猩猩上下前白齿之间（独立样本 t 检验, $t = 1.162$, $P = 0.254$ ）、上下白齿之间牙尖釉质日分泌率差异无显著性意义（独立样本 t 检验, $t = 0.342$, $P = 0.738$ ）；白齿（单因素方差分析, $F = 0.047$, $P = 0.955$ ）和前白齿（单因素方差分析, $F = 0.939$, $P = 0.352$ ），不同次序牙尖釉质日分泌率差异也无显著性意义。

2.2 广西化石猩猩牙釉质日分泌率与现生以及化石猿类和人类的比较

Dean^[30] 曾经比较过黑猩猩、猩猩和现代人的牙尖釉质平均日分泌率，分别为 4.0 $\mu\text{m}/\text{d}$ (2.6-5.8 $\mu\text{m}/\text{d}$)、4.4 $\mu\text{m}/\text{d}$ (2.7-5.4 $\mu\text{m}/\text{d}$) 和 4.0 $\mu\text{m}/\text{d}$ (2.5-6.4 $\mu\text{m}/\text{d}$)。与 Dean 研究结果相比，广西化石猩猩牙尖釉质日分泌率高于现代人、黑猩猩和现生猩猩。与 Smith^[26] 研究的现生

表 2 广西化石猩猩牙尖釉质日分泌率 ($\mu\text{m}/\text{d}$)Tab.2 Cuspal enamel daily secretion rates of fossil Orangutan from Guangxi($\mu\text{m}/\text{d}$)

标本编号	齿种	内	中	外	平均
lz01	R-M ₁	3.38	4.66	6.21	4.75
lz02	R-M ₁	3.11	4.82	5.91	4.62
lz03	R-M ₁	3.31	4.78	6.36	4.82
lz04	R-M ₁	3.07	4.78	6.01	4.62
lz05	R-M ₁	3.28	4.48	5.62	4.46
lz06	R-M ₁	3.65	4.92	6.03	4.87
lz07	R-M ₂	3.09	4.24	5.98	4.44
lz08	L-M ₂	3.26	4.45	6.05	4.58
lz09	R-M ₂	3.50	4.73	6.10	4.78
lz11	L-M ₂	3.15	5.05	5.44	4.55
lz12	R-M ₂	3.18	4.80	5.81	4.60
lz28	L-M ₂	3.20	4.61	5.83	4.54
57101-332	L-M ₂	3.56	4.74	6.04	4.78
5638-305	R-M ₃	3.26	4.56	6.16	4.66
lz10	R-M ₃	3.32	4.60	5.99	4.63
lz13	L-M ₃	3.45	4.58	5.99	4.67
lz14	L-M ¹	2.92	4.30	5.31	4.18
lz15	L-M ¹	3.47	4.82	5.80	4.70
lz16	L-M ¹	3.44	4.72	5.90	4.69
lz17	L-M ¹	3.24	4.32	5.47	4.34
5657-388	L-M ¹	3.35	4.72	6.10	4.73
5638-155	L-M ¹	3.36	4.78	6.08	4.74
lz18	L-M ¹	3.43	4.50	5.90	4.61
lz19	L-M ¹	3.30	4.74	5.90	4.65
lz20	R-M ¹	3.23	4.70	5.82	4.58
lz21	L-M ¹	3.17	4.73	5.60	4.50
5657-294	L-M ³	3.35	5.02	5.79	4.72
lz22	R-M ³	3.45	4.73	5.60	4.59
lz23	L-M ³	3.17	4.54	5.80	4.50
lz24	L-M ³	3.41	4.61	5.48	4.50
lz25	L-M ³	3.15	4.80	6.13	4.69
lz26	L-M ³	2.96	4.89	6.31	4.72
5638-81	R-P ³	2.99	4.61	5.78	4.46
5638-132	R-P ³	3.37	4.83	5.97	4.72
5649-139	R-P ³	3.22	4.54	5.86	4.54
5638-78	R-P ⁴	3.20	4.70	5.80	4.57
5638-79	L-P ⁴	3.08	4.93	6.17	4.73

续表 2 广西化石猩猩牙尖釉质日分泌率

Tab.2 Cuspal enamel daily secretion rates of fossil Orangutan from Guangxi($\mu\text{m}/\text{d}$) (continued)

标本编号	齿种	内	中	外	平均
57101-137	L-P ⁴	3.01	4.61	5.56	4.39
5638-240	R-P ⁴	3.33	4.49	5.99	4.60
5638-100	R-P ₃	2.82	4.83	5.81	4.49
5701-131	L-P ₃	3.22	4.90	5.74	4.62
5711-43	R-P ₃	3.13	4.47	5.73	4.44
57101-125	L-P ₄	3.11	4.84	5.92	4.62
5638-172	R-P ₄	3.57	5.00	6.10	4.89
5601-128	L-P ₄	3.09	4.57	5.75	4.47
57101-122	R-P ₄	3.19	4.76	6.03	4.66

表 3 广西化石猩猩不同齿型牙尖釉质日分泌率

Tab.3 Cuspal enamel daily secretion rates of different teeth types of fossil Orangutan from Guangxi($\mu\text{m}/\text{d}$)

齿种	N	内	中	外	平均	范围
M1	5	3.28	4.58	5.72	4.53	2.92-6.1
M2	5	3.3	4.69	5.86	4.62	3.17-5.9
M3	6	3.25	4.77	5.85	4.62	2.96-6.31
P3	3	3.19	4.66	5.87	4.57	2.99-5.97
P4	4	3.1	4.75	5.84	4.56	3.01-6.17
M1	6	3.3	4.74	6.02	4.69	3.07-6.36
M2	7	3.28	4.66	5.89	4.61	3.09-6.10
M3	3	3.34	4.58	6.05	4.65	3.26-6.16
P3	3	3.06	4.73	5.76	4.52	2.82-5.81
P4	4	3.26	4.73	5.96	4.65	3.09-6.10

表 4 广西化石猩猩釉质日分泌率与现生以及化石猿类和人类的比较

Tab.4 Comparison of daily teeth enamel secretion rate in Guangxi orangutan with that of modern apes and modern human ($\mu\text{m}/\text{d}$)

种名	N	内	中	外	平均
广西化石猩猩 (<i>Pongo</i> sp)	32*	3.25	4.68	5.89	4.61
<i>Living Pongo</i> [26]	53	3.23	4.08	4.52	3.94
<i>Fossil Pongo</i> [26]	10	3.60	4.35	4.60	4.19
<i>Pan troglodyte</i> [29]	69	3.62	4.28	4.61	4.17
<i>Pan troglodyte</i> [25]	1		2.60-5.80		4.0
<i>Pongo pygmeaus</i> [25]	1		2.70-5.40		4.40
<i>Homo sapiens</i> [25]	1		2.50-6.40		4.00
<i>Homo sapiens</i> [30]	10	2.80	4.50	5.20	4.17
<i>Homo sapiens</i> [29]	21	2.55	4.34	5.45	4.11
<i>Gorilla gorilla</i> [26]	9	3.1	4.14	4.7	3.98

* 表格中大部分数据均为白齿牙尖釉质日分泌率, 因此本表格中使用的是 32 颗白齿的釉质日分泌率。

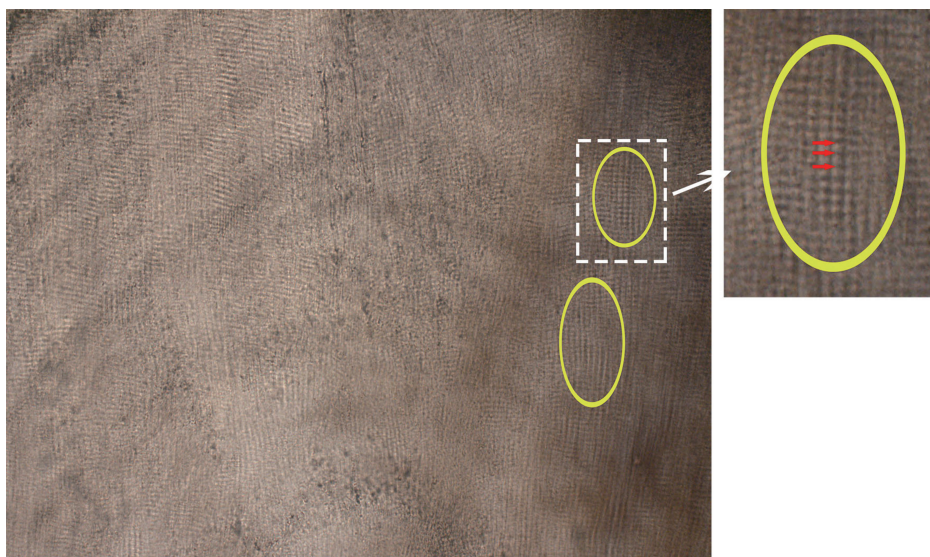


图 2 Iz12 原尖中部牙尖釉质

Fig.2 Middle cuspal enamel of protoconid of Iz12

黄色椭圆形为选取测量牙尖釉质日分泌率区域, 红色箭头所示为釉柱横纹, 200× (The yellow oval areas are chosen to measure the daily secretion rate of cuspal enamel, the red arrows show cross-striation, 200×)

猩猩以及 10 个化石猩猩牙尖相比, 本文中的化石猩猩牙尖釉质日分泌率大于现生猩猩以及 10 个化石猩猩牙尖。分析本文中的广西化石猩猩牙尖釉质日分泌率大于 Smith 研究的化石猩猩牙齿的原因可能是 Smith 研究的化石猩猩牙齿除开其中 2 颗来自于中国药铺的猩猩牙齿地质年代可能是中更新世外, 其余的牙齿年代几乎都是晚更新世, 而本研究中的化石猩猩推测其年代差不多是中更新世, Smith 推测化石猩猩在更新世牙齿有一个逐渐退化缩小的趋势^[26], 体现在釉质和齿质都有所损失。此外, 本研究的广西化石猩猩釉质日分泌率和 Smith 研究的化石猩猩牙齿有所不同似乎也暗示中国的化石猩猩与印尼、越南的化石猩猩可能有所区别。

与 Smith^[29] 研究的黑猩猩和现代人牙尖釉质日分泌率相比, 广西化石猩猩牙尖内、中、外以及平均釉质日分泌率均高于现代人。但现代人外部釉质日分泌率有一个值 $6.4\mu\text{m}/\text{d}$ ^[25], 与广西化石猩猩最高外部釉质日分泌率值 ($6.36\mu\text{m}/\text{d}$) 十分接近。广西化石猩猩牙尖内部釉质日分泌率低于黑猩猩 ($P<0.001$), 但中间和外部釉质日分泌率高于黑猩猩 ($P<0.001$), 尤其是牙尖外部釉质日分泌率差异较大, 总的牙尖平均釉质日分泌高于黑猩猩。广西化石猩猩牙尖内部釉质日分泌率低于大猩猩, 但牙尖中间、外部釉质平均日分泌率均高于大猩猩。从表 4 可以看出在广西化石猩猩、现生大猿和现代人中, 牙尖内部釉质日分泌率现代人最低; 黑猩猩牙尖釉质平均日分泌率与现代人最为接近, 速率较低, 其次是现生猩猩、广西化石猩猩, 大猩猩釉质日分泌率最低。

从图 2 (因 Dean 研究的现生猩猩牙尖釉质日分泌率仅来自于了一颗牙齿, 因此绘制图 2 现生猩猩的数据来自于 Smith 的研究^[26]) 看出, 在现生大猿和现代人中, 现代人和广西化石猩猩牙尖釉质日分泌速率从牙尖内部釉质到牙尖中间釉质、再从牙尖中间釉质到牙尖外部釉质都有明显提高。而现生猩猩、黑猩猩、大猩猩和 Smith 研究的化石猩猩牙尖釉质

日分泌率从釉质内部到中间有一个较为明显的增长趋势,而从釉质中间到外部增长趋势明显减缓。从图 3 看来,现生大猿牙尖釉质日分泌率从内到外的变化趋势非常相近,而与现代人区别较大,它们之间牙尖釉质日分泌率的亲疏关系看来似乎与它们之间的亲缘关系有些联系。有趣的是,广西化石猩猩牙尖釉质日分泌率从内到外的变化趋势与现生猩猩相去甚远,反而与现代人更为接近。而 Smith 研究的化石猩猩牙尖釉质日分泌率从内到外变化趋势则介于现生猩猩与广西化石猩猩二者之间。

综上所述,广西化石猩猩釉质日分泌率变异范围与黑猩猩、现生猩猩和现代人大部分重叠,但总体上广西化石猩猩牙尖釉质平均日分泌率高于现生大猿和现代人,也高于 Smith 研究的化石猩猩。广西化石猩猩牙尖釉质日分泌率变化趋势与现代人较为相近,与现生大猿差异最大。广西化石猩猩平均牙尖釉质日分泌率大于现生猩猩以及稍晚一点的化石猩猩(主要来自于印尼和越南),而且变化趋势也与后两者有所不同,但仅凭此一点还不能轻率地下结论认为中国广西化石猩猩与现生猩猩以及晚更新世印尼和越南的化石猩猩属于不同的种类,只能说明更新世以来,猩猩的牙釉质日分泌率有一个减慢的趋势,猩猩牙齿确实发生了一些变化。Bromage 和 Dean 曾指出釉质分泌率、芮氏线周期、釉面横纹分布及釉质厚度、牙冠形成时间等特征的联合可能很好地分辨相近亲缘类属间的关系。笔者已发表关于广西化石猩猩芮氏线周期^[27]、前部牙齿釉面横纹分布以及牙冠形成时间^[31]、釉质厚度^[32]等的文章,发现广西化石猩猩芮氏线周期与现生猩猩相近,而前部牙齿釉面横纹数目以及牙冠形成时间均大于现生猩猩,釉质厚度也要大于现生猩猩。待进一步详细研究广西化石猩猩牙冠形成时间、釉质齿质交界形态等其他牙齿生长发育参数或特征后,在较为完善的生长发育特征基础上综合分析广西化石猩猩的分类归属问题才可能得出正确合理的解释。

致谢:感谢中国科学院古脊椎动物与古人类研究所提供了化石标本及制作牙齿学切片的实验室场所。谨以此文恭祝吴新智先生九十华诞!

参考文献

- [1] Schwartz JH. The Red Ape [M]. Boulder: Westview press, 2005: 6-8
- [2] Xu X, Arnason U. The mitochondrial DNA molecule of Sumatran orangutan and a molecular proposal for two (Bornean and Sumatran) species of orangutan[J]. Journal of molecular evolution, 1996, 43: 431-437
- [3] Goossens B, Chikhi L, Mohd FJ, et al. Taxonomy, geographic variation and population genetics of Bornean and Sumatran orangutan[A]. In: Wich SA, Atmoko SSU, Setia TM, et al. (Eds.), Orangutans e Geographic Variation in Behavioral Ecology and Conservation[M]. New York: Oxford University Press, 2009: 1-14

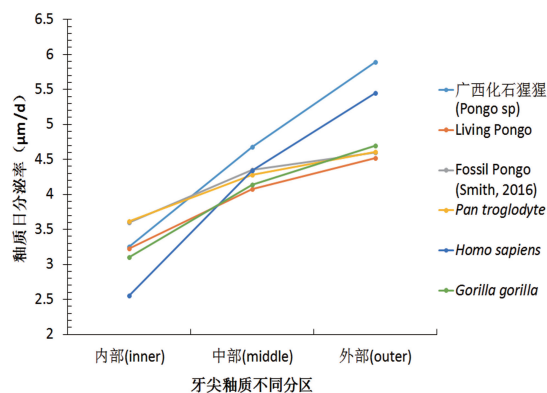


图 3 广西化石猩猩牙尖釉质日分泌率与现生大猿和现代人的比较

Fig.3 Comparison of daily teeth enamel secretion rate in Guangxi orangutan with that of modern apes and modern human

- [4] Nater A, Mattle-Greminger MP, Nurcahyo A, et al. Morphometric, Behavioral, and Genomic Evidence for a New Orangutan Species[J]. *Current Biology*, 2017, 27(22): 3487-3498
- [5] Pei WC. Fossil mammals from the Guangxi caves[J]. *Bulletin of the Geological Society of China*, 1935, 14: 413-435
- [6] 王翠斌, 赵凌霄, 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: 192-200
- [7] 赵凌霄, 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: 2920-2926
- [8] Tshen LT. Biogeographic distribution and metric dental variation of fossil and living orangutans (*Pongo* spp.)[J]. *Primates*, 2016, 57: 39-50
- [9] Harrison T, Jin CZ, Zhang YQ, et al. Fossil *Pongo* from the Early Pleistocene Gigantopithecus fauna of Chongzuo, Guangxi, southern China[J]. *Quaternary International*, 2014, 354: 59-67
- [10] Hooijer DA. Prehistoric teeth of man and of the orang utan from central Sumatra, with notes on the fossil orang utan from Java and southern China[J]. *Zool. Meded. Leiden*, 1948, 29: 175-301
- [11] 张银运, 王令红, 董兴仁, 等. 广西巴马发现巨猿牙齿化石 [J]. *古脊椎动物与古人类*, 1975, 13: 148-153
- [12] 张镇洪, 宋方义, 赖林生, 等. 广东曲江罗坑动物群初步研究 [A]. 广东省博物馆 (编). 纪念马坝人化石发现三十周年文集 [M]. 北京: 文物出版社, 1988: 54-64
- [13] Kahlke HD. A review of the Pleistocene history of the orang-utan (*Pongo* Lacepede 1799)[J]. *Asian Perspectives*, 1972, xv: 5-12
- [14] 顾玉珉, 黄万波, 宋方义等. 两广部分地区猩猩化石的研究 [J]. *人类学学报*, 1987, 6: 272-283
- [15] 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
- [16] Wang CB, Zhao LX, Jin CZ, et al. New discovery of Early Pleistocene orangutan fossils from Sanhe Cave in Chongzuo, Guangxi, southern China[J]. *Quaternary International*, 2014, 354: 68-74
- [17] Retzius A. Bemerkungen uber den innern Bau der Zahne, mit besonderer Rucksicht auf den im Zahnknochen vorkommenden Rohrenbau[A]. In: Muller J (ed.). *Archiv fur Anatomie, Physiologie und Wissenschaftliche Medicin, in Verbindung mit Gelehrten*[M]. Berlin: Verlag von W. Thome, 1837: 486-566
- [18] Owen R. Odontography: Or a treatise on the comparative anatomy of the teeth: Their physiological relations, mode of development and microscopic structure in the vertebrate animals, Vol.1-2. London: Bailliere, 1840-1845
- [19] Boyde A. The Structure and Development of Mammalian Enamel[D]. PhD Dissertation, London Hospital Medical College, London, 1964
- [20] Asper H. Uber die "Braune Retzius" sche parallelstreifung im schmelz der menschlichen zahne, schweiz[J]. *Vierteljahrschrift Zahnheilk*, 1916, 26: 277-314
- [21] Gysi A. Metabolism in adult enamel[J]. *Dental Digest*, 1931, 37: 661-668
- [22] Boyde A. Enamel[A]. In: Oksche A, Vollrath L (eds.). *Handbook of Microscopic Anatomy*[M]. Vol.6: Teeth. Berlin: Springer-Verlag, 1989: 309-473
- [23] Bromage, TG, Dean MC. Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids[J]. *Nature*, 1985, 317: 525-527
- [24] 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: 16-209
- [25] Dean MC. A comparative study of cross-striation spacings in cuspal enamel and of four methods of estimating the time taken to grow molar cuspal enamel in Pan, Pongo, and Homo[J]. *Journal of Human Evolution*, 1998, 35: 449-462
- [26] Smith TM. Dental development in living and fossil orangutans[J]. *Journal of Human Evolution*, 2016, 94: 92-105
- [27] 胡荣, 赵凌霄, 吴新智. 华南化石猩猩牙齿的芮氏线生长周期 [J]. *科学通报*, 2012, 57: 448-425
- [28] Beynon AD, Dean MC, Reid DJ. Histological study on the chronology of the developing dentition in gorilla and orangutan[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 1991, 86: 189-203
- [29] Smith TM, Reid DJ, Dean MC, et al. New perspectives on chimpanzee and human molar crown development[A]. In: Bailey SE, Hublin JJ(eds.). *Dental Perspectives on Human Evolution*[M]. Berlin: Springer, 2007: 177-192
- [30] Lacruz RS, Bromage TG. Appositional enamel growth in molars of South African fossil hominids[J]. *Journal of Anatomy*, 2006, 209: 13-20
- [31] 胡荣, 赵凌霄. 华南化石猩猩前部牙齿釉面横纹与牙冠形成时间研究 [J]. *人类学学报*, 2012, 31(4): 381-380
- [32] 胡荣, 赵凌霄. 广西化石猩猩牙齿釉质厚度研究 [J]. *人类学学报*, 2015, 34(3): 404-416