

步氏巨猿牙齿大小上的变异性 和南方古猿类食性假说

张 银 运

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 步氏巨猿；牙齿；南方古猿类；食性假说

内 容 提 要

步氏巨猿牙齿大小上的变异性表明，在柳城巨猿洞局部地区的堆积中可能有少量时代稍晚的巨猿牙齿标本。晚期步氏巨猿与早期的相比，后部齿显著增大而前部齿则无显著差异。从步氏巨猿牙齿在大小上的演化趋势来看，南非南方古猿类中的纤细类与粗壮类之间在齿列比例上的不同不一定意味着其食性上有大的差异，纤细类与粗壮类也未必有“属”这一分类级别的差异。

近十多年来，我国南方洞穴动物群的研究工作有不小进展，人们认识到我国南方与巨猿共生的化石群“至少可划分为广西柳城巨猿洞和湖北建始高坪以及广西大新、武鸣三个不同的动物群”（韩德芬等，1975）。柳城巨猿动物群代表早更新世的早期阶段，湖北建始高坪巨猿动物群的时代为早更新世晚期，大新、武鸣、巴马这几个含巨猿化石的动物群则是中更新世早期（韩德芬，1982）。同时，也认识到并接受了这样一个事实：与柳城巨猿洞的巨猿牙齿相比较，时代较晚的巨猿牙齿在尺寸上稍大些（张银运等，1973；张银运等，1975；许春华等，1974）。因此，巨猿牙齿从其尺寸大小上来看，在某种程度上有助于地质时代的鉴定或动物群的区分。

步氏巨猿牙齿化石绝大部分出自柳城巨猿洞。Delson (1977) 根据 Eckhardt (1973) 所整理的统计数据，认为柳城巨猿牙齿测量值有较大的变异系数，从而对柳城巨猿牙齿材料的同质性提出疑问。柳城巨猿洞断断续续被发掘了六年之久。发掘结果表明，洞内化石的来源比最初所知道的要复杂。

因此，我们面临的一个任务就是对时代上较早的和较晚的步氏巨猿牙齿大小上的变异情况作进一步的了解。

由于巨猿化石材料的不齐全和目前学术界已发觉到对以往区分人科和猿科的一些“明显”的形态学上的标准要持更谨慎的态度，巨猿在灵长类中确切的系统位置看来一时还难以定论。但巨猿确实有许多特征表现出其与南方古猿类相近（吴汝康，1962）。特别是近期来，有不少人基于对巨猿化石的测量性特征的分析，认为巨猿与南方古猿类有较亲近的关系（Robinson, 1972; Eckhardt, 1973; Frayer, 1973; Gelvin, 1980）。因此，从巨猿牙齿变异性上所看到的现象有可能对南方古猿类的某些情况得到若干有启发性的理解。

一、材料和方法

本文所涉及的研究材料是我研究室收藏的步氏巨猿恒齿化石，可分为两组：早期步氏巨猿组和晚期步氏巨猿组。早期步氏巨猿组指的是出自柳城巨猿洞的能够代表早更新世早期阶段的巨猿牙齿化石，共 515 枚。晚期步氏巨猿组化石包括出自大新、武鸣、巴马和建始高坪洞穴堆积的巨猿化石，其时代较柳城巨猿洞的为晚，从早更新世晚期到中更新世早期或稍晚些。

此外，有一批出自两广各地的巨猿牙齿，但其确切产地不明。这批材料也被归入晚期组内，这主要是出于以下两点考虑：1. 据裴文中（1965）报道，1956 年至 1960 年在广西共调查了三百多个山洞，其中，能够被确定为有早更新世堆积物的只有柳城巨猿洞。这说明了在广西绝大部分的山洞从其堆积物来看，其时代都较柳城巨猿洞的为晚。广东的情况也大致如此；2. 多年的两广洞穴调查表明，洞口离附近地表不很高的山洞多是含晚于早更新世堆积物的山洞。正是这类山洞，往往是当地农民采集化石的场所。因此，这些确切产地不明的巨猿牙齿化石，其地质时代属于早更新世早期阶段的可能性不大。

另有一批产自鄂西，但确切产地也同样不详的巨猿牙齿。据许春华等（1974）报告，“与这些巨猿牙齿一起的各种动物化石，每一处都是华南习见的大熊猫-剑齿象（广义）的种类”，“因此，所有这些巨猿牙齿化石可能产自同一地质时代的地层”。看来，这批化石的地质时代不大可能比高坪巨猿化石的更古老些。因而，这批巨猿化石也被归入晚期组内。这样，晚期步氏巨猿组的牙齿例数总共为 180 枚。

为便于比较，在本文中巨猿的零星第一臼齿和第二臼齿分别处理。从舌面观，下第一臼齿的下后尖部往往稍长于舌面的其余部分；下第二臼齿的下后尖部则往往稍短于或略等于舌面的其余部分。这样的区分与保留在巨猿下颌骨上的臼齿的情况是相符合的。在猿类中，上第一臼齿齿冠的轮廓一般较近于正方形，而上第二臼齿则稍呈菱形。的确，巨猿零星的上第一、第二臼齿很难按这种标准来区分，但有另外两种类型，一类是齿冠轮廓后外角较不钝，次尖相对于后尖的位置较少移向远中方向；另一类是齿冠轮廓的后外角较钝，次尖相对于后尖的位置较多地移向远中方向。巨猿上臼齿的这两种类型可分别被认为是上第一臼齿和上第二臼齿。

为使测量误差尽可能地减小，全部标本由作者测量，严重磨耗的牙齿不在测量之列。齿冠长度和宽度的定义按 Robinson (1956)。差异显著性用 t 公式在 0.05 水平上测验。前部齿与第一臼齿的比例比较图的绘出方法按 Robinson (1972)。 χ^2 测验用 Yates 公式。

二、关于柳城巨猿洞巨猿化石的同质性

一批标本的测量性特征的变异系数过大，意味着这批标本的不纯。化石标本的不纯可能是由于这批标本有不同的年龄组成、有分类学上不同的成份、有明显的性别差异（如果标本是两性合并考虑的话）或有在地质时代上有若干早晚差别的成员等原因。就巨猿

恒齿化石而言，我们可以排除上述的第一个原因。

柳城巨猿牙齿化石大小上的变异性虽然较大，但与 *Pongo pygmaeus* 的相比较，这批标本作为一个单一的种还是可以接受的 (Zhang, 1982)。

长期以来，柳城巨猿洞的化石标本被作为单一的地质时代的标本来处理，因而柳城巨猿牙齿的较大的变异性只是被归因于有较显著的两性差异 (Zhang, 1982)。

柳城巨猿洞最初被认为有上下两个洞口(裴文中, 1957)。多年来的发掘范围至少长达 28 米，面积约 180 平方米 (顾玉珉, 1980)。在 1963 年度发掘时，还发现了离地表比巨猿洞更高的一个洞——鹤鹰洞也是与巨猿洞相联通的。这意味着巨猿洞内若干地区的化石可能还不止来自目前所看到的三个洞口，而这些洞或洞口的高程有一定的差别。

裴文中 (1965) 曾指出：“在现在发掘的洞穴的最深处，……，石钟乳‘盖板’较薄，而‘盖板’上又有一些斜坡堆积物，……可能是‘盖板’生成后，再由外面冲进的物质堆积起来的，但冲入的物质可能是由另外一个洞口或一个裂隙中进入的，与其它主要堆积物不是由同一洞口冲入的。由这种情况看来，很可能这石钟乳‘顶板’上的堆积物，属于较晚的另一个地质时期（如更新世中期）”。这个现象可以说明时代较晚的化石进入巨猿洞局部地区的可能性。

据顾玉珉 (1980) 提供的巨猿洞堆积物层序，洞内堆积物的顶部为石钟乳层，但“个别地方没有被石钟乳覆盖”，第 5 层“从 I 洞口往东、西侧支洞逐渐变薄而尖灭”。由此看来，整个洞内的含巨猿化石的第 4、3 层并不全由第 5、6 层所覆盖。如果注意到第 3 层“与上部第 4 层无明显界限”和第 3 层中“在 1958 年发掘部分靠近洞壁的堆积胶结坚硬而中间部分则很疏松”这些现象，那么我们还不能绝对排除在洞内局部地区少量的时代稍晚的化石混入含巨猿化石层的可能性。当然，这种可能性到底有多大，还有待于对巨猿洞的地质现象和全部化石材料的更进一步的研究。

感谢历年来柳城巨猿洞发掘工作的组织者和参加者，绝大部分巨猿牙齿化石都有洞内产出地区的记录。多数标本，共 515 枚牙齿，是采自 C 区；有 284 枚牙齿则分别采自洞内的 B、A、W、E、M 等区。从标本的数量和 C 区在洞内的部位来看，C 区的标本可以被认为是代表巨猿洞标本的主体。而且，从现有的线索来看，C 区标本也较可靠地代表柳城巨猿洞的地质时代。故本文将柳城巨猿牙齿化石分成 C 区组与非 C 区组来检验。这样的分组当然也是部分地顾及到统计处理上的可行性。

众所周知，早期与晚期的步氏巨猿牙齿在形态细节上尚未发现有明显的不同，只是在尺寸上，晚期的稍大些。如果这样一个简单化了的假设(即非 C 区组的标本没有较晚的成分)成立的话，则 C 区组牙齿与非 C 区组相应的牙齿在大小上无统计学意义的差异。反之，则可以怀疑这个假设。

表 1 和表 2 示这两组差异显著性测验的结果。如果因为门齿和犬齿的例数过少而不予考虑，则结果表明：非 C 区组的大部分牙齿在长度上、宽度上或面积上的平均值显得较 C 区组的相应值为大，呈显著差异的是 P^1 (长度、宽度和面积)、 M^2 (面积)、 P_4 (宽度和面积)、 M_2 (长度、宽度和面积)以及 M_3 (长度、宽度和面积)。这说明了这两组之间的差异不是偶然的。

图 1 示 C 区组和非 C 区组的 M_3 以长度和宽度为坐标的分布情况。可以看出，非 C 区

组的若干标本大出 C 区组标本的变异范围，即非 C 区组中由于有若干尺寸较大的标本的存在而造成了这两组之间的差异。

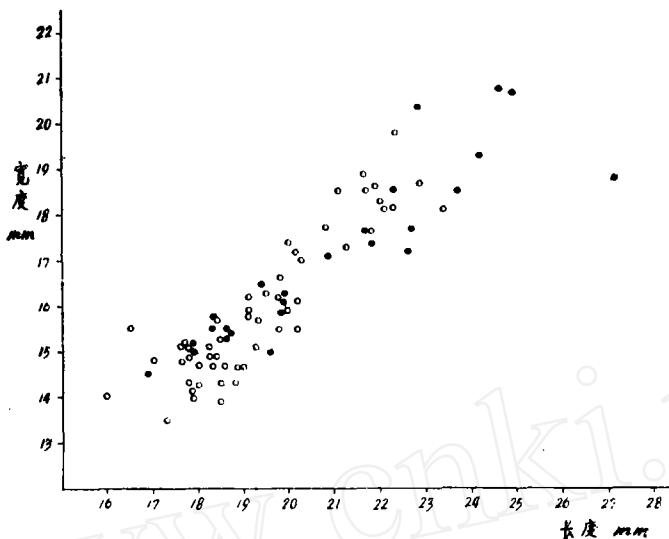


图 1 柳城巨猿洞 C 区组(○)与非 C 区组(●)巨猿 M_3 齿冠长与宽的双变量分布

Bivariate plot of $G. blacki M_3$ from Locus C (○) and Non-C Loci (●) in
Gigantopithecus Cave, Liucheng

C 区组与非 C 区组巨猿牙齿大小上的这种差异或许是由于在这两组中雌雄两性牙齿数目比例的不同所引起的。为说明这种可能性是否存在，现以 M_3 为例，将其再细分为雌、雄两组来考虑（雌、雄两组，即小型的、大型的两组，划分标准见：吴汝康，1962）。结果表明，无论是雌性的或是雄性的，非 C 区组的测量平均值都较 C 区组的为大，两组呈显著差异的有雌性 M_3 的宽度平均值（例数、平均值和标准差分别各为：9、15.3、0.36 与 31、14.8、0.63）、雄性 M_3 长度平均值（例数、平均值和标准差分别各为：16、22.5、2.12 与 25、21.0、1.16）和雄性 M_3 面积平均值（例数、平均值和标准差分别为：16、412.10、80.58 与 25、364.77、43.54）。因而，即使考虑到牙齿两性数目比例不同的因素，也同样显示出这两组之间的差异。

从非 C 区组中的 M_3 和 P^4 在洞内产出的地区来看，较多的是出自 1963 年度发掘区和 B 区。在还没有其它更加合理的解释之前，我们可以认为在柳城巨猿洞内的局部地区，例如，靠近目前洞口处的堆积中，可能有少量时代上稍晚的巨猿牙齿化石标本。

三、步氏巨猿牙齿大小上的演化趋势

如前所述，早期步氏巨猿与晚期步氏巨猿代表着地质时代上的一个先后顺序。我们取柳城巨猿洞 C 区组的巨猿牙齿作为早期步氏巨猿的代表，与晚期的对比则可显示出步氏巨猿牙齿的演化趋势。

由于巨猿牙齿在一般情况下难以被区分出是雌性的或是雄性的，而且，本文所用的早期或晚期的步氏巨猿牙齿材料，例数不算少，可被看作是随机样本，因此，在下述的早期与晚期步氏巨猿牙齿的比较中，雌、雄性牙齿被合并考虑。

从牙齿大小的平均值来看，晚期步氏巨猿牙齿的长、宽尺寸和面积一般显得较早期的相应值为大（表 1—3）。在上颌齿列中，除 M^3 的长度值外，其余后部齿的长度、宽

表 1 柳城巨猿洞巨猿上颌牙齿测量（单位：毫米）

		C 区组				非 C 区组				t
		平均值	变异范围	N	S. D.	平均值	变异范围	N	S. D.	
I^1	L	12.4	11.4—13.3	9	0.62	13.7	12.6—15.2	3	1.35	s
	B	12.6	11.3—14.1	5	1.08	14.8	13.0—16.6	2	2.55	n. s
	A	157.1	132.2—180.5	5	19.36	208.1	163.8—252.3	2	62.59	n. s
	L/B	98.4	90.8—103.5	5	4.79	94.3	91.6—96.9	2	3.78	n. s
I^2	L	8.6	8.1—8.9	3	0.46	8.7		1		
	B	12.0	11.0—13.1	3	1.06	11.4		1		
	A	103.6	89.1—116.6	3	13.80	99.2		1		
	L/B	72.3	67.9—75.4	3	3.91	76.3		1		
C^1	L	18.4	14.1—22.2	13	3.13	19.0	14.3—22.3	5	3.01	n. s
	B	15.9	13.4—19.7	12	1.72	16.7	13.9—19.2	5	2.14	n. s
	A	292.6	188.9—435.4	12	78.67	323.3	198.8—428.2	5	88.34	n. s
	L/B	113.7	102.1—133.7	12	10.72	113.6	102.9—119.0	5	6.43	n. s
P^3	L	14.7	12.2—17.2	37	1.17	14.3	12.5—16.3	16	1.27	n. s
	B	19.3	16.6—22.6	38	1.47	18.7	16.0—22.4	15	1.90	n. s
	A	282.6	214.7—388.7	36	40.32	269.9	211.3—365.1	15	48.73	n. s
	L/B	76.7	67.5—92.3	36	4.73	77.1	72.2—93.2	15	5.22	n. s
P^4	L	12.9	10.6—15.6	48	1.06	13.5	11.7—15.5	29	1.05	s
	B	18.9	17.0—22.1	47	1.25	19.9	16.8—22.9	29	1.51	s
	A	245.2	185.5—333.8	47	35.43	269.6	196.6—347.2	29	39.07	s
	L/B	68.6	60.6—75.4	47	3.33	67.9	60.9—74.3	29	3.75	n. s
M^1	L	18.7	15.7—22.8	40	1.79	18.2	15.4—21.9	34	1.71	n. s
	B	19.8	16.9—23.7	40	1.53	19.8	16.0—23.7	33	1.87	n. s
	A	372.0	265.3—533.3	40	63.17	363.7	246.4—521.8	33	67.78	n. s
	L/B	94.2	86.4—103.1	40	4.55	92.3	85.6—100.9	33	3.91	n. s
M^2	L	18.9	17.3—21.6	24	1.03	19.6	16.1—22.0	25	1.59	n. s
	B	19.2	16.8—21.9	24	1.08	20.0	17.4—22.4	25	1.58	n. s
	A	363.8	297.4—473.0	24	35.96	392.6	283.4—475.2	25	58.79	s
	L/B	98.6	87.6—109.6	24	5.35	97.9	88.8—106.2	25	5.05	n. s
M^3	L	17.8	14.6—21.0	74	1.85	17.9	14.8—22.5	39	1.78	n. s
	B	18.9	15.2—23.3	74	1.80	19.4	16.0—24.0	39	1.75	n. s
	A	339.5	241.7—454.9	73	62.87	350.1	244.8—540.0	39	63.23	n. s
	L/B	94.1	76.2—111.2	73	6.80	92.5	77.7—105.3	39	6.32	n. s

* s——有意义差异；n. s——无意义差异；L——长度；B——宽度；A——面积；L/B——长宽指数。
表 2、3 同此。

表 2 柳城巨猿洞巨猿下颌牙齿测量(单位: 毫米)

		C 区 组				非 C 区 组				t
		平均值	变异范围	N	S. D.	平均值	变异范围	N	S. D.	
I_1	L	7.3	6.8—7.6	3	0.44	7.1	6.9—7.3	3	0.21	
	B	9.1	8.4—9.6	3	0.62	9.7	9.1—10.5	3	0.71	
	A	66.6	57.1—72.0	3	8.24	69.5	62.8—76.7	3	6.94	
	L/B	80.3	78.1—81.7	3	1.89	73.5	69.5—75.8	3	3.43	
I_2	L	8.2	7.8—8.4	4	0.29					
	B	10.7	9.8—11.4	4	0.66					
	A	87.8	81.3—95.8	4	6.38					
	L/B	77.3	72.2—84.7	4	5.63					
C_1	L	12.9	9.1—15.0	9	2.21	12.3	10.7—13.8	3	1.55	n. s
	B	17.5	14.1—20.4	10	2.13	17.7	14.7—19.6	3	2.61	n. s
	A	229.2	128.3—298.5	9	61.77	219.3	157.3—270.5	3	57.36	n. s
	L/B	73.6	64.5—89.8	9	7.78	69.7	65.8—72.8	3	3.56	n. s
P_1	L	16.0	13.9—18.3	44	1.26	16.2	13.4—18.1	27	1.24	n. s
	B	16.1	13.2—20.5	44	1.71	16.8	14.0—19.0	27	1.25	n. s
	A	258.5	187.4—369.0	44	45.98	273.0	210.0—330.6	27	36.78	n. s
	L/B	99.9	87.5—110.0	44	6.01	96.7	79.8—108.5	27	6.45	s
P_4	L	15.2	12.1—17.7	59	1.48	15.9	12.7—17.8	24	1.39	n. s
	B	15.6	13.4—18.4	59	1.35	16.3	13.0—18.4	25	1.25	s
	A	238.1	174.2—308.0	59	40.96	259.6	179.4—318.3	24	40.08	s
	L/B	97.5	76.6—112.9	59	6.57	97.3	86.7—106.2	24	5.07	n. s
M_1	L	18.8	16.7—24.4	35	1.80	19.5	17.7—22.8	23	1.26	n. s
	B	16.1	13.7—21.6	35	1.78	16.4	13.5—20.5	22	1.33	n. s
	A	305.7	228.8—527.0	35	65.57	320.4	240.3—467.4	22	46.50	n. s
	L/B	117.0	106.1—126.4	35	4.43	119.1	111.2—131.9	22	5.61	n. s
M_2	L	20.0	16.6—24.4	27	1.84	21.3	17.3—24.3	17	1.96	s
	B	16.7	13.6—20.4	27	1.61	18.0	14.2—20.6	17	1.72	s
	A	336.5	225.8—497.8	27	62.19	387.4	245.7—486.0	17	68.88	s
	L/B	120.1	108.5—127.3	27	5.25	118.3	111.7—124.2	17	4.27	n. s
M_3	L	19.4	16.0—23.4	56	1.71	21.0	16.9—27.1	25	2.67	s
	B	16.0	13.5—19.7	56	1.57	17.2	14.5—21.8	25	2.06	s
	A	311.8	224.0—439.3	56	57.67	364.6	245.1—590.8	25	91.13	s
	L/B	121.9	106.5—133.1	56	5.41	122.2	111.8—131.4	25	5.05	n. s

度和面积值以及 M^3 的宽度和面积值,晚期组的都在统计上有意义地大于早期组的各相应值,而且,晚期组后部齿的相对长度都较早期组的为短;但前部齿的大小,如以面积来度量,则两组之间呈不显著差异。在下颌齿列中,情况大致与上颌齿列中所看到的类似,晚期组的后部齿,除 P_3 的长度值外,在长度、宽度和面积上均显著地大于早期组的各相应值;而前部齿,由于晚期组中无门齿标本,如从下犬齿的尺寸来看,同样显示出早期组与晚期组之间的差异是无意义的。但下颌后部齿的相对长度,除 P_3 和 M_2 的外,两组之间并无

表3 晚期步氏巨猿牙齿测量及其与早期步氏巨猿的t测验(单位:毫米)

		上 颌 牙					下 颌 牙				
		平均值	变异范围	N	S. D.	t	平均值	变异范围	N	S. D.	t
I1	L	12.9	11.1—14.1	4	1.30	n. s					
	B	13.0	11.4—14.9	3	1.78	n. s					
	A	166.8	126.5—210.1	3	41.86	n. s					
	L/B	98.4	94.6—103.2	3	4.36	n. s					
I2	L	11.0		1							
	B	11.5		1							
	A	126.5		1							
	L/B	95.7		1							
C	L	18.3	14.7—21.6	11	2.10	n. s	14.3	13.3—16.0	5	1.24	n. s
	B	17.5	14.5—20.0	11	1.91	s	19.6	18.9—20.4	5	0.65	n. s
	A	322.5	213.2—429.8	11	71.46	n. s	281.0	251.4—312.1	5	25.89	n. s
	L/B	104.4	101.4—108.9	11	2.55	s	73.1	67.8—84.2	5	6.89	n. s
P3	L	15.7	13.7—17.9	14	1.24	s	16.7	14.6—19.6	15	1.44	n. s
	B	21.3	18.6—24.1	14	1.80	s	18.1	15.6—20.8	15	1.58	s
	A	335.9	257.6—411.1	14	52.18	s	303.0	249.6—407.7	15	47.11	s
	L/B	73.5	68.4—79.2	14	3.33	s	93.0	82.8—108.7	15	8.17	s
P4	L	15.3	13.6—17.0	10	1.12	s	16.0	14.4—18.8	19	1.09	s
	B	23.1	20.7—26.2	10	1.73	s	16.8	14.6—19.8	19	1.34	s
	A	355.8	292.4—445.4	10	50.92	s	268.6	214.6—354.4	19	37.47	s
	L/B	66.2	62.2—69.6	10	2.75	s	95.5	87.1—103.7	19	5.22	n. s
M1	L	20.3	18.0—23.5	15	1.87	s	21.0	17.5—24.6	17	2.08	s
	B	22.5	19.6—25.7	15	1.79	s	18.0	14.3—21.3	17	2.21	s
	A	459.3	354.6—586.0	15	76.73	s	383.0	250.3—524.0	17	82.13	s
	L/B	90.2	85.9—97.5	15	3.54	s	117.1	105.9—126.7	17	5.71	n. s
M2	L	20.8	18.1—24.0	10	2.06	s	21.6	18.0—27.3	14	2.30	s
	B	23.1	19.6—27.8	10	2.90	s	18.8	15.3—23.4	14	2.52	s
	A	484.9	356.6—653.3	10	107.28	s	412.1	275.4—638.8	14	99.66	s
	L/B	90.7	84.5—99.0	10	4.76	s	115.2	107.2—124.2	14	5.62	s
M3	L	17.6	15.5—21.8	17	1.60	n. s	22.3	19.0—26.7	28	2.29	s
	B	21.2	17.6—25.6	17	2.76	s	18.5	14.9—22.5	28	1.90	s
	A	376.0	281.6—551.5	17	79.47	s	414.7	292.9—600.8	28	83.55	s
	L/B	83.6	68.8—95.3	17	7.09	s	120.9	108.1—133.6	28	6.65	n. s

著显差异¹⁾。

显然，早期与晚期步氏巨猿牙齿主要的差别表现在后部齿的大小上，它们之间在前部齿的大小上的差异并不显著。也就是说，在步氏巨猿演化过程中，后部齿明显地增大而前部齿在大小上基本保持不变。因而，早期与晚期步氏巨猿呈现出不同的前部齿与后部

1) 按古生物学上的惯例，在时代上有一定的先后顺序且在测量性特征上表现出有统计意义差异的两个群体可以在分类上被区分开来。如遵从现生生物分类上的75%准则，早期与晚期步氏巨猿P⁴宽度值的差异系数为1.44，高于1.28，也可以被认为有亚种水平的差异。但考虑到在早期与晚期步氏巨猿之间我们所知道的是一个大概的时间上的间隔，故暂不予以正式的亚种名。

齿的比例,即晚期步氏巨猿有较小的前部齿或较大的后部齿。

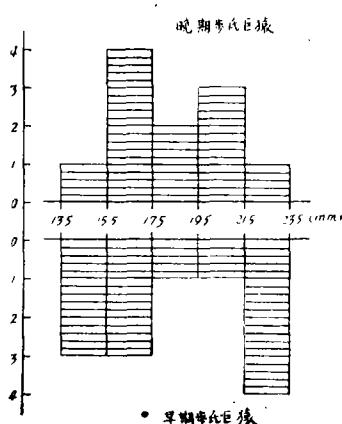


图 2 步氏巨猿上犬齿长度分布频率

Frequency distribution of maxillary canine length of *G. blacki*

巨猿犬齿在大小上有明显的性别差异,特别在犬齿样本不够大的情况下,如果在所比较的两组之间雌雄犬齿例数的比例有大的不同的话,则会影响到我们所得到的结论的真实性。图 2 示所比较的两组的上犬齿长度分布频率,可以看出,都呈双峰态,且两组的雌性犬齿与雄性犬齿例数的比例也大致相同。因而,我们目前所拥有的上齿列标本可以较好地反映出步氏巨猿前部齿与后部齿(或犬齿与犬齿后各齿)之间的比例及其演化情况。

从咀嚼器机能角度来说,晚期步氏巨猿牙齿有更加强大的磨、压能力。早期与晚期步氏巨猿的这种机能上的差别反映了它们之间可能有环境—食物成份上的不同,或者,可能有摄食量上的不同,即晚期步氏巨猿的身材较早期的为大,需要更多的食量维持生存,而由于异速生长,其前部齿并不明显地增大。

近些年来,对我国南方第四纪哺乳动物群的研究表明,“在第四纪期间,我国南方地区自然环境较为稳定”(计宏祥,1982),“只是到了晚更新世之末,欧亚大陆北部大陆冰川的扩大,影响了秦岭以南的气候”(黄万波,1979),巴马巨猿动物群“所反映的自然景观,同柳城及高坪巨猿动物群相仿”(计宏祥,1982)。从这些动物群所反映出来的自然环境虽然不能完全肯定巨猿的食性,但可以向我们提示早期与晚期步氏巨猿的食物来源有可能差别不大。

为了探讨南方古猿类的食性,近来有不少人对牙釉的微细破损和擦痕作了研究,崩痕就是其中之一。牙齿的崩痕(chip)指的是牙齿在行使咀嚼功能时釉质的小块剥落。有人认为南方古猿类崩痕的产生是因为在其食物中夹带有砂粒的缘故,也有人认为是啃咬骨头的结果。看来,食物中坚硬物的存在应是造成牙齿崩痕的一个重要原因。

如果沿用 Wallace (1975) 的方法来检验步氏巨猿零星牙齿的话,则在总共 471 枚早期步氏巨猿牙齿中有 14 枚带有崩痕,在 158 枚晚期步氏巨猿的牙齿中有 5 枚带有崩痕;其崩痕出现率分别为 3.0% 与 3.2%。 χ^2 测验表明,这两个出现率的差别是不显著的。从崩痕的大小、形状和出现的部位来看,早期步氏巨猿和晚期的也是一致的。因此,虽然崩痕的出现率目前并不能向我们揭示巨猿的确切食性,但我们很难设想早期步氏巨猿与晚期步氏巨猿在食性上会有大的不同。

综合上述,晚期步氏巨猿与早期步氏巨猿在前部齿与后部齿比例上的不同有更多的理由可被看作为在两者食性相差不大甚至是一致的情况下演化的结果。

四、步氏巨猿和南方古猿类食性假说

在人类学界,南方古猿类的分类系统及与此有关的许多问题仍然是有争议的课题。

自 1954 年以来，Robinson 把在南非发现的南方古猿类材料加以归并，分为南方古猿属和傍人属，各自代表彼此分离的演化路线。他认为这两个属之间一个明显而重要的差别是在于前部齿与后部齿在齿列上的相对大小。傍人属有小的前部齿和大的后部齿，因而二者在齿列上的比例相差悬殊，意味着其食物是植物性的。南方古猿属，与傍人属相比，在齿列中有较大比例的犬齿和较小比例的前臼齿和臼齿，因而其前部齿与后部齿在齿列中的比例差别不十分悬殊，意味着其有杂食性的食性。Robinson 还发现了在傍人属的一些牙齿上有崩痕存在，表明其食物，如根、球茎上夹杂有砂粒，即傍人属的食性是植物性的。由于傍人属和南方古猿属在食性上的不同，在脑颅和面颅的一些形态特征上也表现出彼此的差别。Robinson 认为：傍人属和南方古猿属有不同的适应地带（adaptive zone），适应不同的生活方式，不在相同的方向演化，即使从最保守的观点来看，它们也应在属这一分类级别上区分开来¹⁾。

与这一食性假说相对立的是一个种假说（*bone species hypothesis*），由 Brace (1967, 1973)、Wolpoff (1971b, 1973a, 1973b, 1980) 等所主张。此假说所依据的是高斯法则，即竞争排斥法则，赞成人科适应性的本质是文化的说法。因为文化上的适应性，所有人科的种占据相同的但非常广阔生态位（adaptive niche），故人科的异域种就会成为同域种。这个假说认为南方古猿类具有文化上的适应性，南非的纤细类与粗壮类的个体变异范围互相重叠，合并在一起考虑的话，并不显示出性状分离。这两类之间的某些形态特征的不同可看作是身体大小上的不同所引起的，可归因于异速生长现象，而并不表明在食性上有所不同。因此，南非的南方古猿类可被看作是属于单一的演化谱系。

Tobias (1967) 也对南非南方古猿类是否有食性上的差别提出疑问。根据形态学上的特征，他把南非的南方古猿类归为一个属。

上述两种互相对立的假说的争论，不仅关系到南方古猿类的分类和生态上的一些问题，也涉及到诸如异速生长、牙齿的两性差异、咀嚼器的机能分析、食性在早期人科成员演化过程中的作用和肢骨的生物力学问题等等。无疑，这许多方面问题的深入研究对南方古猿类的了解是有帮助的。可惜的是，不同的作者即使对同一问题的研究往往得到不同的结论或有不同的解释。这种情况也很好地说明了为什么目前普遍地使用“纤细类南方古猿”、“粗壮类南方古猿”，而尽量避免使用有分类学意义的正式名称。

长期以来，对南非南方古猿类化石的时代并没有详细的了解。随着东非化石地点绝对年代的测定、南非与东非动物群对比研究的进展以及对南非一些化石地点的进一步的考察，目前对南非的几个化石产地的年代已大致清楚：Makapansgat Member 3 和 Member 4 以及 Sterkfontein Member 4 较早，为 250—300 万年前；Sterkfontein Member 5 为大约 200 万年前或更晚些，Swartkrans 约 180—200 万年前，Kromdraai 为 100—180 万年前；Taung 的年代则被认为小于 90 万年前，Taung 头骨也被认为是粗壮类 (Tobias, 1973, 1976, 1978, 1980)。在 250 万年前，非洲的人科化石属于一个演化谱系。约距今 250 万年，从它分出二个或三个演化谱系 (Tobias, 1980)。因此，目前有更充分的证据可以说南非南方古猿类中的纤细类和粗壮类并未同时存在过，在时代上应是一先一后。

1) 在 Robinson 的晚期研究中，他认为两者的差别比原先所预料的还要大，把南方古猿属并入人属而傍人属名不变。

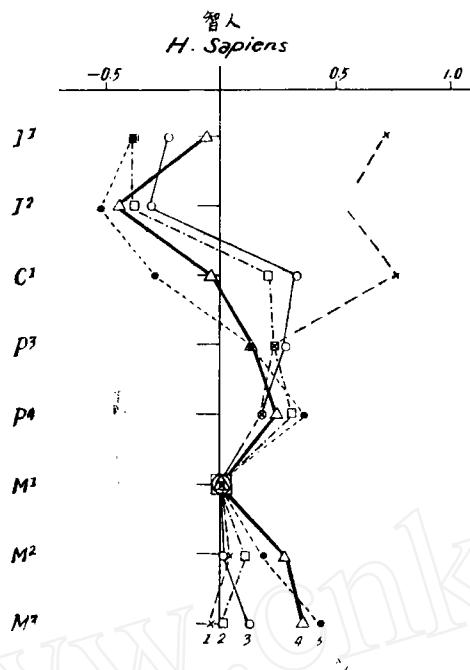


图 3 步氏巨猿、南非南方古猿类和黑猩猩上颌各齿相对粗壮度比例*

1. 黑猩猩；2. 晚期步氏巨猿；3. 早期步氏巨猿；4. 南非纤细类
南方古猿；5. 南非粗壮类南方古猿

* 南非南方古猿的曲线按 Wolpoff 提供的数据计算后绘出。黑猩猩的数据引自 Wolpoff, 1978。智人数据引自 Wolpoff, 1971a

Modified ratio diagram comparing proportions of the mean robustness of the crowns of maxillary teeth of early *G. blacki*, late *G. blacki*, South African gracile australopithecines, South African robust australopithecines and chimpanzee. All "curves" are related to a standard size of first molar 1. chimpanzee, 2. late *G. blacki*, 3. early *G. blacki*, 4. South African gracile australopithecines, 5. South African robust australopithecines

但是，南非南方古猿类时代问题的澄清尚不能回答纤细类与粗壮类在齿列上的差别现象是否反映了它们之间食性上的差别或是别的什么原因。正如 Robinson 所说：“使我提出食性假说（即 *H. africanus* 与 *Paranthropus* 之间有生态上和行为上差别）的基本依据就是犬齿与颊齿相对大小上的差别”（1972），“以我看来，迄今为止还没有一个人曾提出过一个在生物学上可以接受的论据能把这两组特征结合成一个富有意义的式样以表明只存在一个演化谱系”（1978）。

如前所述，晚期的与早期的步氏巨猿在前部齿与后部齿的比例上有一定的不同。图 3 示南非南方古猿类和步氏巨猿前部齿与后部齿（以 M^1 为基准）的比例关系。不难看出，前部齿在齿列中的比例方面，南方古猿类与步氏巨猿虽然彼此近似且与黑猩猩有较大的差别，但粗壮类小于纤细类，晚期步氏巨猿小于早期步氏巨猿。表 4 示同样的比较。从这里，不难看出，晚期步氏巨猿与早期的和粗壮类南方古猿与纤细类的在前部齿与后部齿比例上变化的相对应情况。而且，这种比例上变化的程度在步氏巨猿和南非南方古猿类

表4 早期与晚期步氏巨猿、纤细类与粗壮类南非南方古猿类的上犬齿相对大小的差异*

	(1) 早期步氏巨猿	(2) 晚期步氏巨猿	(1)-(2)	(3) 纤细类	(4) 粗壮类	(3)-(4)
$\frac{C'}{P^4} \%$	119.3	90.7	28.6	80.1	54.0	26.1
$\frac{C'}{P^3 - M^3} \%$	18.4	16.0	2.4	11.5	8.8	2.7

* 南方古猿类的数字根据 Wolpoff 提供的资料算出。

中彼此相似。

作为一个可以比较的古生物学上的证据，步氏巨猿牙齿大小演化趋势表明：这种犬齿与颊齿比例上的差异不一定归因于食性上的差异，可以看作是一个谱系上的演化结果。

五、讨论与结论

1. 从步氏巨猿牙齿大小上的变异情况来看，广西柳城巨猿洞内的局部地区，例如，靠近目前洞口处的堆积中，可能有少量比该洞主要堆积的时代稍晚的巨猿牙齿标本。在还没有其它更加合理的解释之前，在巨猿牙齿演化趋势的研究上，我们不能不充分注意到化石标本在该洞内的产出地区。

2. 早期步氏巨猿与晚期步氏巨猿在牙齿大小上的差别主要表现在后部齿上。晚期步氏巨猿与早期的相比，有显著大的后部齿，而在前部齿的大小上，两者差别不显著。因而，在前部齿与后部齿的比例上，晚期步氏巨猿较早期的有相对大的后部齿或相对小的前部齿。同样的差别可见之于南非南方古猿类中的粗壮类与纤细类之间。

根据目前已知的证据，早期与晚期步氏巨猿的这种前部齿与后部齿在齿列上的相对大小的不同不一定意味着两者在食性上有大的不同。

3. 步氏巨猿牙齿大小上的演化趋势表明：南非南方古猿类的纤细类和粗壮类更加有理由可被认为是属于单一的演化谱系，在食性上两者不一定有大的不同。因而，南非南方古猿类的纤细类和粗壮类未必有属这一分类级别的差异。

本文原稿承吴汝康先生、吴新智先生和王令红同志等审阅并提出了宝贵的意见；在本文写作过程中，顾玉琨同志提供了有意义的线索，沃尔波夫教授提供了有关的数据；沈文龙同志描绘了插图，作者谨致谢意。

(1982年10月22日收稿)

参 考 文 献

- 计宏祥，1982。中国南方第四纪哺乳动物群所反映的自然环境变迁。古脊椎动物与古人类，20：148—154。
 许春华、韩康信、王令红，1974。鄂西巨猿化石及共生的动物群。古脊椎动物与古人类，12：293—306。
 吴汝康，1962。巨猿下颌骨和牙齿化石。中国古生物志，新丁种第十一号。
 张银运、吴茂霖、刘金荣，1973。广西武鸣新发现的巨猿牙齿化石。科学通报，18：130—133。
 张银运、王令红、董兴仁、陈文俊，1975。广西巴马发现的巨猿牙齿化石。古脊椎动物与古人类，13：148—153。
 顾玉琨，1980。广西柳城巨猿洞内巨猿化石的埋藏与分布。古脊椎动物与古人类，18：150—153。
 黄万波，1979。华南洞穴动物群的性质和时代。古脊椎动物与古人类，17：327—342。

- 裴文中, 1965。柳城巨猿洞的发掘和广西其它山洞的探查。中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊第7号。
- 韩德芬, 1982。广西大新黑洞哺乳动物化石。古脊椎动物与古人类, 20: 58—63。
- 韩德芬, 许春华, 易光远, 1975。广西柳州笔架山第四纪哺乳动物化石。古脊椎动物与古人类, 13: 250—256。
- Brace, C. L., 1967. *The stages of human evolution*. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- Brace, C. L., 1973. Sexual dimorphism in human evolution. *Yearbook Phys. Anthropol.*, 16: 50—68.
- Delson, E., 1977. Vertebrate paleontology, especially of nonhuman primates, in China, in: *Paleoanthropology in The People's Republic of China*. Ed. W. W. Howells and P. J. Tsuchitani. National Academy of Science, Washington, D. C.
- Eckhardt, R. B., 1973. *Gigantopithecus* as a hominid ancestor. *Anthrop. Anz.* 34: 1—8.
- Frayer, D. W., 1973. *Gigantopithecus* and its relationship to *Australopithecus*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 39: 413—426.
- Gelvin, B. R., 1980. Morphometric affinities of *Gigantopithecus*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 53: 541—568.
- Robinson, J. T., 1954. Prehominid dentition and hominid evolution. 8: 324—334.
- Robinson, J. T., 1954. The genera and species of the Australopithecinae. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 12 (N. S.): 181—200.
- Robinson, J. T., 1956. *The dentition of the Australopithecinae*. Transvall Mus., Mem. 9.
- Robinson, J. T., 1972. *Early hominid posture and locomotion*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Robinson, J. T., 1978. Evidence for locomotor difference between gracile and robust early hominids from South Africa, in: *Early hominids of Africa*. Ed. C. J. Jolly. St. Martin's Press, New York.
- Tobias, P. V., 1967. *The oranum and maxillary dentition of Australopithecus (Zinjanthropus) boisei*. *Olduvai gorge*, Vol. 2 London.
- Tobias, P. V., 1973. Implications of the new age estimates of the early South African hominids. *Nature* 246: 79—83.
- Tobias, P. V., 1976. African hominids: dating and phylogeny, in: *Human origin*. Ed. G. L. Isaac and E. R. McCown. Benjamin Inc., California.
- Tobias, P. V., 1978. The South African australopithecines in time and hominid phylogeny with special reference to the dating and affinities of the Taung skull, in: *Early hominids of Africa*. Ed. C. J. Jolly. St. Martin's Press, New York.
- Tobias, P. V., 1980. A survey and synthesis of the African hominids of the late Tertiary and early Quaternary Periods, in: *Current argument on early man*. Ed. Lars-Königsson. Pergamon Press, New York.
- Wallace, J. A., 1975. Dietary adaptations of *Australopithecus* and early *Homo*, in: *Paleoanthropology, Morphology and Paleoecology*. Ed. R. Tuttle. Monution Paris.
- Wolpoff, M. H., 1971a. *Metric trends in hominid dental evolution*. Case Western Reserve University studies in anthropology 2. Cleveland.
- Wolpoff, M. H., 1971b. Competitive exclusion among pleistocene hominids: the single species hypothesis. *Man*, 6: 601—614.
- Wolpoff, M. H., 1973a. Posterior tooth size, body size and diet in South African gracile australopithecines. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 39: 375—394.
- Wolpoff, M. H., 1973b. The evidence for two australopithecine lineages in South Africa. *Yearbook Phys. Anthropol.*, 17: 113—139.
- Wolpoff, M. H., 1978. Analogies and interpretations in paleoanthropology, in: *Early hominids of Africa*. Ed. C. J. Jolly. St. Martin's Press, New York.
- Wolpoff, M. H., 1980. *Paleoanthropology*. Alfred A. Knopf, New York.
- Zhang Yinyun, 1982. Variability and evolutionary trends in tooth size of *Gigantopithecus blacki*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 59: 21—32.

VARIABILITY IN TOOTH SIZE OF *GIGANTOPITHECUS BLACKI* AND THE DIETARY HYPOTHESIS FOR AUSTRALOPITHECINES

Zhang Yinyun

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Key words *Gigantopithecus blacki*; Tooth; Australopithecines; Dietary hypothesis

Abstract

The isolated teeth of *Gigantopithecus blacki* kept in our laboratory are measured and statistically tested. The heterogeneity of Liucheng sample can be shown by a comparison of the teeth from locus C with those from non-C loci in the *Gigantopithecus* cave. A review of geological literature suggests that some teeth from non-C loci, which may be of later age, are responsible for this heterogeneity.

The teeth of *G. blacki* can be divided into early and late groups on temporal grounds. The late *G. blacki* is significantly larger than the early *G. blacki* in cheek teeth, but there are no significant differences in front tooth size between these two groups. It means that there is a difference in proportionate size of the canines to the cheek teeth between early and late *G. blacki*. The difference is like that seen between gracile and robust of South African australopithecines. The fauna and tooth chipping indicate that the difference in tooth size between early and late *G. blacki* can hardly be attributed to different dietary resources. The evolutionary trend in tooth size of *G. blacki* implies that a more reasonable explanation of the difference between gracile and robust type of South African australopithecines might not be due to diets as suggested by Robinson.