

禄丰古猿的两性差别

吴汝康 王令红

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 禄丰西瓦古猿;粗壮池猿;两性差别

内 容 提 要

本文首先讨论了粗壮池猿化石标本的性别判断问题,然后把粗壮池猿和禄丰西瓦古猿分别与有关的现生猿类的两性差别进行比较研究,得出这两个进化系统性别差异的时代变化的结论。这样的结论支持禄丰西瓦古猿的系统地位的论证。

一、前 言

在人类学研究中,人们对于现生的和化石高等灵长类的两性差别一直是非常注意的。在一开始,主要是因为必须首先确定人类遗骸的性别。以后,对于两性差别本身的强度、类型、原因、变动等逐渐增加了认识。现在,很多学者都相信两性差别在高等灵长类进化的过程中是逐渐减弱的,并且这种减弱的幅度在人类中至少不在脑髓的增长和后部牙齿(颊齿)的缩小之下,这种变化在人类进化过程中的意义至少就象牙齿大小变化那样重要。

对化石灵长类中两性差别的研究,焦点多集中在讨论同一个地点发现的化石材料的不同类型到底是分类学上的差别还是性别上的差别,就象南方古猿、原康修猿、腊玛古猿和西瓦古猿,以至低等灵长类的兔猴,都有着这种争论。在灵长类中如何度量两性差别,如何归纳其类型,如何解释其形成的原因,而特别是如何以现生灵长类的模式解释化石灵长类的性别差异问题,还有待于积累更多的资料,经过漫长的过程才能得到解决。即使在人类进化过程中两性差别是否发生实质上的变化的基本问题也还不能说已经最终解决了。

除去人类进化过程外,灵长类还有一些支系显示两性差别随时间逐渐减弱的情况。希腊马其顿地区出土的奥兰诺古猿(*Ouranopithecus*)被认为是一种腊玛古猿(即西瓦古猿),它代表现生猩猩的一种祖先状态。在此进化系统中,两性差别呈现减弱的趋势(Frayer and Wolpoff, 1985)。

根据最新的研究,“禄丰腊玛古猿和西瓦古猿是同一个种的雌雄个体,是性的同种二形。”其学名订正为禄丰西瓦古猿(*Sivapithecus lufengensis*)。其系统地位“很可能是向南方古猿和非洲大猿类方向进化的一个代表类型”(吴汝康等, 1986)。禄丰的粗壮池猿(*Laccopithecus robustus*)与欧洲中、晚中新世的上猿比较相似,又“与现代长臂猿特别是黑长臂猿有一定的相似性,因而它是中、晚中新世长臂猿类和更新世长臂猿之间的一个中

间环节”(吴汝康、潘悦容,1984)。“现生长臂猿从池猿发展而来似乎可能性更大些”(吴汝康、潘悦容,1985)。禄丰古猿丰富的牙齿材料提供了研究高等灵长类有关进化系统两性差别变化趋势的线索。

二、材料和方法

本研究材料包括禄丰西瓦古猿 1060 枚牙齿、粗壮池猿 179 枚牙齿,其中有单个的也有附连于颌骨上的。研究项目为各种牙齿齿冠长度(近中远中径)和宽度(颊舌径)。

禄丰西瓦古猿雌雄性分别是以前所称的“腊玛古猿”和“西瓦古猿”。也就是说,性别鉴定是根据原先的资料。

粗壮池猿的标本没有表现现象禄丰西瓦古猿那样明显的两性差别。与池猿有很接近的亲缘关系的现生长臂猿在牙齿的测量和形态特征上更是没有任何明显的性别差异,即使在灵长类通常具有最大的两性差别的犬齿也是这样 (Frayer and Wolpoff, 1985; Frisch, 1963; Swindler, 1976)。由于不存在可依据的现成模式,只能从标本本身出发判断粗壮池猿牙齿的性别。

依据犬齿的形态和大小,粗壮池猿头骨 PA 860 曾被判断为雄性。重新观察这个标本,注意到上外侧门齿与犬齿之间没有齿隙,而上颌骨标本 PA 876 两侧均存在间隔相当大的齿隙。该头骨上犬齿齿冠唇面内侧的纵沟并不能作为性别判断特征。正如 Swindler (1976) 所描述的,现生长臂猿上犬齿在两性均发育了垂直方向的远中舌侧沟和近中唇侧沟。前者在雌性甚至更明显。同时考虑到这两个标本牙齿测量上存在一些差异,头骨 PA 860 应判为雌性,上颌骨 PA 876 判为雄性。本研究以这两个标本分别代表雌雄性粗壮池猿研究上齿列的两性差别。

在下齿列方面,粗壮池猿的所有下犬齿也表现了同样的形态。而单个的左犬齿 PA 1059 与附连在四个下颌骨 (PA 879, PA 880, PA881, PA1127) 上的犬齿相比,齿冠长度、宽度和高度均大得多。本研究以这四个下齿列各种牙齿测量的平均值代表雌性的数值,而选取单个牙齿中一些尺寸较大的代表雄性。单个下门齿数量太少,且没有明显差异,故不作性别判断。

沿用以前使用过的方法 (Pickford and Chiarelli, 1986; Frayer and Wolpoff, 1985), 性别差指数 (dimorphism index)

$$I = M_{\sigma} / M_{\xi} \times 100$$

描述每一测量项目的两性差别强度,公式中 M_{σ} 和 M_{ξ} 分别代表雄性和雌性测量值的平均数。

三、结 果

禄丰西瓦古猿和粗壮池猿,以及作为比较的现生普通黑猩猩,大猩猩和猩猩的各种牙齿齿冠长度和宽度的性别差指数列于表 1 至表 4。

表 1 上齿列长度性别差指数

	I ¹	I ²	C ¹	P ³	P ⁴	M ¹	M ²	M ³
禄丰西瓦古猿 ¹⁾ <i>Sivapithecus lufengensis</i>	113.3	118.4	144.1	120.4	118.4	116.9	117.3	120.2
黑猩猩 ²⁾ <i>Pan troglodytes</i>	105.9	105.7	128.2	101.2	100.0	102.0	103.0	105.3
大猩猩 ²⁾ <i>Gorilla gorilla</i>	105.0	109.1	142.7	106.9	101.8	106.1	109.4	110.3
猩猩 ²⁾ <i>Pongo pygmaeus</i>	106.5	104.8	131.2	107.3	107.5	107.6	105.0	107.8
粗壮池猿 ¹⁾ <i>Laccopithecus robustus</i>	111.8	104.8	117.9	110.9	118.8	102.9	98.7	—
敏长臂猿 ²⁾ <i>Hylobates agilis</i>	106.1	102.6	104.3	104.3	102.4	101.8	105.2	103.9

1) 根据测量数据计算。

2) 平均数取自 Swindler (1976)。下表同。

表 2 下齿列长度性别差指数

	I ₁	I ₂	C ₁	P ₃	P ₄	M ₁	M ₂	M ₃
禄丰西瓦古猿	114.9	113.8	130.1	123.5	119.9	115.1	120.5	119.6
黑猩猩	103.8	106.0	122.1	103.0	104.0	101.9	103.6	103.8
大猩猩	98.8	100.0	140.8	114.2	104.4	105.2	107.6	117.9
猩猩	114.1	115.5	123.7	113.0	107.6	117.5	106.8	104.7
粗壮池猿	—	—	146.5	106.6	109.8	112.5	112.8	102.2
敏长臂猿	106.3	105.9	108.2	98.4	102.1	100.0	103.2	110.5

表 3 上齿列宽度性别差指数

	I ¹	I ²	C ¹	P ³	P ⁴	M ¹	M ²	M ³
禄丰西瓦古猿	115.9	122.3	127.1	119.7	116.6	115.4	118.3	120.9
黑猩猩	105.2	103.4	126.3	106.1	107.1	107.3	108.1	109.4
大猩猩	112.6	107.4	141.6	106.8	105.6	102.7	107.0	109.0
猩猩	108.1	101.2	122.2	111.9	109.9	113.1	109.3	111.9
粗壮池猿	94.3	102.1	96.1	102.5	107.4	97.8	100.0	—
敏长臂猿	100.0	100.0	108.2	102.0	100.0	100.0	104.8	101.7

以禄丰西瓦古猿分别与黑猩猩、大猩猩、猩猩作比较,粗壮池猿与敏长臂猿作比较,表 1 至表 4 各项性别差指数表现在图 1 和图 2 上。由此可以看出禄丰西瓦古猿的两性差别比现生大型猿类强烈得多,粗壮池猿的两性差别比现生长臂猿为明显。

此外,从图 1 和图 2 可直观地察知禄丰西瓦古猿 32 项性别差指数数值的连线与黑猩猩相同项目数值的连线有很好的平行性。也就是说,两性差别降低的幅度在各个项目是相当一致的。而粗壮池猿与敏长臂猿在这方面则不怎么一致。

表 4 下齿列宽度性别差指数

	I ₁	I ₂	C ₁	P ₃	P ₄	M ₁	M ₂	M ₃
禄丰西瓦古猿	121.3	122.4	148.6	121.8	115.1	116.6	117.5	116.2
黑猩猩	106.6	105.3	127.5	112.3	107.1	106.3	106.9	109.3
大猩猩	110.2	105.8	139.2	106.3	109.8	103.8	109.9	111.8
猩猩	107.4	113.4	124.4	118.3	114.4	105.3	112.4	109.3
粗壮池猿	—	—	131.8	122.2	126.4	106.5	123.4	101.5
敏长臂猿	97.1	95.2	101.5	97.6	97.7	98.1	101.8	107.8

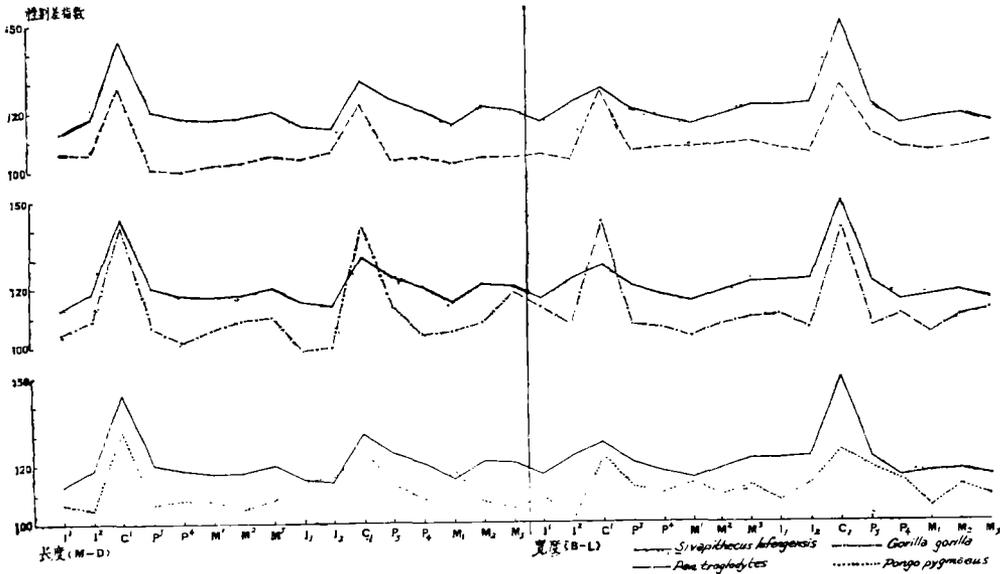


图 1 性别差指数的比较
Comparison of dimorphism indices



图 2 性别差指数的比较
Comparison of dimorphism indices

更精确一些，在统计学上可以使用变异系数这一参数描述降低幅度在各个项目的变异性。在可以比较的各种牙齿齿冠长度和宽度各项性别差指数降低方面，从禄丰西瓦古猿到黑猩猩、大猩猩、猩猩，从粗壮池猿到敏长臂猿，降低幅度平均数分别为 12.1、8.8、

9.0、7.9,各项降低幅度的变异系数分别为 0.38、0.80、0.64、1.58。数量上的描述更清楚地表明从禄丰西瓦古猿到现生黑猩猩各项性别差降低幅度上的相似性。

相反,粗壮池猿与敏长臂猿 26 个项目(粗壮池猿缺少上第三臼齿、下内侧和外侧门齿齿冠长度和宽度的数据)的性别差指数降低幅度的变异性是很大的。即是说,就已知(即可判断性别的)粗壮池猿的极少样本和敏长臂猿少数(最大样本数为 9)样本而言,在长臂猿进化系统中各种牙齿的各个径度两性差别减弱的幅度是很不一致的。

四、结论和讨论

1. 经过多年反复的探讨,禄丰出土的大型古猿化石已被认定为同种二形。多达千余颗牙齿标本反映的两性差别强度应该是非常接近于实际存在的情况。粗壮池猿样本数较少,其两性差别也没有大到不存在分布上的重迭的程度,使得本研究的抽样不免带有偶然性,甚至于不可避免的偏差。因此,粗壮池猿实际的两性差别强度不一定恰如这批样本所代表的那样。需要强调的只是禄丰小型化石猿类的性别差异确实存在,而且比它可能的后代——现生长臂猿表现得更显著。这点反映在: 1. 雄性上齿列有齿隙,而在雌性不存在; 2. 雄性犬齿更粗壮且更高; 3. 总的来说,雄性其它牙齿齿冠的长度和宽度也比雌性的大。

2. 本研究能统计的粗壮池猿的样本,如前所述,已经是很少,而雄性的犬齿就更少。以下犬齿为例,四个雌性下颌骨断片上的犬齿都保存完好,四个单个下犬齿中三个是雌性,仅一个属雄性。如此硕大的犬齿大概不能看作为特殊的个体变异。

从现生长臂猿来看,虽然在牙齿的大小和形态方面可遗传的特征上没有明显的两性差别,但是两性的犬齿有后天形成的差别。雄性犬齿有相当一部分缺失和损坏,这是由于两性在使用犬齿上的不同而形成。据上下犬齿加在一起统计,在 53 个雄性白手长臂猿中,竟有 22 个具有严重损坏的犬齿,另有 3 个犬齿缺失;而 46 个雌性中只有 9 个具有严重损坏的犬齿,一个缺失的都没有(Frisch, 1963)。禄丰粗壮池猿雌雄性下犬齿数目的悬殊比例从现生长臂猿这种性别上的差异中得到一点解释。

3. 根据禄丰西瓦古猿分别与现生三种大型猿类的比较,在牙齿各项性别差异降低的幅度方面,也即是在保持牙齿各项两性差别的比例方面,禄丰西瓦古猿与黑猩猩有最大的一致。这里揭示的现象有助于探讨禄丰西瓦古猿的亲缘关系: 它与黑猩猩在各种牙齿齿冠的长度和宽度的两性差别上能够如此之成比例,似乎表明它们有较近的亲缘关系。亚洲大猩猩与禄丰西瓦古猿的亲缘关系较远,各种牙齿测量性状两性差别降低幅度的变异系数几乎是后者的两倍(0.64 比 0.38)是意料中的事情。

可是,非洲猿类大猩猩的牙齿各项两性差别为什么也具有不同的比例呢? 这种比例上的不同主要表现在犬齿的两性差别或者减弱极少,或者甚至有所增强。仅限于本文讨论的范围,也许大猩猩较早地脱离了西瓦古猿到黑猩猩的进化系统,较晚期发生了一些适应性的变化。真正地回答这个问题,还需要进行更广泛得多的研究。

根据同样的逻辑,既然从粗壮池猿到现生长臂猿牙齿一系列性别差降低幅度的变异性非常大,是不是就可以否定它们之间的亲缘关系呢? 还不能这么说。因为本研究中不仅粗壮池猿样本数少,而且现生长臂猿的测量资料来源的样本数也很少。根据这样的数

据得出的统计结果实在是具有太大的偶然性。

4. 目前,人类学不仅对灵长类两性差别的模式缺乏很深的了解,而尤其对灵长类各个进化系统中两性差别变动的模式所知更少。本文提出的禄丰古猿两性差别在与现生猿类的比较中的研究为灵长类两性差别模式增加了新的概念——性别差异的时代变化的幅度、各项变动幅度的变异性。在灵长类各支的进化系统中都可能存在着这种问题。

本文插图由戴加生清绘,作者在此谨致谢意。

(1987年3月5日收稿)

参 考 文 献

- 吴汝康、徐庆华、陆庆五, 1986。禄丰西瓦古猿和腊玛古猿的关系及其系统地位。人类学学报, 5: 1—30。
 吴汝康、潘悦容, 1984。云南禄丰晚中新世的长臂猿类化石。人类学学报, 3: 185—194。
 吴汝康、潘悦容, 1985。禄丰粗壮袖猿头骨的初步研究——兼论袖猿的系统关系。人类学学报, 4: 7—12。
 Frayer, D. W. and M. H. Wolpoff, 1985. Sexual dimorphism. *Ann. Rev. Anthropol.*, 14: 429—473.
 Frisch, J. E. 1963. Sex-differences in the canines of the gibbon (*Hylobates lar*). *Primates*, 4: 1—10.
 Pickford, M. and A. B. Chiarelli, 1986. Sexual dimorphism in primates: where are we and where do we go from here? *Human Evolution*, 1: 1—15.
 Swindler, D. R., 1976. *Dentition of Living Primates*. Academic Press, London, New York, San Francisco.

SEXUAL DIMORPHISM OF FOSSIL APES IN LUFENG

Wu Rukang (Woo Ju-kang) Wang Linghong

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Key words *Sivapithecus lufengensis*; *Laccopithecus robustus*; Sexual dimorphism

Abstract

Sivapithecus lufengensis shows a great magnitude of sexual dimorphism, as justified previously on the basis of abundant materials. The sexual dimorphism of *Laccopithecus robustus* in Lufeng is also markedly expressed. Reexamination of the specimens reveals the facts that: 1) diastemata between maxillary second incisors and canines are evidently present on both sides in one specimen (PA 876), while absent in another (PA 860); 2) lower canines show a striking difference in size which could not be considered to represent different individuals of the same sex. Because of the small sample size we do not adhere to the average magnitude of the sexual dimorphism we have determined. Nevertheless, this marked expression of sex difference is definitely not merely an accident of small sample size. The reduction of sexual dimorphism is revealed in an additional primate lineage-gibbon lineage.

Comparative studies indicate that *Sivapithecus lufengensis* is sexually more dimorphic in dental measurements than those of chimpanzees, gorillas and orangutans. The average and the coefficient of variation of the reductions of the dimorphism indices from *Sivapithecus lufengensis* to each kind of extant great apes are used to describe the extent and the nature of dimorphism change. Chimpanzees have the largest average and the smallest coefficient of variation in extant great apes. That seems to say, in chimpanzees, the reduction of sexual dimorphism from the condition of *Sivapithecus lufengensis* is most marked and, more importantly, most proportional in dental measurements. This fact strengthens the claim on the close phylogenetic relationship between *Sivapithecus lufengensis* and extant chimpanzees.