

步氏巨猿犬齿与前臼齿咬合关系的观察

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; 牙齿咬合

内 容 提 要

步氏巨猿的上犬齿与下第一前臼齿的咬合关系有两种主要类型: 一是相似于“猿类”的, 另一相似于“人类”的。前者为雄性个体所具有, 后者为雌性个体所具有。另有少数个体的则是中间类型。上犬齿与下第一前臼齿的咬合特征的分类学上的意义是可疑的。至少就绝大部分雄性步氏巨猿个体来说, 很难认为其犬齿是参与臼齿的功能。步氏巨猿下第一前臼齿之所以呈双尖类型, 与其犬齿并无直接的关系。

化石灵长类的上犬齿与下第一前臼齿的咬合关系, 向来受到古人类学家的注意。依传统的看法 (Hooton, 1932; Le Gros Clark, 1967, 1978; Wolpoff, 1980; Pilbeam, 1972; Simons, 1972), 猿类的上下齿列咬合时, 上犬齿楔入下齿隙, 掩覆于下第一前臼齿颊面近中部位, 构成了以剪为主的功能。由于猿类有发达的犬齿, 犬齿突出于齿列咬合平面, 在咬合时对下颌的活动起着连锁作用, 故下颌骨只能作有限的横向活动。人类的犬齿不发达, 犬齿通常不突出于齿列咬合平面, 上下齿列咬合时上犬齿并不或稍微掩覆于下第一前臼齿的颊面。因而, 人类的上犬齿表现出其齿冠尖部有呈水平状的磨耗面, 只是在其磨耗的早期阶段才具有剪的功能。人类的下颌骨在咀嚼时可作自由横向活动。上犬齿与下第一前臼齿这两种不同类型的咬合关系往往被用作为对高等灵长类化石材料作分类学上鉴别的一个重要依据。

巨猿在高等灵长类分类系统上的确切位置至今尚无定论。Simons 和 Ettl (1970) 主张巨猿属于猿科系统, 其理由之一是: 巨猿犬齿虽然是沿齿尖部开始磨平而不同于现生猿类的, 但其磨耗面是因与相对应的犬齿咬合而很快就磨成平面的; 这种扁平的磨耗面表明巨猿的犬齿具有磨碎食物的功能, 即起着类似于颊齿的磨的功能。但人科成员在咀嚼时磨碎食物的功能仅由颊齿来完成, 并不涉及到犬齿。持同样观点的还有 Szalay (1975)、Pilbeam (1970、1972)、Simons (1972)、Szalay 和 Delson (1979) 等。

巨猿的下第一前臼齿具有明显的颊尖和舌尖(吴汝康, 1962)。双尖型的下第一前臼齿的出现, 据 Wolpoff (1979、1980) 的解释, 是由于犬齿的退化, 上犬齿在下第一前臼齿上行使功能的部位从下第一前臼齿的颊面近中部转移到齿尖部。这样, 上犬齿就与下第一前臼齿颊舌两尖相连而成的横脊相切, 构成了近似于凿的功能。如果把这种解释应用于巨猿的话, 则巨猿犬齿至少在其磨耗的早期阶段不应被看成是具有臼齿的功能。

因而,关于巨猿犬齿与下第一前臼齿的咬合关系的进一步的研究,不仅能澄清对巨猿犬齿在咀嚼过程中的功能的认识,而且也有助于巨猿在灵长类分类系统中确切地位的讨论。

迄今为止有关巨猿犬齿与下第一前臼齿咬合关系的讨论,皆根据为数有限的几具下颌骨材料。本文根据出自广西柳城巨猿洞的相当数量的零星牙齿材料,对有关牙齿的磨耗情况作一观察,以期对步氏巨猿的犬齿与下第一前臼齿的咬合关系作较全面的了解。

一、材料与方 法

供观察的巨猿下第一前臼齿共45枚,皆出自广西柳城巨猿洞,地点编号5704.C。牙齿的大致年龄组别可按其磨耗程度来分:颊舌两尖尚未磨耗或稍有磨耗者为幼年-青年组,颊尖暴露出齿质点者为中年组,颊舌两尖均暴露出齿质点者为老年组。

上犬齿标本共19枚,也出自广西柳城巨猿洞,地点编号5704.C。步氏巨猿犬齿有显著的两性差异,可依其尺寸大小较容易区分成雄性的和雌性的。这些犬齿标本均已有一定程度的磨耗,根据其齿冠尖部磨耗的程度可大致分成两组:青年-中年组和老年组。前者齿尖部齿质暴露的面积小,约呈小的圆形;后者齿尖部几已耗去,齿质大面积暴露,甚至向舌侧、齿冠基部延伸。

下第一前臼齿与上犬齿和上第一前臼齿咬合时形成两个磨耗面。为便于叙述,下第一前臼齿上的这些磨耗面可分别称之为其上犬齿对咬面和其上第一前臼齿对咬面。同样的理由,上犬齿则有其下第一前臼齿对咬面和下犬齿对咬面。

二、下第一前臼齿的观察

从下第一前臼齿的上犬齿对咬面的位置可以判断上犬齿与下第一前臼齿的咬合关系。但有9枚标本未观察到有明显的上犬齿对咬面。这些标本皆属幼年-青年组,咬合面形态保存完整,可清楚看到颊舌两尖发育且呈横嵴状相接(图版I,1)。其中若干标本仅在其颊尖和舌尖的远中部稍有磨耗而构成了其上第一前臼齿对咬面。显然,应与这些下第一前臼齿相对咬的上犬齿尚处在未萌出阶段或尚未萌出到能相咬合的程度。

其余36枚下第一前臼齿标本按其上犬齿对咬面的位置可分成下列几种类型:

1. 上犬齿对咬面位于颊尖近中缘上或位于包括颊舌两尖近中缘在内的咬合面近中部,在颊舌方向上呈大致水平状,但从远中稍微斜向近中,一般与上第一前臼齿对咬面有明显的界限(图版I,2)。计有幼年-青年组标本2枚、中年组标本8枚和老年组标本6枚。在这总共16枚标本中,有11枚标本发现有与下犬齿相接触而形成的前接触面,说明其下齿隙并不发育。在老年组标本中,由于颊舌两尖磨平、上第一前臼齿对咬面扩展而与上犬齿对咬面相连接,致使齿冠整个咬合面成平面状。下第一前臼齿上的这种类型的上犬齿对咬面表明,其相应的上犬齿并不明显地突出于齿列咬合平面,对下颌骨也并不起明显的连锁作用,与下第一前臼齿的咬合面有咬合关系,在下第一前臼齿磨耗的早期阶段仍可与下第一前臼齿的近中嵴相切,只是在下第一前臼齿磨耗的老年阶段,上犬齿才与下第一前

臼齿似乎构成了若干程度的磨碎食物的功能,也很难说上犬齿是很快地就磨平而失去剪的功能。从功能角度来看,上犬齿与下第一前臼齿的这种类型的咬合关系与人科成员的类型。值得注意的是,在这种类型的咬合关系中,上犬齿并不与下第一前臼齿颊舌两尖相连而成的横嵴相接触。

2. 上犬齿对咬面位于颊面近中部分,呈上下陡直的平面,上达颊尖近中缘嵴,下几抵齿带部(图版 I, 3, 4)。计有幼年-青年组标本 8 枚、中年组标本 4 枚和老年组标本 3 枚。在这 15 枚标本中皆未发现与下犬齿接触而形成的前接触面。其中, P₃14 和 P₃34 标本的上犬齿对咬面上已暴露出齿质,说明这种类型的对咬面即使达到相当深的磨耗程度时仍可保持其陡直的形状,也就是说,其相对应的上犬齿不可能很快地就从尖部开始磨耗成水平状的平面。P₃ 14 标本的上犬齿对咬面在上下方向上显得中凹而在颊舌方向上则为平直。所有这些情况表明,与这下第一前臼齿相对应的上犬齿是显著地突出于齿列咬合平面,可深深地楔入下颌齿隙,与下第一前臼齿的颊尖近中缘和颊面近中部构成剪的功能,对下颌骨的活动可能有连锁作用,但下颌骨仍可作一定程度的横向活动。显然,上犬齿与下第一前臼齿的这种类型的咬合关系与现代大型猿类的类似。在咬合时,上犬齿与下第一前臼齿颊舌两尖相连而成的横嵴也不接触。

3. 上犬齿对咬面位于颊面上半靠近颊尖或颊尖近中缘的部位,向近中、颊侧方向下斜。当深度磨耗时,则该面下斜程度变小趋向水平并延伸至咬合面(图版 I, 5)。计有中年组标本 4 枚和老年组标本 1 枚。老年组标本的上犬齿对咬面与上第一前臼齿对咬面相接。中年组标本的上犬齿对咬面则不与颊舌两尖相连而成的横嵴接触。在 P₃10 标本的上犬齿对咬面上可观察到明显的颊舌方向的磨耗痕迹, P₃7 标本的上犬齿对咬面在近中-远中方向上呈中凹状;说明下颌骨可作一定程度的横向活动。显然,在这种类型的咬合关系

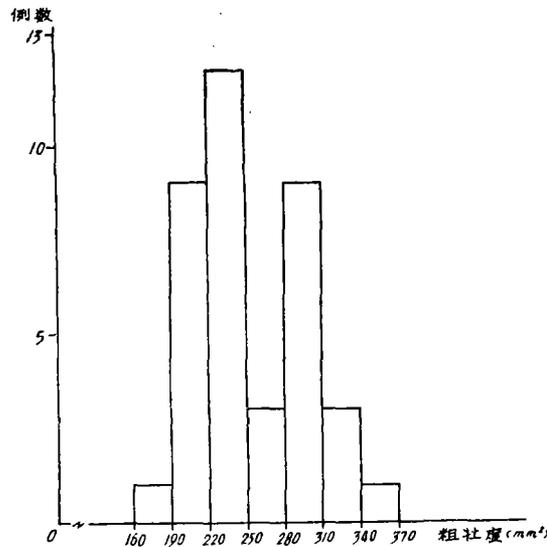


图 1 步氏巨猿 P₃ 粗壮度频率分布

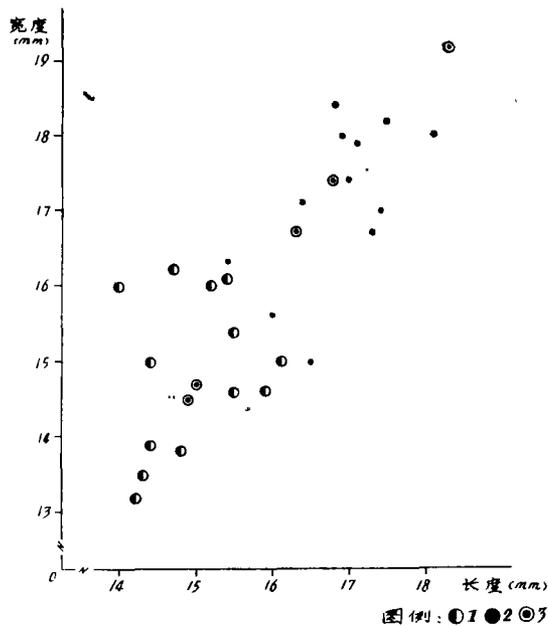
Frequency distribution of P₃ of *G. blacki* in robustness

中,上犬齿稍外突于齿列咬合平面,可与下第一前臼齿的颊尖近中嵴和部分颊面近中部行使剪的功能,只是不及上述的第2种类型的那样典型,在下第一前臼齿磨耗的老年阶段或许具有若干磨的功能。其上犬齿掩覆于下第一前臼齿的程度,看来比在上述的第1类型中所见到的为甚,但远逊于上述的第2类型中的。故这种类型的咬合关系可看作是介于上述第1类型和第2类型之间的一种中间类型。

在上述的36枚标本中,第1类型和第2类型的各占44%和42%,是代表两类较为主要的类型。

一般认为,高等灵长类的下第一前臼齿在尺寸大小上也有一定程度的两性差异。图1示步氏巨猿下第一前臼齿以粗壮度为度量单位的频率分配情况。显然,该频率分配曲线呈双峰态,其中尺寸偏大者可认为是代表雄性的,而尺寸偏小者则是代表雌性的,虽二者的变异范围有所重叠。这种情况与吴汝康(1962)对步氏巨猿大小两型的看法也是相一致的。

如以牙齿长度值为横座标,以宽度值为纵座标,则步氏巨猿的下第一前臼齿在座标图上的分布情况如图2所示。图2中,第1类型的下第一前臼齿尺寸皆偏小,而第2类型的则尺寸偏大,尽管这两类牙齿都包括有不同年龄组别的标本。因而,步氏巨猿上述第1类型的下第一前臼齿可认为是雌性的,而第2类型的可认为是雄性的。即这两种类型的咬合关系可分别看作是雌性的和雄性的咬合关系。属于第3类型的下第一前臼齿有3例尺寸偏大,有2例尺寸偏小。这表明步氏巨猿的雌、雄群中,各有少数个体呈中间类型的上犬齿与下第一前臼齿的咬合关系。



图例说明 1——第1类型的 P_3 , 2——第2类型的 P_3 , 3——第3类型的 P_3

图2 步氏巨猿 P_3 散布

Scatter-diagram of P_3 of *G. blacki*

三、上犬齿的观察

雄性上犬齿标本计有 11 枚, 包括 5 枚青年-中年组标本和 6 枚老年组标本。

雄性青年-中年组标本的唇面近中部有一磨耗面, 釉质磨光, 沿矢状深沟上下行, 从齿冠尖部开始几达齿冠基部。该磨耗面是由于上、下犬齿咬合时形成的, 即为下犬齿对咬面。在齿冠舌面也有一磨耗面, 从齿冠尖部开始沿远中嵴上延可达齿冠全高之半。该磨耗面为上犬齿与下第一前臼齿咬合时形成的, 即为下第一前臼齿对咬面(图版 I, 6)。齿冠尖部暴露出来的齿质点或位于下第一前臼齿对咬面上或虽位于下第一前臼齿对咬面上但偏向下犬齿对咬面。

雄性老年组标本的下犬齿对咬面的位置和磨耗程度与青年-中年组的差别不大。其下第一前臼齿对咬面皆齿质大片暴露, 沿齿冠远中嵴的部位延伸至齿冠基部, 故齿冠远中嵴已不复存在(图版 I, 7)。该对咬面的唇侧釉质边缘十分锋利。而且, 该对咬面多少呈上下陡直状, 与下犬齿对咬面相交呈锐角, 使得齿尖部仍显得尖锐。在这些标本中, 唯 C'8 标本(图版 I, 8) 显得有些特殊, 其下第一前臼齿对咬面稍呈水平状。但该标本的齿冠已大部耗去, 已达髓腔暴露的程度。如果对标本的年龄组别再细加区分的话, 则该标本可归为极度老年组。

除 C'8 标本外, 所有上述的上犬齿磨耗形态表明: 步氏巨猿雄性上犬齿可深深楔入下颌齿隙而掩覆于下第一前臼齿颊面近中部, 其舌面远中部和远中嵴与下第一前臼齿的颊面近中部可构成剪的功能, 而且, 随着磨耗的深化, 这种剪的功能仍可维持。显然, 与这类上犬齿相匹配的应该是前述的第 2 类型的下第一前臼齿。

至于 C'8 上犬齿, 由于其下第一前臼齿对咬面稍呈水平状, 除非其齿尖部因意外断去, 与前述的第 2 类型的下第一前臼齿相匹配的可能性不大, 很可能是与前述的第 3 类型的下第一前臼齿相对咬的结果, 代表这第 3 类型咬合关系的极度磨耗情况。

雌性上犬齿共 8 枚。其中 7 枚标本属青年-中年组, 其下犬齿对咬面皆不如雄性的那样明显。其下第一前臼齿对咬面仅局限于齿冠尖部而不向基部延伸, 大致呈水平状或稍朝向舌侧, 齿冠远中嵴保存完好(图版 I, 9、10)。估计这类上犬齿在其磨耗程度加深时, 其下第一前臼齿对咬面仍可维持大致水平状(图版 I, 10)。这些情况表明: 这类上犬齿在咬合时并不楔入下颌齿隙, 也并不或不十分明显地掩覆于下第一前臼齿的颊面近中部, 在其磨耗的早期阶段才与下第一前臼齿颊尖近中缘构成剪的功能, 对下颌骨并不起连锁作用。显然, 与这类上犬齿相匹配的应该是前述的第 1 类型的下第一前臼齿。

另有一枚雌性上犬齿, 编号为 C'11(图版 I, 11), 其下第一前臼齿对咬面不局限于齿冠尖部, 还沿远中嵴向齿冠基部方向延伸。这种磨耗样式很难看作是上述雌性上犬齿磨耗深化的结果, 很可能是由于与前述的第 3 类型的下第一前臼齿相咬合而形成的。

综合上述, 步氏巨猿绝大多数的雄性上犬齿和雌性上犬齿各与相应的下第一前臼齿构成两类不同的咬合关系, 即雄性类型的和雌性类型的。在雄性类型的咬合关系中, 上犬齿楔入下颌齿隙, 明显地掩覆于下第一前臼齿颊面近中部, 上犬齿舌面远中部和远中嵴与下第一前臼齿构成了典型的剪的功能, 随着磨耗程度的加深, 这种功能仍可维持着。这类

咬合关系相当于猿类的咬合关系。在雌性类型的咬合关系中,其上犬齿并不或稍微掩覆于下第一前臼齿,其齿冠尖部与下第一前臼齿的咬合面近中部相咬合,在其磨耗的早期阶段可具有若干程度的剪的功能。但随着磨耗程度的加深,这种剪的功能会逐渐减弱。显然,这种咬合关系类似于人类的咬合关系。另有少量上犬齿,包括雄性的和雌性的,则与相应的下第一前臼齿构成了界于上列两种类型之间的一种咬合关系。具有这种中间类型咬合关系的个体,无论是从上犬齿标本的数量或是从下第一前臼齿标本的数量来看,仅占步氏巨猿雌雄总体中的一小部分。

附带对 6 枚雄性下犬齿和 10 枚雌性下犬齿也作了观察。这些下犬齿有两个磨耗面,一是位于齿尖部,另一是位于齿冠远中部而偏向舌侧(图版 I,12、13、14、15)。在前者,多可见到呈左右向的浅凹状,表明其是与上外侧门齿相对咬的结果;后者则是与上犬齿相对咬的结果。因而,所谓巨猿下犬齿尖部磨平,与上犬齿并无直接的关系,而是参与门齿功能的结果。但有关巨猿门齿的功能,至今仍不清楚,而其下犬齿上有上犬齿对咬面的存在,则表明巨猿的下犬齿与对应的上犬齿可构成一定的剪的功能。

四、结论和讨论

1 步氏巨猿的上犬齿与下第一前臼齿的咬合关系有两种主要类型。一类是上犬齿楔入下颌齿隙,掩覆于下第一前臼齿颊面近中部,构成剪的功能;另一类是上犬齿并不或稍微掩覆于下第一前臼齿,上犬齿与下第一前臼齿所构成的若干程度的剪的功能随着牙齿磨耗程度的加深而减弱。前一类型为雄性步氏巨猿所具有,后一类型为雌性步氏巨猿所具有。这与从巨猿下颌骨所呈现出来的情况也是相一致的。个别步氏巨猿的上犬齿和下第一前臼齿,包括雄性的和雌性的,则表现为界于上述这两种主要类型之间的咬合关系。

2. 确实,步氏巨猿的后部齿具有强有力的磨的功能。但其犬齿是否参与其后部齿的功能中去,至少就其绝大部分雄性上犬齿来看,并不如此。因为步氏巨猿绝大部分的雄性上犬齿在正常状况下并不表现出其齿尖部呈水平状的磨耗,而是与相应的下第一前臼齿构成剪的功能。因而,步氏巨猿牙齿化石材料尚不能完全支持步氏巨猿犬齿参与其后部齿的磨的功能的看法。

3. 步氏巨猿上犬齿与下第一前臼齿的两种主要咬合类型与传统所认为的大型猿类的和人类的十分相似。考虑到步氏巨猿的这两种咬合类型与性别的关系,上犬齿与相应的下第一前臼齿的咬合特征是否具有普遍适用的分类学上的意义,是可疑的。St. Hoyme 等(1971)报道过现代雌性大猩猩和猩猩的上犬齿也可以从齿尖部开始呈水平状磨平的现象,对这种特征的分类学上的意义也曾提出疑问。看来,从分类学角度来考察犬齿与前臼齿的咬合特征时,不能不考虑到标本的性别情况。目前,我们虽然无法从巨猿的犬齿的功能来证明巨猿是人科成员,但我们也同样无法从巨猿的犬齿功能来证明巨猿是属于猿科。

4. 步氏巨猿的下第一前臼齿具有明显的颊尖和舌尖,无论是雄性个体或是雌性个体都是如此。然而,在其上下颌骨咬合时,上犬齿并不与下第一前臼齿颊舌两尖相连而成的横嵴直接接触。这可能是由于步氏巨猿的下第一前臼齿仍呈扇形的缘故。因此,从步氏巨猿的牙齿材料来看,双尖型的下第一前臼齿的出现,与犬齿的大小和功能并无直接的关系,

也就是说, 还很难用犬齿的缩小和功能上的变化来解释下第一前臼齿上的舌尖的出现。

本文插图由沈文龙清绘, 图版照片由王哲夫摄制, 作者谨表谢意。

(1984年11月30日收稿)

参 考 文 献

- 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。
- Hooton, E.A., 1932. *Up from the ape*. Macmillan, New York.
- Le Gros Clark, W. E., 1967. *Man-apes or ape-men, the story of discoveries in Africa*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Le Gros Clark, W. E., 1978. *The fossil evidence for human evolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Pilbeam, D., 1970. *Gigantopithecus* and the origins of Hominidae. *Nature*, **225**: 516—518.
- Pilbeam, D., 1972. *The ascent of man*. Macmillan, New York.
- Simons, E. L., 1972 *Primate evolution*. Macmillan, New York.
- Simons, E. L. and P. C. Ettl, 1970. *Gigantopithecus*. *Sci. Am.*, **222**: 77—86.
- St. Hoyme, L. E. and R. T. Koritzer, 1971. Significance of canine wear in pongid evolution. *Am. J. Phys. Anthrop.*, **35**: 145—158.
- Szalay, F. S., 1975. Hunting-scavenging protohominids: a model for hominid origins. *Man*, **10**: 420—429.
- Szalay, F. S. and E. Delson, 1979. *Evolutionary history of the primates*. Academic Press, New York.
- Wolpoff, M. H., 1979. Anterior dental cutting in the Laetolil hominids and the evolution of the bicuspid P₃. *Am. J. Phys. Anthrop.*, **51**: 233—234
- Wolpoff, M. H., 1980. *Paleoanthropology*. Alfred A. Knopf, New York.

OCCLUSAL RELATIONSHIPS BETWEEN CANINE AND PREMOLAR OF *GIGANTOPITHECUS BLACKI*

Zhang Yinyun

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Key words *Gigantopithecus*, Occlusal relation ship

Abstract

Based on an observation on the wear of 45 P₃s and 19 C's, three patterns could be classified in occlusal relationships between C' and P₃ of *Gigantopithecus blacki*: "hominid", "pongid" and intermediate.

The "hominid" and "pongid" patterns could be seen in most cases (44% and 42% respectively as shown in P₃s) and were suggested to be due to female and male sexes. The intermediate pattern was found in a few cases including both sexes. It would therefore seem improper to use the occlusal relationships for taxonomic purpose without taking sex into account.

The male canines do not wear down flat from the tip of the crown. Their shearing against the P₃ can be maintained with age. It seems to be questionable that the canines of *Gigantopithecus* were used for grinding. In addition, the observation showed that the appearance of bicusps in P₃ was not directly related to the reduction of canine for *Gigantopithecus*.

图 版 说 明

步氏巨猿犬齿和下第一前臼齿的磨耗情况, 约 2/1

Wear patterns of C and P₃ of *Gigantopithecus blacki*, about 2/1

1: 未磨耗的左 P₃ (P₃46), 近中面观。2: 左 P₃ (P₃45), 咬合面观, 其 C' 对咬面位于咬合面的近中部。3 和 4: 右和左 P₃ (P₃14 和 P₃34), 近中面观, 其 C' 对咬面皆位于颊面近中部。5: 左 P₃ (P₃7), 咬合面-近中面观, 其 C' 对咬面位于包括咬合面近中部和颊面近中上部在内的区域。6 和 7: 右和左 C' (C'24 和 C'20), 雄性, 远中面-舌面观, 其 P₃ 对咬面位于远中面-舌面, 随年龄而深化。8: 右 C' (C'8), 咬合面观, 其 P₃ 对咬面呈深度磨耗。9: 左 C' (C'2), 雌性, 咬合面观, 其 P₃ 对咬面位于齿尖部。10: 右 C' (C'10), 雌性, 舌面观, 其 P₃ 对咬面位于齿尖部, 已磨耗较深。11: 右 C' (C'11), 雌性, 远中面观, 其 P₃ 对咬面沿远中嵴延伸。12: 左 C₁ (C₁25), 雄性, 远中面观, 其齿尖部和远中面各有磨耗面。13: 左 C₁ (C₁23), 雄性, 远中面观, 其齿尖部和远中面各有较深的磨耗面。14: 右 C₁ (C₁5), 雌性, 远中面-咬合面观, 其 I² 对咬面呈深度磨耗。15: 左 C₁ (C₁20), 雌性, 远中面-咬合面观, 其 I² 对咬面和其 C' 对咬面呈深度磨耗。

(王哲夫摄)

