

巨猿牙齿釉质厚度及对食性适应 与系统演化的意义

张立召, 赵凌霞

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: 步氏巨猿 (*Gigantopithecus blacki*) 是更新世时期生活于我国华南地区的一种超大型猿类, 它的体态特征和演化分类倍受关注。牙齿釉质厚度在探讨灵长类食性、环境适应以及系统演化方面具有重要意义。本文利用显微 CT 技术构建 18 颗巨猿臼齿虚拟模型, 测量其釉质厚度。将巨猿釉质厚度与现代人、现生类人猿、古人类、中新世古猿及其他现生灵长类进行比较, 从牙齿釉质厚度探讨巨猿的食性适应和系统演化问题。结果发现巨猿的实测釉质厚度是目前所有已知现生和化石灵长类中最厚的, 只有傍人、南非早期人属及奥兰诺古猿三种化石灵长类与之接近; 如果考虑不同物种牙齿与身体大小的关联因素, 相对釉质厚度指数显示巨猿属于“厚”釉质类型, 但非“超厚”类型, 低于奥兰诺古猿、傍人、南非早期人属; 巨猿与某些中新世古猿 (如原康修尔猿尼安萨种、非洲古猿)、南方古猿、东非早期人属、亚洲直立人以及现代人、现生卷尾猴的相对釉质厚度指数相近。巨猿的厚釉质特征与其食性和环境适应密切相关, 使得牙齿具有非常强的抗磨损功能, 能够适应长时间的咀嚼和研磨食物。从釉质厚度的系统演化角度推测, 厚釉质应该是人类祖先的特征性状, 巨猿有可能是早期人类支系演化过程中的一个特化旁支, 同时也不排除巨猿是从某种具有厚釉质的中新世古猿旁支平行演化而来的可能性。

关键词: 步氏巨猿; 釉质厚度; 演化分析; 食性适应; 显微 CT

中图法分类号: Q981.3⁺4; **文献标识码:** A; **文章编号:** 1000-3193(2013)03-0365-12

1 前言

步氏巨猿 (*Gigantopithecus blacki*) 是在更新世时期生活于我国华南地区的一种体型最大的猿类。巨猿牙齿化石最早是由孔尼华 (Von Koenigswald) 于 1935 年在香港中药铺发现。基于牙齿形态的观察, 他认为这些化石属于猿类的一个新属种, 并命名为步氏巨猿 (*Gigantopithecus blacki*)^[1, 2]。1956 年, 在广西黑洞发现了三颗巨猿牙齿。根据伴生哺乳动物群特征, 认为其地质年代是中更新世^[3]。1956-1959 年, 在广西柳城楞寨山山洞 (现称“巨猿洞”) 发现了三个巨猿下颌骨和一千多颗牙齿^[4]。迄今为止, 已公开发表的巨猿化石点有 12 个, 其中 11 个在中国^[3-13]、越南发现 1 个^[14] (图 1)。巨猿的体质特征、食性以及它与人类的密切关系等问题一直是古人类学家颇感兴趣的学术问题^[4, 12, 15-19]。

收稿日期: 2013-05-03; 定稿日期: 2013-07-08

基金项目: 国家自然科学基金 (41072016)、中国科学院古脊椎动物与古人类研究所“十二五”重点部署项目资助。

作者简介: 张立召 (1983-), 男, 助理工程师, 主要从事古人类学研究。E-mail: zhanglizhao@ivpp.ac.cn

通讯作者: 赵凌霞 (1966-), 女, 研究员, 主要从事古人类学研究。E-mail: zhaolingxia@ivpp.ac.cn



图 1 步氏巨猿化石点分布图^[12] / Fig. 1 Fossil sites of *G. blacki*^[12]
 ● 早更新世早期 ◆ 早更新世中晚期 ▲ 中更新世

牙釉质是身体中最坚硬的组织，因此牙齿易于保存下来成为化石。釉质厚度在探讨灵长类功能适应和演化方面具有重要意义^[20, 21]。由于化石宝贵不宜切片破坏，使釉质厚度定量分析受到限制，尤其是古人类牙齿化石。以往的研究通常是在牙齿自然破裂面或少量牙齿组织切片上定性或定量测量釉质厚度^[22-27]。近些年来，应用显微 CT 技术建立牙齿虚拟模型为研究测量釉质厚度提供了新途径^[28-31]。这种方法对标本不造成任何损伤，并且可以同时定量分析二维和三维釉质厚度，优越于传统的二维切片方法。

截至目前，国际上已发表的关于釉质厚度的研究数据包含大部分现生和化石灵长类^[22, 24, 26, 30-41]，但是数据量仍然有限，有些重要类群的研究数据仍然空缺，我国古人类及相关古猿牙齿的釉质厚度研究基本空白。巨猿是大家关注的一个奇特类群，前人的定性观察认为厚釉质是巨猿的一个特征性状，但是关于巨猿牙齿釉质厚度的定量分析缺乏数据。Dean 应用切片方法测量了一颗巨猿臼齿（右 M₃）的二维釉质厚度^[27]，这颗臼齿是孔尼华从中药店购得的。Olejniczak 应用显微 CT 技术研究了 9 颗巨猿臼齿的釉质厚度^[33]，在这些标本中，只有 2 颗臼齿轻微磨损适合测量三维釉质厚度，其他 7 颗臼齿轻度或者中度磨损，通过虚拟修复后测得二维釉质厚度，多数标本都是中药店收集而来，没有确切的原生地信息。总之，目前所有针对巨猿釉质厚度的研究仅限于少量标本，且缺少相关地质资料。

本文从来自 5 个巨猿化石点的一千多颗牙齿中挑选了适合釉质厚度研究的 18 颗臼齿。应用显微 CT 扫描技术创建巨猿牙齿的虚拟模型，获取比较精确的釉质厚度数据，并将巨

猿釉质厚度与现代人、现生类人猿、古人类和中新世古猿进行比较, 为探究巨猿的食性、环境适应, 以及巨猿系统演化分类提供依据。

2 研究材料与技术方法

2.1 研究材料

本文研究材料来自 5 个巨猿化石点, 共计 18 颗巨猿臼齿 (表 1, 图 2)。这 18 颗巨猿牙几乎没有磨损或着仅轻微磨损, 不需进行修复, 剔除了以往研究中人工修复标本所造成的误差。其中 14 颗选自广西柳州巨猿洞出土标本。柳州巨猿洞 (22°30'N, 109°14'E) 发现的巨猿化石数量丰富 (包括三个下颌骨和一千多颗牙齿)、保存较好、研究深入, 其伴生动物群是我国南方早更新世动物群的典型代表^[42-46]。其余四颗臼齿分别来自贵州毕节扒耳岩^[12, 47]、湖北建始龙骨洞^[6, 48]、广西大新黑洞^[3]和武鸣步拉利山山洞^[5]。

表 1 巨猿臼齿研究材料

Tab.1 *G.blacki* molars in this study

化石点	地质时代	M ¹	M ²	M ₁	M ₂	合计
广西柳州巨猿洞	早更新世早期	4	4	3	3	14
贵州毕节扒耳岩	早更新世早期			1		1
湖北建始龙骨洞	早更新世中期	1				1
广西大新黑洞	中更新世早期	1				1
广西武鸣步拉利山山洞	中更新世早期		1			1

2.2 技术路线与方法

利用中科院古脊椎动物与古人类研究所的显微 CT (225kv) 设备以三维锥束 X 射线对选取的巨猿牙齿进行扫描。空间分辨率在 18.3-51.6 微米之间。将扫描后的原始图像导入到软件 MIMICS (Materialise NV) 中, 对图像中的牙釉质和齿质进行分离和复原, 从而得到巨猿臼齿的三维立体虚拟模型。然后将建立好的釉质和齿质模型导入到软件 3-matic (Materialise NV) 中进行切割, 分别测量二维和三维釉质厚度。测量方法主要依据和参考国际同行通用的测量和计算方法^[22, 23, 28, 30], 分别获得二维和三维釉质厚度的两类数量指标: 即平均釉质厚度 (Average Enamel Thickness, AET) 和相对釉质厚度 (Relative Enamel Thickness, RET), 在此基础上进行分析比较。

二维釉质厚度测量方法依据 Olejniczak 在 Martin 方法^[22, 23]基础上的定义^[30], 在臼齿近中切面上测量以下三个数据 (图 3): 釉质面积 c , 釉质与齿质接合界限 (Enamel-dentine Junction, EDJ) 长度 e , 舌颊两侧牙颈连线以上的齿质面积 (包括连线以上牙髓腔面积) b , 从而计算:

$$\text{二维平均釉质厚度 } 2DAET = \frac{c}{e}, \quad \text{二维相对釉质厚度 } 2DRET = \frac{2DAET}{\sqrt{b}} \times 100$$

三维釉质厚度测量方法依据 Olejniczak 的定义^[30], 在齿冠上测量以下三个数据 (图 3): 釉质体积 C , 釉质与齿质结合面 (EDJ) 面积 E , 基准面以上齿质体积 (包括基准面以上牙髓腔体积) B , 从而计算:

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

至此, 获取了四项釉质厚度指标 2DAET、2DRET、3DAET、3DRET。



图 2 巨猿臼齿研究材料

Fig. 2 *G. blacki* molars in this study

a. PA166-M99; b. PA208-M68; c. PA208-M43; d. PA208-M59; e. PA208-M14; f. PA208-M109; g. PA207-M149;
 h. PA206-M24; i. PA206-M93; j. PA206-M121; k. PA206-M119; l. PA206-M157; m. PA206-M128; n. PA206-M59
 (a-n, 柳城巨猿洞); o. GBB1-1 (毕节扒耳岩); p. PA1280-G23 (建始龙骨洞); q. PA15 (大新黑洞); r. PA518 (武鸣步拉利山)

3 结果与讨论

巨猿臼齿的平均和相对釉质厚度的测量结果见表 2。二维和三维的测量结果相差很小 (2DAET=2.41, 3DAET=2.45; 2DRET=21.31, 3DRET=20.41)。平均釉质厚度变异范围分别是: 2DAET, 1.68-3.17mm; 3DAET, 1.79-2.99mm。相对釉质厚度的变异范围分别是: 2DRET, 14.20-31.02; 3DRET, 14.72-26.48。

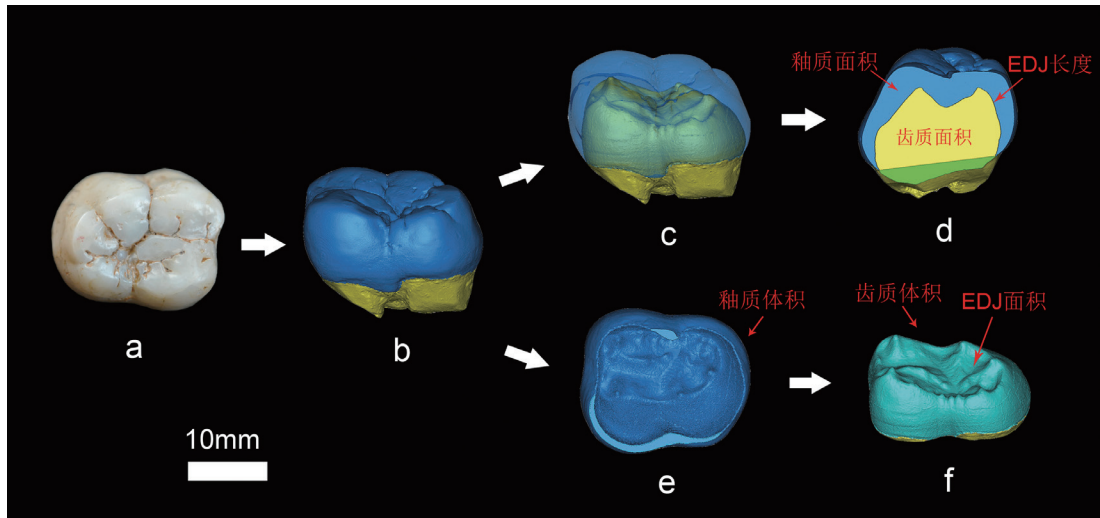


图 3 二维与三维釉质厚度测量

Fig. 3 2D and 3D enamel thickness measurements

a. 巨猿下臼齿 (PA208-M14); b & c. 臼齿虚拟模型; d. 臼齿近中切面, 在切面上, 蓝色区域为釉质面积, 黄色区域为齿质面积, 两者之间为 EDJ (Enamel-dentine Junction) 长度; e. 齿冠釉质体积; f. 齿冠齿质体积, 其中浅蓝色界面为 EDJ 面积

3.1 釉质厚度比较

将目前已研究发表的灵长类臼齿釉质厚度数据汇总见表 3 和表 4。除撒海尔人、原初人及南方古猿湖畔种外, 所有比较数据均遵从与本文相应的测量和计算方法^[22, 23, 28, 30], 其中部分古猿的二维数据在获取过程中, 近中切面的截取方法与其他种类略有差异。在三维釉质厚度方面, 牙齿材料均选取完整的未磨损或轻微磨损的标本。如果牙齿材料磨损或损坏情况不符合三维测量的要求, 有些标本的二维切面根据形态可进行修复后, 可以测算二维釉质厚度, 一般对数据结果影响不大。釉质厚度的类别划分参考 Martin 1985 年定义, 现在仍在广泛应用的分类方法^[22] 即: 薄 $8.90 < RET \leq 11.30$; 偏薄 $11.30 < RET \leq 14.64$; 偏厚 $14.64 < RET \leq 17.49$; 厚 $17.49 < RET \leq 26.20$; 将超出“厚”范围归为“超厚”^[49]; 小于“薄”的范围归为“超薄”。

以下分别将巨猿与现生和化石灵长类的釉质厚度 (平均和相对釉质厚度) 进行比较, 即现代人、现生类人猿、古人类、中新世古猿、其他现生灵长类, 比较结果见图 4 和图 5。

巨猿与现代人、现生类人猿比较: 在平均釉质厚度方面, 巨猿的釉质是所有灵长类中最厚的 ($2DAET=2.41\text{mm}$; $3DAET=2.45\text{mm}$), 几乎是排在第二位的智人釉质厚度的两倍, 猩猩和大猩猩平均釉质厚度接近, 排在第三位, 其后依次是黑猩猩、合趾猿、长臂猿; 在相对釉质厚度方面, 巨猿 ($2DRET=21.31$; $3DRET=20.41$) 和智人接近, 其次是猩猩和长

表 2 二维与三维釉质厚度测量数据

Tab.2 2D and 3D enamel thickness measurements

二维	釉质面积 (mm^2)	齿质面积 (mm^2)	EDJ长度 (mm)	2DAET (mm)	2DRET
	78.90(54.10-109.88)	127.91(72.54-217.21)	32.78(24.81-40.95)	2.41(1.68-3.17)	21.31(14.20-31.02)
三维	釉质体积 (mm^3)	齿质体积 (mm^3)	EDJ面积 (mm^2)	3DAET (mm)	3DRET
	1491.77(914.55-2424.92)	1728.42(863.45-3581.52)	608.43(394.01-963.16)	2.45(1.79-2.99)	20.41(14.72-26.48)

表 3 二维釉质厚度比较

Tab. 3 Comparison of 2D enamel thickness measurements

种 类	例数	2DAET(mm)	2DRET	厚度分类
步氏巨猿 <i>Gigantopithecus blacki</i> (本文)	18	2.41	21.31	厚
智人 <i>Homo sapiens</i> ^[32]	257	1.22	20.06	厚
猩猩 <i>Pongo pygmaeus</i> ^[26]	41	1.10	15.49	偏厚
长臂猿 <i>Hyllobates muelleri</i> ^[30]	11	0.44	15.27	偏厚
黑猩猩 <i>Pan troglodytes</i> ^[26]	40	0.75	13.23	偏薄
合趾猿 <i>Symphalangus syndactylus</i> ^[30]	17	0.54	12.58	偏薄
大猩猩 <i>Gorilla gorilla</i> ^[26, 33]	15	1.04	11.68	偏薄
傍人粗壮种 <i>Paranthropus robustus</i> ^[34]	9	2.03	28.38	超厚
南方古猿非洲种 <i>Australopithecus africanus</i> ^[34]	9	1.63	22.79	厚
尼安德特人 <i>Homo neanderthalensis</i> ^[35]	42	1.06	16.44	偏厚
撒海尔人乍得种 <i>Sahelanthropus tchadensis</i> ^[50, 51]				偏厚 ^a
原初人土根种 <i>Orrorin tugenensis</i> ^[52]				厚 ^a
南方古猿湖畔种 <i>Australopithecus anamensis</i> ^[53]				厚 ^a
东非早期人属 East African early <i>Homo</i> ^{[54] b}	4	1.52	20.50	厚
南非早期人属 South African early <i>Homo</i> ^{[54] c}	3	1.99	29.24	超厚
亚洲直立人 <i>Asian Homo erectus</i> ^{[54] d}	6	1.34	18.48	厚
奥兰诺古猿 <i>Ouranopithecus macedoniensis</i> ^[36]	1	1.88	25.5	厚
原康修尔猿 <i>Proconsul nyanzae</i> ^[24]	1		22.4	厚
非洲古猿 <i>Afropithecus turkanensis</i> ^[37]	2		21.4	厚
皮尔劳尔猿 <i>Pierolapithecus catalaunicus</i> ^[38]	6	0.74	19.5	厚
<i>Griphopithecus sp.</i> ^[37]	8		19.3	厚
西瓦古猿 <i>Sivapithecus sivalensis</i> ^[37]	3		19.2	厚
<i>Anoiapithecus brevirostris</i> ^[38]	4	0.75	18.8	厚
禄丰古猿 <i>Lufengpithecus lufengensis</i> (未发表)	4	1.13	17.39	偏厚
原康修尔猿 <i>Proconsul heseloni</i> ^[24]	1		17.0	偏厚
<i>Rangwapithecus gordoni</i> ^[39]	1		14.9	偏厚
禄丰古猿 <i>Lufengpithecus hudienensis</i> ^[39]	1		14.1	偏薄
原康修尔猿 <i>Proconsul major</i> ^[37, 40]	1		13.7	偏薄
山猿 <i>Oreopithecus bambolii</i> ^[37, 40]	1		13.0	偏薄
森林古猿 <i>Dryopithecus laietanus</i> ^[37, 40]	1		12.7	偏薄
森林古猿 <i>Dryopithecus fontani</i> ^[38]	2	0.57	10.6	薄
原康修尔猿 <i>Proconsul africanus</i> ^[40]	1		8.5	超薄
黑帽卷尾猴 <i>Cebus apella</i> ^[25]	2	0.50	18.84	厚
暗黑伶猴 <i>Callicebus moloch</i> ^[25]	1	0.26	12.32	偏薄
夜猴 <i>Aotus trivergatus</i> ^[25]	3	0.21	11.73	偏薄
僧面猴 <i>Pithecia</i> ^[25]	2	0.28	11.61	偏薄
白秃猴 <i>Cacajao calvus</i> ^[25]	3	0.31	11.54	偏薄
黑丛尾猴 <i>Chiropotes satanas</i> ^[25]	3	0.23	9.54	薄
朱颜蜘蛛猴 <i>Ateles paniscus</i> ^[25]	4	0.24	8.89	超薄

注：a—撒海尔人、原初人及南方古猿湖畔种釉质厚度的类别依据原文测量结果推及，在本文中作为参考。b—材料来自肯尼亚库比福勒 (Koobi Fora) 化石点，Wood 认为标本为能人或鲁道夫人。c—材料来自南非 Drimolen 和 Swartkrans 化石点。d—材料来自中国中药铺和周口店化石点。

表 4 三维釉质厚度比较 /Tab. 4 Comparison of 3D enamel thickness measurements

种 类	例数	3DAET(mm)	3DRET	厚度分类
步氏巨猿 <i>Gigantopithecus blacki</i> (本文)	18	2.45	20.41	厚
智人 <i>Homo sapiens</i> ^[31]	39	1.43	23.97	厚
长臂猿 <i>Hyllobates muelleri</i> ^[31]	11	0.49	14.72	偏厚
猩猩 <i>Pongo pygmaeus</i> ^[31]	12	1.01	14.49	偏薄
黑猩猩 <i>Pan troglodytes</i> ^[31]	26	0.75	11.80	偏薄
合趾猿 <i>Symphalangus syndactylus</i> ^[31]	17	0.55	11.15	薄
大猩猩 <i>Gorilla gorilla</i> ^[31]	9	0.98	9.77	薄
傍人粗壮种 <i>Paranthropus robustus</i> ^[34]	9	1.83	23.37	厚
南方古猿非洲种 <i>Australopithecus africanus</i> ^[34]	9	1.48	17.70	厚
尼安德特人 <i>Neanderthal</i> ^[35]	29	1.08	15.55	偏厚
地猿始祖种 <i>Ardipithecus ramidus</i> ^[55]	1	0.96	14.8	偏薄
奥兰诺古猿 <i>Ouranopithecus macedoniensis</i> ^[41]	1	2.15	28.49	超厚
禄丰古猿 <i>Lufengpithecus lufengensis</i> (未发表)	4	1.17	14.57	偏薄
白眉猴 <i>Cercocebus</i> ^[31]	4	0.75	17.55	厚
狒狒 <i>Papio</i> ^[31]	3	0.85	14.84	偏厚
猕猴 <i>Macaca</i> ^[31]	1	0.73	13.69	偏薄
卷尾猴 <i>Cebus</i> ^[31]	1	0.65	23.60	厚
蜘蛛猴 <i>Ateles</i> ^[31]	26	0.39	12.27	超薄
吼猴 <i>Alouatta</i> ^[31]	21	0.40	9.90	超薄
松鼠猴 <i>Saimiri</i> ^[31]	3	0.16	8.19	超薄
美狐猴 <i>Eulemur</i> ^[31]	5	0.23	8.68	超薄
懒猴 <i>Loris</i> ^[31]	3	0.10	5.77	超薄
婴猴 <i>Galago</i> ^[31]	1	0.12	6.33	超薄

臂猿, 虽然长臂猿平均釉质厚度在现生大猿中最薄, 但相对釉质厚度与猩猩同列。然后依次是黑猩猩、合趾猿、大猩猩。大猩猩平均釉质厚度较厚, 但相对釉质厚度却是现生大猿中最薄的。

巨猿与古人类比较: 在平均釉质厚度方面, 巨猿与傍人粗壮种、南非早期人属成员较为接近, 南方古猿非洲种、东非早期人属成员(能人或鲁道夫人)和亚洲直立人次之, 与尼安德特人相差较大, 地猿釉质最薄; 在相对釉质厚度方面, 南非早期人属和傍人都比巨猿厚些, 南方古猿、东非早期人属以及亚洲直立人都与巨猿相当, 撒海尔人和原初人釉质也较厚, 尼安德特人属于“偏厚”类型, 地猿依然最薄, 属于“偏薄”类型。

巨猿与中新世古猿比较: 在平均釉质厚度方面, 巨猿仍然是最厚, 只有奥兰诺古猿与之相近, 其次是禄丰古猿, 皮尔劳尔猿、*Anoiapithecus* 及森林古猿釉质都较薄, 其他古猿没有平均釉质厚度数据; 在相对釉质厚度方面, 古猿数据较为丰富, 奥兰诺古猿、原康修尔猿尼安萨种、非洲古猿都比巨猿厚, 皮尔劳尔猿、*Griphopithecus sp.*、西瓦古猿、*Anoiapithecus* 及禄丰古猿都与巨猿釉质厚度相近, 山猿、森林古猿及原康修尔猿的两个种釉质较薄, 属于“偏薄”类型。

巨猿与其他现生灵长类比较: 在平均釉质厚度方面, 巨猿远比其他现生灵长类厚很多; 在相对釉质厚度方面, 卷尾猴与巨猿相近, 属于“厚”级别, 白眉猴次之, 其他灵长类大多釉质薄, 属于“偏薄”、“薄”, 甚至“超薄”类型。

总体来看, 巨猿的平均釉质厚度是目前所有已知现生和化石灵长类中最厚的, 显著

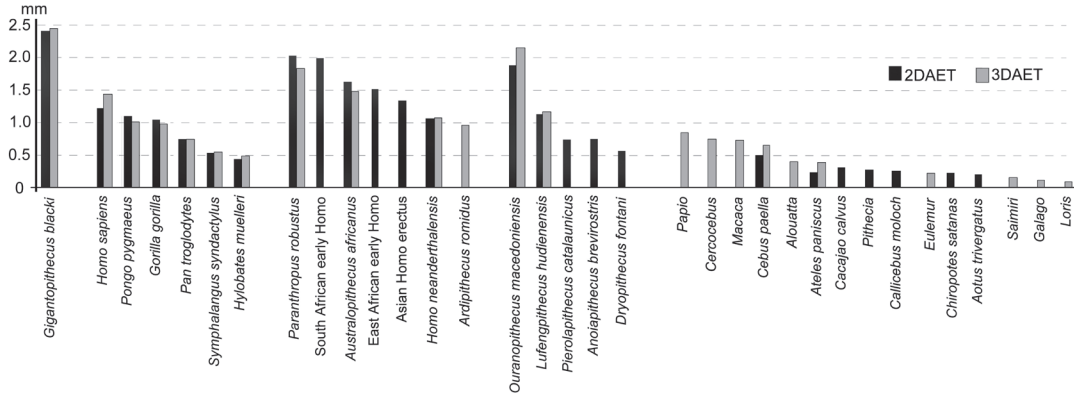


图 4 平均釉质厚度比较

Fig. 4 Comparison of average enamel thickness measurements

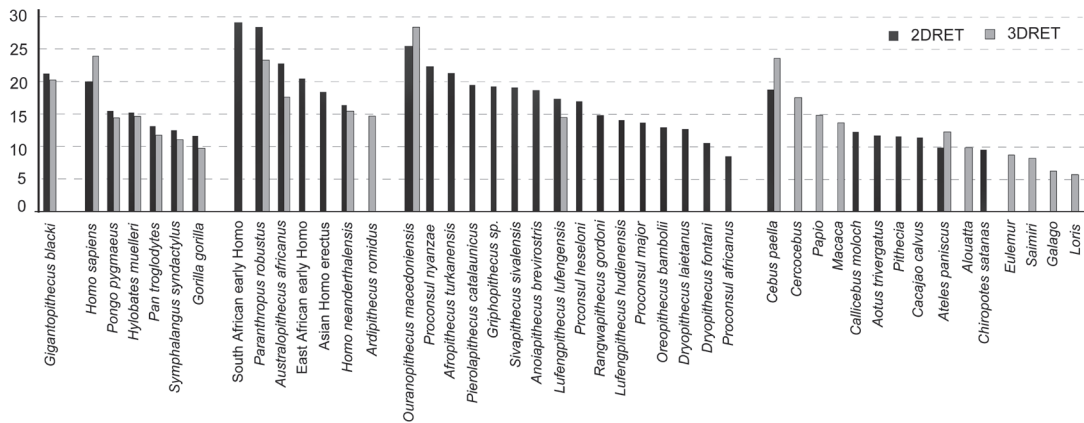


图 5 相对釉质厚度比较

Fig. 5 Comparison of relative enamel thickness measurements

大于现生灵长类，只有傍人粗壮种、南非早期人属及奥兰诺古猿三种化石灵长类与之接近；巨猿的相对釉质厚度属于“厚”釉质类型，但不再是最厚，南非早期人属、傍人和奥兰诺古猿比巨猿厚，现代人、现生卷尾猴、南方古猿、东非早期人属、亚洲直立人以及原康修尔猿尼安萨种、非洲古猿等部分古猿与巨猿釉质厚度相近。

3.2 釉质厚度与巨猿食性环境适应及系统演化分析

巨猿以纯 C₃ 植物为食，栖息在茂密的亚热带森林环境，不同于南方古猿、傍人等；南方古猿、傍人等可食用 C₃ 和 C₄ 植物，生活在相对开阔的环境^[18, 19, 56]。巨猿与傍人、南方古猿、非洲早期人属有着相似的釉质厚度，但彼此食物来源种类可能存在明显差异。生活在非洲中部赤道附近的大猩猩，曾被认为与巨猿有着相似的体型和食性，但从牙冠形态和釉质厚度方面来看，巨猿与大猩猩明显不同，取食的植物与大猩猩应该也不同。对牙齿表面植硅体的研究表明巨猿的食物包含草类和果实等多种来源^[17]，厚釉质可能是适应进食含有大量植硅体食物的结果^[57]。现生卷尾猴虽然体格较小，但相对釉质却很厚，这可能与喜食果实类及杂食性有关。巨猿牙齿的微痕特征显示巨猿食物以果实为主^[18]或杂

食^[12]。巨猿臼齿非常高的龋齿率反映了富含碳水化合物的植物占食物的比例很大^[4, 58, 59]。釉质厚度的差异应该与牙齿功能、取食偏好有关。巨猿牙齿的厚釉质特性意味着它具有非常强的抗磨损功能，足以长时间大量咀嚼和研磨食物。

孔尼华 1935 年在香港中药店初次发现巨猿牙齿化石，当时他认为属于一种大型猿类^[1]。十年后，魏敦瑞将巨猿与魁人 (*Meganthropus*) 和爪哇直立人 (*Pithecanthropus*) 研究比较后认为巨猿具有明显人的特征，把巨猿归入人科，并改称“巨人” (*Gigantanthropus*)^[60]。吴汝康根据巨猿下颌骨和牙齿的性状研究，认为巨猿与现代人、傍人接近，将巨猿归入人科成员，并认为巨猿可能是人类演化过程中的一个旁支^[4]。从本文牙齿釉质厚度比较结果来看，巨猿与现代人、亚洲直立人、非洲早期人属、傍人、南方古猿及原初人的釉质厚度都很厚，它们之间可能有着亲近的关系。在古人类中，除地猿之外，其他古人类的釉质厚度都“厚”或“偏厚”，所以可以推测人类祖先可能具有厚釉质特征。再看中新世古猿，“厚”、“偏厚”、“偏薄”及“薄”四种釉质类型同时存在，厚釉质稍偏多一些，其中奥兰诺古猿最厚。一些学者认为奥兰诺古猿可能与非洲早期人类有着密切关系^[61]。无论从平均还是相对釉质厚度方面，巨猿又与奥兰诺古猿极其相近。所以，从釉质厚度角度，推测厚釉质可能是人类祖先的特征性状，巨猿、其他古人类及现代人均继承了祖先的厚釉质特征，在演变过程中由于适应环境的不同，釉质厚度发育发生了变化，其中巨猿则由于其特殊的食性特征更加特化，釉质更厚，巨猿有可能是早期人类系统演化过程中的一个特化旁支。当然，也不排除巨猿从某种具有厚釉质的中新世古猿旁支演化而来的可能性，巨猿与古人类相似的厚釉质特点是与人类祖先支系平行演化适应的结果。

4 结 论

综合上述比较和讨论，得到以下认识：巨猿的平均釉质厚度是目前所有已知现生和化石灵长类中最厚的，只有傍人、南非早期人属及奥兰诺古猿三种化石灵长类与之接近；在相对釉质厚度方面，巨猿属于“厚”釉质类型，但低于奥兰诺古猿、傍人、南非早期人属，与某些中新世古猿（如原康修尔猿尼安萨种、非洲古猿）、南方古猿、东非早期人属、亚洲直立人以及现代人、现生卷尾猴的相对釉质厚度指数相近；巨猿的厚釉质与食性适应密切相关，具有非常强的抗磨损功能，足以长时间大量咀嚼和研磨食物。从釉质厚度角度，推测厚釉质可能是人类祖先的特征性状，巨猿有可能是人类系统演化过程中的一个特化旁支，但也不排除巨猿是从某种具有厚釉质的中新世古猿旁支平行演化而来的可能性，与古人类具备了相似的厚釉质特征。

致谢：感谢古脊椎所前辈同仁长期的野外工作积累为本研究提供了宝贵的化石材料，同时感谢技术室张文定、赵树森、侯叶茂等人在 CT 扫描工作方面的技术支持和协作。吴新智院士对本项研究提出指导性意见，在此表示诚挚的谢意！

参考文献

- [1] Von Koenigswald G. Eine fossile Säugetierfauna mit Simia aus Südchina [J]. Proc Kon Nederl Akad Wetens Ser C, 1935, 38: 872-879
- [2] Von Koenigswald G. *Gigantopithecus blacki*, a giant fossil hominoid from the Pleistocene of southern China [J]. Anthropological Papers of the American Museum of Natural History, 1952, 43: 295-325
- [3] 裴文中, 吴汝康. 华南新发现的巨猿牙齿化石 [J]. 古生物学报, 1956, 4(4): 477-490
- [4] 吴汝康. 巨猿下颌骨和牙齿化石 [M]. 中国古生物志新丁种, 1962, 11: 1-94
- [5] 张银运, 吴茂霖, 刘金荣. 广西武鸣新发现的巨猿牙齿化石 [J]. 科学通报, 1973, 18(3): 130-133
- [6] 徐春华, 韩康信, 王令红, 鄂西巨猿化石及其共生的动物群 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1974, 12(4): 293-309
- [7] 张银运, 王令红, 董兴仁, 等. 广西巴马发现的巨猿牙齿化石 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1975, 13(3): 148-153
- [8] 黄万波, 方其仁编著. 巫山猿人遗址 [M]. 北京: 海洋出版社, 1991, 1-230
- [9] 赵凌霞, 金昌柱, 秦大公, 等. 广西崇左三合大洞新发现的巨猿牙齿化石及其演化意义 [J]. 第四纪研究, 2008, 28(6): 1139-1144
- [10] 王颖, 田丰, 莫进尤. 广西布兵盆地么会洞发现的巨猿牙齿化石 [J]. 人类学学报, 2007, 26(4): 329-343
- [11] Wang W. New discoveries of *Gigantopithecus blacki* teeth from Chuifeng Cave in the Buling Basin, Guangxi, south China [J]. Journal of Human Evolution, 2009, 57(3): 229-240.
- [12] Zhao LX, Zhang LZ. New fossil evidence and diet analysis of *Gigantopithecus blacki* and its distribution and extinction in South China [J]. Quaternary International, 2013, 286: 69-74
- [13] 李钊, 李超荣, 王大新. 海南的旧石器考古 [A]. 见: 董为, 主编. 第十一届中国古脊椎动物学学术年会论文集 [C]. 北京: 海洋出版社, 2008. 167-172
- [14] Ciochon RL, Long VT, Larick R, et al. Dated co-occurrence of *Homo erectus* and *Gigantopithecus* from Tham Khuyen cave, Vietnam [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1996, 93(7): 3016-3020
- [15] Groves CP. *Gigantopithecus* and the mountain gorilla [J]. Nature, 1970, 226: 973-974
- [16] Pilbeam D. *Gigantopithecus* and the origins of Hominidae [J]. Nature, 1970, 225(5232): 516
- [17] Ciochon RL, Piperno DR, Thompson RG. Opal phytoliths found on the teeth of the extinct ape *Gigantopithecus blacki*: implications for paleodietary studies [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1990, 87(20): 8120-8124
- [18] Daegling D, Grine F. Bamboo feeding, dental microwear, and diet of the Pleistocene ape *Gigantopithecus blacki* [J]. South African Journal of Science, 1994, 90(10): 527-532
- [19] 赵凌霞, 张立召, 张福松, 等. 根据步氏巨猿与伴生动物牙釉质稳定碳同位素分析探讨其食性及栖息环境 [J]. 科学通报, 2011, 56(35): 2981-2987
- [20] Gantt DG. Enamel of primate teeth: Its thickness and structure with reference to functional and phyletic implications [D]. Doctor Dissertation. Washington: Washington University, 1977
- [21] Kay RF. The nut-crackers – a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae [J]. American Journal of Physical Anthropology, 1981, 55(2): 141-151
- [22] Martin LB. Significance of enamel thickness in hominoid evolution [J]. Nature, 1985, 314(6008): 260-263
- [23] Martin LB. The relationships of the later Miocene Hominoidae [D]. PhD Dissertation. London: University College London, 1983
- [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(2): 163-209
- [25] 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
- [26] Smith TM, Olejniczak AJ, Zermeno JP, et al. Variation in hominoid molar enamel thickness [J]. Journal of Human Evolution, 2005, 48(6): 575-592
- [27] Dean MC and Schrenk F. Enamel thickness and development in a third permanent molar of *Gigantopithecus blacki* [J]. Journal of Human Evolution, 2003, 45(5): 381-388
- [28] 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 Sciences, 2004, 112(2): 121-146

- [29] Tafforeau P, Boistel R, Boller E, et al. Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens [J]. *Applied Physics A*, 2006, 83(2): 195-202
- [30] Olejniczak AJ. Micro-computed tomography of primate molars [D]. PhD Dissertation. New York: Stony Brook University, 2006
- [31] Olejniczak AJ, Tafforeau P, Feeney RNM, et al. Three-dimensional primate molar enamel thickness [J]. *Journal of Human Evolution*, 2008, 54(2): 187-195
- [32] 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
- [33] Olejniczak AJ, Smith TM, Wang W, et al. Molar enamel thickness and dentine horn height in *Gigantopithecus blacki* [J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2008, 135(1): 85-91
- [34] 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
- [35] Olejniczak AJ, Smith TM, Feeney RNM, et al. Dental tissue proportions and enamel thickness in Neandertal and modern human molars [J]. *Journal of Human Evolution*, 2008, 55(1): 12-23
- [36] Smith TM, Martin LB, Reid DJ, et al. An examination of dental development in *Graecopithecus freybergi* (= *Ouranopithecus macedoniensis*) [J]. *Journal of Human Evolution*, 2004, 46(5): 551-577
- [37] Smith TM, Martin LB, Leakey MG. Enamel thickness, microstructure and development in *Afropithecus turkanensis* [J]. *Journal of Human Evolution*, 2003, 44(3): 283-306
- [38] Alba DM, Fortuny J, Moyà-Solà S. Enamel thickness in the Middle Miocene great apes *Anoiapithecus*, *Pterolapithecus* and *Dryopithecus* [J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 2010, 277(1691): 2237-2245
- [39] Schwartz GT, Liu W, Zheng L. Preliminary investigation of dental microstructure in the Yuanmou hominoid (*Lufengpithecus hudianensis*), Yunnan Province, China [J]. *Journal of Human Evolution*, 2003, 44(2): 189-202
- [40] Andrews P and Martin LB. Hominoid Dietary Evolution [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 1991, 334(1270): 199-209
- [41] MacChiarelli R, Mazurier A, Illerhaus B, et al. *Ouranopithecus macedoniensis* (Mammalia, Primates, Hominoidea): virtual reconstruction and 3D analysis of a juvenile mandibular dentition (RPI-82 and RPI-83) [J]. *Geodiversitas*, 2009, 31(4): 851-863
- [42] 裴文中. 云南元谋更新世初期的哺乳动物化石(附广西柳州“巨猿洞”马化石的研究) [J]. *古脊椎动物与古人类*, 1961, 3(1): 16-31
- [43] 裴文中. 广西柳州巨猿洞及其他山洞之食肉目、长鼻目和啮齿目化石 [J]. *中国科学院古脊椎动物与古人类研究所集刊*, 1987, 18: 5-119
- [44] 韩德芬. 广西柳州巨猿洞偶蹄目化石 [J]. *中国科学院古脊椎动物与古人类研究所集刊*, 1987, 18: 135-208
- [45] Tong HW. Dental characters of the Quaternary tapirs in China, their significance in classification and phylogenetic assessment [J]. *Geobios*, 2005, 38(1): 139-150
- [46] 同号文. 广西柳州巨猿洞早更新世爪兽化石(奇蹄目, 哺乳动物纲) [J]. *古脊椎动物学报*, 2006, 44(4): 347-365
- [47] 赵凌霞, 同号文, 徐春华, 等. 贵州毕节发现的巨猿牙齿化石及其意义 [J]. *第四纪研究*, 2006, 26(4): 548-554
- [48] 郑绍华. 建始人遗址 [M]. 北京: 科学出版社, 2004
- [49] Grine FE, Martin LB. Enamel thickness and development in *Australopithecus* and *Paranthropus* [A]. In: Grine FE, Eds. *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines* [C]. New York: Aldine de Gruyter, 1988, 3-42
- [50] Brunet M, Guy F, Pilbeam D, et al. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa [J]. *Nature*, 2002, 418(6894): 145-151
- [51] Brunet M, Guy F, Pilbeam D, et al. New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad [J]. *Nature*, 2005, 434(7034): 752-755
- [52] Senut B, Pickford M, Gommery D, et al. First hominid from the Miocene (Lukeino formation, Kenya) [J]. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences II A*, 2001, 332(2): 137-144
- [53] Ward CV, Leakey MG, Walker A. Morphology of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi and Allia Bay, Kenya [J]. *Journal of Human Evolution*, 2001, 41(4): 255-368
- [54] Smith TM, Olejniczak AJ, Zermeno JP, et al. Variation in enamel thickness within the genus *Homo* [J]. *Journal of Human Evolution*, 2012, 62(3): 395-411

- [55] Suwa G, Kono RT, Simpson SW, et al. Paleobiological implications of the *Ardipithecus ramidus* dentition [J]. *Science*, 2009, 326(5949): 69-99
- [56] 裴文中, 中国原始人类的生活环境 [J]. *古脊椎动物与古人类*, 1960, 2(1): 9-21
- [57] Rabenold D, Pearson OM. Abrasive, silica phytoliths and the evolution of thick molar enamel in primates, with implications for the diet of *Paranthropus boisei* [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6(12): 1-11
- [58] 韩康信, 赵凌霞. 湖北巨猿牙齿化石龋病观察 [J]. *人类学学报*, 2002, 21(3): 191-196
- [59] 赵凌霞. 建始龙骨洞巨猿龋齿研究 [A]. 见: 董为, 主编. 第十届中国古脊椎动物学学术年会论文集 [C]. 北京: 海洋出版社, 2006. 103-108
- [60] Weidenreich F. Giant early man from Java and South China [J]. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History*, 1945, 40: 1-134
- [61] De Bonis L, Bouvrain G, Koufos G. New hominid skull material from the late Miocene of Macedonia in northern Greece [J]. *Nature*, 1990, 345(6277): 712-714

Enamel Thickness of *Gigantopithecus blacki* and Its Significance for Dietary Adaptation and Phylogeny

ZHANG Li-zhao, ZHAO Ling-xia

Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044

Abstract: *Gigantopithecus blacki*, a large Pleistocene hominoid from South China and Vietnam, is a very special taxon in any discussion of primate dietary proclivity and evolutionary phylogeny. In this study, 18 teeth of *G. blacki*, unworn or slightly-worn, are reconstructed using micro-CT in order to measure enamel thickness, and compared with extant and extinct humans and other primates. We find that, in absolute dimensions, *G. blacki* has the thickest enamel thickness of any fossil or extant primates, while *Paranthropus*, early *Homo* and *Ouranopithecus macedoniensis* possess relatively closer values with it. With considerations of body and tooth size, the enamel measurements indicate that *G. blacki* belongs to a category of “thick-enamel” primate along with modern humans, *Cebus*, *Australopithecus*, East African Early *Homo*, Asian *Homo erectus* and some Miocene fossil apes (eg *Proconsul nyanzae* and *Afropithecus turkanensis*), but thinner than South African early *Homo*, *Paranthropus* and *Ouranopithecus macedoniensis*. The extremely thick enamel of *G. blacki* molars are evidently well used for grinding and crushing for a long period. The dietary proclivities may primarily focus on tough or fibrous vegetation. Human ancestors probably have thick enamel. *G. blacki* may be a side branch of hominids during the evolution. Meanwhile, *G. blacki* can be also evolved from one branch of Miocene fossil ape whose teeth enamel is thick. The thick enamel, common characteristic of *G. blacki* and human, is the result of parallel evolution.

Keywords: *Gigantopithecus blacki*; Enamel thickness; Phylogeny; Functional adaptation; Micro-CT