



周口店直立人下颌前臼齿齿冠形态结构及其变异

邢松^{①②}, 周蜜^③, 刘武^①

① 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进化系统学重点实验室, 北京 100044;

② 中国科学院研究生院, 北京 100049;

③ 湖北省文物考古研究所, 武汉 430077

E-mail: xingsongh@yahoo.com.cn

2009-07-08 收稿, 2009-08-28 接受

国家自然科学基金(批准号: 40772016)、科技部国际合作重点项目(编号: 2007DFB20330)和湖北省文物局南水北调工程丹江口库区文物保护科研课题(编号: NK13)资助

摘要 采用形态观察和几何形态测量方法对周口店直立人, 以及南方古猿、非洲早期人属、亚洲其他地区直立人、欧洲更新世人类、现代中国人下颌前臼齿(P_3 , 72 枚; P_4 , 69 枚)进行了对比分析, 结果显示人类下前臼齿齿冠咬合面形态结构及轮廓形状具有明显的演化变化。南方古猿下前臼齿齿冠轮廓不对称, 颊侧近、远中垂直沟明显; P_3 咬合面前凹开裂, 跟座较大; P_4 齿冠颊侧近、远中垂直沟明显; 出现“H”型齿沟。这些特征在后期化石人类中有不同程度的体现, 但呈减弱趋势。现代人 P_3 和 P_4 齿冠轮廓基本对称; 齿冠颊侧近、远中垂直沟已经消失或微弱; 跟座缩小。本研究发现周口店直立人下前臼齿保留了许多早期人类的原始特征, 包括齿冠舌侧不对称、明显的颊侧近、远中垂直沟等。此外, 周口店直立人 P_3 和 P_4 齿冠形态存在明显的内部变异, 主要包括程度不同的颊侧近、远中垂直沟、轮廓对称性、齿尖区相对于外轮廓的分布位置和跟座的大小比例。与亚洲其他地区直立人相比, 周口店直立人下前臼齿齿冠形态及轮廓形状与浙川标本以及印度尼西亚的 S-1 相类似, 而与 S-6 差别较大。分析显示周口店直立人下前臼齿与欧洲更新世中期人类有相似的特征, 但两者之间的差别更大。

关键词
牙齿形状
几何形态测量
周口店直立人
下颌前臼齿

自 Zdansky^[1]1921 和 1923 年在北京周口店第一地点中更新世堆积物中发现 2 枚人类牙齿以来, 迄今在周口店发现直立人牙齿 157 枚^[2], 其中包括下颌前臼齿 23 枚(P_3 , 15 枚, P_4 , 8 枚)。在 Weidenreich^[3]的牙齿研究专著中, 对 1937 年前发现的前臼齿作了系统的研究, 发现周口店直立人 P_3 和 P_4 齿冠形态轮廓不对称, 齿带发育且具有明显的跟座, 齿冠咬合面复杂, 齿根粗壮并或具有分裂成双根或者三根的趋势。Weidenreich 认为周口店直立人下颌前臼齿咬合面与南方古猿相似, 而与尼人及现代人差别较大。此外, 他还阐述了齿冠齿根的测量性状, 并与尼安德特人和不同地区的现代人群作了对比, 发现周口店直立

人的下颌前臼齿比现代人群的尺寸大, 而尼人的测量特征位于两者之间^[3]。

20 世纪 60 年代以来, 前臼齿在人类演化和人群关系研究中受到日益增多的关注。Biggerstaff^[4]认为前臼齿齿冠特征具有种属特异性。Wood 等人^[5]对南方古猿以及非洲早期人属的 P_3 和 P_4 的线性测量数据、齿冠和齿尖绝对相对面积、跟座面积、齿冠形状结构、齿冠外轮廓等特征进行了研究, 发现这些特征在南方古猿种间具有明显差异。Bailey^[6]发现尼人 P_4 具有明显区别于直立人和现代人的一些衍生特征, 如斜脊粗壮, 齿冠轮廓不对称, 齿冠咬合面多脊沟。Martínón-Torres 等人^[7]通过观察下颌 P_3 和 P_4 的轮廓对称性、齿冠指数、

引用格式: 邢松, 周蜜, 刘武. 周口店直立人下颌前臼齿齿冠形态结构及其变异. 科学通报, 2009, 54: 2902~2911

Xing S, Zhou M, Liu W. Crown morphology and variation of the lower premolars of Zhoukoudian *Homo erectus*. Chinese Sci Bull, 2009, 54: 3905–3915, doi: 10.1007/s11434-009-0651-z

齿尖区位置、跟座大小比例等特征阐释了 Dmanisi 与南方古猿、直立人和先驱人之间的一致性和差别。

近年来,反映化石形状的特征在古人类研究中受到了日益增多的关注^[8~10]。形状(shape)是排除位置、大小、方向等因素的物体几何特性^[11,12]。形状作为生物形态特征的一个部分能提供演化变化与变异的信息,如某个基因的表达与否,对生存环境的不同适应方式,或者长时间的进化分化等。因此,形状分析已成为一种以量化分析为基础的研究形态变异和形态转化的有效途径^[13]。随着数字摄影和图像分析技术的发展,以及三维数据提取技术的日臻完善,几何形态测量(geometric morphometric)被应用到古人类研究中^[8~10]。这种基于对样本标志点数据的分析方法,能够揭示传统的形态观察和线性测量无法采集的样本形状信息。Bailey 等人^[8]用基于齿冠外轮廓数据的几何形态测量方法对尼人 P₄ 齿冠形状做了量化研究,并证实了尼人的 P₄ 外轮廓相对于现代人和直立人的不对称性。最近,一些学者采用基于标志点(landmark-生物体之间都具有的某些可被定义的解剖位点,如各个齿尖的最高点)信息的几何形态测量方法对南方古猿、非洲早期人属、欧洲更新世人类、亚洲直立人和现代人 P₃ 和 P₄ 齿冠结构和轮廓形状作了研究^[9,10]。

虽然上述许多研究都不同程度涉及周口店直立人的标本^[6~10],但除 Weidenreich^[3]的研究外,周口店直立人不是这些研究的关注点,使用的标本数量少,且没有其他中国古人类化石标本作对比,揭示信息不足,所得认识需要进一步论证。鉴于此,本文以周口店的下颌前臼齿为主要研究对象,采用南方古猿、非洲早期人属、亚洲其他地区直立人、与周口店直立人生活年代较接近的欧洲更新世人类以及中国现代人作为对比,运用传统的形态观测方法和基于标志点坐标的几何形态测量方法对这些下颌前臼齿的齿冠咬合面特征和内外轮廓进行研究,以揭示周口店直

立人 P₃ 和 P₄ 齿冠局部特征和轮廓形状,及其变异情况。在此基础上,探讨这些特征信息与周口店直立人演化地位、内部变异、与亚洲其他直立人和欧洲更新世人类的演化关系。

1 材料与方法

1.1 材料

用于本文研究的 P₃, 72 枚, P₄, 69 枚,具体标本来源见表 1。其中中国现代人标本来源包括河南浙川下王岗、湖北郧县及丹江地区,年代覆盖新石器时代、东周、汉代、宋代及明清时期。对有断裂、邻接面严重磨损、咬合面严重磨损,大范围龋齿裂隙及钙质结合严重的牙齿予以剔除。

1.2 齿冠咬合面拍摄及处理

使用配有微距镜头的数码相机对每一颗下颌前臼齿咬合面拍摄高分辨率的照片,拍照时,相机固定在翻拍架上,并用水平尺对镜头和翻拍架的底板进行校正,使两者处于水平位置。为保证在接下来分析中能够准确而容易的确定各齿尖的最高点,拍照前,用铅笔对每一枚牙齿的各齿尖最高点进行标定,对于齿尖区有轻微磨损但齿质点未暴露的牙齿标本,齿尖最高点定在磨损区的中心位置。为统一标准,拍照时,移动牙齿标本使得牙齿的釉质与齿质交接处的齿颈线(cervical line)围成的平面尽量处于水平位置^[9,10],每张牙齿照片附以标准的毫米比例尺。为便于分析,本文只用右侧下前臼齿。因为同一个体两侧牙齿形态特征的不对称性小^[9,10,14,15],所以为了增加标本数,当右侧牙齿严重磨损或缺失时,用 ACDsee 将左侧牙齿镜像为右侧牙齿。对有轻微邻接面磨损的牙齿,根据磨损面颊舌方向上的延伸程度和整个的齿冠形状,使用 AutoCAD 进行复原^[5,8~10](图 1)。

1.3 形态观察

本文作者对反映 P₃ 和 P₄ 齿冠咬合面形态结构的

表 1 本文使用的牙齿标本

标本	P ₃	P ₄
周口店直立人	ZKD 20, ZKD 80, ZKD 81, ZKD 82, ZKD 83, ZKD 85, ZKD Zdansky, PA 110	ZKD 29, ZKD 89, ZKD 90, ZKD Zdansky
南方古猿	AL277, LH 4, SK 6, STS 52B, STW 404, STW 498	AL 74A-21, STS 52B, STW 404, STS MEMBER 4
非洲早期人属	KNM-ER 1802, KNM-ER-992A	KNM-ER-992A, KNM-ER 1802
其他亚洲直立人	印度尼西亚 Sangiran 6, 中国河南浙川 PA 526	印度尼西亚 Sangiran 1, Sangiran 6, 中国河南浙川 PA 525, PA 528
欧洲更新世人类	Arago 13, Krapina Md-H, Krapina Md-E, Krapina Md-D	Arago 13, Arago 38, Krapina Md-D, Krapina Md-E, Krapina Md-H
中国现代人	N=50	N=50



图1 下颌前臼齿齿冠邻接面磨损的矫正(P₃, PA110)

一些特征进行了观察。观察的特征包括 P₃ 的舌侧齿冠轮廓的对称性、前凹开裂、颊侧近中和远中垂直沟和 P₄ 的齿沟、斜脊、颊侧近中和远中垂直沟、舌侧轮廓线对称性等。

1.4 几何形态测量分析方法

限于篇幅, 以下仅简述与本文研究有关的几何形态测量方法和概念, 关于这种方法的详细内容请参阅文献[13]。

() GPA (generalized procrustes analysis). 标本叠合方法(Superimposition)的一种, 基于尽量缩小 Procrustes distance (所研究对象上对应标志点之间距离的平方和)的标准, 对不同标本平移、旋转、校正而尽量缩小对象之间标志点所围成的原始形状的差异来去除标本的摆放位置、趋向、尺寸等这些非形状因素对形状之间比较的影响[12]。标本叠合后, 物体间对应标志点之间的差别在随后的多变量统计分析中作为初始数据[16], 以此对不同物体形状之间的差别做出阐释。在 GPA 中会产生一个所研究样本组的平均图形, 并在平均图形的每个标志点或者半标志点周围散布着来自各个样本上的对应标志点和半标志点[17]。

() TPS (thin plate spline). TPS 可以通过变形网格将一个形状向另外一个形状变化的具体细节可视化[13]。两个特定物体之间或者一个物体与平均图形之间的变形可以分解为统一和非统一两个成分[13]。前者在反映形状变化时不改变网格线的曲度, 使得网格线之间始终保持平行。而后者通过网格线的扭曲反映变形的局部细节。这样就使得非统一成分需要弯曲能量[17], 这种能量能够衍生出一组描述形状变化的非常有效的参数——部分扭曲值 (partial warp scores)[18-21], 它可以在比较不同物体之间形状差异的统计分析中用作形状变量。相对弯曲分析 (relative warp analysis)[18] 就可以利用这里的部分扭曲值和统一成分进行主成分分析, 将总的变量数降低至几个

主要的独立变量, 这几个独立变量可以概括一个样本组的主要变异, 因而在研究形状变异时是非常有用的。本文将利用 TpsRelw 软件进行相对弯曲分析和形状变形的可视化[22]。

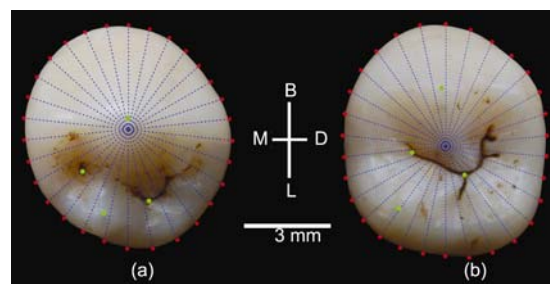


图2 几何形态测量标志点及半标志点

(a) 下颌第一前臼齿, (b) 下颌第二前臼齿; 红点, 半标志点; 绿点, 标志点

() 标志点 (landmarks). 标志点是位于物体表面的相类似解剖位点[13]。本文参照 Gómez-Robles[9] 的关于下颌 P₃ 的研究, 在下颌 P₃ 和 P₄ 咬合面表面选择 4 个标志点 (图 2), 分别为: (1) 颊侧尖最高点; (2) 前凹或者近中颊侧沟与中央沟交界处; (3) 舌侧尖最高点; (4) 后凹或者远中颊侧沟与中央沟交界处[4,5]。TpsDig 软件[23]用于收集标志点的坐标信息。

() 半标志点 (semilandmarks). 半标志点是由 Bookstein[16,24,25] 提出用于研究缺少真正标志点的形状, 如牙齿外轮廓。然而, 半标志点在轮廓线上的分布带有一定的任意性, 使得它的作用受到限制, 一种称为滑动的技术 (sliding landmarks) 被用来解决这一问题。滑动技术能够使得半标志点沿着曲线滑动以减少参照形状与单个形状之间变形所需要的能量[16,24,26], 或者是减少对标志点之间的 P 距离 (procrustes distance)[27], 从而使形状之间的对应标志点尽量吻合。本文将采用后一种滑动方法, 并参照 Gómez-Robles[9] 关于下颌 P₃ 的研究, 将采取齿冠基底面的最颊侧、最远中、最舌侧、最近中[4,5] 4 个标志点来定义一个质点 (centroid), 而后, 从质点放射出 30 条等角度线条或 50 条等角度线条 (图 2)。MakeFan6 软件用来完成这些操作[28]。TpsDig 软件[23]在随后的分析中用来采集半标志点的坐标数据。

2 结果

2.1 齿冠形态观察

本文观察显示南方古猿 P₃ 齿冠极其不对称, 远中舌侧明显突出; 颊侧近中垂直沟和远中垂直沟明

发育,所用到的6枚南方古猿牙齿中5枚出现明显的颊侧近中垂直沟,5枚出现明显的颊侧远中垂直沟(图3(c),颊侧斜线并排处);AL277和STW 404前凹开裂(图3(d)中,黑色实心箭头)。Sangrian 6齿冠也非常不对称,远中舌侧明显突出;颊侧有明显的颊侧近远中垂直沟;前凹开裂(图3(e));PA526齿冠舌侧不对称;保留颊侧近中垂直沟,远中颊侧沟不明显(图3(f))。欧洲更新世人类舌侧相对对称;没有出现颊侧近远中沟;前凹开裂出现3例,Arago 13还出现后凹开裂情况(图3(g))。现代中国人 P_3 齿冠轮廓基本对称,但存在个体差异;颊侧近远中垂直沟基本消失,或只有轻微痕迹出现;前凹开裂情况和后凹开裂情况分别占到24%和26%(图3(h))。与上述化石人类和现代中国人相比,周口店直立人 P_3 齿冠轮廓较南方古猿和印度尼西亚直立人S-6显得更为对称,而与浙川直立人及部分欧洲更新世人类接近。但与现代中国人相比,对称性仍显得较差。齿冠颊侧近中垂直沟在本文研究的全部周口店直立人牙齿都有出现,颊侧远中垂直沟出现在6枚牙齿标本中,但在大小上有所差别(图3(b),斜线并排处);存在于南方古猿、欧洲更新世人类以及现代人齿冠上的前凹开裂现象也出现在PA110上。此外,PA110在斜脊上出现明显的沟^[29](图3(a),实心和空心箭头)。

本文观察的南方古猿 P_4 齿冠不对称,远中舌侧部分突出;保留明显的颊侧近远中垂直沟;由近中颊侧沟、远中颊侧沟、近中舌侧沟、远中舌侧沟和中央沟组成的“H”型齿沟在南方古猿和非洲早期人属齿冠面上均有出现(图4(c))。印度尼西亚的两件标本齿冠特征不尽一致。S-6舌侧极其不对称;颊侧远中垂直沟不明显,但保留了明显的颊侧近中垂直沟;没有出现“H”齿沟(图4(d))。S-1舌侧基本对称;“H”齿沟;后尖上出现类似于转向皱褶(deflecting wrinkle)的解剖结构。浙川直立人舌侧基本对称,其中PA528远中舌侧齿冠轮廓稍微突出;颊侧近中和远中垂直沟表现微弱,只有PA525保留了颊侧近中垂直沟,而PA528在远中颊侧相当于远中垂直沟的位置有一个“V”型刻痕;“H”型齿沟在两例标本中都出现;此外,PA525在颊侧三角脊上出现一条齿沟(图4(e), (f))。本文观察的欧洲更新世人类 P_4 标本舌侧不对称;没有明显的颊侧近中和远中垂直沟;齿沟也没有出现“H”型;颊侧三角脊和舌侧三角脊组成了明显的斜脊(图

4(g))。本文所研究的中国现代人 P_4 舌侧轮廓基本对称;颊侧近中和远中垂直沟基本消失;9例出现“H”型齿沟(图4(h))。对比以上古人类和现代中国人,周口店直立人 P_4 齿冠舌侧比起南方古猿和S-6来说对称性提高;颊侧近远中垂直沟也比较明显;明显的“H”型齿沟;此外,出现在PA525三角脊上的齿沟在本文所用到的周口店直立人4颗 P_4 都有出现,只是这条沟与中央沟的夹角在样本之间有所差别(图4(a), (b));ZKD 90齿冠咬合面上后尖上出现类似于S-1下颌 P_4 的类似转向皱褶(图4(b),虚线处)。

2.2 几何形态测量分析

本文基于4个标志点和30个半标志点对周口店直立人及对比标本 P_3 齿冠外轮廓及齿尖夹角区形状进行了分析。图5展示了各样本组前两个主成分的空间分布。PC1和PC2分别能够解释齿冠几何形态变异的33.12%和20.14%。位于图5边框的5个齿冠轮廓外形分别代表分布在PC1正值和负值极端区域、PC2正值和负值极端区域,以及PC1和PC2轴交点处(在以下分析中称之为原点)的牙齿标本(图6, 7同)。在PC1和PC2原点处, P_3 齿冠轮廓略显不对称,主要体现在近中舌侧和远中颊侧稍微内缩,略显平直;齿尖夹角区靠近近中舌侧。沿PC1正值分布的牙齿标本齿冠轮廓相对于原点来说,近中舌侧稍微突出,使得整个轮廓看起来比较对称;齿尖夹角区整体向舌侧移动,其中前凹和后凹点相互靠近。沿PC1负值分布的标本齿冠轮廓是非常不对称的,主要体现在近中舌侧明显内缩;齿尖夹角区整体向近中颊侧移动,前凹和后凹点之间相互分离,显示具有明显的跟座。沿PC2正值分布的齿冠轮廓接近圆形;齿尖区的前凹点、后凹点和舌侧尖最高点向近中舌侧偏斜。沿PC2负值分布的个体标本齿冠轮廓的近中舌侧和远中颊侧向内收缩,使得齿冠轮廓总体上看是不对称的;齿尖区的后凹点和舌侧尖最高点向远中颊侧偏斜,颊侧尖和舌侧尖大致位于中央。

从图5可以看出,中国现代人与化石人类 P_3 齿冠形状差别明显。前者主要沿着PC1和PC2正值轴分布,并完全占据了坐标的右上部分,后者主要沿着PC1和PC2负值轴分布,占据坐标左下区域;中国现代人与古人类分布基本没有重叠。南方古猿和印度尼西亚标本S-6分布范围主要在PC1负值轴的左半部分,且在PC2正值负值范围对等分布。非洲早期人属

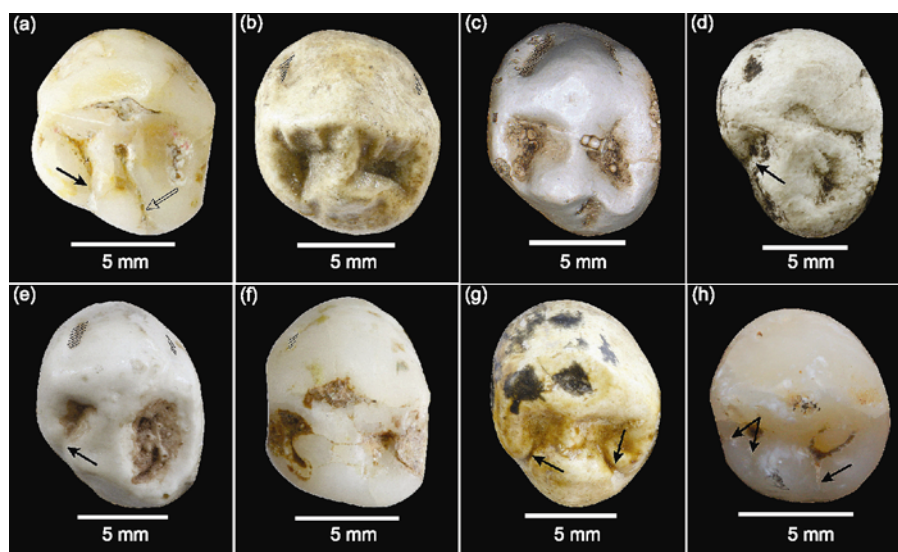


图 3 P_3 齿冠咬合面形态

(a) PA 110; (b) ZKD 20; (c) STS 52B; (d) AL 277; (e) S-6; (f) PA 526; (g) Arago 13;
(h) 现代中国人. 每幅小图上, 颊侧; 下, 舌侧; 右, 远中侧; 左, 近中侧

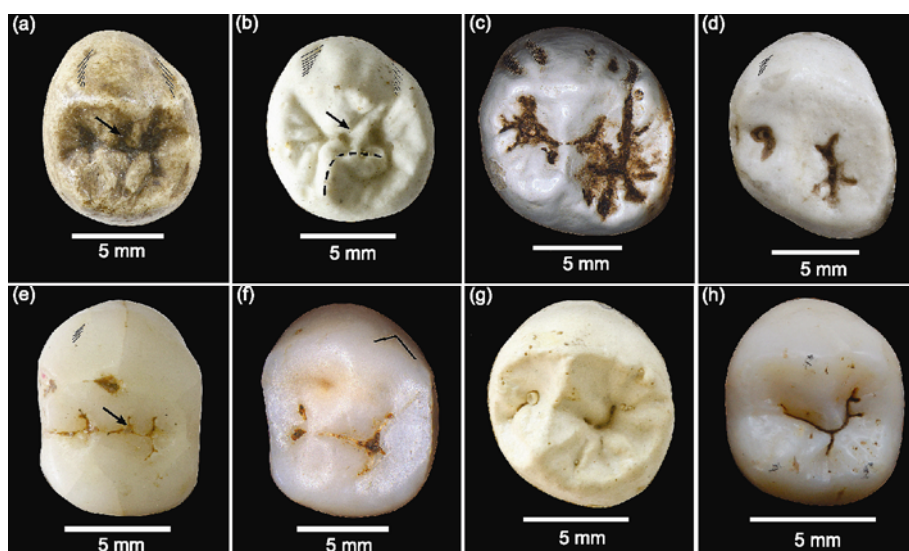


图 4 P_4 齿冠咬合面形态

(a) ZKD 29; (b) ZKD 90; (c) STS MEMBER 4; (d) S-6; (e) PA 525; (f) PA 528; (g) Arago 38;
(h) 现代中国人. 每幅小图上, 颊侧; 下, 舌侧; 右, 远中侧; 左, 近中侧

的人分布范围与南方古猿重叠; 欧洲更新世人类主要分布在 PC2 负值轴的下端和 PC1 正值轴的左半部分. 周口店直立人的分布范围较广, 几乎占据了整个坐标的左下部分, 分布范围既与南方古猿和非洲早期人属有所重叠, 又与中国现代人有所交叉, 但是与欧洲更新世人类没有明显的重叠交叉. 浙川 PA 526 分布在周口店直立人的范围之内.

为进一步分析 P_3 外轮廓的形状变异, 本文专门对 P_3 齿冠外轮廓进行了几何形态测量分析(图 6). 结果显示 PC1 和 PC2 分别代表了齿冠几何形态变异的 39.05% 和 25.07%. PC1 正值和 PC2 正值最大处的牙齿标本整体轮廓对称, 且主要分为两种类型: 一种颊舌径方向上外延, 近远中方向上内收; 另外一种颊舌径方向上内收, 近远中方向上外延. 对应的 PC1 负值方

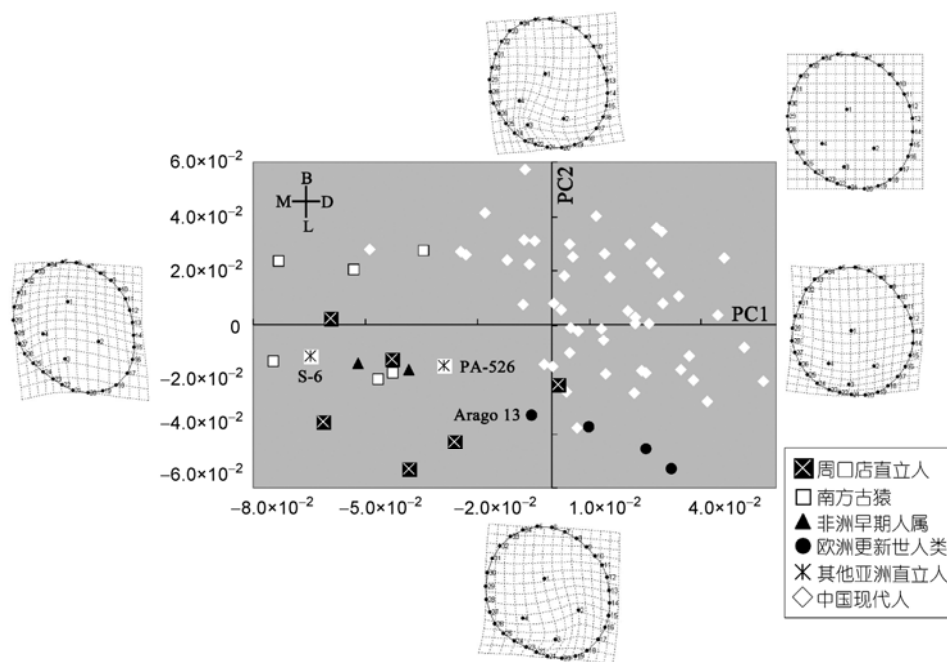


图5 P_3 齿冠基底部轮廓与齿尖夹角区(polygon) 几何形态测量分析

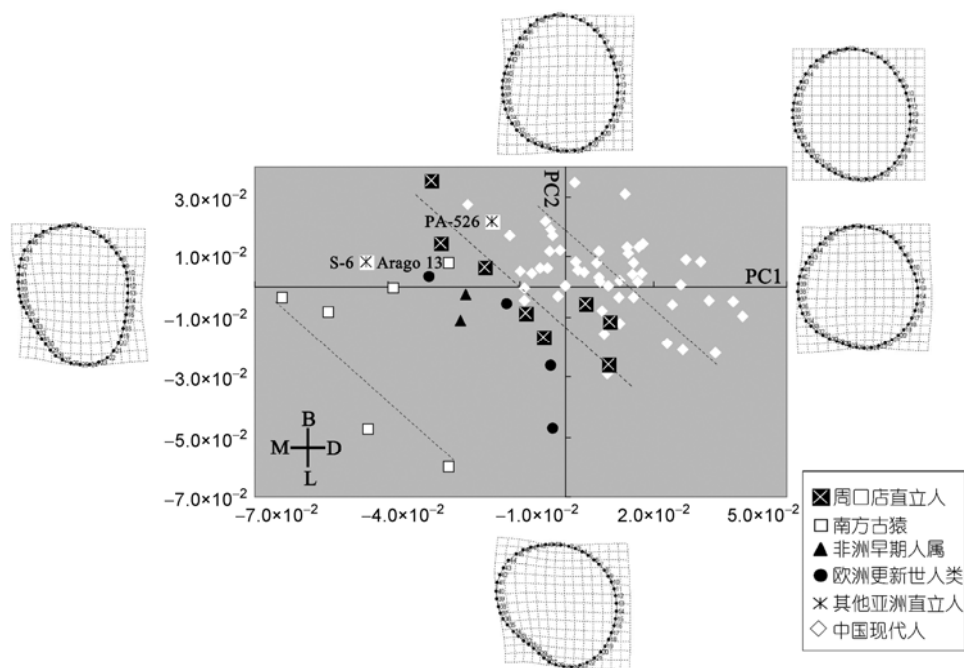


图6 P_3 齿冠基底部轮廓几何形态测量

向上的牙齿标本齿冠轮廓倾向于不对称, 近远中方向上内缩, 近中舌侧内收, 造成齿冠轮廓线在此处显平直; 颊舌方向上外延, 整体轮廓细长. 沿 PC2 负值轴分布的标本齿冠在颊舌侧方向上内收, 近远中方向上外延, 近中舌侧明显内收.

如图 6 虚线所示, 本文研究样本组的 P_3 齿冠轮廓基本分为 3 个梯度, 并从坐标右上部分的对称变形到左下部分的不对称. 第一梯度为中国现代人, 大部分集中在原点处分布, 所以中国现代人的齿冠轮廓略微不对称, 主要体现在近中舌侧齿冠轮廓线

略显平直. 中国地区的直立人、欧洲更新世人类和非洲早期人属属于第二梯度, 轮廓相对于中国现代人来说不对称, 但与中国现代人分布范围有所重叠; 周口店直立人从轮廓上基本可以分为两类: 一类是位于 PC2 正值范围内的 3 颗标本, 另外一类是分布于 PC2 负值范围内的 5 颗标本; 浙川 PA526 分布在第一种类型的范围内, 欧洲除一例标本接近周口店第一类外, 其他 3 颗牙齿接近周口店第二类的分布范围. 南方古猿和印度尼西亚 S-6 属于第三梯度, 齿冠轮廓极其不对称.

图 7 展示了 P_4 齿尖夹角区及齿冠外轮廓的几何形态测量分析结果. PC1 和 PC2 分别代表了整体形态变异的 33.12% 和 20.14% 信息. PC1 正值方向上的标本齿冠轮廓远中舌侧明显内收; 齿尖夹角区基本位于齿冠的中央. PC1 负值方向的标本齿冠轮廓整体是非常不对称的, 主要表现在远中颊侧齿冠轮廓线内收, 远中舌侧外突, 近中舌侧内收, 使得近中舌侧的齿冠基底轮廓线平直; 齿尖区中前凹点、后凹点和舌侧尖最高点所围城的区域整体向近中颊侧偏移, 且前凹点和后凹点之间距离相比 PC1 正值方向上的标本增大, 显示跟座明显. PC2 正值方向的标本齿冠轮廓在远中颊侧和近中舌侧内收, 近远中方向上扩展, 使得整体的轮廓不对称; 齿尖区的变化也主要集中在

在后凹点和舌侧尖最高点, 其中后凹点和舌侧尖最高点向远中颊侧偏移, 前凹后凹点之间相互分离. PC2 负值方向上的个体齿冠基底轮廓整体对称, 后凹点和舌侧尖最高点向近中舌侧偏移, 前凹点和后凹点之间相互靠近.

从图 7 可以看出, 中国现代人和化石人类之间 P_4 齿冠轮廓虽然有部分重叠, 但总体上区别明显, 其中前者主要沿着 PC1 正值和 PC2 负值分布. 南方古猿、非洲早期人属和印度尼西亚 S-6 主要分布在 PC1 负值和 PC2 正值中间部分. 欧洲更新世人类分布范围占据了几乎整个 PC1 负值轴. 周口店直立人、浙川直立人以及 S-1 分布范围接近, 且与中国现代人有重叠, 但是比大部分中国现代人分布靠近 PC1 负值和 PC2 正值.

3 讨论

3.1 人类下颌前臼齿齿冠形态的演化

本文研究显示南方古猿 P_3 主要特征包括齿冠舌侧轮廓明显不对称、明显的颊侧近、远中垂直沟、前凹开裂、跟座发育明显. P_4 主要特征包括不对称的齿冠舌侧轮廓、明显的颊侧近远中垂直沟及“H”型齿沟. 这些特征在周口店直立人、印尼直立人、浙川直立人和欧洲更新世人类中有不同程度的表现, 似乎代表着相对原始的特征. 与此相对, 现代人类 P_3 齿冠舌

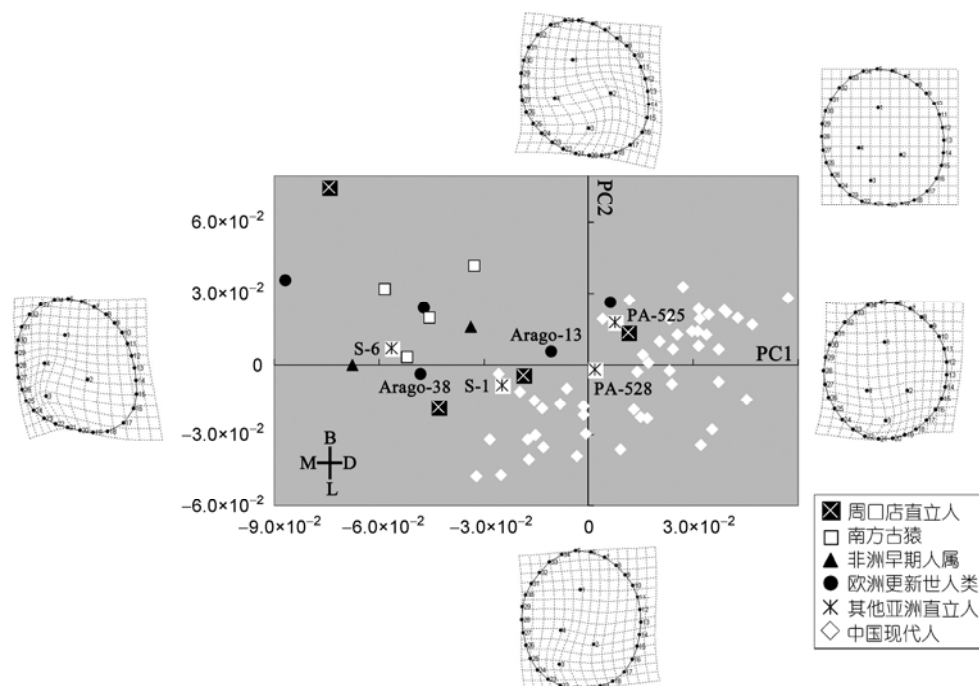


图 7 P_4 齿冠基底部轮廓与齿尖夹角区(polygon)几何形态测量

侧略显不对称,但与化石人类相比,对称性已有明显提高;颊侧近、远中垂直沟已经消失或者只有微弱表现;跟座缩小;但部分现代人中保留了前凹开裂这一原始性状。而 P_4 舌侧轮廓基本对称;颊侧近远中垂直沟消失或只有微弱表现;“H”型齿沟只在很小一部分现代中国人中有所表现。

3.2 周口店直立人下颌前臼齿齿冠形态及其变异

与本文分析的化石人类及现代人群 P_3 和 P_4 齿冠形态特征相比,周口店直立人保留了许多南方古猿的原始特征,但某些特征与后期化石人类接近,且个体之间存在差异。保留在周口店直立人 P_3 上的原始特性包括不对称的齿冠舌侧、明显的颊侧近、远中垂直沟,以及PA110的齿冠前凹开裂。但是这些特征在周口店标本表现较南方古猿为弱。 P_4 在保留明显的颊侧近、远中垂直沟的同时,也呈现出舌侧趋于对称趋势;此外,周口店直立人下颌前臼齿齿冠咬合面上还出现了两个特殊的特征,包括PA110的舌侧三角脊上的沟和ZKD90后尖上出现的类似于下臼齿后尖上的转向皱褶。这两个性状是从南方古猿继承来的原始性状,还是衍生性状,需要在今后的研究中观测大量标本来确定。

本文几何形态测量分析证实, P_3 齿冠轮廓不对称以及明显的跟座是一种原始性状,而齿冠轮廓对称和跟座缩小是一种进步特征^[9]。周口店直立人 P_3 齿冠基底部轮廓形状不对称,主要表现在齿冠近中舌侧和远中颊侧内缩(图5)。此外,从图6中可以看出,单纯依据外轮廓,周口店直立人 P_3 大体上可以分为两类:一类颊舌径较大,一类颊舌径与近远中径相当。这样的趋势在南方古猿和现代人中都体现,目前很难区分哪一种是原始特性,哪一种是进化特性。图7显示,如同 P_3 、 P_4 从南方古猿到现代人,齿冠趋于对称,跟座缩小^[10]。周口店直立人的 P_4 舌侧轮廓基本对称,但有一例标本的舌侧极其不对称。4例标本个体中的3例与中国现代人更接近,与南方古猿没有重叠,说明相对于 P_3 来说,周口店的 P_4 似乎更加进步。

值得一提的是,周口店直立人下颌前臼齿形态呈现有明显的内部变异。从形态观测来看, P_3 的变异主要集中在舌侧对称性、颊侧近远中垂直沟的大小; P_4 的变异主要表现在由突出程度不同的远中舌侧轮廓导致的舌侧对称性差别上。从几何形态测量来看, P_3 在坐标轴上的分布范围既与南方古猿有所重叠,

也与现代人有所交叉,表现出了很大的内部变异和内部连续的进化状态。其中,与南方古猿分布范围接近的个体齿冠是很不对称的,且齿尖区向近中方向偏斜,表明跟座比例较大。与现代人交叉的标本齿冠轮廓相对对称,只是近中舌侧部分轮廓线比对应的远中舌侧部分略为长些,跟座明显缩小。 P_4 的几何形态特征沿着PC1轴有较大分布,显示舌侧的对称性和跟座的大小比例变异较大。沿着PC2的分布范围也较大,但是与PC1轴上的分布有所差别,因为除最左上角的个体标本后,其余3例标本沿着PC2轴的分布区域较小,显示着3例标本在颊舌径和近远中径比例上变化不大。

3.3 与亚洲其他地区直立人比较

与亚洲其他地区直立人相比,周口店直立人下颌前臼齿齿冠形态及轮廓形状与浙川标本以及印度尼西亚的S-1相类似,而与S-6差别较大。

浙川直立人 P_3 舌侧不对称,保留颊侧近中垂直沟,颊舌径相对于近远中径较大; P_4 舌侧对称,颊侧近中垂直沟,“H”型齿沟以及颊侧三角脊出现的沟等特点显示了浙川直立人与周口店直立人的一致性,但浙川直立人相对于周口店直立人来说又表现出许多进化特性和不一致性,包括 P_3 和 P_4 颊侧近中垂直沟的缩小和颊侧远中垂直沟的消失等特点(图4)。

用于本文对比的印度尼西亚直立人下颌前臼齿包括发现于Sangiran地点的1枚 P_3 (S-6)和2枚 P_4 (S-1和S-6)。S-6两颗前臼齿所反映的趋势有所差别,其中 P_3 比周口店直立人标本更接近南方古猿, P_4 的几何形态特征比周口店直立人原始,表现在舌侧的极不对称,明显的跟座,但是在S-6齿冠上没有发现颊侧远中垂直沟,这一点比起周口店直立人似乎更为进步。S-1下颌第二前臼齿与周口店直立人的几何形态特征类似,表现在舌侧轮廓基本对称。形态观测发现,S-1 P_4 后尖上出现了ZKD90后尖上类似于转向皱褶的结构,这在本文所研究的其他标本中没有发现,且S-1的 M_1 也出现转向皱褶,该特征在周口店直立人的 M_1 中也有出现^[11]。

3.4 与欧洲古人类对比

最近,有关学者根据对欧洲更新世人类,尤其是尼安德特人下颌前臼齿的研究^[6-10],提出尼安德特人下颌前臼齿具有一系列不同于早期人类及现代人的独有衍生特征。Bailey等人^[6,8]发现尼安德特人的 P_4 轮

廓不对称,且在这一点上明显区别于现代人;Gómez-Robles 等人^[9]研究认为尼安德特人 P_3 齿冠轮廓对称,或者稍微表现出不对称,齿尖区较小,向舌侧靠近,原尖(颊侧尖)移向齿冠中央;Martínón-Torres^[10]发现尼安德特人的 P_4 齿冠轮廓不对称,跟座发育. 这些研究还发现尼安德特人的牙齿衍生特征也存在于欧洲更新世人类^[9,10].

本文形态观察和几何形态测量分析显示周口店直立人下颌前臼齿与欧洲更新世人类有一些相似的特征. 本文使用的4枚欧洲更新世人类 P_3 齿冠外轮廓与周口店直立人有所重叠(图6),欧洲更新世人类和周口店直立人基本属于图6的第二梯度,且普遍存在于欧洲更新世人标本上的前凹开裂现象也出现在周口店直立人标本当中. 对于 P_4 , 本文使用的5件欧洲更新世人类标本中, Arago 13 和 Krapina Md. E 在轮廓形态上表现出与周口店直立人有一致性,这种一致性主要表现在舌侧部分基本对称,这与其他欧洲标本差别明显(图7), Bailey^[6]也发现 Arago13 和直立人(包括周口店)的外轮廓舌侧部分相似且基本对称. 虽然具有这些相似,但欧洲更新世人类与周口店直立人之间的差别更大一些. 从形态上看,周口店直立人保留了许多与南方古猿相似的原始性状,比如颊侧明显的近中和远中垂直沟,这在本文用到的 Arago 和 Krapina P_3 和 P_4 颊侧都没有发现,所以欧洲更新世人类在这点上更加进化一些. 此外, P_4 “H”型齿沟也可以将本文所涉及到的周口店直立人和 Arago 以及 Krapina 标本区分开来. Bailey^[6]指出尼人 P_4 具有非常明显连续的斜脊,且存在内部变异,比如说 Arago13 缺少连续的斜脊,而其他一些标本斜脊明显且连续. 在本文形态观测时也注意到了尼人的这条明显的斜脊,虽然 Arago 13 的斜脊被中央沟截断,但是中央沟两侧的三角脊相对于周口店直立人的 P_4 来说也是非常明显的,而后的三角脊表现得不显著,且也不连续. 此外,在周口店 P_4 三角脊上还发现了多余的沟和在后尖上出现类似于转向皱褶的结构,这在本文用到的 Arago 和 Krapina 标本中没有发现. 通过几何形态测量也发现了周口店直立人与 Arago 以及 Krapina

标本的差别,主要表现在后两者 P_3 的舌侧尖靠近中央,整个齿尖区相对于前者来说也靠近中央,这表明跟座缩小^[9],比起周口店直立人来说更加进化. 对于 P_4 , 除 Arago 13 和 Krapina Md. E 外,其他欧洲更新世人类舌侧轮廓极其不对称,主要表现在远中舌侧尖的相对突出,跟座比较明显,使得齿尖区靠近中^[10]. 这些特征总体上明显区别于周口店直立人.

综上所述,周口店直立人和本文所用到的 Arago 以及 Krapina P_3 和 P_4 齿冠特征相似主要表现在部分标本轮廓形状的重叠,但这种齿冠轮廓形状是否受基因控制还不清楚. 在以往的研究中,一些非测量的性状往往被认为是受基因控制的^[30,31],本文研究的部分非测量性状,如前凹开裂,在周口店和欧洲更新世人类都有出现,但该特征早在南方古猿就有存在,提示两者可能继承了这项原始特性. 而多数的形态观测和几何形态测量都显示两者的不一致性, Bailey 等人^[6,8]描述的尼人 P_4 的典型特征在周口店直立人中没有出现,而在周口店直立人下前臼齿识别到的一些特征在本文研究的欧洲标本中也不存在. 相比之下,周口店直立人下颌前臼齿更多地保留有一些相对原始的特征.

本文使用的周口店直立人下颌前臼齿出土于第一地点堆积的 3~9 层^[2,3,29],相关测年数据为距今 26~39 万年^[2]. 对比的欧洲标本 Arago 和 Krapina 的年代一般被认为距今 40~45 万年及 13 万年^[32,33]. 与 Arago 标本相比,本文研究的周口店直立人下前臼齿年代更近,但一些形态特征却显得较为原始. 这样的特征差异似乎提示周口店古人类在相对隔离的环境下生存. 基于这些发现,作者认为本文研究还不能提供周口店直立人与欧洲更新世中期人类之间存在融合交流的证据,或者这种交流的程度有限.

我们意识到本文使用周口店直立人以及欧洲更新世人类标本数量都较少,目前还不能分辨和确定所采集的每个标本的形状信息是否可以代表人群间(组间)的差异,抑或只是人群内个体差异. 对此,需要在将来通过分析更多的标本来对本文的发现和推论进一步验证.

致谢 吴新智院士就文中涉及的一些问题与作者多次讨论并提出建议,张银运研究员提供了周口店直立人牙齿编号及出土层位的重要信息,本文数据分析及相关软件使用得到了美国纽约州立大学 Stony Brook 分校 Rohlf 教授和西班牙国家人类演化研究中心 Gómez-Robles 博士的帮助,南非 Witwatersrand 大学 Clarke 教授提供部分南方古猿和非洲早期人属对比标本,在此表示诚挚的谢意.

参考文献

- 1 Zdansky O. Preliminary notice on two teeth of a hominid from a cave in Chili (China). *Bull Geol Soc China*, 1927, 5: 281—284
- 2 吴汝康, 董兴仁. 北京猿人化石研究的回顾与展望. 吴汝康, 等编. 北京猿人遗址综合研究. 北京: 科学出版社, 1985
- 3 Weidenreich F. The dentition of *Sinanthropus pekinensis*: A comparative odontography of the Hominids. The Geological Survey of China. *Palaeontol Sin*, 1937, N.S.D 1
- 4 Biggerstaff R H. The basal area of posterior tooth crown components: The assessment of within tooth variation of premolars and molars. *Am J Phys Anthropol*, 1969, 31: 163—170[doi]
- 5 Wood B A, Uytterschaut H. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominins. . Mandibular premolar crowns. *J Anat*, 1987, 154: 121—156
- 6 Bailey S E. A closer look at Neanderthal postcanine dental morphology: The mandibular dentition. *Anat Rec New Anat*, 2002, 269: 148—156[doi]
- 7 Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro J M, Gómez-Robles A, et al. Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): Morphological analysis and comparative study. *J Hum Evol*, 2008, 55: 249—273[doi]
- 8 Bailey S E, Lynch J M. Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neandertals and anatomically modern humans. *Am J Phys Anthropol*, 2005, 126: 268—277[doi]
- 9 Gómez-Robles A, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro J M, et al. Geometric morphometric analysis of the crown morphology of the lower first premolar of hominins, with special attention to Pleistocene Homo. *J Hum Evol*, 2008, 55: 627—638[doi]
- 10 Martínón-Torres M, Bastir M, Bermúdez de Castro J M, et al. Hominin lower second Premolar morphology: Evolutionary inferences through geometric morphometric analysis. *J Human Evol*, 2006, 50: 523—533[doi]
- 11 Slice D E. Geometric morphometrics. *Annu Rev Anthropol*, 2007, 36: 261—281
- 12 Adams D C, Rohlf F J, Slice D E. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the ‘Revolution’. *Ital J Zool*, 2004, 71: 5—16[doi]
- 13 Zelditch M L, Swiderski D L, Sheets H D, et al. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004
- 14 Trinkaus E. Bilateral asymmetry of human skeletal nonmetric traits. *Am J Phys Anthropol*, 1978, 49: 315—318[doi]
- 15 Scott G R, Turner II C G. *The Anthropology of Modern Human Teeth: Dental Morphology and its Variation in Recent Human Populations*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997
- 16 Bookstein F L. Applying landmark methods to biological outline data. In: Mardia K V, Gill C A, Dryden I L, eds. *Image Fusion and Shape Variability Techniques*. Leeds: University Press, 1996
- 17 Rohlf F J, Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool*, 1990, 39: 40—59[doi]
- 18 Bookstein F L. *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991
- 19 Bookstein F L. Principal warps: Thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Trans Pattern Anal Mach Intell*, 1989, 11: 567—585
- 20 Bookstein F L. Combining the tools of geometric morphometrics. In: Marcus L F, Corti M, Loy A, et al, eds. *Advances in Morphometrics*. New York: Plenum Press, 1996. 131—151
- 21 Rohlf F J. Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. In: Marcus L F, ed. *Advances in Morphometrics*. New York: Plenum Press, 1996. 117—128
- 22 Rohlf F J. *TpsRelw. Ecology and Evolution*, SUNY. New York: Stony Brook, 1998, <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- 23 Rohlf F J. *TpsDig. Ecology and Evolution*, SUNY. New York: Stony Brook, 1998, <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- 24 Bookstein F L. Landmark methods for forms without landmarks: Morphometrics of group differences in outline shape. *Med Image Anal*, 1997, 1: 225—243[doi]
- 25 Bookstein F L, Schafer K, Prossinger H, et al. Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern Homo by morphometric analysis. *Anat Rec New Anat*, 1999, 257: 217—224[doi]
- 26 Sheets H D, Keonho K, Mitchell C E. A combined landmark and outlinebased approach to ontogenetic shape change in the Ordovician Trilobite *Triarthrus becki*. In: Elewa A, ed. *Applications of Morphometrics in Paleontology and Biology*. New York: Springer, 2004. 67—81
- 27 Sampson P D, Bookstein F L, Sheehan H, et al. Eigenshape analysis of left ventricular outlines from contrast ventriculograms. In: Marcus L F, Corti M, Loy A, et al, eds. *Adv Morphometr*. New York: Plenum, 1996. 131—152
- 28 Sheets H D. Imp, integrated morphometric package. 2001, <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>
- 29 邱中郎, 顾玉珉, 张银运, 等. 周口店新发现的北京猿人化石及文化遗物. *古脊椎动物与古人类*, 1973, 11: 109—131
- 30 Johnson A L, Lovell N C. Biological differentiation of predynastic Naqada Egypt: An analysis of dental morphological traits. *Am J Phys Anthropol*, 1994, 93: 427—433[doi]
- 31 Moskana D, Vainder M, Hershkovitz I, et al. Dental morphological (non-metric) traits in human isolates——South Sinai Bedouin tribes. *Homo*, 1997, 48: 227—284
- 32 Lacumin P, Cominotto D, Longinelli A. A stable isotope study of mammal skeletal remains of mid-Pleistocene age, Arago Cave, eastern Pyrenees, France. Evidence of taphonomic and diagenetic effects. *Palaeogeog Palaeoclim Palaeoecol*, 1996, 126: 151—160[doi]
- 33 Rink W J, Schwarcz H P, Smith F H, et al. ESR ages for Krapina hominids. *Nature*, 1995, 378: 24[doi]