



考古遗址中农作物种子/果核表型性状研究述评

田雨阳^{1,3}, 张贵林^{2*}, 蒋洪恩^{3*}

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演化与人类起源重点实验室, 北京 100044

2. 重庆师范大学考古文博学院, 重庆 401331

3. 中国科学院大学人文学院考古学与人类学系, 北京 100049

* 联系人, E-mail: zhangguilin18@tju.edu.cn; jianghongen@ucas.ac.cn

2023-11-22 收稿, 2024-01-16 修回, 2024-02-26 接受, 2024-03-08 网络版发表

国家自然科学基金面上项目(42377443)、中央高校基本科研业务费专项重点项目(E2E40909X2)和重庆师范大学博士启动基金项目(21XWB031)资助

摘要 植物表型性状是植物对外界环境长期响应与适应后所呈现出来的可度量特征. 炭化种子和果核是考古遗址中最常见的植物遗存类型, 其可量化性状包括尺寸和形状. 本文首先梳理了国内外种子/果核表型性状从传统形态测量到几何形态测量方法的发展过程. 传统形态测量关注解剖点之间简单的线性距离, 侧重于尺寸的多个指标测定及多元数据统计分析; 几何形态测量主要围绕解剖点、轮廓中间的几何空间关系, 开展形状测量, 能够输出可视化结果. 随着三维扫描技术发展, 种子/果核表型性状由二维数据测定逐渐扩展至高精度、高分辨率三维几何形态参数重建. 其次系统介绍了农作物种子/果核表型性状测定在植物遗存种属鉴定, 野生/栽培种区分, 农作物驯化、传播与多样化过程, 农作物生产加工过程以及先民的经济行为、遗址功能和社会等级制度等研究中的充分应用. 最后, 本文提出目前研究可能需要注意炭化植物遗存是否直接测年, 是否保存完整, 是否完全成熟和测量的最低样本量是否确定等可能导致表型测量结果、数据统计分析和表型演化时间标尺出现明显误差的问题, 并对未来植物遗存表型研究材料与方法、研究内容与方向等方面提出了展望. 本文对植物种子/果核遗存表型形态测量进行了系统的介绍和较为全面的评述, 认为该方向是植物遗存前沿研究需要重点关注的内容之一, 在未来具有广泛的应用前景和发展潜力.

关键词 植物遗存, 表型特征, 尺寸, 形态测量

表型(phenotype)这一生物学术语最早在1911年由丹麦遗传学家Johannsen^[1]提出, 其定义为基因型(genotype)和所处环境决定的形状、结构、大小、颜色等全部可观测的生物体外在表现^[2]. 基因型是表型得以表达的内因, 而环境则是各类形态特征可以显现的外部条件^[3]. 表型组(phenome)一词最早于1949年由生物学家Davis^[4]提出, 其描述为“与基因组是基因型的物质基础类似, 表型组是细胞质和细胞核中基因和自体繁殖部分之外的总和, 是表型的物性反应或物质基础”. 由于

“表型”与“表型组”两个概念容易被混淆, 国内有学者将表型内涵限定为“一个基因型与环境相互作用产生的全部或部分可辨识的特征和性状”^[2]. 我们关注的植物表型包括能够反映植物细胞、组织、器官、植株和群体结构及功能特征的物理、生理和生化性状, 其本质是植物基因图谱的时序三维表达及其地域分异特征和代际演进规律^[3]. 与表型相关的传统研究方法是通过肉眼观察和简单测量, 进而对植物外部物理特性如根部形态、叶片、果实的长、宽、厚等特征进行定量描

引用格式: 田雨阳, 张贵林, 蒋洪恩. 考古遗址中农作物种子/果核表型性状研究述评. 科学通报, 2025, 70: 1354–1364

Tian Y Y, Zhang G L, Jiang H E. Evolution of plant phenotypic traits: seeds and fruit stones from archaeological sites (in Chinese). Chin Sci Bull, 2025, 70: 1354–1364, doi: 10.1360/TB-2023-1203

述和分析^[2]。植物表型性状是植物对外界环境长期响应与适应后所呈现出来的可度量特征, 其中性状又分为质量性状(qualitative characters)和数量性状(quantitative characters), 不同种属或同一种属不同品种的植物往往展现出多样的质量和数量性状^[5]。

在考古遗址中, 少量植物完整的植物器官包括根系、茎秆、叶片、花序、种子等, 可以在极端干燥(desiccated)、冰冻(frozen)、饱水(waterlogged)等特殊沉积和埋藏环境下保存下来^[6], 但其他大多数大植物遗存均以炭化(carbonized)形式保存。种子和果核是炭化类植物遗存中保存状态最好、最为常见、发现数量最多的类型。炭化种子/果核往往可以被鉴定到种, 其数量性状(如种子长、宽、厚、周长、面积等指标)和变异程度可以被量化, 为探索植物表型特征演化提供关键支撑信息, 因此可测量的数量性状往往是关注的重点。大植物遗存(plant macroremains)中的农作物是人类生存所依靠的关键资源, 是人类社会经济发展、文化传统塑造、文明形成和演进的基础, 其表型性状研究是了解人类与植物关系发展历史的核心内容之一。

本文选择考古遗址中发现的炭化农作物(侧重粮食作物和园艺作物, 如果树)种子/果核作为研究对象, 将系统介绍种子/果核遗存数量性状、相关测量方法及其发展过程以及代表性应用实例, 并对涉及的主要科学问题如农作物表型性状演化的表现特征、演变性质和规律, 农作物驯化、传播和多样化过程, 人类行为和种植环境等驱动因素的改变与农作物表型性状演化之间的关系等展开论述, 提出现有研究中需进一步关注和解决的基础问题, 展望未来新材料、新技术、新方法在该领域中的应用前景。

1 农作物种子/果核遗存表型性状测量方法

1.1 种子与果核数量性状

世界上主要粮食作物大都是禾本科植物。这类植物种子(植物学上的颖果)主要组成部分为胚(包括胚芽、胚根、胚轴等)、胚乳、种皮(图1)。其他小杂粮如藜麦(*Chenopodium quinoa*)、豆类等均为双子叶植物, 子叶发达, 但基本无胚乳(图1)。粮食作物种子表型性状主要包括尺寸、形状、颜色、纹饰、重量、种皮厚度、胚的大小、位置等。炭化种子(如粟、黍)的胚经常缺失, 其遗留的胚区凹陷形状和大小也是这些种子农作物的重要表型性状^[6]。园艺作物中的核果(如桃、杨梅、枣等)果实外部为多汁的软组织构成的外果皮与中果皮; 内部果核的基本构成为木质内果皮、种皮、种子(图1)。果核的尺寸、形状、纹饰、重量等是重要的表型性状。本文主要关注炭化粮食作物和园艺作物种子/果核两个最关键的数量性状——尺寸(size)和形状(shape)。

1.2 种子/果核遗存表型性状测量方法

1.2.1 传统形态测量法

最初对种子/果核表型性状定量化的研究方法主要参照植物分类学中的传统形态测量方法, 也被称作多元形态测量学(multivariate morphometrics)^[7]。该方法测定的指标较少且操作相对简单, 如直接使用工具测量点到点的距离、线与线之间的角度等, 间接计算距离间的比率、平均值、公差、总和等描述性数据^[8]。该方法将定性观察与简单的线性测量相结合, 将多元统计学方法(主成分分析法、多元方差分析、典型相关

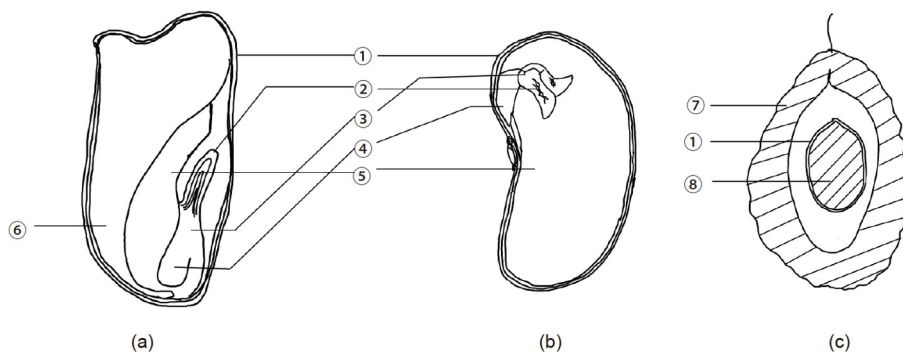


图1 种子与果核解剖示意图。(a) 玉米种子; (b) 豆科种子; (c) 桃的果核。① 种皮; ② 胚芽; ③ 胚轴; ④ 胚根; ⑤ 子叶; ⑥ 胚乳; ⑦ 内果皮; ⑧ 种子

Figure 1 Schematic diagram of seed anatomy. (a) Maize seed; (b) leguminous seed; (c) peach stone. ① seed coat; ② germ; ③ hypocotyl; ④ radicle; ⑤ cotyledon; ⑥ endosperm; ⑦ endocarp; ⑧ seed

分析等)应用于分析测量数据,定量描述不同种属表型性状差异^[9]. Stummer^[10]最早提出以葡萄(*Vitis vinifera*)种子宽长比值区分驯化种和野生种的标准.之后有不少学者进一步扩大测量葡萄种子样品的数量和区域范围以提高量化指标的准确度与全面性^[11].但葡萄种子遗存在炭化过程中由于水分损失易发生变形,比未炭化时更小更圆.炭化种子表型指标测量结果会发生变化,宽/长比值增加,导致葡萄栽培种与野生种种子宽/长比值出现重合,影响表型分析结果的准确性和驯化/野生种鉴定的可靠性.因此,Logothetis^[12]进一步提出绘制平均长度、宽度、厚度的不同正交轴线以精确区分炭化葡萄种子的驯化/野生种,测定的指标进一步增加^[13]. Smith和Jones^[14]观察发现驯化的葡萄种子从合点基部到喙尖的距离不受炭化变形影响,提出利用该指标替代总长度来区分考古遗址中炭化葡萄种子的种类.然而Mangafa和Kotsakis^[13]认为这种替代方法不具备普适性.他们使用5个指标(LS、PCH、L、LS:L、PCH:L;图2, [15])进一步构建可以将葡萄种子遗存精确鉴定到任一亚种的4个计算公式,具体如下:

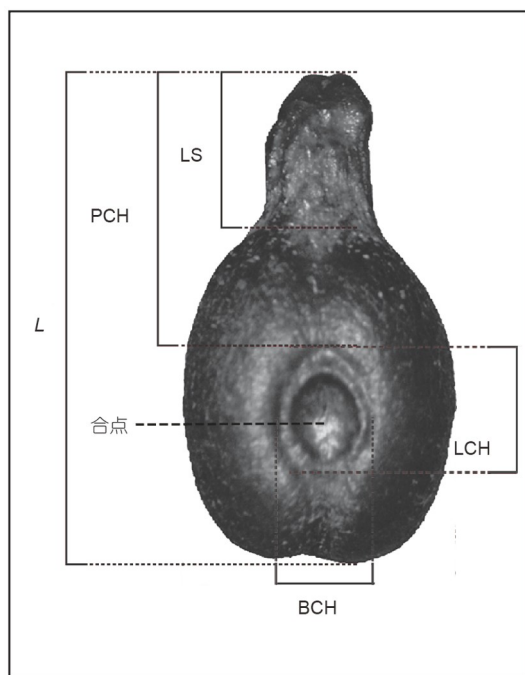


图2 葡萄种子背部及多个测量指标. L, 总长度; LS, 喙的长度; PCH, 合点顶部到喙顶端的长度; LCH, 合点的长度; BCH, 合点的宽度. 修改自文献^[15]

Figure 2 Dorsal side of a grape seed and multiple variables of its measurement. L, Total length; LS, length of the stalk; PCH, placement of chalaza; LCH, length of the chalaza; BCH, breadth of the chalaza. Modified from Ref. [15]

$$-0.3801 + (-30.2LS/L + 0.4564PCH - 1.386L + 2.88PCH/L + 9.4239LS), \quad (1)$$

$$0.2951 + (-12.64PCH/L - 1.6416L + 4.5131PCH + 9.63LS/L), \quad (2)$$

$$-7.491 + (1.7715PCH + 0.49PCH/L + 9.56LS/L), \quad (3)$$

$$0.7509 + (-1.5748L + 5.297PCH - 14.47PCH/L). \quad (4)$$

粮食作物种子表型同样是被关注的焦点之一.早期研究主要关注谷粒形状,如珍珠粟(*Pennisetum glaucum*)种子为棒状,其野生种狼尾草属(*Pennisetum*)种子为球形^[16].之后粮食作物种子表型分析拓展为长度、宽度、厚度、长/宽、厚/宽、长×宽、胚长、胚宽等指标测量^[17~19].值得注意的是,在之前的研究中谷粒长度变化所能呈现的信息量较少且部分谷粒遗存保存并不完整,且水稻和小麦的粒长与粒宽受不同的遗传控制,为了增加可用样本量,通常选择种子宽度和厚度作为指标^[20,21].但是豆类植物和油料作物种子的表型分析则更多考虑长度^[21].黍(*Panicum miliaceum*)和粟(*Setaria italica*)种子遗存的测量指标还增加了面积,因粟黍种子形状近似椭圆形,其面积计算公式为 $\pi \cdot L/2 \cdot W/2$ ^[22,23].但粟黍种子的形状近似椭圆而非椭圆,由此计算出面积的可靠性仍需考虑.国内学者在研究水稻种子表型性状时还关注了粒重,部分研究直接测量粒重^[24],部分研究利用公式计算粒重指数,如粒重 $\approx (4/3 \cdot \pi \cdot LWT/8) \times 0.865129$ ^[25](上述公式中的L为长, W为宽, T为厚).

以早期的炭化葡萄种子、油橄榄果核、粮食作物种子经典测量方法来看,其发展历史呈现从个别指标测量和单指标分析到多指标测定和多元数据综合分析并相互验证的特点,在测量指标的全面性上有所突破.但传统形态测量法往往只关注点与点之间的线性距离,侧重于尺寸单一维度的测量.受多种因素(如缺乏统一的由生物学解剖结构同源点定义的线性距离测量、不同观测者主观因素干扰、测量精确度不足)影响,种子/果核遗存表型量化结果存在多样性,因此该方法涉及的测量指标的有效性、实用性和准确性还有待提高.此外,早期测量方法对于种子/果核数量性状另一关键要素——形状只是通过线性测量值进行简单的计算,对形状的解读较少,表示植物形状细节变化的不同测量点之间的几何关系信息严重缺失.但是当前图像自动识别、智能测量软件的广泛应用,如ImageJ^[26]、

SmartGrain^[27]、ASeed^[28]等,可以减少人为测量误差,得出更高精度种子/果核数量性状测量结果,如长、宽、厚、周长、面积等基本数据。其操作简单且便于理解,实用性强且测量速度快,因此目前传统形态测量依然是广泛使用的一种方法。

1.2.2 何形态测量法

为降低传统形态测量方法在尺寸测定应用中可能存在的主观化影响以及填补该方法在形状测定中的不足,几何形态测量法(geometric morphometrics, GMM)开始被引用到植物表型性状测量中。目前该方法被应用于旧石器考古、体质人类学、动植物考古等多个考古学研究领域,涉及石制品工具打制技术分析和形态数字化^[9],人类骨骼遗骸的生物学特征重建、古人类性别、年龄、祖籍与种族评估^[29],植物大遗存以及淀粉粒微体遗存的种属鉴定和分类等^[30,31]。几何形态测量法通过采集同源性一致的地标点或轮廓线数据,获取研究对象的几何形状信息,结合多元统计分析方法、数字图像技术等手段量化形态特征,实现形态的可视化^[32]。在植物表型几何形态测量中,以使用轮廓法(outline analyses)中的椭圆傅里叶变换法(elliptic Fourier transforms, EFT)(针对标志点较难确定的植物)为主,还有部分为通过获取地标点(landmarks)和半标点(semi-landmarks)的普氏叠印分析法(generalized Procrustes analysis, GPA)^[33,34]。

Terral等人^[35]将几何形态测量(形状分析,定位20个地标点)和传统形态测量(尺寸分析,7个指标)两种方法结合,从形状和尺寸大小两方面量化油橄榄果核表型性状,在数据处理中不仅沿用传统测量学中的多元统计分析方法,同时还使用典型变量分析(canonical variate analysis, CVA)和聚类分析(cluster analysis)等其他统计学方法来定量分析果核形态变化。在此研究基础上,Terral等人^[36]进一步采用可能更为精确的椭圆傅里叶变换法对葡萄种子几何形态进行测量和多元统计分析。该方法也被应用于炭化一粒小麦(*Triticum monococcum*)、二粒小麦(*Triticum dicoccum*)、大麦(*Hordeum vulgare*)种子几何形态分析中^[31]。除此之外,几何形态测量的其他方法也逐步发展。Ros等人^[37]使用TPSdig等图像处理软件捕捉地标点与滑动半标点(sliding semi-landmark)分析炭化大麦种子形状以区分古代大麦品种;García-Granero等人^[38]通过TPSdig软件捕捉地标点与半标点分析古代炭化多枝臂形草(*Brachiaria ramosa*)和粟(*Setaria italica*)种子的几何形态。

这一阶段,几何形态测量法的应用弥补了传统形态测量导致种子/果核遗存形态细节丢失的不足,对曲线、面及空间进行量化和比较,通过多种统计方法结合可视化图像,能够将尺寸和形状两个性状分离开,识别细微的形态变化^[33],更加准确完整地反映农作物种子/果核的表型性状特征^[10]。由于该方法要求研究人员具备数理知识与计算机软件应用能力,以及几何形态测量学的方法论体系也处于逐渐完善过程中,导致该方法目前还未广泛应用于植物遗存研究^[9]。在多年研究的积累下,传统形态测量技术已经积累了大量数据,形成了丰富的数据库,几何形态测量法更多作为补充使用。

早期大部分种子/果核遗存形态测量都是基于2D数字图像进行的,所获得的数据皆为二维数据,但是对三维结构的二维投影可能会导致测量误差^[39]。随着三维扫描技术的发展,基于3D数字图像的三维形态数据能够更加直观、更准确、更完整地反映农作物种子/果核表型性状信息,三维数字化技术开始被应用于植物遗存表型研究^[40]。三维形态研究可采用显微CT技术重建种子/果核内外部形态结构^[41],获取三维数据,结合传统形态测量法计算表型指标,如炭化蚕豆(*Vicia faba*)遗存研究^[42],也有在3D表面模型放置地标,使用几何形态测量法分析表型特征,如西瓜属(*Citrullus*)种子研究^[40]。显微CT还可用于识别与含油量有关的炭化大豆多孔结构以研究驯化过程中大豆的含油量变化^[43]。

综上所述,能够在植物遗存中被识别出来的主要农作物表型性状是果核/种子的尺寸和形状。这两个性状的测量方法由点到点的测量发展到曲线、面以及空间的量化,从测量单一指标转变为较为精准的多指标;由传统形态测量法演变为传统与几何形态测量法相结合,逐步将果核/种子的形状与大小两个性状分离开;由二维测定到高精度、高分辨率的三维形态重建,不仅可观察种子/果核遗存的外部形态,还可观察其内部结构,测定更多的表型性状参数。基于以上测量方法,采用多种统计分析方法与图像软件,实现种子/果核表型特征测量结果数字化与可视化。

2 种子/果核遗存表型性状研究进展

2.1 鉴定不同植物种属和确立近缘种分类标准

种子/果核表型性状作为遗传多样性的重要基础,

多被应用于分析不同种质资源的遗传变异水平, 为鉴定与评价植物的种质资源提供理论依据. 表型性状研究同样被广泛应用于确定区分作物栽培种和野生种的标准, 如水稻(*Oryza sativa*)与野生稻(*O. rufipogon*)^[19]、珍珠粟与狼尾草属^[16]、葡萄^[36]等, 以及鉴定区分同一类农作物的不同品种、变种或亚种, 如粳稻(*Oryza sativa* subsp. *japonica*)和籼稻(*O. sativa* subsp. *indica*)^[44]、二棱大麦(*Hordeum vulgare* subsp. *distichum*)和大麦(*H. vulgare* subsp. *vulgare*)^[37]、一粒小麦和二粒小麦^[45].

因为早期研究可对比的现代标本数量不足且具有一定的区域性, 种子/果核遗存表型性状量化数据的有效性以及形态鉴定标准的准确性一直备受争议^[17]. 以水稻为例, 早期依据种子形态(长宽比)辨别粳稻、籼稻与野生稻, 曾出现不同的鉴定标准^[24,25,44], 其中游修龄和王象坤建立的标准被广泛应用于不同种类水稻种子的研究^[44]. 随着来自不同区域样本量的扩充, 学者们依据现代标本逐渐确立了区分农作物野生种和栽培种, 以及同一类型农作物不同品种的标准, 并将其广泛应用于农作物遗存品种的鉴定及其来源和产地的追溯. 辨别标准也从单一的比例判别发展为复杂的公式, 但目前尚未制定统一的炭化植物遗存形变程度的标准, 针对现代样品所得出的古代遗存判别标准各有不同且存在误差, 然而建立判别公式的独特思路与精妙的统计学方法仍然值得借鉴. 以赵志军和顾海滨^[19]建立的水稻种子遗存栽培属性判别公式为例, 其中五个判别特征分别是粒长(GL)、粒宽(GW)、粒厚(GT)、胚长(EL)、胚宽(EW), 计算判别公式会得到两个分值($Y_{\text{野}}$ 、 $Y_{\text{栽}}$), 分值更高的即代表水稻种子的属性. 判别公式如下:

$$Y_{\text{野}} = -144.775 + 26.282 \times \text{GL} + 23.353 \times \text{GW} + 12.641 \times \text{GT} + 18.836 \times \text{EL} + 20.871 \times \text{EW}, \quad (5)$$

$$Y_{\text{栽}} = -174.142 + 24.323 \times \text{GL} + 24.559 \times \text{GW} + 16.525 \times \text{GT} + 31.057 \times \text{EL} + 29.542 \times \text{EW}. \quad (6)$$

2.2 探索农作物驯化与多样化演化过程及其驱动因素

近年来的研究倾向于综合多个遗址出土的果核/种子遗存尺寸大小, 作为核心驯化性状来揭示农作物驯化和多样化过程. 在驯化过程中, 果核/种子的尺寸通常随着时间推移呈指向性增大趋势, 这是驯化综合征(domestication syndrome)的重要体现之一, 是多种农作

物在驯化阶段表型性状演变的基本规律. 粮食作物如近东地区一粒小麦、二粒小麦、大麦种子在9500~6500 BCE之间随着时间变得更宽更厚^[20,45]. 粟黍驯化的相关研究相对较少, 中国北方黍种子的大小在6000~3300 BCE之间持续增加^[18,46]. 长江下游地区跨湖桥文化到龙虬庄文化期间(5800~3700 BCE)水稻种子形状更加细长, 尺寸整体增大^[47,48]. 印度地区珍珠粟种子宽度在1400~1000 BCE之间明显增大^[49]. 龙山晚期至汉代大豆种子尺寸也有明显增大的趋势^[50]. 园艺作物如桃核(*Prunus persica*)的体积在6050~1750 BCE之间增大了一倍且形状更加扁平^[51,52], 长江下游地区的甜瓜(*Cucumis melo*)种子在4550~1750 BCE之间长度和宽度明显变大^[53]. 日本栗(*Castanea crenata*)坚果在3000~700 BCE期间尺寸增大, 海枣(*Phoenix dactylifera*)果核长度和宽度在3000 BCE~650 CE呈增大趋势, 西太平洋地区橄榄属(*Canarium* cf. *indicum*)和槟榔青属(*Spondias* sp.)的果核(内果皮)尺寸在1500~700 BCE有增大的趋势, 中美洲鳄梨(*Persea americana*)种子长度在500 BCE~1450 CE有增大的趋势^[54]. 在众多研究中, 我们注意到对古代植物遗存往往未能充分阐述其确切年代信息由来和出土环境, 在利用遗址内其他野生植物测年或相对年代作为年代背景时, 可能会产生一定程度的偏差. 尤其是在计算驯化速率过程时, 年代信息具有显著意义.

在构建农作物表型性状演化时间序列时可以发现, 人类驯化农作物可能是一个长达数千年的过程. 利用农作物被驯化的关键窗口期计算种子/果核尺寸的表型演化率, 为讨论不同作物驯化速率异同提供了研究基础. Dorian Fuller团队^[21,54,55]分析了全球范围内稻、麦、粟、豆、果蔬类作物, 发现其种子/果核大小在驯化过程中都有明显增加趋势; 驯化种之间的表型性状演化速率存在差异. 果树果核尺寸变化速率较一年生谷物种子快, 如甜瓜种子大小增加速率是谷物的两倍. 在驯化过程中粮食作物种子尺寸增加, 可能是因为人类开垦耕地使土壤更加松散, 种子被播种时埋藏得更深, 而尺寸大的种子有助于更大更强壮幼苗的形成和成长^[55]. 而园艺作物桃、亚马逊树葡萄(*Pourouma cecropiifolia*)果核大小与果肉(中果皮)大小呈正相关^[56,57]. 滇刺枣(*Ziziphus mauritiana*)果核越狭长, 其果肉量和含糖量越高, 果实富有更多的营养成分^[54], 因此果核大小增加可能是人们有意识选择其食用价值的结果.

在驯化关键窗口期过后,农作物向外传播,在多种新的自然环境(地形地貌、水文气候条件)和人文因素(文化传统、饮食偏好等)影响下,产生表型分异,属于农作物多样化演化阶段。在此阶段的研究中,尤其需要关注成熟种子与未成熟种子的鉴别,从而避免统计误差。该阶段植物种子/果核尺寸没有明显的指向性变化,如3215 BCE以来粟种子尺寸和形状中值波动较小且无趋势性变化^[23],桃核长度在1400 BCE之后没有明显增大或减小,海枣果核大小在650 CE之后没有明显的变化趋势^[54]。同一农作物在不同区域之间传播过程中会产生品种分化与地方适应,如川西平原和川北山地新石器晚期到西周水稻种子粒长、粒宽增加,且形状更加纤长^[58]。从气候温和的欧洲东南部到欧洲中部再到寒冷期较长的欧洲西北部,大麦、小麦种子尺寸逐渐减小^[45]。中国北方地区黍种子在3300 BCE之后产生形态差异,可能与出现较大谷粒品种有关,也可能是种植范围被扩大到土壤不适宜的边缘种植地带或与2000 BCE之后不稳定的气候条件有关,但此研究样本数量较少且不均,部分遗址的黍种子小于10粒,其结果的准确性有待商榷^[22]。山脉等地理边缘地带不稳定的气候也会对大麦、小麦种子形状有所影响,如大麦、小麦在向东传播至中亚山地边缘环境时产生形态高度一致的短而圆的种子^[23,59]。因此建立种子/果核分化模型,能够揭示表型性状多样性与不同地理来源的关系,以及作物在驯化过程中的传播与扩散路径^[23]。

人类行为和文化,如不同的饮食传统,也可能会造成农作物谷粒形态变化,如免脱粒小麦谷粒宽度和长度在由以烤制烹饪技术为主的西南亚、中亚向东传播至以蒸煮技术为主的中国中东部过程中减小许多,这可能是适应当地饮食和烹饪传统的结果^[60]。高粱(*Sorghum bicolor*)在苏丹中部和东部被驯化后,在向东、向西和向南的传播过程中形态逐渐多样化,种子带壳比种子免脱粒的高粱品种更加适应多种储存条件且更不容易被鸟类啄食^[61]。农耕工具和技术的发展也可能是种子粒型多样化背后的驱动因素,汉代铁质生产工具和牛耕的出现很可能是大豆种子在汉代以后出现表型多样化的重要原因^[50]。

2.3 重建人类行为与社会背景

植物遗存表型性状特征和考古遗址与其周边文化关系、人群迁徙等考古学背景相联系,为研究农作物生产方式、重建先民引种行为和施肥行为等提供了重

要信息。近东地区幼发拉底河中游,一粒小麦种子在7850~7050 BCE期间增大,可能是从北方文化区引入更大种子品种引起的变化^[62]。塞浦路斯岛西南部My-louthkia遗址的一粒小麦、二粒小麦、大麦等驯化植物也可能是跟随栽培技术、工具等从欧洲南部大陆进口到岛上^[20]。不同区域间种子遗存粒径产生差异,也可能是耕地间不同的环境条件(如土壤肥力)差异导致的,这为间接揭示先民的施肥行为提供了思路^[63]。植物遗存表型特征与其出土环境、遗址属性等考古学背景联系起来,为重建与遗址功能和居址等级相联系的农业生产与消费,农业生产与集约化过程中人类经济行为演变提供重要证据。

通过统计和对比分析不同沉积环境中成熟种子与未成熟种子占比、粒径变化范围等,可为揭示农作物加工过程如脱粒(thresh)、扬场(winnow)奠定基础^[64]。例如丁家村遗址西周早期与殷墟时期粟的粒型接近,生长程度较一致,表明可能是经过加工拣选的较成熟种子^[65]。有学者提出新石器时代及以后样品中包含较多形态极小或未成熟种子,则大概率是扬场前的沉积物,指示生产行为;当样品中种子的形态差异处于正常范围之内,饱满的成熟种子占绝大多数时,一般指向以消费为导向的作物加工后产物,如灰嘴遗址粮仓的粟种子遗存^[66]。在重建先民农业活动与经济行为的基础上,联系植物遗存出土遗迹之间的空间分布与功能属性,为进一步了解食物供应的空间结构,重建社会等级差异、社会政治经济背景提供了重要证据。如瑞典铁器时代遗址出土大麦种子表型研究发现,更大更高品质的种子可能在加工后专门被挑选出来供高等级先民享用,是一种农业财富的象征^[63]。

3 农作物表型演化研究需要解决的基本问题

农作物是农业社会人类生存的基础,其表型性状是研究农作物驯化、传播和多样化过程及其背后驱动因素的关键,为重建古代农业活动、先民经济行为和社会政治经济背景奠定基础。农作物遗存表型性状测量是未来植物考古研究的重要方向,具有广阔的应用前景和发展潜力。然而目前有关农作物种子/果核遗存表型性状研究依旧较为缺乏,且在研究材料的选择与研究方法上存在一些问题,需要在未来研究中解决。

(1) 样品选择:种子/果核保存是否完整,是否无明显变形,对测量结果影响较大。如炭化粟种子,有的胚区缺失,测量时与保留胚区的种子会有明显误差;又如

种子/果核在受热炭化过程中会产生变形,尤其是粟黍种子测量指标如厚度、长度等会显著增大,出现常见的“爆米花”现象,导致测量值与实际未明显变形种子的测量值误差较大^[14]。

(2) 年代测定:年代学框架的建立是农作物表型演化研究的基础,但已有研究经常使用相对年代、不确定取材位置的木炭年代或其他野生植物的年代来代替农作物的年代,可能存在不确定性。受生物扰动或自然营力作用影响,晚期作物侵入早期地层的情况经常发生,如贾湖遗址一期和二期的灰坑和房址内曾发现不早于距今800年的粟和小麦^[67]。

(3) 成熟与未成熟种子区分:首先要基于现代实验,测量现代同类农作物的种子/果核,确定成熟与不成熟区分参数;之后通过炭化实验,将现代种子炭化,再确立其成熟与不成熟区分参数^[23]。目前很多种子遗存的鉴定区分均是基于现代植物的尺寸、形态等开展的,但是不同农作物非炭化——炭化种子/果核可靠的转换模型和参数并未确立,确立种子发育成熟度的研究缺乏,导致区分成熟与不成熟种子/果核存在很大的主观性^[62]。另外,如何通过尺寸和形状区分农作物的不成熟种子与其野生种,也是亟须解决的问题。

(4) 最低样本量确定:同样需要通过测量现代同类农作物成熟种子/果核来确定所需的最小样本量;古代遗存标本测量数量要大于等于最小样本量的阈值。目前大多数研究并未确立最低样本量,而过低的样本量会导致数据分析结果受异常值影响明显,带来较大误差,影响多个遗址种子/果核组合测量数据的统计分析结果^[23]。

4 展望

植物表型性状被广泛应用于农作物遗存种属鉴定、作物驯化及多样化过程、作物加工、古人类生产消费行为、遗址功能、古代社会等级差异等诸多研究中,为阐释人类与古代农作物之间的关系提供了实物

证据。基于已取得的进展和存在的问题,我们提出以下展望:

(1) 研究材料:特殊条件下保存的非炭化植物遗存,如干燥种子/果核样品保存完整,几乎未发生形变,可以鉴定到种级水平,可在今后与炭化植物遗存表型性状进行对比分析,是今后开展植物表型性状研究的重要组成部分。将非炭化材料与现代实验相结合,为炭化材料表型测量的准确性提供重要佐证。我国新疆天山以南及内蒙古西部地区气候干旱,干燥种子/果核遗存数量丰富,在未来的表型性状研究中将发挥重要作用。

(2) 研究方法:推广三维扫描仪、显微CT三维扫描、多光谱植物表型高通量成像系统等新设备的应用,提高三维扫描精度、速度与分辨率,降低误差与图像处理复杂度,实现种子/果核内外部表型性状的高分辨率三维图像获取和多个表型参数的准确测算。优先对样品直接测年,结合其出土环境,进行全面综合的年代分析,从而提升年代数据的可靠性,进而提高对农作物表型性状演变规律研究的精确性。结合现代田间种植实验、炭化实验、多种数据统计分析方法,量化不同表型性状指标的炭化变形程度,确立可靠的现代种子炭化前后尺寸转换数学模型。借助现代种子/果核以及非炭化植物遗存表型测量结果,运用多元统计学分析方法,确立最小样本量,构建成熟与未成熟农作物、未成熟栽培种与野生种子/果核的区分标准。

(3) 研究内容:对同一个遗址内不同时期、不同遗迹单位,或者大区域范围内不同遗址间种子/果核表型性状历时性演化进行对比分析,揭示植物在不同时间和空间下表型演变规律和环境适应机制,有助于科学地阐释农作物演化的复杂性和多样性。同时,依据多个遗址大量农作物表型性状测量数据组合,可建立相应的数据库。另外,参考干燥和饱水农作物种子/果核的分析结果,结合生物学、人类学、统计学等的研究方法,进行多学科交叉研究,探讨种子/果核表型性状变化特征的根本驱动因素^[23]。

参考文献

- 1 Johanssen W. The genotype conception of heredity. *Am Nat*, 1911, 45: 129–159
- 2 Pan Y H. Analysis of concepts and categories of plant phenome and phenomics (in Chinese). *Acta Agronom Sin*, 2015, 41: 175–186 [潘映红. 论植物表型组和植物表型组学的概念与范畴. 作物学报, 2015, 41: 175–186]
- 3 Zhao C J. Big data of plant phenomics and its research progress (in Chinese). *J Agric Big Data*, 2019, 1: 5–14 [赵春江. 植物表型组学大数据及其研究进展. 农业大数据学报, 2019, 1: 5–14]
- 4 Davis B D. The isolation of biochemically deficient mutants of bacteria by means of penicillin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1949, 35: 1–10

- 5 Violle C, Navas M, Vile D, et al. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 2007, 116: 882–892
- 6 Jiang H E. Agricultural Activities and Plant Utilization of the Ancient Yanghai People, Turpan of Xinjiang, China (in Chinese). Beijing: Science Press, 2022 [蒋洪恩. 新疆吐鲁番阳海先民的农业活动与植物利用. 北京: 科学出版社, 2022]
- 7 Blackith R E, Reyment R A. Multivariate Morphometrics. New York: Academic Press, 1971
- 8 Marcus L F. Traditional morphometrics. In: Rohlf F J, Bookstein F L, eds. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Ann Arbor: The University of Michigan Museum of Zoology, 1990
- 9 Liu N. Application of geometric morphometrics in archaeology: Examples in physical anthropology and lithic research (in Chinese). Master Thesis. Changchun: Jilin University, 2021 [刘楠. 几何形态测量学在考古中的应用. 硕士学位论文. 长春: 吉林大学, 2021]
- 10 Stummer A. Zur urgeschichte der rebe und des weinbaues. Mitteilungen der Anthropologischen Gesellschaft in Wien, 1911, 41: 283–296
- 11 Schiemann E. Vitis im neolithicum der mark brandenburg. *Der Züchter*, 1953, 23: 318–327
- 12 Logothetis B. The contribution of the vine and the wine to the civilization of Greece and Eastern Mediterranean. Epistimoniki Epetiris tis Geoponikis kai Dasologikis Sholis, University of Thessaloniki, 1974, 17: 5–286
- 13 Mangafa M, Kotsakis K. A new method for the identification of wild and cultivated charred grape seeds. *J Archaeol Sci*, 1996, 23: 409–418
- 14 Smith H, Jones G. Experiments on the effects of charring on cultivated grape seeds. *J Archaeol Sci*, 1990, 17: 317–327
- 15 Bouby L, Figueiral I, Bouchette A, et al. Bioarchaeological insights into the process of domestication of grapevine (*Vitis vinifera* L.) during Roman times in Southern France. *PloS One*, 2013, 8: e63195
- 16 Brunken J, de Wet J M J, Harlan J R. The morphology and domestication of pearl millet. *Econ Bot*, 1977, 31: 163–174
- 17 Liu L, Lee G A, Leping Jiang G A, et al. Evidence for the early beginning (c. 9000 cal. BP) of rice domestication in China: A response. *Holocene*, 2007, 17: 1059–1068
- 18 Crawford G W, Chen X X, Luan F S, et al. A preliminary analysis on plant remains of the Yuezhuan site in Changqing district, Jinan City, Shandong Province (in Chinese). *Jiangnan Archaeol*, 2013, 2: 107–116 [Crawford G W, 陈雪香, 栾丰实, 等. 山东济南长清月庄遗址植物遗存的初步分析. 江汉考古, 2013, 2: 107–116]
- 19 Zhao Z J, Gu H B. The identification method and application to the unearthed rice remains from archaeological sites (in Chinese). *J Hunan Archaeol*, 2009, 1: 257–267 [赵志军, 顾海滨. 考古遗址出土稻谷遗存的鉴定方法及应用. 湖南考古辑刊, 2009, 1: 257–267]
- 20 Peltenburg E, Colledge S, Croft P, et al. Neolithic dispersals from the Levantine corridor: A Mediterranean perspective. *Levant*, 2001, 33: 35–64
- 21 Fuller D Q, Asouti E, Purugganan M D. Cultivation as slow evolutionary entanglement: Comparative data on rate and sequence of domestication. *Veget Hist Archaeobot*, 2012, 21: 131–145
- 22 Stevens C J, Shelach-Lavi G, Zhang H, et al. A model for the domestication of *Panicum miliaceum* (common, proso or broomcorn millet) in China. *Veget Hist Archaeobot*, 2021, 30: 21–33
- 23 Zhang G, Zhou X, Li X, et al. New empirical evidence from ancient foxtail millet seeds and panicles reveals phenotype divergence during its dispersal. *Sci Bull*, 2022, 67: 1860–1864
- 24 You X L. Some views on the unearthed rice and bone plow at the fourth cultural layer of the Hemudu site (in Chinese). *Cult Relics*, 1976, 8: 20–23 [游修龄. 对河姆渡遗址第四文化层出土稻谷和骨耜的几点看法. 文物, 1976, 8: 20–23]
- 25 Zhang W X, Pei A P. The study of grain multitypes of ancient cultivated rice of Bashidang Ruins in Lixian County of Hunan Province (in Chinese). *Acta Acronom Sin*, 2002, 28: 90–93 [张文绪, 裴安平. 澧县八十垱遗址古栽培稻的粒形多样性研究. 作物学报, 2002, 28: 90–93]
- 26 Cervantes E, Martín-Gómez J J, Gutiérrez del Pozo D, et al. Seed geometry in the Vitaceae. *Plants*, 2021, 10: 1695
- 27 Tanabata T, Shibaya T, Hori K, et al. *SmartGrain*: High-throughput phenotyping software for measuring seed shape through image analysis. *Plant Physiol*, 2012, 160: 1871–1880
- 28 Tu K, Wu W, Cheng Y, et al. ASeed: An automated image analysis software for high-throughput phenotyping and quality non-destructive testing of individual plant seeds. *Comput Electron Agr*, 2023, 207: 107740
- 29 Benazzi S, Stansfield E, Milani C, et al. Geometric morphometric methods for three-dimensional virtual reconstruction of a fragmented cranium: The case of Angelo Poliziano. *Int J Legal Med*, 2009, 123: 333–344
- 30 You S. Starch granule analysis of tooth residues of ancient people in Jiayi Cemetery, Turpan (in Chinese). Master Thesis. Changchun: Jilin University, 2022 [由森. 吐鲁番加依墓地古代人群牙齿残留物的淀粉粒分析. 硕士学位论文. 长春: 吉林大学, 2022]
- 31 Bonhomme V, Forster E, Wallace M, et al. Identification of inter- and intra-species variation in cereal grains through geometric morphometric analysis, and its resilience under experimental charring. *J Archaeol Sci*, 2017, 86: 60–67
- 32 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
- 33 Allowen E, Laurent B, Vincent B, et al. Archaeophenomics of ancient domestic plants and animals using geometric morphometrics: A review. *Peer Community J*, 2022, 2: e27
- 34 Liu Y, Lv J, Song J, et al. Plant species delimitation method based on geometric morphometrics (in Chinese). *Plant Sci J*, 2017, 35: 894–899 [刘媛, 吕佳, 宋佳, 等. 基于几何形态测量学的植物鉴定方法. 植物科学学报, 2017, 35: 894–899]

- 35 Terral J F, Alonso N, Capdevila R B, et al. Historical biogeography of olive domestication (*Olea europaea* L.) as revealed by geometrical morphometry applied to biological and archaeological material. *J Biogeogr*, 2004, 31: 63–77
- 36 Terral J F, Tabard E, Bouby L, et al. Evolution and history of grapevine (*Vitis vinifera*) under domestication: New morphometric perspectives to understand seed domestication syndrome and reveal origins of ancient European cultivars. *Ann Bot*, 2010, 105: 443–455
- 37 Ros J, Evin A, Bouby L, et al. Geometric morphometric analysis of grain shape and the identification of two-rowed barley (*Hordeum vulgare* subsp. *distichum* L.) in southern France. *J Archaeol Sci*, 2014, 41: 568–575
- 38 García-Granero J J, Arias-Martorell J, Madella M, et al. Geometric morphometric analysis of *Setaria italica* (L.) P. Beauv. (foxtail millet) and *Brachiaria ramosa* (L.) Stapf. (browntop millet) and its implications for understanding the biogeography of small millets. *Veget Hist Archaeobot*, 2016, 25: 303–310
- 39 Zhang Y H, Guo X Y, Lu X J, et al. Study on three-dimensional digitization method of crop seeds (in Chinese). *Seed*, 2022, 41: 121–125 [张云鹤, 郭新宇, 卢宪菊, 等. 作物种子三维数字化方法研究. *种子*, 2022, 41: 121–125]
- 40 Wolcott K A, Chomicki G, Staedler Y M, et al. Three-dimensional X-ray-computed tomography of 3300- to 6000-year-old *Citrullus* seeds from Libya and Egypt compared to extant seeds throws doubts on species assignments. *Plants People Planet*, 2021, 3: 694–702
- 41 Tian Y, Zhang G, Shading P, et al. Early Iron-Age ornaments of the Yanghai people in Xinjiang, China: A necklace made of drupes from *Nitraria tangutorum* (Zygophyllaceae). *J Archaeol Sci Rep*, 2022, 44: 103526
- 42 Caracuta V, Weinstein-Evron M, Kaufman D, et al. 14,000-year-old seeds indicate the Levantine origin of the lost progenitor of faba bean. *Sci Rep*, 2016, 6: 37399
- 43 Zong Y, Yao S, Crawford G W, et al. Selection for oil content during soybean domestication revealed by X-ray tomography of ancient beans. *Sci Rep*, 2017, 7: 43595
- 44 Ma Y C, Jin G Y, Yang X Y. Identification of rice remains and the progress (in Chinese). *East Asia Archaeol*, 2017, 14: 131–157 [马永超, 靳桂云, 杨晓燕. 水稻遗存的判定及相关问题研究进展. *东方考古*, 2017, 14: 131–157]
- 45 Fuller D Q, Colledge S, Murphy C, et al. Sizing up cereal variation: Patterns in grain evolution revealed in chronological and geographical comparisons. In: Eraso J F, Alustiza J A M, Valbuena A, et al., eds. *Miscelánea En Homenaje a Lydia Zapata Peña (1965–2015)*. Bilbao: Universidad Del País Vasco, 2017. 131–149
- 46 Bao Y, Zhou X, Liu H, et al. Evolution of prehistoric dryland agriculture in the arid and semi-arid transition zone in northern China. *PLoS One*, 2018, 13: e0198750
- 47 Tang L H, Sun J X, Zhang M, et al. The primitive cultivation at Long-qiu Zhuang Site of Gaoyou (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 1996, 22: 608–612 [汤陵华, 孙加祥, 张敏, 等. 高邮龙虬庄遗址的原始稻作. *作物学报*, 1996, 22: 608–612]
- 48 Fuller D Q, Sato Y I, Castillo C, et al. Consilience of genetics and archaeobotany in the entangled history of rice. *Archaeol Anthropol Sci*, 2010, 2: 115–131
- 49 Manning K, Pelling R, Higham T, et al. 4500-Year old domesticated pearl millet (*Pennisetum glaucum*) from the Tilemsi Valley, Mali: New insights into an alternative cereal domestication pathway. *J Archaeol Sci*, 2011, 38: 312–322
- 50 Wu W W, Jin G Y, Wang H Y, et al. Utilization and domestication of *Glycine* plants in ancient China (in Chinese). *Agric Archaeol*, 2013, 6: 1–10 [吴文婉, 靳桂云, 王海玉, 等. 古代中国大豆属(*Glycine*)植物的利用与驯化. *农业考古*, 2013, 6: 1–10]
- 51 Zheng Y, Crawford G W, Chen X. Archaeological evidence for peach (*Prunus persica*) cultivation and domestication in China. *PLoS One*, 2014, 9: e106595
- 52 Nanjing Museum, Zhangjiagang Administration Office, Zhangjiagang Museum. *Dongshancun: Neolithic Excavation Reports* (in Chinese). Beijing: Cultural Relics Press, 2016 [南京博物院, 张家港市文管办, 张家港博物馆. 东山村: 新石器时代遗址发掘报告. 北京: 文物出版社, 2016]
- 53 Zheng Y F, Chen X G. An archaeological study on the origin of melon: From the Cucumis seeds unearthed in the lower reaches of the Yangtze river (in Chinese). In: Zhejiang Provincial Cultural Relics Archaeological Research Institute, ed. *Journal of Zhejiang Institute of Cultural Relics and Archaeology (Series 8)—Proceedings of the Symposium Commemorating The 70th Anniversary of the Discovery of Liangzhu Site*. Beijing: Science Press, 2006. 578–585 [郑云飞, 陈旭高. 甜瓜起源的考古学研究——从长江下游出土的甜瓜属(*Cucumis*)种子谈起. 浙江文物考古研究所编. *浙江文物考古研究所学刊*(第8辑)——纪念良渚遗址发现70周年学术研讨会文集. 北京: 科学出版社, 2006. 578–585]
- 54 Fuller D Q. Long and attenuated: Comparative trends in the domestication of tree fruits. *Veget Hist Archaeobot*, 2018, 27: 165–176
- 55 Fuller D Q, Denham T, Arroyo-Kalin M, et al. Convergent evolution and parallelism in plant domestication revealed by an expanding archaeological record. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 6147–6152
- 56 Quilot B, Kervella J, Génard M. Shape, mass and dry matter content of peaches of varieties with different domestication levels. *Sci Horticulturae*, 2004, 99: 387–393
- 57 Pedrosa H C, Clement C R, Schietti J. The domestication of the Amazon tree grape (*Pourouma cecropiifolia*) under an ecological lens. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 203
- 58 Yan X, Guo F, Wang Y Q, et al. Flotation results and analysis of the Zhengjiaba Site in Langzhong, Sichuan—Also on the remains of carbonized

- plants in the pre-Qin period in Sichuan (in Chinese). *Sichuan Cult Relics*, 2013, 4: 74–85 [闫雪, 郭富, 王育茜, 等. 四川阆中市郑家坝遗址浮选结果及分析——兼谈四川地区先秦时期炭化植物遗存. *四川文物*, 2013, 4: 74–85]
- 59 Matuzeviciute G M, Abdykanova A, Kume S, et al. The effect of geographical margins on cereal grain size variation: Case study for highlands of Kyrgyzstan. *J Archaeol Sci-Rep*, 2018, 20: 400–410
- 60 Liu X, Lister D L, Zhao Z, et al. The virtues of small grain size: Potential pathways to a distinguishing feature of Asian wheats. *Quat Int*, 2016, 426: 107–119
- 61 Fuller D Q, Stevens C J. Sorghum domestication and diversification: A current archaeobotanical perspective. In: Mercuri A, D’Andrea A, Fornaciari R, et al., eds. *Plants and People in the African Past*. Berlin: Springer, 2018
- 62 Willcox G, Fornite S, Herveux L. Early Holocene cultivation before domestication in northern Syria. *Veget Hist Archaeobot*, 2008, 17: 313–325
- 63 Larsson M. Barley grain at Uppåkra, Sweden: Evidence for selection in the Iron Age. *Veget Hist Archaeobot*, 2018, 27: 419–435
- 64 Song J, Zhao Z, Fuller D Q. The archaeobotanical significance of immature millet grains: An experimental case study of Chinese millet crop processing. *Veget Hist Archaeobot*, 2013, 22: 141–152
- 65 Wu W W, Si H W, Wang S M, et al. Preliminary analysis of the carbonized plant remains from the Dingjiacun Site in Zhenjiang, Jiangsu Province (in Chinese). *Southeast Cult*, 2017, 5: 78–88 [吴文婉, 司红伟, 王书敏, 等. 江苏镇江丁家村遗址炭化植物遗存的初步分析. *东南文化*, 2017, 5: 78–88]
- 66 Walsh R, Lee G A, Liu L, et al. Millet grain morphometry as a tool for social inference: A case study from the Yiluo basin, China. *Holocene*, 2016, 26: 1778–1787
- 67 Zhang J Z, Cheng Z J, Lan W L, et al. New advances in paleoethnobotany research of Jiahu site in Wuyang, Henan Province (in Chinese). *Archaeol*, 2018, 4: 100–110 [张居中, 程至杰, 蓝万里, 等. 河南舞阳贾湖遗址植物考古研究的新进展. *考古*, 2018, 4: 100–110]

Summary for “考古遗址中农作物种子/果核表型性状研究述评”

Evolution of plant phenotypic traits: seeds and fruit stones from archaeological sites

Yuyang Tian^{1,3}, Guilin Zhang^{2*} & Hongen Jiang^{3*}¹ CAS Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China² School of Archaeology and Museology, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China³ Department of Archaeology and Anthropology, School of Humanities, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

* Corresponding authors, E-mail: zhangguilin18@tju.edu.cn; jianghongen@ucas.ac.cn

Plant phenotypic traits refer to physical, physiological, and biochemical traits that can reflect a plant cell, its tissue, organs, population structure, and functional characteristics. Fruit stones and carbonized seeds are the most prevalent plant remains discovered in ancient archaeological research sites. Size and shape are the two primary quantifiable features that can be used to investigate the evolution of plant phenotypic traits. This research analyzes the prevailing methods used domestically and internationally that measure phenotypic features of seeds and fruit stones. This analysis develops as follows: During the initial phase, a traditional and user-friendly morphological measurement method concentrates on calculating the straightforward linear separation between anatomical points and the size of the stone or seed being analyzed. The measurement index undergoes a shift from the straightforward determination of individual variables to the intricate determination of many variables, succeeded by a thorough examination of multivariate data, with gradual enhancement of the comprehensiveness of the index. In phase two, the Geometric Morphometrics method, which focuses on shape, combines automatic image recognition, intelligent measurement software, and a variety of data statistical analysis methods to distinguish size and shape data based on the geometric spatial relationship between anatomical points and outlines. The two-dimensional data are transformed into a high precision and high resolution three-dimensional geometric shape parameter reconstruction of plant phenotypes. Micro-CT and other technologies can not only measure the external morphology and reconstruct the volume, but also observe the internal structure and measure more characteristics. As a result, the quantitative reconstruction and result visualization of the geometric spatial network of points, lines, and planes are clearer and more accurate. In the next step, the significance and application of crop seeds/fruit stones phenotypic traits measurement is introduced systematically. This involves the identification of plant species, differentiation of wild/cultivated species, process of crop domestication, spread, and diversification, agricultural planting structure, production, and processing, as well as cultural behavior, function of an archaeological site, and social hierarchy. Subsequently, problems that still exist in the research are then proposed, such as (1) ¹⁴C year dating is necessary; (2) the measurement index measurements will be affected by the intact of the charred plant remains; (3) immature seeds/fruit stones will affect the results of measurement and analysis. Criteria for distinguishing between mature and immature, immature and wild species may not yet be established, e.g., too low a sample size may result in large errors and affect the statistical analysis results of seeds/fruit stones. Finally, this research proposes prospects for future studies on plant phenotypes, which include: (1) Use of improved measurement samples: desiccated or waterlogged seed/stone samples are ideal for study because they are almost completely undeformed. The extremely arid area of Xinjiang is an important direction for phenotypic measurement in the future; (2) implementation of innovative measurement methods: three-dimensional scanning should be applied to improve the scanning accuracy and reduce scanning errors. While ensuring measurement accuracy, the sample measurement speed is accelerated to carry out high throughput measurement and reduce the complexity of post-processing, such as three-dimensional point cloud data processing and image segmentation; (3) establishment and sharing of database of phenotypic trait measurement results to more fully explore the causes of changes in crop seeds/fruit stones phenotypic trait. This paper is the first systematic introduction and comprehensive review of the morphological measurement of crop seeds/fruit stones remains, whose proposed research direction stands as one of the key topics in the research frontier of plant remains, offering extensive potential future prospects in application and development.

plant remains, phenotypic character, size, morphometry

doi: [10.1360/TB-2023-1203](https://doi.org/10.1360/TB-2023-1203)