哺乳动物牙齿微痕分析方法的发展与应用

史勤勤^{1,2,3}

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. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044;

3. 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008

E-mail: shiqinqin@ivpp.ac.cn

2020-08-06 收稿, 2020-11-17 修回, 2020-11-20 接受, 2020-11-23 网络版发表

中国科学院战略性先导科技专项(XDA20070203, XDB26000000)和现代古生物学和地层学国家重点实验室(153109)资助

摘要 哺乳动物牙齿微痕分析方法是一种通过分析牙齿表面微痕纹理, 推测其可能食性的研究方法, 广泛应用于哺乳动物食性判断和古环境重建等研究领域. 牙齿微痕分析方法最初借助扫描电子显微镜拍照观察, 到21世纪初发展出4种定量分析牙齿微痕特征的研究体系, 通过不同的技术手段及参数选择, 达到区分哺乳动物食性的目的. 哺乳动物牙齿微痕分析方法不仅可以判断化石动物的食物来源, 复原某一化石点的古环境和古生态, 还可以分析气候事件与季节变化对哺乳动物食性的影响, 或区分同一地点相近物种的食性生态位差异. 尽管牙齿微痕分析方法的磨损物来源以及如何产生磨痕在理论上有待完善, 但是随着越来越多的研究人员参与讨论, 这一方法将得到更多的发展和应用.

关键词 牙齿微痕分析, 哺乳动物, 食性, 古环境

哺乳动物演化与环境之间的关系是现代古生物学研究中非常重要的组成部分, 受到大量关注与讨论. 食物是动物与环境之间最主要的联系之一, 哺乳动物活动所需的所有能量都从食物中获得, 而动物的取食行为能够直接反映其栖息地的环境信息^[1,2]. 牙齿是哺乳动物获取和切割食物的工具, 可以帮助哺乳动物提高取食效率, 并在演化的过程中适应各种不同的生活环境^[3]. 因此, 牙齿的很多特征能直接反映食物和环境的特征, 比如宏观尺度肉眼可见的牙齿形态和齿冠高度^[4]. 除此之外, 牙齿的微观结构同样能反映动物的食性特点, 比如牙齿咀嚼面的磨痕信息. 在牙齿处理食物的过程中, 牙齿与牙齿的接触咬合、牙齿与食物之间的摩擦, 会改变牙齿的齿尖形态、釉质边缘光滑程度以及釉质表面的纹理特征^[5-8]. 牙齿的磨痕信息直接反映了牙齿与牙齿、食物的接触关系, 在较短的时间尺

度上反映动物食物的属性^[7,9]. 根据牙齿磨痕的不同尺度, 可分中痕与微痕两类, 其中牙齿中痕主要来自牙齿咬合咀嚼时的磨耗(attrition), 反映哺乳动物数月至经年的平均取食信息; 牙齿微痕主要由牙齿与食物的摩擦(abrasion)形成, 反映哺乳动物数天至数周的取食信息^[7,10]. 而牙齿微痕分析方法, 就是将牙齿釉质表面的微痕信息通过科学的方法提取出来, 并且进行量化分析, 从而反推动物的取食信息和环境信息.

由于哺乳动物牙齿结构复杂, 处理食物的能力最为强大, 所以牙齿微痕分析方法在哺乳动物中的运用最为广泛, 而在取食过程相对简单的鱼类和爬行类中应用相对较少^[11,12]. 目前, 哺乳动物牙齿微痕分析方法在研究哺乳动物演化与古环境变化等方面已经开展了相当多的探讨, 但国内的相关研究还比较少^[13-15]. 因此, 本文旨在简要介绍这一方法的研究历史、技术革新、应

引用格式: 史勤勤. 哺乳动物牙齿微痕分析方法的发展与应用. 科学通报, 2021, 66: 1456–1468

Shi Q Q. Dental microwear analysis in mammals: Teeth, diet and ecology (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 1456–1468, doi: 10.1360/TB-2020-0984

用前景和尚存争论,为更多国内同行提供研究参考。

1 研究历史与技术革新

牙齿微痕分析方法始自20世纪70年代。Walker等人^[16]研究了两种不同食性蹄兔的牙齿微痕形态,讨论了不同食物来源对牙齿微痕纹理的影响。在最初的20多年间,牙齿微痕分析方法全部使用扫描电子显微镜(scanning electron microscope, SEM)拍照,然后在纸质或电子照片上测量统计不同的磨痕信息^[17](图1(a))。这一方法的分析对象以釉质表面的条状痕(scratch)和坑状痕(pit)为主,但分析使用的参数很多,并不固定,也没有统一的参照标准^[18,19]。随着研究的深入,研究人员对这一方法进行了总结和改良,建立了标准化的实验流程^[19~21]。虽然改良后的方法依然需要人工计数,无法避免人为误差,但是不同的磨痕被明确的界定,主要参数的选取和分析方法也被固定下来,使得不同的研究之间可以对比印证。作为牙齿微痕分析的传统方法,这一基于扫描电子显微照片的牙齿微痕分析方法一直被广泛使用^[22,23]。

除了经典的基于SEM的牙齿微痕研究方法,在21世纪初,研究人员又提出了另外3种定量分析牙齿微痕特征的新研究方法,使得牙齿微痕分析方法得到迅速发展,成为近20年来探讨哺乳动物与环境关系的一个

研究热点(表1)。这3个新方法中,最受关注的是2002年Solounias和Semperebon^[7]提出的使用35倍低倍光学显微镜代替扫描电子显微镜进行微痕分析的改良方法(low magnification light microscopy for dental microwear analysis, LDM)。由于使用低倍显微镜进行微痕取样操作简单,这一改良方法降低了研究成本,提高了取样速度,使得牙齿微痕分析方法迅速获得古生物研究人员的青睐^[7],并大量应用于分析化石哺乳动物食性和重建古环境的研究中(图1(b))^[30~33]。通过这一方法,研究人员可以建立现生哺乳动物牙齿微痕特征的数据库,为化石哺乳动物的牙齿微痕分析提供充足的现生对比数据。龚宴欣^[10]详细介绍了这一新方法的实验步骤、微痕特征、以及数据处理和分析手段,并讨论了这一方法在重建古食性方面的应用前景。这一方法是早期SEM牙齿微痕分析方法的延伸,它的研究对象同样是牙齿釉质表面的条状痕和坑状痕,主要考量这些特征在不同属种的数量及比例的差别。

另一个广泛应用的牙齿微痕研究方法是Ungar等人^[25,26]提出的使用白光共聚焦显微镜重建牙齿釉质表面三维微痕纹理,并使用尺度敏感分形分析方法(scale sensitive fractal analysis, SSFA)进行整体考量的三维牙齿微痕纹理分析方法(图1(c))。这一方法不再将条状痕和坑状痕作为研究对象进行计数测量,而是对目标区

图 1 不同方法下的牙齿微痕照片或模型。(a) 两种现代牛科动物的牙齿微痕SEM照片(500倍), 上图为食叶型, 下图为食草型^[18]; (b) 化石爪兽牙齿的50倍光学显微照片, 比例尺为0.4 mm^[29]; (c) 两种不同动物的3D牙齿微痕分析模型, 下图比上图有更大的表面复杂度(Asfc值更高), 上图比下图的各向异性程度更高(epLsar值更高)^[34]

Figure 1 Dental microwear texture obtained by different techniques. (a) SEM photomicrographs ($\times 500$) of microwear on the enamel of browser (upper) and grazer (lower) bovids^[18]; (b) light microscope photomicrographs ($\times 50$) of fossil chalicotheres tooth enamel, scale bar = 0.4 mm^[29]; (c) an example of 3D dental microwear texture analysis in two different species. The lower has higher Asfc values, indicating greater complexity. The upper has higher values of epLsar, indicating greater anisotropy of the wear fabric^[34]

表 1 不同的牙齿微痕分析方法

Table 1 Different methods of dental microwear analyses

	拍照/建模工具	主要参数	文献
高分辨率2D牙齿微痕分析方法 (SEM)	扫描电子显微镜(通常100~500倍)	条状痕(scratch)的宽度、方向、密度、比例等; 坑状痕(pit)的面积、密度、比例等	[19,24]
低分辨率2D牙齿微痕分析方法 (LDM)	低倍光学显微镜(通常30~100倍)	条状痕(包括粗条痕、宽条痕、细条痕等)、坑状痕(包括大坑状痕、小坑状痕、凹沟痕等)的数量和比例	[7]
牙齿微痕纹理分析方法 (SSFA)	白光共聚焦显微镜	复杂度(Asfc), 复杂度异质性(HAsfc), 最大复杂度尺度(Smc), 各向异性程度(epLsar)和纹理填充体积(Tfv)等	[25,26]
基于工业参数的牙齿微痕纹理分析方法 (STA)	触针轮廓仪	工业表面粗糙度参数ISO 4287	[8]
	白光共聚焦显微镜	工业表面粗糙度参数 ISO 25178、ISO 25178-2、ISO 12781等	[27,28]

域的牙齿釉质表面进行三维建模, 然后提取这一三维表面的参数信息. 其中, 复杂度(Asfc)和各向异性程度(epLsar)是两个最为常用的参数^[3,26]. 复杂度(Asfc)是目标区域三维表面积与区域面积的比值, 主要衡量牙齿釉质表面的复杂程度; 各向异性程度(epLsar)是衡量牙齿微痕方向的参数, 条状痕方向越一致, 这一参数的值就越高. 这一方法的测量精度很高(水平分辨率可达0.18 μm , 垂直分辨率可达0.05 μm), 与扫描电子显微镜的分辨率大致相当^[17]. 与LDM牙齿微痕分析方法一样, 这一方法也是早期SEM牙齿微痕分析方法的延续, 由于所有参数都是通过软件自动获取, 使得这一方法能够最大限度地减少观测者的测量误差^[17]. 此外, 这一方法还避免了将牙齿三维表面信息转化成二维图片时丧失深度数据, 最大限度地保留并还原牙齿的微痕信息.

除了上述两种应用广泛的新方法, 近年来还有一种全新的牙齿微痕分析方法走入研究人员的视野. 这一方法源自Kaiser和Brinkmann^[8]在2006年的一项研究, 该研究使用触针轮廓仪获取牙齿釉质表面纹理信息, 并从24个工业表面粗糙度标准参数中筛选出了8个可以较好区分食性的参数. 2010年, Schulz等人^[27,28]对这一方法进行改良, 将白光共聚焦显微镜的建模方法同工业表面粗糙度参数ISO 25178结合, 形成新的表面纹理分析方法(surface texture analysis, STA). 这一方法创新性地将工业表面粗糙度参数引入牙齿微痕分析方法中, 同样能够有效地区分哺乳动物的不同食性. 此外, 研究人员还尝试从其他类似的ISO参数中挑选适合牙齿微痕分析的参数, 比如ISO 25178-2和衡量表面平整性的参数ISO 12781等^[35,36]. 由于STA和SSFA牙齿微痕分析方法都使用白光共聚焦显微镜重建釉质表面的三

维模型, 因此常被合在一起称为牙齿微痕纹理分析方法(dental microwear texture analysis, DMTA). 这3种新方法, 加上经典的SEM牙齿微痕分析方法, 是当今哺乳动物牙齿微痕研究最主要的四套研究方法. 在鱼类、爬行动物和早期哺乳动物中, 牙齿微痕分析方法也有一定的应用, 但数量较少; 并且由于这些动物的牙齿功能相对简单, 微痕特征的处理与分析方法也有所不同, 不在本文讨论之列.

截至2020年7月, 已有近500篇牙齿微痕分析相关论文发表, 其中近15年来论文数量增长迅速, 在文章数量增长曲线中可见明显的增速抬升(图2(a)). 这些牙齿微痕相关研究以应用型研究为主, 但也包括相当数量的关于牙齿微痕形成原理的讨论和分析方法的改良(图2(b)). 尤其是最近几年, 牙齿微痕摩擦物来源和磨痕形成原理的研究与实验明显增加, 越来越多的研究人员参与到牙齿微痕成因与有效性的讨论中来, 推动着牙齿微痕分析方法进一步走向成熟. 不同牙齿微痕分析方法的使用情况在近20年间发生了显著的变化. 2002年以前, 所有的牙齿微痕分析都是基于扫描电子显微镜的, 相关研究的论文年发表数量一直十分稳定(图2(c)). 2002、2003年开始, 随着LDM和SSFA两种新的牙齿微痕分析方法的连续提出, 我们可以清楚地看到牙齿微痕研究论文的数量显著增长, 并且这两种新方法的使用明显多于传统的SEM方法. 相比之下, STA方法最新、使用数量也最少, 但是近年来也得到相当数量的关注, 迅速成为牙齿微痕分析的主要方法之一.

2 应用前景

牙齿微痕分析方法在古生物学中的应用十分广泛, 在主要的哺乳动物门类中几乎都有应用, 但是其研究

图2 牙齿微痕分析相关论文概况。(a) 牙齿微痕分析方法相关文章数量增长图(1978~2020年7月); (b) 不同类型的牙齿微痕分析方法文章年发表数比较; (c) 不同牙齿微痕分析方法的论文年发表数比较

Figure 2 Overview of the publications on dental microwear. (a) Number of publications on dental microwear from 1978 to July 2020; (b) yearly amount of publications on dental microwear from 1978 to July 2020, which are grouped by topics; (c) yearly amount of applications by different dental microwear methods

数量在不同的哺乳动物门类中具有明显的不均衡性,这与牙齿微痕分析方法与不同哺乳动物门类的适用性有关。虽然牙齿微痕分析方法最早的研究对象是蹄兔,但是在早期的SEM牙齿微痕分析研究中,灵长类与古人类的相关研究占绝对多数。在此时期,其他门类哺乳动物的牙齿微磨痕特征的研究较为零散,仅在蹄兔类、食肉类、啮齿类、有袋类等门类中有少量尝试^[18,37](图3(a))。2002年之后,随着新的牙齿微痕分析方

法的提出,研究人员在更多的哺乳动物门类中展开了食性研究,尤其是有蹄类的研究大量增加,其研究论文数量几乎追平灵长类和古人类,占有研究数量的三分之一,这与LDM这一牙齿微痕分析方法的提出密切相关(图3(b))。除此之外,在啮齿类、食肉类和长鼻类的食性分析及相关古环境讨论中,牙齿微痕分析方法也有越来越多的应用。

在古生态学方面,牙齿微痕分析方法能为古环境

图3 (网络版彩色) 牙齿微痕分析方法在不同动物门类中的使用比例. (a) 2002年之前; (b) 2002年之后
Figure 3 (Color online) Percentage of taxonomic orders in dental microwear analysis publications. (a) Before 2002; (b) after 2002

的推测重建提供很多线索和依据, 比如可以区分不同物种的食性差别、同一物种不同地域种群之间的生态差别、同一区域不同物种的生态位划分与食性重叠、以及古环境随时间的变化等^[4]. 本文将这些应用大致归为两类, 一是将化石动物与现生动物类比, 通过现生动物的真实情况对化石动物进行食性推断和古环境重建, 二是比较化石属种之间的微痕差异, 进而推测当时的气候变化与生态位差异(图4(a)).

食性推断是哺乳动物牙齿微痕分析方法最直观的目的, 也是进一步探讨和重建古环境的基础, 大量应用于有蹄类、啮齿类、食肉类、长鼻类中^[38–41]. 使用现生哺乳动物牙齿微痕数据, 反推同类化石动物食性和生存环境, 是牙齿微痕分析方法在古生物学中最主要也最基本的应用. 当化石哺乳动物牙齿微痕中的条状痕、坑状痕的数量或比例等参数落在某一类食性的范围中, 就可以推测化石物种可能具有相似的食性(图4(b)). 例如, Rivals^[42]在上新世至更新世化石长鼻类的牙齿微痕数据的基础上, 分析了不同种类或不同种群长鼻类在取食策略、适应生境等方面的异同. 此外, 综合同一化石点多种动物的食性, 可以重建并讨论该化石点古环境和古气候^[30–33]. 研究选取的植食性动物种类越多, 食物来源越多样, 越能够更真实地反映其生活环境中的植物种类, 从而勾画出更准确的古生境图景. 目前, 很多哺乳动物化石点都通过植食性动物群的食性来提取古环境信息, 比如Merceron^[30]对晚中新世阿富汗“Molayan”化石点的化石偶蹄类进行牙齿微痕分析, 发现该地点偶蹄类主要为食草型和混食型, 并推测其古环境可能为有分散林地或者灌木丛的草原环境, 显

著区别于同时期的西瓦里克生物区古环境. 另一项针对保加利亚两个晚中新世中早Turolian期牛科化石动物食性的研究显示, 该化石点所有化石牛科动物均为混食型, 并推断保加利亚西南部在晚中新世中早Turolian期的气候以开阔环境为主, 杂以灌木和丛林^[32]. 同时, 不同化石地点的动物的食性也可以进行对比分析, Solounias等人^[33]对晚中新世Pikermi和Samos两地的化石有蹄类进行了大样本量的低倍光学显微镜牙齿微痕分析, 认为Pikermi和Samos两地的有蹄类食性多样, 含有相当多的混食型和食叶型, 其古环境与现生非洲Savanna草原环境差别较大. 国内类似的哺乳动物化石点也有不少, 但通过牙齿微痕分析重建某一地区古环境古生态的研究还很少, 具有较大的研究潜力.

除了可以对整个动物群的食物来源进行综合整体分析, 牙齿微痕分析方法还可以用来分辨相同、相近区域某一时间段内动物食性的区别和变化, 比如季节变化和气候变迁(图4(c)). 在这些研究中, 虽然对化石动物食性的判断同样有赖于现生动物的数据, 但是动物之间牙齿微痕特征的差异和变化是着重考量的对象, 即使被研究动物的食性落在同一大类食性范围之内, 也可以通过微痕参数的差异探讨更高分辨率的食性差异. 比如, 在坦桑尼亚奥杜韦HWK EE化石点, 研究人员讨论了相邻地层时期的气候环境变化, 牙齿微痕分析结果显示下部Lemuta层位的季节变化强于上部LAS层位^[43]. 晚始新世至早渐新世是全球气候变化显著的一个时期, 通过对奇蹄类动物*Plagiolophus minor*的牙齿微痕分析, 研究人员发现这种动物虽然一直属于食叶型, 但食物中的耐磨成分以及果实的比例有所变化^[44].

图 4 牙齿微痕分析方法在古生物中的应用。(a) 牙齿微痕分析在哺乳动物古环境和古生态中的应用方式; (b) 化石长鼻类的条状痕和坑状痕的平均数目散点图, 黄色和绿色区域分别为基于Solounias和Semprebon^[7]数据绘制的现生食草型和食叶型动物的95%置信椭圆区间(改自文献[42]); (c) 通过牙齿微痕参数推断相邻化石层Lemuta和LAS中马与牛科动物食性的变化。改自文献[43]

Figure 4 Dental microwear analyses in paleontology. (a) Main areas using dental microwear analyses in mammalian paleoecology and paleoclimatology; (b) bivariate plot of the average numbers of pits and scratches in fossil species of proboscideans. The orange and green ellipses correspond to the Gaussian confidence ellipse ($P=0.95$) for the extant leaf browsers and grazers from Solounias and Semprebon^[7] (modified from Ref. [42]); (c) changes in dietary traits in equids and bovids between the Lemuta and Lower Augitic Sandstone (LAS) intervals indicated by the microwear variables. Modified from Ref. [43]

*Myotragus*是一种奇特的岛屿化石牛科动物, 齿冠很高, 牙齿数量减少, 并且其个体大小显示出明显的岛屿矮化现象。牙齿微痕纹理分析显示早期的3个*Myotragus*祖先类型均为食草型, 而较晚的*M. balearicus*是食叶型, 显示了岛屿环境下特殊的食性演化^[45]。在地层较为连续的地区, 不同化石层位里同一类动物牙齿微痕特征的变化可以反映这类动物取食策略的改变, 这些改变体现了生物对环境的适应, 可以在更精细的尺度上反映环境的变化。中国新生代化石点很多, 不少植食性动物在不同的化石层中延续存在, 通过对这些动物进行食性分析, 有助于在更细的尺度上探讨某一地点某一时间段内的环境变化, 尤其对探讨特殊气候事件下生物对环境的适应有所帮助。

此外, 牙齿微痕分析方法还可以应用于同一区域或相近区域内不同动物的食性生态位的研究, 这在食性多样的灵长类动物中尤其常见。比如, Martin等人^[46]讨论了上新世至更新世非洲的两种猴类——狒狒和狮

尾狒的食性差异, 发现其化石祖先的食性差异一直延续到了它们的现生近亲。此外, 同一物种不同种群或者不同年龄、性别个体之间的牙齿微痕差异也有探讨。比如, 对同一种群不同年龄黑猩猩的牙齿微痕分析显示, 随着年龄的增长, 虽然成年黑猩猩更频繁地取食种子和昆虫, 但个体发育对牙齿微痕特征的影响并不明显, 显著小于其他影响因素, 比如季节和性别^[47]。而在另一项针对同一种群现生狒的牙齿微痕分析研究中, 研究人员发现其牙齿微痕特征不仅与季节相关, 而且受到性别影响。这有可能与季节性的食物变化, 比如果实、种子和嫩叶的变化有关, 并由于发情期与孕产期的母狒与公狒对营养物质的需求不同, 导致其对食物有不同的选择^[48]。这类研究, 尤其是针对植食性化石动物的食性生态位的研究对食性判定的精度要求较高, 对研究对象的选取也有一定要求。比如, 在前述Samos、Pikermi及保加利亚南部等化石点, 有蹄类均以混食型为主, 其食性生态位就较难区分^[32,33]。

3 原理争议和实验检验

尽管牙齿微痕分析方法在讨论哺乳动物食性及古环境重建方面发挥了巨大的作用,但是针对这一方法理论基础的质疑一直存在。早在20世纪80年代,Covert和Kay就通过使用不同的食物喂食负鼠来检验牙齿微痕纹理与食物种类的相关性^[49]。在他们的实验中,取食植物或昆虫的负鼠在牙齿微痕纹理上并没有明显区别。虽然这一实验的可靠性遭到质疑,比如研究缺乏对照^[50],但是关于哺乳动物牙齿微痕磨损物来源的讨论一直持续至今。起初,Baker等人^[51]认为植硅体的莫氏硬度大于牙釉质,因此可以轻易磨损釉质。但近年来越来越多的研究表明,植硅体的硬度是显著小于牙釉质的(牙釉质维氏硬度257-397HV,植硅体维氏硬度51-221HV),因此植硅体对牙齿微痕的贡献可能并不像之前报道的那么多^[52]。一些学者认为,相比植硅体,环境中的更加坚硬的砂尘颗粒可能是形成磨痕的主要因素^[53],但更多的体外模拟实验表明,牙齿釉质与食物或者砂尘颗粒的摩擦过程非常复杂,不同的模拟实验结论并不相同,甚至截然相反^[54-56]。一些模拟实验支持与经验性研究的结论,比如碾压得到坑状痕,剪切得到条状痕,倾斜的挤压同时得到坑状痕与条状痕^[54];相反,另一些研究认为,虽然牙齿微痕纹理可能包含了部分食物信息,比如食物的形状(膜状食物更容易得到摩擦痕),但是与食物的硬度、强度无关^[56]。这些研究和实验结果充满矛盾,其主要原因是咀嚼和研磨食物的过程非常复杂,而体外模拟实验很难对其进行真实的模拟。但是随着研究的深入,我们能够一步步向真实的过程靠近,进而获得更加可靠的推论。

由于牙齿微痕分析原理的复杂性,另一些研究人员将目光转向体内实验,即通过给动物喂食不同种类的食物,再根据数天后牙齿釉质表面微痕的变化,推断食物对磨痕的影响^[57-59]。比如,Hoffman等人^[57]在绵羊的食物中掺入不同颗粒大小的石英砂,结果发现石英砂颗粒越大,牙齿釉质表面的坑状痕越多,推测大颗粒的石英砂在咀嚼时容易破碎并产生更多有棱角的小颗粒石英砂,使得牙齿微痕纹理更加复杂。Winkler等人^[58]通过使用新鲜与干制草料喂食豚鼠,发现草料中的水分含量也能显著影响牙齿的微痕特征,并且在草料水分含量有明显差别的时候,植硅体含量对牙齿微痕特征的影响反而变得不再显著。一场更为有趣的讨论关于牙齿微痕成因是否随动物种类而变化。起初,Mercer-

on等人^[59]通过给母羊喂食砂尘、植硅体含量均不同的草料,发现砂尘含量对牙齿微痕的影响不大,但是草料的强度(植硅体含量)却影响显著,从而推断食物中的砂尘含量对牙齿微痕纹理的影响很小。然而,Hatt等人^[60]证实反刍类与非反刍类对食物的处理步骤差别很大,砂石会在反刍动物的皱胃中富集,反刍咀嚼时食物相对干净,所以食物中砂尘含量对反刍动物的影响小于非反刍动物,因此在利用不同门类哺乳动物进行古环境重建时应当更为谨慎。这一实验结果也与Mihlbachler等人^[61]的牙齿微痕研究结果吻合,即反刍类的牙齿微痕分析相比奇蹄类或其他门类,更能反映食草与食叶的食性区别。这些体内和体外实验非常重要,只有牙齿与食物之间摩擦的原理清楚了,牙齿釉质表面磨痕所代表的信息才能获得真正意义上的解读。在此之前,不论哪种牙齿微痕分析方法,都是在磨痕与食性相关的假设下,通过相关性建立磨痕与食性之间的关联。坚硬、耐磨损的食物会加速齿冠的磨耗,但是磨痕特征的产生显然更加复杂,并不仅仅与食物的耐磨损程度有关。近年来关于牙齿微痕原理与检验的研究越来越多,体外与体内实验引入了很多不曾被考虑过的因素,为推动牙齿微痕分析方法的完善提供了重要的实验依据。

4 讨论与结论

牙齿微痕分析方法虽然已有大量应用,但其准确性和可靠性一直是研究人员最关心的问题。在目前广泛使用的4种牙齿微痕分析方法中,二维牙齿微痕分析方法由于存在观测者的测量误差,并且由于机器型号、电压、工作环境等差异,不论是扫描电子显微镜还是低倍光学显微镜,即使针对同一块釉质表面,也可能拍出不同的照片,因此这一方法的准确性一直存有争议^[17]。尤其是使用低倍镜的LDM方法由于需要在光学显微镜下直接计数,不同观测者之间的测量误差更是难以控制。DeSantis等人^[62]比较了二维和三维牙齿微痕分析方法,认为即使是训练有素的研究人员,使用二维牙齿微痕分析方法时在坑状痕和条状痕这些主要微痕参数的计量上也存在较大差别。Ungar^[17]更是将低倍光学显微镜这一方法的使用归因于扫描电子显微镜费用昂贵,且费时费力,但这一评价显然并不公允。且不说低分辨率2D牙齿微痕分析方法对此类研究的普及和推动作用,大量使用低倍光学显微镜的牙齿微痕研究和体内喂养实验表明这一方法确实是行之有效

的^[30~33]。一方面, 牙齿微痕分析的最优分辨率与微痕参数的尺寸有关, 有些特征在不同分辨率下相对稳定(比如条状痕的比例), 因此低倍光学显微镜下同样可以获得有效的食性参数^[63]。另一方面, 相比数据的精度, 参数的选取才是决定食性分析可靠性的关键。LDM分析方法通常选取大量现生哺乳动物作对比, 通过现生动物真实的取食数据衡量并改善微痕分析参数, 帮助提高研究的可靠性。相比之下, 低分辨率2D牙齿微痕分析方法最大的问题来自测量误差。即使有经验的研究人员, 不同研究人员之间的计数结果也差别较大, 因此不能直接将自己的结果加入到别人的数据库中进行比较, 而是需要建立自己的微痕数据库^[64]。目前, 很多研究人员倾向于先获取牙齿微痕的光学图像, 然后使用图形处理软件提高测量的可重复性, 条状痕的宽度、坑状痕的直径等参数也都得到更详细的界定^[30]。最近, 研究人员还针对牙齿微痕分析开发了相关的R语言安装包, 可以自动识别抓取微痕特征^[65]。随着新技术手段的提出, 二维牙齿微痕分析方法的测量误差得到更好的控制, 其准确性和可重复性得到了大幅提高。Solounias和Semprebon^[7]提出的低倍光学显微镜方法看似是对电子扫描显微镜方法的简化, 但实际上是对牙齿微痕特征的一种筛选, 通过低倍光学显微镜去除了一些细微的微痕特征, 保留了需要的部分。正如Solounias和Semprebon^[7]指出, “提出这一方法的目的是建立特定取食行为与特定微痕特征之间的联系, 而非关注食物如何摩擦牙齿表面, 如何产生痕迹”。

除了牙齿微痕分析方法的参数外, 牙齿釉质的取样部位同样是影响食性分析结果的重要因素, 主要需要考虑两个方面: 一是处在咀嚼周期不同阶段的牙釉质条带的微痕是否存在显著区别; 二是不同齿序牙齿的表面磨痕是否存在显著区别。咀嚼周期反映下颌的运动, 包括两个运动阶段, 在牙齿的不同部位产生摩擦, 据此可将釉质表面分为阶段I的接触面和阶段II的接触面^[66]。这两个接触面的微痕形态不同, 比如在灵长类中, 一些研究人员认为阶段II的接触面相比阶段I的接触面, 其微痕纹理更能反映食性变化^[67]。不同齿序的牙齿是否能够反映食物信息与动物的门类有关。比如同样是门齿, 有蹄类门齿的微痕特征个体差异大, 无法反映食物信息^[68], 但啮齿类门齿的微痕形态受到食性和生活习惯等因素影响, 可以提供重要的环境信息^[69]。为避免不同齿序对牙齿微痕分析结果的干扰、减小误差, 通常仅选取偶蹄类的M2/m2或者食肉类的裂齿作

为研究对象。但是在标本并不丰富的情况下, 只选取特定的牙齿会使得样本数量不足。最新的研究显示, 偶蹄类不同臼齿、食肉类的不同前臼齿的微痕特征并没有显著差别, 因此在材料不足时, 也可以使用功能相近的不同牙齿进行替代, 以增加取样的灵活度^[70,71]。此外, 埋藏环境和埋藏条件有时也会在影响牙齿表面的痕迹, 但这些痕迹通常易于区分^[72]。Böhm等人^[73]模拟了不同的埋藏环境(主要改变砂粒大小), 发现部分衡量牙齿微痕形态的参数, 在埋藏后发生了明显的偏移, 但是描述体积变化、平整度以及表面粗糙程度的参数变化很小。因此, 在埋藏时受到了少量搬运和磨损的零散牙齿标本同样可以用来进行牙齿微痕分析, 并不会显著影响对其食性的判断。

虽然目前主要的4种牙齿微痕分析方法都有较为固定的实验流程、行之有效的分析参数, 以及一定的应用基础, 但在针对不同门类哺乳动物的研究中, 牙齿微痕分析方法的选择通常具有一定的倾向性。图5列举了2002年以来不同哺乳动物门类中牙齿微痕分析方法的使用情况, 可以清楚地看出不同的牙齿微痕分析方法在不同哺乳动物门类中的应用比例差别显著。不同的牙齿微痕分析参数所提取的磨痕信息不同, 能够反映的食性特点也不相同。比如, 在灵长类中, 绝大多数牙齿微痕分析采用传统的SEM方法和三维SSFA方法, 但在有蹄类和长鼻类等植食性动物的牙齿微痕分析中, 低倍光学显微镜LDM方法则是研究人员的主要选择。这一区别与不同哺乳动物的咀嚼方式、食性特点以及牙齿釉质表面形态等有关。灵长类动物食物来源复杂多样, 牙齿釉质表面特征复杂, 使用LDM方法统计条状痕和坑状痕的数量较为困难, 而这些参数也不足以提取复杂的表面纹理特征的信息。相比之下, 植食性哺乳动物的食物来源相对简单、咀嚼方向变化较小, 更容易通过条状痕和坑状痕的数量区分食草和食叶等不同食性。在其他哺乳动物门类中, 不同牙齿微痕分析方法的使用频度各具特点, 比如在啮齿类中, 4种牙齿微痕分析方法的使用比较平均; 而在食肉类中, 主要使用LDM和SSFA两种方法。在研究不同的哺乳动物时, 即使选择相同的研究方法, 也可以根据哺乳动物的特点调整参数设置。比如, 在啮齿类等小哺乳动物中, 由于牙齿细小釉质带薄, 低倍光学显微镜的放大倍率有时调至70或100倍, 而研究面积缩减至 0.01 mm^2 , 以得到更好的微痕分析结果^[38,39]。最后, 不论是哪种牙齿微痕分析方法, 都是以统计学为基础, 判断哺乳动物的食性

是否存在差异, 主要依据就是这些微痕参数是否在统计学上存在差异. 因此, 牙齿微痕研究的取样数量通常较大, 并且不建议在标本数量较少的情况下进行相关研究, 以免产生错误推断.

在探讨哺乳动物与古环境之间的联系时, 越来越多的研究人员倾向于同时使用不同的食性分析方法, 共同重建古生物的食性和生存环境^[33,43,74,75]. 虽然牙齿微痕分析方法能够较好地反映动物短期内的食性情况, 但哺乳动物食性复杂, 综合使用不同食性分析参数能够提高分析结果的准确性^[76]. 由于不同的食性分析方法反映的食性时间尺度不同, 可以解决的问题也不相同. 比如, 胃容物研究观察到的是动物生前最后一天的取食情况, 牙齿微痕分析反映的是动物数天至数周的取食情况, 牙齿中痕分析方法反映动物数月至经年的平均取食情况, 牙齿同位素反映的是齿冠形成时期动物的平均取食情况(图6). 因此, 同时使用多个参数、从多个时间尺度上进行讨论, 可以得到更加准确的结

论, 处理更加复杂的情况^[9]. 比如, 已灭绝的欧洲洞熊的食性一直广受争议, 形态学证据推测其适合处理耐磨损的食物, 而牙齿微痕分析推断其可能为杂食性, 最新的研究结合牙齿微痕分析与同位素分析两种方法, 认为洞熊在大部分生活时期都是植食性的, 但是食谱较广, 在某些时期也可以转变为杂食^[74,77]. Semprebon 等人^[75]综合运用多种食性分析方法, 研究了外源性磨损物对北美有蹄类牙齿特征变化的影响, 证实了不论马科还是偶蹄类动物, 高冠齿的出现都显著晚于开阔草原的扩张, 同时牙齿釉质上的坑状痕和粗条痕增多, 与食物中砂粒的含量增加相吻合, 但明显早于这些动物大量取食草类食物. 挑选合适的多个食性分析方法并综合应用, 能够在不同尺度探讨哺乳动物的取食方式和取食策略, 更加全面准确地重建动物与环境之间的适应与联系, 是目前在古环境研究中应用最广的研究手段, 也是今后开展古环境、古气候研究时最有力的研究工具.

图 5 2002~2020年7月不同哺乳动物门类中牙齿微痕分析方法的使用情况

Figure 5 Percentage of dental microwear analysis publications with different methods in different taxonomic orders from 2002 to July 2020

图 6 不同食性分析及对应的大致时间尺度

Figure 6 Different dietary proxies and their temporal scales

综上所述,作为一种新兴的探讨哺乳动物食性及其生活古环境的方法,哺乳动物牙齿微痕分析方法在过去20年内受到了大量的关注,进行了非常多的应用,获得了很好的结果。牙齿微痕分析方法的逻辑很简单,即不同的食物产生不同的磨痕,然而其摩擦学理论基础尚不清晰,使得牙齿微痕特征解释起来存在困难^[8]。所有使用牙齿微痕分析方法的研究都是经验性的,是通过统计学方法进行分析 and 计算的。哺乳动物取食食物、研磨食物是一个非常复杂的活动,受到食物硬

度、咀嚼方式、外界环境等众多因素的影响;而在取食的过程中,食物会被破碎、碾压,形状与特性都有可能发生改变^[78]。Kaiser和Brinkmann^[8]曾转述Teaford^[79]的论述:“牙齿微痕分析研究才刚刚开始,它给我们带来的疑问多于已经解决的问题”,这句话同样适用于30多年后的今天。然而,随着研究的深入,越来越多的科研人员参与了这一研究方法的讨论与改进,为这一研究方法带来了新的思路,也让我们离真正了解牙齿微痕所反映的食性和环境信息更近一步。

参考文献

- DeSantis L R G. Dental microwear textures: Reconstructing diets of fossil mammals. *Surf Topogr-Metrol Prop*, 2016, 4: 023002
- Ackermans N L. The history of mesowear: A review. *PeerJ*, 2020, 8: e8519
- Calandra I, Merceron G. Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. *Mammal Rev*, 2016, 46: 215–228
- Kaiser T M, Müller D W H, Fortelius M, et al. Hypsodonty and tooth facet development in relation to diet and habitat in herbivorous ungulates: Implications for understanding tooth wear. *Mammal Rev*, 2013, 43: 34–46
- Solounias N, Tariq M, Hou S, et al. A new method of tooth mesowear and a test of it on domestic goats. *Ann Zool Fenn*, 2014, 51: 111–118
- Fortelius M, Solounias N. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: A new method for reconstructing paleodiets. *Am Mus Novit*, 2000, 3301: 1–36
- Solounias N, Semperebon G. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *Am Mus Novit*, 2002, 3366: 1–49
- Kaiser T M, Brinkmann G. Measuring dental wear equilibria—The use of industrial surface texture parameters to infer the diets of fossil mammals. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2006, 239: 221–240
- Davis M, Pineda Munoz S. The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecol Evol*, 2016, 6: 1883–1897
- Gong Y X. An introduction of application of dental wear analyses in paleodietary reconstruction of herbivorous mammals (in Chinese). *Acta Palaeontol Sin*, 2017, 56: 117–128 [龚宴欣. 植食性哺乳动物牙齿磨痕分析方法简介及其在古食性恢复中的应用前景. *古生物学报*, 2017, 56: 117–128]
- Williams V S, Barrett P M, Purnell M A. Quantitative analysis of dental microwear in hadrosaurid dinosaurs, and the implications for hypotheses of jaw mechanics and feeding. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 11194–11199
- Purnell M, Seehausen O, Galis F. Quantitative three-dimensional microtextural analyses of tooth wear as a tool for dietary discrimination in fishes. *J R Soc Interface*, 2012, 9: 2225–2233
- Dong M X, Zhang Y H, Zhang J G, et al. Cold and/or wet early Holocene in Shijiazhuang District: Evidences from tooth microwear and stable isotope analyses (in Chinese). *Quat Sci*, 2014, 34: 8–15 [董明星, 张艳红, 张建国, 等. 石家庄地区早全新世冷湿气候的牙齿微磨痕和同位素证据. *第四纪研究*, 2014, 34: 8–15]
- Gong Y X, Wang Y Q, Mao F Y, et al. Dietary reconstruction and palaeoecology of Eocene Lophiaetidae (Mammalia: Tapiroidea) from the Erlan Basin of China: Evidence from dental microwear. *Hist Biol*, 2020, doi: 10.1080/08912963.2020.1722660
- Mao F, Meng J. Tooth microwear and occlusal modes of euharamiyidans from the Jurassic Yanliao Biota reveal mosaic tooth evolution in Mesozoic allotherian mammals. *Palaeontology*, 2019, 62: 639–660
- Walker A, Hoeck H N, Perez L. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science*, 1978, 201: 908–910
- Ungar P S. Mammalian dental function and wear: A review. *Biosurf Biotribol*, 2015, 1: 25–41
- Solounias N, Moelleken S M C. Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia), one of the oldest known bovids. *J Vertebr Paleontol*, 1992, 12: 113–121
- Ungar P S, Simon J C, Cooper J W. A semiautomated image analysis procedure for the quantification of dental microwear. *Scanning*, 1991, 13: 31–36
- Ungar P S. Reconstructing diets of fossil primates. In: Plavcan J M, Kay R F, Jungers W L, et al., eds. *Reconstructing Behavior in the Primate Fossil Record*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. 261–296
- Galbany J, Martínez L M, López-Amor H M, et al. Error rates in buccal-dental microwear quantification using scanning electron microscopy. *Scanning*, 2005, 27: 23–29

- 22 DeMiguel D, Alba D M, Moyà-Solà S. Dietary specialization during the evolution of Western Eurasian hominoids and the extinction of European great apes. *PLoS One*, 2014, 9: e97442
- 23 Hernando R, Willman J C, Vergès J M, et al. Inferring childhood dietary maturation using buccal and occlusal deciduous molar microwear: A case study from the recent prehistory of the Iberian Peninsula. *Archaeol Anthropol Sci*, 2020, 12: 30
- 24 Grine F E, Kay R F. Early hominid diets from quantitative image analysis of dental microwear. *Nature*, 1988, 333: 765–768
- 25 Ungar P S, Brown C A, Bergstrom T S, et al. Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses. *Scanning*, 2003, 25: 185–193
- 26 Scott R S, Ungar P S, Bergstrom T S, et al. Dental microwear texture analysis: Technical considerations. *J Human Evol*, 2006, 51: 339–349
- 27 Schulz E, Calandra I, Kaiser T M. Applying tribology to teeth of hoofed mammals. *Scanning*, 2010, 32: 162–182
- 28 Schulz E, Calandra I, Kaiser T M. Feeding ecology and chewing mechanics in hoofed mammals: 3D tribology of enamel wear. *Wear*, 2013, 300: 169–179
- 29 Semperebon G M, Sise P J, Coombs M C. Potential bark and fruit browsing as revealed by stereomicroscopy analysis of the peculiar clawed herbivores known as chalicotheres (Perissodactyla, Chalicotherioidea). *J Mammal Evol*, 2011, 18: 33–55
- 30 Merceron G. A new method of dental microwear analysis: Application to extant primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). *Palaio*, 2005, 20: 551–561
- 31 Merceron G, Blondel C, Brunet M, et al. The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2004, 207: 143–163
- 32 Merceron G, Zazzo A, Spassov N, et al. Bovid paleoecology and paleoenvironments from the Late Miocene of Bulgaria: Evidence from dental microwear and stable isotopes. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2006, 241: 637–654
- 33 Solounias N, Rivals F, Semperebon G M. Dietary interpretation and paleoecology of herbivores from Pikermi and Samos (late Miocene of Greece). *Paleobiology*, 2010, 36: 113–136
- 34 Scott R S, Ungar P S, Bergstrom T S, et al. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature*, 2005, 436: 693–695
- 35 Purnell M A, Darras L P G. 3D tooth microwear texture analysis in fishes as a test of dietary hypotheses of durophagy. *Surf Topogr-Metrol Prop*, 2016, 4: 014006
- 36 Ackermans N L, Winkler D E, Martin L F, et al. Dust and grit matter: Abrasives of different size lead to opposing dental microwear textures in experimentally fed sheep (*Ovis aries*). *J Exp Biol*, 2020, 223: jeb220442
- 37 Anyonge W. Microwear on canines and killing behavior in large carnivores: Saber function in *Smilodon fatalis*. *J Mammal*, 1996, 77: 1059–1067
- 38 Townsend K E B, Croft D A. Enamel microwear in caviomorph rodents. *J Mammal*, 2008, 89: 730–743
- 39 Gomes Rodrigues H, Merceron G, Viriot L. Dental microwear patterns of extant and extinct Muridae (Rodentia, Mammalia): Ecological implications. *Naturwissenschaften*, 2009, 96: 537–542
- 40 Fahlke J M, Bastl K A, Semperebon G M, et al. Paleoecology of archaeocete whales throughout the Eocene: Dietary adaptations revealed by microwear analysis. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2013, 386: 690–701
- 41 Pappa S, Schreve D C, Rivals F. The bear necessities: A new dental microwear database for the interpretation of palaeodiet in fossil Ursidae. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2019, 514: 168–188
- 42 Rivals F, Semperebon G M, Lister A M, et al. Feeding traits and dietary variation in Pleistocene proboscideans: A tooth microwear review. *Quat Sci Rev*, 2019, 219: 145–153
- 43 Rivals F, Uno K T, Bibi F, et al. Dietary traits of the ungulates from the HWK EE site at Olduvai Gorge (Tanzania): Diachronic changes and seasonality. *J Hum Evol*, 2017, 120: 203–214
- 44 Joomun S C, Hooker J J, Collinson M E. Changes in dental wear of *Plagiolophus minor* (Mammalia: Perissodactyla) across the Eocene-Oligocene transition. *J Vertebr Paleontol*, 2010, 30: 563–576
- 45 Winkler D E, Schulz E, Calandra I, et al. Indications for a dietary change in the extinct bovid genus *Myotragus* (Plio-Holocene, Mallorca, Spain). *Geobios*, 2013, 46: 143–150
- 46 Martin F, Plastiras C, Merceron G, et al. Dietary niches of terrestrial cercopithecines from the Plio-Pleistocene Shungura Formation, Ethiopia: Evidence from dental microwear texture analysis. *Sci Rep*, 2018, 8: 1–13
- 47 Stuhlträger J, Schulz-Kornas E, Wittig R M, et al. Ontogenetic dietary shifts and microscopic tooth wear in western chimpanzees. *Front Ecol Evol*, 2019, 7: 298
- 48 Merceron G, Escarguel G, Angibault J M, et al. Can dental microwear textures record inter-individual dietary variations? *PLoS One*, 2010, 5: e9542
- 49 Covert H H, Kay R F. Dental microwear and diet: Implications for determining the feeding behaviors of extinct primates, with a comment on the dietary pattern of *Sivapithecus*. *Am J Phys Anthropol*, 1981, 55: 331–336
- 50 Gordon K D, Walker A C. Playing 'possum: A microwear experiment. *Am J Phys Anthropol*, 1983, 60: 109–112

- 51 Baker G, Jones L H P, Wardrop I D. Cause of wear in sheeps' teeth. [Nature](#), 1959, 184: 1583–1584
- 52 Sanson G D, Kerr S A, Gross K A. Do silica phytoliths really wear mammalian teeth? [J Archaeol Sci](#), 2007, 34: 526–531
- 53 Lucas P W, Casteren A, Al-Fadhalah K, et al. The role of dust, grit and phytoliths in tooth wear. [Ann Zool Fenn](#), 2014, 51: 143–152
- 54 Hua L C, Brandt E T, Meulenet J F, et al. Technical note: An *in vitro* study of dental microwear formation using the *BITE Master II* chewing machine. [Am J Phys Anthropol](#), 2015, 158: 769–775
- 55 Xia J, Tian Z R, Hua L C, et al. Enamel crystallite strength and wear: Nanoscale responses of teeth to chewing loads. [J R Soc Interface](#), 2017, 14: 20170456
- 56 van Casteren A, Lucas P W, Strait D S, et al. Evidence that metallic proxies are unsuitable for assessing the mechanics of microwear formation and a new theory of the meaning of microwear. [R Soc Open Sci](#), 2018, 5: 171699
- 57 Hoffman J M, Fraser D, Clementz M T. Controlled feeding trials with ungulates: A new application of *in vivo* dental molding to assess the abrasive factors of microwear. [J Exp Biol](#), 2015, 218: 1538–1547
- 58 Winkler D E, Schulz-Kornas E, Kaiser T M, et al. Forage silica and water content control dental surface texture in guinea pigs and provide implications for dietary reconstruction. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2019, 116: 1325–1330
- 59 Merceron G, Ramdarshan A, Blondel C, et al. Untangling the environmental from the dietary: Dust does not matter. [Proc R Soc B](#), 2016, 283: 20161032
- 60 Hatt J M, Codron D, Müller D W H, et al. The rumen washes off abrasives before heavy-duty chewing in ruminants. [Mamm Biol](#), 2019, 97: 104–111
- 61 Mihlbachler M C, Campbell D, Ayoub M, et al. Comparative dental microwear of ruminant and perissodactyl molars: Implications for paleodietary analysis of rare and extinct ungulate clades. [Paleobiology](#), 2016, 42: 98–116
- 62 DeSantis L R G, Scott J R, Schubert B W, et al. Direct comparisons of 2D and 3D dental microwear proxies in extant herbivorous and carnivorous mammals. [PLoS One](#), 2013, 8: e71428
- 63 Mihlbachler M C, Beatty B L. Magnification and resolution in dental microwear analysis using light microscopy. [Palaeontol Electron](#), 2012, 15: 1–15
- 64 Mihlbachler M C, Beatty B L, Caldera-Siu A D, et al. Error rates and observer bias in dental microwear analysis using light microscopy. [Palaeontol Electron](#), 2012, 15: 1–22
- 65 Strani F, Profico A, Manzi G, et al. MicroWeaR: A new R package for dental microwear analysis. [Ecol Evol](#), 2018, 8: 7022–7030
- 66 von Koenigswald W, Anders U, Engels S, et al. Jaw movement in fossil mammals: Analysis, description and visualization. [Palaeontol Z](#), 2013, 87: 141–159
- 67 Krueger K L, Scott J R, Kay R F, et al. Technical note: Dental microwear textures of “Phase I” and “Phase II” facets. [Am J Phys Anthropol](#), 2008, 137: 485–490
- 68 Rivals F, Semperebon G M. What can incisor microwear reveal about the diet of ungulates? [Mammalia](#), 2010, 74: 401–406
- 69 Caporale S S, Ungar P S. Rodent incisor microwear as a proxy for ecological reconstruction. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 2016, 446: 225–233
- 70 Ramdarshan A, Blondel C, Gautier D, et al. Overcoming sampling issues in dental tribology: Insights from an experimentation on sheep. [Palaeontol Electron](#), 2017, 20: 1–19
- 71 Xafis A, Nagel D, Bastl K. Which tooth to sample? A methodological study of the utility of premolar/non-carnassial teeth in the microwear analysis of mammals. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 2017, 487: 229–240
- 72 King T, Andrews P, Boz B. Effect of taphonomic processes on dental microwear. [Am J Phys Anthropol](#), 1999, 108: 359–373
- 73 Böhm K, Winkler D E, Kaiser T M, et al. Post-mortem alteration of diet-related enamel surface textures through artificial biostratigraphy: A tumbling experiment using mammal teeth. [Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol](#), 2019, 518: 215–231
- 74 Ramírez-pedraza I, Tornero C, Pappa S, et al. Microwear and isotopic analyses on cave bear remains from Toll Cave reveal both short-term and long-term dietary habits. [Sci Rep](#), 2019, 9: 5716
- 75 Semperebon G M, Rivals F, Janis C M. The role of grass vs. exogenous abrasives in the paleodietary patterns of North American Ungulates. [Front Ecol Evol](#), 2019, 7: 65
- 76 Fraser D, Theodor J M. Comparing ungulate dietary proxies using discriminant function analysis. [J Morphol](#), 2011, 272: 1513–1526
- 77 Jones D B, DeSantis L. Dietary ecology of the extinct cave bear (*Ursus spelaeus*): Evidence of omnivory as inferred from dental microwear textures. [Acta Palaeontol Pol](#), 2016, 61: 735–741
- 78 Teaford M F, Ungar P S, Taylor A B, et al. The dental microwear of hard-object feeding in laboratory *Sapajus apella* and its implications for dental microwear formation. [Am J Phys Anthropol](#), 2020, 171: 439–455
- 79 Teaford M F. A review of dental microwear and diet in modern mammals. [Scanning Microsc](#), 1988, 2: 1149–1166

Summary for “哺乳动物牙齿微痕分析方法的发展与应用”

Dental microwear analysis in mammals: Teeth, diet and ecology

Qinqin Shi^{1,2,3}¹ Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;² Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;³ State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, ChinaE-mail: shiqinqin@ivpp.ac.cn

Animal dental microwear texture analysis addresses relationships between dental texture and diet. The process is helpful in identifying diet preferences in mammals and may be useful for studies of paleoenvironment and climate change. Dental microwear texture on tooth enamel surfaces results from food consumption on short timescales and thus contains information about food and environment over a timeframe of days to weeks. Approximately 500 papers on dental microwear texture analysis have been published since 1978, and the number of publications has increased dramatically since 2002 when new methods and proxies were proposed to summarize microwear texture. Applications of dental microwear texture analysis are mainly for primates and humans in their first 20 years, but the methods are widely used for other mammals, such as ungulates, proboscides, carnivores, and rodents. To date, four different sets of proxies have been used to explain dental microwear texture. Two are 2D dental microwear analyses based on scanning electron microscope (SEM) or low magnification light microscope photomicrographs (LDM) to assess numbers and proportions of pits and scratches. The other two are 3D analyses based on light confocal microscopy and use of scale-sensitive fractal analysis (SSFA) or standard ISO surface texture parameters (STA). 3D methods are collectively called dental microwear texture analysis (DMTA). All four methods are effective in separating dietary categories in mammals although different methods are typically used for different mammalian groups. For example, in primates and humans, most research uses SEM and SSFA analyses, whereas in proboscides, over three-quarters of research uses LDM as the primary analysis method. Dental microwear texture analyses are widely used for identifying dietary categories in extant and fossil mammals, including ungulates, carnivores, rodents, primates, and even aquatic species. Both exogenous and endogenous factors contribute to dental abrasion, including phytolith, dust, enamel pieces, and water content. Tribological theory impacts of abrasive particles are debatable, but dental microwear analyses are empirically useful and are applied commonly in paleoecology. Diet identification is the most important and direct application of the method. Dietary categories are grazers, browsers, and mixed feeders for primates, ungulates, and proboscides. Categories for carnivores are omnivorous, carnivorous, and herbivorous. Combined diets of mammal fauna provide clues to ancient environmental conditions and are important in paleoecology reconstruction. Seasonal climate changes and climate events in the same or nearby areas might also be reflected in dental microwear analyses of mammal fauna. Dental microwear analyses could be used for identification of inter- and intra-specific dietary niches, distinguishing more subtle dietary differences among species, populations, age groups, and sexes. The accuracy of the 2D dental microwear analyses is sometimes questioned owing to measurement errors among different researchers and machines, especially in low magnification light microscope analysis. However, sampling procedures and the use of graphics software reduce errors and increase reliability. Dental microwear texture could differ in different teeth and enamel facets, but slight postmortem abrasive alteration does not change microwear texture features significantly. Multiproxies, such as dental microwear, dental mesowear, isotopes, and hypsodonty are used to evaluate more complicated cases and assess diet over different timescales.

mammals, dental microwear, diet, paleoecologydoi: [10.1360/TB-2020-0984](https://doi.org/10.1360/TB-2020-0984)