中国科学: 地球科学 2010 年 第 40 卷 第 6 期: 724 ~ 736
www.scichina.com earth.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

论 文

湖北建始更新世早期人类牙齿几何形态测量分析

刘武[①*], Ronald CLARKE[②], 邢松[①③]

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 University of Witwatersrand, Johannesburg, South Africa;
③ 中国科学院研究生院, 北京 100049
* E-mail: liuwu@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2009-05-15; 接受日期: 2010-01-27
中国科学院知识创新工程重要方向项目(编号: KZCX2-YW-106)、国家自然科学基金(批准号: 40772016, 40972017)和科技部国际合作重点项目(编号: 2007DFB20330, 2009DFB20580)资助

摘要 一般认为东亚大陆更新世早期人类化石代表最早一批由非洲扩散来的人类. 古人类学界对这些人类化石的形态特征及分类地位一直存在争议. 采用几何形态测量方法对在湖北建始发现的 3 枚更新世早期人类牙齿, 以及 257 枚非洲、欧洲和亚洲不同时代古人类和现代人类牙齿齿冠形状进行了对比分析. 结果显示这三类牙齿的齿冠轮廓、对称性以及齿尖排列在化石人类与现代人类之间具有明显的差别. 包括南方古猿、非洲早期人属和亚洲更新世古人类在内的多数化石人类 P^3 齿冠轮廓明显不对称, 咬合面轮廓呈弯曲的长椭圆形; M^1 咬合面轮廓对称, 接近长方形, 无明显齿尖突出; M_1 齿冠呈后尖和次尖略突起, 原尖和内尖不显的非对称形状. 与此相对, 现代中国人和部分欧洲更新世晚期人类 P^3 齿冠呈颊侧宽, 舌侧窄的对称轮廓; M^1 齿冠形状明显不对称, 舌侧齿尖向远中方向偏移, 尤其以次尖突出显著; M_1 齿冠轮廓略呈对称的圆形. 南方古猿齿冠形状变异范围较大, 而亚洲古人类在牙齿形态区域分布比较集中. 建始人 3 枚牙齿齿冠轮廓、对称性以及齿尖排列与亚洲更新世早期和中期古人类的同类牙齿形状接近.未发现建始人牙齿齿冠形状明显不同于其它中国直立人, 而与南方古猿及非洲早期人属成员特别相似的证据.

关键词
人类演化
牙齿
形状
几何形态测量
建始

人类牙齿大小、形态、内部结构等特征具有明显的演化变化和种群间的差异, 在很多情况下还保留有环境、食性及生存活动方面的信息, 因而牙齿是研究人类起源与演化的重要信息来源[1~3]. 多年来, 相关学者主要通过一些观察性特征、线性测量、角度测量及指数对比来研究人类牙齿特征. 由于人类牙齿形状不规则, 尤其臼齿和前臼齿咬合面形态结构复杂, 传统方法难以获取牙齿表面的一些形态结构信息, 并对这些信息进行细致的量化对比分析. 近 10 余年来, 几何形态测量作为一种新的生物形态分析方法发展迅速[4,5]. 在数字摄影和图像分析技术的配合下, 这种方法可以提取人类牙齿形状、轮廓对称性、不同部位的排列和相对大小比例关系等方面的信息, 使得量化分析复杂的牙齿形态特征成为可能, 在古人类研究中逐渐开始发挥日益重要的作用[6~8].

多年来, 国际古人类学界对东亚直立人的起源

引用格式: Liu W, Clarke R, Xing S. Geometric morphometric analysis of the early Pleistocene hominin teeth from Jianshi, Hubei Province, China. Sci China Earth Sci, 2010, doi: 10.1007/s11430-010-4013-0

与演化分类一直存在争论[9,10]. 近 30 年来, 在中国陆续发现了一些更新世早期人类化石和生存活动地点. 有学者提出更新世早期在中国可能存在不同于直立人的早期人类分类单元的可能性[11~13]. 其中最为重要的是在重庆巫山龙骨坡发现的下颌骨和在湖北建始龙骨洞发现的牙齿化石. 有关学者提出他们与周口店等中国直立人在牙齿特征表现上有很多差异, 而与非洲能人、南方古猿及印度尼西亚的魁人接近, 可能代表着与直立人不同的早期人类成员[11~13]. 这些研究引发了古人类学界对中国更新世早期人类牙齿化石特征的鉴定及分类地位的争议[14,15]. 对在建始发现的 3 枚人类牙齿的研究显示: 建始人下颌臼齿形态特征与发现于的印尼 S-6 下颌骨的和南方古猿粗壮种的相应牙齿接近, 上颌前臼齿和上颌臼齿特征与印尼 S-4 上颌的相应牙齿相似, 提出将这 3 枚牙齿归入魁人属(*Meganthropopus*)[13]. 根据生物地层和古地磁年代测定[13], 建始人的生存年代在 1.95~2.15 Ma, 因而将建始人化石归入魁人引发了在中国更新世早期是否存在不同于直立人的另一种人类的可能性. 虽然对建始牙齿进行了描述和对比, 但采用的是传统的形态观察和测量, 提取的特征信息有限, 对比标本也不多. 因此, 对建始人类牙齿特征的进一步对比分析将揭示出更多形态信息, 进而以更翔实可靠的证据来论证中国更新世早期人类形态变异及演化分类.

本文采用几何形态测量和数字图像技术对建始人类牙齿与世界范围内不同时代和分类单元的古人类牙齿做进一步的对比分析. 尤其侧重对比与非洲南方古猿、早期人属成员, 以及亚洲和欧洲更新世中、晚期人类在牙齿特征上的差别. 在此基础上探讨与中国更新世早期人类演化相关的问题.

1 几何形态测量及其在古人类学研究上的应用

长期以来, 对人类牙齿化石的研究主要是通过形态描述和线性测量来采集信息. 这种传统牙齿特征研究方法的缺点是采集的信息有限, 分散, 并且存在一定的主观性. 为克服这些不足, 许多学者开始关注牙齿的形状信息. 形状(shape)是指一个物体在固定位置、方向、确定坐标和尺寸比例, 排除尺寸差异条件下的几何特性[4,5]. 由此产生的形态测量(morphometric)是研究生物标本形状及其变异、形状的种群差异的多元统计分析方法[4,5]. 这种方法主要是通过分析在标本上采集的一组线性距离、角度或相对面积来分析对比样本之间的形态差异. 虽然与简单的形态描述和线性测量相比, 这种方法能获取一些标本形状信息, 在此基础上可以进行两维和三维形状的分析[16~20], 但获取的样本形态变异仍有限, 尤其无法获取标本轮廓、对称性等空间排列信息.

近年来, 随着多元统计理论、计算以及数字图像技术的进展, 形态测量研究方法的重点转向了对生物标本标志点(landmarks)信息的细致分析[21]. 这种方法通过对生物样本标志点数据的分析, 可以最大限度地提取样本表面的几何形状信息, 发展形成了一种新的生物形状研究方法—几何形态测量(geometric morphometric)[4,5,22,23]. 几何形态测量的最大优点是克服了早期形态测量分析仅依靠一组线性距离、指数、角度或相对面积数据通常无法捕捉生物标本解剖标志点完整空间排列信息的局限, 通过对不同标志点的信息的整合, 将完整的生物标本的整体轮廓、对称性及不同部位的排列关系等几何形状信息以图形的方式展示[22~24]. 在人类牙齿研究方面, 有关学者采用这种方法对欧洲更新世中期人类上颌第一臼齿、下颌第三和第四前臼齿齿冠形状进行了研究[6~8].

2 材料与方法

2.1 研究材料

用于本文研究的牙齿标本是 2000 年在湖北建始龙骨洞发现的 3 枚人类牙齿化石: 下颌第一臼齿(PA1277)、上颌第三前臼齿(PA1278)、上颌第一臼齿(PA1279)(图 1). 选取的对比标本包括南非及东非的南方古猿、非洲早期人属(包括能人和匠人)、欧洲更新世中、晚期人类(包括尼安德特人)、亚洲直立人、亚洲早期智人、亚洲晚期智人以及现代中国人. 其中发现于印度尼西亚 Sangiran 地点的 S-1, S-4, S-6 以及和 Wajak 地点的 W-H-2 和 W-H-23 五件标本共 7 枚牙齿分别归入亚洲直立人和亚洲晚期智人. 现代中国人标本为在河南及湖北考古遗址出土的新石器时代到明清时期人类牙齿. 这些标本分别收藏在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所及南非威特沃特斯兰德大学(University of Witwatersrand), 包括牙齿化石和模型. 表 1 罗列了这些研究材料的详细信息.

表 1　用于本文研究的标本

	上颌第三前臼齿(P^3)	上颌第一臼齿(M^1)	下颌第一臼齿(M_1)
建始 *N*=3	PA 1278 *N*=1	PA 1279 *N*=1	PA 1277 *N*=1
南方古猿 *N*=38	STW1, STW183, STW498 SK-55, SK-65, KNM-CH1 MG_2613 *N*=7	Taung, STW1, STW183, STS8, SK-55, LH-3, LH-6, LH-21, AL-33, AL-200, KNM-CH1, OH-5 *N*=12	Taung, STW11, STS-24, STS52B, STS MEMBER 4, SK6, SK1588, LH-2, LH -3t, MLD-2, AL-333w, AL-333w-12, AL-333w-60, AL-128, AL-145, AL-200, AL-266, AL-288, AL-400, *N*=19
非洲早期人属 *N*=7		OH-13 *N*=1	SK-15, KNM-ER-992A, KNM-ER-1502, KNM-ER-1506, KNM-ER-1507, KNM-ER-1802 *N* =6
欧洲更新世人类 *N*=27	Arago 7, Arago 21 Krapina 48, Krapina 49 Le Moustier 1, Heidelberg Neanderthal(AN514) Neanderthal(AN-1657) *N*=8	Arago 21, Le Moustier 1 Krapina 48, Steinhem Mladec 1, Heidelberg Neanderthal (AN-1657) *N*=7	Maucer 1, Arago-13, Regourdou 1, Vindijia206, Hortus 4, Gibraltar, Ehr.1010-69, Krapina Md. H, Krapina Md. E(Krapina 57), Krapina Md. G, Krapina Md. D, Istritz *N*=12
亚洲直立人 *N*=19	印度尼西亚(S-4), 周口店(PA 67, ZKD 19), 浙川(PA 524) *N*=4	印度尼西亚(S-4), 周口店(ZKD105, ZKD33, ZKD 140'), 浙川(PA 529), 梅铺(PA637) *N*=6	印度尼西亚(S-1, S-6), 周口店(PA 69, AN105, AN 112, ZKD36, ZKD137', ZKD34), 浙川(PA 532) *N*=9
亚洲早期智人 *N*=4	巢县, 长阳(PA 76) *N*=2	巢县, 长阳(PA 76) *N*=2	
亚洲晚期智人 *N*=14	西亚(Qafzeh), 印度尼西亚(W-H-2), 山顶洞(UC110), 柳江 *N*=4	西亚(Qafzeh), 印度尼西亚(W-H-2), 山顶洞(UC110, UC102), 柳江 *N*=5	西亚(Qafzeh), 印度尼西亚(W-H-23), 山顶洞(UC101, UC104, UC108) *N*=5
现代中国人 *N*=148	*N*=54	*N*=47	*N*=47

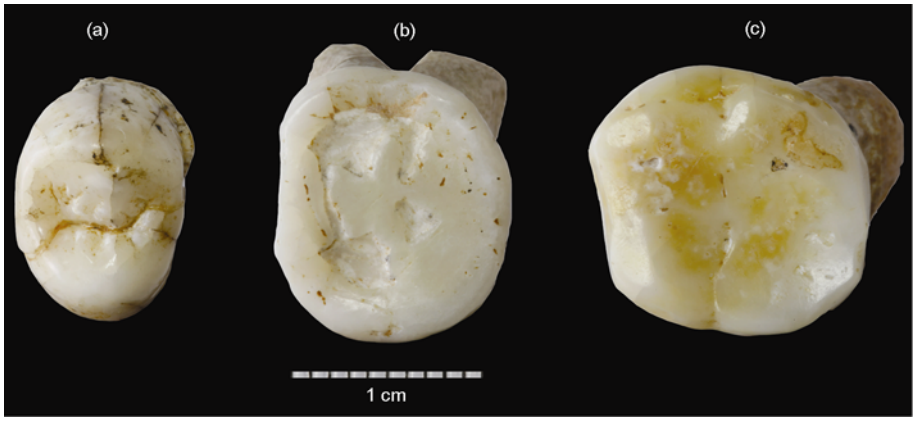

图 1　建始人牙齿

(a) 上颌第三前臼齿(PA1278); (b) 上颌第一臼齿(PA1279); (c) 下颌第一臼齿(PA1277)

2.2　牙齿咬合面数字照片拍摄及标志点确定

(1) 标本拍摄. 将牙齿标本按照解剖位置固定放置在翻拍架上, 使用 Cannon EOS 5D 数字相机, 将微距镜头与齿冠咬合面及釉质-骨质交界面置于同一水平面. 为取得最大的景深, 使用手动光圈 f/32 进行拍摄. 所有对比标本均为与建始对应牙齿的相同侧别, 为扩大标本数量, 使用 ACDsee 软件对部分另一侧别的牙齿进行了镜像转换. 拍摄时, 将比例尺与齿冠咬合面置于同一水平面.

(2) 标志点(landmarks). 生物标本具有的生物和

几何信息同源点(biologically and geometrically homologous points)[21~23]. 标志点一般是生物标本表面的明显解剖标志, 如骨骼或牙齿隆起、缝隙、结构交点等[21~23]. 由于标志点是具有生物特性的解剖位置, 因此记载有不同方向的几何形态坐标和生物结构信息. 标志点在种群内部或之间的相同组织器官或结构可以一致定义并互相对比. 几何形态测量通过对标志点排列数据信息的分析可以获取生物结构的形状变异[23,24].

(3) 半标志点(semilandmarks). 如前述, 标志点的确定需要明确的解剖特征, 然而许多生物结构缺乏可以明确定位的标志点, 如形状不规则的曲线和轮廓, 牙齿轮廓也属于这种情况. 为解决这一问题, Bookstein[24]提出了半标志点的概念. 半标志点是分布在样本轮廓线上均匀分布的多个位点. 在确定半标志点的数据处理过程中, 采用了一种‘‘滑行技术(sliding techniques)’’[21], 使一个半标志点在其邻近的半标志点之间定义的切线上滑动, 以减少单个形状与参考形状(reference form)之间相互变化所需要的弯曲能量, 或者对应标志点之间的 P 距离(Procrustes distance). 经过滑行技术处理的半标志点也被称为“滑行半标志点(sliding semilandmarks)”, 在统计学上已经具有真正标志点的功能, 能够比较准确地反映标本的轮廓形状[22,23]. 本文参照有关研究[6~8], 在所有 3 枚牙齿齿冠咬合面确定 30 个半标志点.

(4) 标志点和半标志点的定位. 本文在所研究的三类牙齿齿冠咬合面各确定 4 个标志点. 对上颌第三前臼齿, 在颊侧和舌侧齿尖以及分隔两个齿尖的咬合面中央沟(central groove) 两侧各确定两个标志点. 标志点-1: 颊侧齿尖顶端; 标志点-2: 近中颊侧沟(mesiobuccal groove)与中央沟的交点; 标志点-3: 舌侧齿尖顶端; 标志点-4: 远中颊侧沟(distobuccal groove)与中央沟的交点. 对于齿尖有轻度磨耗的牙齿, 以磨耗面中央作为标志点(图 2). 对上颌第一臼齿和下颌第一臼齿, 将各个牙齿标本摆放在解剖位置, 分别取齿冠最近中点、齿冠最远中点、颊侧沟与齿冠轮廓线交点、舌侧沟与齿冠轮廓线交点为四个标志点(图 3).

MakeFan6 软件[25]根据 3 枚牙齿咬合面 4 个标志点确定重心点(gravity center), 并以这个重心点作为中心点(centroid point) 等角度向咬合面轮廓边缘放射出 30 条线, 每一个放射线与咬合面轮廓缘的交点就构成了一个半标志点(图 2 和 3).

2.3 几何形态测量分析

在对所有牙齿标本咬合面进行数字摄影, 标志点和半标志点定位后, 使用 TPS 系列软件[26~28]对标志点和半标志点坐标进行分析, 以获得坐标点之间相对位置所反映的物体的几何形态信息.

(1) GPA(Generalized Procrustes Analysis). 基于标志点的几何形态信息, 对样本形状进行的两维或者三维坐标复原并描述其变异. 可以翻译为广义 Procrustes 分析, 或广义最小二乘分析. GPA 运用 Procrustes 距离(对应标志点之间距离的平方和) 可尽量缩小不同形态之间的差异来排除非形态因素的影响. 经过 GPA 过程, 不同物体对应标志点之间的差别能够描述物体之间的形态差异, 也能作为形态变异多变量比较的数据. 所以 GPA 是将原始数据转化为可以进行统计分析的一个操作过程. GPA 分析借助最小二乘原理通过系列数据转换、空间变换和数据标准化使得所有样本的同源标志点间距离最小化, 从而获得代表牙齿平均形态的平均标志点排列. 同时也获得了每一标志点或半标志点与该点平均值差异情况的散点分布图, 进而将单一牙齿形状与该牙齿平均形状进行比较. 所有对应标志点相互间的坐标距离平方和的平方根就构成了齿冠的形状总变异. 通过这个过程, 捕捉因标志点排列特点造成的齿冠形状变异信息[21~23].

(2) TPS(Thin Plate Spline). 这种所谓的“薄片样条”分析通过叠加对应标志点, 解析标志点差异, 以可视化图例的方式来展示各样本在齿冠形状方面的差异. TPS 将两个牙齿之间或单一牙齿与该牙齿平均几何形态之间的全部差异划分为均匀差异成分(uniform component)和非均匀差异成分(non-uniform component)两部分. 前者与标志点在齿冠上的整体排列有关, 后者则与某一局部形态变异有关. TPS 对非均匀差异的分析可以获得一组局部变形指标(partial warps scores), 对这个指标进行主成分分析称之为相对形变分析(relative warp analysis), 它可以将由 34 个标志点构成全部形态变异转换为较少数量、彼此不相关的主成分变异指标(principal component, PC), 通常由前几个主成分就代表了主要的形态变异信息, 所以相对形变分析在探讨形态变异方面是一个非常有用的工具. 这一分析还将以齿冠咬合面标志点和半

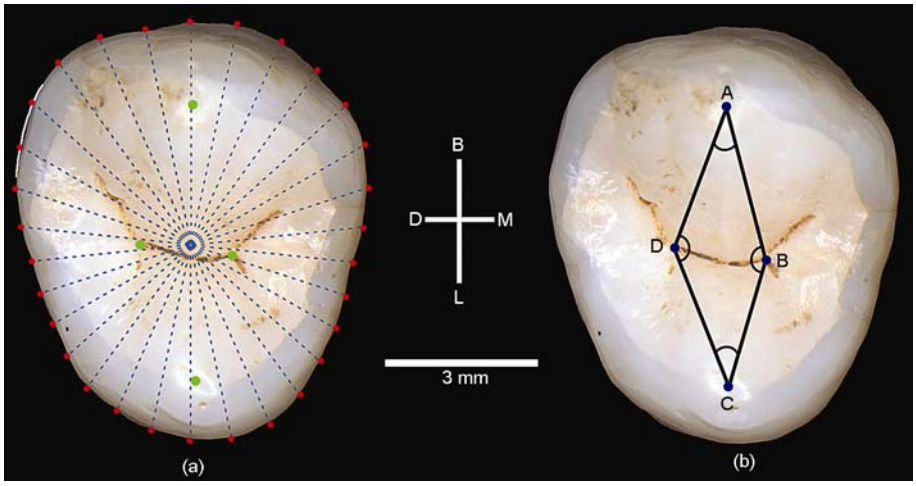

图 2　上颌第三前臼齿

(a) 标志点、半标志点; (b) 齿尖夹角区和齿尖夹角. 中间十字架, B: 颊侧面; L: 舌侧面; M: 近中面; D: 远中面. 以下各图相同

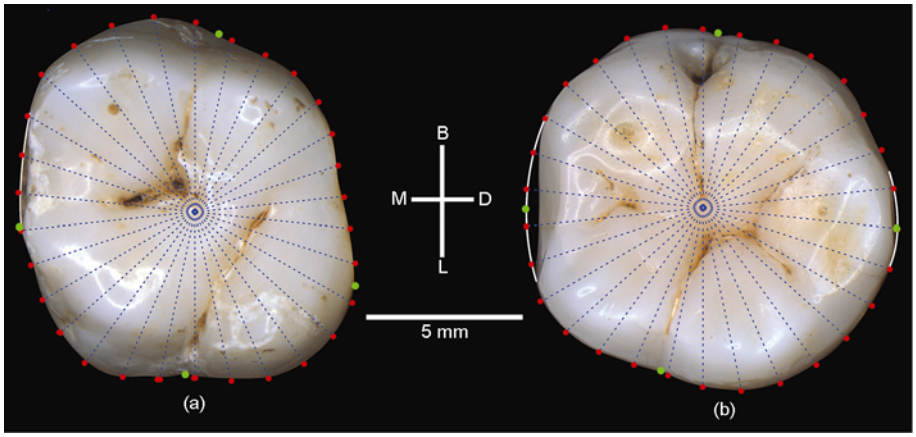

图 3　上颌第一臼齿(a)及下颌第一臼齿(b)标志点及半标志点

标志点网格轮廓图(TPS-grids)的方式直观地展示各主成分正负值极端状态的齿冠轮廓形态.

由于本研究对比的不同时代和分类单元的人类牙齿大小差别显著, 需要确定牙齿形状特征的异速生长(allometry)情况, 即牙齿大小是否对牙齿形状变异有影响, 以及这种影响的程度[29~34]. 在 GPA 数据分析过程中, 形成一个被称为“中心值(centroid size, CS 值)”的数值指标. CS 值是所有半标志点到重心点距离的平方累加值的平方根. 由于 CS 值是反映样本大小的客观指标. 因此只有存在异速生长的情况下, CS 值才能体现大小与形状之间的关系. 本文采用多元回归分析方法分析代表整体大小的 CS 值与代表局部变异的局部变形以及整体变异的均匀差异之间的关系来检验牙齿大小与形状之间是否存在异速生长关系.

在以上形态测量分析基础上, 对 3 枚建始人类牙齿以及对比标本的齿冠咬合面形状(轮廓形状、对称性、齿尖排列)、异速生长情况, 以及上颌前臼齿齿尖相对面积、齿尖夹角区(polygon: 咬合面 4 个标志点连线所围绕的区域)相对面积及齿尖夹角(咬合面 4 个标志点相互之间的夹角)进行对比分析.

3　结果

3.1　上颌第三前臼齿(P^3)

相对形变分析结果显示第一主成分(PC1)和第二

主成分(PC2)代表了 45.91%的总体形态变异. 图 4 显示分布在 PC1 正值范围的 P^3 齿冠形状不对称, 远中面隆起, 近中面平直. 由于齿冠颊舌径明显大于近远中径, 齿冠咬合面轮廓呈略弯曲的长椭圆形. 分布在正值范围的标本颊侧尖标志点向中部偏移, 近中和远中两个标志点之间的距离较大, 齿尖夹角区在近中-远中方向延伸, 颊-舌方向收缩. 位于左侧 PC1 负值范围的标本咬合面形状对称. 颊侧尖向两侧隆起, 舌侧尖仅向舌侧方向突出, 其两面呈平直状, 因此齿冠咬合面呈颊侧宽, 舌侧窄的轮廓. 分布在负值范围的标本的四个标志点排列对称, 颊侧尖和舌侧尖表面的两个标志点分别靠近轮廓边缘, 近中和远中两个标志点之间的距离很小, 齿尖夹角区呈细长的菱形, 位于咬合面中央. 各标本在纵轴方向 PC2 的形态变异呈现相似的趋势, 但变化幅度相对较小. 分布在正值范围的标本齿冠轮廓略显不对称, 颊侧尖向近中方向轻度偏移, 齿尖夹角区靠近颊侧. 分布在 PC2 负值范围的标本齿冠轮廓大致对称, 颊侧尖两侧隆起, 舌侧尖两侧平直, 因此齿冠颊侧较舌侧为宽. 齿尖夹角区略靠近舌侧, 呈细菱形, 面积较小.

现代中国人集中分布在图 4 的左下方, 呈对称的齿尖夹角区和齿冠外轮廓. 化石人类主要分布在右侧, 少部分位于图 4 左上部, 齿冠总体呈不对称形态. 本文分析的 7 例南方古猿标本有 6 例位于 PC1 的正值范围, 分布范围很广, 说明南方古猿上颌第三前臼齿形态变异较大. 东亚古人类集中分布在右下区域, 建始人牙齿也分布在附近. 东亚更新世晚期人类靠近现代人类. 值得注意的是欧洲化石人类几乎全部分布在 PC2 的正值部分, 但在 PC1 的分布比较分散, 部分标本位于现代人范围. 进一步分析这些欧洲化石标本的组成发现: 分布在左侧靠近现代人的标本都是欧洲更新世晚期的尼安德特人, 而位于右侧的标本多为时代较早的欧洲更新世中期人类(Krapina 及 Arago). 中国直立人和早期智人都位于图 4 的右下部, 具有典型的不对称齿冠形状轮廓, 建始人也呈现这种特征(图 1 和 4). 表 2 罗列的齿尖相对面积、齿

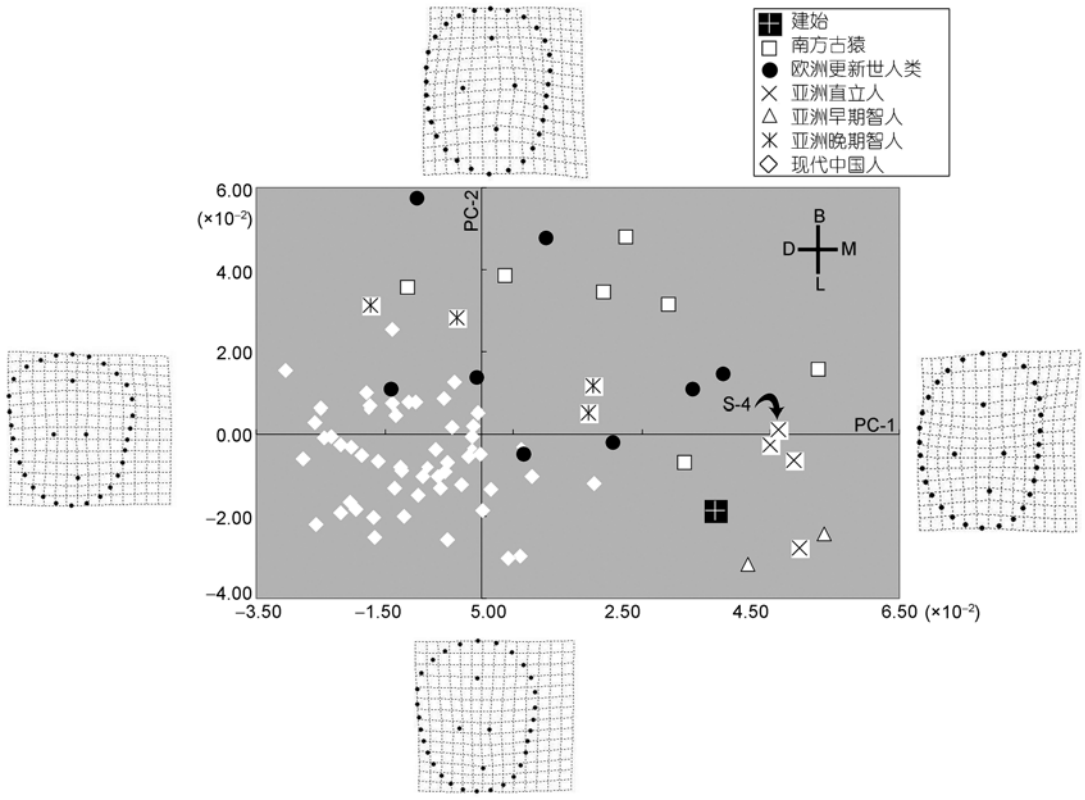

图 4　上颌第三前臼齿 TPS 分析

坐标图展示了全部牙齿标本在 PC1 和 PC2 的分布. 放置在四周的网格轮廓图显示了在各自 PC 极端状态的齿冠轮廓形状

表 2　上颌第三前臼齿齿尖相对面积、齿尖夹角区相对面积及齿尖夹角

	齿尖相对面积(%)		齿尖夹角区相对面积(%)	齿尖夹角(°)			
	颊侧尖	舌侧尖		角-A	角-B	角-C	角-D
建始	63.1	36.9	12.2	40	147	56	117
南方古猿	53.7	46.3	13.1	53.9	136.6	59.3	110.3
欧洲更新世人类	55.7	44.3	13.6	50.8	134.0	60.4	115.0
亚洲直立人	62.1	37.9	11.3	47.3	141	61.5	110.3
亚洲早期智人	64.0	36.0	10.4	43.5	154.5	53	109
亚洲晚期智人	57.0	43.1	12.0	48.7	136.0	56	119.3
现代人	59.2	40.8	10.6	36.9	154.3	42.7	126.1

尖夹角区相对面积及齿尖夹角也显示建始人这几项数据总体上与亚洲直立人接近.

3.2　上颌第一臼齿 (M^1)

相对形变分析显示 PC1 和 PC2 代表了 53.41%的总体变异. 分布在图 5 PC1 轴正值范围标本齿冠轮廓大致对称, 齿冠近中面略平直, 远中面略隆起, 颊舌径大于近远中径. 在 PC1 轴负值范围分布的标本齿冠轮廓明显不对称, 主要表现为舌侧齿尖向远中方向显著偏移, 前尖和次尖突起明显, 后尖和原尖内缩. 上述齿尖排列特点导致了前尖-次尖距离明显大于后尖-原尖距离的扭曲不对称的齿冠咬合面轮廓. 与各标本在 PC1 的分布所导致的明显形态变异相比, PC2 引起的形态变异相对较小. 分布在 PC2 正值范围的标本前尖突出较明显, 后尖内缩. 齿冠舌侧轮廓曲线平缓对称. 这些特点使得牙齿咬合面轮廓呈颊舌径略长, 近远中径稍短, 颊侧略窄且向近中侧偏斜, 舌侧略宽较对称的轮廓形状. 分布在 PC2 负值范围的牙齿标本轮廓大致对称, 仅次尖略向舌侧隆起, 齿冠颊舌径与近远中径接近, 使得咬合面轮廓略呈圆形.

现代中国人标本几乎全部分布在图 5 左侧 PC1 负值部分, 其中多数位于 PC2 的正值区域. 在 49 例现代人标本中, 仅有 6 例分布在 PC1 的正值部分, 并且还与其他现代人靠近. 大部分化石人类标本分布在图 5 的右侧 PC1 的正值部分, 但欧洲更新世中、晚期古人类位于图 5 的左下部分, 相当于 PC1 和 PC2 的负值区域. 这样的分布特点说明现代中国人 M^1 咬合面轮廓不对称, 舌侧齿尖明显向远中方向偏移. 欧洲更新世古人类 M^1 形态与现代中国人相似, 也呈不对称形状. 但欧洲古人类舌侧齿尖除向远方向偏移外, 还略向舌侧突起. 除欧洲古人类外, 本文研究的全部古人类标本都位于图 5 的右侧, 与现代人类及欧洲古人类界限明显. 这些化石人类 M^1 的共同特征是咬合面轮廓大致对称. 南方古猿和非洲早期人属在图 5 化石人类中的分布范围较大, 占据了右侧整个区域. 中国更新世时期人类都位于这个范围内, 但分布较集中, 建始人也位于这个范围. 印度尼西亚古人类标本 S-4 与建始及其他中国化石人类接近. 这些标本形态分布提示对称形状的 M^1 代表原始特征, 而现代或衍生性特征为非对称性形状. 结合本文对世界范围内古人类及现代人类 M^1 的几何形态测量分析结果(见图 1 与 5), 建始人 M^1 齿冠咬合面形状与其他中国古人类相似, 均呈对称轮廓.

3.3　下颌第一臼齿(M_1)

相对形变分析显示 PC1 和 PC2 代表了 49.22%的总体变异. 分布在图 6 右侧 PC1 正值范围的 M_1 齿冠在近中-远中径方向上延伸, 颊舌径方向上收缩, 使得近远中径明显大于颊舌径; 齿冠轮廓整体看来较对称. 分布在 PC1 负值范围的标本在齿冠近中-远中径方向收缩, 颊舌径方向上突出, 整体看来近似圆形; 下次尖和下次小尖接合处的轮廓略显平直, 削弱了齿冠总体上的对称性. 分布在 PC2 正值范围的标本齿冠近远中径大于颊舌径, 咬合面形状大致对称, 仅内尖隆起明显. 分布在负值范围的标本齿冠形态明显不对称, 主要表现为次尖和后尖隆起明显.

本研究的 M_1 标本在图 6 形态区域分布有一定程度的重叠. 但总体趋势是现代人主要分布在左侧, 齿冠呈对称的圆形. 化石人类主要分布在右侧, 齿冠形态不对称, 近远中径大于颊舌径, 形态变异较大. 8 例中国直立人标本有 5 例分布集中, 建始牙齿与这 5 例中国直立人接近. 印度尼西亚 Sangiran 标本 S-1 和 S-6 的均与建始较远. 更新世晚期的 W-H-23 位于现

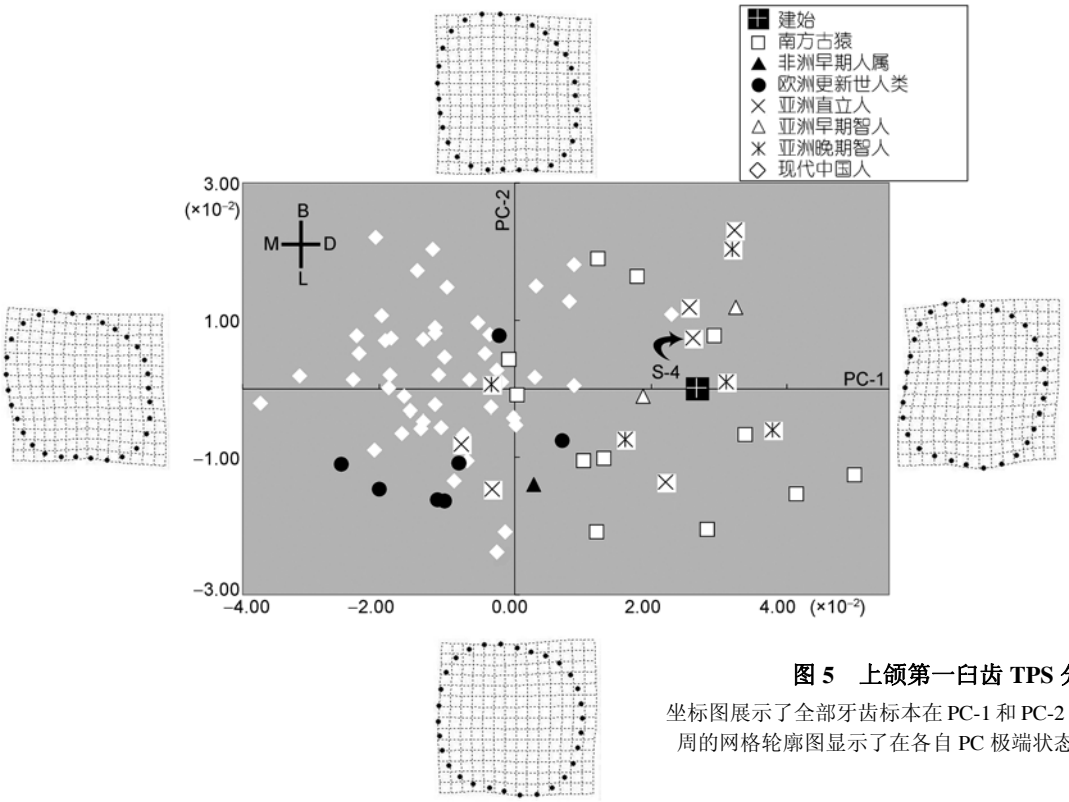

图 5　上颌第一臼齿 TPS 分析

坐标图展示了全部牙齿标本在 PC-1 和 PC-2 的分布. 放置在四周的网格轮廓图显示了在各自 PC 极端状态的齿冠轮廓形状

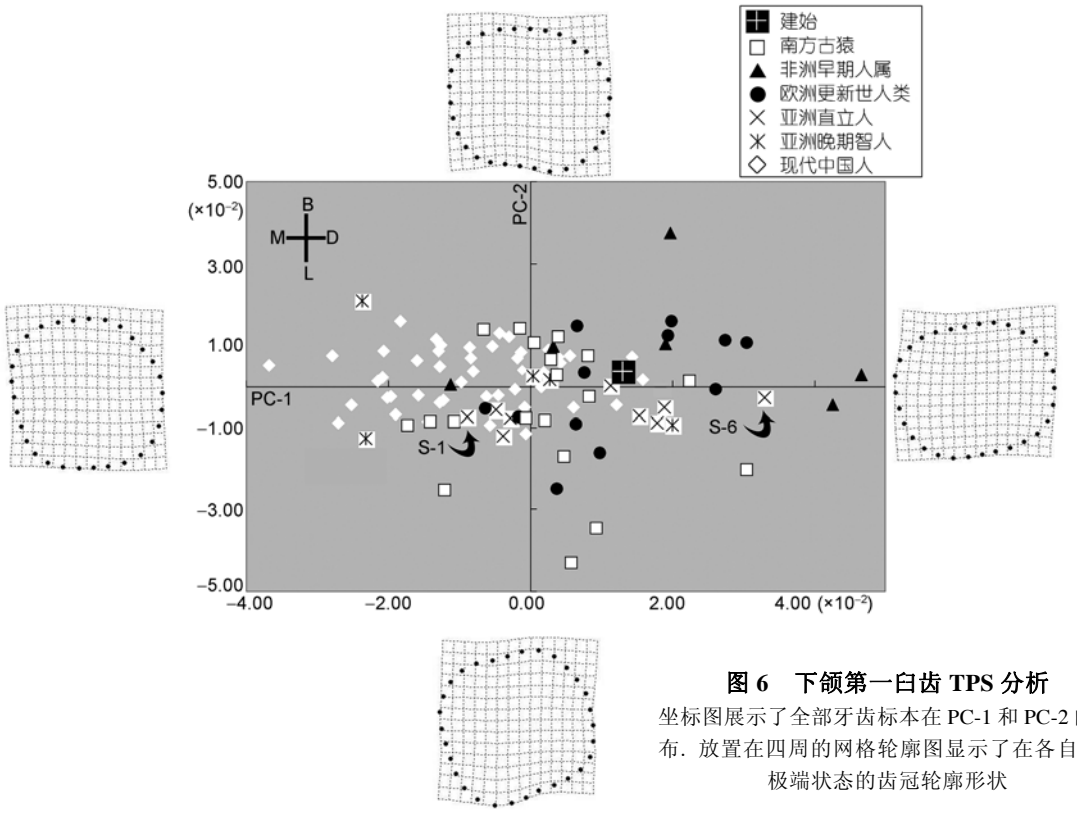

图 6　下颌第一臼齿 TPS 分析

坐标图展示了全部牙齿标本在 PC-1 和 PC-2 的分布. 放置在四周的网格轮廓图显示了在各自 PC 极端状态的齿冠轮廓形状

代人范围. 但相比于 P^3 及 M^1, M_1 齿冠形状变异及在各组群之间的差别显得要小得多.

3.4 异速生长

对代表齿冠大小的CS值与分别代表齿冠总体形状变异的均匀差异成分及局部形状变异的非均匀差异成分两个指标的回归分析结果显示牙齿大小因素对 P^3, M^1 及 M_1 齿冠形状变异的影响分别为 12.5%, 20.3%和3.15%. 这种异速生长的表现在M^1和P^3较为明显, 而在 M_1 很微弱(图 7 和表 3). 在 P^3, 总体趋势是随着牙齿尺寸增大(CS 值增加), 齿冠形状轮廓趋向于不对称. 尺寸小的 P^3 齿冠咬合面外轮廓很对称, 齿间夹角区位置居中. 但由于舌侧尖略向近中方向偏斜, 造成作为内轮廓的齿间夹角区对称性不如齿冠外轮廓. 随着牙齿增大, 齿冠近中侧趋于平直, 远中侧隆起. 齿间夹角区在近中-远中方向上延伸, 颊舌方向上收缩, 齿冠外轮廓明显不对称. M^1 的异速生长趋势是随着牙齿尺寸增大, 齿冠外轮廓由不对称向对称转变. 随着 M^1 增大, 齿冠颊舌径增大; 前尖向齿冠中心收缩. 在本文研究的三类牙齿中, M_1 的异速生长表现最弱. 随着尺寸增大, M_1 仅后尖和内尖的略膨隆, 但齿冠外轮廓对称性变化不大.

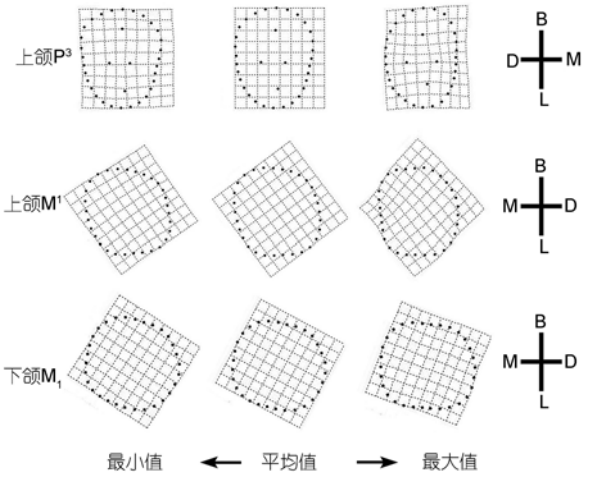

图 7 CS 值在本文研究的三类牙齿的最小、最大和中间分布及其对应的齿冠形状轮廓

表 3 本文研究的三类牙齿 CS 值

	上颌第三前臼齿	上颌第一臼齿	下颌第一臼齿
建始	2.97	3.78	4.04
南方古猿	3.11	3.83	3.74
非洲早期人属		3.43	3.45
欧洲更新世人类	2.61	3.46	3.33
亚洲直立人	2.92	3.67	3.60
亚洲早期智人	2.76	3.48	
亚洲晚期智人	2.62	3.56	3.28
现代人	2.36	3.17	3.22

4 讨论与结论

4.1 齿冠形状的演化变化及种群差异

本文采用几何形态测量方法对包括建始人、南方古猿、非洲早期人属、亚洲和欧洲更新世人类, 以及现代中国人共 260 枚牙齿齿冠形状特征的分析显示: 尽管不同分类单元的人类牙齿形状特征有一定程度的重叠, 但总体上看化石人类与现代人类齿冠轮廓形状和齿尖排列具有明显的差别. 南方古猿和亚洲更新世人类P^3齿冠形状明显不对称, 远中面隆起, 近中面平直, 齿冠咬合面轮廓呈弯曲的长椭圆形. 现代中国人P^3齿冠轮廓呈颊侧宽, 舌侧窄的对称轮廓, 齿间夹角区呈细长的菱形, 位于咬合面中央. 欧洲时代较早的古人类(如 Arago 和 Krapina)齿冠形状与非洲和亚洲古人类接近, 而时代较晚的尼安德特人齿冠轮廓趋于对称, 与现代中国人接近. 这些发现提示不对称 P^3 齿冠形状轮廓可能是一种原始的特征, 而对称的齿冠外轮廓和齿间夹角区可能代表着相对进步的特征. 包括建始人在内的中国化石人类 P^3 齿冠形状都非常接近(图 3 和 8). 两件印度尼西亚化石标本 S-4 和 W-H-2 分别来自 Sangiran 更新世早期和 Wajak 更新世晚期地层. 其中 S-4 与中国直立人和早期智人接近, 而 W-H-2 与中国晚期智人接近.

本文发现非洲和亚洲化石人类M^1具有一些共同的齿冠形状特征, 如咬合面轮廓对称, 接近长方形, 无明显齿尖突出. 而现代中国人和欧洲更新世人类 M^1 的齿冠形状明显不对称, 舌侧齿尖向远中方向偏移, 尤其以次尖突出显著. 本文分析显示南方古猿 M^1 齿冠形状变异范围较大, 而中国化石人类M^1的齿冠形状比较集中, 两例印度尼西亚标本 S-4 和 W-H-2 也与中国化石人类靠近. 此前, Gómez-Robles 等[7]的研究的结果显示: 南方古猿 M^1 齿冠形状对称, 齿尖夹角区大致呈方形, 无明显的齿尖突出; 而欧洲更新世人类 M^1 齿冠明显不对称, 齿尖夹角区呈斜长方形, 舌侧齿尖向远中方向倾斜, 尤其以次尖突起显著. 这

样的发现与本文结果基本一致. 但 Gómez-Robles 等[7]的研究显示现代欧洲人 M^1 齿冠形状与南方古猿相似, 而与欧洲更新世人类不同; 对此, 他们认为现代欧洲人仍然保留着南方古猿 M^1 齿冠的对称形状的原始特征, 而欧洲更新世人类 M^1 齿冠的非对称形状是一种独特的衍生形态. 然而本文研究显示现代中国人 M^1 齿冠形状与尼安德特人等欧洲古人类大致相似, 不同于非洲及亚洲的化石人类(图 4 及 9). 这是否提示现代人群间某些牙齿几何形状存在差异尚待今后研究证实.

M_1 齿冠形状在本文研究的各类标本的表现特点是现代人大致呈对称的圆形, 化石人类齿冠形状略不对称, 呈后尖和次尖略突起, 原尖和内尖不显的形状. 但与 P^3 及 M^1 相比, M_1 齿冠形状在不同的化石人类以及化石人类与现代人类之间的差别不大.

本研究揭示的一个值得注意的现象是三类牙齿齿冠形状特征的演化趋势和种群间差异的趋势不尽一致. 如 P^3 齿冠轮廓在南方古猿人和亚洲更新世人类明显不对称, 尼安德特人和现代中国人 P^3 齿冠趋于对称; 而 M^1 齿冠轮廓在非洲和亚洲化石人类呈对称形状, 在尼安德特人和现代中国人则不对称. 对于这一现象的原因还不清楚, 作者推测不同牙齿的各种特征的演化速率不尽一致可能是造成这种表现的原因, 也不能排除标本数量较少所造成的误差. 尽管如此, 每个牙齿齿冠形状特征的总体演化趋势都呈现一定的规律. 如亚洲更新世晚期人类大致位于早期人类与现代人类之间, 但与现代人类更为接近.

4.2　异速生长对牙齿形状的影响

本文对三类牙齿在各组标本的 CS 值与各自总体及局部变异指标的回归分析显示牙齿大小因素对齿冠形状变异有一定程度的影响. 以往研究已经证实时代早的人类, 如南方古猿一般都较后期人类具有更大尺寸的牙齿[1,2,6~8]. 因此, 从早期人类到现代人的牙齿形状变化应该有异速生长因素的作用. 在本文研究的三类牙齿中, 大小因素对齿冠形状的影响在 P^3 和 M^1 较为明显, M_1 最为微弱. 但总体看, 这种影响不大, 并且也不是等比例的关系, 因为牙齿几何形状的变异在很大程度上与齿尖的排列密切相关[6~8,35].

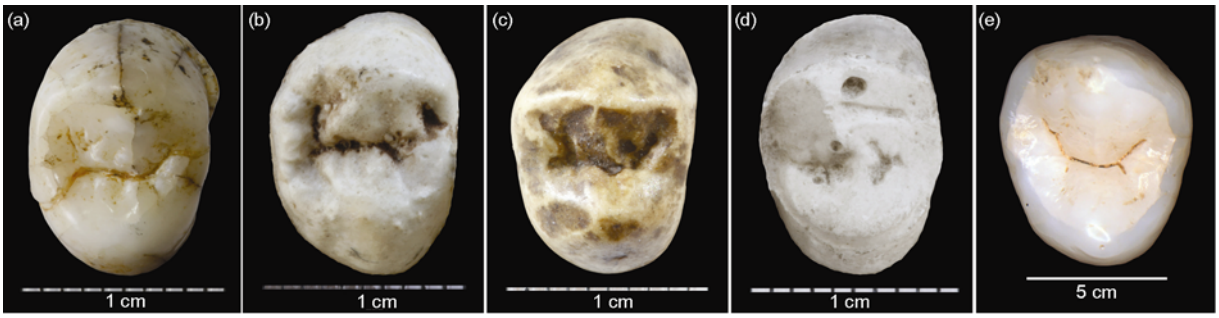

图 8　上颌第三前臼齿咬合面

(a) 建始(PA1278); (b) 南方古猿(SK55); (c) 周口店直立人(ZKD19); (d) 印尼直立人(S-4); (e) 现代中国人

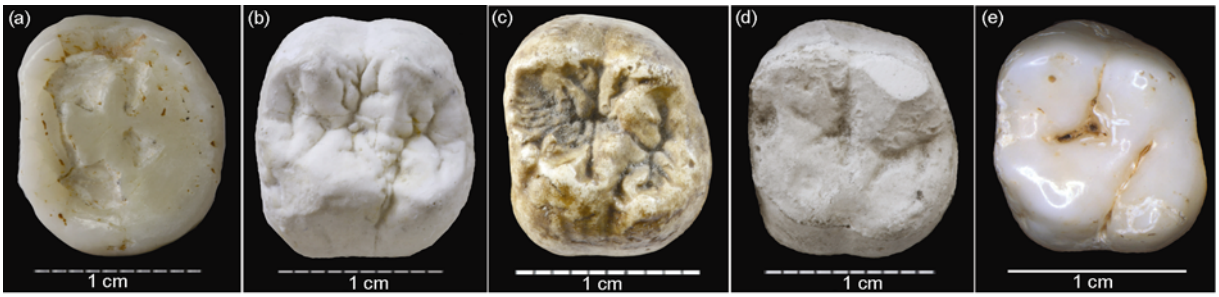

图 9　上颌第一臼齿咬合面

(a) 建始(PA1279); (b) 南方古猿(LH-3h); (c) 周口店直立人(ZKD140'); (d) 印尼直立人(S-4); (e) 现代人

4.3 建始人牙齿几何形态特征

人类牙齿特征的一个重要特点是在不同的人群内部和相互之间变异非常大[1,2,36], 多数牙齿特征呈现“半连续性变异(quasi-continuous variation)”[36,37]. 对于这样的特征很难确定一个区分种群或人群的界限值. 此外, 几乎不大可能发现某一种群所有成员共同拥有的牙齿特征, 或仅仅由某一种群独有的牙齿特征. 即便如此, 在进行牙齿特征数据分析时, 如果发现在某一形态区域(morphospace)只有某一种群的个体分布, 可以推测落入这个形态区域的标本很可能属于这一种群. 近 20 年来, 许多研究已经揭示牙齿齿冠面积、齿尖相对面积、齿尖排列、齿冠及咬合面局部形状等特征在南方古猿不同种群、早期人属及更新世人类之间具有差别[38~44]. 近年, 一些学者在此基础上采用几何形态测量方法进一步证实了这些几何形态特征在演化和分类上的价值[38~44].

本文采用几何形态测量方法对建始人以及世界范围内不同时代化石人类和现代人齿冠形状的分析发现, 绝大多数化石人类(包括南方古猿、非洲早期人属、多数欧亚更新世人类)与现代人类明显分布在 2 个不同的形态区域(见图 4~6). 总体上看, 这三类牙齿在南方古猿都呈现出很大的变异范围, 几乎占据了整个化石人类的形态区域. 这种变异已经得到一些研究的支持[6~8]. 本文使用的非洲早期人属标本包括能人和匠人, 数量较少, 只包括在 M^1 和 M_1 的分析中, 其齿冠特征与南方古猿接近. 本文分析的欧洲古人类中, Arago 和 Krapina 的齿冠形态分布靠近非洲和亚洲古人类. 而时代较晚的尼安德特人则与现代人接近. 参加分析的中国古人类标本总体上看在形态区域的分布比较集中, 尤其直立人和早期智人, 提示中国化石标本的齿冠形状彼此更为相似. 曾有人指出发现于印度尼西亚 Sangiran 更新世早期地层的人类化石特征与南方古猿和能人接近, 而不同于其它东亚直立人, 并建议将这些标本归入魁人属[9]. 然而本研究显示参加分析的 4 枚 Sangira 牙齿中, 属于 P^3 和 M^1 的 S-4 都靠近中国古人类集中分布的形态区域; 而属于 M_1 的两枚牙齿 S-1 分布靠近现代人范围, S-6 位于中国古人类、能人及欧洲古人类中间位置. 以上分析说明亚洲更新世早期和中期人类牙齿齿冠几何形状非常相似. 本文对建始 3 枚牙齿齿冠形状分析显示, 这 3 枚牙齿齿冠特征与其它亚洲直立人接近, 其形态区域也位于亚洲直立人的分布区域. 本研究没有发现支持建始人牙齿齿冠形状与周口店直立人明显不同, 而与非洲早期人类特别接近的证据.

几何形态测量是近年才开始用于古人类学研究的一种化石特征研究方法. 目前的采集和分析的牙齿数据还限于两维空间, 所反映的是牙齿轮廓形状、对称性、齿尖排列以及牙齿不同部位大小比例关系的信息. 这种方法揭示的信息是传统研究手段难以采集的, 因而是对传统方法的一个补充. 作者意识到本文发现与前人用传统方法对建始人牙齿研究获得的结论的不同. 本文研究的 3 枚建始人牙齿中有两枚咬合面磨耗较重, 仅前臼齿磨耗较轻. 因而采用传统形态观察方法在建始人牙齿表面提取的信息不可避免地受到很大限制. 迄今开展的几何形态测量牙齿研究还不多, 这种方法揭示的各种现象的演化和分类学意义还不是结论性的, 所获得的认识还是探索性的, 发现的意义还有待更多研究证据的阐明. 尽管如此, 已有的研究积累都支持几何形态测量方法揭示的牙齿形状信息具有演化和分类意义[4~8,21~24]. 从这个意义上讲, 有必要重新考虑建始人牙齿的形态特征和分类地位.

致谢 西班牙国家人类演化中心 Gómez-Robles 博士就几何形态数据分析与作者进行过多次讨论; 文章初稿承蒙吴新智院士和张银运研究员审阅, 并对文章涉及的一些问题提出修改意见; 审稿人提出修改意见; 作者谨致谢意.

参考文献

1 Hillson S. Teeth. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. 1—368

2 Alt K W, Rosing F W, Teschler-Nicola M. Dental Anthropology Fundamentals, Limits and Prospect. New York: Springer-Verlag/Wien, 1998. 1—367

3 Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro J M, Gómez-Robles A, et al. Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene.

Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 104: 13279—13282
4 Slice D E. Geometric morphometrics. Annu Rev Anthropol, 2007, 36:261—281
5 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
6 Martinón-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
7 Gómez-Robles A, Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro J M, et al. A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape. J Human Evol, 2007, 53: 272—285
8 Gómez-Robles A, Martinón-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 Human Evol, 2008, 55: 627—638
9 Anton S. Natural history of *Homo erectus*. Yearbook Phys Anthropol, 2003, 46: 126—170
10 刘武. 直立人研究进展及中国直立人起源与演化的一些问题. 人类学学报, 2004, 23(增刊): 1—11
11 高建. 与鄂西巨猿共生的南方古猿化石. 古脊椎动物与古人类, 1975, 13: 81—88
12 Huang W P, Ciochon R, Gu Y M, et al. Early *Homo* and associated artifacts from Asia. Nature, 1995, 378: 275—278
13 郑绍华. 建始人遗址. 北京: 科学出版社, 2004. 1—412
14 张银运. 鄂西"南方古猿"和印尼早更新世若干人类化石. 人类学学报, 1984, 3: 85—92
15 吴新智. 巫山龙骨坡似人下颌骨属于猿类. 人类学学报, 2000, 19: 1—10
16 Ashraf M T. Morphometrics——Applications in Biology and Paleontology. Heidelberg: Springer-Verlag Publishers, 2004. 1—263
17 Liu W, Hlusko L, Zheng L. Morphometric analysis of hominoid lower molars found in Yuanmou of Yunnan Province, China. Primates, 2001, 42: 123—134
18 Liu W, Zheng L, Alan W. Three-dimensional morphometric analyses of hominoid lower molars from Yuanmou of Yunnan Province, China. Acta Anthropol Sin, 2002, 21(Suppl): 1—13
19 Bailey S E. A morphometric analysis of maxillary molar crowns of Middle-Late Pleistocene hominins. J Human Evol, 2004, 47: 183—198
20 邢松, 刘武. 中国人牙齿形态测量分析——华北近代人群臼齿齿冠及齿尖面积. 人类学学报, 2009, 28: 179—191
21 Bookstein F L. Landmark methods for forms without landmarks: Morphometrics of group differences in outline shape. Med Image Anal, 1997, 1: 225—243
22 Zelditch M L, Swiderski D L, Sheets H D, et al. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004. 1—443
23 Slice D E. Modern Morphometrics in Physical Anthropology. New York: Kluwer Academic, 2005. 1—383
24 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: Leeds University Press, 1996. 79—87
25 Sheets H D. Imp, integrated morphometric package. 2001, http://www.canisius.edu/ ~sheets/morphsoft.html
26 Rohlf F J. TpsDig. Ecology and Evolution, SUNY. New York: Stony Brook, 1998, http://life.bio.sunysb.edu/morph
27 Rohlf F J. TpsRelw. Ecology and Evolution, SUNY. New York: Stony Brook, 1998, http://life.bio.sunysb.edu/morph
28 Rohlf F J. TpsRegr. Ecology and Evolution, SUNY. New York: Stony Brook, 1998, http://life.bio.sunysb.edu/morph
29 Klingenberg C P. Heterochrony and allometry: The analysis of evolutionary change in ontogeny. Biol Rev, 1998, 73: 79—123
30 Mosimann J E. Size allometry: Size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. J Am Stat Assoc, 1970, 65: 930—945
31 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
32 Hills M, Graham S H, Wood B A. The allometry of relative cusp size in hominoid mandibular molars. Am J Phys Anthropol, 1983, 62: 311—316
33 Wood B A, Uytterschaut H. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids III. Mandibular premolar crowns. J Anat, 1987, 154: 121—156
34 Leonard W R, Hegmon M. Evolution of P_3 morphology in Australopithecus afarensis. Am J Phys Anthropol, 1987, 73: 41—63
35 Bailey S E. A morphometric analysis of maxillary molar crowns of Middle-Late Pleistocene hominins. J Human Evol, 2004, 47: 183—198
36 Scott G R, Turner C G. The Anthropology of Modern Human Teeth: Dental Morphology and its Variation in Recent Human Populations. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 1—320
37 Gruneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi-continuous variations. J Genet, 1952, 51: 95—114
38 Wood B A, Abbott S A. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids: I. Mandibular molars: crown area measurements

and morphological traits. J Anat, 1983, 136: 179—219

39 Wood B A, Abbott S A, Graham S H. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids: II. Mandibular molars-study of cusp areas, fissure pattern and cross sectional shape of the crown. J Anat, 1983, 137: 287—314

40 Wood B A, Uytterschaut H. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids: III. Mandibular premolar Crowns. J Anat, 1987, 154: 121—156

41 Wood B A, Engleman C A. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids: V. Maxillary postcanine tooth morphology. J Anat, 1988, 161: 1—35

42 Suwa G, Wood B A, White T D. Further analysis of mandibular molar crown and cusp areas in Pliocene and Early Pleistocene hominids. Am J Phys Anthropol, 1994, 93: 407—426

43 Suwa G, White T D, Howell F C. Mandibular postcanine dentition from the Shungura formation, Ethiopia: Crown morphology, taxonomic allocations, and Plio-Pleistocene hominid evolution. Am J Phys Anthropol, 1996, 101: 247—282

44 Suwa G. Serial allocation of isolated mandibular molars of unknown taxonomic affinities from the Shungura and Unso formations, Ethiopia, a combined method approach. J Human Evol, 1996, 11: 269—282