

沂源人牙冠的几何形态学研究

孙承凯^{1 2}, 周 蜜³, 邢 松^{1 4}

(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. 山东省博物馆, 济南 250014;

3. 湖北省文物考古研究所, 武汉 430077; 4. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 采用形态测量分析方法对上世纪 80 年代发现于山东沂源的 6 枚人类牙齿化石齿冠外轮廓形状进行了研究, 并与亚洲直立人、早期智人、晚期智人、南方古猿、非洲早期人属以及现代人进行了对比。本文发现: 沂源人既保留了部分原始特征, 也表现出许多进步特征。颊侧尖基底轮廓原始特征主要表现在 P^3 和 P^4 近似蚕豆形的外轮廓及 M^1 近中轮廓线的平直; 进步特征主要体现在: P^3 向近远中方向的明显扩展、颊侧尖向颊侧的突出程度减弱, P^4 外轮廓形状处于现代人分布范围的边缘, M^1 前后尖比例增大, M_1 颊侧外轮廓的圆隆以及下后尖的相对内缩等。中国更新世的古人类牙齿表现出很多一致性, 直立人和早期智人在牙齿齿冠轮廓形状上没有明显的差异, 沂源人也体现出了与这些古人类的一致性, 但是在这一组标本中, 沂源人齿冠形状处于比较进步的一端。此外, 沂源人上、下 M_1 的颊舌径非常大, 这一特殊性状可能具有进化意义。

关键词: 形态测量分析; 沂源; 牙齿形状; 直立人; 早期智人

中图法分类号: Q983.8 文献标识码: A 文章编号: 1000-3193 (2011) 01-0032-13

1 引言

1981 年 9 月至 1982 年 5 月间在山东省沂源县土门镇骑子鞍山发现了古人类化石(以下简称沂源人), 包括一件不完整的头盖骨和七颗牙齿^[1]。沂源动物群性质和特征与周口店第一地点相似, 时代大致相当于周口店第一地点洞穴堆积的第四、五两层, 铀系测年结果为距今 31 万年^[2]。吕遵谔等^[1]对沂源人化石进行了形态描述, 并与周口店、和县、淅川、郧县、许家窑、马坝、长阳、爪哇等地点的古人类头骨和牙齿进行了对比, 认为沂源人与周口店直立人特征接近, 在分类上归为直立人。

吴汝康等^[2]提出将沂源人归为直立人的头骨和牙齿特征, 以及动物群的特征在早期智人中也有发现, 如陕西大荔。此外, 牙齿缺乏明显的齿带这一现象也表明沂源人也可以被归为早期智人。

20 年来, 一直没有关于沂源人的进一步研究, 其归属地位和生存年代也存在争议。随

收稿日期: 2010-02-01; 定稿日期: 2010-05-28

基金项目: 科技部国际合作重点项目(2007DFB20330); 国家自然科学基金(批准号 J0930007); 中国科学院脊椎动物进化系统学重点实验室开放课题基金项目(2010LESV001)

作者简介: 孙承凯, 山东省博物馆馆员, Email: sunchengk@126.com

通讯作者: 邢松, Email: xingsong@ivpp.ac.cn

着更多化石人类的发现和对比材料增加,更多具有分类意义的性状也被逐步提出,其中齿尖面积和齿冠轮廓形状受到越来越多的重视,并发现具有明显的演化变化^[3-8]。基于以上考虑,本文采用近几年发展起来的形态测量方法^[3-8]对沂源人和中国地区的直立人、早期智人进行对比,试图探讨沂源人的牙齿特征和分类地位。

2 材料与方法

2.1 材料

本文侧重于沂源人(图1)和中国地区直立人及早期智人的对比分析。为了研究进化趋势,对比材料中添加了南方古猿、非洲早期人属、中国地区的晚期智人和现代中国人,具体请见表1。其中现代人数据采集自湖北郧县、丹江、河北淅川下王岗以及陕西陇县。除古人类外,只采集一侧牙齿。



图1 沂源人牙齿

Fig. 1 Teeth of Yiyuan hominins

表1 本文使用的牙齿标本

Tab. 1 Specimens used in the present study

	P ³ (n = 70)	P ⁴ (n = 73)	M ¹ (n = 88)	M ₁ (n = 83)
沂源	Sh. y. 003; Sh. y. 004	Sh. y. 007; Sh. y. 071	Sh. y. 008	Sh. y. 072
南方古猿和非洲早期人属	STW 1 STW 183 SK 55 KNM-CH1	STW498 KNM-CH1 SK 65 TM 1511 OH 7	AL-333-86; AL-499-1; AL-200-1a; LH-3h; LH-6e; LH-21a; SK-55; STS-8; STW1; STW183; Taung; OH13; KNM-CH1	AL-128-23; AL-145-35; AL-200; AL-266-1; AL-288-1; AL-333w-12; AL-333w-60; AL-333w; AL-400-1a; LH-2; LH-3t; MLD 2; SK 6; STS-242; STS 52B; STW 327; STW 11; STW 404; Taung; KNM-ER-992; KNM-ER-1502; KNM-ER-1506; KNM-ER-1507; KNM-ER-1802
亚洲直立人	PA 67; PA 524; PA 1278; ZKD 19; S-4	PA 68; PA 636; ZKD 25; ZKD 28; ZKD 105; S-4; S-5	PA 529; PA 530; PA 637; PA 836; PA 837; PA 1279; ZKD 33; ZKD 140; S-4	AN 105; AN 112; PA 69; PA 532; PA 1227; ZKD 34; ZKD 36; ZKD 137; S-4; S-6
中国早期智人	PA 76; PA 873; CHAOXIAN	CHAOXIAN(2)	PA 76; PA 874; PA 875; CHAOXIAN	
亚洲晚期智人	UP 101; W-H-2	LIUJIANG; UP 101; W-H-2	PA 1471; PA 1472; PA 1473; PA 1474; UP 101; UP 102; LIUJIANG	PA 1477
中国现代人	N = 54	N = 54	N = 54	N = 47

2.2 数据采集

使用配有微距镜头的数码相机对每一颗牙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,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^[7,8],每张牙齿照片附以标准的毫米比例尺。为便于分析,本文所用到的各类牙齿侧别与沂源人一致。因为同一个体两侧牙齿形态特征的不对称性小^[9,10],当一侧牙齿严重磨损或缺失时,用ACDsee将另外一侧牙齿镜像为该侧牙齿。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^[8,9,13,14]。

2.3 齿冠形状分析

M¹ 齿尖面积:Quam^[4]等人指出,M¹前尖和后尖的比例具有明显的进化趋势,本文测量了包括中国直立人、早期智人和现代人在内的M¹前尖和后尖的相对基底面积,与Quam的采集数据进行了对比。

齿冠外轮廓:由于沂源人牙齿齿冠基本磨平,齿尖最高点难以确定,所以本文只对牙齿齿冠基底轮廓形状(外轮廓)进行几何形态测量。用MakeFan^[14]软件沿着每一颗牙齿的外轮廓定义40个半标志点,TpsDig2^[15]和TpsRelw^[16]用来采集数据并进行形状分析。关于几何形态测量的原理,此处不再赘述,请参照相关文献^[17-25]。

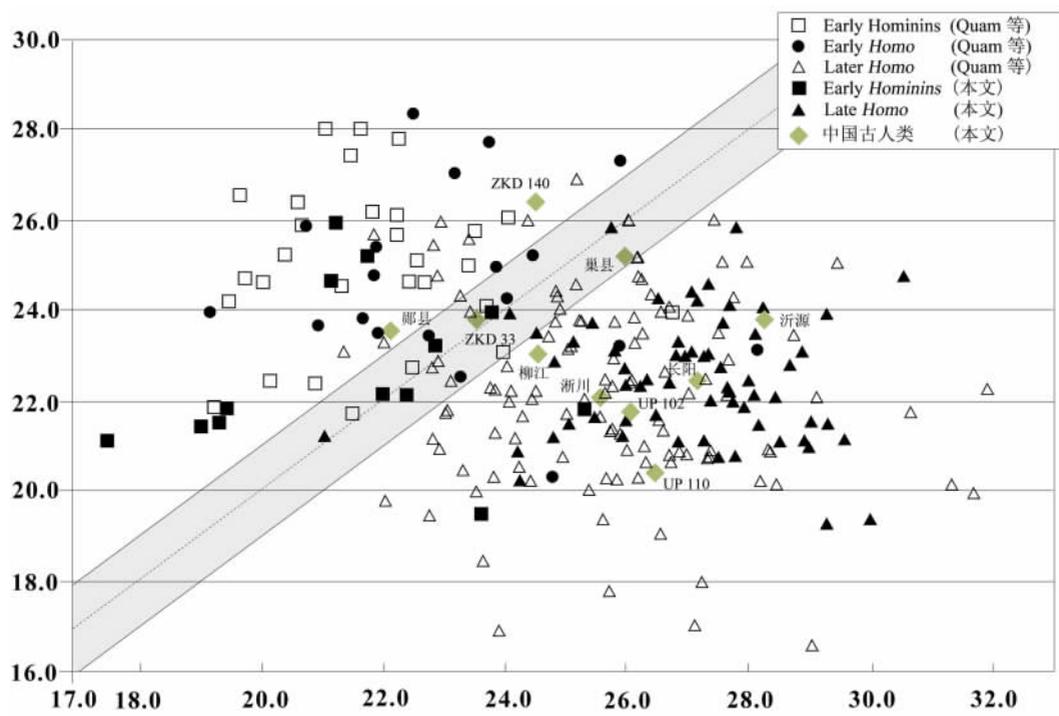
3 结果

3.1 M¹ 齿尖相对面积和比例

如图2所示,虚线为M¹前后尖相对面积等值线,虚线上方的M¹后尖相对大,下方的标本个体后尖相对小。从图中可以看出,南方古猿和早期人属大部分分布在虚线上方,而后期人属和本文所测的现代人大部分处在虚线下方。在图2中,本文所用到的两颗周口店M¹和郟县的一颗M¹处在虚线上方,并靠近虚线;浙川人M¹却处在虚线下方;早期智人组的巢县和长阳M¹都在虚线以下,其中巢县更接近于虚线;晚期智人包括柳江人、山顶洞人以及现代人在内的M¹也处在虚线以下;相比之下,沂源人M¹分布在了现代人的范围内,表明其前尖相对于后尖来说较大。

3.2 P³ 齿冠外轮廓形状

图3为P³外轮廓形状参数的主成分分析结果,PC1和PC2分别解释齿冠外轮廓几何形态变异的53.22%和11.80%。位于图3外围的5个齿冠轮廓外形分别代表分布在PC1、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4、5、6同)。位于原点的P³齿冠外轮廓颊侧明显大于舌侧,其中颊侧的远中侧轮廓较近中侧突出;PC1正值端点的P³较原点而言,颊侧明显扩大,且远中侧扩大较近中侧明显,颊侧和舌侧的最突出点朝齿冠内部内缩;相比之下,PC1负值一侧的P³齿冠外轮廓倾向于颊舌侧延伸,近远中方向内缩,外轮廓近中部分比较平直,而远中部比较圆隆,极限状态近似蚕豆形;PC2正值方向的P³整个齿冠外轮廓比较对称,颊侧比舌侧突出,颊侧最突出点内缩,远中舌侧部分微凸;另外一端的P³齿冠对称性较差,主要表现在齿冠外轮廓颊侧的远中突出,而近中方向内缩,整体看显平直,颊侧最外点微凸,远中舌侧微缩。

图 2 M^1 前后尖比例图

(虚线为前后尖相对面积等值线; X 轴: 前尖相对大小; Y 轴: 后尖相对大小, 改自 Quam 等^[4])

Fig. 2 Individual M^1 projected on the relative basal areas of paracone and metacone

(dashed line: equivalent value of paracone and protocone; X axis: relative paracone basal area;

Y axis: relative metacone basal area; modification on the basis of data collected by Quam *et al.*^[4])

从图中可以看出, 现代人和古人类区别非常明显, 基本以 PC2 轴分开。南方古猿的分布范围靠左靠下, 但有一例标本分布在现代人范围内; 亚洲直立人分布在 PC1 轴负值的中间部分, 并围绕 PC1 轴平均分布, S-4 和 PA524 分布较其他亚洲直立人靠左, 周口店所用到的两例标本分别处在 PC1 轴上和轴下, 建始人处在直立人分布范围的上部; 本文所用到的三例中国早期智人标本分布较散, 其中长阳人和巢县人的分布点处在了直立人分布范围内, 而桐梓人的 P^3 却处在了现代人范围之内。晚期智人的分布范围与现代人重叠; 相比之下, 沂源人的两枚 P^3 分布范围处在直立人和早期智人分布范围的右边缘。

3.3 P^4 齿冠外轮廓形状

图 4 为 P^4 齿冠外轮廓的几何形态测量结果, 前两个主成分 PC1 和 PC2 分别解释了形状变异的 44.45% 和 15.71%。位于原点的 P^4 齿冠外轮廓略显不对称, 主要表现在颊侧齿冠外轮廓相比舌侧稍突出, 最突出点靠近近中, 远中舌侧的外轮廓线相比近中舌侧的外轮廓线长, 使得舌侧大部分显得靠近近中侧; PC1 正值方向的 P^4 齿冠外轮廓颊侧内缩, 使得近中外轮廓线显平直, 远中圆隆, 颊舌侧最突出点外延, 且靠近近中侧; PC1 轴负值方向的 P^4 相对于原点来说, 外轮廓颊侧部分稍向近远中方向突出, 颊舌侧最突出点内收, 舌侧最突出点仍靠近近中侧。位于 PC2 正值范围内的标本个体齿冠外轮廓较对称, 颊侧向近远中方向突出, 近远中中央位置内缩, 颊侧最突出点内收, 位于中央远中舌侧外轮廓微凸, 使得舌侧最突

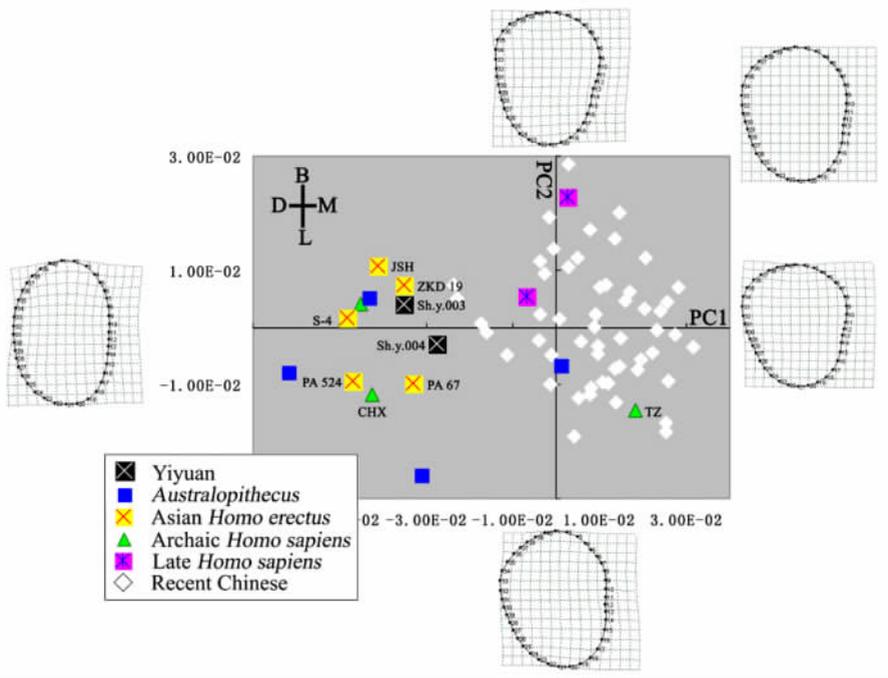


图 3 P³ 齿冠外轮廓形状参数主成分分析结果

Fig. 3 Projection of individual P³ on PC1 and PC2

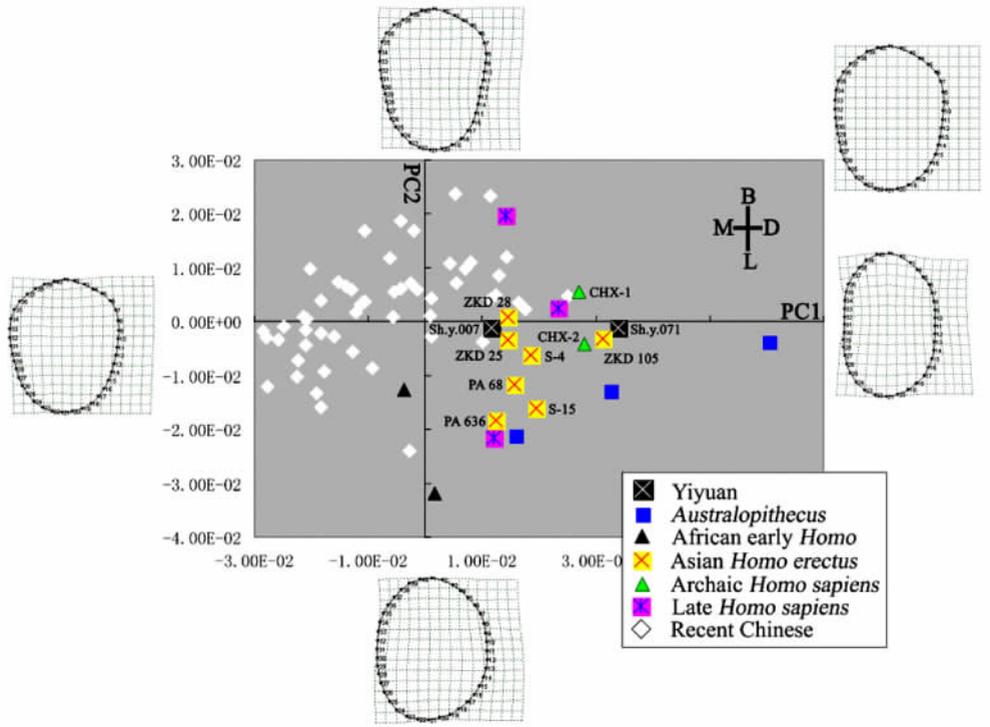


图 4 P⁴ 齿冠外轮廓形状参数主成分分析结果

Fig. 4 Projection of individual P⁴ on PC1 and PC2

出点基本处于中央位置;相比之下,PC2 负值一侧的 P^4 齿冠外轮廓的近远中部外突,近中外轮廓线因此显平直,远中线圆隆,且舌侧较颊侧更趋向宽阔,颊侧最突出点稍向颊侧方向突出,且靠近近中侧,远中舌侧线内收,使得舌侧最突出点靠近近中侧。

从图中可以看出,现代人主要分布在坐标轴的左上部,古人类分布在右下部,差别非常明显;南方古猿靠最右下分布,非洲早期人属的两例标本一例在 PC2 轴的最下端,另外一例分布在 PC2 负轴的中部靠上;亚洲直立人的分布范围比南方古猿和非洲早期人属靠近左上,其中周口店直立人用到的四枚 P^4 中三枚为直立人分布范围的左边缘,另外一例 ZKD105 占据直立人分布范围的右边缘,且周口店直立人 P^4 的分布范围与现代人有所重叠,郟县人 PA636 分布点非常接近南方古猿,印尼的两枚 P^4 分布比大多数周口店的靠下靠右;巢县人同一个体的两枚 P^4 处在直立人分布范围的右上角;晚期智人的两枚 P^4 处在现代人分布范围的右边缘,另外一枚 P^4 接近南方古猿;沂源人的两枚 P^4 分布点距离较远,其中 Sh. y. 007 与 ZKD25、28 靠近,并接近现代人分布边缘,Sh. y. 071 与 ZKD105 接近,靠右分布。

3.4 M^1 齿冠外轮廓形状

图 5 展示了 M^1 齿冠外轮廓的几何形态测量结果,前两个主成分 PC1 和 PC2 分别解释了形状变异的 45.17% 和 13.20%。位于原点的 M^1 齿冠轮廓不对称,前尖突出,使得颊侧轮廓线倾斜;PC1 右侧端点出的 M^1 整个前尖外轮廓内缩,比较明显的是近中颊侧,近中轮廓线也因此显得较平直;相比之下,对应另外一侧的 M^1 前尖突出明显,原尖外轮廓内收,后尖微缩,整个齿冠轮廓非常不对称;PC2 正值端点处的 M^1 前尖微缩,后尖和次尖突出,齿冠外轮廓接近方形;而 PC2 负值端点的 M^1 颊侧外轮廓线倾斜非常明显,前尖显得较突出,远中外轮廓线和次尖的舌侧外轮廓线微收,齿冠的颊舌径明显大于近远中径。

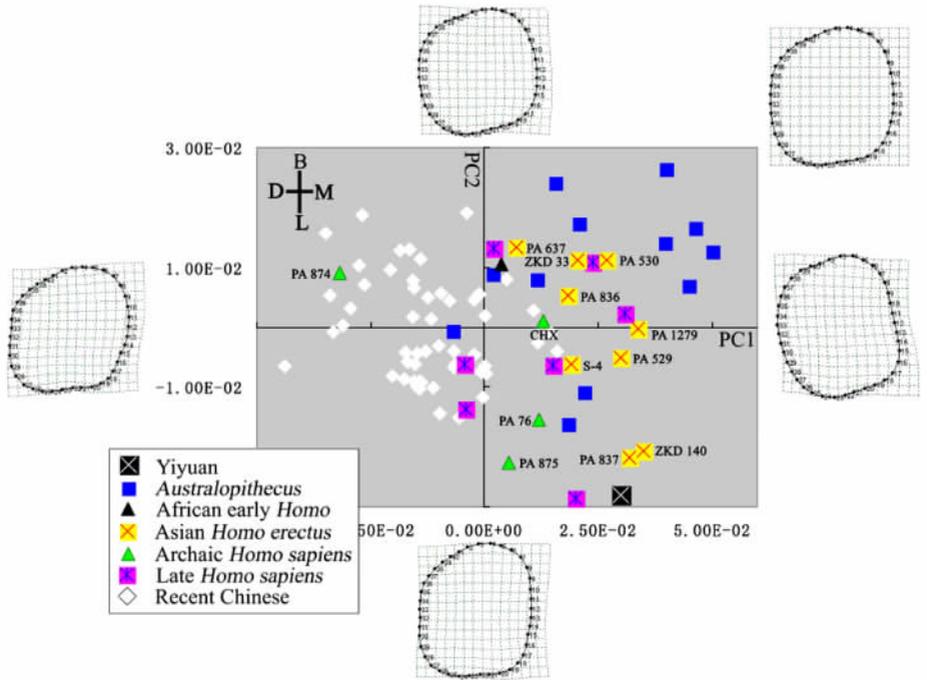


图 5 M^1 齿冠外轮廓形状参数主成分分析结果

Fig. 5 Projection of individual M^1 on PC1 and PC2

现代人和古人类的 M^1 差别明显,分布范围基本以 PC2 轴隔开;大部分南方古猿位于坐标轴的右上部分,只有三例出现在坐标轴以下;亚洲直立人基本围绕 PC1 正值轴上下分布, PA837 和 ZKD140 分布在坐标轴的右下端,其中周口店的两例标本相互之间距离较远,一例分布在了南方古猿的范围之内,另外一例在南方古猿范围之外, PA637 和 PA530 分布在南方古猿的范围之内, PA1279 和 PA529 靠坐标轴的右侧分布;早期智人组的分布范围比直立人整体分布范围靠左,其中巢县人分布在直立人和现代人的交接线上, PA76 和 PA875 的坐标轴下部分布;晚期智人的分布范围比较散乱,一部分处跟现代人接近,另外一部分与直立人,甚至南方古猿接近。沂源 M^1 分布在坐标轴的最下端,分布范围靠近 PA837 和 ZKD140。

3.5 M^1 齿冠外轮廓形状

图 6 展示了 M^1 齿冠外轮廓的几何形态测量结果,前两个主成分 PC1 和 PC2 分别解释了形状变异的 33.83% 和 8.47%。PC1 正值端点的 M^1 相对于原点的来说,齿冠近远中径增大,颊舌径缩小,颊侧外轮廓主要是在颊侧沟与齿冠基底边缘的交界处内缩,舌侧外轮廓线的内缩位置靠近远中侧,大约相当下内尖的位置;另外一侧的 M^1 齿冠比较宽阔,近远中径内收,颊舌径外突,颊侧整个看起来比较圆隆,舌侧的突出点主要集中在下内尖的舌侧部分;PC2 轴的正值端点颊侧外轮廓线突出圆隆,下次小尖突出,下内尖突出,可能由于下后尖的缩小,或者由于下内尖的相对突出所致;相比较另外一侧的 M^1 齿冠轮廓近似长方形,颊侧沟与齿冠基底边缘的交界处内缩,下次小尖外轮廓先内收,下内尖相对缩小,下后尖相对突出。

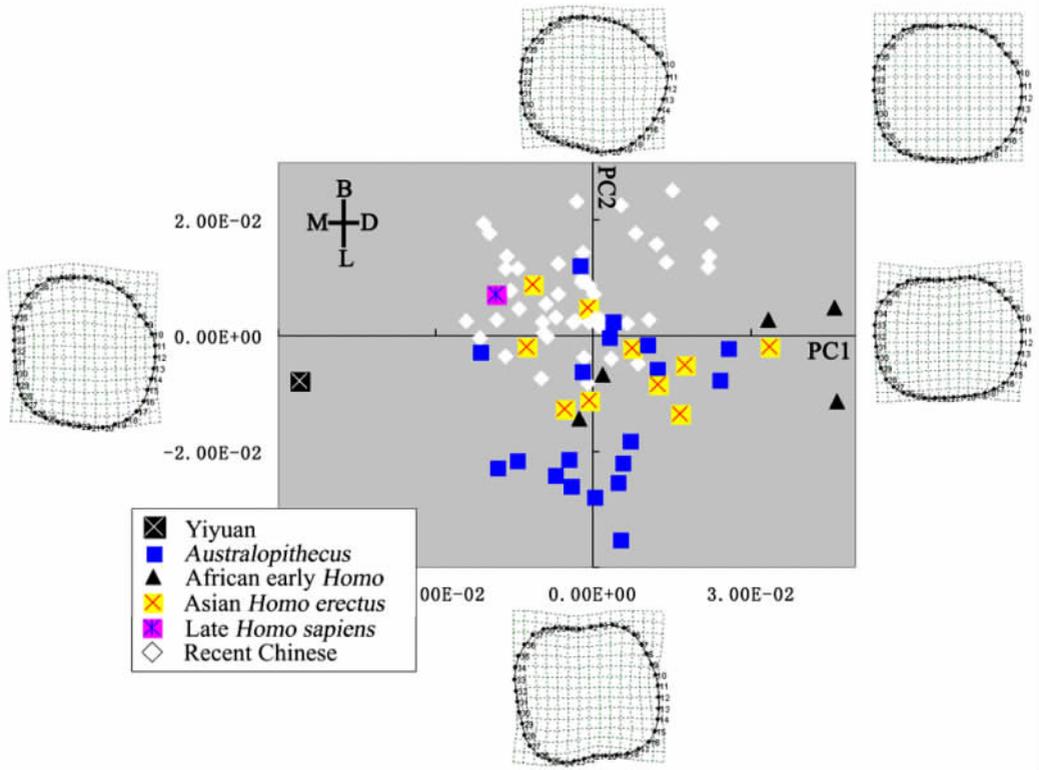


图 6 M^1 齿冠外轮廓形状参数主成分分析结果

Fig. 6 Projection of individual M^1 on PC1 and PC2

从图中可以看出,南方古猿基本上可以分为两组,一组集中分布在 PC2 负值轴的下方,主要由南方古猿阿法种组成,另外一组围绕原点分布,主要由南方古猿非洲种组成;非洲早期人属也分两组,一部分在 PC1 轴的正值端点处,另外一部分处在南方古猿非洲种分布范围的下缘;亚洲直立人的分布范围与第二组南方古猿接近,由于沂源人 M_1 与其他亚洲直立人的差别较大,在这里不再对亚洲直立人单独进行说明;本文所涉及到的一例晚期智人分布在现代人的范围之内。

4 讨论

4.1 性状演化趋势

本文主要涉及到 M^1 的前后尖比例和 P^3 、 P^4 、 M^1 和 M_1 的齿冠外轮廓形状。

P^3 的外轮廓形状经历了明显的演化变化,古人类 P^3 的 BL/MD 值较大,主要由颊侧尖齿冠基底边缘向颊侧明显外突和颊侧近远中方向上的内缩所致,近中外轮廓线相对平直,远中侧呈不对称突出或者圆隆;现代人 P^3 齿冠颊侧外轮廓向近远中方向明显突出,颊侧近远中径明显大于舌侧,颊侧尖齿冠基底边缘内收。以前研究指出^[26], P^3 几何形状的一个主要变异是颊侧尖齿冠基底边缘与颊侧尖最高点的距离在个体之间存在明显的差异,因此可能是一个进化上比较活跃的区域,本文的 P^3 外轮廓形状分析也证实了这一点(图 7)。由于颊侧尖齿冠基底边缘向颊侧的外突, Polygon(颊舌尖最高点、前凹点和后凹点四点连接形成的区域)相对于齿冠外轮廓基底面积在古人类中较小,体现了一种进化上的原始特征,以前对 P^3 的研究也发现 Polygon 相对面积增大是一种进化趋势^[27]。

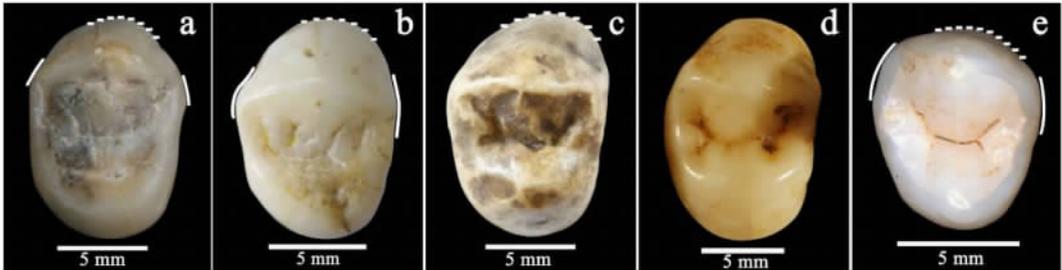


图 7 P^3 形态特征对比(a: Sh. y. 003; b: PA 67; c: ZKD 19; d: STW 252a; e: 现代中国人; 实线: 示颊侧向近远中的突出; 虚线: 示颊侧尖向颊侧的突出程度)

Fig. 7 Morphological comparison of P^3 s(a: Sh. y. 003; b: PA 67; c: ZKD 19; d: STW 252a; e: recent Chinese; solid line: to indicate the extent to which buccal outline expands mesially and distally; dashed line: to indicate the extent to which paracone protrudes buccally)

古人类 P^4 齿冠外轮廓颊侧近远中部分内收,部分标本舌侧在近远中方向上相对颊侧轮廓突出,颊侧尖齿冠基底边缘向颊侧突出,近中线平直,远中线圆隆,呈蚕豆形。现代人 P^4 颊侧外轮廓向近远中方向突出,但是突出没有 P^3 那么明显,部分 P^4 的远中舌侧线比近中舌侧线长,使得整个舌侧看起来靠近近中侧,这种情况在古人类中普遍存在,部分标本的颊侧也出现此现象,但有些古人类的 P^4 颊侧尖齿冠基底边缘向颊侧最突出点还是位于中央位置。值得注意的是,古人类与现代人的 P^4 没有 P^3 区分明显,周口店直立人和巢县早期智人

与现代人的分布范围有重叠,此外,晚期智人的 P^4 分布点甚至接近于南方古猿的分布范围,提示 P^3 在人类不同种属的区分上比 P^4 更加有意义。

本文除了分析 M^1 的齿冠外轮廓形状外,还涉及到了其前后尖的比例大小问题。以前研究^[4]发现 M^1 的前后尖比例随着人类演化而逐渐增大,本文的数据结果也证实了这一点。造成这种演化变化的可能原因有以下两点,一是现代人的前尖相对突出,这一点从 M^1 外轮廓的几何形态测量结果可以看出;另一点可能由南方古猿以及较早古人类 M^1 的近中沟比较靠近颊侧所致,这一点大致可以从 M^1 的中央凹的位置看出(图8)。齿冠外轮廓形状方面,古人类的 M^1 外轮廓整体看起来较对称,近中外轮廓线平直,而现代人的 M^1 齿冠外轮廓是不对称的,主要由于前尖相对于后尖突出,使得颊侧外轮廓线倾斜,原尖后缩。

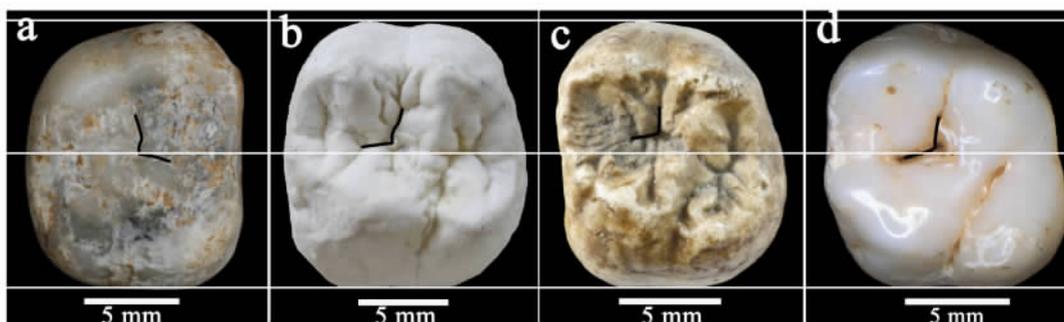


图8 M^1 形态特征对比(a: Sh. y. 008; b: LH-3h; c: ZKD 140; d: 现代中国人
齿冠中央黑线:示中央凹的位置;白线:示中央凹位置对比)

Fig. 8 Morphological comparison of M^1 s (a: Sh. y. 008; b: LH-3h; c: ZKD 140; d: recent Chinese; solid black line in the middle of the crown: to indicate the orientation of buccal and mesial groove; parallel white line: to indicate the comparison of central fovea location)

相对于古人类来说,部分现代人的 M_1 齿冠颊侧基底边缘圆隆,而古人类此处较平,并在颊侧沟与齿冠基底边缘的交界处有凹陷。此外,现代人 M_1 的下次小尖向远中侧突出较明显,下内尖也相对突出,后者可能是由下后尖内收所致,具体原因可通过测量齿尖相对面积和齿沟排列位置来探讨。本文用到的古人类和现代人 M_1 除南方古猿阿法种外,其他重叠区域较大,表明 M_1 在种属划分上起到的作用有限。

4.2 沂源人形态特征

沂源人共发现七颗牙齿,由于犬齿齿冠基底边缘形状受到磨损影响较大,且缺乏相应的中国直立人和中国早期智人的对比材料,故本文只对其余六枚牙齿进行研究。

吕遵谔等^[1]指出,两枚 P^3 属于同一个体,这在本文研究中也得到了证实,两枚 P^3 齿冠 BL/MD 值比现代人大,颊侧尖齿冠基底边缘向颊侧的突出程度也比现代人明显,且最突出点靠近近中侧,颊侧向近远中突出,舌侧尖齿冠基底边缘向舌侧的最突出点也靠近近中侧,整个轮廓近似蚕豆形。两枚 P^4 分属不同个体,其中 Sh. y. 007 分布在现代人的边缘,显示其比较进步,颊侧尖齿冠基底边缘向颊侧的最突出点靠近近中,远中舌侧线长于近中舌侧线,使得原尖向舌侧的最突出点也移向近中,颊侧尖的最突出点位于中央,舌侧尖齿冠基底边缘向舌侧的最突出点

比 Sh. y. 007 更靠近近中侧,颊侧尖没有表现出向近远中方向明显的突出,最大 BL 与舌侧尖的基本保持一致,整个齿冠轮廓 BL 较 MD 大很多。

M¹ 前尖相对于后尖向颊侧突出明显,使得颊侧外轮廓线倾斜^[1],齿尖相对面积计算结果显示沂源人的 M¹ 处在现代人和晚期智人的分布范围内,代表了其较进化的一方面;齿冠外轮廓的近中线比较平直,远中面圆隆,次尖缩小,表现在次尖外轮廓内收,这一点区别于现代人。M₁ 齿冠颊侧外轮廓较圆隆,未见颊侧沟与颊侧齿冠基底边缘交界处的凹陷,这种特征与部分现代人接近,而在古人类中较少存在;下内尖相对突出,这一特性在部分现代人中表现突出,而古人类的下内尖相对下后尖内收。此外,沂源人上下 M₁ 的 BL-MD 值非常大^[1],几乎超过了本文所用到的对应的所有古人类和现代人标本,这一点从沂源人牙齿在图 5 和图 6 的分布点可以看出。成因可能有两条,一是由齿冠邻接面磨损所造成,但是 M¹ 近中邻接面磨损较轻,远中面基本没有磨损,而 M₁ 近远中邻接面虽然磨损较严重,但按照齿冠外轮廓走向复原后的 BL/MD 仍然非常大,那么最合理的解释是另外一种可能,大的 BL 在进化上具有重要意义,因为这种形状 of 牙齿比较粗壮,更加适合咀嚼坚硬的食物。

4.3 与直立人和早期智人对比

亚洲直立人和早期智人的 P³ 形状具有很多相似,整个外轮廓近似蚕豆形,近中线平直,远中线圆隆,颊侧向近远中方向的突出程度没有晚期智人和现代人明显,颊侧尖齿冠基底边缘向颊侧明显突出,表示其 Polygon 的相对面积较小。其中,建始人和 ZKD19 颊侧向近远中方向稍突出,前者程度小;浙川 PA524 颊侧尖和舌侧尖的 BL 基本一致;周口店 PA67 比较特殊,颊侧向近远中方向的突出程度不同,远中侧较明显,近中线较平直;长阳人 P³ 和 S-4 的颊侧向近远中方向稍突;巢县人 P³ 颊侧向远中的突出程度稍小于 PA67,但高于其他亚洲直立人;桐梓人被定为早期智人,甚至是直立人^[2,28],但其齿冠外轮廓形状却处于现代人的分布范围之内,主要由于其颊侧向近远中方向的突出程度已经达到了现代人水平。沂源 P³ 比建始、S-4、PA524、长阳颊侧外轮廓更加向近远中方向突出,PA67 颊侧虽然较舌侧宽出许多,但主要由远中颊侧突出所致,而沂源的 P³ 颊侧两个方向基本均衡突出;S-4、PA524、长阳、巢县、PA67 以及 ZKD19 颊侧尖齿冠基底边缘向颊侧的突出程度明显大于沂源 P³ (图 7),相应的 Polygon 的相对面积可能小于沂源,鉴于小的 Polygon 是一种原始特征^[27],沂源人的 P³ 齿冠轮廓形状比本文用到的其他亚洲直立人和早期智人更加接近于现代人。

周口店 P⁴ 外轮廓形状变异较大,ZKD25、28 分布在现代人的边缘,颊侧向近远中方向突出,其中以远中方向最明显,使得颊侧尖的最突出点靠近近中,原尖齿冠基底边缘向颊侧的最突出点也靠近近中;ZKD105 和 PA68 颊舌侧的 MD 基本一致,其中 ZKD 的 BL 较大,近似蚕豆形,这两颗牙齿比前两颗远离现代人的分布范围,显示其形状稍原始一些。S-4 颊侧的突出程度不明显,原尖向舌侧的最突出点靠近近中;S-45 比 S-4 靠近南方古猿的分布范围,主要由前者舌侧的近远中径扩大所致。巢县 P⁴ 的颊侧向近远中方向微凸,比 ZKD105 靠近现代人,但比 ZKD25、28 稍远离现代人。沂源的两枚 P⁴ 相互之间差别很大,Sh. y. 007 与 ZKD25、28 相似,形状比较进化,颊侧的远中部突出,颊侧尖向颊侧的最突出点和原尖向舌侧最突出点都靠近近中;Sh. y. 071 与 ZKD105 接近,BL 较大,颊侧没有明显的向近远中突出,颊侧尖齿冠基底边缘向颊侧的最突出点位于中央,原尖齿冠基底边缘向舌侧的最突出点靠近舌侧,但是两颗牙齿都不及 PA68 更靠近南方古猿。现在发现的中国古人类 P⁴ 中,最原始的一颗应该是郟县的 PA634,它比其他中国古人类更加靠近南方古猿,主要由其原尖相

对肥大所致,这种肥大的原尖普遍存在于南方古猿非洲种的 P^4 中。

从齿冠外轮廓来看,ZKD33、PA637、PA530 分布在南方古猿范围内,显示他们是比较原始的,颊侧外轮廓线倾斜不显著,这一点与前后尖的齿尖相对面积比例可以看出;PA836 的颊侧外轮廓的倾斜程度较前几枚 M^1 增大;PA1279 的 BL 较大,S-4 和 PA529 颊侧外轮廓的倾斜程度在上述基础上增大;巢县 M^1 位于现代人的边缘,颊侧外轮廓的倾斜程度接近现代人,但前后尖相对大小显示巢县 M^1 还是比较原始的;PA76、PA875BL 也较大,这种普遍存在于中国更新世古人类的较大的 BL/MD 现象是否代表了一定的进化意义,有待考证。此外,桐梓 PA874 同其 P^3 一样,分布在现代人的范围内,桐梓人的进化地位值得进一步探讨。从前后尖的比例大小以及齿冠外轮廓形状来看,沂源 M^1 没有 ZKD33、PA637、PA530 原始,主要表现在沂源 M^1 的前尖相对突出,颊侧外轮廓线倾斜程度较大;与 ZKD140' 以及 PA837 很接近,但 ZKD140' 的前后尖比例大小显示其比沂源人原始的一面;此外,从这一点上没有看出沂源人比中国早期智人原始的一面。

本文所用到的 M_1 样本组中缺少中国早期智人,而亚洲直立人基本围绕坐标轴的原点分布,所以将对亚洲直立人做整体讨论。亚洲直立人 M_1 的 BL 基本小于 MD,颊侧外轮廓线显示出颊侧沟与颊侧齿冠基底边缘交界处的凹陷,下后尖相对突出,而沂源 M_1 颊侧齿冠外轮廓圆隆,下后尖相对内缩,通过对比古人类和现代人,沂源 M_1 所表现出来的这两点都属于进步性状。

5 总结

本文研究发现:沂源人保留了一些原始特性,主要包括上前臼齿近似蚕豆形的齿冠外轮廓以及 M^1 平直的近中齿冠轮廓线。同时表现出更多的进步特征,包括 P^3 颊侧向近远中方向的突出比其他亚洲直立人和中国早期智人更接近于现代人,颊侧尖向颊侧的突出程度减小; P^4 (Sh. y. 007) 颊侧向近远中方向突出程度方式接近于现代人; M^1 前后尖比例增大,颊侧外轮廓也因此显得非常倾斜; M_1 颊侧圆隆,下后尖的相对缩小。此外还表现出极大 BL 这一特殊性状。从进化角度考虑,沂源人上下颌可能显得比较粗壮,适合咀嚼粗糙坚硬的食物。以前的研究提到,直立人和早期智人的主要差别在于头骨^[29]。本文研究显示,涉及到的几颗牙齿外轮廓形状在中国直立人和早期智人中有很大范围重叠,表明中国直立人和早期智人在牙齿外轮廓形状方面差别不大。以前的研究显示,沂源人与周口店直立人接近,可以划分到周口店一组中。本文研究显示,尽管沂源人表现出与周口店标本许多相似的特征,尤其是 P^4 ,沂源人都可以在周口店出土的标本中找到对应的,但两者的差异更大,比如说周口店 P^3 颊侧尖基底轮廓向近远中方向的不对称突出,颊侧尖向颊侧的突出程度较大, M^1 前尖相对后尖较小, M_1 颊侧外轮廓线的凹陷以及相对缩小的下内尖。中国直立人中可以分出比较原始的一组,主要包括郧县及周口店底层出土的标本。与这些标本相比,沂源人是比较进步的,而与早期智人相比,沂源人并没有表现出更加原始的一面。

致谢:感谢南非 Witwatersrand 大学 Clarke 教授为本文提供南方古猿对比标本。

参考文献:

- [1] 吕遵涛, 黄蕴平, 李平生, 等. 山东沂源猿人化石 [J]. 人类学学报, 1989, 8(4): 301-313.
- [2] 吴新智, 黄慰文, 祁国琴. 中国古人类遗址 [M]. 上海: 上海科技教育出版社, 1999: 60-61.
- [3] Bailey SE. A morphometric analysis of maxillary molar crowns of Middle-Late Pleistocene hominins [J]. J Hum Evol, 2004, 47: 183-198.
- [4] Quam R, Bailey S, Wood B. Evolution of M¹ size and cusp proportions in the genus *Homo* [J]. Journal of Anatomy, 2009, 214: 655-670.
- [5] Slice DE. Geometric morphometrics [J]. Annual Review of Anthropology, 2007, 36: 261-281.
- [6] Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'Revolution' [J]. Italian Journal of Zoology, 2004, 71: 5-16.
- [7] Gómez-Robles A, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, et al. Geometric morphometric analysis of the crown morphology of the lower first premolar of hominins, with special attention to Pleistocene *Homo* [J]. J Hum Evol, 2008, 55: 627-638.
- [8] Martínón-Torres M, Bastir M, Bermúdez de Castro JM, et al. Hominin lower second Premolar morphology: evolutionary inferences through geometric morphometric analysis [J]. J Hum Evol, 2006, 50: 523-533.
- [9] Trinkaus E. Bilateral asymmetry of human skeletal nonmetric traits [J]. Am J Phys Anthropol, 1978, 49: 315-318.
- [10] Scott GR, Turner II, CG. The Anthropology of Modern Human Teeth: Dental Morphology and its Variation in Recent Human Populations [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- [11] Bailey SE, Lynch JM. Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neandertals and anatomically modern humans [J]. Am J of Phys Anthropol, 2005, 126(3): 268-277.
- [12] Wood BA, Uytterschaut H. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominins. III. Mandibular premolar crowns [J]. J Anat, 1987, 154: 121-156.
- [13] Wood BA, Uytterschaut H. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominins. III. Mandibular premolar crowns [J]. J Anat, 1987, 154: 121-156.
- [14] Sheets HD. Imp, integrated morphometric package. 2001, <http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>.
- [15] Rohlf FJ. TpsDig. Ecology and Evolution, SUNY. Stony Brook, New York. 1998, <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- [16] Rohlf FJ. TpsRelw. Ecology and Evolution, SUNY. Stony Brook, New York. 1998, <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- [17] Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, et al. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer [M]. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004.
- [18] Bookstein FL. Applying landmark methods to biological outline data. In: Mardia KV, Gill CA, Dryden IL (Eds.). Image Fusion and Shape Variability Techniques [M]. Leeds: Leeds University Press, 1996b.
- [19] Bookstein FL. Morphometric Tools for Landmark Data [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- [20] Bookstein FL. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape [J]. Med Image Anal, 1997, 1: 225-243.
- [21] Sheets HD, Keonho K, Mitchell CE. 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.
- [22] Bookstein FL, Schafer K, Prossinger H, et al. Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis [J]. Anat Rec New Anat, 1999, 257: 217-224.
- [23] Sampson PD, Bookstein FL, Sheehan H, et al. Eigenshape analysis of left ventricular outlines from contrast ventriculograms [A]. In: Marcus LF, Corti M, Loy A, et al. (Eds.). Advances in Morphometrics. Plenum, New York, 1996, 131-152.
- [24] Rohlf FJ, Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks [J]. Syst Zool, 1990, 39: 40-59.

- 1990, 39: 40-59.
- [25] Frieß M. An application of the relative warps analysis to problems in human paleontology—with notes on raw data quality [J]. *Image Anal Stereol*, 22: 63-72.
- [26] 邢松, 周蜜, 刘武. 中国人牙齿形态测量分析——近代人群上、下颌前臼齿齿冠轮廓形状及其变异. *人类学学报*, (待刊).
- [27] Liu Wu, Ron Clarke, Xing Song. Geometric morphometric analysis of the early Pleistocene hominin teeth from Jianshi, Hubei Province, China. *Science in China, D: Earth Science*, (In press).
- [28] 吴茂霖. 贵州省首次发现的猿人化石. *贵阳师院学报(社会科学版)*, 1985, 42(1): 16-24.
- [29] Antón SC. Natural history of *Homo erectus*. *Yearbook of Physical Anthropology*, 2003, 46: 126-170.

Geometric and Morphometric Analysis of Middle Pleistocene Hominin Teeth from Yiyuan, Shandong Province

SUN Cheng-kai^{1 2}, ZHOU Mi³, XING Song^{1 4}

(1. Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Institute of Vertebrate Paleontology
and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044;

2. Shandong Museum, Jinan 250014;

3. Institute of Archeology and Cultural Relics of Hubei Province, Wuhan 430077;

4. Graduate university of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049)

Abstract: Morphometric analysis of the crowns of six teeth from the Yiyuan site were compared with those of *Homo erectus*, archaic and late *Homo sapiens* from Asia, *Australopithecus*, African early *Homo* and recent Chinese. The present study shows that the Yiyuan teeth retain some primitive traits, including their trapezoidal outline shapes of the upper premolars and the straight mesial outline of the first upper molar. Other features are apomorphic, as manifested in the extent to which outline of P³ buccal cusp expands mesially and distally, the outline shape of the P4, which is close to that of the recent Chinese, the relatively large paracone size compared to the metacone in M¹, and the roundness of the buccal outline and relatively restricted metaconid of M¹. Fossil teeth of early and middle Pleistocene Chinese exhibit many similarities to each other, with no obvious differences being shown, therefore Chinese *Homo erectus* and archaic *Homo sapiens* could be treated as a sample group. The teeth from Yiyuan could also be placed in this group, however these teeth are quite “evolved” compared with other sample members. It is noteworthy that M¹ and M₁ have a very large value of BL/MD, which surpasses each of corresponding specimens used in present study and may be meaningful in interpreting evolutionary progress.

Key words: Morphometric analysis; Yiyuan; dental shape; *Homo erectus*; archaic *Homo sapiens*