

中国直立人牙齿特征变异及其演化意义

刘武, 邢松, 张银运

中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044

摘要: 以往研究发现, 中国直立人化石呈现较大的形态变异。对于这种变异程度及造成变异的原因, 在古人类学界有不同的认识。有学者提出在直立人阶段, 中国古人类已经呈现明显的区域性差异, 但也有人认为这些差异似乎没有规律性。近年, 本文作者采用不同方法对若干地点的中国直立人牙齿特征及其变异进行了系列研究, 取得了一些新的发现和认识。本文在回顾总结这些研究的基础上, 结合对其他一些地点中国直立人牙齿特征的观测对比, 对中国直立人牙齿特征表现特点及变异作了进一步的分析。本研究发现, 中国直立人牙齿特征具有较大的变异范围。这些变异似可分为两种主要类型, 元谋、建始、郧县梅铺、和县牙齿呈现出较多的原始特点, 代表一种原始类型; 周口店、沂源等地点的标本特征相对进步, 表现出更多的典型直立人特征。其他一些地点的直立人化石呈现出混合或中间状态。值得注意的是部分呈现出原始牙齿特征类型的中国直立人的生存年代相对较晚, 其牙齿特征的原始性与生存时代不具有对应关系。作者认为中国直立人牙齿特征类型反映了更新世早期和中期不同直立人群的演化状态。原始类型牙齿特征的形成不仅与演化时序性和地理分布有关, 还在一定程度上反映了一些中国直立人群的演化隔离。

关键词: 中国直立人; 牙齿特征; 变异; 原始特征

中图法分类号: Q981; Q983^{+.8}; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2015)04-0425-17

Dental Morphological Variation and Evolutionary Implications of *Homo erectus* in China

LIU Wu, XING Song, ZHANG Yinyun

Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100044

Abstract: Previous studies indicate that Chinese *Homo erectus* fossils have wide morphological variations, with no-agreed to cause. Some colleagues propose that hominins in China already exhibited pronounced regional morphological differences during the period of *Homo erectus*.

收稿日期: 2015-02-06; 定稿日期: 2015-04-20

基金项目: 国家自然科学基金(41272034, 41302016)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA05130101)资助

作者简介: 刘武, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所研究员, Email: liuwu@ivpp.ac.cn

Citation: Liu W, Xing S, Zhang YY. Dental Morphological Variation and Evolutionary Implications of *Homo erectus* in China[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2015, 34(4): 425-441

However, there is other opinion arguing that there is no regular pattern for these variations. Recently, the present authors conducted research on dental morphological variations of Chinese *Homo erectus* using various methods. Our studies achieved some new discoveries and understanding. From this work, we propose that dental morphological variations of Chinese *Homo erectus* can be divided into two types. The teeth of Yuanmou, Jianshi, Yunxian Meipu, Hexian exhibit more primitive features and thus represent a primitive type. More derived features are identified in specimens from Zhoukoudian and Yiyuan showing more typical morphological patterns of *Homo erectus*. Some other Chinese *Homo erectus* teeth display mixed or intermediate variation status. It is noteworthy that the chronological ages of some Chinese *Homo erectus* that have primitive features are relative late and their primitive dental patterns do not fit with their expected chronological ages. The authors believe that dental morphological types of Chinese *Homo erectus* revealed by the present study reflect an evolutionary situation of different Chinese *Homo erectus* populations in Early and Middle Pleistocene. The formation of primitive dental pattern is not only related to the chronological sequence and geographical distributions of some *Homo erectus* groups, but also reflects isolation of some Chinese *Homo erectus* populations.

Key words: *Homo erectus*; China; Dental traits; Variations; Primitive features

1 引言

自上世纪 20 年代初在北京周口店发现直立人化石以来，迄今已经在中国 10 余处地点发现了更新世早期和中期的人类化石，其中包括与周口店时代接近或略晚的蓝田陈家窝子、和县、沂源、汤山；以及时代可能早些的元谋、蓝田公王岭、建始龙骨洞、郧县梅铺、郧县曲远河口。此外还有时代不十分确定的白龙洞、南召、洛南、淅川等地点的牙齿化石。古人类学界一般将这些化石归入直立人，认为直立人在中国的生存时间跨越了从接近 200 万年前的更新世早期，一直到大约 20 万年前的中更新世晚期^[1-2]。早期对中国直立人化石的研究侧重对具体地点化石材料的形态描述，一些研究也注意到不同地点之间直立人化石在形态上的差别，但一般将这些差别归结为生存年代不同或地理变异所致。近 20 年来，在非洲和亚洲的多处地点新发现了一批直立人化石，在欧洲也发现了可能与直立人关系密切的更新世早期人类化石（如先驱人），同时对一些直立人的年代进行了重新测定，古人类学界对直立人出现后在欧亚地区的演化有了更为全面的理解^[3-6]。国内古人类学界对中国直立人化石特征的变异及不同地点之间直立人化石形态的差别也开展了多方面的研究。这些研究对中国直立人化石特征的内部变异取得了一些新的发现，积累了大量数据，但对一些具体特征的表现特点、差别程度及其在演化上的意义仍存在不同的理解^[7-12]。张银运等根据对南京直立人头骨与周口店直立人头骨的形态比较，发现南京头骨与周口店头骨相同的特征几乎全是直立人共有的形态特征。南京头骨不同于周口店头骨的诸特征，如浅的眶上圆枕上沟、较短宽的面部、特宽的鼻型和接近低眶的眶型等，提示中国人群南北两大类型的形态差别可能早在更新世中期已显出端倪^[8]。对南京直立人 1 号头骨与印尼 Sangiran 17 头骨和周口店 11 号面颅形态比较发现：南京直立人面颅兼具周口店直立人 11

号头骨的和印尼直立人 Sangiran 17 头骨的形态。南京 1 号头骨与周口店 11 号头骨有许多共同的形态: 较小的面颅尺寸、眶下区呈扁平状、较扁平的上部颜面、眶上圆枕较纤细、中眶型的眼眶、发育有颧切迹、上颌骨颧突基部位置较高等。南京 1 号头骨的面颅在另外一些方面显示出与 Sangiran 17 头骨的形态上相近: 阔上面型的面型、眶上圆枕内侧部比外侧部稍靠前、眶上圆枕下缘略呈平直状、鼻梁发育有中矢锐嵴、鼻梁横向呈峰状拱起、颧骨下缘外展、颧结节相对位置稍偏外侧、颧骨较高 ^[9]。与南京直立人地理位置接近的和县直立人头骨同样呈现兼有周口店直立人和印尼直立人的特征 ^[10-11]。南京直立人及和县直立人在形态上和地理上都居于周口店与爪哇中间的地位, 提示了某些形态特征的梯度变异现象 (Climal variation), 这种梯度变异的形成或是由于自然选择, 或是由于人群间的基因交流所致。一些学者对于上述对中国直立人化石形态特征变异的解释有不同的看法。吴新智和尚虹对中国直立人化石形态变异进行了全面的分析 ^[12], 对中国直立人化石的共同特征、中更新世和早更新世中国直立人形态变异进行了归纳和对比。这项研究发现, 在中更新世, 无论从头骨或下颌骨来看, 似乎还没有足够的证据表明中国直立人已经像现代和新石器时代那样分成华南和华北两大群体, 各地人群之间的差异没有明显的分布规律。早更新世的蓝田公王岭及郧县曲远河口头骨呈现出的原始特征可能是由于时代上的差异或是另有其它原因。中国直立人头骨形态有明显的历时性变化, 但是有的特征的变化在不同地点的人群间不是同步发展的。对周口店、南京汤山、和县直立人颅内模的研究发现中国直立人脑形态特征也呈现出较明显的变异 ^[13-16]。对周口店直立人 6 件颅内模的研究显示它们呈现出较多的共同特征, 但仍有一些差别, 最年轻的周口店 V 号脑模具有较为进步的特征, 表现在顶叶圆隆程度增加, 额叶和枕叶较宽。南京 1 号具有印度尼西亚、非洲及亚洲其他地区直立人共同的一些形态特征, 脑量较小、额叶窄而扁平、顶叶短而隆起程度小、小脑低矮内收、脑较低等。但同时, 南京 1 号又显示出其他直立人不具有的独特特征, 表现为脑前上部中央的额上回特别发达; 大脑皮层的额上回可能与人类的智力和精神活动相关。同周口店、和县直立人相比, 南京 1 号脑后部与视觉相关的枕部外突不明显; 明显后突的枕叶与发达的视觉是一种原始特征。

近年, 高精度 CT、三维激光扫描、几何形态测量等研究手段广泛用于古人类化石研究, 使得提取了比以往更为详实的化石形态信息成为可能。在迄今发现的中国直立人化石中, 牙齿标本占有相当大的比例, 几乎所有地点都发现有牙齿化石。2009 年以来, 本文作者围绕中国直立人牙齿特征变异及其在演化上的意义, 采用传统形态观测及一些新的研究手段对周口店、和县、沂源、建始、华龙洞等地点的中国直立人牙齿特征进行了细致的研究。这些研究取得了一些新的发现和认识。本文将对这些研究的主要发现和认识进行综述分析, 同时对另外一些重要的中国直立人牙齿化石标本或资料进行观测分析。基于这些研究资料, 作者将围绕中国直立人牙齿特征变异及其在演化上的意义进行探讨。

2 材料与方法

2.1 研究材料

在迄今发现的中国直立人化石中，有 16 处地点含有牙齿化石：白龙洞、和县、建始龙骨洞、华龙洞、蓝田陈家窝子、蓝田公王岭、洛南、么会洞、庙后山、南召、淅川、沂源、郧县梅铺、郧县曲远河口、元谋、周口店第一地点。在这些直立人牙齿化石中，白龙洞、南召、洛南三处地点的标本尚未经过详细的研究，正式发表的资料十分有限，且目前标本不能用于本文研究，故未包含在本文研究材料中。除去上述 3 处地点的标本后，一共有 13 处地点的牙齿材料或相关数据资料将用于本文研究（表 1）。由于乳齿数量过少，也未包括在本文研究中。根据现有的动物群和年代测定资料，这 13 处地点的牙齿材料可以分为两个时代组。元谋、蓝田公王岭、建始、郧县梅铺、郧县曲远河口、么会洞 6 处地点的时代在更新世早期；周口店第一地点、蓝田陈家窝子、沂源、和县、华龙洞、庙后山 6 处地点的时代为更新世中期。淅川牙齿的时代难以确定。

为对比分析，本文将使用部分非洲（南方古猿、早期人属和直立人）、欧洲（更新世早期和中期人类）、西亚（Dmanisi）以及东亚（印度尼西亚直立人及中国古老型智人）牙齿标本或已经发表的数据。

2.2 研究方法

在发现有牙齿化石的中国直立人地点中，周口店第一地点出土的牙齿数量最多，因而提供的牙齿形态信息最为丰富。多年来，魏敦瑞对周口店直立人牙齿研究建立和使用的牙齿特征定义标准已为古人类学界广泛采用。周口店直立人牙齿特征也被作为典型直立人的牙齿特征。鉴于此，本文对牙齿特征的描述和对比主要参考魏敦瑞研究周口店直立人专著使用的特征定义标准^[17]，同时也参考了近年的一些相关研究^[18-19]。

3 结果

3.1 周口店直立人牙齿研究进展

周口店直立人牙齿绝大部分发现于 1937 年之前，步达生和魏敦瑞分别对这些牙齿进行了细致的研究^[17,20]。周口店第一地点古人类化石发现于 3-11 层。尽管学术界对各层的年代测定数据有争议，但一般认为古人类在周口店生存了大约 30 万年，代表着一个直立人群体。魏敦瑞曾指出第一地点上部堆积发现的标本与下部堆积发现的并无形态上的明显差别，即使有差别，是由于性别差异所导致^[21]。张银运也对第一地点人类牙齿尺寸的时序性变化做过分析^[22]。但由于当时可供对比的古人类化石材料较少，采用的研究方法是传统形态描述和简单线性测量，提供的形态信息有限，还无法深入研究周口店直立人牙齿形态变异。如前述，近 20 年来在非洲、亚洲和欧洲的多处地点发现了直立人化石，其中包括数量丰富的牙齿，一些新的研究方法和手段被用于对古人类化石的研究。已经开展的研究积累了大量的直立人牙齿特征数据，并对直立人演化与变异有了更为深入的理解。这

表1 用于本文分析的中国直立人牙齿化石
Tab.1 Teeth of Chinese *Homo erectus* used in the present study

化石地点	时代/年代	牙齿化石
元谋	早更新世晚期。根据古地磁测定将元谋人的年代为170万年前	2枚单个牙齿，分别是左侧和右侧上颌中门齿
建始龙骨洞	对龙骨洞1970年发掘发现的动物群组成的分析认为动物群的时代是早更新世晚期。近年对龙骨洞动物群分析认为动物群时代为早更新世早期。以此为年代框架进行的古地磁分析表明化石产出层位的年代可能在180-242万年前之间。	上世纪60-70年代发现4枚牙齿，分别为右侧下颌第一白齿、左侧下颌第二白齿、右侧下颌第二白齿、右侧下颌第三白齿。 2000年发现的3枚牙齿，分别为右侧下颌第一白齿、右侧上颌第三前白齿、左侧上颌第一白齿
蓝田公王岭	与人类化石伴生的哺乳动物化石时代为早更新世晚期。采用古地磁方法对公王岭人类化石层位的测定获得的数据为115万年前。最新对公王岭化石层进行的古地磁测定获得的数据为163万年前。	3枚牙齿，分别为附连在上颌骨上的右侧第二白齿和第三白齿，以及单个左侧上颌第二白齿
郧县梅铺	发现的动物化石中包括第三纪的残存种类嵌齿象，也有更新世初期的桑氏鬣狗，似乎表明动物群比较古老，可能比周口店直立人时代要早。对这个遗址尚未做过年代测定。	4枚牙齿，分别为左侧上颌中门齿、左侧下颌侧门齿、左侧上颌第四前白齿、左侧上颌第一白齿
郧县曲远河口	根据对动物群组成的分析，其时代稍晚于建始巨猿洞和蓝田公王岭，大约在中更新世早期。古地磁测定显示人类化石所在的第三层年代大约在83-87万年前。电子自旋共振(ESR)测得的年代为58.1万年前。	编号为EV9001的头骨16枚上颌牙齿全部在位，但所有牙齿齿冠受到不同程度破损，其中右侧第二和第三白齿齿冠全部断失。编号为EV9002的头骨齿弓完整，两侧中门齿和左侧犬齿缺失。所有保存的牙齿齿冠表面都有破裂。
么会洞	更新世早期	2枚牙齿，分别为右侧下颌第二白齿和左侧上颌第一或第二白齿
周口店第一地点	目前认为周口店第一地点动物群的时代为更新世中期。采用不同年代测定方法获得的数据差别较大，但一般认为，出产人类化石的上部地层的年代在20-30万年前，下部地层的年代不早于60万年前，最早和最晚古人类生存时间相差约30万年。最近，采用铝铍埋藏方法对周口店第一地点7-10层石英样品的年龄测定结果为距今77万年。	在周口店第一地点一共发现158枚直立人牙齿，目前尚存10枚。
蓝田陈家窝子	根据对地层和动物群组成的分析，其时代为更新世中期。对陈家窝子出产人类化石的层位进行的古地磁测定获得的年代数据为距今65万年。	在蓝田陈家窝子发现的直立人下颌骨牙齿全部原位保存，但左侧犬齿到第一白齿齿冠在发掘过程中破损，右侧第三前白齿生前脱落。两侧第三白齿缺失。
淅川		13枚单个牙齿，分别为：左侧下颌犬齿、左侧上颌第四前白齿、右侧上颌第四前白齿、左侧下颌第三前白齿、右侧下颌第三前白齿、左侧下颌第四前白齿、右侧上颌第一或第二白齿、右侧上颌第一或第二白齿、右侧下颌第一或第二白齿、左侧下颌第一或第二白齿、左侧下颌第二白齿、右侧下颌第二乳白齿、左侧下颌第三白齿
沂源	与沂源人类化石伴生的动物群组成与周口店动物群十分相似，属于中更新世，大致相当于周口店第一地点4-5层。采用ESR和铀系法对动物牙齿进行的年代测定获得的数据为35-50万年前。	7枚单个牙齿，分别为：右侧上颌第三前白齿、左侧上颌第三前白齿、左侧上颌第四前白齿、左侧上颌第四前白齿、右侧上颌第二白齿、右侧下颌犬齿、右侧下颌第二白齿

续表 1 用于本文分析的中国直立人牙齿化石

Tab.1 Teeth of Chinese *Homo erectus* used in the present study (Continued)

化石地点	时代/年代	牙齿化石
和县	地层和动物群对比显示和县人类化石的地质时代相当于周口店第一地点上部堆积（大约在第五层）。采用热释光、铀系和ESR方法进行的年代测定获得的人类化石的年代范围在41.2-15万年前。最近一次采用铀系和ESR混合方法进行的年代测定显示人类化石的年代在41.2万年前。	10枚单个牙齿：右侧上颌第三前臼齿、左侧上颌第二白齿、左侧下颌第二白齿、左侧下颌第三白齿、右侧上颌中门齿、左侧上颌第一白齿、右侧上颌第二白齿、左侧下颌第二白齿、左侧下颌第三白齿、左侧上颌第三前臼齿
华龙洞	更新世中期	1枚右侧下颌第二白齿
庙后山	庙后山动物群的组成与周口店动物群相似，时代为中更新世。对庙后山遗址含人类化石层位铀系测年获得的年代数据分别为距今24-14万年、50万年前。	3枚单个牙齿，分别为：右侧上颌犬齿、右侧下颌第一白齿、右侧上颌第三臼齿

表 2 用于本文分析的中国直立人各类别牙齿数量

Tab.2 Tooth type and frequency of Chinese *Homo erectus* used in the present study

地 点	上 颌							下 颌								
	I ¹	I ²	C	P ³	P ⁴	M ¹	M ²	M ³	I ₁	I ₂	C	P ₃	P ₄	M ₁	M ₂	M ₃
元谋	2															
建始				1		1								2	3	
蓝田公王岭									2	1						
郧县梅铺	1				1	1										
郧县曲远河口	2	4	2	4	4	4	4	4								
么会洞						1										1
周口店	5	2	8	4	7	8	2	8	7	8	5	9	7	11	8	5
蓝田陈家窝子									2	2	1		1	1	2	
渐川					2	2					1	2	1	2	1	1
沂源					2	2		1			1					1
和县	1				2		1	2							3	1
庙后山				1					1					1		
华龙洞															1	

些新的化石发现和研究进展为进一步研究周口店直立人牙齿特征及变异提供了可能。

2012 年，本文作者之一邢松在魏敦瑞工作基础上，对周口店直立人牙齿做了进一步的研究^[23]。由于拥有周口店直立人发现后数十年来在中国及世界其它地区发现的古人类牙齿化石数据资料作为对比的有利条件，这项研究对可以用于研究的全部周口店直立人牙齿（包括化石和模型）特征做了细致的观测和对比，涉及的特征包括非测量性状、齿尖相对基底面积、齿尖相对基底面积比例、齿冠外轮廓形状、齿尖排列、齿沟走向等。通过对这些牙齿特征表现特点和演化趋势的分析，从中筛选出具有明显演化变化和人群差别的牙齿特征。在此基础上，与中国及世界其它地区古人类牙齿数据进行对比，重点探讨了以下问题：1) 周口店直立人牙齿特征的内部变异以及周口店直立人牙齿特征是否存在时代变化；2) 与其它中国古人类在牙齿特征方面的相似或差别情况；3) 周口店直立人群的演化。与魏敦瑞等学者的研究相比，该研究在周口店直立人牙齿各类别特征数据积累、变异与时

代变化、与中国及世界其它地区古人类牙齿特征对比以及周口店直立人群演化等方面都取得了一系列新的发现和认识。本文在这部分将介绍其中的周口店直立人牙齿特征变异与时代变化以及周口店直立人群演化。对与其它中国古人类在牙齿特征方面的相似或差别情况，将结合本文对部分中国直立人牙齿特征的观测对比进行介绍。

周口店直立人牙齿特征变异与时代变化：周口店直立人牙齿特征的内部变异在各类牙齿表现不尽一致。上、下颌中门齿和侧门齿形态特征在周口店直立人中比较稳定，特征表现接近。例如，周口店直立人上颌中门齿都具有显著的舌面铲形、中等程度的唇侧面近远中向隆起、粗壮的舌侧基底隆起、较弱的舌侧中央脊。此外，上颌第一前臼齿、上颌第二前臼齿、下颌第一臼齿、下颌第二臼齿、下颌第三臼齿形态特征在周口店标本中变异也不大。上颌犬齿、上颌第一臼齿、上颌第三臼齿、下颌犬齿、下颌第一前臼齿、下颌第二前臼齿这6类牙齿形态在周口店直立人中变异较明显（图1）。例如，周口店直立人下第一前臼齿冠横脊发育、前凹和后凹宽度及深度在不同标本之间表现不同。部分标本出现前凹开裂现象。颊侧面近远中纵向沟发育程度多在弱到显著级别内变异，但在个别标本中已经表现出退化的现象。Tomes根表现程度在周口店直立人下颌第一前臼齿差别较大。齿冠轮廓形状和齿尖排列在周口店下颌第二前臼齿呈现出较大的变异。尽管存在这些变异，但总体上看，牙齿特征在周口店直立人内部变异不是很大。魏敦瑞在研究周口店直立人牙齿时注意到各类牙齿尺寸都可以分为大小两组，他认为这种牙齿尺寸的不同反应了性别差异。但关于周口店直立人牙齿形态特征变异是否与性别差异有关以往研究没有专门涉及。通过对比尺寸性别差异显著的上、下颌犬齿的形态特征，并未发现这两类牙齿形态特征变异与性别有关。

由于直立人在周口店生存了大约30万年，在这么长的时间段内牙齿特征是否经历过时序性变化自然受到关注。邢松对此进行了专门研究，将周口店直立人牙齿按照出土层位划分为早期组（7-11自然层）和晚期组（3-5自然层），对形态特征在早期和晚期组各类牙齿表现情况进行对比分析。研究发现，周口店直立人早期组和晚组牙齿在部分特征表现一致或变异较小。主要体现在上、下门齿的形态特征；上臼齿缺少横脊结构；下臼齿缺少三角座中央横脊结构；下第二前臼齿和上、下颌臼齿前凹附属沟的三角形排列样式；下第二前臼齿缺少横脊结构；下第一臼齿的跟座窄于三角座、下次尖主脊分叉、后凹附属沟弧状排列、近中沟相对齿冠近远中偏向颊侧。但在另外一些特征的表现上，两组标本都表现出各自有一些特征呈现出变异范围较大的情况。值得注意的是，这些在早、晚两组标本各自变异较大的特征都包含有相对原始、相对进步及其他性状三种状态。从特征数量看，似乎在早期组标本变异范围明显大于晚期组的性状要多一些，并可将晚期地层标本性状演化状态包括在内。早期地层标本变异范围超出晚期地层标本的部分体现在前者表达的性状处于最原始或最进步的状态。然而最原始和最进步状态的性状组合也出现在晚期地层中，不同的是，晚期地层标本变异范围相对大的性状出现数量上明显小于早期地层的。综合考虑各种因素后，认为周口店直立人在近30万年的生活时期，牙齿的形态特征在演化状态是连续的。尽管早、晚期地层出土标本数量上存在明显的差别，但早、晚期地层标本在某些性状上的变异范围上的相互包含现象说明周口店直立人牙齿形态特征从早到晚都保持着一定的原始、进步、衍生以及其他特殊状态组合的变异，在变异范围上也是连续的，没有发生明显的变化。

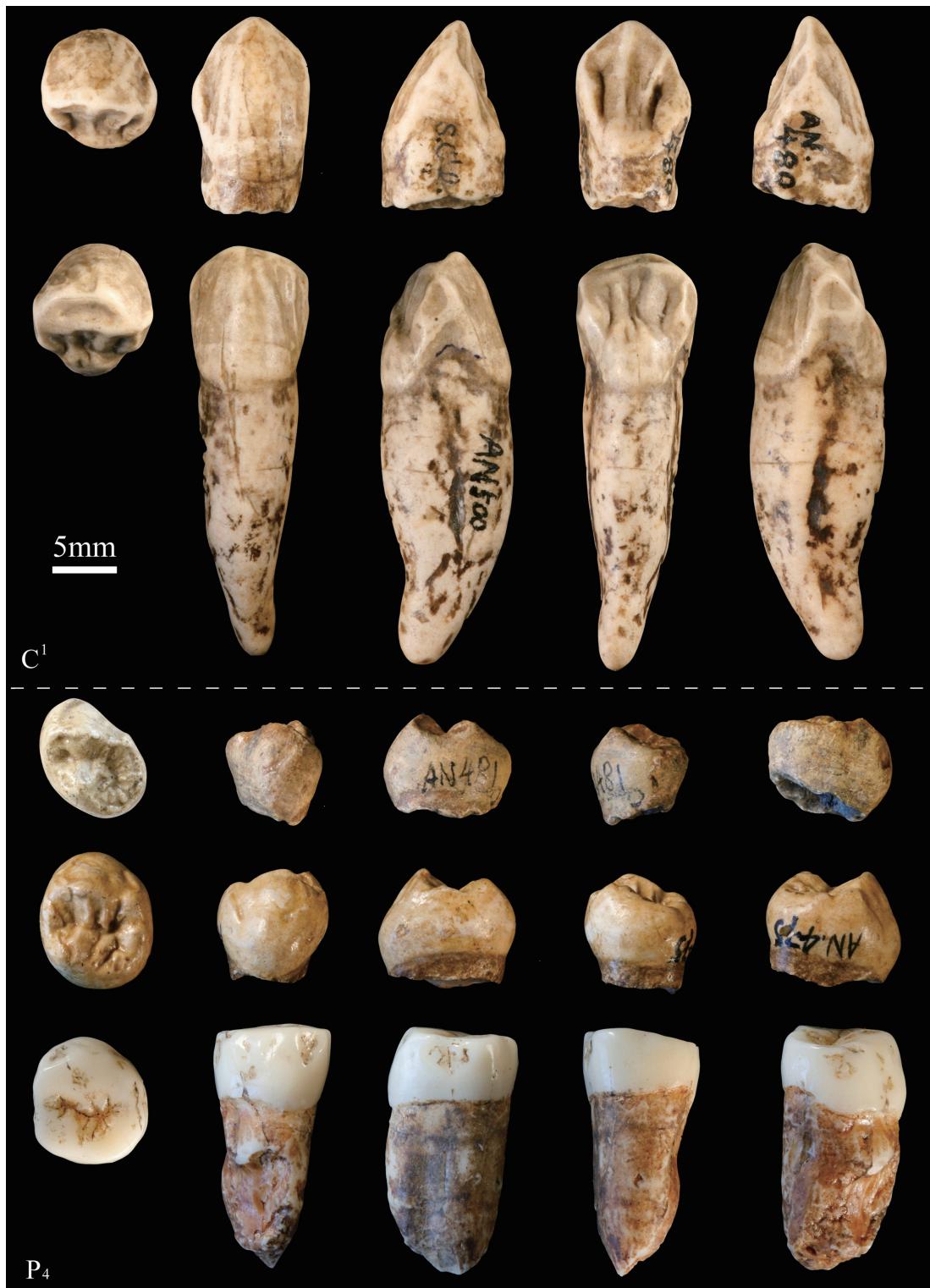


图 1 周口店直立人上颌犬齿（上）和下颌第四前臼齿（下）

Fig.1 Upper canine (upper) and lower forth premolars (lower) of Zhoukoudian *Homo erectus*

周口店直立人群的演化: 对周口店直立人牙齿特征变异研究的主要发现是各类牙齿类别表现出的变异有差别, 上、下颌4枚门齿的形态特征比较稳定, 而其余牙齿的形态特征都以不同形式表现出一定程度的变异; 在近30万年的生活时期, 周口店直立人牙齿形态特征演化和变异上保持了早晚的一致性, 没有发生明显的变化。关于周口店直立人牙齿特征表现特点在周口店直立人群演化上的意义, 邢松通过与印度尼西亚直立人及其它地点中国直立人牙齿的对比, 分析了周口店直立人牙齿形态特征的变异范围。研究发现, 周口店直立人部分牙齿形态特征被包含在印尼直立人变异范围内, 而多数牙齿形态特征的表现方式虽然与印尼直立人标本的变异范围有所重叠, 但并不能被其完全包含。周口店形态特征变异超出印尼直立人标本变异范围的部分多是进步或衍生因素, 也存在少量的原始或其他因素。此外, 周口店直立人标本表现出的部分特征虽然被包含在印尼直立人标本变异范围内, 但从出现率上周口店直立人明显占据优势(如下第一臼齿后凹附属沟的弧状排列、下次尖主脊分叉、近中沟相对齿冠近远中轴偏向颊侧、三角座宽于跟座等)。与中国其它直立人牙齿相比也呈现出类似的特点。如浙川直立人牙齿与周口店直立人在很多形态特征上接近, 但存在部分性状的表现状态不在周口店直立人变异范围内, 包括浙川上第三前臼齿的舌侧尖和颊侧尖长度比例和前后凹的距离、上第一臼齿相对较大的次尖相对基底面积和表达的横脊、下第一臼齿出现三角座中央横脊。这说明周口店直立人虽然材料丰富, 但并不能代表整个中国地区直立人体质特征变异范围, 反而相对整个中国地区直立人标本变异范围, 呈现变异减小现象。对于周口店直立人牙齿形态特征变异范围小, 以及相对中国地区其他直立人消失了部分性状本身或性状的演化状态的现象, 邢松认为周口店直立人人群可能发生过遗传漂变(Genetic drift), 也可能发生过奠基者效应(Founder effect)。奠基者效应是一种遗传漂变的特殊形式, 指的是一小部分个体从一个相对大的人群分离出来, 作为一个新的人群形成基础, 该过程会减小变异范围, 使得新形成的人群与母体人群不管在基因型还是表型上都明显区别。周口店直立人地理位置纬度较高, 在其形成过程中可能发生过多次人群迁徙, 并伴随人群数量上的变化, 从而为奠基者效应提供基础。采用三维结构重叠和精确面积测量方法对比周口店直立人晚期代表5号头骨和早期代表3号头骨发现, 周口店晚期标本相对于早期标本来说, 头骨尺寸在各个方向上都有所增加, 但轮廓形状基本保持一致, 与同期的南京直立人相比, 周口店直立人的演化速率显得很慢。这很可能是因为缺乏基因交流的缘故; 周口店直立人群有可能是一个相对隔离的群体^[24]。

3.2 和县直立人牙齿的原始特征

上世纪80年代发现于安徽省和县龙潭洞的直立人化石包括一件完整的头盖骨、两件头骨碎片、一件附带两枚牙齿的下颌骨残段, 以及10枚单个牙齿。这是继周口店后在中国发现的具有明确化石出土层位和年代测定数据, 数量最为丰富的直立人化石地点。以往对和县直立人化石的研究多围绕头骨, 但对化石特征及演化地位有不同认识。对和县直立人头骨的早期研究显示和县人头骨具有一系列与周口店直立人相同的形态特征, 认为和县直立人代表一种较进步类型的直立人^[25]。但对亚洲直立人头骨测量数据的统计分析发现和县直立人头骨测量特征与印度尼西亚直立人相似, 而与其它中国直立人差别较大^[6,11]。对和县直立人的颅内膜的研究发现和县人脑形态总体与周口店直立人相似, 包括其脑量1025 mL位于周口店及其它直立人的变异范围。但同时揭示和县人颅内模呈现一些不同于周口店的形态特征, 如宽卵圆形的轮廓与周口店标本的长而狭窄形状明显不同, 枕叶和颞

叶形态在和县与周口店标本之间也不同^[13]。

最近，邢松等采用传统形态观测以及高清晰度 CT 扫描等方法对 10 枚和县直立人牙齿进行了细致化石特征信息采集和对比分析^[26]。除对牙齿外表形态观测外，这项研究还复原出牙齿的齿质表面 (Enamel Dentine Junction or EDJ) 和髓腔形态并测量了釉质厚度。研究发现和县人牙齿特征在很多方面都很原始，部分特征甚至与非洲匠人和东亚更新世早期人类接近。和县直立人牙齿上的原始特征主要表现在牙齿尺寸、咬合面形态复杂程度、次级结构，以及齿根数目、形状、分叉程度几个方面。和县人牙齿尺寸非常大，大多位于南方古猿和非洲早期人属变异范围的下限，以及东亚更新世早期人类的变异范围。和县人牙齿尺寸明显大于欧洲更新世早期和中期人类、尼安德特人，以及现代人对应牙齿数据。与迄今发现的中国古人类相比，和县人牙齿基本上大于包括周口店直立人在内的所有古人类牙齿尺寸。和县人牙齿齿冠及 EDJ 表面具有较多的附加或次级结构，如下颌臼齿齿冠颊面的原副尖、出现在臼齿咬合面边缘脊上的众多附结节（或附脊）、上颌第一前臼齿和上颌中门齿齿冠颊面具有纵行沟及明显的边缘脊。此外，和县人前臼齿和臼齿咬合面结构复杂，具有许多次级沟脊，包括上颌前臼齿主脊分叉、下颌臼齿的转向皱纹和第六尖。和县人牙齿齿根都很粗壮，其中编号为 PA832 的上颌第三前臼齿具有 3 个粗大并分叉明显的齿根（图 2）。三根型的上颌第三前臼齿仅在南方古猿、非洲早期人属、匠人 (KNM ER-1808) 和个别印度尼西亚更新世早期人类 (S-4、S7-35 和 S7-36) 中有发现。而周口店直立人及其它中国古人类上颌第一前臼齿只有两个齿根。所有这些形态特征使得和县人牙齿显得非常粗壮。与欧洲更新世早期和中期人类、尼安德特人，以及早期现代人相比，和县人牙齿以其硕大的尺寸，复杂的咬合面形态、丰富的次级别结构以及粗壮的齿根显得更为原始。虽然和县人牙齿与周口店直立人牙齿在许多形态特征的表现接近，但和县人牙齿仍具有一些不同于周口店牙齿的表现特点。和县人上颌中门齿、上颌第二臼齿、下颌第二臼齿和下颌第三臼齿尺寸明显大于周口店对应牙齿的数据。和县人粗大及分叉明显的三齿根尤其与周口店直立人牙齿不同。周口店直立人较为典型的牛型齿 (Taurodontism) 在和县人牙齿上未发现。

总体上看，和县直立人牙齿尺寸及形态都比周口店直立人为原始，而与匠人及印度尼西亚更新世早期人类牙齿特征接近。根据现有的年代数据，和县人的生存年代晚于周口店直立人，这一研究发现提示东亚直立人化石上呈现的原始与衍生特征与其年代框架并非一致。和县人牙齿特征可能是保持了其祖先的原始状态，而这些特征在周口店等人群已经消失。和县人或许代表着一个在隔离环境下生存的直立人群。

3.3 沂源

最近邢松等对在沂源直立人牙齿化石的研究发现，沂源人牙齿呈现出一系列更新世中期东亚直立人的典型特征^[27-28]。沂源人牙齿具有的原始的特征包括前臼齿和臼齿复杂的咬合面形态、粗壮的上颌第三前臼齿齿根、上颌前臼齿齿冠形状不对称、粗壮的上颌第三前臼齿与下颌犬齿，以及较大的上颌第三前臼齿与上颌第二臼齿尺寸等。沂源人前臼齿和臼齿咬合面具有较多的次级沟脊，进而形成了转向皱纹、主脊分叉、近中和远中附脊等结构。明显的下颌臼齿第五尖和第六尖也进一步使得咬合面结构复杂。此外，沂源人牙齿呈现一些增强其粗壮的“支撑系统 (buttressing system)” 特征，包括明显的下颌犬齿齿冠舌侧面中央脊和结节状的远中边缘脊，以及上颌前臼齿齿冠颊面纵沟。沂源人上颌第三前臼齿有两个分叉显著的独立齿根。沂源人上颌第三前臼齿齿冠形状不对称，咬合面前凹与



图 2 和县直立人上颌第三前臼齿（上）和下颌第二、第三臼齿（下）

Fig.2 Upper third premolars (upper) and lower second and third molars (lower) of Hexian *Homo erectus*

后凹之间的距离较大。这些特征表现使得沂源人牙齿与早期人类有一定程度的相似。上颌第四前臼齿齿尖排列、下颌第二臼齿齿沟样式，以及上颌第二臼齿、下颌犬齿、和下颌第二臼齿齿冠尺寸比例 (BL/MD) 等也与匠人不同。沂源人后部牙齿呈现复杂的 EDJ 表面形态，次级沟和脊结构明显，表现出树枝状 (“dendrite-like”) 的 EDJ 表面形态。沂源人上颌前臼齿齿冠形状不对称，跟座明显。总体上看，沂源人牙齿与东亚更新世中期人类更为接近，应归属于典型的东亚直立人。

3.4 中国早更新世直立人牙齿特征

在中国直立人化石地点中，元谋、蓝田公王岭、建始、郧县梅铺、郧县曲远河口、么会洞等地点的时代在更新世早期，在这些地点都发现有数量不等的牙齿化石。以往对这些地点人类牙齿的研究因条件所限，多为简单的形态描述，缺乏与其它直立人标本的详细对比及演化变异分析。近年，随着古人类学界对东亚直立人起源、演化及变异的关注日益增加，国内一些学者对中国更新世早期人类牙齿开展了一些研究^[23,29]。但总体上看，迄今对这一时期人类牙齿特征和变异开展的细致研究还不多。本文将结合已经发表的一些研究及作者对一些标本的观测，就中国主要更新世早期直立人牙齿特征及其变异情况做简单的分析。

元谋：尽管对元谋人的年代还有争议，但目前多数人认为其年代在 170 万年前^[30]。因此在元谋发现的 2 枚上颌中门齿是迄今在中国发现的最早的直立人同类牙齿。总体上看，元谋人 2 枚门齿都显得较粗壮，在形态特征和测量尺寸方面都呈现出一些比周口店直立人原始的表现特点。元谋人门齿齿冠舌面凹陷明显，基底部有显著的底结节，从底结节的下

缘向切缘延伸出三条指状突。齿冠舌面的近中边缘脊和远中边缘脊都很显著（图 3）。这些特征与周口店直立人基本一致。但元谋上中门齿具有若干不同于周口店直立人的特征。首先，元谋人上门齿齿冠近中 - 远中径和颊 - 舌径分别为 11.4 mm, 11.5 mm 和 8.1 mm, 8.6 mm, 略大于周口店直立人男性对应数据。其次，元谋人门齿齿冠唇面隆起不显著，显得相对平坦。而周口店直立人上颌中门齿唇面隆起显著。此外，元谋人齿冠舌面中央脊较周口店标本显著。这些不同于周口店直立人的特征表现反映了元谋直立人更为原始。和县直立人上颌中门齿在这些特征表现上与元谋标本更为接近，其牙齿粗壮程度以及齿冠尺寸 (MD=11.7 mm, BL=9.4 mm) 都超过了 2 枚元谋牙齿（图 3）。

蓝田公王岭：公王岭上颌骨保存的齿槽窝显示第三前臼齿和第四前臼齿均为双根，未愈合，这一特征可见于非洲早期人属和直立人。公王岭上颌第二臼齿和上颌第三臼齿的次尖大小也在非洲早期人属和直立人变异范围。对上颌第三臼齿外轮廓形状的分析显示，公王岭标本也表现出相对非洲早期人属和非洲直立人以及部分印尼直立人的进步状态。周口店直立人上第三臼齿外轮廓形状与公王岭有所差别，公王岭上第三臼齿的颊舌向延伸的对称梯形没有在周口店标本中发现。但总体上看，蓝田公王岭直立人牙齿特征并未呈现比周口店直立人更为原始的特征。

郧县梅铺：早期研究指出在郧县梅铺发现的 4 枚直立人牙齿多数特征与周口店直立人相似，但一些牙齿测量指标大于或位于周口店标本范围的上限^[31]。据本文作者观察，梅铺上中门齿铲形结构发育中等，近中边缘脊发育弱，该特征表现比周口店直立人标本相对原始，处于非洲直立人和印尼直立人变异范围。粗壮的舌侧底结节和几乎不发育的指状突特征组合使梅铺上中门齿位于非洲直立人和周口店直立人变异范围外，与典型东亚直立人不同。梅铺上第四前臼齿的舌侧尖长度大于颊侧尖，前凹后相对明显分开的特征，超出亚洲直立人和非洲直立人变异范围，而与 Dmanisi 标本特征接近。与 Dmanisi 不同的是，郧县梅铺齿冠没有在近远中向上相对延伸。郧县梅铺上第一臼齿前尖、次尖相对基底面积明显比非洲、印尼、周口店直立人原始，处于南方古猿、非洲早期人属和 Dmanisi 变异范围内。外轮廓形状和齿沟走向使得郧县梅铺上第一臼齿更加原始，完全处于周口店直立人变异范围之外，与南方古猿、非洲早期人属和 Dmanisi 接近。总体看，郧县梅铺标本远比周口店直立人原始，在许多特征表现上更接近 Dmanisi 标本。

建始：在建始龙骨洞一共发现 7 枚人类牙齿化石，其中包括 1970 年和 2000 年对龙骨洞的发掘各发现 3 枚人类牙齿化石，以及 1968 年在巴东县药材收购站发现的 1 枚牙齿来自龙骨洞的牙齿。多年来，对建始人类牙齿特征及演化地位一直存在不同认识^[32-34]。高建对 1968 和 1970 年发现的 4 枚牙齿的研究发现：与周口店直立人下臼齿相比，建始标本齿冠褶皱比较简单、齿尖较尖较高、齿冠较长、牙齿硕大等与周口店下臼齿明显不同。高建认为建始这 4 枚牙齿在一些细节特征上与南方古猿纤细种较为接近，很可能代表南方古猿在亚洲的一个新的种类。张银运对其中 2 枚牙齿测量数据做了进一步的分析，发现与亚洲直立人相比，建始牙齿大于周口店等中国直立人牙齿对应数据，而与印度尼西亚更新世早期人类接近，认为这些鄂西人类代表一类时代较早的直立人。对 2000 年发现的 3 枚人类牙齿形态特征及演化地位也有不同看法。张银运等认为它们与印度尼西亚 S-6（魁人）和 S-4（粗壮猿人）接近。刘武等采用几何形态测量方法对这 3 枚牙齿的研究显示牙齿齿冠轮廓、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。

据本文作者观察，1968年和1970年发现的4枚牙齿咬合面结构复杂，呈现出一系列不同于周口店直立人的特征。PA502有一条非常显著的连接下次尖和下内尖的横脊。PA507下原尖、下后尖、下内尖、下后尖/下内尖面积比值和三角座/跟座面积比值完全处于周口店直立人变异范围外，比Dmanisi和印尼直立人标本更加原始，而位于非洲早期人属和非洲直立人的变异范围。PA507下次小尖相对基底面积处在非洲直立人外，而落入非洲早期人属范围。齿冠外轮廓形状、齿尖排列和齿沟走向的量化分析也显示，建始PA507明显区别于周口店直立人标本，而与非洲早期人属和非洲直立人接近。建始下第二臼齿与周口店直立人的在齿冠外轮廓形状上差别明显，主要表现在建始标本近远中径明显

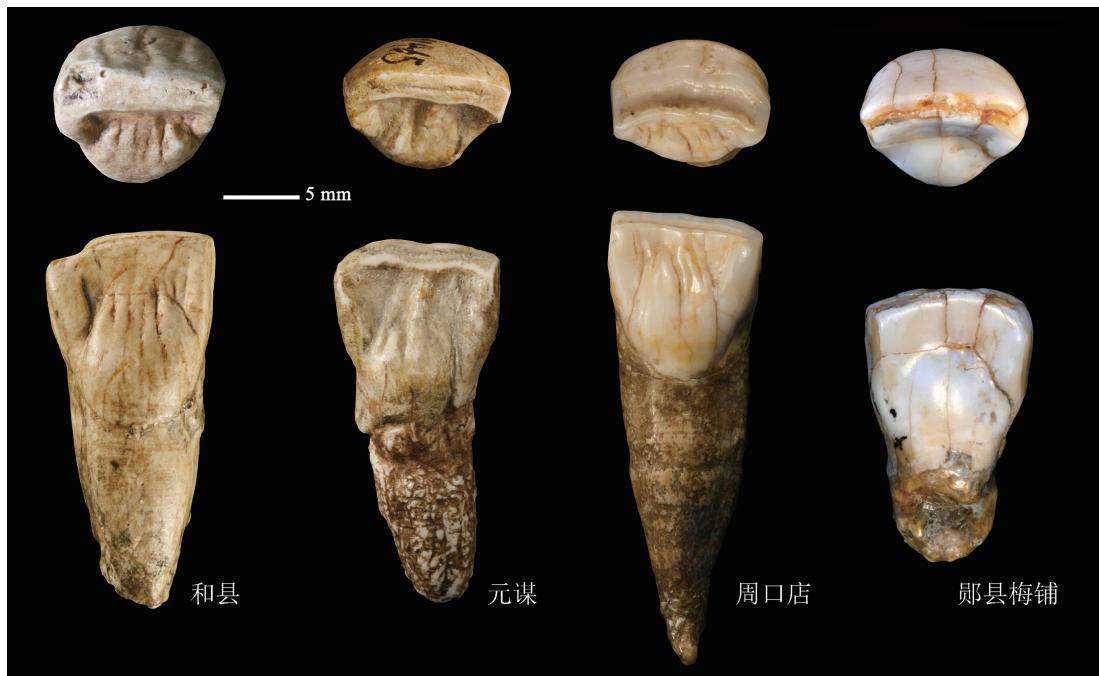


图3 中国直立人上颌中门齿对比
Fig.3 Comparisons of upper central incisors of Chinese *Homo erectus*



图4 中国直立人下颌第二臼齿对比
Fig.4 Comparisons of lower second molars of Chinese *Homo erectus*

大于颊舌径（图 4），这一特点非常接近非洲早期人属、非洲直立人、Dmanisi 标本。其中 PA504 这种较长的齿冠轮廓加上跟座相对三角座在宽度上缩小这种状态，使得其与非洲早期人属和非洲直立人更加接近。2000 年发现的 3 枚牙齿磨耗较重，许多咬合面特征无法观察。其中磨耗较轻的上颌第一前臼齿（PA1278）在非测量特征以及齿冠外轮廓形状和齿尖夹角区大小排列上位于直立人变异范围，没有表现出非洲早期人属近远中径 / 颊舌径比值增加现象。综合以上特征表现，我们认为建始人牙齿代表一类与比周口店直立人形态特征更为原始的直立人群。

郧县曲远河口：在郧县曲远河口发现的 2 件头骨都保留有较完整的上颌齿列，但牙齿磨耗及破裂严重，多数齿冠表面特征无法观察。即便如此，仍可观察到郧县人上颌牙齿硕大、粗壮，齿冠基部有隆起的齿带结构。郧县人 2 号头骨上颌两侧第三臼齿明显缩小，呈退化趋势，值得注意。总体看，郧县人牙齿特征比较原始，未来采用高清晰度 CT 扫描有望揭示出更多的郧县人牙齿信息。

么会洞：根据王頤等的研究^[35]，么会洞 2 枚人类牙齿尺寸均较大，齿冠近中 - 远中径分别为 15.3 mm 和 14.3 mm；可以测量的 1 枚牙齿的颊 - 舌径为 16.1 mm。这些齿冠数据超过周口店直立人、和县直立人及蓝田直立人。么会洞下颌第二臼齿外观硕大，齿根粗壮，分叉位置靠近齿颈。基于这些特征，王頤等认为么会洞人类牙齿化石可能代表直立人一种早期类型。

3.5 其他地点

除上述中国更新世早期和中期直立人牙齿外，还有一些地点也发现有直立人牙齿。在这些地点发现的牙齿材料或因破碎、年代有争议、或者开展的研究尚不多，目前可以提供的信息有限。作者根据对这些牙齿的初步观察，简单归纳总结这些牙齿的形态特征。

蓝田陈家窝子下颌第三前臼齿具有明显的 Tomes 齿根结构（3 级）；下颌第四前臼齿齿冠外轮廓形状和颊侧齿带发育；下第一臼齿跟座相对三角座宽度明显减小；下颌第三臼齿齿冠外轮廓形状呈三角形。这些特征表现都位于周口店直立人变异范围。

淅川上第一臼齿（PA529）形态特征大多在周口店直立人变异范围，但出现的横脊在周口店直立人标本中未发现。淅川上第一臼齿齿冠轮廓形状、齿沟走向以及次尖相对大小也超出周口店直立人变异范围。淅川下第散前臼齿（PA526、PA527）齿冠外轮廓形状和齿尖夹角区大小位置排列位于周口店直立人变异范围内。下第三前臼齿非测量特征也处于周口店直立人变异范围内。淅川下第四前臼齿（PA 525、PA 528）非测量特征大多位于周口店直立人变异范围，其远中纵向沟的发育水平小于周口店直立人。淅川下第四前臼齿齿冠外轮廓形状和齿尖夹角区特征基本符合非洲直立人和部分印尼直立人特征（主要是 S1b）。比非洲直立人进步的特征是 PA525 颊侧线对称。淅川下第四前臼齿在近远中径 / 颊舌径比值小于周口店标本，虽然舌侧线的对称程度可以归入到周口店标本变异范围，但 PA525 颊侧线的对称和全部的 2 例标本齿尖夹角区整体移向舌侧特征位于周口店直立人变异范围外。淅川下第一臼齿（PA 531）由于发育的三角座、中央横脊和弧状排列的前凹附属沟两个特征而处于周口店直立人变异范围外，没有表现出周口店三角座宽于跟座、下次尖主脊分叉、近中沟不弯曲且相对齿冠近远中轴偏向颊侧这些普遍存在的特征。淅川下第一臼齿的下后尖、下次尖、下次小尖相对基底面积都处于周口店直立人变异范围内，但淅川标本下原尖相对基底面积比周口店直立人的小，且完全处于周口店直立人变异范围外。下内尖相对基

底面积与 ZKD99 接近，大于周口店其余标本。浙川标本三角座 / 跟座面积比值与周口店直立人对比，只比 PA69 的大，而小于其余所有周口店直立人标本的。从下原尖、下内尖相对基底面积和三角座 / 跟座值来看，浙川没有表现出周口店直立人那样明显进步或衍生状态。浙川下第二臼齿 (PA 533) 非测量特征状态和齿冠外轮廓形状都处于周口店直立人变异范围内。浙川下第三臼齿 (PA 535) 的非测量特征处于周口店直立人变异范围内，齿冠外轮廓形状仍为三角形，但三角形的顶点偏向颊侧，这一点区别周口店直立人的。总体上看，浙川直立人多数牙齿形态特征与周口店直立人相似，但也有一些特征变异较大，超出周口店直立人的变异范围。

在庙后山发现的 3 枚人类牙齿磨耗都较重，牙齿表面许多形态特征消失。总体上看，3 枚牙齿形态结构比较简单，与现代人相似。上颌犬齿测量数据在现代人范围。下颌臼齿测量数据小于周口店直立人，大于现代人，而与尼安德特人接近。

在华龙洞发现的下颌第二臼齿总体显得比较粗壮，尤其齿根非常粗壮。齿冠咬合面具有第五尖、第六尖和第七尖。在原尖和后尖表面有次级附尖或脊结构。这些特征也常见于东亚直立人，但椭圆形的齿冠外轮廓形状和粗壮的齿根使得华龙洞牙齿有别于周口店等中国直立人，提示保留一些原始特征。常见于东亚直立人的转向皱纹和原附尖在华龙洞下颌第二臼齿没有出现。其“X”型的咬合面齿沟结构在东亚直立人也非常罕见。华龙洞下颌第二臼齿齿冠尺寸明显大于早期现代人、现代人类和欧洲更新世中期人类，位于东亚直立人变异范围^[36]。由于在华龙洞发现的人类牙齿化石仅有 1 枚经过研究，对这个地点直立人群牙齿特征的判断还有待未来更多化石发现和研究。

4 讨论与认识

本文在总结近年对中国直立人牙齿特性特征变异的若干研究及其它观测数据基础上，对 13 处地点出土的中国直立人牙齿特征及变异进行了初步的分析。这些标本包括了几乎全部中国直立人牙齿，基本上代表中国直立人牙齿形态信息。作者在汇总这些数据资料的基础上，试图对中国直立人牙齿特征变异及中国直立人演化的一些问题进行探讨。

4.1 中国直立人牙齿特征变异及类型

以往研究已经注意到中国直立人牙齿形态特征呈现出不同的表现。对于某些地点的牙齿形态特征表现，一些学者甚至提出在中国可能存在比直立人更为原始的人属成员的可能^[32, 34]，但普遍的观点认为这些不同的牙齿特征表现更可能代表中国直立人地区或时代之间的差别。根据本文对 13 处中国直立人牙齿特征数据的分析，中国直立人牙齿特征呈现出较大的变异范围。如果以周口店第一地点人类牙齿特征作为中国典型直立人牙齿特征标准，中国直立人牙齿特征变异似可分为两种主要类型，元谋、建始、郧县梅铺、和县牙齿呈现出较多的原始特征，代表着中国直立人原始的牙齿特征类型。与其它中国直立人牙齿相比，元谋、建始、郧县梅铺、和县这 4 处地点的直立人牙齿表现出一些明显的原始特征，包括粗壮和复杂的齿冠和齿根结构、齿冠和齿根尺寸明显大于其它地点的牙齿、某些牙齿特殊的齿冠形状和齿尖排列。其中许多原始特征与非洲早期人属、印度尼西亚直立人及 Dmanisi 直立人相似。周口店、沂源等地点的牙齿，以及部分浙川牙齿特征相对进步，

表现出更多的典型直立人特征，代表着相对进步的牙齿特征类型。其它一些地点的直立人化石呈现出混合或中间状态。另有少数地点的牙齿因牙齿保存状态，或尚未进行细致研究等原因目前还难以确定其形态特征类型。

近年来，对若干中国直立人化石及活动地点的年代测定取得了很多进展。一系列新的年代测定数据显示在 150-200 万年前的更新世早期直立人在中国的广泛区域生存^[30, 37-38]。除上述元谋、建始、郧县梅铺三处地点的更新世早期人类牙齿被归入原始特征类型外，郧县曲远河口、么会洞人类牙齿化石也呈现出一些原始特征表现。动物群或年代测定证据显示这些地点的时代也在更新世早期。因此，根据现有的年代和化石形态证据，多数呈现原始特征类型的中国直立人的时代都早于以周口店为代表的典型直立人群。值得注意的是，但部分呈现出原始牙齿特征类型的中国直立人的生存年代相对较晚，其牙齿特征的原始性与生存时代不具有对应关系。和县的年代明显偏晚，最新的年代测定数据 41.2 万年前位于周口店第一点年代范围^[39]。但和县直立人牙齿特征非常原始。作者认为中国直立人牙齿特征的类型反映了更新世早期和中期不同直立人群的演化状态。原始类型牙齿特征的形成不仅与演化时序性和地理分布有关，还在一定程度上反映了一些中国直立人群的演化状态。

4.2 中国直立人牙齿变异的演化意义

本文研究除发现中国直立人牙齿特征具有很大变异范围，其原始和进步类型与生存时代不完全对应外，对周口店直立人牙齿特征的分析发现，周口店直立人在近 30 万年的生活时期，牙齿的形态特征保持着一定的原始、进步、衍生以及其他特殊状态组合的变异，在变异范围上也是连续的，没有发生明显的变化。作者认为这些发现说明直立人在东亚大陆出现后经历了非常复杂的演化过程。和县直立人牙齿呈现出的原始特征以及周口店直立人牙齿表现出的特殊演化特点提示在同一个时代可能共存着不同的人类支系，各自代表一个隔离群体，但牙齿特征表现方式不尽一致。地理隔离或遗传漂变是造成演化缓慢，或形成特殊牙齿特征表现的可能因素。

由于目前对中国更新世早期直立人牙齿的研究还不够深入，掌握的牙齿特征数据有限，对于本文发现的若干地点中国直立人牙齿表现出的原始特征类型的演化意义还不是非常清楚。至于这些原始特征的形成是否还有可能与某种环境因素或某类人群间的基因交流有关，则有待化石材料的更多发现和进一步的研究才会有所了解。

参考文献

- [1] Wu X, Poirier F. Human Evolution in China: A Morphometric Description of Fossils and a Review of the Sites [M]. New York: Oxford University Press, 1995, 1-317
- [2] 刘武, 吴秀杰, 邢松, 等. 中国古人类化石 [M]. 北京: 科学出版社, 2014, 1-378
- [3] Gabunia L, Vekua A, Lordkipanidze et al. The earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, geology setting, and age[J]. Science, 2000, 288: 1019-1026
- [4] Asfaw B, Gilbert WH, Beyene Y, et al. Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia[J]. Nature, 2002, 416: 317-320
- [5] Swisher CC, Curtis GH, Jacob T et al. Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia[J]. Science, 1994, 263: 1118-1121
- [6] Anton S. Evolutionary significance of cranial variation in Asian *Homo erectus*[J]. Am J Phys Anthropol, 2002, 118: 301-323
- [7] 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 [J]. 人类学学报, 2004, 23(增刊): 1-11

- [8] 张银运, 刘武. 南京汤山直立人头骨的复原和更新世中期直立人的地理变异 [J]. 地学前缘, 2002, 9: 119-123
- [9] 张银运, 刘武. 南京直立人与印尼、周口店直立人的面颅形态比较 [J]. 人类学学报, 2005, 24: 171-177
- [10] Wolpoff MH. Paleoanthropology [M]. Boston : Mc Graw Hill , 1999, 1-878
- [11] 刘武, 张银运. 中国直立人形态特征的变异 – 颅骨测量数据的分析 [J]. 人类学学报, 2005, 24: 121-136
- [12] 吴新智, 尚虹. 中国直立人变异的初步研究 [J]. 第四纪研究, 2002, 22: 20-28
- [13] Wu XJ, Schepartz L, Falk D, et al. Endocast of Hexian *Homo erectus* from south China[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2006, 26: 445-454
- [14] Wu XJ, Schepartz L. Morphological and morphometric analysis of variation in the Zhoukoudian *Homo erectus* brain endocasts[J]. Quaternary International, 2010, 211: 4-13
- [15] Wu XJ, Schepartz L, Liu W. A new *Homo erectus* (Zhoukoudian V) brain endocast from China[J]. Proceedings of the Royal Society B, 2010, 277: 337-344
- [16] Wu XJ, Holloway RL, Schepartz L, et al. New brain endocast of *Homo erectus* from Hulu Cave, Nanjing, China[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2011, 145: 452-460
- [17] Weidenreich F. The dentition of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative odontology of the hominids[M]. Palaeontologica Sinica N.S. D1. The Geological Survey of China, 1937, 1-180
- [18] Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, et al. Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): morphological analysis and comparative study [J]. Journal of Human Evolution, 2008, 55: 249-273
- [19] Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Gómez-Robles A, et al. Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain)[J]. Journal of Human Evolution, 2012, 62: 7-58
- [20] Black D. On a lower molar hominid from the Chou Kou Tien deposit[J]. Paleontologia Sinica, Series D, 1927, 7: 1-28
- [21] Weidenreich F. The *Sinanthropus* population of Choukoutien (Locality 1) with a preliminary report on new discoveries. Bulletin of the Geological Society of China [J], 1935, 14: 427-468
- [22] 张银运. 周口店第一地点人类牙齿化石的时序性变异 [J]. 人类学学报, 1991, 10: 85-95
- [23] 邢松. 周口店直立人牙齿形态特征变异 [M]. 中国科学院研究生院博士学位论文
- [24] 邢松, 张银运, 刘武. 周口店直立人3号与5号头骨形态特征对比及周口店直立人演化速率所反映的群体隔离 [J]. 人类学学报, 2012, 31: 250-258
- [25] 吴汝康, 董兴仁. 安徽和县猿人化石的初步研究 [J]. 人类学学报, 1982, 1: 2-13
- [26] Xing S, Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro J, et al. Middle Pleistocene hominin teeth from Longtan Cave, Hexian, China[J]. PLoS ONE, 2015, 9: e114265
- [27] 孙承凯, 周蜜, 邢松. 沂源人牙冠的几何形态学研究 [J]. 人类学学报, 2011, 30: 32-44
- [28] Xing S, Sun CK, Bermúdez de Castro, et al. Middle Pleistocene hominin teeth from Yiyuan, eastern China. Journal of Human Evolution, (In review)
- [29] 刘武, Ronald Clarke, 邢松. 湖北建始更新世早期人类牙齿几何形态测量分析 [J]. 中国科学 (地球科学), 2010, 40: 724-736
- [30] Zhu RX, Potts R, Pan YX, et al. Early evidence of the genus *Homo* in East Asia [J]. Journal of Human Evolution, 2008, 55: 1075-1085
- [31] 吴汝康, 董兴仁. 湖北郧县猿人牙齿化石 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1980, 18: 142-149
- [32] 高建. 与鄂西巨猿共生的南方古猿牙齿化石 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1975, 13: 81-88
- [33] 张银运. 鄂西“南方古猿”和印尼早更新世若干人类化石 [J]. 人类学学报, 1984, 3: 85-92
- [34] 张银运, 张振标, 刘武. 古人类 [A]. 见郑绍华 (主编). 建始人遗址 [M]. 北京: 科学出版社, 2004, 26-36
- [35] 王顾, Richard Potts, 侯亚梅, 等. 广西布兵盆地么会洞新发现的早更新世人类化石 [J]. 科学通报, 2005, 50: 1879-1883
- [36] 宫希成, 郑龙亭, 邢松, 等. 安徽东至华龙洞出土的人类化石 [J]. 人类学学报, 2014, 33: 427-436
- [37] Zhu RX, Potts R, Xie F, et al. New evidence on the earliest human presence at high northern latitudes in northeast Asia[J]. Nature, 2004, 431: 559-562
- [38] Zhu ZY, Dennell R, Huang WW, et al. New dating of the *Homo erectus* cranium from Lantian (Gongwangling), China[J]. Journal of Human Evolution, 2015, 78: 144-157
- [39] Grün R, Huang P, Huang W, et al. ESR and U-series analyses of teeth from the palaeoanthropological site of Hexian, Anhui Province, China[J]. Journal of Human Evolution, 1998, 34: 555-564