

DOI: 10.16359/j.cnki.cn11-1963/q.2018.0004

# 卡氏尖在中国古人类化石中出现及其演化意义

刘武<sup>1,2</sup>, 周蜜<sup>3</sup>, 邢松<sup>1,2</sup>

1. 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; 2. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京, 100044; 3. 湖北省文物考古研究所, 武汉 430077

**摘要:** 欧洲与亚洲古人类之间的关系一直是人类演化研究的关注点。基于对化石形态的研究, 一些学者认为中国与欧洲古人类之间在更新世中、晚期存在一定程度的基因交流, 并提供了支持基因交流的系列形态证据, 但古人类学界对其中一些形态特征的人群属性、功能意义及形成机制存在不同认识。本文采用釉质外表观察和 CT 扫描方法对卡氏尖在 98 枚中国古人类上颌白齿化石的出现和表现情况进行了数据统计和分析, 并与非洲和欧洲古人类进行了对比。本研究发​​现卡氏尖在中国古人类具有较高的出现率 (27.6%-62.5%) 和多种形态表现。此外, 在多枚中国古人类上颌白齿发现两个通常只出现在黑猩猩和非洲早期人类的原始卡氏尖表现: 齿带-原尖脊和齿冠舌侧横行沟及屋檐状结构。基于这些发现, 作者支持卡氏尖是从猿类, 经过不同演化阶段的古人类, 一直延续到现代人的一个古老特征的观点。卡氏尖在中国古人类的表现特点提示出现在中国古人类的卡氏尖更有可能是古老原始特征的残余。本研究显示, 卡氏尖在中国与欧洲古人类都具有较高出现率, 而卡氏尖在中国古人类的表现程度较同时期欧洲古人类更为显著。因此目前还没有足够的可信证据支持卡氏尖是中国与欧洲古人类之间基因交流的造成化石形态特征。

**关键词:** 卡氏尖; 牙齿; 化石; 人类演化; 基因交流

中图法分类号: Q981, Q983<sup>+</sup>.8; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2018)02-0159-17

## Occurrence of Carabelli's cusp in Chinese hominins and its evolutionary implication

LIU Wu<sup>1,2</sup>, ZHOU Mi<sup>3</sup>, XING Song<sup>1,2</sup>

1. Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044; 2. CAS Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Beijing, 100044; 3. Institute of Archeology and Cultural Relics of Hubei Province, Wuhan 430077

**Abstract:** The relationship between hominins in Europe and Asia has been the concern of human evolutionary studies for a while. Based on morphological studies of hominin fossils, some researchers believe that there was gene flow between these hominins during the Middle and Late

收稿日期: 2018-01-15; 定稿日期: 2018-03-20

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项 (XDPB05), 国家自然科学基金 (41630102, 41672020) 和中国科学院国际合作局对外合作重点项目 (132311KYSB20160004) 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, Zhou M, Xing S. Occurrence of Carabelli's cusp in Chinese hominins and its evolutionary implication[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2018, 37(2): 159-175

Pleistocene based on morphological evidence. However there have been different understandings of some of aspects of population affinity, function, development and homology. In this research, occurrences and expression patterns of Carabelli's cusp of 98 upper molars of Chinese hominins were analyzed in both the outer enamel surface (OES) and enamel dentine junction (EDJ) based on micro-CT scanning. Comparisons with the specimens of African and European hominins were also considered. Our results show that Carabelli's cusp has a high frequency in Chinese hominins (27.6%~62.5%) including different expression patterns, specifically the cingulum-protococone crest and horizontal groove across the crown lingual surface or shelf-like Carabelli's cusp, which usually occur in chimpanzee and African early hominins but are also identified in a number of upper molars of Chinese hominins. With these results, we support the view that Carabelli's cusp is an ancient or primitive feature that evolved from apes until modern humans. The expression patterns of Carabelli's cusp in Chinese hominins suggest that this trait is possibly a remnant of the ancient or primitive feature. This study shows that Carabelli's cusp has a high frequency in both Chinese and European hominins but is more pronounced in Chinese hominins than its European counterparts. Therefore, there is no reliable evidence to currently support Carabelli's cusp as a morphological feature indicative of gene flow between Chinese and European hominins.

**Key words:** Carabelli's cusp; Dentition; Paleoanthropology; Gene flow

继 1984 年与国外学者共同创立“多地区进化说”以来，吴新智先生对中国地区人类演化进行了更深入的研究，在掌握大量古人类化石证据的基础上提出“连续进化附带杂交”学说。这一学说的核心之一就是强调中国古人类演化过程中与周边地区的古人类之间发生一定程度的基因交流。吴新智先生这一开创性工作带动国内学术界在人类化石、旧石器、古 DNA 等方面开展了大量关于中国与欧洲古人类之间基因交流的研究，有力地引领和推动了中国地区人类演化研究。作为他的学生，本文第一作者有幸在先生指导下学习、工作已经 32 年。今年是吴新智先生 90 岁华诞，谨以此文表达对先生的敬意与良好祝愿。

## 1 引 言

卡氏尖 (Carabelli's cusp or Carabelli's trait) 是根据出现在现代人上颌臼齿原尖舌侧面近中区域的釉质结构定义的牙齿形态特征，通常表现为不同发育程度的釉质表面沟、点隙、脊或游离的尖<sup>[1-2]</sup>。多年来，相关学者对卡氏尖在不同现代人群的出现情况做了大量的观察和研究。尽管不同学者调查统计的数据不尽一致 (1.9%-36%)<sup>[2]</sup>，但卡氏尖在世界范围现代人群的出现率呈现较明显的区域性分布。根据 Scott 和 Turner 汇总统计的数据<sup>[2]</sup>，卡氏尖在北亚、因纽特、美洲印第安人群出现率最低 (0-10%)，在欧亚西部人群出现率最高 (20%-30%)，在撒哈拉以南非洲人群的出现率偏高居中 (high intermediate, 12.3%-20%)，在太平洋人群的出现率 (15.9%-17.2%) 与非洲人群接近。卡氏尖在包括中国在内的东亚人群

出现率为偏低居中 (low intermediate, 10%-15%)。因而, 卡氏尖一直被认为是欧洲人群或白种人的标志性特征。研究显示, 卡氏尖或相似的结构在化石人类、现生及绝灭的猿类也有出现, 但在多数标本其表现特点与现代人不同<sup>[3-6]</sup>。关于卡氏尖的发育形成机制及其在人类演化上的意义有不同认识。一些学者基于对猿类、化石人类及现代人标本的对比研究, 认为卡氏尖与出现在下颌臼齿的原副尖 (protostylid) 等釉质增生性特征都属于齿带残余 (cingular remnant) 或者由齿带衍生的性状 (cingular derived), 可能反映演化上的原始性<sup>[7-9]</sup>。近 10 余年来, 高精度 CT 与同步辐射技术的发展和运用使得研究人员能够对卡氏尖等牙齿形态特征进行更深入的研究, 包括虚拟复原这些特征在釉质 - 本质交界面 (enamel dentine junction -EDJ) 的表现情况。最近的一些研究发现釉质外表面 (outer enamel surface-OES) 呈现的牙齿形态特征在釉质 - 本质交界面也有出现, 其表现程度甚至更为明显, 说明在釉质外表面和釉质 - 本质交界面出现的卡氏尖等特征发育过程密切相关, 属于同源性性状。这些形成于釉质 - 本质交界面基面的性状在釉质外表面具有大致相似程度的表达<sup>[8-9]</sup>。因此, 通过 CT 虚拟复原方法观察釉质 - 本质交界面的卡氏尖等牙齿特征成为目前采集与记录这些牙齿形态特征信息, 分析这些特征形成机制及演化意义的重要途径。

在人类演化过程中, 不同地区古人类之间的交流与融合一直是人类演化研究关注的重要内容。上世纪 80 年代中期以来, 一些学者根据对中国古人类化石的研究提出中国地区人类演化呈现化石形态的连续性和镶嵌性。同时, 一些中国古人类化石呈现欧洲人类的形态特征。这些特征被认为是中国与欧洲古人类之间基因交流的化石证据<sup>[10-15]</sup>。由于对这些欧洲人群特征的功能意义、定义标准以及在古人类和现代人群出现和表现情况有不同认识, 加之掌握的数据还不充分, 学术界用以对支持中国古人类与欧洲人群基因交流的个别形态证据还有不同认识或争议<sup>[16-20]</sup>。关于卡氏尖在中国古人类化石的出现情况, 有关学者在对相关化石研究时做过一些观察, 但迄今还没有人对此做过专题研究。对卡氏尖在中国地区人类演化上的意义, 尚存在不同的认识。早期研究注意到云南丽江更新世晚期人类头骨化石上保留的第二臼齿具有较明显的卡氏尖<sup>[21]</sup>, 后被作为中国古人类与欧洲古人类基因交流的化石形态证据之一<sup>[15]</sup>。最近, 本文作者等采用高精度 CT 对部分中国古人类牙齿形态特征进行专题研究, 发现一些中国更新世中、晚期人类化石呈现有不同发育程度的卡氏尖, 尤其在 EDJ 表现更为显著。同时也注意到卡氏尖在有些古人类化石的形态特点和表现程度与出现在现代人的卡氏尖不同, 据此提出这些呈现在中国古人类化石上的卡氏尖更可能代表一种原始状态<sup>[22-24]</sup>。

上述这些研究对卡氏尖在中国古人类出现和表现情况进行了一些观察和数据统计, 对卡氏尖在中国古人类演化上的意义也做了探讨。尽管如此, 目前对卡氏尖在中国地区人类演化上意义的研究还远远不够, 与此有关的许多问题还不清楚。关于卡氏尖在中国古人类化石出现及表现情况, 只对部分化石材料进行过单独研究。迄今尚未对卡氏尖在不同时代和地区中国古人类化石的出现和表现情况进行过对比分析。因而对卡氏尖在中国古人类化石出现和表现情况还缺乏全面了解。可以说, 目前掌握的数据资料还不足以对卡氏尖在中国地区人类演化上的意义进行准确的论证。鉴于以上情况, 本文将采用釉质外表观察和 CT 扫描两种方法采集和分析卡氏尖在中国古人类化石出现和表现情况的数据, 并与其它地区古人类化石及现代人数据进行对比。在此基础上, 对卡氏尖在中国地区人类演化上的意义进行探讨。

## 2 材料与方法

### 2.1 材料

用于本文研究的中国古人类上颌臼齿一共 98 枚牙齿。这些牙齿卡氏尖信息数据的采集绝大多数直接通过观察化石标本获得。对一些不能用于本文直接观察或已经丢失的标本（如 1949 年以前在周口店第一地点发现的牙齿），本文引用以往正式发表的文献数据。考虑到本文研究需要分析卡氏尖在不同时代及演化阶段中国古人类出现情况，进而探讨这一特征在东亚地区人类的演化规律，作者将本文研究的中国古人类牙齿标本按照时代分为更新世早期、中更新世早 - 中期、中更新世晚期、更新世晚期四组。这四组标本大致对应古人类学界对中国古人类化石的传统分类，即前两组标本主要对应直立人、第三组标本为古老型智人或早期智人、第四组标本为早期现代人或晚期智人。考虑到学术界对东亚更新世早期人类演化的关注，本文将时代早一些的建始、梅铺、蓝田公王岭单独作为一组。对个别时代不确定、形态分类争议较大或磨耗严重的标本，没有包括在本文研究中。表 1 罗列了用于本文研究的全部中国古人类牙齿化石。鉴于上颌第二乳臼齿与第一臼齿生长发育密切相关，并且保留有更多的形态特征<sup>[25-26]</sup>，本文将可供研究的中国古人类第二乳臼齿纳入观察研究。为对比分析出现在中国古人类化石的卡氏尖表现特点和演化趋势，本文使用部分非洲（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) 以及东南亚（印度尼西亚直立人）牙齿标本文献数据。考虑到以往研究注意到出现在化石人类上颌臼齿的卡氏尖表现特点与出现在猿类上颌臼齿齿冠舌侧面的相似结构在形成机制上的关联性，以及与现代人卡氏尖形态上的相似或差别，本文使用了一些发表的黑猩猩和现代人数据以及一些现代中国人牙齿标本。用于本文对比分析的现代中国人上颌臼齿标本为湖北及河南地区考古遗址出土的新石器时代 - 明清时期人类牙齿，一共 243 枚 ( $M^1=90$ ,  $M^2=89$ ,  $M^3=64$ )。

### 2.2 方法

卡氏尖观察分级标准：多年来，不同学者对卡氏尖的观察与分级建立了多种标准。自 1991 年 Turner 等在 Dahlberg 标准<sup>[30]</sup>基础上，建立亚利桑那州立大学牙齿人类学系统 (Arizona State University Dental Anthropology System ASUDAS)<sup>[31]</sup>以来，ASUDAS 已经被广泛用于对现代人和化石人类牙齿形态特征<sup>[9]</sup>的观察记录。近年一些研究发现，ASUDAS 也可以用于观察记录包括卡氏尖在内的与釉质外表面对应的釉质 - 本质交界面牙齿形态特征<sup>[9]</sup>。鉴于此，本文采用 ASUDAS 标准观察记录卡氏尖在釉质外表面和釉质 - 本质交界面的出现情况。这个标准按照表现程度将卡氏尖分为 8 级。轻度（2-3 级）表现为浅沟或点缝 (shallow groove or pit)。中等程度（4-5 级）的卡氏尖表现为“Y”形的凹陷 (Y-shaped depression)。轻度和中度的卡氏尖的分布范围局限在原尖近中舌侧区域。明显程度的卡氏尖（6-8 级）表现为不同大小的游离尖，其分布范围可以抵达分隔原尖和次尖的舌侧沟，

表 1 用于本文研究的中国古人类及现代中国人群上颌臼齿

Tab.1 The maxillary molars of fossil hominins and modern humans used in this present study

时代	地点	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	M <sup>3</sup>	数据来源
更新世早期 (n=5: M <sup>1</sup> =2, M <sup>2</sup> =2, M <sup>3</sup> =1)	建始	PA1279 <sup>a</sup>			古脊椎所
	郧县梅铺	PA637 <sup>a</sup>			古脊椎所
	蓝田公王岭		PA105-4 <sup>a</sup> , PA105-6 <sup>a</sup>	PA105-4 <sup>a</sup>	古脊椎所
中更新世早-中期 (n=29: M <sup>1</sup> =10, M <sup>2</sup> =10, M <sup>3</sup> =9)	周口店第1 地点	31°, 32°, 33 <sup>b</sup> , 94, 95 <sup>b</sup> , 140 <sup>b</sup> , 144 <sup>c</sup>	39°, 40 <sup>b</sup> , 41 <sup>b</sup> , 42 <sup>c</sup> , 104 <sup>c</sup> , 105 <sup>b</sup> , 145 <sup>c</sup>	46 <sup>b</sup> , 47°, 48 <sup>c</sup> , 49°, 112°, 113°, 146 <sup>b</sup> , Z <sup>b</sup> , H <sup>c</sup>	[27] 古脊椎所
	和县	PA836 <sup>a</sup>	PA833 <sup>a</sup> , PA837 <sup>a</sup>		古脊椎所
	沂源		Sh.y.008 <sup>a</sup>		山东省博物馆
	浙川	PA529 <sup>a</sup> , PA530 <sup>a</sup>			古脊椎所
中更新世晚期 (n=16: M <sup>1</sup> =9, M <sup>2</sup> =4, M <sup>3</sup> =3)	巢县	左侧M <sup>1a</sup> , 右侧M <sup>1a</sup>	左侧M <sup>2a</sup>		古脊椎所
	金牛山	左侧M <sup>1c</sup> , 右侧M <sup>1c</sup>	左侧M <sup>2c</sup> , 右侧M <sup>2c</sup>	左侧M <sup>3c</sup> , 右侧M <sup>3c</sup>	[28], 北京大学
	许家窑	PA1480-5 <sup>a</sup> , PA1496 <sup>a</sup>	PA1480-6 <sup>a</sup>	PA1481 <sup>a</sup>	古脊椎所
	桐梓	PA874 <sup>a</sup> , PA875 <sup>a</sup> TZ-1(dm <sup>2</sup> ) <sup>c</sup>			古脊椎所 [29]
更新世晚期 (n=48: M <sup>1</sup> =26, M <sup>2</sup> =9, M <sup>3</sup> =13)	道县	PA1543 <sup>a</sup> , PA1546 <sup>a</sup> , PA1547 <sup>a</sup> , PA1548 <sup>a</sup> , PA1550 <sup>a</sup> , PA1558 <sup>a</sup> , PA1562 <sup>a</sup> , PA1566 <sup>a</sup> , PA1570 <sup>a</sup> , PA1582 <sup>a</sup> , PA1586 <sup>a</sup> , PA1598 <sup>a</sup> , PA1583(dm <sup>2</sup> ) <sup>a</sup> , PA1584(dm <sup>2</sup> ) <sup>a</sup>	PA1554 <sup>a</sup> , PA1556 <sup>a</sup> , PA1587 <sup>a</sup> , PA1592 <sup>a</sup>	PA1559 <sup>a</sup> , PA1563 <sup>a</sup> , PA1590 <sup>a</sup>	古脊椎所
	柳江	左侧M <sup>1a</sup> , 右侧M <sup>1a</sup>	右侧M <sup>2a</sup>		古脊椎所
	平乐鸡母岩	0277-3 <sup>c</sup>	0277-4 <sup>c</sup>		广西自然博物馆
	黄龙洞			左侧M <sup>3a</sup>	湖北省考古所
	丽江		右侧M <sup>2a</sup>		云南省考古所
	土博	PA1471 <sup>a</sup> , PA1472 <sup>a</sup> , PA1473 <sup>a</sup> , PA1474 <sup>a</sup> Z006165 <sup>c</sup> , Z006166 <sup>c</sup> , Z006167 <sup>c</sup>	PA1475 <sup>a</sup>	PA1476 <sup>a</sup>	古脊椎所
	独山洞	左侧M <sup>1a</sup> , 右侧M <sup>1a</sup>	左侧M <sup>2a</sup> , 右侧M <sup>2a</sup>	右侧M <sup>1a</sup>	广西自然博物馆
	马鹿洞			MLDG 1747	云南蒙自博物馆
现代中国人(新石 器-明清时期)	湖北-河南	90枚 (其中CT扫描33枚)	89枚	64枚	古脊椎所、湖北 考古所

注: 标本号后面的上标字母: a= 化石; b= 模型; c= 图片或文献数据。黑色字体的标本号 =CT 扫描标本

但很少波及次尖区域。限于篇幅, 各级别详细定义可参阅相关文献<sup>[2,31]</sup>。图 1 展示了卡氏尖各级别在釉质外表面和釉质 - 本质交界面的表现情况。鉴于近年采用 CT 研究已经证实所有在釉质外表面观察到的卡氏尖在釉质 - 本质交界面都有出现, 多数情况下在 EDJ 的表现程度更为明显<sup>[9]</sup>, 对同时采用 CT 扫描虚拟复原釉质 - 本质交界面和观察釉质外表面采集的卡氏尖数据, 以釉质 - 本质交界面数据为准。

**CT 扫描与复原:** 目前普遍认为卡氏尖在釉质 - 本质交界面表现程度较釉质外表面更为显著, 能够提供更为准确的卡氏尖信息<sup>[9]</sup>。近年对卡氏尖的研究都采用 CT 扫描方法,



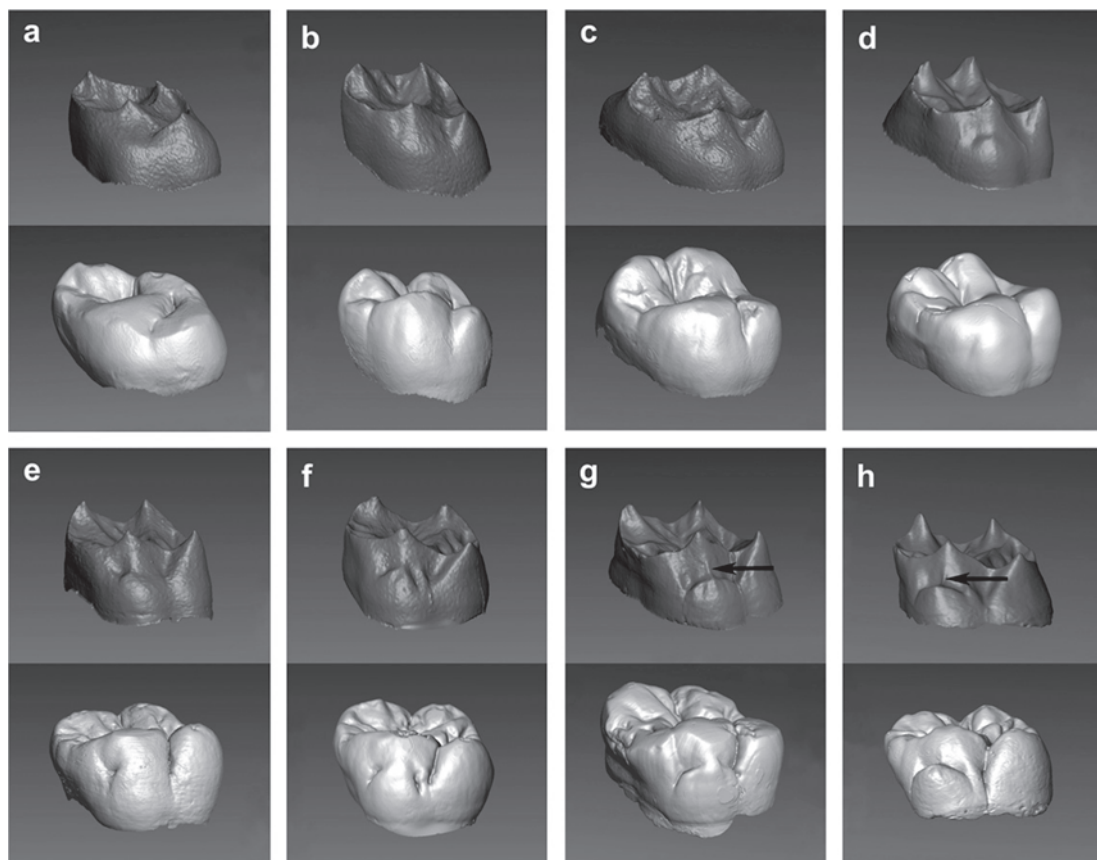


图 1 卡氏尖各级别在现代人釉质外表面和釉质 - 本质交界面的表现情况

**Fig.1 Categories of Carabelli's cusp expression at the EDJ (upper row) and OES (lower row) of *Homo sapiens* following the ASUDAS**

a-h. 依次代表 ASUDAS 标准 1-8 级。各级别上面一行为釉质 - 本质交界面, 下面一行为釉质外表面。黑色箭头指示齿带 - 原尖脊。所有牙齿均为上颌左侧臼齿 / a to h correspond to the categories 1 to 8 of ASUDAS respectively. Arrows indicate the "cingulum-protocone crest" expression at the EDJ. All the teeth belong to left maxillary molars (本图引自文献 [9])

同时观察并提取釉质外表面和釉质 - 本质交界面两个层面的卡氏尖信息。鉴于这一情况, 本文对可以使用的中国古人类牙齿化石以及 33 枚现代中国人上颌第一臼齿进行了 CT 扫描并复原釉质 - 本质交界面形态。本研究使用型号为 225kV- $\mu$ CT 的 micro-CT 设备扫描 (由中国科学院高能物理所研发) 扫描化石标本。扫描参数设置为: 电压 120-160 kV, 电流 120 $\mu$ A, 以 0.5 度的步幅 360 度旋转扫描, 每个角度扫描 4 帧叠加。依据不同标本尺寸, 扫描分辨率为 12.5-58.0  $\mu$ m(X, Y, Z 方向上一致)。扫描获得的投影图 (Raw projections) 通过 IVPP225kVCT\_Recon 软件转换成 raw 格式的断层图 (Tomographic slices)。将断层图导入 VGstudio 2.1 软件, 去除标本以外的多余空间, 保存为 raw volume 格式文件。而后将这一文件导入 Mimics 19.0 进行釉质和齿质的分离, 获得釉质 - 本质交界面表面的三维结构。本文使用的 Engis 尼安德特人牙齿 CT 数据源下载自欧洲光源中心 (European Synchrotron Radiation Facility 或 ESRF) (<http://paleo.esrf.fr>), 相关数据已发表 [32]。

### 3 结 果

#### 3.1 卡氏尖在更新世早期中国古人类出现情况

用于本文研究的中国更新世早期人类牙齿有 5 枚，分别来自建始、郧县梅铺、蓝田公王岭三个地点。根据本文作者对这 5 枚牙齿的观察，梅铺 (PA637) 和建始 (PA1279) 两枚牙齿具有卡氏尖结构。

**梅铺：**PA637 是左侧上颌第一臼齿，齿冠保存状态较好。这枚牙齿原尖舌面近中侧边缘靠近切缘处有一个 1.0mm 左右的釉质凹陷或点隙，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 2 级。在 CT 复原的釉质 - 本质交界面原尖近中部表面，可以见到一个尖端向上的三角形脊状结构，达到 ASUDAS 标准卡氏尖 3 级 (图 2: A, B)。

**建始：**PA1279 咬合面磨损较重，造成部分齿冠缺失。在保留的齿冠原尖和次尖交界区域可见有一个沟槽状凹陷。在釉质 - 本质交界面，齿冠舌面近中侧靠近切缘区域呈现为明显沟槽状凹陷，占据整个原尖区域，并已经波及到分隔原尖和次尖的舌侧沟 (图 2: C, D)。在 ASUDAS 定义的卡氏尖没有这种沟槽状结构，但根据其表现程度并参照近年的一些研究发现<sup>[9, 23]</sup>，作者认为出现在建始 PA1279 的这个沟槽状凹陷相当于卡氏尖 4 级。此外，在这条沟的外侧边缘最突出部位 (相当于卡氏尖端) 与咬合面边缘之间有一个细而尖锐的脊，与 Ortiz 等在黑猩猩上颌臼齿观察并定义的“齿带原尖脊 (cingulum-protococone crest)”特征符合<sup>[9]</sup> (详见分析与讨论部分)。

**蓝田公王岭：**为 3 枚上颌臼齿，原尖舌面光滑，无任何卡氏尖痕迹。其中蓝田左侧上颌第二臼齿 (PA105-6) 齿冠近中面釉质脱落，波及到舌侧面近中边缘，但大部分原尖舌面釉质尚存。保留的原尖舌面釉质光滑，可以确定在釉质外表面没有卡氏尖。3 枚牙齿在釉质 - 本质交界面也无卡氏尖迹象。

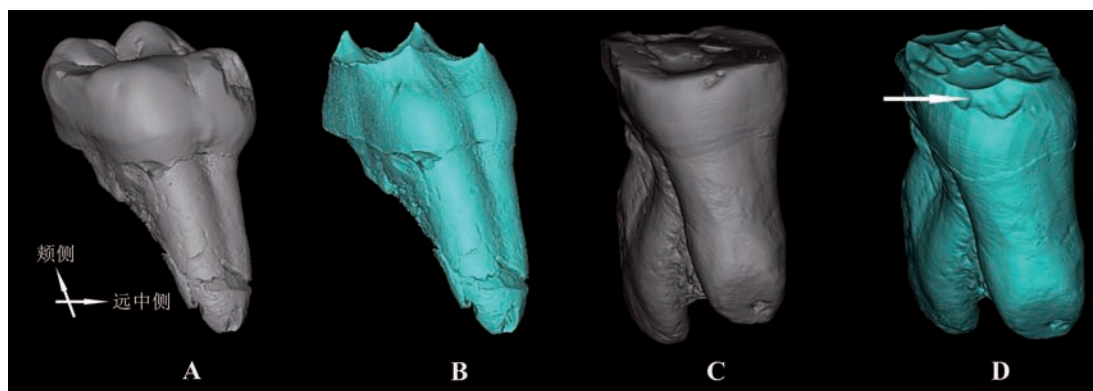


图 2 出现在梅铺 (PA637) 上颌第一臼齿和建始 (PA1279) 上颌第三臼齿的卡氏尖

**Fig.2 Carabelli's cusps in M<sup>1</sup> of Meipu (PA637) and M<sup>3</sup> of Jianshi (PA1279)**

A. 梅铺 Meipu OES; B. 梅铺 Meipu EDJ; C. 建始 Jianshi OES; D. 建始 Jianshi EDJ; 箭头指向原尖 - 齿带脊

### 3.2 卡氏尖在中更新世早 - 中期中国古人类出现情况

用于本文研究的这一阶段牙齿来自周口店第一地点、和县、沂源、浙川 4 个地点，总共 29 枚牙齿。

周口店第一地点：尽管周口店人类牙齿化石已经丢失，本文依据魏敦瑞对周口店牙齿的描述以及作者对原始模型的观察仍可获得这些牙齿釉质外表面的形态信息。根据魏敦瑞的观察<sup>[27]</sup>，全部 23 枚周口店人类上颌臼齿中均无卡氏尖。但他注意到编号为 104 号的上颌第二臼齿原尖近中区域有微弱的不规则形沟 (an irregular furrow or fissure)。按照 ASUDAS 标准，可以确定为卡氏尖 1 级。根据本文作者对目前保存在古脊椎所的周口店人类牙齿模型的观察，发现有 2 枚上颌臼齿具有卡氏尖。编号为 40 的左侧上颌第二臼齿原尖舌侧面近中区域有一个由两条微弱的沟围绕形成的纵行三角脊状结构，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 3 级。编号为 140' 的左侧上颌第一臼齿齿冠近中面一直到舌面区域有多条纵行脊状结构，从近中面和舌面中部延伸到切缘。其中在舌面有两条纵行脊，也相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 3 级。最近，Zanolli 等对保存在瑞典乌普萨拉大学古生物研究所的 4 枚上世纪 20 年代在周口店第一地点发现的人类牙齿化石进行了 CT 扫描并虚拟复原了这些牙齿的内部形态与结构<sup>[33]</sup>。根据这项研究，编号为 PMU M3550 (在魏敦瑞专著最初编号为 Zdansky，本文表 1 模型编号为 Z) 的右侧上颌第三臼齿釉质外表和 EDJ 均光滑，无卡氏尖痕迹。

和县：和县人类化石包括 3 枚上颌臼齿，作者观察显示所有 3 枚牙齿都具有卡氏尖。编号为 PA836 的左侧上颌第一臼齿磨耗较重，部分齿冠缺失。在保存的齿冠部分，釉质外面表面原尖舌侧光滑，没有可见的卡氏尖。在 CT 复原的釉质 - 本质交界面，齿冠舌侧沟与舌侧边缘脊之间靠近咬合面见有两个沟状凹陷，其中近中侧的凹陷呈“Y”形，大致相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 3 级（因为磨耗，无法准确判定）。此外，原尖舌面两个凹陷之间形成一个三角形的脊，舌侧沟与远中侧的凹陷之间形成一个微弱的脊。另外 2 枚具有卡氏尖的和县人牙齿均为上颌第二臼齿。编号为 PA833 的左侧第二臼齿原尖舌侧近中区域釉质表面有两个纵行沟，其间构成一个脊，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 3 级。在釉质 - 本质交界面，齿冠舌面近中部（原尖中央区域）有一个尖端向上的三角形脊或小的尖，但尚未完全游离，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 4 级。卡氏尖尖端向切缘方向发出一个锐利的脊，符合“齿带 - 原尖脊”的特征表现 (图 3: A, B)。编号为 PA837 的右侧上颌第二臼齿齿冠舌侧近中边缘釉质表面有若干个点隙状凹陷，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 2 级。在釉质 - 本质交界面，齿冠舌面近中区域有三个明显的隆起脊，位于中间的脊已经表现为游离尖，这三个隆起占据了整个原尖舌面上下中央区域，并已经波及部分次尖区域 (图 3: C, D)。此外，三个隆起的尖端各自向咬合面切缘发出一个细的脊，也符合“齿带 - 原尖脊”的特征表现。根据这些表现，可以确定为 ASUDAS 标准卡氏尖 7 级。

浙川：2 枚浙川人上颌第一臼齿釉质外表面均光滑，没有卡氏尖痕迹 (PA530 磨耗严重，仅保留少部分齿冠)。在釉质 - 本质交界面，PA529 齿冠舌面整个近中原尖区域凹陷，可见有两条微弱的纵脊，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 1 级。

沂源：卡氏尖在沂源人上颌第二臼齿 (Sh.y.008) 的表现与浙川人 PA529 相似，釉质表面光滑，在原尖舌面近中角可见两条纵沟，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 1 级。



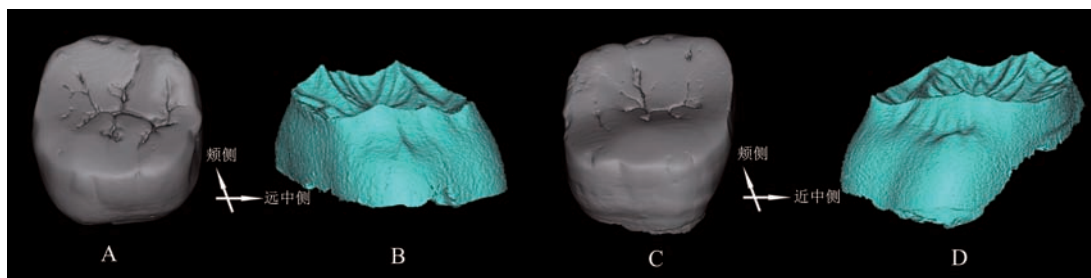


图 3 出现在和县上颌第二臼齿 (PA833 和 PA837) 的卡氏尖

Fig.3 Carabelli's cusps in  $M^2$  of Hexian (PA833 and PA837)

A. PA833 OES; B. PA833EDJ; C. PA837 OES; D. PA837EDJ

### 3.3 卡氏尖在中更新世晚期中国古人类出现情况

用于本文研究的牙齿标本来自巢县、金牛山、桐梓、许家窑 4 处地点，共 16 枚牙齿。

**巢县：**3 枚巢县人上颌臼齿同属一个个体（左侧和右侧  $M^1$  以及左侧  $M^2$ ）。尽管这 3 枚牙齿都因磨损缺失部分齿冠，但根据对保存部分的观察，可以确定这 3 枚牙齿都有卡氏尖。2 枚巢县  $M^1$  齿冠舌侧近中区域靠近咬合面切缘釉质表面都有一个“Y”形沟，左侧较右侧表现更为显著，分别相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 3 和 4 级。此外，这 2 枚  $M^1$  “Y”形沟与舌侧沟之间的釉质表面各自还有一个纵行沟，大致与“Y”形沟平行走向。巢县  $M^2$  原尖舌面近中区域釉质表面有一个大致纵行弯曲走向的沟，在其远侧还有一个沟。两个沟均向咬合面趋近延伸，构成一个隆起的尖，尚未完全游离，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 5 级。在釉质 - 本质交界面，左侧  $M^1$  原尖舌面已形成尚未游离的脊状小尖，达到 ASUDAS 标准卡氏尖 5 级。左侧  $M^2$  原尖舌面 EDJ 有 2 个丘状隆起尖，占据整个原尖舌面，远中侧的隆起已经波及舌侧沟，达到 ASUDAS 标准卡氏尖 6 级。值得注意的是，CT 复原的 2 枚巢县上颌臼齿（左侧  $M^1$  和左侧  $M^2$ ）在釉质 - 本质交界面表现的卡氏尖均向咬合面发出一个较尖锐的脊，从卡氏尖尖端一直伸延到咬合面边缘脊。在这 2 枚巢县上颌臼齿 EDJ 面发现的连接卡氏尖与咬合面边缘脊的锐脊比在建始 PA1279 及和县 PA837 辨识到的同样结构更为明显，符合“齿带原尖脊”的特征表现（图 6）。

**金牛山：**据何嘉宁的研究<sup>[28]</sup>，6 枚金牛山上颌臼齿釉质表面均没有卡氏尖。

**桐梓：**本文作者对 3 枚桐梓人上颌臼齿的观察显示它们都呈现有不同程度的卡氏尖。PA874 齿冠舌面近中边缘区域在釉质外表面和釉质 - 本质交界面都可见有一个纵行沟，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 1 级。PA875 齿冠舌面釉质光滑，无卡氏尖痕迹。但在釉质 - 本质交界面，齿冠舌面近中区域可见有一个发育明显的尖，部分游离，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 6 级（图 4: A）。与建始 PA1279、和县 PA837 以及 2 枚巢县上颌臼齿一样，桐梓 PA875 卡氏尖尖端向咬合面切缘发出 2 个明显的细脊，可以确定为典型的“齿带原尖脊”（图 4: A）。最近发表的桐梓 TZ-1 上颌第二乳齿齿照片<sup>[29]</sup>显示冠舌面近中区域靠近切缘在釉质表面有一个纵行沟，在釉质 - 本质交界面表现为一个明显的沟状凹陷，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 2 级。

**许家窑：**共有 4 枚上颌臼齿，包括属于同一个体的左侧第一臼齿 (PA1480-5) 和第二臼齿 (PA1480-6) 以及右侧第三臼齿 (PA1481)、左侧第一臼齿 (PA1496)。作者前期研究<sup>[23]</sup>

注意到这 4 枚牙齿均呈现不同程度的卡氏尖。本文再次对卡氏尖在这 4 枚牙齿的表现情况做了更细致的观察。PA1480-5 和 PA1480-6 齿冠舌面近中区域釉质外表面均有一个明显的“Y”形沟状凹陷，在 PA1480-6 尤为显著，但在两枚牙齿均未形成游离的尖(图 4 : B, C)。值得注意的是，在这两枚臼齿齿冠舌面远中区域(相当于次尖)靠近切缘处釉质表面都有一个大致横行走向的宽而深的沟，向原尖方向伸延，沟的而另一端与齿冠远中凹相连接，沟的边缘还呈现有隆起的结节。在 PA1480-6，这条深沟延伸到舌侧沟时中断，与原尖表面的“Y”形沟没有接触。在 PA1480-5，由于原尖靠近舌侧沟区域磨耗，这条深沟是否与原尖表面的“Y”形沟接触无法判断。但在釉质 - 本质交界面，整个齿冠舌面靠近咬合面为一个宽而深的凹陷沟，从近中边缘脊一直延续到远中凹，基本呈连续状，仅在次尖近中侧靠近舌侧沟位置有一个细的纵脊，从沟的边缘延伸到次尖尖端，切断这个沟。这样的结构使得这两枚臼齿齿冠舌面靠近咬合面区域呈现一个横行的屋檐状凹陷沟状结构，大致符合 ASUDAS 标准卡氏尖 5 级和 6 级。但实际上，这两枚许家窑人牙齿出现的卡氏尖与 ASUDAS 标准定义的卡氏尖表现特点明显不同(详见分析与讨论部分)。另外两枚许家窑人上颌臼齿 PA1481 和 PA1496 齿冠舌面近中区域釉质表面光滑，无卡氏尖痕迹。但在釉质 - 本质交界面，两枚牙齿齿冠舌面近中部靠近切缘都有一个大致三角形的脊状隆起，相当于符合 ASUDAS 标准卡氏尖 5 级。

### 3.4 卡氏尖在更新世晚期中国古人类出现情况

用于本文研究的中国更新世晚期人类上颌牙齿来自道县、柳江、黄龙洞、平乐鸡母岩、丽江、土博、独山洞、马鹿洞 7 个地点，一共包括 48 枚牙齿。

丽江：丽江人头骨上保留的右侧上颌第二臼齿齿冠舌面有一个完全游离的卡氏尖，占据整个原尖舌面区域，并波及到原尖与次尖之间的舌侧沟。按照 ASUDAS 分级标准，

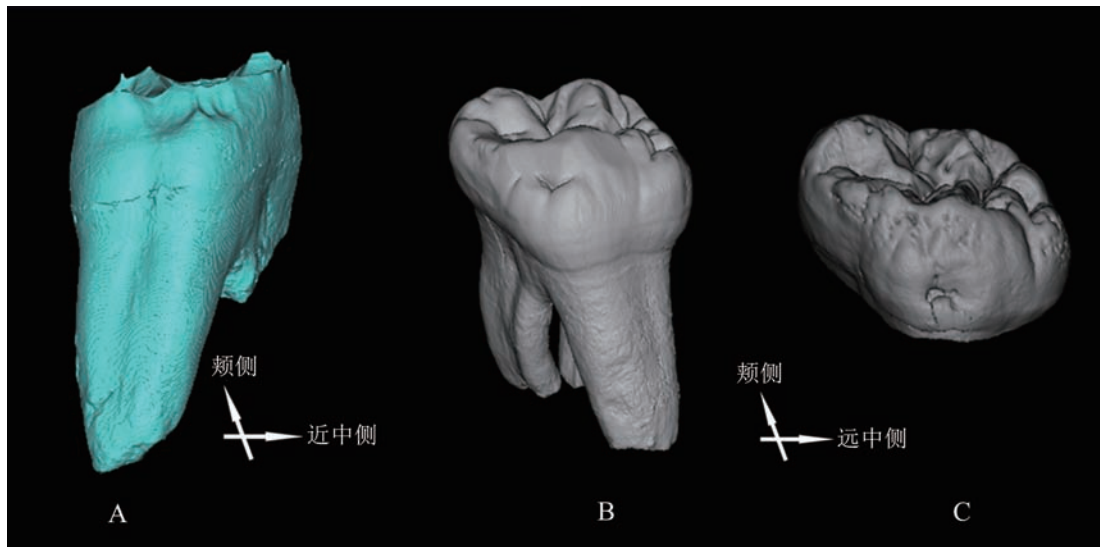


图 4 桐梓、许家窑人出现卡氏尖的标本

**Fig.4 Specimens with Carabelli's cusps from Tongzi and Xujiayao**

- A. 桐梓上颌第一臼齿 (M<sup>1</sup> of Tongzi PA875);
- B. 许家窑上颌第一臼齿 (M<sup>1</sup> of Xujiayao PA1480-5);
- C. 许家窑上颌第二臼齿 (M<sup>2</sup> of Xujiayao PA1480-6)

出现在丽江人的卡氏尖已经超过最高级别 7 级（图 5: A）。

道县：一共有 21 枚上颌臼齿用于本文研究，其中包括 2 枚上颌第二乳臼齿。采用 CT 对这些牙齿釉质外表面和釉质 - 本质交界面形态观察显示，14 枚牙齿呈现有不同表现程度的卡氏尖（图 5: B, C）。其中表现程度达到 ASUDAS 标准 4 级以上的牙齿有 7 枚。2 枚乳齿都有卡氏尖，分别为 3 级和 4 级。

柳江：柳江头骨保存有两侧第一臼齿和右侧第二臼齿。作者对头骨化石直接观察以及 CT 扫描在 3 枚牙齿釉质外表面和釉质 - 本质交界面均未发现卡氏尖。

黄龙洞：为 1 枚上颌第三臼齿。对釉质表面观察没有发现卡氏尖。

平乐鸡母岩：为 1 枚上颌第一臼齿和 1 枚上颌第二臼齿。根据王颀等的研究<sup>[34]</sup>，这 2 枚牙齿釉质表面都没有卡氏尖。

土博：一共有 14 枚上颌臼齿。本文对保存在古脊椎所的 6 枚牙齿做了 CT 扫描，在釉质外表面和釉质 - 本质交界面分别观察了卡氏尖出现情况。对保存在广西自然博物馆的 8 枚牙齿依据王颀等的研究论文和照片<sup>[35]</sup>。根据本文对 6 枚保存在古脊椎所的土博牙齿的观察，其中 1 枚左侧上颌第一臼齿 (PA1471) 齿冠舌面近中区域釉质表面有一个三角形的尖，尚未完全游离（图 5: D, E）。在 EDJ，这个尖更为显著，尖的两侧为深的沟，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 5 级。另外 5 枚保存在古脊椎所的牙齿都没有卡氏尖。根据王颀等的研究及本文作者对 8 枚保存在广西自然博物馆的土博牙齿照片的观察，这些牙齿也都没有卡氏尖。

马鹿洞：这枚左侧  $M^3$  齿冠舌面近中区域靠近咬合面釉质表面有一个微弱的沟。在其远端，沿着咬合面切缘有一个明显的，跨越舌侧沟的横行沟。由于这个沟的近中和远中靠近切缘区域磨耗较重，沟分布范围无法准确认定。但可以推测这枚牙齿齿冠舌面靠近切缘应该存在一个横行的深沟，大致相当于 ASUDAS 定义的标准卡氏尖 4 级，但表现特点与传统的卡氏尖不同。

独山洞：在所有 5 枚独山洞上颌臼齿（双侧  $M^1$  和  $M^2$ 、右侧  $M^3$ ）釉质 - 本质交界面都可以看到表现程度非常显著，但表现特点与在其它中国古人类牙齿上观察到的卡氏尖不同的特殊类型卡氏尖。但由于磨耗，在釉质表面这一特征表现不明显。两侧  $M^1$  和  $M^2$  齿冠部分缺失，保留的部分在釉质外表面无卡氏尖痕迹。但在磨耗程度很轻的  $M^3$  原尖舌面与近中面交界区域釉质表面有一个凹陷，相当于 ASUDAS 标准卡氏尖 2 级。值得注意的是，独山洞两侧  $M^2$  和右侧  $M^3$  齿冠原尖与次尖之间的舌侧沟侧齿冠舌面膨大，形成明显“Y”形沟状凹陷。在釉质 - 本质交界面，在所有 5 枚独山洞上颌臼齿齿冠舌面靠近咬合面区域都可以看到一个不规则形状的深沟，从原尖边缘脊一直延伸到次尖远端，在  $M^2$  表现尤其明显（图 6）。其表现特点与许家窑上颌第一臼齿 (PA1480-5) 表现特点相似，但程度更为明显，凹陷沟呈完全连续分布，外观呈屋檐状。如前述，这种形态的“卡氏尖”在 ASUDAS 标准中没有定义，本文参照其程度，将出现在 2 枚  $M^2$  的舌面深沟确定为卡氏尖 7 级， $M^1$  齿  $M^3$  分别确定为 6 级和 5 级。

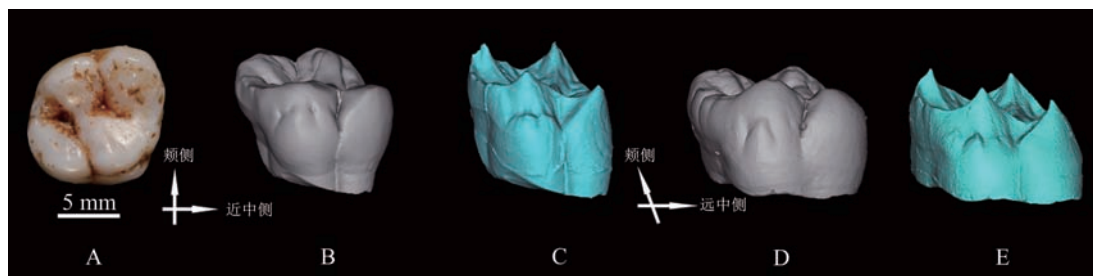


图 5 丽江、道县和土博出现卡氏尖的标本

Fig.5 Specimens with Carabelli's cusps from Lijiang, Daoxian and Tubo

A. 丽加上颌第二臼齿 (M<sup>2</sup> of Lijiang); B & C. 道县上颌第一臼齿 (M<sup>1</sup> of Daoxian PA1562); D & E. 土博上颌第一臼齿 (M<sup>1</sup> of Tubo PA1471)

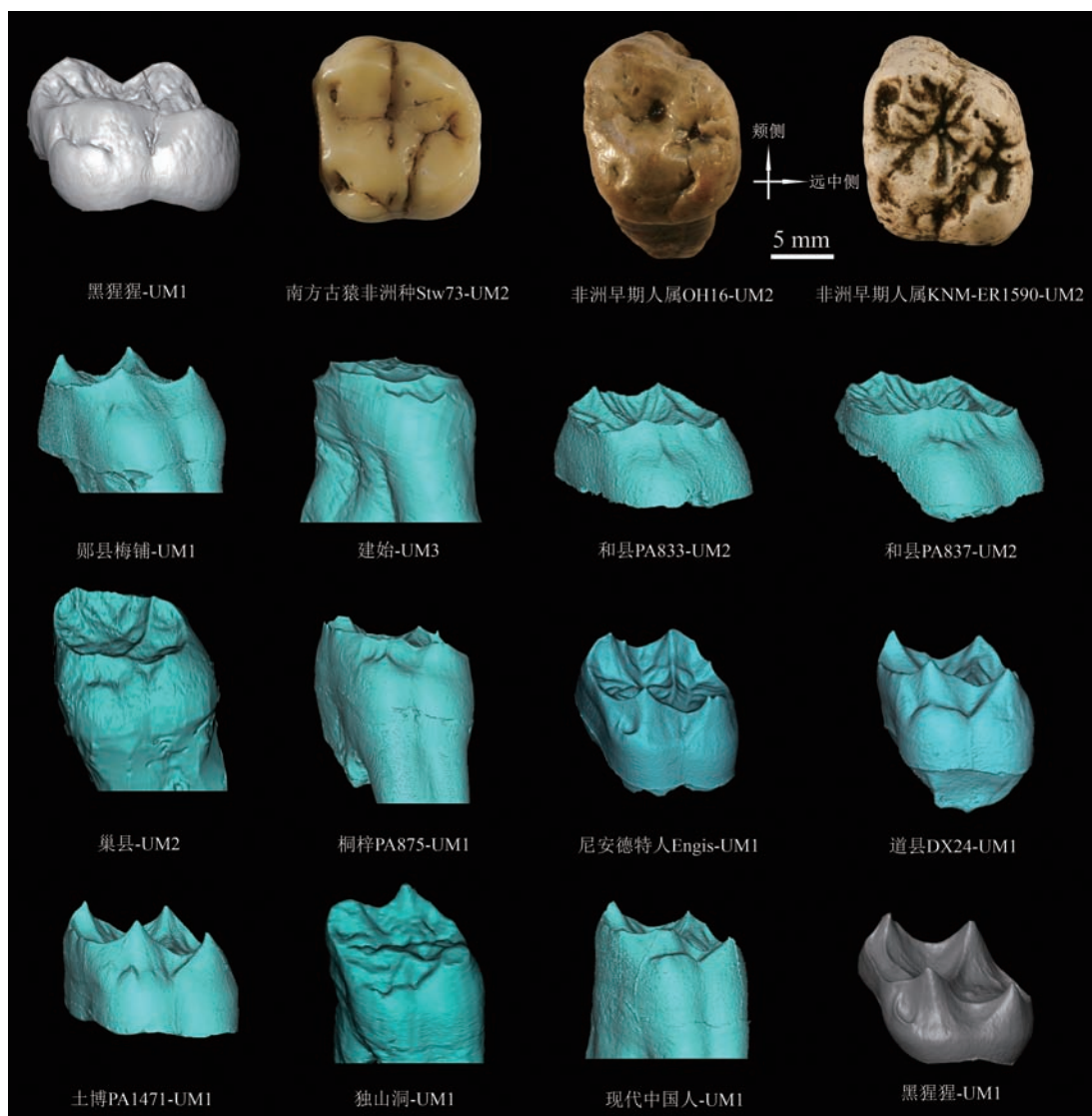


图 6 卡氏尖在黑猩猩、南方古猿非洲种、非洲早期人属、部分中国古人类以及现代人的表现特点

Fig.6 The expressions of Carabelli's cusps in *Pan*, *Australopithecus africanus*, African early *Homo*, some Chinese hominins and *Homo sapiens*



## 4 分析与讨论

## 4.1 卡氏尖在中国古人类出现情况与表现方式

本文采用釉质外表观察和 CT 扫描虚拟复原两种方法对卡氏尖在中国古人类上颌臼齿出现情况和表现方式进行了观察、数据统计和对比分析。本文研究的标本为可以利用的全部中国古人类上颌臼齿, 总计 98 枚, 对其中半数以上牙齿进行了 CT 扫描。因此本研究提供了迄今最为系统全面的卡氏尖在中国古人类出现和表现情况的数据信息。根据本文研究, 卡氏尖在中国古人类的出现和表现情况具有以下特点: 1) 出现率高。表 2 和表 3 数据显示, 卡氏尖在不同时期中国古人类的出现率为 27.6%-62.5% 之间, 平均出现率为 42.9%。相比

表 2 卡氏尖在中国古人类出现情况  
Tab.2 Occurrence of Carabelli's cusp in Chinese hominins

标本地点与编号	M <sup>1</sup>		M <sup>2</sup>		M <sup>3</sup>		标本地点与编号	M <sup>1</sup>		M <sup>2</sup>		M <sup>3</sup>	
	OES	EDJ	OES	EDJ	OES	EDJ		OES	EDJ	OES	EDJ	OES	EDJ
更新世早期							更新世晚期						
建始PA1279	3	4					道县PA1543	1	5				
梅铺PA637	2	3					道县PA1548	0	5				
蓝田公王岭 PA105-4			0	0	0	0	道县PA1554			0	1		
蓝田公王岭 PA105-6			0	0			道县PA1556			0	4		
中更新世早-中期							道县PA1559					0	3
周口店104			1				道县PA1562	2	5				
周口店40			3				道县PA1563					1	1
周口店140'	3						道县PA1566	6	7				
周口店无卡氏尖标本	<i>n</i> =6		<i>n</i> =5		<i>n</i> =9		道县PA1570	6	6				
和县 PA836	0	3					道县PA1586	0	1				
和县 PA833			3	4			道县PA1587			1	3		
和县 PA837			2	7			道县PA1590					1	2
浙川PA529	0	1					道县PA1583(dm2)	1	3				
浙川PA530	0	0					道县PA1584(dm2)	4	4				
沂源 Sh.y.008			0	1			道县无卡氏尖	<i>n</i> =6		<i>n</i> =1			
中更新世晚期							柳江无卡氏尖	<i>n</i> =2		<i>n</i> =1			
巢县左侧M <sup>1</sup>	4	5					黄龙洞无卡氏尖						<i>n</i> =1
巢县右侧M <sup>1</sup>	3						平乐鸡母岩无卡氏尖	<i>n</i> =1		<i>n</i> =1			
巢县左侧M <sup>2</sup>			5	6			丽江			7			
金牛山无卡氏尖标本	<i>n</i> =2		<i>n</i> =2		<i>n</i> =2		土博PA1471	5	5				
桐梓PA874	1	1					土博无卡氏尖	<i>n</i> =6		<i>n</i> =1		<i>n</i> =6	
桐梓PA875	0	6					马鹿洞MLDG 1747						4
桐梓TZ-1(dm <sup>2</sup> )	2	2					独山洞左侧M1	0	6				
许家窑PA1480-5	5						独山洞右侧M1	0	6				
许家窑PA1480-6			6				独山洞左侧M2			0	7		
许家窑PA1481					0	5	独山洞右侧M2			0	7		
许家窑PA1496	0	5					独山洞右侧M3					0	5

表 3 卡氏尖在中国不同时期古人类出现率

Tab.3 Frequencies of Carabelli's cusp in Chinese hominins of different time period

	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	M <sup>3</sup>	合计	平均级别
更新世早期	(2/2)	(0/2)	(0/1)	40% (2/5)	3.5(7/2)
中更新世早-中期	33.3%(3/10)	50% (5/10)	0%(0/9)	27.6%(8/29)	2.9(23/8)
中更新世晚期	77.8% (7/9)	50% (2/4)	33.3% (1/3)	62.5% (10/16)	4.4(44/10)
更新世晚期	42.3% (11/26)	55.6% (5/9)	46.2% (6/13)	45.8% (22/48)	4.4(97/22)
合计	47.9% (23/48)	48% (12/25)	25.9% (7/27)	42.9%(42/98)	4.1(171/42)

于卡氏尖在世界其它地区古人类出现情况，这一特征在中国古人类的出现率是很高的，与欧洲更新世中期人类接近。此外，卡氏尖在中国古人类表现程度大多显著（详见表 4 和后节讨论）；2) 表现形式多样。本文观察显示卡氏尖在中国古人类上颌臼齿有多种形态表现，包括三角脊状隆起、齿冠舌面出现两条或多条纵行沟、在齿冠舌面靠近咬合面出现横行深沟跨越原尖，延伸到次尖，形成屋檐状横沟等。多数情况下，表现方式与发育程度有关，表现程度显著的标本，其形态也更加复杂。此外，在一些标本卡氏尖向咬合面边缘延伸出一条或多条锐利的齿带原尖脊（详见后面）；3) 时代变化：从本文观察统计的数据看，卡氏尖在中国古人类出现率从早期到晚期总体呈增加趋势。但在中更新世早 - 中期古人类出现率 27.6%，明显低于其它时间段（分别为 40%、62.5%、45.8%）。这个偏差数据或许与标本情况及观测方法有关，随着未来更多化石的发现，这一出现率有可能改变。

#### 4.2 与非洲及欧洲古人类卡氏尖数据的对比

研究显示卡氏尖在世界范围不同阶段的古人类上颌臼齿都有出现。迄今对卡氏尖的研究主要集中在非洲的南方古猿和早期人属以及欧洲古人类标本。尽管不同学者提供的卡氏尖在各古人类成员的出现率不尽一致，但总体趋势是卡氏尖在非洲南方古猿和早期人属的出现率 (63.3%-76.8%) 明显高于时代偏晚的欧洲和亚洲地区古人类 (38.2%-75%) (表 4)。卡氏尖在欧亚地区直立人阶段（包括欧洲更新世早期的先驱人等）出现情况的统计数据还不多。除出现率差别外，卡氏尖在非洲早期人类（南方古猿和早期人属）具有明显不同于欧亚地区后期古人类的特殊的形态表现方式，而卡氏尖在欧洲和亚洲地区更新世时期人类差别似乎并不明显（见后）。

#### 4.3 卡氏尖形成与发育机制及其在演化上的价值

近年，一些学者采用 CT 扫描方法对卡氏尖（或相似结构）在黑猩猩、非洲早期人类（南方古猿和早期人属）、欧洲和亚洲更新世人类以及现代智人釉质外表面和釉质 - 本质交界面的出现和表现特点进行了更深入的研究，对卡氏尖形成与发育机制及其在演化上的价值有了进一步的认识<sup>[9,37]</sup>。目前多数学者认为出现在猿类、化石人类以及现代智人上颌臼齿齿冠舌面的卡氏尖样结构是原始齿带的残余或衍生特征<sup>[9,37]</sup>。这个特征在黑猩猩、化石人类以及现代智人有不同的形态表现。在现代人类，程度明显的卡氏尖表现为游离齿尖样结构 (cusp-like structure)，其分布范围仅在原尖，一般不会超越舌侧沟，波及次尖。而在黑猩猩，“卡氏尖”多为发育非常显著的横向深沟，或表现为“屋檐”状的齿带 (cleft or shelf-like lingual cingulum)，占据整个齿冠舌面的原尖，波及到次尖（图 6）。在黑猩猩，卡氏尖

表 4 卡氏尖在非洲、欧洲、中国古人类以及黑猩猩和现代人的出现率

Tab.4 Frequencies of Carabelli's cusp in fossil hominins from Africa, Europe, and *Pan* and *Homo sapiens*

	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	M <sup>3</sup>	合计	数据来源文献
化石人类					
中国古人类	47.9%(23/48)	48%(12/25)	25.9%(7/27)	42.9%(42/98)	本文
南方古猿	60%(9/15)	100%(16/16)	72%(18/25)	76.18%(43/56)	[3]
非洲早期人属	20%(1/5)	100%(3/3)	100%(3/3)	63.3%(7/11)	[3]
	66.7%(4/6)				[6]
南方古猿非洲种	80%(8/10)				[6]
南方古猿阿法种	20%(2/5)				[6]
南方古猿粗壮种	35.7%(5/14)				[6]
Atapuerca SH	56.3%(9/16)	44.4%(8/18)	19.0%(4/21)	38.2%(21/55)	[36]
海德堡人	35%(3/4)	50%(1/2)	100%(2/2)	75%(6/8)	[36]
尼安德特人	80%(16/20)	57.9%(11/19)	20%(3/15)	55.6%(30/54)	[36]
早期现代人	37.5%(6/16)	30%(3/10)	46.2%(6/13)	38.5%(15/39)	[36]
现代人					
欧洲与非洲现代人 (EDJ)	95.7%(22/23)	81.8%(18/22)	25%(1/4)	83.7%(41/49)	[9]
西班牙现代人	26.6%(33/124)	14.3%(17/119)	44.4%(4/9)	21.4%(54/252)	[6]
现代中国人 (OES)	36.7%(33/90)	15.7%(14/89)	20.3%(13/64)	24.7%(60/243)	本文
现代中国人 (EDJ)	84.9%(28/33)				本文
黑猩猩	100%(8/8)	90.5%(19/21)	100%(4/4)	93.9%(31/33)	[9]

与咬合面边缘脊之间时常有一个锐利的脊将两者相连，一些学者将这个脊命名为齿带 - 原尖脊 (cingulum-protococone crest)，作为卡氏尖的一部分<sup>[9]</sup> (图 6)。出现在黑猩猩齿冠舌侧靠近咬合面切缘的深沟以及齿带 - 原尖脊都属于原始性特征<sup>[9]</sup>。卡氏尖在南方古猿的表现与黑猩猩非常相似。在南方古猿非洲种和粗壮种，卡氏尖形态粗壮，通常表现为一个由舌侧齿带、皱纹状釉质 (wrinkled enamel) 及一个或多个小尖形成的组合特征，同样占据原尖和次尖舌面区域。南方古猿非洲种上颌臼齿舌面一般都呈现有部分或完全的“屋檐”状齿带 (shelf-like cingulum) (图 6)，而在粗壮种多表现为一个深沟，或多个小的浅沟，很少表现为游离尖状。在早期人属卡氏尖多表现为齿带状的脊 (cingulum-like crest)。但在有些表标本也表现为横行的深沟及屋檐状结构 (图 5: C)。进入直立人阶段，卡氏尖表现程度明显减弱<sup>[9]</sup>。格鲁吉亚 Dmanisi 地点上颌第一和第二臼齿 (D2882 和 D2700) 表现有中等发育程度 (“Y”形沟状凹陷) 的卡氏尖<sup>[38]</sup>。在西班牙 Atapuerca 更新世早期地层中发现的先驱人上颌第一臼齿 (ATD6-11) 也呈现有类似卡氏尖<sup>[39]</sup>。卡氏尖在印度尼西亚爪哇直立人发育程度也很弱，表现为点隙或“Y”形凹陷<sup>[40-41]</sup>。虽然卡氏尖在欧洲更新世中、晚期人类 (海德堡人、Atapuerca SH 地点、尼安德特人) 出现率较高，但表现程度大多轻微 (ASUDAS 标准 1-4 级之间)<sup>[36]</sup>。

本研究显示卡氏尖在中国古人类不仅具有较高的出现率和多种形态形式，在一些标本还保留上述两个常见于黑猩猩和南方古猿的原始特征表现：1) 齿带 - 原尖脊。通过 CT 扫描与虚拟复原，我们在建始 PA1279、和县 PA833 和 PA837、巢县左侧 M<sup>1</sup> 和 M<sup>2</sup>、桐梓 PA875 一共 5 枚牙齿发现有齿带 - 原尖脊结构；2) 齿冠舌侧横行沟及屋檐状结构。在建始 PA1279、许家窑 PA1480-5 及 PA1480-6 以及全部 5 枚独山洞上颌臼齿一共 8 枚牙齿发现

有这个结构。如前述,卡氏尖在绝大多数欧亚地区古人类都表现为点隙、“Y”形凹陷、或小的尖。而齿带-原尖脊和齿冠舌侧横行沟及屋檐状结构只出现在在黑猩猩和南方古猿。甚至有学者认为出现在猿类和南方古猿的这样结构不属于卡氏尖,应该被称为舌侧齿带(lingual cingulum),或屋檐状的舌侧齿带(shelf-like lingual cingulum)代表着演化上的原始状态<sup>[9]</sup>。根据本文对卡氏尖在中国古人类上颌臼齿出现和表现情况的研究发现,作者认为出现在中国古人类的卡氏尖更有可能是古老原始特征的残余。从卡氏尖在更新世中、晚期中国与欧洲古人类出现情况与表现特点看,两个地区古人类都具有较高出现率的卡氏尖。而卡氏尖在中国古人类的表现程度较同时期欧洲古人类更为显著。因此目前还没有足够的可信证据支持卡氏尖是中国与欧洲古人类之间基因交流的造成化石形态特征。作者意识到目前掌握的卡氏尖在整个欧亚地区更新世时期人类以及现代人群上颌臼齿釉质外表面和釉质-本质交界面出现与表现特点的数据还不够充分,进一步揭示卡氏尖在中国地区古人类的出现以及在演化上的意义还需要未来更深入和全面的研究。

致谢:吴新智院士审阅了本文初稿并提出修改意见。云南省文物考古研究所吉学平研究员、广西壮族自治区民族博物馆王颀研究员分别为作者观察和拍摄丽江人、马鹿洞以及独山洞人化石标本提供便利。北京大学文博学院何嘉宁博士帮助作者核对卡氏尖在金牛山人化石出现情况。作者谨致谢意!

## 参考文献

- [1] Hilton S. Dental Anthropology[M]. Cambridge University Press, 1996, 1-366
- [2] Scott GR, Turner CG. The anthropology of modern human teeth: Dental morphology and its variation in recent human populations [M]. Cambridge University Press, 1997
- [3] Wood BA, Engleman CA, Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids, V. Maxillary postcanine tooth morphology[J]. Journal of Anatomy, 1988, 161: 1-35
- [4] Aiello L, Dean MC. An Introduction to Human Evolutionary Anatomy [M]. Academic Press, New York, 1990
- [5] Swindler DR. Primate Dentition [M]. Cambridge University Press, New York, 2002
- [6] Guatelli-Steinberg D, Irish JD. Brief communication: Early hominin variability in first molar dental trait frequencies[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2005, 128: 477-484
- [7] Hlusko L. Protostylid variation in *Australopithecus* [J]. Journal of Human Evolution, 2004, 46: 579-594
- [8] Skinner MM, Wood BA, Hublin JJ. Protostylid expression at the enamel-dentine junction and enamel surface of mandibular molars of *Paranthropus robustus* and *Australopithecus africanus*[J]. Journal of Human Evolution, 2009, 56: 76-85
- [9] Ortiz A, Skinner M, Bailey S, et al. Carabelli's trait revisited: An examination of mesiolingual features at the enamel dentine junction and enamel surface of Pan and *Homo sapiens* upper molars[J]. Journal of Human Evolution, 2012, 63: 586-596
- [10] Wolpoff MH, Wu XZ, Thorne AG. Modern *Homo sapiens* origins: A general theory of hominid evolution involving the fossil evidence from East Asia [A]. In: Smith FH, Spencer F(Eds.), The Origins of Modern Humans. A World Survey of the Fossil Evidence. Alan R Liss, New York, 1984: 411-483
- [11] 吴新智. 中国和欧洲早期智人的比较研究 [J]. 人类学学报, 1988, 7: 287-293
- [12] 吴新智. 从中国晚期智人颅牙特征看中国现代人的起源 [J]. 人类学学报, 1998, 17: 276-282
- [13] 吴新智. 20 世纪的中国人类古生物学研究与展望 [J]. 人类学学报, 1999, 18: 165-175
- [14] Wu Xingzhi. On the origin of modern humans in China [J]. Quaternary International, 2004, 117: 131-140
- [15] 吴新智. 现代人起源的多地区进化说在中国的证实 [J]. 第四纪研究, 2006, 26: 702-709
- [16] 张银运, 刘武, 张罗. 南京直立人的鼻骨形态及其与欧洲化石人类基因交流的可能性 [J]. 人类学学报, 2004, 23: 187-195
- [17] 吴新智, 尚虹. 南京直立人的高鼻梁是由于对寒冷气候的适应吗?[J]. 人类学学报, 2007, 26: 289-294



- [18] 张银运, 刘武. 南京直立人的高耸鼻梁和气候适应 [J]. 人类学学报, 2009, 28: 238-245
- [19] Xiu-Jie Wu, Isabelle Crevecoeur, Wu Liu, et al. Temporal labyrinths of eastern Eurasian Pleistocene humans[J]. PNAS, 2014, 111: 11509-11513
- [20] Zhan-Yang Li, Xiu-Jie Wu, Li-Ping Zhou, et al. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China [J]. Science, 2017, 355: 969-972
- [21] 云南省博物馆. 云南丽江人类头骨的初步研究 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1977, 15: 157-161
- [22] Xing S, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, et al. Middle Pleistocene hominin teeth from Longtan Cave, Hexian, China [J]. PLoS ONE, 2015, 9, e114265
- [23] Xing S, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, et al. Hominin teeth from the early Late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China [J]. American Journal of Physical Anthropology, 2015, 156: 224-240
- [24] Xing S, Sun C, Martínón-Torres M, et al. Hominin teeth from the Middle Pleistocene site of Yiyuan, Eastern China [J]. Journal of Human Evolution, 2016, 95: 33-54
- [25] Kondo S, Wakatsuki E, Shun-Te H, et al. Comparison of the crown dimensions between the maxillary second deciduous molar and the first permanent molar [J]. Okajimas Folia Anat Jpn, 1996, 73: 179-84
- [26] Butler PM. Dental merism and tooth development[J]. Journal of Dental Research, 1967, 46: 845-850
- [27] Weidenreich F. The dentition of *Sinanthropus pekinensis*: A comparative odontography of the hominids [M]. Palaeontologica Sinica N.S. D1. The Geological Survey of China, 1937, 1-180
- [28] 何嘉宁. 金牛山人化石牙齿初步研究 [J]. 人类学学报, 2000, 19: 216-224
- [29] Dambricourt Malassè A, Zhang P, Wils P. A new molar in the Middle Pleistocene hominid assemblage of Yanhuidong (Tongzi, South China)[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2018, 37(1): 1-17
- [30] Dahlberg AA. Materials for the Establishment of Standards for Classification of Tooth Characteristics, Attributes, and Techniques in Morphological Studies of the Dentition[M]. Zoller Laboratory of Dental Anthropology, University of Chicago. 1956
- [31] Turner II CG, Nichol CR, Scott GR. Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: The Arizona State University Dental Anthropology System [A]. In: Kelley M, Larsen C (Eds.), Advances in Dental Anthropology. Wiley-Liss, New York, 1991: 13-31
- [32] Smith T, Paul Tafforeau, P, Reid D, et al. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2010, 107: 20913-20928
- [33] Zonolli C, Pan L, Dumonce J, et al. Inner tooth morphology of *Homo erectus* from Zhoukoudian. New evidence from an old collection housed at Uppsala University, Sweden[J]. Journal of Human Evolution, 2017, doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.11.002
- [34] 王颀, 黄超林, 谢绍文, 等. 广西平乐鸡母岩发现的晚更新世人类牙齿化石 [J]. 第四纪研究, 2011, 31: 699-704
- [35] 王颀, 黄启善, 周石保. 广西柳江土博新发现的人类化石 [J]. 龙骨坡史前文化志, 1999, 1: 104-108
- [36] Martínón-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
- [37] Van Reenen JF, Reid C. The Carabelli trait in early South African hominids: A morphological study[A]. In: Moggi-Cecchi J(Ed.), Aspects of Dental Biology: Paleontology, Anthropology and Evolution. International Institute for the Study of Man, Florence, 1995: 291-298
- [38] Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Gómez-Robles A, et al. Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): Morphological analysis and comparative study[J]. Journal of Human Evolution, 2008, 56: 76-85
- [39] Gómez-Robles A, Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, et al. Crown size and cusp et al. proportions in Homo antecessor upper first molars[J]. A comment on Quam et al. 2009. Journal of Anatomy, 2011, 218: 258-262
- [40] Zonolli C. Additional evidence for morpho-dimensional tooth crown variation in a new Indonesian *H. erectus* sample from the Sangiran Dome (Central Java) [J]. PLoS One, 2013, 8: e67233
- [41] Zonolli C. Brief Communication: Molar crown inner structural organization in Javanese *Homo erectus*[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2015, 156: 148-157