

# 更新世中期中国古人类演化区域连续性与多样性的化石证据

刘武, 吴秀杰, 邢松

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

**摘要:** 以往, 在东亚大陆发现的更新世中期人类化石被分别归入直立人和古老型智人。这种分类的主要依据是化石形态特征以及年代。魏敦瑞对周口店第一地点人类化石研究描述的一些头骨、下颌骨和牙齿特征通常被作为判定直立人的标准。根据这些化石的年代分布, 一般将 30 万年前的中更新世晚期作为划分直立人与古老型智人的大致年代界限。近 20 年来, 在非洲、欧洲和东亚新发现了一些更新世中期人类化石, 目前古人类学界对中国更新世中期人类化石特征及演化有了与以往不同的认识。最近对大荔、许家窑、盘县大洞、许昌、华龙洞等人类化石的研究显示, 近 30 万年以来东亚大陆人类演化呈现复杂的多样性, 将这一时期人类全部归入古老型智人难以准确反映更新世中期中国古人类演化模式及规律。本文结合近年中国更新世中期人类演化研究进展, 选择部分具有演化及分类价值的形态特征, 分析这些特征在更新世中期中国古人类化石的表现特点。在此基础上, 对更新世中期中国古人类演化模式做了尝试性探讨。本研究发现, 周口店、和县、沂源、南京等中更新世早期人类化石呈现有较多的区域性特征, 形态特征表现相对稳定; 而大荔、金牛山、许家窑、许昌、华龙洞、马坝、盘县大洞等中更新世晚期人类化石形态特征表现复杂多样, 变异范围大。此外, 在这一时期人类化石上发现较多与生存活动、健康、环境适应有关的证据。根据这些发现, 作者认为中国中更新世早期组人类演化以形态连续性为主; 进入中更新世晚期, 中国古人类演化区域性特征减弱, 演化模式以多样性为主。一系列新的化石发现和研究证据提示中更新世晚期东亚大陆可能生存有不同的古人类成员。根据目前掌握的化石形态和年代证据, 大约 30 万年前是中国更新世中期演化变化关键时间节点。

**关键词:** 更新世中期; 直立人; 古老型智人; 区域连续性; 多样性; 中国

## 1 引言

自上世纪 20 年代在周口店第一地点发现古人类化石以来, 迄今已经在中国 20 余处地点发现了更新世中期 (年代为 781~128 kaBP) 人类化石<sup>[1]</sup>。长期以来, 古人类学界将生存在这一时期的中国古人类分别归入直立人和早期智人 (古老型智人)。这种分类的主

收稿日期: 2019-05-20; 定稿日期: 2019-07-08

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项 (XDB26000000), 国家自然科学基金 (41630102, 41672020, 41872030) 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, Wu XJ, Xing S. The morphological evidence for the regional continuity and diversity of Middle Pleistocene human evolution in China[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2019, 38(4): 473-490

要依据是化石的年代和形态特征。年代较早（中更新世早期，年代为 780~400 kaBP）并且呈现有较多相对原始特征的化石都被归入直立人，典型的化石地点包括周口店第一地点、蓝田陈家窝、和县、沂源、南京汤山等；而年代较晚（中更新世中段或后段，年代为 300~128 kaBP），已经出现一些进步或过渡性特征的标本则被认为属于早期智人或古老型智人，代表性的标本有大荔、金牛山、马坝、长阳、桐梓、巢县、丁村、许家窑、盘县大洞等<sup>[2]</sup>。这些数量丰富、保存状态较好、年代大致连续的中国更新世中期人类化石为研究东亚大陆人类演化提供了重要的材料（表 1），在论证东亚人类演化方面发挥了重要的作用。其中，在周口店第一地点发现的人类化石无疑占有最为重要的地位。上世纪 20-40 年代周口店第一地点人类化石的发现和研究所奠定了东亚更新世中期人类化石形态特征与演化的基本框架。对周口店人类化石系列研究所确定的头骨、下颌骨、牙齿等形态特征一直被作为直立人典型特征<sup>[3-5]</sup>。魏敦瑞根据他观察到的周口店人类化石与现代蒙古人种之间存在的一些共同或相似特征，提出周口店北京人与现代中国人之间存在演化上的联系，可能是现代蒙古人种的祖先。上世纪 70 年代末，吴新智和张银运根据在周口店、马坝、桐梓、丁村、长阳等中更新世人类化石以及柳江、山顶洞等更新世晚期人类化石上观察到的一些共同形态特征，首次提出从更新世中期到晚期中国古人类体质特征演化是连续的<sup>[6]</sup>。1984 年，吴新智与美国学者 Wolpoff、澳大利亚学者 Thorne 对东亚和东南亚 - 太平洋地区古人类演化模式进行了分析论证，列举了支持这一区域古人类连续进化的化石形态证据，提出了现代人起源的“多地区进化说”<sup>[7]</sup>。上世纪 90 年代末到 21 世纪初，在掌握更多古人类化石证据的基础上，吴新智提出“连续进化附带杂交”学说。这一学说的核心就是强调东亚地区古人类演化呈现连续模式，同时与周边地区古人类发生一定程度的基因交流<sup>[8-9]</sup>。

表 1 用于本文分析的中国更新世中期人类化石

Tab. 1 The specimens of Chinese Middle Pleistocene humans used in the present study

化石地点(Site)	人类化石(Human fossil)	时代/年代(Age)	主要数据来源(Source)
周口店第一地点(ZKD Loc.1)	头骨、下颌骨、牙齿	Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> /≈500 kaBP <sup>[23]</sup>	化石、模型、文献 <sup>[3-5,24-25]</sup>
蓝田陈家窝子(Chenjiawozi)	下颌骨及附带牙齿	Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> /650 kaBP <sup>[26]</sup>	化石
沂源(Yiyuan)	头骨、牙齿	Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> /630 kaBP <sup>[27]</sup>	化石、文献 <sup>[28]</sup>
和县(Hexian)	头骨、下颌骨、牙齿	Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> /412 kaBP <sup>[29]</sup>	化石、文献 <sup>[30-31]</sup>
南京汤山(Nangjing Tangshan)	头骨	Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> /620~580 kaBP <sup>[32]</sup>	模型、文献 <sup>[33]</sup>
大荔(Dali)	头骨	Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> /300-260 kaBP <sup>[34]</sup>	模型、文献 <sup>[14]</sup>
金牛山(Jinniushan)	头骨	Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> /260 kaBP <sup>[35]</sup>	模型、文献 <sup>[36]</sup>
马坝(Maba)	头骨	Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> /130-300 kaBP <sup>[37]</sup>	化石、文献 <sup>[16, 38-39]</sup>
长阳(Changyang)	上颌骨	Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> /195 kaBP <sup>[40]</sup>	化石、文献 <sup>[41]</sup>
桐梓(Tongzi)	牙齿	Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> /113-206 kaBP <sup>[42]</sup>	化石、文献 <sup>[20]</sup>
巢县(Chaoxian)	头骨、牙齿	Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> /200-300 kaBP <sup>[43]</sup>	化石、文献 <sup>[15,41]</sup>
丁村(Dingcun)	牙齿	Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> /160-200 kaBP <sup>[44]</sup>	化石
许家窑(Xujiayao)	头骨、牙齿	Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> /120-200 kaBP <sup>[44-46]</sup>	化石、文献 <sup>[17, 41,47-48]</sup>
盘县大洞(Panxian Dadong)	牙齿	Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> /280-130 kaBP <sup>[49]</sup>	化石、文献 <sup>[18]</sup>
许昌(Xuchang)	头骨	Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> /125-160 kaBP <sup>[19]</sup>	化石、文献 <sup>[19]</sup>
华龙洞(Hualongdong)	头骨、下颌骨、牙齿	Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> /270-300 kaBP <sup>[21]</sup>	化石、文献 <sup>[21]</sup>

上述这些关于中国古人类演化学说的证据主要是基于对中国更新世中期人类化石的研究。

近 20 年来, 在非洲和欧洲新发现了一些保存状态良好、年代可靠的更新世中期人类化石, 相关研究更加细致深入, 目前古人类学界对世界范围更新世中期人类演化有了更为全面的理解, 尤其对这一时期人类形态特征表现特点、演化分类以及不同地区古人类之间的关系提出了一些新的看法<sup>[10-13]</sup>。近年, 随着新发现的一些更新世中期人类化石, 国内古人类学界对中国更新世中期人类化石形态特征表现特点、演化分类、生存活动等开展了多方面的研究, 取得了很大进展。在这些研究中, 值得注意的是对大荔、巢县、马坝、许家窑、盘县大洞、许昌、桐梓、华龙洞等距今 30 万年以来中更新世晚期人类化石的研究除证实东亚大陆人类演化具有区域连续性表现特点外, 还揭示这一时期人类化石形态特征、生存活动以及演化模式呈现的复杂的多样性<sup>[14-21]</sup>。这些研究进展提示目前古人类学界对中国更新世中期人类化石特征表现特点、变异程度及演化趋势仍存缺乏清晰的了解和认识, 将这一时期人类简单归入古老型智人不可能准确反映更新世中期人类演化规律<sup>[22]</sup>。鉴于这些情况, 本文将在回顾近年对中国更新世中期人类演化研究进展的基础上, 对比分析不同时间段的更新世中期中国古人类化石特征表现特点, 对更新世中期中国古人类演化模式和趋势进行探讨。

## 2 材料与方 法

### 2.1 研究材料

鉴于本文主要目的是对比分析传统分类划分的更新世中期中国直立人与古老型智人化石主要形态特征表现特点, 探讨这一时期中国古人类演化模式和趋势, 因此将这些标本分为中更新世早期和晚期两组, 基本对应传统的直立人和古老型智人的划分(表 1)。考虑到本文分析的形态特征集中在头骨和牙齿(见后), 本文只选取发现有较完整头骨和牙齿标本并且有年代数据的地点。

采用不同测年方法对一些中国古人类化石地点获得的年代数据不尽一致, 个别地点甚至差别很大。对于这些化石地点的年代, 本文采用学术界普遍接受的数据, 尽量避免使用存在争议的数据。例如, 采用不同年代测定方法获得的周口店第一地点年代数据差别较大, 但一般认为出产人类化石的上部地层年代在年代为 300~200 kaBP, 下部地层的年代不早于年代为 600 kaBP<sup>[23]</sup>。本文采用大约年代为 500 kaBP 的数据来代表周口店第一地点古人类的生存年代。本文研究的个别地点(许家窑、许昌)的年代范围较大, 跨越中更新世晚期 - 晚更新世早期。表 1 罗列本文采用的中国古人类化石地点年代数据的主要参考文献。

### 2.2 性状选择

根据以往研究更新世中期人类化石关注的具有演化和分类价值的形态特征并考虑中国更新世中期人类化石保存情况, 本文选择以下 5 部分性状进行分析:

- 1) 头骨轮廓形态: 头骨总体轮廓形态、尺寸比例、指数和角度。
- 2) 眶上区形态: 眼眶上方及其相邻的额鳞区域形态, 包括眉脊(眶上圆枕)、圆枕上沟和眶后缩窄。

3) 面部特征: 重点对比眼眶区域、上颌骨、颧骨、鼻部一些指数和非测量特征。

4) 颅容量: 对比分析绝对颅容量和相对颅容量在中国中更新世人类早期和晚期组之间的各自表现特点和差异情况。

5) 牙齿特征: 重点对比分析牙齿外表非测量特征、釉质 - 齿质交界面 (EDJ) 形态、第三臼齿退化情况。

对上述化石特征的分析 and 对比参照相关文献表述的标准和数据详见表 1。

### 3 结果与分析

#### 3.1 头骨轮廓形状

研究显示, 周口店北京人头骨有一些共同的轮廓形状特征, 主要包括低矮的整体颅骨穹窿部、头盖骨各部 (额骨、顶骨、枕骨) 低平 (曲度低)、前面和后面观颅侧壁从底部向矢状脊方向汇聚、头骨最大宽位置低 (颧骨乳突上脊水平)、枕项平面角度转折并呈现明显的枕圆枕等<sup>[3]</sup>。中更新世早期组的和县和南京汤山直立人头骨在这些特征的表现上基本与周口店标本相似, 因此这些头骨特征被作为东亚直立人标志性特征<sup>[30, 33]</sup>。在中更新世晚期组标本这些特征仍有出现, 但其中一些特征的表现特点与早期组标本呈现差别 (图 1)。

颅穹隆曲度: 本文研究的中更新世早期组和晚期组颅骨穹窿整体观在纵向和横向都显得很低矮 (表 2)。早期组颅长 (耳上) 颅高指数和颅宽 (耳上) 颅高指数平均值分别为 51.2 和 62.1, 这两个指数在晚期组的平均值分别为 51.9 和 65.1。但与早期组标本相比, 这两个指数在中更新世晚期组的表现不尽一致。颅长高指数在大荔和金牛山分别为 49.6 和 47.8, 明显低于早期组, 说明颅穹窿在矢状方向隆起程度高于周口店等早期组标本。而新发现的华龙洞头骨颅长高指数为 58.3, 明显高于周口店、和县、南京直立人, 呈现较低的颅骨矢状隆起程度 (图 2: A)。晚期组颅骨颅宽高指数平均值为 65.1, 高于早期组平均值

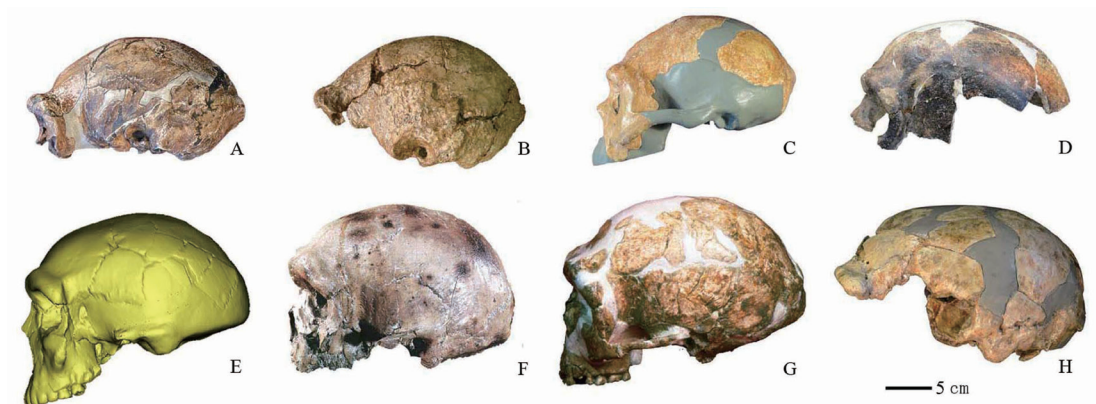


图 1 中国更新世中期人类头骨侧面轮廓

Fig.1 The lateral cranial profiles of the Middle Pleistocene humans in China

A: 周口店 12 号 /ZKD 12; B: 和县 /Hexian; C: 南京 / Nanjing; D: 马坝 (右侧镜像) /Maba (Mirror of right side); E: 华龙洞 / Hualongdong; F: 大荔 /Dalu; G: 金牛山 /Jinniushan; H: 许昌 1 号 /Xuchang 1

表 2 中国中更新世人类头骨曲度  
 Tab.2 The cranial curvatures of Middle Pleistocene humans in China

遗址Site	整体曲度指数 (纵向)ABH/GLO	整体曲度指数 (横向)ABH/XCB	额骨曲度 FRC/FRA	顶骨曲度 PAC/PAA	顶骨横向曲度指数 BRAC/BRAA	枕骨曲度指数 L-O chord/arc 枕骨曲角
ZKD 2 (Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )			91.9	94.3		
ZKD 3 (Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	51.3	60.9	88.7	94.9	87.6	77.8 / 106°
ZKD 5 (Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )		60.7	89.2		91.6	71.6
ZKD 10(Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	53.3	64.0	89.1	93.8	85.2	/104°
ZKD 11(Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	49.0	63.3	87.3	93.5	87.1	73.5 / 105°
ZKD 12(Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	51.9	65.7	90.8	95.8	86.8	72.9 / 98°
南京 1 号/Nanjing 1(Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	51.4	60.8	90.8	95.1	88.8	75.8 / 106°
和县/Hexian(Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	50.0	59.4	82.5	93.6	81.7	75.2
早期组平均/Average	51.2	62.1	88.8	94.4	86.8	74.4
大荔/Dali(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )	49.6	68.6	84.4	93.0	79.8	68.3 / 105°
金牛山/Jinniushan(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )	47.8	66.5	83.3	92.4	83.6	72.6 / 93.7°
马坝/Maba(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )			86.3	93.9		
许昌/Xuchang(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )		55.9		96.1	81.6	
许家窑/Xujiayao(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )				94.5	81.1	
华龙洞/Hualongdong(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )	58.3	69.4	87.3	91.0		
晚期组平均/Average	51.9	65.1	85.3	93.5	81.5	73.6/99.4°

62.1, 说明颅穹窿在冠状方向的隆起程度略低于周口店等早期组标本。该指数在大荔、金牛山、许昌、华龙洞头骨分别为 68.6、66.5、55.9 和 69.4, 显示中更新世晚期人类颅穹窿隆起程度具有较大的内部变异, 但多数头骨在冠状方向隆起程度低于早期组(图 2: B)。大荔、金牛山、马坝、华龙洞额骨曲度指数范围 83.3-87.3(平均值 85.3)明显低于周口店等早期组(平均值 88.8), 说明中更新世晚期人类额骨隆起程度增大(图 2: C)。顶骨曲度指数在早期组和晚期组的平均值均分别为 94.4 和 93.5, 显示中更新世晚期中国古人类顶骨隆起程度略高于早期组, 但仍很低矮, 与直立人接近(图 2: D)。但晚期组顶骨横向曲度指数(顶骨前凶点-星点曲度指数)明显低于早期组标本(仅和县除外), 说明大荔、金牛山、许家窑、许昌 1 号顶骨在横向较多数早期组标本更为隆起, 落入更新世晚期人类变异范围(图 2: E)<sup>[14, 19]</sup>。前后面观, 周口店及南京直立人头骨最大宽位置很低, 在乳突上脊水平。颅骨侧壁呈倾斜状向矢状脊方向汇聚, 在大约顶结节位置明显转折, 但顶结节较弱, 和县人头骨表现也类似。但上述特征在晚期组标本表现明显不同。大荔头骨最宽处在颞骨后上部。大荔头骨两侧壁下部几乎平直, 向上才开始轻微倾斜, 并具有较明显的顶结节; 而金牛山头骨两侧壁从乳突水平开始向上倾斜, 顶结节微弱(图 4)。华龙洞头骨最大宽位置较低, 在乳突上脊水平, 但顶骨仅在上 1/3 才轻微向上倾斜(图 3、图 4)。所有更新世中期中国古人类枕骨的枕平面和项平面都呈角状相交。枕骨曲度指数在早期组平均值 74.4, 范围 71.6-77.8, 该指数在晚期组平均值 70.5, 说明相比于早期组, 晚期组具有更为隆起的枕部。但值得注意的是, 枕骨隆起程度在中更新世晚期人类呈现较大的变异。该指数在大荔为 68.3, 明显小于早期组平均值和分布范围。但马坝和金牛山头骨该指数分别为 79.9 和 72.6, 位于中国直立人变异范围。反映枕部隆起程度的人字点-枕外隆凸点曲

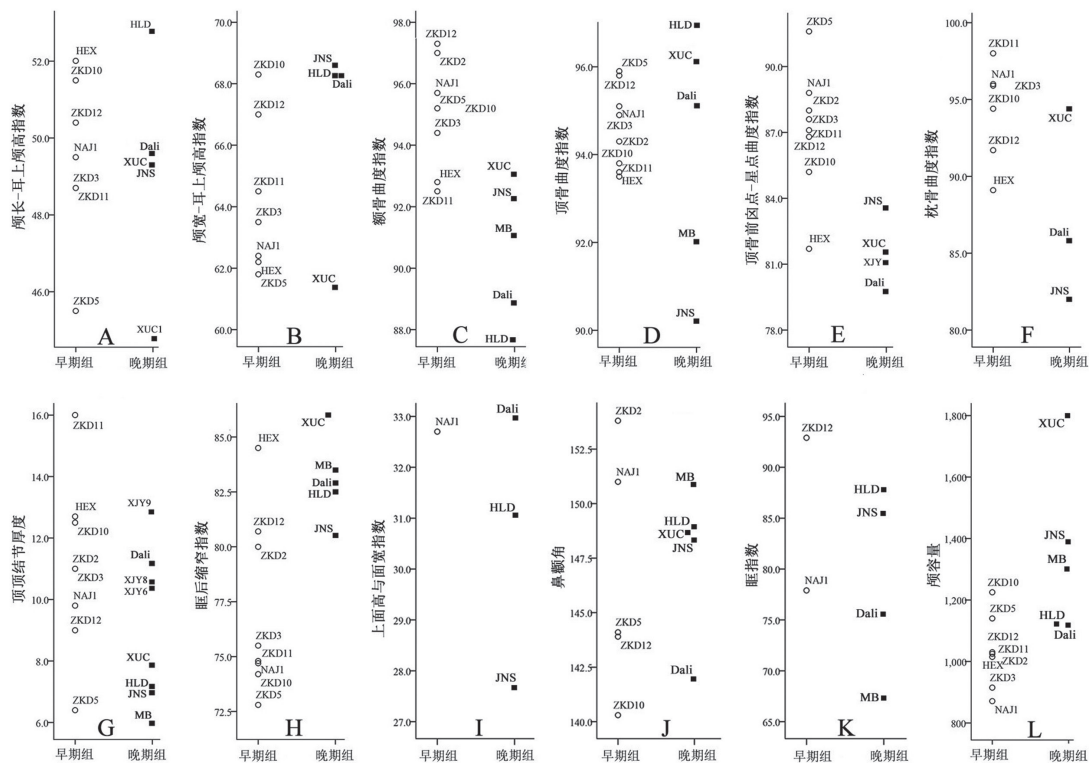


图 2 部分颅骨测量数据和指数在中国更新世中期古人类早期组和晚期组的分布

Fig.2 The distributions of selected cranial measurements and indices for earlier and later groups Middle Pleistocene humans of China

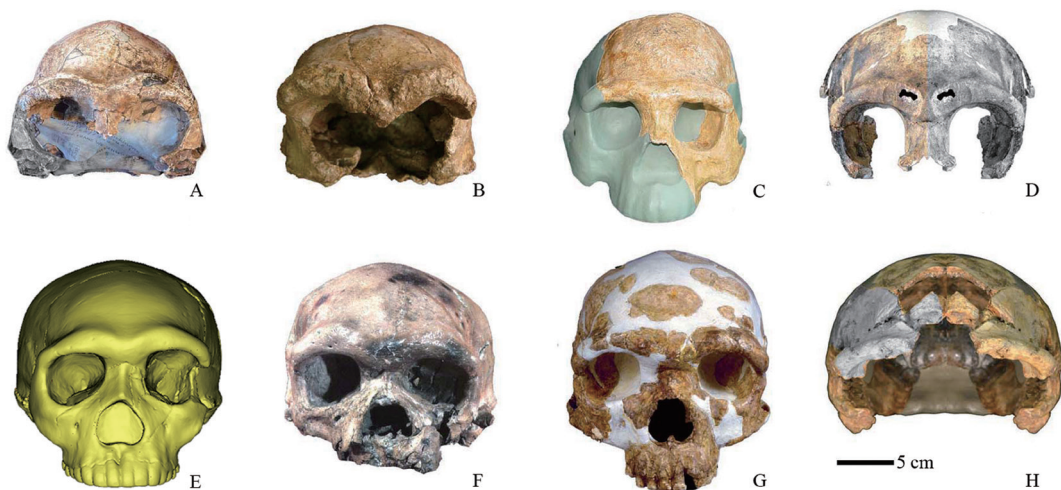


图 3 中国更新世中期人类头骨前面观

Fig.3 The anterior cranial profiles of the Middle Pleistocene humans in China

A: 周口店 12 号; B: 和县; C: 南京; D: 马坝; E: 华龙洞; F: 大荔; G: 金牛山; H: 许昌 1 号 // A: ZKD 12; B: Hexian; C: Nanjing; D: Maba; E: Hualongdong; F: Dali; G: Jinniushan; H: Xuchang 1

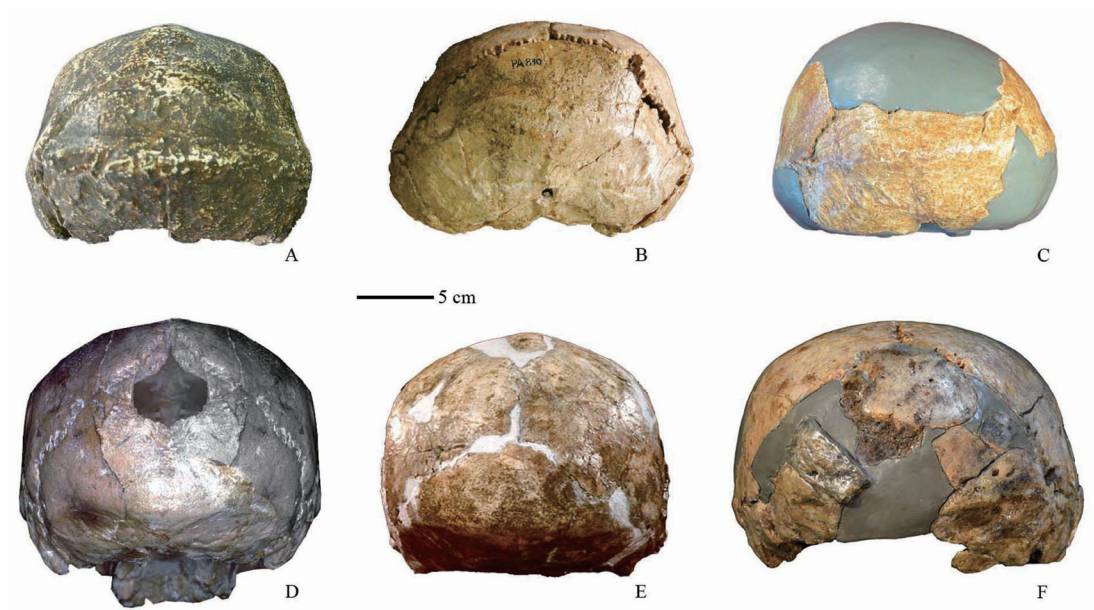


图 4 中国更新世中期人类头骨后面观

**Fig.4 The posterior views of the Middle Pleistocene human crania in China**

A: 周口店 11 号; B: 和县; C: 南京; D: 大荔; E: 金牛山; F: 许昌 1 号 // A: ZKD 11; B: Hexian; C: Nanjing; D: Dali; E: Jinniushan; F: Xuchang 1

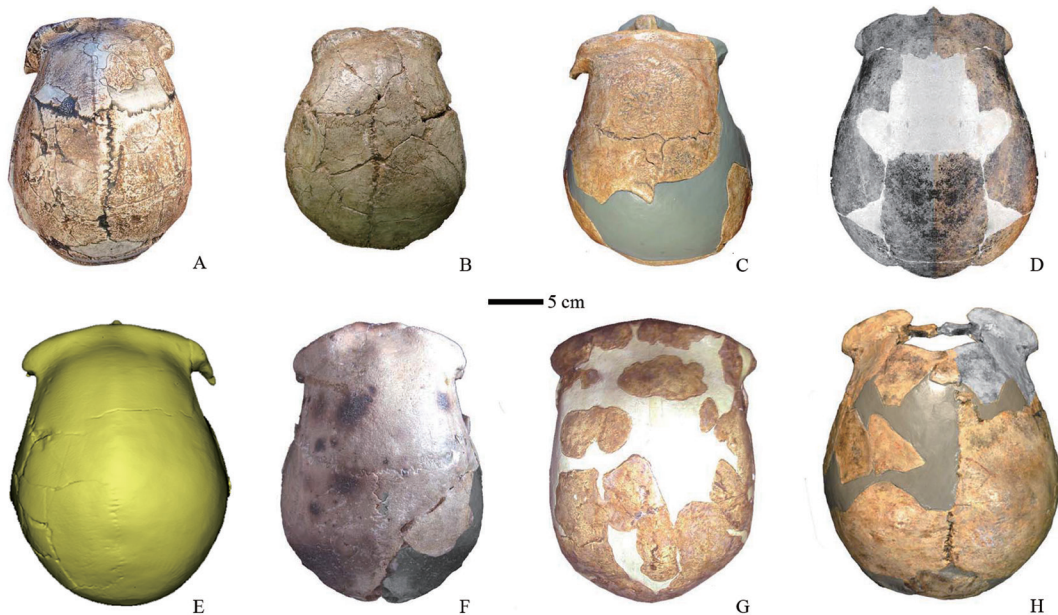


图 5 中国更新世中期人类头骨顶面观

**Fig.5 The superior views of the Middle Pleistocene human crania in China**

A: 周口店 12 号; B: 和县; C: 南京; D: 马坝; E: 华龙洞; F: 大荔; G: 金牛山; H: 许昌 1 号 // A: ZKD 12; B: Hexian; C: Nanjing; D: Maba; E: Hualongdong; F: Dali; G: Jinniushan; H: Xuchang 1

度指数显示晚期组标本比早期组标本具有更为隆起的枕部(图 2: F)。从枕骨曲角也可以看出大荔枕骨枕平面与项平面转折程度较和缓( $105^\circ$ ),而该角度在金牛山头骨锐利( $93.7^\circ$ )。

矢状脊: 发育明显的矢状脊是周口店等中更新世早期组直立人头骨的标志性特征。多数情况下, 矢状脊在这些标本贯穿额骨和顶骨大部, 隆起显著。在矢状脊一侧呈现有旁脊凹陷, 在前凶区域还发育有十字隆起。矢状脊在晚期组标本总体表现较早期组为弱, 但表现方式有所不同。矢状脊仅存在于大荔头骨额骨中部, 没有抵达微弱发育的前凶隆起。吴新智甚至认为大荔头骨没有矢状脊结构<sup>[14]</sup>。相比之下, 额骨矢状脊在金牛山和华龙洞头骨均较明显, 在金牛山顶骨也可以观察到<sup>[21,36]</sup>(图 3; 图 4)。

颅骨壁厚度: 总体上看, 头骨厚度在中更新世早期组大于晚期组标本。从顶骨顶结节位置的厚度对比看, 早期组平均值为 11.1 mm, 晚期组平均值仅为 9.4 mm。头骨厚度在中国更新世中期人类变异很大, 尤其是晚期组。在可以测量顶骨结节处头骨厚度的 10 件标本中, 有 5 件标本的厚度值超过 10 mm, 其中大荔顶骨厚度为 11.2 mm, 有 3 件许家窑顶骨厚度超过 11 mm(图 2: G)<sup>[14,33]</sup>。

角圆枕: 更新世中期早期组成员周口店、和县头骨在顶骨乳突角都有发达的角圆枕。但这个特征在晚期组标本表现不一, 角圆枕在大荔和金牛山头骨较明显, 3 件许家窑顶骨(XYJ5、XJY6b、XJY9)都具有角圆枕结构, 但许昌头骨没有角圆枕结构<sup>[14,19]</sup>。

### 3.2 眶上区形态

在眼眶上方及其相邻的额鳞区域可以观测到多个具有演化和分类价值的形态特征, 其中以眉脊(眶上圆枕)、圆枕上沟和眶后缩窄最为重要。所有中国更新世中期人类头骨都具有明显的眶上圆枕结构, 但这一特征在周口店等早期组头骨与大荔、金牛山等晚期组标本表现特点明显不同(图 1、3、5)。总体上看, 眶上圆枕在早期组标本大致呈水平状, 眉间区隆起。圆枕厚度一般为内侧部最厚。眶上圆枕在晚期组标本表现则多样, 呈现很大的变异。眶上圆枕在大荔头骨非常明显, 在垂直方向粗厚。与周口店等早期标本不同, 大荔人眶上圆枕呈向上弯曲的拱桥形或倾斜的八字形, 分别跨越两侧眼眶上方。圆枕下缘呈轻微弯曲状, 而上缘则为显著弓形或角状隆起, 尤其在圆枕的中部。大荔眶上圆枕最厚位置在中部。眶上圆枕在额骨颧突处增厚, 略呈丘状隆起, 明显较与之相接的颧骨额突为粗厚, 形成眶上三角(supraorbital trigone)。眶上圆枕在华龙洞头骨表现与大荔接近。相比之下, 眶上圆枕在金牛山头骨的发育程度明显较大荔和华龙洞为弱。但金牛山人眶上圆枕大致呈水平走向, 最厚部位在内侧, 与周口店和南京人眶上圆枕的表现特点相似。周口店等早期组标本眉间区显著突出。眉间区在晚期组标本表现不尽一致, 大荔和华龙洞眉间区呈凹陷状, 而金牛山人眉间区隆起, 与周口店等标本相似。此外, 金牛山左侧眶上缘内侧有一个明显的眶上切迹, 与周口店及和县标本相似, 但大荔和华龙洞眶上圆枕下缘没有眶上切迹。眶上圆枕在马坝和许昌头骨都较为纤细, 略呈弯曲状。但马坝眶上圆枕最厚部位位于内侧, 圆枕向中部和外侧部明显变薄; 而许昌 1 号眶上圆枕厚度大致接近, 尽在外侧部略有增加(图 3)。在周口店等早期组标本, 眶上圆枕后方与额鳞之间具有较深的圆枕上沟。在后期组标本, 圆枕上沟都比较浅。但在大荔头骨, 两侧圆枕上沟中部都有一条纵行的脊, 穿过圆枕上沟。这个特征在周口店、和县、南京、沂源所有这些早期组标本中都没有出现,



其演化或功能意义还不清楚<sup>[14, 33]</sup>。如同眶上圆枕, 所有中国更新世中期人类头骨都呈现明显的眶后缩窄, 但表现程度不同。尽管对展示眶后缩窄的指数有不同的计算方法, 但总体上看, 早期组标本的眶后缩窄程度都大于晚期组(图 2: H)。

### 3.3 面部特征

中国更新世中期人类头骨上面部尺寸比例和扁平程度大致接近。如果使用上面高与颧宽之比(NPH/ZYB)来表示上面部高和宽, 该指数在周口店和南京头骨范围 49.9-54.0, 大荔和金牛山分别为 51.7 和 50.1。如果使用上面高与中面宽之比(NPH/ZMB)来表示, 也呈现相似的结果, 说明中国更新世中期人类上都呈宽而低的上面(图 2: I)。反映上面部扁平程度的鼻颧角在中国直立人平均值 143.9°(范围 140.3°-147.2°), 这个角度在大荔、金牛山、华龙洞分别为 143°、148.4°和 154.2°, 说明整个中国更新世中期人类上面部扁平程度接近, 但华龙洞上面部更为扁平, 与现代人接近(图 2: J)。魏敦瑞研究周口店上颌骨时注意到眶下孔下方的上颌骨表面有一个明显的纵行沟, 上颌骨颧突下方呈上凹的弧形, 将这两个特征分别命名为上颌沟(sulcus maxillaris)和颧切迹(incisura malaris)。南京 1 号和晚期组的大荔都具有这两个特征<sup>[3, 14, 33]</sup>。所有中国更新世中期标本(周口店、南京、大荔、金牛山都没有犬齿窝。保存有鼻腔底部形态的中国更新世中期人类头骨(周口店、许家窑、长阳、巢县、华龙洞)都呈现双层结构(bilevel)或者斜坡型结构(sloping)<sup>[21, 41]</sup>。

但在另外一些面部特征, 早期组与晚期组标本表现很不同。中国更新世中期人类眼眶形态和尺寸比例变异较大。早期组的眼眶大致呈长方形, 眶指数平均值 84.1(周口店 81.8、南京 77.9), 说明具有较高的眼眶; 保存有眼眶的晚期组大荔、金牛山、马坝 3 件标本无论在眼眶形状, 还是在眼眶高宽比例都呈现出不同的表现方式。大荔和金牛山眼眶都是上缘圆弧形, 下缘大致平直的不规则形。两件标本的眶指数分别为 75.6 和 67.3, 说明眼眶明显较周口店和南京标本为低。值得注意的是, 马坝眼眶呈明显的圆弧形, 与其它中国更新世中期标本的近似方形不同。马坝人眶指数为 88.0。新发现的华龙洞头骨眼眶上下缘均呈圆弧形, 眼眶很高, 眶指数达到 94.4, 大于所有中国更新世中期人类眶指数<sup>[21]</sup>(图 2: K, 图 3)。

颧弓根位置在早期组标本都比较靠后, 周口店标本在 M<sup>2</sup> 水平, 估计南京也在 M<sup>2</sup> 水平。大荔头骨颧弓根位置在 M<sup>1</sup> 水平。金牛山头骨两侧颧弓根都破损缺失, 但根据保存较多上颌骨颧突的右侧部推测, 其根部位置在 M<sup>1</sup> 水平。颧弓根在华龙洞头骨位置也在 M<sup>1</sup> 水平。早期组仅周口店个别标本及南京 1 号保存有面部。根据对周口店和南京 1 号复原头骨的测量数据, 中国直立人鼻指数平均值为 56.5。梨状孔形态在晚期组标本呈现较大变异。大荔头骨梨状孔扩阔, 低矮(鼻指数为 62.2); 金牛山头骨梨状孔显得窄而高(梨状孔高 74.2mm, 梨状孔宽 31mm, 鼻指数 41.8); 华龙洞头骨梨状孔也比较高而窄(梨状孔高 63.5mm, 梨状孔宽 30mm, 鼻指数 47.2)。

### 3.4 颅容量

包括周口店、南京、和县的中国更新世中期人类早期组颅容量平均值为 1042.5 mL(范围 860-1225 mL)。相比之下, 大荔、金牛山、马坝、许昌、华龙洞等晚期组标本的颅容量明显较早期组为大, 平均值达到 1352 mL(范围 1120-1800 mL)。进入中更新世晚期, 中国古人类颅容量明显增加。除大荔和华龙洞颅容量略低外(分别为 1120 mL 和 1150 mL),

其余标本的颅容量均在 1300 mL 以上，许昌人颅容量甚至达到 1800 mL (图 2: L)。从反映相对颅容量的 EQ 指数看 (表 3)，晚期组的大荔 (5.3) 和许昌 (5.45) 也明显大于早期组的周口店 (4.6)<sup>[14,19]</sup>。以往研究及本文数据显示，中国中更新世晚期组人类顶骨在矢状方向低平，与早期组标本相似。但在横向方向，晚期组标本隆起程度较大。反映顶骨横向隆起程度的曲度指数 (前凶点 - 星点弦长 / 弧长之比) 在早期组和晚期组的平均值分别为 86.8 和 81.5 (表 2)，说明晚期组颅容量的增加与顶骨横向扩张相关。相关研究已经提出中更新世人类演化呈现明显的颅容量增大的大脑化 (encephalization) 趋势，并在接近晚更新世时达到顶点<sup>[19,50]</sup>，颅容量的增加伴随着顶骨的横向扩张。

### 3.5 牙齿特征

最近对周口店、和县、沂源等地点人类牙齿研究<sup>[20, 24-25, 28, 31]</sup>发现，中更新世早期组人类牙齿尺寸都较大、齿冠和齿根粗壮、咬合面形态结构复杂、一些臼齿和前臼齿轮廓形状不对称。除牙齿较大外，这些粗壮和复杂的齿冠和齿根结构主要表现为齿冠具有粗壮的支撑和附属结构 (buttressing and accessory structures)，如上中门齿舌侧的底结节和粗大及多条指状突，前臼齿主脊分叉并出现横脊，前臼齿齿冠颊侧的垂直沟，前臼齿轮廓形状不对称，上臼齿近中附脊，下臼齿转向皱折，出现第六尖和第七尖以及齿根粗壮，分叉明显，出现三齿根上前臼齿等。这些特征表现在魏敦瑞对周口店直立人牙齿研究的专著中大多都有定义和观察记载<sup>[3]</sup>，在东亚大陆以及爪哇更新世早期和中期人类牙齿中都很常见，通常被认为是东亚经典直立人的标志性特征<sup>[24]</sup>。在 CT 扫描复原的牙齿釉质 - 本质交界面 (EDJ)，可以看到周口店、和县、沂源等中更新世早期组牙齿咬合面复杂，具有显著的沟、脊、附尖结构，尤其是前臼齿颊面纵沟、上臼齿卡氏尖、下臼齿原副尖等。早期组牙齿的卡氏尖和原副尖在 EDJ 表面大多表现非常显著，多表现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)<sup>[51]</sup>。此外，周口店、和县、沂源等更新世早期组臼齿 EDJ 表面结构高度皱纹化 (highly crenulated enamel-dentine junction)，形成一种特别的“雪花树枝状 (dendrite-like)”咬合面 EDJ 形态 (图 6)。这种形态特征表现目前只见于中国中更新世早期人类牙齿，可能代表东亚大陆直立人或中更新世早期人类的衍生特征<sup>[25, 28]</sup>。

相比之下，晚期组人类牙齿形态呈现简单化、纤细化的趋势，主要表现为

表 3 中国中更新世人类颅容量及顶骨横向曲度指数  
**Tab.3 The cranial capacities and horizontal curvature indices of Middle Pleistocene humans in China**

遗址(Site)	绝对颅容量 (mL)	相对颅容量 (EQ)	顶骨横向曲度指数 (BRAC/BRAA)
ZKD 2 (Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	1130		
ZKD 3 (Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	915		87.6 (121.8/139.0)
ZKD 5 (Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	1140		91.6 (128.2/140.0)
ZKD 10(Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	1225		85.2 (132.5/155.5)
ZKD 11(Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	1015	4.6	87.1 (126.3/145.0)
ZKD 12(Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	1030		86.8 (133.2/153.5)
南京 1 号(Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	860		88.8 (119.0/134.0)
和县(Q <sub>2</sub> <sup>1</sup> )	1025		81.7(124.8/152.7)
早期组平均	1042.5		86.8 (126.5/145.7)
大荔(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )	1120	5.3	79.8 (130.9/164.1)
金牛山(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )	1390		83.6 (128.5/153.7)
马坝(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )	1300		
许昌(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )	1800	5.45	81.6 (146.6/179.6)
许家窑(XJY6)			81.1 (142.0/175.0)
PA1486/1490(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )			
华龙洞(Q <sub>2</sub> <sup>2</sup> )	1150		
晚期组平均	1352		81.5 (137.0/168.1)

牙齿平均尺寸缩小、形态特征复杂程度减弱(门齿舌面底结节大多消失, 指状突数量减少、咬合面次级沟和脊减少等)。但近年对巢县、许家窑、盘县大洞、桐梓等晚期组人类牙齿的研究发现, 这一时期中国古人类牙齿形态变异程度较早期组明显增大, 不仅一些地点内部牙齿形态表现多样, 而且不同地点之间的牙齿形态差别显著。与其它晚期组标本相比, 巢县人牙齿具有较多与早期组相似的原始特征。巢县上颌侧门齿、前臼齿和臼齿尺寸较大, 位于中国直立人变异范围; 巢县牙齿也具有一些与直立人相似的形态特征, 包括显著的  $P^4$  附脊、 $P^3$  和  $P^4$  主脊分叉、臼齿表面附属沟和脊等<sup>[15]</sup>。许家窑人牙齿形态表现出一种镶嵌状态(mosaic)。具体表现为: 1) 保留了许多周口店等直立人的原始特征; 2) 出现一些现代人常见的特征。值得注意的是, 盘县大洞人类牙齿呈现出更多的进步特征。在 4 枚盘县大洞人类牙齿中, 上颌中门齿外观粗壮, 具有显著的底结节、指状突和边缘脊, 尺寸与古老型智人接近。但其余 3 枚牙齿则呈现出与早期现代人及现代人类相似的特征, 如齿冠轮廓形状、对称性、牙齿尺寸和粗壮度等<sup>[17]</sup>。盘县大洞人类牙齿具有古老和衍生特征并

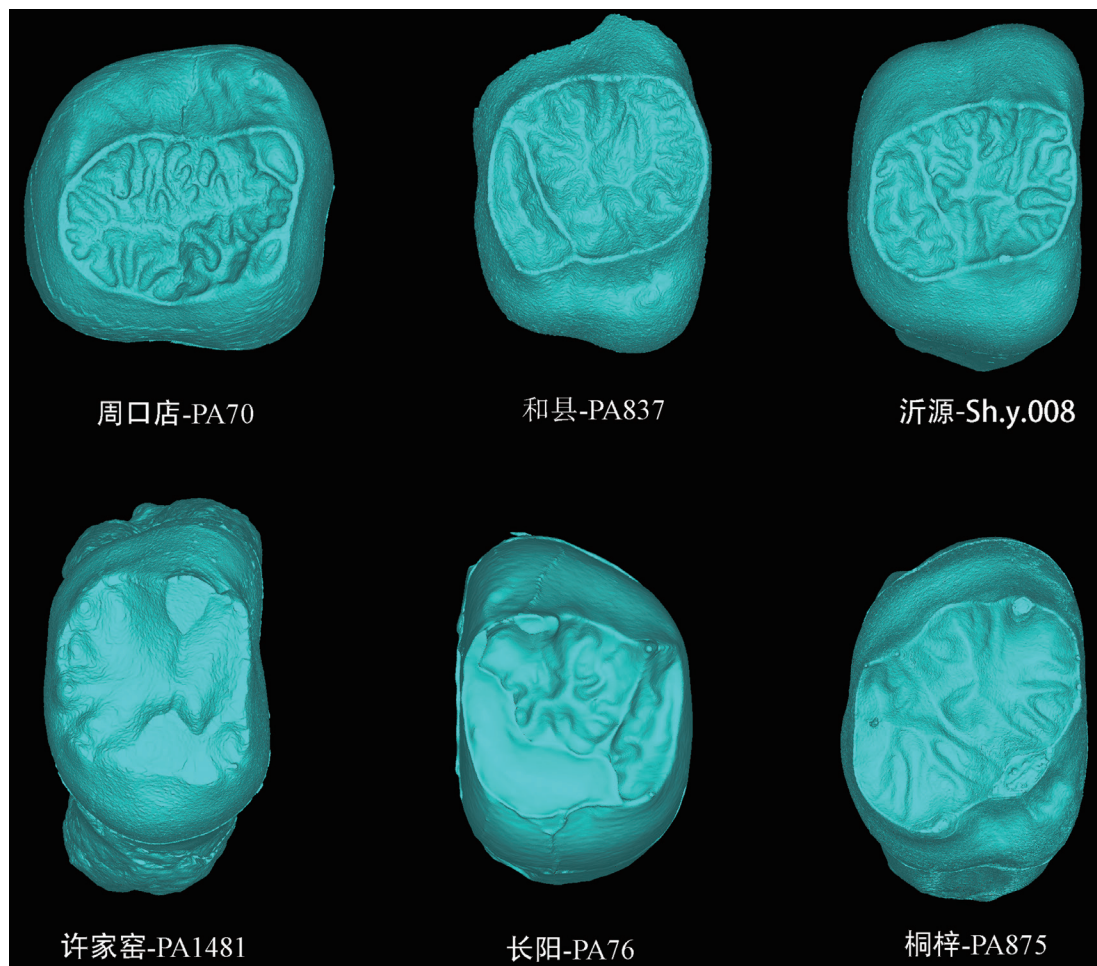


图 6 中国更新世中期人类牙齿 EDJ 表面形态

Fig.6 The dental morphologies at EDJ surface of Middle Pleistocene humans in China

存的表现特点,提示东亚大陆的中更新世晚期人类可能已经出现向早期现代人演化过渡的趋势<sup>[18]</sup>。最近对桐梓人牙齿的研究发现,桐梓上第三前臼齿的齿冠外轮廓颊侧明显宽于舌侧,与晚期人属成员(尼安德特人和现代人)接近。总起来看,桐梓人牙齿形态特征处于原始和进步相结合的镶嵌状态,属于过渡类型的古老人类<sup>[20]</sup>。

上述更新世中期中国古人类牙齿形态特征表现特点显示早期组牙齿具有较多的东亚典型直立人共有的原始特征或共同特征。而“雪花树枝状(dendrite-like)”咬合面EDJ形态说明这一时期人类牙齿可能出现特殊的衍生特征。而晚期组牙齿形态出现纤细化和多样化的表现特点,包括巢县牙齿比较原始、许家窑牙齿镶嵌以及盘县大洞进步。除此之外,更新世中期中国古人类与更新世早期及更新世晚期中国古人类一样,出现有明显的第三臼齿退化现象。魏敦瑞在研究周口店直立人牙齿时就注意到一些第三臼齿明显缩小<sup>[5]</sup>。后来发现的更新世中期中国古人类化石也发现有第三臼齿退化现象,包括蓝田陈家窝下颌骨上的第三臼齿先天缺失、金牛山人双侧上颌第三臼齿缩小。更新世早期的郟县人2号头骨也出现有第三臼齿缩小,更新世晚期柳江头骨一侧第三臼齿先天缺失。最近发现的华龙洞人类头骨上颌右侧第三臼齿先天缺失<sup>[21]</sup>。

## 4 分析与讨论

近20年来,非洲、西亚、欧洲和东亚地区更新世中期人类化石的发现和正在改变以往对更新世中期人类化石特征、演化模式和分类的传统看法。在非洲和西亚近东地区,Herto、Jebel Irhoud、Misliya Cave等地点人类化石发现、年代测定及形态研究显示,早期现代人在30-16万年前的中更新世晚期已经在非洲和近东地区出现<sup>[10-12]</sup>。根据对Atapuerca SH等欧洲更新世中期人类化石的研究,目前古人类学界认为更新世中期欧洲生存有不同类型的古人类成员,包括海德堡人、古老智人、尼安德特人等<sup>[13]</sup>。近年对大荔、许家窑、盘县大洞、许昌、马坝、华龙洞等古人类化石的研究揭示,中更新世晚期中国人类化石特征及演化模式比以往认为的要复杂的多,可能存在不同的古老型人类成员<sup>[14-21]</sup>。然而,由于缺乏综合性的对比研究,目前对更新世中期中国古人类化石形态与变异、演化趋势与演化模式还不是很清楚<sup>[22]</sup>。在这样背景下,有必要开展进一步的深入研究,重新审视更新世中期中国古人类演化模式与趋势。根据本文对中国更新世中期早期组和晚期组人类头骨和牙齿特征的对比分析,作者就更新世中期中国古人类演化趋势和模式进行了尝试性的探讨,取得以下初步认识。

### 4.1 更新世中期中国古人类总体趋势:形态特征纤细化

本文对更新世中期中国古人类部分头骨和牙齿形态特征的分析显示,在78万-12万年前的更新世中期,中国古人类化石形态变异很大,呈现复杂多样的演化模式。尽管如此,从对比分析的化石特征表现特点看,更新世中期中国古人类演化的总体趋势是形态特征的纤细化。以往研究在和县、南京等中更新世早期组化石上发现过一些相对进步的头骨特征<sup>[30,33]</sup>。作者认为这些特征表现只占这些标本全部特征中的很小比例,并不影响对整体特征判断。这些出现在直立人阶段的进步特征也显示中国古人类演化的镶嵌性或不同步。周口店、和县、

南京、沂源等早期组头骨和牙齿呈现的一些直立人标志性特征在晚期组标本表现程度明显减弱。头骨低平、最大宽位置低、骨壁厚、眶上圆枕、眶后缩窄、角圆枕、枕项平面角度转折与枕圆枕等在晚期组头骨大多减弱或消失。虽然大荔、金牛山、许昌、华龙洞等晚期组头骨在矢状方向仍较低平,但这些头骨横向扩张明显,颅容量大幅增加,在许昌 1 号达到 1800 mL,呈现明显大脑化趋势<sup>[50]</sup>。从早期组到晚期组,牙齿特征也呈现简单化的变化。实际上,非洲和整个欧亚地区更新世人类化石形态都具有类似的时代变化<sup>[52-54]</sup>,因而更新世中期中国古人类化石这些特征表现遵循欧亚地区更新世中期人类演化纤细化的总体趋势。

#### 4.2 区域连续性

上世纪 30-40 年代,魏敦瑞根据北京直立人与现代蒙古人种之间共有一些形态特征,提出他们之间可能存在演化上的联系。此后,一些学者发现有一系列化石特征支持中国古人类连续演化。过去数十年里,由于化石及对比标本数量的增加以及研究工作的深入,有关学者对支持中国古人类连续演化的化石形态特征及其在整个更新世时期的表现特点的认识与在不断调整 and 变化。这些调整和改变涉及删除了一些魏敦瑞提出的形态特征(如耳圆枕、下颌圆枕等)、提出一些共同特征的存在时间段、以及更新世中国古人类与其它地区古人类之间的基因交流等<sup>[51,55]</sup>。即便如此,目前对以往提出的支持中国古人类连续演化的化石形态特征的认定、在更新世不同时间段的表现特点等细节仍不清楚。

从本文分析的部分头骨和牙齿特征在更新世中期中国古人类化石的出现和表现情况看,除一些特征表现呈现纤细化趋势外,整个更新世中期中国古人类化石还具有一些共同或相似的形态特征表现。总体上看,更新世中期中国人类头骨穹隆都比较低矮、颅底部宽阔、具有额矢状脊结构(但顶矢状脊出现及表现情况不一);尽管表现程度或方式不同,所有更新世中期中国人类头骨都具有较发达的眶上圆枕。此外,更新世中期中国人类头骨具有较扁平的上面部、宽而低的梨状孔、单层或斜坡状的鼻腔底部结构。在牙齿特征方面,更新世中期中国古人类与更新世早期及更新世晚期标本一样,具有较高出现率的铲形门齿、第三臼齿退化、转向皱纹。这些更新世中期中国古人类化石常见的形态特征在以往有关论证支持中国古人类连续演化的研究中也曾提到,并被作为更新世中国古人类化石共同的形态特征,支持演化上的连续性<sup>[8-9]</sup>。本文作者认为其中一些特征,比如额矢状脊、上面部扁平、第三臼齿退化等在东亚大陆古人类具有很高的出现率,可能代表着中国古人类的区域性特征。而低矮的颅穹隆、颅底部宽阔、宽而低的梨状孔、单层或斜坡状的鼻腔结构、铲形门齿等特征在欧亚地区更新世中期古人类都有出现,更有可能展示了整个欧亚地区更新世人类演化的区域一致性 (regional consistency)<sup>[19,21,56-57]</sup>。

#### 4.3 更新世中期中国古人类演化多样性

过去数十年,有关学者围绕东亚大陆更新世人类化石形态特征及演化开展了很多研究。通过这些研究获得的一个认识就是中国古人类演化模式以连续演化为主,同时与其它地区古人类发生一定程度的基因交流<sup>[6,8-9,58]</sup>。此外,一些研究也注意到大荔、许昌、许家窑等中更新世晚期中国古人类化石特征表现多样,提示中更新世晚期东亚大陆人类演化模式比以往认为的要复杂<sup>[14-19,21-22]</sup>。为深入探究更新世中期中国古人类化石特征及演化模式,本文按照传统直立人和古老型智人分类,对中更新世早期和晚期中国古人类部分头骨和牙

齿特征表现特点进行了对比,分析更新世中期中国古人类演化趋势和模式。除证实了以往研究提出的中国古人类演化连续性以及形态特征纤细化的总体趋势外,本研究发现多数头骨和牙齿特征在中更新世晚期中国古人类的表现特点多样,呈现较早期组更大的变异。虽然一些体现中国古人类连续演化的形态特征在部分中更新世晚期标本仍有出现,但在另外一些标本则呈现不同的表现特点。颅骨整体轮廓形状、枕骨形态、角圆枕、颅骨壁厚度、眼眶形态、眶上圆枕形态、梨状孔形态及一些面部特征等在中更新世晚期组标本都呈现不同的表现方式。这一时期人类牙齿形态也与早期组明显不同,出现复杂镶嵌的表现,巢县人牙齿保留较多的早期组直立人特征,许家窑人牙齿特征呈现原始与进步混合的镶嵌模式<sup>[15,17]</sup>,而盘县大洞和华龙洞头骨、下颌骨和牙齿则出现系列与现代人相似的特征<sup>[18,21]</sup>。

上述更新世中期中国古人类化石形态特征表现特点显示,更新世东亚古人类演化的区域连续性在中更新世早期人类表现更为明显。从本文分析的周口店、和县、蓝田陈家窝、南京、沂源地点的化石形态特征看,中更新世早期的直立人化石具有较多的共同特征,演化模式以连续性为主;进入中更新世晚期,中国古人类化石特征表现复杂,区域性特征明显减弱,而混合或镶嵌性特征增加。除本文分析的大荔、金牛山、许家窑、许昌、马坝、巢县、盘县大洞、华龙洞等晚期组头骨和牙齿特征外,近年其它一些对中更新世晚期中国古人类化石的研究也发现了这一时期人类化石特征的复杂多样表现。许家窑下颌骨分别呈现与更新世早期和中期人类、与现代人以及与尼安德特人相似的混合镶嵌特征,其中部分特征的表现与欧洲尼安德特人化石特征密切相关<sup>[59]</sup>。采用CT对马坝头骨颅内模的虚拟复原和形态分析显示马坝人具有海德堡人、尼安德特人、中国早期古老型人类(直立人)及现代人混合的特征<sup>[16]</sup>。这些研究揭示中更新世晚期中国古人类既保留一些中更新世早期或更早人类的古老特征,也出现了早期现代人的进步特征以及一些尼安德特人特征。近年对中更新世晚期中国古人类化石的研究还发现这一时期人类化石呈现很多与欧洲古人类相似的形态特征,可能是基因交流所致。对许家窑和许昌人类头骨化石的研究发现这两个地点的中更新世晚期-晚更新世早期过渡阶段的人类都具有典型的“尼人内耳迷路模式”<sup>[58]</sup>。许昌人枕骨还具有欠发达的枕圆枕与枕外隆突缺如以及出现枕圆枕上凹(suprainiac fossa)两项尼安德特人特征<sup>[19]</sup>。此外,最近在中更新世晚期古人类化石上发现较高出现率的病理、创伤、先天畸形、特殊环境适应的证据,包括马坝和许家窑人头骨创伤愈合痕迹、许家窑人扩大顶孔先天畸形、许家窑和许昌人颞骨耳圆枕等<sup>[39,47-48,60]</sup>。这些现象提示中更新世晚期中国古人类经历了复杂的人群交流、生存活动、环境适应,造成了这一时期人类化石形态特征以外的多样性表现。因而更新世中国人类演化纤细化及连续性趋势在晚期组人类化石的表现不如早期组明显,代之以出现演化多样性的各种化石特征表现。

根据本文及近年相关研究的发现,作者认为在50多万年的更新世中期,生存在东亚大陆的中国古人类经历了形态纤细化、连续演化以及多样化等不同模式的演化过程。现有的化石证据显示形态特征纤细化贯穿于更新世中国古人类演化过程。尽管在不同阶段表现方式有差别,这种形态特征纤细化与整个欧亚地区人类演化趋势一致<sup>[14, 19, 50, 52-54, 56-57]</sup>。从本文对更新世中期早期组与晚期组中国古人类部分头骨和牙齿特征的对比分析结果看,早期组和晚期组人类在演化连续性和多样性表现方面明显不同。周口店、和县、沂源、南京等中更新世早期人类化石具有较多的共同性特征,演化模式以连续性为主;而大荔、金牛

山、许家窑、许昌、马坝、巢县、盘县大洞等中更新世晚期人类化石形态特征变异增大, 区域性共同特征减弱。此外, 这一时期人类化石呈现基因交流、病理、创伤、先天畸形、环境适应等一些列表现, 演化模式主要表现为多样性。最近对许昌和许家窑人类化石的研究发现他们具有原始、进步、欧洲尼安德特人的混合特征。而这样的复杂化石特征组合是在其它中国古人类化石中非常罕见的。基于这些发现, 相关研究已经提出了许昌和许家窑人可能属于有待认定的未知古人类成员的可能性<sup>[17, 19]</sup>。最近, 陈发虎等对上世纪 80 年代在甘肃夏河发现的人类下颌骨化石进行了年代测定、化石形态、DNA 和蛋白质分析等多学科研究<sup>[61]</sup>。据报道, 这件 16 万年前的下颌骨呈现一系列与更新世中期直立人相似的形态特征。蛋白质分析显示与发现于南西伯利亚丹尼索瓦人相似。据此, 他们提出这件下颌骨是生存在东亚大陆的丹尼索瓦人<sup>[61]</sup>。根据目前掌握的年代和形态证据, 许昌、许家窑、夏河人类都生存在 160~120 kaBP 的中更新世晚期。他们都呈现有一些在其它中国古人类化石上从未发现的特殊形态特征组合。综合考虑近年对中更新世晚期中国古人类化石研究发现的大量形态变异与多样性表现, 作者认为中更新世晚期东亚大陆有生存不同古人类成员的可能。未来需要寻找更多的化石和深入研究进一步证实。

根据目前发现的人类化石及年代测定数据, 中更新世晚期中国古人类在大约 300 kaBP 出现, 大荔人和金牛山人是最早的代表性标本。本文分析揭示出中更新世晚期组中国古人类演化多样性也是从这个时间开始出现。据此作者认为, 更新世中期中国古人类演化在遵循世界范围人类演化形态特征纤细化的总体趋势的同时, 早期组和晚期组人类的演化模式呈现不同的表现特点。早期组人类具有较多的共同特征, 演化模式以连续性为主; 进入中更新世晚期, 演化模式以多样性为主。大约 300 kaBP 似乎是这一个演化变化关键节点。目前对于造成这一演化模式转变的原因还不清楚。由于中更新世晚期中国古人类演化多样性表现包括基因交流、生存适应活动、病理、创伤、先天畸形、环境适应等因素, 作者推测人群交流以及局部区域隔离可能是造成后期演化多样性的原因。此外, 尽管已经有研究显示中更新世晚期在东亚大陆可能存在分类地位有待确定的未知古人类成员<sup>[17, 19]</sup>, 但作者深知阐明导致中更新世晚期中国古人类演化多样性的原因及其对这一时期人类演化分类的影响还需要未来更多古人类化石发现和研究。

致谢: 本文构思与写作过程中多次与吴新智院士讨论并获得重要建议与启示。作者谨此致谢。

## 参考文献

- [1] 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
- [2] Wu X, Poirier FE. Human Evolution in China[M]. New York: Oxford Univ. Press, 1995, 1-317
- [3] Weidenreich F. The Skull of *Sinanthropus pekinensis*: A Comparative Study of A Primitive Hominid Skull[M]. *Palaeontologica Sinica* N.S. D10, The Geological Survey of China, 1943, 1-484
- [4] Weidenreich F. The Mandible of *Sinanthropus pekinensis*: A Comparative Study[M]. *Palaeontologica Sinica* N.S. D7, The Geological Survey of China, 1936, 1-132
- [5] 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
- [6] 吴新智, 张银运. 中国古人类综合研究 [A]. 见: 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所. 古人类论文集 [C]. 科学出版社,

1978: 28-42

- [7] 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. The Origins of Modern Humans. A World Survey of the Fossil Evidence. Alan R Liss, New York, 1984: 411-483
- [8] 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
- [9] 吴新智. 中国古人类进化连续性新辩[J]. 人类学学报, 2006, 25: 17-25
- [10] White TD, Asfaw B, DeGusta D, Gilbert H, Richards GR, et al. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia[J]. Nature, 2003, 423: 742-747
- [11] Hublin JJ, Ben-Ncer A, Bailey S, et al. New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*[J]. Nature, 2017, 546: 289-292
- [12] Hershkovitz I, Weber G, Quam R, et al. The earliest modern humans outside Africa[J]. Science, 2018, 359: 2456-459
- [13] Arsuaga JL, Martínez I, Arnold LJ, et al. Neandertal roots: cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos[J]. Science, 2014, 344: 1358-1363
- [14] Wu Xinzhi, Athreya S. A description of the geological context, discrete traits, and linear morphometrics of the Middle Pleistocene hominin from Dali, Shaanxi Province, China[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2013, 150: 141-157
- [15] Bailey S, Liu Wu. A comparative dental metrical and morphological analysis of a Middle Pleistocene hominin maxilla from Chaohu (Chaohu), China[J]. Quaternary International, 2010, 211: 14-23
- [16] Wu Xiujie, Bruner M. The endocranial anatomy of Maba 1[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2016, 160:633-643
- [17] 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
- [18] Liu Wu, Schepartz L, Xing Song, et al. Late Middle Pleistocene hominin teeth from Panxian Dadong, South China[J]. Journal of Human Evolution, 2013, 64: 337-355
- [19] Li Zhanyang, Wu Xiujie, Zhou Liping, et al. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China[J]. Science, 2017, 355: 969-972
- [20] Song Xing, María Martínón-Torres, José María Bermúdez de Castro. Late Middle Pleistocene hominin teeth from Tongzi, southern China[J]. Journal of Human Evolution, 2019, 130: 96-108
- [21] Xiu-Jie Wu, Shu-Wen Pei, Yan-Jun Cai, et al. Archaic human remains from Hualongdong, China, and Middle Pleistocene human continuity and variation[J]. PNAS, 2019, doi/10.1073/pnas.1902396116
- [22] 刘武, 邢松, 吴秀杰. 中更新世晚期以来中国古人类化石形态特征的多样性[J]. 中国科学: 地球科学, 2016, 46: 906-917
- [23] 陈铁梅, 周力平. 周口店北京猿人遗址的年代综述兼评该遗址的铝铍埋藏年龄[J]. 人类学学报, 2009, 28: 285-291
- [24] 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
- [25] Song Xing, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM. The fossil teeth of the Peking man[J]. Scientific Reports, 2018, 8: 2066
- [26] 安芷生, 高万一, 祝一志, 等. “蓝田人”的磁性地层年龄[J]. 人类学学报, 1990, 9: 1-7
- [27] Guo Y, Sun CK, Luo L, et al.  $^{26}\text{Al}/^{10}\text{Be}$  burial dating of the Middle Pleistocene Yiyuan hominin site, Shandong Province, Noerthn China[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 6961
- [28] Xing S, Sun CK, Martínón-Torres M, et al. Hominin teeth from the Middle Pleistocene site of Yiyuan, Eastern China[J]. Journal of Human Evolution, 2016, 95: 33-56
- [29] 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
- [30] 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
- [31] Xing S, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro J, et al. Middle Pleistocene hominin teeth from Longtan Cave, Hexian, China[J]. PLoS ONE, 2015, 9: e114265
- [32] 周春林, 汪永进, 程海, 等. 论南京直立人化石的年代[J]. 人类学学报, 1999, 18: 255-262
- [33] 吴汝康, 张银运, 吴新智. 人类头骨[A]. 见: 吴汝康, 李星学(主编). 南京直立人. 江苏科学技术出版社, 2002: 35-84
- [34] 尹功明, 赵华, 尹金辉, 等. 大荔人化石地层的年龄[J]. 科学通报, 2002, 47: 938-942
- [35] 陈铁梅, 杨全, 吴恩. 辽宁金牛山遗址牙釉质样品的电子自旋共振(ESR)测年研究[J]. 人类学学报, 1993, 12: 337-346



- [36] 吴汝康. 辽宁营口金牛山人化石头骨的复原及其主要性状 [J]. 人类学学报, 1988, 7: 97-101
- [37] Guanjun Shen, Hua Tu, Dongfang Xiao, et al. Age of Maba hominin site in southern China: Evidence from U-series dating of Southern Branch Cave[J]. Quaternary Geochronology, 2014, 23: 56-62
- [38] 吴汝康, 彭如策. 广东韶关马坝发现的早期古人类类型人类化石 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1959, 1:159-163
- [39] Wu Xiujie, Schepartz L, Liu Wu, et al. Antemortem trauma and survival in the late Middle Pleistocene human cranium from Maba, South China[J]. PNAS, 2011, 108: 19558-19562
- [40] 原思训, 陈铁梅, 高世君. 华南若干旧石器时代地点的铀系年代 [J]. 人类学学报, 1986, 5: 179-190
- [41] Wu Xiujie, Maddx S, Panlei, et al. Nasal floor variation among eastern Eurasian Pleistocene *Homo*[J]. Anthropological Science, 2012, 120: 217-226
- [42] 沈冠军, 金林红. 桐梓人遗址岩灰洞的铀系年龄 [J]. 人类学学报, 1991, 10:65-72
- [43] Shen Guanjun, Fang Yingshan, James Bischoff, et al. Mass spectrometric U-series dating of the Chaoxian hominin site at Yinshan, eastern China[J]. Quaternary International, 2010, 211: 24-28
- [44] 陈铁梅, 原思训, 高世君. 铀子系法测定骨化石年龄的可靠性研究及华北地区主要旧石器地点的铀子系年代序列 [J]. 人类学学报, 1984, 3: 259-269
- [45] Li Z, Xu Q, Zhang S, Hun L et al. Study on stratigraphic age, climate changes and environment background of Houjiayao Site in Nihewan Basin[J]. Quaternary international, 2014, 349: 42-48
- [46] 王法岗, 李锋. “许家窑人”埋藏地层与时代探讨 [J]. 人类学学报, 2019, 38(e). DOI: 10.16359/j.cnki.cn11-1963/q.2019.0025
- [47] Wu Xiujie, Xing Song, Trinkaus E. An Enlarged parietal foramen in the late archaic Xujiayao 11 neurocranium from northern China, and rare anomalies among Pleistocene *Homo*[J]. PLoS ONE, 2013, 9: e59587
- [48] Wu Xiujie, Trinkaus E. Neurocranial trauma in the late archaic human remains from Xujiayao, Northern China[J]. International Journal of Osteoarchaeology, 2015, 25: 245-252
- [49] Jones HL, Rink WJ, Schepartz L, ET AL. Coupled electron spin resonance (ESR)/Uranium-series dating of mammalian tooth enamel at Panxian Dadong, Guizhou Province, China[J]. Journal of Archaeological Sciences, 2004, 31: 965-977
- [50] Rightmire GP. Brain size and encephalization in early to Mid-Pleistocene *Homo*[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2004, 124: 109-123
- [51] 刘武, 周蜜, 邢松. 卡氏尖在中国古人类化石出现及其演化意义 [J]. 人类学学报, 2018, 37: 159-175
- [52] Klein RG. The Huamn Career[M]. University of Chicago Press, 2009, 1-934
- [53] Ruff CB, Trinkaus E, Holliday TW. Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*[J]. Nature, 1997, 387: 173-176
- [54] Sherwood CC, Subiaul F, Zawidzki TW. A natural history of the human mind: tracing evolutionary changes in brain and cognition[J]. Journal of Anatomy, 2008, 212: 426-454
- [55] 吴汝康, 吴新智, 张森水. 中国远古人类 [M]. 科学出版社, 1989, 1-437
- [56] Athreya S, Wu Xinzhi. A multivariate assessment of the Dali hominin cranium from China: Morphological affinities and implications for Pleistocene evolution in East Asia[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2017, 164: 679-701
- [57] Stringer C. The origin and evolution of *Homo sapiens*[J]. Trans Roy Soc, 2017, 371B: 20150237
- [58] Wu Xiujie, Crevecoeur I, Liu Wu, et al. Temporal labyrinths of eastern Eurasian Pleistocene humans[J]. PNAS, 2014, 111:10509-10513
- [59] Wu Xiujie, Trinkaus E. The Xujiayao 14 mandibular ramus and Pleistocene *Homo* mandibular variation[J]. Comptes Rendus Palevol, 2014, 13: 333-341
- [60] Trinkaus E, Wu Xiujie. External auditory exostoses in the Xuchang and Xujiayao human remains: Patterns and implications among eastern Eurasian Middle and Late Pleistocene crania[J]. PLoS ONE, 2017, 9: e0189390
- [61] Chen Fahu, Welker Frido, Shen Chuan-Chou, et al. A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau[J]. Nature, 2019, 569: 409-412

## The morphological evidence for the regional continuity and diversity of Middle Pleistocene human evolution in China

LIU Wu<sup>1,2</sup>, WU Xiujie<sup>1,2</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 Palaeoenvironment, Beijing 100044

**Abstract:** For decades, the Middle Pleistocene human fossils found in China have been attributed into *Homo erectus* and archaic *Homo sapiens*; respectively. This classification was mainly based on morphology and chronology of these fossils. Some cranial, mandibular and dental features identified and described on the human fossils of Zhoukoudian locality 1 by Weidenreich have been used as the standard for *Homo erectus*. According to the chronology of the Chinese Middle Pleistocene human fossils, later period of Middle Pleistocene around 300 ka are usually regarded as approximate border between *Homo erectus* and archaic *Homo sapiens*. For the past two decades, more Middle Pleistocene human fossils have been found in Africa, Europe and East Asia. Currently, the understanding for the fossil morphology and evolution of Middle Pleistocene humans has changed a lot. Recent studies of human fossils from Dali, Xujiayao, Panxian Dadong, Xuchang, Hualongdong indicate that in the past 300 ka, the human evolution in East Asia exhibited complicated diversities. Classifying all the hominins of this time period into archaic *Homo sapiens* cannot accurately reflect the human evolution patterns in East Asian continent. In the present study, with considering the research progress of Middle Pleistocene human evolution in China, the expressions of some morphological features with evolutionary and taxonomic values were analyzed for the Middle Pleistocene human fossils. Based on these analysis, the evolution pattern of Middle Pleistocene humans in China were tentatively explored. Our study indicates that the human fossils of early period of Middle Pleistocene in China including Zhoukoudian, Hexian, Yiyuan, Nanjing exhibit more features characterizing the region pattern and the expression of these feature are relatively stable. In contrast, the morphology expressions of human fossils from later period of Middle Pleistocene like Dali, Jinniushan, Maba, Panxian Dadong, Xujiayao, Xuchang, Hualongdong are more complicated with wide variation ranges. Besides, a number of evidence showing the living activity, healthy status and adaptation to environment have been found in the human fossils of this period. With these findings, the authors propose that the human evolution of early period of Middle Pleistocene in China mainly follows the pattern of morphological continuity. Entering the later part of Middle Pleistocene, the regional pattern of human evolution in China decreased with diversity taking the main place. A series of new human fossil findings and research progresses indicate that several hominins may co-exist in Middle Pleistocene's East Asia. With available evidence of human fossil morphology and chronology, approximately 300 ka is the key time point for the evolution changes in Middle Pleistocene in China.

**Key words:** Middle Pleistocene; *Homo erectus*; Archaic *Homo sapiens*; Regional continuity; Diversity; China