

禄丰古猿 (*Lufengpithecus lufengensis*) 牙齿釉质生长线与个体发育问题研究

赵凌霄 欧阳连 陆庆五

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

摘 要

运用扫描电子显微镜, 对4枚禄丰古猿牙齿(恒齿)的釉质结构进行了观察研究。发现: 禄丰古猿牙齿釉质表面有明显的釉面横纹结构; 釉面横纹的密度向牙颈方向逐渐增大; 观察记数了4枚牙齿的釉面横纹数, 进而推算出牙冠的形成时间和年龄。与化石人科成员、现代人及现生大猿比较, 禄丰古猿牙冠发育模式及时间, 与南方古猿纤细种比较接近或相似, 明显长于南方古猿粗壮种, 有别于现生大猿。

关键词 禄丰古猿, 釉质生长线, 釉面横纹, 牙冠形成时间

1 引 言

关于化石人类及其祖先的生长发育问题, 长期以来就有争议。早在本世纪20年代, 对南方古猿 Taung 幼年头骨的年龄判断是基于现代人的生长发育模式而估计的 (Dart, 1925)。与此同时存在不同意见 (Bolk, 1926; Dean, 1986)。一些学者认为: 即使到了尼人阶段, 古人类的生长发育速度也较现代人快, 现代人较长的生长期这一特征发生在人类演化的较晚时期, 可能是直立人之后的进化事件 (Bolk, 1926; Smith, 1991; Bogen, 1996)。因此, 人类祖先最早在什么时候开始具有现代人的成长发育速率和模式, 是人类学家非常关注的问题, 因为这涉及到人类体质演化整个历程的进化事件问题。所以对化石人类及其祖先的生长发育的研究具有重要意义。特别是对牙齿发育的研究, 一方面牙齿的生长发育(包括釉质形成、牙根形成、乳牙脱落、恒牙萌出)及其磨损与机体的整个生命过程息息相关; 另一方面牙齿发育主要受遗传因素控制, 对环境变异不甚敏感, 且死后易于保存而不变形, 是研究化石人类生长发育的主要和重要材料。丰富的禄丰古猿牙齿化石为本研究创造了良好的条件。

究竟中新世的哪一类古猿是人科成员的直接祖先, 是古人类学界尚未解决的一大难题。60年代以前, 发现于欧亚大陆的腊玛古猿曾被认为是南方古猿的祖先类型; 之后随着更多古猿化石的发现及分子生物学的证据, 使腊玛古猿的系统地位发生动摇, 甚至被排除在人类演化的主干之外。1975年到1983年, 我国云南禄丰发现的丰富的古猿化石, 为解决人类

起源问题带来新的希望。初步的研究成果(吴汝康, 1985、1986、1989)表明: 禄丰的两类古猿代表同一个种(*Lufengpithecus lufengensis*)的不同性别; 其某些特征不同于同时代的其它古猿, 而相似于南方古猿和非洲大猿; 禄丰古猿可能是向南方古猿和非洲猿类方向进化的一个代表类型。这一认识是基于颅骨、下颌骨、牙齿及肢骨的形态学研究得出的。在此, 笔者拟从牙齿的微观结构进一步探讨禄丰古猿的个体发育和系统发育问题。

2 材料和方法

研究材料为 4 枚禄丰古猿(*Lufengpithecus lufengensis*) 牙齿, 均为恒齿, 分属 3 个个体, 两种类型。分别为:

- PA 811.1 右上中门齿; 形态观察定为禄丰古猿雄性个体。
- PA 811.2 右上侧门齿; 形态观察定为禄丰古猿雄性个体。
- PA 895 右下中门齿; 形态观察定为禄丰古猿雌性个体。
- PA 826 左下犬齿; 形态观察定为禄丰古猿雌性个体。

在不破坏标本的情况下, 重点观察并记数牙冠唇面的釉质生长线。具体操作如下:

- (1) 超声波清水洗涤标本。
- (2) 选择牙冠唇侧面中央部位(几个平方毫米)做轻微磨光和抛光处理, 目的是观察比较釉质生长线的表面和内部微观结构。
- (3) 超声波清水洗涤标本。
- (4) 酸蚀: 0.1M 磷酸溶液 40 秒。
- (5) 镀金: 厚度约 300Å。
- (6) 扫描电镜(JSM-1600)观察、记数、照相记录。

3 结果与讨论

3.1 禄丰古猿牙齿釉质生长线

牙釉质是机体中最坚硬的组织, 呈钟罩状覆盖在牙冠的牙本质外面。釉质的主要化学成分是羟基磷灰石结晶($10\text{Ca}_6(\text{PO}_4)_6\text{OH}$)。釉质由釉柱及柱间质组成, 釉柱呈柱状, 起自釉牙本质界呈放射状贯穿釉质全层到牙齿的表面(图 1, 图 2)。

釉质在发育过程中呈节律性生长, 组织结构表现为: 釉柱横纹(日周期)和芮氏生长线(周期 6—10 天)。这些部位釉质钙化程度较差, 含有机物较多, 在显微镜下表现为特殊的条带形态(图 3、图 4)。釉质生长线在釉质表面表现为釉面横纹(Perikymata), 在釉质内部即为芮氏生长线(Striae of Retzius)。釉面横纹经常可以在人类牙冠表面看到, 而在现代大猿牙齿表面则不能看到(Bromage and Dean, 1985)。禄丰古猿牙齿表面可以看到明显的釉面横纹结构(图 3)。

3.2 禄丰古猿釉质生长线密度变化

沿牙齿切端到牙颈方向, 可见禄丰古猿釉面横纹的密度呈增加趋势(表 1), 即釉面横纹间的间距减小, 表明生长速率减慢。这一特征相似于现代人和南方古猿纤细种, 而不同于现代大猿和南方古猿粗壮种, 后者的生长线密度基本一致, 釉质生长速率比较均匀

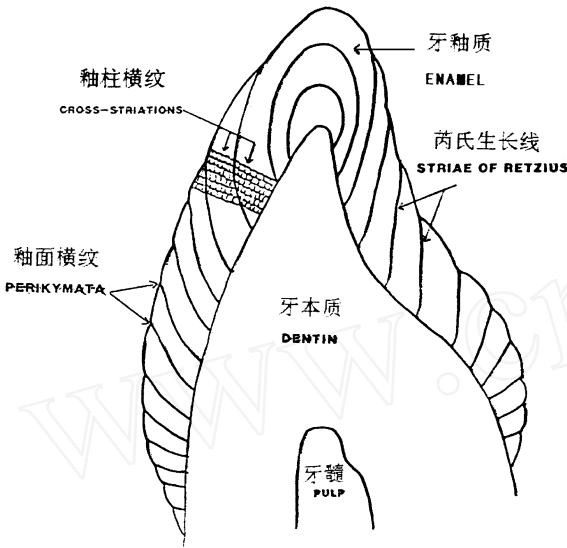


图 1 人类门齿牙冠纵切面釉质生长线示意图
Simplified version of a longitudinal cross-section
of a human incisor showing the incremental
markers (after Mann *et al.*, 1990)

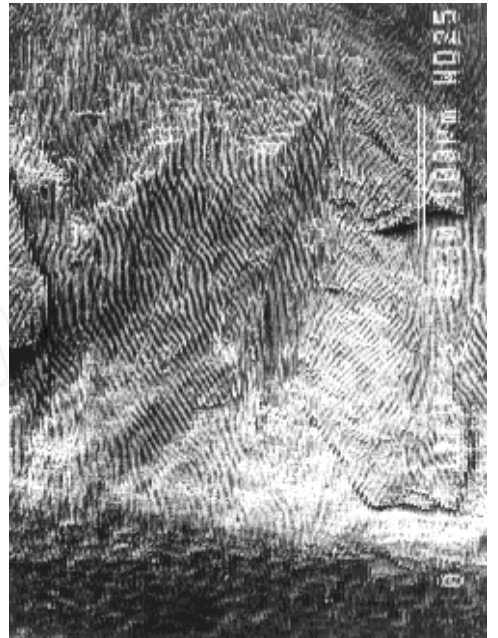


图 2 禄丰古猿牙齿釉质的釉柱结构
(纵切面)
Enamel prisms of *Lufengpithecus lufengensis*

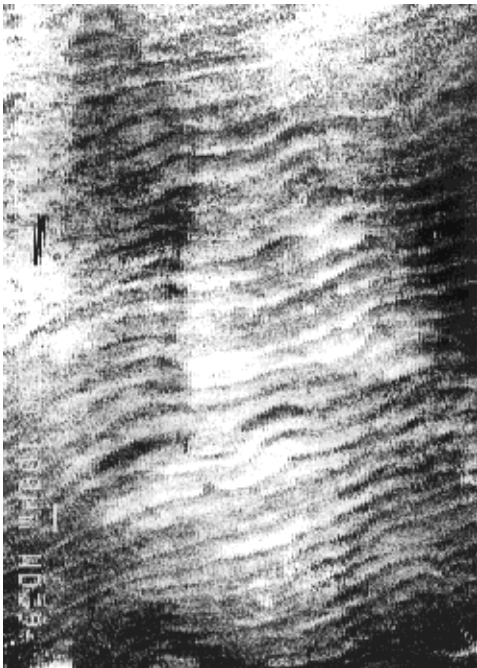


图 3 禄丰古猿牙齿釉面横纹 (唇侧面)
Perikymata on the tooth buccal surface
of *Lufengpithecus lufengensis*



图 4 禄丰古猿牙齿釉质芮氏生长线
Striae of Retzius on a slightly polished enamel
surface of *Lufengpithecus lufengensis*

(Beyon and Dean, 1988)。

表 1 禄丰古猿牙齿釉面横纹的密度变化 (/mm)

Density of perikymata of *Lufengpithecus lufengensis*

标本 Specimen	靠近牙端部密度 Near the incisal portion	靠近牙颈部密度 Near the cervical portion
PA 811. 1	12	16
PA 811. 2	16	22
PA 826	12	18
PA 895	11	18

3.3 禄丰古猿牙齿釉质生长线与牙冠形成时间及年龄的估计

釉质的发育是自牙冠尖端开始, 一层一层向外发育, 至完成牙冠的形态为止。正常情况下釉质的间歇性生长具有周期性, 一般为 6—10 天 (Dean, 1987)。因此, 通过记数釉质生长线可以推算牙冠发育所需的时间。

另外, 由于牙尖生长线隐含在内部, 釉质表面无法观察和记数, 因此采取估计的方法。Dean (1987) 认为: 人科成员前部牙齿的釉质厚度非常接近, 不象后部的前臼齿、臼齿釉质厚度变异很大。因此可以参照现代人前部牙齿齿端发育时间 (约 6 个月) 来估算其它化石人类标本的牙端发育时间。

根据牙冠发育形成的时间及牙冠开始发育时的年龄 (参照现代人的前部牙齿牙冠开始钙化时的年龄, 约 3 个月), 可以推算牙冠形成时的年龄。

禄丰古猿牙齿釉质生长线与牙冠形成时间及年龄的估计见表 2。

表 2 禄丰古猿牙齿釉质生长线与牙冠形成时间及年龄估计

Perikymata, crown formation time and age of *Lufengpithecus lufengensis*

标本 Specimen	牙齿类型 Tooth type	釉面横纹 Perikymata	牙冠形成时间 (年) Crown formation time (yr)	牙冠形成时年龄 (岁) Age at crown completion (yr)
PA 811. 1	右上中门齿 Right I ¹	> 172	> 3. 8	> 4. 0
PA 811. 2	右上侧门齿 Right I ²	> 151	> 3. 4	> 3. 6
PA 895	右下中门齿 Right I ₁	> 128	> 3. 0	> 3. 2
PA 826	左下犬齿 Lower left C	> 161	> 3. 6	> 3. 8

(a) “>”表示牙端有一定磨损, 牙本质暴露, 实际的釉面横纹可能多几到 10 几条。

(b) 釉质生长线周期按 7 天计算; 牙端部 (生长线隐含) 发育时间按 6 个月计算; 牙冠开始钙化时的年龄按 3 个月计算。

3.4 与其它人科成员的比较

将禄丰古猿牙齿釉面横纹数与南方古猿阿法种、非洲种、粗壮种、鲍氏种及人属早期成员和尼人材料比较 (见表 3), 显然禄丰古猿与南方古猿阿法种、非洲种比较接近, 而与南方古猿粗壮种、鲍氏种相差较大, 也就是说, 前者的牙冠生长发育时间明显较后者时间长。与现代人和现生大猿比较, 禄丰古猿的牙冠发育时间较之短。现代人门齿齿冠形成时间平均大于 4 年, 犬齿齿冠需要 5—6 年; 黑猩猩门齿齿冠需要 4. 6—5. 6 年, 犬齿齿冠需要 4—7 年。

表 3 化石人科成员釉质生长线与牙冠形成时间及年龄估计

Perikymata counts, crown formation time and age of hominid fossils

标本 Specimen	牙齿类型 Tooth type	釉面横纹 Perikymata	牙冠形成时间 (年) Crown formation time (yr)	牙冠形成时年龄 (岁) Age at crown completion (yr)	资料来源 Reference
南方古猿阿法种 <i>Australopithecus afarensis</i>					
LH2	I ₁	130	3.0	3.2	Beynon <i>et al</i> , 1988
LH3	I ¹	170	3.8	4.0	同上
LH3	I ²	180	4.0	4.2	同上
LH6	I ²	116	2.7	3.0	同上
LH3	C	168	3.7	4.0	同上
LH6	C	158	3.5	3.8	同上
南方古猿非洲种 <i>Australopithecus africanus</i>					
Sts 24a	I ¹	135	3.1	3.3	同上
Stw 151	I ₁	103	2.5	2.7	Moggi-Cecchi <i>et al</i> , 1998
Stw 151	I ₂	108	2.6	2.8	同上
Stw 151	I ¹	111	2.6	2.9	同上
Stw 151	I ²	92	2.3	2.5	同上
Stw 151	C	140	3.2	3.4	同上
南方古猿粗壮种 <i>Australopithecus robustus</i>					
SK62	I ₁	57	1.6	1.8	Beynon <i>et al</i> , 1988
SK62	I ₁	64	1.7	2.0	同上
SK63	I ₁	86	2.1	2.4	同上
SK71	I ₁	> 61	1.7	1.9	同上
SK73	I ₁	> 79	2.0	2.3	同上
SK63	C	95	2.3	2.6	Dean <i>et al</i> , 1993
南方古猿鲍氏种 <i>Australopithecus boisei</i>					
OH30	I ₁	101	2.4	2.7	Beynon <i>et al</i> , 1988
ER812	I ₁	86	2.1	2.4	同上
ER1477	I ₁	92	2.3	2.5	同上
ER1820	I ₁	82	2.1	2.3	同上
ER816A	C	109	2.6	2.8	同上
早期人属 Early <i>Homo</i>					
SK74b	I ₁	110	2.6	2.9	同上
ER820	I ₂	105	2.5	2.7	同上
OH6	I ²	95	2.3	2.6	同上
ER808	I ²	123	2.9	3.1	同上
尼人 <i>Homo neanderthalensis</i>					
Gibraltar	I ¹	119	2.8	3.0	Dean <i>et al</i> , 1986
Krapina90	I ₂	205	4.4	4.7	Mann <i>et al</i> , 1991

吴汝康等人 (1985, 1986) 对牙齿形态的研究, 认为禄丰古猿与南方古猿阿法种和非洲种在牙齿形态上有许多相似性, 而与南方古猿粗壮种的牙齿相比较, 两者就显得很不协调。另外与现代大猿相比, 禄丰古猿虽然与猩猩牙齿有一些相似性, 可以认为是它们保留的原始性状, 更重要的是禄丰古猿牙齿反映出向人类发展的趋势 (下 P3 为双尖型)。而非洲的大猩猩和黑猩猩的牙齿与禄丰古猿标本相差较大。因此从牙齿形态研究, 显示出禄丰古猿与南方古猿之间可能存在着一定的亲缘关系, 特别是与南方古猿阿法种和非洲种。笔者对禄丰古猿牙齿釉质生长发育的研究也支持这一认识。

4 结 论

- (1) 禄丰古猿牙冠表面釉面横纹清楚可见, 相似于人类区别于大猿。
- (2) 禄丰古猿牙齿釉质由牙尖向牙颈部生长延伸过程中, 釉面横纹密度加大, 生长速率减慢, 这一点与人类及南方古猿纤细种相似, 而区别于现生大猿及南方古猿粗壮种。
- (3) 禄丰古猿牙冠发育形成时间与南方古猿纤细种相近, 明显长于南方古猿粗壮种。
- (4) 从釉质发育来看, 禄丰古猿一些特征与南方古猿纤细种和人属成员比较接近, 支持“禄丰古猿可能是向南方古猿方向进化的一个代表类型”的观点, 即禄丰古猿可能位于人类演化的主干上。

该研究工作只是初步开始, 远远没有揭示出禄丰古猿牙齿生长发育的本来面目, 如牙根发育、后部牙齿发育、釉质厚度、牙齿萌出序列及时间等重要问题, 都有待进一步深入研究。

本研究项目得到中国科学院古生物学与古人类学科基础研究特别支持基金 (课题号为 970402) 及国家“九五”攀登专项基金 (95-专-01) 资助, 作者深表谢意。

参 考 文 献

- 吴汝康, 徐庆华, 陆庆五 1985 腊玛古猿和西瓦古猿的形态特征及其系统关系——牙齿的形态与比较 人类学学报, 4 (3): 197—204
- 吴汝康, 徐庆华, 陆庆五 1986 禄丰古猿与腊玛古猿的关系及其系统地位 人类学学报, 5 (1): 1—30
- 吴汝康, 徐庆华, 陆庆五 1989 禄丰的古猿 见: 吴汝康等编 中国远古人类 北京: 科学出版社, 245—266
- Beynon AD, Dean MC. 1988 Distinct dental development patterns in early fossil hominids Nature, 335: 509_ 514
- Bogen B, Smith BH. 1996 Evolution of the human life cycle Am J Hum Biol, 8: 703_ 716
- Bromage TG, Dean MC. 1985 Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids Nature, 317: 525_ 527
- Bromage TG 1987. The biological and chronological maturation of early hominids J Hum Evol, 16: 257_ 272
- Bolk L. 1926 On the problem of anthropogenesis Proc Sec Sci Kon Acad Wetens Amsterdam, 29: 465_ 475
- Dart RA. 1925 *Australopithecus africanus*: the man-ape of South Africa Nature, 115: 195_ 199
- Dean MC, Stringer CB, Bromage T G 1986 Age at death of the Neanderthal child from Devil's tower, Gibraltar, and the implications for studies of general growth and development in Neanderthals Am J Phys Anthropol, 70: 301_ 309
- Dean MC. 1987. Growth layers and incremental markings in hard tissues A review of literature and some preliminary observations about enamel structure in *Paranthropus* J Hum Evol, 16: 157_ 172
- Dean MC. 1987. The dental development status of six East African juvenile fossil hominids J Hum Evol, 16: 197-213
- Dean MC, Beynon AD. 1991. Histological reconstruction of crown formation times and initial root formation times in a modern human child Am J Phys Anthropol, 86: 215-228
- Dean MC, Beynon AD, Thackeray JF et al. 1993 Histological reconstruction of dental development and age at death of

- a juvenil *Paranthropus robustus* specimen, SK63, from Swartkrans, South Africa. *Am J Phys Anthropol*, 91: 401_419
- Mann AE, Lampl M, Monge J. 1990. Patterns of ontogeny in human evolution: evidence from dental development. *Yrbk Phys Anthropol*, 33: 111_150
- Mann AE, Monge JM, Lampl M. 1991. Investigation into the relationship between perikymata counts and crown formation times. *Am J Phys Anthropol*, 86: 175_188
- Moggi-Cecchi J, Tobias PV, Beynon AD. 1998. The mixed dentition and associated skull fragments of a juvenil fossil hominid from Sterkfontein, South Africa. *Am J Phys Anthropol*, 106: 425-465
- Smith BH. 1991. Dental development and the evolution of life history in Hom inidae. *Am J Phys Anthropol*, 86: 157_174

INCREMENTAL MARKINGS OF ENAMEL AND ONTOGENY OF LUFENGPITHECUS LUFENGENSIS

Zhao Lingxia Ouyang Lian Lu Qingwu

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica, Beijing 100044)

Abstract

The enamel microstructure of 4 permanent teeth of *Lufengpithecus lufengensis* was observed with SEM. Perikymata were clearly shown on the entire crown surface, and the density of perikymata showed a gradual increase towards the cervix. Perikymata counts were 172 for I¹, 151 for I², 128 for I₁, 161 for lower canine, and crown formation time was estimated respectively as 3.8, 3.4, 3.0 and 3.6 years based on a 7-days-periodicity of perikymata.

Compared with fossil hominids, modern humans and apes, crown formation time of *Lufengpithecus lufengensis* is nearer to that of *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus*, and longer than that of *Australopithecus robustus* and *Australopithecus boisei*. The pattern of compactness of perikymata is similar to that of modern humans, and different from that of apes. This study supports the suggestion that *Lufengpithecus lufengensis* may be a member of the early hominid evolving to australopithecines.

Key words *Lufengpithecus lufengensis*, Incremental markings, Perikymata, Crown formation time