

DOI: 10.16359/j.cnki.cn11-1963/q.2015.0053

禄丰古猿带状牙釉质发育不全的再观察

王翠斌^{1,2}, 赵凌霞¹

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;
2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 牙釉质发育不全是反映牙齿发育过程中遭遇生理性刺激的有效指标。本文对来自云南禄丰石灰坝的禄丰古猿 (*Lufengpithecus lufengensis*) 261 枚单颗恒齿进行观察分析, 发现 223 枚牙齿普遍罹患带状牙釉质发育不全 (LEH), 比例为 85.4%, 高于其它已报道过的中新世古猿、化石人科成员及现生大猿。另一方面, 用扫描电镜和数码显微镜着重分析了 12 枚犬齿, 均有多条 LEH, 且雄性犬齿的 LEH 条数多于雌性; 相邻 LEH 间的釉面横纹数在 14-25 条之间。结合禄丰古猿釉面横纹的生长周期 (9 天), 估算相邻 LEH 之间的时间间隔为 4.8-6.6 月, 季节性营养不良可能是禄丰古猿釉质发育不全的主要原因。

关键词: 带状牙釉质发育不全; 禄丰古猿; 釉面横纹; 生理性刺激

中图分类号: Q915.86; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2015)04-0544-09

New Observations of Linear Enamel Hypoplasia from Late Miocene *Lufengpithecus lufengensis* of Yunnan, South China

WANG Cuibin^{1,2}, ZHAO Lingxia¹

1. Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044;
2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: The expression of linear enamel hypoplasia (LEH) has been used as a dental indicator of generalized physiological stress during dental development in living and fossil primates. Here, we present the expression of LEH in Late Miocene large-bodied hominoid fossils *Lufengpithecus lufengensis* from Yunnan, China. Previous studies have shown that *Lufengpithecus lufengensis* mandibular teeth exhibited high frequencies of LEH and the periodicity of rLEH showed a semi-annual pattern. As an extension, this present study focuses on 261 isolated permanent

收稿日期: 2015-05-07; 定稿日期: 2015-08-03

基金项目: 国家自然科学基金 (41072016); 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所重点部署项目资助

作者简介: 王翠斌, 女, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所博士研究生, 主要从事古人类学研究。E-mail: wangcuibin06@mailsucas.ac.cn

通讯作者: 赵凌霞, 女, 研究员, 主要从事古人类学研究。E-mail: zhaolingxia@ivpp.ac.cn

Citation: Wang CB, Zhao LX. New Observations of Linear Enamel Hypoplasia from Late Miocene *Lufengpithecus lufengensis* of Yunnan, South China[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2015, 34(4): 544-552

teeth of *Lufengpithecus lufengensis* to assess their LEH prevalence and periodicity of rLEH. In the prevalence analysis, 261 isolated permanent teeth were examined with 85.4 % (223 of 261) affected by LEH. For periodicity of rLEH, 12 canines are analyzed by scanning electron microscopy (SEM Hitachi S-3700) and Keyence VHX-600EOS digital microscope. The results showed that LEH defects occurred repeatedly at a range of 4.8-6.6 months (an average of 6 months) in *Lufengpithecus lufengensis*. Male canines exhibit more LEH than female. Based on the analysis on the palaeoenvironment and diet of *Lufengpithecus lufengensis*, while seasonal cycles can influence both disease and nutritional stress, it is likely that seasonal variation in fruiting cycles results in higher LEH incidence in *Lufengpithecus lufengensis*.

Key words: Linear enamel hypoplasia; *Lufengpithecus lufengensis*; Perikymata; Physiological stress

1 引言

牙釉质发育不全是一种生长发育缺陷，在釉质形成过程中，造釉细胞分泌代谢紊乱，导致釉质的基质形成障碍或基质形成正常但钙化受到影响，从而在牙釉质表面呈现出大小不等齿沟，一条或多条平行于咬合面的带状沟或凹陷，严重的甚至导致釉质脱失^[1,2]的症状。引起造釉细胞功能紊乱的原因有营养不良、疾病，心理性刺激以及季节性降水和温度等^[2,3,4,5,6]。带状牙釉质发育不全（Linear enamel hypoplasia，简称 LEH）是最常见的一种牙釉质发育不全症状，其主要表现特征是在牙釉质表面形成一条或数条平行于咬合面的带状凹陷或横沟^[3]。近些年 LEH 作为指示生理性刺激最重要的指标之一，已广泛用于现生和化石灵长类以及早期人类的研究，用来解释身体状况和承受压力的信息。随着新方法和新技术的不断更新，组织学方法已广泛应用于带状釉质发育不全的研究，进而阐明化石和现生灵长类遭受生理性刺激的频率以及鉴定遭受生理性刺激的节律周期^[4-10]。

经过 1975 年 -1983 年间的九次大型发掘，云南省禄丰县石灰坝发现了十分丰富的古猿化石禄丰禄丰古猿 *Lufengpithecus lufengensis*（以下简称禄丰古猿），包括古猿颅骨、完整和不完整上、下颌骨、数百枚单颗牙齿以及颅后骨骼等^[11]。赵凌霄^[12]对出自禄丰石灰坝的 26 个禄丰古猿下颌齿列的 246 枚恒齿进行了观察研究，发现禄丰古猿牙齿具有普遍的 LEH 现象，并指出禄丰古猿 LEH 的发生频率具有明显的季节性，结合中新世晚期气候变化特征、古猿的生态环境、生活习性及食性特征分析后推测：季节性营养不良可能是造成禄丰古猿釉质发育不全的主要原因。作为以往研究的延伸，本文对云南禄丰古猿 261 枚单颗牙齿罹患带状釉质发育不全的情况进行统计，并运用扫描电镜和数码显微镜相结合的方法对 LEH 的周期性节律进行详细观察分析。本文研究的目的一方面旨在通过增加标本量为禄丰古猿 LEH 普遍性提供更多的证据，另一方面希望通过新技术新方法的应用，能为探讨禄丰古猿 LEH 周期性的规律提供更多的信息。

2 材料与方法

2.1 标本情况

用于本研究的材料是 261 枚单颗恒牙（保存在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所），包括 126 枚上牙和 135 枚下牙，其中 114 枚属于雄性个体和 147 枚属于雌性个体，性别鉴定依据徐庆华和陆庆五当年的分类鉴定。本研究选取的标本磨损较轻，齿冠 80% 以上保存，以便于更好地观察牙釉质表面的釉面横纹（见表 1）。

选取犬齿来研究禄丰古猿带状牙釉质发育不全（LEH）的周期性。其原因在于犬齿齿冠高，相比其他齿型能更好地观察到多条 LEH，同时可避免不同齿型之间釉面横纹以及 LEH 分布间距的误差影响^[13]。为了更好地观察 LEH 的条数及其间隔的釉面横纹条数，选取完整的未磨损或轻微磨损的标本。故本研究选取了其中 12 枚犬齿，包括 7 枚上犬齿，5 枚下犬齿，其中 7 枚属于雌性，5 枚属于雄性。另两枚犬齿 PA745.2 和 PA646.6 破损磨损较重，未用于此分析。

2.2 LEH 观察与计数方法

LEH 是一种宏观性发育缺陷，肉眼或低倍放大镜即可识别。以往学者采用如下研究方法：在 10 倍的手持式放大镜下，检测识别牙齿唇颊侧或舌侧面的 LEH。观察时，在室内普通日光下，附加白炽灯光源，使光线斜射至观察面，若出现横向的线条状或沟状凹陷，且明显区别于相邻的细密的釉面横纹，即可认为该牙齿和其代表的个体具有带状釉质发育不全现象^[3,12,14,15]。本研究使用中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室 Zeiss stereomicroscope Stemi 2000 (up to 50X) 体视显微镜进行观察，基本原理同上，体视显微镜提供直光和第二个光源，使光线斜射到观察面，在 10 倍左右对牙齿唇颊侧和舌侧面的 LEH 进行观察。最后分别以牙齿、个体以及前部牙齿数为单位，计算出禄丰古猿 LEH 百分率，并与化石和现生大猿以及化石人科成员的 LEH 百分率进行对比分析。

2.3 LEH 的周期性与釉面横纹观察

近年来扫描电镜和数码显微镜用于釉质发育的鉴定以及釉面横纹的观察计数中^[7-10]。本研究分别使用中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室的扫描电镜 (SEM Hitachi S-3700) 和数码显微镜 (Keyence VHX-600EOS digital microscope) 以不同的放大倍数来观察禄丰古猿齿冠上的釉面横纹。这两种方法互为补充。观察前，牙釉质表面先用清水超声洗净标本表面尘土，晾干后用丙酮搽洗牙齿去除表面的胶。标本用导电胶粘在载物台上，放入扫描电子显微镜中，高真空 3kV 模式下扫描，调整在适当倍数（7-60 倍）从牙尖到牙颈逐处观察。LEH 条数以及 LEH 间隔釉面横纹数目的计数，按照 Skinner^[9,10] 和赵凌霄^[12] 等人的观察标准，即从第一条 LEH 结束后的首条正常釉面横纹开始直到出现第二条 LEH 前的最后一条正常釉面横纹为止。数码显微镜的方法如上，将标本用胶固定于载物台上，调整倍数（20-100 倍）从牙尖到牙颈处依次进行 LEH 条数及间隔釉面横纹的计数。两种方法观察部位均为犬齿的唇侧面（见图 1）。为了将误差降到最低，标本在不同的时间段进行多次观察，而且仅当电镜和光镜下均匹配的 LEH，作为最后的观察结果。

表 1 禄丰古猿牙齿带状牙釉质发育不全发生率

Tab.1 Percentage of hypoplasia-bearing teeth for each tooth type in *Lufengpithecus lufengensis* teeth

齿型 Type	性别 Sex	标本编号 Specimens	总数 Total	LEH (n)	LEH (%)	合并后 LEH(%)
I ¹	M	PA675.2, PA550, PA649.1	3	3	100%	100%
	F	PA674.55, PA619, PA688	3	3	100%	
I ²	M	PA716, PA675.13	2	2	100%	100%
	F	PA620, PA713, PA714, PA715	4	4	100%	
C ⁰	M	PA732, PA552, PA559, PA1196	4	4	100%	100%
	F	PA725, PA723, PA674.11	3	3	100%	
P ³	M	PA1163, PA1155, PA1152, PA1148, PA675.50, PA675.26, PA675.23, PA649.3, PA647.6, PA749, PA747, PA746, PA608, PA571, PA562, PA647.3	16	16	100%	100%
	F	PA748, PA674.22, PA674.20, PA1174.2, PA1164, PA1154, PA1146, PA585.2	8	8	100%	
P ⁴	M	PA753, PA609, PA675.26, PA649.4, PA610, PA563, PA759, PA656.3, PA564, PA675.24, PA675.25	11	11	100%	100%
	F	PA757, PA758, PA674.27, PA674.26, PA655.6, PA624, PA1203, PA1174.3, PA1167, PA1162, PA754, PA755	12	12	100%	
M ¹	M	PA763, <u>PA656.4</u> , <u>PA1178.1</u> , <u>PA1142</u> , <u>PA1138-1</u> , <u>PA766</u> , <u>PA675.29</u> , <u>PA675.28</u> , <u>PA647.7</u>	9	1	11.1%	5.3%
	F	<u>PA1205</u> , <u>PA649.14</u> , <u>PA655.8</u> , <u>PA655.7</u> , <u>PA674.26</u> , <u>PA625</u> , <u>PA762</u> , <u>PA761</u> , <u>PA674.50</u> , <u>PA1176</u>	10	0	0	
M ²	M	PA1147, PA1177, PA1178.2, PA1178.3, PA1178.4, PA1191, PA781, PA776, PA611, PA656.5, PA649.5, PA780, PA675.48, PA675.47, PA675.35, PA656.6, PA648.3, PA612, PA565	19	19	100%	100%
	F	PA675.32, PA1172, PA774, PA1175, PA675.51, PA675.30, PA773, PA572	8	8	100%	
M ³	M	PA675.34 (left and right), PA675.37, PA796	4	4	100%	100%
	F	PA674.43, PA655.10, PA655.9, PA795, PA794, PA843, PA807, PA1204, PA1168, PA1138	10	10	100%	
I ₁	M	PA707, PA668-4, PA668-5	3	3	100%	100%
	F	PA709	1	1	100%	
I ₂	M	PA 668-3	1	1	100%	100%
C ₀	M	PA745.2, PA646.6, PA649.8	3	3	100%	100%
	F	PA630, PA655.12, PA573, PA674.17	4	4	100%	
P ₃	M	PA1183, PA1187, PA809, PA751, PA732, PA646.7	6	6	100%	100%
	F	PA600, PA674.25, PA1197, PA674.24, PA674.23, PA750, PA674.57	7	7	100%	
P ₄	M	PA1141, PA649.10, PA675.27, PA568, PA656.11, PA760, PA567	7	7	100%	100%
	F	PA674.33, PA674.31, PA655.14, PA655.15, PA674.28, PA674.29, PA674.30, PA674.32, PA756, PA1120, PA1197, PA818, PA574	13	13	100%	
M ₁	M	<u>PA656.12</u> , <u>PA675.39</u> , <u>PA770</u> , <u>PA633</u> , <u>PA649.11</u> , <u>PA614</u> , <u>PA675.41</u>	7	0	0	5.3%
	F	PA1150, <u>PA1206</u> , <u>PA650.5</u> , <u>PA674.54</u> , <u>PA654.1</u> , <u>PA674.37</u> , <u>PA631</u> , <u>PA650.4</u> , <u>PA554</u> , <u>PA674.36</u> , <u>PA632</u> , <u>PA674.38</u>	12	1	8.3%	
M ₂	M	PA616, PA789, PA656.13, PA675.43, PA617, PA649.12, PA615, PA745.3, PA649.13, PA675.45, PA675.46, PA675.42, PA675.44, <u>PA790</u> , <u>PA788</u>	15	13	95%	95%
	F	PA1192, PA1157, PA785, PA852, PA1193, PA674.40, PA674.41, PA650.7, PA575, PA601.1, PA655.18, PA767, PA786, PA771, PA674.52, PA650.6, PA655.16, PA675.38, PA675.40, PA783, PA674.4, PA1184(1), PA782, PA654.3, PA657(1)	25	25	100%	
M ₃	M	PA675.52, PA804, PA618, PA646.1	4	4	100%	100%
	F	PA577, PA674.41, PA674.51, PA674.53, PA801, PA802, PA555, PA655.20, PA674.44, PA674.45, PA674.58, PA798, PA799, PA1199, PA1137, PA1139, PA1159, PA1160, PA1166, PA1189, PA655.17, PA674.47, PA1184(2), PA657(2), PA601.2, PA800, PA655.19	27	27	100%	
共计			261	223		85.4%

注: M 和 F 分别代表雄性和雌性; 带下划线的标本表示没有发现 LEH 现象

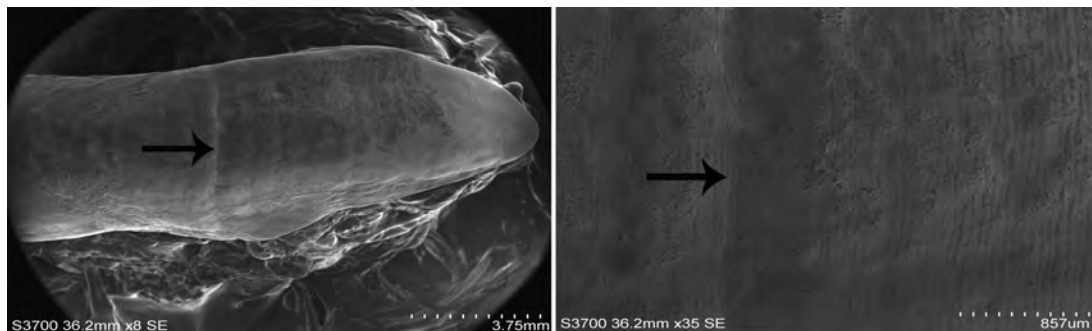


图 1 禄丰古猿左下犬齿 PA655.12 扫描电镜下显示的带状牙釉质发育不全

Fig.1 Expression of linear enamel hypoplasia on lower left canine –PA655.12 of *Lufengpithecus lufengensis*

3 结果与讨论

3.1 LEH 在各类别牙齿中的出现情况

通过对各个不同类型牙齿的 LEH 进行观察, 我们发现犬齿、前白齿以及第三白齿 LEH 非常显著, 尤其犬齿除了明显的带状凹陷外, 还可以观察到垂直于咬合面的竖条和大小不等的沟或凹陷。第二白齿 LEH 相比第三白齿而言 LEH 较轻, 其中 PA788、PA790 两例标本未观察到 LEH。门齿类型中, LEH 横沟不像前面提到的犬齿和前白齿明显。第一白齿是所有牙齿类型中出现 LEH 比例最低的类型, 仅有两枚牙齿 (PA763 和 PA1150) 可见轻微发育的 LEH, 其余 36 枚牙齿釉质表面比较光滑, 未见凹陷或条纹。

各类别牙齿 LEH 的发生率见表 1。由表 1 可知, 在 261 颗牙齿中 223 颗观察到 LEH, 其比值为 85.4%。不同齿型的 LEH 出现率有差别, 除了第一白齿和第二白齿外, 所有前部牙齿 (门齿和犬齿)、前白齿以及第三白齿 LEH 出现率均为 100%。67 枚第二白齿中有 65 颗出现 LEH, 出现率为 97%。而第一白齿出现率最低, 38 颗牙齿中仅发现 2 颗, 比值为 5.3%。与以前研究的下颌齿列第一白齿 LEH 发生率 (5.7%) 接近^[12]。由于个体的各类别牙齿各有一定的釉质形成期, 且各在一定的年龄完成釉质发育, 故从某类别牙齿的釉质发育不全可推知该个体遭遇釉质发育障碍时的大概年龄。禄丰古猿各类别牙齿中, 第一白齿 LEH 发生率最低, 其后形成和萌出的牙齿 LEH 发生率明显升高, 据此可以推测古猿幼年个体 M1 发育期间很少出现釉质发育不全, 而在 M1 之后形成的牙齿普遍出现了带状牙釉质发育不全现象。禄丰古猿幼年个体恒齿萌出顺序为 M1, I1, I2, M2, P3, P4, C, M3^[16], 第一白齿是最早形成和萌出的牙齿, 萌出的时间约为 3.2-3.3 岁, 范围在 2.1-4.4 年之间^[17]。由此推测禄丰古猿大约在 M1 齿冠形成之后, 即约 3 岁之后普遍出现带状牙釉质发育不良现象^[12]。其原因可能是禄丰古猿在 3 岁之前, 古猿个体的食物营养供给更多地依赖母体喂养, 而幼儿古猿一旦停止喂养, 将如同其他古猿一样, 开始需找食物, 普遍面临食物营养问题^[12]。此外, 比较上、下齿型和雌、雄性别之间 LEH 出现率, 结果表

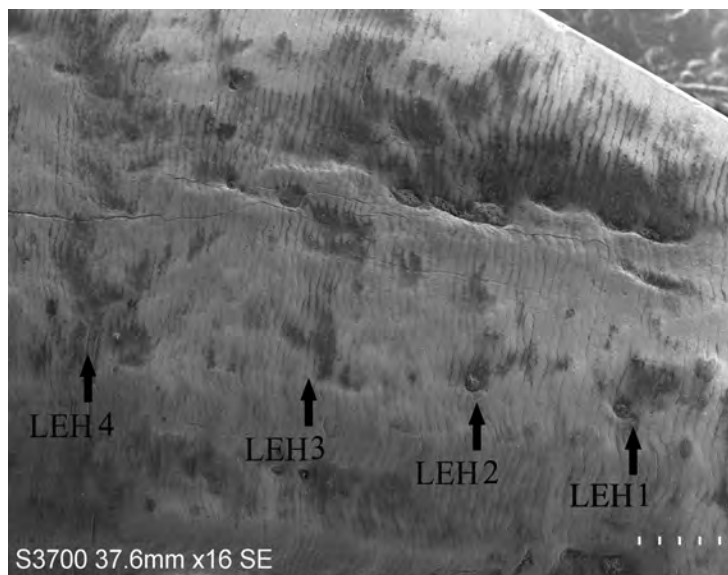


图 2 扫描电镜下的 LEH 和釉面横纹分布 (上右犬齿 PA552)

Fig.2 LEH defects and perikymata on upper right canine PA552

明无明显差异。

3.2 LEH 发生的周期性

通过观察禄丰古猿牙齿可知，门齿、犬齿和前白齿常常具有多条明显的 LEH，尤其犬齿少则 2 条，多则 6-7 条，而且相互之间分布较均匀（见图 2）。门齿和前白齿多则出现 3-4 条 LEH。具有多条 LEH 的牙齿中第一条 LEH 大部分出现于靠牙尖的 1/3 处，个别会出现在靠牙尖的 1/4 处。因上中门齿齿冠相对较长，相比上侧门齿、下中门齿和侧门齿而言，LEH 条数似乎更多些。第二白齿和第三白齿齿冠较低，大多数标本仅观察到一条 LEH，位于近齿颈处，极个别出现两条 LEH。雄性前部牙齿出现 LEH 条数相比雌性更多一些。表 2 列出了 12 枚犬齿在电镜和光镜下观察到的 LEH 数及相邻之间的釉面横纹条数。结果显示相邻 LEH 间的釉面横纹范围约在 14-25 条之间，平均值为 19.5，标准差为 2.8。为了更直观地观察，本文用 SPSS 17.0 软件对其作了频数分布图，并进行了正态分布检验，由图 3 可看出其集中分布在 16-22 条之间，其中 20 和 22 的频数最高。同时正态分布检验值峰度系数和偏度系数均小于 1，近似符合正态分布。

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（长周期）。釉质生长线在釉质表面表现为釉面横纹，在釉质内部即为芮氏生长线。因此，理论上讲，相邻 LEH 间的发生周期可以用釉面横纹的生长周期来推断。釉面横纹的生长周期等于芮氏生长线周期，其可以由相邻芮氏线之间釉柱横纹条数得出。赵凌霄^[18]通过对禄丰古猿下犬齿 (PA728) 进行组织切片发现相邻芮氏生长线间釉柱横纹为 9 条，可知芮氏生长线周期，即釉面横纹的生长周期为 9 天。根据禄丰古猿釉面横纹的生长周期为 9 天，可计算出相邻 LEH 之间的时间间隔为 144-198 天（即 4.8-6.6 月），平均约半年左右。

上述对 261 枚禄丰古猿单颗牙齿的观察研究，与赵凌霄对禄丰古猿 26 个下颌齿列

表 2 犬齿唇侧面上 LEH 条数及之间釉面横纹数目

Tab.2 Number of perikymata in inter-LEH interval in canines

标本 Specimen	齿型 Type	性别 Sex	LEH 条数 Count	相邻 LEH 间釉面 横纹数 Number of perikymata in Inter- LEH interval
PA552	右上犬齿	M	4	25, 16, 17
PA559	右上犬齿	M	3	16, 22
PA732	左上犬齿	M	3	22, 21
PA1196	右上犬齿	M	4	22, 20, 19
PA674.11	右上犬齿	F	2	21
PA723	左上犬齿	F	2	20
PA725	右上犬齿	F	2	18
PA649.8	左下犬齿	M	6	14,16,18,18,20
PA573	左下犬齿	F	3	21, 20
PA630	左下犬齿	F	3	22, 25
PA655.12	左下犬齿	F	2	19
PA674.17	左下犬齿	F	2	17

Range(14-25);
Mean=19.5; N=24;
SD=2.8

描述性统计结果

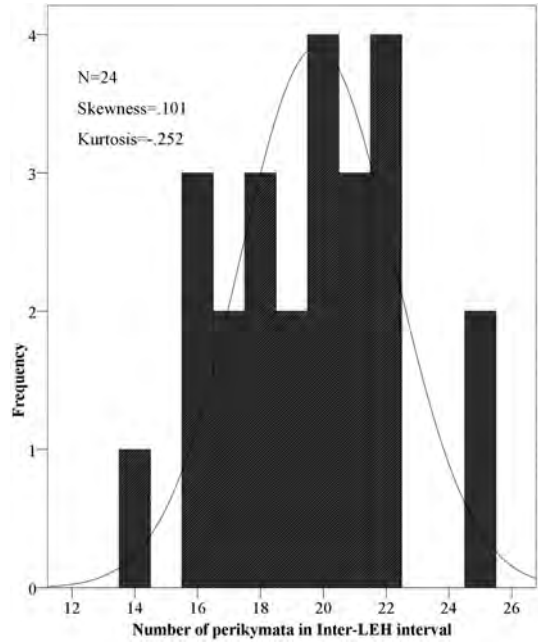


图 3 相邻 LEH 间釉面横纹的分布频数图

Fig.3 Distribution of perikymata counts between adjacent episodes of LEH, expressed as original data

表 3 禄丰古猿与其他古猿、现生大猿以及早期人类的带状牙釉质发育不全发生率比较

Tab.3 Prevalences of line enamel hypoplasia comparison between *Lufengpithecus*, fossil and extant apes and early hominids

属种 Taxa	牙齿总数 Total	LEH (+)	LEH %	个体 Individual	LEH (+)	LEH %	前部牙齿 Anterior teeth	LEH (+)	LEH %
<i>Lufengpithecus</i>	261	223	85.4%				31	31	100%
<i>Lufengpithecus</i> ^[12]	246	209	85%	26	26	100%	85	82	96.5%
<i>Pan</i> ^[19]	518	186	35.91%	25	17	68%	300	180	60%
<i>Gorilla</i> ^[19]	956	98	10.25%	41	12	29.27%	492	339	68.9%
<i>Pongo</i> ^[19]	1531	511	33.38%	70	58	82.86%	840	456	54.29%
<i>Dryopithecus</i> ^[20]	78	36	46.2%						
<i>Gigantopithecus</i> ^[21]	610	46	7.5%			14.3-17.9%	61	5	8.2%
<i>Australopithecus</i> ^[8]	297	71	23.9%	17	6	43.8%			
<i>Paranthropus</i> ^[8]	201	49	24.4%	14	5	35.7%			
<i>Early Homo</i> ^[8]	106	26	24.5%	8	6	75.0%			
<i>Neandertals</i> ^[22]				18	7	38.9%	56	21	37.5%

LEH 发生率及周期性观察结果基本一致^[12]。

3.3 与其他种类比较

将禄丰古猿 LEH 出现率分别与现生大猿、古猿以及早期人类进行比较，发现不论在牙齿总数、个体数还是前部牙齿中，禄丰古猿 LEH 出现率均明显高（表 3）。从牙齿

LEH 发生率来看, 禄丰古猿 LEH 比例高达 85.4%, 大猩猩 LEH 发生率最低 (10.25%), 黑猩猩和猩猩居中。以个体 LEH 发生率统计, 禄丰古猿达 100%, 猩猩也较高 (82.86%), 大猩猩依然最低 (29.27%)。森林古猿 *Dryopithecus* 牙齿 LEH 发生率为 46.2%, 相比之下, 巨猿 *Gigantopithecus* LEH 发生率最低 (7.5%)。南方古猿、早期人属和尼人中也有带状釉质发育不全现象, 其比例也都低于禄丰古猿。此外, 釉质发育不全在其他中新世古猿也有报道, 如土耳其肯尼亚古猿 *Kenyanthropus kizili* 十颗中门齿上存在分布均匀的两条 LEH^[23], 十多颗犬齿中发现两颗雌性上犬齿也出现 LEH; 西瓦古猿 *Sivapithecus* 牙齿也发现有 LEH^[24], 中新世早期的原康修尔猿 *Proconsul* 三颗乳犬齿以及其他一些小型猿类曾报道乳齿出现牙釉质发育不全, 但比例很低^[25]。笔者观察了蝴蝶禄丰古猿 *Lufengpithecus hudienensis* 和开远禄丰古猿 *Lufengpithecus keiyuanensis* 牙齿标本, 发现两者也有 LEH, 但比例较禄丰古猿 *Lufengpithecus lufengensis* 低些。另外, 观察了馆藏的中新世晚期奥兰诺古猿 *Ouranopithecus macedoniensis* 上颌骨模型 AN976 (化石编号 RPI-128), 其犬齿和第三前臼齿均能明显看到 LEH, 犬齿唇侧面上约为 4 条, 第三前臼齿唇侧面上约 2 条。土耳其的古猿 *Griphopithecus alpani* 一犬齿模型上可以观察到至少三条 LEH。可见, 带状牙釉质发育不全在中新世古猿、现生大猿及古人类牙齿中经常出现, 但不同种类的发生频率存在差异。禄丰石灰坝禄丰古猿的带状釉质发育不全现象最为普遍, LEH 比例最高, 并且有着明显的周期性。这一现象可能与禄丰古猿牙齿发育特点、生态气候环境及食物资源的季节性变化等因素相关, 其发生机制有待将来更深入分析, 推测季节性营养不良可能是造成禄丰古猿牙齿带状牙釉质发育不全的主要原因^[12]。

4 结 论

通过对来自禄丰石灰坝禄丰古猿的 261 枚单颗恒齿带状牙釉质发育不全 LEH 进行观察分析, 发现 223 枚牙齿具有普遍的 LEH 现象, 牙齿总数 LEH 出现率为 85.4%, 进一步证实了禄丰古猿具有高的 LEH 发生率, 不论是牙齿比率还是个体比率均高于其他已报道过的中新世大型古猿、化石人科成员及现生大猿。此外, 本文对 12 枚犬齿相邻 LEH 间隔周期进行分析, 结果显示禄丰古猿 LEH 具有明显的周期性, 相邻 LEH 之间的釉面横纹 14-25 条, 估计时间间隔为 4.8-6.6 月, 季节性营养不良可能是禄丰古猿牙齿带状牙釉质发育不全的主要原因。

致谢: 在光镜和电镜观察过程中得到张文定高级工程师、张兆霞博士和马海丹同学的热情帮助; 写作过程中与古脊椎所邢松博士、厦门大学胡荣博士以及解放军 307 医院口腔科初晓阳医师进行了有益的探讨; 也得到了审稿专家的宝贵意见, 在此谨致谢意!

参考文献

- [1] International FD. Commission on Oral Health, Research and Epidemiology. A review of the developmental defects of enamel index (DDE Index)[J]. International Dental Journal, 1992, 42(6): 11-26

- [2] Ten Cate AR. Oral Histology: Development, Structure, and Function, 4th ed. St. Louis: CV Mosby, 1994
- [3] Goodman AH, Rose JC. Assessment of systemic physiological perturbations from dental enamel hypoplasias and associated histological structures[J]. American Journal of Physical Anthropology, 1990, 33(S11): 59-110
- [4] Guatelli-Steinberg D. What can developmental defects of enamel reveal about physiological stress in nonhuman primates?[J]. Evolutionary Anthropology, 2001, 10(4): 138-151
- [5] Bowman JE. Life History, Growth and Dental Development in Young Primates: A Study Using Captive Rhesus Macaques[M]. University of Cambridge, PhD dissertation, 1991
- [6] Skinner MF. Variation in perikymata counts between repetitive episodes of linear enamel hypoplasia among orangutans from Sumatra and Borneo[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2014, 154(1): 125-139
- [7] Guatelli-Steinberg D. Macroscopic and microscopic analyses of linear enamel hypoplasia in Plio-Pleistocene South African hominins with respect to aspects of enamel development and morphology[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2003, 120(4): 309-322
- [8] Guatelli-Steinberg D. Analysis and significance of linear enamel hypoplasia in Plio-Pleistocene hominins[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2004, 123(3): 199-215
- [9] Skinner MF, Hopwood D. Hypothesis for the causes and periodicity of repetitive linear enamel hypoplasia in large, wild African (*Pan troglodytes* and *Gorilla gorilla*) and Asian (*Pongo pygmaeus*) apes[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2004, 123(3): 216-235
- [10] Skinner MF, Pruett JD. Reconstruction of periodicity of repetitive linear enamel hypoplasia from perikymata counts on imbricational enamel among dry-adapted chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) from Fongoli, Senegal[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2012, 149(3): 468-482
- [11] 徐庆华, 陆庆五. 禄丰古猿: 人科早期成员 [M]. 北京, 科学出版社, 2008
- [12] 赵凌霞. 禄丰古猿牙齿釉质发育不全的观察研究 [J]. 人类学学报, 2004, 23(2): 111-118
- [13] Hillson S, Bond S. Relationship of enamel hypoplasia to the pattern of tooth crown growth: A discussion[J]. American Journal of Physical Anthropology, 1997, 104(1): 89-103
- [14] Skinner MF. Enamel hypoplasia in sympatric chimpanzee and gorilla[J]. Human Evolution, 1986, 1(4): 289-312
- [15] Guatelli-Steinberg D. Linear enamel hypoplasia in gibbons (*Hylobates lar carpenteri*) [J]. American Journal of Physical Anthropology, 2000, 112: 395-410
- [16] 陆庆五, 赵凌霞. 禄丰古猿下颌恒齿萌出顺序的研究 [J]. 人类学学报, 2000, 19(1): 11-16
- [17] Zhao LX, Lu QW, Zhang WD. Age at first molar emergence in *Lufengpithecus lufengensis* and its implications for life-history evolution[J]. Journal of Human Evolution, 2008, 54(2): 251-257
- [18] Zhao LX, He ZF. Dental development and ontogeny of late Miocene large-bodied hominoids from Yunnan, China[J]. Anthropological Science, 2005, 113(1): 79-83
- [19] Hannibal DL, Guatelli-Steinberg D. Linear enamel hypoplasia in the great apes: analysis by genus and locality[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2005, 127(1): 13-25
- [20] Skinner MF, Dupras TL, Moya-Sola S. Periodicity of linear enamel hypoplasia among Miocene *Dryopithecus* from Spain[J]. Journal of Paleopathology, 1995, 7(3): 195-222
- [21] 张银运. 步氏巨猿的牙齿釉质发育不全 [J]. 人类学学报, 1987, 6(3): 175-179
- [22] Guatelli-Steinberg D, Larsen CS, Hutchinson DL. Prevalence and the duration of linear enamel hypoplasia: A comparative study of Neandertals and Inuit foragers[J]. Journal of Human Evolution, 2004, 47(1): 65-84
- [23] Kelley J. Identification of a single birth cohort in *Kenyapithecus kizili* and the nature of sympatry between *K. kizili* and *Griphopithecus alpani* at Paşalar[J]. Journal of Human Evolution, 2008, 54(4): 530-537
- [24] Vitzthum VJ, Wikander R. Incidence and correlates of enamel hypoplasia in non-human primates[J]. American Journal of Physical Anthropology, 1988, 75(2): 284
- [25] Lukacs JR. Enamel hypoplasia in the deciduous teeth of early Miocene catarrhines: Evidence of perinatal physiological stress[J]. Journal of Human Evolution, 2001, 40(4): 319-329