

禄丰古猿前部牙齿的釉面横纹 与牙冠形成时间

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: 釉面横纹的数目可用于推断个体牙齿的牙冠形成时间, 在生长发育研究中具有重要的意义。本研究运用数码体视显微镜和扫描电镜观察了云南石灰坝禄丰禄丰古猿 (简称禄丰古猿) 30 枚齿冠完整的前部牙齿, 包括上下颌中门齿 6 枚、侧门齿 10 枚和犬齿 14 枚。根据唇侧面釉面横纹计数的观察结果, 分别以 7 天和 9 天芮氏线生长周期, 估算各齿型的牙冠形成时间, 结果显示: 以生长周期 7 天计算, 中门齿牙冠形成时间约为 3.6-4.1 年, 侧门齿牙冠形成时间约为 2.7-3.7 年, 犬齿牙冠形成时间约为 4.2-7.0; 以生长周期 9 天计算, 中门齿牙冠形成时间约为 4.4-5.2 年, 侧门齿牙冠形成时间约为 3.4-4.7 年, 犬齿牙冠形成时间约为 5.2-8.8 年。为更深入地了解禄丰古猿牙冠形成时间在不同齿型及性别间是否存在明显差异, 本文用 SPSS 软件对其进行显著性差异检验。采用小样本平均值的 t 值假设检验 (置信区间为 95%), 结果如下: 禄丰古猿前部牙齿的牙冠形成时间在各类牙齿的上下颌中不存在显著性差异; 犬齿牙冠形成时间存在非常显著的性别差异, 雄性牙冠形成时间明显长于雌性, 侧门齿也存在显著的性别差异, 而中门齿性别间则无显著性差异。此外对禄丰古猿中门齿, 侧门齿和犬齿的牙冠形成时间进行单因素方差分析并两两对比, 结果显示中门齿与侧门齿的牙冠形成时间不存在显著性差异, 而犬齿与中门齿和侧门齿均存在显著性差异, 犬齿牙冠形成时间明显长于门齿。同时也对禄丰古猿前部牙齿的牙冠形成时间与齿冠高进行相关性分析, 其结果表明两者有显著的正相关性。将禄丰古猿与其他古猿和现生大猿、南方古猿以及人属成员进行对比, 结果显示其前部牙齿牙冠形成时间长于原修康尔猿、南方古猿、傍人、人属成员, 接近于蝴蝶禄丰古猿和大猩猩, 而明显小于黑猩猩、华南化石猩猩及现生猩猩。

关键词: 禄丰古猿; 前部牙齿; 釉面横纹; 牙冠形成时间

中图法分类号: Q983; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2016)01-0101-08

收稿日期: 2015-11-23; 定稿日期: 2015-12-04

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@mails.ucas.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. Perikymata counts and crown formation time of anterior teeth of *Lufengpithecus lufengensis*[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2016, 35(1): 101-108

Perikymata Counts and Crown Formation Time of Anterior Teeth of *Lufengpithecus lufengensis*

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: Perikymata counts can provide helpful information on dental development. Here, we observed perikymata counts of 30 anterior teeth of *Lufengpithecus lufengensis* from China by a scanning electron microscopy (SEM Hitachi S-3700) and a Keyence VHX-600EOS digital microscope, and estimated crown formation times of incisors and canines respectively using seven and nine day periodicity of the Retzius line. The results can be generally concluded as following: When using period of seven days, the crown formation time of I1, I2 and C were about 3.6-4.1 years, 2.7-3.7 years and 4.2-7.0 years respectively; when using period of nine days, the crown formation time of the three tooth types were 4.4-5.2 years, 3.4-4.7 years and 5.2-8.8 years.

In order to investigate whether there is significantly difference in tooth type and sexual dimorphism, we applied statistical tests on crown formation times of incisors and canines. The results are as follows: 1) there is no significant difference in crown formation time between upper and lower teeth of both incisors and canines; 2) significant sexual dimorphism in the crown formation time exists for lateral incisors and canines, but not for central incisors; 3) crown formation time of canines is significantly longer than both central and lateral incisors; 4) there is a highly significant positive correlation between crown height with crown formation time of anterior teeth.

Finally, compared with some fossil large apes, *Australopithecus*, *Paranthropus*, early *Homo*, *Homo sapiens* and extant great apes, crown formation time of *Lufengpithecus lufengensis* is much longer than *Proconsul*, *Australopithecus*, *Paranthropus* and *Homo*, but shorter than *Pan*, *Pongo* and fossil *Pongo* from south China, and closer to *Lufengpithecus huidienensis* and *Gorilla*.

Key words: *Lufengpithecus lufengensis*; Anterior teeth; Perikymata; Crown formation time

1 前 言

牙齿是研究化石人类及其相关类群生长发育的重要材料。牙釉质的生长是由牙尖向牙颈方向呈叠瓦状一层一层渐增形成,其釉质生长线在釉质内部表现为芮氏生长线,芮氏线延伸到釉质外表面表现为平行排列的釉面横纹^[1]。在不破坏化石的前提下,可通过普通光

镜和电镜观察到牙齿的釉面横纹，并可从牙尖到牙颈直接计数。我国云南禄丰石灰坝发现的禄丰禄丰古猿（以下简称禄丰古猿）是亚洲中新世晚期材料最丰富、最具代表性的古猿种类，其系统地位一直受到国际学术界争议。赵凌霄等^[2,3]运用扫描电子显微镜，对4枚恒齿（包括2枚中门齿，1枚上侧门齿和1枚下犬齿）的釉面横纹进行观察，推算其牙冠形成时间，并指出禄丰古猿牙冠发育模式与南方古猿纤细种相似，而明显区别于现生大猿和南方古猿粗壮种；牙冠形成时间与南方古猿纤细种接近，而明显长于南方古猿粗壮种，短于现生大猿。赵凌霄等^[4]再次估算了禄丰古猿下颌骨 PA868（未成年个体）的右中门齿和右犬齿的牙冠形成时间。本文在前人研究的基础上，挑选了30枚齿冠完整的禄丰古猿前部恒齿，通过计数釉面横纹数目来估算其牙冠形成时间，旨在进一步探讨其前部牙齿生长发育的齿型间差异以及性别差异等，同时将其与其他古猿、早期人类和现代大猿相比较，进而为云南禄丰古猿的个体生长发育和系统地位提供一些线索。

2 材料与方法

2.1 标本情况

用于本研究的材料是23枚单颗恒牙及附带在下颌骨 PA548（雄性）和 PA580（雌性）上暴露出齿根的7枚完整恒齿（保存在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所），共包括

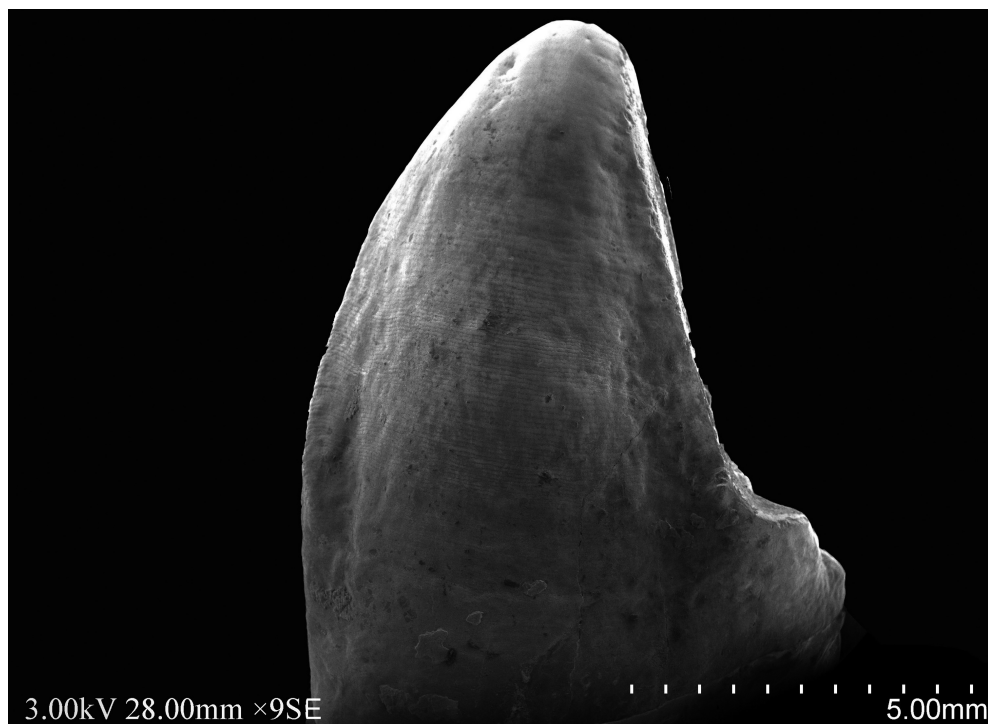


图1 禄丰古猿下犬齿 (PA674.17) 釉面横纹分布

Fig.1 Perikymata of lower canine (PA674.17) of *Lufengpithecus lufengensis*

表 1 禄丰古猿门齿、犬齿釉面横纹数目与牙冠形成时间

Tab.1 Perikymata counts and crown formation times of anterior teeth of *Lufengpithecus lufengensis*

齿型 Tooth type	性别 Sex	标本编号 Specimens	齿冠高 Crown height(mm)	釉面横纹 Perikymata	齿尖釉质 形成时间 (年)	侧面釉质形 成时间 LFT (年) -7	牙冠形成时间 CFT (年)	侧面釉质形 成时间 LFT (年) -9	牙冠形成时间 CFT (年)		
I ¹	M	PA675.2	15.48	189	0.5	3.6	4.1	N=4;	4.7	5.2	N=4;
	M	PA550	13.38	186	0.5	3.6	4.1	Mean=4.0; SD=0.2	4.6	5.1	Mean=5.0; SD=0.4
	M	PA649.1	14.78	181	0.5	3.5	4.0		4.5	5.0	
	F	PA674.55	12.29	160	0.5	3.1	3.6		3.9	4.4	
I ²	M	PA716	10.14	157	0.5	3.0	3.5		N=6;	3.9	
	M	PA675.13	10.78	161	0.5	3.1	3.6	Mean=3.3; SD=0.4	4.0	4.5	Mean=4.1; SD=0.5
	F	PA620	7.70	116	0.5	2.2	2.7		2.9	3.4	
	F	PA713	8.87	155	0.5	3.0	3.5		3.8	4.3	
	F	PA714	7.67	127	0.5	2.4	2.9		3.1	3.6	
	F	PA715	7.29	153	0.5	2.9	3.4		3.8	4.3	
C ⁰	M	PA732	19.74	288	0.7	5.5	6.2		N=7;	7.1	
	M	PA552	19.75	295	0.7	5.7	6.4	Mean=5.1; SD=0.8	7.3	8.0	Mean=6.4; SD=1.1
	M	PA559	18.17	222	0.7	4.3	5.0		5.5	6.2	
	M	PA1196	15.50	219	0.7	4.2	4.9		5.4	6.1	
	F	PA725	13.21	208	0.7	4.0	4.7		5.1	5.8	
	F	PA723	12.36	184	0.7	3.5	4.2		4.5	5.2	
	F	PA674.11	13.05	197	0.7	3.8	4.5		4.9	5.6	
I ₁	M	PA548-R	14.22	172	0.5	3.3	3.8		N=2;	4.2	
	M	PA548-L	15.37	177	0.5	3.4	3.9	Mean=3.9; SD=0.1	4.4	4.9	Mean=4.8; SD=0.1
I ₂	M	PA548-R	13.72	169	0.5	3.2	3.7	N=4;	4.2	4.7	N=4;
	M	PA548-L	13.65	164	0.5	3.1	3.6	Mean=3.6; SD=0.1	4.0	4.5	Mean=4.5; SD=0.2
	F	PA580-R	11.56	157	0.5	3.0	3.5		3.9	4.4	
	F	PA580-L	10.86	154	0.5	3.0	3.5		3.8	4.3	
C ₀	M	PA646.6	22.70	328	0.7	6.3	7.0		N=7;	8.1	
	M	PA649.8	19.71	308	0.7	5.9	6.6	Mean=5.1; SD=1.2	7.6	8.3	Mean=6.3; SD=1.5
	F	PA630	12.91	198	0.7	3.8	4.5		4.9	5.6	
	F	PA655.12	13.52	194	0.7	3.7	4.4		4.8	5.5	
	F	PA573	12.64	193	0.7	3.7	4.4		4.8	5.5	
	F	PA674.17	11.80	190	0.7	3.6	4.3		4.7	5.4	
	F	PA580-R	11.83	184	0.7	3.5	4.2		4.5	5.2	

上下门齿 6 枚，上下侧门齿 10 枚和上下犬齿 14 枚，其中 15 枚属于雄性个体和 15 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^[5]。本研究选取的标本齿冠完整，以便于更好地观察牙釉质表面的釉面横纹（见表 1）。

2.2 釉面横纹观察与计数方法

近年来数码显微镜和扫描电镜广泛用于釉面横纹的观察计数^[6-9]。本研究主要使用数码体视显微镜（Keyence VHX-600EOS digital microscope）观察计数禄丰古猿齿冠唇侧面上的釉面横纹。此外也使用扫描电镜（SEM HitachiS-3700）以不同的放大倍数来观察 23 枚单颗禄丰古猿齿冠唇侧面上的釉面横纹，以作为数码显微镜的补充。观察前，牙釉质表面先用清水超声洗净标本表面尘土，晾干后用丙酮擦洗牙体去除表面的胶。然后将标本固定于显微

镜载物台上，除直光外再提供第二个光源，使光线斜射到观察面，以减弱观察面的反射光。观察部位为前部牙齿的唇侧面，测量齿冠高并调整倍数（20-50 倍）从牙尖到牙颈处依次进行釉面横纹条数的计数。扫描电镜的方法如上，标本用导体胶粘在载物台上，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（7-50 倍）从牙尖到牙颈逐处观察唇侧面上的釉面横纹条数（图 1）。目前釉面横纹数目的计数有两种方法：1) 记数 1mm 冠高的釉面横纹数目^[10-12]；2) 每 1/10 冠高的釉面横纹数目^[13-17]。本文同时采用上述两种方法观察计数禄丰古猿前部牙齿釉面横纹的数目。为了将误差降到最低，将标本放在光镜下多次重复观察，并将光镜和电镜下的结果进行核对，作为最后的观察结果，误差范围在 5% 之内。

2.3 牙冠形成时间的估算

釉质生长发育呈节律性，组织结构表现为：釉柱横纹（短周期）和芮氏生长线（长周期）。牙冠形成时间即牙尖釉质形成时间加上侧面釉质形成时间，而侧面釉质形成时间可通过釉面横纹数目乘以芮氏线周期得到。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。赵凌霄等^[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，故可知芮氏生长线周期，即釉面横纹的生长周期为 9 天。Schwartz 等^[19]分析蝴蝶禄丰古猿芮氏线周期时，提到对比标本禄丰古猿的两枚臼齿芮氏线周期为 7 天（未发表），所以本文分别根据 7 天和 9 天的生长周期推算了禄丰古猿前部牙齿的牙冠形成时间。

在不破坏化石标本的情况下，在牙齿表面只能观察到牙齿侧面的釉面横纹；而牙尖部的釉质表面没有釉面横纹，这是因为牙尖部的芮氏线由于呈同心圆排列，不能伸展到釉质表面而形成釉面横纹，因而牙尖部的形成时间不易准确推算，只能采取估计的方法^[20-22]。门齿和犬齿牙尖釉质形成时间在牙冠形成时间中所占比例较小，现代人和类人猿前牙牙尖釉质形成时间大约在 0.5-1.0 年之间。赵凌霄等^[4]估算禄丰古猿门齿和犬齿牙尖釉质形成时间时，分别以 0.5 年和 0.7 年计算，本研究也参考此数据进行估算。根据上述参数可以对禄丰古猿前部牙齿的牙冠形成时间进行比较准确的估算。计算公式如下：牙冠形成时间（年）= 釉面横纹总数 × 生长周期（天）/365 + 牙尖部形成时间。

3 结果与讨论

表 1 中列出禄丰古猿前部牙齿的牙冠形成时间及其平均值和标准差。根据釉面横纹计数的观察结果以及据芮氏线周期分别为 7 天和 9 天而推算出侧面牙釉质形成时间，再加上齿尖釉质形成时间，可知禄丰古猿中门齿牙冠形成时间约为 3.6-4.1 年，侧门齿牙冠形成时间约为 2.7-3.7 年，犬齿牙冠形成时间约为 4.2-7.0（以生长周期 7 天计算）；中门齿牙冠形成时间约为 4.4-5.2 年，侧门齿牙冠形成时间约为 3.4-4.7 年，犬齿牙冠形成时间约为 5.2-8.8 年（以生长周期 9 天计算）。从表中也可看出，中门齿和侧门齿的标准差明显小于犬齿，从而说明犬齿的牙冠形成时间分布范围较大，而门齿牙冠形成时间分布相对较集中。

釉面横纹是反映牙冠形成过程的很好记录，通过观察釉面横纹的总体分布，可以较准确地了解牙冠形成的时间。为更深入地了解牙冠形成时间在不同齿型及性别间的差异，本

文对其进行了显著性差异检验。采用小样本平均值的 t 值假设检验 (置信区间为 95%), 结果如下: 禄丰古猿的上颌前部牙齿和下颌前部牙齿相比, 其 P 值均大于 0.05, 因而前部牙齿的牙冠形成时间在上下颌中不存在显著性差异; 分别对禄丰古猿中门齿、侧门齿和犬齿的性别差异进行检验, 可知中门齿不存在显著的性别差异 ($P>0.05$), 而侧门齿存在显著的性别差异 ($P<0.05$), 犬齿则存在非常显著的性别差异 ($P<0.01$)。将禄丰古猿中门齿, 侧门齿和犬齿的牙冠形成时间进行单因素方差分析并两两对比, 结果显示中门齿和侧门齿的牙冠形成时间不存在显著性差异, 而犬齿与中门齿和侧门齿均存在显著性差异。结合表 1 也可以看出, 门齿牙冠形成时间最长为 4.1 或 5.2 年, 短于或接近犬齿牙冠形成时间的最小值 4.2 年或 5.2 年; 上下犬齿雄性牙冠形成时间明显长于雌性, 如下犬齿雄性和雌性牙冠形成时间分别为 8.3-8.8 年和 5.2-5.6 年 (以生长周期 9 天计算), 雄性个体犬齿牙冠形成时间最长为 8.8 年, 雌性个体最长为 5.6 年, 雌性明显短于雄性。此外, 对禄丰古猿前部牙齿齿冠高与牙冠形成时间进行相关系数分析, Pearson 系数为 0.900, 且 P 值小于 0.01 (在置信度为 0.01 时, 相关性为显著), 可见禄丰古猿前部牙齿的牙冠形成时间与齿冠高有明显的正相关性。赵凌霄等^[2,3]观察的 4 枚牙齿, 右上中门齿 (PA811.1)、右上侧门齿 (PA811.2)、右下中门齿 (PA895) 和左下犬齿 (PA826) 的釉面横纹数依次为 >172、>151、>128、>161 (>代表牙端有一定磨耗, 牙本质暴露, 实际的釉面横纹可能多几到 10 几条), 这些数值接近或位于本次研究范围内, 根据其推算出的牙冠形成时间接近或略低于本次数值, 可能与其牙尖端磨耗有关。赵凌霄等^[4]观察了一个未成年个体的下颌骨 PA868 中正在生长的右下中门齿和右犬齿的釉面横纹, 估其牙冠形成时间分别为 3.2 年和 3.1 年 (以生长周期 9 天计算), 因其牙冠尚未完全形成, 故此值短于本文观察结果。

本文将禄丰古猿前部牙齿牙冠形成时间与其它古猿、化石人属、现代人及现生大猿进行比较, 结果见表 2。

禄丰古猿下门齿牙冠形成时间 (3.6-4.8 年) 和下犬齿牙冠形成时间 (5.1-6.3) 明显

表 2 门齿、犬齿牙冠形成时间的比较 (年)

Tab.2 Comparison of crown formation times of anterior teeth

属种 Taxa	UI1	LI1	UI2	LI2	UC	LC
<i>Lufengpithecus lufengensis</i> (periodicity=7)	3.9 (3.6-4.1)	3.9 (3.8-3.9)	3.3 (2.7-3.6)	3.6 (3.5-3.7)	5.1 (M:4.9-6.4; F:4.2-4.7)	5.1 (M:6.6-7.0; F:4.2-4.5)
<i>Lufengpithecus lufengensis</i> (periodicity=9)	4.9 (4.4-5.2)	4.8 (4.7-4.9)	4.1 (3.4-4.5)	4.5 (4.3-4.7)	6.4 (M:6.1-8.0; F:5.2-5.8)	6.3 (M:8.3-8.8; F:5.2-5.6)
<i>Lufengpithecus hudienensis</i> ^[23]	-	3.6-5.0	-	3.7-5.2	-	-
<i>Gigantopithecus blacki</i> ^[24]	4.8-5.1	-	3.6-3.9	-	4.3	6.4
Fossil <i>Pongo</i> sp. ^[12]	5.4	-	3.3	6.0	7.3	8.0
<i>Proconsul heseloni</i> ^[25]	-	0.77	-	0.81	-	2.4
<i>Australopithecus</i> ^[26]	3.2-3.8	2.9-3.6	2.8-3.4	3.0-3.7	3.3-3.9	3.7-4.5
<i>Paranthropus</i> ^[26]	2.3-2.7	2.1-2.5	2.3-2.8	2.3-2.8	3.1-3.7	2.8-3.4
Early <i>Homo</i> ^[26]	2.6-3.7	2.6-3.1	2.7-3.2	2.4-3.5	2.9-4.9	3.1-3.7
<i>Homo sapiens</i> ^[26]	4.7	3.6	4	3.8	4.6	5.7
<i>Homo neanderthalensis</i> ^[27]	3.3	-	3.1	-	3.4	3.6
<i>Pan troglodytes</i> ^[28]	5.5	4.8	4.6	5.6		7.8
<i>Gorilla gorilla</i> ^[29]	4	3.6	4.2	4.2	>5.5	>5.3
<i>Pongo pygmaeus</i> ^[29]	4.9	4.7	5.4	5.7	7.8	8.7

长于原康修尔猿, 后者下门齿牙冠形成时间不足一年, 在上述属种中时间最短。禄丰古猿门齿牙冠形成时间与蝴蝶禄丰古猿(3.6-5.2年, 以下简称蝴蝶古猿)和巨猿(3.6-5.1年)较为接近或略短; 但犬齿牙冠形成时间与巨猿相比, 前者的上犬齿牙冠形成时间明显长于后者, 而下犬齿牙冠形成时间与禄丰古猿接近。华南猩猩门齿牙冠形成时间为3.3-6.0年^[12], 略长于禄丰古猿, 但犬齿牙冠形成时间(7.3-8.0年)明显长于禄丰古猿(5.1-6.4年)。

南方古猿门齿牙冠形成时间为2.8-3.8年, 傍人牙冠形成时间较短为2.1-2.8年, 早期人属为2.4-3.7年, 尼人数值位于南方古猿范围之内, 相比可知禄丰古猿门齿牙冠形成时间略长或接近于南方古猿、尼人和早期人属成员, 而较长于傍人; 禄丰古猿犬齿牙冠形成时间明显长于南方古猿、傍人、早期人属成员和尼人。智人门齿和犬齿牙冠形成时间略低或接近于禄丰古猿。

禄丰古猿与现生猩猩中门齿牙冠形成时间接近, 但侧门齿和犬齿牙冠形成时间明显短于现生猩猩; 禄丰古猿门齿和犬齿牙冠形成时间均接近于大猩猩; 禄丰古猿下中门齿牙冠形成时间与黑猩猩接近, 但上中门齿、上下侧门齿和上下犬齿均明显短于黑猩猩。

总体来看, 上述属种中黑猩猩、华南化石猩猩和现生猩猩前牙牙冠形成时间最长, 其次是禄丰古猿, 蝴蝶古猿、巨猿和大猩猩; 然后是尼人、南方古猿、早期人属成员、傍人; 原康修尔猿前牙牙冠形成时间最短。相比而言, 禄丰古猿、蝴蝶古猿、巨猿、华南化石猩猩以及非洲古猿的犬齿牙冠形成时间均明显长于南方古猿、傍人、早期人属成员、尼人以及现代人。

4 小结

通过分析禄丰古猿唇侧面釉面横纹估算其牙冠形成时间, 并对其进行差异性检验, 可知禄丰古猿前部牙齿的牙冠形成时间在上下颌中不存在显著性差异; 犬齿牙冠形成时间存在非常显著的性别差异, 侧门齿也存在显著的性别差异, 而中门齿无显著性的性别差异; 中门齿和侧门齿的牙冠形成时间不存在显著性差异, 而犬齿与中门齿和侧门齿均存在显著性差异; 禄丰古猿前部牙齿的牙冠形成时间与齿冠高有极显著的正相关性。此外将禄丰古猿与其他古猿和现生大猿以及人属成员进行对比, 结果显示其前部牙齿牙冠形成时间长于原康修尔猿、南方古猿、傍人、人属成员和尼人, 接近于蝴蝶古猿和大猩猩, 而明显小于黑猩猩、华南化石猩猩及现生猩猩。

致谢: 在光镜和电镜观察过程中得到张兆霞博士和张文定老师的热情帮助; 写作过程中与邢松博士进行了有益的探讨。在此谨致谢意!

参考文献

- [1] Retzius A. Bemerkungen über den innern Bau der Zähne, mit besonderer Rücksicht auf den im Zahnknochen vorkommenden Röhrenbau[A]. In J Müller ed. Archiv für Anatomie, Physiologie und Wissenschaftliche Medicin, in Verbindung mit Gelehrten[M]. Berlin: Verlag von W. Thome, 1837, 486-566
- [2] 赵凌霄, 欧阳涟, 陆庆五. 禄丰古猿牙齿釉质生长线与个体发育问题研究[J]. 人类学学报, 1999, 18(2): 102-108
- [3] Zhao LX, Lu QW, Xu QH. Enamel microstructure of *Lufengpithecus lufengensis* [J]. Acta Anthropologica Sinica, 2000, 19(suppl.): 77-82
- [4] 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
- [5] 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: 1-181
- [6] 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
- [7] 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
- [8] 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
- [9] 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
- [10] Dean MC. Growth layers and incremental markings in hard tissues: a review of the literature and some preliminary observations about enamel structure in *Paranthropus boisei*[J]. *Journal of Human Evolution*, 1987, 16(2): 157-172
- [11] Beynon AD, Dean MC, Leakey MG, et al. Comparative dental development and microstructure of *Proconsul* teeth from Rusinga Island, Kenya [J]. *Journal of Human Evolution*, 1998, 35(2): 163-209
- [12] 胡荣, 赵凌霞. 华南化石猩猩前部牙齿釉面横纹与牙冠形成时间研究 [J]. *人类学学报*, 2012, 31(4): 371-380
- [13] Reid DJ, Dean MC. Brief communication: the timing of linear hypoplasias on human anterior teeth[J]. *American Journal of Physical Anthropology (Suppl)*, 2000, 113: 135-139
- [14] Dean MC, Reid DJ. Perikymata spacing and distribution on hominid anterior teeth[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2001, 116(3): 209-215
- [15] Guatelli-Steinberg D, Reid DJ, Bishop TA. Did the lateral enamel of Neandertal anterior teeth grow differently from that of modern humans?[J]. *Journal of human evolution*, 2007, 52(1): 72-84
- [16] Guatelli-Steinberg D, Reid DJ. Brief communication: The distribution of perikymata on Qafzeh anterior teeth[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2010, 141(1): 152-157
- [17] Xing S, Guatelli-Steinberg D, O'Hara M, et al. Perikymata distribution in *Homo* with special reference to the Xujiayao juvenile[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2015, 157(4): 684-693
- [18] Zhao LX, He ZF. Dental development and ontogeny of late Miocene large-bodied hominoids from Yunnan of China. *Anthropological Science*, 2005, 113: 79-83
- [19] Schwartz GT, Liu W, Zheng L. Preliminary investigation of dental microstructure in the Yuanmou hominoid (*Lufengpithecus huienensis*), Yunnan Province, China[J]. *Journal of Human Evolution*, 2003, 44(2): 189-202
- [20] Bromage TG, Dean MC. Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids[J]. *Nature*, 1985, 317(6037): 525-527
- [21] Beynon AD, Dean MC, Reid DJ. Histological study on the chronology of the developing dentition in *gorilla* and *orangutan*. *American Journal of Physical Anthropology*, 1991, 86(2): 189-203
- [22] Reid DJ, Dean MC. Variation in modern human enamel formation times[J]. *Journal of Human Evolution*, 2006, 50(3): 329-346
- [23] Zhao LX, Zheng L, Gao F, et al. Preliminary study on enamel microstructure of Yuanmou Miocene hominoids of China. *Science in China (Series D)*. 2003, 46: 1142-1150
- [24] 赵凌霞. 步氏巨猿牙齿的综合研究 [D]. 中国科学院博士学位论文, 北京, 2006: 60-74
- [25] Beynon AD, Dean MC, Leakey MG, et al. Comparative dental development and microstructure of *Proconsul* teeth from Rusinga Island, Kenya [J]. *Journal of Human Evolution*, 1998, 35(2): 163-209
- [26] Dean MC, Leakey MG, Reid D, et al. Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins[J]. *Nature*, 2001, 414(6864): 628-629
- [27] Smith TM, Tafforeau P, Reid DJ, et al. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 49: 20923-20928
- [28] Reid DJ, Schwartz GT, Dean MC, et al. A histological reconstruction of dental development in the common chimpanzee, *Pan troglodytes* [J]. *Journal of Human Evolution*, 1998, 35(4): 427-448
- [29] Beynon AD, Dean MC, Reid DJ. Histological study on the chronology of the developing dentition in *gorilla* and *orangutan*. *American Journal of Physical Anthropology*, 1991, 86(2): 189-203