

DOI: 10.16359/j.cnki.cn11-1963/q.2018.0011

河南栾川发现直立人化石及其演化意义

赵凌霞^{1,2}, 李璇³, 顾雪军³, 杜抱朴¹, 史家珍³, 高星^{1,2,4}

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. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京, 100044; 3. 河南省洛阳市文物考古研究院, 洛阳 471000; 4. 中国科学院大学, 北京, 100049

摘要: 洛阳考古研究院 2012 年 5 月至 10 月在栾川孙家洞作抢救性发掘, 于原生层位发现古人类化石, 同时伴有大量哺乳动物化石, 以及少量人工石制品。根据伴生动物群的初步鉴定, 栾川古人类的生存时代为中更新世。6 件古人类化石代表 3 个个体: 1 个成年人和 2 个未成年人, 未成年人的牙齿生长发育阶段分别与 6~7 岁和 11~12 岁的现代青少年相当。栾川孙家洞古人类牙齿具有一定的原始性, 明显区别于现代人, 其形态大小位于周口店直立人牙齿的变异范围内, 可归入直立人的形态范畴; 同时具有东亚古人类及现代蒙古人群的地区性特征。基于幼年个体上下颌骨的牙齿发育, 推测栾川古人类第一白齿萌出年龄可能接近 6 岁, 提示具有接近于现代人的牙齿生长模式和生活史特点。栾川中更新世古人类化石的发现为中国古人类连续演化假说提供了新证据。

关键词: 栾川; 牙齿; 直立人; 中更新世; 地区连续性

中图法分类号: Q983; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2018)02-0192-14

Middle Pleistocene hominins from the Sunjiadong site, Luanchuan county, Henan Province, Central China

ZHAO Lingxia^{1,2}, LI Xuan³, GU Xuejun³, DU Baopu^{1,4}, SHI Jiazhen³, GAO Xing^{1,2,4}

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. Luoyang city cultural Relics and Archaeology Research Institute, Luoyang 471000; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049

Abstract: New fossil hominins associated with rich large mammal fauna and a few stone artifacts, were discovered from the Sunjiadong cave site during 2012 excavation season by the Luoyang Cultural Relics and Archaeology Institute and the Luanchuan Heritage Management Centre. The geological age of the Luanchuan hominins is Middle Pleistocene according to the faunal assemblage. The six hominin fossils are identified as the follows: juvenile left maxillary fragment with upper M¹, juvenile left mandible fragment with lower M₁, and four isolated teeth identified as a left upper P² germ, left lower M₂ germ, right lower lateral adult I₂, and juvenile M₂.

收稿日期: 2018-03-18; 定稿日期: 2018-04-20;

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (41672022; 41672024)

作者简介: 赵凌霞 (1966-), 女, 博士, 研究员, 主要从事古人类学研究。Email: zhaolingxia@ivpp.ac.cn

Citation: Zhao LX, Li X, Gu XJ, et al. Middle Pleistocene Hominins from Sunjiadong site of Luanchuan in Henan Province in Central China[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2018, 37(2): 192-205

These isolated teeth represent three individuals, respectively age 6~7, age 11~12 and one adult. Dental development of the juvenile maxilla and mandible and two isolated tooth germs, which might all belong to the same individual, match dental development patterns in juvenile modern humans. The age of M1 emergence of the Luanchuan hominins was possibly six years old. Tooth size and morphology of the six teeth match *Homo erectus* from Zhoukoudian. The Luanchuan hominins, with typical regional dental traits, provide new fossil evidence for the continuity hypothesis of human evolution in East Asia.

Key words: Luanchuan; Dentition; *Homo erectus*; Middle Pleistocene; Regional continuity

迄今中国 70 多个地点出土了比较丰富的古人类化石, 时代从早更新世到晚更新世末期^[1-4]。目前关于东亚地区直立人演化及现代人起源问题仍存在争议。以周口店直立人为典型代表的古人类, 以及古老型智人, 是否与晚期智人(或称为解剖学上现代人, 早期现代人)及现代东亚蒙古人群之间有着演化上的系统关系, 在古人类学界存在争议。1984 年, 吴新智院士联合国外学者提出“现代人多地区起源”假说, 主张世界各大洲的现代人群与当地的古老人类有着系统演化上的连接关系, 提出中国古人类“连续进化附带杂交”的理论假说, 认为中国古人类以连续进化为主基因交流为辅, 系统阐释了东亚地区现代人起源问题^[5-12]。然而与之对立的现代人非洲起源说或同化说, 则认为解剖学上的现代人在非洲起源, 然后向其他地区扩散, 取代当地古人类, 或者与之有少量基因融合^[13-16]。虽然最近几年新的化石发现^[17-24]、考古学证据^[25-26]及分子人类学^[27]为阐释中国古人类演化增添了新证据, 但是发现更多古人类化石, 特别是关键时段的古人类化石及科学考证, 无疑是解决这一争议的关键。

2008 年, 河南省栾川县文物管理所作第三次全国文物普查时, 在孙家洞发现了大量哺乳动物化石。2012 年 5 月 -10 月, 洛阳市文物考古研究院对孙家洞进行抢救性考古发掘, 在原生地层中获得大量的动物化石和少量人工石制品, 更重要的是发现了珍贵的古人类化石^[28]。本文对栾川孙家洞古人类化石作初步研究报道。以此庆贺吴新智院士 90 岁华诞, 并纪念他在中国古人类学领域的卓越贡献。

1 化石点概况

栾川位于河南西南部的伏牛山地区。伏牛山属秦岭山脉东段支脉, 是秦岭延伸到河南地区的一条重要山脉, 西北-东南走向, 处于中国北亚热带向暖温带的气候过渡带。孙家洞位于栾川县栾川乡湾滩村哼呼崖的断崖上, 伊河南岸, 地理坐标 111°41'38.0"E、33°47'50.0"N, 海拔 691m。洞口朝北, 高出伊河水面约 30 m。洞内分前厅和后厅两个空间, 前厅长约 5m, 宽约 3m, 后厅长约 2-4m, 宽约 6m, 前后厅之间以长约 2.5m 的通道相连。2012 年发掘区域位于前厅, 发掘面积约 3 m², 发掘深度 4.6m。根据堆积物岩性, 地层剖面(剖面方向 320°)从上到下可分 5 层(图 1)。

第 1 层，角砾层，厚度 110 cm，含有大量动物化石；

第 2 层，含粉砂角砾层，厚度 90cm，含有大量动物化石；

第 3 层，褐黄色含砾粘土质粉砂层，厚度 80cm，可见大量动物骨骼化石；

第 4 层，含粉砂角砾层，厚度 60cm，角砾多为不规则状，弱风化，其中含大量动物骨骼化石，该层发现 5 件古人类化石（表 1）；

第 5 层，褐黄色含砾粉砂层，厚度 120cm，含较大灰岩角砾，直径最大 25cm，其表面风化严重，呈黄白色粉末状，其中可见磨圆度较高的河流相砾石，砾石成分多为砂岩，直径 10-15cm，该层含有动物化石，少量的石制品，并发现一枚古人类牙齿（表 1）。

在发掘过程中，由于上部堆积物胶结坚硬，发掘初期采用 30cm 作为一水平层，直到第 9 水平层以下，北半部土层较疏松，改为 10cm 作为一水平层。每层中发现的标本，严格按田野考古发掘规则记录方位、坐标、绘图及影相。

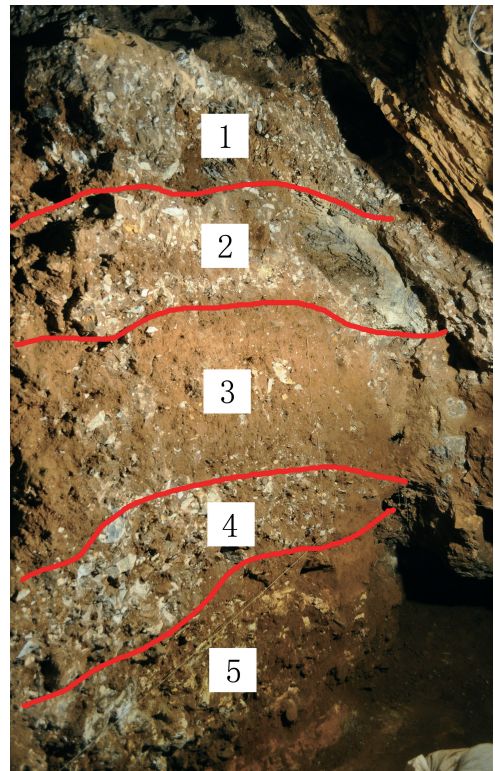


图 1 栾川孙家洞发掘区地层剖面
Fig.1 Stratigraphic section of the Sunjiadong site

2 古人类化石

孙家洞出土的 6 件古人类化石包括（表 1）：一个左上颌残块附带第一上臼齿（图 2）；一个左下颌残块附带第一下臼齿（图 2）；4 枚单颗牙齿分别是：左上第二前臼齿（图 2），右下外侧门齿（图 3），2 枚左下第二臼齿（图 2-3）。按照人类化石的野外编号，以下分别对 6 件标本进行观察描述和长宽测量（表 2），并对牙齿发育情况及年龄作初步估计（表 3）^[29]。

2.1 左上颌骨残块 12SJD1#10-42

保存上第一臼齿，颌骨中可见上第二前臼齿的齿槽窝，表明上颌第二前臼齿尚未萌出，是幼年个体（图 2）。上颌外侧面骨骼缺失，保存部分左侧腭骨，达到中线位置。从颌骨外侧面可见第一臼齿的牙根正在生长之中（长 9.5mm），其长度估计已过牙根全长的一半。牙齿咬合面及牙尖有轻微磨耗，在原尖舌侧面最上处可见小的磨蚀面。估计 M¹ 牙齿萌出时间不长。M¹ 牙冠和牙根发育情况与现代人 6~7 岁的儿童相当。

左上臼齿 M¹ 牙冠轮廓方而圆钝，近中和舌侧稍微膨出，颊侧和远中较直。原尖、前尖和后尖的牙尖居中，次尖的牙尖偏边缘。原尖最大，前尖和后尖次之，次尖最小。三角座的三个牙尖均有副脊或附尖发育，其中原尖的副脊较发达，与后尖的主脊相连构成斜脊，

表 1 栾川孙家洞发现的古人类化石及层位
Tab.1 Hominin fossils from the Sunjiadong site

人类化石编号	鉴定	地层剖面层位	水平层位	备注
12SJD1#10-42	左上颌残块, 附带左上第一白齿	第4层 角砾层	第10水平层	这4件标本可能
12SJD1#10-43	单颗牙齿, 左上第二前白齿	第4层 角砾层	第10水平层	属于同一个体
12SJD1#10-44	左下颌残块, 附带左下第一白齿	第4层 角砾层	第10水平层	
12SJD1#10-46	单颗牙齿, 左下第二白齿	第4层 角砾层	第10水平层	
12SJD1#10-45	单颗牙齿, 右下外侧门齿	第4层 角砾层	第10水平层	
12SJD1#14-22	单颗牙齿, 左下第二白齿	第5层 含砾粉砂层	第14水平层	

表 2 栾川孙家洞古人类牙齿测量
Tab.2 Dental Measurements of hominins from the Sunjiadong site (mm)

标本编号	牙齿鉴定	近中远中径MD	颊舌径BL	牙根长度
12SJD1#10-42	左上第一白齿	Left M ¹ 12.0	12.9	生长中
12SJD1#10-43	左上第二前白齿	Left P ² 8.5	11.3	尚未生长
12SJD1#10-44	左下第一白齿	Left M ₁ 12.5	11.2	生长中
12SJD1#10-46	左下第二白齿	Left M ₂ 12.0	10.8	尚未生长
12SJD1#10-45	右下侧门齿	Right I ₂ 7.0	6.6	15.0
12SJD1#14-22	左下第二白齿	Left M ₂ 13.0	11.8	生长中

表 3 栾川孙家洞古人类牙齿发育、磨耗情况及年龄估计
Tab.3 Dental development and age estimate of hominins from the Sunjiadong site

标本编号	牙齿生长发育状况	牙齿磨耗	年龄估计
12SJD1#10-42	左上第一白齿 牙齿已经萌出, 达到咬合面; 牙根正在生长之中, 牙根已经开始分叉, 估计超过1/2根长	有轻微磨耗, 估计萌出不久	6~7岁
12SJD1#10-43	左上第二前白齿 牙齿尚未萌出, 牙冠生成至牙颈线, 尚未完全钙化; 牙根即将开始生长	未萌出, 未磨耗	6~7岁
12SJD1#10-44	左下第一白齿 牙齿已经萌出, 达到咬合面, 牙根正在生长之中, 暴露牙髓腔, 牙根尚未开始分叉, 估计接近1/2根长	轻微磨耗, 估计萌出不久	6~7岁
12SJD1#10-46	左下第二白齿 尚未萌出, 牙冠正在生长中, 牙侧面尚未完全生成, 牙冠高度估计生成一半	未萌出, 未磨耗	6~7岁
12SJD1#10-45	右下侧门齿 牙齿完整, 牙冠和牙根已完成生长	有一定磨耗, 牙齿切缘齿质开始暴露	成年
12SJD1#14-22	左下第二白齿 牙齿已萌出, 具有完整的牙冠, 牙根正在形成中, 大约生成根长2/3	有轻微磨耗, 估计萌出不久	11~12岁

后尖发育一附尖位于后凹中央。近中前缘脊厚而发育, 其上向后发出几条小脊纹。次尖小, 与后附尖相连。

牙冠近中远中径 12.0 mm, 颊舌径 12.9 mm。

2.2 左上第二前白齿 12SJD1#10-43

单颗牙齿, 尚未完成钙化的牙胚, 生前应该位于牙床中未萌出(图2)。12SJD1#10-43与上颌骨标本 12SJD1#10-42 第二前白齿齿槽窝匹配, 因此判断属同一个体。牙冠基本完成达牙颈线, 牙根即将开始生长。牙冠短而宽。舌尖和颊尖的牙尖点均居中, 均有多个副脊,

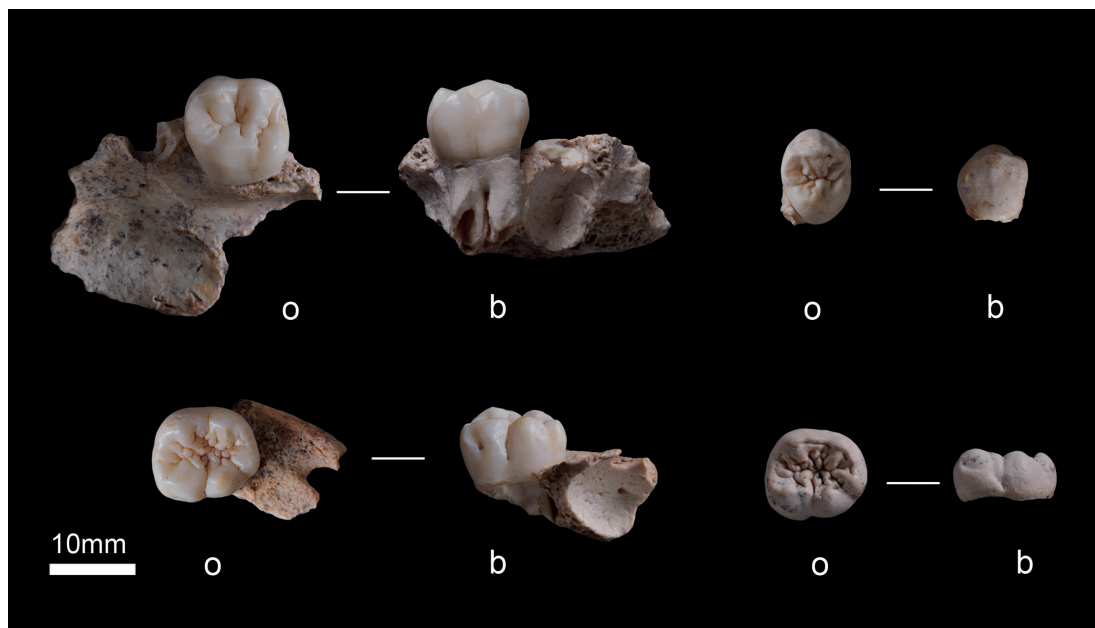


图 2 栾川孙家洞古人类上下颌残块及牙齿

Fig.2 Hominin fossils of one individual from Sunjiadong Cave

Left maxillary fragment with M¹ and P² (Upper); Left mandible fragment with M₁ and M₂(Lower); 上左: 12SJD1#10-42 左上颌附 LM¹ 上右: 12SJD1#10-43 LP²; 下左: 12SJD1#10-44 左下颌附 LM₁ 下右: 12SJD1#10-46 LM₂

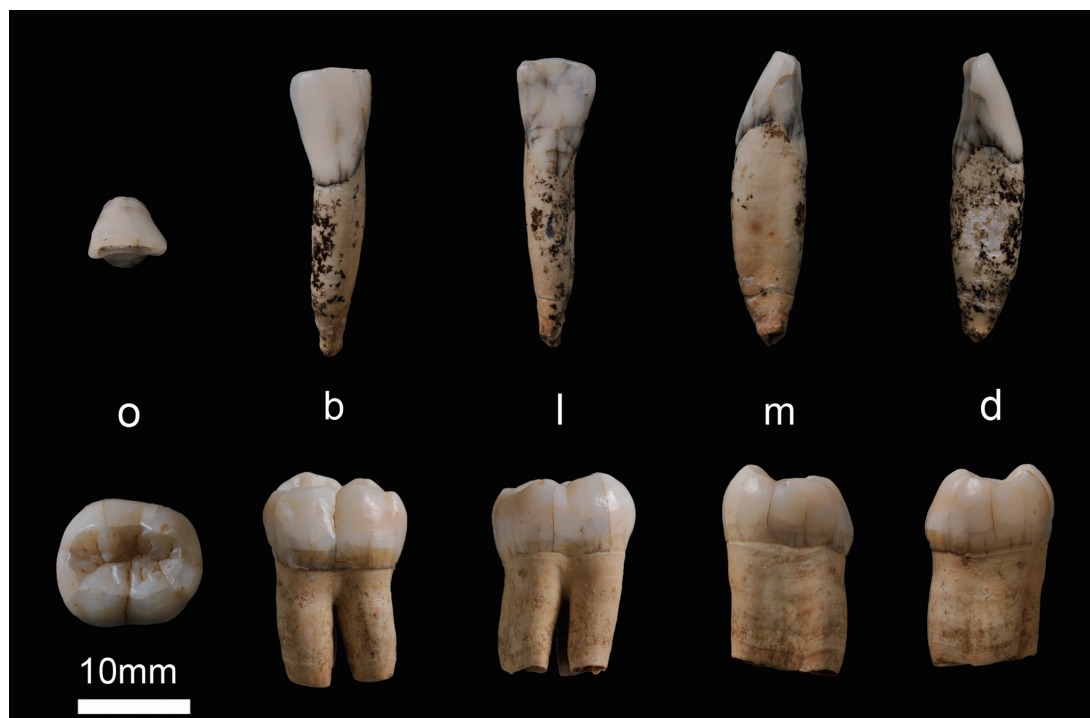


图 3 栾川孙家洞古人类下侧门齿和下臼齿

Fig.3 The isolated lower right lateral incisor and left M2 of hominins from Sunjiadong Cave

上: 12SJD1#10-45 右下侧门齿 RI₂; 下: 12SJD1#14-22 左下 LM₂

咬合面皱纹比较复杂。近中缘脊厚而发育。牙冠近中远中径 8.5 mm，颊舌径 11.3 mm。

2.3 左下颌残块 12SJD1#10-44

附带左下第一臼齿 M_1 (图 2)。残存的下颌牙床中可见埋藏第二臼齿的齿槽窝，表明左下第二臼齿 M_2 尚未萌出。 M_1 仅有轻微磨耗，在下原尖颊侧顶部有小的磨蚀面，估计 M_1 萌出时间不长。牙根正在生长中，估计接近一半的牙根长度。 M_1 牙齿发育阶段与 6~7 岁的现代儿童相当。

M_1 齿冠轮廓呈圆钝的长方形，在近中颊侧略突出，有齿带残留结构 - 原附尖 Protostylid 发育，远中颊侧因颊侧的下次小尖而突出。下后尖最大，其次为下原尖和下内尖，下次尖略小，下次小尖最小。颊侧牙尖居中，而舌侧牙尖稍靠边。颊侧的下原尖和下次尖之间有一深沟分开，下次尖和下次小尖之间也有一沟分开。跟坐长，咬合面复杂皱纹，各个牙尖均有副脊和附尖。下后尖具有转向皱纹 (deflecting wrinkle)。5 个牙尖的排列模式并非典型的 Y5 森林古猿型，介于 Y5 型和十字型之间。

牙冠近中远中径 12.5 mm，颊舌径 11.2mm。

2.4 左下第二臼齿 12SJD1#10-46

单颗牙齿，牙冠正在生长之中，没有完全钙化，刚刚生成牙冠的顶部，相当于围绕牙齿髓腔的顶部刚形成，牙侧面还没完成，牙冠约完成一半的高度，齿根还没有生长，显然属幼年个体 (图 2)。该牙齿应该还是没有萌出的牙胚，与下颌残块 12SJD1#10-44 第二臼齿齿槽窝匹配，因此判断属同一个体。

虽然牙冠正在生长中，从基本形状看，可见颊侧牙尖居中，而舌侧牙尖靠边。咬合面皱褶细密，副脊非常发育。下后尖最大，对面的下原尖次之，两尖之间有纵沟分开。楔形的下次尖与下内尖相接触。下次小尖最小，呈楔形，位于齿冠后部的中间。颊侧 3 个齿尖之间的界限不明显，舌侧的两个齿尖之间界限不明显，与牙齿正在钙化形成中有关。下原尖颊侧有长条带的原附尖 Protostylid 向后下方延伸。下后尖具有转向皱纹 (deflecting wrinkle)。

牙冠近中远中径 12.0 mm，颊舌径 10.8 mm。需要说明的是该牙齿的牙冠正在生长发育中，完全钙化成熟后的尺寸应该更大一些。因此在后面的牙齿大小比较中不予考虑。

2.5 右下侧门齿 12SJD1#10-45

单颗牙齿，有相当程度磨耗，牙切缘开始暴露牙齿质，呈现齿质线。牙根已经完成生长，应属成年个体 (图 3)。尽管有磨耗，能够看出牙冠较高，应长于 10mm。切缘近中角近直角，远中角显圆钝。牙冠唇侧面在横向和纵向上均显微凸。牙冠舌面观，有不太明显的低厚的近中缘脊，舌面浅凹，具有不明显的铲型门齿特征。侧面看，牙颈处最宽，牙冠和牙根在牙颈线平滑连接，成为一体。牙根长而粗壮，侧面观，在牙根下部 1/4 处开始向根尖逐渐收缩。牙根近中面和远中面中间有浅凹的纵沟。

牙冠近中远中径 7.0mm，颊舌径 6.6mm，牙根长 15mm。

2.6 左下第二臼齿 12SJD1#14-22 (图 3)

单颗牙齿，齿冠完整，齿根正在生长中 (长 10.9mm)，超过牙根一半，估计相当于完整牙根 2/3 长度。齿冠没有近中远中接触磨蚀面，咬合面仅有轻微磨耗，下原尖和下次

尖颊侧面顶部仅有小的磨蚀面，估计该牙齿萌出时间不长。从牙冠和牙根发育状况，估计相当于现代人 11 岁左右的青少年。

齿冠呈圆钝的长方形，近中的下原尖和远中的下次小尖处略有膨出。颊侧牙尖和舌侧牙尖均居中，牙尖与边缘脊围成一个长、窄、深的跟坐，其中发育有粗的釉质皱纹。原尖和次尖之间有深沟分开。前缘脊发育，有近中前凹。下原尖有原附尖 *Protostylid*，下后尖具有转向皱纹 (*deflecting wrinkle*)。下原尖和下后尖长度接近，下次尖和下内尖长度接近，下次小尖位置居中。下原尖、下后尖、下次尖和下内尖的纵沟和横沟接近十字型，小的下次小尖位于中间。5 个牙尖的排列模式不是典型的森林古猿 Y5 型，介于 Y5 型和十字型之间，牙冠近中远中径 13.0mm，颊舌径 11.8mm。牙根正在生长，长度 10.9mm。

综合上述观察，栾川孙家洞发现的 6 件古人类标本代表 3 个个体，2 个青少年和 1 个成人（表 3）。上颌 12SJD1#10-42 与下颌 12SJD1#10-44 牙齿发育阶段接近，磨损程度相当；两颗生前未萌出的单颗牙齿 12SJD1#10-43 和 12SJD1#10-46（在发掘中脱落），均与 6~7 岁现代儿童的牙齿发育状况完全匹配，且都出自同一层位，因此推断这 4 件标本属于同一个体，与 6~7 岁的现代青少年相当。单颗下第二白齿 12SJD1#14-22 代表另一个未成年个体，与 11~12 岁的青少年相当^[29]。另一单颗下侧门齿 12SJD1#10-45 是一个成年个体，处于青壮年时期。

3 孙家洞古人类的生存时代及环境

孙家洞遗址出土大量的动物牙齿和碎骨化石^[28]。初步鉴定，在人类化石出土层位中发现以下种类：肿骨大角鹿 *Megaloceros pachyosteus*、葛氏斑鹿 *Cervus greyi*、李氏野猪 *Sus lydekkeri*、中国鬣狗 *Pachycrocuta sinensis*、大熊猫 *Ailuropoda*、獬 *Tapirus*、梅氏犀 *Dicerorhinus mercki*、熊 *Ursus*、狼 *Canis*、獾 *Meles*、豪猪 *Hystrix*、竹鼠 *Rhizomys* 等。肿骨大角鹿、李氏野猪和中国鬣狗是中更新世典型动物，在北京周口店、南京汤山直立人等遗址中均有发现。梅氏犀和葛氏斑鹿也是中国中更新世动物群中常见类型。因此，初步判断栾川古人类化石的时代应该是更新世中期。动物群中，有大熊猫、獬、梅氏犀、竹鼠等华南更新世常见种类，反映了栾川动物群的南北地理气候过渡区的特点。整个动物群显示森林型的生态环境。

4 讨 论

4.1 牙齿大小

栾川古人类与现代中国人牙齿^[30]比较，从牙齿长宽值，即近中远中径 MD 和颊舌径 BL 测量数据来看，栾川古人类牙齿显著大于现代中国人的平均值。特别是 5 种牙齿长度 MD 均接近或超出现代人的最大值，宽度 BL 也都明显高于现代人的平均值（表 4）。虽然用于比较的栾川古人类牙齿化石仅有 5 枚，但至少代表 3 个个体、5 种齿型，因此可以说，

不论前部的门齿，还是后部的前臼齿还是臼齿，栾川古人类的牙齿都比普通现代中国人的牙齿显大，推测栾川古人类颌骨尺寸应该比现代人大而粗壮。

迄今在中国多个地点发现直立人、古老型智人及晚期智人的古人类牙齿^[1-4]。其中周口店第一地点的古人类化石是直立人的典型代表，其牙齿标本数量最多，测量数据及变异范围能够更好地反映直立人的牙齿特点^[31]。考虑到栾川孙家洞动物化石中具有中更新世的典型动物，时代为中更新世。这里首先将栾川古人类与周口店发现的直立人牙齿做比较。从表 4 中可见，栾川人 5 种牙齿的长宽测量值均落在周口店直立人牙齿的变异范围之内。因此判定栾川古人类的牙齿大小位于周口店直立人的变异范围。

除周口店，还有其他地点的直立人和古老型智人化石材料可供比较，包括陕西蓝田、洛南，湖北建始、郧县梅铺和曲远河口、郧西，安徽和县，南京汤山，山东沂源，河南浙川等发现的直立人牙齿化石，以及辽宁金牛山、山西许家窑、安徽巢县、湖北长阳、贵州桐梓等地发现的古老型智人牙齿^[32-47]。上述地点牙齿数量稀少，加上直立人与早期智人牙齿大小和形态难于区分^[47]，将这些标本合在一起，与栾川标本进行对比，发现栾川 5 枚牙齿均落在上述直立人和古老型智人的变异范围内。与中国晚期智人牙齿化石比较，栾川的各类牙齿显然大。

将栾川人与更广泛的直立人、尼人及晚期智人牙齿数据^[48-51]比较，可以看到，栾川古人类的 5 种牙齿的测量值均高于尼人及智人的平均值，相比之下与直立人的平均值更接近（表 5-6）。

上颌牙齿测量值比较，表 5 可见，1) 栾川古人类上颌第二前臼齿长度较大，分别大于直立人、尼人及智人的平均值，但是位于它们的变异范围之内。栾川人上第二前臼齿宽度大于尼人、智人的平均值，略低于直立人的平均值，但位于它们的变异范围内。2) 栾川人上颌第一臼齿长度分别大于直立人、尼人及智人的平均值，但是也位于它们的变异范围内。宽度大于尼人、智人的平均值，与直立人平均值相当，但也位于它们的变异范围内。

下颌骨牙齿测量值比较，表 6 可见，1) 栾川下颌第一臼齿长度大于尼人和智人的平均值，稍小于直立人的平均值，但是位于它们的变异范围内。宽度稍大于尼人、智人的平均值，小于直立人的平均值，位于它们的变异范围之内。2) 栾川下颌第二臼齿的长度大

表 4 栾川古人类与周口店直立人和现代中国人牙齿测量值比较

Tab.4 Comparison of Luanchuan hominin tooth length and breadth with *Homo erectus* from Zhoukoudian and Chinese modern humans (mm)

		P ²		M ¹		M ₁		M ₂		I ₂	
		MD	BL	MD	BL	MD	BL	MD	BL	MD	BL
栾川人/Luanchuan hominin(mm)		8.5	11.3	12.0	12.9	12.5	11.2	13.0	11.8	7.0	6.6
周口店/ <i>Homo erectus</i> ^[31]	Min	7.2	10.3	10.0	11.7	9.9	10.1	11.3	11.1	6.3	6.4
	Max	8.9	12.5	13.1	13.7	14.1	12.8	13.2	13.0	7.2	7.3
	<i>n</i>	9		7		14		14		10	
现代中国人/Modern human ^[30]	平均值	6.7	9.3	10.1	11.3	11.2	10.5	10.7	10.4	6.1	6.2
	Min	5.3	7.7	9.1	10.0	9.9	9.1	8.5	8.7	5.0	5.5
	Max	8.0	10.9	11.9	13.0	12.8	13.0	12.9	12.3	7.0	7.1
	<i>n</i>	937		740		1060		1051		153	

于尼人、智人的平均值，稍大于直立人的平均值，但是在它们的变异范围内。宽度大于尼人、智人的平均值，小于直立人，但在它们的变异范围内。3) 栾川古人类下侧门齿长度大于直立人、尼人及智人的平均值，但位于它们的变异范围内。宽度大于智人的平均值，小于尼人、直立人的平均值，但在它们的变异范围内。

通过以上比较，可以发现栾川古人类各类牙齿测量值均高于智人及现代中国人的平均值；也高于尼人的平均值（下门齿宽度例外）；相比之下，栾川人牙齿测量值与直立人的平均值最接近，并落在周口店直立人的变异范围内。因此从牙齿大小来看，栾川古人类可以归入直立人的变异范围。

需要说明的是，栾川所有长宽数据，也位于尼人及智人的变异范围内。从表中可以看到现代智人牙齿尺寸有着比较大的变异范围，与直立人、古老型智人的变异范围有重叠。关于直立人、早期智人及现代人是否代表不同的生物物种，是一个需要解决的古人类问题，在此暂不讨论。整体平均值表明，从直立人到现代人类牙齿有减小的变化趋势^[49-51]。牙齿大小，除了遗传因素外，还与气候环境变化、食物适应性、咀嚼功能及行为方式等多种因素有关。

4.2 牙齿形态

从牙齿形态观察结果看，栾川人牙齿具有明显的原始性，主要表现在：牙冠大、上颌前臼齿、上臼齿、下臼齿的咬合面皱纹复杂，副脊发育；三个下臼齿的原尖颊侧均有原附尖 - 齿带残留痕迹；下侧门齿和下臼齿的牙根长而粗壮。魏敦瑞对周口店直立人牙齿做了详细的观测描述，并有图谱和牙齿模型可以参照^[31]。笔者发现栾川人上述几项特征均出现于周口店直立人的牙齿。不论牙齿大小还是牙齿形态，5种牙齿均在周口店直立人的变异范围内，因此栾川古人类可归入直立人的变异范围。

栾川3个下臼齿（2个下第一臼齿和1个下第二臼齿）后尖上均有转向皱纹（deflecting wrinkle）的形态特征，即下后尖中间嵴向远中方向的下内尖扭转。魏敦瑞在研究北京周口店直立人牙齿特点时发现转向皱纹这一形态特征^[31]。观察发现，现代东北亚人群转向

表 5 上颌牙齿大小比较
Tab.5 Upper P² and M¹ length and breadth comparisons (mm)

	长度MD			宽度BL		
	平均值(SD)	变异范围Range	数量n	平均值(SD)	变异范围Range	数量n
上第二前臼齿大小比较Upper second premolar length and breadth						
直立人 <i>Homo erectus</i>	7.94 (0.15)	7.00-8.85	17	11.58	10.30-13.80	17
尼人Neandertal	7.23 (0.14)	6.00-9.00	36	10.41	8.40-11.70	35
智人 <i>Homo sapiens</i>	7.32 (0.06)	4.60-12.00	319	9.50	5.10-11.70	318
栾川人Luanchuan hominin	8.5			11.3		
上颌第一臼齿大小比较Upper first molar length and breadth						
直立人 <i>Homo erectus</i>	11.68 (0.26)	10.00-13.50	17	12.94 (0.25)	11.70-14.70	16
尼人Neandertal	11.33 (0.15)	7.2-14.00	66	12.08 (0.10)	9.3-15.00	66
智人 <i>Homo sapiens</i>	10.82 (0.05)	6.00-14.75	188	11.64 (0.05)	7.00-14.50	492
栾川人Luanchuan hominin	12.0			12.9		

表 6 下颌牙齿大小比较
Tab.6 Lower tooth length and breadth and Comparisons (mm)

	长度MD			宽度BL		
	平均值Mean(SD)	变异范围Range	数量n	平均值Mean(SD)	变异范围Range	数量n
下颌第一臼齿lower first molar length and breadth						
直立人 <i>Homo erectus</i>	12.74 (0.18)	9.90-14.70	30	12.02 (0.16)	10.10-13.70	29
尼人Neandertal	11.69 (0.13)	8.00-14.00	75	11.13 (0.08)	9.00-12.70	74
智人 <i>Homo sapiens</i>	11.55 (0.04)	9.00-14.00	558	10.99 (0.03)	8.30-13.00	559
栾川人Luanchuan hominin	12.5			11.2		
下颌第二臼齿lower second molar length and breadth						
直立人 <i>Homo erectus</i>	12.89 (0.14)	11.30-14.20	27	12.46 (0.17)	11.10-14.30	26
尼人Neandertal	11.78 (0.11)	9.5-13.70	65	11.18 (0.08)	9.9-12.60	67
智人 <i>Homo sapiens</i>	11.22 (0.05)	8.70-15.40	531	10.63 (0.04)	7.00-13.20	529
栾川人Luanchuan hominin	13.0			11.8		
下侧门齿Lower lateral incisor size length and breadth						
直立人 <i>Homo erectus</i>	6.94 (0.23)	5.60-8.80	15	7.03 (0.15)	5.60-7.80	14
尼人Neandertal	6.73 (0.10)	5.50-8.60	42	8.11 (0.12)	7.00-10.00	30
智人 <i>Homo sapiens</i>	6.45 (0.04)	4.30-7.85	259	6.36 (0.04)	4.30-9.80	349
栾川人Luanchuan hominin	7.0			6.6		

皱纹的出现率较高, 可达 44.1%, 而其他地区的出现率均在 20% 以下^[52]。刘武等观察了中国新石器时代庙子沟古人类牙齿, 其转向皱纹出现率为 100%^[53]。中国古人类牙齿中, 可供观察的下臼齿标本如浙川直立人、丁村人、土博咁前洞 PA1477 下臼齿都有转向皱纹。刘武认为下臼齿转向皱纹这一特征与铲形门齿一样, 是出现于中国从直立人到现代人类各阶段人类牙齿的共同特征^[54-55]。栾川人牙齿转向皱纹特征的出现, 进一步说明转向皱纹在中国古人类牙齿的普遍性。这一特征延续到中国新石器时代及现代东北亚人群, 为中国古人类连续演化增添了新证据。

观察发现, 栾川 2 个下第二臼齿均是“五尖型”, 具有下次小尖(hypoconulid)。根据国外学者的研究, 四尖型 M₂, 即下次小尖完全缺失, 在东南亚人类拥有较高的出现率, 而东北亚人类以五尖型下颌第二臼齿居多^[52]。中国发现的古人类牙齿化石中, 在可观察的下颌第二臼齿: 北京猿人、浙川人、丁村人等, 无一例外都是五尖型。

魏敦瑞在研究北京猿人牙齿特征时, 发现北京猿人上颌铲形门齿的特征, 并与现代华北人相联系。以后在中国境内发现的古人类上颌门齿无一例外都是铲形门齿, 而且这一特征在现代蒙古人种的出现率很高。因此铲形门齿这一特征是吴新智院士论证中国古人类连续进化学说的重要依据。刘武对中国古人类牙齿化石全面研究后发现: 除铲形门齿外, 还有一些牙齿特征, 包括: 铲形门齿、双铲形门齿、上颌门齿中断沟、下颌臼齿转向皱纹、五尖型下颌第二臼齿、三根型下颌第一臼齿及上颌第三臼齿先天缺失, 这 7 个特征在中国境内的直立人时代就已经出现, 并一直延续到此后人类发展的各阶段, 在现代蒙古人种出现率较高^[55]。本文观察发现, 其中的两个牙齿特征, 即下颌臼齿转向皱纹、五尖型下颌第二臼齿也出现于栾川古人类, 为论证中国古人类连续演化假说提供了新证据。

4.3 牙齿生长发育特点及其演化意义

对现代人和现生灵长类研究发现, 现代人具有独特的牙齿生长模式 (Dental development) 和生活史 (Life history), 明显区别于其他灵长类动物, 表现在牙齿萌出顺序不同、恒齿萌出时间及间隔延长、第一白齿萌出年龄延迟、儿童生长期延长、性成熟晚、首次生育年龄大、寿命长等特点^[56-59]。现代人独特的牙齿生长模式及生活史, 在人类演化过程中何时出现是一个重要的研究课题, 尚不清楚。其中一个主要原因是缺乏足够的各阶段、各类群的幼年化石材料。栾川孙家洞中更新世时期直立人幼年颌骨及牙齿化石的发现, 为探讨这一问题提供了难得的宝贵材料。本文从牙齿萌出顺序、生长发育时间间隔、第一白齿萌出年龄三个方面, 分析一下栾川古人类牙齿生长发育特点及其演化意义。

从前面的化石观察描述可知, 栾川孙家洞 6 件标本中有 5 件都属于未成年个体。特别是上颌、下颌两件标本, 可以看到其第一白齿刚刚萌出时间不长, 仅有轻微程度的磨耗, 牙根还在生长之中; 同时牙床中还有未萌出的牙齿正在生长之中。从前面观察可知, 上颌 12SJD1#10-43 第二前白齿牙冠基本形成, 牙根正开始生长; 上、下颌第一白齿均已萌出且已长出一半乃至一半以上的牙根, 而下颌第二白齿 12SJD1#10-46 的牙冠只有牙冠一半的高度, 因此可知第二前白齿的生长发育要比第二白齿早一些, 很有可能先于第二白齿萌出。第二前白齿先于第二白齿发育和萌出, 是现代人类区别于其他灵长类动物的一个显著特征。

下颌骨第一白齿 12SJD1#10-44 和第二白齿 12SJD1#10-46 之间显然存在一定的时间间隔。当第一白齿已经萌出, 牙根已经长出一半的时候, 第二白齿的牙冠还没有完成, 仅长到一半, 因此可以看出二者之间的生长间隔比较长, 推测有 3 年左右。现代人白齿之间生长萌出的间隔延长, 有着比较长的生长期, 以区别于其他灵长类动物。因此栾川古人类牙齿生长期延长, 与现代人类相似。

对现代人和现生灵长类研究发现, 第一白齿的萌出年龄与个体生长发育及生活史多项指标有着高度的相关性。前面观察可知, 栾川上颌 12SJD1#10-42 与下颌 12SJD1#10-44 第一白齿都已萌出, 且有磨耗, 表明牙齿开始使用, 但只是轻微磨耗, 说明萌出时间不长。确定栾川幼年标本第一白齿萌出年龄有着重要意义, 为我们了解东亚直立人的生活史特征提供了关键性材料。上颌 12SJD1#10-42 第一白齿牙根长度已经超过一半, 下颌 12SJD1#10-44 第一白牙根也长出一半。根据现代人、及化石人属第一白齿生长时间的微观组织学研究^[60], 牙冠生长时间为 2.5-3 年, 牙根完成生长时间需 6 年多, 因此估计栾川上、下颌第一白齿的生长时间可能超过 6 年。第一白齿在出生前后开始生长, 因此推断上、下颌骨所代表的幼年个体年龄 6 岁多。考虑到牙齿有轻微磨耗, 因此栾川古人类第一白齿萌出年龄可能接近 6 岁。不过需要说明的是, 这一年龄判断有待进一步的微观组织学研究检验。

结合以上分析, 栾川第二前白齿与第二白齿的发育顺序、第一、第二白齿之间的时间间隔, 以及第一白齿萌出年龄, 发现栾川古人类与现代人类牙齿发育模式接近或相似, 提示中更新世的栾川直立人具有接近于现代人类的牙齿生长模式和生活史特征。

直立人幼年标本很少, 对肯尼亚早更新世 KNM-WT15000 未成年直立人的年龄估

计有争议，基于牙齿和骨骼发育的年龄估计存在矛盾。研究者推测，认为 160 万前的直立人 KNM-WT15000 生长期较现生大猿延长，但与现代人仍然有一定差异^[61-62]。Bemudez de Castro 等研究了西班牙 Atapuerca TD6 先驱人幼年个体牙齿生长发育，认为欧洲早更新世大约 80 万前的先驱人已经具有现代人的牙齿生长模式^[63-64]。Tanya Smith 首次用同步辐射微观技术研究了北非摩洛哥幼年颌骨的牙齿生长发育，发现 16 万前的早期现代人具有相似于现代人的生长模式^[65-66]。而尼人的牙齿生长发育与现代人有着一定的差异性^[67]。根据本文初步观察结果，提出中更新世的栾川直立人可能具有接近现代人的牙齿生长模式和生活史特征，需要指出的是，这一年龄估计可能有误差，特别是第一臼齿萌出年龄，还需要进一步的微观研究来检验。

5 结 论

综合以上内容，通过对栾川孙家洞出土的中更新世古人类化石的初步研究，得到以下几点认识：

孙家洞发现的 6 件古人类标本，经鉴定分别是：左上颌残块附带上颌第一臼齿；左下颌残块附带下颌第一臼齿；4 枚单颗牙齿，分别是左上第二前臼齿、右下外侧门齿、2 枚左下第二臼齿。

根据牙齿发育的观察分析，这 6 件古人类标本代表 3 个古人类个体：1 个成年人和 2 个未成年人，其中未成年人的牙齿生长发育阶段分别与 6~7 岁和 11~12 岁的现代青少年相当。

观察发现栾川孙家洞古人类牙齿大小和形态具有一定的原始性。与现代智人相比，6 枚牙齿所代表的 5 种齿型（包括下外侧门齿、上第二前臼齿、上颌与下颌第一臼齿、下第二臼齿）的牙冠长宽测量值大；牙根长而粗壮；前臼齿和臼齿咬合面的皱纹都很复杂，各个牙尖均有副脊；3 枚下臼齿均有颊侧齿带残留痕迹原附尖；下第二臼齿为 5 尖型，下次小尖发育。相对于晚期智人和现代智人，栾川古人类与中国发现的古老型智人和直立人更相似，与周口店第一地点的直立人牙齿比较，无论牙齿大小还是形态特征，栾川古人类均位于周口店直立人牙齿的变异范围内，因此栾川孙家洞古人类可以归入直立人的范畴。

依据栾川少儿上颌与下颌的牙齿发育、萌出及磨耗情况，初步推测，栾川古人类上下颌第一臼齿萌出年龄很可能接近 6 岁。作者初步推测栾川古人类很可能已经具有接近或类似于现代人的牙齿发育模式，生长期延长，这一现象反映了栾川古人类牙齿生长发育模式的进步性。这一初步推测还有待将来的微观研究来检验。栾川孙家洞古人类未成年个体的发现，为研究中更新世直立人和现代人独特的生长发育模式及其演化过程提供了重要化石依据。

栾川古人类牙齿大小及形态具有原始性，但是栾川古人类牙齿生长发育模式具有进步性。栾川孙家洞发现的 3 个下颌臼齿的下次小尖均具有转向皱纹，下第二臼齿为 5 尖型，这些特征同样出现周口店直立人，以及中国其他古老型智人化石和晚期智人，并高频地出现于现代东亚蒙古人种，支持中国古人类连续进化学说。

致谢：感谢孙群伟、都应许、刘孟孟、庞海娇、李作献、张留在、韩海利等参加栾川孙家洞的发掘和化石整理工作，罗志刚帮助修理标本，张杰、张立召帮助拍照和作图。

参考文献

- [1] 吴汝康, 吴新智, 张森水, 编. 中国远古人类 [C]. 北京: 科学出版社, 1989, 42-61
- [2] Wu X, Poirier FE. Human Evolution in China [M]. New York: Oxford University Press, 1995, 1-317
- [3] 吴汝康, 吴新智. 中国古人类遗址 [M]. 上海科学教育出版社, 1999, 1-307
- [4] 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
- [5] 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 F, Spencer F (Eds). The Origins of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence[C]. Alan R Liss, New York, 1984, 411-483
- [6] 吴新智. 从中国晚期智人颅牙特征看现代中国人起源 [J]. 人类学学报, 1998, 17: 276-282.
- [7] 吴新智. 20 世纪的中国人古人类古生物学研究与展望 [J]. 人类学学报, 1999, 18(3): 165-175.
- [8] Wu XZ. On the origin of modern humans in China[J]. Quaternary International, 2004, 117(1): 131-140.
- [9] 吴新智. 现代人起源的多地区进化说在中国的实证 [J]. 第四纪研究, 2006, 26: 702-709
- [10] 吴新智. 中国古人类进化连续性新辩 [J]. 人类学学报, 2006, 25(1): 17-25
- [11] 吴新智. 大荔颌骨在人类进化中的位置 [J]. 人类学学报, 2014, 33(4): 405-426
- [12] 吴新智, 徐欣. 从中国和西亚旧石器及道县人牙化石看中国现代人起源 [J]. 人类学学报, 2016, 35(1): 1-13.
- [13] Cann RL, Stoneking M, Wilson A C. Mitochondrial DNA and human evolution[J]. Nature, 1987, 325: 31-36.
- [14] Stringer CB. Modern human origins: Progress and prospects[J]. Phil Trans R Soc Lond B, 2002, 357: 563-579.
- [15] White TD, Asfaw B, DeGusta D, et al. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia[J]. Nature, 2003, 423: 742-747.
- [16] 柯越海, 宿兵, 李宏宇, 等. Y 染色体遗传学证据支持现代中国人起源于非洲 [J]. 科学通报, 2001, 46: 411-414
- [17] Shang H, Tong H W, Zhang S Q, et al. An early modern human from Tianyuan Cave, Zhoukoudian, China[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104(16): 6575-6578.
- [18] 金昌柱, 潘文石, 张颖奇, 等. 广西崇左江州木榄山智人洞古人类遗址及其地质时代 [J]. 科学通报, 2009, 54(19): 2848-2856
- [19] Liu W, Jin CZ, Zhang YQ, et al. Human remains from Zhirendong, South China, and modern human emergence in East Asia[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107(45): 19201-19206.
- [20] 杜抱朴, 周易, 孙慧慧, 等. 山西襄汾石沟砂场发现人类枕骨化石 [J]. 人类学学报, 2014, 33(4): 437-447.
- [21] Bae CJ, Wang W, Zhao JX, et al. Modern human teeth from Late Pleistocene Luna Cave (Guangxi, China)[J]. Quaternary International, 2014, 354: 169-183.
- [22] Wu Liu, María Martínón-Torres, Yan-jun Cai, et al. The earliest unequivocally modern humans in southern China[J]. Nature, 2015, 526: 696-699
- [23] 赵凌霞, 张立召, 杜抱朴, 等. 贵州毕节发现古人类化石与哺乳动物群 [J]. 人类学学报, 2016, 35(1): 24-35
- [24] Li ZY, Wu XJ, Zhou LP, et al. Late Pleistocene Archaic Human Crania from Xuchang, China [J]. Science, 2017, 355(6328): 969-972
- [25] 高星, 张晓凌, 杨东亚, 等. 现代中国人起源与人类演化的区域性多样化模式 [J]. 中国科学: 地球科学, 2010, 40(9): 1287-1300
- [26] 高星. 更新世东亚人群连续演化的考古证据及相关问题论述 [J]. 人类学学报, 2014, 33(3): 237-253.
- [27] Fu QM, Hajdinjak M, Moldovan OT, et al. An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor [J]. Nature, 2015, 524: 216-219.
- [28] 史家珍, 顾学军, 李璇, 等. 河南栾川孙家洞旧石器遗址 2012 年发掘简报. 洛阳考古, 2013, 1: 4-10
- [29] Smith H. Standards of human tooth formation and dental age assessment. In Kelley M, Larsen C, editors. Advances in Dental Anthropology. New York: Wiley-Liss. 1991, 143-168
- [30] 王惠芸. 牙齿解剖生理学 [M]. 北京: 人民卫生出版社, 1965
- [31] Weidenreich F. The dentition of *Sinanthropus pekinensis*. A comparative odontography of the hominids[M]. Paleontology Sinica, 1937, No.1, 1-180.
- [32] 吴汝康, 董兴仁. 湖北郧县猿人牙齿化石 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1980, 18: 142-148.

- [33] 吴茂霖. 1981 年发现的和县猿人化石 [J]. 人类学学报, 1983, 2(2): 109-115.
- [34] 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(1): 2-13.
- [35] 吴汝康, 吴新智. 河南浙川的人类牙齿化石 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1982, 20: 1-9.
- [36] 吴茂霖, 张银运, 王令红, 等. 贵州桐梓发现的古人类化石及其文化遗物 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1975, 13: 14-23.
- [37] 吴茂霖. 贵州桐梓发现的人类化石 [J]. 人类学学报, 1984, 3(3): 195-201.
- [38] 薛祥煦. 陕西洛南人牙化石及其地质时代 [J]. 人类学学报, 1987, 6(4): 284-288.
- [39] 何嘉宁. 金牛山人化石牙齿初步研究 [J]. 人类学学报, 2000, 19(3): 216-225.
- [40] 吴茂霖. 许家窑遗址 1977 年出土的人类化石 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1980, 18: 229-238.
- [41] 贾兰坡. 长阳人化石及其共生哺乳动物群 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1957, 1: 247-258.
- [42] 吴茂霖, 王令红, 张银运, 等. 贵州桐梓发现的古人类化石及其文化遗物 [J]. 古脊椎动物与古人类, 1975, 13(1): 14-23.
- [43] 吴汝康, 李星学, 编. 南京直立人 [C]. 南京: 江苏科学技术出版社, 2002, 35-67, 261-273
- [44] 李有恒, 吴茂霖, 彭书琳, 周世保. 广西柳江土博出土的人牙化石及其共生的哺乳动物群 [J]. 人类学学报, 1984, 3: 322-329
- [45] Bailey SE, Liu W. A comparative dental metrical and morphological analysis of a Middle Pleistocene hominid maxilla from Chaohian (Chaohu) [J]. Quaternary International, 2010, 211: 14-23.
- [46] Xing S, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, et al. Hominin teeth from the early Late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China [J]. Am J Phys Anthropol, 2015, 156: 224-240
- [47] 张银运, 刘武. 中国直立人与早期智人牙齿形态的鉴别 [J]. 人类学学报, 2002, 21(2): 87-101.
- [48] 刘武, 杨茂有. 中国古人类牙齿尺寸演化特点及东亚直立人的系统地位 [J]. 人类学学报, 1999, 18(3): 176-192.
- [49] 刘武. 中国第四纪人类牙齿大小的演化及其意义 [J]. 第四纪研究, 1999(2): 127-138.
- [50] Brace CL, Smith SL, Hunt KD. What big teeth you had grandma! Human tooth size, past and present. In Kelley M, Larsen C, editors. Advances in Dental Anthropology. New York: Wiley-Liss, 1991, 33-57
- [51] Wolpoff MH. Metric Trends in Hominid Dental Evolution [M]. Cleveland: Case Western Reserve University, 1971
- [52] Scott GR, Turner CG II. The anthropology of modern human teeth: Dental morphology and its variation in recent human populations [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997
- [53] 刘武, 朱泓. 庙子沟新石器时代人类牙齿非测量特征 [J]. 人类学学报, 1995, 14 (1): 8-20
- [54] 刘武. 华北新石器时代人类牙齿形态特征及其在现代中国人起源与演化上的意义 [J]. 人类学学报, 1995, 14: 360-380
- [55] 刘武. 蒙古人种及现代中国人的起源与演化 [J]. 人类学学报, 1997, 16: 55-73.
- [56] Dean MC, Wood BA. Development pongid dentition and its use for ageing individual crania in comparative cross-sectional growth studies [J]. Folia Primatol., 1981, 36: 111-127.
- [57] Smith BH. Dental development as a measure of life history in primates. Evolution, 1989, 43: 683-688
- [58] Smith BH. Dental development and the evolution of life history in Hominidae [J]. Am J Phys Anthropol, 1991, 86: 157-174
- [59] Smith BH. Life history and the evolution of human maturation [J]. Evol. Anthropol, 1992, 1: 134-142
- [60] Smith TM, Tafforeau P, Le Cabec A, et al. Dental ontogeny in Pliocene and early Pleistocene hominins [J]. Plos One, 2015 DOI: 10.1371/journal.pone.0118118
- [61] Smith H. In Leakey R Walker A eds: The Nariokotome *Homo erectus* skeleton, Berlin: Springer, 1993: 195-220
- [62] Dean MC, Smith BH. Growth and development of Nariokotome youth, KNM-WT 15000. In Grine FE, Fleagle JG, Leakey RE, eds. The first humans: Origin and early evolution of the genus *Homo*. New York: Springer, 2009, 101-120
- [63] Bermúdez de Castro JM, Rosas A, Carbonell E, et al. A modern human pattern of dental development on lower pleistocene hominids from Atapuerca - TD6 (Spain) [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1999, 96: 4210-4213
- [64] Bermúdez de Castro JM et al. New immature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the earliest evidence of a modern human dental development pattern. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107: 11739-11744
- [65] Smith TM, Tafforeau P, Reid DJ, et al. Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104: 6128-6133
- [66] Dean C. Growing up slowly 160000 years ago [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104: 6093-6094.
- [67] Smith TM, Tafforeau P, Reid DJ et al. Dental development for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107: 20923-20928