

广西隆林古人类颞骨内耳迷路的3D复原及形态特征

吉学平^①, 吴秀杰^{②*}, 吴芸^①, 刘武^②

① 云南省文物考古研究所&东南亚考古研究中心, 昆明 650118;

② 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

* 联系人, E-mail: wuxiujie@ivpp.ac.cn

2014-06-25 收稿, 2014-08-28 接受, 2014-11-14 网络版发表

云南省文物考古研究所重点项目(A-201301)、中国科学院重点部署项目(KZZD-EW-03)和国家自然科学基金(41272034)资助

摘要 更新世末期至全新世初期是现代人群形成与分化的关键时期, 现有证据显示这一时期人类体质特征及行为复杂多样, 可能存在不同类型的人类. 由于多数人类化石缺乏可靠年代数据, 加之相关研究薄弱, 人类学界对中国更新世末期至全新世初期人类体质特征及演化变异所知甚少. 最近对广西隆林发现的古人类化石的研究显示, 隆林人呈现更新世古人类和现代人镶嵌型体质特征, 或许是当时残存的古老型人类或者未知的新种. 这一观点已经引起古人类学界的关注. 为进一步探讨这一问题, 本文采用高分辨率CT技术对隆林人颞骨进行了扫描及骨性内耳迷路3D虚拟复原, 通过与50例新石器时代现代人、10例晚更新世早期现代人及22例尼安德人内耳迷路25项特征数据的修正 T 值检验、双变量分析、主成分分析和判别分析, 结果显示隆林人内耳迷路的形态与现代人关系最近, 其次为早期现代人, 而与尼安德特人相差较大. 本研究提供了中国古人类内耳迷路的形态数据, 揭示了全新世初期人类内耳迷路的形态特点. 研究结果虽然支持晚更新世末期-全新世初期东亚人群演化历史复杂多样的观点, 但还需要更多的发现和研究来阐明这一时期人类的演化规律.

关键词

隆林人
内耳迷路
全新世初期
人类化石
3D复原

迄今在中国境内发现的更新世古人类化石地点有70余处, 其中多数化石的年代在距今3万年~1万年的晚更新世晚期^[1]. 尽管一般认为生活在晚更新世晚期的人类化石已经具有现代人类的多数特征, 并出现了现代人群分化格局的趋势, 但就中国的情况而言, 这一时期人类体质特征及其变异、地区差异、与现代人群关系等涉及中国晚更新世晚期人类演化的许多问题还没有明确的答案^[2]. 造成这一现象的原因主要是多数化石缺乏准确的年代数据; 此外, 学术界对中国晚更新世晚期人类化石特征及变异的研究还不够深入, 尤其是缺乏对化石特征演化变化、地区之间差异以及与全新世人群之间关系的研究. 近年来, 随着对现代人起源研究的深入, 古人类学界对晚更新世晚期以及全新世早期人类体质特征及演化予

以日益增多的关注, 并开展了一些相关研究.

1979年, 滇黔桂石油勘探局地质工作者李长青在广西壮族自治区百色市隆林各族自治县德峨乡老么槽洞发现了包括1件不完整的头骨、1件下颌骨及10多件脊椎、肋骨化石等头后骨在内的人类化石(简称隆林人), 根据含人类化石的地层堆积情况、骨骼石化程度以及洞穴地貌等推断, 其时代可能是晚更新世之末或全新世之初^[3]. 最近, Curnoe等人^[4]对附着在头骨上的土和岩石的胶结物及碳屑进行了釉系和¹⁴C年代测试, 通过胶结物釉系获得的测年数据是7800±500年, ¹⁴C测年数据为11510±255 a BP. Curnoe等人^[4]认为胶结物的年龄应略晚于人类化石的年龄, 隆林人的生存年代也有可能处于更新世晚期向全新世早期的过渡阶段. 对隆林人以及在云南蒙自马鹿

引用格式: 吉学平, 吴秀杰, 吴芸, 等. 广西隆林古人类颞骨内耳迷路的3D复原及形态特征. 科学通报, 2014, 59: 3517-3525

Ji X P, Wu X J, Wu Y, et al. The temporal bony labyrinthine morphology of Homo Longlin 1 from the Pleistocene-Holocene transition of South China (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 3517-3525, doi: 10.1360/N972014-00653

洞发现的与之年代接近的蒙自人化石的研究发现, 隆林人和蒙自人头骨均呈现出一组无论在更新世人类, 还是在现代人群中都不具有的混合型形态特征. 隆林人骨壁较厚、眶上部具有发育明显的眉间区、眼眶低矮、眶后缩窄指数明显, 显示出晚更新世人类的特点. 隆林人面部宽阔、额骨宽、眶间宽及颧骨间宽都明显大于现代人; 面骨具有显著的齿槽突颌, 下颌窝非常深, 这一特征又与更新世人类不同^[4]. 隆林人头骨呈现出原始与现代特征并存的特点, 这在欧亚地区更新世晚期及全新世人类中非常罕见. 在非洲的一些更新世晚期人类化石, 如 Klasies River Mouth 也具有相似的形态特点, 但这些非洲人类化石的年代都比隆林人为早, 隆林人头骨与蒙自人头骨可能属于相同的人群, 两者均呈现出一些在东亚更新世人类以及现代人群都不常见的特征, 他们与东亚更新世晚期人类, 如柳江、山顶洞以及现代东亚人群似乎都不存在特殊的关联. 对于在这2个地点的人类头骨上发现现代人特征与可能是近祖的古老特征混合表现, Curnoe 等人^[4]提出以下3种解释: (1) 他们是早期智人残存到最晚的记录; (2) 他们可能是现代人与当地古老的群体杂交而成; (3) 他们可能是一种未知的物种.

隆林人的研究进一步证实全新世初期人类生物学特征的复杂变异^[5,6], 但本文作者认为对于这些特征以及相关解释的可信性需要更多化石形态证据来验证. 近年来, 高分辨率 CT 技术的应用使得在无损条件下获取古人类化石内部结构信息成为可能. 很多学者对古人类化石的骨性内耳迷路进行了研究, 对人类演化过程中内耳迷路形态特征的变异有了更多的了解^[7]. 内耳迷路是埋藏在颞骨岩部内部的结构, 介于鼓室与内耳道之间, 由半规管、前庭和耳蜗3部分组成, 半规管和前庭与人的平衡觉相关, 耳蜗则直接和听觉有关. 半规管由前半规管、外半规管和后(水平)半规管构成. 内耳迷路的大小和形态与运动方式和运动能力密切相关, 在脊椎动物的各个门类中, 内耳迷路的形态有很大差别; 同时, 在各个门类内部, 内耳迷路的形态又有一致性^[8,9]. 研究发现, 在人类进化过程中, 内耳迷路的形态发生了变化, 与人类近亲类人猿相比, 人类的前半规管和后半规管较大, 水平半规管略小, 耳蜗尺寸相近, 内耳迷路与颅基底间扭转的曲度减小^[10,11]. 灵长类和现代人类后半规管的位置和大小具有相关性, 后半规管越大, 其位置越

靠上^[8]; 然而, 尼安德特人却没有遵循这一规律, 尼安德特人具有特殊的内耳迷路的模式, 表现为前、后半规管的尺寸比现代人小, 外半规管的尺寸比现代人大且位置靠上, 被认为是尼安德特人独有的衍生特征^[12,13].

如前所述, 虽然在中国发现了许多更新世晚期人类化石, 但年代确定、较为完整的古人类头骨并不多^[1,14], 可供复原内耳迷路的标本就更少了. 隆林人保存较为完整的右侧颞骨为研究更新世晚期人类的内耳迷路提供了重要材料. 本文采用高分辨率工业微 CT, 对隆林人颞骨进行扫描, 复原出虚拟的内耳迷路, 对其形态特征进行描述和分析, 为探讨隆林人的演化地位及相关的中国晚更新世末期至全新世初期过渡阶段人类演化问题提供进一步的化石证据.

1 材料与方法

(i) 研究材料. 本文的研究材料为隆林人右侧颞骨(图 1(A1, A2)), 标本保存于云南省文物考古研究所, 标本编号为 LL3. 颞骨保存有部分鳞部、乳突、鼓板、下颌窝、茎突基部、茎乳孔、茎颈动脉管、破裂孔以及基本完整的岩部. 考虑到隆林人的年代为距今 1.15 万年左右, 本文选用的对比标本为新石器时代的现代人(50例)、晚更新世的早期现代人(10例)及晚更新世的古人类尼安德特人(22例). 表1罗列了本文使用的标本情况.

(ii) 颞骨 CT 扫描. 使用中国科学院古脊椎动物与古人类研究所存放的高分辨率工业 CT 机(225 KV- μ CT, 中国科学院高能物理研究所研制)对隆林人和 50 例全新世颞骨进行扫描. 扫描参数为: 电压 150 kV, 电流 110 μ A, 像素 44 μ m. CT 扫描的原始数据通过中国科学院高能物理研究所研发中心开发的重建软件转换成二维影像. 根据 Ni 和 Flynn^[19] 3D 图像提取方法, 在 Dell 图形工作站上, 使用可视化三维图像处理软件 Mimics 15.1(Leuven: Materialise NV), 对二维断层扫描影像进行分割, 提取三维影像(图 1(B1, B2)), 重建虚拟内耳迷路(图 1(C1, C2)).

(iii) 内耳迷路的测量. 参照 Spoor 等人^[13]内耳迷路的测量方法, 本文选取了 25 项测量变量进行分析, 包括 8 项线性测量变量, 12 项指数变量和 5 项角度测量变量. 这些变量基本反映出内耳迷路的大小、3 个半规管的比例及扭转角度. 8 项线性测量变量包括: 前半规管宽(ASCw)、前半规管高(ASCh)、后半

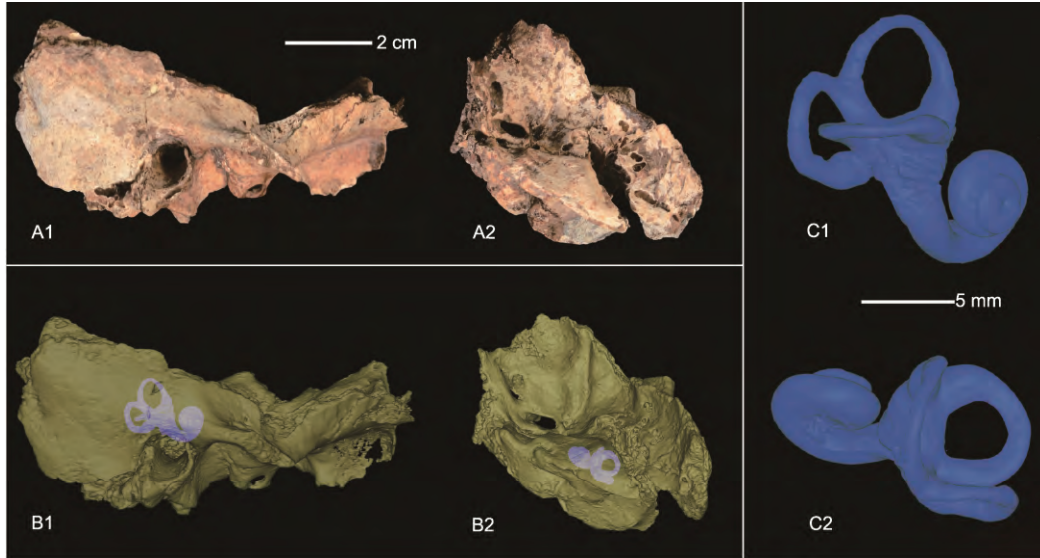


图1 隆林人颞骨及CT扫描3D虚拟复原的内耳迷路

A1, A2: 颞骨外面观和顶面观; B1, B2: 3D虚拟复原颞骨及内部内耳迷路外面观和顶面观; C1, C2: 内耳迷路侧面观和顶面观

表1 本文使用的与隆林人颞骨内耳迷路对比的标本材料

样本组	例数	年代	标本信息	数据来源
现代人	50	新石器时代	中国河南、甘肃地区	本文
早期现代人	10	晚更新世	Cro-Magnon 1, Lagar Velho 1, Laugerie Basse 1, Malaurie 1, Nazlet Khater 2, Muierii 2, Oase 2, Pataud 1, Pataud 3, Rochereil 1	[13, 15] [16, 17]
尼安德特人	22	晚更新世	Amud 1, Amud 7, Arcy-sur-Cure, Dederiyeh 1, Devil's Tower 1, La Chapelle-aux-Saints 1, Engis 2, La Ferrassie 1, La Ferrassie 2, La Ferrassie 3, Forbes' Quarry 1, Kebara 1, Marillac, Le Moustier 1, Obi-Rakhmat 1, Pech de l'Azé 1, Petit-Puymoyen 5, La Quina 5, La Quina 27, Spy 1, Spy 2, Tabun 1	[12, 13, 15, 18]

规管宽(PSCw)、后半规管高(PSch)、外半规管宽(LSCw)、外半规管高(LSch)、耳蜗宽(Cow)、耳蜗高(COh). 12项指数变量包括: 前半规管宽高指数(ASCh/w)、后半规管宽高指数(PSCh/w)、外半规管宽高指数(LSch/w)、耳蜗宽高指数(COh/w)、前半规管曲率半径(ASC-R)、后半规管曲率半径(PSC-R)、外半规管曲率半径(LSC-R)、耳蜗曲率半径(CO-R)、前半规管比例(ASC-%R)、后半规管比(PSC-%R)、外半规管比例(LSC-%R)、前半规管比例/外半规管比例(ASC-%R/LSC-%R)、内耳迷路矢状面指数(SLI). 5项角度测量变量包括: 外半规管平面与前后壶腹线夹角(LSCm<APA)、外半规管平面与耳蜗矢状面夹角(LSCm<COs)、前半规管扭转角度(ASCtor)、后半规管扭转角度(PSCtor)、外半规管扭转角度(LSCtor). 使用 Rapidform 软件的测量工具, 获取隆林人及 50 例现代人内耳迷路的测量数值.

(iv) 数据分析方法. 为探讨隆林人内耳迷路的

形态及其与新石器时代和更新世人类之间的关系, 使用 Excel 和 SPSS 15.0 软件, 对隆林人及其对比的现代组、早期现代人组和尼安德特人组内耳迷路的测量数值进行统计、检验、双变量分析、主成分分析和判别分析.

根据 Maureille 等人^[20]的统计方法, 计算隆林人与每个对比组平均值和标准差的修正 Z 值(Adjusted z-scores). 修正 Z 值检验是在 T-检验的基础上, 应用于小样本(或单样本)与对比组测量值(均值±标准差)差异的检验, 其计算公式如下: 修正 Z 值=(隆林人测量值-对比组均值)/[对比组标准差×SQRT(1+1/对比组样本数)]/TINV(0.05, 对比组样本数-1).

根据前人研究结果^[13], “前半规管比例/外半规管比例”和“内耳迷路矢状面指数”2个变量在安德特人和现代人之间差异最显著, 本文选用这2个变量进行双变量统计分析.

为进一步揭示各项内耳迷路变量数据在隆林人

与对比样本之间的差异情况,采用主成分分析方法和判别分析法对隆林人及3个对比样本组各内耳迷路变量数据进行研究.在主成分分析中,首先对隆林人及3个对比组的25个变量进行KMO检验及球形检验来判断数据是否符合分析要求,然后根据公因子方差比和因子负荷的大小,提取数值较大的9个变量进行主成分分析,提取主成分的累计贡献率达到80%以上.这种方法是在对隆林人及各对比样本组内耳迷路变量数据对比分析的基础上,综合全部变量在不同样本组之间差异的信息,揭示因各项内耳迷路差异造成隆林人与各对比样本组总体差异及个体变异情况.

采用交互验证判别分析方法,对25项变量进行

多元逐步筛选,去除不活动和贡献率较小的变量,建立利用内耳迷路测量指标判别区分不同对比样本组的判别函数公式,评估其在区分人群上的价值.为消除标本大小的影响,在进行判别分析之前对各个变量进行标准化处理,取相对值.为忽略各组样本数不同所造成的影响,采用“所有组相等”的分类方法计算标本的后验概率.在此基础上,采用隆林人内耳迷路相关数据来检验判定隆林人与早期现代人、尼安德特人及现代人之间的相似程度.

2 结果

表2为隆林人及现代人、早期现代人和尼安德特人内耳迷路的测量值、指数和角度比较及修正Z值检

表2 隆林人及其对比标本组内耳迷路测量值(均值±标准差)比较及修正Z值检验结果^{a)}

		ASCw	ASCh	PSCw	PSCh	LSCw	LSCh	COw	COh	ASCh/w	PSCh/w	LSCw/w	COh/w	
隆林人		6.4	5.5	5.0	5.0	5.1	4.4	4.2	5.1	87.0	101.2	87.0	121.9	
现代人	均值	6.6	5.7	5.8	5.8	4.7	4.1	3.9	5.1	86.1	101.1	86.5	129.9	
	SD	0.47	0.48	0.5	0.65	0.42	0.46	0.28	0.25	4.6	8.9	6.6	9.7	
	n	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	
早期现代人	均值	7.1	6.3	6.1	6.5	5.3	5	3.9	5.5	89.5	106.5	94.0	141.5	
	SD	0.46	0.37	0.47	0.43	0.35	0.42	0.21	0.33	6.7	7.6	6.2	8.7	
	n	9	9	9	9	9	9	7	7	9	9	9	7	
尼安德特人	均值	6.2	5.79	5.69	5.59	5.39	4.96	3.89	5.14	93.3	98.2	92.2	132.5	
	SD	0.47	0.48	0.5	0.65	0.42	0.46	0.28	0.25	5.1	7.5	7.3	11.4	
	n	22	22	22	22	22	22	20	20	22	22	22	20	
修正Z值检验														
隆林人-现代人		-0.210	-0.205	-0.828	-0.606	0.469	0.321	0.528	0.000	0.096	0.006	0.037	-0.406	
隆林人-早期现代人		-0.626	-0.890	-0.998	-1.435*	-0.235	-0.588	0.546	-0.463	-0.153	-0.287	-0.462	-0.861	
隆林人-尼安德特人		0.180	-0.284	-0.687	-0.427	-0.325	-0.573	0.516	-0.075	-0.646	0.157	-0.368	-0.510	
		ASC -R	PSC -R	LSC -R	CO -R	SLI	ASC -%R	PSC -%R	LSC -%R	LSCm <APA	LSCm <COs	ASC tor	PSC tor	LSC tor
隆林人		3.0	2.5	2.4	2.3	47.4	37.9	31.8	30.3	30.8	63.8	6.3	-21.9	6
现代人	均值	3.1	2.9	2.2	2.3	50.0	37.7	35.5	26.8	38	60.4	12.8	-13.9	1.7
	SD	0.2	0.3	0.2	0.1	6.4	1.13	2.03	1.8	4.22	5.73	6.0	6.5	
	n	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50
早期现代人	均值	3.3	3.1	2.5	2.4	43.7	37.2	34.5	28.3	35.2	54.5	13.6	-13.3	3.5
	SD	0.2	0.3	0.2	0.1	9.4	1.36	1.65	0.85	3.56	4.01	2.5	5.4	3.3
	n	10	10	10	7	10	10	10	10	6	6	7	7	7
尼安德特人	均值	3.0	2.8	2.6	2.3	64.1	35.7	33.5	30.8	45.9	58.3	22.0	-11.3	2.7
	SD	0.2	0.2	0.2	0.1	6.1	1.1	2.0	1.8	4.2	5.7	6.0	6.5	3.9
	n	22	22	22	20	22	22	22	22	21	20	21	20	21
修正Z值检验														
隆林人-现代人		-0.224	-0.758	0.469	0.000	-0.199	0.087	-0.898	0.958	-0.841	0.292	-0.397	-0.638	-0.038
隆林人-早期现代人		-0.666	-0.937	-0.211	-0.348	0.166	0.217	-0.690	0.992	-0.445	0.835	-0.856	-0.641	-0.244
隆林人-尼安德特人		0.000	-0.579	-0.425	0.170	-1.223*	0.916	-0.396	-0.123	-1.679*	0.448	-1.096*	-0.794	-0.155

a) *, 隆林人和对比组之间显著性检验 $P < 0.05$

验结果.

2.1 半规管形态比较

隆林人前半规管宽(ASCw)6.4 mm、高(ASCh)5.5 mm, 宽高指数(ASCh/w)87.0, 曲率半径(ASC-R)3.0. 后半规管宽(PSCw)5.0 mm、高(PSch)5.0 mm, 宽高指数(PSch/w) 101.2, 曲率半径(PSC-R)2.5. 外半规管宽(LSCw)5.1 mm、高(LSCh)4.4 mm, 宽高指数(LSCh/w)87.0, 曲率半径(LSC-R)2.4. 修正 Z 值检验结果显示, 除后半规管高以外, 隆林人前半规管、后半规管和外半规管的大小、宽高指数及曲率半径与现代人、早期现代人及尼安德特人都没有显著差异. 隆林人后半规管高明显小于早期现代人(6.5±0.43).

对比 3 个半规管曲率半径比例, 隆林人前、后、外半规管比例(ASC-%R, PSC-%R, LSC-%R)分别为 37.9%, 31.8%和 30.3%, 前半规管比例大于尼安德特人(35.7±1.13%), 而与现代人和早期现代人相近. 隆林人后半规管比例小于 3 个对比组的均值(35.5%, 34.5%, 33.5%), 其外半规管比例大于现代人(26.8%)和早期现代人(28.3%), 而与尼安德特人(30.8%)相近, 但修正 Z 值检验结果显示, 隆林人前、后、外半规管比例与对比组都没有显著差异.

2.2 耳蜗形态比较

隆林人耳蜗宽(Cow)4.2 mm, 耳蜗高(COh)5.1 mm, 宽高指数(COh/w)121.9, 曲率半径(CO-R)2.3, 隆林人耳蜗的大小及形状与 3 个对比组之间没有显著差异.

2.3 内耳迷路形状比较

隆林人内耳迷路矢状面指数(SLI)47.4, 位于现代人(50.0±6.4)和早期现代人(43.7±9.4)的变异范围之内, 与尼安德特人(64.1±6.1)有显著差异.

外半规管与前后壶腹线夹角(LSCm<APA)30.8°, 小于现代人和早期现代人均值(38.0°, 35.2°), 但无显著差异; 与尼安德特人有显著差异, 明显小于尼安德特人(45.9°±4.6°).

前半规管扭转角度(ASCtor)6.3, 小于现代人(12.8°±6.0°)和早期现代人(13.6°±2.5°), 但无显著差异, 明显低于尼安德特人(22.0°±6.5°).

外半规管平面与耳蜗矢状面夹角(LSCm<COs)、后半规管扭转角度(PSCtor)和外半规管扭转角度

(LSCtor)与 3 个对比组之间都没有显著差异.

2.4 双变量统计分析

图 2 展示了隆林人、现代人、早期现代人和尼安德特人 SLI 和 ASC-%R/LSC-%R 双变量分析结果.

尼安德特人具有较高的内耳迷路矢状面指数和较低的前半规管比例/外半规管比例而聚集在图 2 的左上方, 其中 2 例现代人标本重叠在尼安德特人的变异范围之内; 现代人具有低的内耳迷路矢状面指数和较大的前半规管比例/外半规管比例位于图 2 的右偏中下方; 早期现代人具有较低的内耳迷路矢状面指数和中等大小的前半规管比例/外半规管比例而聚集在图 2 的中偏中下方, 其中 50%的早期现代人和新石器时代现代人重叠在一起.

隆林人内耳迷路指数为 47.4, 位于现代人和早期现代人变异范围的中央; 前半规管比例/外半规管比例为 125.1, 小于现代人, 位于早期现代人和尼安德特人的变异范围.

2.5 主成分分析

表 3 和图 3 展示了采用 ASCw, ASCR, PSCR, LSCR, ASC%R, PSC%R, LSC%R, LSCh 和 LSCw 9 项变量指标数据进行的主成分分析结果.

从主成分因子负荷及贡献率来看(表 3), 前 3 个主成分贡献率总和为 97.2%, 其中第一主成分(PC 1)、第二主成分(PC 2)和第三主成分(PC 3)对变量信息的贡献率分别为 47.5%, 31.7%和 18.1%. LSCR, LSC%R, LSCh 和 LSCw 在 PC 1 中具有较大的因子载荷; ASCw, ASCR 和 PSCR 在 PC 2 中具有较大的因子

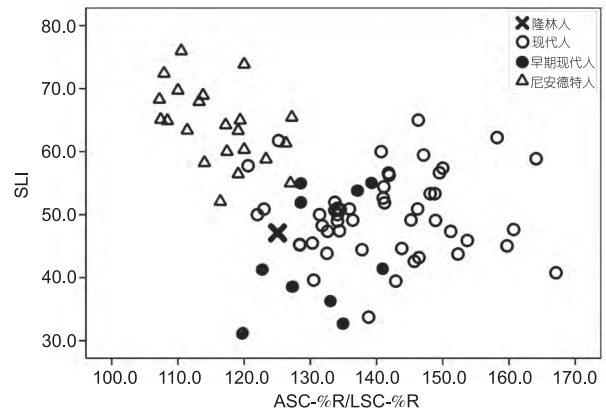


图 2 隆林人及其对比组内耳迷路矢状面指数和前半规比例/后半规管比例双变量分析

表3 隆林人及其对比标本组9变量主成分分析前3个因子负荷及贡献率

变量	PC 1	PC 2	PC 3
ASCw	0.134	0.936	-0.249
ASCR	0.316	0.915	-0.217
PSCR	0.002	0.801	0.595
LSCR	0.986	0.130	0.097
ASC%R	-0.422	0.362	-0.826
PSC%R	-0.690	0.297	0.658
LSC%R	0.872	-0.484	-0.055
LSCh	0.938	0.120	0.169
LSCw	0.942	0.131	0.000
贡献率	47.5%	31.7%	18.1%

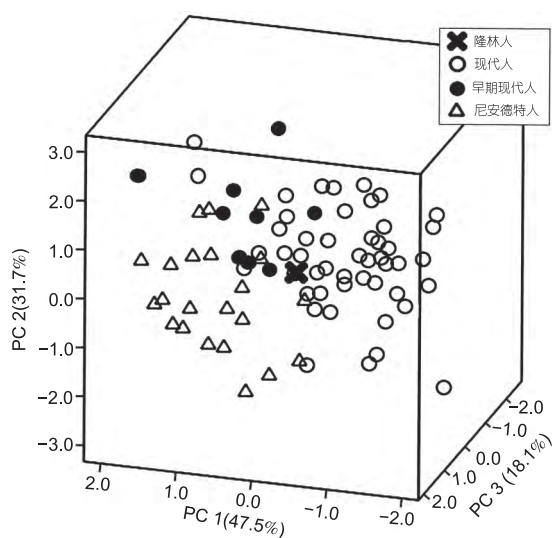


图3 隆林人及其对比组内耳迷路主成分分析前三维坐标分布图

载荷; ASC%R 和 PSC%R 在 PC 3 中具有较大的因子载荷。

从图3隆林人及对比样本组的分布来看,综合了9项变量指标47.5%变异信息的第一主成分可以将尼安德特人与现代人明显地区分开来,两个样本组分大的个体标本重叠范围很小。早期现代人则与尼安德特人和现代人重叠在一起,但略靠近尼安德特人。

隆林人在第一主成分空间位于现代人变异范围,远离尼安德特人和早期现代人;而在第二主成分空间,隆林人位于现代人变异范围的中间,早期现代人变异范围的下限和尼安德特人变异范围上限。从第三主成分来看,隆林人与3组对比组重叠在一起,差别不明显。

2.6 判别分析

判别分析筛选后最终有效变量项目为6个,包括:ASCw, LSCR, SLI, LSCmAPA, LSCmCOs 和 COh。表4展示了采用逐步判别分析方法在对各样本组25项变量进行分析建立的判别函数基础上,进行交互验证判别分析结果。

在分析的76例标本中,对现代人、早期现代人和尼安德特人的正确判别率分别为90%,83.3%和95%。使用这个判别分析结果对隆林人内耳迷路数据进行检验隆林人归为现代人组的后验概率为0.991,归为早期现代人组和尼安德特人组的后验概率仅为0.009和0.000。这个结果与前面分析结果一致,显示隆林人与现代人关系最密切。

隆林人及其对比组判别分析功能因子二维分布图显示(图4),现代人组、早期现代人组和尼安德特人组中虽然有少数个体重叠在一起,但3个对比组的中心点完全分离开,隆林人靠近现代人对比组中心点位置,而与早期现代人组和尼安德特人组距离较远。

3 讨论与结论

3.1 隆林人内耳迷路的形态特点

近年来,CT技术在古人类化石研究中得到广泛应用。通过扫描和虚拟复原获得的骨骼和牙齿内部结构信息在古人类演化分类、人群关系、健康、食物构成等方面的研究发挥了重要的作用^[21-24]。位于颞骨岩部内部的内耳迷路,因其形态特征具有演化上的意义而备受学术界关注,隆林人保存的完整颞骨

表4 判别分析结果及隆林人后验概率^{a)}

样本组	判别情况			总数	隆林人后验概率
	现代人	早期现代人	尼安德特人		
现代人	90%(45)	6%(3)	4%(2)	100%(50)	0.991
早期现代人	16.7%(1)	83.3%(5)	0(0)	100%(6)	0.009
尼安德特人	0(0)	5%(1)	95%(19)	100%(20)	0.000

a) 括号里的数字为分析例数

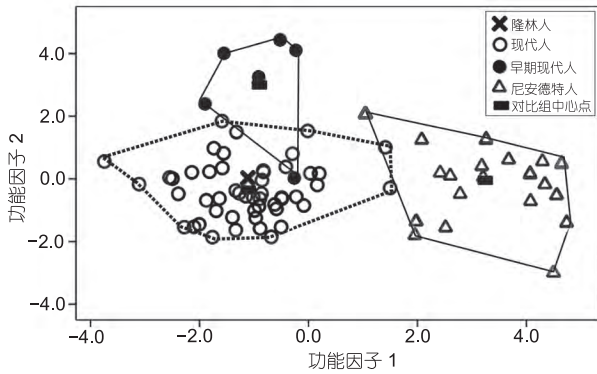


图4 采用内耳迷路数据对隆林人及其3个对比组判别分析各样本分布图

岩部为复原内耳迷路提供了难得的重要研究材料。本文采用高清晰度CT对隆林人类颞骨化石进行了扫描,成功地复原出隆林人虚拟的内耳迷路结构。此外,还对50例现代中国人颞骨进行扫描,复原了这些标本的内耳迷路。在此基础上,本文对隆林人、欧亚地区早期现代人、尼安德特人以及现代人25项内耳迷路测量指标、指数和角度数据进行了对比分析。这是首次采用高清晰度CT技术对中国晚更新世-早全新世时期古人类化石内耳迷路的专门研究。

本文研究显示,隆林人内耳迷路保存完整,从半规管绝对测量数值来看,与现代人、早期现代人及尼安德特人都没有显著差异。从半规管相对比例来看,隆林人具有较大的前半规管与全新世现代人和晚更新世早期现代人相近,但其较小的外半规管又似尼安德特人。

从隆林人内耳迷路矢状面形状来看,后半规管位置靠上,与现代人和早期现代人相似,而与尼安德特人位置靠下的后半规管差异很大。较小的外半规管和位置靠下的后半规管被认为是尼安德特人最明显的标志^[12]。迄今为止,只有许家窑早期智人发现了与尼安德特人相似的内耳迷路,但许家窑人颞骨的形态特征却与尼安德特人完全不同^[25]。有学者研究发现,类人猿和人类后半规管的位置似乎与其尺寸相关,即后半规管曲率半径越大,其位置越靠上^[7]。但从本文研究来看,隆林人后半规管曲率半径较小,与Hublin等人^[12]研究不符合。从前半规管比例和后半规管比例相对值来看,隆林人位于现代人和早期现代人变异范围的下限、尼安德特人变异范围的上限,体现出其内耳迷路的特殊形态特征。

与现代人和早期现代人相比,隆林人内耳迷路

前后半规管壶腹线与颞骨岩部平面方向夹角明显小于尼安德特人,虽然与现代人和早期现代人无显著差异,但位于其变异范围的下限。此外,隆林人前半规管的扭转度较小,位于现代人和早期现代人变异范围下限,而与尼安德特人有显著差异。早期现代人内耳迷路虽然与现代人有重叠,但从半规管曲率半径、及前半规管比例/后半规管比例的相对值来看,虽然没有显著差异,但多位于现代人变异范围的下限。以往一些学者的研究也发现,早期现代人内耳迷路与现代人存在差别,如非洲早期现代人Nazlet Khater 2, Qafzeh和Skhul等^[13,15]。

多变量统计分析结果显示,隆林人内耳迷路与现代人最接近,其次为早期现代人,而与尼安德特人距离较远。判别分析结果显示,隆林人归为现代人的概率非常高($P=0.991$),而归入早期现代人或者尼安德特人的可能性非常低。早期人类内耳迷路的变异更大,本文的研究结果支持“现生人群可能只继承了早期人类多样化遗传基因的一部分”的观点^[26]。

3.2 内耳迷路与中国更新世末期人类演化

根据2013年发布的最新的国际地质年表,全新世起始于11.7 ka,这一时期是早期现代人形成以后,现代人群形成与分化的关键阶段^[2]。隆林人的年代处于全新世最早期,或者更新世晚期向全新世的过渡阶段。根据Curnoe等人^[4]的研究,隆林人头骨具有罕见的混合型特征,表现为现代人特征与可能属于近祖性或晚期人属成员特征组合在一起的特点。一些研究显示以隆林人和蒙自人化石发现地为代表的中国西南地区一直是人类遗传信息及形态特征多样性极其丰富的区域,在这个区域多处地点发现了更新世晚期人类化石。根据这些情况,Curnoe等人^[4]提出隆林人和蒙自人可能属于更新世古老人群的残余,甚至有可能与广西崇左智人洞早期现代人等现代类型人类同时存在;也可能在更新世时期东亚地区经历了多次人类的迁徙,隆林人和蒙自人的特殊形态反映了在早期现代人出现之前东亚地区的古老人类与来自非洲的古老人群可能存在基因交流。

作者注意到迄今对隆林人等更新世末期人类化石的研究及提出的有关这个时期人类演化的看法主要基于一些骨骼和牙齿外表形态特征的分析。对于这些形态特征的演化变异及人群属性并未完全阐明,加之对一些特征的定义和数据提取有不同的

认识,因此有必要采集分析化石中蕴藏的其他具有演化与分类价值的形态信息,进一步论证与这个时期人类演化有关的问题.从本文对隆林人、欧亚地区晚更新世晚期人类、尼安德特人以及现代人内耳迷路形态特征的对比结果看,各项线性测量数据绝对值在不同样本组相互之间非常接近;而内耳迷路形态在不同对比样本组之间的差别主要表现在半规管位置、扭转角、大小比例等特征上.隆林人在这些特征的表现特点完全位于现代人变异范围,与早期现代人也非常相似,而与尼安德特人差别明显.采用综合内耳迷路多个变量形态变异信息的主成分分析和判别分析结果也证实隆林人与现代人关系最为密切,其次是早期现代人,而与尼安德特人差别较大.因此

本文对内耳迷路形态的对比分析并没有发现支持隆林人具有不同于与其时代接近的早期现代人特征的证据,这个结果与基于头骨外表形态特征对比分析获得的认识不尽一致.作者认为内耳迷路与头骨外表形态变异这两类特征可能具有不同的形成与演化机制,代表不同的人群特异性.由于目前还没有完全阐明这些形态变异的规律,因此还无法确认使用哪一类特征来解释这一时期人类演化,才能更准确地真正反映历史的真实面目.作者认为本研究丰富了中国更新世末期至全新世初期人类体质特征的数据,使我们意识到这一时期人类演化与变异非常复杂,尚需要发现更多的人类化石来阐明中国晚更新世晚期-全新世早期人类演化的规律.

致谢 隆林人的发现人李长青提供更多的发现原始信息,辽宁营口金牛山博物馆惠忠元完成化石的修理,广西百色民族博物馆郭耀铮和隆林博物馆王章雷协助安排野外考察,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所侯叶茂和邢松协助CT扫描和3D重建,在此一并致谢.

参考文献

- 1 Wu X, Poirier F E. Human Evolution in China. New York: Oxford Univ Press, 1995
- 2 刘武. 更新世晚期人类演化及现代人群形成研究的一些问题. 自然科学进展, 2006, 16: 789-795
- 3 张兴永, 李长青. 广西隆林发现人类化石. 人类学学报, 1982, 1: 199
- 4 Curnoe D, Ji X P, Herries A, et al. Human remains from the Pleistocene-Holocene transition of Southwest China suggest a complex evolutionary history for East Asians. PLoS One, 2012, 7: e31918
- 5 薛进庄, 郝守刚. 东胡林4号人牙齿形态特征观察. 人类学学报, 2010, 29: 253-263
- 6 吴秀杰, 范雪春, 李史明, 等. 福建漳平奇和洞发现的新石器时代早期人类头骨. 人类学学报, 2014, 33: 448-459
- 7 Spoor F, Wood B, Zonneveld F. Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal evolution. Nature, 1994, 369: 645-648
- 8 李绿洲, 倪喜军. 脊椎动物内耳迷路的形态与演化. 古脊椎动物学报, 2013, 51: 342-357
- 9 Ni X, Flynn J J, Wyss A R. The bony labyrinth of the early platyrrhine primate *Chilecebus*. J Hum Evol, 2010, 59: 595-607
- 10 Spoor F, Zonneveld F. Comparative review of the Human bony labyrinth. Yearb Phys Anthropol, 1998, 41: 211-251
- 11 Jeffery N, Spoor F. Prenatal growth and development of the modern human labyrinth. J Anat, 2004, 204: 71-92
- 12 Hublin J J, Spoor F, Braun M, et al. A late Neanderthal from Arcy-sur-Cure associated with Upper Paleolithic artifacts. Nature, 1996, 381: 224-226
- 13 Spoor F, Hublin J J, Braun M, et al. The bony labyrinth of Neanderthals. J Hum Evol, 2003, 44: 141-165
- 14 刘武, 吴秀杰, 邢松, 等. 中国古人类化石. 北京: 科学出版社, 2014
- 15 Bouchneb L, Crevecoeur I. The inner ear of Nazlet Khater 2(Upper Paleolithic, Egypt). J Hum Evol, 2009, 6: 257-262
- 16 Ponce de León M, Zollikofer C P E. The labyrinthine morphology. Étud Rech Archeol Univ Liège, 2010, 124: 96-97
- 17 Ponce de León M, Zollikofer C P E. A setting for modern human emergence in Europe. In: Trinkaus E, Constantin S, Zilhão J, eds. Life and Death at the Peștera cu Oase. New York: Oxford University Press, 2013. 332-347
- 18 Glantz M, Viola B, Wrinn P, et al. New hominin remains from Uzbekistan. J Hum Evol, 2008, 55: 223-237
- 19 Ni X, Flynn J J. Imaging the inner ear in fossil mammals: High-resolution CT scanning and 3-D virtual reconstructions. Palaeont Electron, 15: 18, 1-10
- 20 Maureille B, Rougier H, Houët F, et al. Les dents inférieures du néandertaliens Regourdou 1(site de Regourdou, commune de Montignac, Dordogne): Analyses métriques et comparatives. Paléo, 2001, 13: 183-200

- 21 吴秀杰, Schepartz L. CT 技术在古人类学上的应用. 自然科学进展, 2009, 19: 27–35
- 22 Wu X J, Xing S, Trinkaus E. An enlarged parietal foramen in the Late Archaic XJY 11 neurocranium from northern China. PLoS One, 2013, 8: 1–10(e59587)
- 23 Liu W, Schepartz L, Xing S, et al. Late Middle Pleistocene hominin teeth from Panxian Dadong, South China. J Hum Evol, 2013, 64: 337–355
- 24 吴秀杰, 金昌柱, 蔡演军, 等. 广西崇左智人洞早期现代人龋病及牙槽骨异常. 人类学学报, 2013, 32: 293–301
- 25 Wu X J, Crevecoeur I, Liu W, et al. The temporal labyrinths of eastern Eurasian Pleistocene humans. Proc Natl Acad Sci USA, 2014, 111: 10509–10513
- 26 Marth G, Schuler G, Yeh R, et al. Sequence variations in the public human genome data reflect a bottlenecked population history. Proc Natl Acad Sci USA, 2003, 100: 376–381

The temporal bony labyrinthine morphology of *Homo Longlin 1* from the Pleistocene–Holocene transition of South China

JI XuePing¹, WU XiuJie², WU Yun¹ & LIU Wu²

¹ Yunnan Institute of Cultural Relics and Archaeology & Research Center for Southeast Asian Archaeology, Kunming 650118, China;

² Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China

The interval spanning the terminal Late Pleistocene and early Holocene was a key period in the formation and differentiation of modern human populations. Existing evidence shows that human physical features and behaviors were complicated and diverse, and there may have been different human lineages existing during this period. However, because of the lack of a reliable and accurate chronology, as well as relative morphological analysis, for most human fossils of this period, the biological pattern and variations of terminal Late Pleistocene and Early Holocene humans are unknown. A recent study of human remains from Longlin 1 at the Pleistocene–Holocene transition show mixed morphological patterns with both primitive and derived characters; this may indicate a complex human evolutionary history during the Late Pleistocene to Early Holocene transition period. It has been suggested that the Longlin 1 material is probably the remains of archaic humans, or an unknown *Homo* species. These hypotheses have attracted attention in the field of paleoanthropology. To address these questions, we extracted bony labyrinth from *Homo Longlin 1* temporal bone using high-resolution computed tomography(CT)technology. Comparison of 50 Neolithic modern humans, 10 Late Pleistocene early modern humans, and 22 Neanderthals using the methods of adjusted *t*-scores, bivariate analysis, principle component analysis, and stepwise discriminant analysis on 25 measurement variables shows that the Longlin 1 material is closest to Neolithic humans, then to the Late Pleistocene early modern humans, and is furthest from Neanderthals. This study provides new data on the bony labyrinthine morphology of Chinese human fossils, and supplies new evidence that human physical features were very diverse during the transition from the Late Pleistocene to the Early Holocene. However, we think that the existing evidence is not sufficient to clarify the pattern of human evolution in China; more human fossils and further research are required.

Longlin, Labyrinth, Early Holocene, human fossils, 3D reconstruction

doi: 10.1360/N972014-00653