

中国直立人形态特征的变异

——颅骨测量数据的统计分析

刘武¹, 张银运¹

(1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

摘要: 近年, 亚洲直立人化石特征的变异及其意义引起了学术界较多的关注。不断有学者提出周口店直立人无论在非测量性特征, 还是在测量特征方面都具有不同于印度尼西亚及非洲直立人的表现特点, 有人甚至对将周口店直立人化石特征作为直立人的典型特征的观点提出了置疑。为进一步探讨这些有争议的问题, 本文采用多变量统计分析方法对 33 件非洲和欧亚地区直立人颅骨测量数据进行了分析。我们发现亚洲大陆的周口店和南京直立人与生活在东南亚群岛的印度尼西亚直立人具有不同的颅骨测量特征。中国标本以较窄的前额部和枕部, 以及宽阔的颅骨中部为特点。而印度尼西亚标本的额部和枕部的宽度与颅骨中部的宽度相对较为接近。非洲直立人在这些颅骨测量特征的表现上与印度尼西亚直立人接近, 呈现出相对宽阔的额部和枕部。中国的和县直立人在颅骨测量特征的表现上与印度尼西亚和非洲直立人接近, 而与周口店和南京直立人明显不同。基于这些发现, 本文就直立人头骨测量特征的稳定性、周口店直立人颅骨特征的表现特点、东亚直立人的地区变异与时代变化、头骨形态与测量特征的对应性等问题进行了讨论。

关键词: 直立人; 人类演化; 颅骨测量特征; 中国; 印度尼西亚; 非洲

中图分类号: Q981.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3193 (2005) 02-0121-16

自 1890 年在印度尼西亚爪哇 Trinil 地点首次发现直立人化石以来, 相继在爪哇的 Sangiran、Mojokerto、Ngandong、Sambungmacan, 以及中国的周口店、元谋、蓝田、和县、南京等地点发现了大量的直立人化石。迄今, 直立人在亚洲的分布跨越了从北纬 40° 的华北到南纬 8° 的东南亚群岛的广泛区域^[1-2]。尽管学术界对其中一些化石地点的年代仍存在争议, 但一系列年代测定显示直立人在亚洲的生存年代范围在距今 180—20 万年(甚至晚至距今 10 万年以内)^[3-6]。在众多亚洲直立人化石中, 发现于北京周口店的直立人化石在直立人起源与演化研究中一直占有非常重要的地位。正是由于周口店人类化石的发现与研究, 解决了在爪哇发现的直立人化石是猿还是人的多年争论, 并确立了直立人在人类演化上的系统地位。魏敦瑞对周口店直立人化石的一系列研究所描述的直立人形态特征及测量数据一直是世界各国古人类学家研究直立人起源与演化的重要参考资料。实际上, 周口店直立人的形态特征及测量数据一直被学术界作为亚洲(甚至全球范围内)直立人的典型特征广泛用于人类演化研究^[1-2]。

20 世纪 60 年代以来在东非的坦桑尼亚、肯尼亚和埃塞俄比亚陆续发现了直立人化石, 如 OH 9、KNM-ER 3733、KNM-ER 3883 及 KNM-WT 15000 等。这些非洲直立人化石以详实的

收稿日期: 2004-08-31; **定稿日期:** 2005-02-17

基金项目: 国家自然科学基金(49972011) 资助

作者简介: 刘武(1959—), 男, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所研究员, 主要从事古人类学研究。

形态特征和可靠的古老年代数据使学术界认识到这一物种在亚洲和非洲的广泛分布,并普遍认为直立人最初出现在非洲,然后向亚洲和欧洲扩散并成为后期人类的祖先^[7-8]。20世纪90年代以来,在欧洲、亚洲及非洲又发现了一些新的直立人化石,如在格鲁吉亚 Dmanisi 地点、意大利 Ceprano 地点、中国南京汤山及埃塞俄比亚 Daka 等地点发现的头骨化石^[9-14]。这一系列化石的发现使直立人的分布扩大到了非洲、亚洲及欧洲更为广泛的地区。这些丰富的化石材料使得学术界有可能在更大的时间和空间范围内对与直立人起源与演化有关的问题开展细致深入的研究,并重新论证一些传统的直立人演化理论。

近20年来,学术界关于直立人演化的争论主要集中在讨论以周口店直立人为代表的亚洲直立人是否具有非洲直立人缺乏的独有形态特征,以及一些学者据此提出的将非洲和亚洲的直立人分为两个种的观点。这种认为直立人是局限于东亚地区的一个演化旁支,而将年代较早的非洲直立人归入后期人类祖先匠人的观点引发了有关直立人演化及亚洲与非洲直立人关系的争论^[13,15-21]。在与此有关的一系列研究中,周口店直立人一直被作为亚洲直立人的典型代表与非洲直立人进行对比研究。近年来,随着支持爪哇直立人的生存年代可能早至距今180万年的证据日益增多,学术界对分布在广泛时间和空间范围内的亚洲直立人内部的形态变异及其引发因素予以了越来越多的关注^[13,15-21]。不断有研究显示亚洲直立人内部,尤其周口店直立人与在其它亚洲地点发现的直立人之间具有明显的特征差异^[1-2]。除非测量性形态特征外,一些研究指出周口店直立人在颅骨测量特征方面也呈现出不同于非洲及印度尼西亚直立人的表现。据此,有学者提出需要重新考虑将周口店直立人化石特征作为亚洲直立人代表性特征的传统观点^[1-2,22]。值得注意的是,Anton等学者^[1-2,22]在研究周口店直立人头骨特征变异时,对体现头骨不同部位大小比例的测量数据予以了较多的注意。

上述研究提出了周口店直立人可能具有不同于非洲、甚至其它亚洲直立人的形态及测量特征变异。这些特征差异已经成为近年学术界论证支持非洲和亚洲的直立人属于不同的分类单元,以及亚洲直立人地区性变异的主要证据。但学术界对上述研究发现及相应的解释存在不同的看法。虽然近年有学者对中国直立人变异情况进行了研究,但学术界对中国直立人内部形态特征变异的程度还不是很清楚,尤其对中国直立人头骨测量特征变异的情况缺乏深入细致的分析。这些欠缺在很大程度上妨碍了准确地了解中国、以及整个东亚地区直立人特征变异的实际情况,进而可能导致对东亚直立人演化认识的偏差。

近年来,多变量统计分析方法在直立人演化研究领域得到了较多的应用^[1,22]。采用多变量统计分析方法对化石人类头骨测量数据进行对比分析的主要优势在于这些方法可同时分析若干测量数据,提供颅骨大小尺寸及形状比例关系方面的信息。这样的信息是用传统的单一指数分析方法无法获得的。进而可以克服以往对古人类化石测量性状分析单一数据或指数对比提供信息量较小、缺乏综合分析不同部位之间大小比例关系的不足。但目前已经完成的一些研究在变量及对比标本的选取方面都存在一些局限。这在一定程度上影响了更客观全面揭示可能存在于不同标本之间的差异。有鉴于此,本文准备对中国直立人头骨测量数据与非洲、印度尼西亚爪哇及欧洲的直立人进行对比分析,试图探讨中国直立人头骨测量特征的表现特点及与世界其他地区直立人之间的差别程度,并对与此有关的一些问题进行讨论。

1 材料与方法

1.1 研究材料

本文数据分析使用的标本包括迄今在非洲、亚洲和欧洲发现的主要直立人头骨化石,共 33 件(表 1)。中国标本包括在周口店、和县、南京汤山三处地点发现的 8 件头骨(周口店 2、3、5、10、11、12 号,和县及南京汤山 1 号)。印度尼西亚的标本包括发现于 Sangiran、Trinil、Ngandong 和 Sambungmacan(Sm) 地点的 10 件头骨。这些印尼的直立人可以分为年代较早的 Sangiran 和 Trinil 标本(距今 150—90 万年),以及年代较晚的 Ngandong 和 Sambungmacan 标本(有可能晚至距今 10 万年以内)。本文使用的非洲直立人标本包括 KNM-ER3733、KNM-ER3883、KNM-WT15000、OH9、Daka 5 件头骨。这 5 件头骨的年代范围在距今 178—100 万年。用于本文分析的直立人头骨还包括 90 年代以来在格鲁吉亚 Dmanisi 地点发现的 3 件距今 170 万年头骨及在意大利 Ceprano 地点发现的距今 78 万年的头骨。从本文使用的这些直立人材料的地区分布和年代范围看,这些标本代表了到目前为止在世界范围内发现的主要直立人材料。本文分析所用的颅骨测量数据来自有关学者对上述直立人的研究。

1.2 数据分析方法

根据上述标本的保存情况,同时参考有关学者的研究^[1,22],本文作者确定 9 项脑颅测量项目用于本文数据分析。这些测量项目是:颅长、颅宽、最小额宽、星点间宽、耳点间宽、额弦、顶弦、枕弦、颅容量。其中颅长和颅宽分别为颅骨最大长和颅骨最大宽。由于化石人类颅骨最大宽的位置低于现代人通常的颅侧点(euryon)的位置,并且具体位置随不同的化石而变化,不同学者对这一项目的理解存在差异。魏敦瑞对这一问题有较详细的讨论。根据魏敦瑞对周口店直立人的研究,颅骨最大宽在周口店标本出现在最大乳突上脊间宽(maximum intercrystal breadth)及耳点间宽(biauricular breadth)这两个项目。本文参照魏敦瑞的意见及有关学者的研究,采用最大乳突脊间宽数据作为颅宽。为了分别对比分析颅骨绝对及相对尺寸、颅骨不同部分的大小比例,以及综合不同测量特征信息揭示的各化石标本之间颅骨形状的差异,本文分别采用颅长与颅宽两维坐标分布、及由不同测量项目组合的主成分分析(principal component analysis PCA)对各头骨测量数据进行分析。由于参加分析的部分标本不完整,某些测量数据缺失,为增加对比组的数量,作者设计了 4 组不同的变量组合的主成分分析。此外,为进一步分析亚洲地区直立人内部头骨测量特征的变异情况,本文专门选择亚洲直立人标本进行了单独的主成分分析。为消除不同变量数据大小的影响,在进行主成分分析计算前,对全部数据进行了对数转换。由于颅容量数据是立方单位,故将颅容量转换为立方根数据。

2 结果与分析

2.1 颅长与颅宽数据两维坐标分布

图 1 展示了本文分析的直立人标本颅长和颅宽数据在两维坐标上分布。参加分析的周口店直立人包括 3 号、5 号、10 号、11 号、12 号 5 件头骨。其中除 5 号头骨外,其余 4 件周口店标本的头长宽尺寸比较接近,在图上的分布位置也相互靠近。南京汤山直立人头骨的

表 1 本文使用的直立人标本及其头骨测量数据

The crania and their measurements of *Homo erectus* from Eurasia and Africa used in present study (mm)

	头长	头宽	最小额宽	最大额宽	星点间宽	耳点间宽	颅容量	额弦	顶弦	枕弦
	Cranial length	Cranial breadth	Min frontal breadth	Max Frontal breadth	Biasterionic Breadth	Biauricular Breadth	Cranial capacities	Frontal Chord	Parietal Chord	Occipital Chord
	GOL	XCB		XFB	ASB	AUB		FRC	PAC	OCC
Nanjing	185.5	143.0	83.0	98	111.0	139.8	860.0	92.0	87.5	75.8
ZKD II	194		84	108	103	—	1030	113	99	
ZKD III	188	144	81.5	101.5	117	141	915	102	94	84
ZKD X	199	150	89	110	111	147	1225	115	106	
ZKD XI	192	145	84	106	113	143	1015	106	86	86
ZKD XII	195.5	147	91	108	115	151	1030	113	91	86
ZKD V	213.0	157	91	112	124	148.5	1140			82.0
Hexian	190.0	160.0	93.0	118.4	141.8	144.0	1025.0	99	103	83
Sangiran2	176.5	141	82	102	122	131	813		90	75
Sangiran4	—	147	—		135	136	908		90	80
SangiranIX	195	133	86		116	124	845		89	
Sangiran10	—	140	83		126	129	855			
Sangiran12	—	146	94		125	142	1059		93	83
Sangiran17	208	161	103	119	142	150	1004	108	82	80
Trinil	183	126?	85		92	126	940		106	78
Ngandong1	197	—	106		127	133	1172	112	88	80
Ngandong6	219.5	151?	106		130	140	1251	116	106	93
Ngandong7	193	147	103		123	141	1013	103	109	85
Ngandong10	202	—	105		126	149	1135		96	
Ngandong11	204.5	158	112		127	148	1231	111		83
Ngandong12	202	151	103		126	141	1090	104	102	90
Sambungmacan1	200	151	102	116	127	145	1035	115	92	
Sambungmacan3	178.5	145.5	101		118	137	915	103	96	80.5
Sambungmacan4	198	156	110	121	134	—	1006	113	98	80
Dmanisi 2280	176	136	75		104	132	780		98	
Dmanisi 2282	167	125	65		103	—	650			
Dmanisi 2700	153	125	66		104	119	600			
KNM-ER3733	183	142	91	110	124	132	848	107	79	88
KNM-ER3883	182	140	88	105	121	132	804	95	86	
KNM-WT15000	175.0	141.0	73.0		106.0	—	880.0			
OH9	206	150	100		123	140	1067	120		
Daka	180	141.2	95	105	116	130	995	101	94	95
Ceprano	198.0	161.0	106.0	118	128.0	151.0	1057.0	106	95	

这两项尺寸均较周口店直立人为小,但相对于大多数其它地区直立人,仍与周口店直立人接近。从本文分析的直立人在图 1 的分布看,中国、印尼、非洲及 Dmanisi 主要直立人的头骨长宽大小基本按地区分布。中国直立人除周口店 5 号及和县外,在图 1 上的分布都较为集中。周口店 5 号头骨的长宽数据均大于其它周口店直立人。和县直立人的头宽数据较其它中国直立人为大,而与印度尼西亚 Ngandong、意大利 Ceprano 及周口店 5 号头骨的数据接近。

2.2 主成分分析-1

这项主成分分析使用了除颅容量以外的所有 8 项头骨测量数据,力图提供多的头骨大

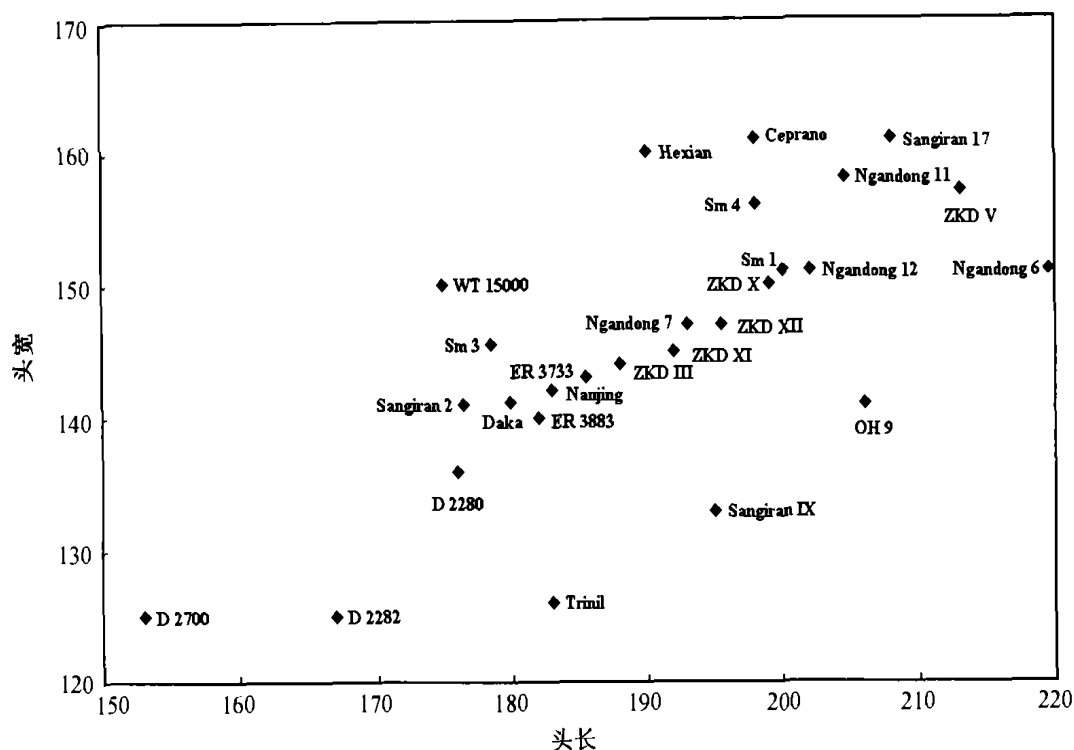


图 1 直立人颅骨长宽数据的分布

Bivariate plot of cranial length and cranial breadth of *Homo erectus*

小信息,共 12 件直立人标本参加了分析。从图 2 根据第一和第二主成分因子得分绘制的各直立人标本相互关系图可以看出,除和县以外,所有中国直立人比较集中地分布在第一主成分坐标的左侧,参加分析的印度尼西亚直立人位于第一主成分坐标轴的右侧。和县头骨的位置偏离其它中国标本,而与印尼的 Ngandong 标本较近。在代表第二主成分的坐标轴方向,除年代较早的 Sangiran 17 头骨偏离其它标本,位于图 2 的上部外,参加分析的所有标本分布相对比较集中。但参加分析的两例非洲直立人头骨 ER 3733 和 Daka 位于中国和印尼直立人分布范围的上下两端。从表 2 罗列的主成分因子负荷及贡献率来看,第一主成分和

表 2 主成分分析因子负荷及贡献率

Principal components analysis (PCA) loadings

测量项目	分析 1		分析 2		分析 3		分析 4		分析 5 亚洲标本	
	PC-1	PC-2	PC-1	PC-2	PC-1	PC-2	PC-1	PC-2	PC-1	PC-2
颅长	0.133	0.146	0.104	0.078			0.141	-0.317	0.096	0.180
颅宽	0.064	0.118			0.149	0.210	0.118	0.317		
最小额宽	0.403	0.055	0.557	0.181	0.515	-0.902	0.545	-0.799	0.557	0.853
星点间宽	0.249	0.412	0.417	-0.416	0.260	1.091	0.222	1.196	0.452	-1.183
耳点间宽	0.022	0.102			0.123	-0.030				
颅容量			0.059	0.108	0.091	-0.249	0.077	-0.279	0.050	0.205
额弦	0.093	0.121								
顶弦	0.373	-0.788	0.029	0.784						
枕弦	0.083	-0.154								
贡献率(%)	46.4	21.5	59.9	26.1	76.7	12.8	81.7	9.4	73.8	16.0

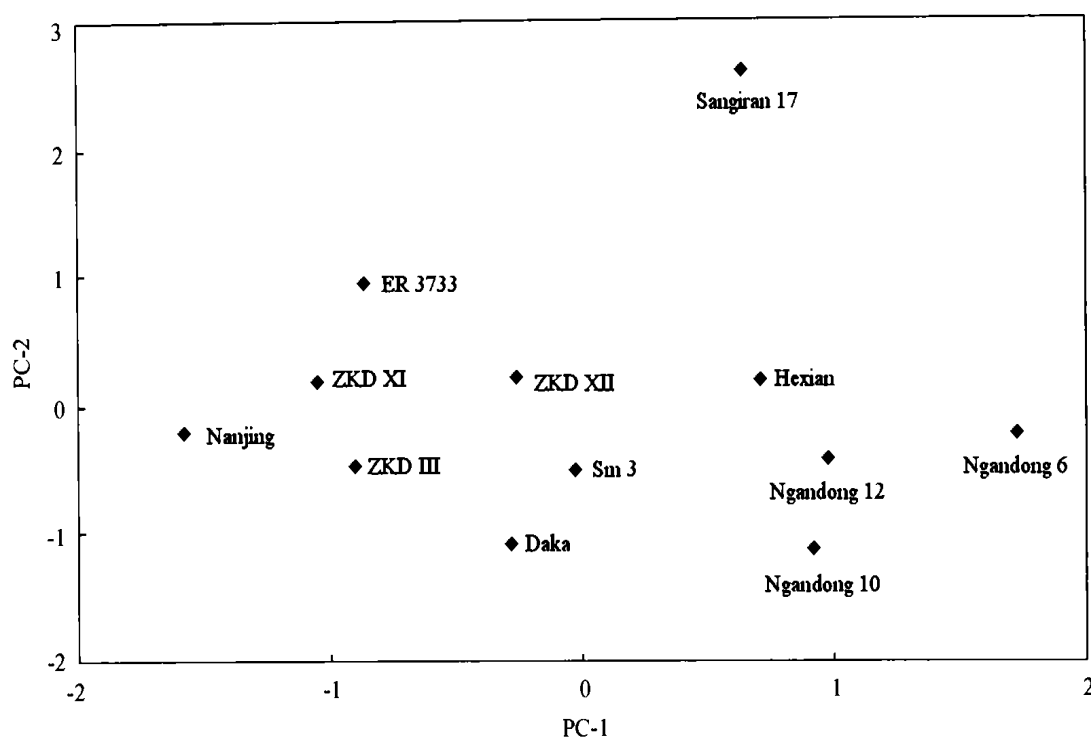


图 2 采用 8 项头骨测量数据进行的主成分分析-1

PCA-1 with eight variables of cranial length, cranial breadth, minimum frontal breadth, biasterionic breadth, biauricular breadth, frontal chord, parietal chord and occipital chord

第二主成分对变量信息的贡献率分别为 46.4% 和 21.5%。其中最小额宽、星点间宽和顶弦在第一主成分具有较大的因子载荷,说明分布在图 2 右侧的印尼直立人具有较大的额宽和枕宽,而周口店和南京直立人额部和枕部相对较窄。

2.2 主成分分析-2

为了包括更多的中国直立人标本,第二项分析选择了头长、最小额宽、星点间宽、颅容量和顶弦 5 项测量指标。图 3 展示的分析结果与主成分分析-1 的结果相似,表现为以周口店和南京为代表的中国直立人与以 Ngandong 和 Sambungmacan 地点为代表的印度尼西亚直立人分别位于第一主成分坐标轴的左右两侧,构成两个区分明显组群。而印尼的 Trinil、Sangiran 2、Sangiran IX 及中国的和县则偏离中国和印尼直立人组群的分布,其中 Sangiran 2、Sangiran IX 及和县直立人分别位于中国和印尼直立人的分布范围。表 2 的主成分分析因子负荷及贡献率显示第一主成分代表了 59.9% 的变异信息,仍以最小额宽和星点间宽具有较大的因子负荷。参加分析的直立人标本在第二主成分坐标的分布仍大致将中国和印尼的直立人划分为两个组群。在拥有 26.1% 贡献率的第二主成分,顶弦和星点间宽具有较大的因子负荷,其中星点间宽为负载荷。从上述结果看,额部和枕部的宽度及顶骨长度在区分这些直立人方面发挥了较大的作用。周口店和南京直立人的额部和枕部相对较窄,而印度尼西亚直立人则具有相对较宽的额骨和枕骨。本分析再次显示和县直立人头骨测量特征与印度尼西亚直立人相似,而与其它中国直立人差别较大。参加分析的非洲直立人 ER 3733、ER 3833 和 Daka 头骨在第一主成分坐标轴的分布与中国直立人分布较近。ER 3733 和 ER 3833 在第二主成分坐标的分布则偏离中国和印度尼西亚直立人,位于图 3 的下部,说明与中国直

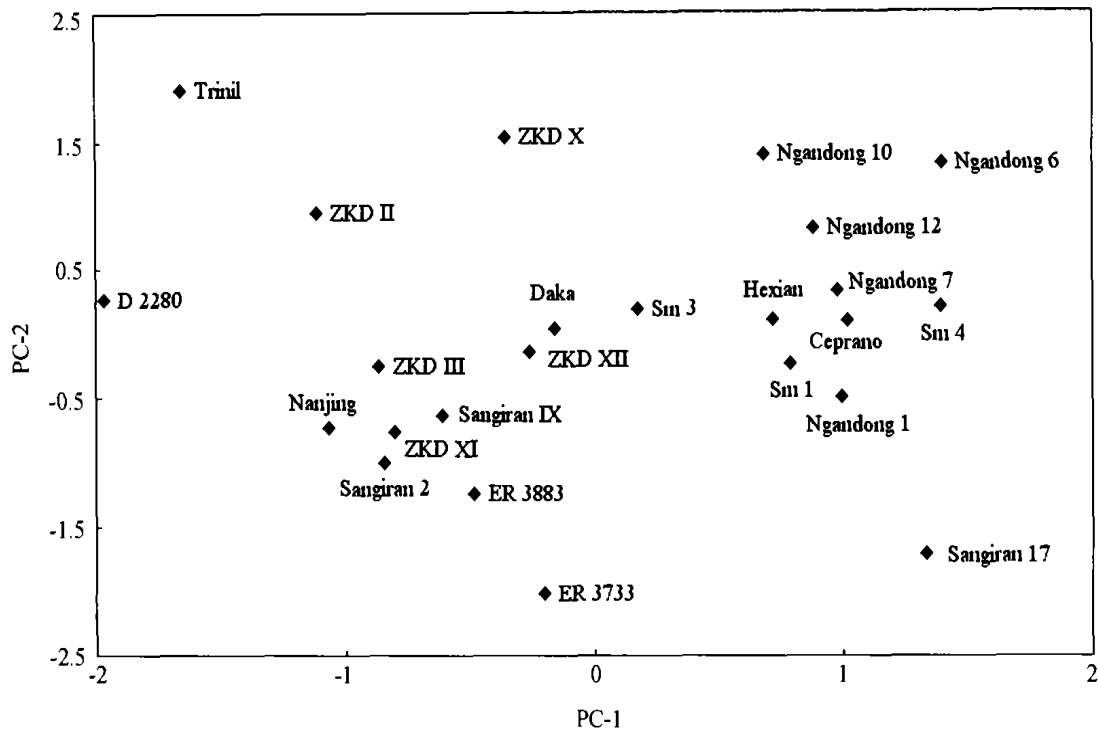


图 3 采用 5 项头骨测量数据进行的主成分分析-2

PCA-2 with five variables of cranial length, minimum frontal breadth, biasterionic breadth, frontal chord and cranial capacity

立人相比具有相对较宽的枕部。

2.3 主成分分析-3

主成分分析-3 选择了头宽、最小额宽、星点间宽、耳点间宽、颅容量 5 项测量指标,使参加分析的样本量增加到 26 件,其中包括非洲直立人 OH 9。从各标本在图 4 上的分布看,除 Dmanisi 地点的 D2700 和 D2280、印度尼西亚的 Trinil 和 Sangiran 17 及中国和县 5 件标本的分布与其它标本相距较远外,参加分析的其余标本相互之间距离较近。即便如此,中国和印度尼西亚直立人的分布仍呈现出一定的差别。在第一主成分坐标,周口店和南京直立人相对集中分布在左侧,Ngandong 和 Sumbungmacan 直立人则位于坐标的右侧。3 件 Sangiran 直立人化石的分布与中国直立人相近。中国和印尼两地的直立人在第二主成分坐标方向也呈不同的分布。但这一差别主要表现在时代较早的 Sangiran 直立人与中国周口店及南京直立人之间。图 4 显示 Sangiran 2、10、17、12、IX 5 件印尼直立人大致分布在第二主成分坐标的上部,周口店和南京直立人的位置偏靠下方。Ngandong 和 Sumbungmacan 直立人在这一坐标的分布则与周口店和南京直立人接近。参加分析的非洲直立人 ER3733、ER3883 和 OH9 在这两个主成分坐标的分布均与中国直立人接近。最小额宽和星点间宽在累计贡献率达 89.6% 的这两个主成分均具有较大的因子负荷,说明额部和枕部相对尺寸的差异是造成中国和印度尼西亚直立人不同分布的主要原因。

2.4 主成分分析-4

这项主成分分析使用了头长、头宽、最小额宽、星点间宽和颅容量 5 项指标,目的将全部的非洲和 Dmanisi 直立人包括在内。图 5 显示中国、印度尼西亚及 Dmanisi 三地的直立人大

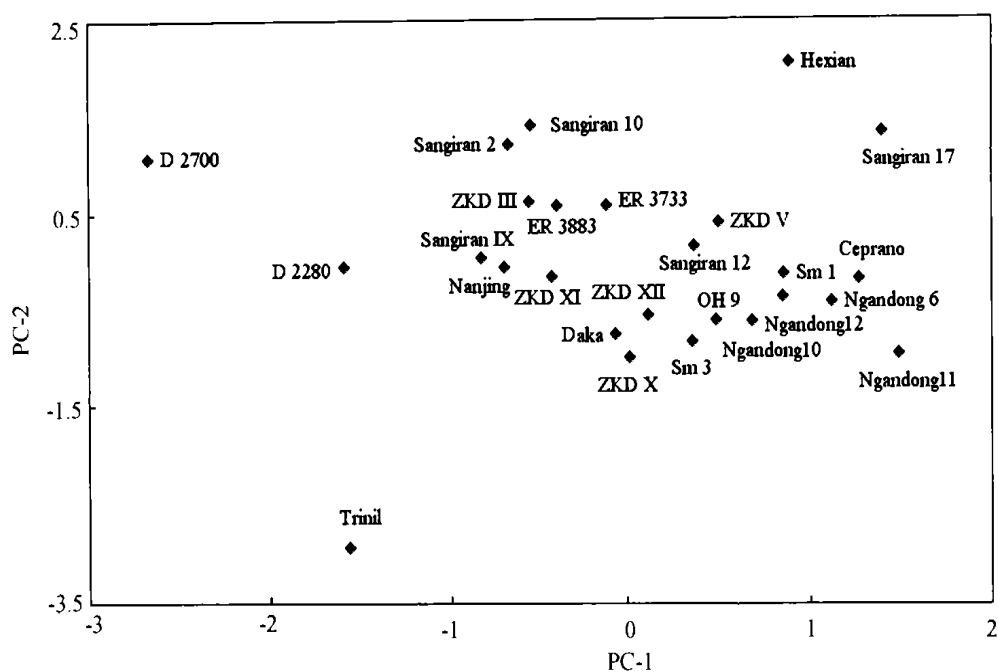


图 4 采用 5 项头骨测量数据进行的主成分分析-3
PCA-3 with five variables of cranial breadth, minimum frontal breadth,
biasterionic breadth, biauricular breadth and cranial capacity

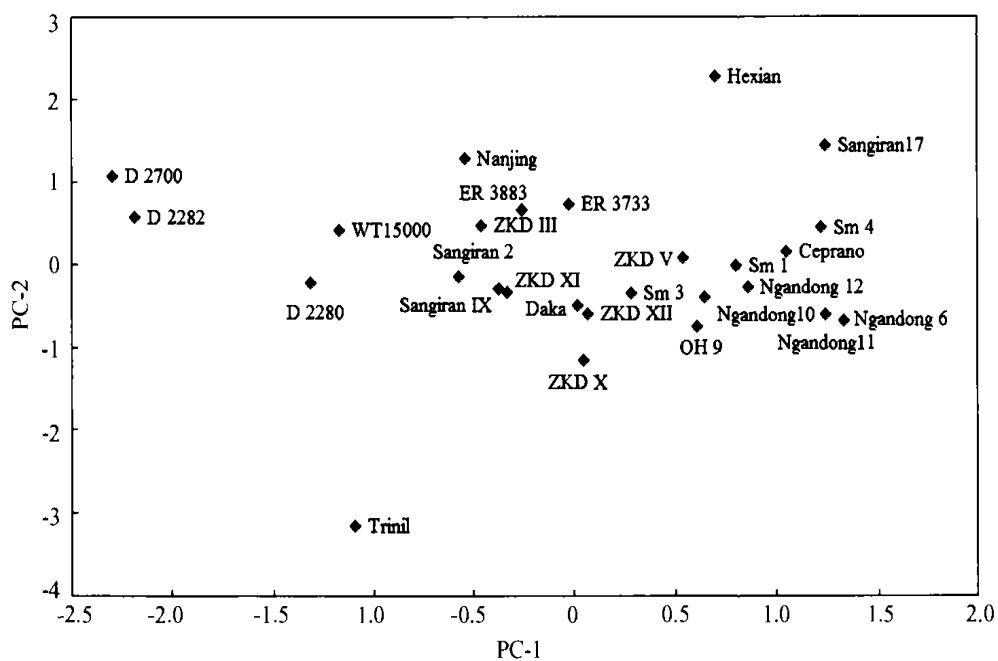


图 5 采用 5 项头骨测量数据进行的主成分分析-4
PCA-4 with five variables of cranial length, cranial breadth,
minimum frontal breadth, biasterionic breadth and cranial capacity

致按地区分布,分别居于第一主成分的左、中、右侧。其中印度尼西亚 Sangiran 地点的直立人的分布与周口店及南京直立人接近,和县直立人在这一坐标轴的分布靠近 Ngandong 及 Sambungmacan 标本。这些结果与以上分析基本一致。参加分析的 5 件非洲直立人标本 ER

3733、ER 3883、WT 15000、OH 9、Daka 分布在图 5 的中部,大致相当于中国直立人的分布范围。表 2 分析结果显示第一和第二主成分的累计贡献率达 91.0%,其中第一主成分的贡献率为 81.9%,说明第一主成分在解释各直立人颅骨差异及相互关系方面发挥主要作用。最小额宽和星点间宽在第一主成分占有最大的因子载荷,说明位于第一主成分坐标右侧的印度尼西亚直立人与中国直立人相比,具有相对宽的额部和枕部。和县直立人在这一特征表现上与印度尼西亚直立人接近。

2.5 主成分分析-5: 亚洲直立人对比

为进一步对比东亚地区直立人相互之间在颅骨测量特征方面的差异情况,本文对中国与印度尼西亚直立人头骨测量数据单独做了主成分分析。为了使这项分析包含尽可能多的标本,作者选择了头长、最小额宽、星点间宽、颅容量 4 项测量指标。表 2 罗列的主成分分析结果及图 6 展示的参加分析的 21 件中国和印度尼西亚直立人在第一和第二主成分坐标轴的分布较清楚地揭示了中国和印度尼西亚直立人在颅骨测量特征上的差异情况。在第一主成分轴方向,除和县以外的所有中国标本,包括周口店 2、3、5、10、11、12 及南京直立人都比较集中地分布在图 6 的左侧,Ngandong 和 Sambungmacan 标本及 Sangiran 17 则位于图 6 的右侧。Sangiran 2 和 Sangiran IX 与周口店直立人接近,偏离其它印度尼西亚直立人。两地直立人在第二主成分轴的分布与第一主成分相比较为集中,但仍呈现出一定的区域性差异,表现在 Sangiran 标本位于中国周口店及南京直立人的下方。本分析再次显示和县直立人颅骨测量特征与印度尼西亚直立人相似,而与周口店及南京直立人明显不同。在图 6 两个主成分坐标的位置均与印度尼西亚直立人靠近,而距周口店及南京直立人较远。表 2 罗列显示最小额宽和星点间宽在两个主成分均具有较大的因子载荷。其中星点间宽在第二主成分为负载荷。这一结果与前面进行的 4 项分析相同,说明周口店和南京直立人颅骨具有较窄的额部和枕部,相对较宽的颅骨中部。而印度尼西亚直立人的颅骨具有相对较宽的额部和枕部。

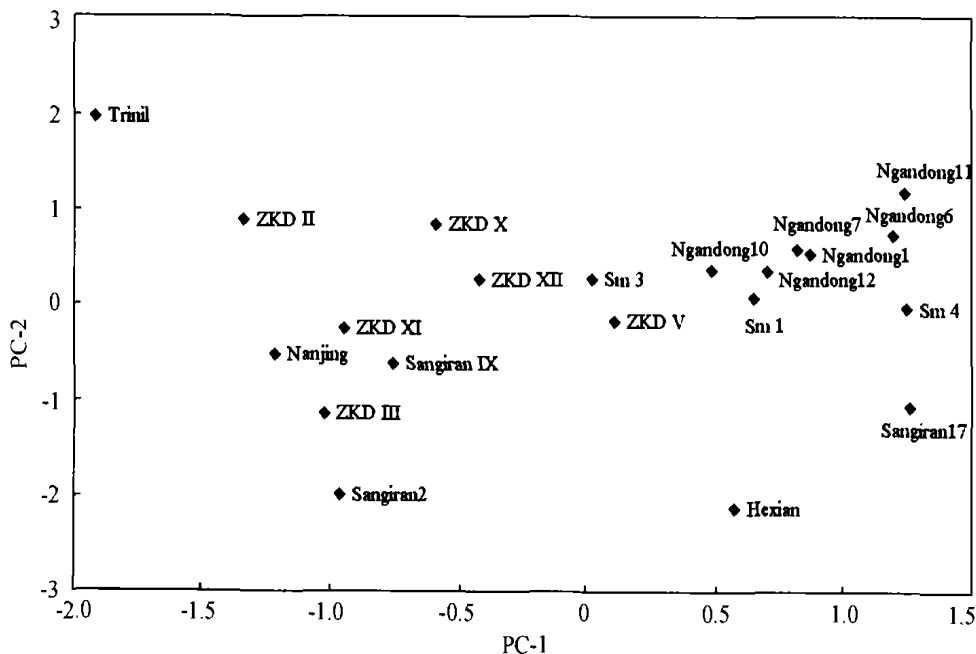


图 6 采用 4 项头骨测量数据进行的亚洲直立人主成分分析

PCA of Asian *Homo erectus* with four-variable of cranial length,
minimum frontal breadth, biasterionic breadth and cranial capacity

和县人头骨在这些特征的表现上与印度尼西亚直立人接近。

以上分析显示生活在中国、印度尼西亚、非洲等世界不同地区的直立人颅骨测量性特征具有不同的表现特点。这些差异的表现大体上与化石的地理分布一致,但也有个别标本例外。根据本文研究,这些直立人在颅骨测量特征上的主要差异表现在额部、枕部及颅中部的宽度。中国直立人(包括周口店和南京)颅骨额部和枕部较窄,颅中部相对较宽。与周口店直立人相比,印度尼西亚直立人则具有相对较宽的额部和枕部。和县直立人在上述颅骨测量特征的表现上与印度尼西亚直立人接近,而与周口店和南京直立人差别较大。非洲直立人在上述分析中分别呈现出与印度尼西亚和中国直立人接近的不同表现。为进一步深入分析颅骨不同部位宽度在直立人之间的差异情况,本文参照 Kidder 等人的研究^[22] 设计了两个指数(最小额宽/耳点间宽和星点间宽/耳点间宽),用来分析颅骨前部、中部和后部这三个部位的宽度在直立人的变异情况。通过这两个指数可以获得额部和枕部相对于代表颅骨中部宽度的耳点间宽大小尺寸的信息。表 3 罗列的各直立人这两项指数的分布情况显示周口店直立人两项指数及其平均值都小于印度尼西亚和非洲直立人。南京直立人的这两项指数与周口店直立人接近。和县直立人的指数明显大于周口店和南京直立人,而与印度尼西亚和非洲直立人接近。这两项指数分析结果与主成分分析的结果基本一致,说明周口店和南京直立人颅骨测量特征具有前额部和后枕部窄,中部宽的表现特点,而印度尼西亚和非洲直立人具有相对较宽的额部和枕部,使得颅骨的额部、枕部和颅中部彼此的宽度相互接近。在这一特征表现上,中国和县直立人呈现出与印度尼西亚和非洲直立人相似,而与其它中国直立人不同的特点。从图 7 展示的直立人标本的两项指数在散点图上的分布情况可以看出,周口店和南京直立人与印度尼西亚和非洲直立人分别集中分布在两个大的组群,和县标本落在印度尼西亚和非洲组群的范围。

表 3 代表颅骨额部和枕部相对于颅骨中部宽度的两个指数

The two indices indicating the relative breadth of the frontal and occipital to the middle vault

标本	中国		标本	印度尼西亚		标本	非洲及其它地点	
	MFB/AUB	ASB/AUB		MFB/AUB	ASB/AUB		MFB/AUB	ASB/AUB
ZKD III	0.578	0.830	S 2	0.626	0.931	ER 3733	0.689	0.939
ZKD X	0.605	0.755	S 4		0.993	ER 3883	0.667	0.917
ZKD XI	0.587	0.790	S IX	0.694	0.936	OH 9	0.714	0.879
ZKD XII	0.603	0.762	S 10	0.643	0.977	Daka	0.730	0.892
ZKD V	0.613	0.835	S 12	0.662	0.880	非洲平均	0.700	0.907
周口店平均	0.597	0.794	S 17	0.687	0.947			
			Trinil	0.675	0.730	D 2280	0.788	0.568
Nanjing	0.594	0.794	Ng 1	0.797	0.955	D 2700	0.874	0.555
Hexian	0.646	0.985	Ng 6	0.757	0.929	Ceprano	0.848	0.702
			Ng 7	0.731	0.872			
			Ng 10	0.705	0.846			
			Ng 11	0.757	0.858			
			Ng 12	0.731	0.894			
			Sm 1	0.704	0.876			
			Sm 3	0.737	0.861			
			印尼平均	0.708	0.899			

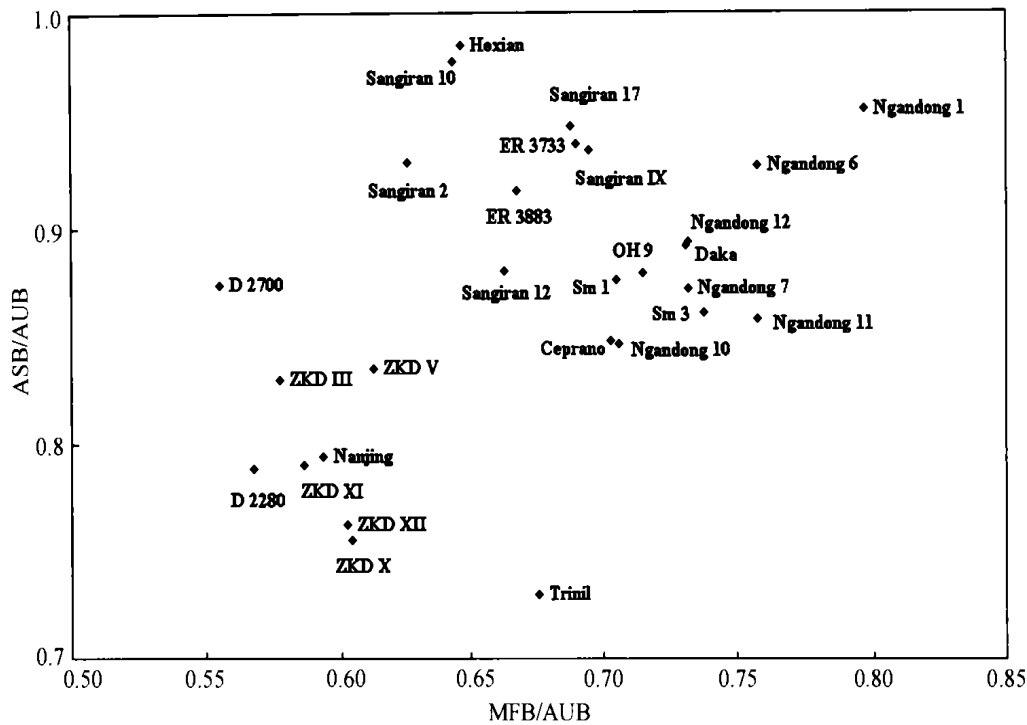


图 7 反映颅骨额部和枕部相对于颅骨中部宽度的两个指数的分布

The two indices indicating the relative breadth of the frontal and occipital to the middle vault

3 讨 论

根据已经发现的化石证据和新的年代测定结果,亚洲直立人的生存年代很可能早到距今 180 万年前。目前学术界倾向于认为直立人在非洲出现之后很快就开始向欧亚扩散,并逐渐占据东南亚、北亚大陆及西亚的广大区域。这种迅速的迁移和扩散提示这些来到亚洲的直立人经历了生存环境明显的转变,进而可能导致体质特征及行为模式方面明显的转变。因而,对亚洲直立人化石形态特征及其变异的对比研究将有助于探讨与直立人地区变异有关的问题。本文对世界范围内直立人头骨测量数据的统计分析发现亚洲大陆的周口店和南京直立人与生活在东南亚的印度尼西亚直立人具有不同的颅骨测量特征。中国标本以较窄的前额部和枕部,以及宽阔的颅骨中部为特点。而印度尼西亚标本的额部和枕部的宽度与颅骨中部的宽度相对较为接近。非洲直立人在这些颅骨测量特征的表现上与印度尼西亚直立人接近,呈现出相对宽阔的额部和枕部。中国的和县直立人在颅骨测量特征的表现上与印度尼西亚和非洲直立人接近,而与周口店和南京直立人明显不同。最近,Anton 等人对亚洲直立人颅骨性状的研究也得到了与本文结果同样的发现^[1,22]。结合近年学术界在直立人演化方面的研究与争论情况,作者试图就与此有关的一些问题进行分析与讨论。

3.1 直立人头骨测量特征的稳定

根据本文数据分析结果,参加分析的大多数非洲和亚洲直立人,(周口店和南京除外)具有相似的颅骨测量特征表现,即相对于颅骨最大宽度较为宽阔的额部和枕部。具有这样颅骨特征的标本包括所有东非直立人及除周口店和南京直立人以外的所有亚洲直立人。这些直立人的生存年代范围可能跨越从距今 180 万年一直到距今 10 万年以内。因而,这种较宽

阔额部和枕部颅骨特征从直立人最初出现就在非洲和亚洲的大多数直立人中存在,并一直持续到时代很晚的印尼 Ngandong 标本。这样的结果似可理解为在直立人生存的 100 多万期间里,这种代表颅骨横向尺寸比例关系的测量性特征在大多数直立人标本基本保持稳定。

3.2 周口店直立人颅骨的独特特征

20 世纪 80 年代中期以来,在有关亚洲和非洲直立人的关系的研究中,周口店直立人是否具有不同于非洲直立人的独有或衍生性形态特征一直是学术界关注及争论的问题。尽管有学者提出矢状脊、角圆枕等颅骨形态特征是局限于周口店直立人的自近裔特征^[15-17],但不断有研究指出一些被认为是局限于亚洲直立人的独有特征在上述非洲直立人头骨都有出现。存在于非洲直立人与中国直立人之间颅骨特征上的差别主要体现在特征的表现程度与方式的不同^[18-21]。对亚洲和非洲直立人在颅骨测量性特征上是否也具有不同的表现也同样存在不同的看法。Kramer^[23]认为两地的直立人在颅骨测量性特征的表现上是同质的(homogenous),不可能进一步区分为不同的地区类型。但近年一些新的研究发现周口店直立人颅骨测量特征具有不同于非洲和印度尼西亚直立人的表现方式^[1,22]。有鉴于此,本文在扩大样本量和测量项目的基础上,对这一问题做了进一步的研究。我们进行的数据分析结果显示周口店和南京直立人在颅骨测量特征的表现上确实呈现出不同于非洲和印度尼西亚直立人的特点。而除周口店和南京以外的所有非洲和印度尼西亚直立人都具有与此不同的颅骨测量特征表现。如果将多数直立人共有的这种颅骨测量特征作为支持直立人在其整个演化生存时期颅骨测量特征稳定的证据,那么导致出现在周口店直立人颅骨上的另一种测量性特征的原因确实是一个值得深入探讨的问题。Kidder 等人^[22]对直立人头骨测量数据进行的统计分析也发现了周口店直立人具有不同于非洲和印度尼西亚直立人的颅骨测量特征。他们认为这种差异说明周口店直立人颅骨具有独特的测量特征表现方式(unique metric pattern)。本文作者承认这一存在于周口店与非洲和印度尼西亚直立人之间的差异,但也意识到对这种差异是否能够代表整个颅骨测量特征方面的信息或是否可以将这种差别视为周口店直立人具有不同于非洲和印度尼西亚直立人的独特的颅骨测量特征需要做进一步的评估及更多细致深入的研究。

3.3 东亚直立人的地区变异与时代变化

在直立人发现以来的 100 余年里,传统的观点认为亚洲直立人化石特征具有连续一致的表现方式。呈现在这些化石上的形态变异主要是时代变化及脑量增加造成的。因此生存时代位于早期和晚期印度尼西亚直立人之间的周口店直立人在形态特征和演化关系上与这些印度尼西亚标本相比,应呈现出居于其中间位置的表现。因而多年来,周口店直立人形态特征一直被当作亚洲,甚至全球直立人的代表性特征。然而,近年来这样的观点不断受到了一些新的研究的质疑^[1-2,22]。如 Anton 对亚洲直立人变异情况进行的一系列研究发现,尽管印度尼西亚直立人的生存年代范围跨越了 100 多万年,但在早期和晚期印度尼西亚地点发现的直立人化石彼此之间在颅骨形态上的相似程度分别大于各自与时代位于其间的周口店标本的相似程度。而周口店直立人无论在颅骨非测量性,还是在颅骨测量性特征方面均呈现出不同于印度尼西亚直立人的特点^[1]。因此,Anton 提出东亚地区存在两个直立人的地理变体(geographic variants of *Homo erectus*)。本文对亚洲直立人颅骨测量数据的统计分析显示根据颅骨测量特征,东亚地区直立人在主成分坐标图上基本上按自然地理区域呈两大组群

分布。中国周口店及南京直立人构成一个组群,几乎全部的印度尼西亚直立人聚合在一起形成了另一组群。时代较早的印度尼西亚 Sangiran 直立人与时代晚的 Ngandong 和 Sambungmacan 标本在本文分析的颅骨测量特征表现上相同的特点,即与颅骨中部宽度相比相对较为宽阔的额部和枕部。这一特征表现完全不同于周口店直立人颅骨狭窄的额部与枕部,宽阔的颅中部的表现。因此,从本文数据分析结果看,亚洲直立人颅骨特征变异主要体现在地理区域变化上,而因时代变化导致的颅骨特征变异不如地理变异那样的明显。

3.4 头骨形态与测量特征的不一致

如前所述,呈现在非洲和印度尼西亚直立人颅骨上的测量特征在直立人出现以来的 100 多万年里似乎一直保持稳定。而根据本文及其它学者的研究^[1,22],周口店和南京直立人具有不同于非洲和印度尼西亚直立人的颅骨测量特征表现。这些发现似乎与有关学者对头骨非测量特征的研究结果^[19-21]相矛盾。如这些研究认为以周口店为代表的亚洲直立人并不存在不同于非洲直立人的独有或衍生性形态特征。而本文研究显示在全球范围内直立人的头骨测量特征表现并不完全遵循自然地理区域分布。周口店直立人确实具有一些不同于非洲和印度尼西亚直立人的颅骨测量特征表现,而和县直立人又呈现出与非洲和爪哇直立人相似的头骨测量特征。作者认为造成这一现象的原因可能确实反映了直立人颅骨形态与测量特征变异具有不同的表现特点。至少一部分直立人颅骨测量特征与非测量特征的变异之间似乎没有一致的表现方式。但另一方面,由于观测方法及项目选择的局限,也有可能我们对直立人颅骨特征的认识还不够全面。

3.5 中国直立人的变异

近 20 年来,在中国境内发现的直立人化石特征的变异情况引起了国内学术界越来越多的关注,有关学者对此开展了一系列研究^[24-25]。在这些工作中,和县直立人与周口店直立人在化石特征上的差别一直是研究的重点,而对于这些差别在中国直立人地区变异上意义也一直存在不同的看法。吴汝康等^[26]在对和县直立人化石的研究中指出和县人与周口店直立人形态上较为相似,但具有若干不同于周口店直立人的进步性状,如眶后缩窄较不明显、颅骨曲度较大、角圆枕较弱、矢状脊欠发达等。而在随后的研究中,董兴仁^[27]认为和县头骨与周口店标本有区别的特征中,有的特征具有进步性质,但有的特征则为原始性质。同时,董兴仁也指出和县人颅骨个别特征与爪哇人相似,其中包括枕骨很宽。但他提出仍宜将和县猿人与北京猿人视作同一类而区别于爪哇直立人类群。最近吴新智等^[24]对中国直立人变异情况进行的研究承认和县直立人与周口店直立人在颅骨特征上差异很明显。但同时指出周口店直立人与和县标本不同的一些特征却往往与南京直立人接近,在周口店与南京不同的特征中却又与和县的相近。因此,吴新智等提出不能将这些呈现在中国直立人化石上的差别作为论证中国境内直立人区域性差异的证据。上述这些研究说明国内学术界已经注意到和县直立人与周口店直立人在颅骨特征上的区别,但对于这些差别的具体表现及其意义则有不同的理解。

本文对世界范围内直立人颅骨测量数据的统计分析发现亚洲地区直立人颅骨测量特征分为两种类型,基本上按照印度尼西亚和亚洲大陆的地理区域分布。而印度尼西亚直立人在颅骨测量特征的表现上与非洲直立人一致,不同于周口店直立人。值得注意的和县直立人在这些颅骨测量特征的表现上与印度尼西亚和非洲直立人相似,而不同于与其地理分布接近的周口店和南京直立人。和县标本在测量特征上与周口店和南京直立人的差别明显超

过了非测量特征上的差别。作者认为本文揭示出的和县与周口店头骨尺寸比例关系的差异提示两地直立人之间的差异可能比以往认为的要大。

本文作者认为以我们目前掌握的证据和认识水平只能对造成中国与印尼直立人之间,以及中国直立人内部头骨特征上的差异的原因提供一些推测性的解释。近年学术界在直立人变异方面的研究显示:如果将分布在非洲、亚洲和欧洲的直立人作为一个整体看,直立人具有广泛的形态变异范围。据此,有学者将直立人划分为不同的种,而另有学者对此持反对态度^[1-2]。对于造成直立人特征变异的原因也有不同的解释。从目前的研究发现看,化石的年代及性别差异似乎不是导致直立人形态变异的主要因素^[1-2,22]。本文及其它一些学者的研究都发现周口店直立人具有不同于非洲和其它亚洲直立人的颅骨测量特征。通过与生存时代范围更大的印度尼西亚直立人的对比发现,周口店直立人呈现出的被一些学者称之为独有的测量特征与时代变化及性别差异似无明显的联系。Kidder 等认为对环境的适应或遗传漂变可能导致周口店直立人呈现出不同于直立人整体特征的表现。曾有研究指出颅骨形态与气候相关,在寒冷地区人类头骨趋向圆头型。在直立人阶段也具有这样的趋势^[28-29]。本文提及直立人很可能是在形成后迅速向欧亚大陆迁移,这种迅速的人群迁移和扩散完全有可能造成一个相对小的直立人群体进入新的生存环境。在这种情况下,对环境的适应的选择和遗传漂变的共同作用可能导致形态特征的改变。最近,有研究^[30]指出自人属出现以来,选择作用也许不是造成近 250 万年以来人类形态特征差异的主要因素,而遗传漂变极可能是导致人类多样性的主要原因。考虑到周口店颅骨特征集中出现在中国北方地区,地理隔离及遗传漂变是一种可能的解释。作者认为,在根据目前的研究和认识水平,环境适应和遗传漂变的共同作用是对解释这一现象的合适选择。作者注意到近年不断有学者提出直立人的复杂形态变异说明直立人也许仅仅是一个人为的概念,而并不是一个生物学上的实际存在^[31-32]。这些争论提示对于直立人变异更为准确深入的认识和合理的解释还需要今后更多的工作。

参考文献:

- [1] Anton S. Evolutionary significance of cranial variation in Asian *Homo erectus* [J]. *Am J Phys Anthropol*, 2002, 118:301—323.
- [2] Anton S. Natural history of *Homo erectus* [J]. *Yearbook of Physical Anthropology*, 2003, 46:126—170.
- [3] Swisher CC, Curtis GH, Jacob T *et al*. Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia [J]. *Science*, 1994, 263:1118—1121.
- [4] Loric R, Ciochon RL, Zaim Y *et al*. Early Pleistocene 40Ar/39Ar ages for Bapang formation hominins, central Java, Indonesia [J]. *PNAS*, 2001, 98:4866—4871.
- [5] Semah F, Saleki H, Falgueres C *et al*. Did early man reach Java during the Late Pliocene [J]? *J of Archaeol Sci*, 2000, 27:763—769.
- [6] Swisher CC, Rink WJ, Anto S *et al*. Latest *Homo erectus* of Java: Potential contemporaneity with *Homo sapiens* in Southeast Asia [J]. *Science*, 1996, 274:1870—1874.
- [7] Wood B, Richmond B. Human evolution and paleobiology [J]. *Journal of Anatomy*, 2000, 196:19—60.
- [8] Wood B. Taxonomy and evolution relationship of *Homo erectus* [J]. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 1994, 171:159—165.
- [9] Gabunia L, Vekua A, Lordkipanidze *et al*. The earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, Geology setting, and age [J]. *Science*, 2000, 288:1019—1026.
- [10] Vekua A, Lordkipanidze D, Rightmire P *et al*. A new skull of early *Homo* from Dmanisi, Georgia [J]. *Science*, 2002, 297:85—

- 89.
- [11] Ascenzi A, Biddittu I and Cassoli PF *et al.* A calvarium of late *Homo erectus* from Ceprano, Italy[J]. *J Hum Evol*, 1996, 31: 409—423
- [12] Aguirre E and Carbonell E. Early human expansions into Eurasia: the Atapuerca evidence[J]. *Quat Interna*, 2001, 75:11—18.
- [13] Asfaw B, Gilbert WH, Beyene Y *et al.* Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia[J]. *Nature*, 2002, 416: 317—320.
- [14] 吴汝康, 李星学(主编). 南京直立人[M]. 南京:江苏科学技术出版社,2002,1—316.
- [15] Wood B. The origin of *Homo erectus*[J]. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 1984, 69:99—111.
- [16] Andrews P. An alternative interpretation of the characters used to define *Homo erectus* [J]. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 1984, 69:167—175.
- [17] Stringer C. The definition of *Homo erectus* and the existence of the species in Africa and Europe[J]. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 1984, 69:131—143.
- [18] Brauer G. How different are Asian and African *Homo erectus*[J]? *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 1994, 171:301—318.
- [19] Brauer G, Mbua E. *Homo erectus* features used in cladistics and their variability in Asian and African hominids[J]. *J Hum Evol*, 1992, 22:79—108.
- [20] Rightmire P. Evidence from facial morphology for similarity of Asian and African representatives of *Homo erectus*[J]. *Am J Phys Anthropol*, 1998, 106:61—85.
- [21] 刘武, Emma Mbua, 吴秀杰. 非洲和中国直立人某些颅骨特征的比较 — 中国与非洲人类头骨特征对比之一[J]. *人类学学报*, 2002, 21(4): 255—267.
- [22] Kidder JH and Durband AC. A re-evaluation of the metric diversity within *Homo erectus*[J]. *J Hum Evol*, 2004, 46:297—313.
- [23] Kramer A. Human taxonomic diversity in the Pleistocene: does *Homo erectus* represent multiple hominid species? [J] *Am J Phys Anthropol*, 1993, 91:161—171.
- [24] 吴新智, 尚虹. 中国直立人变异的初步研究[J]. *第四纪研究*, 2002, 22(1):20—27.
- [25] 张银运, 刘武. 南京汤山直立人头骨的复原和更新世中期直立人的地理变异[J]. *地学前缘*, 2002, 9:119—123.
- [26] 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, 1:2—13.
- [27] 董兴仁. 中国的直立人[A]. 见:吴汝康 吴新智 张森水编. 中国远古人类. 北京:科学出版社, 1989, 9—23.
- [28] Beals KL. Head form and climatic stress[J]. *Am J Phys Anthropol*, 1972, 37:85—92.
- [29] Beals KL, Smith CL and Dodd SM. Climate and the evolution of brachycephalization[J]. *Am J Phys Anthropol*, 1983, 62:425—437.
- [30] Ackermann RR. and Cheverud JM. Detecting genetic drift versus selection in human evolution[J]. *PNAS*, 2004, 101: 17946—17951.
- [31] Potts R, Behrensmeier A and Deino *et al.* Small mid-Pleistocene hominin associated with east African Acheulean technology[J]. *Science*, 2004, 305:75—78.
- [32] Schwartz J. Getting to know *Homo erectus*[J]. *Science*, 2004, 305:53—54.

The Cranial Metric Diversity of Chinese *Homo erectus*

LIU Wu¹, ZHANG Yin-yun¹

(1. Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044)

Abstract: For the past decade, the morphological variations of Asian *Homo erectus*, and their significance in the origin and evolution of *Homo erectus* in Asia have attracted great attentions in the paleoanthropological research around the world. Some colleagues have suggested that both the

morphological and metric cranial features of Zhoukoudian *Homo erectus* possess different patterns from the African and other Asian specimens assigned to *Homo erectus*. Some researchers even doubt the traditional opinion that the cranial features of Zhoukoudian specimens be regarded as the typical morphological pattern of the *Homo erectus* around the world. To further explore this problem, multivariate analyses were used to the cranial metric data of 33 *Homo erectus* specimens found in Africa and Eurasia. Our results indicate that the mainland Asian *Homo erectus* of Zhoukoudian and Nanjing exhibits unique cranial metric pattern not shared by African and Indonesian *Homo erectus*. Zhoukoudian and Nanjing specimens are characterized by a wide midvault and relatively narrow frontal and occipital bones, while the crania of Indonesian and African *Homo erectus* have relatively broad frontal and occipital dimensions compared to their midvaults. Our analysis also reveals that the *Homo erectus* cranium found in Hexian of China resembles Indonesian and African specimens in metric pattern, and obviously differs from those of Zhoukoudian and Nanjing. Based on these findings, a series of problems including the evolution of *Homo erectus* cranial metric features, the characteristics of Zhoukoudian *Homo erectus* crania, and the temporal and regional variations of Asian *Homo erectus* are discussed.

Key words: *Homo erectus*; Human evolution; Cranial metric features; China; Indonesia; Africa

消息与动态

2004年10月,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所南水北调文物考古队在丹江水库淹没区开展了第二次旧石器、古人类与古脊椎动物化石调查。这次工作是1994年调查工作的补充和延伸。1994年冬,中国科学院古脊椎动物与古人类研究所受长江水利委员会的委托,成立南水北调文物考古队,在南水北调中线工程丹江水库淹没区开始进行有关旧石器、古人类和古脊椎动物化石的调查。调查区域包括湖北郧西县、郧县、丹江口市、十堰市、河南淅川县,第一次工作发现旧石器地点51处、脊椎动物化石地点12处;采集了603件石制品和一批脊椎动物化石材料。2004年度的工作新发现了35处旧石器遗址和2处脊椎动物化石地点;从地层中或露头处发现346件石制品和一些脊椎动物化石材料。

两次调查工作在丹江口水利工程淹没区共发现旧石器地点86处(其中,7处伴有脊椎动物化石)和14处脊椎动物化石地点;采集了949件石制品和一批脊椎动物化石材料。在86处旧石器地点中,属旧石器时代早期的有31处,属中期的有50处,属晚期的有5处;石制品数量较多,类型丰富,包括石核、石片、石球、石锤、尖状器、砍砸器、刮削器和手斧等。在21处脊椎动物化石地点(包括旧石器地点中含脊椎动物化石的地点)中,白垩纪爬行动物化石地点3个,老第三纪哺乳动物化石地点6个,新第三纪哺乳动物化石地点3个,第四纪哺乳动物化石地点9个。化石种类也很丰富,有恐龙蛋、原沙可兽(或沙可兽)、菱白齿兽、梳趾鼠、晓鼠、社鼠、鼠兔、兔、上新五褶兔、原始鼠、猴、东方剑齿象、犀牛、猪、羊及多种鹿类等。

(冯兴无)