

## 元谋古猿下颌臼齿三维立体特征

刘武<sup>1</sup>, 郑良<sup>2</sup>, Alan Walker<sup>3</sup>

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044;

2. 云南省文物考古研究所, 昆明 650118; 3. The Pennsylvania State University, USA)

**摘要:** 采用欧氏距离矩阵分析(EDMA)方法对72枚元谋古猿及作为对比样本的10枚禄丰古猿、现生大猿类和人类下颌臼齿齿冠13个测量标志点三维测量数据的统计分析显示:元谋古猿在下颌臼齿齿冠三维形态测量特征上与禄丰古猿最为接近。与现生大猿类及人类相比,元谋古猿和禄丰古猿均与人类之间呈现出非常显著的差异,而与猿类较为接近。它们两者及现生大猿类均与人类之间具有许多共同的差异表现特点。元谋古猿在下颌臼齿三维测量特征方面与三种现生大猿类各自之间的差别表现相似。其中,元谋古猿与猩猩之间在牙齿形态特征上似乎更为接近。但目前对这些特征相似或差异的含义尚难以确定。

**关键词:** 元谋古猿; 禄丰古猿; 形态测量; 三维分析; 欧氏距离矩阵分析(EDMA)

**中图法分类号:** Q981.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3193(2001)03-0163-15

## 1 前言

在中国云南的开远、禄丰、元谋和保山4处中新世古猿化石地点中,以在禄丰和元谋发现的古猿化石数量最为丰富。禄丰古猿化石自1975年发现以来,许多中外学者参与了对这批化石的研究。然而,到目前为止,学术界对禄丰古猿与在世界各地发现的其它中新世古猿的之间的相互关系及其在演化上的系统地位尚未取得一致的意见。吴汝康等认为禄丰古猿化石与在土耳其和巴基斯坦发现的西瓦古猿化石之间存在一系列明显的形态差异,因而提出将在中国禄丰发现的古猿化石定为一新属的同名种,即禄丰古猿属同名种(*Lufengpithecus lufengensis*)。吴汝康等进一步提出禄丰古猿与西瓦古猿之间的很多相似之处也是与猩猩相似的,而与后者的不同之处却与非洲大猿和人科成员相似。因而,西瓦古猿可能是猩猩的祖先,而禄丰古猿则可能是非洲大猿和人科成员的共同祖先<sup>[1-2]</sup>。对此,许多国外学者持不同的意见。Pilbeam和Andrews等认为禄丰古猿在演化分类上的系统地位还不是很清楚<sup>[3-4]</sup>。另有学者提出禄丰古猿与猩猩关系密切,有代表猩猩的祖先类型的可能性<sup>[5-7]</sup>。元谋古猿化石自1986年发现以来,经过数次发掘和历年的收集,到目前为止已发现了包括头骨、上颌骨、下颌骨及单个牙齿在内的一大批化石标本。在过去的10余年里,有关学者根据对元谋古猿颌骨、上下颌骨及牙齿特征的描述和对比,提出了元谋古猿在骨骼和牙齿特征上的表现特点及分类地位的看法<sup>[8-10]</sup>。但迄今为止,学术界对元谋古猿化石的研究无论在深度、广度

收稿日期: 2001-02-12; 定稿日期: 2001-04-16

基金项目: 中国科学院留学基金, 国家“九五”攀登专项(95-专-01)及国家自然科学基金(49972011)资助

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

方面都还远远不够,研究手段也比较局限。许多涉及古猿化石特征、变异程度、与其它中新世古猿的关系、元谋古猿在演化上的系统地位及在早期人科起源研究上的作用等关键问题尚未得到阐明。所以,对元谋古猿化石的进一步深入研究无论对于揭示元谋古猿与禄丰古猿在化石形态及演化上的相互关系,还是对于探讨东亚地区中新世古猿在整个人猿超科系统演化上的作用都是非常重要的。

近年来,采用欧氏距离矩阵分析(Euclidean Distance Matrix Analysis-EDMA)对化石特征,尤其是牙齿特征,进行两维及三维形态测量的研究在古人类研究领域逐渐得到了应用并显示出了其独特的优越性<sup>[11-14]</sup>。本文作者也曾采用这种方法对元谋古猿下颌臼齿冠近中切面两维测量特征进行过研究<sup>[10]</sup>。本文将在上述对元谋古猿下颌臼齿进行两维形态测量研究的基础上,采用三维形态测量和 EDMA 统计分析方法就元谋古猿与禄丰古猿、现生大猿类及人类在下颌臼齿形态特征的差异及其在演化上的意义进行探讨。

## 2 材料与方法

### 2.1 材料

用于本文研究的元谋古猿牙齿为现收藏于云南省文物考古研究所的历年在元谋发现的古猿下颌臼齿 90 枚。作者从中选取了保存状态良好,未有破损与磨损的 72 枚牙齿。禄丰古猿牙齿共 10 枚。其中 6 枚为保存于云南省文物考古研究所的古猿牙齿,4 枚为保存于哈佛大学 Peabody 博物馆的牙齿模型。其它对比标本包括保存于史密森研究院自然历史博物馆、Cleveland Museum of Natural History、Filed Museum of Natural History 的黑猩猩、大猩猩、猩猩和人类的下颌臼齿。表 1 罗列了本文所用标本情况。

### 2.2 EDM 方法简介

欧氏距离矩阵分析(Euclidean Distance Matrix Analysis-EDMA)是一种对比分析两个生物样品测量标志点之间差异的统计方法。这种方法可以分析具有  $K$  个测量标志点, $D$ ( $D=2$  或  $3$ ) 维空间的两个样本之间的差异<sup>[11-12,15-16]</sup>。一个由  $K$  个测量标志点, $D$  维空间代表的生物样本的形态测量特征信息可以用  $K \times K$  坐标矩阵来表示。这个矩阵包含了所有标志点之间的相互距离,被称为欧氏距离矩阵(Euclidean Distance Matrix)。由一个样本群体欧氏距离矩阵可以计算出反映这个样本平均信息的平均形状矩阵(average form matrices)。由于矩阵内对角线上下侧的对应元素相等,所以一个由  $K$  个测量标志点构成的样本应该由一个数量为  $K(K-1)/2$  欧氏距离空间组成。分别代表两个样本群体的两个平均形状矩阵内对应的标志点距离之比就构成了形状差异矩阵(Form Difference Matrix FDM)。如果这一比值等于 1,说明这两个样本在这一对标志点距离上没有差别。反之,则表明两者之间在这一距离上存在差异。如果整个形状差异矩阵的元素都等于 1,则说明这两个样本在形态上没有差异。在此基础上,Lele 等进一步提出了在两个样本方差不齐的情况的改进计算方法<sup>[17]</sup>。根据这一方法,在分别计算出两个样本平均形状矩阵的基础上,在每一矩阵内各

表 1 本文所用标本情况  
Specimens used in present study

	M1	M2	M3	合计
元谋古猿	15	29	18	72
禄丰古猿	3	4	3	10
黑猩猩	25	18	4	47
人猩猩	13	22	4	39
猩猩	15	19	12	46
人类	11	13	6	30

选出一个“测量因子 (scaling factor)”，一般可以选取矩阵平均值作为“测量因子”。用这个“测量因子”与矩阵内的每一元素相除，使得矩阵标准化，进而得到平均形态矩阵 (mean shape matrices)。将两个样本的平均形态矩阵内的对应元素相减就获得了描述两个样本之间差异的形态差异矩阵 (shape difference matrix)。这一矩阵内的元素的绝对值越小，说明两个对比标志点距离之间的差异也越小。当两个标志点距离的差异为零时，则表明两者之间没有差异。这一矩阵内的最小值或最大值  $Z = \min(S_1 - S_2)$  或  $Z = \max(S_1 - S_2)$  可被用于进行计算结果的差异检验。对比不同样本之间 Z 值可以获得各样本彼此之间关系的信息。在此基础上进行多次重复计算 (一般采用 100 次) 可以得到反映形态差异矩阵内每一标志点距离变异范围的 90% 可信区间。如果某一标志点距离的 90% 可信区间内包含 0，则接受零假设，即两个被检验的样本在这一标志点距离上没有差异。否则，则拒绝零假设，说明两个样本在这一标志点距离上存在显著性差异。

2.3 三维测量

Ungar 等在对在肯尼亚 Lukeino 发现的距今 600 万年前的古猿下颌第一臼齿进行三维测量研究时选择了 5 个齿尖 (cusp tips) 及 6 个齿隙 (intercusp fissure termini) 共 11 个测量标志点<sup>[13]</sup>。由于 Lukeino 的古猿下颌臼齿齿冠尚未完全形成，所以 Ungar 等未能采用齿冠颈部的标志点 (cervical landmarks)。本文研究在采用 Ungar 使用的 11 个测量标志点的基础上，进一步设计了 4 个齿冠颈部标志点。这 4 个标志点分别位于齿冠近中面、远中面、舌面及颊面齿冠和齿根交界处的中央。由于除元谋和禄丰样本为单个牙齿外，本文多数对比样本的臼齿尚附连在下颌骨上，近中面和远中面齿冠颈部的标志点无法测量。所以，本文最终只使用了齿冠舌面和颊面两个齿冠颈部的标志点。加上 Ungar 等采用的 11 个标志点，本文共使用了 13 个测量标志点。图 1 显示了用于本文的 11 个齿冠咬合面测量标志点。

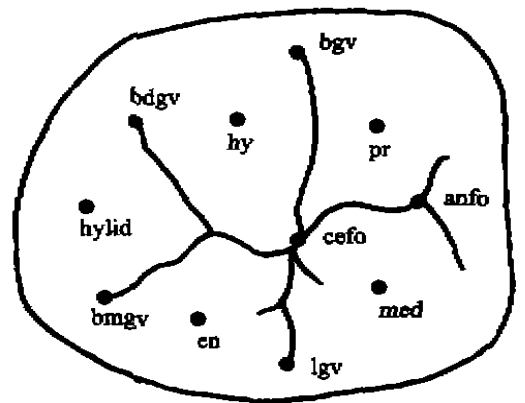


图 1 齿冠咬合面测量标志点  
Occlusal landmarks

后尖	med	远中颊侧沟	bdgv
内尖	en	近中颊侧沟	bmgv
次小尖	hylid	颊侧沟	bgv
次尖	hy	中央凹	cefo
原尖	pr	舌侧齿颈点	lcer
前凹	anfo	颊侧齿颈点	bcer
舌侧沟	lgv		

以后尖、内尖和原尖为测量标准平面，后尖为坐标原点，使用 Immersion Human Interface Corporation 的三维坐标测量系统 (MicroScribe-3D system) 对每枚臼齿的 13 个标志点各进行三次测量，取其平均值为该标志点的三维测量数据。使用 Tim Cole 编写的 EDMA 计算程序 Shape Version 1.0 对各样本数据进行统计分析。显著性水平为 0.1。

## 3 结 果

为了确定 M1 M2 M3 三个下颌白齿在元谋及本研究其它各组样本相互之间的差别程度,本文首先将各组样本的下白齿三维测量数据按 M1 M2 M3 分组分别进行了 EDMA 分析。禄丰标本由于例数过少而未做此项分析。从表 2 的结果看,除在元谋-黑猩猩对比组外,下第二白齿较下第一和第三白齿在各对比组之间都具有较多的形态差异。但基于总体对比各样本之间差别的目的,在本文以下的分析中,均采用 M1 M2 M3 合并数据的方式。

表 2 各样本组之间单个下白齿 DEMA 分析具有显著性差异的例数  
The number of significant differences in EDMA analyses of M1 M2 M3 separately

	元谋-猩猩	元谋-黑猩猩	元谋-大猩猩	元谋-人类	猩猩-人类	黑猩猩-人类	大猩猩-人类
M1	14	24	28	47	42	48	45
M2	23	23	35	63	49	51	50
M3	17	20	15	40	38	36	26

表 3 列出了对元谋古猿和禄丰古猿下颌白齿三维测量数据进行 EDMA 对比分析,在 13 个标志点共 78 组距离中具有显著性差异的 5 个标志点距离的 90% 可信区间。

表 3 元谋古猿和禄丰古猿下颌白齿三维测量数据 EDMA 分析  
具有显著性差异的标志点距离的 90% 可信区间  
The landmark distances with significant differences and their 90%  
confidence intervals between Yuanmon and Lufeng

距离	下限	平均值	上限	解 释
med-leer	0.001	0.097	0.196	元谋 > 禄丰
med-cefo	-0.190	-0.092	-0.002	禄丰 > 元谋
pr-bmgv	-0.113	-0.063	-0.016	禄丰 > 元谋
anfo-cefo	-0.158	-0.095	-0.039	禄丰 > 元谋
lgs-cefo	-0.086	-0.050	-0.010	禄丰 > 元谋
其余 73 组距离				元谋与禄丰之间差别不显著

从表 3 的结果看,元谋古猿与禄丰古猿在下颌白齿三维形态特征上非常相似。在由 13 个标志点构成的 78 组距离中,只有 5 组标志点距离在两个样本之间具有显著性的差异。这些差异主要存在于齿尖与齿隙标志点之间。其中除后尖-舌侧齿颈点距离元谋大于禄丰外,另外 4 组距离均为禄丰大于元谋。从图 2、图 3 及图 4 分别显示的元谋古猿、禄丰古猿及各对比样本下颌白齿齿尖、齿隙及齿颈标志点三维数据的分布也可以看出元谋古猿与禄丰古猿在下颌白齿三维特征上极为相似。

表 4 列出了元谋古猿和禄丰古猿下颌白齿三维测量数据分别与猩猩相同数据进行 EDMA 分析具有显著性差异的标志点距离的 90% 可信区间。从表 4 的结果看,元谋古猿与猩猩之间在下颌白齿三维测量特征差异表现上的主要特点是两者之间的主要差异存在于齿尖与齿隙及齿尖与齿颈标志点相互距离之间。而齿尖与齿尖标志点距离相互之间具有的显著性差异较少。在元谋大于猩猩的标志点距离中,以齿尖-齿隙标志点距离占绝大多数。在

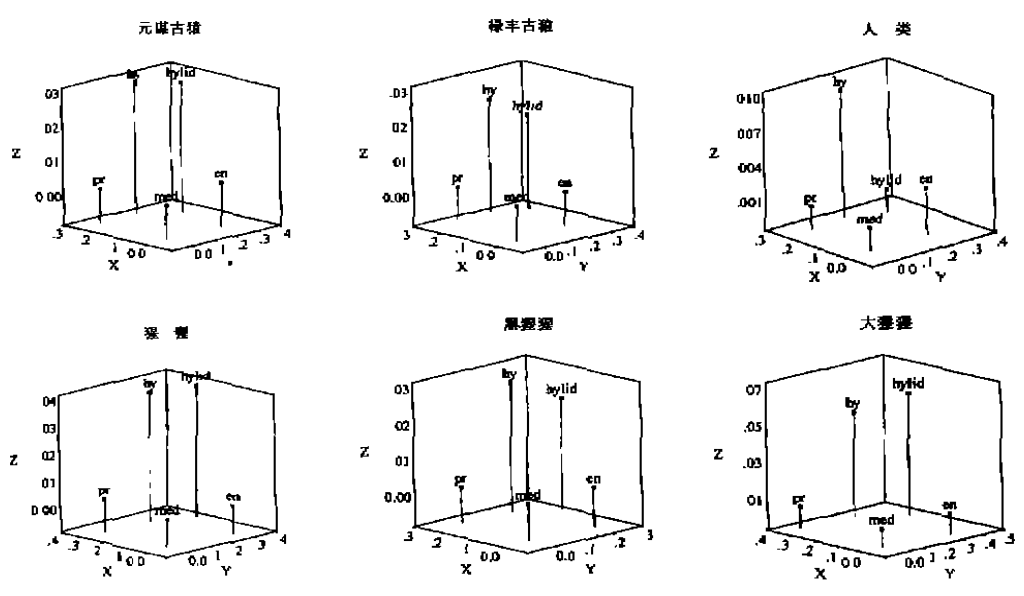


图 2 齿尖数据的三维坐标分布  
Three dimensional distributions of cusp landmarks

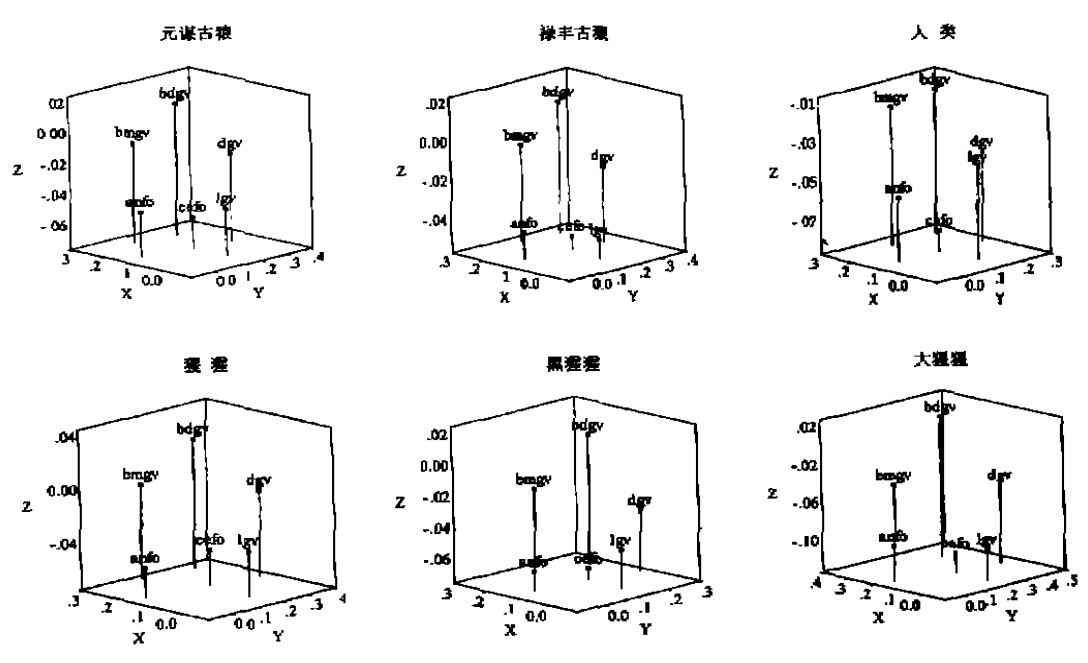


图 3 齿沟隙点三维数据的分布  
Three dimensional distributions of intersusp fissure termini landmarks

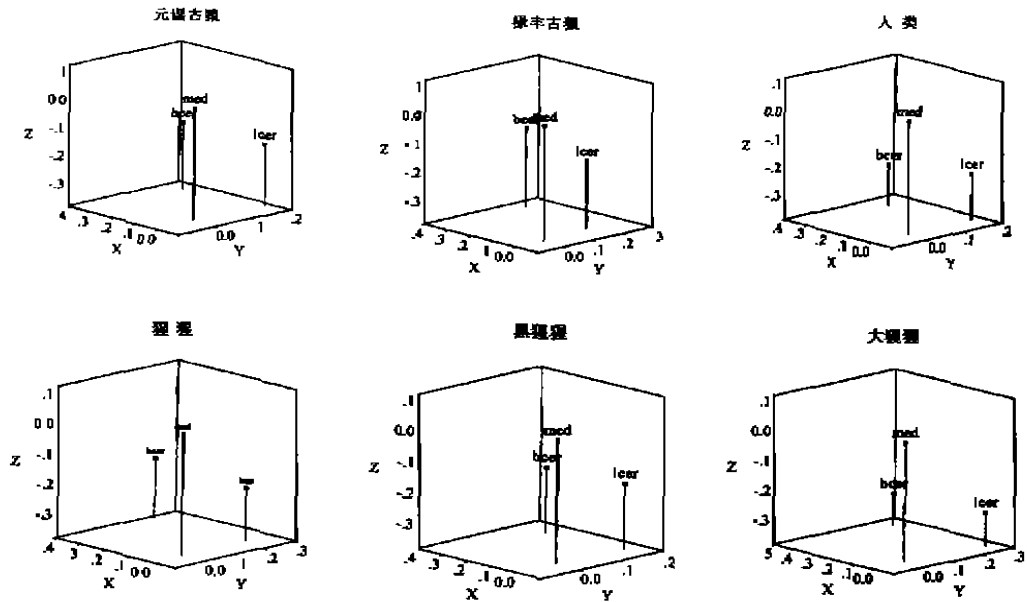


图 4 齿颈点三维数据的分布(以下后尖(med)为标准平面)

Three dimensional distributions of cervical landmarks

元谋小于猩猩的标志点距离中,齿尖-齿颈和齿隙-齿颈标志点距离占有相当大的比例,而这些与齿颈点有关的距离在元谋大于猩猩的标志点距离中未有出现。这一结果表明与猩猩相比,元谋古猿下颌臼齿齿冠较低。禄丰古猿与猩猩下颌臼齿相比,也呈现出相似的特点,即猩猩较禄丰古猿具有较高的齿冠。本文所做的元谋和禄丰古猿分别与黑猩猩及人类的比较结果同样揭示出类似的趋势。这些对比结果进一步表明较低的齿冠是元谋古猿和禄丰古猿下颌臼齿的一个共同特点。图 4 显示:在本文研究的标本中,元谋古猿和禄丰古猿下颌臼齿齿冠最低,猩猩和黑猩猩齿冠高于元谋和禄丰古猿,而人类和大猩猩齿冠最高。

由于篇幅所限,本文难以展示全部各组之间 EDMA 分析的详细结果。作者将这些结果简单总结归纳于表 5。

表 5 左侧第一列数据为元谋古猿下颌臼齿三维测量数据分别与禄丰古猿、现生猿类及人类下颌臼齿三维测量数据进行 EDMA 分析在 78 组距离中呈现出显著性差异的数量。右侧各列则分别罗列了除元谋以外的各样本组相互之间进行 EDMA 对比分析具有显著性差异的数量、在元谋与相同样本对比时所共有的显著性差异标志点距离的数量及比例。其中分母数字为各样本组相互之间进行 EDMA 对比分析具有显著性差异的数量,分子则为元谋与相应样本对比时呈现出的共有标志点距离的数量。两者之比即构成了共有的差异标志点的比例。

从以上数据分析结果看,元谋古猿和禄丰古猿在下颌臼齿三维测量特征方面与现生大猿类及人类相比,具有以下特点。

#### (1) 元谋-禄丰古猿下颌臼齿的相似性

从以上 EDMA 分析结果看,在参加本文分析的各样本组中,元谋古猿与禄丰古猿之间在下颌臼齿三维形态特征上最为相似。这种相似性表现在以下方面:

表 4 元谋古猿和禄丰古猿下颌臼齿三维测量数据分别与猩猩对应数据 EDMA 分析具有显著性差异的标志点距离的 90% 可信区间

The landmark distances with significant differences and their 90% confidence intervals between Yuanmou and orangutans and between *Lufengpithecus* and orangutans

元谋 - 猩猩					禄丰 - 猩猩						
距离	下限	平均值	上限	解释	距离	下限	平均值	上限	解释		
med-en	0.013	0.046	0.078	元谋 > 猩猩	med-lgv	0.007	0.093	0.207	禄丰 > 猩猩		
med-lgv	0.061	0.088	0.114		hy-anfo	0.013	0.066	0.129			
hylid-hdgv	0.022	0.045	0.066		hy-cefo	0.026	0.108	0.182			
hylid-bmgv	0.005	0.036	0.065		pr-cefo	0.013	0.089	0.173			
hylid-cefo	0.016	0.048	0.082		anfo-lgv	0.017	0.082	0.164			
hy-dgv	0.012	0.050	0.078		anfo-bmgv	0.008	0.057	0.104			
hylid-hy	0.009	0.035	0.054		anfo-cefo	0.017	0.070	0.131			
hy-hmgv	0.011	0.027	0.049		bmgv-cefo	0.017	0.088	0.163			
hy-cefo	0.070	0.105	0.135								
pr-lgv	0.001	0.039	0.066								
anfo-lgv	0.019	0.048	0.071								
dgv-bdgv	0.008	0.040	0.072								
bdgv-cefo	0.041	0.069	0.095								
bmgv-cefo	0.033	0.071	0.097								
en-hylid	-0.120	-0.086	-0.050		元谋 < 猩猩	hy-beer	0.238	-0.135		-0.015	禄丰 < 猩猩
en-dgv	-0.092	-0.068	-0.034			pr-beer	0.201	-0.095		-0.005	
hylid-lgv	-0.106	-0.069	-0.031			lgv-dgv	0.124	-0.073		-0.020	
hylid-leer	-0.094	-0.054	-0.006			lgv-leer	0.227	-0.152		-0.070	
hy-beer	-0.080	-0.042	-0.003			bmgv-beer	0.221	-0.137		-0.022	
pr-bmgv	-0.045	-0.026	-0.008			cefo-leer	0.211	-0.128		-0.041	
pr-beer	-0.104	-0.067	-0.029								
anfo-cefo	-0.052	-0.025	-0.001								
anfo-beer	-0.095	-0.046	-0.005								
lgv-dgv	-0.118	-0.091	-0.058								
lgv-cefo	-0.085	-0.056	-0.028								
lgv-leer	-0.111	-0.074	-0.043								
dgv-leer	-0.113	-0.089	-0.062								
bdgv-beer	-0.087	-0.047	-0.013								
bmgv-beer	-0.108	-0.068	-0.037								
cefo-leer	-0.103	-0.070	-0.031								

表 5 元谋古猿与各对比样本之间 EDMA 分析的结果

The Summary of EDMA results

	元谋	禄丰	猩猩	黑猩猩	大猩猩	人类
禄丰	5					
猩猩	30	11/14 = 78.6%		18/32 = 56.2%	21/42 = 50.0%	54/57 = 94.7%
黑猩猩	32	12/15 = 80.0%	19/32 = 59.4%		14/31 = 45.2%	50/56 = 89.3%
大猩猩	37	19/25 = 76.0%	29/42 = 69.1%	22/31 = 71.0%		49/55 = 89.1%
人类	66	44/46 = 95.7%	54/57 = 94.7%	50/56 = 89.3%	49/55 = 89.1%	

1) 与其它各样本组相比,元谋与禄丰之间具有的显著性差异数量最少。如前所述,在由 13 个三维测量标志点构成的 78 组距离中,只有 5 组距离在元谋与禄丰之间呈现出显著性的差异。而元谋与猩猩、黑猩猩、大猩猩及人类之间所具有显著性差异数量分别为 30、32、37、66。禄丰与这些对比样本之间的差异分别为 14、15、25 和 46。

2) 从表 5 可以看出,元谋和禄丰分别与同一样本对比,多数禄丰与这一样本之间的差异同样也是元谋与同一样本之间的差异。两者之间的相似比例范围在 76.0%—95.7%。

3) 从表 5 同样可以看出,与三种现生大猿类相比,元谋与它们彼此各自之间的差异在禄丰与同一样本之间呈现出高比例的一致性。如禄丰分别与猩猩、黑猩猩及大猩猩之间相比,与元谋与这些样本之间的共有的差别比例分别为 78.6%、80.0% 和 76.0%。值得指出的是,与人类相比,无论元谋和禄丰,还是各现生大猿类,均呈现出较为相似比例的明显差异。关于这一点,将在下面讨论。

4) 与现生大猿类及人类相比,元谋古猿和禄丰古猿下颌臼齿均以较低的齿冠为特点。

(2) 元谋古猿及禄丰古猿下颌臼齿形态与猿类相似,而与人类差别较大

分别与人类及现生大猿类下颌臼齿相比,元谋古猿和禄丰古猿均与人类之间呈现出非常显著的差异,而与猿类则较为接近。在所对比的 78 组标志点距离中,元谋和禄丰与人类之间所具有的显著性差异数量分别为 66 和 46。而元谋与猩猩、黑猩猩及大猩猩之间所具有的显著性差异数分别为 30、32 和 37。禄丰与这些大猿类之间所具有的显著性差异数分别为 14、15 和 25。从另一个角度看,元谋和禄丰与人类之间的差异与猩猩、黑猩猩及大猩猩和人类之间的差异也非常相似。这三种大猿类与人类之间所具有的显著性差异数量分别为 57、56 和 55,与元谋和禄丰与人类之间的差异数量接近。在禄丰古猿、猩猩、黑猩猩及大猩猩各自与人类之间的差异中,有 89.1%—95.7% 的差异是与元谋古猿与人类之间的差异一致的。图 2—图 4 直观地展示了人类与现生大猿类在下颌臼齿三维特征上的主要差异特点及元谋古猿和禄丰古猿在这些差异的表现上与猿类的明显相似性。从这三张图可以发现:人类与猿类在下颌臼齿三维特征上的主要差异是:(1)在人类下颌臼齿的五个齿尖中,次尖最高,其余四个齿尖(后尖、内尖、次小尖及原尖)的高度比较接近。现生大猿类(猩猩、黑猩猩、大猩猩)在这一特征的表现特点是:次尖和次小尖的高度相似,两者明显高于后尖、内尖和原尖(图 2)。(2)在本文测量的 6 个齿隙标志点中,现生大猿类的前凹(anfo)、中央凹(cefo)及舌侧沟(lgy)的深度彼此相似,均明显深于其余的三个齿隙点。人类下颌臼齿在这一点表现为:仅前凹和中央凹的深度低于其余 4 个齿隙点并且两者在深度上有一定的差别,即中央凹的深度低于前凹。舌侧沟的深度浅于中央凹和前凹,而与其余的 3 个齿隙深度相似(图 3)。(3)两个齿颈点与测量基准面后尖的距离在猿类小于人类(大猩猩除外),说明与人类相比,猿类下颌臼齿齿冠较低(图 4)。从这 3 张图可以发现元谋古猿和禄丰古猿下颌臼齿在这 3 点人类与猿类的差异上均与猿类相似,而与人类差别较大。这些结果表明,与人类相比,元谋古猿和禄丰古猿与现生大猿类具有更多的共同差异表现特点,提示元谋古猿和禄丰古猿与现生大猿类共同拥有一些原始的牙齿形态特征。

(3) 元谋古猿下颌臼齿三维测量特征与三种现生大猿类各自之间的差异表现相似

本文对元谋古猿下颌臼齿三维测量数据分别与三种现生大猿类同类数据的对比分析显示,元谋古猿在下颌臼齿三维测量特征方面与三种现生大猿类各自之间的差别表现非常相似。从表 5 可以看出,元谋古猿与猩猩、黑猩猩及大猩猩在下颌臼齿三维测量数据对比上所



具有的显著性差异数分别为 30、32 和 37,数量非常接近。其中,元谋古猿与猩猩之间所具有的显著性差异数量最少,提示两者之间在牙齿形态特征上更接近。在这三组具有显著性差异的标志点距离中,有 11 对距离是元谋与这三个现生大猿之间共有的差异。而在其余的标志点距离差异中,未发现有任何表明元谋古猿与其中任何一种现生大猿之间存在更为密切关系的证据。禄丰古猿与这三种现生大猿相比,也呈现出类似的特点。禄丰古猿与猩猩、黑猩猩及大猩猩之间在下颌臼齿三维测量数据对比上所具有的显著性差异数量分别为 14、15 和 25。从三种现生大猿彼此之间的相互比较看,它们各自之间的差异分别为 32、42 和 31,这些差异数与元谋与现生大猿类之间的差异数也是非常接近。这些对比结果为元谋古猿与现生大猿类在牙齿特征上相似的观点提供了进一步的支持。

(4)与元谋古猿相比,禄丰古猿下颌臼齿与现生大猿类及人类之间的差异数量较少

本文数据分析结果中一个值得注意的现象是,元谋古猿和禄丰古猿下颌臼齿三维测量数据分别与三种现生大猿类及人类对应数据相比,禄丰古猿与这些样本之间所具有的显著性差异数量明显少于元谋古猿与同一样本之间的差异数。如根据表 5,元谋古猿与猩猩、黑猩猩、大猩猩及人类之间的差异数分别为 30、32、37、66,而禄丰与这些样本之间的差异数分别为 14、15、25、46。作者认为,参加本文分析的禄丰标本数量较少也许是造成这一现象的原因。

从表 6 展示的元谋古猿分别与各对比样本之间的最大形态差异值(Z)来看,元谋古猿与禄丰古猿之间的 Z 值(0.104)最小,元谋与猩猩之间的 Z 值(0.105)与之接近。其次分别为黑猩猩、大猩猩和人类。这一结果再次提示元谋古猿与禄丰古猿和猩猩关系最为密切,而与人类差别最大。

表 6 元谋古猿与各对比样本之间的 Z 值

Z values between Yuanmou hominoids and other samples in EDMA analyses

	禄丰	猩猩	黑猩猩	大猩猩	人类
元谋	0.104	0.105	0.142	0.219	0.364

## 4 讨 论

近年来,在有关第三纪古猿系统演化及其在早期人类起源上作用的讨论中,在亚洲地区发现的中新世古猿化石受到了进一步的重视。按照传统的观点,目前在亚洲地区发现的中新世古猿化石是来自距今大约 1500 万年前生活在非洲的古猿向欧亚大陆扩散的结果<sup>[3]</sup>。最近,Stewart 和 Disotell 根据他们进行的一项分子生物学、化石及生物地理学的综合分析提出,现生大猿类的早期祖先在距今 2000 万年以前离开非洲向欧亚扩散。而现生大猿类及人类的共同祖先则在过去的 1000 万年以内从欧亚返回非洲<sup>[18]</sup>。然而,到目前为止,关于亚洲中新世古猿的起源、扩散方式及系统演化关系还不是很清楚。学术界对禄丰古猿已经进行了较深入的研究并就演化地位提出了一些看法。对于元谋古猿来说,对这些问题仍然处于探讨阶段。

元谋古猿化石被发现以来,有关学者对这批化石材料进行的对比研究发现在形态特征上它和禄丰古猿最为接近,而和世界上其它地区中新世古猿差别较大<sup>[18]</sup>。如元谋古猿和禄

丰古猿的头骨都具有较宽的眶间隔,方形的眼眶,较宽的面部,颧突基部都较靠前。但同时元谋古猿也呈现出一些不同于禄丰古猿的形态特征:如眶间区不凹陷,鼻孔宽度较大,下颌第三前臼齿为单尖等。据此提出在元谋发现的古猿化石代表着禄丰古猿属内的一个新种。本文对元谋古猿下颌臼齿三维测量特征的对比分析显示元谋古猿在下颌臼齿三维特征上与禄丰古猿最为接近,两者在齿尖和齿冠高度、齿隙深度上非常接近,而存在于两者之间的差异非常微小。相比之下,元谋古猿在下颌臼齿三维测量特征上与现生大猿类及人类的差别则要显著得多。在此之前对元谋古猿下颌臼齿齿冠近中侧切面特征的 EDMA 分析也同样揭示出这两种古猿在牙齿形态及测量特征上的相似性<sup>[10]</sup>。但目前对于这些相似性的形成机制及其在演化上的意义还不是很清楚。元谋古猿和禄丰古猿无论在颅骨及牙齿特征方面都存在一定程度的差异。最近对元谋古猿地点哺乳动物群的研究显示元谋古猿动物群的时代很可能比原来想象的要早,甚至早于禄丰古猿的时代<sup>[11]</sup>。所以确定元谋古猿和禄丰古猿之间的系统演化关系尚需更多的证据。

本文对元谋古猿下颌臼齿三维测量数据分别与三种现生大猿类及人类相同数据的对比分析显示元谋古猿在下颌臼齿三维形态测量特征上与人类之间的差异远远大于与猿类之间的差异。如表 5 所示,在本文所对比的 78 组标志点距离中有 66 组距离在元谋古猿和人类之间存在显著性的差异。而元谋古猿与三种现生大猿类之间的差别仅为 30—37。在与人类牙齿的差异表现方面,元谋古猿也显示出与现生猿类—人类之间差别表现的高度相似性,即它们各自与人类相比拥有高比例的共有差异特征。本文对禄丰古猿下颌臼齿三维测量数据进行的同类分析也揭示出与元谋古猿相似的结果。从各测量标志点的三维坐标分布图上也可以看出元谋和禄丰古猿与猿类在在齿尖和齿冠高度、齿隙深度方面与现生大猿类的相似性。这样的结果表明元谋古猿和禄丰古猿在牙齿特征上与猿类更为接近。

同样采用 EDMA 方法对属于同一批材料的元谋古猿、禄丰古猿及其它对比样本下颌臼齿齿冠近中切面形态进行的两维测量分析结果显示元谋古猿和禄丰古猿在齿冠近中切面形态特征上与猩猩非常相似<sup>[10]</sup>。从本文所揭示出的元谋古猿与三种现生大猿类之间在下颌臼齿三维特征差异的数量和表现方式上看,难以发现支持元谋古猿与猩猩或其它任何一种猿类有特殊密切关系的证据。作者认为分别采用 2D 和 3D 方法对同一批样本进行分析在描述元谋古猿与三种现生大猿类在形态差异方面所表现出的差异与这两种方法各自所选择的测量标志点有很大的关系。正是由于每一种方法分别选取不同的测量标志点,所以它们所表现的特征差异的侧重也有所不同。此外,由于样本条件的限制,本文三维测量只选取了两个齿颈部标志点。这也很有可能影响提取足够的三维测量信息。2D 分析只是采集了齿冠近中切面的两维坐标信息。这些信息很可能比较集中地反映了元谋古猿和禄丰古猿与猩猩之间的形态相似性。而本文 3D 分析的测量标志点均匀地分布在每一枚下颌臼齿咬合面,另外还包括了齿冠舌侧和颊侧两个齿颈部标志点。这些测量标志点可能比较综合地提供了下颌臼齿三维结构特征方面的信息。这些综合性的特征反映了元谋古猿和禄丰古猿在下颌臼齿特征上与猿类的总体相似性。但从反映各样本之间总体差异的 Z 值对比结果看,在参加本文分析的各样本中,元谋古猿与禄丰古猿和猩猩彼此最为接近,其次分别为黑猩猩、大猩猩和人类。这一结果与 2D 分析结果基本吻合。另外,元谋古猿与猩猩之间所具有的显著性差异数量(30)与元谋分别与黑猩猩和大猩猩之间的差异数(32—37)相比较少。所以,从这个意义上讲,本文分析结果还是在一定程度上支持 2D 分析所揭示出的元谋古猿和禄

丰古猿与猩猩之间存在密切关系的牙齿形态证据。

从分别采用 2D 和 3D 方法对属于同一批材料的元谋古猿、禄丰古猿、现生大猿类及人类下颌臼齿进行的分析结果看,2D 方法似乎较 3D 方法能够揭示出更多的每一样本内部及不同样本之间的差别。如前面提到的对这些样本进行的 2D 分析显示,与黑猩猩和大猩猩相比,元谋古猿和禄丰古猿与猩猩之间存在更多的形态相似性。同时,2D 分析还表明在包括元谋古猿在内的各样本内部,M2 较 M1 和 M3 具有更多的形态变异。但 2D 分析所揭示出的这些特点在本文的 3D 分析中并未得到同等程度的反映。在前面的分析中已经提出测量标志点的选择可能是造成这一现象的主要原因。由于到目前为止,采用 EDMA 方法的中新世古猿及早期人科牙齿 3D 数据进行的研究还不是很多,所以本文所选取的 13 个测量标志点未必能够完整全面地展示这些牙齿的形态特征及变异。在未来的研究中进一步摸索寻找出更为理想的测量标志点并进行合理的测量标志点组合也许是解决这一问题的途径。

### 参考文献:

- [1] 吴汝康. 禄丰大猿化石分类的修订[J]. 人类学学报, 1987, 6(4): 265—271.
- [2] 吴汝康, 徐庆华, 陆庆五. 禄丰西瓦古猿和腊玛古猿的关系及其系统地位[J]. 人类学学报, 1986, 5(1): 1—30.
- [3] Andrews P. Evolution and environment in the hominoidea[J]. Nature, 1992, 360: 641—646.
- [4] Pilbeam D. Research on Miocene hominoids and hominid origins: the last three decades[A]. In: Begun DR et al eds. Function, Phylogeny, and Fossils. New York: Plenum Press, 1997, 13—28
- [5] Schwartz JH. Lufengpithecus and its potential relationship to an orang-utan clade[J]. J Hum Evol, 1990, 19(6/7): 591—606.
- [6] Schwartz JH. Lufengpithecus and hominoid phylogeny: problems in delineating and Evaluating phylogenetically relevant characters [A]. In: Begun DR et al eds. Function, Phylogeny, and Fossils. New York: Plenum Press, 1997, 363—388.
- [7] Ward S. The taxonomy and phylogenetic relationship of Sivapithecus revised[A]. In: Begun DR et al eds. Function, Phylogeny, and Fossils. New York: Plenum Press, 1997, 269—290.
- [8] 郑良, 张兴永. 古猿化石[A]. 见: 和志强主编. 元谋古猿. 昆明: 云南科技出版社, 1997, 21—58.
- [9] 刘武, 郑良, 姜础. 元谋古猿牙齿测量数据的统计分析及其在分类研究上的意义[J]. 科学通报, 1999, 44(23): 2481—2488.
- [10] Liu W, Hlusko L, Zheng L. Morphometric analysis of hominoid lower molars found in Yuanmou of Yunnan Province, China[J]. Primates, 2001, 42(2): 123—134.
- [11] Lele S, Richtsmeier JT. Euclidean Distance Matrix Analysis: a coordinate-free approach for comparing biological shapes using landmark data[J]. Am J Phys Anthropol, 1991, 86: 415—427.
- [12] Lele S, Richtsmeier JT. On comparing biological shapes: detection of influential landmarks[J]. Am J Phys Anthropol, 1992, 87: 49—65.
- [13] Ungar PS, Walker A, Coffing K. Reanalysis of the Lukeino molar (KNM-Lu 335)[J]. Am J Phys Anthropol, 1994, 94: 165—173.
- [14] Lague MR, Jungers WL. Patterns of sexual dimorphism in the hominoid distal humerus[J]. J Hum Evol, 1999, 36: 379—399.
- [15] Lele S. Euclidean distance matrix analysis (EDMA): estimation of mean form and mean form difference distal humerus[J]. Math Geol, 1993, 25(5): 573—602.
- [16] Lele S, Richtsmeier JT. Euclidean Distance Matrix Analysis: confidence intervals for form and growth differences[J]. Am J Phys Anthropol, 1995, 98: 73—86.
- [17] Lele S, Cole TM III. A new test for shape differences when variance-covariance matrices are unequal[J]. J Hum Evol, 1996, 31: 193—212.
- [18] Stewart CB, Disotell JR. Primate evolution-in and out of Africa[J]. Curr Biol, 1998, 8: 582—588.
- [19] 倪喜军, 邱铸鼎. 云南元谋古猿地点的小哺乳动物群[J](待刊)

## THREE-DIMENSIONAL MORPHOMETRIC ANALYSES OF HOMINOID LOWER MOLARS FROM YUANMOU OF YUNNAN PROVINCE, CHINA

LIU Wu<sup>1</sup>, ZHENG Liang<sup>2</sup>, Alan Walker<sup>3</sup>

(1. Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica, Beijing 100044;

2. Provincial Institute of Archaeology, Kunming 650118, China;

3. The Pennsylvania State University, University Park PA16802, USA)

### Abstract:

### 1 Introduction

Among the four Miocene hominoid sites of Kaiyuan, Lufeng, Yuanmou and Baoshan in Yunnan Province of China, Lufeng and Yuanmou are the richest fossil sites. Yuanmou hominoid was found in 1986. The excavation and collection in the past years have accumulated a big fossil collection including cranium, maxilla, mandibles and more than 1000 isolated teeth. In the past decade, some colleagues described the morphology of bone and teeth of Yuanmou hominoid. However, till now, the studies of Yuanmou hominoid fossils are not enough in both depth and breadth. The research methods are also limited. Many key problems concerning with fossil traits, variations, the relationship with other Miocene hominoids, phylogenetic status in evolution and the possible role in early hominid origins are not clear. Although the studies of geological dating and paleoenvironment for Yuanmou site are still in progress, it is usually thought that the living period for Yuanmou hominoid are closer to that of *Lufengpithecus*, indicating that in both geographical distribution and living time, Yuanmou hominoid and *Lufengpithecus* are very similar. The studies of fossil specimens also reveal that the morphological patterns of Yuanmou and Lufeng are very close. From this point, the further studies of Yuanmou hominoid fossils will be important in the relationship of fossil morphology and evolution, and for the study of the role of Asian Miocene hominoids in hominoid evolution. In recent years, EDMA (Euclidean Distance Matrix Analysis) has been gradually used to the fossil studies, especially the 2D and 3D studies of dental traits. The present authors also used this method doing 2D morphometric study of Yuanmou lower molars. In present study, 3D morphometric measurements and EDMA statistical analyses will be used to the lower molars of Yuanmou hominoid, *Lufengpithecus*, extant great ape and humans.

### 2 Material and methods

72 Yuanmou hominoid teeth with no wear were chosen in present study for landmark measurements. *Lufengpithecus* specimens include 10 lower molars. 6 of them are kept in the Provincial Institute of Archaeology, and 4 of them are casts housed in the Peabody Museum of Harvard University. Other comparative specimens are the lower molars of chimpanzee, gorilla, orangutan and humans housed in Natural History Museum of Smithsonian Institution, Cleveland Museum of Natural History,

and Filed Museum of Natural History respectively. Table 1 lists the information of the specimens.

In present study, 13 landmarks were used for 3D measurements. Among them, 11 are located on the occlusal surface which are 5 cusp tips and 6 intercuspal fissure termini landmarks used by Ungar (1994) on hominoid lower first molar found in Lukeino of Kenya. The authors designed two cervical landmarks.

metaconid (med)	distal groove (dgrv)
entoconid (en)	buccal distal groove (bdgrv)
hypoconulid (hyld)	buccal mesial groove (bmgrv)
hypoconid (hy)	central fovea (cefo)
proconid (pr)	lingual cervical (lcer)
anterior fovea (anfo)	buccal cervical (bcerv)
lingual groove (lgv)	

Metaconid, entoconid and protoconid were set as measuring plane (X, Y, Z), and metaconid as origin point. MicroScribe-3D system developed by Immersion Human Interface Corporation was used to measure the 13 landmarks for each tooth. 3 measurements were taken for each landmark and averaged. The data were analyzed with EDMA programme (version 1.0) coded by Tim Cole. The significant level is 0.1.

### 3 Results and discussion

The 3D morphometric comparisons of Yuanmou hominoid with *Lufengpithecus*, extant great ape and humans can provide the following information:

(1) The similarities of lower molars between Yuanmou hominoid and *Lufengpithecus*

Among the samples studied here, the 3D morphometric traits of Yuanmou and Lufeng resemble mostly each other. Among the 78 distances composed by 13 landmarks, only 5 distances have significant differences between Yuanmou and Lufeng. These differences are mainly located in cusp and fissure landmarks. Among the five significant differences, except metaconid-lcer distance which is Yuanmou is bigger than Lufeng, all other distances are bigger in Lufeng than Yuanmou. Compared with orangutan and other extant great apes, the lower molars of Yuanmou hominoid and *Lufengpithecus* have lower crowns.

(2) The lower molar morphologies of both Yuanmou and Lufeng are more similar to those of apes than humans

Compared with the lower molars of human and extant great apes, both Yuanmou hominoid and *Lufengpithecus* show very significant differences with humans and closer to apes. Among the 78 landmark distances compared, significant differences between both Yuanmou and Lufeng, and humans are 66 and 46 respectively, while the number of significant differences between Yuanmou and orangutan, chimpanzee and gorillas are 30, 32 and 37 respectively. And the same number of differences for Lufeng are 14, 15 and 25 respectively. Viewing from another point, the differences of both Yuanmou and Lufeng with humans are very similar to those between great apes and humans. The number of landmark distances with significant differences between the three great ape and humans are 57, 56 and 55,

which are quite closer to those number between both Yuanmou and Lufeng, and humans. Among the differences each of Lufeng, orangutan, chimpanzee and gorillas with humans, 89.1%-95.7% of them are identical with those between Yuanmou and humans. Figures 2-figures 4 show that among the five lower molar cusps in human, hypoconid is the highest and the heights of metaconid, entoconid, hypoconulid and protoconid are similar. In great apes, hypoconid and hypoconulid are much higher than other cusps. For the 6 intercuspal fissure termini landmarks, the depths of anterior fovea, central fovea and lingual groove are similar in great apes, and all of them are significantly deeper than other three landmarks. In human, only anterior fovea and central fovea are deeper than other intercuspal fissure termini landmarks with central fovea deeper than anterior fovea. The distances between two cervical landmarks and metaconid is smaller in apes than human indicating the lower crown. The pattern expressions for these traits in Yuanmou and Lufeng lower molars are the same as apes and differ from humans. These results indicate that compared with humans, both Yuanmou hominoid and *Lufengpithecus* share more dental patterns with extant apes, indicating Yuanmou hominoid, *Lufengpithecus* and extant great apes keep some primitive features.

(3) The differences between Yuanmou and each of the three great apes are similar

In present study, the analyses of 3D metric data of Yuanmou lower molars and those of the three great apes show that the differences between Yuanmou and each of the three great apes in 3D metric patterns of lower molars are very similar. The number of landmark distances with significant differences between Yuanmou and orangutan, chimpanzee and gorillas are 30, 32 and 37 respectively, which are quite closer. Among them, the fewest significant differences were found between Yuanmou and orangutans indicating there seems be further closer relationship between Yuanmou and orangutans. Among the landmark distances with significant differences between Yuanmou and each of the great apes, 11 distances are common shared. For the remained distances, no one can be served as the evidence to support further closer relationship between Yuanmou and any of the great apes. The similar results were also obtained from the comparisons between *Lufengpithecus* and the three great apes. The comparisons of each of the three great apes show that the number of landmark distances with significant differences are 32, 42 and 31 respectively, which are closer to those between Yuanmou and the three great apes. All these comparisons offer further support for the opinion of closeness between Yuanmou hominoid and great apes in dental traits.

(4) Compared with Yuanmou, fewer differences found between *Lufengpithecus* and other samples

We found one interesting phenomenon that is: when comparisons were made between both Yuanmou and Lufeng, and others, the number of landmark distances with significant differences between Lufeng and these samples are fewer than those between Yuanmou and the same samples. According to table 5, the landmark distance number between Yuanmou and orangutan, chimpanzee, gorilla and humans are 30, 32, 37 and 66, while the number for Lufeng with the same comparative samples are 14, 15, 25 and 46 respectively. The specimens of *Lufengpithecus* used in present study are only 10 may be the main reason for the phenomenon.

The Z values for the EDMA analyses between Yuanmou and all other samples in table 6 show that Z value between Yuanmou and Lufeng is the smallest (0.104), the following is that between Yuanmou

and orangutans(0.105). The Z values between Yuanmou and other samples are much bigger than these two which further indicate Yuanmou and Lufeng have closer affinity and both of them have closer relationship with orangutans, and are far different from humans.

In the past years, some description and comparisons of Yuanmou hominoid fossils indicate that the cranial and dental morphologies of Yuanmou fossils resemble those of Lufeng very much, and have obvious differences with the hominoid fossils found in some other parts of the world. Both Yuanmou and Lufeng crania have broad interorbital distance and broad face. But Yuanmou hominoids also show some different morphological features from *Lufengpithecus*. These features include: the area between orbits does not depress. The lower third premolar (P3) only has one cusp. According to these findings, Zheng and Zhang proposed the hominoid fossils found in Yuanmou represent a new species within the genus *Lufengpithecus*. In present study, the comparisons of 3D morphometric patterns of Yuanmou hominoid lower molars with *Lufengpithecus* and other samples also indicate that Yuanmou hominoids are most close to *Lufengpithecus*. Contrary to this, the differences between Yuanmou hominoids and extant great apes and humans are much obvious. Compared with extant ape and humans, both Yuanmou hominoid and *Lufengpithecus* show very obvious differences from humans while similar to apes. The two kinds of hominoids found in China and extant apes share many morphometric differences with humans. In comparisons with chimpanzee, gorilla and orangutans respectively, the differences between Yuanmou hominoid and the three great apes are basically similar with more resemblance to orangutans. In previous studies of statistical analysis of metric data of Yuanmou hominoid teeth, and 2D EDMA study of the same Yuanmou sample as the present study also revealed the similar results. These findings indicate that the dental morphologies of Yuanmou hominoid and *Lufengpithecus* are very similar. At present, we are not quite clear the mechanism and evolution significance for these dental similarities. The authors propose that even though the lower molar crown morphometric traits are very similar between Yuanmou hominoid and *Lufengpithecus* from both 2D and 3D analyses, the exact significance of the similarities are still unclear. Also, there are still some differences in both cranial and dental traits between Yuanmou and Lufeng fossils. So, some more evidences are needed for us to reliably set the phylogenetic relationship between Yuanmou hominoid and *Lufengpithecus*.

**Key words:** Yuanmou hominoid; *Lufengpithecus*; Morphometrics; 3D analysis; EDMA