

禄丰古猿下颌恒齿萌出顺序的研究

Q981.3

陆庆五 赵凌霞

Q959.848

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

摘 要

本文分析了禄丰古猿不同年龄的次成年下颌标本上各齿种萌发的情况, 得出其下颌恒齿的萌出顺序为 $M_1, I_1, I_2, M_2, P_3, P_4, C, M_3$ 。这种萌序与类人猿的相一致。

关键词 下颌恒齿萌出顺序, 禄丰古猿, 恒齿萌出顺序

自从开展禄丰古猿幼年下颌骨的研究(陆庆五, 1995)以来, 我们观察了众多不同年龄的次成年下颌标本, 获得了不少有关各类恒齿萌发的信息。我们对这些信息进行了初步的归纳, 得出了禄丰古猿下颌恒齿的萌出顺序。

1 研究的目的与方法

40年前吴新智等(1959)在“灵长类恒齿的出牙顺序”一文中介绍了灵长类学家舒尔茨(A. H. Schultz)等阐明的、包括人类在内的灵长类恒齿萌发的诸多规律。该文不仅介绍了灵长类在恒齿萌出中的总趋势; 又介绍了在恒齿萌出顺序上现代人与化石人的、以及猿类与人类的区别, 特别是后者, 对研究化石猿类的系统地位有一定的参考价值。因为“牙萌出的生理特点是: 在一定时间内, 按一定的先后顺序, 左右成对地先后萌出”(徐樱华, 1979)。这也意味着不同物种牙齿的萌出时间和顺序各不相同, 大分类单元间的萌牙顺序有较大的不同。由此, 我们对禄丰古猿的恒齿萌出顺序进行了研究。

人们经常把人的次成年头骨材料作为评估发育中人类齿系年龄的证据(Sundick, 1977)。由于在不同年龄的次成年头骨上, 上下颌骨齿列共生着不同的乳、恒齿, 其颌骨内还包埋着不同齿别的萌发中的齿胚。因此, 具有一定组合的乳齿、恒齿和齿胚的颌骨与一定的年龄相关。在研究某种人类群体齿系萌发问题时, 只要有足够的、不同年龄的次成年头骨, 就可探索出某种人类的恒齿系萌出顺序。同样, 研究化石灵长类的恒齿系萌出顺序, 也只能取材于化石灵长类的次成年头骨, 即含乳齿、恒齿和齿胚的上、下颌骨化石。牙齿的发育过程可分为发生、钙化和萌出3个阶段(徐樱华, 1979)。“萌出顺序”是牙齿发育最后阶段中的问题。对研究化石灵长类的牙齿萌出过程来说, 其化石证据一部分来自颌骨

收稿日期: 1999-04-14

中国科学院古生物与古人类学科基础研究特别支持费(课题号: 970402)及国家“九五”攀登专项(95-专-01)资助项目

上的萌出齿,另一部分则来自包埋在颌骨中的齿胚。颌骨上的萌出齿有乳齿和恒齿两种。对这两种牙齿来说,人们用肉眼可直接观察到乳齿萌出的顺序和乳齿脱落、被恒齿替换的顺序。对发育中的恒齿胚来说,人们可用 X-射线摄影术,揭示恒齿胚(齿冠和齿根)在不同年龄时形态与尺寸的演变过程及其在颌骨中的位置变化。“恒齿胚的发育进程”和“恒齿的破龈萌出”,两者在时间上有先后的因果关系,都可作为确定恒齿系萌出顺序的证据。为了可靠地得出某化石物种恒齿系的萌出顺序,处于不同发育阶段的各种“恒齿胚”和“萌出齿”的化石证据要齐全,最好有所重复。禄丰古猿的颌骨化石上恒齿胚和萌出齿的证据非常丰富,特别是在下颌骨标本上,这样就有可能确切地推导出它们下颌恒齿系的萌出顺序。

人们在研究人牙发育问题时,曾对牙齿的“萌出”(eruption)下过这样的定义:牙齿“破龈”即为“萌出”,这种萌出称为“齿龈萌出”(gingival eruption),可谓“真正的萌出”(Garn *et al.*, 1957; Hurme *et al.*, 1961)。“牙萌出的时间是指出龈的时间”(徐樱华, 1979)。

由于化石标本较难提供牙齿“破龈”的证据,因此人们在研究化石人类或化石猿类的牙齿萌出顺序时往往使用下列几种替代方法。

第一种替代方法为见诸于化石的 X-射线照片上“牙齿的钙化顺序”(sequence of calcification),以此作为牙齿萌出的顺序(Garn *et al.*, 1956)。

第二种替代方法是以“齿冠咬合面萌出齿槽窝”的顺序作为牙齿萌出的顺序。这种萌出概念被称作“齿槽窝萌出”(alveolar eruption)。

第三种替代方法是以“齿冠咬合面到达齿列咀嚼平面”的顺序作为牙齿萌出的顺序,我们可称其为“咀嚼平面萌出”(eruption of occlusal level)。

对第一种替代方法来说,其基本资料来自 X-线片。有人经研究指出:用 X-线片得到的牙齿钙化的最初证据,较之用解剖法观察所得之证据,晚 2—6 个月(Hess *et al.*, 1932)。因此,假如欲用第一种替代方法获得牙齿萌出的话,首先要算出 X-射线法和解剖法在显示最初钙化证据时的“时间差”。这样才能正确测得各类牙齿钙化的时间及其钙化的顺序。因此这一替代方法是有一定的难度。

关于第二种“齿槽窝萌出”替代法,有学者认为“有理由假设各类牙齿的齿槽窝萌出与齿龈萌出有相同的顺序”(Garn *et al.*, 1957)。这种替代法和第三种“咀嚼平面萌出”替代法,分别以牙齿的咬合面到达其“齿槽缘”或其齿列“咀嚼平面”为标准,虽然这两标准之间相隔一段短暂的时间,但它们都有明确的“界线”可依,观察方便、可靠。

本文评估禄丰古猿下颌恒齿萌出时,采用第二种替代方法,以“齿槽缘”为牙齿萌出与否的界线。牙齿在此界线以下,即齿胚包埋在齿槽窝内,为未萌出;当齿冠的咬合面与此界线重合,此时的咬合面如未受磨损,则此牙为刚萌出;如齿冠咬合面在此界线以上,其咬合面有磨损,则此牙已萌出一段时间。在上述 3 种牙齿发育情况中,对每种情况中齿胚或齿冠咬合面相距其齿槽缘的距离大小和萌出齿咬合面磨损的深浅,又可进一步细分它们萌发的先后次序。此外,根据不同发育阶段的齿胚,也可区分出它们萌出的先后。例如,已萌出齿根的齿胚应比没有长出齿根者先破龈或先达齿槽缘等。

目前,了解颌骨内齿胚发育情况的、最实用的方法是拍摄颌骨的 X-线片。此法对标本无破坏性,它不仅适用于稀罕的化石人类和化石猿类的标本,即便在研究现代人的牙齿发育问题时,大多数的资料也都来自颌骨的 X-线片(Dean *et al.*, 1981)。使用 X-射线技术

研究齿系发育情况时,最简明、有效的方法为“图解法”(atlas method)。即用 X-射线摄取颌骨中齿胚及萌出齿的阴影照片,勾勒出它们在颌骨上生长、发育的图象。这种研究方法常被简称为“断面生长研究”,即 cross-section growth study,此法最初常用于估计人类个体的年龄。两位英国解剖学家从大量的、对现代大猿颌骨的比较断面生长研究中,归纳出一幅适用于三种现代大猿恒齿系的萌发图(Dean *et al.*, 1981, fig. 3)。下文,我们将参考这一萌发图,采用图解法分析禄丰古猿的次成年下颌标本,以获取其下颌恒齿的萌出顺序。

2 材料分析与结果

我们选择的 4 件次成年下颌骨标本¹⁾(PA663、PA868、PA822 和 PA673),它们分别存在一组拥有明确的“连续萌序”的恒齿,每组恒齿为 2 至 6 枚不等。下面参照现代大猿下颌齿的萌序,依次对这 4 件标本进行萌序分析,最后自然地得出禄丰古猿下颌恒齿的萌出顺序。

(1) PA663 为雌性幼年左侧下颌标本,断裂成两块,一块为联合部,另一块为体侧部。

PA663 下颌体侧部附连的萌出齿为 dm_1 、 dm_2 和 M_1 。此体侧部的内侧面保留极小一片,贴附于 3 枚萌出齿根系的舌面。然而,其外侧面全然缺损。由外侧面观之,3 枚萌出齿的根系及包埋在 dm_1 和 dm_2 齿根丛中的齿胚 P_3 和 P_4 均暴露无遗(图版 I-A)。 M_1 业已萌出,且其咬合面已有一定的磨损,它无疑为下颌恒齿系的第一个破龈萌出者。齿胚 P_3 和 P_4 的尺寸已达同类萌出齿的变异范围,它们已相当成熟。它们分别紧挨齿冠 dm_1 和 dm_2 的下方,将很快替代 dm_1 和 dm_2 而萌出。此外, P_3 在颌骨内的位置高于 P_4 者,即 P_3 应先于 P_4 萌出。

PA663 下颌联合部,仅在联合体内保存了左侧 I_1 和 I_2 的牙体及其周围不多的松质骨部分。此联合部碎块的前面中央部位和内面的颊舌肌窝部位,分别保留着极小一部分骨面,使这两枚门齿的外围骨组织造成严重的缺损,以致它们牙体的大部裸露在外(陆庆五,1995,图版 I)。因此,几乎可观察到此两枚门齿牙体的全貌。此两枚门齿的形态与尺寸均属禄丰古猿雌性成年同类齿的范畴。并且它们的齿根已有不同程度的发育: I_1 的齿根,除了根尖部外,其它部位都已发育完成; I_2 齿根的发育深度没有 I_1 者大,但其根部上段的断面已相当厚实。由此表明这两枚门齿 (I_1 和 I_2) 已接近成熟。它们与尚无根系发育的前白齿 (P_3 和 P_4) 相比,前者肯定比后者较早萌出。此外, I_1 和 I_2 的切缘均无磨痕,表明它们尚无萌出。但 I_1 的齿冠切缘明显高于 I_2 者,预示着前者萌出在即,后者将很快尾随前者而萌出。就此标本的 5 枚恒齿萌发的情况而言,其萌出顺序应为“ $M_1 I_1 I_2 P_3 P_4$ ”,它们指示了禄丰古猿下颌齿系萌出顺序的前大半部。

(2) PA868 为雌性幼年右侧下颌标本,其体侧部形态基本保持原状,且其萌出齿和齿胚也大体维持原位。此标本保存萌出齿 dm_2 和 M_1 , 以及恒齿胚 P_3 、 P_4 和 3 枚下门齿(图版 I-B; 图 1-B)。

PA868 标本的 X-线片表明下颌骨体内所埋 3 枚下门齿的切缘已临近齿槽缘,三者大致处于相同的发育水平。位于中间的那枚门齿应为中央门齿,从其近中远中径的尺寸

1) 这 4 件标本中前 3 件为雌性,第 4 件为雄性,假设禄丰古猿齿系萌出顺序无性别差异。

(5.5mm)来看,已落在禄丰古猿成年雌性下门齿的平均值($I_1=5.3\text{mm}$, $I_2=5.4\text{mm}$)范围。所以3枚门齿已萌出在即。然而,处于 dm_1 和 dm_2 齿根丛下方的 P_3 和 P_4 的尺寸,明显小于同类萌出齿的大小,它们的齿冠发育未完成。这两枚前臼齿的萌出期显然晚于3枚下门齿者。另外,比较 P_3 、 P_4 的相对位置,显示 P_3 在 P_4 之上,表明 P_3 先于 P_4 萌出。分析至此,标本PA868又一次证实了由标本PA663得出的、下颌齿系的前大半部萌序(即 $M_1 I_1 I_2 P_3 P_4$)。

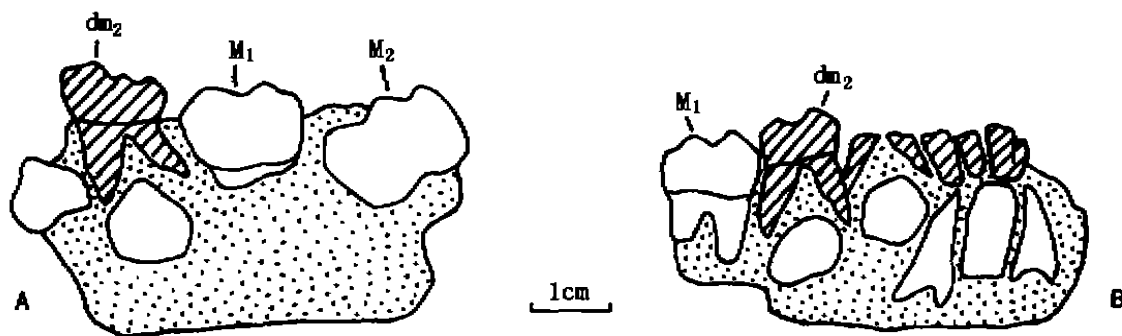


图1 禄丰古猿次成年下颌骨的X-线片轮廓图(绘有斜线的齿和齿根均为乳齿)

The outline of *Lufengpithecus* sub-adult mandibular X-ray photograph

A. PA822 right corpus, lingual view $\times 1$

B. PA868 right corpus, buccal view $\times 1$

(3) PA822 雌性幼年右侧下颌体标本PA822“ dm_2 下方埋有齿胚 P_4 ”的情况(图版I-C;图1-A)十分相似于标本PA868“ dm_2 及 P_4 齿胚”区的发育进程。我们认为这两件标本大致同龄。然而,标本PA822却保存了一枚 M_2 的胚体。它的近中部尚埋在颌骨中,而其远中部似乎已萌出。换言之,此 M_2 正处于萌出之中。虽然 M_2 和 P_3 、 P_4 的根系都未长出,但 M_2 在颌骨体内的位置明显高于 P_3 、 P_4 者。这种状况可信地揭示了PA822标本“ P_3 和 P_4 的萌出期晚于 M_2 者”的现象。PA868既然与PA822同龄,推测前者生前也应拥有正在萌出中的 M_2 。由此,我们可对PA663和PA868初测的前大半部萌序($M_1 I_1 I_2 P_3 P_4$)进行补充,即在 P_3 之前增补“ M_2 ”,新得的这一萌序为: $M_1 I_1 I_2 M_2 P_3 P_4$ 。

(4) PA673 禄丰古猿下颌恒齿系的萌序,推测到此,只剩下最后两个齿位,即犬齿和第三臼齿。在禄丰古猿标本中,拥有萌发中的这两齿种的下颌标本仅有一件,即雄性PA673。此标本分成大、小两块。较大的一块由小部分联合前面和大部分左侧颌骨体所组成,它附连的萌出齿有右侧齿列 $I_1-I_2-P_3$ 和左侧齿列 $I_1-I_2-P_3-P_4-M_1-M_2$,但其左犬齿尚埋在颌骨内(图版I-D)。较小的一块为附连有萌出齿右 M_2 的、上下压扁的右侧下颌体断片,此颌骨体内还埋有一枚右 M_3 的齿胚(图版I-E)。此号标本中,与本文叙述有关的牙齿为左下犬齿和右 M_3 。由于标本受压太甚,致使多枚牙齿严重位移。为了确切地复原牙齿的位置,在下文描述左下犬齿和右 M_3 所处位置的同时将细分析标本受压的情况。

PA673的大块标本:左 M_1 齿冠的近中侧面存有明显的邻接面,表明左 P_4 在生前紧挨左 M_1 。但左 P_4 的咬合面明显低于左 M_1 者,表明它在埋藏时受到自上而下的挤压,才使牙

体下沉较甚。同样,从左 P_4 齿冠的近中侧面中上部存在微小的邻接面;以及从左 P_3 咬合面的颊侧远中缘下段轻微的磨痕来看:生前的左 P_3 也同样紧挨于左 P_4 ;并且左 P_3 曾与上颌的对应齿构成正常的咬合关系。它死亡后,由于左 P_3 也受到来自 P_4 的、自上而下的挤压,使 P_3 下沉较甚。此外,左下犬齿齿冠呈粗壮的角锥体,发育相当成熟,且紧挨于左 P_3 的前下方。当左 P_3 下沉时,显然对其前下方的下犬齿造成较大的下挤影响。所以左下犬齿的原来位置可能还要高一些。又由于左下犬齿的齿尖及其远中缘脊都未经丝毫磨耗,所以它的齿冠可能尚未萌出。但其齿冠基部的断面暗示出它已有齿根的发育痕迹。

PA673 的小块标本:从齿胚右 M_3 齿冠的形态和尺寸来看,它已发育成熟。但这齿冠的底面呈光滑的凹面(图版 I-F),表明其齿根尚未开始发育。虽然右 M_3 齿冠咬合面的右半侧暴露于颌骨体外,但这侧咬合面没有任何磨痕,表明生前这右半侧齿冠仍被包埋在齿槽窝内,只因齿胚右 M_3 受挤压,其右半侧才外露。二则,这标本右 M_2 的舌侧齿槽缘的骨组织完好地延续到远中部位。这部位的骨组织覆盖在齿胚右 M_3 的上方,这也说明右 M_3 尚未萌出。再则,根据人类 M_1 的齿冠在 3.25—3.5 岁破龈萌出时,其齿根已长出 1/4 的事实(Dean *et al.*, 1981)。此外,有人经研究后指出,人类下颌的 M_1 、 M_2 和 M_3 齿冠的形成似需相同的时间(Moorrees *et al.*, 1963; Gleiser *et al.*, 1955)。Dean 和 Wood (1981) 借鉴上述发现,曾假设 3 种现代大猿类的第一、第二和第三臼齿齿冠的形成也需要相同的时间。根据此假设,既然标本 PA673 右 M_3 的根系丝毫没有发育,则其齿冠也不可能破龈萌出。以上的分析充分说明 PA673 的右 M_3 尚未萌出。

综观下颌标本 PA673 的、犬齿和第三臼齿萌发的情况,对它们的萌序可作如下评述:PA673 个体死亡时,这两种牙的齿冠都被包埋于齿槽窝中。第三臼齿的根系没有任何萌发的迹象,但其犬齿似乎已有齿根的发育痕迹。一般说来,先萌发齿根的齿胚似乎应比晚长出齿根者早破龈、萌出。因此,标本 PA673 的恒犬齿可能比其 M_3 先行萌出,即它们萌出的排序为 CM_3 。分析至此,对禄丰古猿下颌恒齿萌出的全部顺序推导完成,即为 $M_1 I_1 I_2 M_2 P_3 P_4 C M_3$ 。

类人猿齿系萌序为: $M_1 I_1 I_2 M_2 [P_3 P_4] [M_3 C]^{1)}$ (Schultz, 1935)。现代人齿系萌序为: $(M_1 I_1) I_2 (P_1 C P_2)^{1)}$ $M_2 M_3$ (Garn *et al.*, 1957)。类人猿与人类在齿系萌序上最重要的差别表现于 M_2 和犬齿的位置:类人猿 M_2 的萌位在前臼齿之前;现代人 M_2 的萌位在前臼齿之后。类人猿犬齿的萌位在 M_2 和前臼齿之后,处于整个萌序的尾端,常与 M_3 互换萌位;而现代人的犬齿萌位在 M_2 之前,常与前臼齿互换萌位。禄丰古猿下颌恒齿萌序中 M_2 和犬齿的萌位有别于上述现代人者。但禄丰古猿 M_2 的萌位与上述类人猿的完全一样;它的犬齿萌位在整个萌序的尾部,于 M_3 之前,也符合类人猿犬齿的萌位。所以禄丰古猿下颌恒齿的萌出顺序与类人猿者完全一致。

文中插图由沈文龙先生清绘;照片由本所崔贵海先生和北京医科大学口腔医院的郭自明、王长福大夫摄制。笔者在此一并致谢。

1) 括号中的齿种可互换萌出的位置。

参 考 文 献

- 陆庆五. 1995. 禄丰古猿幼年下颌骨的研究. 人类学学报, 14 (2): 93—100.
- 吴新智, 毕初珍. 1959. 灵长类恒齿的出牙顺序. 古脊椎动物与古人类, 1 (2): 92—93.
- 徐樱华. 1979. 牙体解剖生理. 见: 湖北医学院主编. 口腔解剖生理学. 北京: 人民卫生出版社. 3—45.
- Dean MC, Wood BA. 1981. Developing pongid dentition and its use for ageing individual crania in comparative cross-sectional growth studies. *Folia Primatol*, 36: 117—127.
- Garn SM, Koski K, Lewis AB. 1957. Problems in determining the tooth eruption sequence in fossil and modern man. *Am J Phys Anthropol*, 15: 313—331.
- Gleiser I, Hunt EE. 1955. The permanent mandibular first molar; its calcification, eruption and decay. *Am J Phys Anthropol*, 13: 253—284.
- Hess AF, Lewis JM, Roman B. 1932. a radiographic study of calcification of the teeth from birth to adolescence. *Dent Cosmos*, 74: 1053-1061.
- Hurme VO, Wagenen G van. 1961. Basic data on the emergence of permanent teeth on the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Proc Amer Philos Soc*, 105: 105—140.
- Moorrees CFA, Fanning EA, Hunt EE Jr. 1963. Age variation of formation stages for ten permanent teeth. *J Dent Res*, 42: 1490-1502.
- Schultz AH. 1935. Eruption and decay of the permanent teeth in primates. *Am J Phys Anthropol*, 19: 489—581.
- Sundick RI. 1977. Age and sex determination of subadult skeletons. *J Forens Sci*, 22: 141—144.

**A STUDY OF THE ERUPTION SEQUENCE
IN THE MANDIBULAR TEETH OF *LUFENGPITHECUS***

Lu Qingwu Zhao Lingxia

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica, Beijing 100044)

Abstract

The article deals with the eruption sequence in the mandibular permanent teeth of *Lufengpithecus*. Eruption sequence here means the order of appearance of the tooth crown out of the alveolar crypt. Sequences of permanent dental development of 4 sub-adult mandibles are analyzed on the basis of the records of the stages of incomplete crown, root formation, position of the crown occlusal surface relative to the alveolar margin, attrition of the erupted tooth. The eruption sequence in the mandibular permanent teeth of *Lufengpithecus* can reasonably be inferred as $M_1 I_1 I_2 M_2 P_3 P_4 C M_3$. This sequence is similar to that of the modern apes.

Key words Eruption sequence of mandibular teeth, *Lufengpithecus*