论文

气候变化背景下人类的演化与适应专题

中更新世晚期以来中国古人类化石形态特征的多样性

刘武, 邢松, 吴秀杰*

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

* 通讯作者, Email: wuxiujie@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2015-10-15; 接受日期: 2016-03-16; 网络版发表日期: 2016-06-28

中国科学院战略性先导科技专项项目(编号: XDA05130100), 中国科学院重点部署项目(编号: KZZD-EW-03)和国家自然科学基金项目(批准号: 41272034, 41302016)资助

摘要 中更新世晚期以来, 中国境内生存有古老型智人、早期现代人以及一些分类尚待确定的古人类。一些学者认为, 这些古人类经过当地连续演化, 同时接受其他地区古人类基因流的影响, 最终演化为现代中国人群。本文基于对部分中国中更新世晚期及晚更新世人类化石的研究及数据分析, 获得了一些新的发现和认识: (1) 10 万年前或更早, 具有现代人标志性特征的早期现代人在华南部分地区已经出现; (2) 在华北地区, 以许家窑人为代表的晚更新世早期人类仍保留较原始的化石形态, 其演化尚未进入早期现代人阶段; (3) 近 20 万年以来的中国古人类化石形态特征呈现出非常复杂的多样性, 主要表现为原始与现代类型并存, 这种情况既出现在不同地区古人类之间, 也呈现于同一地区古人类内部; (4) 部分中国更新世晚期人类化石呈现有可能属于尼安德特人的特征; (5) 中更新世晚期以来不同地区古人类之间在化石形态上的差异与生存时代不具有明显的对应关系, 部分古人类化石呈现的原始及特殊特征提示在一些地区存在相对隔离人群, 其演化地位有待深入研究。基于这些发现, 认为早期现代人可能首先在中国华南地区出现, 然后向北扩散。更新世晚期中国古人类与尼安德特人之间是否存在基因交流还需要更多的化石证据来证实。

关键词 人类化石, 形态特征, 现代人起源, 多样性, 早期现代人

1 引言

自 20 世纪 20 年代初在内蒙古河套地区和北京周口店发现古人类化石以来, 迄今已经在中国 70 余处地点发现了更新世时期的古人类化石, 根据目前的

动物群和年代测定证据, 大多数中国古人类化石的年代在距今 20 万年以内的中更新世晚期和晚更新世。根据化石形态特征, 古人类学界一般将这些中国古人类化石归入古老型智人、早期现代人以及一些分类尚待确定的古人类成员(Wu 和 Poirier, 1995; 刘武

中文引用格式: 刘武, 邢松, 吴秀杰. 2016. 中更新世晚期以来中国古人类化石形态特征的多样性. 中国科学: 地球科学, 46: 906–917, doi: 10.1360/N072015-00182
英文引用格式: Liu W, Xing S, Wu X L. 2016. Morphological diversities of the late-Middle and Late Pleistocene human fossils in China (in Chinese). Scientia Sinica Terrae, 46: 906–917, doi: 10.1360/N072015-00182

等, 2014).

现代人起源的研究与争论一直是古人类学研究的前沿与热点, 国内古人类学界在这一领域开展了多方面的研究. 黄龙洞、智人洞等距今大约10万年前的早期现代人化石的发现以及盘县大洞人类化石的研究进展, 使得学术界认识到早期现代人10万年前在中国某些地区就已经出现, 而古老型智人向早期现代人演化过渡的时间可能更早(Liu等, 2010a, 2010b, 2013; 刘武, 2013), 20万年以来的中更新世晚期和晚更新世早期是现代人类起源与演化研究的关键时期. 近年来, 本文作者及合作者围绕早期现代人在中国的出现与演化过程中的化石形态变异, 对部分中国更新世晚期及晚更新世人类化石开展了系列研究, 获得了一些新的发现和认识. 本文在回顾总结这些研究的基础上, 结合对其他一些地点中国古人类化石的观测对比或数据分析, 对现代人在中国出现与演化过程中的化石形态变化及其意义进行了探讨.

2 研究材料

用于分析的信息来源有三方面, 包括本文作者近年发表的论文、引用的一些文献数据及新观察的一些数据, 主要涉及17个地点的中国中更新世晚期、晚更新世及全新世初期的人类化石材料、模型或相关数据, 分布于北京、河北、山西、湖北、广东、四川、贵州、广西、云南等各省(图1), 其中周口店第四地点、丁村、许家窑、盘县大洞、马坝5处地点的时代略早, 在中更新世晚期到晚更新世早期之间, 一般被归入古老型智人(早期智人); 隆林人和奇和洞人的生存年代为全新世早期, 处于现代人群形成和分化的阶段; 其余11组化石的时代都在更新世晚期, 属于早期现代人(晚期智人)扩散的重要阶段. 表1列举了这些标本的保存状况及年代范围.

3 更新世晚期人类化石形态

本文研究的中国更新世晚期人类化石材料中, 除山顶洞、田园洞和许家窑外, 其余化石地点几乎都在长江以南的华南地区, 仅黄龙洞位于靠近长江的地区(图1). 这些化石材料的地理分布总体位于中国的南部地区, 化石材料数量较多, 因此其形态信息基

图1 本文使用的人类化石材料分布情况

绿色三角形为更新世中晚期化石点, 粉色正方形为晚更新世化石点, 蓝色正方形为全新世早期化石点

本上可以代表华南更新世中晚期人类化石形态特征与变异情况.

3.1 10万年左右的早期现代人

智人洞、黄龙洞、陆那洞和道县是近年发现并经过研究的更新世晚期人类化石地点. 这四个地点都具有比较可靠的年代测定数据, 都在距今10万年左右. 本文作者对智人洞和黄龙洞人类下颌骨和牙齿的研究证实, 这些化石已经具有一系列现代人标志性的形态特征(Liu等, 2010a, 2010b). 黄龙洞和智人洞人类牙齿结构都很简单和纤细, 常见于更新世中期人类的牙齿形态特征(如, 门齿舌面结节、指状突、齿带; 臼齿咬合面具有附加脊、沟及复杂的皱纹等)在这两个地点的人类牙齿中都没有出现, 牙齿尺寸也位于现代人的变异范围.

黄龙洞上颌中门齿呈现的明显发育的双铲形特征(图2a1、a2), 是常见于东亚现代人的特征. 智人洞下颌臼齿咬合面有5个齿尖, 无前凹和三角座中央脊(图2b). 在欧亚地区, 这些特征表现多见于早期现代人. 智人洞下颌骨已经出现一系列现代人类的衍生

表 1 用于本文分析的中国古人类化石材料

	化石标本	保存状况	年代(ka)
更新世中晚期	周口店第四地点	1枚左侧上颌第三前臼齿	175~135(陈铁梅等, 1984)
	丁村	3枚单个牙齿	200~160(陈铁梅等, 1984)
	许家窑	上颌骨1件、颞骨1件、下颌骨残段1件、单个牙齿3枚, 枕骨2块, 顶骨碎片12块	125~104(陈铁梅等, 1984)
	盘县大洞	4枚单个牙齿	300~130(沈冠军等, 1997)
	马坝	头盖骨右侧大部分, 保留有部分右侧眼眶	135~129(原思训等, 1986)
晚更新世	道县	47枚单个牙齿	120~80(Liu等, 2015)
	黄龙洞	7枚单个牙齿	101~81(Shen 等, 2013)
	智人洞	下颌骨中部残段1块、两枚牙齿附有部分下颌骨残片	113~100(Liu 等, 2010a)
	咁前洞	17枚单个牙齿	>100(沈冠军等, 2001)
	陆那洞	2 枚单个牙齿	127~70(Bae 等, 2014)
	柳江	1 件近乎完整头骨	~67(原思训等, 1986)
	资阳	1 件近乎完整的头骨	~30(原思训等, 1986)
	丽江	1 件近乎完整的头骨	更新世晚期(李有恒, 1961)
	马鹿洞	1件头盖骨、2件下颌骨	17~13(Ji等, 2013)
	山顶洞	3件头骨、4 件下颌骨	~34(陈铁梅等, 1992)
	田园洞	下颌骨右侧大部 and 左侧下颌体前半	42-39(Shang 等, 2007)
	隆林	1件头骨附带有3颗牙齿; 1件下颌骨附有10枚牙齿	~11.5(Darren等, 2012)
全新世早期	奇和洞	两个个体, 包括1例男性的头骨及下颌, 和1例女性个体的全身绝大多数骨骼	9.5(吴秀杰等, 2014)

图 2 10 万年左右的早期现代人

(a1), (a2) 黄龙洞上颌中门齿颊侧面、舌侧面; (b) 智人洞右侧下颌臼齿咬合面; (c) 陆那洞上颌臼齿; (d) 陆那洞下颌臼齿; (e) 智人洞下颌骨; (f) 道县上颌牙齿; (g) 道县下颌臼齿

特征, 包括较明显的颧三角、突起的联合结节、中央脊、明显的颧窝、中等发育的侧突起、近乎垂直的下颌联合部(下颌联合倾角=91°)、明显的下颌联合断面曲度等(图2e)。另一方面, 黄龙洞和智人洞牙齿和下颌骨还保留一些相对原始的特征, 因而他们在形态上代表正在形成中的早期现代人(Liu 等, 2010a,

2010b)。最近, Bae和王颀等(Bae等, 2014)对在广西壮族自治区田东县的陆那洞发现的2枚人类牙齿化石的研究, 显示齿冠大小位于现代人变异范围, 轮廓形状也与现代人最为接近(图2c、d)。对黄龙洞、智人洞和陆那洞人类化石的研究使得学术界能够以准确和翔实的年代和化石形态信息来发现并证实大约10万

年前, 早期现代人在华南一些地区已经出现。

湖南道县发现的47枚牙齿化石尺寸较小, 明显小于其他非洲和亚洲更新世晚期人类牙齿尺寸, 位于现代人变异范围。道县人牙齿齿冠和齿根呈现典型现代智人特征, 如简单的咬合面和齿冠侧面形态、短而纤细的齿根等(图2f、g)。道县人类牙齿特征比黄龙洞、智人洞等早期现代人更为进步, 呈现出一系列现代人特征, 可以明确归入现代智人。道县人类化石发现和相关研究证实具有完全现代形态的人类至少8万年前在华南局部地区已经出现, 比西亚和欧洲地区具有同类形态人类出现时间分别要早3.5和7.5万年(Liu等, 2015)。

3.2 其他更新世晚期人类化石

除智人洞、黄龙洞和陆那洞3个地点外, 本文研究还包括土博咁前洞、柳江、丽江、资阳、山顶洞、田园洞和蒙自马鹿洞7处地点发现的更新世晚期人类化石材料(图3)。

柳江人头骨(图3a)及部分体骨化石是迄今在华南地区发现的最为完整的更新世晚期人类化石。吴汝康(1959)认为柳江人头骨具有一定的原始性, 代表正在形成中的蒙古人种的一个早期类型。吴新智(1988)对柳江人头骨的研究发现, 柳江人与港川人很接近, 但与山顶洞人相去较远。本文作者对柳江人头骨、骨盆、脑形态进行了系列研究(刘武等, 2006, 2007; 吴秀杰等, 2008), 发现柳江人虽然保留有少量常见于更新世晚期人类的原始特征, 但头骨的绝大多数特征位于现代中国人的变异范围, 柳江人的低眶等特征也可见于其他中国更新世晚期人类化石。与其他中国更新世晚期人类, 尤其是山顶洞人头骨相比, 柳江人显得要现代的多(刘武等, 2006)。柳江人骨盆整体特征纤细, 各部位尺寸都较小, 尤其代表肢体最大宽度的骨盆宽小于大多数更新世人类, 常见于更新世中、晚期人类(包括尼安德特人)骨盆的一些主要特征在柳江人骨盆均未有出现, 而柳江人整体骨盆及其各组成部分的形态特征及尺寸比例都与现代人接近(刘武等, 2007)。柳江人的颅容量为1567mL, 位于晚期智人的变异范围而远大于现代人的平均值。柳江人脑的枕叶后突程度较现代人显著、小脑半球较现代人收缩, 其脑的发育程度与晚更新世晚期人类最接近(吴秀杰等, 2008)。这些研究发现

图3 更新世晚期人类头骨及下颌

(a) 柳江人; (b) 资阳人; (c) 丽江人; (d) 田园洞; (e) 山顶洞 101 号; (f) 蒙自马鹿洞

说明, 柳江人在形态进化上与现代中国人已经非常接近。

土博咁前洞距离柳江人地点仅30km, 1981年和1997年在这个地点共发现17枚人类牙齿。据李有恒等人的研究(李有恒等, 1984; 王颀等, 1999), 土博人牙齿形态和尺寸均与现代人接近。但根据刘武等(2014)观察, 土博人牙齿保留一些原始特征, 包括粗壮的齿冠和齿根等。

资阳人头骨(图3b)形态纤细, 头骨尺寸较小, 但仍在现代人的变异范围之内。资阳人头骨虽然保留有一些原始特征, 如眉脊较显著, 上方有与山顶洞人101号头骨相似的浅沟、矢状脊明显, 前凶点附近有十字隆起, 但总体特征与现代人接近(裴文中和吴汝康, 1957)。丽江人头骨(图3c)属于未成年的个体, 所以许多特征的表现不够典型。即便如此, 我们的观察显示其颅骨较圆隆起, 无矢状脊, 也无可见的眉脊和

枕圆枕,但其眼眶仍略呈扁方形,眶指数居于中眶型的下限,接近低眶型。顶间沟、人字区平坦及枕区突隆均非常显著。因而丽江人头骨各项特征的表现与现代中国人似乎更为接近。

与南方发现的这些已经呈现明显现代人特征的更新世晚期人类化石相比,发现于华北地区更新世晚期属于早期现代人(或晚期智人)的化石材料数量较少,并且许多化石的年代不确定或存在争议。田园洞人化石经过直接AMS测定,年代被确定为4.2~3.9万年前(Shang等, 2007)。尽管与黄龙洞、智人洞、土博等距今10万年左右的南方更新世晚期人类化石相比,田园洞人的年代明显年轻,但田园洞人化石形态特征总体上与这些10万年前后的南方更新世晚期人类接近。与智人洞下颌骨相比,田园洞下颌骨(图3d)同样呈现出一些现代人类的衍生性特征,包括发育明显的下颌联合结节及侧窝、下颌联合前部倾角大、欠发育的下颌侧结节,但表现程度较智人洞显著。同时,在田园洞人类化石上还辨识出一些常见于古老型智人或尼安德特人的特征。这些相对原始的特征包括前部牙齿与后部牙齿大小比例较大、钩状骨和指骨粗壮、胫骨粗壮等(Shang等, 2007)。

与柳江人相比,山顶洞人头骨在一系列特征的表现上似乎更为原始(图3e)。山顶洞人102和103号头骨整体观不如柳江人圆隆,颅顶形态较柳江人明显平直,颅侧壁较垂直。矢状脊发育在山顶洞头骨非常显著,尤其103号。眉脊、枕圆枕、乳突、乳突上脊、颧三角、颧上颌结节在山顶洞人头骨的发育均明显较柳江人为显著。此外,鼻梁隆起和眉间及鼻根点凹陷程度在山顶洞非常显著。而顶区凹陷、顶间沟及枕区隆起在山顶洞三件头骨的表现均较弱。面部扁平程度在柳江人与山顶洞人头骨之间差别也比较显著。反映面部扁平程度的鼻颧角在柳江人为 143.5° ,与现代中国人平均值 146.6° 接近。而这一角度在山顶洞人三件头骨分别为 135° 、 130° 和 148° ,其中有两件标本鼻颧角明显小于柳江人和现代中国人的平均值,说明山顶洞人面部扁平程度未达到现代中国人的程度,而柳江人面部扁平程度与现代中国人接近,这些差别主要反映他们之间在演化程度上的差异(吴新智, 1961)。

蒙自马鹿洞的年代偏晚,骨壁厚度在前囟点为7mm,复原后的马鹿洞人颅容量为1327mL,低于更

新世晚期人类的平均颅容量,而与现代人接近。Darren等(2012)认为马鹿洞人表现为明显的眶上圆枕,但本文作者认为马鹿洞人的眉脊粗壮程度(图3f)与山顶洞101号非常相似,还不能叫眶上圆枕,从体质特征上看,与现代人接近。

4 许家窑古人类化石研究

20世纪70年代,在河北省-山西省交界的许家窑地点发现了数量丰富的人类化石,动物群组成及年代测定显示古人类的生存年代在晚更新世早期,大约12.5~10.4万年前(陈铁梅等, 1984)。早期研究显示许家窑人类化石的形态特征总体上介于周口店直立人与现代人之间,属于早期智人或者古老型智人。许家窑顶骨各部位均较厚,顶结节处厚度在7~12.6mm之间,位于周口店直立人变异范围之内。许家窑人顶骨曲度介于周口店直立人与现代人之间,不如现代人弯曲,但与马坝人相比,更接近周口店直立人(贾兰坡等, 1977)。许家窑人枕骨和颞骨都较粗壮,呈现出一些原始特征(吴茂霖, 1986)。本文作者对许家窑人化石开展了系列专题研究(Wu等, 2012, 2014a, 2014b; Xing等, 2015a, 2015b),取得了一些新的发现和认识。

4.1 许家窑1号上颌骨陡坡形内鼻底形态

急剧倾斜或向下凹陷的内鼻底在尼安德特人中的出现率占80%,远远高于其他“非-尼安德特人”的更新世人类(15~50%)及现代人群(10~20%)的出现率,因而通常被认为是一种特异或自近裔性状。本文作者采用CT和三维激光扫描技术对许家窑1号上颌骨及其他东亚地区古人类化石的内鼻底形态进行了研究(Wu等, 2012),发现东亚地区古老型人类陡坡形内鼻底出现情况与尼安德特人相近。在保存有内鼻底部位的4例东亚古老型人类中,3例(印度尼西亚的桑吉兰4号、巢县、许家窑PA 1480)表现为明显的陡坡形,1例(长阳人PA76)为陡坡形或者缓坡型;晚期智人中,除日本的港川4号表现为缓坡型外,其他5例标本(山顶洞101、麒麟山人、柳江人、资阳人和马来西亚的尼亚1号)都表现为水平型。从可获得的和保存相对完整的具有鼻底结构的化石标本来看,东亚古老智人同欧亚大陆西方的尼安德特人多表现陡坡形内

鼻底模式;相反,欧亚大陆东方的早期现代人和近代人群主要表现为水平形内鼻底模式.目前,对于鼻底形态与面部的大小及形状之间的关系还不确定,此外通过少数不完整的欧亚大陆东部的人类遗骸很难对其进行评估,尽管如此,研究结果足以说明高频率出现的陡坡形内鼻底并不是尼安德特人独有的特征,有必要对性状功能上的意义做进一步的研究.

4.2 许家窑 14 号下颌枝镶嵌型体质特征

许家窑下颌枝低而宽,比现代人原始,但比周口店直立人进步,呈现复杂的混合镶嵌型形态特征.在所观测的6项特征中(Wu 等, 2014b),有2项特征(下颌宽度和下颌切迹对称性)呈现出较原始的特点,即下颌支较宽、下颌切迹不对称;2项特征的表现特点与尼安德特人相似,即磨牙后间隙较大以及粗大的翼内肌结节;另外2项特征的表现特点一个是翻转型下颌角度,在尼安德特人出现率非常低,另一项特征下颌孔开放则在现代人非常普遍.这件下颌骨形态呈现出复杂的尼安德特人、古老型智人及现代人混合的镶嵌型表现特点,其中部分特征的表现与欧洲尼安德特人化石特征密切相关,对于深入理解更新世中、晚期中国古人类与尼安德特人之间可能存在的基因交流具有重要价值,或许与更新世晚期东亚古人类的变异有关.

4.3 许家窑 15 号似尼人内耳迷路模式

内耳迷路是埋藏在颞骨岩部内面的结构,由半规管、前庭和耳蜗三部分组成.尼安德特人的内耳迷路在半规管的大小、比例及其角度上表现出一系列不同于其他人属成员的特殊形态(Spoor等, 2003),几乎所有的尼安德特人都具有较小的前半规管、较大的外半规管,和相对于外半规管位置靠下的后半规管,这种类型的内耳迷路模式在其他更新世古人类及全新世人群中极其罕见,因而被学术界命名为“尼人内耳迷路模式”.相对于尼人内耳迷路模式,其他更新世及全新世人类相似的内耳迷路类型被称为“祖先内耳迷路模式”.

以往对人类内耳迷路的研究主要局限于西方旧大陆的古人类(多数是尼安德人)和现代人,并没有包括东亚地区的古人类化石标本(Spoor等, 2003).本文作者利用高分辨率工业CT技术,3D复原出公王岭

图4 许家窑人15号(a)与尼安德特人(b)颞骨内耳迷路

蓝田直立人、和县直立人、许家窑早期智人、柳江早期现代人以及现代中国人的内耳迷路形态.通过与世界各地51例更新世和180例全新世人类内耳迷路的形态特征的对比和分析,结果显示中国更新世古人类内耳迷路的形态呈现出“祖先内耳迷路模式”和“尼人内耳迷路模式”两种类型:蓝田直立人、和县直立人和柳江人内耳迷路的形态同现代人基本一致,表现出明显的“祖先内耳迷路模式”;许家窑人内耳迷路(图4a)的形态与尼安德特人(图4b)极其相似,表现为典型的“尼人内耳迷路模式”.尽管其颞骨的外表上并没有表现出尼人特有的衍生性状,但本项研究足以说明“尼人内耳迷路模式”并不是欧亚大陆西方尼安德特人特有的特征(Wu等, 2014a),更新世晚期中国古人类与尼安德特人之间是否存在基因交流还需要更多的化石证据来证实.

4.4 许家窑牙齿特殊演化特征

许家窑牙齿化石包括九枚恒齿和一枚乳齿,其中涉及一幼年个体尚未萌出的恒齿.最新研究显示,许家窑人牙齿形态表现出特殊的演化特征,包括:(1)保留了许多东亚早中更新世化石人类的原始特征,这一点使其明显区别于同时代的早期现代人和尼安德特人;(2)相对东亚早中更新世人类,又表现出现代人常见的特征;(3)尼安德特人牙齿典型特征在许家窑牙齿中也有出现,但这些特征在尼安德特人具有较高的出现率,但并非尼安德特人特有(Xing等, 2015a).许家窑1号幼年个体牙齿生长发育研究发现,许家窑牙齿的釉面横纹分布呈现现代人模式.本项研究提出形态的原始到进步不是简单的随演化时间呈线性变化的,像许家窑这样原始状态与现代特征并存的现象可能是由于地理隔离造成的(Xing等, 2015b).

5 部分中更新世晚期人类化石及其形态

学术界一般将中更新世晚期以及晚更新世早期的中国古人类归入早期智人或者古老型智人。也有学者以13万年前为界,将早期智人区分为早期组和晚期组(张银运, 1986)。以往研究对中更新世晚期的中国古人类与早期现代人的关系并不清楚,开展的研究不多。近年来,本文作者围绕这个问题开展了一些专题研究,发现一些中更新世晚期人类化石(大概相当于晚期组的早期智人)已经呈现一些相对进步的特征,提示这个时期的人类可能出现向早期现代人演化过渡的趋势(刘武, 2013)。本文选择周口店第四地点、丁村、盘县大洞、马坝作为这一时期中国古人类的代表性标本,试图通过对这些化石性特征的分析,探讨中国中更新世晚期人类化石形态演化变异及其对早期现代人出现的影响。

5.1 盘县大洞

作者对在贵州盘县大洞发现的4枚人类牙齿化石(I^1 、 C_1 、 P_3 和 P^3)的研究发现(Liu等, 2013),这些牙齿具有古老和衍生(或现代)特征并存的表现特点,与同时期亚洲和非洲人类相比,盘县大洞牙齿呈现出更多的衍生特征。在4枚盘县大洞人类牙齿中, I^1 外观粗壮,具有显著的底结节、指状突和边缘脊,尺寸与古老型智人及尼人接近。这些特征表现与欧亚古老型智人相似,呈现较多的原始性;其余3枚牙齿(C_1 、 P_3 、 P^3)则呈现出原始与现代特征混合的表现特点,相对原始的特征包括齿冠轻微不对称,个别尺寸偏大等,但总体上看这些原始特征表现程度很弱。另外一些特征与早期现代人及现代人相似,如齿冠轮廓形状、对称性、牙齿尺寸和粗壮度等(Liu等, 2013)。尽管在盘县大洞仅发现4枚人类牙齿承载的形态信息有限,但在这些牙齿上辨识出的衍生特征使我们意识到部分中国中更新世晚期人类可能已经出现向早期现代人演化过渡的趋势,有必要对这一时期人类在早期现代人出现上的作用进行进一步研究。

5.2 周口店第四地点

在这个地点发现的1枚上颌第三前臼齿磨耗较重,但在咬合面上仍可辨识一些次级沟、脊结构、颊面微显的齿带、近中脊和远中脊,也发育有臼齿结节,

齿根也比较粗壮。第四地点前臼齿的这些特征在周口店直立人都可见到,但程度略弱。此外,这枚前臼齿的尺寸较大,与巢县、桐梓标本相近,位于周口店直立人变异范围的下限。周口店第四地点的年代有若干数据,但一般采用17.5~13.5万年前的铀系数据,比盘县大洞的年代范围年轻。但从形态特征表现看,周口店第四地点的这枚 P^3 形态特征较盘县大洞明显为原始(刘武等, 2014)。

5.3 丁村

对丁村人牙齿的最初研究显示(裴文中, 1958),丁村人上颌中门齿齿冠唇面轻微隆起;齿冠舌面中央凹陷,近中和远中边缘脊增厚,因而齿冠舌面呈铲形;齿冠舌面基部发育有底结节,并向舌面中央部伸出一个指状突;上颌侧门齿形态较中门齿为纤细,唇面略隆起,舌面轻微铲形;底结节微弱,无指状突;下颌第二臼齿咬合面形态具有5个齿尖。3枚丁村人牙齿的尺寸都小于周口店直立人和许家窑人,与现代人牙齿尺寸接近。总体上看,丁村人牙齿形态特征与周口店直立人相比,显得很进步。多年来,学术界主要根据丁村地点的年代,将这3枚牙齿归入早期智人(Wu 和Poirier, 1995),但一直有学者认为丁村人牙齿形态和尺寸都很进步,与现代人非常接近,对将丁村人归为早期智人持怀疑态度,指出丁村人类牙齿化石可能是代表晚期组早期智人也可能是代表解剖学上的现代智人(张银运, 1986)。

本文作者再次观测对比了这3枚丁村人牙齿,发现中门齿和侧门齿舌面铲型结构非常微弱,齿冠结构也很简单。下颌第二臼齿齿冠形态、轮廓形状也与现代人非常接近,5个齿尖表面基本上没有次级沟和脊结构,3枚牙齿的尺寸完全位于现代人变异范围。这样的形态特征在华北地区中更新世晚期及晚更新世早期人类尚未发现,因此作者怀疑目前的测年数据是否真正代表人类化石的真实年代。

5.4 马坝

修复后马坝人头骨构成一个头盖骨的右侧大部,包括两侧顶骨大部、额骨右侧大部及左侧前下部、右眼眶内侧、外侧和上缘及附近的眶壁、鼻骨大部、右侧蝶骨大翼和部分颞鳞。对马坝人头骨的早期研究发现,眉脊各部分比周口店直立人都薄,而与尼安德

特人接近。顶面观, 两侧眉脊组成八字形, 内侧在前, 外侧在后。眉间区向下凹陷, 眉脊上后方的眉脊上沟较大荔人为深, 但比周口店直立人为浅。马坝人头骨各项测量数据和指数位于周口店直立人与现代人之间, 吴汝康认为马坝人头骨形态特征比直立人进步, 比晚期智人为原始, 属于古老型智人的早期类型, 并呈现欧洲古人类的一些特征(吴汝康和彭如策, 1959)。吴新智(2006)发现马坝人颧骨额蝶突前外侧面朝向前方、额鼻缝与额颌缝呈大致水平的浅弧形, 以及面部较为扁平这几项特征是从中国直立人到晚期智人这条进化线上所有化石共同特征组合的一部分, 说明马坝人是中国古人类连续进化链上的一员。同时, 马坝人眉脊厚度与典型尼人接近, 眼眶较高, 以及眼眶呈圆形, 眶下缘较锐利都与尼人特征接近。尤其马坝人接近圆形的眼眶及较锐利的眶下缘在中国是唯一的, 却与欧洲的尼安德特人的眼眶形状接近。马坝人的这些特征可能是欧洲较早的古人类, 尼安德特人的祖先有关的基因流向亚洲东部的结果。

对马坝人颅内结构的研究发现, 马坝人额叶较窄、顶叶短而两侧扁平。根据复原的颅内模, 获取马坝人的脑量为1330~1340mL, 也位于海德堡人和尼安德特人的变异范围之间。相比于直立人及现代人, 马坝人颅内模的形态特征及测量数据更接近与欧洲的海登堡人和尼安德特人, 尤其接近早期尼安德特人Saccopastore1号标本(Wu和Bruner, 2016)。

6 更新世末期-全新世初期现代人群的分化

一般认为生活在晚更新世晚期(或更新世末期)的人类已经具有现生人类的多数特征, 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、与现代人群关系等还不是很清楚, 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, 学术界对这个时期人类体质特征及演化的研究还不够深入。近年来, 随着对现代人起源研究的深入, 古人类学界对更新世末期-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。

隆林人的年代为距今1.15万元左右, 处于更新世末期-全新世初期的过渡阶段。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(Darren等, 2012)。隆林人颧骨内耳迷路的研究显示, 其形态特征类似于现代人, 与许家窑人、尼安德特人及其他古老型人类相差较大(吉学平等, 2014)。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。

2011年在福建漳平奇和洞发现的距今1万年左右的新石器时代早期人类化石兼有新石器南、北方居民及更新世晚期人类的混合体质特征, 表现为高而狭窄的面部、中眶型、宽阔而低矮的鼻部、颅骨长而颅容量大(吴秀杰等, 2014)。晚更新世晚期-全新世早期过渡阶段人类头骨的变异很大, 这可能也是过渡时期人类的一个表现特点, 尚需要发现更多的人类化石来阐明这一阶段人类演化的规律。

7 讨论与认识

近10年, 随着学术界对现代中国人起源与演化研究深度和广度的不断加大, 对现代人起源与演化的细节更加关注。围绕早期现代人的出现与扩散、更新世晚期中国古人类化石特征的区域差别及可能的与尼安德特人基因交流等问题, 包括本文作者在内的中国古人类学界开展了系列研究, 获得了一些新的发现和认识。

7.1 早期现代人在中国的出现和分布

田园洞人类化石的发现以及随后的年代测定和对人类化石的研究, 标志着中国古人类学界第一次在准确的年代框架下研究解剖学意义上的现代人在中国的出现。对田园洞人类化石的研究, 还促使国内古人类学界在现代中国人起源研究中广泛使用早期现代人的概念。田园洞人化石发现后, 基于其准确的年代和标志性的现代人特征, 曾被认为是东亚地区最古老的早期现代人。随后的黄龙洞、智人洞和陆那洞人类化石的发现及相关研究, 使得学术界意识到至少10万年前早期现代人在中国某些地区就已经出

现(图5).

本文作者对土博、柳江、资阳、丽江等华南地区更新世晚期人类化石形态特征的分析也证实, 这个时期华南地区人类化石特征基本表现为现代人特征. 相比之下, 华北地区以许家窑人为代表的晚更新世早期人类仍保留较原始的化石形态, 其演化尚未进入早期现代人阶段. 与柳江等华南更新世晚期人类相比, 山顶洞人头骨特征明显为原始. 中更新世晚期人类化石特征也同样呈现出南北之间的差异, 盘县大洞人类牙齿已经呈现一些与现代人有关的衍生特征及向早期现代人演化过渡的趋势. 上述对中国中更新世晚期及晚更新世人类化石特征的对比分析说明10万年前或更早, 具有现代人标志性特征的早期现代人在华南部分地区已经出现, 而同一时期在华北地区人类化石形态仍相对原始, 尚未演化进入早期现代人阶段. 盘县大洞等南方中更新世人类在化石形态上呈现的进步特征, 也为早期现代人首先在华南地区出现提供了支持. 这种早期现代人在中国出现过程中的形态变化: 现代人特征与原始特征的并存现象以及区域间的差别除说明这一时期人类演化上的不同步外, 也提示早期现代人在中国最初出现区域及可能的扩散路线. 中更新世晚期以来, 中国古人类演化呈现出复杂的多样性. 不同地区古人类之间在化石形态上的差异与生存时代不具有明显的对应关系, 早期现代人可能首先在华南地区出现, 然后向北扩散(图5), 未来更多人类化石发现及详实的形态证据将为这种假设提供进一步的支持.

7.2 中国更新世晚期人类化石形态的多样性

多年来, 国内古人类学界一般将中国更新世晚期人类归入晚期智人或解剖学上的现代人, 认为这一时期人类化石已经具有一些现代蒙古人种的特征, 属于正在形成中的蒙古人种(吴汝康, 1991). 但由于许多化石缺乏准确年代, 加之以往研究对于这一时期人类化石特征变异的研究没有特别关注, 因而古人类学界对整个更新世晚期中国境内人类体质特征、演化变异及人群关系的并不清楚. 这一现象也引起了一些学者的注意, 认为这个时期在中国生存的人类究竟属于哪个阶段还是个谜(吴汝康和吴新智, 1999). 为深入探讨这个问题, 本文作者开展了一些相关研究, 发现近20万年以来, 中国古人类化石形态

图5 早期现代人在中国扩散的大概路径

特征呈现出非常复杂的多样性, 主要表现为原始与现代类型并存, 以及化石特征的多样性. 这种情况既出现在不同地区古人类之间, 也呈现于同一地区古人类内部.

对晚更新世早期中国古人类化石的对比研究发现, 这个时期人类化石特征的差别主要体现在华南和华北地区人类化石特征原始性与进步性上. 智人洞、黄龙洞等南方晚更新世早期人类化石大多已经呈现一些现代人的标志性特征, 演化进入早期现代人阶段. 而以许家窑为代表的北方晚更新世早期人类化石形态呈现明显的原始状态. 在前面讨论中已经提到, 造成这种差别的主要原因可能是不同地区古人类演化不同步.

晚更新世后期, 尤其在距今1万年左右的更新世-全新世过渡时期, 是现代人群形成与分化的关键时间段. 一些学者根据遗传学、体质人类学及生态学的证据指出在这个时期中国西南地区人类呈现出复杂的人群特征及演化多样性. 广西隆林和云南蒙自马鹿洞距今大约1.7~1.3 万年的人类头骨、下颌骨及牙齿形态的研究发现, 这些化石除呈现有原始与现代镶嵌的形态表现外, 还具有有一些不同于更新世晚期

人类及近代人类的特征. 对此, Darren等(2012)提出他们可能代表着一种残留存活下来的古老人群, 或者非洲的早期现代人在扩散到欧亚之前就经历了内部的人群分化, 然后在更新世时期多次迁徙, 而隆林和马鹿洞人类化石表现出的形态特征可能反映了来自非洲的现代人群迁入之前当地人群的原始状态. 本文作者对隆林人内耳迷路特征的研究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. 这项研究支持晚更新世末期-全新世初期东亚人群演化历史复杂多样的观点, 但认为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. 从目前掌握的化石形态证据看, 至少可以认为这些变异既表现在时代方面, 也与地理分布有关, 其详细机制目前还不清楚. 但将距今10万年以来整个更新世晚期人类简单归类为晚期智人似乎不能准确反映更新世晚期人类演化与变异的细节过程, 以及在现代人群形成上的作用. 被认为是早期现代人的化石形态与晚更新世晚期人类差别非常大, 后者似乎难以与全新世人类区别.

发现于许家窑的晚更新世早期人类化石共有20件, 包括顶骨12件、颞骨1件、枕骨2件、上颌骨1件、下颌骨残段1件、单个牙齿3枚. 其中发现的幼年左侧上颌骨齿槽内或颌骨中萌出或未萌出的牙齿6颗, 包括中门齿、侧门齿、第一白齿、第二白齿、第三和第四前白. 近年, 本文作者对许家窑人化石特征进行了系列专题研究, 涉及头骨、下颌骨、颞骨内部的内耳迷路形态以及牙齿生长发育特点. 这些丰富的化石形态信息使得我们有机会对一个单独的古人类群体各方面的特征进行深入的研究和对比. 从我们的初步研究发现看, 许家窑人化石各项特征呈现出明显不同的特点, 许家窑人顶骨、枕骨和颞骨均较粗壮, 总体特征介于周口店直立人与现代人之间, 因此被归入古老型智人.

近年, 本文作者对许家窑人化石的系列研究进一步揭示出化石特征的不同表现特点, 如前文介绍, 许家窑人鼻骨底部断面形态呈陡坡状, 与多数东亚更新世中、晚期人类鼻腔基底断面形态相似; 许家窑人下颌枝呈现尼安德特人、古老型智人及现代人的混合表现特点; 而许家窑人颞骨内耳迷路形态与尼安德特人极其相似, 具有较小的前半规管、较大的外半规管, 和相对于外半规管位置靠下的后半规管, 表现

为典型的“尼人内耳迷路模式”. 对许家窑人牙齿形态和生长发育模式的研究, 揭示明显的镶嵌及演化不同. 许家窑人牙齿形态表现出一种镶嵌状态: 一方面保留了许多东亚早中更新世化石人类的原始特征, 使其明显区别于同时代的早期现代人和尼安德特人, 又表现出现代人常见的特征, 个别尼安德特人牙齿典型特征在许家窑牙齿中也有出现. 但对许家窑人牙齿生长模式的研究发现其牙齿釉面横纹的分布位于现代人变异范围. 这些特征表现显示许家窑人化石特征呈现原始、进步、特殊混合状态. 这种同一时代或同一地区古人类化石特征多样性的情况在南方更新世晚期也有类似表现, 时代接近的广西智人洞与土博人牙齿特征明显不同, 智人洞牙齿纤细, 与现代人非常相似, 而土博人牙齿粗壮, 尤其具有粗大的齿根, 显得很原始.

作者认为中国更新世晚期人类在化石特征表现出的这些形态多样性与生存时代不具有明显的对应关系; 部分古人类化石呈现的原始及特殊特征提示在一些地区存在相对隔离人群, 其演化地位有待深入研究.

7.3 可能的尼安德特人影响

中国古人类演化过程中是否有来自欧洲古人类基因交流的影响及其化石证据一直是古人类学研究的关注点. 吴新智(2006)认为一些中国更新世中、晚期人类化石上呈现有尼安德特人特征, 出现在丽江人头骨枕部的发髻状隆起、鼻额缝位置高以及卡氏尖这三项特征与中国化石人类的通常表现不大相同, 可能反映了中国古人类在进化的后期与西方的交流逐渐频繁. 此外, 马坝人圆形眼眶、柳江人和穿洞人枕部的发髻状隆起、资阳人鼻额缝上凸呈拱形也被认为是与欧洲人类基因交流的结果. 对于这些特征表现是否真正是与欧洲尼安德特人基因交流的结果, 国内古人类学界的相关专题论证研究还不多, 其主要原因是对于这些支持中国古人类与欧洲古人类, 尤其是尼安德特人存在基因交流的化石形态特征的定义、功能意义以及是否真正具有尼安德特人属性存在不同认识. 国外一些学者注意到, 长期以来被认为是尼人特异性的特征定义不够规范, 缺乏在人群分布情况的深入调查, 有些特征只是在尼人具有较高的出现率但并非尼人特有, 一些学者尝试采用更为准

确的量化方法分析这些特征 (Gunz 等, 2007; Martínón-Torres等, 2012).

作者对部分中国中更新世晚期和晚更新世人类化石的研究也揭示出一些可能与尼安德特人基因交流的化石形态证据, 如许家窑人似尼安德特人的内耳迷路模式、许家窑人鼻骨基底部断面的形态、许家窑人下颌骨的与尼安德特人相似的一些特征, 等等. 但由于目前掌握的数据资料有限, 对于这种特征模式是否真正专属尼安德特人还不能确定. 但作者对道县、黄龙洞、智人洞、盘县大洞、许家窑等中国中更新世晚期和晚更新世人类牙齿形态特征的研究没有发现特异性的尼安德特人特征. 从目前的研究发现看, 可信度较高的与尼安德特人基因交流关的化石形态证据还不多. 可以说目前对中国更新世中、晚期人类与欧洲尼安德特人之间的基因交流情况还不清楚, 论证更新世中、晚期中国古人类与尼安德特人之间是否存在基因交流还需要更多的化石证据.

参考文献

陈铁梅, Hedges R, 袁振新. 1992. 山顶洞遗址的第二批加速器质谱¹⁴C年龄数据与讨论. 人类学学报, 11: 112-116

陈铁梅, 原思训, 高世君. 1984. 铀子系法测定骨化石年龄的可靠性研究及华北地区主要旧石器地点的铀子系年代序列. 人类学学报, 3: 259-269

吉学平, 吴秀杰, 吴云, 刘武. 2014. 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, 59: 3517-3525

贾兰坡, 卫奇, 李超荣. 1977. 许家窑旧石器时代文化遗址1976年发掘报告. 古脊椎动物与古人类, 17: 277-293

李有恒. 1961. 云南丽江盆地一个第四纪哺乳动物化石地点. 古脊椎动物与古人类, 5: 143-149

李有恒, 吴茂霖, 彭书琳, 等. 1984. 广西柳江土博出土的人牙化石及共生的哺乳动物群. 人类学学报, 3: 322-329

刘武. 2013. 早期现代人在中国的出现与演化. 人类学学报, 32: 233-246

刘武, 吴秀杰, 李海军. 2007. 柳江人身体大小和形状——体重、身体比例及相对脑量的分析. 人类学学报, 26: 295-304

刘武, 吴秀杰, 邢松, 张银运. 2014. 中国古人类化石. 北京: 科学出版社. 1-378

刘武, 吴秀杰, 汪良. 2006. 柳江人头骨形态特征及柳江人演化的一些问题. 人类学学报, 5: 177-194

裴文中. 1958. 山西襄汾县丁村旧石器时代遗址发掘报告. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊, 2: 1-111

裴文中, 吴汝康. 1957. 资阳人. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊, 1: 1-71

沈冠军, 刘军, 金林红. 1997. 贵州盘县大洞遗址年代位置初探.

人类学学报, 16: 221-230

沈冠军, 王颀, 王谦, 潘亚娟. 2001. 广西柳江土博咁前洞的铀系年代. 人类学学报, 20: 238-244

王颀, 黄启善, 周石保. 1999. 广西柳江土博新发现的人类化石. 龙骨坡史前文化志, 1: 104-108

吴茂霖. 1986. 许家窑人颞骨研究. 人类学学报, 5: 220-226

吴汝康. 1959. 广西柳江发现的人类化石. 古脊椎动物与古人类, 1: 97-104

吴汝康. 1991. 今人类学. 合肥: 安徽科学技术出版社. 1-163

吴汝康, 彭如策. 1959. 广东韶关马坝发现的早期古人类类型人类化石. 古脊椎动物学报, 3: 176-182

吴汝康, 吴新智. 1999. 中国古人类遗址. 上海: 上海科学教育出版社. 1-307

吴新智. 1961. 周口店山顶洞人化石的研究. 古脊椎动物与古人类, 3: 181-203

吴新智. 2006. 现代人起源的多地区进化说在中国的证实. 第四纪研究, 26: 702-709

吴新智. 1988. 中国与日本旧石器时代晚期人类的关系. 人类学学报, 7: 235-238

吴秀杰, 范雪春, 李史明, 高星, 张亚盟, 方园, 邹阿强, 陈军. 2014. 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, 33: 448-459

吴秀杰, 刘武, 董为, 阙介民, 王燕芳. 2008. 柳江人头骨化石的CT扫描与脑形态特征. 科学通报, 53: 1570-1575

原思训, 陈铁梅, 高世君. 1986. 华南若干旧石器时代地点的铀系年代. 人类学学报, 5: 179-190

张银运. 1986. 中国早期智人牙齿化石. 人类学学报, 5: 103-113

Bae C, Wang W, Zhao J, Huang S M, Tian F, Shen G J. 2014. Modern human teeth from Late Pleistocene Luna Cave (Guangxi, China). Quatern Int, 354: 169-183

Darren C, Ji X P, Andy H, Bai K, Paul S C T, Bao Z D, David F, Zhu Y S, John H, Luo Y, Gerasimos C, Su B, Stephen W, Hong S, William C H P, Huang S M, Natalie R. 2012. Human remains from the Pleistocene-Holocene transition of Southwest China suggest a complex evolutionary history for East Asians. PLoS ONE, 7: e31918

Gunz P, Harvati K. 2007. The Neanderthal “chignon”: Variation, integration, and homology. J Hum Evol, 52: 262-274

Ji X P, Curnoe D, Bao Z D, Herries A I R, Fink D, Zhu Y S, Hellstrom J, Luo Y, Tacon P S C. 2013. Further geological and palaeoanthropological investigations at the Maludong hominin site, Yunnan Province, Southwest China. Chin Sci Bull, 58, 4472-4485

Liu W, Martínón-Torres M, Cai Y J, Xing S, Tong H W, Pei S W, Sier M J, Wu X H, Edwards R L, Cheng H, Li Y Y, Yang X X, De Castro J M B, Wu X J. 2015. The earliest unequivocally modern humans in Southern China. Nature, 526: 696-699

Liu W, Jin C Z, Zhang Y Q, Cai X Z, Xing S, Wu X J, Cheng H, Edwards R L, Pan W S, Qin D G, An Z S, Trinkaus E, Wu X Z.

- 2010a. Human remains from Zhirendong, South China, and modern human emergence in East Asia. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 19201–19206
- Liu W, Schepartz L, Xing S, Miller-Antonio S, Wu X J, Trinkaus E, Martínón-Torres M. 2013. Late Middle Pleistocene hominin teeth from Panxian Dadong, South China. *J Hum Evol*, 64: 337–355
- Liu W, Wu X Z, Pei S W, Wu X J, Norton C J. 2010b. A preliminary report on Huanglong Cave: A Late Pleistocene human fossil site in Hubei Province, China. *Quatern Int*, 211: 29–41
- Martinón-Torres M, De Castro J M B, Gómez-Robles A, Prado-Simon L, Arsuaga J L. 2012. Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *J Hum Evol*, 62: 7–58
- Shang H, Tong H W, Zhang S Q, Chen F Y, Trinkaus E. 2007. An early modern human from Tianyuan Cave, Zhoukoudian, China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 6575–6578
- Shen G J, Wu X Z, Wang Q, Tu H, Feng Y X, Zhao J X. 2013. Mass spectrometric U-series dating of Huanglong Cave in Hubei Province, central China: Evidence for early presence of modern humans in eastern Asia. *J Hum Evol*, 65: 162–167
- Spoor F, Hublin J J, Braun M, Zonneveld F. 2003. The bony labyrinth of Neanderthals. *J Hum Evol*, 44: 141–165
- Wu X, Poirier F. 1995. *Human Evolution in China: A Morphometric Description of Fossils and A Review of the Sites*. New York: Oxford University Press. 1–317
- Wu X J, Bruner E. 2016. The Endocranial Anatomy of Maba 1. *Am J Phy Anthropol*, doi: 10.1002/ajpa.22974
- Wu X J, Crevecoeur I, Liu W, Xing S, Trinkaus E. 2014a. Temporal labyrinths of eastern Eurasian Pleistocene humans. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 11509–11513
- Wu X J, Maddux S D, Pan L, Trinkaus E. 2012. Nasal floor variation among Eastern Eurasian Pleistocene *Homo*. *Anthropol Sci*, 120: 217–226
- Wu X J, Trinkaus E. 2014b. The Xujiayao 14 mandibular ramus and Pleistocene *Homo* mandibular variation. *CR Palevol*, 13: 333–341
- Xing S, Martínón-Torres M, De Castro J M B, Wu X J, Liu W. 2015a. Hominin teeth from the early Late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China. *Am J Phy Anthropol*, 156: 224–240
- Xing S, Guatelli-Steinberg D, O'Hara M, Wu X J, Liu W, Reid D J. 2015b. Perikymata number and distribution in *Homo* with special reference to the Xujiayao juvenile. *Am J Phy Anthropol*, 157: 684–693