

现代中国人群形成与分化的形态证据 ——亚洲与非洲现代人群上颌第一臼齿 齿尖相对面积的对比分析

邢松¹, 周蜜², 刘武¹

1. 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044;

2. 湖北省文物考古研究所, 武汉 430077

摘要: 现代人群形成与分化造成的具有地域差别的人群标志性体质特征是研究人群之间关系的重要信息。作为臼齿形态测量的组成部分, 上颌第一臼齿齿尖相对面积在人类演化以及现代人群关系上的研究价值已经引起了人类学界的关注。然而, 迄今对上颌第一臼齿齿尖相对面积在世界各地的现代人群之间是否具有地域性差异还不是很清楚。本文对代表亚洲和非洲现代人群的 208 枚上颌第一臼齿齿尖相对面积的研究发现, 上颌第一臼齿四个主要齿尖相对面积在亚洲和非洲现代人群之间都存在明显差异。亚洲现代人上颌第一臼齿近中齿尖(原尖和前尖)相对面积较大, 而远中齿尖(后尖和次尖)相对面积较小。非洲现代人上颌第一臼齿各齿尖相对面积均较亚洲人群具有更大的变异, 尤其在原尖和次尖相对面积上。采用判别分析可以将 69.2% 的标本正确地判别归入其原来所属的组群。通过与化石人类相关数据的对比发现, 非洲现代人比亚洲现代人在原尖和次尖相对面积以及前尖/后尖相对面积比例上更加接近于人类演化的早期形式。现有的证据显示, 亚洲和非洲现代人群在齿尖相对面积的分化至少可以追溯到全新世早期, 更加精确的分化时间需要结合更新世晚期甚至中期化石人类数据去获得。本研究揭示出的非洲现代人上颌第一臼齿齿尖相对面积的高异质性(heterogeneity)和相对原始性在现代人群形成与分化方面的作用尚需进一步的研究。

关键词: 现代人; 上颌第一臼齿; 齿尖相对面积; 异质性; 原始性

中图法分类号: Q981, Q983⁺.8; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2014)04-0471-12

1 前言

牙齿是研究人类起源、演化、以及现代人群体质特征与人群关系的主要材料, 其形态特征、生长发育、使用痕迹、病理等在探讨人类种属分类、系统发育、生活史、食性以及行为等方面发挥了重要的作用^[1-12]。在对牙齿的各类研究中, 采集分析牙齿轮廓形状、不同部位大小比例关系、齿尖相对面积与排列等信息的形态测量(Morphometric)方法受到

收稿日期: 2014-05-14; 定稿日期: 2014-07-17

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05130102)、国家自然科学基金(41302016)资助

作者简介: 邢松, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所助理研究员, Email: xingsong@ivpp.ac.cn

了日益增多的关注。随着数字摄影和计算机图像技术的进步,这种研究方法已经广泛用于探讨人类演化及现代人群关系的研究^[1, 13-18]。作为牙齿形态测量研究的重要组成部分,臼齿齿尖相对面积具有演化和分类学意义,已被用于化石人类学研究^[13-15, 17, 18]。上颌第一臼齿齿尖数目变异较小,一般由原尖、前尖、后尖和次尖四个齿尖组成,仅在部分牙齿中出现第五尖^[19],因此在对各类臼齿齿尖相对面积的研究中,它尤其受到重视^[1, 17, 18]。对化石人类上颌第一臼齿齿尖相对面积的研究^[1, 14, 18]发现相对小的前尖和相对大的后尖一般出现在早期人类中,而在后期人属成员中前尖相对增大,后尖相对减小。欧洲的海德堡人和尼安德特人标本后尖进一步减小,但伴随着次尖的相对增大。还有研究发现西班牙 Atapuerca SH 地点海德堡人上颌第一臼齿齿尖相对面积比例已经与现代智人相似^[17]。

近年来,随着对现代人起源研究与争论的深入,与此相关的现代人群的形成与分化受到了日益增多的关注^[20-22]。对不同现代人群的标志性体质特征及其影响因素的研究是探讨这一问题的重要途径。近 1 万年来近代和现代人群的体质特征的证据,尤其是骨骼和牙齿成为研究现代人群形成与分化的主要信息来源。现代人头骨和牙齿大小尺寸、比例关系及外观形态等特征表现多样。这些变异在很大程度上可以归结为个体和人群间差异,或在演化过程中对环境及人口格局变化的遗传性反应所造成的人群分化。但迄今为止,对于包括齿尖相对面积在内的各种牙齿形态测量特征在不同现代人群之间是否存在差异还不清楚,也无这方面的数据。在近年开展的一些对化石人类上颌第一臼齿齿尖相对面积的研究中^[1, 17, 18],采用的现代人对比数据分别采自北非、西非、欧洲、东北亚、印度和澳大利亚现代人标本,合并一起代表现代人^[1]。这些研究对于齿尖相对面积在世界范围内不同人群之间是否存在差别并未提及。近年,国内学者也开展了对近代-现代中国人群上、下颌臼齿齿尖相对面积的研究^[23-25]。这些研究涉及齿尖相对面积数据积累、不同牙齿之间对比、性别差异以及微观演化等。臼齿齿尖相对面积作为现代人群的一个体质特征,阐明其在世界范围内不同人群之间的表现特点以及变异情况无疑将有助于探讨不同地区人群关系,尤其对现代人群形成与分化研究提供更多的数据资料。此外,也为化石人类研究中对标本的使用提供更可靠的理论依据。

本文拟通过对上颌第一臼齿齿尖相对面积在现代亚洲和非洲人群标本的测量、计算、数据统计和对比分析,探讨以下问题:(1) 上颌第一臼齿齿尖相对面积在现代中国人群和现代非洲人群的各自表现特点,在两个人群之间是否具有差别及差别程度;(2) 上颌第一臼齿齿尖相对面积数据在非洲和亚洲现代人群内部各自变异情况;(3) 上颌第一臼齿齿尖相对面积在现代人群关系研究上的价值;(4) 通过与一些化石人类上颌第一臼齿齿尖相对面积数据的对比分析,探讨亚洲和非洲现代人群在上颌第一臼齿齿尖相对面积方面的差别是否反映了演化上的原始性或衍生性。

2 材料和方法

2.1 材料

用于本文研究的标本为 208 枚现代人上颌第一臼齿,其中 112 枚牙齿采自南非金山大

学 (University of the Witwatersrand) 解剖系的达特现代人骨骼标本 (Raymond Dart Collection of Human Skeleton)。这些标本属于南非 9 个使用班图语 (Bantu) 的近代和现代人部落, 在本文用于代表现代非洲人群。另外 96 枚牙齿采自中国的河南和湖北地区, 标本时间跨度从新石器时期到明清时期, 现收藏在中国科学院古脊椎动物与古人类研究所和湖北省文物考古研究所。这些标本在本文将被用于代表现代亚洲人。选取的所有牙齿齿冠完整、齿沟清晰。作者意识到亚洲和非洲现代人群体质特征 (包括齿尖相对面积) 存在很大的变异, 本文使用的标本数据的代表性可能不足以全面反映上颌第一白齿齿尖相对面积在现代亚洲和非洲人群的分布情况。未来随着标本数量的增加以及学术界对齿尖相对面积在世界不同人群分布情况的更深入和全面了解, 可能对本文的发现和认识有进一步的修正。此外, 还从文献中选取部分化石人类上颌第一白齿齿尖相对面积数据用于对比分析, 包括南方古猿、非洲早期人属、匠人、亚洲直立人、先驱人、海德堡人、尼人和早期现代人。

2.2 牙齿咬合面图片拍摄及齿尖相对面积测量计算

本文获取齿尖相对面积的形态测量基于二维的牙齿咬合面数字图片, 其过程涉及照片拍摄、齿尖绝对面积测量、齿尖相对面积计算。为避免因测量者不同而造成的误差, 本文的拍照和测量过程由同一作者完成 (图 1)。

拍摄照片: 数字图片使用佳能 5D 数码相机拍摄。拍照前, 将相机固定在翻拍架上, 相机和翻拍架使用水平尺调整到水平位置。为保证照片中牙齿齿冠有清晰的边缘, 调整相机光圈到 f/32。标本包括单枚牙齿和附在颌骨上的, 拍摄前, 调整每枚牙齿使其齿颈线 (cemento-enamel junction) 形成的面尽最大可能处于水平位置^[1, 4-7]。当同一个体两侧牙齿都保存时, 选取一侧保存较好的。每一张照片附毫米比例尺, 比例尺摆放大致与咬合面持平。

测量计算: 使用 AutoCAD 2010 软件沿着外轮廓线和齿沟圈出上颌第一白齿每个齿尖, 自动计算得到每个齿尖的绝对面积。如某一齿沟不完整时, 将其顺延以与齿冠外轮廓线相交。邻接面磨损在一定程度上影响齿尖相对面积的测量, 因此在测量时按照磨损程度和齿冠外轮廓线的走向复原^[13]。当出现第五尖时, 将其平分到邻近的两个齿尖 (后尖和次尖)^[13]。测量得到每个齿尖绝对面积后, 相加得整个齿冠最大基底面积 (total crown base area)。每个齿尖的相对面积除以齿冠最大基底面积后得到每个齿尖的相对面积^[23]。

2.3 数据分析方法

在测量计算获得亚洲和非洲现代人群每一枚上颌第一白齿 4 个齿尖相对面积数据的基础上, 使用 SPSS 19 统计软件对上

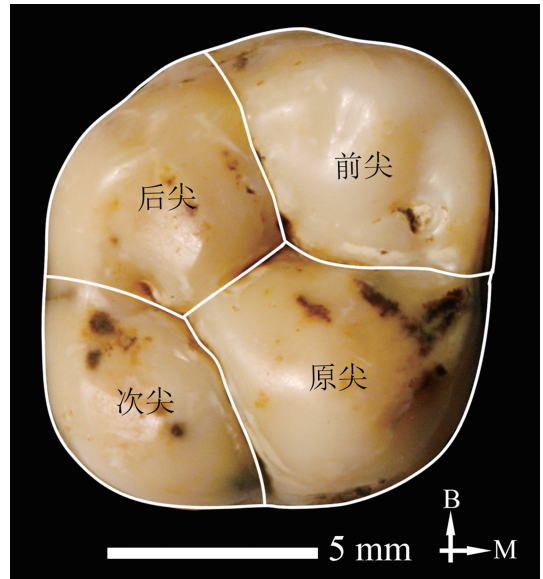


图 1 上颌第一白齿咬合面图片及原尖、前尖、后尖、次尖划分

Fig.1 The M¹ occlusal surface showing separations of protocone, paracone, metacone, and hypocone

颌第一白齿齿尖相对面积分别进行描述性统计分析、差异显著性检验、以及多元统计分析。

描述性统计分析: 使用软件计算出亚洲和非洲现代人群上颌第一白齿单个齿尖相对面积的平均值 (Mean)、标准差 (Standard Deviation) 和变异系数 (CV-coefficient of variation)。其中标准差和变异系数提供了齿尖相对面积数据在两个人群的分散和变异情况。同时采用散点图的方式直观展示各齿尖相对面积在两个人群所有个体分布情况。

差异显著性检验: 为检测各齿尖相对面积在亚洲和非洲现代人之间差异的显著性水平, 本文对齿尖相对面积数据进行了 Mann-Whitney U 非参数性检验。

多元统计分析: 为进一步揭示上颌第一白齿齿尖相对面积在亚洲和非洲现代人群之间的差异情况, 以及这种差异在区分两个人群上的价值, 本文分别采用主成分分析和判别分析方法对两个人群上颌第一白齿齿尖相对面积数据进行了分析。其中主成分分析将在对两个人群单个齿尖相对面积数据对比的基础上, 综合全部 4 个齿尖相对面积在两个人群之间差异的信息, 揭示因上颌第一白齿齿尖相对面积差异在造成的亚洲和非洲现代人群总体差异及个体变异情况。判别分析则在汇总上颌第一白齿 4 个齿尖相对面积在亚洲和非洲现代人群之间差异的信息基础上, 建立利用齿尖相对面积数据区分两个人群的判别函数公式, 并评估齿尖相对面积在区分两个人群上的价值。在判别性分析中, 使用交互验证方法 (Cross-validated), 即首先将某一例标本从其原始组中剔除, 获得该原始组的方程, 再将该例标本代回到方程中检验其是否适合该组的过程。

3 结 果

3.1 描述性统计分析

3.1.1 亚洲和非洲现代人上颌第一白齿齿尖相对面积平均值比较

表 1 提供了对本文研究的亚洲和非洲现代人群上颌第一白齿齿尖相对面积数据基础统计结果。从表 1 数据可以看出, 亚洲和非洲现代人上颌第一白齿齿尖相对面积的大小顺序一致, 都是原尖 > 前尖 > 后尖 > 次尖。4 个齿尖相对面积平均值在两个人群之间都存在

表 1 亚洲和非洲现代人上颌第一白齿齿尖相对面积的描述性统计结果

Tab.1 Descriptive statistics for the M¹ relative cusp areas in Asian and African modern populations

齿尖	样本组Group	样本量N	平均值Mean(%)	范围Range(%)	标准差SD	变异系数CV
原尖	亚洲	96	31.82	28.9-36.9(8.0)	1.44	4.53
	非洲	112	30.52	25.2-34.8(9.6)	1.92	6.29
前尖	亚洲	96	27.18	22.7-31.3(8.6)	1.57	5.78
	非洲	112	26.12	22.5-31.1(8.6)	1.58	6.05
后尖	亚洲	96	21.66	17.6-24.4(6.8)	1.27	5.86
	非洲	112	23.00	18.7-27.6(8.9)	1.38	6.00
次尖	亚洲	96	19.34	14.6-23.4(8.8)	1.78	9.20
	非洲	112	20.36	14.6-25.7(11.1)	2.28	11.20

差别, 亚洲现代人上颌第一白齿原尖和前尖相对面积都大于非洲现代人相应值, 而后尖和次尖齿尖相对面积在非洲现代人大于亚洲人。两组现代人标本每个齿尖相对面积平均值之差都大于 1%, 差异范围在 1.02-1.34% 之间。Mann-Whitney U 非参数性检验显示, 上颌第一白齿所有四个齿尖相对面积在亚洲和非洲现代人之间的差异都达到极其显著水平 ($P < 0.001$)。这个结果说明亚洲现代人上颌第一白齿齿冠近中部分相对尺寸较大, 而远中部分相对尺寸小, 而非洲人群齿冠远中部分较大。

3.1.2 亚洲和非洲现代人上颌第一白齿齿尖相对面积变异大小比较

从四个齿尖相对面积数据在两个人群个体标本分布范围的差别程度看 (表 1 括号内的数据), 除前尖在两个人群之间的差别程度相同, 均为 8% 外, 另外三个齿尖相对面积个体标本分布范围的差别程度均为非洲人群 (9.6%、8.9% 和 11.1%) 大于亚洲人群 (8.0%、8.6% 和 8.8%)。由于这种简单的分布范围差异对比很可能受到某一齿尖相对面积存在个别极端数据的影响, 其差别程度仅代表少数样本的极端状态, 而并非反映整个群体的真实变异情况, 本文还计算了齿尖相对面积的标准差和变异系数。这两个指标在非洲人群的所有四个齿尖都大于亚洲人群, 说明现代非洲人上颌第一白齿齿尖相对面积的变异大于亚洲人群, 其中尤其以在原尖和次尖的相对面积在非洲现代人变异更大。

通过齿尖相对面积变异系数对比可以看出, 非洲标本每个齿尖的变异系数都大于亚洲标本对应值。尤其是次尖和原尖变异系数在非洲标本的变异系数明显大于亚洲标本。而前尖和后尖变异系数在两组标本之间的差异较小。在两个人群各自内部, 无论在亚洲, 还是非洲样本组, 次尖相对面积的变异系数都明显超过其他三个齿尖。说明次尖相对面积在现代人群变异最大。另外三个齿尖相对面积变异系数在亚洲和非洲现代人群的表现有所不同。在亚洲人群, 三个齿尖变异系数依次为后尖 (5.86) > 前尖 (5.78) > 原尖 (4.53), 而非洲人群三个齿尖的变异系数依次为原尖 (6.29) > 前尖 (6.05) > 后尖 (6.00)。

为更直观展示上颌第一白齿四个齿尖相对面积数据在亚洲和非洲现代人群各自变异情况, 本文制作了四个齿尖相对面积数据在两个人群个体标本的二维散点图 (图 2 和图 3)。从原尖 / 前尖相对面积散点图 (图 2) 可以看出, 非洲现代人原尖相对面积变异范围要明显大于亚洲现代人, 而两组标本在前尖相对面积的变异范围上差别不大。后尖 / 次尖相对面积散点图显示 (图 3), 非洲人群标本在后尖和次尖相对面积上都大于亚洲现代人群。总体上看, 非洲标本相对齿尖相对面积的分布范围大于亚洲人群, 提示非洲人群在上颌第一白齿齿尖相对面积上较亚洲人群具有更大的变异。

3.2 多元统计分析

3.2.1 主成分分析

上颌第一白齿齿尖相对面积主成分分析结果显示 (表 2), 前两个主成分 (PC1 和 PC2) 分别能够解释齿尖相对面积整体变异的 51.17% 和 26.06%。其中, 原尖、前尖和次尖在 PC1 中贡献较大, 后尖次之。原尖和前尖特征向量为正值, 后尖和次尖特征向量为负值。后尖相对面积在 PC2 中贡献最大, 其特征向量为正值, 次尖贡献稍小, 为负值。

图 4 为亚洲和非洲现代人标本按照 PC1 和 PC2 的散点分布图。从图中可以看出,

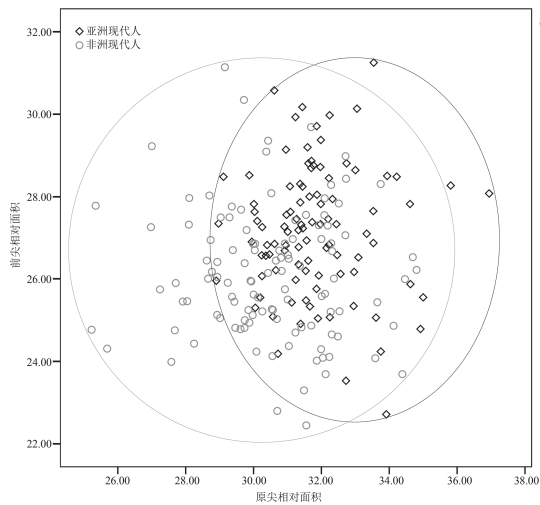


图 2 上颌第一臼齿原尖和前尖相对面积在亚洲和非洲现代人个体标本的散点分布图

Fig.2 Bivariate plots of Asian and African specimens along the M¹ relative protocone and paracone sizes

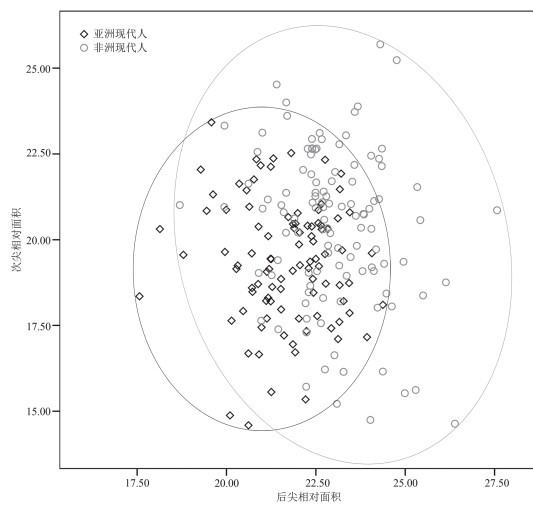


图 3 上颌第一臼齿后尖和次尖相对面积在亚洲和非洲现代人个体标本的散点分布图

Fig.3 Bivariate plots of Asian and African specimens along the M¹ relative metacone and hypocone sizes

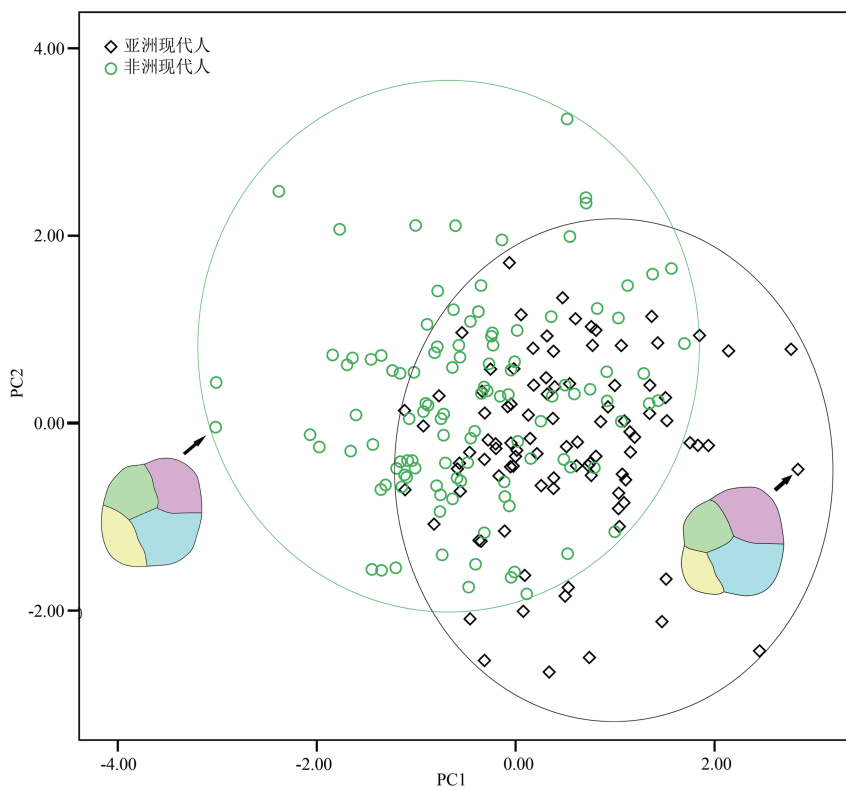


图 4 亚洲和非洲上颌第一臼齿尖相对面积主成分分析结果

Fig.4 Principal component analysis of the M¹ relative cusp areas of Asian and African modern populations
图中两张彩色线图依据箭头所指实际标本绘制 (蓝: 原尖; 紫: 前尖; 绿: 后尖; 黄: 次尖) / The two colorful drawings are made according to the original specimens indicated by the arrows (blue: protocone, purple: paracone, green: metacone, yellow: hypocone)

PC1 方向上, 亚洲和非洲标本虽有很大范围的重叠, 但亚洲现代人标本更倾向于 PC1 轴正值方向分布, 且两组约有 30 例标本相互之间独立分布。结合特征向量, 亚洲现代人上颌第一臼齿原尖和前尖相对大, 而非洲现代人标本后尖和次尖相对大。亚非现代人标本在 PC2 轴上有很大区域的重叠, 两者之间约有 16 例标本独立分布。

3.2.2 判别性分析

本文对上颌第一臼齿齿尖相对面积的数据统计分析显示四个齿尖相对面积在亚

洲和非洲现代人群之间的差异显著性水平平均达到 0.1% ($P < 0.001$), 同时也发现各齿尖相对面积在两个人群都存在一定程度的变异。为进一步探讨齿尖相对面积在人群关系研究上的价值, 本文采用判别分析方法对上颌第一臼齿齿尖相对面积在亚洲和非洲人群的数据进行了处理, 在汇总四个齿尖相对面积在两个人群之间差异的信息基础上, 建立了利用齿尖相对面积数据区分两个人群的判别函数公式 (表 3)。

表 2 亚洲和非洲上颌第一臼齿齿尖相对面积主成分分析结果 (特征值和特征向量)

	PC1	PC2
Eigenvalues	2.05	1.04
% variance	51.17	26.06
Eigenvectors		
原尖	.758	-.259
前尖	.705	.268
后尖	-.551	.785
次尖	-.820	-.536

表 3 采用上颌第一臼齿齿尖相对面积数据获得的判别函数

Tab.3 Discriminant functions based on cranial nonmetric traits (unstandardized data)

样本组(Samples)	Canonical Discriminant Function Coefficients (Unstandardized coefficients) (非标准化数据)		Fisher's linear discriminant functions Coefficients	
	亚洲	非洲	亚洲	非洲
原尖		.264	18.561	18.242
前尖		.272	17.569	17.241
后尖		-.427	26.004	26.519
次尖		---	---	---
常数(Constant)		-5.899	-816.354	-809.183
常数(Constant)		-1.860	-1.027	-2.502
人群中心点的函数平均值 (Functions at Group Centroids)	.650	-.557		

注: 由于次尖相对面积在两个人群中变异较大, 判别函数计算过程中被剔除。

表 4 亚洲和非洲现代人群上颌第一臼齿齿尖相对面积判别分析结果

Tab.4 Linear discriminant analysis of the M¹ relative cusp areas of the Asian and African modern populations

样本组(Samples)	采用初始(Original)判别情况 (百分比 %)			采用交互检验(Cross-validated)判别情况 (百分比 %)		
	中国	非洲	例数	中国	非洲	例数
中国	67(69.8)	29(30.2)	96(100)	66(68.8)	30(31.3)	96(100)
非洲	34(30.4)	78(69.6)	112(100)	34(30.4)	78(69.6)	112(100)
平均正确判别率		69.7%			69.2%	

对亚洲和非洲现代人上颌第一白齿齿尖相对面积的判别性分析结果(表4)显示,使用上颌第一白齿四个齿尖相对面积数据对亚洲和非洲人群标本的正确判别率分别为68.8%和69.6%。在分析的96例亚洲人标本中,67例判别正确,在分析的112例非洲人标本中,78例判别正确。使用这4项特征在两个人群的平均正确判别率是69.2%。

4 讨 论

4.1 亚洲和非洲现代人群上颌第一白齿齿尖相对面积及其变异

最近,对近代和现代中国人群上颌第一白齿齿尖相对面积开展了一些研究,这些研究涉及单个齿尖相对面积之间变异大小、全新世微观演化、以及在不同性别之间是否存在差别等^[23-25]。由于使用的标本材料不同,个别研究的齿尖相对面积测量方法与本文研究不尽一致(如未分割处理第五尖),因此本文获得的现代中国人群上颌第一白齿齿尖相对面积数据与以往研究数据有一些差别。但包括本文在内的所有研究数据差别不大,反映的总体特点和趋势一致。

以往对上颌第一白齿齿尖相对面积的研究很少涉及世界各地不同人群之间在该性状上的地域性差异。本文研究结果显示,亚洲和非洲现代人上颌第一白齿所有四个齿尖相对面积都存在明显的差异。首先,亚洲现代人上颌第一白齿具有一个相对较大的近中部分(原尖+前尖)和相对较小的远中部分(后尖+次尖)。亚洲和非洲现代人群在上颌第一白齿各齿尖相对面积上的差异都达到显著水平。其次,在各齿尖相对面积的变异大小上,非洲现代人各项变异指标要大于亚洲现代人,尤其是在原尖和次尖上。这与牙齿其他形态特征以及头骨的研究结果一致^[26-28]。非洲现代人的高异质性(heterogeneity)不仅在表型,也在遗传性状上呈现,进而被认为支持世界各地的现代人经过瓶颈效应(bottleneck)过程从非洲起源的假说^[29-31]。

4.2 上颌第一白齿齿尖相对面积在人群关系研究上的价值

通过不同人群在体质特征上的差异来研究人群之间的相互关系一直是体质人类学的一个重要内容,法医人类学也试图利用这些差异来区分不同的种族或人群。本文在揭示出上颌第一白齿齿尖相对面积在亚洲和非洲现代人群具有明显差异的基础上,采用判别分析方法建立了通过上颌第一白齿齿尖相对面积数据来区分亚洲和非洲现代人群的判别函数公式。由于各齿尖在亚洲和非洲两个人群的变异都很大,相互之间存在明显的重叠,因此采用判别分析方法只能将69.2%的标本准确区分开来。较采用头骨非测量特征的区分亚洲和非洲现代人群的正确判别率为低^[28]。尽管如此,本研究还是提供了一个通过上颌第一白齿齿尖相对面积区分亚洲和非洲现代人群的有效参数,为不断积累的头骨和牙齿在现代人群之间差异增加了新的数据^[26-28, 32]。本研究结果也表明,在未来的相关研究中,需要进一步增加来自世界不同地区现代人对比数据^[1],以尽最大可能代表现代人的变异范围。

4.3 上颌第一白齿齿尖相对面积在演化研究上的意义

为揭示上颌第一白齿齿尖相对面积在演化研究上的意义,本文引入了近些年发表的

化石人类数据(表 5)。如 Quam 等^[18]所述, 早期现代人和现代人相对早期人类来说上颌第一白齿原尖相对增大, 次尖相对减小。且早期现代人与近现代人之间上颌第一白齿四个齿尖相对面积没有显著差异。据此推断现代人群上颌第一白齿齿尖相对面积模式的固定可以至少追溯到中更新世晚期。而根据最新研究显示, 智人(*H. sapiens*)上颌第一白齿这种模式的齿尖相对面积最早被认为普遍存在于来自 Atapuerca SH 地点的欧洲中更新世化石人类标本中^[17]。然而, 本文提供的现代人数据表明, 虽然亚洲和非洲现代人相对人类演化早期齿尖相对面积形式有着一致的演化趋势, 但相互之间差别明显。且主成分分析和判别性分析显示亚洲现代人有部分标本不能被非洲现代人变异范围所包括。提示不同地区现代人群存在不同齿尖面积表现形式。以往对华中地区现代人研究显示, 从新石器到明清时期, 上颌第一白齿齿尖相对面积没有发生明显的演化变化。只是在以往研究中提到较晚的现代人对新石器时期现代人来说, 其后尖相对面积有一明显的增大^[24]。所以亚洲和非洲上颌第一白齿齿尖相对面积模式的分化至少可以追溯到全新世的早期。Lahr^[33]提到东亚相对人群的衍生特征出现在更新世晚期, 农业人群出现之前。至于现代人中国人上颌第一白齿齿尖相对面积模式是否与这一时间吻合, 需要进一步结合化石研究来解决。

如以上所述, 早期现代人和现代人相对早期人类来说上颌第一白齿原尖相对增大, 次尖相对减小^[18]。该演化趋势也适用于本文所测现代人数据。然而, 亚洲现代人比早期人类标本的原尖相对尺寸增加、次尖相对尺寸减小的更为明显。此外, Quam 等^[18]以及后来 Gómez-Robles 等^[34]的补充数据显示, 早期人属成员上颌第一白齿一个区别于晚期人类的重要指标是拥有一个相对较小的前尖/后尖相对面积比例, 这主要是由于后尖在人类演化过程中缩小导致的。由于早期人属成员的这一比例同样出现在南方古猿标本中, 所以可能代表一种较为原始的状态。就本文数据而言, 亚洲现代人相对非洲现代人标本后尖相对面积明显小, 且同时拥有一个明显较大的前尖, 所以在前尖/后尖这一比例上, 亚洲现

表 5 亚非现代人与不同人类演化阶段标本上颌第一白齿各齿尖相对面积平均值的比较
Tab.5 Comparisons of Asian and African modern humans with different taxonomic hominins in M¹ relative cusp areas

	原尖	前尖	后尖	次尖	数据来源
亚洲现代人(n=96)	31.82	27.18	21.66	19.34	本文
非洲现代人(n=112)	30.52	26.12	23.00	20.36	本文
南方古猿(n=29)	29.6	21.8	25.0	23.6	[18]
非洲早期人属(n=18)	29.3	23.2	24.8	22.8	[18]
匠人(n=1)	29.5	27.4	26.0	17.2	[18]
亚洲直立人(n=5)	29.9	24.9	22.9	22.3	[18]
先驱人(n=3)	30.4	23.7	21.3	24.6	[34]
海德堡人(n=4)	31.1	24.8	20.1	24.0	[18]
Atapuerca SH (n=12)	34.5	25.0	20.8	19.7	[17]
尼人(n=21)	29.9	25.8	20.6	23.7	[18]
Qafzeh早期现代人(n=7)	31.3	24.8	21.3	22.8	[18]
欧洲早期现代人(n=15)	31.8	25.7	22.4	20.1	[18]
近现代人(n=62)	31.0	25.8	22.9	20.3	[1]

注: 按照参考文献 [1], 表 5 中的近现代人标本来自北非、西非、欧洲、东北亚、印度和澳大利亚。

代人要比非洲现代人更加进步。Irish 等^[26, 35, 36]开展了一系列关于非洲早期人类和非洲现代人牙齿非测量性状的研究总结出了一组非洲现代人典型特征 (Sub-Saharan African Dental Complex--SSADC)。这些特征主要包括出现率高的双齿根 P¹、三齿根 M²、M₂Y 型齿沟排列、P₁Tome's 根、双齿根的 M₂ 以及出现率低的上中门齿双铲形和 M¹ 的釉质延伸等。在这些 SSADC 特征中, 部分特征在早期人类中出现并普遍存在。同样, 上中门齿的双铲形以及 M¹ 的釉质延伸在早期人类中基本不存在, 说明这些特征的衍生性。所以非洲现代人在牙齿非测量性状上表现出了较为原始的状态, 而区别于东亚蒙古人种较为进步的状态^[26]。与牙齿非测量特征比较所反映的趋势一致, 在本文研究的上颌第一白齿齿尖相对面积上, 非洲现代人相对亚洲现代人来说更加接近于早期人类。

综上所述, 现代人上颌第一白齿齿尖相对面积在世界不同人群之间却存在明显的地域性差异, 这种差异表现在四个主要齿尖相对面积以及变异程度上, 从而为区分亚洲和非洲现代人群提供了一个有效参数。对该地域性差异的进一步探讨认为, 非洲现代人在上颌第一白齿各齿尖相对面积上相对亚洲现代人来说要更加原始。

上颌第一白齿齿尖相对面积地域性差异的发现提示可能有更多的牙齿形态测量特征在世界不同地区人群之间存在显著差异。这些特征的发现在将有助于进一步了解不同地区人群的形成和分化。由于目前掌握的数据有限, 对于上颌第一白齿齿尖相对面积在世界各主要人群表现特点的确切形成时间还不清楚。本研究揭示出的非洲现代人上颌第一白齿齿尖相对面积的高异质性 (heterogeneity) 和相对原始性在现代人类形成与分化方面的作用尚需结合化石人类数据来进一步研究。

致谢: 本文使用的非洲标本由南非威特沃特斯兰德大学医学院解剖系提供, 在此表示感谢。

参考文献

- [1] Bailey SE. A morphometric analysis of maxillary molar crowns of Middle-Late Pleistocene hominins[J]. *Journal of Human Evolution*, 2004, 47: 183-198
- [2] Bailey SE, Skinner MM, Hublin JJ. What lies beneath? An evaluation of lower molar trigonid crest patterns based on both dentine and enamel expression [J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2011, 145: 505-518
- [3] Dean C, Leakey MG, Reid D et al. Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins[J]. *Nature*, 2001, 414: 628-631
- [4] Gómez-Robles A, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, et al. A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape[J]. *Journal of Human Evolution*, 2007, 53: 272-285
- [5] Gómez-Robles A, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, et al. Geometric morphometric analysis of the crown morphology of the lower first premolar of hominins, with special attention to Pleistocene Homo[J]. *Journal of Human Evolution*, 2008, 55: 627-638
- [6] Gómez-Robles A, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, et al. A geometric morphometric analysis of hominin upper premolars. Shape variation and morphological integration[J]. *Journal of Human Evolution*, 2011, 61: 688-702
- [7] Martínón-Torres M, Bastir M, Bermúdez de Castro JM, et al. Hominin lower second Premolar morphology: evolutionary inferences through geometric morphometric analysis[J]. *Journal of Human Evolution*, 2006, 50: 523-533
- [8] Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Gómez-Robles A, et al. Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): morphological analysis and comparative study[J]. *Journal of Human Evolution*, 2008, 55: 249-273
- [9] Scott RS, Ungar PS, Bergstrom TS, et al. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil

- hominins[J]. *Nature*, 2005, 436: 693-695
- [10] Skinner MM, Gunz P, Wood BA, et al. Enamel-dentine junction (EDJ) morphology distinguishes the lower molars of *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*[J]. *Journal of Human Evolution*, 2008, 55: 979-988
- [11] Skinner MM, Gunz P, Wood BA, et al. Discrimination of extant Pan species and subspecies using the enamel-dentine junction morphology of lower molars[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2009, 140: 234-243
- [12] Smith TM, Toussaint M, Reid DJ, et al. Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104: 20220-20225
- [13] Wood BA, Abbott SA, Graham SH. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. II. Mandibular molars-study of cusp areas, fissure pattern and cross sectional shape of the crown[J]. *Journal of Anatomy*, 1983, 137: 287-314
- [14] Wood BA, Engleman CA. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. V. Maxillary postcanine tooth morphology[J]. *Journal of Anatomy*, 1988, 161: 1-35
- [15] Bailey SE. Neandertal dental morphology: Implications for modern human origins. PhD dissertation, Arizona State University, 2002
- [16] Hlusko LJ, Do N, Mahaney MC. Genetic correlations between mandibular molar cusp areas in baboons[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2007, 132: 445-454
- [17] Martínón-Torres M, Spěváčková P, Gracia-Téllez A, et al. Morphometric analysis of molars in a Middle Pleistocene population shows a mosaic of 'modern' and Neanderthal features J]. *Journal of Anatomy*, 2013, 223: 353-363
- [18] Quam R, Bailey SE, Wood BA. 2009. Evolution of M¹ crown size and cusp proportions in the genus *Homo*[J]. *Journal of Anatomy*, 2009, 214: 655-670
- [19] Scott GR, Turner CG. The anthropology of modern human teeth: Dental morphology and variation in recent human populations[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997
- [20] Hanihara T. Craniofacial continuity and discontinuity of Far Easterners in the Late Pleistocene and Holocene[J]. *Journal of Human Evolution*, 1994, 27: 417-441
- [21] Lahr M. Patterns of modern human diversification: Implications for Amerindian origins[J]. *Yearbook of Physical Anthropology*, 1995, 38: 163-198
- [22] Manica A, Amos W, Balloux F, et al. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation[J]. *Nature*, 2007, 448: 346-349
- [23] 邢松, 刘武. 中国人牙齿形态测量分析——华北近代人群白齿齿冠及齿尖面积 [J]. *人类学学报*, 2009 (2): 179-191
- [24] 周蜜, 邢松. 华中地区近代人群中, 下颌第一白齿齿冠及齿尖面积 [J]. *解剖学报*, 2010, 10(5): 737-744
- [25] 周亚威, 李海军, 朱泓. 全新世中国北方人群第一白齿齿冠面积和齿尖相对面积的测量分析 [J]. *人类学学报*, 2013, 32(3): 319-329
- [26] Irish JD, Guatelli-Steinberg D. Ancient teeth and modern human origins: An expanded comparison of African Plio-Pleistocene and recent world dental samples[J]. *Journal of Human Evolution*, 2003, 45: 113-144
- [27] 刘武, Emma M, 吴秀杰, 张银运. 中国与非洲近代 - 现代人类某些颅骨特征的对比及其意义——中国与非洲人类头骨特征对比之二 [J]. *人类学学报*, 2003, 22(2): 89-104
- [28] 刘武, 吴秀杰, 邢松. 现代中国人群形成与分化的形态证据——中国与非洲和欧洲人群头骨非测量特征分析 [J]. *人类学学报*, 2011, 30(3): 250-264
- [29] Liu H, Prugnolle F, Manica A, et al. A geographically explicit genetic model of worldwide human-settlement history[J]. *The American Journal of Human Genetics*, 2006, 79: 230-237
- [30] Manica A, Amos W, Balloux F, et al. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation[J]. *Nature*, 2007, 448: 346-348
- [31] Prugnolle F, Manica A, Balloux F. Geography predicts neutral genetic diversity of human populations[J]. *Current Biology*, 2005, 15: 159-160
- [32] Xing S, Gibbon V, Clarke R, et al. Geometric morphometric analyses of the orbit shape in Asian, African and European human populations[J]. *Anthropological Science*, 2013, 121: 1-11
- [33] Lahr MM. *The Evolution of Modern Human Diversity*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996
- [34] Gómez-Robles A, Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, et al. Crown size and cusp proportions in *Homo antecessor* upper

first molars. A comment on Quam et al. 2009[J]. *Journal of Anatomy*, 2011, 218(2): 258-262

[35] Irish JD. Characteristic high- and low-frequency dental traits in sub-Saharan African populations[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 1997, 102: 455-467

[36] Irish JD. Ancestral dental traits in recent sub-Saharan Africans and the origins of modern humans[J]. *Journal of Human Evolution*, 1998, 34: 81-98

Morphological Evidence of the Formation and Diversification of Modern Chinese: the Comparative Analysis of M¹ Relative Cuspal Areas of Recent Asian and African Populations

XING Song¹, ZHOU Mi², LIU Wu¹

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

2. Institute of Archeology and Cultural Relics of Hubei Province, Wuhan 430077

Abstract: The processes of formation and diversification of modern human populations resulted in a series of physical characteristics in different geographic regions. These characteristics were consequently important in tracing population affinity. As an essential part of molar morphometrics, the relative cuspal area has gained intense interest due to its value in studies of both human evolution and population affinity. However, it was not clear whether the regional variation of M¹ relative cuspal areas exists among different populations. Based on measurements and comparisons of relative cuspal areas of 208 M¹'s, the present study revealed that recent Asian and African populations were significant different from each other in relative sizes of all four cusps. Specifically, Asians had a relatively large protocone and paracone, and a relatively small metacone and hypocone. Ranges of variations of all four cusps were larger in African specimens than in Asian ones, especially the relative protocone and hypocone sizes. Discriminant analysis could correctly discriminate 69.2% of the specimens into their original groups. After comparisons with corresponding data of fossil hominins, recent Africans were found to be more close to early forms of human evolution in relative cuspal areas of protocone and hypocone, as well as in the proportion of paracone/metacone. Diversification of recent Asian and African populations in the M¹ relative cuspal areas can be traced back at least to the early Holocene, and the acquiring of a more precise diversification time required involvement of hominins of Late and even Middle Pleistocene. The high degree of heterogeneity and relative primitiveness of recent African specimens revealed by the present study need to be ascertained through further studies.

Key words: Modern human; Upper first molar; Relative cuspal area; Heterogeneity; Primitiveness