

中国近代人群上颌前臼齿釉质 - 齿质连接面形状的三维几何形态测量

周蜜¹, 崔娅铭², 邢松^{2*}

1. 湖北省文物考古研究所, 武汉 430077; 2. 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

摘要: 牙齿的釉质 - 齿质连接面 (EDJ 或 Enamel-dentine junction) 是釉质表面 (OES 或 Outer enamel surface) 形态的发生基础, 其形态特征在牙齿发育早期形成, 与遗传因素密切相关。为探讨 EDJ 形状在近代人群中的变异特点, 本文使用显微断层扫描技术 (micro-CT 或 micro-computed tomography) 扫描了 100 例采自华中地区近代农业人群的上颌前臼齿 (P³ 和 P⁴ 各 50 例), 并复原了 EDJ 表面三维结构。采用基于 30 个标志点 (landmark) 和半标志点 (semi-landmark) 的三维几何形态测量量化了上颌前臼齿 EDJ 表面形状。结果显示, 牙齿内部舌侧尖区域变异程度较颊侧尖大。在人群内部, 上颌前臼齿的变异方式主要表现在 1) 颊舌尖相互靠近或远离造成的咬合面深浅的差别; 2) 颊舌尖齿质最高点 (dentine horn) 相对高度的差异; 3) 舌侧尖近远中方向尺寸的变化; 4) P³ 颊侧尖近中脊的内收与外扩造成的整个轮廓形状的对称性变化; 5) P⁴ 整个咬合面轮廓 MD/BL 比值的大小差别。基于以上发现, 本文进一步探讨了上颌前臼齿 EDJ 形状在两性或不同时代标本之间是否存在差异。平均形状的比较发现男性上颌前臼齿的舌尖相对较宽, 颊侧尖近中脊相对较低。但主成分分析 (Principal component analysis) 和置换检验 (Permutation test) 显示两性差异未达到显著水平。同样, 从新石器时代以来的各样本组之间在 EDJ 形状上的差别也没有达到统计上的显著水平。这一结果提示中国近代人群上颌前臼齿 EDJ 表面形状的变异特点至少可以追溯到全新世早期 (本文使用标本最早来自距今 6000-7000 年前的新石器时代阶段)。未来 EDJ 的三维几何形态测量可通过扩大标本数量进一步探讨不同性别、不同地区人群、不同演化阶段之间的差异。

关键词: 近现代人群; 牙齿; 齿质; 形态测量; 三维

中图法分类号: Q983⁺.8; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2016)04-0585-13

收稿日期: 2015-8-12; 定稿日期: 2016-2-3

作者简介: 周蜜, 湖北省文物考古研究所副教授, Email: zhoumi815@qq.com

通讯作者: 邢松, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所副研究员, Email: xingsong@ivpp.ac.cn

基金项目: 国家社科基金 (16BKG023)、武汉大学人文社会科学青年学者学术发展计划学术团队“史前至秦汉汉水流域人类文化的跨学科研究”、湖北省文物局南水北调工程丹江口库区文物保护科研课题 (NK13)、国家自然科学基金 (41302016; 41272034) 资助。

Citation: Zhou M, Cui YM, Xing S. Analyzing enamel-dentine junction(EDJ) shape in recent Chinese upper premolars using 3D geometric morphometrics[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2016, 35(4): 585-597

Analyzing enamel-dentine junction(EDJ) shape in recent Chinese upper premolars using 3D geometric morphometrics

ZHOU Mi¹, CUI Yaming², XING Song^{2*}

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

Abstract: The enamel-dentine junction (EDJ) is the developmental precursor of morphology on the outer enamel surface (OES). The EDJ morphology is more closely related to the genetic basis than the OES. This study employs micro-CT (micro-computed tomography) to complete scan of 100 isolated upper premolars (50 P³s and 50 P⁴s) of recent modern human with an agricultural background collected from central China. These specimens belonged to four periods of history, i.e. the Neolithic Age, the Eastern Zhou Dynasty, the Qin/Han Dynasties-Song/Yuan Dynasties, and the Ming/Qing Dynasties. After reconstructing the EDJ surfaces, 2 landmarks were defined on the dental horn (of buccal and lingual cusps) and 28 semi-landmarks along the occlusal border for each specimen. We then performed 3D geometric morphometric analyses to quantify the EDJ shapes. The result indicates that the lingual region exhibits a slightly higher degree of variability than that buccal region. Within the population, the main variation is expressed in following ways: 1) the depth of occlusal basin increase with the buccal and lingual cusps moving towards each other; 2) the relative dentine horn height of buccal and lingual cusps varies; 3) the mesiodistal dimension of the lingual cusps varies; 4) the degree of symmetry in the occlusal shape increase or reduce when the mesial ridge of buccal cusp shifted outwards or inwards; and 5) the MD/BL value of the whole occlusal area varies. To further explore the component of those variations abovementioned, we carried out analyses of sexual dimorphism and temporal micro-evolution. Comparison of mean shape shows that male specimens are inclined to have a relatively wider lingual region and a lower mesial ridge of buccal cusp. Nevertheless, both principal component analysis and Permutation test don't present a significant sexual dimorphism in the EDJ shape explored here. Likewise, specimens from four periods of history are not differentiated from each other. It suggests that the pattern of variation present in the Chinese recent modern human could be at least traced back to the early Holocene. The future analysis of geometric morphometrics on the EDJ surface will continue to explore the difference between specimens of different physical sex, territories, and evolutionary stage through expanding the sample size of dental materials.

Key words: Contemporary modern human; Teeth; Dentine; Morphometrics; 3D

1 前 言

牙齿表面的形态特征 (OES 或 Outer enamel surface) 对探讨古人类分类地位、演化以及现代人群关系方面发挥了重要的作用^[1-2]。近年来, 显微断层扫描 (micro-CT 或 micro-computed tomography) 的普及使得牙齿釉质 - 齿质连接面 (EDJ 或 Enamel-dentine junction) 表面的形态特征开始受到关注^[3-9]。牙齿形成后, 其 EDJ 保留了发生过程中基膜 (basement membrane) 的形式, 而这一结构的弯折 (folding) 基本决定了最终的齿冠形态^[10]。因此, EDJ 是 OES 形态特征的发生基础, OES 表面的性状多数能够在 EDJ 表面找到对应^[4-5]。相对于 OES, EDJ 表面的获得和形态特征研究能够比 OES 获得更多的形态信息, 这尤其体现在磨损牙齿上。

近年来的研究揭示 EDJ 表面形态特征在分类和系统发育上所起的重要作用^[3-9]。这些研究大概可以分为两类, 一是对非测量性状在 OES 和 EDJ 上的表达, 主要涉及到的性状有三角座横脊、跟座横脊、原附尖、卡式尖, 也包括少量的关于 C6、C7 的描述研究^[4-9]。Bailey 等^[5]对比了尼人和现代人下臼齿在三角座横脊 (trigonid crest) 上的出现情况后发现, 不管是在 OES 还是 EDJ 上, 尼人相对于现代人都表现出较高的三角座横脊出现率。尼人下臼齿 EDJ 表面三角座横脊的高出现率也表现在西班牙 Atapuerca 的 Sima de los Huesos (SH) 地点发现的海德堡人标本中^[8]。此外, SH 地点海德堡人下臼齿的三角座横脊在 EDJ 上的表现方式要远比 OES 上复杂的多^[8]。Ortiz 等^[6]研究了黑猩猩和现代人上臼齿卡式尖在 OES 和 EDJ 上的对应程度。Skinner 等^[4]研究了现生和化石猿类下臼齿的四个性状 (C6、C7、三角座横脊, 和原附尖), 并对比了这些性状在 EDJ 和 OES 上的对应程度。其研究结果指出^[4], OES 表面的形态特征主要由 EDJ 来决定的。然而, EDJ 上不同的形态特征可能在 OES 上面表现出类似的结构, 因而在分类和系统发育的研究中 EDJ 的获得和研究尤为重要。Zanolli 和 Mazurier^[7]研究了北非中更新世 Tighenif 1 和 2 号下颌骨所附着的 22 颗牙齿的内部结构 (EDJ 和髓腔) 后发现, Tighenif 牙齿在 EDJ 和髓腔方面表现出复杂的形态特征。除了独特的性状外, 还表现出了原始和进步特征, 以及尼人特征。关于 EDJ 另外一方面的研究是量化的形态测量。Skinner 等^[3]使用三维几何形态测量记录了南方古猿傍人粗壮种下臼齿 EDJ 表面咬合面边缘和齿颈线的形状。该研究发现, EDJ 表面的三维形态特征具有重要的分类学意义。同一种古人类内部从 M₁ 到 M₃ EDJ 的形态变化 (主要是齿质尖高度、齿冠高度和齿颈性状) 要比不同种标本之间同一类牙齿的变化大。

作为古人类分类和系统发育研究的重要对比数据, 关于现代人牙齿 EDJ 表面形态特征的变异特点目前鲜有提及。本文将使用 micro-CT 扫描获得现代人牙齿 EDJ 的三维表面数据, 以记录其形态变异特点。在 EDJ 表面形态的研究中, 研究方法包括简单的形态描述^[4, 7], 也有的研究尝试将性状分级, 如三角座横脊、跟座横脊、原附尖、卡式尖^[5-6, 8-9]。EDJ 表面形态的量化研究较少, Skinner 等^[3]使用三维几何形态测量记录了南方古猿傍人粗壮种下臼齿 EDJ 表面咬合面边缘和齿颈线的形状。在研究诸如齿冠形状、齿尖排列等测量性状时, 形态测量较传统的观察能够更客观的记录牙齿的形态变异特点^[11-12]。其中, 三维几何形态测量能够实现牙齿齿冠的三维形状以及齿尖、齿沟、齿脊等特征的三维排列或走向等方面的量化。鉴于此, 本文将使用三维几何形态测量来量化现代人牙齿 EDJ 的三维形状的变异特点。并在基础上探讨形态变异是否具有性别和时代上的差异。

2 材料和方法

2.1 材料

本文所研究的标本包括上颌左侧第三、四前臼齿 (P³ 和 P⁴) 各 50 例 (齿质完整)。当某一个个体只保留右侧时, 使用 Rapidform XOV 软件将其镜像。标本来自湖北省郧县青龙泉遗址、郧县店子河遗址、郧县乔家院墓地、郧县崖墓群小河下墓地、郧县马檀山墓地、丹江口牛场墓群、丹江龙口墓群、丹江潘家岭墓地、丹江金陂墓地、房县集家湾遗址、襄阳吴家坡墓地以及河南省淅川马岭遗址等。地跨湖北、河南两省, 时代从距今 6000~7000 年前的新石器时代仰韶文化早期阶段到东周时期、秦汉至宋元截止明清时期 (表 1)。

根据对出土随葬器物的研究, 该地区各时代居民均为定居的农业人群^[13-19]。性别鉴定主要依据邵象清^[20]和吴汝康等^[21]提出的鉴定标准, 通过对出土人骨的颅骨、下颌骨和骨盆的性别差异, 结合四肢长骨、胸骨以及肩胛骨等部位的若干项性别特征进行的综合判断。

2.2 方法

2.2.1 标本扫描和 EDJ 表面三维结构复原

每例牙齿标本使用型号为 225kV- μ CT 的 micro-CT 设备扫描 (由中国科学院高能物理所研发)。扫描参数设置如下: 电压 140kV, 电流 100 μ A, 360 度旋转扫描, 步幅 0.5

表 1 本文所使用标本的时代、遗址、地理位置、性别

Tab.1 The chronologies, sites, geographic locations, and physical sex of specimens used in the present study

P ³				P ⁴			
时代	遗址	地理位置	可鉴定性别(n)	时代	遗址	地理位置	可鉴定性别(n)
新石器(n=20)	青龙泉	湖北郧县	男: 8	新石器(n=17)	青龙泉	湖北郧县	男: 4
	马岭	河南淅川	女: 5		马岭	河南淅川	女: 8
东周 (n=5)	青龙泉	湖北郧县	男: 1	东周 (n=8)	青龙泉	湖北郧县	男: 2
	牛场	湖北丹江口	女: 0		牛场	湖北丹江口	女: 2
秦汉-宋元(n=12)	马檀山	湖北郧县	男: 1	秦汉-宋元(n=11)	马檀山	湖北郧县	男: 2
	小河下墓地		女: 3		小河下墓地		女: 1
	店子河				乔家院		
	牛场	湖北丹江口			牛场	湖北丹江口	
	潘家岭				潘家岭		
	金陂				金陂		
	吴家坡	湖北襄阳			吴家坡	湖北襄阳	
---	---		集家湾	湖北房县			
---	---		马岭	河南淅川			
明清(n=10)	马檀山	湖北郧县	男: 2	明清 (n=12)	马檀山	湖北郧县	男: 4
	金陂	湖北丹江口	女: 8		金陂	湖北丹江口	女: 7
	龙口				龙口		
未知(n=3)	吴家坡	湖北襄阳		未知 (n=2)	青龙泉	湖北郧县	
	---	---			马岭	河南淅川	

度，每个角度扫描 4 次。扫描分辨率为 36 微米 (X,Y,Z 方向上一致)。扫描获得的投影图 (Raw projections) 通过 IVPP225kVCT_Recon 软件转换成 Raw 格式的断层图 (Tomographic slices)。每张断层图尺寸为 2048*2048 像素。

使用 VGstudio 2.2 软件将断层图导入，去除标本以外的多余空间，保存数据为 Raw volume。再将这一数据导入 Mimics 16.0 进行釉质和齿质的分离，从而获得 EDJ 表面的三维结构。在分离釉质和齿质过程中，使用 Mimics 16.0 的 3D Livewire、single/multiple slices modification、和 thresholding 等功能。

2.2.2 几何形态测量

几何形态测量是基于标志点和半标志点的形状量化方法^[22-23]。关于标志点和半标志点的定义，以及几何形态测量的原理，请参照 Zelditch 等^[23]。本文的几何形态测量过程除标志点和半标志点的选取以及牙齿内部 EDJ 不同区域变异大小对比外，其余步骤使用 R 软件 (R 3.2.0)^[24] 及其 geomorph 软件包^[25] 完成。

标志点和半标志点的选取：如 Skinner 等^[3]，本文选取的标志点和半标志点主要定义咬合面的边界 (图 1)。两个标志点分别位于颊侧尖和舌侧尖的齿质最高点 (dental horn)。咬合面的近中边界 (或近中脊) 由颊侧尖近中脊、近中边缘脊和舌侧尖近中脊组成，咬合面的远中边界 (或远中脊) 由颊侧尖远中脊、远中边缘脊和舌侧尖远中脊组成。本文以等距离 (equidistant) 的方式在咬合面近、远中脊上分别选取 14 个半标志点。上颌前臼齿 EDJ 表面共定义 30 个标志点和半标志点，该过程在 Rapidform XOY 软件中完成。

GPA (Generalized Procrustes Analysis): 作为几种叠合方法 (superimposition) 中的一种，在去除标本摆放位置、角度、尺寸等非形状因素时，GPA 是最常用的^[23]。GPA 在将不同标本叠合以比较形状差异时，使用的标准是尽最大可能缩小 Procrustes distance (所研究对象上对应标志点之间距离的平方和再开根号)^[23]。本文所使用等距离法 (equidistant) 是在缺少标志点的曲线上选取半标志点的一种常用的方法。然而，通过此方法选取的半标志点并不能像标志点那样在不同标本之间保持很好的对应，甚至半标志点在曲线上的位置是相对“随意”(arbitrary) 的^[23]。为了尽量减小这一“随意性”，几何形态测量引入了滑动过程 (sliding technique)^[26]。本文在进行 GPA 的过程时，将 28 个半标志点进行滑动处理。

GPA 过程后，整个样本组能够产生一个由标志点和半标志点围成

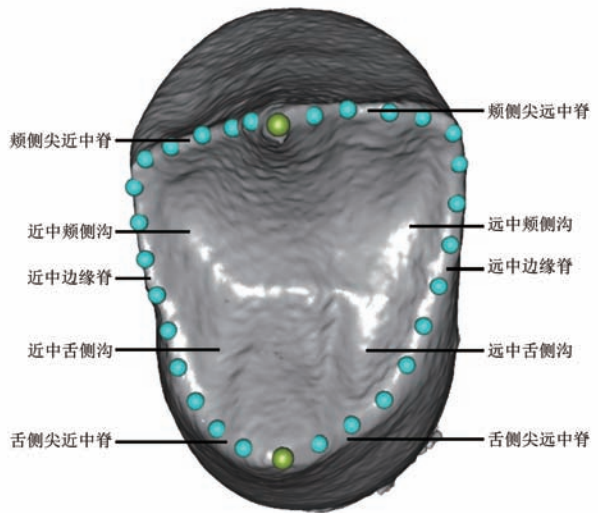


图 1 上颌前臼齿 EDJ 表面标志点 (绿色) 和半标志点 (蓝色) 的选取

Fig.1 The landmarks (green sphere) and semi-landmarks (cyan sphere) on the EDJ of upper premolar

的一个平均形状轮廓。以本文上颌第三前臼齿为例，平均形状上的每个标志点或半标志点周围都相应的分散着 50 个标志点或半标志点。50 个点中的每个点到其相应平均点的距离的平方相加得到的值代表每个点的变异大小，从而比较 30 个标志点或半标志点相互之间在变异大小上是否存在差异。

为了探讨上颌前臼齿咬合面的性状变异是否与性别有关，本文将男性和女性样本组的平均形状进行了叠合比较，直观的展示两组之间的性状差异。

主成分分析和差异性检验：主成分分析是通过降维来表现形状变异的主要方式。本文主要将 GPA 后的每例标本投射到由 PC1 和 PC2 轴组成的二维区域内，以展示不同性别、不同时代标本之间是否存在形状差异。同时，为了统计不同性别之间和不同时代标本之间 EDJ 三维形状上是否存在显著差异，本文进行了以置换检验 (Permutation test) 为标准的组与组之间的成对检验。每项置换检验共运算 999 次。

3 结 果

3.1 平均形状和不同位置的变异大小

上颌第三前臼齿 EDJ 表面的咬合面轮廓上面观呈现左右不对称的状态 (图 2)。舌侧齿质最高点偏向近中侧，颊侧尖近中脊相对颊侧尖远中脊移向舌侧，同时造成近中边缘脊短于远中边缘脊。上颌第四前臼齿 EDJ 表面的咬合面轮廓上面观左右基本对称。舌侧尖稍微移向近中侧。

P³、P⁴ 的咬合面轮廓不同部位的变异大小通过不同的颜色来显示 (图 2)，红色代表变异较大，白色代表变异较小。P³ 的近远中边缘脊的舌侧部分以及舌侧远中脊变异相对较大，而颊侧尖近中脊和近中边缘脊的颊侧部分变异较小。P⁴ 的近中边缘脊舌侧部分、舌侧远中脊、颊侧尖近远中脊远离颊侧尖齿质最高点的部分变异相对较大，而近远中边缘脊的颊侧部分变异相对较小。总体来看，咬合面的近远中脊的舌侧部分变异相对大于颊侧部分。未来

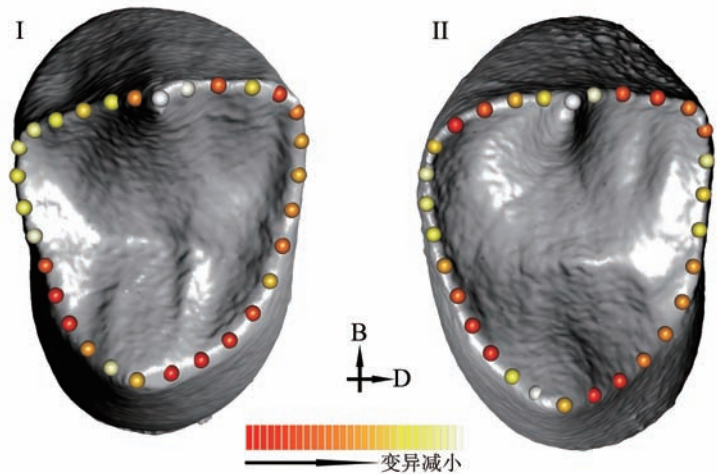


图 2 上颌第三 (I)、四 (II) 前臼齿 EDJ 的平均形状和不同位置的变异大小

Fig.2 The mean shape of P³ and P⁴ enamel-dentine junction (EDJ) and the variations of different regions

(B: 颊侧, D: 远中侧). 标志点颜色的梯度变化代表变异大小的不同, 红色标志点变异大

(B: buccal, D: distal). The color gradience indicates the change of variation, with the red sphere representing the most varied regions

更多的数据或许能够进一步揭示变异大小规律。

3.2 主成分分析和差异性检验

PC1 和 PC2 分别能够解释 P^3 形状变异的 21.53% 和 16.72% (图 3)。上面观 (图 3 I), PC1 正值端标本相对于 PC1 负值端标本在轮廓上更加扭曲, 表现为: 颊侧尖近中脊、舌侧尖近远中脊、颊侧尖和舌侧尖的齿质最高点内收。侧面观 (图 3 II), PC1 正值端标本相对于 PC1 负值端标本在颊侧尖和舌侧尖的齿质最高点以及颊侧尖和舌侧尖的近远中脊上表现出明显的相互靠近趋势, 同时近远中边缘脊下移。

上面观 (图 3 III), PC2 正值端标本相对于 PC2 负值端标本在颊侧尖近中脊上外扩, 在近远中边缘脊上内收。侧面观 (图 3 IV), PC2 正值端标本的颊侧尖相对于舌侧尖齿质最高点的高度降低。近远中边缘脊的舌侧部分下移。颊侧尖远中脊和近远中边缘脊的两处过度区域上移。

从图 3 中可以看出, 男性和女性标本在 PC1 和 PC2 的二维分布图上相互之间有很大面积的重叠, 各自没有表现出明显的分布趋向。图 4 中, 上面观 (图 4 I), 男性相对于女性标本舌侧尖近远中脊稍微外扩。侧面观 (图 4 III), 男性相对女性标本颊侧尖远中脊和

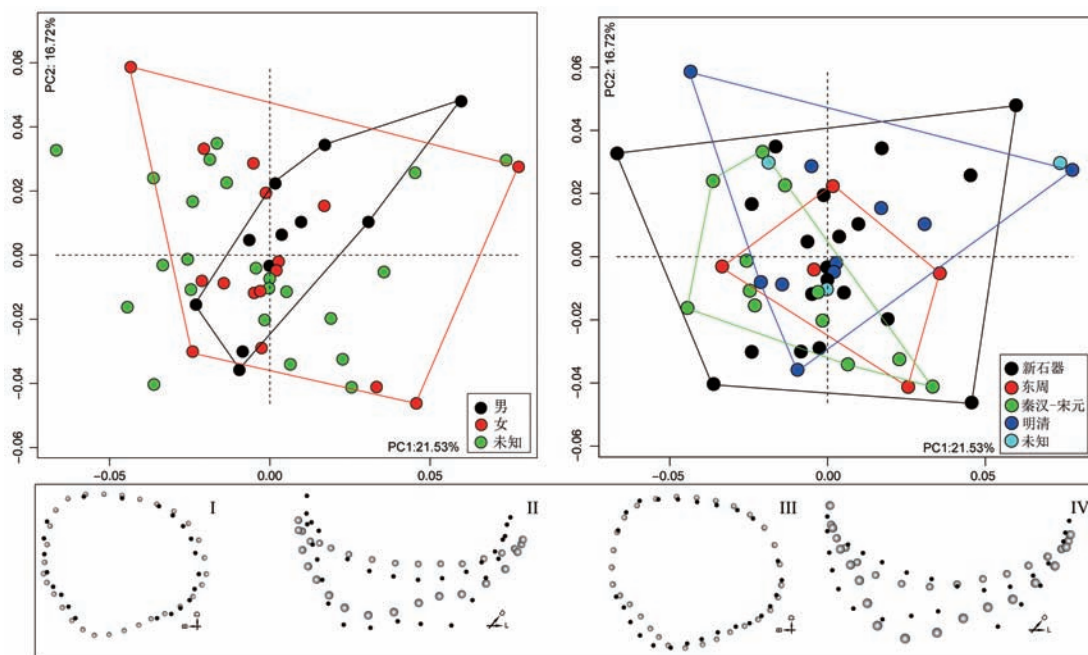


图 3 上颌第三前臼齿的主成分分析

Fig.3 The results of principal component analysis (PCA) on the EDJ shape of P^3

I: PC1 正值端和负值端标本形状比较的上面观 (黑色点代表正值端标本形状, 灰色球代表负值端标本形状, 下同); II: PC1 正值端和负值端标本形状比较的侧面观; III: PC2 正值端和负值端标本形状比较的上面观; IV: PC2 正值端和负值端标本形状比较的侧面观. B: 颊侧, D: 远中侧, L: 舌侧. I: top view of the shape difference between the positive-value (black dots) or negative-value extremes (grey sphere) of PC1 axis; II: lateral view of the shape difference between the positive-value (black dots) or negative-value extremes (grey sphere) of PC1 axis; III: Top view of the shape difference between the positive-value (black dots) or negative-value extremes (grey sphere) of PC2 axis; IV: lateral view of the shape difference between the positive-value (black dots) or negative-value extremes (grey sphere) of PC2 axis. B: buccal, D: distal, L: lingual

舌侧尖近中脊上移，而颊侧尖近中脊下移。然而，差异性检验显示两者之间的性状差异不显著 ($p=0.40$)。同样，采自不同时代的标本在图 3 中的分布区域相互之间有很大范围的重叠。差异性检验 (置换检验或 Permutation test) 也显示新石器、东周、秦汉 - 宋元、明清标本之间没有表现出明显的形状差异 (表 2)。

PC1 和 PC2 分别能够解释 P^4 形状变异的 27.06% 和 20.66%(图 5)。上面观 (图 5 I)，PC1 正值端标本相对 PC1 负值端标本近远中边缘脊、颊侧尖近中脊、舌侧尖齿质最高点、舌侧尖近远中脊内收，颊侧尖远中脊外扩。侧面观 (图 5 II)，PC1 正值端标本相对 PC1 负值端标本颊侧尖近中脊和舌侧尖的近远中脊相互靠近，颊侧尖远中脊上移，近远中边缘脊下移。

上面观 (图 5 III)，PC2 正值端标本相对于 PC2 负值端标本颊侧尖和舌侧尖的齿质最高点以及近远中脊相互远离，近远中边缘脊内收而相互靠近。同时，舌侧尖齿质最高点移向近中侧。侧面观 (图 5 IV)，颊侧尖和舌侧尖相互远离，近中边缘脊、远中边缘脊的颊侧部分上移，远中边缘脊的舌侧部分下移。

图 5 中，男性和女性标本的分布范围有较大重叠，各自没有表现出明显的分布趋向。

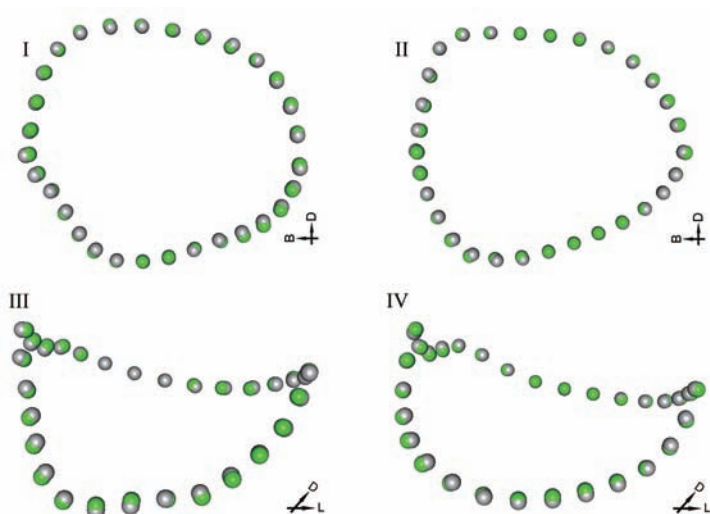


图 4 男性 (绿色) 和女性 (灰色) 上颌第三、四前臼齿平均形状的比较

Fig.4 The difference of mean shape between male and female upper first or second premolars

(I: 上颌第三前臼齿上面观, II: 上颌第四前臼齿上面观, III: 上颌第三前臼齿侧面观, IV: 上颌第四前臼齿侧面观) B: 颊侧, D: 远中侧, L: 舌侧 (I: P3-top view; II: P4-top view; III: P3-lateral view; IV: P4-lateral view)

表 2 不同时代标本上颌第三、第四前臼齿 EDJ 表面的形状差异显著性检验

Tab.2 Pairwise comparisons of P^3 and P^4 enamel-dentine junction (EDJ) shapes based on Permutation test

		新石器	东周	秦汉-宋元
P^3	新石器	---	---	---
	东周	0.762	---	---
	秦汉-宋元	0.195	0.626	---
	明清	0.570	0.970	0.557
P^4	新石器	---	---	---
	东周	0.968	---	---
	秦汉-宋元	0.913	0.972	---
	明清	0.155	0.275	0.194

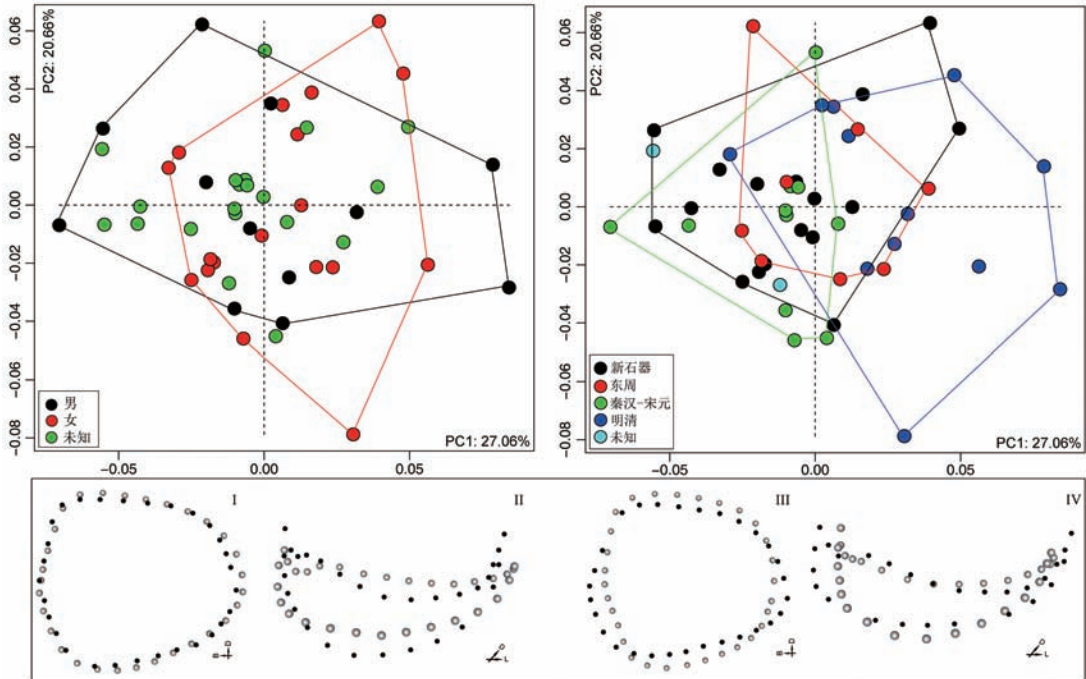


图 5 上颌第四前臼齿的主成分分析

Fig.5 The results of principal component analysis (PCA) on the EDJ shape of P⁴

I: PC1 正值端和负值端标本形状比较的上面观 (黑色点代表正值端标本形状, 灰色球代表负值端标本形状, 下同); II: PC1 正值端和负值端标本形状比较的侧面观; III: PC2 正值端和负值端标本形状比较的上面观; IV: PC2 正值端和负值端标本形状比较的侧面观. B: 颊侧, D: 远中侧, L: 舌侧 I: top view of the shape difference between the positive-value (black dots) or negative-value extremes (grey sphere) of PC1 axis; II: lateral view of the shape difference between the positive-value (black dots) or negative-value extremes (grey sphere) of PC1 axis; III: Top view of the shape difference between the positive-value (black dots) or negative-value extremes (grey sphere) of PC2 axis; IV: lateral view of the shape difference between the positive-value (black dots) or negative-value extremes (grey sphere) of PC2 axis. B: buccal, D: distal, L: lingual

从图 4 中展示的平均形状比较可以看出, 上面观 (图 4 II), 男性相对于女性标本的颊侧尖远中脊内收, 颊侧尖近中脊、舌侧尖齿质最高点、舌侧尖远中脊外扩。侧面观 (图 4 IV), 近远中边缘脊上移, 颊侧尖和舌侧尖近中脊下移。差异性检验显示两者之间的性状差异不显著 ($p=0.35$)。从新石器到明清, 4 组不同时代标本在图 5 中的分布相互之间重叠且没有表现出明显的分布趋势。差异性检验 (置换检验或 Permutation test) 也显示, 4 组标本之间的形状差异不显著 (表 2)。

4 讨论

4.1 上颌前臼齿 EDJ 的形状变异

本文使用基于 30 个标志点和半标志点的三维几何形态测量方法量化了 100 例中国近代人群上颌前臼齿 EDJ 表面的形状。研究结果显示, 整个咬合面的边界都存在不同程度

的变异。其中, P³、P⁴舌侧尖两侧脊的变异相对较大。

主成分分析进一步揭示了 P³、P⁴EDJ 形状的变异方式。主要表现在以下几点: 1) 颊侧、舌侧尖相互靠近或远离, 分别形成一个相对较深或较浅的咬合面, 这一变异方式在 P³、P⁴上都有所表现; 2) P³、P⁴颊侧尖和舌侧尖的齿质最高点相对高度存在明显变化; 3) P³、P⁴的舌侧尖近远中方向的尺寸存在变窄变宽的变化; 4) P³颊侧尖的近中脊存在内收或外扩的变化, 进而影响整个外轮廓形状的对称性; 5) P⁴EDJ 表面的 MD/BL 值存在明显的变化。

4.2 两性差异

本文所使用的 100 例近代人群 P³、P⁴ 在 EDJ 表面的形状存在明显的变异。在此基础上, 本文进一步探讨了上颌前白齿 EDJ 形状在不同性别之间是否存在差别。

关于牙齿的性别差异, 以往的研究多集中在釉质表面尺寸或其他形态特征^[27-32]。其中, 牙齿外部轮廓 (MD 或 BL) 或者基底面积大小 (crown basal area) 在牙齿性别差异研究中最常见^[28, 30-32]。同时, 齿冠的组成部分的尺寸或形状在两性之间是否存在差异也在一些研究中被提及, 如最大径 (diameter) 或面积 (area) 代表的单个齿尖尺寸 (cusp size)、齿尖最高点之间的距离 (inter cuspal distance)、以及齿尖的形状 (cusp shape)^[30, 33-36]。除了以上的测量性状, 牙齿两性差异的研究也包括进了一些非测量性状, 如卡式尖 (Carabelli's trait) 的大小、犬齿的远中附脊 (Distal accessory ridge 或 DAR)^[27, 29, 37]。通过以上这些研究发现牙齿形态特征的两性差异主要集中在齿冠的尺寸上 (crown size)。对恒齿而言, 同一人群不同类别的牙齿、不同人群相同类别的牙齿所表现出来的两性差异程度不同^[32]。不同牙齿类别中, 犬齿尺寸表现出最大程度的两性差异^[32]。齿冠的组成部分测量特征也表现出一定程度的两性差异, 如最大径和基底面积所代表的单个齿尖大小^[33, 35]。但有不同的研究指出, 单个齿尖的大小在两性之间的差别较小, 综合起来组成的齿冠尺寸所反映的两性差别更大^[33]。同时, 三角座和跟座的大小在两性之间也被发现存在显著差异^[30]。然而, 齿尖最高点之间的距离在两性之间的差异较小或不存在^[34, 36-37]。一种可能的解释是齿尖最高点是齿冠最先形成的部位, 受基因的调控比后来发育或环境的影响要大^[30, 35]。涉及牙齿非测量特征的两性差异的研究认为上白齿的卡式尖和犬齿的远中附脊在两性之间存在差异^[27, 29, 37]。然而, 这些非测量性状的两性差异似乎跟尺寸是相关的, 拥有较大尺寸的齿冠更易表达大的卡式尖^[37], 更普遍的犬齿远中附脊^[27]。

牙齿两性差异也可以通过测量齿冠的组织结构来揭示^[31, 38-41]。这类研究主要是对比染色体异常个体和正常个体牙齿的釉质和齿质线性厚度^[38-40], 以及通过组织切片测量已知男性和女性牙齿釉质和齿质的绝对和相对厚度^[31, 41]来实现的。研究认为, X 染色体所含基因能够作用于釉质, 促进其量的增加^[39], 这或许与 X 染色体上携带的牙釉蛋白 (amelogenin) 基因 (AMELX) 有关^[42-44]。Y 染色体所含基因能够同时增加釉质和齿质的含量, 这一作用可能与其增强了整个牙齿不同发育阶段的有丝分裂有关^[38-40]。就表型来看, 女性个体牙齿有较高的相对釉质厚度 (Relative enamel thickness or RET), 而男性个体牙齿有较高的绝对和相对齿质厚度^[31, 41]。同时, 有的研究指出不同发育时间形成的齿冠对性染色体或性激素水平的反应不同^[31]。然而, 其他的研究认为这种所谓的“反应不同”可能只反应在绝对测量指标上, 而通过相对指数 (如相对釉质或齿质厚度) 的测量能够得出一

致的结果^[41]。多数牙齿性别差异研究所发现的齿冠尺寸以及与尺寸相关的非测量性状在两性之间的差异很可能是由 Y 染色体对齿质生长的促进作用引起的^[31, 39]。

如上所述, X 和 Y 染色体对釉质和齿质的作用不同^[38-40]。如果去除釉质, 单纯对齿质部分尺寸和形状的研究能够更好的反应 Y 染色体对齿质的影响方式。本文使用 micro-CT 在扫描并去除上颌前臼齿釉质后, 研究了齿质或 EDJ 表面形状的两性差异。从结果来看, 本文研究的上颌前臼齿 EDJ 表面形状两性差异较小, 且未达到统计上的显著水平。尽管如此, 未来的研究可将基于 EDJ 表面的齿冠基底面积、基底形状等纳入研究范围, 进一步揭示上颌前臼齿的 EDJ 表面形状或大小是否存在明显的两性差异及其差异方式。

4.3 时代差异

研究发现, 全新世开始以来, 近现代人牙齿齿冠尺寸逐渐变小^[45], 但单个齿尖的相对面积并没有发生明显的微观演化^[46]。本文使用三维标志点和半标志点对全新世不同时期近代人群上颌前臼齿的 EDJ 形状进行了量化并使用主成分分析和置换检验的方式对比了差别的程度。研究结果发现, 从新石器到明清时期, 生活在华中地区的农业人群上颌前臼齿 EDJ 形状并没有发生明显的变化。

研究发现, 不同演化时期人类上颌前臼齿形状发生了明显的变化^[47-48]。基于数字照片的二维几何形态测量结果显示, 较早的人类上颌前臼齿齿尖夹角区 (Polygon, 由颊侧尖、舌侧尖最高点和近远中凹围成的区域) 在颊舌方向上变窄, 近远中方向上扩展。几项关于 EDJ 描述的研究也发现东亚直立人 EDJ 表面颊侧尖和舌侧尖齿质最高点相互之间距离较近, 使得上面观时, 齿冠的颊侧面和舌侧面显得相对较大^[49]。本文结果显示, 上颌前臼齿一种比较明显的变异方式是颊侧尖和舌侧尖齿质最高点的相互靠近而使得 EDJ 上的咬合面显得较深。这一特征可能代表着现代人中相对较“原始”的一类。然而, 上颌前臼齿 EDJ 形状的这一变异方式并没有表现出与时代明显的相关性。这一发现可能表示近代人群上颌前臼齿 EDJ 的咬合面三维形状的变异方式至少可以追溯到全新世的早期^[50]。具体变异特点的起源时间需要结合中国晚更新世的化石牙齿证据来进一步揭示。

4.4 未来研究

近几年, 三维几何形态测量开始普遍应用于古人类学和体质人类学中。相对于传统的形态观察, 该方法能够更加准确客观完成性状的量化, 且能够研究二维几何形态测量所不能定义的三维空间形态。比如说, 本文发现现代人上颌前臼齿颊侧尖和舌侧尖存在相互靠近或远离的三维空间内的变化, 以及颊侧尖和舌侧尖齿质最高点的相对高度变化, 这在以前二维形态测量中是无法获得的。在牙齿领域内, EDJ 受表面釉质的保护而不易磨损。最重要的是, EDJ 的形态是由牙齿发生早期基膜 (basement membrane) 弯折形成的, 在牙齿形成过程中不易受外界环境的影响, 更能反应遗传信息^[10]。因此, EDJ 表面形态是牙齿三维几何形态测量的重要研究对象。未来 EDJ 的三维几何形态测量可通过扩大标本数量进一步探讨不同性别、不同地区人群、不同演化阶段之间的差异。

参考文献

- [1] Turner II CG, Nichol CR, Scott GR. Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: the Arizona State University dental anthropology system[A]. *Advances in Dental Anthropology*, 1991, 13-31
- [2] Martín-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Gómez-Robles A et al. Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain) [J]. *Journal of Human Evolution*, 2012(62): 7-58
- [3] 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
- [4] Skinner MM, Wood BA, Boesch C, et al. Dental trait expression at the enamel-dentine junction of lower molars in extant and fossil hominoids [J]. *Journal of Human Evolution*, 2008(54):173-186
- [5] Bailey SE, Skinner MM, Hublin J-J. 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
- [6] Ortiz A, Skinner MM, Bailey SE et al. Carabelli's trait revisited: An examination of mesiolingual features at the enamel-dentine junction and enamel surface of *Pan* and *Homo sapiens* upper molars[J]. *Journal of Human Evolution*, 2012(63): 586-596
- [7] Zanolli C, Mazurier A. Endostructural characterization of the *H. heidelbergensis* dental remains from the early Middle Pleistocene site of Tighenif, Algeria[J]. *Comptes Rendus Palevol*, 2013(12): 293-304
- [8] Martínez de Pinillos M, Martín-Torres M, Skinner MM et al. Trigonid crests expression in Atapuerca-Sima de los Huesos lower molars: Internal and external morphological expression and evolutionary inferences[J]. *Comptes Rendus Palevol*, 2014(13): 205-221
- [9] Martín-Torres M, Martínez de Pinillos M, Skinner MM et al. Talonid crests expression at the enamel-dentine junction of hominin lower permanent and deciduous molars[J]. *Comptes Rendus Palevol*, 2014(13): 223-234
- [10] Butler PM. The ontogeny of molar pattern[J]. *Biological Reviews*, 1956 (31): 30-69
- [11] 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 (28): 179-191
- [12] 邢松, 周蜜, 刘武. 中国人牙齿形态测量分析 - 近代人群上、下颌前白齿齿冠轮廓形状及其变异 [J]. *人类学学报*, 2010 (29): 132-149
- [13] 刘德银, 李亮, 朱江松. 湖北丹江口市金陂墓群的发掘 [J]. *考古*, 2008(4): 53-73
- [14] 黄凤春, 黄旭初. 郟县乔家院墓群 2008 年的发掘 [A]. 见: 湖北省文物局主编. 湖北省南水北调工程重要考古发现 II. 北京: 文物出版社, 2010: 204-223
- [15] 李永宁, 许卫红. 丹江口龙口林场墓群万家沟岭墓地 [A]. 见: 湖北省文物局主编. 湖北省南水北调工程重要考古发现 II. 北京: 文物出版社, 2010: 94-99
- [16] 余西云, 赵新平. 河南淅川马岭遗址聚落考古的探索 [J]. *华夏考古*, 2010(3): 55-59
- [17] 郭怡, 胡耀武, 朱俊英等. 青龙泉遗址人和猪骨的 C, N 稳定同位素分析 [J]. *中国科学: 地球科学*, 2011(1): 52-60
- [18] 张全超, 周蜜, 朱俊英. 湖北青龙泉遗址东周时期墓葬出土人骨的稳定同位素分析 [J]. *江汉考古*, 2012(2): 93-97
- [19] 湖北省文物局等编著. 丹江口潘家岭墓地 [M]. 北京: 科学出版社, 2013
- [20] 邵象清. 人体测量手册 [M]. 上海辞书出版社, 1985
- [21] 吴汝康, 吴新智, 张振标. 人体测量手册 [M]. 北京: 科学出版社, 1984
- [22] Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution' [J]. *Italian Journal of Zoology*, 2004(71): 5-16
- [23] Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, et al. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*[M]. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004
- [24] R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- [25] Adams DC, Otarola-Castillo E. geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2013(4): 393-399
- [26] Gunz P, Mitteroecker P. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces[J]. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 2013(24): 103-109
- [27] Scott GR. Classification, Sex Dimorphism, Association, and Population Variation of the Canine Distal Accessory Ridge[J]. *Human Biology*, 1977(49): 453-469

- [28] Brace CL, Ryan AS. Sexual dimorphism and human tooth size differences[J]. *Journal of Human Evolution*, 1980(9): 417-435
- [29] Noss JF, Scott GR, Potter RHY et al. The influence of crown size dimorphism on sex differences in the Carabelli trait and the canine distal accessory ridge in man[J]. *Archives of Oral Biology*, 1983(28): 527-530
- [30] Kondo S, Townsend GC. Sexual dimorphism in crown units of mandibular deciduous and permanent molars in Australian Aborigines[J]. *HOMO-Journal of Comparative Human Biology*, 2004(55): 53-64
- [31] Schwartz GT, Dean MC. Sexual dimorphism in modern human permanent teeth[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2005(128): 312-317
- [32] Zorba E, Moraitis K, Manolis SK. Sexual dimorphism in permanent teeth of modern Greeks[J]. *Forensic Science International*, 2011(210): 74-81
- [33] Biggerstaff RH. Cusp Size, Sexual Dimorphism, and the Heritability of Maxillary Molar Cusp Size in Twins[J]. *Journal of Dental Research*, 1976(55): 189-195
- [34] Townsend GC. Intercuspal Distances of Maxillary Pre-molar Teeth in Australian Aborigines[J]. *Journal of Dental Research*, 1985(64): 443-446
- [35] Kondo S, Townsend GC, Yamada H. Sexual dimorphism of cusp dimensions in human maxillary molars[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2005(128): 870-877
- [36] Harris EF, Dinh DP. Intercusp relationships of the permanent maxillary first and second molars in American whites[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2006(130): 514-528
- [37] Harris EF. Carabelli's trait and tooth size of human maxillary first molars[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2007(132): 238-246
- [38] Alvesalo L, Tammisalo E. Enamel thickness of 45X females' permanent teeth[J]. *American Journal of Human Genetics*, 1981(33): 464-469
- [39] Alvesalo L, Tammisalo E, Townsend G. 1991. Upper Central Incisor and Canine Tooth Crown Size in 47,XXY Males[J]. *Journal of Dental Research* 70(7): 1057-1060
- [40] Alvesalo L. Sex chromosomes and human growth. *Human Genetics*, 1997(101): 1-5
- [41] Saunders SR, Chan AHW, Kahlon B et al. Sexual dimorphism of the dental tissues in human permanent mandibular canines and third premolars[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2007(133): 735-740
- [42] Sasaki S, Shimokawa H. The amelogenin gene[J]. *International Journal of Developmental Biology*, 1995(39): 127-127
- [43] Hu JC-C, Yamakoshi Y. Enamelin and Autosomal-dominant Amelogenesis Imperfecta[J]. *Critical Reviews in Oral Biology & Medicine*, 2003(14): 387-398
- [44] Crawford P J, Aldred M, Bloch-Zupan A. Amelogenesis imperfecta[J]. *Orphanet J Rare Dis*, 2007, 2(17): 17
- [45] Brace CL, Mahler PE. Post-Pleistocene changes in the human dentition[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 1971(34): 191-203
- [46] 周蜜, 邢松. 华中地区近代人群上、下颌第一白齿齿冠及齿尖面积 [J]. *解剖学报*, 2010(10):737-744
- [47] 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
- [48] Liu W, Schepartz LA, Xing S et al. Late Middle Pleistocene hominin teeth from Panxian Dadong, South China[J]. *Journal of Human Evolution*, 2013(64): 337-355
- [49] Xing S, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM et al. Middle Pleistocene Hominin Teeth from Longtan Cave, Hexian, China[J]. *PLoS ONE*, 2014(9): e114265
- [50] 邢松, 周蜜, 刘武. 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白齿齿尖相对面积的对比分析 [J]. *人类学学报*, 2014(33): 471-482