

现代各主要人群中面部 3D 几何形态的对比

崔娅铭

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: 中面部的形态是个人识别的重要依据, 并且长期以来都在各人种的形态对比研究中占有重要的地位。而中面部骨骼形态复杂, 骨骼表面不规则, 很难用传统的方法来进行测量和比较。本文采用基于三维表面半标志点的几何形态测量学研究东亚现代人中面部的形态及其变异范围, 并与其他各大地理位置中的现代人群的中面部形态进行对比, 为人类演化和对比不同人群的形态研究建立基础数据。本研究结果显示中面部形态能够大致区分各个现代人群, 其中东亚现代人与除美洲印第安人以外的所有现代人的中面部形状之间都具有较为明显的差异。东亚现代人与澳大利亚和非洲的现代人中面部形状之间的差别最明显, 而与欧洲和东南亚现代人的分布范围有部分重叠。东亚现代人群中面部的平均形状却具有非常明显的特点: 沿着正中矢状面的结构回缩, 而两侧的结构向前方和两侧突出。而其他现代人群的中面部平均形状则呈现出相反的特征, 即沿着正中矢状面的结构为突出, 而两侧的结构回缩的特征。这些特点在东亚发现的化石人类标本中也有很高的发生率, 这表明这些中面部特征在东亚人类进化的序列是连续的, 并无受到干扰的迹象。

关键词: 现代人; 中面部; 三维; 几何形态测量

中图法分类号: Q983⁺.1; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2016)01-0089-12

3D Geometric Morphometric Comparison of Midfacial Morphology among Modern Major Populations

CUI Yaming

Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044

Abstract: Metrical and non-metrical analyses of the midfacial region of the genus *Homo* reveal distinct geographical differences in mid-face morphology. This study analyzes the surface morphology of mid-face of recent East Asian, European, Southeast Asian, Australian,

收稿日期: 2015-06-19; 定稿日期: 2015-08-13

基金项目: 中国博士后科学基金资助项目, 项目编号: 2015M581174

作者简介: 崔娅铭 (1986-), 女, 四川省成都市人, 博士, 现于中国科学院古脊椎动物与古人类研究所从事博士后研究, 主要研究方向为人类的颅骨几何形态测量学研究。Email: cuiyaming@ivpp.ac.cn

Citation: Cui YM. Comparison of midfacial morphology among modern major populations[J]. *Acta Anthropologica Sinica*, 2016, 35(1): 89-100

American Indian and African populations using 3-D geometric morphometric methods, to quantify characters that are otherwise difficult to capture by traditional craniometric methods. The results show that the morphology of midface efficiently separates different populations. The midfacial morphology of East Asian population is significantly different from all the other groups but American Indians, confirming the proposed direct affinity between the two. East Asian population shows the most different midfacial morphology to the African and Australian modern humans, but partially overlapping the European population, suggesting gene flow between the East and West sides of the Eurasia. The midface morphology of the East Asian population shows extinct features: the features along the midsagittal plane show little forward projection and lateral features expand laterally, i.e. facial flatness in the coronal direction. These characters are observed frequently in the East Asian fossil humans, suggesting a successive series in the human evolution in China.

Key words: Modern humans; Mid-face; Three-dimension; Geometric morphometrics

1 前 言

中面部的形态是个人识别的重要依据,并且长期以来都在人类各亚种的形态对比研究中占有重要的地位。中面部指的是面颅中部,也称为眶下区域,主要由颧骨和上颌骨组成,常被称为颧骨上颌骨联合体。以往的研究表明,中面部形态在不同的现代人群间有差异。蒙古人种具有突出的颧骨体,宽阔的面宽,朝向前方的颧骨额蝶突。Hubbe 等^[1]研究了 135 个人群的 33 项面部特征,认为中面部形态在一定程度上能够反映人群历史。Maddux^[2]认为中面部表面表现出明显的异速生长,并认为尼安德特人典型的平坦中面部主要由其较大表面积的决定,而非以往认为的与寒冷环境或咀嚼应力有关。周文莲等^[3-5]曾对现代人头骨中面部几项非测量性状,包括犬齿窝,颧骨缘突和梨状孔上外侧部的膨隆情况进行了观察,认为梨状孔上外侧部的膨隆程度与性别之间存在相关性,并且在欧洲现代人颅骨标本中的出现率明显高于东亚现代人群。

中面部形态也具有进化意义,这主要表现在尼安德特人与许多非洲及欧洲的中更新世人类表现出与现代人类非常不同的特征^[6-8]。现代人的中面部普遍具有明显的犬齿窝;而尼安德特人与许多非洲及欧洲的中更新世人类没有犬齿窝,而是表现为平坦而宽大的中面部。许多观察结果和研究都表明,中面部形态可以有效地将尼安德特人和非洲及欧洲的中更新世人类与解剖学上的现代人区分开来^[2, 9-10]。Freidline 等^[11]量化和分析了西班牙中更新世人类地点 Atapuerca 的 ATD6-69 标本的中面部特征,并预测了其成长为成年人后的相应特征形态,认为此标本即使在成年后仍会表现出中等的现代人类面部特征,现代的具有犬齿窝的面部在中更新世已经出现。

Pope^[12]研究了人属中的颧骨形态特点,认为周口店直立人,大荔人,金牛山人,东亚的晚期智人都表现出与现代东亚人十分相似的颧骨形态,认为颧骨的形态支持东亚现代人的区域连续性进化假说。Lahr^[13]指出魏敦瑞所提出的许多支持连续进化假说的形态特征

都不能作为有力的证据，但同时仍然认为中面部扁平的特征是从直立人直到现代东亚人一直连续存在的特征。吴新智^[14-16]提出颧骨额蝶突的朝向也是支持东亚现代人本地起源假说的一个特征之一。

由于中面部骨骼形态复杂，骨骼表面不规则，很难用传统的方法来进行测量和比较，因此对中面部进行的研究中的一个最大的难点就是如何将中面部形态成功量化。早期的研究主要是通过描述的方法来记录标本之间中面部形态的差异，例如 Pope^[12]通过描述和测量的方法研究了更新世人属标本中颧骨变异，认为东亚化石人类标本的中面部与其他地区的化石人类有很大差异。后来的研究试图量化中面部表面的形态。周文莲与吴新智^[3-5]使用投影栅相位法的方法来定性的分析中面部的几项非测量性特征，这是一种很好的非接触的结构光三维测量技术，但由于仪器的限制和方法的复杂性，并未在古人类学研究中得到广泛的应用。Maddux^[2]通过几何形态测量学来协助研究中面部的形态，但他们使用投影的方法来放置表面半标志点，不能完全保证半标志点之间的同源性。Freidline 等^[11]通过使用三维表面半标志点，运用几何形态测量学量化和分析了西班牙中更新世人类地点 Atapuerca ATD6-69 标本的中面部特征，这是三维表面半标志点的成熟运用。

无论是在人类演化还是体质人类学对中面部的研究中，现代人群的形态数据都是不可或缺的。虽然如前文所述研究人员对中面部形态展开了不少研究，但是这些以往的研究很少关注现代人群中的中面部变异，而是更多的研究化石人类，特别是尼安德特人的中面部形态，关于现代各个个人种的中面部是否存在明显的差别，这些人种中面部的基本形态如何，变异范围以及与其他人群的相似与差异等问题都尚未完全厘清。对各个现代人群中面部形态的量化和比较的研究对研究现代人群与化石人类之间的关系，化石人类的演化和迁移过程都具有十分重要的意义。鉴于这些问题，本文将采用基于三维表面半标志点的几何形态测量学研究东亚现代人中面部的形态及其变异范围，并与其他各大地理位置中的现代人群的中面部形态进行对比，为人类演化和对比不同人群的形态研究建立基础数据。

2 材料与方法

2.1 材料

本研究所使用的标本来自东亚，欧洲，东南亚，美洲，非洲以及澳洲。用于本文研究的东亚现代人颅骨标本共 29 例，这些来自江西、云南、贵州、广西、安徽、山东、河北、青海、吉林等九省区，采集自公安部第二研究所秦城培训中心收集的东亚现代人颅骨标本。另外还包括 26 例来自欧洲现代人头骨，由 Zellerndorf、Vresovice、Kysperka 3 个地点的合并而成。本研究中包含的东南亚（印度尼西亚）标本六例，澳大利亚标本 8 例（包括两例来自塔斯马尼亚的标本），北美印第安人标本 16 例，均采集自来自美国自然历史博物馆。非洲（南非）标本 18 例采集自肯尼亚国家博物馆 (Kenya National Museum) 医学院解剖系收藏的生活在肯尼亚的现代非洲黑人骨骼标本。在标本的采集过程中，面颅部分有缺失，破损，严重变形的标本，本研究不予采用。另外由于本文的研究将涉及到下颌骨的牙槽部分，牙槽严重萎缩或破损的颅骨标本将不包括在研究中。由于性别之间的差异不显著 ($p=0.84$)，本研究并未对性别进行区别。

2.2 标本的三维表面扫描和初步处理

东亚，欧洲的现代人颅骨标本使用 Konica Minolta 非表面接触式三位数字 Range 7 扫描仪进行扫描，以将其表面形态量化。该扫描仪的分辨率为 40 微米。扫描完成的标本使用 Rapidform XO V 2 软件进行初步处理。东南亚，美洲，非洲以及澳洲的现代人颅骨标本使用 Next Engine 三维激光扫描仪进行扫描。

2.3 标志点和半标志点的定义和放置

本研究使用的 14 个标志点（表 1）是根据前人研究^[17]中的颅骨标志点确定的。所有的标志点的位置和坐标都使用 Landmark Editor Software^[18] 获得。为了避免不同研究者放置标志点时产生的不必要的误差，所有的标本上的标志点都由本文作者一人确定。

将所有标本上的标志点确定以后，就可以开始定义曲线半标志点和表面半标志点。曲线半标志点将中面部的几条曲线均分为若干部分，由本文作者手动将曲线半标志点定义在每一个标本上。曲线半标志点共有 65 个。然后定义表面半标志点，首先将其中一个标本定义为“模板标本”，在其表面建立一个由标志点和曲面半标志点组成的网，本研究共定义了 937 个表面半标志点。再使用薄板样条曲面根据每一个标本的形状将这个“模板网”进行弯曲，使其与其余颅骨的表面形状完全对应^[19]。然后将这些经过对应的标志点和半标志点在曲面表面滑动，以此确定每一个标志点和半标志点的三维坐标。这样的方法能够保证每一个标本表面的曲面半标志点数目相同，并且其位置相互对应^[19-21]（图 1）。标志点和曲线半标志点的放置使用 Landmark Editor^[18] 和 R x64 3.1.3^[22] 来完成。完成滑动之后，标志点和半标志点将在后续的分析处理中无差别处理。

随后本研究将使用 Generalized Procrustes Analysis（GPA）来将一系列标本的标志点或半标志点根据最小平方和的原则重叠到平均位置上。GPA 的使用可以通过使每一个标本的中心大小（Centroid Size，每一个标志点与标本中心点之间距离的平方和的平方根）相同的方法使其标准化^[23]，去除不同标本之间的位置，大小和方向造成的坐标值差异，尽量减少非形态变异对分析造成的影响。所有的数据处理和统计分析使用 Mathematika（Wolfram Research）和 R x64 3.1.3^[22]。

2.4 分析

主成分分析（Principal Component Analysis, PCA）起到的作用是将高维形状数据降维^[24, 25]，并且可以对大量的数据进行归纳，找出数据的大致趋势。

表 1 标志点和曲线半标志点
Tab.1 Homologous landmarks and curve semilandmarks used in the analysis

标志点	缩写	描述
1. 鼻棘点	ns	
2. 上齿槽前缘点	pr	
3,4. 眶额颧点	fmo	
5,6. 上颌额点	mf	
7,8. 颧颌点	zm	
9,10. 颞额颧点	fmt	
11,12. 颧点	ju	
13,14. 颧突下点	zri	颧骨根部向齿槽颊侧表面的投影 ^[10]
曲线		
1. 眶下缘		从上颌额点到颞额颧点的眼眶下缘，双侧，N=10×2
2. 梨状孔边缘		从鼻尖点到鼻棘点的梨状孔边缘，N=8×2
3. 上齿槽中线		沿着正中矢状面，从鼻棘点到上齿槽前缘点，N=3
4. 上齿槽下缘		沿着上齿槽下缘，从上齿槽前缘点到颧突下点，双侧，N=6×2
5. 颧骨体下缘		沿着颧骨上颌骨联合体下缘，从颧颌点到颧突下点，双侧，N=3×2
6. 颧骨额蝶突后缘		沿着颧骨额蝶突后缘，从颞额颧点到颧点，双侧，N=5×2

为了使两个最主要成分 (Principal Components, PCs) 所代表的形状差异更直观, 作者将对 GPA 以后的所有标志点和半标志点坐标进行 PCA 分析^[26, 27]。另外, 本文作者还将中面部形态按照主成分轴极值所代表的形状进行弯曲, 将得到颅骨形态绘制在 PCA 图的四周, 藉此确定本研究样本变异范围的极端情况和极性。

为了确定各个群体之间的相似程度, 作者计算了每两个现代人群平均形状之间的形态差异, 这在几何形态测量学中是通过计算 P 距离 (Procrustes Distance) 来完成, 即两个标本相应标志点坐标之差平方和的平方根^[29]。为了计算本研究中标本组之间的差异是否显著, 我们使用置换检

验 (Permutation test) 的方法计算了每两个标本组平均形状之间的差异的显著性。由于该置换检验是在同一数据集上同时检验几个独立假设的检验, 那么用于每一假设的统计显著水平都应根据 Bonferroni 校正 (Bonferroni correction) 进行校正, 因此本研究的显著性水平被设定为 $p < 0.0083$ (以 $p < 0.05$ 为基准)。

另外, 每两个组间的表型关系都通过计算每两个组之间的 P 距离, 并根据这些距离绘制成亲缘关系树。此亲缘关系树的分支都通过 Bootstrap 方法来确定该分支的确定性, 此过程使用了 MEGA version 6^[30], MEGA-Computing Core^[31], 以及 R x64 3.1.3^[22]。Bootstrap 是一种评价样本估计值可信度的方法。本研究的 Bootstrap 分析过程如下: 若某组个体数为 n , 从某个组中随机挑选 (之后放回) n 个个体, 这样新形成的组就包括初始

表 2 前五个主成分与中心大小自然对数的相关性

Tab.2 Least squares regression results for the first five individual PC shape scores versus loge centroid size

	相关系数 (r)	P 值
PC1	-0.104	0.2955
PC2	0.017	0.8654
PC3	0.485	0.0000**
PC4	0.116	0.2433
PC5	-0.004	0.9662

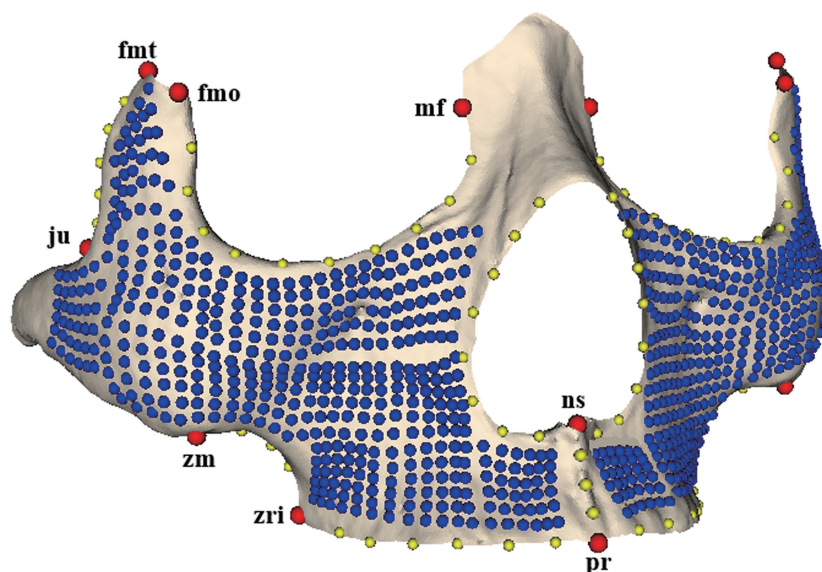


图 1 中面部的标志点和半标志点分布示意图

Fig.1 Illustration of the positions of the landmarks and semi-landmarks employed in this study

红色: 中面部的标志点 (Red: homologous landmarks); 黄色曲线半标志点 (Yellow: curve-semilandmarks); 蓝色: 表面半标志点 (Blue: surface-semilandmarks)。图中标志点名称为缩写, 全称见表 1 (Homologous landmarks are abbreviated and the full names are listed in Tab.1)

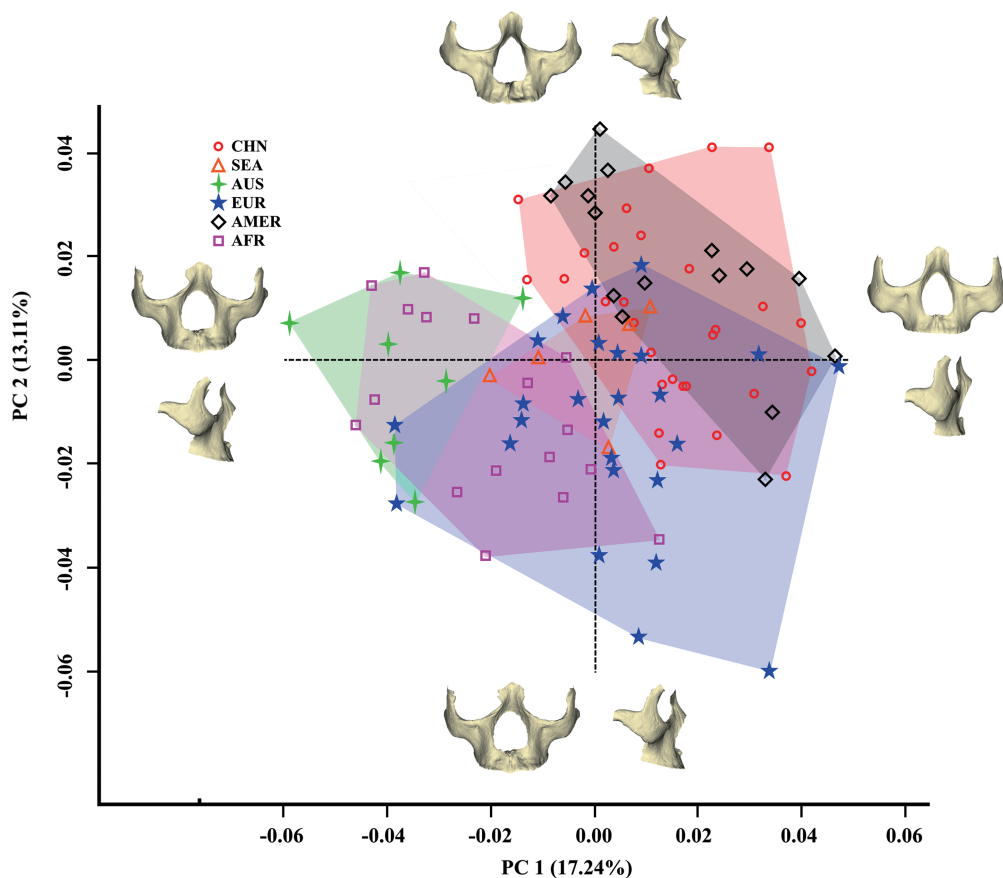


图 2 标志点与半标志点在形状空间中的 PCA 结果

Fig.2 PCA in shape space of full landmark and specimen dataset

a: PC 1 和 PC 2 分别代表了所有形状变异的 17.24 和 13.11%。图中不同颜色的半透明色块代表了各个人群中面部形态的分布范围。PC 1 和 PC 2 两端的形状代表了极值状态下中面部的虚拟形态。鼻骨形态并未本研究研究范围, 但为了保持面部的完整性, 在虚拟形态中保留了鼻骨形态, 其差异不代表本研究数据的差异 (The first two PCs are plotted. PC 1 represents 17.24% of total shape variation and PC 2 represents 13.11%. Convex hulls are drawn around each modern human population to show the variation ranges. The surface visualizations represent the mean shapes at the positive and negative ends of PC 1 and 2. Nasal morphologies of the visualizations do not represent the variation in the dataset of the current study). b: 用颜色表示 PC 1 和 PC 2 两端的形态变化。其中, 粉色和绿色分别表示颅骨表面形态向外侧和内侧变化, 颜色的饱和度表示变化的大小 [Changes in morphology along PC 1 and PC 2 are visualized with colors. Pink and green indicates direction (outward and inward, respectively) and the saturation of the colors indicates magnitude of shape changes perpendicular to the surface of the skull]

组中个体的一个子集; 再根据这些新组建立亲缘关系树。这样的过程重复 100 次, 每次成为一个 Bootstrap, 形成 100 个不同的亲缘关系树, 并根据 100 个亲缘关系树建立一个统一树 (consensus tree), 每个分支的可信度值是通过计算此分支在上述的 100 个亲缘关系树中的支持次数得出的。这样的方法可以有效地分析不同组之间的表型关系远近, 并能够评估这些亲缘关系的可靠程度。

为了更直观地表现不同分组之间的形态差异, 作者还生成了上述各分类的平均面部形态。作者使用将标志点和半标志点数据组将各组中面部形态平均值与东亚现代人中面部形态的平均值进行重叠并进行具体的比较和分析。

3 结果与分析

3.1 中面部形态在形状空间主成分分析结果

图 2 示中面部形态在形状空间中的前两个主成分, PC1 代表所有变异的 17.24%, PC2 代表所有变异的 13.11%, 二者总共代表了所有形状变异的 30.35%。沿着 PC1 的形态变化主要集中在梨状孔的位置, 颧骨体的朝向, 面宽, 大小和粗壮程度, 上颌骨额突, 突颌程度以及颧骨额蝶突的朝向上。PC1 负值一端极值 (0.06, 0) 和负值一端极值 (-0.06, 0) 所代表的形态分别如图 2 (A) 和 (B) 所示。PC1 正值 (以澳洲现代人为代表) 所代表的形态特征为整个梨状孔部分的位置朝前方突出, 更加宽而矮; 突颌程度更强; 颧骨体纤细, 体积较小, 颧骨结节不明显; 颧骨额蝶突宽度较小, 且更加朝向侧面; 位于梨状孔两侧的上颌骨部分较突出。PC1 负值所代表的形态 (以部分东亚和美洲印第安人标本为代表) 具有梨状孔位置更加向后方, 高而窄; 无明显突颌; 颧骨粗壮, 颧骨结节非常明显, 并有明显的颧骨切迹; 颧骨额蝶突较宽, 与负值形态相比更加朝向前方。东亚现代人, 美洲印第安人中面部形态主要分布在 PC1 的正值范围内, 在 PC1 正值部分的分布范围大于负值部分的分布范围, 而非洲和澳洲现代人中面部形态主要分布在 PC1 的负值范围内; 欧洲和东南亚现代人的中面部形态分布在 PC1 正值与负值范围内的标本数量几乎相等。东亚现代人组与澳洲现代人组中面部形态几乎没有重叠, 与非洲现代人标本的中面部形态部分重叠, 而与欧洲, 东南亚和美洲印第安人几乎完全重叠。

东亚现代人, 美洲印第安人中面部形态主要分布在 PC2 的正值范围内, 在 PC2 正值部分的分布范围大于负值部分的分布范围, 而欧洲和非洲现代人中面部形态主要分布在 PC2 的负值范围内; 澳洲和东南亚现代人的中面部形态分布在 PC2 正值与负值范围内的标本数量几乎相等。沿着 PC2 发生的形态变化主要集中在上颌骨额突和颧突, 突颌程度, 颧骨体的朝向以及颧弓向两侧的扩展情况。PC2 负值与正值所代表的形态相比, 具有明显更加前倾的上颌骨额突和颧突, 下端更加向两侧伸展的颧骨体, 以及较宽的中面宽。

3.2 东亚现代人与其他现代人群中面部形态平均形状的比较

本研究还将东亚现代人的中面部平均形态与其他现代人组的进行重叠比较 (图 3)。

东亚与非洲现代人中面部形态的差异主要集中在上颌骨额突的形态, 颧骨体的粗壮程度和高度, 颧骨结节的大小, 眼眶下缘的位置以及上颌骨体的形态和突颌程度上。非洲现代人中面部形态平均形状与东亚现代人相比具有更加突出的上颌骨额突, 突出的梨状孔周围区域, 更加纤细的颧骨体, 颧骨结节和上颌骨体, 而突颌十分明显。东亚现代人中面部形态平均形状则表现出更大的颧骨体高度, 更粗壮的颧骨体和颧骨结节, 突出的颧骨体, 眼眶下缘位置较高。二者的颧骨额蝶突的朝向并无明显差别。

东亚与美洲印第安人中面部形态的差异不大, 主要集中在上颌骨齿槽部分的形态, 颧骨体的粗壮程度, 以及上颌骨体的形态上。美洲印第安人中面部形态平均形状与东亚现代人相比具有更加突出的上颌骨齿槽和上颌骨体, 颧骨体和颧骨结节比东亚现代人稍显纤细。东亚现代人中面部形态平均形状则表现出稍大的颧骨体高度, 稍粗壮的颧骨体和颧骨结节, 突出的颧骨体, 眼眶下缘位置稍高。二者的颧骨额蝶突的朝向, 上颌骨额突的形态并无明显差别。

东亚与澳洲现代人中面部形态的差异主要集中在上颌骨体的形态, 颧骨额蝶突的朝

向, 颧骨体的粗壮程度和高度, 颧骨结节的大小, 颧弓的位置和形态, 眼眶下缘的位置, 梨状孔的形状以及突颌程度上。澳洲现代人中面部形态平均形状与东亚现代人相比具有短而宽的梨状孔, 更加膨隆的梨状孔周围区域, 明显更加纤细的颧骨体, 和上颌骨体, 而颧骨结节几乎观察不到, 突颌十分明显, 颧骨额蝶突比之东亚现代人更加朝向两侧, 而且更加宽阔, 颧弓的位置更高, 形状更加弯曲。东亚现代人中面部形态平均形状则表现出明显更大的颧骨体高度, 明显更粗壮的颧骨体和颧骨结节, 更加突出的颧骨体和更宽的中面部宽度, 眼眶下缘位置明显更高, 颧骨额蝶突更加朝向前方。

东亚与东南亚现代人中面部形态的差异不大, 主要集中在上颌骨齿槽下部的突出程度, 颧骨结节的粗壮程度, 中面部的宽度以及上颌骨体的形态上。东南亚现代人中面部形态平均形状与东亚现代人相比具有更加突出的上颌骨齿槽和更加粗壮的上颌骨体, 颧骨体和颧骨结节比东亚现代人稍显纤细, 中面部的宽度较之东亚现代人略宽, 颧骨下缘位置略高。东亚现代人中面部形态平均形状则表现出稍大的颧骨体高度, 下缘位置稍低, 稍粗壮的颧骨体和颧骨结节, 中面部宽度较大。二者的颧骨额蝶突的朝向并无明显差别。

东亚与欧洲现代人中面部形态的差异主要集中在上颌骨额突的形态, 梨状孔周边的上颌骨形态, 颧骨体的高度, 颧骨结节的大小, 眼眶下缘的位置以及上颌骨体的形态和突颌程度上。欧洲现代人中面部形态平均形状与东亚现代人相比具有更加突出的上颌骨额突, 突出

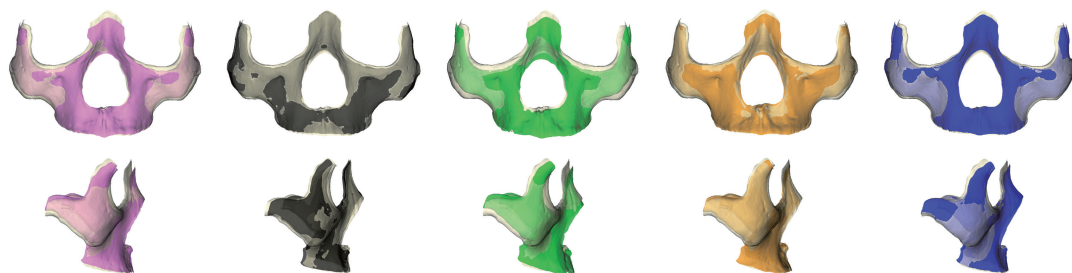


图 3 中国现代人与非洲, 美洲, 澳洲, 东南亚和欧洲现代人中面部平均形状的重叠比较

Fig.3 Procrustes superimposition of the mean shape of East Asian modern humans and African, American Indians, Australian, Southeast Asian and European modern humans

中国现代人中面部平均形状均以白色表示。鼻骨形态并未本研究研究范围, 但为了保持面部的完整性, 在虚拟形态中保留了鼻骨形态, 其差异不代表本研究数据的差异 (The mean shape of East Asian population is represented in white in all the superimpositions. Nasal morphologies of the visualizations do not represent the variation in the dataset of the current study)



图 4 根据各组平均形状计算而得的邻接树

Fig.4 Bootstrapped Neighbor Joining Tree based on Procrustes distances among mean sample configurations
分支上的数字为 Bootstrap 值。本邻接树为非定根树, 非洲现代人组被指定为外群 (Outgroup) (Numbers on the branches indicate Bootstrap values. This tree is not rooted and African modern human group was appointed as outgroup)

的梨状孔周围区域,稍纤细的颧骨体,颧骨结节和上颌骨体,颧骨额蝶突更加朝向两侧,但其上端较窄而且略向前倾斜,较明显的突颌。东亚现代人中面部形态平均形状则表现出更大的颧骨体高度,更粗壮的颧骨体和颧骨结节,眼眶下缘位置较高,颧骨额蝶突更加朝向前方。

3.3 *P* 距离分析以及置换检验

由于本方法要求外群的存在,本研究 *P* 距离分析中根据分子生物学研究结果^[28]将非洲现代人颅骨形态指定为外群,并不代表本研究结果。在亲缘关系树中(图 4),东亚现代人的中面部形态与美洲印第安人在 94% 的情况下聚集在一起,非洲现代人与澳洲现代人的距离最近。在 94% 的情况下,东亚,东南亚,欧洲与美洲现代人聚集为一组,并与澳洲和非洲现代人分开。东南亚和欧洲均为东亚与美洲印第安人的姐妹群。除了非洲现代人以外,亲缘关系树中的每一个分支都比较长,这说明本研究中涉及的每一个人群都有比较长的独立发展历史。

3.4 异速生长 (Allometry)

异速生长是对形状和形状大小关系的研究,其针对的问题是某个形态与其大小尺寸之间的关系。尺寸较大的个体的形态是否是尺寸较小个体的简单放大,或者形态随着尺寸的增减会发生相应的,统一的变化。本文对形状变异与中心大小回归分析结果显示中面部大小能够解释形状变异的 3.1%。前五个主成分与中心大小的相关系数与显著性列在表 2 中。其中,代表变异最多的第一和第二主成分均与中心大小没有显著相关关系,仅有第三主成分与中心大小呈现出显著的相关性($p < 0.0001$)。第三主成分所反映的形态变异主要位于颧骨结节和上齿槽,随着中心大小的增加,中面部形态呈现颧骨结节更加粗壮,而突颌程度减弱的变化。

4 讨论

本文使用的现代人颅骨标本来自东亚、欧洲、非洲、东南亚、澳大利亚以及美洲,共计 103 例。这些标本跨越非洲,欧亚大陆,澳洲和美洲,大致代表了世界各大地区的现生人群。本文采用基于标志点和半标志点三维信息的几何形态测量方法对这些颅骨的颧骨上颌骨联合体的形状进行了分析。本文显示颧骨上颌骨联合体的形态能够大致区分各个现代人群,其中东亚现代人与除美洲印第安人以外的所有现代人的颧骨上颌骨联合体形状之间都具有较为明显的差异。东亚现代人与澳大利亚和非洲的现代人的颧骨上颌骨联合体形状之间的差别最明显,而与欧洲和东南亚现代人的分布范围有部分重叠。

本文并未直接计算颧骨上颌骨联合体形状在多大程度上能够反映人群历史,但根据 Hubbe 等^[1]的研究结果,颅骨形态与该人群所在的地理位置之间存在显著的相关性,并且颅骨形态的差异主要由中性进化和自然选择共同决定。从本研究的结果中能够看出,颧骨上颌骨联合体的形态能够大致区分各个现代人群,并能够将有较确定亲缘关系的人群聚在一起(例如东亚现代人与美洲印第安人)。

从平均形状重叠和 PCA 结果来看,东亚现代人的颧骨表现出明显的颧结节,导致东亚现代人的颧骨比除了美洲印第安人以外的所有人群的平均形状更宽,并使得颧骨的正面与侧面形成一个明显的转折;另外,东亚现代人的颧骨特征还表现在较大的颧骨体高度。从平均形状重叠比较中可以看出,东亚人的颧骨体高度大于所有其他人群的平均形状。这种较大的颧骨体高度在颧骨体上缘和颧骨体下缘均有所体现:眼眶下缘高于其他人群,而颧骨上颌骨联合体的下缘低于其他人群。这一特点在东亚现代人与非洲和澳洲现代人平均

形状的比较中非常明显。非洲和澳洲现代人颧骨的平均形状十分纤细，颧骨体高度大大小于东亚现代人，并且颧骨体从正面向侧面的转折也十分平缓，颧骨结节几乎不发育，特别是澳洲现代人。非洲和澳洲现代人颧骨上颌骨联合体的平均形状具有非常相似的特征。在 PCA 结果中，东亚现代人标本主要分布在第一象限，非洲和澳洲现代人标本主要分布在第二、三象限。东亚人和非洲与澳洲现代人颧骨上颌骨联合体的变异范围几乎没有重叠。P 距离分析也支持这一结果。这说明东亚现代人与非洲与澳洲现代人的颧骨上颌骨联合体形态具有较大的差异，可能暗示了二者之间并不存在密切的联系，而非洲和澳洲现代人的颧骨上颌骨联合体形态则具有很多相似之处，可能暗示了二者之间可能存在较近的亲缘关系。本研究的结果与 Schillaci^[32] 中的结果相一致，该研究使用形态测量学数据计算了多个晚更新世与现代人群之间的遗传关系，该文章的结果显示，撒哈拉以南的现代人群总是与澳洲现代人聚集在一起，而与其他现代人群分开。这说明二者具有较近的亲缘关系。该文章还显示更新世末期与全新世早期的澳大利亚早期现代人与来自拉文特地区的早期现代人也具有很近的遗传关系，鉴于拉文特早期现代人与最初离开非洲的非洲早期现代人之间可能存在的密切关系^[33, 34]，以及澳大利亚早期现代人与澳洲现代人之间的垂直遗传关系，该研究表示，澳大利亚早期现代人可能是最初离开非洲的非洲早期现代人的直接后裔。

东亚现代人上颌骨的平均形状主要表现为较弱的突颌，其上齿槽向前突出的程度略低于欧洲现代人与美洲印第安人，而大大弱于东南亚，非洲和澳洲现代人组平均形状的突颌程度。在这一点上，东南亚现代人的颌部向前突出的方式似乎与澳洲现代人较接近：上齿槽的下部向前突出的程度较大。东亚现代人突颌特征与东南亚，非洲和澳洲现代人组平均形状的差别还表现在东亚现代人的平均形状表现出较窄的上齿槽，东南亚，非洲和澳洲现代人组上齿槽的平均形状则更宽，向两侧伸展。而东亚现代人的上颌颧突的位置比除了美洲印第安人的现代人组都更低，导致东亚现代人的颧骨上颌骨联合体的下缘较低。此外，东亚现代人的梨状孔周围部分不如澳洲，非洲和欧洲现代人的平均形状向前突出，这一特征可能与较高和向前突出的鼻骨相关联，因为这一特征与鼻骨相连接，并且向前突出的鼻骨在这些人群中表现得非常明显。周文莲^[5]提到的梨状孔上外侧部膨隆这一特征在欧洲现代人颅骨标本中的出现率明显高于东亚现代人群的现象，可能与此相关，并且，本文观察到的梨状孔周围的结构膨隆这一特征，在东亚现代人中的表现程度要弱于除美洲印第安人以外的所有其他人群。

总的来说，各个现代人群的颧骨上颌骨联合体的平均形状之间的差别不大，特别是与亚洲现代人具有直接承袭关系的美洲印第安人，以及位于欧亚大陆上的东南亚现代人和欧洲现代人，在绝大多数特征上，二者表现得十分接近。但是东亚现代人群颧骨上颌骨联合体的平均形状却具有非常明显的特点：沿着正中矢状面的结构回缩（例如突颌程度很弱，梨状孔周围部分不突出），而两侧的结构向前方和两侧突出（例如宽大的中面宽以及粗壮的颧骨结节）。而其他现代人群的颧骨上颌骨联合体的平均形状则呈现出相反的特征，即沿着正中矢状面的结构为突出，而两侧的结构回缩的特征。这一结果与 Lahr^[13] 中的结果一致。这些特点在东亚发现的化石人类标本中的发生率非常高，北京猿人，南京直立人，大荔，山顶洞人，柳江等标本中都可以观察到类似的特征。这表明这些中面部特征在东亚人类进化的序列是连续的，并无受到干扰的迹象。

本研究的邻接树将东亚现代人与美洲印第安人以 94% 的确定性聚为一枝，这再一次确认了以往研究中提出的东亚现代人与美洲印第安人之间直接的亲缘关系^[35, 36]。邻接树

还将欧洲现代人与东亚和美洲现代人，东南亚现代人以 94% 的确定性聚在一起，并与澳洲和非洲现代人区分开。这一结果与重叠比较的结果一致。这说明欧亚大陆的东部与西部的人群之间具有广泛的联系地理上的联系，虽然东亚与欧洲现代人群的活体面部差异较大，但至少在颧骨上颌骨联合体表现出的中面部特征上并未发现十分明显的差别。而比起地理位置较近的非洲，欧洲现代人的颧骨上颌骨联合体形态并未与非洲现代人更加接近，在 100 次 Bootstrap 中与非洲现代人聚集为一类的次数为零。这一观察结果可能说明欧亚大陆东部和西部之间的基因交流程度远大于非洲与欧亚大陆之间的基因交流，也有可能说明非洲现代人与欧亚大陆的现代人之间并不存在直接的亲缘关系，而是与澳洲的现代人具有较接近的颧骨上颌骨联合体形态。这一观察结果可以有多种解释：这也许暗示了他们保留了较多的来自其共同祖先的形态特征，或者二者之间具有一定程度的基因交流，也可能是由于两个人群的生存环境相似导致相似的面部结构。值得注意的是，非洲和澳洲的现代人的上面部，也就是眉弓部分的差异较大，非洲现代人的眉弓发育程度远小于澳洲现代人。这一现象如何解释，还需要进行后续的研究。

中面部的形态随着尺寸的变化没有表现出明显的变化。随着 CS 值的增大，随着中心大小的增加，中面部形态呈现颧骨结节更加粗壮，而突颌程度减弱的变化。Maddux^[2]认为在人属中，眶下区域的形态随着其尺寸有显著的变化，具有较大眶下区域面积的个体也具有比较平，比较高而比较窄的眶下表面，一些中更新世的人类标本与尼安德特人表现出这样的特点，而眶下面积较小的个体的眶下表面则表现出明显的凹陷，较短，较宽的眶下区域，并认为尼安德特人表现出的较平的眶下区域形态，是由于其较大的眶下区域面积，是人属的一种祖先形态；而解剖学上的现代人具有的较小的眶下区域则是一种较为进步的特征，是眶下区域面积导致的一种二级特征。该文章中的眶下区域与本研究中的颧骨上颌骨联合体是同一个区域的不同叫法。在本研究中，并未检测到颧骨上颌骨联合体形态与其尺寸之间的显著相关性，而与大小相关的 PC3 所反映的形态也并非集中于颧骨上颌骨联合体凹陷与否，而是更多的集中于颧骨体的大小形态与突颌程度。如果颧骨上颌骨联合体的形态较大的受到大小的影响，那么在任何人群中都应该表现出这一特征，但在本研究所涉及的现代人群中却并没有发现明显的异速生长信号。这一结果与 Freidline^[11]一致。颧骨上颌骨联合体是否存在异速生长的现象，还要在以后的研究中作进一步调查。

致谢：本文由中国科学院人类演化实验室提供资金支持。公安部物证鉴定中心主任法医师，中国人民公安大学教授张继宗为本文的完成提供了大力的支持和帮助。本研究中所使用的来自美国自然历史博物馆以及肯尼亚国家博物馆的标本均为吴秀杰研究员扫描。本文完成过程中中国科学院吴新智院士给予了悉心的指导，特致谢忱。

参考文献

- [1] Hubbe M, Hanihara T, Harvati, K. Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations[J]. *Anatomical record* (Hoboken), 2009, 292(11): 1720-1733
- [2] Maddux SD, RG Franciscus. Allometric scaling of infraorbital surface topography in Homo[J]. *Journal of Human Evolution*, 2009 56(2): 161-174
- [3] 周文莲, 吴新智. 现代人头骨面部某些特征的投影栅相位法测量研究 [J]. *人类学学报*, 2001, 20(2): 81-92
- [4] 周文莲, 吴新智. 现代人头骨面部几项非测量性状的观察 [J]. *人类学学报*, 2001, 20(4): 288-294
- [5] 周文莲, 吴新智. 中国和西方化石人头骨面部三项非测量性状的比较 [J]. *人类学学报*, 2002, 21(2): 111-115

- [6] Bastir M, O'Higgins P, Rosas A. Facial ontogeny in Neanderthals and modern humans[J]. *Proceedings of the Royal Society*, 2007, 274, 1125-1132
- [7] Bastir M, Rosas A, Lieberman DE, et al. Middle cranial fossa anatomy and the origin of modern humans[J]. *Anatomical record*, 2008, 291, 130-140
- [8] Harvati K, Hublin JJ, Gunz P. Evolution of middle-late Pleistocene human cranio-facial form: a 3-D approach[J]. *Journal of Human Evolution*, 2010, 59(5): 445-464
- [9] Freidline SE, Gunz P, Harvati K, et al. Middle Pleistocene human facial morphology in an evolutionary and developmental context[J]. *Journal of Human Evolution*, 2012, 63(5): 723-740
- [10] Freidline SE, Gunz P, Jankovic I, et al. A comprehensive morphometric analysis of the frontal and zygomatic bone of the Zuttiyeh fossil from Israel[J]. *Journal of Human Evolution*, 2012, 62(2): 225-241
- [11] Freidline SE, Gunz P, Harvati K, et al. Evaluating developmental shape changes in Homo antecessor subadult facial morphology[J]. *Journal of Human Evolution*, 2013, 65(4): 404-423
- [12] Pope GG. Evolution of the Zygomaticomaxillary Region in the Genus Homo and Its Relevance to the Origin of Modern Humans[J]. *Journal of Human Evolution*, 2001, 21(3): 189-213
- [13] Lahr MM. The Multiregional Model of Modern Human Origins - a Reassessment of Its Morphological Basis[J]. *Journal of Human Evolution*, 1994, 26(1): 23-56
- [14] 吴新智. 中国和欧洲早期智人的比较研究 [J]. *人类学学报*, 1988, 7(4): 287-293
- [15] 吴新智. 与中国现代人起源问题有联系的分子生物学研究成果的讨论 [J]. *人类学学报*, 2005, 24(4): 259-269
- [16] 吴新智. 现代人起源的多地区进化学说在中国的实证 [J]. *第四纪研究*, 2006, 5(26): 702-709
- [17] Martin R. *Anthropologie, Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen*[M]. Fischer, Stuttgart, 1988
- [18] Wiley DF, Amenta N, Alcantara DA, et al. Evolutionary morphing[J]. *Proc. IEEE Visualizations*, 2005, 431-438
- [19] Gunz P. Statistical and geometric reconstruction of hominid crania: reconstructing australopithecine ontogeny[J]. Ph.D. Dissertation, University of Vienna, 2005
- [20] Gunz P, Bookstein FL, Mitteroecker P, et al. Early modern human diversity suggests subdivided population structure and a complex out-of-Africa scenario[J]. *Process of National Academic Science*, 2009a, 106: 6094-6098
- [21] Gunz P, Mitteroecker P, Neubauer S, et al. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania[J]. *Journal of Human Evolution*, 2009b, 57: 48-62
- [22] R Core Team. R: A language and environment for statistical computing[J]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2013, URL: <http://www.R-project.org/>
- [23] Dryden IL, Mardia KV. *Statistical Shape Analysis*[M]. John Wiley & Sons, Chichester. 1998
- [24] Bookstein FL, Schäfer K, Prossinger H, et al. Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern Homo by morphometric analysis[J]. *Anatomical Record*, 1999, 257: 217-224
- [25] Rohlf FJ. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings[M]. In: Marcus, L.F., Bello, E., García-Valdecasas, A. (Eds.), *Contributions to morphometrics*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 1993, pp 131-159
- [26] Gunz P, Harvati K. The Neanderthal "chignon": variation, integration, and homology[J]. *Journal of Human Evolution*, 2007, 52: 262-274
- [27] Mitteröcker P, Gunz P. Advances in geometric morphometrics[J]. *Evolutionary Biology*, 2009, 36:235-247
- [28] Harpending HC, Sherry ST, Rogers AL, et al. The genetic structure of ancient human populations[J]. *Current Anthropology*, 1993, 34, 483-496
- [29] Slice DE. *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*[M]. Kluwer Academic, New York, 2005
- [30] Tamura K, Stecher G, Peterson D, et al. MEGA6, Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2013, 30, 2725-2729
- [31] Kumar S, Stecher G, Peterson D, et al. MEGA-CC, Computing Core of Molecular Evolutionary Genetics Analysis Program for Automated and Iterative Data Analysis[J]. *Bioinformatics*, 2012, 28, 2685-2686
- [32] Schillaci MA. Human cranial diversity and evidence for an ancient lineage of modern humans[J]. *Journal of Human Evolution*, 2008, 54(6): 814-826
- [33] Finlayson C. Biogeography and evolution of the genus Homo[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, 20, 457-463
- [34] Field JS, Lahr MM. Assessment of the southern dispersal: GIS-based analysis of potential routes at oxygen isotope stage 4[J]. *J. Journal of World Prehistory*, 2006, 19, 1-45
- [35] Greenberg JH, Turner II CG, Zegura SL. The settlement of the Americas: a comparison of the linguistic, dental and genetic evidence[J]. *Current Anthropology*, 1986, 27:477-495
- [36] Gonzalez-Jose R, Bortolini MC, Santos FR, et al. The peopling of America: Craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2008, 137(2): 175-187