

现代各主要人群额骨 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: 额骨是连接面颅和脑颅的重要头骨组成部分, 关于现代各个种群的额骨形态是否存在明显的差别, 这些种群额骨的基本形态如何, 变异范围以及与其他种群的相似与差异等问题都尚未完全厘清。而额骨的很多特征由于技术手段的限制很难进行测量和准确的描述比较。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方法, 研究东亚现代人额骨的表面形态及其变异范围, 并与欧洲, 东南亚, 美洲, 非洲以及澳洲的现代种群的额骨形态进行对比, 为对比不同种群的形态研究建立基础数据。结果显示, 额骨形态的变异主要表现在: 1) 额骨鳞部的额结节和正中矢状脊共同向前隆起或回缩以及相对额骨宽度; 2) 眉弓的粗壮程度, 额结节的侧向发育程度和正中矢状脊的发育情况。为了进一步揭示中国现代人与其他种群在额骨形态上的关系, 本文还探讨了额骨大小在不同种群中的差异。结果显示, 东亚现代人和欧洲现代人额骨中心大小值的中位数最大, 澳洲现代人的最小。东亚现代人的额骨形态与澳洲, 欧洲和非洲均有非常显著的差异。为了检验额骨的形态是否与遗传距离一致, 作者还对额骨形态距离和遗传距离做了相关性分析。结果显示, 不同种群的额骨形态与其遗传距离呈显著的相关性, 说明本研究结果中不同种群额骨形态上的差异大小可以在一定程度上反映其遗传距离, 并可能进一步反映种群历史。东亚现代人的额骨平均形态在与各个种群比较过程中表现出一致性特征, 可能在一定程度上反映了东亚现代种群的进化过程是相对独立的。未来额骨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和不同演化阶段之间的差异。

关键词: 额骨; 现代人; 三维; 几何形态测量

中图分类号: Q984; **文献标识码:** A; **文章编号:** 1000-3193(2018)02-0228-13

收稿日期: 2016-03-28; 定稿日期: 2016-12-21

基金项目: 中国博士后基金 (2015M581174), 国家自然科学基金青年基金 (41602020)

作者简介: 崔娅铭, 四川成都人, 古人类学博士。E-mail: cuiyaming@ivpp.ac.cn

Citation: Cui YM. Comparison of frontal morphology among modern major populations: A 3D geometric morphometric study[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2018, 37(2): 228-240

Comparison of frontal morphology among modern major populations: A 3D geometric morphometric study

CUI Yaming

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 frontal bone is the important cranial part that connects the facial and neurocranial parts of the cranium. Little is known about the variance of the frontal shapes of the major populations in the world. In addition, the complicated surface morphology of frontal bone limits the possibility of further research. The current study aims to investigate the morphological variation of the frontal bone of East Asian modern human population, and the comparisons with other major modern human populations of geographically dispersed locations (Europe, Southeast Asia, America, Africa and Australia), using three-dimensional surface landmarks based geometric morphometric methods. 11 landmarks, 31 curve semi-landmarks and 418 surface semi-landmarks on the frontal bone for each specimen. We then performed 3D geometric morphometric analyses to quantify the frontal shapes. Within the populations included in this study, the main variation is exhibited in following ways: 1) the robusticity of the frontal tubercle of the frontal squama and the relative width of the frontal bone; 2) the development of the superciliary arches, frontal tubercles, and mid-sagittal crest. To further explore the relationships between the frontal morphology of the East Asian population and other populations, we carried out analyses of frontal size and comparisons. The results show that East Asian and European modern human populations exhibits the greatest median of the centroid size of the frontal bone, and Australian the smallest. Permutation test shows that the East Asian and Indian American populations share the closest frontal morphology in terms of Procrustes distance. Statistically significant differences were observed between Australian aboriginals and all the other populations. And the frontal morphology of the East Asian population exhibit significant difference between Australian aboriginals, Europeans and African modern humans. The current study also tested the association between frontal morphology and the genetic distance. The result shows that they are significantly correlated ($r=0.214$, $p=0.002$), suggesting that the morphological differences reflect genetic differences to some extent. The frontal morphologies of East Asian population show unique features in the comparison to all the populations included in this study, possibly suggesting a relatively isolated evolutionary history for the East Asian population. Future analyses of geometric morphometrics on the frontal surface will continue to explore the difference between specimens of different gender, and evolutionary stage through expanding the sample size of cranial materials.

Key words: Frontal bone; modern human; three dimension; geometric morphometrics

1 前 言

额骨形态,特别是眼眶上方的结构特征,一直是早期人类和现代人类研究中的重要特征。额骨特征,特别是眶上圆枕的存在与否及其形态是用来鉴定区域人群,人群生存时间以及亲缘关系的重要特征^[1-7]。

由于额骨的独特形态以及缺乏可用的测量标志点,对其面颅部分和脑颅部分很难进行准确的量化描述。因此关于额骨形态的研究大多使用非测量特征或描述的方法来进行研究,或是简单的线性测量方法^[8-11]。近期由于CT技术的普及,一些研究使用颅骨的CT扫描来研究额骨内外表面的矢状轮廓^[10]。

这些早年进行的关于额骨结构或功能性的研究初步提供了额骨的变异情况。这些早年的研究在一系列颅面形态变异的基础上试图解释额骨形态个体发育基础,特别是眶上圆枕^[12-17],与脑形成相关的异速生长变化^[18,19],或是生物力学与功能学上的压力源。有些研究指出咬合力量会影响额骨形态^[20-23]。

还有一些研究认为,导致整体颅骨粗壮型的系统发育变化,可以解释突出的眉脊^[24,25]。这些研究的结果显示人类和灵长类的眶上圆枕形态变异并非对于高度咬合力负荷产生的应力反应,因此其形态并非反映个体活动水平^[13,14,16]。眶上形态最有可能与神经颅,脏颅和颅底的空间关系有关^[16,17]。而关注现代人之间相似性的研究也支持这一结论,研究现代人颅骨形态特征的学者也有同样的看法^[16,26,27]。

许多关于额骨的系统发生学意义的研究都是基于额骨的定性描述,鲜有使用定量方法对额骨内外表面的形态进行分析的研究^[10,28-31]。而作为古人类分类和描述的重要特征,关于现代人不同区域人群额骨变异特点在文献中也鲜有提及。关于现代各个主要人群的额骨形态是否存在明显的差别,这些人群额骨的基本形态如何,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。而额骨的很多特征由于技术手段的限制很难进行测量和准确的描述比较。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额骨的表面形态及其变异范围,并与其他各大地理位置中的现代人群的额骨形态进行对比,为人类演化和对比不同人群的形态研究建立基础数据。

2 材料和方法

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。标本来源地点的分布如图1所示。其中美洲的标本来自美洲印第安人群,非洲的标本来自肯尼亚的当地人群,澳洲的标本来自澳大利亚的土著居民。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

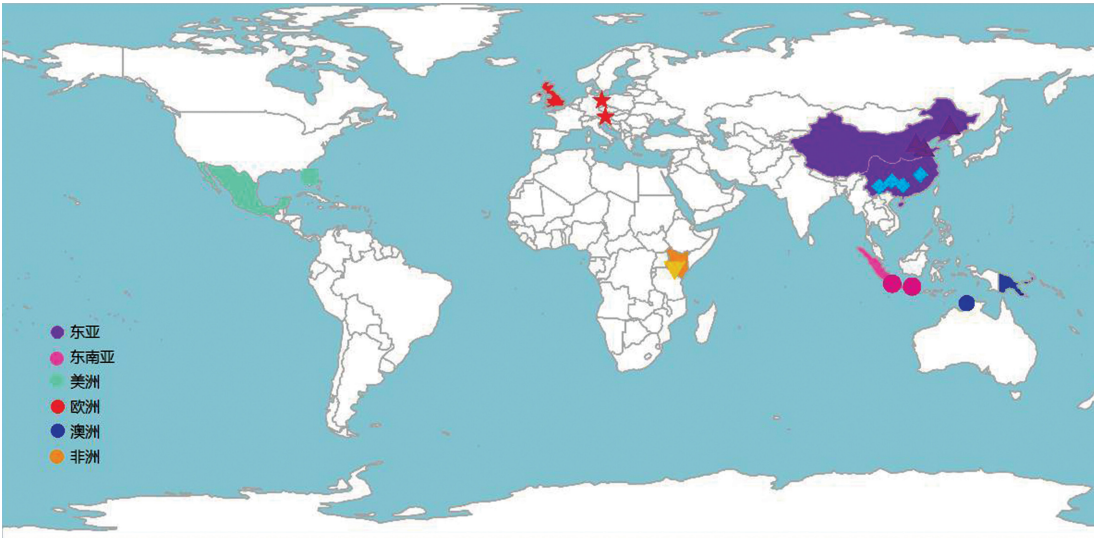


图 1 骨骼标本和遗传数据来源地点的分布

Fig.1 Genetic and morphological modern human population samples employed in this study, the dots indicate morphological populations, and the colored geographic areas indicate genetic populations

图中的点表示骨骼标本的地点，不同颜色表示的地区表示遗传数据来源的地点

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^[32]。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内罗毕等地的现代非洲黑人骨骼标本^[32]。澳大利亚的标本来自库克敦等地。在标本的采集过程中，额骨部分有缺失，破损，严重变形的标本，本研究不予采用。由于样本总体性别之间的差异不显著（ $p=0.79$ ），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 11 个标志点（表 1）是根据前人研究中的颅骨标志点确定的^[33]。所有的标志点的位置和坐标都使用 Landmark Editor Software^[34] 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

表 1 标志点和半标志点

Tab.1 Homologous landmarks and curve semilandmarks used in the analysis

标志点	缩写或描述
1. 眉间点	g
2. 鼻根点	n
3,4. 眶额颧点	fmo
5,6. 额颧点	ft
7,8. 上颌额点	mf
9,10. 颧额颧点	fmt
11. 前囟点	b
眉弓	从眉间点到上颌额点，双侧， $n=9$
眼眶上缘	双侧， $n=9$
额矢状	从眉间点到前囟点， $n=15$

线半标志点和表面半标志点。曲线半标志点将额骨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 31 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 418 个表面半标志点,其分布见图 2。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^[35]。然后将这些经过对应的标志点和半

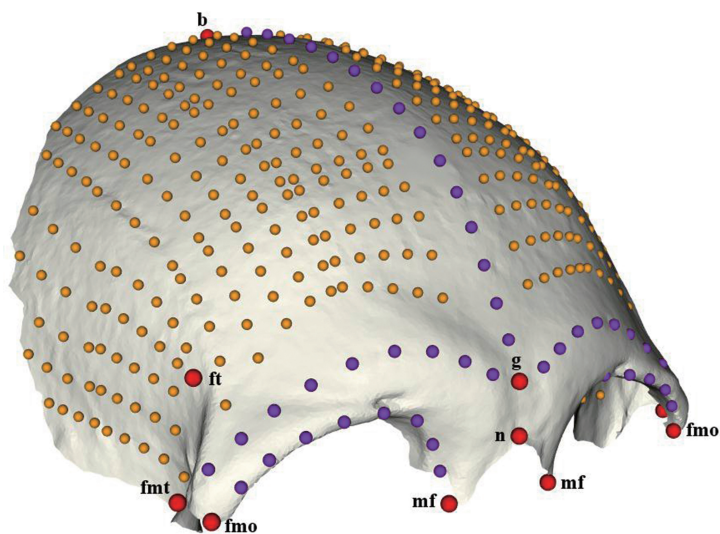


图 2 额骨的标志点和半标志点示意图

Fig.2 Illustration of the positions of the landmarks and semi-landmarks employed in this study

红色: 额骨上的标志点 (Red: homologous landmarks); 紫色: 曲线半标志点 (Purple: curve-semilandmarks); 橙色: 曲面半标志点 (Orange: 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 Table 1)

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^[35], 见图 1。标志点和曲线半标志点的放置使用 Landmark Editor^[34] 和 R x64 3.2.1^[36] 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 R x64 3.2.1^[36]。

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并且可以对大量的数据进行归纳, 找出数据的大致趋势。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。另外, 本文作者还将额骨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额骨形态相似程度, 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^[37]。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(重复次数 $n=10000$)。置换检验以每人群中每一个体为基本单位,以人群中每两个个体的 P 距离之和的均值为比较对象,每两个人群之间进行置换检验。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 $\alpha<0.0083$ (以 $\alpha<0.05$ 为基准)。

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额骨形态平均形状与东亚现代人额骨形态的平均形状进行重叠并进行具体的比较和分析。

为了检验额骨的形态是否与遗传距离一致,作者还收集了样本中各人群的遗传信息。这些遗传数据来自 1000 Genome Project^[38]以及 PanAsian SNP project^[39]。作者对各染色体信息进行测试,发现使用不同染色体上的遗传数据并不会造成测试结果的改变。因此,本文中的遗传信息均使用第十号染色体(最长)上的遗传数据。由于形态数据和遗传数据的来源有限,作者无法获得与形态数据中包含人群完全一致的遗传数据。因此,对无法找到对应遗传数据的人群,将使用与其遗传距离和地理距离均接近的人群获取遗传信息^[40]。配对的人群包括(括号中为遗传数据):欧洲人群(英国,107 个个体),非洲人群(肯尼亚,116 个个体),东亚人群(北京汉族人群,108 个个体),美洲人群(墨西哥,107 个个体),东南亚人群(爪哇,53 个个体),以及澳大利亚现代人群(美拉尼西亚,5 个个体)。作者使用 Mantel test 对本文中人群的额骨形态距离和遗传距离做了相关性分析($\alpha\leq 0.05$)。

为了找出现代人额骨的形状变化与生长导致的大小变化之间的关系,作者还对额骨形态进行了异速生长分析。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,并试图找出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。

另外,每两个组间的额骨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邻接树。此邻接树的分支都通过 Bootstrap 方法来确定该分支的确定性^[62]。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。

3 结果

3.1 额骨形态在形状空间主成分分析结果

图 3 示额骨形态在形状空间中的前两个主成分,PC1 代表所有变异的 27.04%,PC2 代表所有变异的 19.84%,二者总共代表了所有形状变异的 46.88%。沿着 PC1 的形态变化主要集中在额骨鳞部的额结节和正中矢状脊以及额骨宽。PC1 正值一端极值(0.10, 0)和负值一端极值(-0.07, 0)所代表的形态如图 3(A)和(B)所示。PC1 负极值(以澳洲现代人为代表)所代表的形态具有额骨鳞部较短,额结节发达,有较明显的正中矢状脊,而额鳞后方的高度较低,眶后额骨宽度较小,眉弓近端部分比较粗壮。PC1 负极值(以东

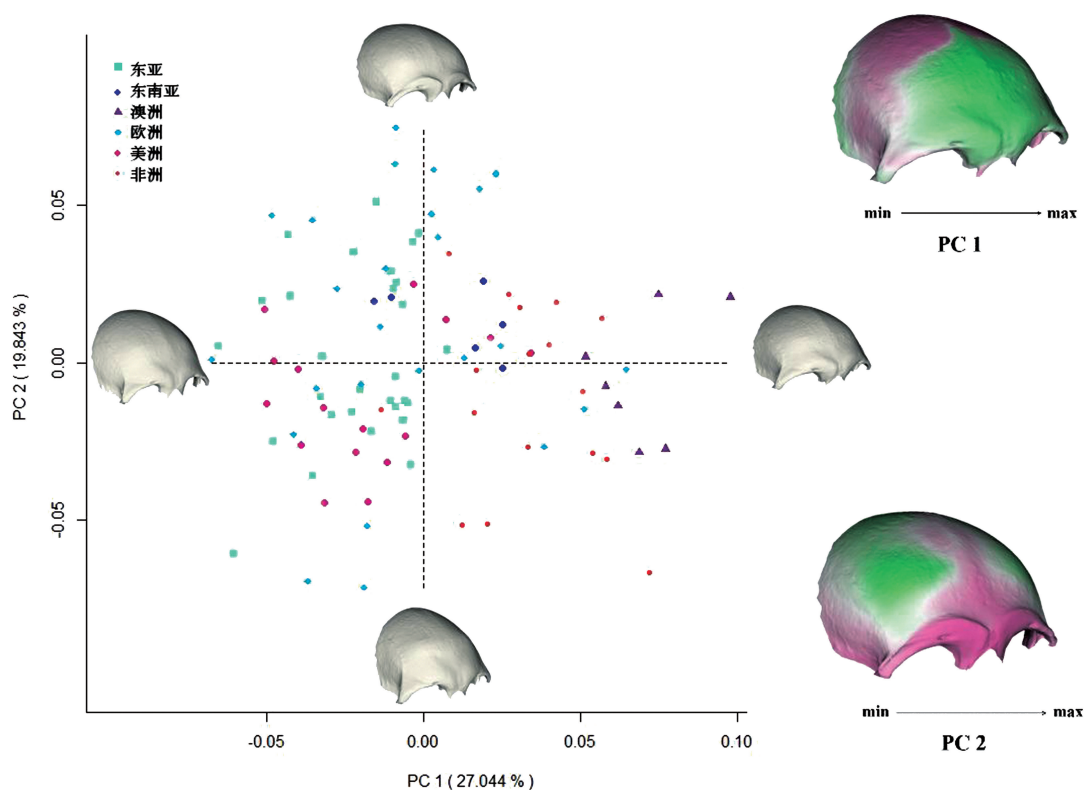


图 3 标志点与半标志点在形状空间中的 PCA 结果

Fig.3 PCA in shape space of full landmark and specimen dataset

a: PC 1 和 PC 2 分别代表所有形状变异的 27.044% 和 19.843%。图中不同颜色的半透明色块代表了各个现代人群额骨形态的分布范围。PC 1 和 PC 2 两端的形状代表了极值状态下额骨的虚拟形态 (PCA in shape space of full landmark and specimen dataset. The first two PCs are plotted. PC 1 represents 27.044% of total shape variation and PC 2 represents 19.843%. 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)。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)

亚、美洲印第安人和部分欧洲标本为代表) 所代表的形态特征为额骨鳞部更长, 额骨鳞部前方的隆突程度较低, 额骨鳞部后方突起, 整个额鳞呈倾斜向上状, 额骨眶后宽度更大, 眉弓近端较纤细。绝大部分东亚现代人, 美洲印第安人额骨形态分布在 PC1 的负值范围内, 而非洲和澳洲现代人额骨形态几乎全部分布在 PC1 的正值范围内; 而欧洲和东南亚现代人的额骨形态则在 PC1 正值与负值范围内均有分布。这说明 PC1 能够代表了东亚现代人组与澳洲及非洲现代人组额骨形态的主要差异。

沿着 PC2 发生的形态变化主要集中在眉弓的粗壮程度, 额结节的发育程度和正中矢状脊的发育情况上。PC2 负极值具有明显的额结节, 额骨鳞部后方, 接近前凶点位置较高, 无明显的矢状脊, 眉弓发育程度较弱; 而 PC2 正极值则具有粗壮的眉弓, 较强的正中矢

状脊，接近前凶点位置较低矮。PC2 没有明显的区分组间的额骨形态差异，因此 PC2 所代表的形态变异主要反映组内形态变异。

3.2 中心大小分析结果

中心大小反映所有标志点和半标志点到中心点的距离之和，在一定程度上可以反映标本的整体绝对大小。在本研究涉及各组标本中，东亚现代人中心大小的中位数最大，澳洲现代人则最小（图 4）。

3.3 置换检验结果

本研究还对各组现代人的额骨形态进行了置换检验，并计算了每两组之间的平均 P 距离，以在统计学上分析每两组现代人的额骨形态差异的差异大小以及是否显著。置换检验的结果列在表 2 中。 P 距离计算结果显示，额骨形态最接近的两组现代人标本为东亚和美洲印第安人。澳洲现代人的额骨形态与除非洲现代人以外的其他各组均有显著差异。东亚现代人的额骨形态与澳洲，欧洲和非洲均有非常显著的差异。

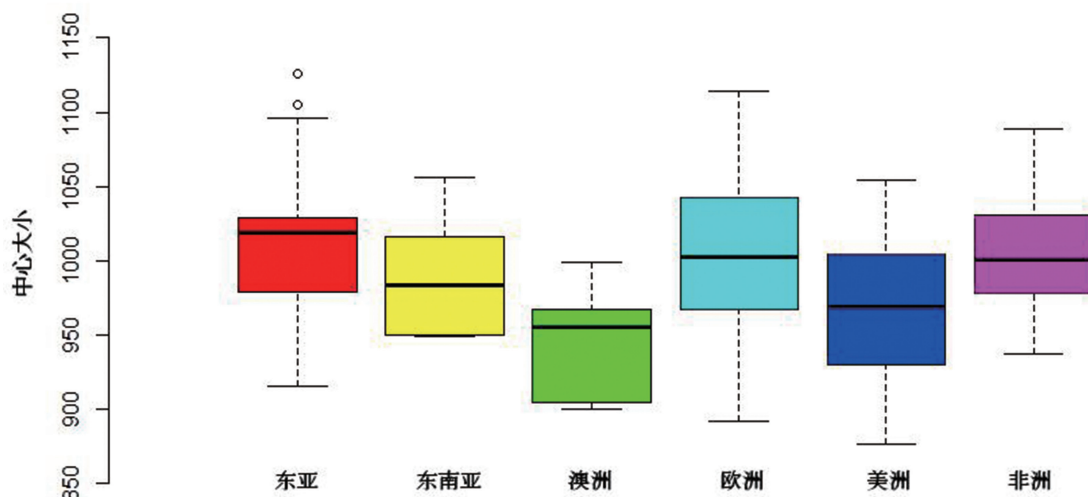


图 4 各人群中心大小分析结果

Fig.4 Centroid size of populations involved in this study in shape space

表 2 各组现代人额骨形态的置换检验

Tab.2 Permutation test of frontal morphology in the groups

	东亚	东南亚	澳洲	欧洲	美洲	非洲
东亚		4.78e-04	5.96e-04	1.26e-04	1.85e-04	2.02e-04
东南亚	0.4208		2.19e-03	5.23e-04	8.82e-04	7.76e-04
澳洲	0.00	0.00		6.26e-04	1.05e-03	7.45e-04
欧洲	0.0018	0.9976	0.0006		2.29e-04	2.27e-04
美洲	0.2224	0.2732	0.00	0.1745		3.61e-04
非洲	0.00	0.4933	0.0403	0.0013	0.00	

左下数值为显著性，右上数值为人群额骨平均形状之间的 P 距离，黑体表示两组人群额骨的平均形态有显著差异（显著水平 $p < 0.008$ ）

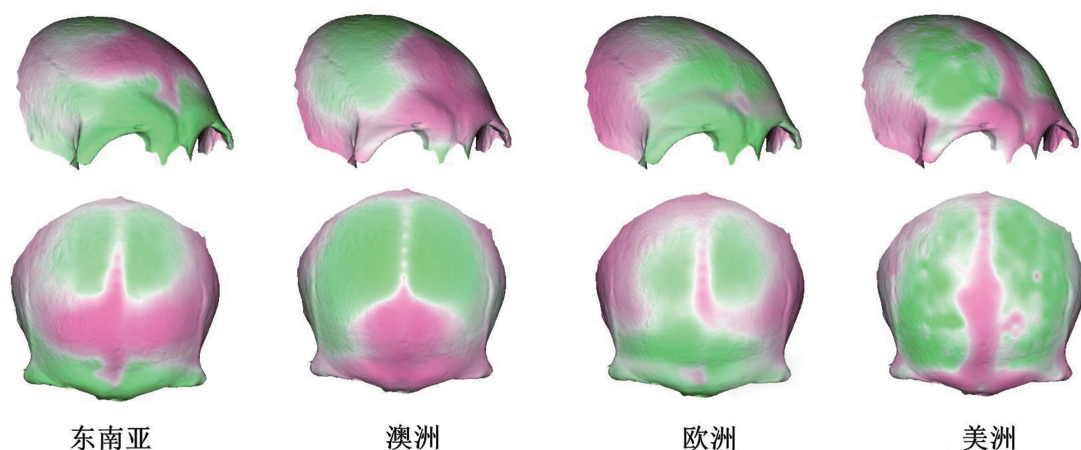


图 5 中国现代人与非洲, 美洲, 澳洲, 东南亚和欧洲现代人额骨平均形状的重叠比较
Fig.5 Procrustes superimposition of the mean shape of East Asian modern humans and African, American Indians, Australian, Southeast Asian and European modern humans

绿色和粉色分别表示各人群与中国现代人平均形态相比颅骨表面形态向内侧和外侧变化: 绿色表示中国现代人群的平均形态更突出, 粉色表示其他人群的额骨平均形态更突出。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)

3.4 东亚现代人与其他现代人群额骨形态平均形状的比较

本研究还将东亚现代人的额骨平均形态与其他现代人组的平均形态进行重叠比较 (图 5 所示)。

东亚与东南亚现代人额骨形态的差异主要集中在眉弓的形态, 额结节及其中央区域的发育程度上。东南亚现代人的眉弓较不明显, 额鳞的前半部分比较突出, 并表现出较明显的正中矢状脊, 而后半部分则比较低矮, 因此整个额骨鳞部呈现更加圆隆的形态。东亚现代人额骨形态平均形状则表现出更加向前突出和粗壮的眉弓, 眶间宽较大, 前额相对低矮, 穹窿较高的特点。二者的额骨相对宽度相似。

东亚与澳洲现代人额骨形态的差异主要集中在眉弓近端的粗壮性以及额骨鳞部的形态。澳洲现代人额骨形态平均形状与东亚现代人相比十分发达的眉弓, 特别是眉弓近端, 这一粗壮型也向上延伸到额骨鳞部前端中央位置, 而额鳞后半部分则和东南亚现代人一样比较低矮, 最小相对额宽小于东亚现代人, 而最大相对额宽大于东亚现代人, 即呈现上尖下宽的形状。东亚现代人额骨形态平均形状则表现出相对较弱的眉弓, 较大的最小相对额宽和较小的最大相对额宽, 前额中心相对低矮, 穹窿较高。

东亚与欧洲现代人额骨形态的差异主要集中在眉弓形态和额骨宽度上。东亚现代人与欧洲现代人额眉脊突出程度相似, 但欧洲现代人的额骨相对

表 3 前五个主成分与额骨中心大小自然对数的相关性

Tab.3 Correlations of the first five principle components and the natural logarithm of the centroid size of frontal bone

	相关系数 (r)	P 值
PC1	0.031	0.758
PC2	0.302	0.002**
PC3	0.296	0.003**
PC4	-0.193	0.0535
PC5	-0.199	0.0457*

前后长度较短，眉弓和眼眶位置较高，额骨的相对宽度较大，并且有越向后相对宽度越大的趋势。

东亚与美洲印第安人额骨形态的差异主要集中在眉弓和正中矢状脊，以及额结节等处。美洲印第安人额骨形态平均形状与东亚现代人相比具有更加粗壮的眉弓近端部分和更加明显的正中矢状脊，而额骨结节的发育程度较弱，矢状脊两侧的结构也比东亚现代人更低，但是差别不大，额骨的最大相对宽度较宽。

东亚与非洲现代人额骨形态的差异与东亚和澳洲现代人之间的差异位置相似，主要集中在眉弓近端的粗壮性以及额骨鳞部的形态。非洲现代人额骨形态平均形状与东亚现代人眉弓近端向前方突出，而远端向后回缩，额骨鳞部前半部分较为圆隆而后半部分则相对低矮。

3.5 额骨形态和遗传数据的相关性分析

为了检验额骨的形态是否与遗传距离一致，作者使用 Mantel test 对本文中人群的额骨形态距离和遗传距离做了相关性分析 ($\alpha \leq 0.05$)。结果显示，二者呈显著的相关关系，相关系数 $r=0.214$ ($p=0.002$)。

3.6 异速生长分析

本文对额骨形状变异与中心大小进行的异速生长分析结果显示额骨大小能够解释形状变异的 4.21%。前五个主成分与中心大小的相关系数与显著性列在表 3 中。其中，代表变异最多的第一主成分与中心大小没有显著相关关系，而第二、第三和第五主成分与中心大小呈现出显著的相关性 ($p < 0.05$)。形状随着中心大小的增加而发生的变化如图 6 所



图 6 图示现代人额骨平均形状的异速生长
Fig.6 Allometric changes in frontal in recent modern humans

绿色和粉色分别表示随着中心大小的增加，额骨表面形态向内側和外側的变化：绿色表示额骨表面形态更突出，粉色表示额骨表面形态更回缩。颜色的饱和度表示变化的大小 (Pink and green indicates direction (outward and inward, respectively) as the size of the frontal bone changes and the saturation of the colors indicates magnitude of shape changes perpendicular to the surface of the frontal bone)



图 4 根据各组平均形状计算而得的邻接树 (分支上的数字为 Bootstrap 值)
Fig.4 Bootstrapped Neighbor Joining Tree based on Procrustes distances among mean sample configurations (Numbers on the branches indicate Bootstrap values)

示。变化主要集中在眉弓向前凸出的程度和粗壮程度,随着中心大小增加,眉弓更加回缩和纤细;额骨鳞部矢状脊和两侧也有所变化,随着中心大小的增加,额骨鳞部前半部分更加向前上方隆起,而后半部分则趋于平缓。

3.7 亲缘关系分析

在邻接树中(图7),东亚现代人的额骨形态与美洲印第安人在98%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100%的情况下聚在一起。在90%的情况下,东亚,欧洲与美洲现代人聚集为一组。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,邻接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。

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。本文显示额骨的形态能够较好的区分各个现代人群。东亚现代人与东南亚现代人和美洲印第安人的额骨形态无显著差别,而与欧洲,非洲和澳洲现代人的额骨形态之间都具有显著差异。东亚现代人与欧洲现代人额骨形态差异最小,而与澳大利亚和非洲的现代人额骨形状差别最明显。额骨形态和遗传数据的相关性分析显示,不同人群的额骨形态与其遗传距离呈显著的相关性,说明形态上的差异可以在一定程度上反映人群之间的遗传距离。

澳大利亚与非洲人群在额骨形态差异的研究中未发现明显的差异^[41]。在本研究中,二者额骨形态的置换检验结果也未发现显著差异。二者的差异主要体现在眉弓向前突出的程度和额骨鳞部的形态。Schillaci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关系,发现撒哈拉以南的现代人总是与澳洲现代人聚集在一起,而与其他现代人群分开^[42]。这说明二者具有较近的亲缘关系,在本研究中,他们都具有非常向前突出的眉弓,相对圆隆的前额和相对低矮的穹窿顶部,而澳大利亚现代人的眉弓发育程度更甚。此外,本研究还发现,使用额骨形态来区分东亚现代人与美洲印第安人群也比使用中面部骨骼形态更有效^[41]。

从平均形状重叠结果可以看出,东亚现代人的眉弓发育程度在本研究各人群中居中。其向前突出程度大于东南亚和欧洲现代人,而小于美洲印第安人,澳洲和非洲现代人,但在眉弓的粗壮程度上弱于欧洲现代人。另外,相比于欧洲现代人和美洲印第安人,东亚现代人表现出明显的额骨结节,这在活体上意味着宽阔的额头。相应的,额骨鳞部的前半部分在中国现代人中比欧洲现代人和美洲印第安人具有的特点。而与这一特点在中国现代人和非洲和澳洲现代人平均形状的比较中则相反。非洲和澳洲现代人额骨的平均形状具有非常相似的特征。非洲现代人的眉弓虽然不如澳洲现代人发达,但非洲和澳洲现代人的额骨鳞部前半部分十分前突,而后半部分则更加低矮。在PCA结果中,第一主成分可以将东亚现代人标本与非洲、澳洲现代人标本完全分开,东亚现代人几乎全部为正值而非洲、澳洲现代人几乎全部为负值,变异范围完全没有重叠。*P*距离分析与置换检验结果也支持与

这一结果一致。这说明东亚现代人与非洲与澳洲现代人的额骨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额骨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。这一东亚现代人与非洲、澳洲现代人具有较大形态差异的现象也在关于额骨形态的研究中被观察到^[41]。本研究的结果前人研究^[42]的结果相一致,并同意该文中提出的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的说法。

总的来说,东亚现代人的额骨形态并不像颧骨上颌骨联合体形态那样具有十分鲜明的特征^[41],但仍有一些在与各个人群比较过程中出现的一致性特征,例如东亚现代人具有发育程度最弱的正中矢状脊,以及额骨鳞部后半部分相对较高,具有比较高的穹窿顶部,可能在一定程度上反映了东亚现代人群的进化过程是相对独立的。但各个现代人群的额骨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,以及共同位于欧亚大陆上的东南亚现代人和欧洲现代人。

致谢: 本文由中国博士后基金(2015M581174),国家自然科学基金青年基金(41602020)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标本均为吴秀杰研究员扫描,特此致谢。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,谨以此文恭祝吴新智院士 90 华诞。

参考文献

- [1] Vallois HV. Neandertals and praesapiens[J]. Roy. Anthropol, Inst Great Brit, Ireland, 1954, 84(1/2): 111-130
- [2] Howells WW. Homo erectus---who, when, and where: a survey[J]. Yearb Phys Anthropol, 1980, 23: 1-23
- [3] Brauer G. The "Afro-European sapiens hypothesis" and hominis evolution in East Asia during the late Middle and Upper Pleistocene[J]. Cour Forsch Senck, 1984, 69: 145-165
- [4] Rightmire GP, Lordkipanidze D, Vekua A. Anatomical descriptions, comparative studies and evolutionary significance of the hominin skulls from Dmanisi, Republic of Georgia[J]. J Hum Evol, 2006, 50(2): 115-141
- [5] Vekua A, Lordkipanidze D, Rightmire GP, et al. A new skull of early Homo from Dmanisi, Georgia[J]. Science, 2002, 297(5578): 85-89
- [6] Rightmire GP. The Origins and Past of Modern Humans, Towards Reconciliation[J]. Tobias PV. and Omoto K(eds), World Scientific, Singapore, 1998, 126-138
- [7] 吴新智, 黄慰文, 祁国琴. 中国古人类遗址 [M]. 上海科技教育出版社, 上海, 1999
- [8] Vacca E, PesceDelfino V. Analyticalmorphiesonmid-sagittal craniograms glabellaopisthocranion of Homo erectus and Homo sapiens neanderthalensis: Fourier parameters and synthesis ofmean craniograms[J]. Boll Soc Ital Biol Sper, 1991, 67(3): 229-235
- [9] Dean D. Anthropology[M]. New York: City University of New York, 1993: 226
- [10] Seidler H, Falk D, Stringer C, et al. A comparative study of stereolithographically modelled skulls of Petralona and Broken Hill: Implications for future studies of middle Pleistocene hominid evolution[J]. J Hum Evol, 1997, 33(6): 691-703
- [11] Seidler H, Weber GW, Wilfing H. Trigonometric analysis of the human median sagittal plane and its application in reconstruction and phylogeny[J]. Int J Anthropol, 1995, 10(1): 1-13
- [12] Shea BT. On skull form and the supraorbital torus in primates[J]. Curr Anthropol, 1986, 27(3): 257-260
- [13] Ravosa MJ. Ontogenetic perspective on mechanical and nonmechanical models of primate circumorbital morphology[J]. Am J Phys Anthropol, 1991, 85(1): 95-112

- [14] Ravosa MJ. Browridge Development in Cercopithecidae - a Test of 2 Models[J]. *Am J Phys Anthropol*, 1988, 76(4): 535-555
- [15] May R, Sheffer DB. Growth changes in measurements of upper facial positioning[J]. *Am J Phys Anthropol*, 1999, 108(3): 269-280
- [16] Lieberman D. Development, Growth and Evolution: Implications for the Study of Hominid Skeletal Evolution[M]. O'Higgins, P., Cohn, M. (ed), 2000, 85-122, Academic Press, London
- [17] Fiscella GN, Smith FH. Ontogenetic study of the supraorbital region in modern humans: A longitudinal test of the spatial model[J]. *Anthropol Anz*, 2006, 64(2): 147-160
- [18] Leigh SR. Cranial capacity evolution in *Homo erectus* and early *Homo sapiens*[J]. *Am J Phys Anthropol*, 1992, 87(1): 1-13
- [19] Ruff CB, Trinkaus E, Holliday TW. Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*[J]. *Nature*, 1997, 387(6629): 173-176
- [20] Endo B. Analysis of stresses around the orbit due to masseter and temporalis muscles[J]. *J. Anthropol. Soc. Nippon*, 1970, 78: 251-266
- [21] Oyen OJ, Walker AC, Rice RW. Craniofacial growth in olive baboons (*Papio cynocephalus anubis*): Browridge formation[J]. *Growth*, 1979, 43(3): 174-187
- [22] Russell MD, Brown T, Garn SM, et al. The Supraorbital Torus: "A Most Remarkable Peculiarity" [and Comments and Replies] [J]. *Curr Anthropol*, 1985, 26(3): 337-360
- [23] Hilloowala RA, Trent RB. Supraorbital ridge and masticatory apparatus II humans (Eskimos) [J]. *Hum Evol*, 1988, 3(5): 351-356
- [24] Lahr MM, Wright RVS. The question of robusticity and the relationship between cranial size and shape in *Homo sapiens*[J]. *J Hum Evol*, 1996, 31(2): 157-191
- [25] Lieberman DE. How and why humans grow thin skulls: Experimental evidence for systemic cortical robusticity[J]. *Am J Phys Anthropol*, 1996, 101(2): 217-236
- [26] Lieberman DE, McBratney BM, Krovitz G. The evolution and development of cranial form in *Homo sapiens*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(3): 1134-1139
- [27] Pearson OM. Statistical and biological definitions of "anatomically modern" humans: Suggestions for a unified approach to modern morphology[J]. *Evol Anthropol*, 2008, 17(1): 38-48
- [28] Prossinger H, Seidler H, Wicke L, et al. Electronic removal of encrustations inside the Steinheim cranium reveals paranasal sinus features and deformations, and provides a revised endocranial volume estimate[J]. *Anat Rec B New Anat*, 2003, 273(1): 132-142
- [29] Bruner E, Manzi G. CT-based description and phyletic evaluation of the archaic human calvarium from Ceprano, Italy[J]. *Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol*, 2005, 285(1): 643-658
- [30] Bruner E, Manzi G. Landmark-based shape analysis of the archaic *Homo* calvarium from Ceprano (Italy) [J]. *Am J Phys Anthropol*, 2007, 132(3): 355-366
- [31] Athreya S. A comparative study of frontal bone morphology among Pleistocene hominin fossil groups[J]. *J Hum Evol*, 2009, 57(6): 786-804
- [32] 潘雷, 魏东, 吴秀杰. 现代人颅骨头面部表面积的纬度分布特点及其与温度的关系 [J]. *中国科学: 地球科学*, 2014, 44(8): 1844-1853
- [33] Martin R. *Anthropologie, Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen*[M]. 1988, Gustav Fisher Verlag, Stuttgart
- [34] Wiley DF, Amenta N, Alcantara DA, et al. *Proc IEEE Visualizations*[J]. 2005, 431-438
- [35] Gunz P. Statistical and geometric reconstruction of hominid crania, reconstructing australopithecine ontogeny[M]. 2005, University of Vienna
- [36] R Development Core Team. *R, a language and environment for statistical computing*[M]. 2013, Vienna
- [37] Slice DE. *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*[M]. Kluwer Academic, 2005, New York
- [38] Abecasis GR, Auton A, et al. An integrated map of genetic variation from 1,092 human genomes[J]. *Nature*, 2012, 491(7422): 56-65
- [39] Consortium HP-AS, Abdulla MA, Ahmed I, et al. Mapping human genetic diversity in Asia[J]. *Science*, 2009, 326(5959): 1541-1545
- [40] Harvati K, Weaver TD. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures[J]. *Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol*, 2006, 288(12): 1225-1233
- [41] 崔娅铭. 现代各主要人群中面部 3D 几何形态的对比 [J]. *人类学学报*, 2016, 35(1): 89-100
- [42] Schillaci MA. Human cranial diversity and evidence for an ancient lineage of modern humans[J]. *J Hum Evol*, 2008, 54(6): 814-826