



论文

现代人颅骨头面部表面积 of 的纬度分布特点及其与温度的关系

潘雷^{①②*}, 魏东^③, 吴秀杰^{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 Université de Toulouse (Paul Sabatier), Toulouse 31400, France;

③ 吉林大学边疆考古研究中心, 长春 130012

* 联系人, E-mail: panlei@ivpp.ac.cn;

† 联系人, E-mail: wuxiujie@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2013-07-24; 接受日期: 2013-12-04; 网络版发表日期: 2014-07-11

中国科学院战略性先导科技专项(编号: XDA05130102)、中国科学院重点部署项目(编号: KZZD-EW-03)、国家自然科学基金项目(批准号: 41272034)和中国科学院国际合作局对外合作重点项目(编号: GJHZ201314)资助

摘要 人类头面部形态特征具有区域性及人群间差异, 在人类学的研究中被用作亲缘关系的证据. 一般认为人类头面部的形态具有区域性分布特点, 头面部的大小和形状与遗传和环境因素均有关, 尤其受居住地的气温的影响, 但学术界对遗传和环境因素对人类头面部体质特征的影响程度还不是很清楚, 因缺少对性状来源的深入探讨, 常把趋同特征用作亲缘关系的证据, 得出的结论往往被质疑. 本文以亚洲、非洲、欧洲、美洲和大洋洲 18 个考古遗址出土的 295 例现代人头骨为研究材料, 利用 3D 激光扫描技术, 获取脑颅的头盖部和面颅的颧骨部分的表面积, 对不同纬度人群头面部大小的变化规律及与年均温度的相关性进行了分析. 结果显示, 人类头面部的形态特征具有适应性, 现代人群头面部表面积在全球范围内有纬度性变化, 也与当地温度有密切联系: 头盖部的面积与纬度呈明显正相关, 与温度呈明显负相关; 颧骨面积和头颧指数(颧骨面积/头盖部面积)与温度呈明显负相关, 与纬度没有显著的相关性. 随着纬度的升高, 头盖部面积明显增大; 随着年均温度的升高, 头盖部和颧骨的面积及头颧指数有显著减小的趋势. 本文研究有助于区分同源特征与同功特征的问题, 对人类体质适应性的研究具有启发作用.

关键词全新世人群
头面部表面积
纬度
温度
相关性

人类某些体质特征(包括表现型和遗传信息等)的形成是对环境长期适应的结果. 在众多与人类体质特征有关的外界因素中, 人群居住的地理纬度和当地气温尤其重要. 生活在不同地理区域、不同气候下的人群, 其头面部形态、身高、体重及身体各部分

的比例等体质特征常常有所不同, 例如澳大利亚土著居民、非洲和部分印第安人多表现为长头型, 分布在欧洲中部、巴尔干半岛、外高加索、土耳其、中亚和东南亚以及美洲等地的人群头型相对比较短(Coon, 1962; 朱泓, 2004); 东亚/东北亚居民面部宽阔, 欧洲

中文引用格式: 潘雷, 魏东, 吴秀杰. 2014. 现代人颅骨头面部表面积 of 的纬度分布特点及其与温度的关系. 中国科学: 地球科学, 44: 1844–1853

英文引用格式: Pan L., Wei D., Wu X. J. 2014. Latitudinal and climatic distributions of 3D craniofacial features among Holocene populations. Science China: Earth Sciences, 57: 1692–1700, doi: 10.1007/s11430-014-4850-3

和北非人群多表现为面部比较狭窄; 欧洲人鼻骨高耸, 鼻甲结构比较复杂, 鼻腔内表面积较大, 亚洲人鼻部的突出度较小, 撒哈拉以南非洲的居民鼻部宽扁, 鼻腔内表面积较小(Hanihara, 2000; Thomson, 1903). 我国长江以南的居民多表现为宽的鼻部和较矮的上面部, 身材较矮; 秦岭以北的居民则表现为较高的上面部和较高的眶部, 身材较高(Wu 等, 2012; 张振标, 1988). 非洲地区的居民具有相对高的身材, 体型纤细, 而生活在北极的因纽特人和阿留申人则身材短粗矮胖(Ruff, 2002). 从温暖地带过渡到寒冷地区, 人类体型由修长转向壮硕, 四肢趋向变短, 平均体重增加(Lahr, 1995). 总的来说, 颅骨的形态比头后骨骼更能反映人群生活地的气候状况, 以及人群之间的亲缘关系(Beals 等, 1984).

人类体质特征区域性差异的成因有哪些? 以头骨为例, 一些学者通过对比世界各地居民头骨性状, 认为头骨的某些性状与遗传因素密切相关, 在进化上可能呈中性, 这些性状有助于判断人群之间的亲缘关系(Berry A C 和 Berry R J, 1967; Cheverud 和 Buikstra, 1981; Giles 和 Elliot, 1962), 如舌下神经管二分的发生率(周文莲和吴新智, 2001)、缝间骨的出现情况(Torgerson, 1950)、犬齿窝的表现方式(Dodo 和 Sawada, 2010)、眼眶的开放程度(张志敏等, 2011). 一些性状是在发育过程中受外界诱导而产生的, 与遗传联系不大, 如长期食用粗糙的食物可使颌骨粗壮、中面部扁平; 精细食物可使齿列变短、后缩, 颌骨变得纤细等(Cramon-Taubadel, 2011; Lahr, 1995). 另外头骨及其内部很多结构特征的演化和分化被认为是适应性的体现, 由于脑对温度极为敏感, 这种适应性大多与体温调节相联系(Beals 等, 1972; Hrdlička, 1910; Thomson, 1903). 以外部特征为例, 热带人群鼻腔宽阔, 鼻骨平坦, 鼻甲骨形态简单, 有利于热量迅速随着呼吸排出; 寒带人群多为鼻腔狭窄, 鼻骨高耸, 鼻甲骨比较复杂, 增加了鼻腔内表面积, 能充分预热寒冷空气(Dean, 1988; Yokley, 2009). 随着纬度的升高, 气候由温暖变得寒冷, 人类的颅容量增大, 颅型变圆, 相对体表面积减小, 单位体积散热量的降低有利于在寒冷环境下保持头面部的温暖(Beals, 1983; Beals 等, 1984; 季林丹等, 2012). 脑内静脉系统的“散热器假说”, 则是从内部结构的角度研究脑的温度调节机制, 认为人类从四足行走转变为直立行走的过程中, 体态变化使得各部分脑血管所受的

流体压力发生改变, 不利于头部散热. 从南方古猿开始, 出现了包括导静脉在内、广泛分布在颅骨内外、呈放射状的静脉系统, 帮助调节脑部温度, 使热量到达头骨表面, 通过头部皮肤散发(Falk, 1990, 2007).

长期以来对人类体质特征差异的研究, 多采用传统的线性测量或肉眼形态观察的方法, 获取某些性状的表现情况、出现率, 或者头骨的弦长、弧长和角度的数据(Coon, 1962; Crognier, 1981; Thomson, 1903), 以探讨人类的体质特征与环境之间的关系. 受研究方法和技术条件的制约, 对标本的曲面面积、空间距离等三维信息的研究很少. 近年来, CT 和 3D 激光扫描等新技术被应用到人类学研究中, 可以获得标本的曲面、内部、空间等三维信息, 扩大了人们对头骨体质特征的研究范围, 例如, Rae 等(2006)使用 CT 技术获取了额窦的体积, 探讨额窦尺寸的大小与环境温度的关系, 推测额窦尺寸的差异可能是表型可塑性或中性突变的结果. Friess 等(2002)利用 3D 激光表面扫描技术, 测量出头盖部和颧骨的面积, 对生活在不同纬度和气候下的 66 例头骨标本的头面部的大小进行了分析, 结果显示寒带地区居民颅骨的表面积与体积之比小于热带地区人群, 推测颅骨表面积的大小可能受环境因素影响, 但对于头面部大小的分布规律没有进行深入分析.

为探索新技术、新方法在古人类学和体质人类学研究中的应用, 并尝试从人骨材料中获取更多信息, 本文利用 3D 激光表面扫描技术, 以头盖部(代表头部)和颧骨(代表面部)两个部分为研究重点, 选取世界各地考古遗址出土的头骨标本, 以年均温度作为气候因素的代表, 探讨不同纬度的现代人头面部三维性状的地理分布特点及其受气候因素的影响.

1 材料与方法

1.1 材料

本文选取亚洲、非洲、欧洲、美洲和大洋洲 18 组全新世考古时期出土的 295 例成年人头骨标本为研究对象(表 1), 样本跨时大约 8000 年, 虽然一些学者的研究发现, 近万年来全新世人群头面部的形态特征具有微观演化的趋势(吴秀杰等, 2007), 但这种微弱的演化趋势在统计学上并没有表现出显著性差异, 不会对本文研究结果造成显著影响. 全新世时期, 虽然全球的气候发生一定变化(竺可桢, 1973), 但从

表 1 本文使用的标本材料

标本组	例数	纬度	年均气温(℃)	保存地点	标本说明
亚洲					
云南	20	25°N	14.9	中国科学院古脊椎动物与古人类研究所	距今约 400 年, 中国云南
随州	17	32°N	15.5	湖北省文物考古所	距今约 2400 年, 中国湖北
陶家寨	20	37°N	3.2	吉林大学	距今约 2000 年, 中国青海
神木	10	39°N	8.9	吉林大学	距今约 4800 年, 中国陕西
大同	13	40°N	5.8	中国科学院古脊椎动物与古人类研究所	距今约 1500 年, 中国山西
姜家梁	17	40°N	7.7	吉林大学	距今约 6850 年, 中国河北
饮牛沟	18	41°N	5.0	吉林大学	距今约 2400 年, 中国内蒙古
喇嘛洞	20	41°N	8.6	吉林大学	距今约 2000 年, 中国辽宁
砧子山	15	42°N	1.9	吉林大学	距今约 600 年, 中国内蒙古
水泉	20	42°N	7.5	吉林大学	距今约 2400 年, 中国内蒙古
洋海	19	43°N	12.0	吉林大学	距今约 2500 年, 中国新疆
非洲					
南非祖鲁人	10	33°S	16.0	美国自然历史博物馆	近代, 约翰内斯堡等地
坦桑尼亚	7	7°S	26.0	美国自然历史博物馆	近代, 达累斯萨拉姆等地
肯尼亚	21	1°S	17.7	肯尼亚国家博物馆	近代, 内罗毕等地
欧洲					
中欧	25	54°N	9.1	美国自然历史博物馆	近代, 德国、捷克、比利时等地
美洲					
美印第安人	25	29°N	24.0	美国佛罗里达州立大学	距今约 7000~8000 年, 美国佛罗里达
大洋洲					
澳大利亚	8	15°S	23.0	美国自然历史博物馆	近代, 库克敦等地
印度尼西亚	10	6°S	28.0	美国自然历史博物馆	近代, 印尼诸岛

人类学的角度来讲, 其变化幅度非常小(Marcott 等, 2013; 张兰生等, 1997), 这种温差不会显著改变全新世人群的体质特征. 为避免时代及温度的可能的影响, 本文在性状分析时, 除了探讨头盖部和面部的绝对数值外, 还对二者的相对大小, 即头颧指数进行了分析.

为尽量减小性别和年龄因素对研究的影响, 选取标本时尽量选择男女对半, 头骨的性别和年龄鉴定方法根据吴汝康等(1984)编制的人体测量方法, 标本的分布情况见表 1. 各组人群居住地的经纬度信息来自博物馆档案或相关发掘记录(陈山, 2009; 方启, 2004; 何嘉宁, 2001; 李法军, 2004; 张敬雷, 2008; 朱泓和魏东, 2006), 当地气候信息来自世界气象学数据中心(WDC for Meteorology, Asheville)和中国气象数据共享服务网等机构公开发布的气温资料. 在印尼和澳大利亚生活的个体, 分散在邻近的数个海岛

上, 为方便起见, 在表 1 里只展示了其大致的生活纬度和年均温度.

1.2 3D 激光表面扫描

使用美国 NextEngine 公司生产的便携式 3D 激光扫描仪(Model 2020i Desktop)对颅骨进行扫描, 扫描仪的精确度为 0.79~1.05 mm(Sholts 等, 2011), 在惠普图像工作站上, 三维重建出虚拟的颅骨. 利用可视化三维图像处理软件 Rapidworks, 获取标本的表面积的测量数据, 为避免操作者之间的误差, 所有数据均由本文第一作者测量.

1.3 测量和统计

本文选取了 2 个测量项目进行分析: 头盖部和颧骨. 头盖部是直立状态时头部接受日光直射、与脑的温度调节联系密切的区域; 颧骨是面部的主要组成

部分, 其形态也被认为可能具有适应性. 二者的形态特征在某种程度上可能与气候有关, 是外界环境长期作用的结果(Beals 等, 1984; Hernández 等, 1997). 测量方法在 Friess 等(2002)的基础上, 进行了以下改进(图 1 和 2).

头盖部面积的测量方法(图 1): Friess 等(2002)测量头盖部面积时, 主要依据颧骨与颧弓的相对位置、枕骨鳞部和基底部的界线进行分界. 这些位置都没有准确的标志点, 因而误差较大. 本文以眶区以上的部分额骨、顶骨和枕骨来代表头盖部面积, 这些部分也是头部最易受到阳光直射的区域, 具体界定方法是: 由眉间上点和两侧外耳门上缘点构成的平面作为分界面, 测量该平面之上的颅骨外表面积, 作为头盖部面积. 这一区域也是人直立状态下头顶受阳光照射的主要部分. 这样既尽量保留了颅顶, 又排除了眶区、鼻区的影响, 只需定义三个点便可完成测量, 减小了人为操作的误差.

颧骨面积的测量方法(图 2): 研究认为颧骨、上颌骨虽在形态上密切相关, 但它们对环境变化、遗传变异的敏感程度不同, 响应方式也有明显差别, 上颌骨形态大小极易受到食物和生活方式的影响(Lahr, 1995; Smith, 2009), 因此不宜采用 Friess 的方法, 选择颧骨、上颌骨面积相加作为面部面积来讨论(Friess 等, 2002). 作为改进和尝试, 本文选择颧骨面积作为面部面积的代表, 将颧上颌缝、颧额缝、颧颧缝和其间的外缘部分作为颧骨的边界, 取边界内颧骨的外表面积作为颧骨面积. 测量时只取右侧颧骨, 当右侧颧骨有破损时取左侧颧骨作为代替, 整体的颧骨面积为单侧面积的 2 倍.

使用 SPSS 18.0 软件(IMB 公司), 对头盖部面积、

颧骨面积(单侧颧骨面积 $\times 2$)及头颧指数($100 \times$ 颧骨面积/头盖部面积)进行统计分析和相关性检验(Bivariate Correlation Test).

2 结果

2.1 头盖部面积的纬度分布及与温度的关系

本文选取的 295 例个体的头盖部面积的变异范围为 $698.4 \sim 449.1 \text{ cm}^2$ (表 2). 从各人群组来看, 生活在 42°N 的内蒙古水泉组的平均值最大, 为 605.3 cm^2 , 其他头盖部面积超过 600 cm^2 的人群还有佛罗里达印第安人组和辽宁喇嘛洞组. 生活在 15°S 的澳大利亚组平均值最小, 为 518.0 cm^2 ; 从东北亚迁徙到美洲定居的印第安人平均值为 603.6 cm^2 , 与辽宁喇嘛洞组的平均值相同, 与本文所涉及的居住地纬度最高的人群——中欧人群(597.7 cm^2)近似.

从纬度来看, 低纬度地区人群头盖部表面积的平均值为 571.4 cm^2 , 中纬度地区人群头盖部表面积均值为 590.9 cm^2 ; 北半球人群平均头盖部表面积为 589.5 cm^2 , 南半球人群平均头盖部表面积为 563.3 cm^2 . 从整体上看, 居住地纬度越低, 头盖部面积越小. 随着居住地纬度的升高, 人们头盖部面积有增大的趋势(图 3). 相关性检验可见(表 3), 个体所处的纬度与其头盖部表面积存在显著的线性相关, 相关系数为 $0.273 (P < 0.01)$, 存在明显的纬度分布规律.

从温度来看(表 1), 在年均温度低于 15°C 的地区生活的人群, 头盖部表面积的平均值为 589.4 cm^2 , 在年均温度高于 15°C 的地区生活的人群, 头盖部表面积的平均值为 574.0 cm^2 . 整体上看, 随着年均气温的升高, 头盖部表面积有减小的趋势, 居住地越炎

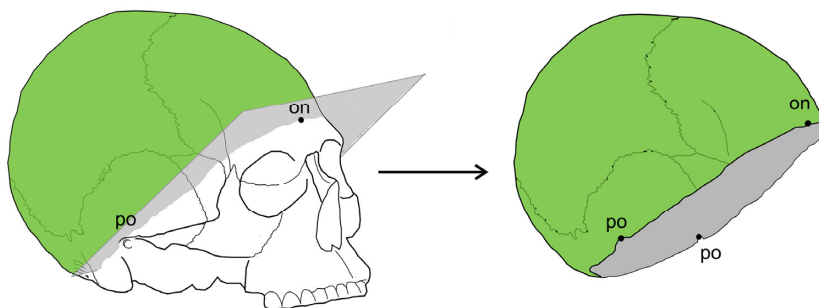


图 1 本文使用的头盖部面积的测量方法

on, 眉间上点; po, 外耳门上缘点

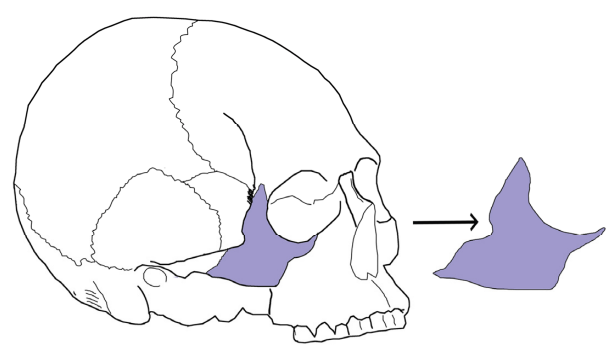


图 2 本文使用的颧骨面积的测量方法

热, 头盖部面积越小(图 3). 相关性检验结果显示(表 3), 个体生活地区的气温与头盖部表面积存在显著的线性相关, 相关系数为 $-0.218(P<0.01)$.

2.2 颧骨表面积的纬度分布及与温度的关系

个体颧骨面积的变异范围为 $12.1\sim34.3\text{ cm}^2$. 从各人群组来看, 生活在 40°N 的河北姜家梁人群的颧骨面积最大, 平均值为 27.0 cm^2 ; 生活在 15°S 的澳大利亚组平均值最小, 为 18.4 cm^2 ; 印第安人平均值为 22.2 cm^2 . 低纬度地区人群颧骨表面积的平均值为 22.4

cm^2 , 而中纬度地区人群颧骨表面积均值为 23.9 cm^2 .

从全球的情况来看, 随着居住地纬度的升高, 人们的颧骨面积略有增加的趋势(图 4). 经相关性检验(表 3), 纬度与颧骨面积的相关系数为 $0.099(P>0.05)$, 颧骨表面积没有显著的纬向地带性.

从气温来看, 年均温度低于 15°C 的地区生活的人群, 平均颧骨表面积为 23.8 cm^2 ; 年均气温高于 15°C 的地区生活的人群, 平均颧骨表面积为 22.4 cm^2 . 图 4 和表 3 显示, 随着温度的升高, 人们颧骨表面积有显著减小的趋势, 当地温度与个体的颧骨表面积存在显著的线性相关, 二者相关系数为 $-0.279(P<0.01)$.

2.3 头颧指数的纬度分布及与温度的关系

个体头颧指数的变异范围为 $5.65\sim2.18$. 在各组人群中, 生活在 40°N 的河北姜家梁人群的头颧指数最大, 平均值为 4.65 , 生活在 15°S 的澳洲原住民平均头颧指数最小, 为 3.55 . 低纬度地区人群头颧指数的平均值为 3.92 , 而中纬度地区人群平均头颧指数为 4.04 . 纬度与头颧指数的相关系数为 $-0.016(P>0.05)$, 个体头颧指数没有显著的纬度性分布现象(图 5).

表 2 本文使用的各组人群头盖部、颧骨及头颧指数(均值 $\pm$ 标准误)

标本组	头盖部面积(cm^2)	颧骨面积(cm^2)	头颧指数
云南	551.9 ± 6.8	20.6 ± 0.54	3.74 ± 0.10
随州	565.6 ± 7.56	20.8 ± 0.83	3.67 ± 0.14
陶家寨	585.9 ± 10.33	24.2 ± 1.01	4.14 ± 0.58
神木	597.3 ± 7.50	23.5 ± 0.76	3.92 ± 0.09
大同	594.9 ± 13.55	24.7 ± 0.89	4.16 ± 0.12
姜家梁	579.9 ± 7.42	27.0 ± 0.86	4.65 ± 0.12
饮牛沟	594.2 ± 9.40	24.5 ± 0.80	4.12 ± 0.13
喇嘛洞	603.6 ± 6.65	24.0 ± 0.84	3.98 ± 0.14
砧子山	593.2 ± 8.77	25.4 ± 0.76	4.28 ± 0.11
水泉	605.3 ± 9.69	25.3 ± 0.56	4.19 ± 0.11
洋海	582.5 ± 6.47	22.2 ± 0.73	3.82 ± 0.12
南非祖鲁人	578.1 ± 11.55	24.5 ± 0.72	4.25 ± 0.10
坦桑尼亚	546.1 ± 12.1	23.8 ± 1.65	4.34 ± 0.25
肯尼亚	574.2 ± 9.28	24.5 ± 0.73	4.28 ± 0.12
中欧	597.7 ± 7.95	22.1 ± 0.59	3.70 ± 0.09
美印第安人	603.6 ± 9.30	22.2 ± 0.79	3.68 ± 0.12
澳大利亚	518.0 ± 13.17	18.4 ± 1.30	3.55 ± 0.23
印度尼西亚	574.3 ± 5.48	21.7 ± 1.70	3.78 ± 0.29

表 3 头面部表面积与纬度及年均温度的相关性分析^{a)}

	纬度		温度	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
头盖部面积	0.273*	0.000	-0.218*	0.003
颧骨面积	0.099	0.253	-0.279*	0.000
头颧指数	-0.016	0.558	-0.206*	0.000

a) *, $P < 0.01$; *r*, Pearson 相关系数

考察当地气温与头颧指数的关系, 在年均气温低于 15℃ 的地区, 平均头颧指数为 4.04; 在年均气温

高于 15℃ 的地区, 平均头颧指数为 3.91. 根据图 5 和表 3, 随着温度的升高, 人们头颧指数呈显著的减小趋势, 二者存在显著的线性相关, 相关系数为 -0.206 ($P < 0.01$).

3 讨论

本文选取的 18 组人群的头骨标本, 地理区域跨度较大, 代表了南北半球不同人群的体质特征, 既有多组生活环境迥异、亲缘关系比较遥远的人群, 也有

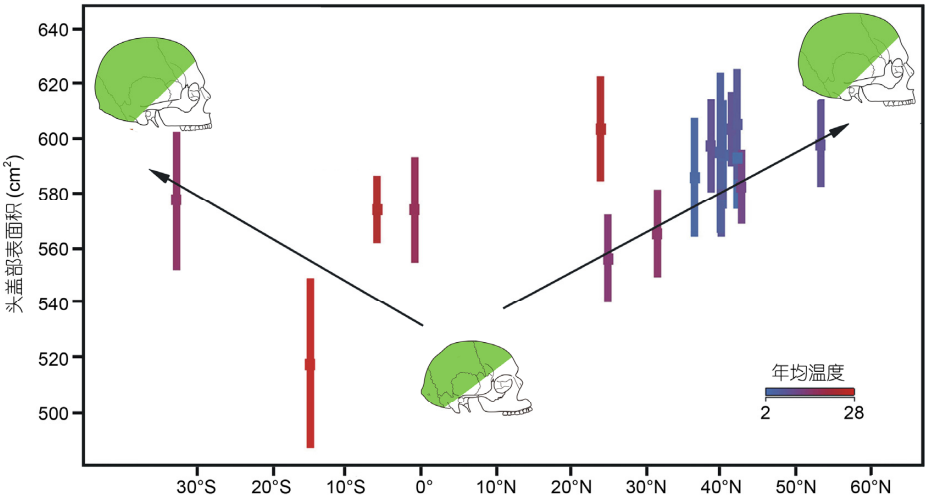


图 3 头盖部表面面积的纬度分布特点及与温度的关系

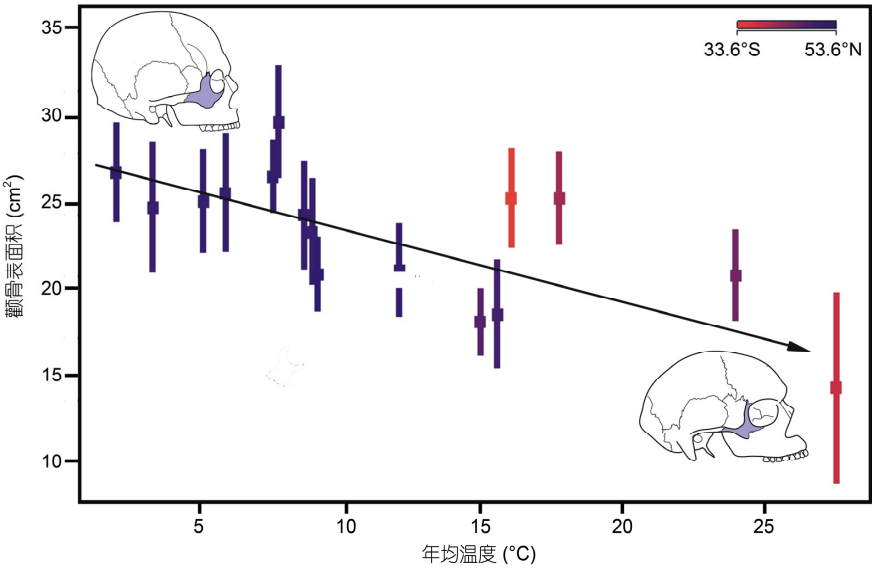


图 4 颧骨表面面积的纬度分布特点及与温度的关系

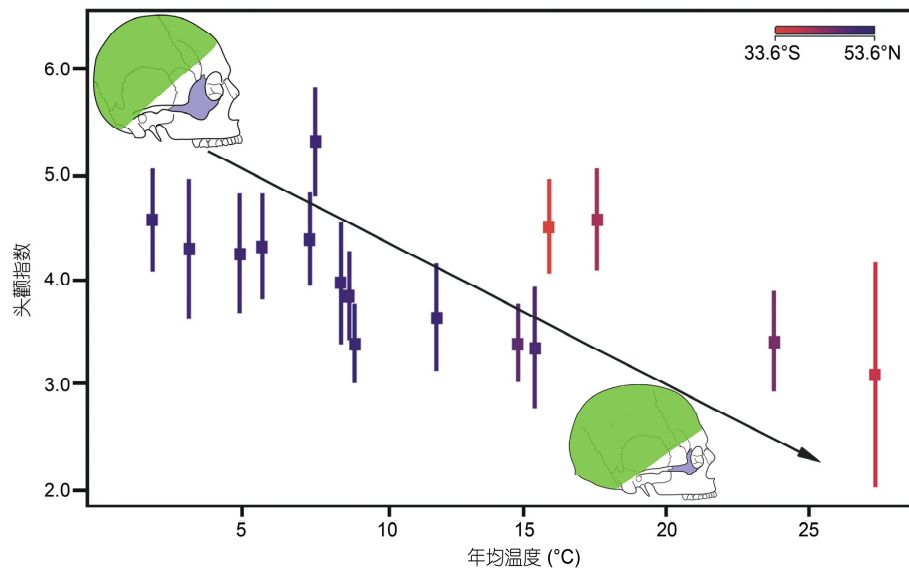


图5 头颡指数的纬度分布特点及与温度的关系

环境和遗传关系比较相近的中国境内各组标本,同时也包含了从东北亚 1~2 万年前(一说 2~3 万年前)迁徙到美洲定居的印第安人标本,对于探讨人类体质特征的适应性具有一定的启发。

3.1 头盖部表面积与人群所处的纬度及年均温度存在显著相关性

以往学者研究提出,纬度、日照、气压、温度及湿度和人群间体质差异有紧密联系,这些体质差异有 30%~40%和体温调节有关,可见体温调节在人类的演化和分化中扮演重要角色(Beals 等, 1984)。从本文结果来看,头盖部的面积与纬度呈明显正相关,与年均气温呈负相关:高纬度地区生活的人群,其头盖部表面积较低纬度人群大;寒冷环境中生活的人群,头盖部表面积较温暖环境的人群大。诸多研究已经广泛证实,全新世人群颅容量随居住地气温降低、纬度升高而增大(Beals 等, 1972, 1984; Hrdlička, 1910),颅容量的大小与头盖部的大小应成正比,本文结果与前人的结论能够互相印证。

人脑对温度非常敏感,人类从四足行走转变为直立行走,脑血管所受的流体压力发生改变,加之直立姿态时头盖部完全暴露于阳光直射中,增加了散热难度,也使高效的温度调节机制显得尤为重要。从南方古猿开始,颅内表面分布的静脉系统承担了头部温度调节的功能,依靠分布在颅骨下方、自顶骨到

枕骨的一系列静脉网络完成与外界的热量交换(Falk, 1990, 2007)。直立状态下,头盖部除了以对流方式与外界交换热量,还接受相当一部分来自太阳的热辐射(包括紫外辐射)。全球范围内日光辐射强度随纬度升高而减小,一般与当地气温呈正相关,但也有例外,如高海拔山区气候寒冷,日光辐射却仍然很强。长时间的强日光辐射可引发致命的神经系统障碍,包括脑及脑膜充血,颅内温度过高等,这些都来自热辐射的直接作用(Hotz, 1879; Weisenburg, 1912)。纬度越低的区域,日光辐射的时间越长、强度越大,人群的头盖部表面积也随之减小,这样可以减少头部接受日光辐射的面积;纬度越高的区域,日光辐射时间越短、强度越低,人群头盖部面积增大,可保证头部接受足够的阳光照射,以免骨骼发育不良。纬度作为地理因素,与许多环境因素相关联,本文观察到的头面部某些特征的纬向地带性,以及广泛研究证实的高等动物和人类体型的纬度分布,都是多种因素的共同作用。本文只是从热辐射的角度,联系人体的温度调节理论(Coon, 1955; Dean, 1988; Falk, 1990, 2007),对观察到的现象提出一个可能的解释。

另一方面,全球范围内现代人颅容量与当地年均气温成反比,这一现象已经被众多研究所证实(Beals 等, 1984; Ruff, 1993)。许多学者根据贝格曼法则推测(Freckleton 等, 2003),颅骨相对体表面积很可能随年均气温升高而增大,与头部温度调节有关:若

把头骨近似看作球体, 体积较小者相对体表面积较大, 因而单位体积散热量更大, 易于快速散热; 体积较大者单位体积散热量小, 有利于温度的保持(Coon, 1955), 但难以通过直接测量表面积来证实这样的推测. 本文通过对曲面面积的直接测量, 观察到全球范围内现代人头盖部表面积随当地年均气温升高而减小, 与已知的颅容量减小是一个同步的过程, 从侧面证实头骨某些形态与贝格曼法则相联系, 参与头部温度调节.

本文所涉及美国佛罗里达地区出土的印第安人头骨标本, 其头盖部面积与相邻纬度的中国云南人及当地气温比较接近的澳大利亚人群差异很大, 却与高纬度、寒冷地区人群相近. 据载该人群生活在7000~8000年前(Doran 等, 1986), 是最早到达北美的现代人群之一, 近年分子生物学研究显示他们可能来自南西伯利亚(Malhi 和 Smith, 2002), 迁入北美的时间并不长. 虽然生活环境发生了很大改变, 他们仍然保留着西伯利亚极端气候高选择压造就的头面部特征, 提示这些性状具有适应性, 是外界环境长期作用的结果, 相对于表型可塑性造成的体质变化(Rae 等, 2006), 这些性状在一定程度上能够稳定遗传.

3.2 颧骨表面积与人群生活地的年均温度存在显著相关性

本文的观测结果显示, 全球范围内颧骨的表面积没有显著的纬度分布规律, 但与当地年均气温呈显著负相关(图 4). 人类面部骨骼的形态可能反映生活地的气候条件, 有学者注意到, 现代人颧骨和面部其他特征的区域性差异与生活地气候有一定联系, 可能具有适应性. 如鼻骨的突出程度、梨状孔的形态以及中面部突出程度被认为与气温和湿度有关(Dean, 1988; Hrdlička, 1910; Weiner, 1954). 东北亚极寒地区, 人群面部的特征与内部结构(如鼻窦大小)比较特殊, 可能来自极端环境的整体作用(Coon, 1962; Hernández 等, 1997; Shea, 1977), 也表现出与寒冷气候有关的适应性特征(Harvati 和 Weaver, 2006; Roseman, 2004; Weaver 等, 2007). 与头盖部不同, 直立状态时人类的中面部很少接受阳光直射, 主要靠对流方式完成与外界的热量交换, 因而颧骨表面积虽不呈现显著的纬度分布, 却仍然与气温有显著关联. 本文观察到颧骨表面积与当地年均气温成反比, 这种现象可能是伴随着颅容量增大而产生的, 与脑的温度调节存在一定关联.

由于颧骨在位置上与面部很多其他骨骼相连, 同时与语言、咀嚼和面部表情等功能相关, 影响颧骨形态的因素比较复杂. 不但包括气候和遗传因素, 还与一些生物学机制密不可分. 例如, 对极地人群面部特征的对比研究表明, 这类人群的咬肌十分发达, 以适应极端生活环境里粗糙坚硬的食物, 他们颧骨宽扁而粗壮, 与咀嚼压力有关(Lahr, 1995).

本文研究的印第安人组, 其较大的头盖部面积显示他们曾经在极寒地区生活过, 而颧骨面积的平均值和整体变异范围已经呈现温带地区人群的特征, 这可能是因为南西伯利亚极端气候粗糙食物的强选择压被北美温和环境所取代的结果. 一个远途迁移到陌生环境的人群, 既保留了一部分适应原先居住地环境的体质特征, 又产生了一些衍生特征, 这种现象同样出现在日本北海道绳纹人之中(Temple 和 Matsumura, 2011). 当然, 对于特定人群, 中性突变和遗传漂变也可能起到类似作用, 尚待进一步研究.

3.3 头颧指数与人群生活地的年均温度存在显著相关性

一般来说, 头盖部面积较大的人群组, 其颧骨面积相应较大, 但也有个例: 非洲地区肯尼亚和南非祖鲁人群头盖部低矮, 面部却相对宽阔; 欧洲人群头盖部圆润饱满, 面部却相对窄小. 头颧指数不存在显著的纬度分布, 但随气温降低出现增大趋势, 在全球范围内, 这种趋势可能与万年来现代人的圆颅化现象有关, 也表明颅骨的不同区域, 对外界环境或内在遗传因素的响应方式不同, 可能是镶嵌进化的一种表现形式. 虽然本文证实头面部的绝对大小存在全球性的分布规律, 且有充分证据表明, 颅骨的多项代表绝对大小的测量性状如颅长、颅容量等也存在显著的纬度、温度分布规律(Beals, 1983; Beals 等, 1972, 1984), 但这些现象很可能与个体大小相联系, 在一定程度上易使研究结果产生偏差, 因此, 头面部的面积比例(即头颧指数)往往能去除个体差异的影响, 反映真实的分布规律.

现代人颅骨形态特征的差异表现在空间和时间两方面. 近万年来, 世界各地人群普遍存在圆颅化趋势, 颅型变圆、颅宽增加引起颅容量增加的现象可能在旧石器时代中晚期就已经开始了(Beals, 1983; Beals 等, 1984). 从空间上看, 随着纬度升高, 人群中长头型比例减小, 圆头型比例增加, 可能是对寒冷气

候的适应(Carlson, 1976; Harvati 和 Weaver, 2006; Thomson, 1903).

4 小结

高等脊椎动物种属, 其身体比例的纬度性分布规律以及与温度的联系已经为大量研究所证实, 包括人类的身体比例与头骨形态都存在相似的分布趋势. 这些现象大部分可以归因于日光辐射与体温调节, 是贝格曼法则的体现. 但数千年来人类发展了高度发达的文化, 并且能在一定程度上改造生活环境, 这一时期人类的身体比例和头骨特征可能受到多种因素的交互影响, 如病理因素、营养状况、文化现象、生活习惯、发育和遗传等(Beals 等, 1984; Cramon-Taubadel, 2011; Larsen, 1995; Weaver, 2009). 但目前尚没有研究显示以上任一因素能在全球范围内对人

类头骨形态和体型的分布、分化产生重要影响, 也难以根据以上因素解释其他高等脊椎动物种属为何有相似的分布趋势, 因此目前为止, 体温调节依然是广泛被认可的解释.

本文的观察结果显示, 全球范围内现代人群头盖部表面积随所处纬度升高而产生增大趋势, 并与生活地区的年均温度成反比, 前者可能与热辐射的局部作用有关, 而后者可能是伴随颅骨整体形态的改变而产生的, 来自气温因素对颅骨整体的作用. 较少接受日光直射的颧骨部分(代表面部), 其表面积只与年均气温成反比, 没有显著的纬度分布规律, 头颧指数与颧骨的情况相同, 可能与温度调节有关, 是多种因素的共同作用. 由于人类演化机制的复杂性, 加之人骨材料的三维测量方法与测量标准还不成熟, 本文只能对观察结果提出一个初步的解释, 需要未来更多研究的验证.

致谢 美国自然历史博物馆、美国佛罗里达州立大学、肯尼亚国家博物馆和湖北省考古研究所提供了部分头骨材料, 湖北省考古研究所周蜜博士提供部分头骨材料的考古学背景资料, 审稿人提出修改意见, 在此一并致谢.

参考文献

- 陈山. 2009. 喇嘛洞墓地三燕文化居民人骨研究. 博士学位论文. 长春: 吉林大学. 1-10
- 方启. 2004. 陕西神木县寨岭遗址古人骨研究. 见: 朱泓, 主编. 边疆考古研究(第2辑). 北京: 科学出版社. 316-336
- 何嘉宁. 2001. 内蒙古凉城县饮牛沟墓地 1997 年发掘出土人骨研究. 考古, 11: 80-86
- 季林丹, 徐进, 张亚平. 2012. 人类群体环境适应性进化研究进展. 科学通报, 57: 112-119
- 李法军. 2004. 河北阳原姜家梁新石器时代人骨研究. 博士学位论文. 长春: 吉林大学. 2-7
- 吴汝康, 吴新智, 张振标. 1984. 人体测量方法. 北京: 科学出版社. 11-25
- 吴秀杰, 刘武, 张全超, 等. 2007. 中国北方全新世人群头面部形态特征的微观演化. 科学通报, 52: 192-198
- 张敬雷. 2008. 青海省西宁市陶家寨汉晋时期墓地人骨研究. 博士学位论文. 长春: 吉林大学. 1-8
- 张兰生, 方修琦, 任国玉, 等. 1997. 中国北方农牧交错带的环境演变. 地学前缘, 4: 127-136
- 张振标. 1988. 现代中国人体质特征及其类型的分析. 人类学学报, 7: 314-323
- 张志敏, 张继宗, 霍长野, 等. 2011. 现代人面颅角度测量的种族差异性. 中国法医学杂志, 26: 97-103
- 周文莲, 吴新智. 2001. 现代人头骨面部几项非测量性状的观察. 人类学学报, 20: 288-294
- 朱泓. 2004. 体质人类学. 北京: 高等教育出版社. 329-355
- 朱泓, 魏东. 2006. 内蒙古敖汉旗水泉墓地人骨研究. 见: 朱泓, 主编. 东北、内蒙古地区古代人类的种族类型与 DNA. 长春: 吉林人民出版社. 15-34
- 竺可桢. 1973. 中国近五千年来气候变迁的初步研究. 中国科学 A 辑, 2: 168-139
- Beals K L. 1983. Climate and the evolution of brachycephalization. Am J Phys Anthropol, 62: 425-437
- Beals K L, Smith C L, Dodd S M. 1972. Head form and climatic stress. Am J Phys Anthropol, 37: 85-92
- Beals K L, Smith C L, Dodd S M, et al. 1984. Brain size, cranial morphology, climate, and time machines [and comments and reply]. Curr Anthropol, 25: 301-220
- Berry A C, Berry R J. 1967. Epigenetic variation in the human cranium. J Anat, 101: 367-379
- Carlson D S. 1976. Temporal variation in prehistoric Nubian crania. Am J Phys Anthropol, 45: 467-484
- Cheverud J M, Buikstra J E. 1981. Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the Rhesus macaques on Cayo Santiago. I. Single trait heritabilities. Am J Phys Anthropol, 54: 43-49
- Coon C S. 1962. The Origin of Races. New York: Knopf

- Coon C S. 1955. Some problems of human variability and natural selection in climate and culture. *Am Nat*, 89: 257–279
- Cramon-Taubadel N. 2011. Global human mandibular variation reflects differences in agricultural and hunter-gatherer subsistence strategies. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108: 19546–19551
- Crognier E. 1981. Climate and anthropometric variations in Europe and the Mediterranean area. *Ann Hum Biol*, 8: 99–107
- Dean M C. 1988. Another look at the nose and the functional significance of the face and nasal mucous membrane for cooling the brain in fossil hominids. *J Hum Evol* 17: 715–718
- Dodo Y, Sawada J. 2010. Supraorbital foramen and hypoglossal canal bridging revisited: Their worldwide frequency distribution. *Anthropol Sci*, 118: 65–71
- Doran G H, Dickel D N, Ballinger W E, et al. 1986. Anatomical, cellular and molecular analysis of 8000-yr-old human brain tissue from the Windover archaeological site. *Nature*, 323: 803–806
- Falk D. 1990. Brain evolution in Homo: The “radiator” theory. *Behav Brain Sci*, 13: 333–344
- Falk D. 2007. Constraints on brain size: The radiator hypothesis. In: Preuss T M, Kaas J H, eds. *Evolution of the Nervous System*. Oxford: Academic Press. 347–354
- Freckleton R P, Harvey P H, Pagel M. 2003. Bergmann’s rule and body size in mammals. *Am Nat*, 161: 821–825
- Friess M, Marcus L F, Reddy D P, et al. 2002. The use of 3D laser scanning techniques for the morphometric analysis of human facial shape variation. *BAR Int Series*, 1049: 31–35
- Giles E, Elliot O. 1962. Race identification from cranial measurements. *J Forensic Sci*, 7: 147–156
- Hanihara T. 2000. Frontal and facial flatness of major human populations. *Am J Phys Anthropol*, 111: 105–134
- Harvati K, Weaver T D. 2006. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol*, 288: 1225–1233
- Hernández M, Fox C L, García-Moro C. 1997. Fuegian cranial morphology: The adaptation to a cold, harsh environment. *Am J Phys Anthropol*, 103: 103–117
- Hotz F C. 1879. Notes on intra-ocular lesions produced by sunstroke. *Am J Med Sci*, 78: 105–113
- Hrdlička A. 1910. Contribution to the anthropology of Central and Smith Sound Eskimos. *Anthrop Papers Am Mus Nat Hist*, V: 177–280
- Lahr M M. 1995. Patterns of modern human diversification: Implications for Amerindian origins. *Am J Phys Anthropol* 38: 163–198
- Larsen C S. 1995. Biological changes in human populations with agriculture. *Ann Rev Anthropol*, 24: 285–213
- Malhi R S, Smith D G. 2002. Brief communication: Haplogroup X confirmed in prehistoric north America. *Am J Phys Anthropol*, 119: 84–86
- Marcott S A, Shakun J D, Clark P U, et al. 2013. A reconstruction of regional and global temperature for the past 11300 years. *Science*, 339: 1198–1201
- Rae T C, Viðarsdóttir U S, Jeffery N, et al. 2006. Developmental response to cold stress in cranial morphology of *Rattus*: Implications for the interpretation of climatic adaptation in fossil hominins. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 273: 2605–2610
- Roseman C C. 2004. Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 12824–12829
- Ruff C B. 1993. Climatic adaptation and hominid evolution: The thermoregulatory imperative. *Evolutionary Anthropol Issues News Rev*, 2: 53–60
- Ruff C B. 2002. Variation in human body size and shape. *Annu Rev Anthropol*, 31: 211–232
- Shea B T. 1977. Eskimo craniofacial morphology, cold stress and the maxillary sinus. *Am J Phys Anthropol*, 47: 289–300
- Sholts S B, Flores L M, Walker P L, et al. 2011. Comparison of coordinate measurement precision of different landmark types on human crania using a 3D laser scanner and a 3D digitiser: Implications for applications of digital morphometrics. *Int J Osteoarchaeol*, 21: 535–543
- Smith H F. 2009. Which cranial regions reflect molecular distances reliably in humans? Evidence from three-dimensional morphology. *Am J Hum Biol*, 21: 36–47
- Temple D H, Matsumura H. 2011. Do body proportions among Jomon foragers from Hokkaido conform to ecogeographic expectations? Evolutionary implications of body size and shape among northerly hunter-gatherers. *Int J Osteoarchaeol*, 21: 268–282
- Thomson A. 1903. A consideration of some of the more important factors concerned in the production of man's cranial form. *J Anthropol Inst Great Brit Ireland*, 33: 135–166
- Torgerson J. 1950. A roentgenologic study of the metopic suture. *Acta Radial*, 33: 1–11
- Weaver T D. 2009. The meaning of Neandertal skeletal morphology. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 16028–16033
- Weaver T D, Roseman C C, Stringer C B. 2007. Were Neandertal and modern human cranial differences produced by natural selection or genetic drift? *J Hum Evol*, 53: 135–145
- Weiner J S. 1954. Nose shape and climate. *Am J Phys Anthropol* 12: 615–618
- Weisenburg T H. 1912. Nervous symptoms following sunstroke. *J Am Med Assoc*, 58: 2015–2017
- Wu X J, Liu W, Bae C J. 2012. Craniofacial variation between southern and northern Neolithic and modern Chinese. *Int J Osteoarchaeol*, 22: 98–109
- Yokley T R. 2009. Ecogeographic variation in human nasal passages. *Am J Phys Anthropol*, 138: 11–22