



Го Линь

МГУ имени М.В.Ломоносова, биологический факультет,  
кафедра антропологии, Ленинские горы, д. 1. стр. 12. Москва, 119234, Россия

## ОДОНТОГЛИФИКА ВЕРХНИХ МОЛЯРОВ *HOMO ERECTUS* ИЗ ЧЖОУКОУДЯНЬ (ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕТОДА)

**Введение.** Впервые на примере серии Чжоукоудянь представлены результаты применения метода одонтоглифики для анализа верхних моляров *Homo erectus*. В целом, одонтоглифический узор изученных моляров демонстрирует большую сложность по сравнению с известными характеристиками зубов современного человека.

**Материалы и методы.** Изученная одонтологическая коллекция включала копии зубов *Homo erectus* из Чжоукоудянь и ископаемые зубы раннего и среднего плейстоцена из местонахождений Хэсянь, Юань, Мэйпу и Тунцзы. Использована одонтоглифическая методика, разработанная на основе критериев, разработанных А.А. Зубовым и Н.И. Халдеевой.

**Результаты и обсуждение.** На зубах *Homo erectus* отмечено большое количество борозд третьего порядка, например, 5-я борозда параконуса и протоконуса (5ра, 5рг) и 3-я борозда параконуса (3ра). 3-ю борозду параконуса автор рассматривает как следствие бифуркации главного гребня параконуса вблизи центральной ямки верхних моляров. В результате анализа выявлен и описан новый одонтоглифический признак – «одноперистый узор борозды» в передней ямке на окклюзионной (жевательной) поверхности верхних моляров. Обсуждается связь формирования этого признака на эмалево-дентинной границе (EDJ) и окклюзионной эмалевой поверхности (OES). Предпринята попытка установить взаимосвязь между мезиальными маргинальными дополнительными бугорками и одонтоглифическими признаками в этой области зуба. В данном контексте рассмотрена примитивность дополнительных бугорков, в частности лингвального бугорка параконуса (*lingual parasone tubercle, LPT*), наличие которого уже наблюдается у поздне-раннеплейстоценовых представителей азиатского *Homo erectus*.

**Заключение.** По результатам предварительного анализа удалось показать закономерную связь одонтоглифического узора с четырьмя мезиальными дополнительными бугорками и возможные варианты их образования. Поскольку эти признаки характерны для разных групп современного человека, то важно отметить, что как минимум один из них – лингвальный бугорок параконуса (*LPT*), прослеживается уже у азиатских *Homo erectus* позднего раннего плейстоцена (Мэйпу).

**Ключевые слова:** одонтоглифика; *Homo erectus*; верхние моляры; передняя ямка; мезиальные маргинальные дополнительные бугорки

DOI: 10.55959/MSU2074-8132-25-2-10

### Введение

Одонтоглифика как раздел одонтологии была разработана российским антропологом А. А. Зубовым в 1970-х годах [Зубов, 1973, 1974]. Этот метод предполагает систематизацию и номенклатуру микрорельефа жевательной поверх-

ности зубов, что позволяет точнее охарактеризовать и проанализировать их морфологию. Одонтоглифические узоры, как и другие особенности зубов, находятся под генетическим контролем и даже могут служить для дифференциации между типами близнецов [Zoubov, Nikityuk, 1978]. Многолетние исследования показали, что

некоторые одонтоглифические признаки в евразийских популяциях современного человека демонстрируют географические различия [Зубов, Золтарева, 1980; Зубов, 2006; Аксянова, 2013; Aksjanova, 1978].

Применение одонтоглифики в анализе древних *Homo* на сегодняшний день отличается случайными исследованиями. Опубликованы единичные работы по алтайским денисовцам, некоторым неандертальцам и ранним *Homo sapiens*. У алтайских образцов (Denisova 4 и 8) обнаружены специфические третичные борозды, отсутствующие у современного человека [Zubova et al., 2017]. Н.И. Халдеевой и соавторами [2010] отмечено, что для некоторых типичных неандертальских зубов характерно сочетание примитивных (например, тип «сop») и прогрессивных черт, таких как присутствие 2med (II) и 2prd (II). У палеолитических индивидов Сунгирь 2 и 3 одонтоглифический узор в целом соответствует типичному *Homo sapiens*, но с незначительными вариациями, редкими для современных популяций [Зубов, 2000]. До сих пор отсутствуют исследования одонтоглифики у более древних таксонов, таких как *Homo erectus*.

Моляры типичного *Homo erectus* Восточной Азии (преимущественно Китая) отличаются сложным окклюзионным рельефом [Liu et al., 2019], и применение одонтоглифики могло бы точнее определить дополнительные борозды и гребни на жевательной поверхности зубов.

В общих одонтологических исследованиях нередко изучаются различные дополнительные бугорки на зубах гоминид, такие как: бугорок Карабелли, пятый бугорок и метаконулюс на верхних молярах; седьмой бугорок, протостилид на нижних молярах и др. Однако часть дополнительных структур, включая мезиальные маргинальные дополнительные бугорки верхних моляров [Scott et al., 2018], остаётся недостаточно изученной. С помощью метода «муаровой контурографии» (moiré contourography) Э. Канадзава и соавторы [Kanazawa et al., 1990] идентифицировали четыре отдельных бугорка в мезиальной части верхних моляров, однако их филогенетическое происхождение и связь с бороздами требуют изучения. Не исключено, что одонтоглифическое исследование зубов *Homo erectus*, как еще один метод, может дать дополнительную информацию для решения этой проблемы.

Таким образом, применение метода одонтоглифики в анализе зубов *Homo erectus* представляется актуальным для решения многих

морфологических и филогенетических вопросов в одонтологии *Homo*.

## Материалы и методы

Изучены копии зубов *Homo erectus* из Чжоукоудянь, которые были предоставлены автору Институтом палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Китайской академии наук. Всего исследовано 5 верхних моляров. Для анализа морфологии эмалево-дентинной границы (EDJ) были отобраны ископаемые зубы раннего и среднего плейстоцена из местонахождений Хэсянь, Июань, Мэйпу и Тунцзы, относящиеся к *Homo erectus* или ранее атрибутированные как принадлежащие этому виду (табл. 1).

Методика одонтоглифического анализа базировалась на критериях, изложенных в монографиях А.А. Зубова и Н.И. Халдеевой [Зубов, 1974; Зубов, Халдеева, 1989; Зубов, 2006].

Визуализация одонтоглифических диаграмм выполнялась в программе Photoshop с использованием определенной системы обозначений: римские цифры – борозды первого порядка; красные цифры – борозды второго порядка; синие цифры или буквы – борозды третьего порядка.

## Результаты и обсуждение

*Индивидуальное описание верхних моляров из Чжоукоудянь*

Правый M<sup>1</sup> (AN477). Межбугорковая борозда II более мелкая в мезиальной части по сравнению с другими межбугорковыми бороздами, такими как I, III и IV (рис. 1).

На протоконусе 2рг впадает в борозду II, 1рг впадает в центральную ямку. 1'рг параллелен 1рг и впадает в борозду III; 1'рг и 1рг соединены короткой бороздой 5'рг. На мезиальной стороне присутствуют 5рг и 2'рг с терминальным трирадиусом.

На параконусе 2ра впадает в борозду II, 1рг впадает в центральную ямку. 5ра с терминальным трирадиусом присутствует мезиально и впадает в 2ра, 5'ра присутствует дистально и впадает в 1ра. 3ра присутствует.

Учитывая сложность морфологии моляров *Homo erectus*, мы отмечали наличие борозд, которые не были описаны и стандартизированы в схеме А.А. Зубова [2006]. Более того, одна из выявленных структур на изученных молярах зафиксирована с очевидной морфологической однородностью, что можно рассматривать как отдельный одонто-

Таблица 1. Ископаемые зубы раннего и среднего плейстоцена, изученные в данном исследовании

Table 1. Early and middle Pleistocene fossil teeth examined in this study

Место раскопок, таксон	Класс верхнего моляра (ID номер)	Датировка находки
Чжоукоудянь 1, <i>Homo erectus</i>	RM1 (AN477), LM1 (AN487), LM1 (AN511)	≈500 тыс. л. н. [Chen, Zhou, 2009]
	LM2 (AN489), LM2 (AN1051)	
Хэсянь, <i>Homo erectus</i>	LM1 (PA 836)	412 тыс. л. н. [Grün et al., 1998]
	LM2 (PA833), RM1 (PA837)	
Июань, <i>Homo erectus</i>	RM1 (Sh.y.008)	630 тыс. л. н. [Guo et al., 2019]
Тунцзы, <i>Homo sp.</i>	RM1 (PA875)	113-206 тыс. л. н. [Shen, Jin, 1991]
Мэйпу, <i>Homo erectus</i>	LM1 (PA637)	780-990 тыс. л. н. [Xing et al., 2021]

Примечание: RM – правый моляр, LM – левый моляр.  
Notes. RM – right molar, LM – left molar.



Рисунок 1. Верхний правый первый моляр, M1 (AN477) *H. erectus* из Чжоукоудянь 1. Здесь и далее на одонтоглифической диаграмме использована система обозначений: римские цифры – борозды первого порядка; красные цифры – борозды второго порядка; синие цифры или буквы – борозды третьего порядка. Обозначение бугорков: pa – параконус, pr – протоконус, me – метаконус, hy – гипоконус

Figure 1. Upper right first molar, M1 (AN477) *H. erectus* from Zhoukoudian 1. The odontoglyphical diagram uses the following labeling system: Roman numerals indicate first-order grooves; red numbers indicate second-order grooves; blue numbers or letters indicate third-order grooves. Cusp abbreviations: pa – paracone, pr – protocone, me – metacone, hy – hypocone

глифический признак. Речь идёт о бороздах третьего порядка категории «5», локализирующихся на мезиальной или дистальной части бугорка и прилегающих к средней части борозд второго порядка. В связи с этим мы предлагаем ввести обозначение этого признака как «однопери́стый

узор борозды» в передней ямке (рис. 2). На этом моляре 5tpa2, 2'tprII, 5pr2 и борозда II образуют признак «однопери́стый узор борозды» в передней ямке. 5'pr образует небольшой центральный бугорок с 1pr и 1'pr. По предварительной классификации это вариант 2 (рис. 2).



Рисунок 2. Разные варианты признака «одноперистый узор борозды» в передней ямке. Вариант 1 – 4 борозды; вариант 2 – 4 борозды с терминальными трирадиусами; вариант 3 – больше 4-х борозд с терминальными трирадиусами. Условные обозначения как на рис. 1  
 Figure 2. Variations of the "unifeather grooves" trait in the anterior fovea. Variant 1 – 4 grooves; Variant 2 – 4 grooves with terminal triradius; Variant 3 – more than 4 grooves with terminal triradius. Labels follow Figure 1



Рисунок 3. Верхний левый первый моляр, M1 (AN487) *H. erectus* из Чжоукоудянь 1. Условные обозначения как на рис. 1  
 Figure 3. Upper left first molar, M1 (AN487) *H. erectus* from Zhoukoudian 1. Labels follow Figure 1

На метаконусе 1me впадает в центральную ямку, 2me впадает в борозду IV. Присутствуют 1'me и 4me, последний впадает в 1me. На гипоконусе видны как 1hy, так и 2hy, терминальный трирадиус присутствует на 1hy.

Левый M<sup>1</sup> (AN487). На протоконусе 2рг впадает в борозду II, 1рг впадает в центральную ямку (рис. 3). 2'рг присутствует с терминальным трирадиусом, 5рг мезиально впадает в 2рг. 4рг присутствует и соединяет 1рг и 2рг. Терминальный трирадиус присутствует на 1рг. 1'рг присутствует и впадает в борозду IV.

На параконусе 2ра впадает в борозду II, 1ра впадает в борозду I. Присутствуют множественные вторичные борозды: 5ра; 5'ра с терминальным трирадиусом (два терминальных трирадиуса tra2 и t'ra2). Эти бороздки образуют признак «одноперистый узор борозды». По предварительной классификации это вариант 3 (см. рис. 2). 3ра и 3'ра присутствуют и впадают в

II и центральную ямку соответственно. 5'' и 5''' и 1'ра присутствуют дистально к 1ра.

На метаконусе 1me впадает в борозду III, 2me не виден. 1me с терминальным трирадиусом, 1'me присутствует и впадает в борозду I. На гипоконусе видны как 1hy, так и 2hy. 1'hy и 2'hy присутствуют, 5hy с терминальным трирадиусом присутствует и впадает в 2hy.

Левый M<sup>1</sup> (AN511). На протоконусе 2рг впадает в борозду II, 1рг впадает в центральную ямку. Терминальный трирадиус присутствует на 1рг. 1'рг присутствует и впадает в борозду IV. 5рг присутствует дистально к 1рг и соединяет центральную ямку с точкой соединения III и IV (рис. 4).

На параконусе 2ра впадает в борозду II, 1рг впадает в борозду I. 2'ра присутствует, 3ра присутствует и впадает в центральную ямку. На метаконусе 1me впадает в центральную ямку, 2me, вероятно, впадает в борозду IV. 4me соединяет центральную ямку с точкой соединения III и IV. На гипоконусе виден только 2hy.



Рисунок 4. Верхний левый первый моляр, M1 (AN511) *H. erectus* из Чжоукоудянь 1. Условные обозначения как на рис. 1

Figure 4. Upper left first molar, M1 (AN511) *H. erectus* from Zhoukoudian 1. Labels follow Figure 1



Рисунок 5. Верхний левый второй моляр, M2 (AN489) *H. erectus* из Чжоукоудянь 1. Условные обозначения как на рис. 1

Figure 5. Upper left second molar, M2 (AN489) *H. erectus* from Zhoukoudian 1. Labels follow Figure 1

Отметим, что одонтоглифический рисунок этого зуба проще, чем у предыдущих двух зубов, и у него не фиксируется признак «одноперистого узора борозды» в передней ямке. Зуб отличается наличием косога гребня, разделенного множественными вторичными бороздами (рис. 4).

**Верхний левый M<sup>2</sup> (AN489).** На протоконусе 2рг впадает в борозду II, 1рг впадает в борозду III и образует центральный бугорок. 2'рг присутствует, 3рг присутствует и впадает в борозду II (рис. 5).

На параконусе 2ра впадает в борозду II, 1рг впадает в борозду I. 5ра и 5'ра присутствуют мезиально, 5''ра и 1'ра присутствуют, последний впадает в точку соединения 1ра и I. Этот зуб также имеет «одноперистый узор борозд» в передней ямке, хотя количество бороздок меньше, чем у моляров AN477 и AN487. По предварительной классификации это вариант 1 (см. рис. 2). 3ра присутствует и впадает в точку соединения борозды I и 1ра.

На метаконусе 1ме впадает в борозду I, 2ме впадает в борозду IV. 2'ме присутствует параллельно 2ме. На гипоконусе видны как 1hy, так и 2hy. 1'hy присутствует и впадает в точку соединения 1hy и IV.

**Верхний левый M<sup>2</sup> (AN1051).** На протоконусе 2рг впадает в борозду II, 1рг впадает в центральную ямку. 5рг присутствует мезиально к 2рг. 4рг присутствует и впадает в 2рг. Терминальный триадиус присутствует на 1рг (рис. 6).

На параконусе 2ра впадает в борозду II, 1рг впадает в борозду I. 2'ра присутствует. 3ра присутствует и впадает в центральную ямку. У него не фиксируется признак «одноперистого узора борозды» в передней ямке.

На метаконусе 1ме впадает в центральную ямку, 4ме впадает в 1ме. 2ме может соединиться с бороздой III через разъединенный 2'ме. На гипоконусе видны как 1hy, так и 2hy. Как было отмечено у зуба AN511, на этом моляре косога гребень также разделен множественными



Рисунок 6. Верхний левый второй моляр, M2 (AN1051) *H. erectus* из Чжоукоудянь 1. Условные обозначения как на рис. 1

Figure 6. Upper left second molar, M2 (AN1051) *H. erectus* from Zhoukoudian 1. Labels follow Figure 1

вторичными бороздами. Рисунок узора борозд по сравнению с другими исследованными образцами проще, также, как и у моляра AN511.

#### Сравнительный анализ полученных одонтоглифических характеристик

Индивидуальные одонтоглифические характеристики сведены в таблице 2. На первых верхних молярах наиболее распространёнными признаками являются 1pr(fc) (100%, N=3) и 3pa (100%, N=3). В области передней ямки наблюдается множественность третичных борозд, таких как 2'pr, 5pr(2), 2'pa, 5pa(2) и др.

На вторых верхних молярах также часто встречается признак 3pa (100%, N=2). На обоих типах моляров отмечены множественные борозды на косом гребне. Отметим, что выявленные в нашем анализе признаки 3pa, 5pr и 5pa, отсутствуют в схеме Зубова [2006] как стандартные признаки. Мы предполагаем, что 3pa – редкий для современных популяций признак, указывающий на тенденцию к бифуркации главного гребня параконуса верхних моляров *Homo erectus* вблизи центральной ямки.

Впервые мы выделили морфологическую структуру в медиальной части коронки первого и второго моляров как «однопериный узор борозды» в передней ямке, которая образуется за счет борозд третьего порядка в передней ямке и борозды II. Этого признака у современного человека пока не обнаружено.

По литературным данным, известно, что в современных популяциях на первых молярах признаки 1pr(II), 1pa(eo) тип 3, 2pa/2pr тип 3 и 1pa/1me тип 3 чаще встречаются у монголоидов

с градиентом увеличения частоты к востоку, в то время как признаки 2pa/2pr тип 1 и 1pa/1me тип 1 преобладают у европеоидов с тенденцией к нарастанию частоты к западу [Аксянова, 2013].

На верхних молярах *Homo erectus* из Чжоукоудянь не обнаружены признаки 1pr(II), 1pa тип 3 и 1pa/1me тип 3. Однако признак 2pa/2pr тип 3 (характерный для монголоидов) встречается на первых молярах со 100% частотой (N=3). Кроме того, признак 1pa/1me тип 1 (характерный для европеоидов) наблюдается в 66, 6% случаев (N=3).

#### Новый признак «однопериный узор борозды» в передней ямке

Как упоминалось выше, в передней ямке двух первых и одного второго верхних моляров множественные борозды третьего порядка формируют сложный узор, который прежде не был описан исследователями. Автор данной работы предлагает термин для обозначения этого признака – «однопериный узор борозды» в передней ямке верхних моляров.

Определение данного узора включает следующие критерии: 4 и более борозд (включая борозду II) в передней ямке верхних моляров, локализованных мезиальнее 2pr и 2pa. Борозды могут быть представлены терминальными трирадиальными структурами 2pa или 2pr, дублирующими бороздами 2'pa/2'pr, либо бороздами 5pa/5pr, периферические концы которых также образуют терминальные трирадиальные структуры. В совокупности они формируют «однопериный узор борозды». В предварительной классификации мы можем предложить 3 варианта этого признака (см. рис. 2).

Таблица 2. Индивидуальные одонтоглифические характеристики верхних моляров *Homo erectus* из Чжоукоудянь

Table 2. Individual odontoglyphic characteristics of upper molars in *Homo erectus* from Zhoukoudian

Зуб	M1 AN477	M1 AN487	M1 AN511	M2 AN489	M2 AN1051
Бугорок	Бороздки				
Протоконус	1pr(fc) 2pr(II) 2't pr(II) 5pr(2) 1'pr(III)? 5'pr(1)	1t pr(fc) 2pr (II) 2't pr(II) 5pr(2) 4pr 1'pr(IV)	1t pr(fc) 2pr(II) 1'pr(IV) 5pr(1+IV)	1pr(III) 2pr(II) 2'pr(II) 3pr(II)	1t pr(fc) 2pr(II) 5pr(2) 4pr(2)
Параконус	1pa(fc) 2pa(II) 5t pa(2) 3pa(II) 5'pa(1)	1pa(I) 2t+t' pa(II) 5pa(2) 5't pa(2) 3pa(II) 3'pa(fc) 5''pa(1) 5'''pa(1) 1'pa(I)	1pa(I) 2pa(II) 2'pa(2) 3pa(fc)	1pa(I) 2pa(II) 5pa(2) 5'pa(2) 3pa(I) 1'pa(1) 5''pa(1)	1pa(I) 2pa(II) 2'pa(II) 3pa(fc)
Метаконус	1me(fc) 2me(IV) 1'me(I) 4me(2)	1t me(III) 1'me(I)	1me(fc) 4me(1) 3me(III) 2me(IV)?	1me(I) 2me(IV) 2'me(IV)	1me(fc) 4me(1) 1'me(I) 2me(III)? 2'me
Гипоконус	1t hy 2hy	1hy 1'hy 2hy 5t hy(2) 2'hy	2hy	1hy 2hy 1'hy	1hy 2hy
	1pa type2 2pr/2pa type3 1pa/1me type2	1pa type2 2pr/2pa type3 1pa/1me type1	1pa type1 2pr/2pa type3 1pa/1me type1	1pa type? 2pr/2pa type2 1pa/1me type2	1pa type1 2pr/2pa type3 1pa/1me type1

Данный признак обнаружен на двух из трех изученных первых верхних моляров, и на одном из двух вторых верхних моляров. К сожалению, большинство оригинальных образцов зубов из Чжоукоудянь 1 безвозвратно утрачено, а сохранившиеся копии ограничены в численности, что не позволяет расширить выборку и провести полноценное исследование. Другие верхние моляры китайских *Homo erectus* имеют сильную стёртость эмали, затрудняющую анализ. Косвенные параллели удалось провести путем исследования признака на эмалево-дентинной границе (EDJ) других зубов *Homo erectus*. Эта область зубов давно привлекает исследователей, считается, что узор на жевательной поверхности нередко дублируется на поверхности эмалево-дентинной границы, или

даже демонстрирует большую сложность и число признаков [Monson et al., 2020].

*Homo erectus* Чжоукоудянь, Хэсянь (PA836, PA833, PA837) и Июань (Sh.y.008) обладают набором сходных краниологических и одонтологических признаков, характерных для типичного *Homo erectus* Восточной Азии [Liu et al., 2019]. Одонтологи выделяют на эмалево-дентинной границе еще одну особенность – «дендритоподобная EDJ» (dendrite-like EDJ) [Liu et al., 2019]. Это фиксируется как на верхних, так и на нижних молярах, преимущественно в форме увеличенного числа дополнительных гребней и борозд. В настоящее время эта особенность обнаружена только у ранне-среднеплейстоценовых гоминин Китая и может рассматриваться как дериватный признак восточноазиатского *Homo erectus* [Xing et al., 2016, 2018].

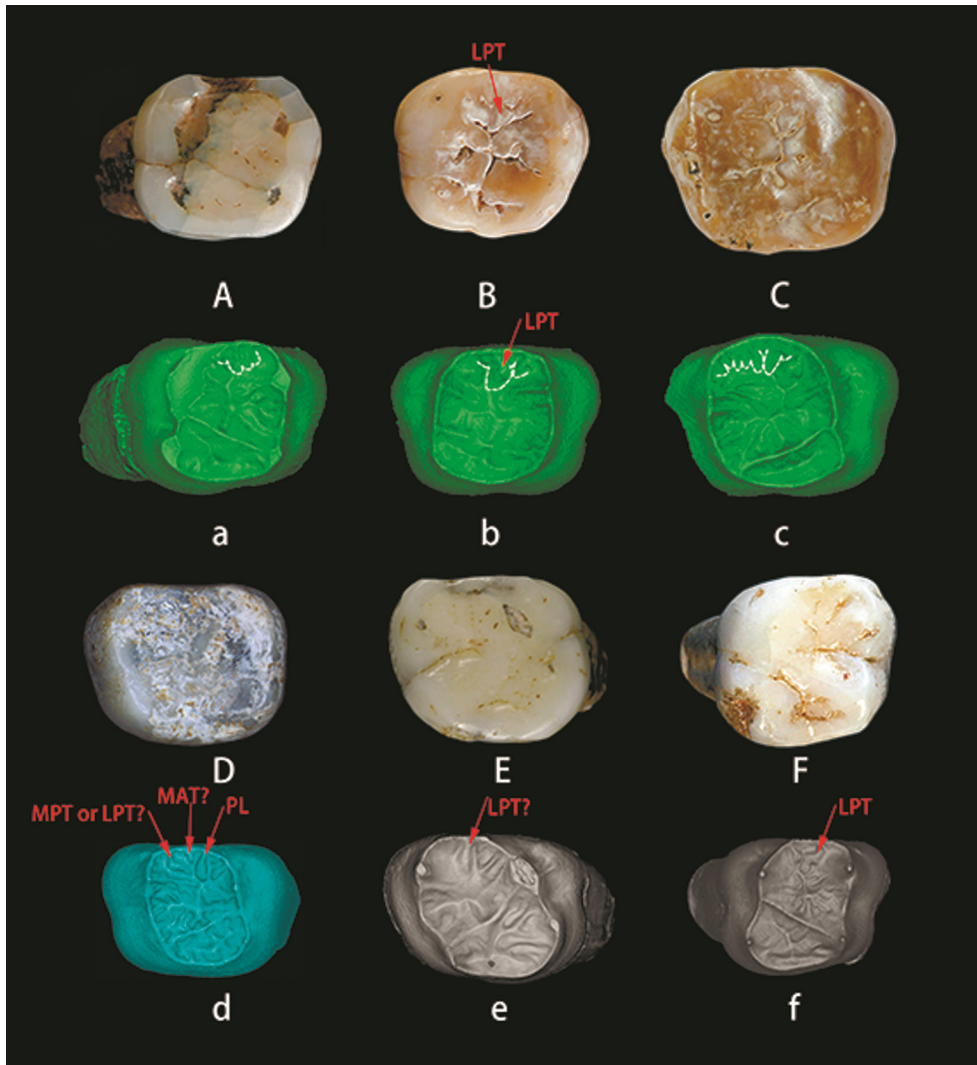


Рисунок 7. **A, a:** Первый верхний левый моляр (M1) *Homo erectus* из Хэсяня (PA836) и его эмалево-дентинная граница (EDJ). **B, b:** Второй верхний левый моляр (M2) *Homo erectus* из Хэсяня (PA833) и его EDJ. **C, c:** Второй верхний правый моляр (M2) *Homo erectus* из Хэсяня (PA837) и его EDJ. **D, d:** Второй верхний правый моляр (M2) *Homo erectus* из Июаня (Sh.y.008) и его EDJ. **E, e:** Первый верхний правый моляр (M1) *Homo sp.* из Тунцзы (PA875). **F, f:** Первый верхний левый моляр (M1) *Homo erectus* из Мэйпу (PA637).

Стрелки указывают на предполагаемые участки мезиальных маргинальных дополнительных бугорков (см. описание в тексте). LPT – лингвальный бугорок параконуса, MPT – мезиальный бугорок параконуса, MAT – мезиальный дополнительный бугорок

Figure 7. **A, a:** Upper left first molar (M1) of *Homo erectus* from Hexian (PA836) and its enamel-dentine junction (EDJ). **B, b:** Upper left second molar (M2) of *Homo erectus* from Hexian (PA833) and its EDJ.

**C, c:** Upper right second molar (M2) of *Homo erectus* from Hexian (PA837) and its EDJ.

**D, d:** Upper right second molar (M2) of *Homo erectus* from Yiyuan (Sh.y.008) and its EDJ.

**E, e:** Upper right first molar (M1) of *Homo sp.* from Tongzi (PA875). **F, f:** Upper left first molar (M1) of *Homo erectus* from Meipu (PA637).

Arrows indicate proposed areas of mesial marginal accessory tubercles (see text). LPT – lingual paracone tubercle, MPT – mesial paracone tubercle, MAT – mesial accessory tubercle

На поверхности EDJ в передней ямке верхних моляров Хэсянь (PA836, PA833, PA837) (рис. 7 а, б, с) и Июань (Sh.y.008) (рис. 7d) отмечена сложная структура, которую Син, как первый исследователь, обозначил как мезиальные допол-

нительные гребни [Xing et al., 2015]. На поверхности EDJ у моляров Хэсянь выявлены вариации этой структуры: на M<sup>1</sup> (PA836) в передней ямке выявлено не менее 4 борозд, на M<sup>2</sup> (PA833) – около 5 (2 из которых представляют короткие терминальные

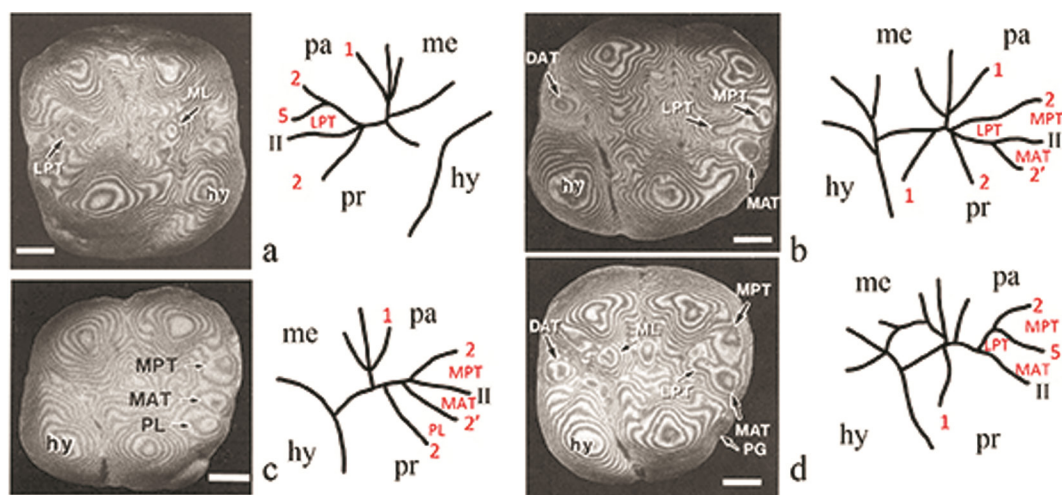


Рисунок 8. Предполагаемая взаимосвязь между мезиальными маргинальными дополнительными бугорками верхних моляров (PL – протоконулюс, LPT – лингвальный бугорок параконуса, MPT – мезиальный бугорок параконуса, MAT – мезиальный дополнительный бугорок) и одонтоглифическими бороздами (модифицировано по: Kanazawa et al., 1990)  
 Figure 8. Proposed relationship between mesial marginal accessory tubercles of upper molars (PL – protoconule, LPT – lingual paracone tubercle, MPT – mesial paracone tubercle, MAT – mesial accessory tubercle) and odontoglyphic grooves (modified from Kanazawa et al., 1990)

трирадиальные структуры), а на M<sup>2</sup> (PA837) – 7-8 борозд. На M<sup>2</sup> (Sh.y.008) Юань зафиксировано около 5 борозд. Эта структура напоминает описанный нами признак «одноперистого узора борозды», однако данная особенность определена исключительно на уровне EDJ, а её проявление на наружной эмалиевой поверхности (OES) не описано из-за стертости эмали.

В настоящий момент мы можем предположить, что наличие «дендритоподобной EDJ» с высокой вероятностью коррелирует с аналогичными структурами на соответствующей области жевательной поверхности (OES), что характеризует признак «одноперистый узор борозды» в рамках одонтоглифики. Однако вопрос о точном соответствии количества борозд на EDJ и OES требует дополнительного изучения.

#### Мезиальные маргинальные дополнительные бугорки

Сложная система борозд в передней ямке верхних моляров гоминид неизбежно вызывает ассоциации с мезиальными маргинальными дополнительными бугорками, наблюдаемыми у современного человека. Мезиальная маргинальная область верхних моляров подвергается стиранию вскоре после прорезывания, поэтому долгое время её морфология изучалась поверхностно – исследователи ограничивались лишь

констатацией наличия или отсутствия бугорков. Благодаря работам Э. Канадзавы и соавторов [Kanazawa et al., 1990, 1992] впервые стало возможным детальное изучение мезиальных маргинальных дополнительных бугорков и их распространения в современных популяциях [Scott, Irish, 2017; Scott et al., 2018].

С помощью метода «муаровой контурографии» (moiré contourography) Э.Канадзава и соавторы [Kanazawa et al., 1990] идентифицировали 4 независимых бугорка в передней ямке. Опираясь на результаты этих исследований и наши, мы выдвигаем гипотезу о возможном соответствии между мезиальными маргинальными дополнительными бугорками верхних моляров и бороздами в этой области, основываясь на сопоставлении иллюстраций зубов из упомянутых исследований и одонтоглифических схемах, выполненных нами (рис. 8, табл. 3).

Мезиальный бугорок параконуса (mesial paracone tubercle, MPT) образуется на мезиальном сегменте параконуса (рис. 7 d). Согласно нашему анализу, возможные варианты формирования бугорка: между бороздой II и 2pa; между 2pa и 5pa; между 2pa и 2'pa (рис. 8 b, c, d).

Протоконулюс (protoconule, PL): гипертрофированная структура мезиального сегмента протоконуса. Согласно нашему анализу, возможные варианты формирования: между 2pr и 2'pa; между

**Таблица 3. Мезиальные маргинальные дополнительные бугорки верхних моляров: распространённость и предполагаемые варианты их формирования**  
**Table 3. Mesial marginal accessory tubercles of upper molars: prevalence and proposed models of their formation**

Название признака (синонимы)	Распространённость в мире, % [Kanazawa et al., 1990]	Авторский вариант формирования признака по одонтоглифике
<b>MPT</b> мезиальный бугорок параконуса Mesial paracone tubercle [Kanazawa et al., 1990] (small occlusal tubercle, [Remane, 1960])	23,3–71,1	1) Борозда II и 2ра 2) 2ра и 5ра 3) 2ра и 2'ра
<b>PL</b> протоконулюс Protoconule [Remane, 1960]	5,9–44,4	1) 2рr и 2'ра 2) 2рr и 5рr(2) 3) 2рr с относительно большим конечным трирадиусом
<b>MAT</b> мезиальный дополнительный бугорок Mesial accessory tubercle [Kanazawa et al., 1990] или (accessory marginal tubercle, [Remane, 1960])	14,3–71,0	1) Борозда II и 2'рr or 2'ра 2) Борозда II и 5рr(2) or 5ра(2)
<b>LPT</b> лингвальный бугорок параконуса Lingual paracone tubercle [Kanazawa et al., 1990] или (mesial tubercle [Hanihara 1956])	26,7–85,2	1) Борозда II и 5ра(2) 2) Борозда II и 2ра

2рr и 5рr(2); между 2рr с крупной терминальной трирадиальной структурой (рис.8 с).

Мезиальный дополнительный бугорок (mesial accessory tubercle, MAT) расположен между протоконулом и мезиальным параконным бугорком (рис. 7 d). Согласно нашему анализу, возможные варианты формирования: между бороздой II и 2'рr/2'ра; между бороздой II и 5рr(2)/5ра(2) (рис. 8 b,c,d).

Лингвальный бугорок параконуса (lingual paracone tubercle, LPT) локализован мезиальнее маргинального гребня (рис. 7 B, b, d, e, f). Может сливаться с MPT или MAT. Согласно нашему анализу, возможные варианты формирования: между бороздой II и 5ра(2); между бороздой II и 2ра (рис.8 а, b, d).

Ключевым зубом для наблюдения признаков в системе ASUDAS является первый верхний моляр [Scott et al., 2018], что обусловлено ограничениями материала, использованного Э. Канадзавой и соавторами [Kanazawa et al., 1990]. Данный признак менее стандартизирован по сравнению с другими дентальными характеристиками в программе. В частности, при наличии единственного бугорка невозможно чётко ассоциировать его ни с протоконулом, ни с параконусом [Scottie, Irish, 2017]. Таким образом, понимание взаимосвязи между мезиальными дополнительными бугорками и соответствующими бороздами остаётся необходимым условием для объективной идентификации признаков, и наша гипотеза предлагает методологическую основу для решения этой задачи.

Сравнительное исследование, проведенное на 7 группах (японцы, эскимосы, банту, бушмены, австралийские аборигены, голландцы европеоидного происхождения и азиатские индийцы) показало, что частота мезиального бугорка параконуса варьирует от 23,3% до 71,1% (максимум у эскимосов – 71,1% и японцев – 64,5%), протоконулюса – от 5,9% до 44,4% (максимум у эскимосов – 44,4% и бушменов – 40,0%), мезиального дополнительного бугорка – от 14,3% до 71,0% (максимум у японцев – 70,1% и эскимосов – 58,3%), лингвального бугорка параконуса – от 26,7% до 85,2% (максимум у австралийских аборигенов – 85,2% и бушменов – 60%) [Kanazawa et al., 1990].

В целом, азиатские группы демонстрируют более высокую частоту маргинальных бугорков (кроме лингвального бугорка параконуса) по сравнению с африканскими и западно-евразийскими популяциями [Scott et al., 2018].

Исследователи отметили, что лингвальный бугорок параконуса чаще встречается на молочных молярах, чем на постоянных, тогда как остальные три признака (протоконулюс, мезиальный дополнительный бугорок и мезиальный бугорок параконуса) не показывают значимых различий между молочными и постоянными зубами [Kanazawa et al., 1992]. Это может указывать на возможное различное филогенетическое происхождение данных признаков.

У азиатских *Homo erectus* на первых верхних молярах из Хэсяня (PA833) и Мэйпу (PA637)

на EDJ чётко прослеживается лингвальный бугорок параконуса (рис. 7 B, b и f). Второй верхний моляр из Чжоукоудянь (AN489), вероятно, также имеет этот признак, который мы фиксируем на эмалевой поверхности. На втором верхнем моляре из Юаня (Sh.y.008) и первом верхнем моляре из Тунцзы (PA875) данный признак может присутствовать на EDJ (рис. 7 d и e). На верхнем первом моляре из Юаня предположительно локализируются мезиальный дополнительный бугорок и протоконулюс (рис. 7 d). Поскольку лингвальный бугорок параконуса обнаружен на EDJ у нескольких азиатских *Homo erectus* и может сочетаться с другими бугорками или встречаться изолированно, то мы поддерживаем гипотезу Э.Канадзава и соавторов [Kanazawa et al., 1992] о его обособленном филогенетическом происхождении. Более того, обратим внимание, что этот признак прослеживается в Азии уже у *Homo erectus* позднего раннего плейстоцена.

Исследование зубов из Мэйпу (резцов, премоляров и моляров) показывает их морфологическую промежуточность между ранними африканскими *Homo* и гомининами из Дманиси, с одной стороны, и типичными азиатскими *Homo erectus* раннего плейстоцена – с другой [Xing et al., 2021].

Геометрическая морфометрия зубов из Тунцзы (резцов, премоляров и моляров) выявила их близость к представителям поздних *Homo* (неандертальцам и современным людям). В целом, морфология зубов Тунцзы представляет мозаику примитивных и прогрессивных черт, не укладывающуюся в характеристику типичных *Homo erectus*, что позволяет классифицировать их как «non-erectus» гоминин азиатского среднего плейстоцена [Xing et al., 2019].

Сравнение морфологии передней ямки у типичных азиатских *Homo erectus* (Чжоукоудянь, Юань, Хэсянь), Мэйпу и «non-erectus» Тунцзы выявляет значимые различия. По результатам нашего исследования, хронологически более ранние типичные азиатские *Homo erectus* демонстрируют «одноперистый узор борозды» на эмалевой поверхности и дополнительные гребни на EDJ. При этом, на верхних молярах Мэйпу число гребней в передней ямке на EDJ сокращено, а у моляра Тунцзы этот признак демонстрирует самый упрощенный вариант. Не исключено, что выявленный у азиатских *Homo erectus* признак «одноперистый узор борозды», возможно, связан с высокой частотой маргинальных бугорков у современных азиатских популяций. Однако реше-

ние вопроса о роли этого признака в региональной преемственности требует дальнейшего изучения.

## Заключение

Проведенное исследование представляет собой первую предварительную работу по применению метода одонтоглифики для анализа верхних моляров *Homo* из Чжоукоудянь. В целом, одонтоглифический узор этих моляров сложнее, чем у современного человека, и включает больше третичных борозд, таких как 5ra, 5rg и др. Особый интерес представляет редко встречающийся у современных популяций признак 3ra, указывающий на тенденцию к бифуркации главного гребня параконуса верхних моляров *Homo erectus* вблизи центральной ямки.

Нами обнаружен и описан новый признак в передней ямке на жевательной поверхности верхних моляров, который мы предлагаем назвать – «одноперистый узор борозды» (unifeather grooves). В результате сравнительного анализа выдвинута гипотеза о соответствии этого признака мезиальным дополнительным гребням на поверхности EDJ у других представителей *Homo erectus* (из Хэсяня и Юаня).

По результатам предварительного анализа удалось показать закономерную связь одонтоглифического узора с четырьмя мезиальными дополнительными бугорками, как и возможные варианты их образования. Поскольку эти признаки характерны для разных групп современного человека, то важно отметить, что как минимум один из них – лингвальный бугорок параконуса (LPT), прослеживается уже у азиатских *Homo erectus* позднего раннего плейстоцена (Мэйпу). Мы не исключаем, что расширение числа данных покажет другие возможные связи признаков, как и их древность.

Данная работа является попыткой интерпретации сложных узоров борозд на поверхности зубов *Homo erectus*, при этом фокус обсуждения сосредоточен на верхних молярах и передней ямке. Аналогичный подход может быть применён в будущих исследованиях и к другим классам зубов.

## Благодарности

Автор благодарит своего научного руководителя академика А.П. Бужилову за рекомендации по концептуальной основе этой статьи и советы во время доработки рукописи. Приносит

благодарности Н.А. Лейбовой за помощь в освоении методики, поиске литературы по одонтоглифике современного населения и ценные рекомендации. Фотографии зубов были выполнены при содействии Гао Вэй из Института палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Китайской академии наук.

### Библиография

Аксянова Г. А. Одонтоглифическое направление в зубной антропологии // Вестник антропологии, 2013. № 4 (26). С. 88.

Зубов А.А. Методическое пособие по антропологическому анализу одонтологических материалов. М.: Этно-онлайн. 2006. 120 с.

Зубов А.А. Морфологическое исследование зубов детей из Сунгирского погребения 2 // Homo Sungirensis. Верхнепалеолитический человек: экологические и эволюционные аспекты исследования. М.: Науч. мир, 2000. С. 256–268.

Зубов А.А. Одонтоглифика. Закономерности вариаций микрорельефа коронки моляров человека. Доклад на IX МКАЭН. Чикаго, 1973. М.: Наука. 1973. 13 с.

Зубов А.А. Одонтоглифика /Расогенетические процессы в этнической истории. М.: Наука, 1974. С. 11–42.

Зубов А.А., Золотарева И.М. Монголы в мировой систематике одонтологических типов // Вопросы антропологии, 1980. Вып. 64. С. 69–88.

Зубов А.А., Халдеева Н.И. Одонтология в современной антропологии. М.: Наука. 1989. 150 с.

Халдеева Н.И., Харламова, Н.В., Зубов, А.А., Сравнительное одонтологическое исследование «классических» западноевропейских неандертальцев // Вестник антропологии, 2010. Вып.18. С. 60–87.

### Информация об авторах

Го Линь, аспирант; ORCID ID: 0000-0001-5135-1976; 904621462@qq.com

Поступила в редакцию 05.05.2025,  
принята к публикации 13.05.2025

Guo Lin

*Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Anthropology,  
Leninskie Gory, 1(12), Moscow, 119234, Russia*

## ODONTOGLYPHICS OF UPPER MOLARS OF *HOMO ERECTUS* FROM ZHOUKOU DIAN (EXPERIENCE OF APPLICATION OF THE METHOD)

**Introduction.** *For the first time, we present the results of the odontoglyphics applied to the analysis of the upper molars of Homo erectus from the Zhoukoudian. In general, the odontoglyphical pattern of the studied molars demonstrates greater complexity compared to the known characteristics of modern human teeth.*

**Materials and methods.** *Copies of Homo erectus teeth from Zhoukoudian and fossil teeth of the Early and Middle Pleistocene from the localities of Hexian, Yiyuan, Meipu and Tongzi. Methodology of odontoglyphics according to the monographs of A.A. Zubov and N.I. Khaldeeva.*

**Results and discussion.** *On the teeth of Homo erectus, a large number of third-order furrows were observed, for example, the 5th groove of the paracone and protocone (5pa, 5pr) and the 3rd groove of the paracone (3pa); we consider the latter as a result of bifurcation of the main crest of the paracone near the central fossa on the upper molars. As a result of the analysis, a new odontoglyphical trait - "unifeather grooves" in the anterior fovea on the occlusal surface of the upper molars - was identified and described. The relationship between the pattern at the enamel-dentin junction (EDJ) and the occlusal enamel surface (OES) is discussed. A correlation between mesial marginal accessory tubercles and odontoglyphic features in this region of the teeth is addressed. In this context, we discussed the primitiveness of the accessory tubercles, in particular, the lingual paracone tubercle (LPT), which can be traced back to the late Early-Pleistocene of Asian Homo erectus.*

**Conclusion.** *The results may be useful for identifying and understanding the phylogenetic origin of additional cusps and grooves on the molars of early Homo.*

**Keywords:** Odontoglyphics; Homo erectus; upper molar; anterior fovea; mesial marginal accessory tubercles

DOI: 10.55959/MSU2074-8132-25-2-10

## References

- Aksjanova G.A., Odontoglyphic direction in dental anthropology. *Bulletin of Anthropology*, 2013, 4 (26), pp. 88. (In Russ.).
- Zubov A.A. *Methodological Guide to Anthropological Analysis of Odontological Materials*. Moscow, Etno-online Publ., 2006. 120 p. (In Russ.).
- Zubov A.A. Morphological study of teeth of children from Sungir burial 2. In *Homo Sungirensis. Upper Paleolithic Human: Ecological and Evolutionary Aspects of Research*. Moscow, Nauchny Mir Publ., 2000, pp. 256–268. (In Russ.).
- Zubov A.A. *Odontoglyphics. Patterns of Variations in the Microrelief of Human Molar Crowns*. Paper presented at the IX ICAES, Chicago, 1973. Moscow, Nauka Publ., 1973. 13 p. (In Russ.).
- Zubov A.A. Odontoglyphics. In *Race-Genetic Processes in Ethnic History*. Moscow, Nauka Publ., 1974, pp. 11–42. (In Russ.).
- Zubov A.A., Zolotareva I.M. Mongols in the global systematics of odontological types. *Problems of Anthropology*, 1980, 64, pp. 69–88. (In Russ.).
- Zubov A.A., Khaldeeva N.I. *Odontology in Modern Anthropology*. Moscow, Nauka Publ., 1989. 150 p. (In Russ.).
- Khaldeeva N.I., Kharlamova, N. V., Zubov A. A., Comparative odontological research of “classical” west European neanderthals. *Bulletin of Anthropology*, 2010, 18, pp. 60–87. (In Russ.).
- Aksjanova G.A., Some dental material in connection with the problem of the ancient populations of Northern Europe. *J. Hum. Evol.*, 1978, 7, pp. 525–528.
- Chen T.M., Zhou L.P., Dating of the Peking Man Site: a comparison between existing chronology and the  $^{26}\text{Al}/^{10}\text{Be}$  burial ages. *Acta Anthropologica Sinica*, 2009, 28 (3), pp. 285–291.
- Guo Y., Sun C.K., Luo L., Yang L.L., Han F., et al.  $^{26}\text{Al}/^{10}\text{Be}$  burial dating of the Middle Pleistocene Yiyuan hominin site, Shandong Province, Northern China. *Scientific Reports*, 2019, 9, 6961, pp. 1–8 DOI: 10.1038/s41598-019-43401-5.
- Grün R., Huang P.H., Huang W.P., McDermott F., Thorne A., et al. ESR and U-series analyses of teeth from the palaeoanthropological site of Hexian, Anhui Province, China. *Journal of Human Evolution*, 1998, 34, pp. 555–564. DOI: 10.1006/jhev.1997.0211.
- Hanihara K., Studies on the deciduous dentition of the Japanese and the Japanese-American hybrids I. Deciduous Incisors. *Journal of the anthropological society of Nippon*, 1954, 63 (5), pp. 168–85.
- Kanazawa E., Sekikawa M., Ozaki T., A quantitative investigation of irregular cuspules in human maxillary permanent molars. *American Journal of Physical Anthropology*, 1990, 83, pp. 173–180.
- Kanazawa E., Sekikawa M., Natori M., Kamiakito Y., Ozaki T. The frequencies of accessory tubercles and other traits in the upper deciduous second molar. *Journal of the Anthropological Society of Nippon*, 1992, 100, 3, pp. 303–310.
- Liu W., Wu X.J., Xing S. The morphological evidence for the regional continuity and diversity of Middle Pleistocene human evolution in China. *Acta Anthropologica Sinica*, 2019, 38 (4), pp.473–490
- Monson T.A., Fecker D., Scherrer M. Neutral evolution of human enamel–dentine junction morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2020, 117, 42, pp. 26183–26189. DOI: 10.1073/pnas.2008037117.
- Remane A., Zahne und Gebiss. *Primatologia III, Teil 2*, 1960, pp. 637–835.
- Scott GR, Irish J.D. *Tooth Crown and Root Morphology: The Arizona State University Dental Anthropology System*. Cambridge: Cambridge University Press, 2017. 105 p.
- Scott G.R., Turner C.G., Townsend G.C., Martín-Torres M. *The anthropology of modern human teeth: Dental morphology and its variation in recent and fossil Homo sapiens*. Cambridge University Press, 2018. pp. 13–65.
- Shen G.J., Jin L.H. U-series age of Yanhui Cave, the site of Tongzi Man. *Acta Anthropologica Sinica*, 1991, 10 (1), pp. 65–72.
- Xing S., Martín-Torres M., Bermúdez de Castro J., Zhang Y.Q., Fan X.X., et al. Middle Pleistocene hominin teeth from Longtan Cave, Hexian, China. *PLoS ONE*, 2015, 9, pp. 1–38. DOI:10.1371/journal.pone.0114265.
- Xing S., Sun C.K., Martín-Torres M., Bermúdez de Castro J., Han F., et al. Hominin teeth from the Middle Pleistocene site of Yiyuan, Eastern China. *Journal of Human Evolution*, 2016, 95, pp. 33–56. DOI:10.1016/j.jhevol.2016.03.004.
- Xing S., Martín-Torres M., Bermúdez de Castro J.M. The fossil teeth of the Peking man. *Scientific Reports*, 2018, 8, 2066, pp. 1–11. DOI:10.1038/s41598-018-20432-y.
- Xing S., Martín-Torres M., Bermúdez de Castro J. Late Middle Pleistocene hominin teeth from Tongzi, southern China. *Journal of Human Evolution*, 2019, 130, pp. 96–108. DOI:10.1016/j.jhevol.2019.03.001.
- Xing S., Martín-Torres M., Deng C., Shao Q., Wang Y., et al. Early Pleistocene hominin teeth from Meipu, southern China. *Journal of Human Evolution*, 2021, 151, 102924. DOI:10.1016/j.jhevol.2020.102924.
- Zubov, A. A., Nikityuk B. A. Prospects for the application of dental morphology in twin type analysis. *Journal of Human Evolution*, 1978, 6, pp. 519–524.
- Zubova A. V., Chikisheva T. A., Shunkov M. V. The morphology of permanent molars from the Paleolithic layers of Denisova Cave. *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*, 2017, 45 (1), pp. 121–134. DOI:10.17746/1563-0110.2017.45.1.121-134.

## Information about the authors

Guo Lin, PhD student; ORCID ID: 0000-0001-5135-1976; 904621462@qq.com

© 2025. This work is licensed under a CC BY 4.0 license

## 周口店直立人上臼齿的牙纹学分析（一种方法论的实践）

### 摘要：

牙纹学一词来自于指纹学，是由苏联人类学家、苏联牙齿人类学奠基人祖博夫（A. A. Zubov）在上世纪 70 年代提出的。牙纹学关注牙齿咬合面（前臼齿和臼齿）的微起伏形态，通过对牙齿每一条主沟和副沟进行命名的方式，系统地、符号性地，更准确地观察和描述牙齿表面细小沟纹的变异。

数十年来，通过对苏联境内各民族牙齿广泛的观察和统计，祖博夫和他的学生们发现了牙纹学的秘密——它们就像牙齿的其他形态特征一样，也是在个体发生过程中严格受到基因控制的；牙纹学特征，就如同铲型门齿一样，也有区分不同人群的价值；其中很多特征有着在地理上东西方向和南北方向的频率分布梯度。

对化石人类牙齿进行的牙纹学研究还很有限，仅见关于丹尼索瓦人（4 号及 8 号牙齿），少量尼安德特人及早期现代人（如孙基尔人 Sungir）的观察。

本研究是用牙纹学方法首次对直立人（中国，周口店）的上臼齿模型进行的初步观察。同时选用了来自文献中的中国早-中更新世牙齿材料（和县、沂源、梅铺、桐梓）进行对比，试探究牙齿釉质表面和釉质齿质结合面（EDJ）之间的对应关系。

总体来说周口店直立人的牙纹结构比现代人复杂，有更多的 3 级沟，例如前尖和原尖的第 5 号沟：5pa，5pr 等。尤其是前尖第 3 号沟 3pa 在现代人中未见，这一结构特指直立人上臼齿前尖的主脊在向中心窝处分叉。此外，作者还提出一个新的特征：位于上臼齿咬合面前窝处的“半羽毛状沟”，我们提出一种假设，周口店上臼齿釉质表面的这一结构，可能和中国其他直立人（如和县、沂源）上臼齿 EDJ 表面的边缘副脊是相对应的，即同源结构。

日本学者 90 年代曾用波纹轮廓法（moiré contourography）研究了臼齿中各副结节在不同人群中的分布，其中就包括上臼齿 4 个独立的近中边缘副结节。继日本学者之后鲜有针对这些副结节的专门研究。

本研究试图建立牙纹学和上臼齿近中边缘副结节的关系，给出了可能组成不同副结节的沟纹类型，并结合化石牙齿材料讨论了这些副结节可能具有的原始性。亚洲直立人上臼齿的“半羽毛状沟”也许和现代蒙古人种中较高频率的边缘副结节有一定的关系。根据作者的观察，前尖舌侧结节（LPT）最早可以追溯到亚洲早更新世晚期的直立人上：如梅铺。本研究对于辨认和理解牙齿副结节和副沟的系统发育起源有一定的帮助。

关键词：牙纹学；直立人；上臼齿；前窝；近中边缘副结节

DOI: 10.55959/MSU2074-8132-25-2-10