proLékaře.cz | 19.11.2020

# SOUČASNÉ TEORETICKÉ A METODOLOGICKÉ PŘÍSTUPY DENTÁLNÍ ANTROPOLOGIE KE STUDIU MORFOLOGIE DENTICE

**Přehledový článek**

# CURRENT THEORETICAL AND METHODOLOGICAL APPROACHES OF DENTAL ANTHROPOLOGY TO THE STUDY OF TOOTH MORPHOLOGY

**Review**

**Uhlík Spěváčková P., Merglová V.**
Stomatologická klinika, Univerzita Karlova, Lékařská fakulta v Plzni, a Fakultní nemocnice Plzeň

## SOUHRN

**Úvod a cíl:** Lidská dentice je předmětem odborného zájmu stomatologie i dentální antropologie a je zdrojem informací o evoluci člověka, rozmanitosti lidských populací i individuálním vývoji nebo patologiích. Oba obory se často zaměřují na klinicky viditelný výsledek fylogeneze a ontogeneze: korunku zubu. Korunka zubu zejména posteriorní dentice, tedy premolárů nebo molárů, se vyznačuje komplexní morfologií, která je výsledkem iterativních procesů genetické, epigenetické a environmentální povahy. Po vytvoření korunky se její morfologie již nemění. Výjimkou je destrukce tvrdých tkání, která může být způsobena zubním kazem, atricí nebo abrazí, případně traumatem. Velikost a tvar zubu jsou tradičně zkoumány pomocí lineárních rozměrů nebo observací a hodnocením stupně projevu morfologických znaků. S rozvojem moderních zobrazovacích technologií a jejich dostupností se rozvíjí také využití alternativních metodologických přístupů pro popis morfologie korunky zubu. Tyto metody nabízí nové možnosti studia variability velikosti a tvaru dentice a mohou být pro popis morfologie zubů a biologický základ její variability vhodnější. Cílem sdělení je popsat a shrnout současné trendy kvantifikace variability dentice v dentální antropologii.

**Metodika:** Studie byla založena na rešerši odborné literatury zaměřené na morfologii lidské dentice a přístupy dentální antropologie k jejímu studiu. Využito bylo zejména databází Web of Science a PubMed.

**Závěr:** Přehledový článek se zabývá metodami kvantifikace morfologie lidské dentice a jejich využitím s ohledem na vývoj morfologie zubu.

**Klíčová slova: dentice člověka, velikost a tvar zubu, morfologie, morfometrie, odontogeneze, dentální antropologie**

## SUMMARY

**Introduction and aim:** Human dentition is an object of interest of both dentistry and dental anthropology, and a source of diverse information about human evolution, variability of populations, individual development or pathological cases. Both subjects often study the clinically visible result of phylogeny and ontogeny: a tooth crown. Tooth crown especially of the posterior dentition, i.e., premolars and molars, is characterized by complex morphology which is formed by iterative processes of genetic, epigenetic, and environmental character. After its completion, a tooth crown can be altered only by destruction of hard tissues, e.g., dental caries, trauma or tooth wear. Size and shape of tooth crown is traditionally studied by linear dimensions or by observation and scoring of the discrete morphological traits. With the expansion of modern imaging technologies, new methodological approaches are used increasingly. These approaches are more suitable for describing the variation of dentition and their results are potentially more informative about the biological basis of dental variability. The aim of this study is to describe and summarize the current trends of tooth morphology quantification in dental anthropology.

**Methods:** Study was based on the survey of research papers and books focused on tooth morphology and approaches of dental anthropology to its study. Mostly the Web of Science and PubMed databases were used for the survey.

**Conclusion:** The review is focused on the methods of quantification of human dental morphology and their use with respect to the development of tooth morphology.

**Key words: human dentition, tooth size and shape, morphology, morphometry, odontogenesis, dental anthropology**

Uhlík Spěváčková P., Merglová V.
Současné teoretické a metodologické přístupy dentální antropologie ke studiu morfologie dentice.
Čes stomatol Prakt zubní lék. 2023; 123(2): 41–46. doi: 10.51479/cspzl.2022.013

prolékaře.cz | 19.11.2026

## ÚVOD

Dentice je funkčním souborem orgánů, který slouží k získání a zpracování potravy, tvorbě řeči nebo ochraně a podpoře měkkých tkání [1]. Velikost a tvar zubů i chemické složení jejich tvrdých tkání jsou adaptací pro jejich každodenní využití při žvýkání potravy, v ideálním případě po celý život jedince. V současné době, kdy je zubní kaz jedním z nejrozšířenějších onemocnění [2], se může zdát překvapivé, že vůči rozkladným procesům po smrti jedince jsou zuby pozoruhodně rezistentní [3]. Zuby odolávají degradaci ze všech tělesných orgánů nejdéle a jsou nejčastějším nálezem v paleontologickém nebo archeologickém záznamu [3, 4]. Dentice se vyvíjela miliony let a nese informaci o evoluci a adaptaci daného druhu [5]. Na morfologii zubů se do velké míry podílí dědičná informace a díky tomu jsou důležitým zdrojem informací o biologické příbuznosti nejen předků člověka, ale také populací a skupin současného člověka [6]. Na rozdíl od tvrdých tkání kostí, které po celý život podléhají remodelaci, se tvrdé tkáně zubů (resp. sklovina) *per se* nemění, a mohou tak zachovat záznam o průběhu ontogeneze a případně také o zdravotním stavu jedince [7].

Znalost anatomie a morfologie zubů je základním stavebním kamenem stomatologie i dentální antropologie. Zatímco stomatologie nejčastěji pracuje s normativní definicí chrupu (modálním typem v dané populaci), který je důležitý pro klinickou praxi, dentální antropologie se zabývá rozmanitostí znaků (variabilitou). Na zubech můžeme rozlišit dva typy variet, které mohou být předmětem studia obou zmíněných oborů [6]. Prvním typem jsou významné odchylky od základního schématu, například srostlice, odchylky od zubního vzorce v počtu zubů, abnormální forma zubu nebo anomálie tvrdých tkání zubu [6, 8]. Druhým typem jsou drobné morfologické odchylky, které představují normální interpopulační a intrapopulační variabilitu. Příkladem je přítomnost a stupeň exprese sekundárních hrbolků a dalších reliéfních prvků na korunce zubu nebo tvar a počet kořenů [6]. Předpokládá se, že tyto odchylky často bývají indukovány epigenetickými nebo environmentálními faktory během vývoje jedince a mají význam také pro zkoumání evoluce [9, 10].

Zatímco popisu stavby lidského těla a jeho částí slouží anatomie, cílem morfologie je pochopení zákonitostí této stavby [11]. Termín morfologie dentice se v literatuře objevuje v několika významech. Morfologie může v závislosti na využitých metodách označovat pouze nemetrické, diskrétní znaky [12, 13], tvar [14] nebo i velikost a tvar dohromady [15]. V textu budeme termín morfologie užívat v nejširším významu jako komplexní formu zubu, kde velikost, tvar i morfologické znaky dohromady utvářejí korunku zubu a vypovídají o zákonitostech utváření zubu a jeho funkci. Komplexní forma zejména posteriorní dentice (tedy premolárů a molárů) je výzvou při hledání nejvhodnější metody jejího popisu. Cílem studie je seznámit odbornou veřejnost s novými směry, které jsou v dentální antropologii využívány pro popis morfologie dentice.

## METODIKA

Pro přípravu přehledové studie bylo využito odborných publikací klíčových pro orientaci v tématech morfologie dentice, metody popisu morfologie dentice, význam průběhu odontogeneze pro výslednou morfologii dentice. Při práci byly využity on-line databáze Web of Science nebo PubMed. Mezi kritéria výběru publikací patřila klíčová slova, v některých případech také citovanost článku. Vybrané knižní publikace patří mezi základní literaturu v oborech dentální antropologie nebo anatomie. Z použité literatury bylo 87,5 % publikací z let 2000 až 2022.

## VYUŽITÍ STUDIA MORFOLOGIE V DENTÁLNÍ ANTROPOLOGII

Dentální antropologie, jako součást biologické antropologie, zkoumá variabilitu a adaptabilitu lidského druhu pomocí proměnných popisovaných na zubech [16]. Zabývá se různými vlastnostmi dentice, studium morfologie zubu však tvoří její podstatnou část. Dentální antropologové pracují se zuby nalezenými buď izolovaně, nebo jako součásti kostry, a to v archeologickém, paleoantropologickém, případně forenzním kontextu. Dále pracují s reprodukcemi dentice – ať už ve formě sádrových odlitků chrupu, nebo ve formě virtuálních reprodukcí, jako jsou makrofotografie, povrchové skeny nebo tomogramy.

K popisu variability morfologie zubů užívá dentální antropologie tradičně dvě skupiny metod: metrické a nemetrické. Velikost zubů je nejčastěji definována pomocí maximálního meziodistálního a bukolinguálního rozměru [17, 18]. Využívány jsou i jiné rozměry, jako výška korunky, nebo kompozitní rozměry, které vypočítávají celkovou velikost

proLékaře.cz | 19.11.2020

korunky kombinací výchozích rozměrů [19]. Pro popis obsahu plochy korunky nebo plochy hrbolků je využívána planimetrie [19, 20]. Pro hodnocení variability nemetrických znaků se v dentální antropologii standardně využívá systém ASUDAS (Arizona State University Dental Anthropology System). Tento systém je založen na observaci a skórování morfologických variet na zubech na základě jejich srovnání se standardizovaným souborem sádrových odlitků, reprezentujících stupně exprese jednotlivých znaků [6, 21, 22]. Příkladem znaku hodnoceného v systému ASUDAS může být Carabelliho hrbolek na prvním horním stálém moláru [23].

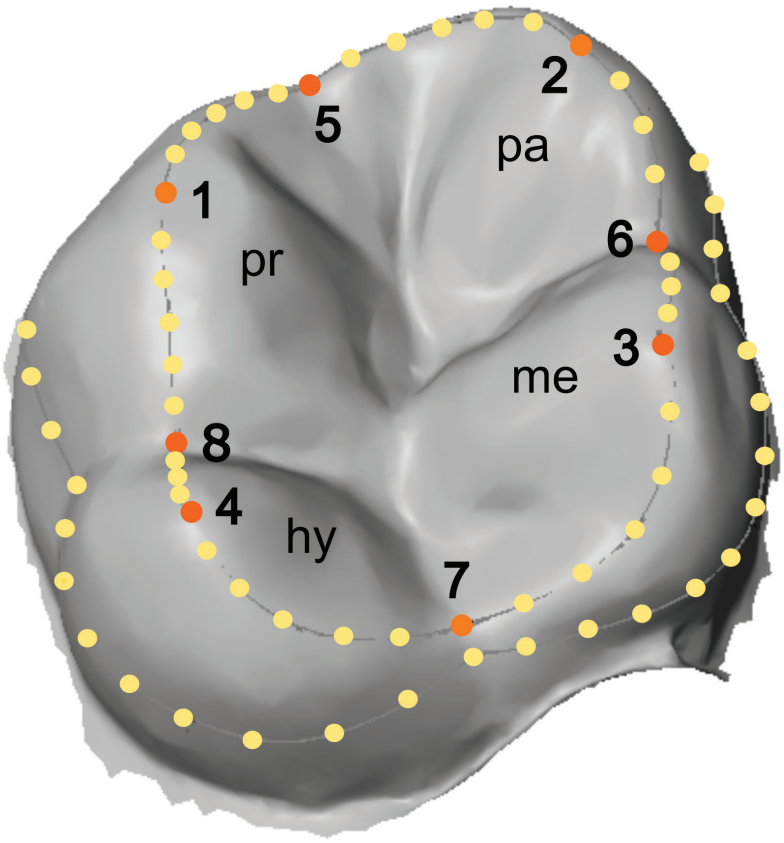
Na studiu zubů a jejich variability se do jisté míry zakládá naše chápání evoluce člověka [24]. Ve fosilním záznamu jsou zuby relativně četné a jejich morfologie se využívá k rozlišení jednotlivých druhů předků člověka, tedy pro rekonstrukci lidské fylogeneze [25]. V evoluci lidského chrupu můžeme sledovat několik trendů, výrazná je postupná redukce velikosti zubů. Například mezi zástupci rodu *Homo* došlo k největší redukci velikosti korunky prvního horního moláru u *Homo erectus* a *Homo ergaster* a později také u *Homo sapiens* [24]. Zmenšování chrupu v evoluci člověka není dosud jednoznačně vysvětleno, uvažuje se také o souvislosti s rozšířením využití ohně a tepelného zpracování stravy [26]. Kromě velikosti se během fylogenetického vývoje měnily také proporce zubu, tj. relativní velikost okluzních hrbolků. V případě horního moláru stálého chrupu se měnila relativní velikost meziobukálního hrbolku a distobukálního hrbolku (v paleoantropologickém názvosloví parakon a metakon). Zatímco u moderního člověka a pozdějších zástupců rodu *Homo* je typický velký parakon a malý metakon, u evolučně starších předků člověka se setkáváme s opakem [24]. S unikátními proporcemi se můžeme setkat u neandrtálců, pro jejichž horní moláry je charakteristický výrazný distopalatinální hrbolek (v paleoantropologickém názvosloví hypokon) [25].

Morfologie zubů je jedním z nástrojů, jak popsat biologickou příbuznost nejen mezi předky člověka, ale také u populací moderního člověka. Diskrétní nemetrické znaky zubů se využívají pro hodnocení tzv. biodistance, biologické příbuznosti, na globální, regionální i místní úrovni [22]. Hodnocení příbuznosti pomocí nemetrických znaků je založeno na míře jejich podobnosti mezi jedinci. Pomocí biologických distancí se na globální úrovni studuje populační historie, ve smyslu pohybu a kontaktu lidí, na lokální úrovni například příbuzenské vztahy na jednom pohřebišti [6]. Nemetrické znaky diskriminují geograficky rozdílné populace, v globálním měřítku lze definovat několik odlišných skupin [6]. Morfologické znaky však nejsou pro jednotlivé lidské populace výlučné, neliší se svou (ne)přítomností, ale stupněm projevu. Příkladem mohou být lopatovité řezáky, které jsou typické pro populace Sibiře, Dálného východu a obou Amerik. V těchto oblastech se vyskytují i u 90 % zkoumaných jedinců, naopak v afrických regionech nebo u původních obyvatel Austrálie jsou frekvence těchto znaků do 10 % [6]. Geograficky rozdílné populace se liší také v odontometrických proměnných. Mezi populace s největšími zuby patří původní obyvatelé Austrálie, Melanésie nebo Severní Ameriky. Populace s nejmenšími zuby nacházíme v Evropě nebo v Japonsku [18].

## PRŮBĚH ODONTOGENEZE A PŮVOD VARIABILITY DENTICE

Průběh odontogeneze je detailně popsán, jde však o složitý proces s mnoha proměnnými a odlišit různé faktory podílející se na výsledné morfologii zubů je obtížné. Odontogeneze začíná v šestém týdnu intrauterinního vývoje a trvá do prořezání třetího moláru, může tedy obsáhnout i více než 20 let života jedince [8, 27]. Pro utváření morfologie zubu je zásadní etapou morfogeneze, kdy se utváří základní tvar korunky zubu. Další důležitou etapou je diferenciace tvrdých tkání, které během své mineralizace formu zubu finalizují. Odontogeneze je chápána jako komplexní adaptivní proces (Complex Adaptive System), kde spolu na různých úrovních interaguje mezenchymová a ektodermální tkáň pomocí desítek signálních molekul, transkripčních a růstových faktorů a receptorů [8, 27]. Na výsledném fenotypu (tedy pozorovatelných znacích) se nepodílí jen geny, ale také epigenetické a environmentální faktory. Znaky na zubech jsou většinou polygenní, tzn. jsou podmíněny větším množstvím genů. Geny neřídí vznik jednotlivých znaků přímo, ale prostřednictvím koordinace odontogenetických procesů. Zejména řídí načasování, rychlost a délku trvání odontogenetických procesů [27]. Epigenetické faktory ovlivňují de/aktivaci genů. Průběh odontogenetických procesů mohou příznivě nebo nepříznivě ovlivnit také environmentální faktory [27]. Příkladem environmentálních faktorů může být zdraví matky v těhotenství nebo malnutrice [28].

prolékaře.cz | 19.11.2026




**Obr. 1**
Příklad využití geometrické morfometrie při kvantifikaci morfologie korunky prvního horního moláru stálého chrupu. Na okluzní ploše jsou umístěny landmarky (červené body č. 1–8) a semi-landmarky (žluté body) a jsou zde označeny čtyři primární hrbolky
(pr – protokon,
pa – parakon,
me – metakon,
hy – hypokon).
K horní straně obrázku je zub orientován meziálně.

***Fig. 1***
*The illustration of the geometric morphometrics approach in quantification of the morphology of upper first permanent molar. There are landmarks (red dots No. 1–8) and semi-landmarks (yellow dots) on the occlusal area and the primary cusps are labeled (pr – protocone, pa – paracone, me – metacone, hy – hypocone). Mesial is up.*

Nepříznivý vliv environmentálních faktorů v průběhu odontogeneze se může projevit ve formě fluktuační asymetrie pravé nebo levé strany dentice [29].

Existuje několik teoretických modelů, které mají za cíl vysvětlit původ variability morfologie dentice. Všechny se opírají o fakt, že zuby jsou sériově opakujícími se orgány, tzv. metamery, a u jednotlivých typů zubů (řezáky, špičáky, premoláry a moláry) se základní morfologie s drobnými odchylkami opakuje [30]. Mezi první teorie patří koncept morfogenetických polí, který předpokládá vliv specifických substancí (tzv. morfogenů) na celou skupinu zubů náležející jednomu typu. Vliv morfogenů podle tohoto konceptu distálním směrem slábne a variabilita zubů narůstá. Klonální model naopak předpokládá existenci vnitřního programu, který řídí vývoj zubu a replikuje se u každého dalšího zubu typové skupiny distálním směrem se stále menší úspěšností [31]. Díky rozvoji molekulární biologie a experimentálních studií na zvířecích modelech bylo možné vytvořit nové modely vývoje morfologie zubu. Jsou to modely iterativní kaskády (Iterative Cascade Model a Patterning Cascade Model), které vysvětlují variabilitu velikosti jednotlivých zubů a uspořádání hrbolků na korunce zubu [10, 32] a do jisté míry začleňují modely předchozí [33]. Tyto modely shledávají původ variability morfologie zubu v kaskádovité, opakované aktivaci genů řídících proces odontogeneze a kumulaci případných odchylek u distálnějších zubů, respektive v distálních částech korunky zubu [10, 32, 33]. Nové poznatky v oblasti morfogeneze zubu přispěly potřebě nových metodologických postupů kvantifikace morfologie dentice, které by lépe popisovaly komplexní formu korunky zubu a původ její variability.

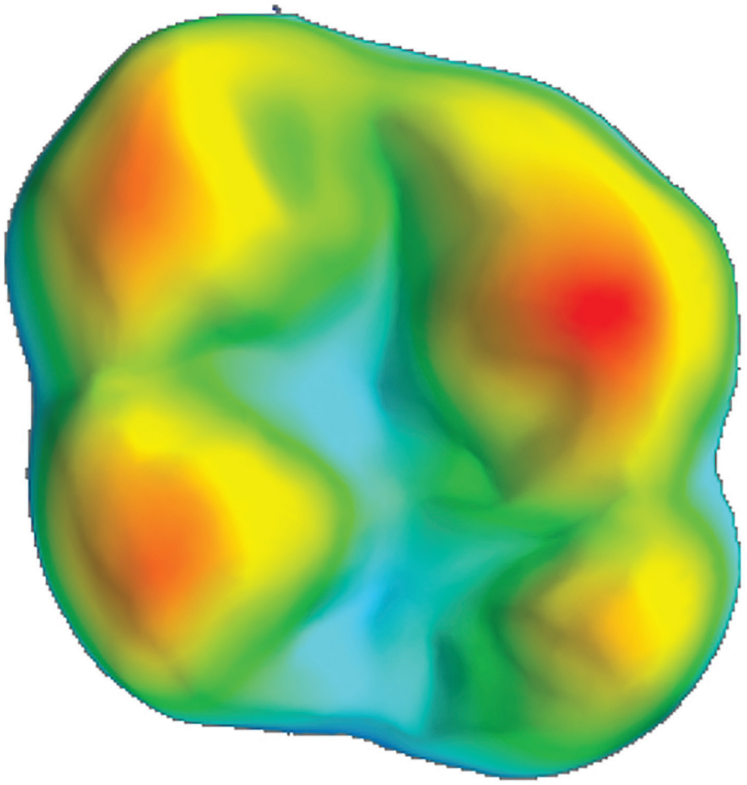
## ALTERNATIVNÍ PŘÍSTUPY KE STUDIU MORFOLOGIE DENTICE

V současné době se zvyšuje dostupnost nejen zobrazovacích technologií, ale také nástrojů pro zpracování obrazových dat. Díky tomu se rozvíjí využití alternativních metod studia morfologie dentice a její zkoumání se, podobně jako v jiných oborech, přesouvá k obrazovce počítače. Mezi „nové“ metodologické přístupy patří geometrická morfometrie, dentální topografie, morfometrické mapování a další. Využití těchto metod se rozvíjí několik posledních desetiletí. Využívá je například dentální fenomika, která kvantifikuje vícerozměrná dentální fenotypová data, mimo jiné ve vztahu k onemocněním zubů a ústní dutiny [15, 34]. Alternativní postupy mohou překonat omezení tradičních metod využívaných v dentální antropologii a do jisté míry umělého rozdělení metrických a nemetrických proměnných [35]. Tradiční metody jsou nejčastěji kritizovány za to, že se nedokážou dostatečně vypořádat s komplexní formou korunky zubu, zejména posteriorní dentice, a nereflektují biologický základ variability [15]. Moderní zobrazovací technologie, konkrétně výpočetní tomografie, mohou překonat i omezení, které pro studium morfologie znamená atrice či abraze tvrdých tkání zubu. Pomocí tomogramů lze studovat i variabilitu morfologie povrchu dentinu, v místě dentino-sklovinného spojení [14].

Geometrická morfometrie se zabývá především tvarem a jeho rozmanitostí, statistickou analýzou a vizualizací sledovaných rozdílů [35], přičemž tvar kvantifikuje pomocí význačných bodů, tzv. landmarků. Landmarky jsou body aproximující studovaný tvar v kartézském souřadnicovém systému a měly by

proLékaře.cz | 19.11.2020

splňovat kritérium biologické nebo geometrické homologie [35]. Standardní postupy geometrické morfometrie umožňují sjednotit studované vzorky pomocí superimpozice a odstranit rozdíly v umístění, natočení a velikosti. Díky tomu je možné sledovat rozdíly výhradně ve tvaru [35]. Geometrická morfometrie do dentální antropologie přináší možnost kvantifikovat morfologii zubu a získané informace analyzovat pomocí pokročilých statistických metod. Vzhledem k tomu, že landmarky se na zuby musí umísťovat manuálně, případně poloautomaticky, je využití geometrické morfometrie velmi časově náročné. Na zubech je landmarků, tedy homologních bodů, omezený počet, a přestože lze využít i tzv. semi-landmarky, nehomologní část variability morfologie korunky zubu může pro geometricko-morfometrickou analýzu zůstat skrytá [36] **(obr. 1)**. Jiné metody kvantifikují formu zubu bez využití landmarků. Jedním z těchto přístupů je dentální topografie. Dentální topografie přistupuje k povrchu zubu podobně jako Geografický informační systém (GIS) ke kvantifikaci prostorových dat a vizualizuje výškové rozdíly na korunce zubu pomocí barevné škály. Postupy dentální topografie generují proměnné, které reprezentují komplexitu morfologie zubu (většinou okluzní plochy) jedním číslem [37]. Dentální topografie se zaměřuje zejména na studium adaptace formy zubu na potravu u lidoopů a ostatních primátů a usiluje také o kvantifikaci opotřebení zubu [37] **(obr. 2)**. Mezi další a poměrně nové metody patří morfometrické mapování nebo difeomorfismus [36, 38, 39]. Morfometrické mapování převádí trojrozměrný povrch korunky zubu na dvojrozměrnou barevnou mapu pomocí barev přiřazených souřadnicím jednotlivých vertexů [38, 39]. Difeomorfismus je postup, kdy jsou rozdíly mezi dvěma tvary vyjádřeny jako míra deformace jednoho tvaru potřebná pro přechod do druhého tvaru [36]. Tyto metody jsou vhodné například při studiu variability metamerů, které nemusí vždy nabývat stejný počet homologních bodů, a není tak možné využít postupy geometrické morfometrie. To je příklad horních molárů stálého chrupu, kde první molár ve většině případů má distopalatinální hrbolek (hypokon), který ale u druhého a třetího moláru většinou chybí [40].



**Obr. 2**
Příklad využití dentální topografie při zobrazení morfologie okluzní plochy korunky prvního horního moláru stálého chrupu. Vizualizace výškových rozdílů na korunce zubu pomocí barevné škály. K horní straně obrázku je zub orientován meziálně.

***Fig. 2***
*The illustration of the dental topography approach in visualisation of the occlusal plane of the upper first permanent molar. Elevations of the tooth crown are visualised using different colors. Mesial is up.*

## ZÁVĚR

V současné době narůstá vyžívání nových metodologických postupů pro kvantifikaci morfologie dentice. Tyto nové metody, ať se jedná o geometrickou morfometrii, nebo některý z postupů popisujících nehomologní složky variability, mají oproti tradičním metodám několik výhod. Mnohem lépe reflektují biologickou podstatu variability, umožňují kvantifikaci morfologie a její analýzu, v některých případech jsou automatizované. Na druhou stranu mají nové metody studia morfologie chrupu vyšší nároky na využité technologie a práci s nimi, sběr dat i jejich zpracování a uchovávání. Věříme, že toto sdělení může přispět k základní orientaci v teoretickém pozadí dentální antropologie i nových metodách. Tyto metody mohou být přínosem i pro klinické studie, kde mohou pomoci kvantifikovat patologické změny chrupu, jako atrice a abraze tvrdých tkání zubu nebo zubní kaz.

**Mgr. et Mgr. Petra Uhlík Spěváčková**
Stomatologická klinika LF UK a FN
Alej Svobody 80
304 60 Plzeň
e-mail: spevackova.petra@seznam.cz

## LITERATURA


**1. Šedý J, Foltán R.** Klinická anatomie zubů a čelistí. Praha: Triton; 2009.

**2. Marcenes W, Kassebaum, NJ, Bernabé E, Flaxman A, Naghavi M, Lopez A, Murray CJL.** Global burden of oral conditions in 1990–2010: A systematic analysis. J Dent Res. 2013; 92(7): 592–597. doi: 10.1177/0022034513490168

**3. Irish JD, Scott GR.** Introduction to dental anthropology. In: Irish JD, Scott GR (Eds.). A companion to dental anthropology. Chichester: John Wiley & Sons; 2016, 3–6.

**4. Ortiz A, Bailey SE, Schwartz GT, Hublin JJ, Skinner MM.** Evo-devo models of tooth development and the origin of hominoid molar diversity. Sci Adv. 2018; 4(4): eaar2334. doi: 10.1126/sciadv.aar2334

**5. Ungar P.** Origins and functions of teeth: from „toothed" worms to mammals. In: Irish JD, Scott GR (Eds.). A companion to dental anthropology. Chichester: John Wiley & Sons; 2016, 21–36.

**6. Scott GR, Turner CG, II, Townsend GC, Martinón-Torres M.** The anthropology of modern human teeth. 2. vydání. Cambridge: United Kingdom; 2018.

**7. Guatelli-Steinberg D.** Dental anthropology in the AJPA: Its roots and heights. Am J Phys Anthropol. 2018; 165(4): 879–892. doi: 10.1002/ajpa.23352

**8. Brook AH.** Multilevel complex interactions between genetic, epigenetic and environmental factors in the aetiology of anomalies of dental development. Arch Oral Biol. 2009; 54(Suppl 1): S3–S17. doi: 10.1016/j.archoralbio.2009.09.005

**9. Riga A, Belcastro MG, Moggi-Cecchi J.** Environmental stress increases variability in the expression of dental cusps. Am J Phys Anthropol. 2014; 153(3): 397–407. doi: 10.1002/ajpa.22438

**10. Jernvall J, Jung H.** Genotype, phenotype, and developmental biology of molar tooth characters. Yearb Phys Anthropol. 2000; 43: 171–190. doi: 10.1002/1096-8644(2000)43:31+<171::aid-ajpa6>3.0.co;2-3

**11. Čihák R.** Anatomie 1. 2., upravené a doplněné vydání. Praha: Grada Publishing; 2001.

**12. Scott GR., Maier C, Heim K.** Identifying and recording key morphological (nonmetric) crown and root traits. In: Irish JD, Scott GR (Eds.). A companion to dental anthropology. Chichester: John Wiley & Sons; 2016, 247–264.

**13. Stojanowski CM, Paul KS, Seidel AC, Duncan WN, Guatelli-Steinberg D.** Quantitative genetic analyses of postcanine morphological crown variation. Am J Phys Anthropol. 2018; 168(3): 606–631. doi: 10.1002/ajpa.23778

**14. Hanegraef H, Martinón-Torres M, Martínez de Pinillos M, Martín-Francés L, Vialet A, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM.** Dentine morphology of Atapuerca-Sima de los Huesos lower molars: evolutionary implications through three-dimensional geometric morphometrics analysis. Am J Phys Anthropol. 2018; 166(2): 267–295. doi: 10.1002/ajpa.23428

**15. Yong R, Ranjitkar S, Townsend GC, Smith RN, Evans AR, Hughes TE, Lekkas D, Brook AH.** Dental phenomics: advancing genotype to phenotype correlations in craniofacial research. Aust Dent J. 2014; 59(Suppl 1):34–47. doi: 10.1111/adj.12156

**16. Dahlberg AA.** Historical perspective of dental anthropology. In: Kelley MA, Larsen CS (Eds.). Advances in dental anthropology. New York: Wiley-Liss; 1991, 7–12.

**17. Kieser JA.** Human adult odontometrics. Cambridge: Cambridge University Press; 1990.

**18. Hanihara T, Ishida H.** Metric variation of major human populations. Am J Phys Anthropol. 2005; 128(2): 287–298. doi: 10.1002/ajpa.20080

**19. Kondo S, Manabe Y.** Analytical methods and interpretation of variation in tooth morphology. J Oral Biosci. 2016; 58(3): 85–94. doi: 10.1016/j.job.2016.04.001

**20. Bermúdez de Castro JM, Modesto-Mata M, García-Campos C, Sarmiento S, Martín-Frances L, Martínez de Pinillos M, Martinón-Torres M.** Testing the inhibitory cascade model in a recent human sample. J Anat. 2021; 239(5): 1170–1181. doi: 10.1111/joa.13500

**21. Turner CG, II., Nichol CR, Scott GR.** Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: the Arizona State University Dental Anthropology System. In: Kelly MA, Larsen CS (Eds.). Advances in dental antropology. New York: Wiley-Liss. 1991, 13–31.

**22. Paul KS, Stojanowski CM.** Comparative performance of deciduous and permanent dental morphology in detecting biological relatives. Am J Phys Anthropol. 2017; 164(1): 97–116. doi: 10.1002/ajpa.23260

**23. Moormann S, Guatelli-Steinberg D, Hunter J.** Metamerism, morphogenesis, and the expression of Carabelli and other dental traits in humans. Am J Phys Anthropol. 2013; 150(3): 400–408. doi: 10.1002/ajpa.22216

**24. Quam R, Bailey S, Wood B.** Evolution of M1 crown size and cusp proportions in the genus Homo. J Anat. 2009; 214(5): 655–670. doi: 10.1111/j.1469-7580.2009.01064.x

**25. Bailey SE, Benazzi S, Hublin JJ.** Allometry, merism, and tooth shape of the upper deciduous M2 and permanent M1. Am J Phys Anthropol. 2014; 154(1): 104–114. doi: 10.1002/ajpa.22477

**26. Evans AR, Daly ES, Catlett KK, Paul KS, King SJ, Skinner MM, Nesse HP, Hublin JJ, Townsend GC, Schwartz GT, Jernvall J.** A simple rule governs the evolution and development of hominin tooth size. Nature. 2016; 530: 477–480. doi: 10.1038/nature16972

**27. Brook AH, Jernvall J, Smith RN, Hughes, TE, Townsend GC.** The dentition: the outcomes of morphogenesis leading to variations of tooth number, size and shape. Aust Dent J. 2014; 59(Suppl 1): 131–142. doi: 10.1111/adj.12160

**28. Garn SM, Osborne RH, McCabe KD.** The effect of prenatal factors on crown dimensions. Am J Phys Anthropol. 1979; 51(4): 665–678. doi: 10.1002/ajpa.1330510416

**29. Townsend G, Richards L, Hughes T.** Molar intercuspal dimensions: genetic input to phenotypic variation. J Dent Res. 2003; 82(5): 350–355. doi: 10.1177/154405910308200505

**30. Weiss KM.** Duplication with variation: metameric logic in evolution from genes to morphology. Yearb Phys Anthropol. 1990; 33: 1–23. doi: 10.1002/ajpa.1330330503

**31. Townsend G, Brook A, Yong R, Hughes T.** Tooth classes, field concepts, and symmetry. In: Irish, J. D., Scott, G. R. (Eds.). A companion to dental anthropology. Chichester: John Wiley & Sons; 2016, 172–188.

**32. Kavanagh KD, Evans AR, Jernvall J.** Predicting evolutionary patterns of mammalian teeth from development. Nature. 2007; 449(7161): 427–433. doi: 10.1038/nature06153

**33. Bermúdez de Castro JM, Modesto-Mata MM, Martín-Frances L, García-Campos C, Martínez de Pinillos M, Martinón-Torres M.** Testing the inhibitory cascade model in the Middle Pleistocene Sima de los Huesos (Sierra de Atauerca, Spain) hominin sample. J Anat. 2021; 238(1): 173–184. doi: 10.1111/joa.13292

**34. Hughes T, Townsend G, Bockmann M.** An overwiev of dental genetics. In: Irish JD, Scott GR (Eds.). A companion to dental anthropology. Chichester: John Wiley & Sons; 2016, 123–141.

**35. Mitteroecker P, Schaefer K.** Thirty years of geometric morphometrics: achievements, challenges, and the ongoing quest for biological meaningfullness. Yearb Biol Anthropol. 2022; 178: 181–210. doi: 10.1002/ajpa.24531

**36. Braga J, Zimmer V, Dumoncel J, Samir C, de Beer F, Zanolli C, Pinto D, Rohlf FJ, Grine FE.** Efficacy of diffeomorfic surface matching and 3D geometric morphometrics for taxonomic discrimination of early pleistocene hominin mandibular molars. J Hum Evol. 2019; 130: 21–35. doi: 10.1016/j.jhevol.2019.01.009

**37. Berthaume MA, Lazzari V, Guy F.** The landscape of tooth shape: Over 20 years of dental topography in primates. Evol Anthropol. 2020; 29(5): 245–262. doi: 10.1002/evan.21856

**38. Morita W, Morimoto N, Ohshima H.** Exploring metameric variation in human molars: a morphological study using morphometrics mapping. J Anat. 2016; 229(3): 343–355. doi: 10.1111/joa.12482

**39. Morita W, Morimoto N, Jernvall J.** Mapping molar shapes on signaling pathways. PLoS Comput Biol. 2020; 16(12): e1008436. doi: 10.1371/journal.pcbi.1008436

**40. Morita W, Morimoto N, Kondro RT, Suwa G.** Metameric variation of upper molars in hominoids and its implications for the diversification of molar morphogenesis. J Hum Evol. 2020; 138: 102706. doi: 10.1016/j.jhevol.2019.102706