

DOI: 10.16359/j.cnki.cn11-1963/q.2018.0017

中国古人类颅内模及脑演化研究进展

吴秀杰^{1,2}, 张玄^{1,3}

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. 生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044; 3. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 颅内模保存有脑表面的形态结构, 是脑演化研究的直接证据。中国最早复原和研究的颅内模来自 20 世纪 20 年代北京周口店遗址发现的 3 号猿人头骨; 此后虽然中国境内也相继发现了一些古人类的头骨化石, 但由于古人类标本非常珍贵, 不允许对其进行实体解剖, 加上多数头骨破碎或者内部附有地层胶结物, 导致颅内模无法成功复原。受技术水平及研究手段的限制, 研究者一般只是侧重于化石外表形态结构的研究。高分辨率工业 CT 和 3D 软件的应用, 可以在不损坏标本的情况下, 虚拟复原出化石的内部解剖结构, 使得一些重要的古人类化石标本的颅内模被复原出来, 促进了脑演化的研究。近年来, 本文第一作者采用新技术、新方法复原了南京直立人、柳江人等一些重要的中国古人类头骨的颅内模, 通过对其颅容量、脑沟回特征、脑不对称性、脑表面的动、静脉血管压迹、各脑叶的大小、形状及比例的研究, 获取了中国古人类脑形态特征变化的数据, 为探讨东亚地区古人类的演化提供了参考信息。

关键词: 脑演化; 颅内模; 古人类化石; 更新世; 复原

中图分类号: K983; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2018)03-0371-13

Progress in endocast and human brain evolution of Chinese human fossils

WU Xiujie¹, ZHANG Xuan^{1,2}

1. Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of the Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044;
2. CAS Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Beijing 100044;
3. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Ancient human skull endocasts, known as endocranial casts, preserve surface information of brain morphologies, so they represent direct evidence in the study of human brain evolution. The ZKD Skull III, unearthed from the Peking Man site at Zhoukoudian, Beijing, in the 1920s was the first endocast to be reconstructed and studied in China. Since that time, other human skull fossils collected across China have been studied with regard to fossil

收稿日期: 2017-12-26; 定稿日期: 2018-01-30

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项 (B 类)(XDB26000000)、国家自然科学基金项目 (41672020, 41630102) 和中国科学院创新交叉团队 (2016) 资助

作者简介: 吴秀杰, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所研究员。Email: wuxiujie@ivpp.ac.cn

Citation: Wu XJ, Zhang X. Progress in endocast and human brain evolution on Chinese human fossils[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2018, 37(3): 371-383

appearance and morphological structure, resulting in the reporting of a few endocast studies. The underlying reasons for this lack of endocast studies are for a number of reasons. Ancient human specimens are so precious that destructive analyses are not warranted; broken skulls or intra-skull stratum cement preclude reconstruction of informative endocasts; and technology and research methodologies require further development in order to yield useful data. Recently, the application of high resolution industrial CT and 3D imaging technologies can help researchers virtually to reconstruct internal anatomical structures of skull fossils without damaging fossil specimens. Using these cutting-edge methodologies, the first author has reconstructed endocasts of several ancient human skulls unearthed in China, including Nanjing *Homo erectus*, Liujiang Man, and so on. Data derived from these studies have permitted us to demonstrate changes in cerebral morphological characteristics of ancient humans in China throughout the course of human evolution. Specifically, by exploring cranial capacity, gyrus features, brain asymmetry, and brain surface impressions of arterial and venous blood vessels, as well as brain sizes, shapes, and lobe proportions, morphological changes of the ancient human brain can be visualized across time. Thus, endocasts of important ancient human fossil specimens have furthered our understanding of brain evolution. This work should serve as a foundation for future evolutionary studies of ancient humans in East Asia.

Key word: Brain evolution; Endocast; Paleoanthropology; Human fossil; Pleistocene

1 引言

脑演化,即通过对化石和现生动物脑的比较,研究脑的演化过程的学科。人类脑演化研究的直接证据为古人类头骨的颅内模,又称脑模,是从颅骨内表面提取到的脑的外部形态,保存有脑的大小、形状及表面形态特征的信息^[1]。颅内模的来源主要有三种,包括天然形成的“石化脑”、手工复原的颅内模和计算机3D复原的“虚拟脑”^[2]。

最早被研究的古人类颅内模来自1891年杜布瓦(Eugène Dubois)在印度尼西亚发现的爪哇猿人头盖骨化石;根据其复原的颅内模,测得颅容量为900 mL左右,大小位于猿和人之间^[3]。1925年,南非的一个采石场发现了伴随有天然形成的“化石脑”的汤恩(Taung)男孩头骨化石,其脑量虽然只有500 mL,与黑猩猩相似,但其枕叶后方保存的与视觉相关的月状沟的解剖结构,却与人类相似,据此引起了学者的关注和争论。霍洛威(Holloway)认为汤恩男孩的月状沟位置靠后,似人类,可能是从猿类进化到人类的一个明显的标志^[4];法克(Falk)则认为汤恩男孩的月状沟为似猿特征^[5]。

1929年,周口店第一地点发现了头盖部保存完整的“北京猿人”——周口店直立人(ZKD) III号头骨化石。1932年,加拿大解剖学家步达生(Davidson Black)复原了这件标本的颅内模^[6]。此后,周口店遗址又相继发现了ZKD II号、X号、XI号和XII号直立人头骨化石。1935~1938年,魏敦瑞(Franze Weidenreich)复原了这4件标本的颅内模。采用颅内模排水法,魏敦瑞测得5件周口店直立人的颅容量分别为915 mL、1025 mL、

1225 mL、1015 mL 和 1030 mL^[7-8]。

20 世纪 50 年代以后, 我国境内发现了一些重要的古人类头骨化石, 包括蓝田直立人、和县直立人、南京汤山直立人、郧县人、大荔人、金牛山人、马坝人、柳江人、资阳人等。由于人类化石非常珍贵, 为避免破坏化石标本, 研究者一般只是侧重于头骨外部形态的分析, 对于颅内模及脑演化的研究没有引起关注。虽然也有颅内模复原出来, 但复原颅内模的主要目的是为了获得颅容量, 并没有对脑的形态特征进行专门的研究, 例如建国之后发现的 ZKD V 号直立人^[9]。

1984 年, 康罗伊 (Conroy) 和温奈尔 (Vannie) 探索性地利用医用计算机断层扫描 (CT) 设备对距今 30 Ma 的哺乳动物头骨化石进行了扫描, 并根据 3D 影像成功地分离出沉积物层、骨壁层和内侧的空腔^[10]。随即他们把这种技术应用到珍贵的人类头骨化石的研究中, 成功复原出南方古猿 3D 虚拟的颅内模^[11]。CT 技术在古人类化石上的应用为颅内模的复原开辟了一条新的路径。

2002 年, 李天元等利用医用 CT 设备, 扫描了郧县直立人头骨化石, 但由于使用的 CT 设备穿透能力差, 复原出来的颅内模表面模糊, 只能大概对其颅容量进行推测^[12]。2006 年, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所同中国科学院高能物理研究所合作, 开发研制了专门用于古生物化石扫描用的高分辨率工业 CT。2008 年, 吴秀杰等利用此设备虚拟复原出颅腔内壁附有地层胶结物的柳江人颅内模, 获取了脑表面形态特征的数据^[13]。

近年来, 采用传统的手工复原和 CT、3D 激光扫描技术相结合的方法, 很多重要的古人类化石的颅内模被复原出来。通过对颅内模的大小、形状、表面沟回特点、各脑叶比例的研究, 获取了中国古人类脑形态特征及演化特点的数据, 为分析中国古人类进化过程

表 1 中国古人类化石颅内模的复原情况

Tab.1 Inventory of reconstructed endocasts of Chinese human fossils

	复原年代	复原方法	保存情况	颅容量 (mL)	参考文献
ZKD III	1932	手工	基本完整, 只底部缺失	915	[6]
ZKD II	1935	手工	顶部大部分完整, 颞叶、枕叶和底部缺失	1020	[7]
ZKD X	1938	手工	大部分完整, 底部缺失	1225	[8]
ZKD XI	1938	手工	大部分完整, 底部缺失	1015	[8]
ZKD XII	1938	手工	大部分完整, 底部缺失	1030	[8]
ZKD V	1973	手工	基本完整的额叶, 大部分顶叶、枕叶和左侧颞叶	1140	[9]
南京I号	2012	手工	大部分额叶、枕叶和左侧颞叶上部	876	[14]
和县	1982	手工	基本完整, 底部缺失	1025	[15]
郧县II号	2002	CT	扭曲变形, 形态模糊	1100	[12]
马坝	2016	手工+CT	大部分额叶、两侧顶叶和部分右侧颞叶; 左侧颞叶、枕叶、小脑和底部缺失	1300	[16]
许昌I号	2017	手工+CT	左侧颞叶, 完整的右侧顶叶, 大部分左侧顶叶和右侧颞叶, 枕叶的两侧及小脑的两小块外叶	1800	[17]
柳江	2008	CT	完整	1567	[13]
泾川	2007	手工	右额叶外侧部, 较完整的右顶叶, 左顶叶右下角, 部分右颞骨叶、小部分左颞骨和枕叶大部分	1464	[18-19]

中体质特征的变化、演化规律及东亚地区更新世人类向现代人演化过程中的生存适应活动提供了参考资料。

2 中国古人类颅内模的复原及保存情况

表 1 列举了目前正式发表的中国古人类化石颅内模的复原及保存情况：直立人颅内模 9 件，包括 ZKD III、II、X、XI、XII、V 号、和县、南京和郟县 II 号；古老型智人颅内模有 2 件，包括马坝人和许昌人；早期现代人颅内模 2 件，包括柳江人和涪川人。

郟县 II 号颅内模因表面模糊，本文只对其复原情况进行列举，不对其脑表面形态特征进行对比研究。此外，我国境内还有一些古人类头骨化石，因其颅内模没有复原或者没有正式文章发表，本文不作论述，如：陕西蓝田直立人，因其头盖部变形严重且头盖部保留部位较少，无法进行颅内模的复原；郟县人，颅内模变形且表面模糊；金牛山人，虽然复原了颅内模，但目前还没有文章发表，等等。

3 颅内模的测量及脑形态研究

3.1 颅容量的大小及演化趋势

作为人类演化地位的重要鉴别特征之一，准确地获得颅容量在古人类学研究中起着非常重要作用。目前，古人类颅容量的测量方法主要有公式法、颅内模排水法和 3D 虚拟颅内模测量法。中国发现的古人类化石，颅容量最小的为蓝田直立人，根据公式法估测其颅容量为 780 mL^[20]；颅容量最大的为河南灵井遗址发现的许昌人 I 号头骨，根据其手工复原的颅内模，测得其颅容量为 1800 mL 左右^[17]。

图 1 为本文根据复原的颅内模获得的颅容量数值比较。中国直立人的生存年代为更新世早、中期，颅容量的变异范围为 780-1225 mL，同非洲（KNM-ER 3733、KNM-ER 3883、KNM-WT 15000、OH 9、Daka、OH 12）、印度尼西亚（Ngandong、Sangiran）和欧洲

（Dminisi）发现的直立人相比，中国直立人的颅容量位于世界直立人的变异范围（600~1251mL）的中间位置^[21]。

生活于中更新世—晚更新世过渡阶段的马坝人的颅容量约为 1300 mL^[16]，超过了直立人变异范围的上限。许昌人生存于晚更新世早期，在此阶段发现的古人类化石颅容量普遍较大，如尼安德特人。其中颅容量最大的为西亚发现的 Amud 1 号，为 1740 mL 左右。许昌人的颅容量位于世界各地古老型人类颅容

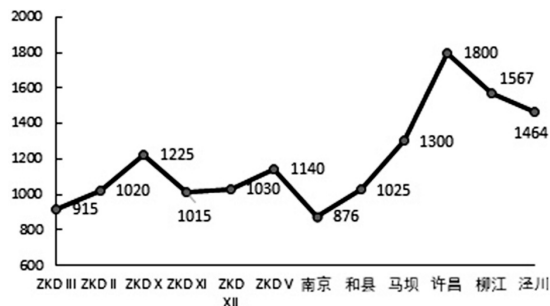


图 1 根据复原的颅内模获得的中国古人类颅容量 (mL)
Fig. 1 Cranial capacities of Chinese fossil hominids based on their reconstructed endocasts

量变异范围的上限^[17]。

柳江人和涪川人的颅容量为 1500 mL 左右^[13], 大于现代人的平均值 (1400 mL 左右), 但也位于现代人的变异范围之内 (1300-1750 mL)^[21]。

3.2 颅内模表面压迹及沟回特征

颅内模虽然保存了脑表面的形态结构, 但因为在颅骨内表面和脑之间有脑膜和液体等组织层, 所以颅内模表面的沟回特征并不是很清晰。尽管如此, 根据其表面的一些标志点或者压迹, 可以大致划分出额叶、顶叶、枕叶、颞叶和小脑的分区情况。通过对颅内模的长、宽、高以及各脑叶沟回特点的研究, 可以获得化石人类脑的大体形状和进化方面的信息^[1]。图 2 列举了颅内模表面可以看到的一些标志性特征。

顶面观(图 2a), 颅内模上可见的明显标志特征有额极(额叶最向前突出点)、枕极(枕叶最向后突出点)、前囟点压迹、人字点压迹、冠状缝压迹和矢状缝压迹。

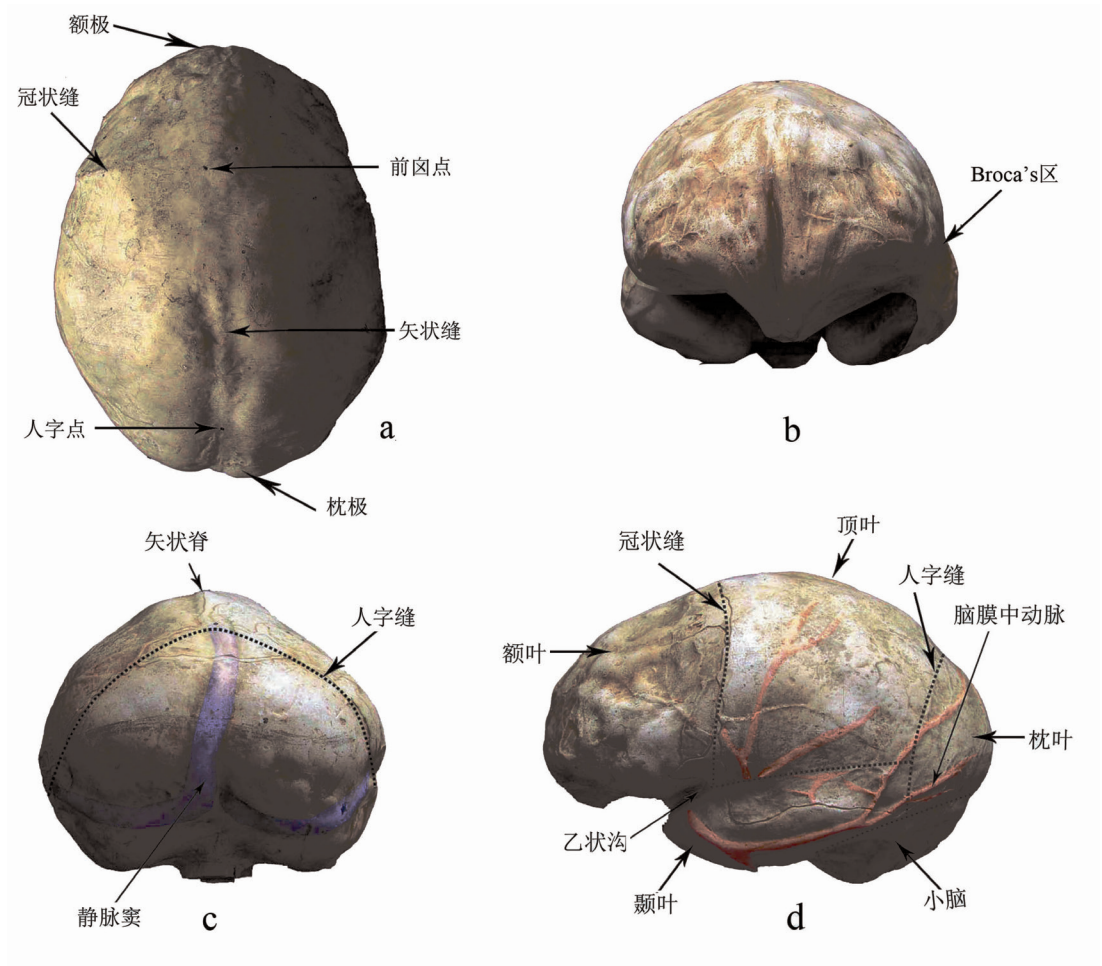


图 2 颅内模表面可以看到的标志性特征

Fig.2 Observable anatomical landmarks on the endocranial surfaces

(a) 顶面观 Superior view; (b) 前面观 Anterior view; (c) 后面观 Posterior view; (d) 侧面观 Lateral view.

前面观(图 2b), 左侧额叶的外侧面可以看到两个小的呈三角形的沟回压迹——Broca's 区。Broca's 区的存在与否, 是判断古人类是否具有语言能力的重要鉴别特征之一。不同于猿类, 人类的左额叶有两个小的呈三角形的沟回——Broca's 语言中枢, 扩大明显。表 1 列举的 13 件中国古人类颅内模中, 除郟县人表面模糊看不清楚, ZKD II 号右侧、许昌、涇川额叶缺失之外, 其他颅内模左侧额叶都可以看到扩大的 Broca's 区。目前最早出现 Broca's 区的为能人 KNM-ER 1470 号标本的颅内模, 但是在颅内模上看到语言中枢并不意味着能人已经具备象征性语言的能力了, 只是提示用手制造工具后, 脑扩大了, 脑的功能复杂化为语言交流提供了可能性。

后面观(图 2c), 颅内模表面可以看到人字缝压迹、矢状脊压迹(如周口店直立人)和静脉窦系统。

侧面观(图 2d), 可见乙状沟、脑膜中动脉压迹。此外, 根据冠状缝、人字缝、矢状缝和乙状沟压迹, 可以标注出各脑叶的分区情况, 据此标注进行各脑叶比例变化的研究。

3.3 脑不对称性

现代人脑左右半球在解剖结构和功能上具有不对称性。古人类颅内模多数保存不完整, 或多或少都需要修复, 对其不对称性的研究一般采用传统的观察和测量方法, 多局限在大脑表面左右两半球向前、向后突出的程度, 或者两侧额叶、枕叶宽度的对比上。本文作者利用 3D 激光扫描技术及虚拟切割复原软件, 分割出左右脑半球, 对周口店直立左右半球的绝对脑量和表面积的不对称性进行了研究, 发现周口店直立人左右半球的相对脑量没有显著差异^[22]。目前, 对颅内模不对称性的研究多采用霍洛威^[23]的额极和枕极观察方法(见图 3), 具体方法如下:

将颅内模水平放置, 其方位为穿过额极和枕极的直线平行于地面, 从顶面和底面两个方位对其不对称性进行判断。

额极不对称性观察: 前后方向比较左右额极向前的突起度(Petalias), 具体指标为左额突起型(左侧额极向前突起程度大于右侧)和右额突起型(右侧额极向前突起程度大于左侧)。

枕极不对称性观察: 前后方向比较左右枕极向后的突起度, 具体指标为左枕突起型(左侧枕极向后突起程度大于右侧)和右枕突起型(右侧枕极向后突起程度大于左侧)。

颅内模上虽然可以观察到左右半球在前后突出程度和两侧宽度上具有明显的不对称性, 但变异很大, 例如周口店直立人 III 号、X 号、XI 号、XII 号和 V 号颅内模标本额极-枕极不对称突出类型分别为: 右额-右枕型、左额-右枕型、左额-左枕型、左额-左枕型和右额-左枕型^[24-25]。和县直立人枕叶向后突起明显, 右侧额叶和枕叶宽于左侧^[15]; 南京直立人左侧额叶和右侧枕叶较宽^[14]; 马

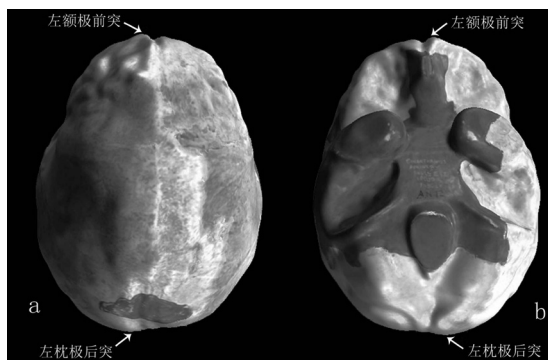


图 3 颅内模不对称性比较方法
Fig.3 Methods for comparison of endocranial asymmetries between the left and right sides
(a) 顶面观 Superior view; (b) 底面观 Basal view

坝人左侧额极向前突出更明显^[16]; 许昌人颅内模由于额极、枕极缺失, 无法对其不对称性进行判断^[17]。柳江人额极不明显, 左侧枕极后突更明显^[13]; 涪川人右侧枕极后突程度大于左侧^[26]。

南方古猿、能人、尼安德特人、直立人等颅内模虽然都存在不对称性^[27], 但其不对称类型似乎没有明显的规律性, 推测现代人左枕-右额占优势的不对称类型出现的时间可能较晚。

3.4 脑膜中动脉压迹

在颅内模上可见的, 与脑演化相关的另一个直接证据是进出脑、脑膜和颅骨的血管模式。脑膜中动脉来源于颈外动脉的上颌动脉, 为颈外动脉的终末支, 由棘孔进入颅腔, 包于硬脑膜外层之间, 沿颞鳞内面前进, 呈树枝状, 主要分为前、后二支。前支沿蝶骨大翼上升, 通过翼点到达顶骨, 后支则沿颞鳞到达顶骨后下角及枕骨处。脑膜中动脉主要起到营养硬脑膜、颅骨内板及板障的作用。在颅骨的内表面或颅内模表面, 可以看到脑膜中动脉和静脉窦系统的压迹, 通过对其血管管径及血液循环路径的研究, 可以推测化石人类脑部血液供应情况^[28]。

周口店直立人、和县直立人脑膜中动脉的后支大于前支, 即延伸向顶骨后部的血管分布更丰富些^[15, 24-25]; 柳江人、涪川人等早期现代人, 脑膜中动脉的前支大于后支, 即延伸向顶骨前部的血管分布更丰富些^[13, 26]。

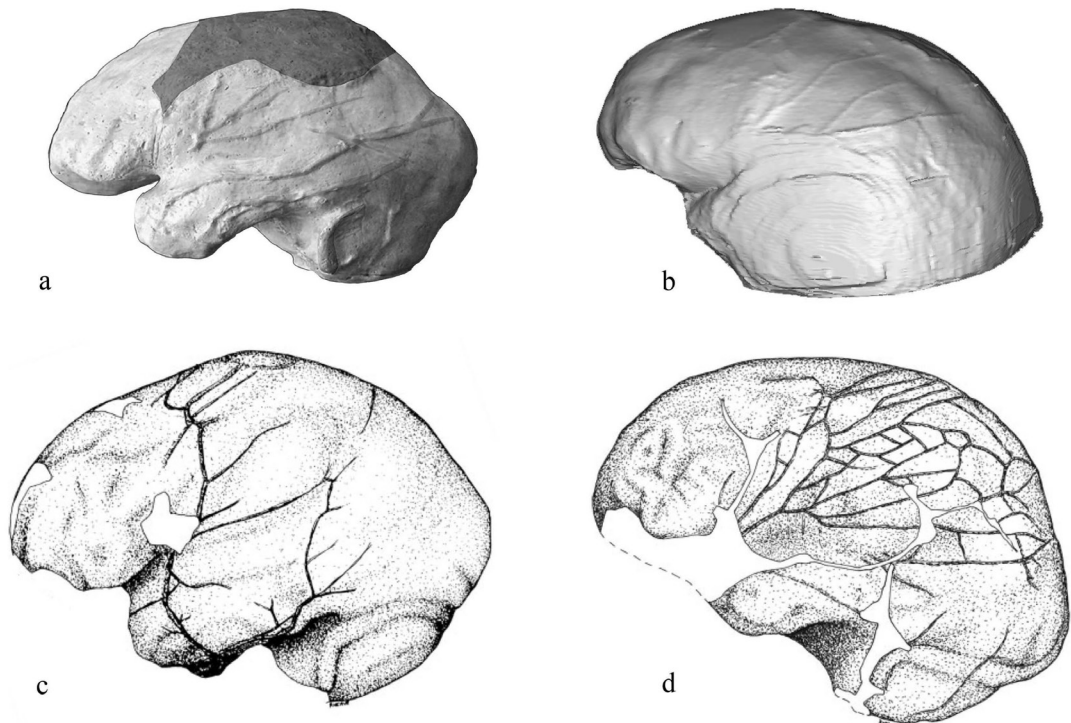


图 4 颅内模侧面观示脑膜中动脉压迹比较

Fig.4 Lateral view showing middle meningeal arteries on endocasts

(a) 周口店 5 号直立人 ZKD 5; (b) 马坝 Maba; (c) 尼安德特人 La Ferrassie; (d) 早期现代人 Predmost 9

马坝人、许昌人等古老型智人，脑膜中动脉的分支延伸向顶骨前部的血管多于后支，前支血管主干较细且之间有很多较细的分支^[16-17]。这个特征与中国直立人不同，直立人一般脑膜中动脉的前支分支较少，后支更发达些，但血管分支数量少于现代人^[28]。

从直立人、早期智人、晚期智人到现代人，脑膜中动脉的变异很大，不仅有时代变化，而且有地域变化。但如果从人类系统演化来看，其变化还是有一定的规律性：早期人类的脑膜中动脉分枝较少，现代人分枝繁琐；从直立人到现代人脑膜中动脉的分枝从简单到逐渐复杂，前支趋向于增大，后支趋向于缩小。脑膜中动脉的这种分布形式间接地反映了直立人向智人演化及现代人类形成过程中，大脑各部分比例的变化和功能的日益复杂对供血需求的影响^[28]。

3.5 静脉窦血管压迹

在颅内模上可以看到的硬脑膜静脉窦系统的压迹，主要有上矢状窦、横窦、乙状窦和扩大的枕缘窦。硬脑膜静脉窦系统为颅内静脉血的回流管道，硬脑膜静脉窦系统有两种模式：横-乙状窦系统和扩大的枕-缘窦系统。其中，扩大的枕-缘窦系统在现代人中出现的比例非常低（约 6.3%），但在南方古猿粗壮种和阿法种扩大的枕-缘窦系统出现频率比其他化石人类和现代人高。100% 的阿法种（ $n=6$ ）和 100% 的粗壮种（ $n=7$ ）有扩大的枕缘窦系统，而南方古猿非洲种没有出现扩大的枕缘窦系统^[29]。能人、直立人和早期智人，很少发现扩大的枕缘窦系统。有些化石，如 Sm 3，在枕骨大孔两侧可看到 1 侧或 2 侧细的枕缘窦系统^[30]。

本文观察的中国古人类颅内模标本（ZKD III、X、XI、XII、V、和县、南京、柳江、涇川），都表现型为横-乙状窦系统，即上乙状窦延伸向右横窦（图 5: a）、左横窦（图 5: b）或者分为左右两支（图 5: c）。中国境内发现的古人类化石年代稍晚，其静脉窦系统和现代人相似，没有形态上的区别。没有发现扩大的枕缘窦系统的原因可能受标本数量的限制；此外扩大的枕缘窦出现的比例本来就很低，并且主要出现于南方古猿标本。

3.6 各脑叶大小比例及形状变化

在人类演化过程中，脑的大小和形状发生了变化，通过对颅内模长、宽、高等性状

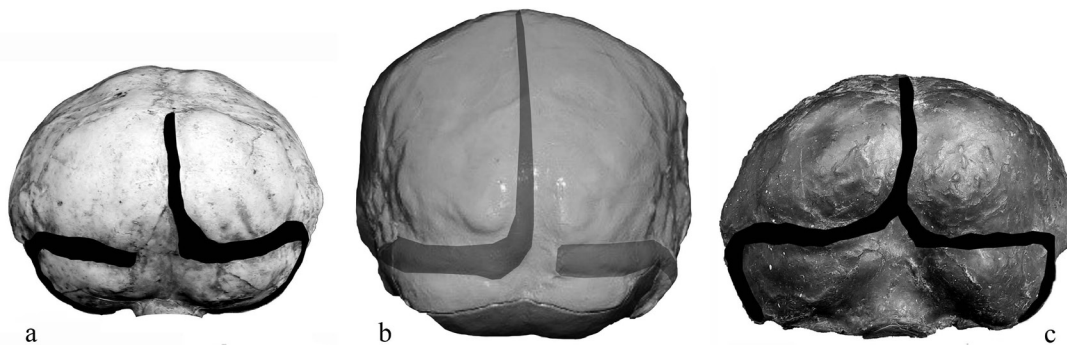


图 5 枕面观示颅内模静脉窦系统压迹

Fig.5 Occipital views showing occipital venous sinuses system on endocrasts

(a) 上矢状窦延伸向右横窦 Superior sagittal sinus extending to right transverse sinus; (b) 上矢状窦延伸向左横窦 Superior sagittal sinus extending to left transverse sinus; (c) 上矢状窦分为左右两支 Superior sagittal sinus divided into left branch and right branch

的测量及几何形状分析, 可以了解人类脑大体轮廓的演化趋势。

周口店直立人 6 件颅内模标本, 虽然年代跨度超过 30 万年, 但其形态特征基本相似。侧面观 (图 6: a1), 脑型低矮; 顶面观 (图 6: a2), 脑型长而略狭窄, 额叶窄而扁平。与现代人不同之处包括: 颅容量较小、脑低矮、最大宽的位置较低且位置靠后、具有额矢状脊和顶矢状脊隆起、顶叶和颞缘交汇区域具有乙状沟凹陷、小脑相对于枕叶位置较为靠前, 枕叶发达^[24-25]。

和县颅内模 (图 6: b1, b2) 与周口店直立人有很多相似之处, 包括脑量较小、脑型低矮、最大宽的位置靠后较低、额叶扁平、正中矢状面上具有明显隆起的额矢状脊和顶矢状脊、乙状沟区凹陷、枕叶向后突起明显、小脑相对于枕叶比较靠前、脑膜中动脉血管压迹在眶上区分支较为丰富。与周口店直立人不同之处: 顶面观颅内模较宽, 呈宽卵圆形, 颞叶较宽^[15]。

南京直立人 (图 6: c1, c2) 具有印度尼西亚、非洲及亚洲其他地区直立人脑共同的一些形态特征, 包括脑量较小、额叶窄而扁平、顶叶短而隆起程度小、小脑低矮内收、脑较

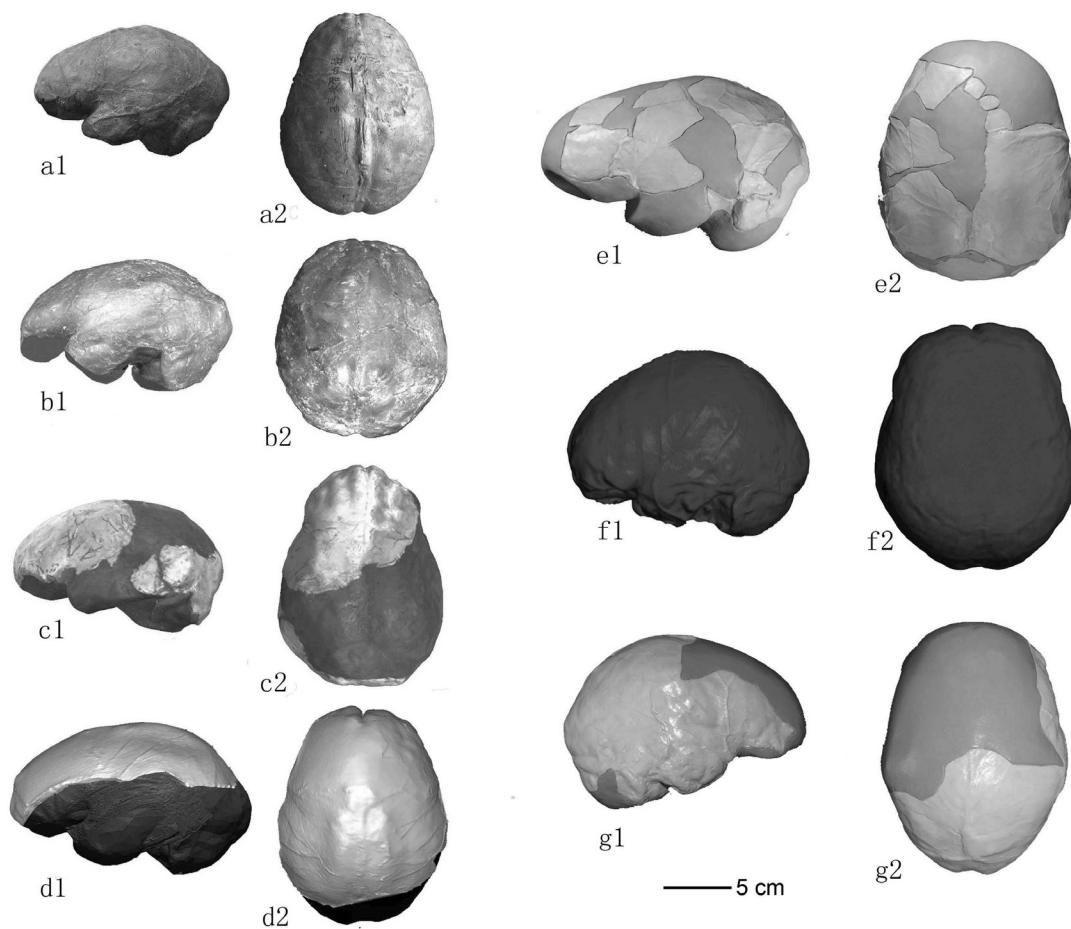


图 6 部分中国古人类脑形态特征对比

Fig.6 Comparison of brain morphologies in some Chinese human fossils

(a1-g1) 左侧面观 left view; (a2-g2) 顶面观 superior view; (a1-a2) ZKD 3; (b1-b2) 和县 Hexian; (c1-c2) 南京 Nanjing; (d1-d2) 马坝 Maba; (e1-e2) 许昌 Xuchang; (f1-f2) 柳江 Liujiang; (g1-g2) 涇川 Jingchuan

低等。同时，南京 1 号又显示出其他直立人不具有的独特特征，表现为脑前上部中央的额上回特别发达，大脑皮层的额上回可能与人类的智力和精神活动相关。同周口店、和县直立人相比，南京 1 号脑后部与视觉相关的枕部外突不明显，明显后突的枕叶与发达的视觉是一种原始特征^[14]。

马坝人的颅容量为 1300 mL 左右，大于直立人。从马坝人颅内模来看（图 6: d1, d2）：额叶前端较窄，向后逐渐加宽，最大宽位置在顶叶的中后部，这一特征与周口店直立人及其他古老型人类相同，现代人脑最大宽位置一般在顶叶的中部；额叶较长，顶叶较短，这一特征与尼安德特人和现代人不同，而与直立人和海德堡人类似；顶叶两侧凹陷，中线处没有矢状隆起，这一点又与中国直立人不同^[16]。

许昌 I 号颅内模（图 6: e1, e2）长、宽而低。最大宽处较低，位于额叶上缘外侧。无矢状脊，顶区扁平，顶叶两侧凹陷。颞区较宽。后面观，枕区圆隆，明显向后突出，枕叶顶端呈圆弧形向两侧过渡，无尼安德特人的馒头状隆起。横乙状窦较宽，沿着骨壁内侧星点上缘穿过颞骨，乙状窦的下缘终止在星点内壁，乙状窦的中部穿过顶骨下方。横窦的位置相对于大脑镰较低，这一点与尼安德特人不同，多数尼安德特人横窦在星点之上，相对于小脑幕的位置较高^[17]。

柳江人（图 6: f1, f2）脑的形态特征绝大部分与现代人相似：颅容量较大，最大宽处在两侧顶叶的中部，最大宽处在两侧顶叶的中部。少数特征保留有原始性，如枕叶较大且向后突起程度比现代人显著、小脑半球比现代人向内收缩；这两个特征在周口店、和县直立人表现非常显著^[13]。

涇川人（图 6: g1, g2）颅容量较大，脑型呈卵圆形，顶叶圆隆，枕叶不后突。涇川人脑的大小和形态都位于现代人的变异范围^[26]。

4 讨论和分析

人类演化过程中，在头骨外表解剖结构变化的同时，其内部脑的大小和形态也发生了变化。根据目前发现的化石记录，最早的人族成员为在中非发现的生活在 600-700 万年前的乍得人，其脑量为 400mL 左右，脑的形态与黑猩猩接近^[31]。距今 440-130 万年的南方古猿，脑量略有增加，其脑的形态特征已经和人类接近^[4]。距今 205-160 万年前的能人，脑量增加到 510-752 mL，KNM-ER1470 号颅内模额叶左侧已经呈现明显凸起的 Broca's 区^[32]。中更新世晚期早期智人阶段，脑量已经接近现代人标准（图 7）。

迄今为止，中国境内还没有发现 200 万年之前的古人类化石，目前发现的年代最早的为直立人。直立人生存年代为距今 180-20 万年，发现于非洲、欧洲和亚洲的许多地点。对于亚洲直立人与非洲直立人的关系，头骨外表形态的研究存在两种观点：一种观点认为直立人由多个种组成，以周口店直立人为代表的东亚直立人化石具有一些特化的头骨特征，是局限于东亚地区的一个演化旁支，而年代较早的东非直立人是后期人类的祖先^[33]；另外一种观点认为不同地区的直立人代表着一个种，直立人具有较宽的形态变异范围，体现了直立人地区间或亚种间的差异^[34]。

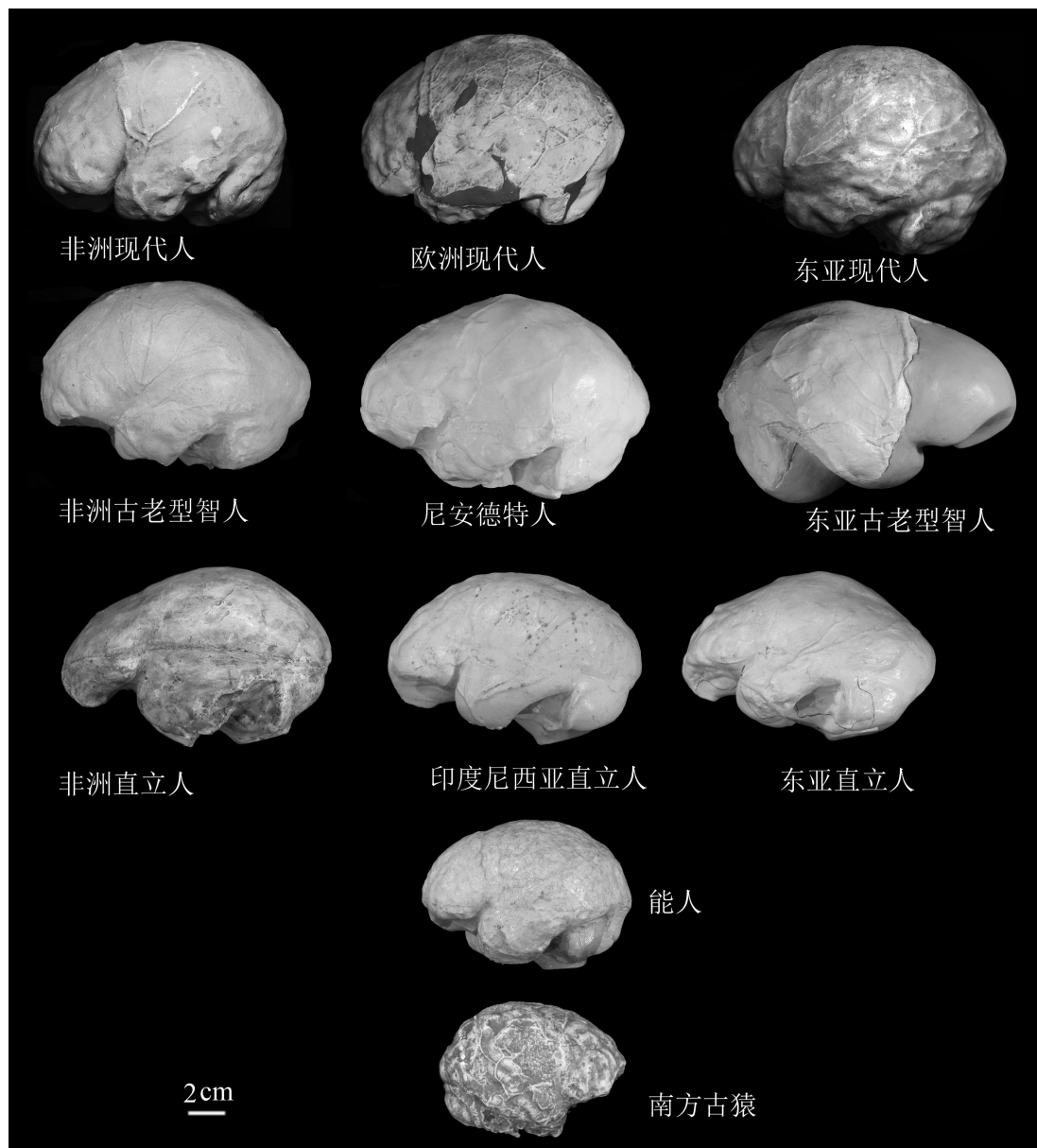


图 7 人类演化过程中脑形态特征的变化

Fig.7 Brain morphological variations in the process of human evolution

从脑的形态特征来看, 中国直立人具有印度尼西亚、非洲及亚洲其他地区直立人共同的一些形态特征, 例如, 脑量都较小、额叶窄而扁平、顶叶短而隆起程度小、小脑低矮内收、脑较低等; 同时, 中国直立人又显示出不同于其他地区直立人的特点, 例如: 周口店直立人具有额 - 顶矢状脊、凹陷的乙状沟和较窄的颞叶^[24-25]; 和县直立人脑宽较大, 接近现代人中上限^[15]; 南京直立人额叶沟回特别明显, 而枕极后突程度较小^[14]。直立人脑形态特征的差异更有可能是地区间因素导致的结果^[35]。

马坝人和许昌人的生存年代为中更新世晚期 - 晚更新世早期的过渡阶段。这两件古

人类的头骨都具有中国古老型人类和欧洲尼安德特人镶嵌型体质特征^[17,36]。马坝人头骨圆形的眼眶类似于尼安德人；较窄的额叶、扁平的顶叶、分支简单的脑膜中动脉模式，又似海德堡人；扁平的面部、接近水平的额鼻缝与额颌缝走向、颧骨额蝶突的朝向，又似中国古老型人类；马坝头骨脑和面部的相对空间关系，如眼窝位置、额鳞的曲度和较大的额窦，又具有特殊的衍生性，似尼安德特人和现代人。马坝人镶嵌型体质特征难以将其归入任何单独的类群^[37]。

许昌人头骨既具有东亚古人类低矮的脑穹隆、扁平的颅中矢状面、最大颅宽的位置靠下的古老特征，同时又兼具欧亚大陆西部尼安德特人一样的枕骨（枕圆枕上凹/项部形态）和内耳迷路（半规管）形态。此外，许昌人超大的脑量（1800 mL）和纤细化的脑颅结构，又体现出中更新世人类生物学特征演化的一般趋势。从脑的形态特征来看，特别是脑膜中动脉的走向，延伸向顶骨前部的血管多于后支，这个特征更接近海德堡人，而不同于中国直立人和尼安德特人^[37]。

柳江、涇川等早期现代人脑的形态特征与现生人类基本接近。在人类进化过程中，伴随着颅容量的扩大，顶区顶叶加宽加高、从前囟点到人字点之间的顶叶弦长增加、面积扩大，使脑趋向圆隆。

5 结论及未来工作

中国古人类脑大小和形态，与世界其他地区同时代古人类具有相似的演化特点：从直立人、古老型智人到早期现代人，脑的总体演化趋势为脑量增大、脑高增加、最大宽的位置趋向中上部、顶叶变长且凸起、枕叶加宽。通过对颅内模的大小、不对称性、各脑叶比例的变化、脑膜中动脉等比较，可以获取古人类脑的形态变化的数据，对判断古人类成员的演化地位及与其他地区古人类成员的关系具有重要研究价值。

我们也注意到，颅内模因只保留有脑表面的形态特征，所以还不能完全代表真实脑的解剖结构，脑演化的研究目前还只是局限在脑的大小及部分脑表面的解剖结构的变化上。此外，因为多数古人类的颅内模保存不完整，需要修补、拼接或者镜像复原，同颅外结构相比，在研究方法上具有一定的局限性。一些新的研究方法，例如 3D 几何形态测量、有限元分析等，在颅内模的研究上还没有得到推广。未来，随着人类头骨化石的新发现，复原出来的颅内模的数量也会随之增多，有必要将新的研究手段应用到脑演化的研究上，为人类演化过程中体质特征及行为方式变化的原因提供更多的信息。

谨以此文恭祝吴新智院士 90 华诞。

参考文献

- [1] 吴秀杰, 刘武, Christopher N. 颅内模——人类脑演化研究的直接证据及研究状况 [J]. 自然科学进展, 2007, 17(6): 707-715
- [2] 吴秀杰, Schepartz L. CT 技术在古人类学上的应用 [J]. 自然科学进展, 2009, 19 (2): 27-35
- [3] Teuku J. Palaeoanthropological discoveries in Indonesia with special reference to the finds of the last two decades[J]. Journal of Human Evolution, 1973, 2 (6): 473-478, IN5-IN11, 479-485
- [4] Holloway RL. Cerebral brain endocast pattern of *Australopithecus afarensis*[J]. Nature, 1983, 303: 420-422

- [5] Falk D. Ape-like endocast of “Ape-man” Taung[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 1989, 80: 335-339
- [6] Black D. The brain cast of *Sinanthropus*-A Review[J]. *Journal of comparative neurology*, 1932, 56: 361-366
- [7] Weidenreich F. Observations on the form and proportions of the endocranial casts of *Sinanthropus pekinensis* and the great apes: a comparative study of brain size[M]. *Palaeontologia Sinica Series D*, 1936, 7: 1-50
- [8] Weidenreich F. The ramification of the middle meningeal artery in fossil Hominids and its bearing upon phylogenetic problems[M]. *Palaeontologia Sinica New Series D*, 1938, 110: 1-16
- [9] 邱中郎, 顾玉珉, 张银运, 等. 周口店新发现的北京猿人化石及其文化遗物 [J]. *古脊椎动物与古人类*, 1973, 11: 109-131
- [10] Conroy GC, Vannier MW. Noninvasive three-dimensional computer imaging of matrix-filled fossil skulls by high-resolution computed tomography[J]. *Science*, 1984, 226: 456-458
- [11] Conroy GC, Vannier MW, Tobias PV. Endocranial features of *Australopithecus africanus* revealed by 2-and 3-D computed tomography[J]. *Science*, 1990, 247: 838-841
- [12] 李天元, 艾美利, 廖美炎, 等. 郟县人头骨化石三维复原的初步研究 [J]. *人类学学报*, 2004, 23(增刊): 12-21
- [13] 吴秀杰, 刘武, 董为, 等. 柳江人头骨化石的 CT 扫描与脑形态特征 [J]. *科学通报*, 2008, 53(13): 1570-1575
- [14] Wu XJ, Holloway R, Schepartz L, et al. The brain endocast of Nanjing 1, *Homo erectus*[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2011, 145(3): 452-460
- [15] Wu XJ, Schepartz L, Falk D, et al. Endocast of Hexian *Homo erectus* from south China[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2006, 26(3): 445-454
- [16] Wu XJ, Bruner E. The Endocranial Anatomy of Maba 1[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2016, 160(4): 633-643
- [17] Li ZY, Wu XJ, Zhou LP, et al. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China[J]. *Science*, 2017, 355(6328): 969-972
- [18] 李海军, 吴秀杰. 泾川人头骨化石性别 [J]. *人类学学报*, 2007, 26(2): 07-115
- [19] Zhang YM, Wu XJ, Schepartz L. Comparing methods for estimating cranial capacity in incomplete human fossils using the Jingchuan 1 partial cranium as an example[J]. *Quaternary International*, 2017, 434: 57-64
- [20] 吴汝康. 陕西蓝田发现的猿人头骨化石 [J]. *古脊椎动物与古人类*, 1966, 10: 1-16
- [21] 吴秀杰, 刘武, 刘永胜. 中国化石人类脑量演化特点及其意义. 见: 董为主编. 第十届中国古脊椎动物学学术会议论文集 [A]. 北京: 海洋出版社, 2006: 109-120
- [22] 吴秀杰, 潘雷. 利用 3D 激光扫描技术分析周口店直立人脑的不对称性 [J]. *科学通报*, 2011, 56(16): 1282-1287
- [23] Holloway RL. The Indonesian *Homo erectus* brain endocasts revisited[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 1981, 55: 503-521
- [24] Wu XJ, Schepartz L. Morphological and Morphometric Analysis of Variation in the Zhoukoudian *Homo erectus* Brain Endocasts[J]. *Quaternary International*, 2010, 211: 4-13
- [25] Wu XJ, Schepartz L, Liu W. Endocranial Cast of Zhoukoudian Skull V: A New *Homo erectus* Brain Endocast from China[J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 2010, 277: 337-344
- [26] 李海军, 吴秀杰, 李盛华, 等. 甘肃泾川更新世晚期人类头骨的研究 [J]. *科学通报*, 2009, 54(21): 3357-3363
- [27] Holloway RL, De La Coste-Lareyondie MC. Brain endocast asymmetry in pongids and Hominids: Some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 1982, 58: 101-110
- [28] 吴秀杰. 脑膜中动脉的形态变异及其在人类进化上的意义 [J]. *人类学学报*, 2003, 22: 19-28
- [29] Falk D, Conroy GC. The cranial venous sinus system in *Australopithecus afarensis*[J]. *Nature*, 1983, 306: 22-29
- [30] Broadfield DC, Holloway RL, Mowbray K, et al. Endocast of Sambungmacan 3 (Sm 3): A new *Homo erectus* from Indonesia[J]. *Anatomy Record*, 2001, 262: 369-379
- [31] Brunet M, Guy F, Pilbeam D, et al. New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad[J]. *Nature*, 2005, 434: 752-755
- [32] Falk D. Cerebral cortices of East African early hominids[J]. *Science*, 1983, 221: 1072-1074
- [33] Rightmire GP. The evolution of *Homo erectus*. Britain[M]: Cambridge University press, 1993
- [34] 吴新智, 尚虹. 中国直立人变异的初步研究 [J]. *第四纪研究*, 2002, 22(1): 20-27
- [35] Emiliano B, Dominique G, Wu XJ, et al. A paleoneurological survey of *Homo erectus* endocranial metrics[J]. *Quaternary International*, 2015, 368: 80-87
- [36] 吴新智. 中国和欧洲早期智人的比较和研究 [J]. *人类学学报*, 1988, 7(4): 292-299
- [37] 吴秀杰. 利用 C T 技术分析马坝人头骨内部解剖结构 [J]. *第四纪研究*, 2017, 37(4): 679-685