

颅内模——人类脑演化研究的直接证据及研究状况*

吴秀杰^{1**} 刘武¹ Christopher Norton^{1,2}

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044;

2. Laboratory of Quaternary Paleontology, Northern Arizona University, Flagstaff, AZ, 86011-4099, USA

摘要 脑演化是人类演化的重要组成部分. 尽管通过不同的方式都可以获取人类脑演化的信息, 但颅内模作为古人类大脑形态的固化保存形式, 储存着古人类脑的解剖、生理和进化等方面的信息, 提供分析和探索人类脑进化的直接证据. 文中概述了颅内模的主要特征及人类脑演化关注的几个问题, 包括绝对脑量和相对脑量的进化, 脑的形态特征及各脑叶的解剖结构的变化, 脑不对称性与一侧优势, 脑膜中动脉系统和静脉窦系统, 计算机CT虚拟成像技术和三维重建对脑演化研究的促进. 针对我国脑演化研究的状况, 对未来工作加以展望.

关键词 颅内模 化石人类 脑演化 颅容量 人类进化

在人类进化过程中, 脑的形态特征发生了怎样的变化? 这种变化是何时发生的? 为什么会发生这种变化? 这些问题是长期以来学术界备受关注的热点问题之一, 也是古人类学和古神经学研究的重要课题. 古神经学(Paleoneurology)是神经学和古生物学的交叉学科, 通过对化石和现生脊椎动物的神经系统的比较, 探索神经系统的演化过程^[1]. 人类脑演化的研究是伴随着古神经学和古人类学的发展而发展起来的, 其研究可以为人类起源、演化、人群关系及语言、智力等方面提供重要的信息. 在研

究人类脑演化的不同渠道中, 颅内模(endocast)提供着最为直接的证据. 颅内模是从颅骨内表面得到的脑的外部形态, 颅内模并不代表原始的脑的解剖结构, 但因其保存有脑表面形态特征的信息, 故而成为分析和探讨人类脑进化的重要研究材料.

颅内模的来源有三种: 一种为天然形成的颅内模, 当头骨石化时, 脑的软组织被泥沙或其他沉积物替换, 把原来脑子的构造与外型保存下来, 这种颅内模又叫做“石化脑”, 如南方古猿“汤恩男孩脑模”(见图1(a)); 第二种为人工复制的颅内模,



图 1 化石人类颅内模的来源

(a) 天然形成的石化脑; (b) 人工复原的颅内模; (c) 计算机虚拟的颅内模

2006-12-19 收稿, 2007-03-05 收修改稿

* 中国科学院知识创新工程重要方向项目(批准号: kzcx 2yw-106)、国家重点基础研究发展计划项目(批准号: 2006CB806400)和国家自然科学基金(批准号: J0630965)资助

** E-mail: wuxiujie@vpp.ac.cn

使用硅橡胶或石膏填充法把颅骨内面的形态特征复原出来, 如我国的“周口店直立人颅内模”(见图1(b)); 第三种为虚拟的颅内模, 即采用高分辨率CT技术, 对颅内结构及其脑的形态特征进行三维重建, 如非洲的古老智人“Bodo 颅内模”(见图1(c)).

颅内模的研究始于19世纪20年代的德国. Tilly Edinger 是这一领域研究的创始人, 她观察比较了很多种化石动物颅内模的形态特征, 1929年, 发表了世界上第一篇脊椎动物脑进化的论文——“化石脑”. 此后, Tilly Edinger 又出版了一系列的关于神经系统进化的专著, 为脑演化的研究打下了基础^[2]. 人类脑演化研究的最早涉足者为荷兰的解剖学家Eugène Dubois. 1891年, Eugène Dubois 研究了爪哇猿人复原的颅内模, 发现其脑量和身体的比例很特殊, 如果定位为人, 脑量相对于骨股的比例太小, 如果定位为猿, 脑量又太大, 他推测爪哇猿人可能是界于人和猿之间的一个过渡类群^[3]. 1925年, 在南非发现了伴随着天然形成的化石脑的南方古猿头骨化石——汤恩(Taung)男孩, 其脑量虽然很小(500 mL左右), 但其沟回特征却同人类的脑相似, 这一发现在古人类学术界引起了很大的轰动, 同时也激发了人们探索脑进化的强烈兴趣^[4].

随着人类化石的不断发现和科学技术水平的提高, 越来越多的颅内模被复原出来, 古神经学家通过对化石人类颅内模的研究, 探索人类进化过程中脑的演化历程.

1 人类进化过程中脑量的变化

脑量增加是人类演化的一个重要特点, 颅内模可以用来估计早期人类颅容量的大小. 颅容量比实际脑量要略微大一些, 其差值在5%左右^[5], 虽然如此, 因为颅容量接近脑量, 并且在化石人类容易测量, 所以一般就用颅容量代表脑量的大小. 脑量的研究包括两个方面的内容: 绝对脑量和相对脑量.

1.1 绝对脑量的变化

绝对脑量是指脑的重量或体积. 脑量的大小随地质时代变化存在增加的趋势^[6-8]: 目前发现的最早的人类为距今6-7 Ma前的“托迈人”, 其脑量

约400 mL左右, 与黑猩猩接近; 距今4.4-1.5 Ma前的南方古猿, 其脑量为400-500 mL; 距今2.5-1.6 Ma前的能人脑量为510-752 mL, 从南方古猿到能人, 脑量增加了50%; 直立人的生存年代为距今1.7-0.2 Ma, 其脑量为600-1251 mL, 和能人相比增加了25%-40%; 早期智人生活于距今25-4×10⁴ a前, 其脑量为1100-1500 mL, 接近现代人标准; 晚期智人的脑量为1300-1750 mL, 比早期智人的脑量略微有所增加(见图2). 有学者研究显示, 进入全新世以后, 人类的脑量有下降的微观演化趋势, 近万年来男性的颅容量降低了95-165 mL, 女性的颅容量降低了74-106 mL^[9].

人类能够制造和使用工具, 人类有社会组织、意识、语言以及自觉能动性等等, 这些是与人类拥有特别发达的脑子和智慧分不开的, 但是现代人脑量的大小与智慧并不是成正比的. 现代人脑量的平均值为1400 mL左右, 变异范围为1000-1700 mL, 人的才智的高下主要是受到后天因素的影响^[10]. 比如, 俄国作家屠格涅夫(Иван Сергеевич Тургенев)的脑量比一般人大得多, 达2000 mL, 而法国文学家法朗士(Anatole France)只有1000 mL, 比一般人小得多, 但却在1921年获得了诺贝尔文学奖. 从目前科学认知的情况看, 现代人中只要脑量不小于大约1000 mL, 就不可以简单地以脑量的大小来推测智商的高低^[11]. 另外, 颅骨和脑量的大小, 大都与身材的大小成正比, 统计表明, 男性的平均脑重比女性大9%-10%, 但通常男性的身高也大于女性^[12].

1.2 相对脑量变化

脑量的大小与身体的大小是密切相关的, 为了比较不同个体之间和不同类群之间的脑量的大小, 古生物学家使用了“相对脑量”的定义对古脊椎动物(包括化石人类)进行研究. 相对脑量是指脑量的大小与身体大小之间的关系. 化石人类常用的相对脑量的表示法为“脑量商”(encephalization quotient, 简称EQ). 灵长类EQ的计算公式如下^[13]: $EQ = \text{脑重} / (1.0 \times \text{体重}^{0.6409})$. 化石人类的骨架多不完整, 其体重常常是依据肢骨、髌骨、椎骨、眼眶面积、牙齿、枕骨大孔直径等部位估计的, 为排除不可靠体重的影响, 采用以下方程式来对EQ指数

进行校正^[14,15]：

$$EQ = (\text{脑重} / \text{kg} \times 1/1.14) / 10^{(0.76 \times \ln(\text{体重} / \text{kg}) + 1.77)}$$

依以上公式，化石人类的 EQ 的平均值和变异范围分别为：南方古猿 2.95(1.61—3.08)，能人 2.93(2.73—3.13)，直立人 3.27(3.04—4.02)，早期智人 3.78(2.71—4.78)，晚期智人 5.27(4.01—6.25)。从南方古猿、能人到直立人的 EQ 值变化幅度不大。早期智人的出现，EQ 值有了一个飞跃。从早期智人到晚期智人，EQ 值增加的幅度也较大(见图 2)。

2 人类进化过程中脑的形态特征的变化

人类大脑的形态结构极为复杂，大脑半球的面有着无数深浅不同的沟、裂和脑回，三条主要的沟(外侧沟、中央沟、顶枕沟)将大脑分为额叶、顶叶、枕叶和颞叶(见图 3(a))。

颅内模虽然保存了脑表面的形态特征，但其沟回特点并不很清楚，在颅内模上可见的标志性压迹为：冠状缝、矢状缝、人字缝和乙状沟，因此在颅内模上根据这四个标志所划分的各个脑叶

与实际脑叶并不完全一致(见图 3(b))。尽管如此，通过对颅内模的长、宽、高以及对各脑叶和沟回特点的研究，可以了解化石人类脑的大体形状及其在进化过程中脑的各部分解剖结构所发生的变化。脑解剖结构的重组，是同其功能密切相联系的^[16]。

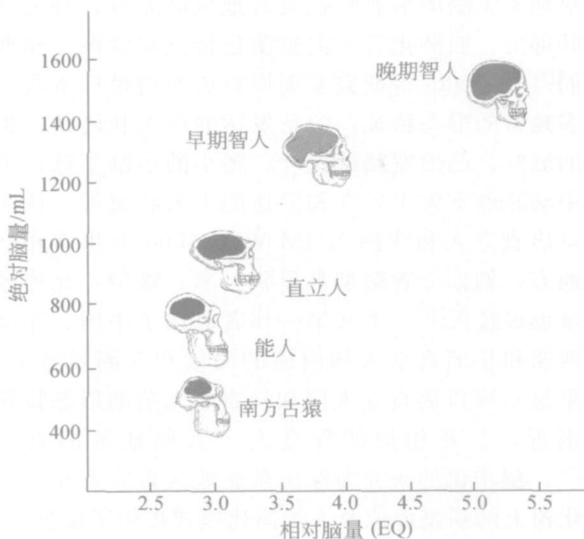


图 2 化石人类绝对脑量和相对脑量进化过程

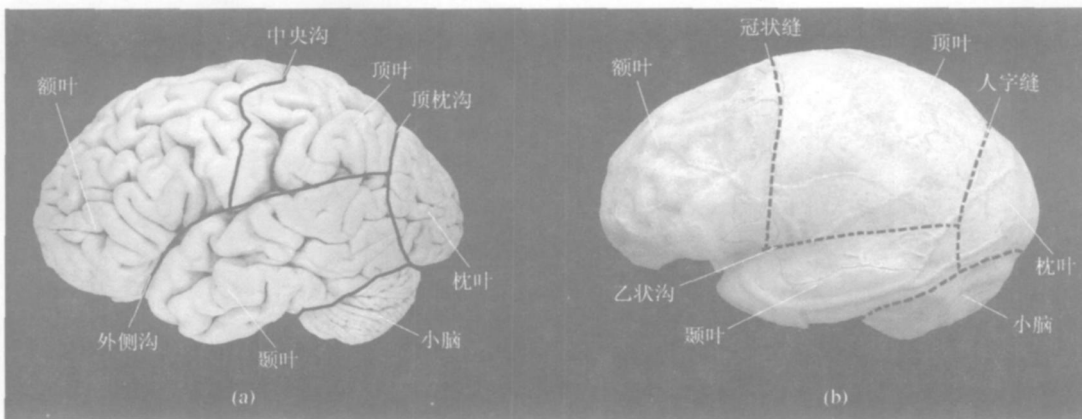


图 3 脑和颅内模的解剖结构

(a) 脑; (b) 颅内模

2.1 脑大体形状的变化

顶面观，大猩猩、黑猩猩、猩猩、南方古猿、能人、直立人、智人、现代人颅内模等都呈椭圆形，在进化过程中，这种蛋状的形状没有改变。在

人类进化过程中，变化幅度最大的是脑高、其次为脑长，再其次是脑宽^[5]。

Bookstein 等采用 CT 技术分析了欧洲、非洲地区化石人类头骨和脑的正中矢状平面的轮廓，发现

在人类进化过程中, 头骨的形状虽然发生了很大的变化, 但脑的形状并没有改变, 提出头骨和脑的演化速度具有不一致性, 脑的演化主要表现在整个脑尺寸的变化, 各脑叶虽然也有所增加, 但和整个脑相比其相对变化幅度并不明显^[17]. Bruner 比较了亚洲、非洲和欧洲化石人类颅内结构的形态特点, 提出早期人类脑的形态特征具有地区间差异, 特别是额叶部分, 亚洲化石人类脑演化特点同欧洲、非洲不同^[18]. Begun 等研究发现周口店颅内模标本具有很多独特的形态特征, 包括发达的中矢状隆凸、扩大的颞叶、凸出宽阔的枕叶、矮小的小脑半球, 脑膜中动脉前支大于后支和发达的上矢状窦等, 认为周口店直立人和非洲 KNM-WT 15000 有很多相似的地方, 例如二者脑型都呈长、窄、矮型, 此外颅容量也很接近^[19]. 本文第一作者对比了中国、印度尼西亚和非洲直立人颅内模的测量和非测量特征, 结果显示周口店直立人同和县直立人脑的形态特征较接近, 二者相似的程度大于其他地区的直立人^[20]. 脑演化的研究为探讨东亚地区直立人在人类演化树上的系统地位及人类演化模式提供了证据.

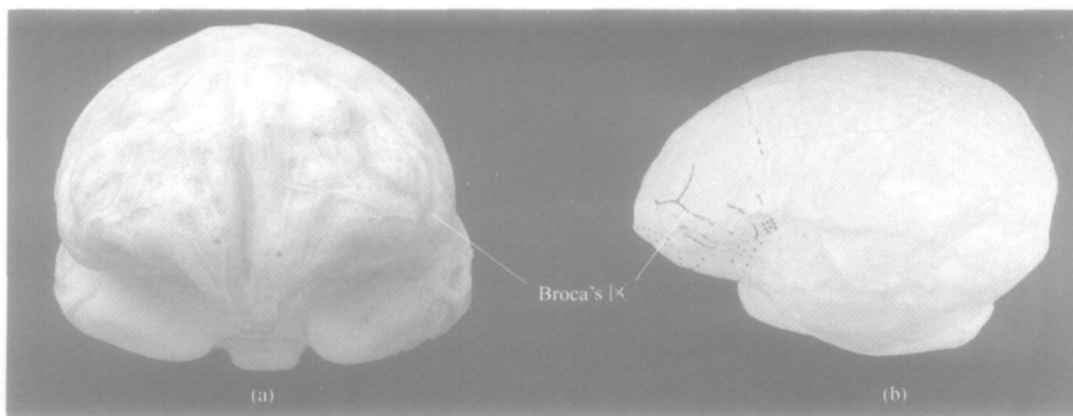


图4 颅内模额叶形态特点

(a) 周口店直立人前面观; (b) 能人 KNM-ER 1470 左侧面

额叶相对于脑宽的比例及其形状的变化, 是古神经学家关注的主要问题之一. 一些学者认为, 中更新世以来, 人类额叶的矢状轮廓长期以来保持比较稳定的状态^[17], 但也有学者不同意这种观点, 认为直立人脑的形态特征变异较大, 亚洲直立人具有

2.2 额叶的变化

人类大脑半球表面的沟、裂和回在颅内模表面体现较好的部位是额叶(图4(a)). 古神经学家研究较多的是在人类进化过程中, 额叶的结构和功能发生的变化. 同类人猿相比, 南方古猿额叶面积较大, 而枕叶视区较小^[21]. 早期人类的额叶扁平、窄, 在人类的进化过程中, 伴随着颅容量的增大, 额叶趋向圆隆、高度增加、宽阔^[22].

额叶外侧面的沟回对于人类和类人猿的鉴别及其是否具有语言能力有着非常重要的意义^[23,24]: 猿类此区具有切入额叶外部边缘伸向颞叶的眶额沟, 人类由于此沟在雪氏嵴处嵌入岛叶而在脑的表面不能看到; 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; 猿类额下回没有扩大的 Broca's 区. 能人 KNM-ER 1470 颅内模左额叶有两个小的呈三角形的沟回, 相当于现代人语言中枢 Broca's 区(图4(b)), 推测 2.0 Ma 前的能人可能已经有语言的能力, 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, 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^[24].

不同于非洲、欧洲直立人的形态特点^[18, 20].

2.3 顶叶和颞叶的变化

化石人类脑顶区扁平、顶叶相对比例较小; 而现代人顶叶比例增大, 脑底弯曲度较大, 脑形趋向圆隆, 在颅内模上, 顶叶和颞叶的沟回特征不明显.

早期人类顶叶和颞叶的形态特征变异较大, 周口店直立人顶叶突起, 矢状面上顶叶最高点位置突出, 向四周倾斜下降, 颞叶长而细^[25]. 和县直立人顶叶扁平, 颞叶宽阔^[20]; 尼安德特人顶叶高、宽、短而扁平^[18]. 现代人脑最宽处通常在顶颞叶相交区域, 直立人脑最宽处的位置一般位于颞叶. 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、从前凶点到人字点之间的顶叶弦长增加、面积扩大, 使脑趋向圆隆^[23].

2.4 枕叶的变化

人类进化过程中, 伴随着脑量的增加, 枕叶的相对比例具有稳定缩小的演化趋势, 相对于小脑的位置来看, 枕叶向后突起的程度减小^[20, 23]. 早期人类枕叶比较大, 向后突起的程度较大, 视觉器官较发达, 而现代人枕叶扁平, 视觉能力下降.

在枕区可见的沟回特征是“月状沟”. 人类和类人猿的月状沟的位置明显不同: 类人猿的月状沟呈新月形, 位于视区前面的边缘处; 人类月状沟的位置比类人猿靠后, 在人类进化过程中, 由于顶叶的扩大月状沟被推向枕叶^[26].

1925年, Raymond Dart 在南非发现了具有天然形成的颅内模的 Taung 男孩头骨化石, 颅内模表面清楚的沟回引起很多学者的注意, 引发了一起“似猿”还是“似人”的争论^[26, 27]; Dart 和 Holloway 认为 Taung 男孩脑内模顶叶向后扩大, 月状沟位置靠后, 和人类相似, 可能是从猿类进化到人类的一个明显的标志, 但 Falk 认为 Taung 男孩月状沟为似猿特征. 另一个标本是南方古猿阿法种 AL 162-28, 颅内模上的沟回也很清楚, Holloway 认为其具有似人的月状沟; Falk 研究了 AL 162-28 同一脑模模型, 认为整个脑沟像猿.

目前, 一些学者的研究发现, 黑猩猩也存在月状沟靠后的例子^[28]. 人类进化过程中脑沟回的演化是非常复杂的, 还有很多问题没有搞清楚.

2.5 小脑的变化

后面观, 直立人的小脑位于枕叶的下方, 随着脑量的增大, 小脑的位置迁移, 现代人小脑几乎位于颞叶的下方^[23]. 中更新世化石人类小脑较狭长, 左右两侧小脑连接不紧密, 在人类进化过程中, 小脑的形态特征趋向圆隆, 两侧小脑半球向矢状线靠

拢^[29].

3 脑不对称性与一侧优势

现代人类左右大脑半球在解剖结构上具有不对称性, 脑的偏侧性可能与使用工具和姿势语言的产生有关, 右手优势的人和左手优势的人相比, 脑的左枕叶比右枕叶宽, 右额叶比左额叶宽^[23, 30].

古人类学家对化石人类的颅内模进行了研究, 发现南方古猿、能人、尼安德特人、直立人等颅内模都存在明显的不对称性^[5, 20, 31, 32], 表现为左枕叶和右额叶偏大, 推测脑的不对称性在人类的进化过程中起源很早, 推测当时的人习惯用右手^[28]. 石器的打制技术的研究结果显示人类在 2 Ma 前有使用右手执物的习惯^[33].

进一步研究发现, 鸟、猴、类人猿等很多动物的脑都存在左右不对称性, 但动物脑不对称的程度和类型和人类有所不同, 比如类人猿的不对称类型多数为“左枕叶偏大”, 而人类的不对称类型多数为“左枕叶-右额叶偏大型”^[34]. 人类左半球的颞面通常比右侧大, 94% 的黑猩猩左半球颞面比右半球大, 推测 8 Ma 前人类和黑猩猩的共同祖先可能已经存在左半球优势的现象了^[35].

4 脑血管系统模式及在进化过程中变化

在颅内模上可以看到脑膜中动脉(middle meningeal artery)和静脉窦系统(venous sinus system)等进出脑、脑膜和颅骨的血管模式(见图5). 通过对血管管径及血液循环路径的比较, 初步判断脑部血液循环情况, 推测在人类进化过程中, 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.

4.1 脑膜中动脉系统

脑膜中动脉是营养硬脑膜、颅骨内板及板障的主要动脉血液来源(见图5), 脑膜中动脉的发育程度可间接地反映大脑各部分的发育情况(或相关程度), 人类脑颅由长颅形向圆颅形转变的进化过程中, 脑量增加, 大脑额叶、顶叶、枕叶和颞叶的分布比例发生变化, 功能日趋复杂化, 对供血的需求发生变化, 在研究颅骨与大脑的关系上及脑演化上, 脑膜中动脉有一定的意义^[36].

一些学者研究认为人类、类人猿和猴类的脑膜中动脉的前支是同源的^[37,38]。Falk 发现, 灵长类脑膜中动脉的来源并不是相同的, 猩猩脑膜中动脉来自眶上(颈内动脉)的比例高; 黑猩猩的脑膜中动脉来自中脑窝(颈外动脉)的频率高; 人类几乎都来源于中脑窝, 在血管的进化过程中, 脑膜中动脉集中于中脑窝^[39]。

周口店直立人、和县直立人脑膜中动脉分枝贫乏, 后支大于前支; 印度尼西亚直立人和非洲 WT-

15000 等脑膜中动脉, 前支大于后支比例高, 和中国直立人有很大不同。现代人的脑膜中动脉分枝丰富, 血管较细。从直立人到现代人, 脑膜中动脉分枝变丰富, 分布趋向于颅骨的中后部, 从直立人到现代人, 颅骨的比例和形状发生了变化, 大脑各部分的发育程度和颅骨的形状影响到脑膜中动脉的发育, 小的颅骨和小的脑量可能需要的血液供应相对简单一些, 这在人类化石颅骨脑膜中动脉的压迹上得到体现^[36]。

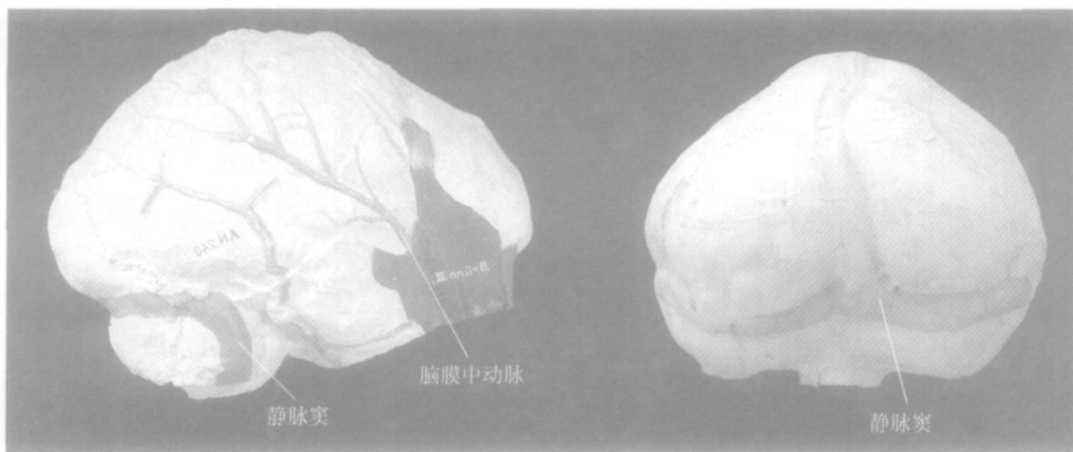


图5 颅内模上可见的脑血管系统模式

4.2 静脉窦系统

在化石人类枕骨的内表面和颅内模枕叶上, 可以看到静脉窦系统压迹。静脉窦系统的形态在猿类、南方古猿和现代人类中不同, 通过对其研究, 有助于探讨早期人类的起源问题(见图5)。

现代人静脉窦系统绝大多数为横乙状窦系统, 上矢状窦收纳大脑表面大部分的静脉血, 直窦收纳大脑深部的静脉血, 二者在枕内隆突处构成各种不同型式的结合, 然后移行于横窦, 再经窦汇注入颈内静脉^[40]。南方古猿粗壮种、阿法种和包氏种在枕骨大孔两侧有扩大的枕缘窦系统, 南方古猿纤细种、能人、直立人和早期智人, 从发现的化石来看, 很少发现扩大的枕缘窦系统。有些化石, 如 KNM-ER 23000、Sambung machan 3、Salé 和 Vétesszölö II 等, 在枕骨大孔两侧可看到 1 侧或 2 侧细的枕缘窦系统^[41-43]。

对于静脉窦系统的模式, 目前存在两种解释: Falk 认为, 扩大的枕缘窦系统属于衍生特性, 在具

有扩大的枕缘窦沟状态下, 枕缘窦系统常常成为主要的血液循环路径, 代替横乙状窦系统^[44]; Kimbel 认为, 扩大的枕缘窦在某些人群中出现, 在另一些人群的缺失是遗传漂移的结果, 即扩大的枕缘窦系统随机地出现或缺失在某些特定的人群中^[45]。

5 近年国际学术界在古人类脑演化领域的进展与趋势

化石人类的头骨材料非常珍贵, 不允许对标本进行实体解剖, 再加上多数头骨内部清理不干净或不完整, 因而理想的颅内模很难得到, 传统的研究方法阻碍了对化石的深入研究。如郧县人头骨, 在地层中被挤压而变形, 颅内被钙质胶结物充填而成为一个整体, 难以拆开来拼对修复。又如非洲的古老智人 Bodo 头骨, 保存不完整, 骨骼结构脆弱, 如果人工复原颅内模, 很容易损坏标本。

近年来, 采用 CT 技术, 对古人类头骨化石标本进行三维重建和虚拟解剖学研究, 在不破坏化石

标本的情况下，对在地层中受到挤压变形或破损的部位进行矫正复原，可以把研究工作从化石标本的外表延伸到标本内部，获得虚拟的颅内模，通过计算机获取颅骨内外侧数据，使数据永久保存^[46,47]。第一个计算机虚拟的化石人类颅内模是南方古猿 MLD 37/38 头骨化石，此标本被胶结物充填，头盖

部保存不完整，传统的人工方法难以修复，1990 年，Conroy 等采用高精度 CT 技术对此标本进行了三维重建，通过计算机断层扫描成像测得颅容量为 425 mL^[48]。此后，古人类学家又成功地复原了南方古猿 St w 505 和 Sts 71 的虚拟颅内模^[49,50]。

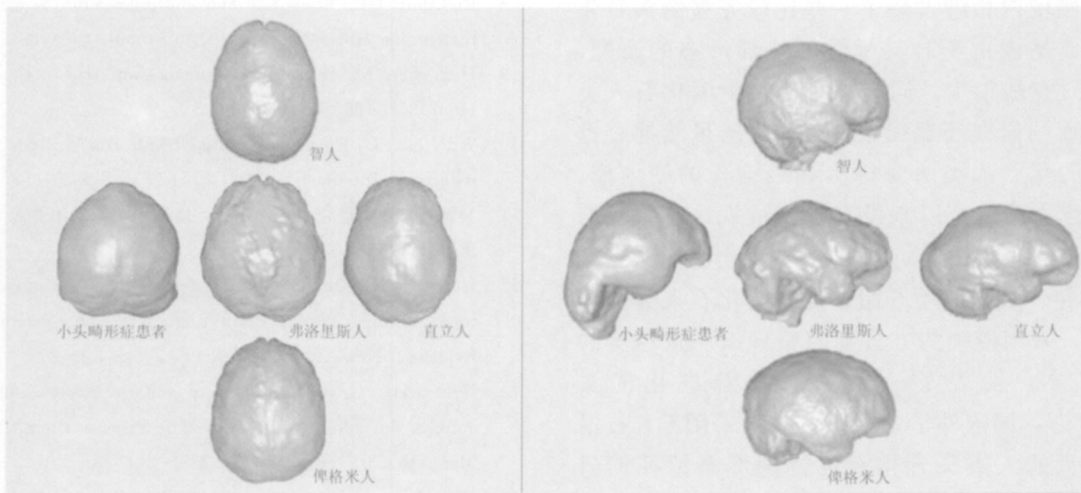


图 6 计算机 CT 技术虚拟颅内模比较^[54]

目前，CT 计算已经被广泛地应用到古人类学和脑演化的研究中^[51-54]。2003 年，印尼一个岛屿上出土了距今约有 1.8×10^4 a 历史的“弗洛里斯人”化石，此化石颅容量只有 380 mL，身材与南方古猿接近，对其分类地位，很多学者提出了疑问。Dean Falk 和她的研究小组利用 CT 技术复原了“弗洛里斯人”虚拟颅内模，与大猩猩、南方古猿、直立人、智人、俾格米人、小头畸形的现代人颅内模的形态特征进行了比较(见图 6)，发现“弗洛里斯人”虽然脑量很小，但脑的形状和沟回特点却同直立人很相似，其额叶的左侧部包含 Broca's 区，颞叶较大，提出“弗洛里斯人”并不是患头部畸形综合症的患者，而是充满智慧的同直立人有着共同祖先的一类灭绝的矮小人类^[54]。CT 技术的发展，使得古生物学家和古人类学家能够对那些不允许解剖的珍稀化石进行内部形态的研究，为人类进化上的研究提供更多的信息。

6 我国脑演化研究状况及未来工作展望

解剖学家、人类学家 Davidson Black。1932 年，Black 复原了周口店直立人 III 号头骨的颅内模。当时，人们对周口店发现的人类化石是人还是猿有争议，III 号头骨的颅容量为 964 mL，远大于类人猿，位于人类的变异范围内。从脑模来看，虽然还有一些原始的特征，如脑膜中动脉的前支比后支发达，但主要的形态特征及脑沟的类型已经同现代人接近，左侧额下回 Broca's 面积大于右侧，估计周口店直立人已经具有语言能力。大脑半球的左侧略大于右侧，小脑的左侧小于右侧。根据周口店直立人惯用右手的习惯和已经开始使用火，步达生(Black)认为脑的解剖结构和功能之间有一定关系，周口店直立人的脑已经很发育了^[55]。1934 年，Black 病逝于周口店，按照他的遗愿，Shellshear 等对周口店直立人 3 号头骨的颅内模重新进行了研究^[56]，提出周口店直立人脑显示的一些原始特征在爪哇猿人没有出现，如额叶扁平、额下回转折处具有明显的和黑猩猩相似的额髁，提出周口店直立人比爪哇猿人原始。

中国化石人类脑演化的研究最早起源于加拿大

1935 年，Weidenreich 复原了周口店直立人 II

号头骨的颅内模^[5]。1938年, Weidenreich 又复原了周口店直立人 X, XI, XII 号头骨的颅内模^[57]。通过对颅内模的测量, Weidenreich 提出, 在人类进化过程中, 脑尺寸与头骨及身体大小之间存在一定关系, 随着脑尺寸的增加, 脑量增大, 而面部尺寸缩小, 尤其是上下颌骨^[58]。继 Weidenreich 以后, 虽然在我国境内相继发现了一些比较完整的头骨化石, 但主要是侧重于对其颅骨的外部形态的研究, 关于脑的研究却很少, 同国外相比, 中国化石人类脑演化方面的研究还显得很贫乏。我国虽然拥有世界上最好的化石人类头骨标本和最宝贵的颅内模, 但在脑演化方面一直以来没有受到重视, 此领域的研究还属于一个空白区。

2001年, 吴秀杰等开始涉足我国化石人类脑演化的研究, 采用传统的方法复原整理出一批珍贵的颅内模标本, 发表了一系列有关脑进化的文章^[20, 25, 36, 59], 同国外学者合作, 准备采用CT技术对一些珍贵的人类头骨化石进行脑形态特征的研究, 如蓝田直立人、南京直立人、大荔人、马坝人、柳江人等等。目前这些化石还只是停留在对其头骨外表面形态特征的研究阶段, 其脑的形态特征及其颅骨内部的很多重要的信息还没有充分挖掘出来。采用CT技术对脊椎动物化石标本进行三维重建, 这方面的工作在我国才刚刚开始。作为人类演化的重要组成部分, 脑演化的研究越来越受到学术界的重视, 在漫长的人类演化历程中, 脑的演化过程还有很多问题没有搞清楚, 相信在不远的将来, 中国脑演化的研究将为人类的进化提供重要信息。

参 考 文 献

- 1 Falk D. Endocranial casts and their significance for primate brain evolution. In: Swindler DR, Erwin J, eds. Comparative Primate Biology, Vol. 1: Systematics, Evolution, and Anatomy. New York: Alan R. Liss, 1986, 477-490
- 2 Buchholtz EA, Seyfarth E. The gospel of the fossil brain: Tilly Edinger and the science of paleoneurology. Brain Res Bull, 1999, 48: 351-361
- 3 Shipman P, Storm P. Missing Links: Eugene Dubois and the origins of Paleanthropology. Evol Anthropol, 2002, 11: 108-116
- 4 Dart R. Australopithecus africanus. The man ape of South Africa. Nature, 1925, 115: 195-199
- 5 Weidenreich DF. Observations on the form and proportions of

- the endocranial casts of *Sinanthropus Pekinensis*, other hominids and the great apes: A comparative study of brain size. Pal Sin N S D, 1936, 7: 1-50
- 6 Brunet M, Guy F, Pilbeam D. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. Nature, 2002, 418: 145-151
- 7 Leigh SR. Cranial capacity evolution in *Homo erectus* and *Homo sapiens*. Am J Phys Anthropol, 1992, 87: 1-13
- 8 Rightmire GP. Brain size and encephalization in early to Mid-Pleistocene *Homo*. Am J Phys Anthropol, 2004, 124: 109-123
- 9 Henneberg M. Decrease of human skull size in the Holocene. Hum Biol, 1988, 60: 395-405
- 10 Willerman L, Rutledge JN, Bigler ED. *In vivo* brain size and intelligence. Intelligence, 1991, 15: 223-228
- 11 吴新智. 人类进化足迹. 北京: 北京少年儿童出版社, 北京教育出版社, 2002, 122-128
- 12 Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS. The Human Fossil Record, Volume Three: Brain Endocasts—The Paleoneurological Evidence. New York: Alan R Liss, 2004, 3-37
- 13 Jerison HJ. Gross brain indices and the analysis of fossil endocasts. In: Montagna N, ed. The Primate Brain. New York: Meredith Corporation, 1970, 225-244
- 14 Kappelman J. The evolution of body mass and relative brain size in fossil hominid. J Hum Evol, 1996, 30: 243-276
- 15 Martin RD. Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. Nature, 1981, 293: 57-60.
- 16 Holloway RL. Toward a synthetic theory of human brain evolution. In: Changeaux JP, Chavallion J, eds. Origins of the Human Brain. Oxford: Clarendon Press, 1995, 42-54
- 17 Bookstein F, Schær K, Prossinger H, et al. Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis. Anat Rec, 1999, 257: 217-224
- 18 Bruner E. Geometric morphometrics and paleoneurology: Brain shape evolution in the genus *Homo*. J Hum Evol, 2004, 47: 279-303
- 19 Begun D, Walker A. The endocast. In: Walker A, Leakey R, eds. The Nariokotome *Homo erectus* Skeleton. Cambridge: Harvard University Press, 1993, 326-358
- 20 Wu XJ, Schepartz L, Falk D, et al. Endocast of Hexian *Homo erectus* from south China. Am J Phys Anthropol, 2006, 130: 445-454
- 21 Falk D, Redmond J, Guyer J, et al. Early hominid brain evolution: A new look at old endocasts. J Hum Evol, 2000, 38: 695-717
- 22 Bruner E. Fossil traces of the human thought: Paleoneurology and the evolution of the genus *Homo*. J Anthropol Sci, 2003, 81: 29-56
- 23 Griraud-Herve D. L'Évolution de l'Enche'phale Chez *Homo erectus* et *Homo Sapiens*. Paris: CNRS Editions, 1997, 1-420

- 24 Falk D · Cerebral cortices of East African early hominids · *Science*, 1983, 221: 1072-1074
- 25 吴秀杰, 刘武, Schepartz L · 周口店直立人颅内模的复原与研究. *人类学学报*, 2004, 23 (增刊): 22-34
- 26 Holloway RL · The Taung endocast and the lunate sulcus: A re-rejection of the hypothesis of its anterior position · *Am J Phys Anthropol*, 1984, 64: 258-287
- 27 Falk D · A re-analysis of the south African australopithecine natural endocasts · *Am J Phys Anthropol*, 1980, 53: 525-539
- 28 Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS · Morphology and histology of chimpanzee primary visual striate cortex indicate that brain reorganization predated brain expansion in early hominid evolution · *Anat Rec*, 2003, 273: 594-602
- 29 Weaver AH · Reciprocal evolution of the cerebellum and neocortex in fossil humans · *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 3576-3580
- 30 Falk D · Hominid paleoneurology · *Ann Rev Anthropol*, 1987, 16: 13-30
- 31 Holloway RL · The Indonesian *Homo erectus* brain endocasts revisited · *Am J Phy Anthropol*, 1981, 55: 503-521
- 32 Holloway RL · Cerebral brain endocast pattern of *Australopithecus afarensis* · *Nature*, 1983, 303: 420-422
- 33 Toth N · Archaeological evidence for preferential right handedness in the lower and middle Pleistocene, and its possible implications · *J Hum Evol*, 1985, 14: 607-614
- 34 Le May M, Culebras A · Human brain morphologic differences in the hemispheres demonstrable by carotid arteriography · *New Engl J Med*, 1972, 287: 168-170
- 35 Falk D · Language, handedness and primate brain: did the australopithecines sign? · *Am Anthropol*, 1980, 82: 72-78
- 36 吴秀杰 · 脑膜中动脉的形态变异及其在人类进化上的意义. *人类学学报*, 2003, 22: 19-28
- 37 Adachi B · Das Arteriensystem der Japaner · *Suppl. To Acta Sch · Med Univ Kyoto*, 1928, I: 285-356
- 38 Muller F · The development of the anterior falcate and lacri mal arteries in the human · *Anat and Embryol*, 1977, 150: 207-227
- 39 Falk D · Meningeal arterial patterns in great apes: Implications for hominid vascular evolution · *Am J Phys Anthropol*, 1993, 92: 81-97
- 40 陈义尉, 林鸿仪 · 关于国人硬脑膜静脉窦的初步研究. *解剖学报*, 1957, 2: 65-75
- 41 Tobias PV · The pattern of venous sinus grooves in the robust australopithecines and other fossil and modern hominoids · In: *Anthropologie und Human-Genetik* · Stuttgart: Gustav Fischer, 1968, 1-10
- 42 Sigmon B, Cybulski JS · *Homo erectus*, Papers in Honor of Davidson Black · Toronto: University of Toronto Press, 1981, 105-187
- 43 Broadfield DC, Holloway RL, Mowbray K, et al · Endocast of *Sambungmacan 3 (Sm 3)*: A new *Homo erectus* from Indonesia · *Anat Rec*, 2001, 262: 369-379
- 44 Falk D, Conroy GC · The cranial venous sinus system in *Australopithecus afarensis* · *Nature*, 1983, 306: 22-29
- 45 Kimbel WH · Variation in the pattern of cranial venous sinuses and hominid phylogeny · *Am J Phys Anthropol*, 1984, 63: 243-263
- 46 董为, 侯新文, 房迎三, 等 · 南京汤山早更新世猎豹头骨CT扫描数据的三维重建 · *自然科学进展*, 2006, 16: 1146-1152
- 47 Spoor F, Jeffery N, Zonneveld F · Imaging skeletal growth and evolution · In: O' Higgins P, Cohn M, eds · *Development, Growth and Evolution*, London: Academic Press, 2000, 123-161
- 48 Conroy GC, Vannier MW, Tobias PV · Endocranial features of *Australopithecus africanus* revealed by 2 and 3-D computed tomography · *Science*, 1990, 247: 838-841
- 49 Conroy GC, Weber GW, Seidler H, et al · Endocranial capacity in an early hominid cranium from Sterkfontein, South Africa · *Science*, 1998, 280: 1730-1731
- 50 Conroy GI, Falk D, Guyer J, et al · Endocranial capacity in *Australopithecus africanus* by three dimensional computed tomography · *The Anatomical Record*, 2000, 258: 391-396
- 51 Tobias PV · Re-Creating ancient hominid virtual endocasts by CT scanning · *Clin Anat*, 2001, 14: 134-141
- 52 Zollikofer C, Ponce D, Martin R, et al · Neandertal computer skull · *Nature*, 1995, 375: 283-285
- 53 李天元, 艾美利, 廖美炎 · 郟县人头骨化石三维复原的初步研究. *人类学学报*, 2004, 23 (增刊): 12-21
- 54 Falk D, Hildebolt C, Smith K, et al · The brain of *LB1*, *Homo floresiensis* · *Science*, 2005, 8: 242-245
- 55 Black D · On the endocranial cast of the adolescent *Sinanthropus* skull · *Proc Roy Soc London S B*, 1933, 112: 263-276
- 56 Shellshear JL, Smith GE · A comparative study of the endocranial cast of *Sinanthropus* · *Phil Trans Roy Soc London, Series B*, 1934, 223: 469-487
- 57 Weidenreich F · The phylogenetic development of the hominid brain and its connection with the transformation of the skull · In: *Six lectures on Sinanthropus pekinesis and related problems* · Bulletin of the Geological Society of China · 1939, 19: 28-46
- 58 Weidenreich F · The brain and its role in the phylogenetic transformation of the human skull · *Trans American Phil Soc, New Series*, 1941, 31: 321-442
- 59 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 · 北京: 海洋出版社, 2006, 109-120