

周口店直立人3号与5号头骨形态特征 对比及其演化速率所反映的群体隔离

邢松^{1,2}, 张银运¹, 刘武¹

(1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物进化系统学重点实验室, 北京 100044;
2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 德日进认为周口店直立人保持着形态上的稳定性; 这种进化上的缓慢性表明周口店直立人进化过程中无论何时都未曾发生过外来移民的闯入, 从而打乱、干扰或推进其进化过程。本项研究采用三维结构重叠和精确测量数据的方式对比了周口店第一地点晚期代表周口店直立人 (ZKD) 5号头骨相对于早期代表 ZKD3 的形态特征演化变化, 并与南京直立人 (NJ) 1 和 2 号头骨之间的差别进行了对比。结果表明, 周口店晚期标本相对于早期标本来说, 头骨尺寸在各个方向上都有所增加, 但轮廓形状基本保持一致, 与同期的南京古人类的相比, 周口店直立人的演化速率显得很慢。这很可能是由于缺乏基因交流的缘故; 周口店直立人群有可能是一个相对隔离的群体。本项研究支持德日进等关于周口店直立人群缺乏基因交流的观点。

关键词: 周口店直立人; 演化速率; 隔离的群体

中图法分类号: Q981.4; **文献标识码:** A; **文章编号:** 1000-3193 (2012) 03-0250-09

在北京周口店第1地点, 曾先后发现比较完整的直立人头盖骨5具, 即3号、5号、10号、11号和12号头骨; 另有2号头骨, 较不完整。此外, 还有直立人头骨断片、下颌骨、牙齿、肢骨断块等化石材料。这些材料共代表40多个个体^[1]。这些化石出自洞穴堆积的几个地层层位, 年代有早有晚。

“1941年, 德日进发表《中国早期人类》一书。书里写道: ‘我想在这里强调一点: 在整个第1地点50m的堆积层(它形成两个带)里(人类)体质类型上奇怪的稳定性。最值得注意的是, 在靠近底部发现的头骨化石和那些采自堆积顶部的化石之间未能发现哪怕一点点解剖学上的差别。这种形态学上稳定性说明两个问题, 第一, 中国猿人可能就是第13地点那件石器的制作者; 第二, 中国猿人体质进化缓慢。这种缓慢性表明中国猿人进化过程中无论何时都未曾发生过外来移民的闯入, 从而打乱、干扰或推进其进化过程’ ”^[2: 122]。

早在1935年, 魏敦瑞就认为第1地点的直立人群的形态特征, 在堆积物填满整个洞穴的漫长时期内保持着不变^[3]。

收稿日期: 2011-10-28; 定稿日期: 2011-12-19

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05130100)、中国科学院重点部署项目(KZZD-EW-03)及国家自然科学基金(40972017)

作者简介: 邢松, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所博士研究生; Email: xingsong@ivpp.ac.cn

Kidder 和 Durban(2004) 进一步指出: 在测量性特征上, 周口店直立人头骨具有独特的样式, 不同于非洲的和印尼的直立人, 特别是表现在较狭的额宽和枕骨宽。这种差别可能是由于适应环境或 / 和遗传漂变所致。周口店直立人头骨的这种样式不受时代早晚和性别差异的影响。Kidder 和 Durban 认为, 华北地区的直立人位于直立人分布地域的边缘地区, 基因流动的机会有限; 这种相对隔离的情况使华北地区的直立人在头骨测量性特征上表现出新的样式^[4]。

持类似观点的还有 Antón。他认为, 头骨的非测量性性状和头骨形状的主成份分析 (PCA) 提示了亚洲北部的直立人与东南亚的直立人之间有地区性差异, 这可能反映了当时的隔离情况^[5]。

近几年来, 在关于南京直立人高耸鼻梁的成因的学术讨论中, 有人推测, 虽然南京直立人具有高耸的鼻梁, 但周口店直立人的鼻梁不会是高耸的^[6]。周口店直立人和南京直立人曾同时存在; 上述这种推测意味着周口店直立人和南京直立人之间并无基因交流的可能, 两地直立人有可能是互相隔离的。

但是, 有一些学者并不认为周口店直立人群是隔离的人群, 认为周口店直立人与其它直立人群之间会有基因交流。例如, 玻阿兹和石汉认为, 在欧亚大陆和非洲之间分布有一系列匠人 (*Homo erectus ergaster*) 的人群, 他们逐渐在当地演化成直立人 (*Homo erectus erectus*)。而在两个或多个相近的人群边缘之间由于存在断断续续的交往而发生生殖交流, 从而使各大陆的人群之间保持链状生殖连锁, 从而在匠人向直立人的演化中保持了各种群之间的物种一致性, 即在各人群之间没有形成生殖隔离。这种链状的生殖连锁一直保留到智人阶段^[7]。再如, 张银运和刘武根据南京直立人具有高耸鼻梁这一特征, 推测周口店直立人也会有高耸的鼻梁; 这种推测意味着南京直立人与周口店直立人之间会有基因交流、周口店直立人不大可能是隔离的人群。

本项研究关注周口店早晚期人类的头骨形态特征的演化变化, 侧重演化速率的相对大小, 以此来检验该人群是否属于一个隔离的人群。如果该群体的演化速率确实很慢, 说明其形态上的稳定性, 则会如德日进所言: “无论何时未曾发生过外来移民的闯入, 从而打扰、干扰或推进其进化过程”; 反之, 如果该群体的演化速率并不慢, 其形态并不是稳定的, 则提示该群体有可能与其它人群之间存在着基因交流。

1 材料和方法

1.1 材料

本项研究将使用周口店直立人头骨的有关测量值来计算其演化速率。在第 1 地点发现的比较完整的 5 具人类头骨中, 以 3 号头骨 (ZKD3) 的年代为最古老, 距今约 57.8 万年, 以 5 号头骨 (ZKD5) 的年代最晚近, 距今约 28.2 万年^[8]。故二者在年代上相差约 29.6 万年 (不久前有人测量了周口店第 1 地点的石英样品铝铍埋藏年龄, 得出新的年代测定结果。学术界认为此结果有待补充和完善, 尚未普遍接受)。我们将以 3 号头骨与 5 号头骨之间的演化速率来代表周口店直立人群的演化速率。

演化速率的快或慢，其实是相对而言的。在数十万年期间，包括人类在内的任何生物物种，不可能没有丝毫变化。如果没有一个参照值，就很难判断某生物演化速率的快慢程度。本研究将取南京 1 号头骨 (NJ1) 和南京 2 号头骨 (NJ2) 之间的演化速率作为参照值。NJ1 和 NJ2 号头骨是 1993 年在南京汤山葫芦洞被发现的。随着多种测年技术的应用和测年技术的改进，对 NJ1 的年代的认识也不断深化；现在已认为该头骨的年代至少为距今 58 万年，更可能是 62 万年^[9]。

NJ2 的年代曾被估计为距今 52.9—24 万年^[10]。一个较为确切的年代估计是出自金昌柱对大洞动物群的研究。金昌柱认为该动物群“大致与安徽和县动物群相当”^[11]。据黄培华等，“和县猿人与晚期北京猿人（头骨 HIII）年代相当，生存于距今 30 万年左右。和县猿人遗址动物群的年代为距今 30—15 万年”^[12]。NJ2 化石发现于葫芦洞中的小洞和大洞之间人工开凿的通道^[10:210]；如果大洞动物群的延续年代也是距今 30—15 万年的话，取距今 30 万年作为 NJ2 的年代应该是合适的。这样，NJ1 和 NJ2 在年代上的相差会是 30 年左右。

ZKD3 为一成年女性个体的^[13]，ZKD5 则为成年男性个体的；NJ1 为成年女性个体的、NJ2 为成年男性个体的，因此，在头骨的性别和年龄上，NJ1 和 NJ2 分别与 ZKD3 和 ZKD5 相对应，这两个地点人类演化速率的比较，可以排除头骨性别和年龄因素上的影响。

1.2 方法

本文采用头骨传统测量数据对比，基于激光扫描的三维数字模型重合对比和表面积精确测量比较了周口店最早晚期标本代表 ZKD3 和 ZKD5 之间的差别，并与 NJ1 和 NJ2 之间差别进行比较，以此来相对了解周口店直立人的演化速率。

头骨测量数据对比：本文采用“达尔文 (d)”值来表示头骨尺寸的演化速率。1 个达尔文单位相当于每百万年改变形态值的一个自然对数单位：

$V = (\ln X_2 - \ln X_1) / (t_2 - t_1)$ ，式中 X_1 为初始形态值、 X_2 为终止形态值、 t_1 为祖先生存时间、 t_2 为后裔生存时间。

三维激光扫描：近年来，三维激光扫描技术已经成熟的运用到古人类的研究中，在直观展示样本真实特征外，能够精确量化标本目标区域的三维结构。如通过三维激光扫描的方式虚拟复原古人类颅内模^[14]，并在进行基于标准面的左右切分后，精确量化颅内模左右半球的体积和表面积，以此来研究脑的不对称性。鉴于此，本文使用非接触式三维激光扫描仪 RANGE 7 分别扫描（图 1）ZKD3、ZKD5 和 NJ1、NJ2 模型。仪器精度 $\pm 40\mu\text{m}$ ，密度分辨率 $80\mu\text{m}$ 。

三维扫描后处理：ZKD3 号头骨保存相对完整，ZKD5 和 NJ1 也有较完整的复原模型，NJ2 现有复原模型右侧缺失一部分^[15]。鉴于此，在得到 NJ2 手工复原模型的三维数据后，沿正中矢状面切除右侧部分，将保留的左侧通过映像的方式得到完整的右侧部分，进而拼齐一个相对完整且对称的 NJ2 三维数字模型。

数字模型的重合对比：获取相对完整的头骨三维数字模型后，调整 ZKD3 和 ZKD5，使其都处于大致的眼耳平面，再调整以对齐耳门和正中矢状面，进而尽最大可能重合 ZKD3、ZKD5。NJ1、NJ2 也采用同样方式排列重合，直观展示标本之间整体以及局部的尺寸和形状的差别（图 2）。

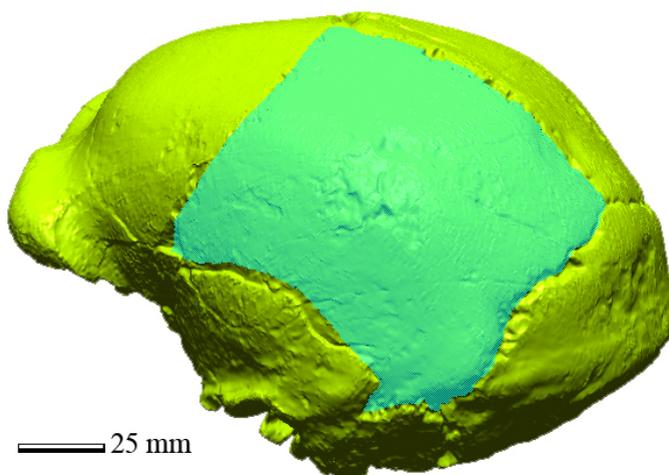


图 1 三维激光扫描及顶骨表面积精确测量 (ZKD 3)

Figure 1 3D laser scanning and the accurate measurement of parietal area (ZKD 3)

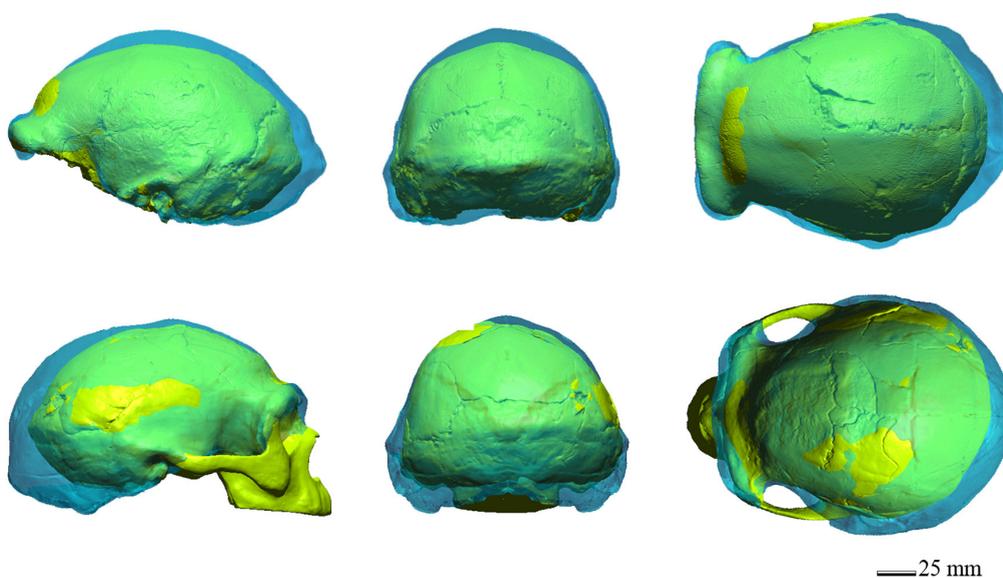


图 2 三维激光扫描复原头骨对比

Figure 2 Comparisons based on 3D scanning data

上排：ZKD 3(黄色) 对比 ZKD 5(蓝色)；下排：NJ 1(黄色) 对比 NJ 2(蓝色)。从左至右依次为：侧面观，后面观，顶面观 [Upper row: ZKD 3(yellow) vs ZKD 5(blue); lower row: NJ 1(yellow) vs NJ 2(blue). From left to right: Lateral view, back view, and top view]

顶骨表面积测量：以往对顶骨表面积的测量多是通过长宽乘积获得，所得结果实际上为顶骨的二维投影面积，误差很大，且这一误差将随着顶骨隆起程度增加而增大。鉴于此，在三维数字模型的基础上，使用软件 Rapidform XOY 精确测量顶骨实际表面积（图

表 1 头骨测量值 (Cranial measurements)

	ZKD 3	ZKD 5	NJ 1	NJ 2
颅容量 Capacity	915.0	1140.0	860.0	1240.0
颅长g-op	188.0	213.0	(180.5)	(200.0)
耳点间宽 au-au	141.0	148.5	(139.8)	151.2*
耳上颅高Auricular height	95.0	102.7	(89.3)	107.2
顶矢弧长Arc b-l	100.0	108.0	(92.0)	113.5
顶人字缘弧长Lambdoidal arc	88.0 (L)	90.0 (L)	(75.5) (L)	100.0 (L)
顶骨面积Parietal area	100.09	109.64	94.68	111.65
颅长(最大)宽指数Cranial index	76.6	75.7	79.2	73.0
颅长(耳上)高指数100*Auricular height/g-op	50.5	48.2	49.5	53.6
上枕鳞长宽指数100*l-op/Ast-ast	40.2	37.6	38.9	50.1
(耳上)高宽指数100*Auricular height/au-au	67.4	69.2	63.9	70.9

注：“*”示该数据由本文作者所测得。其它数据引自文献 [3]、[10]、[15]。线性度量单位为 mm，面积单位为 cm²，容量单位为 ml。

1)。考虑到保存程度，所有四例标本均测量其左侧顶骨。ZKD3 号顶骨边界比较明显，容易区分。NJ2 号保存虽不完整，但顶骨的矢状缝和冠状缝边界基本完整，而鳞状线的走向基本可以通过颞骨和顶骨接触的粗糙表面来界定。ZKD5 号顶骨一部分是复原来的，矢状缝和前边界的冠状缝不完整，后边界人字缝和下边界的鳞状线保存基本完好。前凶点的确定通过保留的冠状缝和矢状缝延伸相交确定。NJ1 号顶骨的不确定性在于人字点的位置。由于人字缝走向存在明显变异，在延伸矢状缝和人字缝时，以尽量增大顶骨面积为原则。

2 比较和结果

2.1 头骨三维数字模型重合对比

图 2 对比了 ZKD3 与 ZKD5 之间和 NJ1 与 NJ2 之间的差别。ZKD5 相对于 ZKD3 来说，颅骨最大长、颅骨最大宽和耳上颅高都有所增加。颅骨最大长的增加基本源于耳门后部分。除了颞骨相对隆起外，ZKD3 从眉间点到枕骨大孔的正中矢状弧的曲度与 ZKD5 基本一致，枕骨角状转折的位置和幅度一致。后面观显示 ZKD5 相对 ZKD3 来说顶骨稍隆起，但还基本保持下宽上窄的近似三角形，颅骨最大宽处皆位于乳突上嵴处。如周口店早晚标本差别一样，NJ2 相对于 NJ1 来说，尺寸在各个方向上都有所增加。颅骨最大长的增加虽然在耳门后部表现得比较明显，与周口店标本不同的是，其前部长度也表现出一定程度的增加。后面观显示 NJ2 相对于 NJ1 的颅骨最大宽有明显的增加，增加幅度大于 ZKD5 相对于 ZKD3 的。

2.2 顶骨表面面积的测量

基于三维激光扫描数据的精确测量得到 ZKD3、ZKD5 和 NJ1、NJ2 的顶骨面积分别

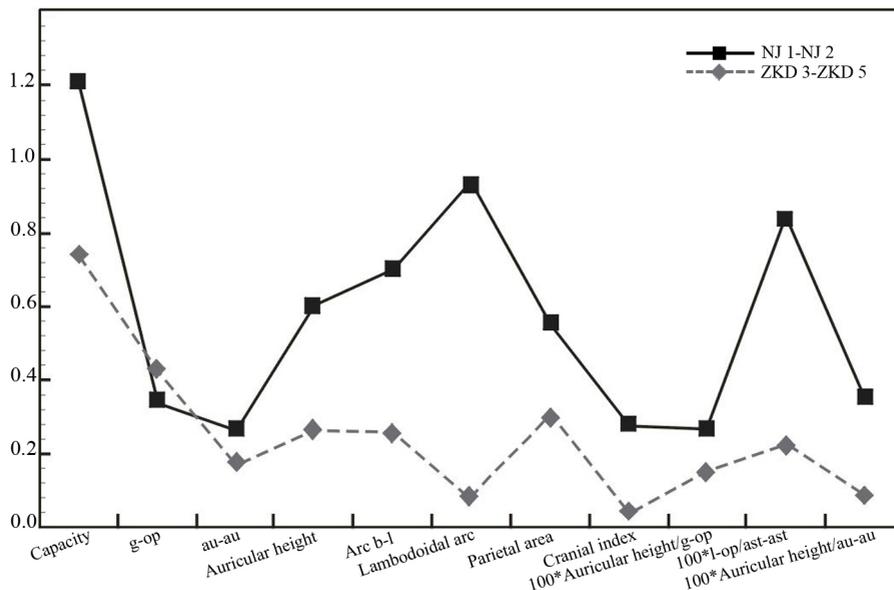


图 3 周口店和南京直立人头骨演化速率曲线对比图

Figure 3 Comparison of evolutionary rate between ZKD and NJ skulls

表 2 演化速率 D 值 (Value D of evolutionary rate)

	ZKD3-ZKD5	NJ1-NJ2
颅容量Capacity	0.743	1.220
颅长g-op	0.422	0.342
耳点间宽au-au	0.175	0.261
耳上颅高Auricular height	0.263	0.609
顶矢弧长Arc b-l	0.260	0.700
顶人字缘弧长Lambdoidal arc	0.076	0.937
顶骨面积Parietal area	0.307	0.547
颅长(最大)宽指数Cranial index	0.041	0.273
颅长(耳上)高指数100*Auricular height/g-op	0.155	0.267
上枕鳞长宽指数指数100*I-op/Ast-ast	0.226	0.843
(耳上)高宽指数指数100*Auricular height/au-au	0.089	0.347

为 100.09、109.64、94.68、111.65 cm³ (表 1)，而通过顶骨矢状弧长与人字缘弧长乘积得到的各标本顶骨面积分别为 88.0、97.2、69.5、113.5cm³ [3, 10, 15]。从这里可以看出，传统方法与实际精确测量的误差分别为 12.1%、11.3%、26.6%、1.7%。基于精确测量来看，周口店和南京地区晚期标本相对于早期标本来说都有不同程度的增加，ZKD5 相对于 ZKD3 增加 9.5%，NJ2 相对于 NJ1 增加 17.9%。

2.3 头骨测量数据对比

在比较 ZKD3、5 之间以及 NJ1 和 NJ2 之间的传统测量数据差别时，考虑到这 4 具人类头骨化石的完整程度不一致，我们选取了其共有的测量项目以进行比较。除直接测量距离、弧长外，还包括颅容量，以及相关的间接计算指数 (表 1)。线性测量结果显示，

ZKD5 相对于 ZKD3 来说, 颅骨尺寸在各个方向上都有所增加, 不同方向的增加程度有所差别。此外, 颅容量表现出晚期比早期增加的趋势。南京地区早晚标本也表现出与周口店相对应的演化趋势, 但表现出一些差别, 如颅指数反映的大概颅骨顶面观形状在 ZKD3 和 ZKD5 上接近, 而 NJ1 相对 NJ2 来说较狭长。

在以上列举数据的基础上, 并包含顶骨精确测量面积, 计算了周口店直立人颅骨的演化速率 D 值, 并与南京标本演化速率进行了比较。计算结果 (取绝对值) 见表 2 和图 3。

计算结果表明, 在周口店直立人中 (见图 3), D 值最小的是 0.041, 最大的是 0.743; 在南京古人类中, D 值最小的是 0.267, 最大的是 1.220。除颅长值项目外, 其余 10 项测量值的 D 值在南京古人类中的皆大于周口店古人类中的相应值, 达 1.5 至 12.3 倍。若将 11 项 D 值平均, 周口店直立人的为 0.251, 南京古人类的为 0.577。若将这 11 项数值作配对 t 检验, 则得 $t > t_{0.01}$, 故 $P < 0.01$, 示这两组之间差异非常显著。这些数值显示, 南京古人类的演化速率远大于周口店直立人的。换言之, 如与南京古人类的演化速率相比, 周口店直立人的演化速率显得慢很多。

3 讨 论

周口店出土人类化石的地层从早到晚跨越约 30 万年, 早晚期化石代表形态特征的差别一直以来受到颇多关注。最早的当属魏敦瑞^[3], 他指出第一地点的中国猿人群体的形态特征长期保持不变, 上部堆积发现的标本与下部堆积发现的并无形态上的明显差别, 即使有差别, 也主要是由于性别差异所导致。随后的德日进^[2]也提出早晚期代表难以看出“哪怕一点点解剖学上的差别”。当 5 号头骨发现后, 这种“绝对的稳定”被打破, 5 号头骨在与其他周口店头骨对比后, 与进步性状和形态特征在演变等词汇联系起来^[16]。头骨在演化这一现象在后来的牙齿、颅内模研究上得到进一步证实, 逐渐形成周口店第一地点古人类形态特征存在时序性变异的观点^[17, 18]。本文针对第一地点最早最晚头骨, 通过三维数字模型重合、不规则三维曲面的精确测量以及传统数据对比结果也再次证明这一点。这种演化变化主要表现在尺寸上的增加, 整个颅骨的轮廓形状并没有明显的区别。然而, 在不断增加时序性变异证据的同时, 时序性变异到底程度如何, 也就是演化速率到底多大又作为新的问题出现。在定义这一程度的时候, 不可避免的需要合适的对应标本来将演化速率相对化。本文经过论证, 在考虑了年代、分类和年龄、性别后选择了 NJ1 和 NJ2 作为对比标本。

南京古人类的演化速率表明了, 在周口店直立人生存期间, 古人类的演化有可能达到的何种程度的速率。但是, 周口店直立人的演化却没有达到这样快的演化速率。究其原因, 缺乏基因交流不能不说是一个重要原因。也就是说, 周口店直立人群有可能是一个相对隔离的群体。德日进当年的推测是可信的。

徐钦琦等对安徽芜湖金盘洞动物群的研究可以为上述说法提供旁证。“南京汤山葫芦洞的大洞附近, 生活着以肿骨鹿和葛氏斑鹿为主体的鹿群。……但是在金盘洞附近, 生活的却是以马鹿和梅花鹿为优势的鹿群。……为什么在倒数第二冰期, 这两个地质年代相

同的鹿群会有这些小的差别呢?……在南京汤山与安徽芜湖之间,有许多低矮的丘陵。在这种低山上很可能长满了这种茂密的森林,据 Repenning 等的研究,北美的这种密林的存在会使北美的动物群之间的交流变得不太通畅。……也许,这种密林的存在可以造成芜湖和南京的两个鹿群的不同”^[19]。密林的存在可以使动物群之间的交流变得不太通畅;不难理解,某类环境因素有可能使当时的古人类群体之间的交流变得不通畅。

“假如有两个群体彼此完全隔离,任何迁徙交流都不可能进行,他们最终会在遗传上歧化。如果这种完全隔离的状态持续很长时间,他们可能会变成不同的物种”^[20]。如果周口店直立人群是一个完全隔离的人群,这个人群是否也会演变成不同的物种?估计还不会,因为出现这种情况需要较长时期的隔离,在哺乳动物中,这大约需要 1 百万年时间^[20]

致谢:感谢张伟、潘雷在标本扫描、重建以及数据后期处理方面给予的帮助!

参考文献

- [1] 吴汝康,董兴仁.北京猿人化石研究的回顾与展望[A].见:吴汝康,任美镛,朱显谟等.北京猿人遗址综合研究[C].北京:科学出版社,1985,86-101.
- [2] 黄慰文.周口店北京直立人遗址[M].北京:文物出版社,2007,1-230.
- [3] Weidenreich F. The *Sinanthropus* population of Choukoutien (Locality 1) with a preliminary report on new discoveries [J]. Bull. Geol. Soc. China, 1935, 14:427-468.
- [4] Kidder JH, AC Durban. A re-evaluation of the metric diversity within *Homo erectus* [J]. J. Hum. Evol., 2004, 46:299-315.
- [5] Antón SC. Evolutionary significance of cranial variation in Asian *Homo erectus* [J]. Am. J. Phys. Anthropol., 2002, 118: 301-323.
- [6] 吴新智.再论南京直立人高耸鼻梁的成因[J].人类学学报,2008,27:191-199.
- [7] 董为.气候环境的变化与北京猿人的体质与文化演变——评玻阿兹和石汉的《龙骨山—冰期直立人的传奇》一书[J].第四纪研究,2004,4(24):486.
- [8] 黄培华,金嗣炳,梁任又等.北京猿人第一个头盖骨及其遗址堆积层年代的电子自旋测年研究[J].人类学学报,1991,10(2):107-115.
- [9] Zhao JX, Hu K, Collerson KD, et al. Thermal ionization mass spectrometry U-series dating of a hominid site near Nanjing, China [J]. Geology, 2001, 29(1): 27-40.
- [10] 吴汝康,李星学,吴新智等.南京直立人[C].南京:江苏科学技术出版社,2002,213.
- [11] 金昌柱.第二节 翼手目和啮齿目[A].见:吴汝康,李星学,吴新智等,南京直立人[C].南京:江苏科学技术出版社,2002,91-102.
- [12] 黄培华,梁任又,郑丽珍等.和县猿人年代研究[J].人类学学报,1995,14(3):262-265.
- [13] 张银运,邢松.周口店直立人 3 号头骨的性别和年龄:南京直立人头骨的启示[J].人类学学报,2011,30(3):241-249.
- [14] 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.
- [15] 张银运,刘武.南京 2 号头骨化石的复位和形态[J].人类学学报,2006,25(4):267-275.
- [16] 邱中郎,顾玉珉,张银运,张森水.周口店新发现的北京猿人化石及文化遗物[J].古脊椎动物与古人类,1973,11:109-131.
- [17] 张银运.周口店第一地点人类牙齿化石的时序性变异[J].人类学学报,1991,10(2):85-95.
- [18] Wu XJ, Schepartz LA, Christopher JN. Morphological and morphometric analysis of variation in the Zhoukoudian *Homo erectus* brain endocasts [J]. Quatern. Int., 2010, 211:4-13.

[19] 徐钦琦, 金昌柱, 郑龙亭等. 关于金盘洞遗址的古地理古气候古生态问题 [J]. 人类学学报, 2009, 28(1): 26-31.

[20] 卡瓦利-斯福扎 LL, F 卡瓦利-斯福扎 (乐俊河译). 人类的大迁徙—我们是来自非洲吗?[M]. 北京: 科学出版社, 1998, 1-375.

Morphological Comparison of the ZKD 3 and 5 Skulls and the Probable Population Isolation as Reflected by Evolutionary Rates

XING Song^{1,2}, ZHANG Yin-yun¹, LIU Wu¹

(1. Key Laboratory of Evolutionary Systematics of Vertebrates, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049)

Abstract: In 1941, Pere Teilhard de Chardin emphasized the morphological stability of *Homo erectus* from Zhoukoudian throughout the 50 meters of sediments of Locality 1. He believed that not a single anatomical difference could be detected between the skull remains found at the very bottom of the deposit and those collected at the very top. This morphological stability was evidence of a slowness that characterized biological evolution whenever not obscured, disturbed or accelerated by the intrusive immigration of foreign elements.

The present study employs both traditional metrics and recently developed 3D scanning techniques to explore the morphological variations of skulls between the probable first and last inhabitants, represented by ZKD 3 and 5. Also these variations are scaled by those between NJ 1 and 2 skulls, whose owners probably spent the same duration as ZKD 3 and 5. After comparison, the skull of the latest (or top) inhabitant at Zhoukoudian Locality 1 was found to have increased in every direction related to the earliest (or bottom) inhabitant, while the shape seems to be relatively stable though the hundreds of thousand years that passed in the interim.

In the present study, evolutionary rates of *Homo erectus* from Zhoukoudian were determined using 11 cranial measurements. The results show that biological evolutionary rate is very slow, compared with that of hominid from Nanjing. The *Homo erectus* crania from Zhoukoudian may represent an isolated population, and as a result, lacked evidence of gene flow from outside populations.

Key words: *Homo erectus*; Zhoukoudian; Evolutionary rate; Isolation