www.scichina.com csb.scichina.com

利用 3D 激光扫描技术分析周口店直立人脑的不对称性

吴秀杰¹,潘雷¹²

论文

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
E-mail: wuxiujie@ivpp.ac.cn

2011-01-04 收稿, 2011-03-23 接受

国家自然科学基金(40972017)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-159)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA05130100) 和科技部国际合作项目(2009DFB20580)资助

摘要 探讨早期人类脑不对称性的主要研究材料是古人类颅内模,即从颅骨内表面得到的脑的外部形态.由于受研究材料和方法的限制,对脑不对称性的研究一般只局限在左右半球向前、向后突出的程度,或者对脑的前部、后部宽度的对比上.本文利用 3D 激光扫描技术,对距今 40~80 万年前的周口店直立人脑的不对称性进行了研究,通过与现代人颅内模对比,显示周口店直立人和现代人在左右半球的绝对脑量和表面积上都没有表现出明显的不对称性,然而在脑量和表面积构成的相对脑量上表现出明显差异:周口店直立人左右半球的相对脑量没有显著差异,个体间差异较大;现代人左半球的相对脑量明显大于右半球,个体间变异范围较小.提示在人类进化过程中脑的不对称性不是发生在左右半球的绝对脑量上,而是起源于相对脑量的变化,这种解剖结构的变化可能与脑一侧优势的演化过程相关.

关键词 周口店直立人 脑不对称性 脑量 表面积 脑演化

《中国科学》杂志社

SCIENCE CHINA PRESS

自1861年法国医生皮埃尔·布罗卡发现左脑半球 是语言的功能区以来,人们对大脑左右半球的不对 称性就一直存在浓厚的兴趣.人类左右脑半球在解 剖结构和功能上具有高度的特异化,各自负责某些 专门的活动,脑的一侧优势与左右半球解剖结构的 不对称具有一定关系^[1].对于现代人脑左右半球解剖 结构的不对称性研究较多,通过 X 线摄影法、MRI 和 CT 等技术,发现现代人脑半球的重量^[2]、乙状沟 裂的长度^[3]、静脉窦的走向^[4]、额极枕极突起的程 度^[5,6]、神经细胞的数量^[7]、脑沟回的模式^[8]、侧脑室 的大小^[9]以至于脑叶生长发育的速度^[10]等等都存在 不对称性.脑的不对称性同人的行为特征,如语言、 利手、音乐才能、学习能力等相关联^[11].

头骨石化过程中,脑的软组织已经不复存在,古 人类脑不对称性研究的主要材料是颅内模.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^[12].人类大脑的形态结构极为复杂, 大脑半球的表面有着无数深浅不同的沟、裂和脑回. 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,根据这4个标志在 颅内模上所划分的各个脑叶与实际脑叶并不完全一 致. 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,提供古人类脑的解剖、生理和进化等方面的 信息. 由于受研究材料和方法的限制, 对古人类脑不 对称性的研究一般局限在左右两半球向前(额极前突) 和向后突出(枕极后突)程度、或者两侧额叶、枕叶宽 度的对比上^[4,6,13,14].一些学者的研究发现南方古猿、 能人、尼安德特人、直立人和智人的颅内模都存在明 显的不对称性, 表现为左枕叶和右额叶偏大^[13,15], 脑 的不对称性可能与使用工具和姿势语言的产生有

英文版见: Wu X J, Pan L. Identification of Zhoukoudian *Homo erectus* brain asymmetry using 3D laser scanning. Chinese Sci Bull, 2011, 56, doi: 10.1007/s11434-011-4512-1

关^[11,16],推测脑的不对称性在人类的进化过程中起 源很早,当时的人可能已经具有了用右手执物的习 惯.化石颅内模解剖结构不对称的研究,可以为脑一 侧优势的起源提供证据.

周口店是在我国境内最早发现的直立人化石地 点,自1927年正式发掘以来,周口店第1地点迄今已 经发现了较完整的6具头盖骨化石(表 1).即周口店 直立人(ZKD)II,III,V,X,XI和XI号,并人工复原 出相应的6件颅内模标本.1932年,步达生复原了 ZKDIII号颅内模,发现其左侧额下回与语言相关的 Broca's 区的面积大于右侧,推测周口店直立人的脑 具有不对称性^[19].1935~1938年,Weidenreich^[20,21]复 原了ZKDII,ZKDX,ZKDXI和ZKDXI号颅内模,初 步观察认为周口店直立人可能左脑比右脑大一些. 1973年,Qiu等人^[22]复原了ZKDV号颅内模.研究发 现ZKDV号表现为较宽的左枕叶-右额叶类型^[23,24], 类似于现代人颅内模表现形式^[13,14].

迄今为止,对周口店直立人脑不对称性的研究 还只是局限在对比左右脑半球前后突出程度和两侧 宽度的对比上.虽然 Weidenreich^[20,21]提出周口店直 立人可能左脑半球更大一些,但由于受传统的测量 方法的限制,并没有作深入研究和探讨.本文采用 3D 激光表面扫描技术,对周口店直立人颅内模进行 扫描和三维重建,获取其左右脑半球的容量和表面 积.通过与现代人颅内模的对比,探索人类进化过程 中脑不对称性的演化过程.

1 材料与方法

(i)研究材料. 表1和图1为本文使用的周口店 直立人颅内模标本.ZKDII,ZKDIII,ZKDV,ZKDX, ZKDXI,ZKDXI来自中国科学院古脊椎动物与古人类 研究所,用来对比的42例现代人颅内模标本(男性和 女性各半)来自美国哥伦比亚大学人类学系RLH实验 室和南非威特沃特斯兰德大学医学院解剖系.

表1 本文使用的周口店直立人标本

	编号	发现时间(年)	年代(Ma) ^[17]	颅容量(cm ³) ^[18]
ZKD∭	Locus E	1929	>0.80	915
ZKD [[Locus D	1930	$0.68 \sim 0.78$	1020
ZKD X	Locus L I	1936	$0.68 \sim 0.78$	1225
ZKDXI	Locus L II	1936	$0.68 \sim 0.78$	1015
ZKD∭	Locus LⅢ	1936	$0.68 \sim 0.78$	1030
ZKD V	Locus HⅢ	1934, 1966	>0.40	1140



图 1 本文使用的周口店直立人颅内模标本左侧面观 (a) ZKD III; (b) ZKD II; (c) ZKD X; (d) ZKD XI; (e) ZKD XII; (f) ZKD V

(ii) 3D 激光扫描. 使用美国 NextEngine 公司 (www.NextEngine.com)生产的便携式 3D 激光扫描仪 (Model 2020i Desktop)对周口店直立人和现代人颅内 模进行扫描,扫描仪的精确度为 0.79~1.05 mm^[25]. 此款扫描仪体积小、重量轻,能够捕捉标本表面的颜 色信息,适合于人类头骨、颅内模等标本材料的研究. 利用可视化三维图像处理软件 Rapidwork (NextEngine Inc, Santa Monica, California, US),在 Dell 图像 工作站上,三维重建出虚拟的颅内模,然后把虚拟复 原出的颅内模摆放在标准平面上以利于准确地分割 左右半球:水平 X-轴平面穿过额极和枕极(图 2(a)), 垂直 Y-轴平面穿过左右脑半球的中央面(图 2(b)和 (c)).沿着垂直 Y-轴平面,把颅内模的左右半球分割 开(图 2(d)~(h)),形成 2个独立的 3D 图像: 左半球(图 2(f))和右半球(图 2(h)).

(iii)测量和统计方法.利用三维图像处理软件 Rapidwork,分别测量左半球和右半球的容量和表面 积,获得"左半球脑量"、"右半球脑量"、"左半球表面 积"和"右半球表面积"的绝对数值.

脑量的大小与身体的大小是密切相关的,为比较不同个体之间脑量的大小,我们使用相对脑量的概念,即单位表面积含有的半球脑量,分析周口店直立人和现代人左右脑半球不对称性的差异,具体计算方法如下:(1)左半球相对脑量(%)=100×左半球脑量^{1/3}/左半球表面积^{1/2};(2)右半球相对脑量(%)=100×右半球脑量^{1/3}/右半球表面积^{1/2}.

利用 SPSS 13.0 软件,对左右半球脑量、表面积 和左右半球相对脑量进行统计、分析和显著性检验 (Paired Samples *t*-Test),验证左右脑半球的不对称性 是否具有显著性差异.



图 2 虚拟复原的 3D 颅内模标准平面及左右脑半球的分割过程

(a) 水平标准平面; (b), (c) 垂直标准平面; (d)~(f) 左脑半球分割过程; (d), (g), (h) 右脑半球分割过程. FP, 额极; OP, 枕极; FF, 两额极 中点; PA, 两顶叶中点; PP, 两枕极中点; OC, 枕骨大孔前缘点

2 结果

2.1 左右半球脑量比较

表 2 为周口店直立人和现代人左右半球脑量、 表面积和相对脑量的数值. ZKD II, ZKD II, ZKD V, ZKD XI和 ZKD XII 右半球脑量大于左半球; 右半球比 左半球分别大 12.2, 5.6, 7.8, 25.6 和 13.3 cm³; ZKD X 左半球脑量大于右半球, 左半球比右半球大 49.7 cm³. 现代人左半球脑量的平均值为 678.7 cm³, 变异范围 为 511.4~843.2 cm³; 右半球脑量平均值为 680.3 cm³, 变异范围为 513.5~868.4 cm³. 显著性检验结果显示 (表 3),周口店直立人和现代人左右半球脑量大小没 有明显差异.

2.2 左右半球表面积比较

ZKDⅡ, ZKDⅢ, ZKDV, ZKDXI和 ZKDXI右半

球表面积大于左半球,右侧比左侧分别大 4.3, 0.9, 1.1,10.1 和 0.3 cm²; ZKDX 左半球表面积大于右半球, 左侧比右侧大 15.4 cm²(表 2).现代人左半球表面积 的平均值为 336.7 cm²,变异范围为 280.9~386.8 cm²; 右半球表面积平均值为 337.9 cm²,变异范围为 280.6~397.2 cm²(表 2).周口店直立人左右半球表面 积没有显著性差异(表 2).现代人左右半球表面积的 大小没有显著性差异(表 3).

2.3 左右半球相对脑量比较

表 2 显示, ZKDⅢ, ZKDV和 ZKDⅫ右半球相对脑量大于左半球, 右侧比左侧分别大 0.2%, 0.1%和 0.4%; ZKDX和 ZKDⅪ左半球相对脑量大于右半球, 二者左侧比右侧大 0.1%. ZKDⅡ (左半球 49.1%), 右半球 49.1%)和 ZKDV (左半球 46.9%, 右半球 47.0%)超出现代人左右半球相对脑量的变异范围(左半球 47.1%~

	左半球					
	脑量	表面积	相对脑量	脑量	表面积	相对脑量
ZKD 🎚	472.0	251.4	49.1	484.2	255.7	49.1
ZKD Ⅲ	432.5	244.8	48.3	438.1	245.7	48.5
ZKD V	559.8	309.1	46.9	567.6	310.2	47.0
ZKD X	634.4	314.2	48.5	584.7	298.8	48.4
ZKDXI	504.7	271.9	48.3	530.3	282.0	48.2
ZKD∭	516.2	274.8	48.4	529.5	275.1	48.8
现代人	678.7(511.4~843.2)	336.7(280.9~386.8)	$47.9(47.1 \sim 48.8)$	680.3(513.5~868.4)	337.9(280.6~397.2)	47.8(47.1~48.7)

表 2 周口店直立人和现代人左右半球脑量(cm³)、表面积(cm²)和相对脑量(%)

	左右半球	左右半球	左右半球
	脑量	表面积	相对脑量
ZKD (<i>n</i> =6)	0.829	0.953	0.341
现代人(n=42)	0.680	0.330	0.046^{*}

表 3 周口店直立人和现代人左右半球脑量、表面积和相 对脑量显著性检验结果^{a)}

a) *, *P*<0.05

48.8%, 右半球 47.1%~48.7%).

显著性检验结果显示(表 3),周口店直立人左右 半球相对脑量没有明显差异,而现代人左右半球相 对脑量存在明显差异.图3对比了周口店直立人和现 代人左右半球相对脑量的 95%置信区间变异范围, 周口店直立人左半球相对脑量的变异范围较大,而 现代人左右半球相对脑量的变异范围较小.

3 讨论与结论

脑量增加是人类演化的一个重要特点,脑量的 变化体现在 2 个方面:绝对脑量和相对脑量.绝对脑 量是指脑的重量或体积,相对脑量是指脑量的大小 与身体某一部位大小之间的关系.本文利用 3D 激光 扫描技术,对周口店直立人脑的不对称性进行了研 究,结果显示,人类进化过程中,脑不对称性的变化 不是表现在左右半球的绝对脑量上,而是体现在两 半球的相对脑量上.

周口店直立人年代距今约 40~80 万年[17], 脑量



图 3 周口店直立人和现代人左右半球相对脑量比较 95%置信区间

为 915~1225 cm³(表 1),位于直立人的变异范围 600~1251 cm^{3[26]},而小于现代人脑量的平均值为 1390 cm^{3[27]}.现代人脑量的变异范围为 1140~1600 cm^{3[27]},虽然现代人有些个体的脑量与直立人相似, 但脑的形态特征却与直立人有很大差异:直立人脑 型低矮,最大宽的位置较低,额叶扁平而窄,顶叶弯 曲程度小,枕叶向后突起的程度较大,小脑较狭长, 左右两侧小脑连接不紧密;现代人脑高增加,额叶圆 隆宽阔,顶叶高高隆起,枕叶缩小,小脑的形态特征 趋向圆隆,两侧小脑半球向矢状线靠拢^[28].人类进 化过程中,伴随着脑量的增加,脑的形态特征发生的 了很大的变化,然而左右半球脑量的比例并没有发 生明显变化,周口店直立人和现代人绝对脑量都没 有体现明显的不对称性.

从相对脑量看,周口店直立人左右半球没有显 著性差异,而现代人左右半球间差异显著.周口店直 立人相对脑量的变异范围较大,个体间存在较大差 异;而现代人相对脑量的变异范围较小,个体间差异 小于周口店直立人.从周口店直立人到现代人,脑的 内部组织结构发生了显著变化.人类脑不同部位的 扩大,可能具有功能的意义,脑的解剖结构的组成比 脑的尺寸更重要^[29].脑的不对称并不是人类独特的 特征,一些学者发现脑的不对称性是普遍存在的, 鸟、猴和类人猿都存在不对称性^[30],脑的这种一侧优 势现象可能受进化、遗传、生长发育、生活经验、病 理等多种因素的影响^[31].

脑量的扩大与其功能的复杂化密切相关, 但是 脑量的大小与智慧并不是成正比的,人类才智的高 低主要是受到后天因素的影响[32]. 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^[33,34]. 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、直立人和智人的颅内模都存在明显的不对 称性. 通过对早期人类颅内模的研究发现类人猿额 下回的语言中枢 Broca's 区没有扩大和不明显, 南方 古猿非洲种、能人和直立人此区是发达的, 很可能在 南方古猿阶段脑的语言中枢已经开始出现了[16],但 是在颅内模上看到语言中枢并不意味着南方古猿已 经能够说话了,只是提示脑的功能复杂化,为语言交 流提供了可能性.一些古人类学家认为南方古猿脑 量太小,所以缺乏用语言交流的能力.能人KNM-ER 1470 颅内模左额叶有 2 个小的呈三角形的沟回,相 当于现代人语言中枢 Broca's 区,推测 2.0 Ma 前的 能人可能已经有语言的能力了.直立人的 Broca's 区 是否和语言和掌握工具有关,还不能确定.有两个证 据证明直立人没有语言的能力:其一是解剖学上的 证据,直立人的喉很短,所以还不能产生元音;其二 直立人胸椎管比现代人小很多,椎管内的神经也比 现代人小很多,而控制呼吸运动的肋腔肌是和这些 神经相连的,小的胸管提示直立人缺乏控制语言的 主要条件——呼吸能力^[35].

从本文颅内模上的证据可以看出,周口店直立 人左右半球的绝对脑量和表面积虽然同现代人相似, 都没有表现明显的不对称性,但是两半球的相对脑 量却有显著差别,提示周口店直立人脑的解剖结构 与现代人不同,推测还不具有语言能力.在人类进化 过程中,脑的不对称性发生了变化,人类语言的产 生、智力水平的提高、行为方式的进步可能与脑的这 种解剖结构的变化有一定关系.

致谢 感谢美国哥伦比亚大学 Ralph Holloway 教授和南非威特沃特斯兰德大学 Ronald Clarke 教授提供的现代人颅内 模标本.

参考文献

- 1 Richard G P. Structural asymmetries of the human brain and their disturbance in schizophrenia. Schizophr Bull, 1999, 25: 121–139
- 2 Pilcher D L, Hammock E A D, Hopkins W D. Cerebral volumetric asymmetries in non-human primates: A magnetic resonance imaging study. Laterality, 2001, 6: 165–179
- 3 Cunningham D J. Contribution to the surface anatomy of the cerebral hemispheres. Cunningham Memoirs (R Irish Acad), 1892, 7: 372
- 4 Le May M. Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man and nonhuman primate. Ann N Y Acad Sci, 1976, 280: 349–366
- 5 Le May M, Culebras A. Human brain: Morphologic differences in the hemispheres demonstrable by carotid arteriography. N Engl J Med, 1972, 287: 168–170
- 6 Le May M, Billing M S, Geschwind N. Asymmetries of the brains and skulls of nonhuman primates. In: Armstrong E, Falk D, eds. Primate Brain Evolution, Methods and Concepts. New York: Plenum Press, 1982. 263–277
- 7 Scheibel A B, Paul L A, Fried I, et al. Dendritic organization of the anterior speech area. Exp Neurol, 1985, 87: 109–117
- 8 Davatzikos C, Bryan R N. Morphometric analysis of cortical sulci using parametric ribbons: A study of the central sulcus. J Comput Assist Tomogr, 2002, 26: 298–307
- 9 Shenton M E, Kikinis R, McCarley R W, et al. Application of automated MRI volumetric measurement techniques to the ventricular system in schizophrenics and normal controls. Schizophr Res, 1991, 5: 103–113
- 10 Taylor D C. Different rates of cerebral maturation between sexes and between hemispheres. Lancet, 1969, 2: 140–142
- 11 Galaburda A M, Le May M, Kemper T L, et al. Right-left asymmetries in the brain. Science, 1978, 199: 852-856
- 12 Wu X J, Liu W, Norton C J. Endocast—the direct evidence and recent advances in the study of human brain evolution. Prog Nat Sci, 2007, 17: 993–1002
- 13 Holloway R L, De La Coste-Lareyondie M C. Brain endocast asymmetry in pongids and Hominids: Some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance. Am J Phys Anthropol, 1982, 58: 101–110
- 14 Zilles K, Dabringhaus A, Geyer S, et al. Structural asymmetries in the human forebrain and the forebrain of non-human primates and rats. Neurosci Biobehav Rev, 1996, 20: 593–605
- 15 Falk D. Evolution of cranial drainage in hominids: Enlarges occipital/marginal sinuses and emissary foramina. Am J Phys Anthropol, 1986, 70: 311–324
- 16 Tobias P V. Recent advances in the evolution of the hominids with especial reference to brain and speech. Pontific Acad Sci, 1983, 50: 85–140
- 17 Shen G, Gao X, Gao B, et al. Age of Zhoukoudian *Homo erectus* determined with ²⁶Al/¹⁰Be burial dating. Nature, 2009, 458: 198–200
- 18 Weidenreich F. The skull of *Sinanthropus pekinensis*: A comparative study on a primitive hominid skull. Pal Sin New Ser, 1943, 10: 108–113
- 19 Black D. The brain cast of *Sinanthropus*—A review. J Comp Neurol, 1932, 56: 361–366
- 20 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. Pal Sin Ser D, 1936, 7: 1–50
- 21 Weidenreich F. The ramification of the middle meningeal artery in fossil Hominids and its bearing upon phylogenetic problems. Pal Sin N S D, 1938, 110: 1–16

- 22 Qiu Z L, Gu Y M, Zhang Y Y, et al. Newly discovered *Sinanthropus* remains and stone artifacts at Zhoukoudian. Vertebr PalAsiat, 1973, 11: 109–131
- 23 Wu X J, Schepartz L, Liu W. Endocranial cast of Zhoukoudian skull V: A new *Homo erectus* brain endocast from China. Proc R Soc B, 2010, 277: 337–344
- 24 Wu X J, Schepartz L, Norton C J. Morphological and morphometric analysis of variation in the Zhoukoudian *Homo erectus* brain endocasts. Quatern Int, 2010, 211: 4–13
- 25 Sholts S B, Flores L, Walker P L, et al. Comparison of coordinate measurement precision of different landmark types on human crania using a 3D laser scanner and a 3D digitiser: Implications for applications of digital morphometrics. Int J Oste Oarchaeol, 2010, doi: 10.1002/oa.1156
- 26 Rightmire G P. Brain size and encephalization in early to mid-Pleistocene Homo. Am J Phys Anthropol, 2004, 124: 109–123
- 27 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. 科学通报, 2008, 53: 1570-1575
- 28 Weaver A H. Reciprocal evolution of the cerebellum and neocortex in fossil humans. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102: 3576–3580
- 29 Holloway R L. The evolution of the primate brain: Some aspects of quantitative relations. Brain Res, 1968, 7: 121–172
- 30 Geschwind N, Galaburda A M. Cerebral lateralization: Biological mechanisms, associations and pathology. Arch Neurol, 1985, 42: 428–459
- 31 Toga W, Thompson P M. Mapping brain asymmetry. Nat Rev Neurosci, 2003, 4: 37–48
- 32 Willerman L, Rutledge J N, Bigler E D. In vivo brain size and intelligence. Intelligence, 1991, 15: 223-228
- 33 Henneberg M. Decrease of human skull size in the Holocene. Hum Biol, 1988, 60: 395-405
- 34 吴秀杰, 刘武, 张全超, 等. 中国北方全新世人群头面部形态特征的微观演化. 科学通报, 2007, 52: 192-198
- 35 MacLarnon A, Hewitt G P. The Evolution of human speech: The Role of enhanced breathing control. Am J Phy Anthrop, 1999, 109: 341-363