

柳江人头骨化石的CT扫描与脑形态特征

吴秀杰*, 刘武, 董为, 阙介民, 王燕芳

脊椎动物进化系统学重点实验室, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044;

中国科学院高能物理研究所, 北京 100049

E-mail: wuxiujie@ivpp.ac.cn

2007-10-29 收稿, 2008-05-12 接受

中国科学院知识创新工程重要方向项目(编号: KZCX2-YW-106)、国家自然科学基金(批准号: 40772018)、国家重点基础研究发展计划(批准号: 2006CB806400)和科技部国际合作项目(批准号: 2007DFB20330)资助

摘要 柳江人头骨是迄今在中国华南地区发现的保存最为完整的更新世晚期人类化石, 因颅腔的内面附有坚硬的钙质胶结物, 无法获取清晰的颅内模, 以往的研究只是停留在头骨的外表面. 采用高分辨率 CT 机对柳江人头骨进行了扫描及三维重建, 获取虚拟的柳江人颅内模及脑的形态特征的数据, 为其在人类进化上的地位提供新的信息. 通过与和县, 周口店(ZKD), KNM-WT 15000, Sm 3, Kabwe, Brunn 3, Predmost 等化石人类及现代人颅内模的比较, 显示柳江脑多数特征与现代人相似, 如长而宽的脑型, 额叶宽阔饱满, 脑较高, 顶叶加长; 少数特征与现代人不同而似早期人类, 如枕叶后突程度较现代人显著、小脑半球较现代人收缩. 对虚拟颅内模的测量显示柳江人的颅容量为 1567 cc, 位于晚期智人的变异范围而远大于现代人的平均值. 柳江人脑的发育程度与晚更新世晚期人类最接近.

关键词
柳江人
CT 扫描
颅内模
脑进化

脑演化是人类演化的重要组成部分, 其研究可以为人类起源、演化、人群关系、语言及智力发育等方面提供重要的信息. 脑演化研究的直接证据是颅内模, 颅内模保存了脑表面的形态特征, 通过对其长、宽、高以及沟回特点的研究, 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^[1]. 化石人类的头骨材料非常珍贵, 不可能对标本进行实体解剖, 加上多数古人类头骨保存不完整, 或内表面附有地层胶结物, 难以清理干净, 因而很难获得理想的颅内模, 传统的研究方法在很大程度上阻碍了对脑演化的研究. 近年来, 计算机断层扫描(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, 为脑演化的研究提供了广阔的前景. 1983年, Conroy等人^[2]将CT扫描技术应用到人类化石标本的研究中. 高分辨率CT技术能够区分出头骨化石的脑腔和骨壁密度的差异, 在不破坏化石标本的情况下, 把研究工作从化石标本的外表延伸到标本内部, 重建早期人类脑的形态特征. CT技术的发展,

使得古生物学家和古人类学家能够对珍贵的人类化石标本进行内部形态的研究, 促进了古人类学的发展.

南方古猿化石标本MLD37/38头骨被胶结物充填, 头盖部保存不完整, 人工方法难以修复, 通过计算机断层扫描技术对此标本进行了三维重建, 测得其颅容量 425 cc^[3]. 此后, 古人类学家先后提取了 STS 5, STS 71, OH 5, GLL 33, SK 48, TAUNG 1, BODO, OH 9, NDUTU和 STEINHEIM等早期人类的三维扫描数据^[4-8]. 2005年, Falk等人^[9]利用CT技术复原了印度尼西亚出土的距今约有 1.8 万年历史的“弗洛里斯人”头骨化石的虚拟颅内模, 发现其脑量虽小, 但脑的形状和沟回特点却同直立人很相似, 提出“弗洛里斯人”并不是患头部畸形综合病的患者, 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.

20世纪90年代, CT技术被引进中国古生物研究中, 主要是用于古脊椎动物和恐龙蛋的内部结构的观察^[10-13]. CT技术在中国古人类学上的应用还只是刚刚开始, 中国虽然拥有丰富的化石人类头骨标本

(如周口店, 大荔、金牛山, 柳江), 但是长期以来一直是采用传统的研究方法集中于头骨外表面形态特征的观察和测量上, 对其颅腔的内部结构和脑的进化过程的研究还很薄弱. 2004 年, 中、法两国人员合作, 对“郧县人 号头骨”进行了CT扫描和复原, 但由于其复原工作的重点是矫正和修补挤压变形的头骨, 对其脑的形态特征并没有很好地展现和进行深入地研究 [14].

柳江头骨化石是 1958 在广西柳州地区通天岩洞发现的, 标本的内面附有坚硬的钙质胶结物, 为防止破坏标本, 以往的研究工作只能停留在标本的外表面形态上 [15~18]. 由于柳江人出土的地点并不明确, 且所得数据皆为间接年代, 故长期以来对柳江人的年代一直存有争议 [19~22]. 一些学者认为柳江人的年代偏晚, 距今约 40~68 ka [20], 其颅骨形态特征及身体尺寸比例与山顶洞人头骨相比, 显得要现代很多, 而与现代人差异很小 [17~19], 但还有一些学者认为, 柳江人的年代可能偏早, 距今为 101, 153 ka, 甚至 220 ka [21,22]. 本文采用高分辨率的CT技术, 对更新世晚期化石柳江人头骨进行扫描, 三维重建其脑的形态特征. 通过对柳江标本脑的形态特征的研究, 为其在人类进化上的地位提供新的信息.

1 材料与方法

1.1 研究材料

表 1 为用来与柳江比较的颅内模标本. 柳江头骨化石和县, ZKD , ZKD , ZKD , ZKD ,

表 1 本文用来与柳江比较的颅内模标本

标本	来源	年代/ka
KNM-WT 15000	非洲	1530 ^[23]
Sm 3	印度尼西亚	>1000 ^[26]
和县	中国	412 ^[27]
ZKD	中国	423 ^[28]
ZKD	中国	585 ^[28]
ZKD	中国	423 ^[28]
ZKD	中国	423 ^[28]
ZKD	中国	423 ^[28]
ZKD	中国	423 ^[28]
Kabwe	非洲	250 ^[25]
Brunn 3	欧洲	26 ^[25]
Predmost 3	欧洲	26 ^[25]
Predmost 4	欧洲	26 ^[25]
Predmost 9	欧洲	26 ^[25]
Predmost 10	欧洲	26 ^[25]
现代人(N=31)	中国	现代

ZKD , Kabwe, Brunn 3, Predmost 3, Predmost 4, Predmost 9, Predmost 10 和现代人颅内模标本来自中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, KNM-WT 15000 和Sm 3 引自参考文献 [23~26].

1.2 柳江头骨 CT 扫描和三维重建

我们在中国科学院高能物理研究所使用工业计算机断层扫描仪(型号: GY-1-450 XCT)对柳江人头骨沿冠状面方向进行扫描. 柳江头骨 CT 扫描参数为: X 射线机管电压为 430 kV, 管电流为 9 mA, 每层扫描间隔 0.5 mm, 每层扫描时间大约为 2 min, 总共扫描了 300 个切面, 获得有效图像 297 幅. CT 扫描的原始数据由探测器配套图像采集卡获得, 然后通过中国科学院高能物理研究所研发中心开发的重建软件将扫描的信息转换成二维影像. 二维重建影像的像素的矩阵为 1024 × 1024, 色深 8 位, 二维影像重建直径为 283 mm, 每个像素的实际大小 0.276367 mm × 0.276376 mm. 使用 Mercury 公司(www.mc.com/tgs)出品的可视化三维图像处理软件 Amira (版本 4.0.1), 在 Dell 图形工作站上, 对二维断层扫描影像进行分割提取, 去除头骨内壁附着的钙质胶结物层. 根据密度的不同, 人工确定每一幅图像的颅骨壁和胶结物的界限.

图 1 为柳江头骨 CT 扫描的二维图像, 黑线为勾画出的轮廓线, 轮廓线外侧为骨壁, 内侧为钙质胶结物层. 钙质胶结物层去除的好坏, 是柳江人脑内模虚拟复原的关键步骤. 根据分割定义好的二维断层影像组提取三维影像, 重建柳江人头骨和虚拟的颅内模(图 2).

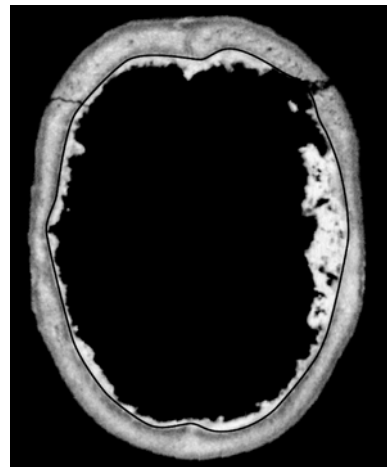


图 1 柳江人头骨二维图像的分割提取(示颅腔内胶结物)

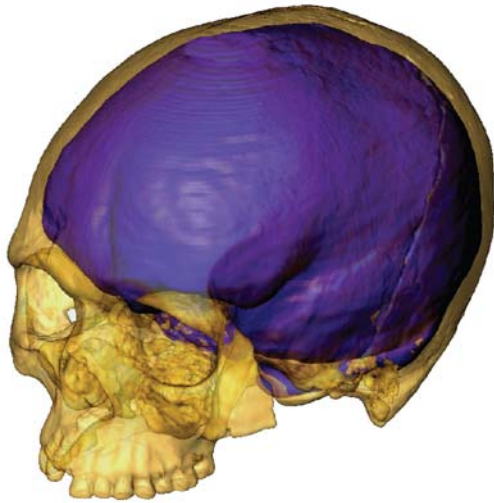


图2 柳江人头骨和脑的三维虚拟重建

1.3 颅内模测量和主成分分析

应用Amira图形处理软件, 测量柳江人颅腔的容量. 参照近年来有关学者对早期人类颅内模研究中常用的脑测量性状 [9,23,24,29], 图3为本文选取的11个主要测点(额极、枕极、前囟点、人字点、颅内模最外侧点、额叶最外侧点、枕叶最外侧点、颅内模最高点、额叶腹面最低点、颞叶腹面最低点、小脑腹面最低点)和9项测量性状(脑长、脑宽、脑垂直高、额叶宽、脑高、额叶高、额叶弦长、顶叶弦长、枕叶宽). 应用Amira软件的测量工具, 获取虚拟柳江颅内模的9个测量性状的数据. 按照图3所示的测点和测量性状, 对表1中用来与柳江比较的颅内模材料, 使用弯角规和直角规进行逐一测量, 每个颅内模标本测量3次, 取平均值作为最后结果. 用SPSS 11.0 统计软件, 对

所得数据进行主成分分析.

2 柳江人脑形态特征

在人类的进化过程中, 脑的形态特征发生了很大的变化, 其中变化幅度最大的是脑高, 其次为脑长, 再其次是脑宽 [30]. 直立人脑较低, 枕叶后凸出, 小脑半球收缩, 额叶扁平而窄, 脑顶区扁平、顶叶相对比例较小; 伴随着颅容量的增大, 脑的高度增加, 额叶趋向圆隆、宽阔, 顶叶加宽加高加长, 脑趋向圆隆 [31-33]. 图4为柳江人CT扫描三维虚拟的颅内模. 顶面观(图4(a)), 柳江颅内模长而宽, 呈卵圆形, 最大宽处在中1/3处, 顶部圆隆, 无矢状隆起. 额叶宽阔, 眶缘饱满, 左侧额下回(Broca's 语言区所在区域面积)比右侧略向外隆起(图4(b), (c)). 侧面观(图4(d), (e)), 最高点处位于颅内模正中矢状面的后1/3部, 颞叶宽阔. 后面观(图4(f)), 枕叶呈半圆形, 枕叶向后突起的程度较大, 小脑低矮.

柳江脑的形态特征绝大部分与现代人相似, 少数特征保留有原始性, 如枕叶较大, 向后突起程度比现代人显著: 小脑半球比现代人向内收缩, 这两个特征在本文对比的直立人颅内模(和县、ZKD, ZKD, ZKD)上表现非常显著, 在非洲早期智人 Kabwe 和晚期智人 Brunn 3, Predmost 3, Predmost 4, Predmost 9 和 Predmost 10 也有所体现. 而对比的现代人标本, 其叶后突减小, 小脑圆隆.

3 柳江人颅容量

应用 Amira 软件, 测得去除颅腔内壁附着的钙质胶结物的柳江颅腔的容量为 1567 cc. 此外, 采用种子填充法, 本文作者测量了 93 例中国现代人的颅容

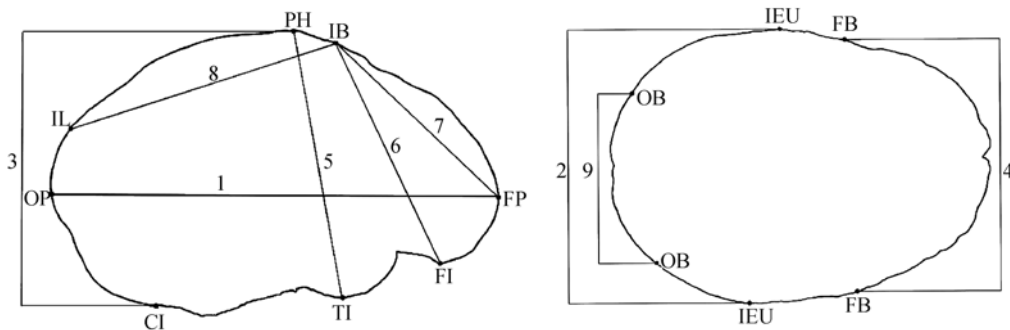


图3 本文使用的颅内模测点和测量项目(引自Wu等人 [29])

FP, 额极; OP, 枕极; IB, 前囟点; IL, 人字点; IEU, 颅内模最外侧点; FB, 额叶最外侧点; OB, 枕叶最外侧点; PH, 颅内模最高点; FI, 额叶腹面最低点; TI, 颞叶腹面最低点; CI, 小脑腹面最低点. 1, 脑长(FP-OP); 2, 脑宽(IEU-IEU); 3, 脑垂直高(PH-CI); 4, 额叶宽(FB-FB); 5, 脑高(PH-TI); 6, 额叶高(IB-FI); 7, 额叶弦长(IB-FP); 8, 顶叶弦长(IB-IL); 9, 枕叶宽(OB-OB)

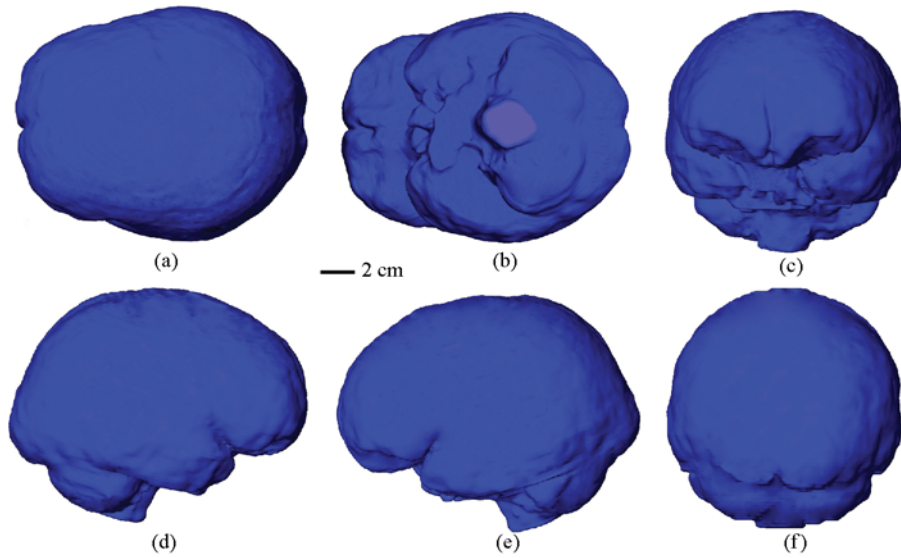


图4 柳江人 CT 扫描三维虚拟颅内模

(a) 顶面; (b) 底面; (c) 前面; (d) 右侧面; (e) 左侧面; (f) 后面

量, 所得颅容量的平均值为 1390 cc, 变异范围为 1140~1600 cc. 根据地质年代和颅容量两个参数, 参照 Lee和Wolpoff [34]使用的早期人类脑量进化中的一些数据, 改编绘制了柳江颅容量随地质时代在人类演化过程中的二维图(图 5). 结果显示柳江颅容量的大小位于更新世晚期化石人类的变异范围, 而远大于现代人颅容量的平均值, 其时代范围小于 100 ka.

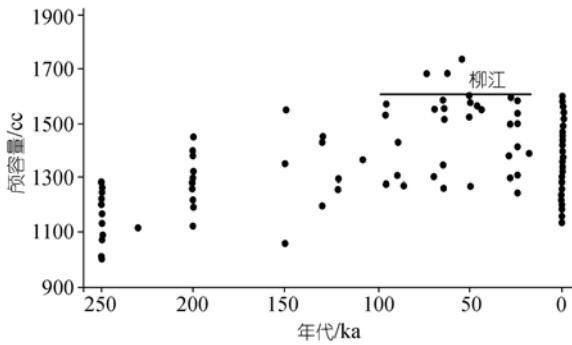


图5 柳江颅容量在人类演化过程中的位置(改编自文献 [34])

4 颅内模测量及比较

表 2 为柳江, KNM-WT 15000, Sm 3, 和县, ZKD, Kabwe, Brunn 3, Predmost 及现代人脑的测量数值. 柳江人的脑长、脑宽和额叶弦长接近现代人的变异范围的上限, 与更新世晚期人类(Brunn 3, Predmost 3, Predmost 4, Predmost 9, Predmost 10)相似. 脑高、脑

垂直高、额叶宽、额叶高、顶叶弦长和枕叶宽位于现代人的变异范围.

主成分分析结果展示了柳江, 其他化石人类及现代人脑形态特征的分布情况(图 6). 第一主成分(PC 1)和第二主成分(PC 2)对变量信息的总的贡献率为 80.5%. 其中第一主成分的贡献率为 63.8%, 具有较大的因子载荷的测量项目为脑宽、额叶弦长和枕叶宽; 第二主成分的贡献率为 16.7%, 脑垂直高、脑高和额叶高具有较大的因子载荷. 由 PC 1 可以看出, 柳江

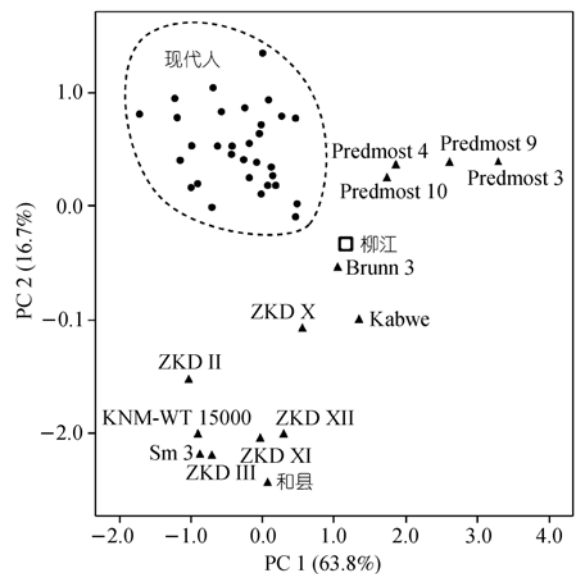


图6 柳江与其他化石人类及现代人颅内模测量数据主成分分析

表2 柳江与其他早期化石人类及现代人脑测量数值比较(单位: mm)

	长	宽	高	脑高	额叶宽	额叶高	额叶弦长	顶叶弦长	枕叶宽
柳江	175.5	136.1	125.3	112.2	115.2	94.5	89.1	107.1	101.9
KNM-WT 15000	158.0	116.0	100.0	107.0	88.0	66.0	75.0	93.0	103.0
Sm 3	151.1	113.6	103.0	101.3	107.0	68.0	73.0	82.9	95.6
和县	158.9	134.2	98.8	100.6	105.9	75.1	69.8	92.2	96.6
ZKD	161.1	117.0	105.3	105.7	94.2	78.2	74.9	94.5	92.1
ZKD	156.1	120.4	103.2	99.2	93.3	73.1	79.0	86.9	89.9
ZKD	173.6	128.0	114.1	119.4	106.2	83.5	86.9	95.2	95.5
ZKD	166.1	126.9	104.5	104.5	99.1	77.0	78.2	87.2	93.3
ZKD	167.9	127.1	106.2	108.1	100.2	79.9	85.6	87.5	93.5
Kabwe	173.5	138.5	115.5	117.9	108.0	88.1	77.6	103.9	110.9
Brunn 3	175.1	131.0	123.9	122.0	105.5	93.0	84.1	104.9	103.1
Predmost 3	188.0	142.1	126.1	127.9	123.3	102.1	91.9	122.2	117.2
Predmost 4	186.9	140.2	130.2	124.1	118.0	98.3	88.2	118.0	107.1
Predmost 9	192.0	146.1	132.9	129.0	124.8	108.9	101.2	116.5	120.3
Predmost 10	178.1	140.1	124.2	129.9	126.1	95.5	85.5	109.5	114.0
现代人(N=31)	159.8~177.0	117.0~137.3	119.8~135.2	110.9~133.8	102.9~122.5	86.1~99.9	69.2~89.0	97.9~114.1	91.5~107.5

与更新世晚期化石人类 Brunn 3, Predmost 3, Predmost 4, Predmost 9, Predmost 10 及非洲的早期智人 Kabwe 距离较近; 由 PC 2 可以看出, 柳江与 Brunn 3, Predmost 3, Predmost 4, Predmost 9, Predmost 10 及现代人的距离较近.

5 结论和讨论

() 本文用于柳江化石头骨的 CT 仪为高分辨率的工业计算机断层扫描仪, 能较好地地区分出骨壁层, 空气层和胶结物层, 准确地再现物体内部的三维结构, 虚拟出颅内模, 重现柳江脑的形态特征. CT 扫描和三维重建技术的应用使得古人类学家能够把研究深入到化石标本的内部, 促进了人类脑演化的研究.

() 应用CT技术测得柳江人的颅容量为 1567 cc. 脑量的变化是人类演化的一个重要特点, 南方古猿(4.4~1.0 Ma)颅容量变异范围为 400~500 cc, 能人

(2.5~1.6 Ma)颅容量变异范围为 510~752 cc, 直立人(1.7~0.2 Ma)颅容量变异范围为 600~1251 cc, 早期智人(250~40 ka)颅容量变异范围为 1100~1500 cc, 晚期智人(40~10 ka)颅容量变异范围为 1300~1750 cc^[35,36]. 现代人颅容量的平均值为 1390 cc, 变异范围为 1140~1600 cc. 柳江颅容量位于晚期智人的变异范围, 而远大于现代人的平均值.

() 柳江脑的形态特征绝大部分与现代人相似, 如脑型圆隆、脑高增大、额叶圆隆而宽阔、眶缘饱满、顶叶较长; 但同时, 柳江脑还保留有少数早期人类的特征, 如枕叶向后突显著、小脑半球矮小. 这些特征说明, 柳江人的视觉器官较发达, 脑的发育程度具有一定的原始性.

() 通过与 KNM-WT 15000, Sm 3, 和县, ZKD, Kabwe, Brunn 3, Predmost 3, Predmost 4, Predmost 9 和现代人脑的主要测量数据的比较和分析, 结果显示柳江与更新世晚期化石人类距离最近.

致谢 感谢 Mercury 公司(www.mc.com/tgs)提供了三维可视化软件 Amira (Evaluation Version). 张文定高级工程师在 CT 扫描方面给予了很多帮助, 在此表示深深的谢意.

参考文献

- 1 吴秀杰, 刘武, Christopher Norton. 颅内模——人类脑演化研究的直接证据及研究状况. 自然科学进展, 2007, 17(6): 707—715
- 2 Conroy G C, Vannier M W. Noninvasive three-dimensional computer imaging of matrix-filled fossil skulls by high-resolution computed tomography. Science, 1984, 26: 456—458^[doi]

- 3 Conroy G C, Vannier M W, Tobias P V. Endocranial features of *Australopithecus africanus* revealed by 2- and 3-D computed tomography. *Science*, 1990, 247: 838—841[[doi](#)]
- 4 Conroy G C, Weber G W, Seidler H, et al. Endocranial capacity in an early hominid cranium from sterkfontein, South Africa. *Science*, 1998, 280: 1730—1731[[doi](#)]
- 5 Conroy G C, Weber G W, Seidler H, et al. Endocranial capacity in Sts 71 (*Australopithecus africanus*) by three-dimensional computed tomography. *Anat Rec*, 2000, 258(4): 391—396[[doi](#)]
- 6 Conroy G C, Weber G W, Seidler H, et al. Endocranial capacity of the bodo cranium determined from three-dimensional computed tomography. *Am J Phys Anthropol*, 2000, 113: 111—118[[doi](#)]
- 7 Tobias P V. Re-Creating Ancient Hominid Virtual Endocasts by CT-Scanning. *Clin Anat*, 2001, 14: 134—141[[doi](#)]
- 8 Prossinger H, Seidler H, Wicke L, et al. Electronic removal of encrustations inside the steinheim cranium reveals paranasal sinus features and deformations, and provides a revised endocranial volume estimate. *Anat Rec*, 2003, 273B: 132—144[[doi](#)]
- 9 Falk D, Hildebolt C, Smith K, et al. The brain of LB1, *Homo floresiensis*. *Science*, 2005, 308: 242—245[[doi](#)]
- 10 杜湘珂, 张法奎, 吕君昌, 等. CT对古脊椎动物化石的观察. *北京医科大学学报*, 1997, 29(1): 46—47
- 11 左权, 靖伟德. 应用医疗CT扫描法观察恐龙蛋化石的内部结构. *古生物学报*, 1995, 34(6): 777—779
- 12 周长付, 高克勤, 杜湘珂, 等. 鹦鹉嘴龙的研究进展及CT应用. *北京大学学报(自然科学版)*, 2006, 42(2): 146—152
- 13 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(9): 1146—1152
- 14 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
- 15 吴汝康. 广西柳江发现的人类化石. *古脊椎动物与古人类*, 1959, 1: 97—104
- 16 吴茂霖. 中国的晚期智人. 见: 吴汝康, 等主编. *中国远古人类*. 北京: 科学出版社, 1989. 42—61
- 17 吴新智. 中国与日本旧石器时代晚期人类的关系. *人类学学报*, 1988, 7(3): 235—238
- 18 刘武, 吴秀杰, 汪良. 柳江人头骨形态特征及柳江人演化的一些问题. *人类学学报*, 2006, 25(3): 177—194
- 19 刘武, 吴秀杰, 李海军. 柳江人身体大小和形状——体重、身体比例及相对脑量的分析. *人类学学报*, 2007, 26(4): 295—304
- 20 原思训, 陈铁梅, 高世君. 华南若干旧石器地点的铀系年代. *人类学学报*, 1986, 5(3): 179—190
- 21 Shen G J, Wang W, Wang Q, et al. U-Series dating of Liujiang hominid site in Guangxi, Southern China. *J Hum Evol*, 2002, 43: 817—829[[doi](#)]
- 22 沈冠军. 中国现代人类起源:来自南方化石地点的年代学证据. *地学前缘*, 2004, 11: 543—548
- 23 Begun D, Walker A. The Endocast. In: Walker A, Leakey R, eds. *The Nariokotome *Homo erectus* Skeleton*. Cambridge: Harvard University Press, 1993. 326—358
- 24 Broadfield D C, Holloway R L, Mowbray K, et al. Endocast of Sambungmacan 3 (Sm 3): A new *Homo erectus* from Indonesia. *Anat Rec*, 2001, 262: 369—379[[doi](#)]
- 25 Holloway R L, Broadfield D C, Yuan M S. *The Human Fossil Record, Volume Three: Brain Endocasts—the Paleoneurological Evidence*. New Jersey: A John Wiley-Liss Publication, 2004
- 26 Delson E, Harvati K, Reddy D, et al. The Sambungmacan 3 *Homo erectus* calvaria: A comparative morphometric and morphological analysis. *Anat Rec*, 2001, 262: 380—397[[doi](#)]
- 27 Grün R, Huang P H, Huang W P, et al. ESR and U-series analyses of teeth from the palaeoanthropological site of Hexian, Anhui Province, China. *J Hum Evol*, 1998, 34: 555—564[[doi](#)]
- 28 Huang P H, Jin S Z, Peng Z C, et al. ESR dating of tooth enamel: Comparison with U-Series, FT and TL dating at the Peking Man Site. *Appl Radiat Isotopes*, 1993, 44: 239—242
- 29 Wu X J, Schepartz L, Falk D, et al. Endocast of Hexian *Homo erectus* from south China. *Am J Phy Anthropol*, 2006, 130: 445—454[[doi](#)]
- 30 Weidenreich D F. Observations on the form and proportions of the endocranial casts of *Sinanthropus Pekinesis*, other hominids and the great apes: A comparative study of brain size. *Pal Sin NSD*, 1936. 1—50
- 31 Bruner E. Fossil traces of the human thought: Paleoneurology and the evolution of the genus *Homo*. *J Anthropol Sci*, 2003, 81: 29—56
- 32 Grimaud-Hervè D. *L'évolution de l'encéphale chez *Homo erectus* et *Homo sapiens**. Paris: CNRS Editions, 1997. 1—420
- 33 丁士海, 阎锡光, 法德华, 等. 颅容积的测量与推算的改进. *人类学学报*, 1992, 11(3): 241—248
- 34 Lee S H, Wolpoff M H. The pattern of evolution in Pleistocene human brain size. *Paleobiology*, 2003, 29(2): 186—196[[doi](#)]
- 35 Leigh S R. Cranial capacity evolution in *Homo erectus* and *Homo sapiens*. *Am J phys Anthropol*, 1992, 87: 1—13[[doi](#)]
- 36 Rightmire G P. Brain size and encephalization in Early to Mid-Pleistocene homo. *Am J Phys Anthropol*, 2004, 124: 109—123[[doi](#)]