

# 中国古人类颅容量的推算方法比较

吴秀杰<sup>1,2</sup>, 张伟<sup>1</sup>

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. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044

**摘要:** 古人类的体质特征和现代人不同, 依据现代人头骨测量数据计算出来的公式往往不适用于古人类颅容量的推算。获取古人类颅容量最准确的方法是复原出其内部的颅内模; 然而, 由于颅内模的复原工艺复杂, 加上古人类头骨化石数量稀少且多数残破, 如何准确地推算其颅容量, 成为古人类学者研究的难点问题之一。本文通过对中国境内发现的不同演化阶段的古人类颅容量推算方法的对比和验证, 试图找出推算古人类颅容量的最适合的公式法。研究结果显示: 1) 早期现代人解剖特征同现代人基本接近, 依据现代人头骨推算出来的回归方程可以用来推算其颅容量; 2) 直立人头骨厚重、脑颅低矮, 体质特征不同于现代人, 其颅容量的推算不能使用现代人公式法。依据本文中国直立人头骨测量数据推导出来的回程方程 ( $C = -1301.944 + 60606L + 0.718b + 9.936h$ ) 适合其颅容量的推算。采用此直立人公式法, 推算出蓝田直立人的颅容量为 918 mL; 3) 古老型智人的体质特征位于直立人和现代人之间, 对其颅容量的推算不能一概而论: 体质特征接近直立人的, 如大荔人、华龙洞 6 号, 可采用直立人公式法; 体质特征接近早期现代人的, 如许昌 1 号, 可采用现代人公式法; 体质特征位于直立人和早期现代人中间位置的, 如马坝人、金牛山人, 其颅容量约等于采用现代人公式法和采用直立人公式法获得的颅容量的平均值。

**关键词:** 颅容量; 公式法; 现代人; 直立人; 古老型智人; 颅内模

颅容量又称脑容量, 即颅骨内腔容纳脑的重量或者体积的大小。在过去的 600 多万年的演化时间里, 人类的颅容量平均以每 10 万年 50-10 mL 的速度在增加: 由乍得人的约 400 mL 扩增到能人的约 600 mL、再扩增到直立人的约 900 mL, 继而增加到智人的约 1300 mL。伴随着颅容量的增大, 脑的形态趋向圆隆、额叶更加凸起、顶叶增高、枕叶缩小、脑底更加弯曲、脑膜中动脉的分枝趋向颅骨的中后部, 人类制造、使用工具的能力增强<sup>[1]</sup>。

颅容量的大小是判断人类演化地位、人群间变异程度以及临床上头骨是否异常的重要测量指标之一。长期以来, 学者们尝试或者发明了多种手段和技术, 测量或者推算现生活体、现代干颅或古人类头骨化石的颅容量<sup>[2]</sup>, 如依据现代人颅外测量数据 (颅长  $L$ 、颅宽  $b$ 、耳上颅高  $h$  及常数等) 推导出来的公式法<sup>[3-4]</sup>; 用漏斗通过枕骨大孔将沙子、芥末

收稿日期: 2019-06-04; 定稿日期: 2019-07-03

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项 (XDB26000000)、中国科学院创新交叉团队 (2016) 和国家自然科学基金项目 (41672020, 41630102) 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 W. Methods for estimating cranial capacity from Chinese human fossils[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2019, 38(4): 513-524

或者小米等介质灌入头骨内部的种子填充法<sup>[5]</sup>；将气球通过枕骨大孔装入头骨内部，然后往气球内灌入液体的气球法<sup>[6]</sup>；利用 X 射线技术获得颅内测量数据推导颅容量的 X 射线法<sup>[7]</sup>；基于图像切片和三维结构复原的核磁共振成像和计算断层扫描方法<sup>[8-9]</sup>，等等。然而，以上颅容量的各种推算方法，通常只适用于现代人颅容量的推算。考古遗址中出土的人类遗骸，因其数量比较多，研究过程中一般只选择头骨保存完整的标本，采用简单、便捷的公式法对其颅容量进行推算。古人类头骨化石稀少且多数残破，加上其骨壁厚度及形态特点不同于现代人，如何准确地推算出古人类化石的颅容量，长期以来成为古人类学术界探讨的焦点问题之一。

1891 年，Eugène Dubois 复原了爪哇猿人头盖骨的颅内模，采用排水法推算其颅容量为 940 mL，据此认为爪哇猿人可能是介于人和猿之间的一个过渡类群<sup>[10]</sup>。1925 年，在南非发现了伴随着半个化石脑（天然形成的颅内模）的南方古猿“汤恩”男孩头骨化石，通过对颅内模的镜像复原和测量，推算出汤恩男孩的颅容量约 500 mL<sup>[11]</sup>。此后不久，北京周口店直立人头盖骨的发现及其内部颅内模的复原，在奠定直立人演化地位的同时，也揭开了古人类脑演化研究的序幕<sup>[12]</sup>。目前，推算古人类颅容量的方法主要有两种：一种为建立在头骨化石基础上的“颅内模复原法”，包括手工颅内模复原排水法、3D 虚拟颅内模计算法和部分颅内模比例法<sup>[9,12-13]</sup>；另外一种为“公式法”，即依据头骨测量数值和颅容量之间的相互关系，推导出相应的线性回归方程，再将此方程应用到待推算的头骨化石标本中<sup>[14]</sup>。本文通过对中国境内发现的早期现代人、直立人和古老型智人颅容量推算方法的对比和验证，试图找出适合不同演化阶段古人类颅容量的最佳推算公式，为古人类破碎头骨的研究提供参考资料。

## 1 早期现代人颅容量的推算

早期现代人，即解剖学上的现代人，已经具有现代人基本解剖特征，同时还保留有少部分原始特征的古人类。早期现代人的体质特征同考古遗址出土的古代人群及现生人类非常接近，表现在颅骨纤细化、脑颅增高、颅容量增大、下颌骨联合部呈现现代人的“下巴”结构等。表 1 列举了本文对比分析的不同保存状态的中国早期现代人，采用公式法和颅内模复原法推算出来的颅容量，以及与可能的真实数值之间的差异。

### 1.1 保存完整的早期现代人头骨

目前我国发现的保存完整的早期现代人头骨化石很少，其中头盖部保存或者大部分完整，可以推算颅容量的有“柳江人”、“山顶洞人”、“资阳人”和“泾川人”。

#### 1.1.1 柳江人

柳江人头骨化石保存非常完整，颅骨的内腔附有坚硬的钙质胶结物。对其颅容量的推算，目前有两种方法：公式法和颅内模复原法。

选用 Lee-Pearson<sup>[3]</sup> 和 Woo<sup>[4]</sup> 依据现代人头骨（颅长  $L$ 、颅宽  $b$ 、耳上颅高  $h$ ）测量值和颅容量的回归关系推导出来的公式法，推算柳江人的颅容量。柳江人的颅长

为 189 mm、颅宽为 142 mm、耳上颅高为 115 mm<sup>[18]</sup>。对于柳江人的性别, 从头骨形态来看, 还不能确定, 采用 Lee-Pearson 公式法 (男性  $C_m=359.34+0.000365Lbh$ ; 女性  $C_f=296.40+0.000375Lbh$ ) 计算出柳江人颅容量为 1484 mL (男性) 和 1452 mL (女性), 平均为 1468 mL。采用 Woo 公式法 ( $C=0.000326636Lbh+477.11$ ), 计算出柳江人的颅容量为 1484 mL。

利用高分辨率工业 CT 设备, 使用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, 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, 去除柳江人颅腔内壁附着的钙质胶结物, 3D 虚拟复原出其颅内结构——颅内模, 利用 3D 软件计算出柳江颅容量为 1567 mL<sup>[15]</sup>。对比公式法和颅内模复原法推算出来的柳江人颅容量数值, 二者差异较小。依据现代人头骨推算出来的公式法基本适合柳江人颅容量的推算。

### 1.1.2 山顶洞人

山顶洞人三件头骨化石 (101 号、102 号、103 号) 在第二次世界大战期间已经丢失, 只能通过当时复原的头骨模型, 采用公式法进行颅容量的推算。根据其头骨的形态特征, 山顶洞人 101 号个体被鉴定为老年男性个体, 102 号和 103 号为成年女性个体<sup>[19]</sup>。

采用 Lee-Pearson 和 Woo 公式法<sup>[3-4]</sup>, 计算出山顶洞 101 号个体的颅容量分别为 1573 mL 和 1554 mL, 平均值约为 1564 mL; 山顶洞 102 号个体的颅容量为 1486 mL 和 1513 mL, 平均值约为 1500 mL; 103 号个体的颅容量为 1363 mL 和 1406 mL, 平均值约为 1385 mL。两种公式法计算出来的山顶洞人颅容量接近。

表 1 中国早期现代人颅容量推算方法对比

Tab.1 Comparison methods for estimating cranial capacity from Chinese Early modern humans

	保存状态	颅容量(mL)	推算方法	与可能真实值之间差异(mL)
柳江人	完整	1484 (男); 1452 (女)	Lee-Pearson公式法 <sup>[3]</sup>	-83 (男); -115 (女)
		1484	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	-83
		1567	3D颅内模复原法 <sup>[15]</sup>	
山顶洞101	完整	1573 (男)	Lee-Pearson公式法 <sup>[3]</sup>	
		1554	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	
山顶洞102	完整	1486 (女)	Lee-Pearson公式法 <sup>[3]</sup>	
		1513	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	
山顶洞103	完整	1363 (女)	Lee-Pearson公式法 <sup>[3]</sup>	
		1406	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	
资阳人	头盖部完整, 底部缺失	1238 (女)	Lee-Pearson公式法 <sup>[3]</sup>	-12
		1297	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+47
		1250	手工颅内模复原法(本文)	
泾川人	头盖部不完整, 底部缺失	1504	丁士海公式法 <sup>[16]</sup>	+4
		1545	Oliver公式法 <sup>[17]</sup>	+41
		1457	PCR和PLSR回归法 <sup>[14]</sup>	-3
		1500	手工颅内模复原法(本文)	

### 1.2 头盖部完整、底部缺失的早期现代人头骨

资阳人头骨化石虽然面颅和颅底大部分缺失，但头盖部基本完整。其颅长为 169.3 mm、颅宽为 131.1 mm、耳上颅高为 113.1 mm<sup>[20]</sup>。采用 Lee-Pearson 和 Woo 公式法<sup>[3-4]</sup>，计算出资阳人的颅容量为 1238 mL 和 1297 mL。本文作者对资阳人颅内模进行了手工复原，修补缺失的底部以后，推算出其颅容量为 1250 mL，与公式法计算出的数值非常接近。

### 1.3 头盖部不完整的早期现代人头骨

涪川人头盖骨化石保存不完整，额骨大部分缺失，顶骨、枕骨保存相当完整。因头盖骨前部缺失，无法对颅长进行准确测量。能够测量的项目有：颅宽（145 mm）、耳上颅高（120 mm）、顶骨弦长（115.5 mm）、星点间宽（107.0 mm）等<sup>[21]</sup>。依据依丁士海<sup>[16]</sup>由耳上颅高计算颅容量的公式（ $C=20.64963h-973.261$ ），获得涪川人颅容量为 1504 mL；依 Oliver<sup>[17]</sup>由人字点—星点弦长计算颅容量的公式（ $C=31.53c-1324$ ； $c$ —人字点到星点的弦长），获得涪川人颅容量为 1545 mL。采用 PCR 和 PLSR（主成分回归和偏最小二乘回归法），通过建立回归模型和选择主成分获得涪川人的颅容量为 1457 mL<sup>[14]</sup>。手工复原的涪川人颅内模保存有大部分顶叶、颞叶、枕叶及部分额叶和小脑。参照现代人颅内模底部和额叶形态，通过镜像、修补和拼接，获得较为完整的颅内模，由此推算涪川人的颅容量约为 1500 mL，与公式法推算的颅容量数值接近。

## 2 直立人颅容量的推算

不同于现代人，直立人的头骨一般比较厚重、脑颅长而低矮、眶上圆枕突出显著、眶后缩狭明显、枕外隆突呈角状转折、头骨的最大宽位置较低。直立人颅容量的推算多采用颅内模复原法。依据现代人颅骨测量数据获得的公式法，误差非常大，往往不能应用到直立人颅容量的推算中。表 2 对比了公式法和颅内模法获得的直立人颅容量的数值，因直立人头骨很难判断性别，故本文只对 Woo 公式法进行分析和验证。

### 2.1 头盖部比较完整、底部缺失的直立人颅容量推算

#### 2.1.1 周口店直立人

北京周口店第 1 地点发现的直立人头盖骨化石共有 6 件，分别命名为周口店 2 号、3 号、5 号、10 号、11 号和 12 号。周口店直立人 6 件颅内模标本，除 5 号缺失较多以外，其它 5 件标本，额叶、顶叶、两侧颞叶和枕叶都基本完整；底部缺失的部分，根据其解剖结构及相邻脑叶的走向进行了修补。1932 年，Davidson Black 复原出了 3 号直立人的颅内模，采用排水法，推算出其颅容量为 915 mL<sup>[22]</sup>。此后，Franze Weidenreich<sup>[23]</sup>复原了 2 号、10 号、11 号和 12 号颅内模，推算出其颅容量分别为 1030 mL、1225 mL、1015 mL 和 1030 mL。1973 年，邱中郎等<sup>[24]</sup>发表了 5 号头盖骨的研究成果，同样方法，通过手工复原的颅内模，推算出 5 号直立人的颅容量为 1140 mL。利用现代人 Woo 公式法<sup>[4]</sup>计算出来的数值，比实际数值大 225-379 mL，不适合直立人颅容量的推算。

## 2.1.2 和县直立人

安徽和县发现的直立人化石除底部缺失以外, 头盖骨保存得非常完整, 包括几乎完整的脑颅。化石发现的时候, 化石从两侧人字缝处裂开, 非常有利于其颅内模的复原。复原后的颅内模保存有完整的额叶、两侧顶叶、两侧颞叶, 枕叶除底部外都保留。采用颅内模排水法, 推算出和县直立人的脑容量为 1025 mL<sup>[27]</sup>。同样, 依据现代人的颅容量公式法计算出来的数值 (1420 mL) 与其真实数据差异太大, 不适于和县直立人颅容量的推算。

## 2.2 头盖部不完整直立人颅容量推算

### 2.2.1 南京直立人

南京市汤山镇发现的 1 号直立人头骨化石保存有大部分头盖部, 包括额骨大部、左顶骨前部大约 1/3、部分枕鳞及右顶骨的后下 1/4, 右侧顶骨和底部缺失。复原后的南京人头骨化石, 估测其颅长 180 mm、颅宽 143 mm、耳上颅高 89 mm。利用 Woo<sup>[4]</sup> 公式法计算出来的数值为 1225 mL。根据骨缝走向和解剖结构, 镜像、拼接修补完成了南京直立人颅内模的复原。复原后的颅内模保存有大部分额叶、部分顶叶和枕叶, 采用颅内模排水法, 推算其颅容量约为 876 mL<sup>[25]</sup>。对比公式法和颅内模复原法, 依据现代人头骨测量数据推算的颅容量偏大, 不能反映出真实的颅容量大小。

### 2.2.2 蓝田直立人

陕西蓝田公王岭发现的直立人头骨化石比较破碎、头盖部缺失较多、头骨因地层挤压而轻度变形。经过适当的修正, 复原后的头盖部保存有较为完整的额骨、大部分顶骨和少部分右侧颞骨。复原后的头骨颅长为 189 mm、颅宽为 149 mm, 耳上颅高为 87 mm<sup>[28]</sup>。

长期以来, 蓝田直立人的颅容量被认为很小, 只有 778 mL<sup>[28]</sup>。本文作者仔细阅读了原文, 发现这个数据存在问题: 得出 778 mL 的颅容量所依据的公式是“ $C=296.40+0.000375Lbh$ ”。这个公式应该是 Lee-Pearson 依据女性颅外测量数据推导出来的回归方程, 而原文用此公式推算蓝田人颅容量时, 所用的测量数据是估测的颅内数据, 即颅内长 146 mm、颅内宽 124 mm, 颅内耳高 71 mm, 据此计算出来的颅容量数值是不可靠的。

为推算蓝田直立人的颅容量, 本文采用以下公式法对其进行分析和验证: 1) 依据 Lee-Pearson<sup>[3]</sup> 和 Woo<sup>[4]</sup> 现代人头骨测量数据推导出来的回归方法。采用 Lee-Pearson 公式法, 获得蓝田直立人的颅容量为 1254 mL (男性)、1215 mL (女性); 采用 Woo 公式法, 推算其颅容量为 1277 mL; 2) 另外一种方法依据本文表 1 中国直立人 (周口店 2 号、3 号、10 号、和县直立人、南京直立人) 头骨测量数据与颅容量之间的线性关系推导出的回归方程  $C=-1301.944+60606L+0.718b+9.936h$ , 推算出蓝田直立人的颅容量为 918 mL。

因蓝田直立人头盖部因缺失较多, 没有对其进行颅内模复原。为验证本文推导的直立人公式正确与否, 本文选用头骨保存良好的非洲直立人标本 KNM-ER 3833 进行验证。KNM-ER 3833 的颅长为 179 mm, 颅宽 140 mm, 耳上颅高 88 mm, 采用本文推导的直立人公式, 计算其颅容量为 851 mL, 与颅内模排水法获得的颅容量 848 mL 非常接近。蓝田直立人的颅容量应该为 918 mL 左右, 而不是先前计算的 778 mL。

表 2 中国直立人颅容量推算方法对比

Tab.2 Comparison methods for estimating cranial capacity from Chinese *Homo erectus*

标本名称	保存状态	颅容量 (mL)	推算方法	与可能真实值之间差异 (mL)
周口店2号	头盖部多数保存	-	-	
	底部缺失	1030	手工颅内模复原法 <sup>[22]</sup>	
周口店3号	头盖部完整,	1261	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+346
	底部缺失	915	手工颅内模复原法 <sup>[23]</sup>	
周口店10号	头盖部完整,	1452	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+225
	底部缺失	1225	手工颅内模复原法 <sup>[23]</sup>	
周口店11号	头盖部完整,	1344	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+329
	底部缺失	1015	手工颅内模复原法 <sup>[23]</sup>	
周口店12号	头盖部完整,	1409	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+379
	底部缺失	1030	手工颅内模复原法 <sup>[23]</sup>	
周口店5号	头盖部完整,	1503	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+363
	底部缺失	1140	手工颅内模复原法 <sup>[24]</sup>	
和县直立人	头盖部完整,	1420	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+395
	底部缺失	1025	手工颅内模复原法	
南京直立人	头盖部完整,	1225	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+349
	底部缺失	876	手工颅内模复原法 <sup>[25]</sup>	
蓝田直立人	头盖部缺失较多	1254(男); 1215(女)	Lee-Pearson公式法 <sup>[3]</sup>	+336
	底部缺失	1277	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+359
		918	直立人公式法(本文)*	
郧县人	挤压变形	1582	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+432
		1191	直立人公式法(本文)*	+41
		1150	3D虚拟颅内模复原法 <sup>[26]</sup>	

\* 依据本文中国直立人头骨测量数据和颅容量之间的线性关系获得的回归方程： $C = -1301.944 + 60606L + 0.718b + 9.936h$

### 2.3 挤压变形头骨颅容量推算

湖北省郧县曲远河口发现的两件直立人头骨化石，编号为 EV9001 和 EV9002。由于头骨在埋藏过程中，受到地层的挤压，两件头骨形状都严重扭曲变形。2002 年，李天元等采用医用 CT，对头骨保存情况相对较好的 2 号头骨进行了扫描和虚拟复原，重建了其内部的变形的颅内模。根据虚拟复原的颅内模，测算郧县人 2 号头骨的颅容量为 1150 mL<sup>[26]</sup>。

因头骨变形，无法对其头骨进行准确测量。李天元等与法国学者 Amélie Vialet 合作，综合 1 号和 2 号头骨，3D 虚拟复原了一个矫正后的郧县人头骨模型，其测量数据为：颅长 208 mm，颅宽 161 mm，耳上颅高 101 mm。使用这个测量数据，依据 Woo 公式法<sup>[4]</sup>计算出的数值为 1582 mL，远大于实际数值，此公式不适合郧县直立人颅容量的推算。依据本文推算的直立人公式法，计算出郧县直立人的颅容量为 1191 mL，与颅内模法获得的颅容量 1150 mL 非常接近。

### 3 古老型智人颅容量的推算

古老型智人的体质特征位于直立人和早期现代人之间, 与直立人的主要差异在于: 古老型智人头骨整体上的粗壮程度减弱、具有更为圆隆和较高的颅盖骨、眶上圆枕和眶后缩窄减弱、枕骨的转折较为平缓、脑量增大; 与现代人的主要区别在于: 头盖骨较低较长、有眶上圆枕等。中国发现的古老型智人地点超过 20 余处, 表 3 对比了其中保存较好、可推测颅容量的古老型智人化石, 包括大荔人、金牛山人、马坝人、许昌人和华龙洞人。

#### 3.1 保存完整的头骨

##### 3.1.1 大荔人

大荔人头骨化石近乎完整, 除右顶骨鳞部、右枕骨上部破损外, 整个头盖骨基本完好。大荔人头骨粗状、骨壁厚重、额部后倾、脑颅非常低矮、枕骨枕面与项平面呈角状转折。根据手工复原的颅内模, 推算大荔人的颅容量约为 1120 mL<sup>[29]</sup>。大荔人的颅长、颅宽和耳上颅高分别为 207 mm、150 mm 和 103 mm。依据 Woo 现代人头骨测量数据公式法<sup>[4]</sup>, 计算出大荔人的颅容量为 1552 mL, 远大于依据复原颅内模获得的颅容量数值 1120 mL。依据本文推导的直立人公式法, 计算出大荔人的颅容量为 1198 mL, 非常接近依据复原颅内模获得的颅容量数值, 这可能与大荔人头骨的形态特征更接近于直立人有关。

##### 3.1.2 金牛山人

金牛山人头骨化石保存基本完整, 头骨的形态虽然残留有直立人的一些性状, 如颅弯窿低矮、眶上圆枕明显、眶后缩窄明显、额鳞倾斜; 但其多数形态特征已经接近现代人, 如颅高的增加、颅最大宽位置的上移、脑量增大、颅骨厚度变薄、眶后缩窄程度减小, 颞鳞相对较高、角圆枕趋于消失、枕平面项平面转折较为圆钝、枕脊的发育趋于减弱等。

根据手工复原的颅内模, 测算金牛山人的颅容量约为 1360 mL<sup>[30]</sup>。金牛山人的颅长、颅宽和耳上颅高分别为 206 mm、148 mm 和 102 mm。依据 Woo 现代人头骨测量数据公式法<sup>[4]</sup>, 计算出大金牛山人的颅容量为 1493 mL, 比依据复原颅内模推算的颅容量 (1360 mL) 大 133 mL; 依据本文直立人公式法, 计算出金牛山人的颅容量为 1178 mL, 比依据复原颅内模推算的颅容量小 182 mL。金牛山人实际的颅容量位于现代人和直立人中间的位置。采用现代人公式法 (1493 mL) 和直立人公式法 (1178 mL) 获得的颅容量的平均值为 1326 mL, 与颅内模法获得的颅容量 1360 mL 非常接近。

#### 3.2 头盖部保存不完整

##### 3.2.1 马坝人

马坝人头骨化石发现时破碎为数块, 经过拼接和修复后保存有脑颅的大部分和面颅的上部; 但因两侧颞骨、枕骨及底部骨块基本缺失, 故而无法对颅长、颅宽和耳上颅高做准确测量。根据复原后的头骨化石, 估测其颅长、颅宽和耳上颅高分别为 195 mm、152 mm 和 103 mm<sup>[34]</sup>。依据 Woo 现代人头骨测量数据公式法<sup>[4]</sup>, 计算出马坝人的颅容量为 1474 mL;

依据本文推导的直立人头骨测量公式法，推算马坝人的颅容量为 1119 mL。

手工复原的马坝颅内模，保存有大部分额叶、两侧顶叶和少部分枕叶。根据修补复原后的颅内模及其测量数据，推算马坝人的颅容量为 1300 mL<sup>[31]</sup>。对比依据现代人和直立人两种公式法推算的结果，前者比根据颅内模推算出的数值大 197 mL，后者比根据颅内模推算出的数值小 181 mL。马坝人实际的颅容量位于现代人和直立人中间的位置。采用现代人公式法（1474 mL）和直立人公式法（1119 mL）获得的颅容量的平均值为 1297 mL，与颅内模法获得的颅容量 1300 mL 非常接近。

### 3.2.2 许昌 1 号

许昌 1 号头骨化石由 26 块游离的头骨碎片拼接、复原而成。复原后的头骨保留有几乎完整的顶骨、大部分枕骨和颞骨，左侧额骨及眶上圆枕的外侧部。由于眉间点处缺失，颅长只能估测；但颅宽、耳上颅高可以准确测量。许昌人头骨化石的一个最重要特点是脑颅的扩大和纤细化，相比直立人，许昌人头盖部的形态特征接近早期现代人。

经过镜像和修补后的手工复原的颅内模保存有部分额叶和颞叶、较为完整的顶叶和大部分枕叶，根据颅内模推算许昌人 1 号的颅容量为 1800 mL<sup>[32]</sup>，这一数值与依据现代人头骨公式法获得的数值 1791 mL 非常接近，而远大于本文依据直立人头骨公式法获得的

表 3 中国古老型智人颅容量推算方法比较  
**Tab.3 Comparison methods for estimating cranial capacity from Chinese archaic *Homo sapiens***

	保存状态	颅容量(mL)	推算方法	与可能真实值之间差异(mL)
大荔人	完整	1522	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+402
		1198	直立人头骨公式法(本文)*	+78
		1120	手工颅内模复原法 <sup>[29]</sup>	
金牛山人	完整	1493	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+133
		1178	直立人头骨公式法(本文)*	-182
		1326	(Woo公式法+直立人头骨公式法)/2	-34
		1360	手工颅内模复原法 <sup>[30]</sup>	
马坝人	头盖部不完整，枕部缺失	1474	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+174
		1119	直立人头骨公式法(本文)*	-181
		1297	(Woo公式法+直立人头骨公式法)/2	-3
		1300	手工颅内模复原法 <sup>[31]</sup>	
许昌1号	头盖部1360 mL完整，底部缺失	1791	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	-9
		1313	直立人头骨公式法(本文)*	-487
		1800	手工颅内模复原法 <sup>[32]</sup>	
华龙洞6号	头盖部不完整，枕部缺失	1492	Woo公式法 <sup>[4]</sup>	+342
		1072	直立人头骨公式法(本文)*	-78
		1150	手工颅内模复原法 <sup>[33]</sup>	

\* 依据本文中国直立人头骨测量数据和颅容量之间的线性关系获得的回归方程： $C=-1301.944+60606L+0.718b+9.936h$

数值 1313 mL。现代人公式法可以应用到许昌人颅容量的推算。

### 3.2.3 华龙洞 6 号

最新发现的距今 30 万年前的华龙洞 6 号头骨化石保存有大部分脑颅、几乎完整的面部和大部分下颌骨, 枕骨及底部缺失。经过修复、拼接、镜像和复原, 获得较为完整的头骨和颅内模标本。根据手工复原的颅内模, 华龙洞人的颅容量约为 1150 mL<sup>[33]</sup>。

华龙洞人的颅长、颅宽和耳上颅高分别为 189 mm、150 mm 和 102 mm。依据现代人头骨测量公式法, 计算出华龙洞人的颅容量为 1429 mL, 比实际数值大约 24.2%; 依据本文依据直立人头骨推导的公式法, 计算出华龙洞人的颅容量为 1072 mL, 二者比较接近, 只比实际数值小约 6.8%。两种计算颅容量的公式显示, 后者更接近于实际数值, 华龙洞人头盖骨的形态特征更接近直立人。

## 4 讨论和结论

在人类演化的历程中, 脑的大小和形状都发生了变化。从直立人、古老型智人、早期现代人至现代人, 不同演化阶段的古人类, 其头骨的形态、骨壁的厚度、各脑叶的比例等都有所变化, 因而对其颅容量的推算, 不能一概而论, 需要根据其演化地位的不同而具体分析。

颅容量的大小与耳上颅高具有一定的相关性(图 1), 相比于颅长和颅宽, 在人类的演化过程中, 耳上颅高的变化最为明显, 以耳上颅高推算现代人颅容量的公式与真实值最为接近<sup>[35]</sup>。中国早期现代人的颅容量(平均值 1409 mL; 变异范围 1250-1567 mL)和耳上颅高(平均值 117 mm; 变异范围 113-120 mm)都位于现代人的变异范围之内。从本文分析的柳江人、山顶洞人、资阳人和涪川人颅容量数值来看, 依据现代人头骨测量数据推导出来的颅容量公式法, 可以应用到早期现代人颅容量的推算中。

直立人头骨的体质特点不同于现代人, 依据现代人头骨测量数据推算出来的公式法, 如 Woo 公式、Lee-Pearson 公式法, 不适于直立人颅容量的推算。中国直立人的颅容量(平均值 1051 mL; 变异范围 876-1225 mL)和耳上颅高(平均值 95 mm; 变异范围 88-101 mm)都超过了现代人变异范围的下限, 依据现代人头骨测量数据推导出来的颅容量公式法, 不适合直立人颅容量的推算。直立人的头骨的解剖结构不同于现代人, 其颅容量最准确的方法是复原出其内部的颅内模, 如周口店直立人、和县直立人等。对于一些难以复原出颅内模的破碎直立人头骨化石, 如蓝田直立人, 依据现代人头骨测量数据推算出来的公式法, 误差太大, 最好的方法是依据相同演化阶段、体质特征类似的依据直立人头骨测量数据推算出来的公式法, 这样推算出来的颅容量才接近真实值。

中国古老型智人颅容量(平均值 1460 mL; 变异范围 1120-1800 mL)的变异范围非常大: 大荔人、华龙洞 6 号的颅容量接近直立人变异范围的上限; 马坝人、金牛山人的颅容量位于现代人变异范围的中间位置; 许昌 1 号的颅容量超过了现代人变异范围的上限。耳上颅高(平均值 105 mm; 变异范围 102-107 mm)的数值大于直立人, 但小于现代人。古老型智人颅容量最好的方法也是复原出其内部的颅内模, 如果采用公式法, 需要根据其形态特征具体分析: 体质特征接近直立人的, 如大荔人和华龙洞 6 号, 采用依据直立人头骨测量

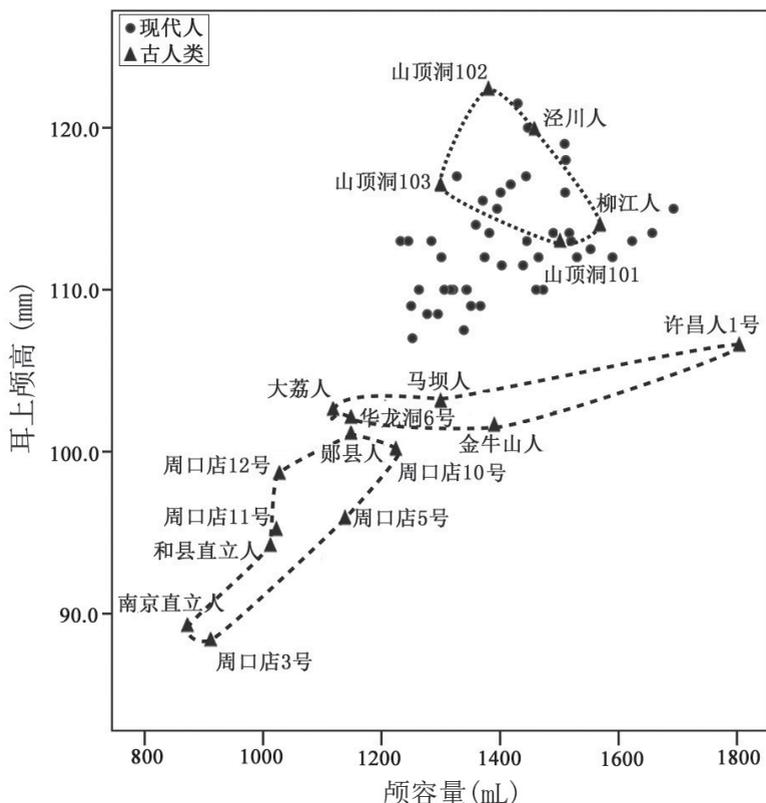


图 1 中国古人类颅容量与耳上颅高相互关系

Fig.1 The relationship between the cranial capacity and the auricular height for Chinese fossil humans

数据推导出来的公式法；体质特征接近早期现代人的，如许昌人，可以采用依据现代人头骨测量数据推导出来的公式法。体质特征位于直立人和早期现代人中间位置的，如马坝人、金牛山人，其颅容量约等于采用现代人公式法和直立人公式法获得的颅容量的平均值。

总之，推导古老型人类颅容量最好的方法是根据其头骨复原出来的颅内模，但由于手工复原颅内模工艺比较复杂，耗时耗力，并且需要有一定的技能和经验的专业人士完成，一般只用在非常重要的古人类化石标本的复原上。根据古人类演化地位及其体质特征的不同，选用不同的公式法，也可以相对比较准确、便捷地获得古人类的颅容量。

致谢：谨以此文纪念北京猿人第一件头盖骨发现 90 周年。

参考文献

[1] 吴秀杰, 张玄. 中国古人类颅内模及脑演化研究进展 [J]. 人类学学报, 2018, 37(3): 371-383  
 [2] Manjunath KY. Estimation of cranial volume—an overview of methodologies[J]. Journal of the Anatomical Society of India, 2002, 51: 85-91  
 [3] Lee A, Pearson K. Data for the problem of evolution in man—a first study of the correlation of the human skull[J]. Philosophical Transactions of Royal Society, London, 1901, 196a: 225-264

- [4] Woo TL. Formulae for the determination of the capacity of the Chinese skulls from external measurements[J]. *Anthropology Journal Institute History Philology Sinica*, 1942, 2: 1-14
- [5] Stewart TD. Cranial capacity studies[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 1934, XVIII(3): 337-361
- [6] Uspenskii S. A new method for measuring cranial capacity[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 1954, 22: 115-117
- [7] MacKinnon IL. The relation of the capacity of the human skull to its roentgenological length[J]. *American Journal of Roentgenology, Radium therapy and Nuclear Medicine*, 1955, 14(6): 1026-1029
- [8] Mayhew TM, Olsen DR. Magnetic resonance imaging (MRI) and model-fore brain estimates of forebrain volume determined using the Cavalieri principle[J]. *Journal of Anatomy*, 1991, 178: 133-144
- [9] Conroy GC, Vannier MW. Noninvasive three-dimensional computer imaging of matrix-filled fossil skulls by high-resolution computed tomography[J]. *Science*, 1984, 26: 456-458
- [10] Shipman P, Storm P. Missing Links: Eugene Dubois and the origins of Paleoanthropology[J]. *Evolutionary Anthropology*, 2002, 11: 108-116
- [11] Dart R. *Australopithecus africanus*. The man-ape of South Africa[J]. *Nature*, 1925, 115: 195-199
- [12] 吴秀杰, 刘武, Schepartz L. 周口店直立人颅内模的复原与研究 [J]. *人类学学报*, 2004, 23(增刊): 22-34
- [13] Leakey LSB, Tobias PV, Napier JR. A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge[J]. *Nature*, 1964, 202: 7-9
- [14] 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
- [15] 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
- [16] 丁士海, 阎锡光, 法德华, 等. 颅容量的测量与推算的改进 [J]. *人类学学报*, 1992, 11(3): 241-249
- [17] Oliver G, Dricot JM. Estimation of the cranial capacity of fossil hominids[A]. In: Tuttle RH ed. *Primate Functional Morphology and Evolution*. Paris: Mouton Publishers, 1975, 443-464
- [18] 吴汝康. 广西柳江发现的人类化石 [J]. *古脊椎动物与古人类*, 1959, 1: 97-104
- [19] 吴新智. 周口店山顶洞人化石的研究 [J]. *古脊椎动物与古人类*, 1961, 3: 181-203
- [20] 裴文忠, 吴汝康. 资阳人 [M]. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊, 1957, 第 1 号: 1-71
- [21] 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
- [22] Black D. The brain cast of *Sinanthropus*-A Review[J]. *Journal of comparative neurology*, 1932, 56: 361-366
- [23] 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
- [24] 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
- [25] Wu XJ, Holloway R, Schepartz L, et al. A New brain endocast of *Homo erectus* from Hulu Cave, Nanjing, China[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2011, 145: 452-460
- [26] 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, 4(增刊): 12-21
- [27] 吴汝康, 董兴仁. 安徽和县猿人化石的初步研究 [J]. *人类学学报*, 1982, 1: 2-13
- [28] 吴汝康. 蓝田猿人头骨的特征及其在人类进化系统上的地位 [J]. *科学通报*, 1965, 6: 488-493
- [29] 吴新智. 陕西大荔县发现的早期智人古老类型的一个完好头骨 [J]. *中国科学*, 1981, 2: 200-206
- [30] 吴汝康. 辽宁营口金牛山人化石头骨的复原及其主要性状 [J]. *人类学学报*, 1988, 7: 97-101
- [31] Wu XJ, Bruner E. The Endocranial Anatomy of Maba 1[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2016, 160(4): 633-643
- [32] Li ZY, Wu XJ, Zhou LP, et al. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China[J]. *Science*, 2017, 355(6328): 969-972
- [33] Wu XJ, Pei SW, Cai YJ, et al. Archaic human remains from Hualongdong, China, and Middle Pleistocene human continuity and variation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences the United States of America*, 2019, 116: 9820-9824
- [34] 吴汝康, 彭如策. 广东韶关马坝发现的早期古人类类型人类化石 [J]. *古脊椎动物学报*, 1959, 3: 176-182
- [35] 张银运, 刘武. 南京汤山直立人脑容量的推算 [J]. *人类学学报*, 2003, 22: 201-205

## Methods for estimating cranial capacity from Chinese human fossils

WU Xiujie<sup>1,2</sup>, ZHANG Wei<sup>1</sup>

1. Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origin of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044; 2. CAS Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Beijing 100044

**Abstract:** Ancient human skulls exhibit anatomical and morphological differences from modern skulls that depend on the evolutionary stage of the fossil under study. Thus, formulae derived using modern human skull measurements are mostly unsuitable for calculating cranial capacities from ancient human fossils. The most accurate way to estimate cranial capacities of human fossil skulls is through internal cranial vault reconstructions; However, due to the complex reconstruction process of endocranial casts, as well as the rare and almost never fully intact fossil skulls, prompting an intense search by paleoanthropologists for better methods for estimating ancient human values. Here, cranial capacity methods for their estimation from Chinese human fossils were compared and analyzed, with the following results: 1) Anatomical features of early modern humans and modern humans are basically similar. Thus, the regression equation derived using modern human skull measurements to estimate cranial capacity applies to early modern human fossils; 2) *Homo erectus*' thick skull and low cranium differ markedly from corresponding modern human features. Therefore, instead of the modern human formula, the regression equation derived here from Chinese *Homo erectus* skull measurements,  $C = -1301.944 + 60606L + 0.718b + 9.936h$ , should be used to calculate *Homo erectus* cranial capacity. Using this formula, the cranial capacity of the Lantian *Homo erectus* was estimated to be 918 mL, as compared to the previous estimate of 778 mL; 3) Physical features of archaic *Homo sapiens*, which lie somewhere between those of *Homo erectus* and early modern humans, vary markedly from these extremes; therefore their cranial capacities cannot be estimated using a single formula. For example, cranial capacities of archaic human fossils Dali and Hualongdong 6, which exhibit physical characteristics more closely resembling those of *Homo erectus* than those of early modern humans, are best calculated using the *Homo erectus* formula. Conversely, cranial capacities of archaic human fossils possessing physical characteristics closer to early modern humans than to *Homo erectus*, such as Xuchang 1, should be estimated using the modern human formula. In yet a third scenario, cranial capacities of fossils exhibiting physical characteristics between those of *Homo erectus* and early modern humans, such as Maba and Jinniushan, should be calculated using averages of values obtained using both modern human and *Homo erectus* formulae.

**Keywords:** Cranial capacity; Formulae; Modern human; *Homo erectus*; Archaic *Homo sapiens*; Endocast