

DOI:10.3969/j.issn.1000-9760.2016.01.003

全新世中国人脑形态的微观演化研究^{*}

刘超 高慧婕

(济宁医学院基础学院, 济宁 272067; 济宁医学院药学院, 日照 276826)



刘超,男,1981年5月生于山东省曲阜市。2014年毕业于山东大学医学院人体解剖与组织胚胎学专业,获得医学博士学位。博士期间主要从事断层影像解剖学的相关研究,成果发表在 American Journal of Physical Anthropology、Radiology、《东方考古》等期刊。2014年8月到济宁医学院基础学院人体解剖学教研室工作,主要讲授《人体结构学》和《留学生人体解剖学》课程。

摘要 目的 对比分析不同时代人类颅内模的表面形态,探讨全新世人类脑形态特征的微观进化。**方法** 本实验首先获得 592 例现代中国人和 81 例新石器时代人类颅骨的三维 CT 数据,然后运用 Amira 软件对这些三维 CT 数据进行分割,进而三维重建颅骨和颅内模;为了保证颅内模的标准测量,颅骨的空间位置与法兰克福平面一致;颅内模的测量指标代表脑的形态和结构,主要测量值和指数包括脑高、脑宽、脑长、颅容积和额叶高、额叶弦长、额叶宽、大脑高、顶叶弦长以及高宽比值、高长比值、宽长比值和额叶宽与脑宽比值。测量数据运用 SPSS17.0 软件进行统计分析。**结果** 13 项测量指标中,现代人的额叶宽、脑长、额叶宽与脑宽比值大于新石器时代人类,新石器时代人类的颅容积、脑高、额叶高、额叶弦长、顶叶弦长(女性此项相反)、高长比值和高宽比值大于现代人,余指标没有明显差异。**结论** 从新石器时代到现代,人类脑的结构发生了明显的改变。

关键词 全新世;人脑进化;颅内模;CT

中图分类号:R322 文献标识码:A 文章编号:1000-9760(2016)02-012-06

The microevolution of Chinese human brain during the Holocene

LIU Chao, GAO Huijie

(School of Basic Sciences, Jining Medical University, Jining, 272067, China;

School of Pharmaceutical Sciences, Jining Medical University, Rizhao 276826, China)

Abstract: Objective To reveal the microevolution of human brain during Holocene by comparing three-dimensional computed tomographic reconstructions of endocasts taken from both Neolithic and modern-day humans. **Methods** To address this issue, we collected the cranial computed tomography images of 592 modern adult humans and 81 Neolithic skulls. All the original CT data were imported into Amira software to obtain the three-dimensional skull and endocasts, which were placed in the standard position. The standardized measurements and indices were taken to provide quantification of the overall endocast shape, including cranial capacity, the length, breadth, height, frontal breadth and so on. All data were analyzed with SPSS 17.0 statistical software. **Results** Various changes in the thirteen measurements and indices of the endocasts between our two samples were observed. The differences were statistically significant for cranial capacity, height, frontal breadth, length, the ratios of frontal breadth to breadth, height to breadth and height to length, frontal height, frontal chord and parietal chord between Neolithic humans and modern-day humans. On the contrary, there were no statistically significant differences for cerebral height, breadth, and the ratio of breadth to length between our two samples. **Conclusion** Cerebral structure has changed between two

* [基金项目] 济宁医学院博士启动基金资助项目(JY2015BS23); 济宁医学院青年科学基金资助项目(JYQ2011KM021)

Chinese samples from Neolithic humans and from living humans.

Keywords: Holocene; Human brain evolution; Endocranial; CT

长期以来人类学家普遍认为,脑量增加是人类进化的重要特点^[1-4];随着脑量的增加,脑的垂直高度增加,脑长变短,脑的大体结构发生着相应的变化^[5-8]。但是,进入全新世后,人类的颅容积发生了明显的下降,颅骨的形态特征也表现出不一样的微观演化^[9-11],这与人类的总体进化趋势是不一致的。全新世人类颅容积为何有所下降已成为我们研究的主要目的。此外,人脑是由大脑、小脑、脑干等不同结构组成,这些结构又可以划分为更小的部分,颅容积的下降有可能是整体脑结构的均匀缩小,还有可能是部分脑结构体积下降而另一部分脑体积不变或增加。因此,全新世人脑结构特征的微观变化,值得我们深入研究。

在研究人类脑进化的过程中,由于脑组织无法长时间保存,而颅骨和脑的演化速度又具有不一致性^[12],所以颅内模成为更直接的研究渠道^[1,3]。因此,为了研究全新世人类脑的进化情况,本研究收集 81 例距今大约 6000 年的中国新石器时代人类颅骨和 592 例现代中国人颅骨 CT 数据,首先构建颅内模,对其主要径线及颅容积进行测量,然后对比、分析,从不同角度研究北阡新石器时代人类和现代中国人颅内模的形态学差异,旨在研究全新世不同时期中国人脑在大体形态上是否存在差异以及差异的具体表现。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 新石器时代人类颅骨 本研究所选择样本出土于北阡遗址,该遗址位于山东胶东半岛的即墨市金口镇北阡村。共 81 例大体形态比较完整的颅骨,经山东大学东方考古研究中心的考古学研究,其年代为距今 5500 ~ 6200 年。经鉴定,81 例颅骨中,男性 52 例,女性 29 例,生前年龄均 < 60 岁。

1.1.2 现代人颅骨 现代中国人颅骨数据为山东省内 2009 - 2013 年,年龄 < 60 岁的活体 CT 数据(受检者均与医院签订知情同意书),所有数据经过筛选符合以下条件:保证头骨完整,颅内无病变,无既往颅内或颅骨病史。最终获得 592 例符合条件的 CT 数据,其中男性 302 例,女性 290 例。

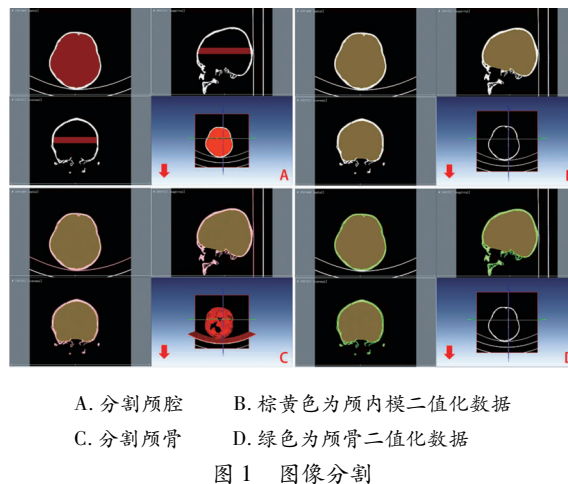
1.1.3 仪器 西门子 SOMATOM Definition AS +

128 层螺旋 CT。

1.2 方法

1.2.1 CT 扫描 用西门子 SOMATOM Definition AS + 128 层螺旋 CT 扫描,扫描条件:连续扫描整个颅骨,电压 120kV,参考毫安秒为 410mAs,层厚 0.6mm。

1.2.2 数据处理 将 CT 图像导入 Amira 软件,首先从水平面、矢状面、冠状面 3 个轴面上进行观察。然后以水平面为主要操作界面,运用阈值分割的原理对颅腔内部空间进行半自动分割(图 1A),逐层操作,分割完毕后需要进一步确认分割,最后在矢状面和冠状面上进行修改、完善,获得颅内模的二值化数据(图 1B);另外,运用阈值算法,自动分割颅骨(图 1C),同样获得颅骨的二值化数据(图 1D)。



1.2.3 三维重建颅骨 依据颅骨的二值化数据三维重建颅骨,标记左眶下缘点 or(图 2A)、左侧耳门上缘点 po(图 2B)以及右 po(图 2C),并连接 3 点;然后使面部垂直朝向软件所在平面,即其两眼眶正视前方,使 3 条线、3 个点位于同一条直线,并且与水平面平行,即可确定该颅骨处于一种标准空间位置—法兰克福平面(图 2D)。

1.2.4 三维重建颅内模并测量 因为颅内模和颅骨的二值化数据都是在同一个文件内,所以颅骨和颅内模的三位重建是同时完成的。我们把颅骨的二值化数据删除并且移除颅骨的三维图像,3D 颅内模就可以显现出来。因为颅骨被定位于标准的空间位置,颅内模也同时被定为标准空间位置。12

个主要的测量点和 8 条径线的测量参照吴秀杰的相关著述^[6](见表 1,图 3)。每一个颅内模测量 3 次,最后取平均值作为最后的测量值。测量误差值要 <2.5%。考虑到新石器时代人类颅骨并不是非常完整,该时期颅骨的颅容积是由回归方程获得。我们根据 Henneberg 的相关著述^[13]获得了如下的方程式:

$$\text{Cranial capacity (cm}^3\text{)} = 28.713 \times (\text{length} + \text{breadth} + \text{height})/3 + 112.4 \times \text{breadth}/\text{length} - 2757.063, R = 0.938$$

最终,本研究需要统计分析的测量值和指数共计 13 项,包括脑长、脑宽、脑高、额叶宽、额叶高、大脑高、额叶弦长和顶叶弦长以及颅容积,还有颅内模的宽长比值、宽高比值、长高比值以及额叶宽与脑宽的比值。见表 1。

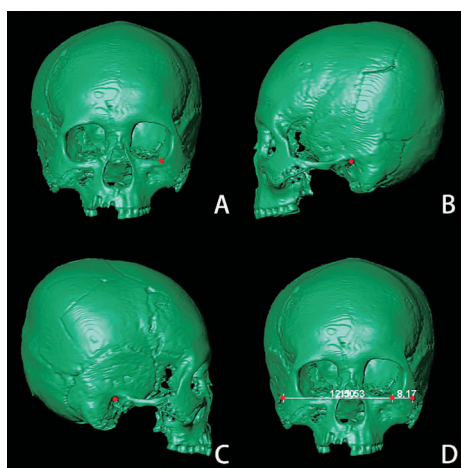
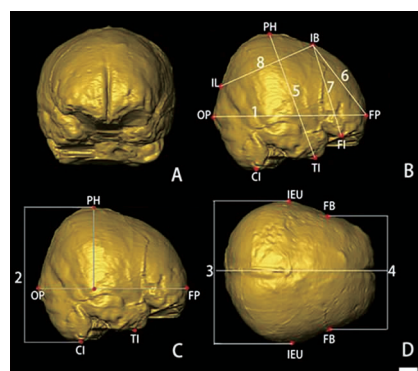


图 2 三维重建颅骨
A. 颅骨前面观,红点为左眶下缘点
B. 颅骨左侧面观,红点为左侧耳门上缘点
C. 颅骨右侧面观,红点为右侧耳门上缘点
D. 标准空间位置

图 2 三维重建颅骨

表 1 主要测量标志

标示	释义
FP	额叶最前点
OP	枕叶最后点
PH	顶叶最高点
CI	小脑最腹侧点
IEU	脑两侧最宽处
FB	额叶两侧最宽处
TI	颞叶最腹侧点
IB	冠状缝与矢状缝在颅内的交汇点
FI	额叶最腹侧点
IL	矢状缝与人字缝在颅内的交汇点



1. 脑长 2. 脑高 3. 脑宽 4. 额叶宽
5. 大脑高 6. 额叶弦 7. 额叶高 8. 顶叶弦

图 3 颅内模前面观(A)、侧面观(B、C)和上面观(D)

1.3 统计学方法

运用 SPSS17.0 软件进行数据分析。Kolmogorov-Smirnov 检验用来观察数据的正态分布,独立 *t* 检验和 ANOVA 分析用来分析颅内模数据的差异。

2 结果

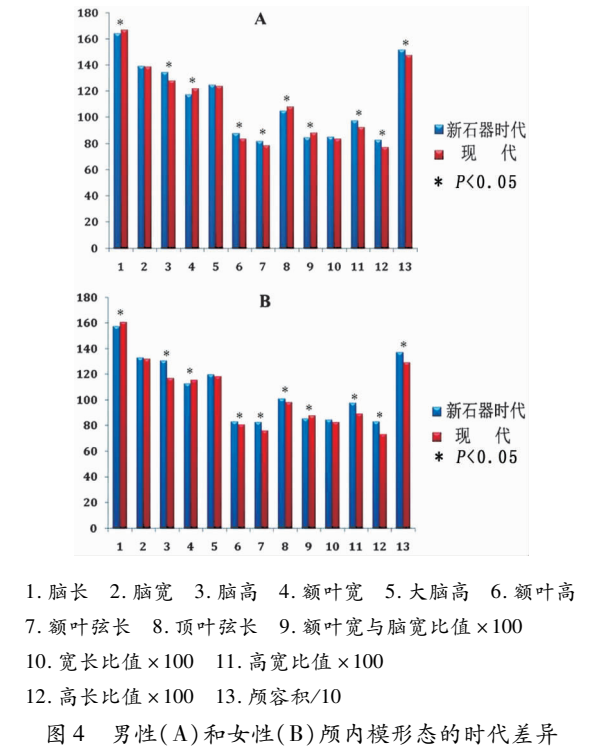
北阡新石器时代人类和现代中国人有关颅内模的 13 项测量值和指数都属于正态分布(表 2、表 3)。两个时代的人类颅内模形态经统计、分析后,发现有显著统计学差异的指标包括颅容积、脑高、额叶宽、额叶宽与脑宽比值、颅内模的高宽比值和高长比值以及脑长、额叶高、额叶弦长、顶叶弦长(图 4, $P < 0.05$),其中现代人的额叶宽、脑长、额叶宽与脑宽比值大于新石器时代人类,新石器时代人类的颅容积、脑高、额叶高、额叶弦长、顶叶弦长(女性此项相反)、高长比值和高宽比值大于现代人;大脑高、脑宽和宽长比值并无显著差异。

表 2 现代中国人颅内模测量值和指数

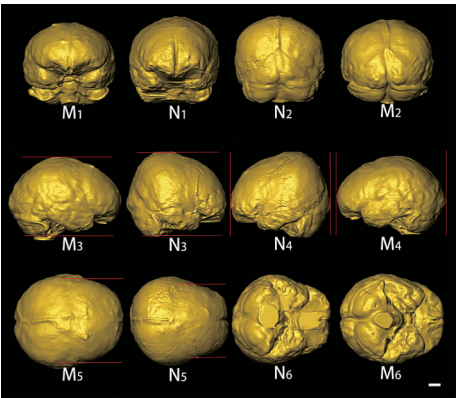
测量值和指数	男, n = 302			女, n = 290		
	Mean	SD	range	Mean	SD	range
脑长/mm	166.81	7.67	148 ~ 186	160.13	6.84	142 ~ 180
脑宽/mm	138.61	6.70	120 ~ 157	131.72	6.11	112 ~ 164
脑高/mm	127.65	5.47	112 ~ 148	116.65	6.68	99 ~ 137
额叶宽/mm	121.81	5.25	105 ~ 138	115.11	5.02	102 ~ 128
大脑高/mm	123.74	4.65	109 ~ 136	117.96	4.60	104 ~ 132
额叶高/mm	83.51	3.96	72 ~ 93	80.56	3.71	69 ~ 94
额叶弦长/mm	78.12	4.88	61 ~ 93	75.90	4.96	63 ~ 91
顶叶弦长/mm	107.68	6.74	89 ~ 126	97.74	6.91	75 ~ 117
额叶宽与脑宽比值	0.880	0.032	0.798 ~ 0.964	0.875	0.030	0.687 ~ 0.974
宽长比值	0.833	0.066	0.668 ~ 1.037	0.825	0.059	0.665 ~ 1.020
高宽比值	0.923	0.053	0.790 ~ 1.072	0.887	0.062	0.696 ~ 1.080
高长比值	0.767	0.047	0.647 ~ 0.982	0.730	0.056	0.588 ~ 0.905
颅容积/ml	1471.4	103.6	1219.4 ~ 1716.1	1288.9	86.96	1062.3 ~ 1499.5

表 3 北阡新石器时代人类颅内模测量值和指数

测量值和指数	男, n = 52			女, n = 29		
	Mean	SD	range	Mean	SD	range
脑长/mm	163.73	6.28	149 ~ 177	157.03	5.91	145 ~ 167
脑宽/mm	138.63	7.74	122 ~ 157	132.40	6.54	117 ~ 147
脑高/mm	134.40	4.94	127 ~ 144	130.44	6.36	117 ~ 142
额叶宽/mm	117.19	7.33	100 ~ 129	112.20	4.93	100 ~ 123
大脑高/mm	124.63	5.46	114 ~ 137	119.27	6.43	109 ~ 131
额叶高/mm	87.59	6.11	80 ~ 108	83.00	2.78	80 ~ 88
额叶弦长/mm	81.69	7.83	64 ~ 108	82.10	6.43	69 ~ 96
顶叶弦长/mm	104.60	5.87	88 ~ 116	100.41	6.34	85 ~ 113
额叶宽与脑宽比值	0.844	0.034	0.779 ~ 0.932	0.851	0.028	0.791 ~ 0.907
宽长比值	0.847	0.063	0.700 ~ 0.999	0.843	0.055	0.759 ~ 0.941
高宽比值	0.972	0.039	0.885 ~ 1.049	0.975	0.054	0.887 ~ 1.108
高长比值	0.823	0.036	0.743 ~ 0.884	0.828	0.052	0.712 ~ 0.922
颅容积/ml	1514.3	118.2	1277.8 ~ 1747.3	1367.7	101.9	1148.2 ~ 1537.8



结果显示,从前面观、后面观和侧面观,由于脑高的减小,北阡新石器时代人类颅内模更加高和短,形状接近于球形,而现代人接近椭球形;从上面观和下面观,因为额叶宽度的增加,北阡新石器时代人类颅内模更像泪滴形,现代人接近椭球形。见图 5。



1. 前面观 2. 后面观 3. 右侧面观
4. 左侧面观 5. 上面观 6. 下面观
图 5 北阡新石器时代人类颅内模(N)和现代人类颅内模(M)的形态

3 讨论

北阡新石器时代人类,男性平均颅容积 1514ml,女性平均 1368ml。现代人男性平均颅容积 1471ml,女性 1289ml。很明显,相对于现代人,北阡遗址新石器时代人类的颅容积比较大。也就是说,从新石器时代到现代,颅容积是下降的趋势。本研究的发现与前人的一些研究是一致的,他们认为全新世欧洲和非洲的颅容积有相似地下降趋势^[9,11,13]。然而,这种下降的趋势与总体进化过程中颅容积逐渐增加的趋势是有所矛盾的。全新世颅容积的减小的原因需要我们深入研究。

为什么会有颅容积减小的趋势? Beals 认为颅容积的变化是由头颅的大体形状影响的,而头颅的大体形状又是由包括温度、纬度等在内的天气因素影响的,在天气寒冷和高纬度地区,头颅形态偏圆,体积偏大^[18]。在我们的研究中,北阡遗址和现代的山东地区并没有明显的气候和纬度的变化^[15-16],因此,天气因素并不能很好的解释颅容积减小的原因。有学者提出从新石器时代到现代,生产技术的不断提高大大限制了人类参与到自然生产中的身体锻炼^[17-18],从而减低了生理延伸的需要,结果是骨骼粗壮度、身体大小和运动能力逐渐下降^[11,18]。因为人脑大小与身体大小是非常相关的^[19],由于全新世的颅容积减小成为身体减小的副产品^[10]。这应该是目前为止对于颅容积减小的最合理解释。但是,本研究发现有些测量指标随着颅容积的下降而减小,如脑高、颅内模的高宽比值和高长比值,而脑长和额叶宽却是增加的。也就是

说,颅内模的形状也发生了非常大的变化。因此,颅容积的减小不能简单地认为是身体大小的减小,应该还有其他的因素在起作用。综合考虑本研究颅容积与颅内模测量径线的关系和前人的相关研究,颅容积与脑长、脑宽和脑高存在高度的相关性。在本研究,脑长、脑宽、脑高三者中,只有脑高从新石器时代到现代是下降的,脑长增加,脑宽无明显变化。因此,颅容积的减小,应该归因于脑高的减小,也即脑高是颅容积减小的直接因素。脑高是如何减小的需要进一步探索。古人的身体大小、骨骼粗壮度和运动能力优于现代人,这和运动员优于一般人非常相似^[18]。一些研究证明运动员与非运动员的脑之间有明显的结构差异,包括中央前回、中央后回、颞叶、大脑白质以及岛叶皮质^[20-21]。如果这些脑结构在北阡遗址新石器时代古人和现代人之间有明显的不同,全新世颅内模的形态就有可能发生变化,但是这需要更深一步地研究。

从北阡新石器时代人类到现代中国人,除了脑高的显著减小外,额叶形态也有明显变化。我们知道,额叶不但参与运动功能、语言功能的执行,还与记忆、计算、思考等许多重要的功能有关^[22]。伴随着人脑进化的整个过程,额叶是趋向于增宽和变圆的,额叶的增宽往往是伴随着颅容积的增加^[6]。本研究中,我们同样发现额叶最宽处位于两侧的 Broca 运动语言中枢,现代人的额叶宽和额叶宽与脑宽比值明显大于新石器时代人类。与总的进化趋势不同的是,全新世的这种额叶增宽是与颅容积的减小相伴行的。我们如何解释这种现象? Emiliano Bruner 认为:额叶的增宽应该被认为是一种独立的进化特征,而不是颅容积增加的被动结果,额叶的这种增宽应该与额叶皮质结构的重组有关^[23]。本研究恰好支持了这一观点,而且更好的证明额叶增宽是一种独立进化而不是颅容积的变化引起的。额叶的这种异速增长与额叶的功能密不可分,掌管书写和说话的语言中枢就位于额叶上。语言符号的运用在新石器时代是很难见到的,而在现代是被广泛运用的。听、说、读、写是现代人们相互了解的主要方式,人们甚至可以了解整个世界。因此,现代人所接受的信息量是巨大的,这需要一个强大的语言中枢来处理,额叶的增宽或皮质的重组就是为了适应语言中枢的进化发育。

参考文献:

- [1] Falk D, Hadar A L 162-28 endocranial cast as evidence that brain enlargement preceded cortical reorganization in hominid evolution[J]. *Nature*, 1985, 313(5997):45-47.
- [2] Brunet M, Guy F, Pilbeam D, et al. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa[J]. *Nature*, 2002, 418(6894):145-151. DOI:10.1038/nature00879.
- [3] Holloway R L, Broadfield D C, Yuan MS. The human fossil record: brain endocranial casts, paleoneurological evidence [Z], 2004: 315.
- [4] Rightmire G P. Brain size and encephalization in early to Mid-Pleistocene Homo[J]. *Am J Phys Anthropol*, 2004, 124(2):109-123. DOI:10.1002/ajpa.10346.
- [5] Weidenreich D F. 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[J]. *Pal Sin N S D*, 1936, 7:1-50.
- [6] Wu X, Schepartz L A, Falk D, et al. Endocranial cast of Hexian Homo erectus from South China[J]. *Am J Phys Anthropol*, 2006, 130(4):445-454. DOI: 10.1002/ajpa.20378.
- [7] Balzeau A, Holloway R L, Grimaud-Hervé D. Variations and asymmetries in regional brain surface in the genus Homo[J]. *J Hum Evol*, 2012, 62(6):696-706. DOI:10.1016/j.jhevol.2012.03.007.
- [8] Weaver A H. Reciprocal evolution of the cerebellum and neocortex in fossil humans[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2005, 102(10):3576-3580. DOI: 10.1073/pnas.0500692102.
- [9] Henneberg M, Steyn M. Trends in cranial capacity and cranial index in Sub-Saharan Africa during the Holocene [J]. *American Journal of Human Biology*, 1993, 5(4):473-479.
- [10] Ruff C B, Trinkaus E, Holliday T W. Body mass and encephalization in Pleistocene Homo [J]. *Nature*, 1997, 387(6629):173-176. DOI:10.1038/387173a0.
- [11] Balzeau A, Grimaud-Hervé D, Détroit F, et al. First description of the Cro-Magnon 1 endocranial cast and study of brain variation and evolution in anatomically modern Homo sapiens[J]. *Bulletins et mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 2013, 25(1/2):1-18. DOI:10.1007/s13219-012-0069-z.

(下转第 25 页)

- betic nephropathy [J]. *Kidney Int*, 2001, 59 (2): 702-709.
- [8] 梁继铁. 慢性肾脏疾病血清 PCⅢ、HA、LN 检测及其临床意义[J]. *右江民族医学院学报*, 2005, 27 (4): 502-503. DOI: 10. 3969/j. issn. 1001-5817. 2005. 04. 041.
- [9] 沈文清, 傅君舟, 钱捷, 等. 慢性肾脏病患者血清和尿透明质酸、Ⅲ型前胶原、Ⅳ型胶原及层粘连蛋白的变化及其临床意义[J]. *临床医学*, 2010, 30 (6): 4-7. DOI: 10. 3969/j. issn. 1003-3548. 2010. 06. 002.
- [10] Leal E C, Martins J, Voabil P, et al. Calcium dobesilate inhibits the alterations in tight junction proteins and leukocyte adhesion to retinal endothelial cells induced by diabetes[J]. *Diabetes*, 2010, 59 (10): 2637-2645. DOI: 10. 2337/db09-1421.
- [11] 余映, 李曙平, 钟雷, 等. 羟苯磺酸钙治疗老年男性慢性肾功能不全的疗效及用药安全性研究[J]. *中华老年多器官疾病杂志*, 2007, 6 (6): 425-426. DOI: 10. 3969/j. issn. 1671-5403. 2007. 06. 017.
- [12] 郭伟, 郭小雪, 郑玉华. 羟苯磺酸钙治疗马兜铃酸肾病疗效观察[J]. *中国现代医生*, 2009, 47 (4): 96-97. DOI: 10. 3969/j. issn. 1673-9701. 2009. 04. 052.
- [13] Suzuki Y, Rahman M, Mitsuya H. Diverse transcriptional response of CD4⁺ T cells to stromal cell-derived factor SDF-1: cell survival promotion and priming effects of SDF-1 on CD4⁺ T cells[J]. *J Immunol*, 2001, 167 (6): 3064-3073.
- [14] Mehrad B, Burdick M D, Strieter R M. Fibrocyte CXCR4 regulation as a therapeutic target in pulmonary fibrosis[J]. *Int J Biochem Cell Biol*, 2009, 41 (8/9): 1708-1718. DOI: 10. 1016/j. biocel. 2009. 02. 020.
- [15] 党艳梅, 李新建, 张少青, 等. 肾脏纤维化大鼠外周血纤维细胞计数变化及意义[J]. *山东医药*, 2015, 5 (4): 21-23. DOI: 10. 3969/j. issn. 1002-266X. 2015. 04. 007.
- [16] Lotan D, Sheinberg N, Kopolovic J, et al. Expression of SDF-1/CXCR4 in injured human kidneys[J]. *Pediatr Nephrol*, 2008, 23 (1): 71-77. DOI: 10. 1007/s00467-007-0648-2.
- (收稿日期 2015-12-13)
-
- (上接第 16 页)
- [12] Bookstein F, Schäfer K, Prossinger H, et al. Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern homo by morphometric analysis[J]. *Anat Rec*, 1999, 257 (6): 217-224.
- [13] Henneberg M. Decrease of human skull size in the Holocene[J]. *Hum Biol*, 1988, 60 (3): 395-405.
- [14] Beals K L, Smith C L, Dodd S M. Brain size, cranial morphology, climate, and time machines[J]. *Curr Anthropol*, 1984, 25 (3): 301-330.
- [15] Wu X J, Liu W, Zhang Q C, et al. Craniofacial morphological microevolution of Holocene populations in northern China[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2007, 52 (12): 1661-1668. DOI: 10. 1007/s11434-007-0227-8.
- [16] 竺可桢. 中国近五千年来气候变迁的初步研究[J]. *中国科学*, 1973, 16 (2): 168-189.
- [17] Ruff C B, Trinkaus E, Walker A, et al. Postcranial robusticity in Homo. I: Temporal trends and mechanical interpretation[J]. *Am J Phys Anthropol*, 1993, 91 (1): 21-53. DOI: 10. 1002/ajpa. 1330910103.
- [18] Ruff C B. Gradualization of the modern human skeleton[J]. *Am Sci*, 2006, 94 (6): 508-514.
- [19] Jerison H J. Brain evolution: new light on old principles[J]. *Science*, 1970, 170 (3963): 1224-1225.
- [20] Wang B, Fan Y, Lu M, et al. Brain anatomical networks in world class gymnasts: a DTI tractography study[J]. *Neuroimage*, 2013, 65: 476-487. DOI: 10. 1016/j. neuroimage. 2012. 10. 007.
- [21] Roberts R E, Bain P G, Day B L, et al. Individual differences in expert motor coordination associated with white matter microstructure in the cerebellum[J]. *Cereb Cortex*, 2013, 23 (10): 2282-2292. DOI: 10. 1093/cercor/bhs219.
- [22] Williams P L, Bannister L H, Berry M M, et al. *Gray's Anatomy* [M]. 38th ed. New York: Churchill Livingstone, 1995.
- [23] Bruner E, Holloway R L. A bivariate approach to the widening of the frontal lobes in the genus Homo[J]. *J Hum Evol*, 2010, 58 (2): 138-146. DOI: 10. 1016/j. jhevol. 2009. 10. 005.
- (收稿日期 2015-01-09)