中国科学: 地球科学 2010 年 第 40 卷 第 9 期: 1287 ~ 1300
www.scichina.com earth.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

论 文

现代中国人起源与人类演化的区域性多样化模式

高星[①②*], 张晓凌[①②③], 杨东亚[②④], 沈辰[②⑤], 吴新智[①②]

① 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044;
② 中国科学院人类演化实验室, 北京 100044;
③ 中国科学院研究生院, 北京 100049;
④ Department of Archaeology, Simon Fraser University, Vancouver V5A 1S6, Canada;
⑤ Royal Ontario Museum, Toronto M5S 2C6, Canada
* E-mail: gaoxing@ivpp.ac.cn

收稿日期: 2010-03-30; 接受日期: 2010-08-25
国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2006CB806400, 2007FY110200)和中国科学院知识创新方向项目(编号: KZCX2-YW-Q1-04)资助

摘要 现代人起源研究是当前学术界的热点, "非洲单一地区起源说"和"多地区进化说"两种理论的交锋已有时日. 中国出土的古人类化石、伴生动物化石和文化遗存材料十分丰富, 且延续时间久, 分布地区广, 在古人类生物特征演化、技术行为发展和生存环境背景方面提供丰富的信息, 对该问题的研究举足轻重. 本文对上述两种理论的核心观点和证据进行阐述和剖析, 以中国出土的人类化石和相关资料为依据并结合分子生物学研究成果, 综合探讨论证中国现代人类本土"连续进化附带杂交"学说的合理性及其意义, 并尝试提出世界范围内"现代人类演化的区域性多样化模式".

关键词
现代中国人起源
人类化石
分子生物学
旧石器时代考古

古人类学本是一个生僻的领域, 但近 20 年间现代人类起源问题却成为科学界炙手可热的焦点, 围绕"多地区进化说"和"非洲单一地区起源说"形成两派针锋相对的学术阵营, 发生着激烈的学术论辩. 其波及范围冲破了最初的人类学和遗传学藩篱而裹挟了诸多学科领域. 媒体更是推波助澜, 使一项单纯的学术议题成为社会大众的关注点.

中国是这一学术争鸣的中心之一. 这里自出现直立人以来就是人类演化的重要地区, 曾被认为是亚洲现代人类的发祥地. 但在新的学术讨论中, 早先建立的理论体系受到强烈冲击, 人类从古至今在这里演化的脉络似乎变得模糊起来, 人们不得不重新思考和寻找自己的先祖. 现代人类起源于何时何地? 我们的直系祖先到底是谁? 我们怎样演化到了今天? 这是目前很多人都在关切的问题, 也是这一波学术探讨的核心课题.

让我们回顾和梳理相关争论的来龙去脉, 审视和剖析上述两个理论体系的核心观点和基本证据, 从中观察分析学术研究对上述问题取得了哪些进展, 得出了哪些结论, 是否对我们的过去和现在提供了有益的知识和启示.

1 争论缘起与背景

"现代人"从人类演化过程和解剖学角度被称为"晚期智人", 他们拥有与现时地球上人群大体一致的肌肉与骨骼构造、大脑重量与结构, 其行为方式有别于之前的人类.

引用格式: Gao X, Zhang X L, Yang D Y, et al. Revisiting the origin of modern humans in China and its implications for global human evolution. Sci China Earth Sci, 2010, doi: 10.1007/s11430-010-4099-4

学术界长期以来普遍认为, 人类最初起源于非洲, 演化到直立人后, 部分群体在大约 200 万年前走出非洲扩散到亚洲和欧洲, 进而演化成早期智人和晚期智人[1]. 在这种认知之下, 现代人起源原本不是一个显著的问题. Wolpoff和Wu等[2~5]在对比世界各地的人类化石材料的基础上逐步发展出现代人"多地区进化"的理论, 主张世界上四大"人种"都与本地区更古老的人群不可分割. 这种观点得到许多古人类学家和考古学家的认同, 东亚的多数相关学者支持这种学说. 但 1987 年Cann等[6]三位遗传学家基于对现生人群的线粒体DNA分析, 提出所有现代人都是 20 万年前生活在非洲的一位女性的后代, 而这一支系之外的所有古人群都在进化中走向灭绝. 这一被称为"出自非洲说"或"替代说"的理论很快得到更多遗传学研究的支持, 古人类学界中很多学者加入新假说的理论阵营, 使其很快风行起来.

于是学术界在现代人起源问题上出现持续了 20 多年的"多地区进化说"和"出自非洲说"的交锋. 二者争论的焦点在于现今人类的直接祖先是起源于多个地区, 还是仅在一个地区起源, 然后扩散到世界各地; 人类演化的链条在欧亚是否发生过中断. 探讨的核心问题还包括现代人类起源的机制、迁徙扩散的路线、各地区人群间的相互关系等. 围绕这些问题, 参与其间的学者们开展了热烈的讨论: 一方面发掘收集和展示有利于自己的证据, 旁征博引论证自己的观点, 另一方面质疑对方的证据或其解读, 辩驳对方的观点.

中国乃至东亚逐渐成为这一波学术探讨与论战的主战场. 这里原本是"古人类连续进化"理论的发源地, 上世纪Weidenreich[7,8]就已提出这一学说的雏形, 其后Wolpoff与Wu等[2]进一步发展出"多地区进化"理论. 吴新智[9]后来将该学说中涉及中国材料的部分扩展开来, 提出中国乃至东亚人类"连续进化附带杂交"的新假说. 在中国这一广阔地域内出土的丰富的人类化石和旧石器文化遗存为该理论提供着坚实的材料基础, 使其在"出自非洲说"劲风的吹刮下并没有湮灭, 保有许多支持者.

在"替代说"流行于西方的前 10 年间, 中国的学术界和传媒没有明显的反应. 这一方面是因为本土人类连续演化的理论已经在这里根深蒂固, 另一方面是当时相关领域的探讨和交流还不是很活跃. 但这一平静终究被打破, 从 1998 年开始, 一些遗传学家在学术刊物上发表一系列有关中国现代人起源问题的论文, 支持"出自非洲说"[10~15]; 他们质疑古人类学家基于人类化石和旧石器考古材料提出的中国人类本土连续演化的证据, 认为在距今 10~5 万年间这里没有人类生存. 这样的研究成果给已经盛行于西方的"替代说"锦上添花, 对中国传统的古人类学研究和业已建立起的理论体系则是釜底抽薪, 形成巨大的冲击和挑战.

纵观这两个理论阵营的争论, 不难发现二者其实并无太多的交集. 研究者出自不同的科学领域, 立足于不同的证据材料, 往往各自强调自己的优势, 忽视对方的观点, 很少在不同学科间做实质性的交流、交叉和整合. 有关现代人起源的真理只有一个, 不同学科的研究结果和从不同的材料证据推演出的结论应当指向同一个方向, 趋向同一个目标. 现代人类起源问题在近 20 年间越出了古人类学研究的领域, 发展成为一个新生命题, 对相关问题的探讨, 提出的问题多, 回答的问题少; 假设与推断多, 被普遍接受的结论少. 当前我们需要结合人类化石形态特征、基因证据、考古学材料、古环境学和年代学研究结果进行多学科交叉的整体思考, 综合考虑各种证据, 分析各学说的强弱点, 选出目前有更多证据支持和相对可信的假说, 并对其进行补充和完善, 使我们能距科学的真理更近一步.

2 "多地区进化"与"连续进化附带杂交"假说

2.1 理论的提出与发展

"多地区进化说"的形成及其针对中国的材料进一步发展为"连续进化附带杂交说"的理论有其深远的历史根源[5]. 20 世纪 30~40 年代, Weidenreich[7,8]根据对出土于周口店的北京猿人(当时称为"中国猿人")头骨化石的形态研究, 指出北京猿人与现代蒙古人种之间有一系列共同的形态特征, 主张两者之间有亲缘关系, 认为人类进化可能存在 4 条世系, 分别发生在东亚、爪哇加澳洲、欧洲和非洲. 由于当时可供研究的化石很少, Weidenreich[7,8]的推断是基于北京猿人与现代黄种人之间形态上的共同特征, 其间存在着很长的演化链条的缺环. 20 世纪 50 年代在资阳、丁村、长阳、柳江、马坝相继发现不同时代的人类化石, Wu等[16]指出他们在一定程度上填补了北京猿人

和现代人之间缺失的进化环节; 1959 年他和合作者在这些材料的基础上论证了中国远古人类体质演化上的连续性[16].

其后更多的古人类化石在中国出土, 包括元谋人、建始人、蓝田人、峙峪人和丽江人等, 吴新智等[17]据此指出"中国古人类的连续发展和各时期的古人类的明确的传承关系, 显著地表现在其体质特征上", 并提出这些连续性体质特征主要表现为上门齿的铲形结构、颧骨位置、阔鼻、下颌圆枕等方面. 1984 年Wolpoff, Wu与Thorne[2]以出土于中国、印尼和澳大利亚的人类化石为主要材料依据, 首次明确提出现代人类起源的"多地区进化"学说, 指出现今世界各地人类与原先分布于亚、非、欧三大洲的早期智人乃至更早的直立人有连续演化的关系, 在中国人类化石中较其他地区古人群出现频率更高的一系列共同的形态特征是支持该地区人类连续演化的重要证据. 他们推测当今世界各人群基因水平的高度一致性是基因交流和选择性适应相互平衡的结果, 基因交流是将不同地区人群维系在一个物种内的重要纽带. 其后吴新智[18]基于中国和欧洲智人化石的比较研究, 举出一些化石上可作为基因交流证据的形态特征, 指出"中国古人类进化的这种情况可以称之为连续进化间以杂交的模式, 以连续进化为主体. 我们不认为曾经有过外来的古人类大量入侵而替代了原住民的现象". 1990 年吴新智[4]根据新发现的大荔人、金牛山人与和县人头骨化石的形态观察, 列举、论证了中国直立人和智人之间在形态方面的镶嵌性, 反驳了一些学者有关直立人是进化中的绝灭旁支的观点, 并从中国古人类化石的时序性、形态的共同性与异样性和与外界基因交流的形态学证据, 再次论证中国古人类以连续进化为主, 但与其他地区人群发生过渐增的基因交流. 1998 年吴新智[9]基于对中国晚期智人颅骨和牙齿特征的观察, 正式提出中国现代人类"连续进化附带杂交"的假说, 指出"'附带'二字表示杂交只起次要的作用. 这个模式是多地区进化说在东亚的表现形式. 根据现有的关于更古老化石的证据, 这个模式甚至可能贯穿中国古人类的进化历史. 在局部地区可能出现过人群替代的现象, 但为后来的杂交所淡化". 吴新智[9]申明"无意用这一模式概括整个现代人类起源", 认为不同地区可能存在不同的模式, 并指出"现代人起源是个很复杂的多样化的过程, 必须对不同地区加以区别对待".

2.2 核心观点

由此可见, "连续进化附带杂交"假说根源于Weidenreich 的多元说, 但立论依据大不相同, 所阐述的不同地区人类趋同演化的机制也大相径庭; 它是"多地区进化说"对中国乃至东亚地区材料的具体表述和纵深发展, 是对该地区人类演化尤其是现代人起源过程与机制的理论概括. 该理论的核心点可以归结为: 1) 东亚地区自直立人以来人类进化是连续的, 不存在演化链条的中断, 其间未发生过大规模外来人群对本土人群的替代; 2) 该地区古人类与外界有过一定程度的隔离, 使其得以保持区域特点, 在形态上有别于旧大陆西侧的人群; 3) 本土与外界人群的基因交流发生过并与时俱增, 这使得该地区的人类与外界人群作为同一物种得以维系, 但这种基因的混合、交流与本土人群的代代相传相比是次要的, 本地主体人群与少量外来移民之间是融合的关系, 而非替代; 4) 中国乃至东亚因为地域广大, 生态多样, 古人群可能分化成若干地方群体, 局部的灭绝和区域间的迁徙交流时而发生, 呈现河网状演化格局, 导致区域内一个大的群体内部的多样性发展; 5) 由于各地区环境不同, 现代人类在不同地区演化的模式应该是多样的, "连续进化附带杂交"与"完全替代"模式均不能概括整个现代人起源, 不同地区应区别对待, 对相关问题应做辩证思考.

2.3 主要支持证据

被引述为"连续进化附带杂交"假说的支持证据主要有如下方面:

(1) 人类化石形态证据. 主要提取自古人类的颅骨和牙齿, 这些化石材料来自中国 70 余处地点. 显示中国古人类共同和渐变并区别于西方化石人类的性状包括: 颜面在水平方向较扁平, 鼻梁矮, 鼻腔与眼眶之间骨表面平或稍凹, 眼眶近长方形, 上颌骨颧突下缘弯曲, 与上颌体连接处位置较高, 额骨与鼻骨和上颌骨相接的骨缝呈大致水平的弧形, 额骨正中线上最突出处靠下, 头骨最宽处在中三分之一部的后段, 颅骨具有早期较强而中期较弱的正中矢状脊, 上门齿呈铲形等. 显示中国直立人和智人之间形态镶嵌的现象可例举如下: 和县直立人颅骨指数大, 眶后缩狭不显著, 颞骨鳞部较高, 这些特征不见于其他直立人却常见于智人; 作为智人的马坝人的眶后缩

狭, 大荔人厚的眉脊和头骨壁及枕部呈角状转折, 大荔人和资阳人具有角圆枕, 许家窑人顶骨厚度大等. 这些特征曾被少数学者不恰当地解读为直立人的自近裔特征或独有的衍生特征. 郧县人头骨更有许多性状集直立人和智人于一体. 这些现象表明两个分类单元之间难以截然分开, 是连续进化的. 反映因基因交流而在中国古人类化石上出现常见于西方人群的形态特征包括: 大荔头骨眼眶与鼻腔前口之间的膨隆, 南京头骨高耸的鼻梁, 马坝头骨的圆形眼眶和其锐利的下外侧边缘, 柳江、资阳、丽江头骨枕部的发髻状构造, 丽江的第一上臼齿有卡氏尖, 山顶洞102 号头骨眼眶外侧骨柱前外侧面较朝向外侧, 河套头骨额骨与鼻骨之间骨缝的位置比额骨与上颌骨之间的骨缝高等[4,5,9].

(2) 考古学证据. 此方面的证据主要来自旧石器时代考古学研究. 从石器技术与类型组合的角度, 更新世古人类文化体系通常被划分为前后承继的 5 个技术模式, 即以砾石工具和简单的石片工具为标志的“Mode Ⅰ-奥杜威模式”, 以手斧等为代表的“Mode Ⅱ-阿舍利模式”, 以勒瓦娄洼产品为代表的“Mode Ⅲ-莫斯特模式”, 以石叶制品为代表的“Mode Ⅳ-旧石器时代晚期模式”和以细石器为代表的“Mode Ⅴ-中石器时代模式”[19]. Mode Ⅳ被认为是早期现代人类的文化标识. 与非洲和欧亚大陆西部这5个模式明确的阶段性演替不同, 中国在整个旧石器时代, 第Ⅰ模式贯彻始终并占据主流, 甚至延伸到新石器时代. 只有很少地点表现出其他模式的技术产品, 而且表现方式是局部、短暂的, 没有对第Ⅰ模式的演化主线构成冲击和替代. 因而中国旧石器文化传统表现为连续发展为主, 间或有少量与西方技术的交流[5,20].

随着更多学科领域加入到对现代人类尤其是现代中国人起源问题的研究和对“替代说”拥护者提出的质疑的回答, 一些古环境信息、年代学数据和更多考古学证据被引入讨论之中, 对“多地区进化”或“连续进化附带杂交”假说提供了强有力的支持. 后文对此将有更多的论述.

2.4 点评

“连续进化附带杂交说”立足于直接证据即化石材料, 从东亚地区化石人类形态演化的连续性和旧石器文化发展的承继性论证从早期人类到现代人类的连续进化, 具有材料的优势和坚实的基础; 该假说强调新-老和本土-外来人群间的互动, 不排除基因交流的可能性并强调其在维持人类单一物种方面的作用, 能成功地解释古人类在200万年前走出非洲后在世界各地进化发展而未分化为不同物种的事实, 具有更大的包容性; 该假说所引述的各方面证据具有高度的吻合性, 自圆性和逻辑性强. 但该理论所依赖的支持证据并非无懈可击. 人类化石材料永远是残缺不全的, 从中提取的形态信息难能拼凑出演化的连贯线条和完整图案; 化石个体的形态变异也会为推导群体特征带来一定程度的不确定性; 文化遗存虽然相对丰富, 但其作为人类智能活动的产物, 受各方面条件影响而有一定的变异, 与特定群体和特定人类演化阶段的对应关系难以定量化地表述和界定. 此外, 对这些化石材料和文化遗存的年代测定存在一定的盲区和模糊的空间. 这些都成为“出自非洲说”者对其质疑的着力点.

3 “出自非洲说”或“替代说”

3.1 理论的提出及其在中国的发展

“出自非洲说”或称“替代说”、“夏娃假说”的理论雏形始见于 20 世纪 70 年代中期, Protsch[21]和Howells[22]根据当时非洲发现的晚更新世古人类化石推测非洲是现代人类发源地并进而向世界各地扩散. 但这一理论的正式提出并产生广泛的影响可追溯到1987 年Cann等[6]三位分子生物学家发表的一篇论文. 他们选择祖先来自 5 个地区, 即非洲、亚洲、高加索地区、澳大利亚和新几内亚的女性(后两个地区的样本取自土著妇女)共 147 人, 分析其胎盘内的线粒体DNA(mtDNA), 得出两点认识: 1) 现代非洲人群比其他大洲人群具有更丰富的遗传多样性, 说明现代非洲人是一个相对古老的群体, 比其他地区人群拥有更长的积累线粒体遗传变异的时期; 2) 利用其mtDNA序列构建的系统发育树显示出非洲人位于树的根部, 所分析的人群形成两大分支, 一支仅包括非洲人群, 另一支则由非洲人和其他人群共同组成, 进一步说明世界其他地区的现代人起源于非洲. 在利用古人类学和考古学得出的现代人类扩散到新几内亚、澳大利亚和新大陆的时间窗口而换算出mtDNA变异速率(每百万年 2%~4%)并假定其在人类进化史上保持恒定的前提下, Cann等[6]计算出所有现代人类的共同祖先存

活于距今 14~29 万年前, 其后裔可能在距今 9~18 万年前走出非洲, 向世界各地扩散. 其后人们将被大致推断为距今 20 万年前生活在非洲的这位始祖母称为“夏娃”, 这便是“夏娃假说”的由来.

Cann等[6]指出, 选择mtDNA开展此项研究是因为它们能快速演化并以特殊方式遗传: mtDNA对变异信息的积累比核DNA要快若干倍, 因而对我们现存基因库中的差异性观察具有放大的作用; mtDNA只通过母系遗传且不会重组, 因而对在人类个体间建立遗传对应关系提供了利器. 于是mtDNA被看作是为研究人类何时、何地和如何起源并扩展提供了一个新的视角.

以后西方的遗传学家开展了更多的同类研究, 得出的结论也基本类似. 例如Templeton[23]基于对几例由现代人mtDNA和Y染色体的序列构建的系统发育树的统计学分析, 提出在非洲起源的现代人祖先对其他地区现代人群的基因贡献是通过至少两次迁徙扩散而实现的. 一些人类学家和考古学家发现他们自己研究的化石和考古材料可以或更容易用这一假说来解释, 于是“替代说”在西方很快成为主流学说.

1998 年以来, 部分遗传学家针对中国现代人起源问题发表了一系列研究成果, 支持非洲单一地区起源说, 否定中国乃至东亚人类连续进化理论, 认为现代中国人是外来人群入侵、替代原始土著者后演化形成的[10~15]. 这样, “夏娃假说”在中国开拓了一片疆土.

与西方的同类研究主攻mtDNA的遗传变异不同, 针对中国现代人类起源研究的主要对象是男性Y染色体. 相对于mtDNA的母系遗传特征, Y染色体遵循父系遗传路线, 被认为是研究男性群体迁移历史的理想标记; 通过对Y染色体的进化及其多态位点的分析, 可以揭示某个族群的父系历史和群体间的分化时间[24]. Su等[11,13]认为父系遗传Y染色体非重组区可以有效地排除交换重组的干扰, 单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)突变率低, 遗传更稳定, 对进化事件的记录更真实, Y染色体的拟常染色体非重组区段的标记是研究早期人类演化和迁徙的理想工具.

1998 年, Chu等[10]利用 30 个常染色体微卫星位点(microsatellites)研究了中国的 28 个人群的遗传结构, 发现南北人群间存在明显的遗传差异, 南方人群的多样性大于北方, 据此提出现代中国人非本土起源, 支持非洲起源说, 并结合语言学资料认为现代人群先到达东南亚然后北上进入中国和东亚其他地区. 其后Su等[11]研究了包括 739 个东亚人在内的 925 个男性样本的Y染色体, 也发现东南亚人群的遗传多样性明显大于北方人群, 并结合东亚在距今 5~10 万年间缺少人类化石证据的观察, 提出东亚地区的第一批现代人在 6 万年前首先出现在东南亚, 然后开始向北扩散, 而原先生活在这里的古老型人类在末次冰期或之前灭绝了, 这样新的移民就进入了无人之境. 柯越海等[12]研究了Y染色体SNP的 17 种单倍型在中国 22 个省市汉族人群中的分布, 同样发现南北人群有较大差异, 南方人群的多态性明显高于北方人群, 其中有些单倍型(例如H7, H10, H11 和H12)仅出现在南方群体, 进一步支持现代中国人的祖先来自南方并向北迁移. 他们还对携带南北人群共同的单倍型个体在 3 个Y染色体微卫星标记位点进行了基因组分型, 在一些假定的前提下(假定突变率为 0.18%, 20 年为一代, 群体有效规模为 750~2000 人)推算出现代人进入中国大陆的时间大致在 1.8~6 万年前. 该小组在另一篇文章中对东南亚、大洋洲、东亚、西伯利亚和中央亚细亚的 163 个人群中的 12127 个男性进行了YAP, M89 和M130 三个Y染色体双等位基因标记分型. 所有个体都携带其中一个位点的突变, 这三个突变位点(YAP+, M89T和M130T)都与另一个突变位点(M168T)同时发生, 而M168T大约于 3.5~8.9 万年前起源于非洲. 由此, 文章推测东亚古老型人群对当地现代人群没有任何基因贡献[14]. 张亚平及其领导的研究团队[25~28]采用群体遗传学等综合手段, 建立了东亚主要mtDNA单倍型类群(haplogroup)之间的系统发育关系, 进而对东亚人群特别是中国人群的源流等相关问题进行了系统的研究. 他们的现有结果支持“近期出自非洲说”, 认为现代人群的迁徙采取了南方路线, 即沿着亚洲海岸线, 从遗传学证据看, 距今约 6 万年前在中国发生过一次东南亚人群的迁入. 同时, 他们也提出这些工作是基于有限样本和部分编码区域进行的, 具体的史前人类迁徙图景还有待更多的分析研究[25,28].

其后又有多篇类似的研究论文发表, 得出的结论基本一致. 最新的一项研究是由人类基因组组织机构泛亚太地区SNP联盟(HUGO Pan-Asian SNP Consortium)发起的一项大规模的涵盖亚洲广大地区人群的常染色体变异情况通查, 获得了亚洲人群SNP遗传多元化图谱, 结果显示遗传结构与人群的语言

状况和地理分布具有很大相关性, 90%东亚人群的单倍体型见于东南亚或中南亚人群, 从南向北呈现出变异递减的情况, 因此认定东南亚是东亚人群基因库的主要来源. 该研究进一步支持亚洲现代人群是在某一时间迁入东南亚并向北部扩散的假说[29].

3.2 核心观点

“出自非洲说”或“替代说”核心观点可以归结为: 1) 现代人类(即晚期智人)是有别于直立人和早期智人的一个新的物种; 2) 现代人大概在 20~14 万年前起源于非洲; 3) 非洲是现代人的唯一起源地, 其他地区的现代人群都是在非洲诞生的早期现代人向外迁徙扩散的结果; 4) 人类演化的线条只在非洲是连续的, 在其他地方都曾中断过; 5) 现代人从非洲向外扩散是一个完全替代的过程, 即欧亚原有的古老型人群都在进化中走向绝灭, 没有与迁徙过来的现代人发生过基因交流, 因而对当地现生人群没有任何遗传贡献; 6) 在东亚地区, 现代人先到达东南亚, 然后由南向北迁徙扩散; 7) 在中国, 现代人大约于 6 万年前从南部进入并向北迁移; 8) 现代人到来之前, 中国本土原有人群已经因末次冰期而灭绝, 因而二者之间没有交集.

3.3 主要支持证据

(1) 对现生人群遗传变异的溯源推导. 如前文列举的许多研究案例, “夏娃假说”的证据主要来自对世界各地现生人群遗传变异的分子生物学研究. 这些研究利用现代男性 Y 染色体或女性 mtDNA 上的一些遗传位点进行分析, 从不同地区现生人群的基因多样性顺藤摸瓜, 在特定基因变化速率恒定和变异越丰富人群历史越久远的假定前提下追踪变异的源头和迁徙路线, 于是非洲被锁定为所有现代人基因库的源泉.

除了对现生人群 NDA 所作的分子生物学研究, 这一理论的支持者还陆续引述了其他方面的支持证据.

(2) 古人类DNA研究. 从人类化石上提取古代DNA并与现代人做比对应该是更直接和更可靠建立特定古人与今人遗传关系的手段. 可惜由于DNA降解的问题, 成功提取古NDA的研究案例还很少. Krings的研究小组[30]和Ovchinnikov等[31]分别对德国 Feldhofer 洞穴和北高加索地区Mezmaiskaya洞穴出土的尼安德特人遗骸开展古DNA研究, 根据mtDNA的变异情况, 推测这两处相距 2500 km的尼安德特人的最近共同祖先生活在 15.1~35.2 万年前, 而现代人与尼安德特人mtDNA分离的时间被推测在距今 36.5~85.3 万年前, 据此可以推断尼安德特人的mtDNA不可能通过遗传变异成为现代人的mtDNA序列. Caramelli等[32]对距今 2.4 万年前的早期现代欧洲人mtDNA的一项研究发现, 其变异仍处在现代人范围之内, 但与同时代尼安德特人的同源序列有着显著区别, 存在不可逾越的“鸿沟”(discontinuity), 据此认为尼安德特人对现代人基因组没有贡献. 在最新的一项研究中, Briggs等[33]对 5 个尼安德特人线粒体基因组分析显示 3.8~7 万年前尼人的mtDNA变异仅为同时期智人的 1/3, 并认为尼人的长期有效群体小于现代人和现存的大猿, 并且在不断减小, 尤其在尼人晚期更加明显, 可能与现代人从非洲开始扩张有直接或间接的关系.

(3) 人类化石证据. 相对于遗传变异分析对“替代说”的主导地位, 人类化石的形态特征及其比较研究是作为辅助证据提出和使用的. Cann等[6]在 1987 年的文章中就引述过古人类学家的观点支持mtDNA分析结论, 即古老型智人(archaic *Homo sapiens*)向解剖学上现代智人(anatomically modern *Homo sapiens*)转变最初发生在非洲, 时间为 10~14 万年前. 2001 年 Niewoehner[34]基于对出土于西亚地区距今 10 万年前的晚期尼安德特人和早期现代人Skhul和Qafzeh手部骨骼的比较研究, 发现二者在形态和功能方面存在诸多差异, 间接支持二者存在重大行为差异的推论, 并推测这种操控行为的明显改变与现代人类的肇始密切相关. 其后人类学家在埃塞俄比亚北部的Herto地区找到更直接的支持证据. 这里出土的人类头骨被测定为约 16 万年前, 其年龄早于典型的尼安德特人而且在解剖学上具有现代人的特征, 被认为在非洲的早期人类和现代人之间填补了空挡, 架起了桥梁, 对现代人起源的时间、地点和环境提供了关键材料[35]. 被“出自非洲说”引述的化石证据还有来自对埃塞俄比亚Omo古人头骨年代的重新研究. 1967年在埃塞俄比亚南部Omo地区发现的 2 具人类头骨化石(Omo I和Omo II)被确定为智人类型, 显示现代人的解剖学特征. 这些化石以前被测定为 10 万年前, 但新的年代学研究将其改写为距今 19.5 万年左右[36,37], 被认为与分子生物学推导的现代人起源时间吻合, 因而为非洲起源说提供了强有力的支持.

(4) 考古学证据. Cann等[6]的文章曾提及石叶工具在距今 8~9 万年前已经在非洲被普遍使用, 比其在亚洲和欧洲取代石片工具的时间要早得多, 以此作为考古学证据来支持分子生物学研究结果. 以后最著名的考古证据来自南非开普敦地区的Blombos洞穴. 2002 年Henshilwood及其合作者[38]发表论文, 宣布在该洞穴的中期石器时代(Middle Stone Age)地层中发掘出 2 块具有几何纹刻划图案的赭石, 时代被测定为距今 7.7 万年, 被认为从抽象与描绘性思维和表达能力的角度证明具有现代人行为特点的人类起源于非洲. 其后Mellars[39]从南非的考古遗址中挖掘出更多的支持证据, 尤其是来自Blombos洞穴、Boomplaas洞穴、Klasies River遗址和Diepkloof的材料. 这些考古遗存的年代被测定为 7.5~5.5 万年前, 被认为与非洲中期石器时代早段的文化特征迥然不同而与 4.5~5 万年间早期现代人在欧洲和西亚留下的材料多有相似, 例如石叶技术、软锤技术、端刮器等专门用于皮革加工的工具、加工骨器和木器的雕刻器、特定形制的骨器、复合工具、被用作装饰品的穿孔螺蚌壳和大量非原地产的赭石, 包括Blombos洞穴出土那 2 块具有被精心刻划出的较为复杂的几何图案的标本. 这些新的文化发展的根基被认为至少可以被追溯到 10~15 万年前, 可能与现代人的出现与演化直接相关. 到距今 8~6 万年间这些具有现代人技术和思维特征的文化现象变得更加色彩纷呈, 人口也快速膨胀, 这就为非洲早期现代人群向外迁徙扩张提供了技术与智能的储备和驱动力.

3.4 “出自非洲说”对中国现代人本土连续演化假说的质疑

“出自非洲说”具有强烈的排他性. 它对与其针锋相对的“多地区进化”和中国人类“连续进化附带杂交”理论的质疑主要集中在如下方面:

(1) 中国现代人群中遗传变异多样性低并缺乏古老的基因类型. 该理论指出非洲以外的现生人群遗传变异的多态性远远低于非洲人群; 在中国还表现为北方人群低于南方人群, 而且在现生人群的遗传物质中没有发现比走出非洲的人群更古老的 Y-SNP, 所检测的来自中国各地的样品全部都携带来自非洲的“基因痕迹”. 这样中国就不可能是本土现代人的原发地.

(2) 中国人类在体质形态上不存在直立人以来的连续演化证据. Lahr[40]指出被列举出的支持连续进化的化石形态学特征并没有地区特异性, “面部扁平”在欧洲人中出现最多, “扁的鼻梁”出现率最高的地区是非洲而不是东亚, 现在的东亚人没有经常存在的特别的眼眶形态组合, 眼眶下外侧缘圆钝在澳洲人最常见, 其次为东南亚人和非洲人. Lieberman[41]提出虽然中国的化石人和现代人都有铲形门齿, 但尼人和非洲的早期直立人也有铲形门齿,只是表现形式不同而已, 同时短的面部也不是亚洲古人类的独有特征. 这些研究人员据此否定中国地区的古人类从直立人到晚期智人在化石形态上存在着连续演化.

(3) 中国缺乏距今 5~10 万年间的人类遗存. 柯越海等指出“仔细研究这些中国出土的化石证据, 却发现其在古人类(*Homo sapiens*)和现代人(*Homo sapiens sapiens*)之间存在着断层, 所有属于古人类的化石都有 10 万年以上的历史, 而现代人类的化石都不到 4 万年(大多数在 1~3 万年间), 也就是说至今没有发现 5~10 万年期间的人类化石这一直接证据来支持多地区起源假说” [13]. 对于古人类学和考古学提出的中国在这一时段内存在人类化石与文化证据, 他们则用“年代不可靠”的理由拒绝采信.

(4) 末次冰期这里不具备人类生存条件. 对于距今 5~10 万年间中国存在人类生存的断层, 柯越海等[13]认为解释这一时期在东亚地区人类化石出现断层以及现代中国人来源于非洲的可能原因是由于在距今 5~10 万年前第四纪冰川的存在, 使得这一时期包括中国大陆在内的东亚地区绝大多数的生物种类均难以存活; 在冰川期结束后, 非洲起源并经由东南亚由南至北进入中国大陆的现代中国人的祖先取代了冰川期前的古人类.

3.5 点评

“替代说”立足分子生物学研究, 采用现代科技手段对人类起源与演化开展分析, 将探寻的触角深入到分子的层面, 试图找出古、今人类在的遗传上的内在关联, 发掘了出更多的信息和证据, 为传统的基于人类化石和文化遗存形态观察分析的古人类学研究提供了一个新的技术手段和重要的补充、验证的机会, 将一个古老的科学问题变成当代学术研究和媒体关注的热点, 对推动相关的学术领域发展和深入研究、检视相关的科学材料和证据起到了积极的作用. 该领域的优势在于科学原理和科技手段新, 社会普

及性、认可度和关注度高, 易于获得可重复检测分析的样本, 易于将分析结果做定量表述, 因而给人的感觉是相对于化石形态研究而言具有更好的科学基础和可信性. 但事实上, DNA 研究和其他任何研究手段一样, 有其优势, 也有很多的局限和假定条件:

(1) 在原理方法上有欠缺, 一些假设的前提有待验证. 许多研究表明不同遗传位点的变异速率有很大的不同[42]. 基因或DNA突变率事实上不可能是一直恒定的, 不同的DNA片段、不同的基因、不同的群体经历着不同的"历史"和"选择压力", 这就能解释为什么不同研究人员对一些基因的平均突变率做出不同的估计(对有效群体人数的推定也常有很大的不同). 但在用现代DNA来回推进化时间时, 研究人员只能使用恒定的突变率. 如何确定突变率是一大难题, 突变率过高, 进化时间就会被估计过短, 反之, 进化时间就会被估计过长. 这或"过短"或"过长"的估计, 对研究同一物种的不同群体中的关系, 如人类群体, 就有重大的影响. 但很遗憾的是目前尚无可靠精准的估算恒定突变率的方法, 因此不能简单接受某一具体分子生物学研究的数据及其假设前提. 从现生人群检测到并用于研究的遗传变异只是我们共同祖先的后代积累的一小部分, 不能代表全部, Cann等[6]也承认, "mtDNA分析无法得到那些未能将mtDNA留传下来的男女们的遗传和文化信息, 从而记录下他们对这一转变所做的贡献", 因此根据被时间改变了的零碎基因变异来复原远古的历史必须考虑诸多可能性; 而对少数古人类化石(主要是尼安德特人)所做的DNA测试目前还局限于对mtDNA的分析, 局限于从母系角度分析, 有着"先天"的不足. 人类基因组每一个位点只能捕捉人类历史的一个片段, 不同遗传位点可能有相当不同的谱系, 只有进行了足够的分类研究之后才能形成更为全面科学的认识[43]. 目前有关中国现代人起源的遗传学研究只对Y染色体上少数基因片段作过分析, 其结论有待进一步验证.

(2) 分析结果的不确定性. 由于存在诸多假设条件的不确定性, 相关的分析结果常常出现不确定性. 例如Cann等[6]1987 年的论文将所有现代人mtDNA遗传变异的非洲共同祖先的生存年代推断为距今14~28 万年前这样一个宽泛的时段, 同时对现代人祖先离开非洲向外界扩散的时间也表达出不确定性, 认为可能发生在距今 9~18 万年之间, 甚至晚到 2.3 万年前也有可能, 并指出mtDNA分析结果无法确定迁徙发生的确切时间. 从发表的数据看, 不同研究人员根据分子生物钟计算出的现代人"最晚共同祖先"出现的年代差距很大, 早的可达 500 万年, 晚的只有 5.9 万年[44], 令人莫衷一是. 此外, 分子生物学家们对非洲早期现代人分几次向外界迁徙也不能确定, 存在 1 次扩散与 2 次扩散的争论[23,45,46].

(3) 忽略各地区生态环境和人群的生存适应对基因变异的影响. "出自非洲说"对现代人类直接祖先的认定和现代人群迁徙扩散路线的辨识是建立在对不同地区人群基因变异多寡数据的分析和解释的基础之上的, 即变异越丰富, 该人群的演化历史越长. 这样的解释从某种意义上讲是对的, 但没有考虑到各地区不同的生态环境和当地人群采取特定适应生存方式对遗传变异的影响, 因而可能是片面的. 最近Schuster等[47]公布了对 5 个非洲南部土著人个体的完整基因组测序, 包括生活在Kalahari沙漠中的 4 个以狩猎采集为生的Bushman人, 结果显示他们之间存在显著的基因分异, Bushmen人内部的平均变异远大于欧洲和亚洲的其他人群(Bushman人之间的核苷酸差异平均值 1.2/千碱基, 而一个欧洲和一个亚洲人之间的差异仅为 1.0/千碱基), 并含有许多新的DNA变异. 这篇文章提出基因研究的功能视角, 计算得知大约25%的SNPs具有功能意义, 认为基因标记可以追踪人类对环境变化的适应. 文章指出Bushman人的基因多样性和特异性可能是对干旱气候和狩猎采集经济适应的结果. 这项研究给我们的启示是: 非洲现生人群的基因变异多样性不一定是他们处在现代人类系统发育树上的根基, 即演化历史更长的结果, 其他因素, 包括对特定环境的适应, 必须加以考虑.

(4) 未能充分考虑近期人类迁徙融合对现今基因变异与分布的影响. 分子生物学家开展人类起源研究是采用以今溯古的方式, 由分布在各地现生人群的遗传信息推导变异的源头和携带特定基因人群的迁徙路线及群体间的相关性. 由于新石器时代以来尤其是历史时期人类多向的迁徙融合频繁而且缺乏准确的记录, 在做上述推导时就难以排除后期的扰动性, 因而其推理可能会被误导. 就中国的情况而言, 在有记录的历史时期就发生过多次因战争而导致的由北向南的人群大迁徙, 这样南方的人群不断与北方的移民融合, 在本地人群基因变异的基础上又增加了北方人群的基因和二者的混合体, 基因多样性在华南表现得比华北更加丰富就不足为奇, 不

能因而解释成南方的人类根基更古老和早期现代人群自南向北迁移. 最近人类基因组组织机构泛亚太地区SNP联盟所开展的亚洲人群的常染色体变异调查也得出结论, 亚洲南北方人群存在频繁的基因交流, 特别是在农业产生之后, 东亚北部和中部人群开始向南扩散, 改变了当地原始居民的体质特征[29]. 因而用遗传学结果以今论古时必须考虑到今古之间存在着遗传历史的信息"扰乱层".

(5) 绝对性和排他性导致对与其矛盾的证据和观点的武断否定. "出自非洲说"强调非洲是现代人类的唯一起源地, 其他地区的古人类群都是非洲移民的后代, 非洲以外的原住民都在进化中走向灭绝. 这样, 该理论便具有"绝对性"和"排他性", 不允许其他地区出现与非洲早期现代人同时或更早的同种现代人类, 也不允许有任何基因交流, 否则, 该理论就难以成立. 在中国地区, 直立人-早期智人-晚期智人连续演化的化石形态证据和文化证据是充分而系统存在的, 但"替代说"的倡导者忽视这些证据的整体性而借用个别学者对个别化石形态演化解释的质疑而对其通盘否定, 并忽视 10~5 万年间人类在这里生存的化石和文化记录. 该理论的绝对性和排他性使其不能接受与之矛盾的证据, 也使其无法仔细分析与其相对理论的合理性.

(6) 缺乏相关学科的支持. 对"出自非洲说"尤其是它在中国的延伸部分的一个基本观察结论是: 它很少引用或得到其他学科的证据或结论的支持, 而更多的是在否定其他学科提出的相关证据与观点. 对中国本地古人类演化中断问题的核心论点是末次冰期时本土人类因气候恶劣而灭绝, 以此解决非洲新移民与原有人群的关系问题. 这样的极端气候事件和人与动物大规模毁灭性的灭绝事件目前尚无从在古人类学、旧石器考古学、地质学、古环境学、古脊椎动物学和年代学中找到证据, 相反, 从这些领域研究中得出的结论是, 即使在中国华北, 末次冰期期间并未发生过如此寒冷的气候条件, 人类和与之伴生的哺乳动物也没有因此而大量灭绝, 像披毛犀和猛犸象等大型动物一直到全新世早期仍然存在, 而马、牛等动物则一直存活到现代. 另外, 人类是具有社会性和高度智能的动物, 有一套区别于其他动物的适应生存方式, 更可以在中国广袤的地域内向适宜生存的区域迁徙移动. 这些都是我们探讨相关问题所要考虑的因素.

4 中国人群"连续进化附带杂交"与人类演化的区域性多样化模式

在 20 多年的"出自非洲说"和"多地区进化说"两种针锋相对观点的激烈交锋中, 中国乃至东亚逐渐被推向学术争论漩涡的中心, "连续进化附带杂交"的学说在沉浮中不断发展完善. 应该说, 与建立在许多未被证实的假设前提下的"替代说"对中国现代人起源的解释相比, "多地区进化"和"连续进化附带杂交"假说具有更坚实的证据基础, 也能和本地区其他相关学科的成果有更好的统合.

4.1 人类化石材料提供了系统性的支持证据

中国已经发现 70 余处出产人类化石的地点, 这些化石材料为更新世以来本地人类连续演化、镶嵌进化和与外来人群有过少量基因交流提供了难得的实证, 对此很多学者已经做过充分的表述[4,48~52]. 正如已被反复强调的那样, 在诸多化石上出现的表明古人类连续演化的头颅、颜面和牙齿特征在中国的出现率比其他地区都要高, 而且这些特征是系统性成组地表现在头骨上的, 不是个别偶然现象[49]. 另外, 在东亚的近现代人头骨中以不同的频率存在头骨正中矢状突隆, 下颌圆枕, 夹紧状的鼻梁和第三臼齿先天缺失这 4 项特征, 这些特征不见于非洲近现代人[40], 却可在中国古人类化石上找到近似的特征. 这进一步说明东亚近现代人群演化自本地的远古人类, 而与非洲人群亲缘关系更远. 综合分析中国古人类化石所表现的一系列前后承继的演化特征, 可以确定在中国更新世没有发生人群的重大替换, 因为如果本地的原住民被非洲人群替代, 前者的形态特征不可能成套地在后者身上继续存在.

4.2 文化遗存从技术和行为角度提供强有力的佐证

更新世人类在中国很多遗址留下大量的石器、骨器和人类生产和生存活动遗留的其他遗物遗迹. 这些文化遗存是研究远古人类技术水平、生产能力和生计模式的重要资料, 而且因为特定时期、特定人群会有特定的技术及其产品组合, 考古材料就可以借以追踪史前人群的迁徙与演化路线并界定族群的时空与社会关系, 成为通过化石研究人类起源与演化的重要补充与验证.

中国目前发现的旧石器时代考古遗址有1000余处. 林圣龙[53]通过比较研究东西方旧石器文化中的技术模式, 提出二者间存在着明显的文化传统的差别. 中国旧石器文化在很早的时候就自成体系, 连续而独立地发展. 虽然在较晚的时候可能与外界有过局部的文化交流, 但在其整个发展过程中没有发生过大规模的文化替代或文化移植的现象. 张森水[54]则提出中国旧石器时代在北方和南方各自存在一个长期连续发展的"主工业", 南方的主工业从早到晚文化表象高度稳定, 在北方则表现为"区域渐进与文化交流", 从早期到中期呈现连续、缓慢、渐进的发展格局, 至距今3万年左右才在局部遗址出现因文化交流而产生的"外来因素"和突变, 但新的文化因素并未取代旧有的文化传统, 而是呈现并行发展和交融的局面. 裴树文等[55]运用新的测年手段对井水湾等三峡地区旧石器时代遗址开展文化发展序列研究, 指出该地区一直有人类在生存繁衍, 包括在距今10~5万年这一被有些学者认为在中国表现为古人类"断层"的现代人类起源的敏感时段内, 而且文化与技术表现为从早到晚承继与缓慢的发展, 不存在突变与替代. 高星等[20]在对中国境内旧石器时代文化遗存的时空分布、埋藏情况、石器制作技术与使用功能、石制品类型-形态特征与演化趋势、对石器原料及其他资源的利用方式、区域文化传统的划分和特点考察的基础上, 提出中国古人类"综合行为模式", 并以此对本地区古人类演化过程和文化特点的成因进行分析和阐释, 提出该区域古人类于更新世的大部分时期内在生物进化与行为演化上具有连续性、稳定性、高频迁徙性、务实简便性、灵活机动性、因地制宜性和与环境的和谐性; 在文化发展方面表现为保持传统与进取创新相交织, 在总体上继承多于创新, 形成独特、渐变的演化格局,没有发生替代和中断, 并对间或渗透的外来文化产生改造和同化的作用. 这些证据和观察结论从考古学角度对中国古人类"连续进化附带杂交"的理论提供了支持[20]. 另外, 在三峡兴隆洞发现的早于距今12万年前的一段象牙上保留被古人有意识刻划出的一组线条, 与南非Blombos洞穴出土的赭石刻痕具有一定的可比性, 是迄今为止世界范围内发现最早的带有原始艺术萌芽色彩的遗存. 艺术创作是现代人类思维能力与行为标志之一, 这件标本作为早期现代人类思维的可能证据, 被认为对中国现代人的本地起源提供了佐证[56]. 如果说人类化石还属凤毛麟角, 据此建立的人类演化链条还存在诸多缺环, 那么旧石器时代文化遗存则更为丰富完整, 据此提出的对中国人类本土连续演化论断的支持证据还鲜有质疑的声音.

4.3 不存在距今5~10万年间的证据空白和演化中断

"出自非洲说"对中国人类演化的一个重要论断是这里存在距今5~10万年间的化石证据空白, 代表着本土人类演化中断过, 而中断的原因是末次冰期的恶劣气候导致本土人类和大量生物走向灭绝. 其实这是一个经不起推敲的假命题, 仔细分析一下中国业已积累的古人类遗存材料, 就知道距今5~10万年间在东亚地区仍有人类"频繁"活动. 例如在河南灵井遗址, 山西丁村和许家窑遗址, 湖北黄龙洞与白龙洞, 重庆井水湾、冉家路口和枣子坪遗址, 浙江桐庐延村山洞, 贵州观音洞, 广西咁前洞、柳江人地点和木榄山智人洞等, 在相应层位出土的人类遗存都被测定在这一大致的时段[57,58]. 河南许昌灵井遗址出土的头盖骨和广西崇左木榄山出土的下颌骨都是最近发现的人类化石, 说明有关中国古人类连续演化的材料还在不断丰富之中. 尤其是木榄山的下颌骨具有现代人解剖特征的初始状态, 显示从早期人类向现代人类过渡的性状, 为现代人类在本土连续演化增加了一个关键环节[59].

当然, 目前我们缺乏对这个时段的理想测年手段, 很多地点的年代数据因误差太大而无法支持对相关问题的探讨. 加速器质谱(AMS)^{14}C方法无法延伸得这样久远, 常规铀系法、古地磁方法、电子自旋共振法和裂变径迹法等在精度上很难满足要求, 而新发展起来的钾氩法、释光法和热电离质谱(TIMS)铀系法只有在特定条件下才可获得适合的测年样品. 对于这一敏感时段的人类遗存来说, 测年数据不精准并不能被当作将它们统统排除的理由, 从生物地层的角度看, 很多晚更新世的遗存应该归属这一时段. 事实上研究者不会单纯依赖测年数据, 而会结合地层对比、出土遗存的性质、伴生的古动植物群和提取的古气候事件做综合判断. 其实年代学问题并不仅仅发生在中国的材料上, 在其他地区也遇到同样的窘况. 例如被作为"出自非洲说"最重要的化石证据的Omo头骨的测年, 就出现不同的数据和激烈的争论[36,60~62]. 即使被广为引用的新测年数据, 也同样在样品的层位及其与人类化石的共时性方面被质疑[63,64].

末次冰期气候严寒导致中国当时的人群和其他生物大规模灭绝的说法是不能成立的. 末次冰期一般认为涵盖距今 7.4~1 万年的漫长时期, 在此期间全球普遍降温, 但其间有很多波动. 根据对中国黄土高原的季风气候研究, 距今 13~7.4 万年是末次间冰期, 夏季风活动范围覆盖了整个黄土高原, 年平均气温和降水量较现今增强. 进入末次冰期后, 在距今 5.9~2.4 万年间间冰段曾一度加强, 气候有所回暖, 夏季风的活动范围覆盖了黄土高原中部和南部的大部分地区. 即使在末次冰期的最盛期(距今 1.8 万年前后), 夏季风的北界南移至黄土高原东南部, 而其南仍是夏季风控制并发生成壤作用[65]. 由此可见, 中国的大部分地区在末次冰期期间并不存在足以导致生物大灭绝的极端气候条件, 即使在最寒冷的时段仍有很大的区域适宜人类和其他生物生存. 中国华南在整个更新世时期持续存在大熊猫-剑齿象动物群, 其主要成员如猩猩、剑齿象、犀牛等都是喜温暖-炎热气候的动物. 在华北, 猛犸象、披毛犀、熊、鬣狗、狼、野马、野牛、野猪等大型哺乳动物都走完了更新世的征程, 很多一直生存到现在. 这些只能被动适应环境的动物能在末次冰期的气候条件下存活, 人类作为能制作和使用工具、能有控制地用火、能有效地迁徙和选择居址、能缝制衣服这样具有更高的社会性和智能的动物反而因无法适应气候变化而绝灭; 而且自更新世初人类在中国出现以来, 地球经历了多次冰期-间冰期旋回, 末次冰期并非最严酷者[66,67], 这里的人群以前没有因更恶劣的冰期寒冷而灭绝, 到生存能力更强的末次冰期时反而不能适应; 再者经历对逐渐变冷的气候长期逐渐适应的原住民可能灭绝, 而来自暖热地带的移民反而能够适应, 这些都是难以解释的.

4.4 旧大陆现代人起源与演化的区域多样性

中国人类连续演化和现代中国人主要繁衍自本土先祖的论断具有坚实的科学依据, 有多学科多方面的证据支持. 其实中国乃至东亚人类“连续进化附带杂交”与“中国现代人类非洲起源”的假说并非一定水火不容, 二者可以有所交集, 从不同的侧面共同构筑现代人类起源与演化的理论, 但前提是后者要弱化乃至去除“绝对性”与“排他性”, 走出非洲是现代人“唯一”起源地的“误区”.

遗传学证据曾经一边倒地支持“替代说”, 否定“多地区进化”. 但近来少量支持后者的数据与结论开始出现[24], 使分别构筑在分子生物学和化石形态学基础上的两大阵营的界限变得模糊起来. Hawks 等[68]用差异分析法和聚类分析法对古澳大利亚人和其可能的祖先的体质测量数据进行分析, 否认该地区的古人类被非洲人完全取代的假设; Adcock等[69]对澳大利亚人mtDNA的研究倾向于支持Hawks的结论. Zhao等[70]分析了第 22 对染色体的 11 千碱基对的非编码区域, 将所有现代人类这一区域DNA序列的最晚共同祖先出现的时间估算为大约 129 万年前, 并提示现代人的起源与演化比“出自非洲说”所描绘的非洲以外所有土著人群被非洲现代人血统完全取代的情形要复杂得多. Yu等[71]研究了非洲、亚洲和欧洲人的第 1 对染色体的 10 千碱基区域, 得出的结论是最晚共同祖先出现在距今 100 多万年前, 而且即使允许存在一些并不现实的假设, 也不会晚于 50 万年前. 对亚非欧人群与X染色体相联系的非编码区 10346 碱基对分析时也发现, 非洲以外的现代人源自非洲人类谱系中小规模人群的可能性非常小[43].

最近的一项研究对相关问题的讨论提供了重要的信息和启示. Krause等[72]对西伯利亚南部Denisova洞穴出土的一段趾骨进行mtDNA测序, 结果表明它属于一个前所未知的人种, 与尼安德特和现代人拥有最近共同祖先的时间大约是 100 万年前. 地层和测年数据表明这一先民生活在距今 3~5 万年前. 同一时期,携带尼安德特人mtDNA的古人就生活在距这里不足 100 km的另一处遗址, 而被作为现代人行为标识的旧石器时代晚期文化遗存也在距今 4 万年前后广泛分布于Altai地区. 这种时空上的共存关系表明三支基因差别显著的人群可能在西伯利亚南部同时存在, 没有发生过人群的完全替代. 结合印度尼西亚出土 1.7 万年前的*Homo floresiensis*的情况, 我们有理由推测, 欧亚地区晚更新世存在多个人类谱系长期共存的局面[72].

从目前世界各地的资料观察并结合围绕相关问题争论的思考, 我们认为现代人类起源与演化是个复杂的过程, 在旧大陆的几个重要演化中心存在着区域性的多样化模式.

(1) 非洲古人类持续演化并对其他地区产生影响. 非洲是人类演化的重要中心之一. 这里的古人类群体一直处于活跃的状态, 早期现代人群承继古老型人类持续演化, 并通过陆续迁徙扩散对欧亚地区

的早期人类产生着影响. 但这种影响不是简单的取代, 而更可能是与当地本土人群的融合, 从而使得世界各地人群之间的遗传联系得到加强[23]. 而且这种影响并非一定是单向的, 人群从欧亚大陆向非洲迁徙的可能性在理论上并不能排除. 大量文字记载着阿拉伯人和腓尼基人曾由欧亚向非洲迁徙, 没有理由认为类似的情况不会在远古发生.

(2) 欧洲与西亚古人类演化遭遇过瓶颈, 替代成为现代人演化的主旋律. 生活在欧亚大陆西侧的早期智人是尼安德特人, 一般认为他们在进化中走向绝灭, 绝灭的原因或者是不能有效适应新的环境, 或者是在与新来的技术与智能更高的现代人群竞争中居于劣势而被淘汰, 或者二者兼而有之. 但近来有些研究认为尼安德特人并未被早期现代人完全替代, 而是与其发生过融合. 美国华盛顿大学研究人员在出自罗马尼亚西南的一处洞穴中的年代被测定为距今3.5万年左右的一具头骨上发现兼具现代人和尼安德特人的解剖学特征, 既有前额扁平、耳后骨突出、上臼齿硕大等尼人性状又具有现代人眉脊特点和头颅比例, 呈现一种镶嵌进化的态势, 表明尼人和迁徙至欧洲的早期现代人可能曾经杂居并混种, 现代人在欧洲扩散及其后续发展是一个复杂和能动的过程[73,74]. 对尼人的古DNA分析结果的表述也变得不再那样绝对, 近期的一项研究发现他们的mtDNA变异为同时期智人的 1/3, 长期有效群体小于现代人和现存的大猿, 将尼人有效群体减小的原因推测为受到迁徙而来的现代人群的直接或间接的压力, 而没有明确说后者取代了前者[33]. Green及其领导的研究团队[75]公布的最新研究成果显示, 现代人的基因库中存在尼安德特人的基因. 尽管他们认为尼安德特人对现代人的基因贡献可能仅占1%~4%, 但较之此前所提出的尼安德特人与现代人之间完全没有基因交流的结论已有很大改变. 结合各方面证据, 欧亚大陆西部现代人类演化可能是以非洲移民的扩张为主(也不能排除还有来自东方的现代人群), 新移民与当地尼人的融合与基因交流为辅, 因而是一个不完全替代的模式.

(3) 东亚人类连续进化附带杂交. 东亚的模式应该是居于二者之间而更加靠近非洲的模式, 即本土人类连续演化, 古老型人群在体质形态特性和认知行为两方面逐渐演变成现代人群. 其间与来自西方、南方的其他现代人群有过融合与基因交流, 但本土人类一直居于主体地位, 外来人群起到一定程度的改造作用, 但没有发生整体的替代.

5 结语

人类的起源与演化是一个复杂的过程, 既受到生物演化规律的制约, 又有智能化和社会因素的影响; 既有作为人的宏观共性, 也有不同地区人群因适应特定环境而产生的体质与行为变异. 因而任何简单单一的理论模式都难以阐释和概括演化的本质和多样性.

“连续进化附带杂交”是在对中国乃至东亚地区长期积累的丰富化石材料和文化遗存系统研究的基础上总结出的有关该地区古人类演化和现代人起源的理论学说, 具有坚实的证据基础, 得到多学科研究的支持. 该理论只针对东亚这一特定区域, 但具有很强的包容性, 并不排斥其他地区存在其他演化模式. 该理论不否定非洲是现代人起源与演化的中心之一, 但认为走出非洲的早期现代人群并没有完全替代世界各地的原住民, 而是与原有人群发生或多或少的融合与基因交流. 在欧洲和西亚, 来自非洲的早期现代人可能演化成现生人群的主体, 但当地的尼安德特人也做出过一定的基因贡献. 在现代人类起源与演化的过程中, 不同地区的人群迁徙移动是频繁而多向的, 影响是相互的, 他们共同繁衍出今天地球上密切关联但又色彩纷呈的人类族群. 这样的认识可能是对目前旧大陆人类演化各方面证据的比较全面合理的解释, 是现阶段我们在试图对在现代人起源两大理论激烈争论过程中提出的各种观点和疑问进行协调所能够给出的答案. 我们在此姑且把这一构想表述为“现代人类演化的区域性多样化模式”.

目前的人类演化研究还有诸多的问题和困难. 化石和文化遗存材料还有很多薄弱环节, 信息提取的丰度和精度还有待提高, 世界范围内的古人类资料和数据还无法实现共享, 来自不同方面的证据还不能很好地协调和相互补充验证, 不同学科还没有在这一重大科学问题上展开实质性的交叉与协作, 相关的理论探讨还缺乏深入的兼顾微观与宏观的辩证思维. 因此, 开展更系统的野外科考和实验室研究, 获取更关键更精细的材料和信息, 以大项目的形式推动多学科和多地区的实质性交叉与合作, 并综合各方面资料和证据做深入全面的理论构建, 应该是进一步揭示中国人的来源和世界各地人群演化过程的当务之急.

致谢 感谢审稿专家提出的宝贵意见.

参考文献

1 Coon C. The Origins of Races. New York: Alfred A Knopf Inc, 1962. 1—200
2 Wolpoff M H, Wu X Z, Thorne A. Modern Homo sapiens origins: A general theory of hominid evolution involving the fossil evidence from East Asia. In: Smith F H, Spencer F, eds. The Origins of Modern Humans. New York: Alan R Liss Inc, 1984. 411—483
3 Wolpoff M H. Human Evolution (1996—1997 edition). New York: McGraw-Hill, 1996
4 吴新智. 中国远古人类的进化. 人类学学报, 1990, 9: 312—321
5 吴新智. 现代人起源的多地区进化说在中国的实证. 第四纪研究, 2006, 26: 702—709
6 Cann R, Stoneking M, Wilson A C. Mitochondria DNA and human evolution. Nature, 1987, 325: 31—36
7 Weidenreich F. Six lectures on *Sinanthropus pekinensis* and related problems. Bull Geol Soc China, 1939, 19: 1—110
8 Weidenreich F. The skull of *Sinanthropus pekinensis*, a comparative study on a primitive homind skull. Palaeontol Sin-New Ser D, 1943, 10: 1—485
9 吴新智. 从中国晚期智人颅牙特征看中国现代人起源. 人类学学报, 1998, 17: 276—282
10 Chu J, Huang W, Kuang S, et al. Genetic relationship of populations in China. Proc Natl Acad Sci USA, 1998, 95: 11763—11768
11 Su B, Xiao J, Underhill P, et al. Y-chromosome evidence for a northward migration of modern humans into Eastern Asia during the last Ice Age. Amer J Hum Genet, 1999, 65: 1718—1724
12 柯越海, 宿兵, 肖君华, 等. Y染色体单倍型在中国汉族人群中的多态性分布与中国人群的起源及迁移. 中国科学C辑: 生命科学, 2000, 30: 614—620
13 柯越海, 宿兵, 李宏宇, 等. Y 染色体遗传学证据支持现代中国人起源于非洲. 科学通报, 2001, 46: 411—414
14 Ke Y, Su B, Song X, et al. African origin of modern humans in East Asia: A tale of 12,000 Y chromosomes. Science, 2001, 292: 1151—1153
15 Jin L, Su B. Reply to J. Hawks: The Y chromosome and the replacement hypothesis. Science, 2001, 293: 567
16 Wu R K, Cheboksarov N N. On the continuity of the development of physical type, economic activity and culture of humans of ancient time in the territory of China. Soviet Ethnogr, 1959, 4: 3—25
17 吴新智, 张银运. 中国古人类综合研究. 见: 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 编. 中国古人类论文集. 北京: 科学出版社, 1978. 28—41
18 吴新智. 中国和欧洲早期智人的比较研究. 人类学学报, 1988, 7: 287—293
19 Clark G. World Prehistory. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1969
20 高星, 裴树文. 中国古人类石器技术与生存模式的考古学阐释. 第四纪研究, 2006, 26: 506—513
21 Protsch R. The absolute dating of upper Pleistocene sub-Saharan fossil hominids and their place in human evolution. J Hum Evol, 1975, 4: 279—322
22 Howells W W. Explaining modern human evolutionists versus migrations. J Hum Evol, 1976, 5: 477—495
23 Templeton A R. Out of Africa again and again. Nature, 2002, 416: 45—51
24 盛桂莲, 赖旭龙, 王颉. 分子人类学与现代人的起源. 遗传, 2004, 26: 721—728
25 Yao Y G, Kong Q P, Bandelt H J, et al. Phylogeographic differentiation of mitochondrial DNA in Han Chinese. Am J Hum Genet, 2002, 70: 635—651
26 Kong Q P, Yao Y G, Sun C, et al. Phylogeny of East Asian mitochondrial DNA lineages inferred from complete sequences. Am J Hum Genet, 2003, 73: 671—676
27 Palanichamy M, Sun C, Agrawal S, et al. Phylogeny of mitochondrial DNA macrohaplogroup N in India, based on complete sequencing: Implications for the peopling of South Asia. Am J Hum Gen, 2004, 75: 966—978
28 Kong Q P, Sun C, Wang H W, et al. Large-scale mtDNA screening reveals a surprising matrilineal complexity in East Asia and its implications to the peopling of the region. Mol Biol Evol, 2010, doi: 10.1093/molbev/msq219
29 The HUGO Pan-Asian SNP Consortium. Mapping human genetic diversity in Asia. Science, 2009, 326: 1541—1545
30 Krings M, Stone A, Schmitz RW, et al. Neanderthal DNA sequences and the origin of modern humans. Cell, 1997, 90: 19—30
31 Ovchinnikov I V, GÖtherstrÖm A, Romanova G P, et al. Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus. Nature, 2000, 404: 490—493
32 Caramelli D, Lalueza-Fox C, Vernesi C, et al. Evidence for a genetic discontinuity between Neanderthals and 24,000 year old anatomically modern Europeans. Proc Natl Acad Sci USA, 2003, 100: 6593—6597
33 Briggs AW, Good J M, Green R E, et al. Targeted retrieval and analysis of five Neandertal mtDNA genomes. Science, 2009, 325: 318—321
34 Niewoehner W A. Behavioral inferences from the Skhul/Qafzeh early modern human hand remains. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98: 2979—2984
35 White T D, Asfaw B, DeGusta D, et al. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. Nature, 2003, 423: 742—747
36 MacDougall I, Brown F H, Fleagle J G. Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia. Nature, 2005, 433: 733—736

37 Fleagle J G, Assefa Z, Brown F H, et al. Paleoanthropology of the Kibish Formation, southern Ethiopia: Introduction. J Hum Evol, 2008, 55: 360—365
38 Henshilwood C S, d'Errico F, Yates R, et al. Emergence of modern human behavior: Middle Stone Age engravings from South Africa. Science, 2002, 295: 1278—1280
39 Mellars P. Going East: New genetic and archaeological perspectives on the modern human colonization of Eurasia. Science, 2006, 313: 796—800
40 Lahr M M. The multiregional model of modern human origins: A reassessment of its morphological basis. J Hum Evol, 1994, 26: 23—56
41 Lieberman D E. Testing hypotheses about recent human evolution from skulls. Curr Anthropol, 1995, 36: 159—196
42 Rodriguez-Trelles F, Tarrio R, Ayala F J. Erratic overdispersion of three molecular clocks: GPDH, SOD, and XDH. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98: 11405—11410
43 Yu N, Fu Y X, Li W H. DNA polymorphism in a worldwide sample of human X chromosomes. Mol Biol Evol, 2002, 19: 2131—2141
44 Curnoe D, Thorne A. Number of ancestral human species: A molecular perspective. HOMO-J Comparative Hum Biol, 2003, 53: 201—224
45 Forster P, Matsumura S. Did early humans go North or South? Science, 2005, 308: 965—966
46 Thangaraj K, Nandan A, Sharma V, et al. Deep rooting *in-situ* expansion of mtDNA Haplogroup R8 in South Asia. PLoS One, 2009, 4: e6545
47 Schuster S C, Miller W, Ratan A, et al. Complete Khoisan and Bantu genomes from southern Africa. Nature, 2010, 463: 943—947
48 刘武. 蒙古人种及现代中国人的起源与演化. 人类学学报, 1997, 16: 55—73
49 张振标. 现代中国人起源的实证——颅骨特征的时空变化. 第四纪研究, 1999, 19: 113—124
50 吴新智. 与中国现代人起源问题有联系的分子生物学研究成果的讨论. 人类学学报, 2005, 24: 259—269
51 吴新智. 中国古人类进化连续性新辩. 人类学学报, 2006, 25: 17—25
52 刘武, 何嘉宁, 吴秀杰, 等. 山顶洞人与现代华北人部分头骨非测量性特征比较及中国更新世晚期人类演化的一些问题. 人类学学报, 2006, 25: 26—41
53 林圣龙. 中西方旧石器文化中的技术模式的比较. 人类学学报, 1996, 15: 1—20
54 张森水. 中国北方旧石器工业的区域渐进与文化交流. 人类学学报, 1990, 9: 322—333
55 裴树文, 张家富, 高星, 等. 三峡井水湾遗址的光释光测年. 科学通报, 2006, 51: 1443—1449
56 高星, 黄万波, 徐自强, 等. 三峡兴隆洞出土 12~15 万年前的古人类化石和象牙刻划. 科学通报, 2003, 48: 2466—2472
57 吴汝康, 吴新智. 中国古人类遗址. 上海: 上海科学教育出版社, 1999
58 石丽, 张新锋, 沈冠军. 中国现代人起源的年代学新证据. 南京师大学报(自然科学版), 2003, 26: 89—94
59 金昌柱, 潘文石, 张颖奇, 等. 广西崇左江州木榄山智人洞古人类遗址及其地质时代. 科学通报, 2009, 54: 2848—2856
60 Howell F C. Hominidae. In: Maglio V M, Cooke H B, eds. Evolution of African Mammals. Cambridge: Harvard University Press, 1978. 154—248
61 Smith F H. Models and realities in modern human origins: The African fossil evidence. In: Aitken M J, Stringer C B, Mellars P A, eds. The Origin of Modern Humans and the Impact of Chronometric Dating. New Princeton: Princeton University Press, 1992. 234—248
62 Wolpoff M H. Multiregional evolution: The fossil alternative to Eden. In: Mellars P, Stringer C B, eds. The Human Revolution: Behavioral and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans. Princeton: Princeton University Press, 1989. 63—105
63 Brown F H, Fuller C. Stratigraphy and tephra of the Kibish Formation, southwestern Ethiopia. J Hum Evol, 2008, 55: 366—403
64 Feibel C S. Microstratigraphy of the Kibish hominin sites KHS and PHS, Lower Omo Valley, Ethiopia. J Hum Evol, 2008, 55: 404—408
65 刘东生. 黄土与干旱环境. 合肥: 安徽科学技术出版社, 2009
66 Bassinot F C, Labeyrie L D, Vincent E, et al. The astronomical theory of climate and the age of the Brunhes-Matuyama magnetic reversal. Earth Planet Sci Lett, 1994, 126: 91—108
67 EPICA Community Members. Eight glacial cycles from an Antarctic ice core. Nature, 2004, 429: 623—628
68 Hawks J D, Oh S, Hunley K, et al. An Austrlasian test of the recent African origin theory using the WLH-50 calvarium. J Hum Evol, 2000, 39: 1—22
69 Adcock G J, Dennis E S, Easteal S, et al. Mitochondrial DNA sequences in ancient Australians: Implications for modern human orgins. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98: 537—542
70 Zhao Z, Li J, Fu Y, et al.Worldwide DNA sequence variation in a 10-kilobase noncoding region on human chromosome 22. Proc Natl Acad Sci USA, 2000, 97: 11354—11358
71 Yu N, Zhao Z, Fu Y X, et al. Global patterns of human DNA sequence variation in a 10-kb region on human chromosome 1. Mol Biol Evol, 2001, 18: 214—222
72 Krause J, Fu Q, Good J, et al. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. Nature, 2010, 464: 894—897
73 Trinkaus E, Moldovan O, Milota Ş, et al. An early modern human from the Peştera cu Oase, Romania. Proc Natl Acad Sci USA, 2003, 100: 11231—11236
74 Soficaru A, Dobos A, Trinkaus E. Early modern humans from the Peştera Muierii, Baia de Fier, Romania. Proc Natl Acad Sci USA, 2006, 103: 17196—17201
75 Green R, Krause J, Briggs A, et al. A draft sequence of the neandertal genome. Science, 2010, 328: 710—722