

分子人类学与现代人的起源

盛桂莲¹, 赖旭龙^{1,2}, 王 颀^{2,3}

(1. 中国地质大学环境学院, 武汉 430074; 2. 中国地质大学地球科学学院, 武汉 430074;
3. 广西壮族自治区自然博物馆, 南宁 530012)

摘要: 1953年 Watson & Crick 对于 DNA 双螺旋结构模型的提出及其遗传机理的解释, 标志着现代分子生物学的诞生。其后短短 50 年的时间里, 分子生物学在各个学科之间广泛渗透, 相互促进, 不断深入和发展。在以研究人类的起源和进化为首要任务的人类学领域, 由于现代分子生物学理论和方法的应用, 诞生了分子人类学这一全新的结合型分支学科, 为人类学的发展提供了科学可信的研究方法和具发展前景的研究方向。系统地介绍了分子人类学的发展历史、研究方法及原理; 另外, 结合分子人类学在古人类学研究中的应用, 讨论了关于现代人起源的“非洲起源说”和“多地区连续演化说”。

关键词: 古人类学; 分子人类学; 古 DNA; 现代人起源

中图分类号: Q986

文献标识码: A

文章编号: 0253-9772(2004)05-0721-08

Molecular Anthropology and the Origin of Modern Human

SHENG Gui-Lian¹, LAI Xu-Long^{1,2}, WANG Wei^{2,3}

(1. School of Environmental Studies, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China;
2. Faculty of Earth Science, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China;
3. Natural History Museum of Guangxi Zhuang Autonomous Region, Nanning 530012, China)

Abstract: Since Watson & Crick put forward the double-helix model of DNA structure and hereditary mechanism in 1953, it is generally accepted that this event marks the birth of modern molecular biology. This new field of biology has experienced a flourishing development in the past 50 years. On one hand, the development of molecular biology has been deeply influencing many relative fields; on the other hand, its own proceeding pace has been accelerated by the reaction from the other fields. Anthropology is one of the fields most deeply impacted by the theory and method of molecular biology. Most importantly, molecular anthropology was born as a result of combination of molecular biology, anthropology as well as paleoanthropology. This new branch provides reliable method and vital direction for paleoanthropology. This paper systematically reviews the history, principle and method of molecular anthropology. Two hypotheses on the origin of modern human, which include “out-of-African theory” and “theory of multiregional evolution” are also discussed for the purpose of showing how molecular anthropology is applied in paleoanthropology.

Key words: paleoanthropology; molecular anthropology; ancient DNA; origin of modern human

从最早引起人们注意的人类化石 1856 年在德国的尼安德特山谷被发现以来, 古人类学由最初的

对人类起源知之甚少发展到现在具有相当系统清晰的认识, 其间经历了将近 150 年的时间。近 20 年时

收稿日期: 2003-09-22; 修回日期: 2004-06-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 40028201, 40172005)资助 [Supported by National Nature Science Foundation of China (No. 40028201, 40172005)]; 中国地质大学(武汉)优秀青年教师资助计划资助项目 [supported by the Research Foundation for Outstanding Young Teachers, China University of Geosciences (Wuhan)]

作者简介: 盛桂莲 (1975—), 女, 湖北安陆人, 讲师, 在职博士。研究方向: 分子古生物学。Tel: 027-62555569, E-mail: gjsheng@cug.edu.cn

间里,现代物理学、生物学等学科的发展为古人类学的研究提供了许多分析测试手段,使古人类学对人类进化的研究突破了传统的比较解剖学和形态测量学的单一模式,赋予了古人类学这个传统学科全新的生命力和竞争力,现代分子生物学和古人类学的结合型边缘新学科——分子人类学(molecular anthropology)也应运而生了。通过对蛋白质、核酸等生物大分子的定性和定量分析,分子人类学在推断人类起源和进化历史中发挥着越来越重要的作用。本文主要介绍分子人类学的发展历史、原理和方法,并结合最新研究进展讨论了关于现代人起源的“非洲起源说”和“多地区连续演化说”。

1 分子人类学研究方法及原理

分子人类学这一概念最早于 1962 年由 Sarich 和 Wilson 用不同结构的生物分子研究人类进化时提出^[1],指的是通过分子生物学手段对不同人群中同源蛋白质、核酸等生物大分子进行序列分异度比对来研究人类的起源和进化等人类学问题的方法。在这一概念诞生之初,其含义更侧重于基于分子水平的新生物化学方法在人类学领域的应用,而对研究者有关人类学知识的掌握情况没有特别要求,由此在当时引起了许多人类学家对“分子人类学”概念的质疑。但这一概念的提出,标志着现代生化技术在传统人类学研究方法上的突破,有的作者甚至将在此之前的一些研究实例也归入了分子人类学的研究范畴。在分子人类学研究早期,由于针对核酸研究的分子生物学实验技术和有关数据库还处于探索和构建阶段,蛋白质是当时分子人类学研究中的主要载体;20 世纪 80 年代以后,随着 PCR (Polymerase Chain Reaction, 聚合酶链式反应)等分子生物学实验技术的创立,众多学者将分子人类学的研究目光投向了直接带有生物遗传信息的 DNA 水平。分子人类学发展到现在,经过 40 年的融合和渗透,已经形成了一套相对完整的研究理论和方法,其理论基础是基于对人类遗传多样性和分子进化速率的分析和研究,比较不同近缘物种相同基因的分异度,从而对从古至今的人类进行分类,并由此追溯人类的起源和进化。因为蛋白质和 DNA 具有不同的生物化学性质,它们在具体研究方法及原理上也存在着一定的差别。

1.1 蛋白质研究

蛋白质是由 DNA 序列决定的遗传密码的直接编码产物,可以从相对宏观的尺度反映生物间的遗传相似性。分子人类学早期关于蛋白质的研究,主要集中在研究血清蛋白免疫反应及比较近缘物种同源蛋白质氨基酸序列之间差异的基础上探索物种之间的分类谱系关系。早在 20 世纪初,Reichert 和 Brown^[2]比较分析了不同纲目生物的血红蛋白序列,发现血红蛋白序列的差异与物种之间亲缘关系的远近有着直接联系;Nuttall^[3]用免疫学方法对灵长类动物的血清进行免疫沉淀反应,从血清学角度阐述了人和类人猿及猴子的关系。到 20 世纪 60 年代,Goodman 通过对人、非洲黑猩猩(chimpanzee)及大猩猩(gorillas)机体成份的研究,认为三者体内的蛋白质氨基酸序列的相似性程度达到了 98% 以上^[4]。Sarich 和 Wilson^[5]在 Goodman 等研究的基础上,利用更精确的蛋白质免疫学实验并引用化石证据推算了现代人和古猿由共同祖先分化形成独立物种的年代,认为现代人与非洲大型类人猿在 500 万年前有共同的祖先,随后灵长类中的一小支因自然选择而发生改变,进入到人的进化阶段,成为现代人的原始祖先。近年来,Goodman 等一直坚持进行 ϵ -血红蛋白等蛋白质水平的研究,并结合核酸序列分析深入探索灵长类动物系统演化及分类关系^[6],为人类起源提供分子水平的依据。

目前,关于人类蛋白质研究工作仅局限在现代样品,尚无古人类蛋白质序列的研究工作。Nielsen-Marsh 等^[7]首次报道了分别采自于西伯利亚和阿拉斯加冻土带两个年代分别为 55.6ka 和 58.9ka 的野牛样品的骨质蛋白的完全序列,并与该样品所获得的古 DNA 序列相互印证,在古蛋白质序列研究方面作出了开创性工作。相信今后获得古人类的蛋白质序列并应用于古人类研究方面将成为可能。

1.2 DNA 研究

DNA 是携带生物体遗传信息并可以通过半保留复制进行遗传的生物大分子。在真核生物细胞内,绝大多数 DNA 都集中在细胞核中,与蛋白质及少量 RNA 组成染色质或染色体。20 世纪 60 年代,Nass 等^[8]首次用电子显微镜观察到细胞核外的线粒体中也有少量细丝状的 DNA 存在,揭示在动物细胞内存在着两套基因组。1981 年,Anderson 等^[9]测定了人类线粒体 DNA (mitochondrial DNA, mtDNA)

全部序列,揭示人类 mtDNA 是由 16,569bp 构成的双链闭环状分子,其基因中几乎不含有内含子,除与 DNA 复制起始有关的高变控制区 D-环外,共有 2 个 rRNA 基因,22 种不同的 tRNA 基因和 13 个蛋白质的编码序列。

1986 年,美国化学家 Millis 及其合作者创立了实现 DNA 生物体外扩增的 PCR 技术,PCR 扩增的高灵敏度、特异性及快捷的反应速度以及 DNA 测序技术的不断发展,使 DNA 研究突破了原有的精准度、可操作界限和测试速度,也使可供研究的人类 DNA 数据迅猛发展,同时还吸引了大量分子人类学家利用核酸的序列差异来研究人类的起源和演化。

在人类的线粒体基因组和包含约 30 亿个碱基对的 23 条染色体组成的核基因组中,能为分子人类学研究提供重要信息的主要是线粒体 D-环控制区和 Y 染色体 DNA^[10]。除此以外,mtDNA 中的细胞色素 b 基因、12S rDNA 基因、Cox 基因和核基因组中的 β -球蛋白基因、性别决定基因及拷贝数较多的 rRNA 基因等也常被用于分子系统学研究。

1.2.1 mtDNA

作为细胞核外的遗传物质载体,mtDNA 具有一系列特征使其在分子人类学研究中用作分子标记更显优势。首先,mtDNA 在包括人类在内的哺乳动物中的垂直传递方式特殊,具母系单倍体遗传特性。由于来源于父系的 mtDNA 在受精过程中会被破坏掉,所以后代的 mtDNA 只能来源于母系,这种存在于线粒体中的遗传物质在由亲代向子代传递的过程中不涉及 DNA 的重组,所以除非发生随机的突变,mtDNA 经过许多世代都不会发生改变,这使得根据 mtDNA 序列构建的系统发育树可以很好地反映人类的母系迁移历史;另外,由于线粒体中缺乏限制性修饰酶,mtDNA 比核 DNA 的突变率高 5~10 倍,而其中长 1,122bp 的 D-环控制区是 mtDNA 基因组中进化速率最高的区域,被广泛用于不同地域或不同时代人群线粒体遗传多态性研究。1987 年 Cann 等^[11]即通过对居住在世界各地的 147 名现代人胎盘线粒体 DNA 序列分异度的研究,提出了著名的“线粒体夏娃”(Mitochondrial Eve)理论,认为现代人的共同祖先是一个 28.5~14.3 万年前生活在非洲的女性,为人类起源中的“非洲起源说”提供了有力的直接证据。

1.2.2 Y 染色体 DNA

相对于 mtDNA 的母系遗传特征,Y 染色体遵循严格的父系遗传路线,是研究男性群体迁移历史的理想标记。虽然 Y 染色体的突变率相对较低,但近年来随着研究的深入,发现了越来越多的 Y 染色体 DNA 多态位点。随着人类基因组计划(Human Genetic Project)的进行,人类 Y 染色体基因的全部序列测定工作已经取得成功,测定结果发现,人类的 Y 染色体包含着大量的回文结构,据科学家估算,父子之间的 Y 染色体碱基序列差异达到了 600bp,比常规的突变机率高出了几千倍,部分研究者将这一现象与人类的进化事件联系起来^[12]。通过对 Y 染色体的进化及 Y 染色体 DNA 多态位点的分析,可以揭示某个民族或某个特定地理区域人群的父亲历史和分化时间^[13,14]。Capelli 等收集了 1700 多个来自英格兰、爱尔兰、苏格兰及威尔斯等地男性和包括德国人及巴斯克人在内的 400 多个欧洲男性的 DNA 样品,研究发现威尔斯和爱尔兰人的 Y 染色体与巴斯克人十分接近,据此有人认为曾经为大部分人所接受的安格鲁萨克逊人(Anglo-Saxons)是英国人祖先的历史将要被改写,来自法国和西班牙边境的巴斯克人是最早的欧洲人,极可能是英国人的原始祖先^[15]。

1.2.3 古 DNA

在 DNA 研究中,古 DNA(ancient DNA)由于其材料来源的特殊性和所反映的遗传信息的时空差异性而在分子人类学领域占据着很重要的位置。古 DNA 是指从博物馆、考古材料和古生物化石标本中获取的古代生物遗传物质。1980 年,中国湖南医学院的科研小组发表了从马王堆汉代古墓保存完好的 2100 年前的女尸肋骨中提取的古 DNA^[16],这是最早的古 DNA 提取研究。1985 年,Pääbo 从埃及木乃伊中得到了线粒体 DNA 片断并成功地对其进行了克隆和测序^[17,18],该研究引起了当时学术界的广泛关注,并由此在世界上掀起了人类古 DNA 研究的热潮,各国学者不仅对世界多个地区发掘的古人类材料进行 DNA 序列的提取实验,还针对古 DNA 实验中存在的难点问题进行深入探讨^[19~24],为古 DNA 应用于人类学领域构建了日渐成熟的知识体系。研究者通过对古代和现代人群体 DNA 序列的比较研究,利用生物信息学方法构建反映不同群体亲缘关系远近的系统发育树,可以在一定程度上复原古代

人群体的遗传关系结构、进化过程及迁移模式,从而使人类起源等古人类学问题的研究向纵深方向发展。除了为人类演化提供证据外,古 DNA 在判断古人类的亲缘关系上也存在很大的作用。

生物死亡以后,其细胞内的 DNA 损伤修复机制也随之瓦解崩溃, DNA 由于氧化、水解及生物酶的作用而降解,使得生物体中保存下来的古 DNA 大多以微量和高度片段化的形式存在,加上实验过程中易污染等特点,给古 DNA 研究带来很大困难。在 mtDNA 和 Y 染色体 DNA 2 者中,前者在古 DNA 研究中更具优势。这是由于古代样品中 Y 染色体 DNA 含量较少,用古 DNA 中 Y 染色体 DNA 信息与现代人的研究结果进行纵向比较的研究受到限制;而 mtDNA 除了具备前述特征外,其有效群体的大小仅为核 DNA 的四分之一,在细胞中可以通过自我复制而存在成百上千个拷贝,对 mtDNA 的检测具有更高的灵敏度,可以在一定程度上缓解古 DNA 研究中由于氧化和水解作用而造成的古 DNA 微量和高度片段化带来的困难。

2 现代人的起源

在过去 20 多年时间里,多处人类化石的新发现以及有关人类进化的理论基础和分析技术手段的飞速进步,使得古人类学得到了重要的发展。纵观当前世界古人类学研究,其中包含着 3 大热点,即人类何时何地从古猿变来、何种人类何时走出人类摇篮以及关于解剖学上现代的智人只起源于非洲抑或起源于多个地区问题的研究和讨论^[25]。人类社会发展到目前高度文明的阶段,人类对健康的追求和对生命的热爱使得人们比以往任何时候都更关注自身的起源及发展情况,所以,人类演化的最后一个阶段——现代人的直系祖先的诞生与进化的过程更是引起了广大学者的研究兴趣。在世界各地,自直立人以来各演化阶段的化石资料相对而言比较丰富,这也给我们研究现代人的起源和进化提供了得天独厚的物质基础。人类自其祖先诞生后所经历的发展历程的探明是 20 世纪生物学领域的一项重大进展。在人类的进化发展历程中,从距今 700 万年前以两足直立行走的物种出现为标志的人科的起源,到其后该物种经过适应辐射在大约 300 ~ 200 万年间进化出大脑容积相对较大的新物种,以至后来人属动物的出现,具有语言、意识、艺术想象力和技术革新

的现代人的起源,这是大多数学者公认存在于人类史前时代的 4 个关键性阶段。目前关于现代人的起源时间、地点及环境背景的理论主要有两种:“非洲起源说”和“多地区连续演化说”。

2.1 非洲起源说 (Out-of-Africa Theory)

“非洲起源说”也称单一地区起源说或替代说,20 世纪 80 年代以后也被称作“夏娃假说”,最早由 Protsch^[26] 和 Howells^[27] 于 20 世纪 70 年代中期提出,80 年代以后由于 Johnson 等^[28] 和 Cann 等^[11] 对各大洲现代人 mtDNA 序列的研究而得以盛行,之后得到许多考古学家、遗传学家及分子生物学家研究结果的证实。支持该学说的研究者认为,现在世界各地的解剖学上的现代人不是由当地的古人类直接进化而来,而是来源于 10~20 万年前起源于非洲的共同祖先,该祖先其后向其他大洲扩散并先后替代了当地的古人类。Templeton^[29] 更是通过对最近几年有代表性的几例由现代人 mtDNA、Y 染色体的 SRY 及 YAP 区 DNA 序列、X 连锁基因 (Xq13.3、PDHA1) 及常染色体控制区基因 (MX1、EDN、ECP、MC1R 和 MS205) 的序列构建的系统发育树的统计学分析认为,非洲人对现代人类基因组的贡献是通过至少两次向世界其他地区的领域扩张而完成的 (Out of Africa again and again.)。

除了以 Stringer^[30] 为代表的一些学者根据在非洲和西亚地区发掘的有关体质人类学的化石记录提供的依据外,刘武等^[31] 通过对中国与非洲近代-现代人某些颅骨特征的比较分析结果,也暗示了在一定程度上其支持东亚人起源于非洲的观点。总体而言,非洲起源说的大量证据都来自分子人类学。分子人类学研究结果及 2000 年人类基因组草图的构建表明,尽管世界上不同人种在形态解剖学上存在明显的差异,人类在基因水平上的相似程度却非常惊人,说明现代人类有共同的祖先。1987 年, Cann 等对 147 名居住在各大洲的现代妇女胎盘 mtDNA 的分析结果,可以提供两方面的信息:一是对 mtDNA D-环区的分析发现现代非洲人群比其它大洲人群具有更丰富的遗传多态性,说明现代非洲人是一个相对古老的群体,比其他人群拥有更长的积累线粒体遗传变异的时期;二是利用其 mtDNA 序列构建的系统发育树还显示出非洲人位于树的根部,所分析人群构成了两大分支,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,进一步说明了世界

其他大洲的现代人起源于非洲。2000 年 Ovchinnikov 等^[32]报告了对北高加索地区 Mezmaiskaya 山洞的尼安德特人小儿肋骨古 DNA 的研究结果,并与 Krings 等^[33]在 1997 年所报告的德国 Feldhofer 洞的尼安德特人古 DNA 的研究做了比较,估计这两处相距 2500km 的尼安德特人 mtDNA 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 分离的时间估计在距今 36.5~85.3 万年前,说明现代人的 mtDNA 不可能通过遗传得到尼安德特人的 mtDNA 序列。最近, Caramelli 等^[34]对 24,000 年前解剖学上的现代欧洲人线粒体高变控制区 DNA 的研究发现,其序列分异度仍处在现代人线粒体序列变异程度范围之内,但与同时代的尼安德特人的同源序列有着显著区别,也说明尼安德特人对现代人的基因组没有贡献,从另一方面为非洲起源说提供了佐证。

目前,“非洲起源说”在西方已成为现代人起源的主流观点,但是仍有不少反对意见。反对“非洲起源说”的理由主要来自以下几点:一是对 Cann 等用简约法构建的系统发育树的科学性产生质疑。其二,许多人类学家认为,在研究和探讨生物起源和进化问题时,不能过分相信和依赖来自分子生物学的证据,特别是当这些证据与已经确定的化石记录相矛盾的时候,对该类证据的分析更是要谨慎。众所周知,作为生物体遗传物质存在形式的 DNA 链,只是由 A、T、G、C 4 种碱基以多种组合方式排列而成,组成成分的相对单一使得即使是在亲缘关系上毫不相干的两个物种(如人和水仙花)的遗传信息都会有超过 25% 的相似性;另外,由于三联体密码的简并性,在遗传信息由信使 RNA 翻译形成蛋白质时,会进一步缩小物种在分子水平上的差异,这样就难以根据现代人不同人种之间在分子水平上的差异不超过 0.1% 就简单地得出我们拥有共同祖先的结论。其三,近年来很多学者对线粒体在生物中的遗传方式及利用 mtDNA 研究人类起源的可靠性提出了质疑^[35~37]。非洲起源说的最有力的证据来自对 mtDNA 在非洲人群中丰富的遗传多样性的研究,其理论基础是建立在 mtDNA 严格的母系遗传特征之上,将人类 mtDNA 的碱基变化归结为线粒体高变控制区的基因突变而非精卵细胞结合时的染色体同源重组。但是近年来的研究发现,哺乳动物 mtDNA 提取物具有同源重组活性^[38]。如果父系的 mtDNA 在受

精过程中没有被全部降解而有少量掺入到卵细胞的线粒体中,势必会增加 mtDNA 重组的可能性,建立在线粒体母系遗传及无重组特征上的所有理论包括分子钟假说和“线粒体夏娃”理论等都会受到巨大的冲击。另外,随着近年来对 mtDNA 研究的不断深入,研究者发现在真核细胞中存在着假基因形式的 mtDNA 核拷贝^[39,40],这些存在于核中的 mtDNA 相似序列,相对 mtDNA 序列有更多的突变位点,但在提取 mtDNA 后的 PCR 实验中,同样可以由通用引物扩增,甚至比原 mtDNA 序列更容易与通用引物结合而被优先扩增,如果在实验中不对所扩增的 mtDNA 的来源加以区分,由此序列得出的线粒体高变控制区序列分异度的分析结果就可能缺乏可靠性。

2.2 多地区连续演化说(Theory of Multiregional Evolution)

在 Cann 等 1987 年在分子水平上明确提出非洲起源说之前,于 1984 年美国学者 Wolpoff、我国著名的人类学家吴新智等^[41]就根据来自东亚地区的化石证据提出了多地区连续演化学说,并在与其他假说争论的过程中逐渐加以丰富。该学说认为,现代人种由分布于欧、亚、非三大洲的早期智人以至距今 100 万年前的直立人连续演化而来,当今世界各人类群体 DNA 水平的高度和体质特征的多样性是基因交流和选择性适应相互平衡的结果。连续进化使得现代四大人种保持各自的特色,易于识别;基因交流使得各地区人类在进化一百多万年后仍能保持在一个物种内,这两方面力量的矛盾和辩证统一贯穿于现代人形成的过程中,造成今天的人类分布格局。由于各地区古环境不同,各地区现代人的进化模式也是多样的,譬如在东亚是连续进化为主,杂交为辅;而欧洲则可能以杂交和替代为主,连续为辅。

提倡现代人多地区起源说的证据主要来自对各地发现的人类化石记录的体质人类学分析及化石定年数据,值得注意的是最近也有少数分子人类学家从分子水平论证了该假说的合理性。我国是世界上屈指可数的史前考古大国,现已经发现人类化石地点 70 处,这些已经发现的人类化石和旧石器无法支持“夏娃假说”。吴新智将多地区连续演化说中涉及中国的部分扩展开来,通过研究我国古人类与境外人群之间的关系提出新的假说,即“连续进化附带杂交”假说,主张中国古人类以连续进化为主,但在更

新世中国人类进化的过程中与其他地区人群有少量的杂交^[42]。从已发现的一些头骨、门牙等材料的形态特征上来看,它们覆盖了自直立人以来从北京猿人到现代华北人的各演化阶段,这些共同特征和直立人与现代人之间没有明显界限的镶嵌进化过程说明东亚地区直立人与现代人之间存在着一定的遗传联系,中国古人类进化过程是连续的;而对于已经发现的中国少量人类化石中有个别与中国人类化石主流形态特征不融洽却与欧洲古人类大多共同具有者相符合的特征的现象,吴新智建议这是东西方基因交流的证据。Hawks 等^[43]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,否认了该地区的古人类被非洲人完全取代的假设;Adcock 等^[44]对澳大利亚人 mtDNA 的研究从分子水平证实了 Hawks 的结论。在人类遗址的年代研究方面,由于常规¹⁴C 定年法在 30ka 以外有限的可信度,造成很多遗址的年代被低估。过去十余年时间里,现代物理学中的定年技术如热释光(thermoluminescence, TL)和电子回旋共振(electron spin resonance, ESR)等方法有了迅速发展并在人类学领域得到了广泛的应用,重新确定了一些国际上有代表性的人类化石发掘地点的年代数据,为多地区连续演化说提供了一些强有力的证据。沈冠军、王颀等^[45]在地层学研究的基础上,对广西柳江人类遗址运用热电离质谱(TIMS)铀系定年,结果表明该化石距今至少 6.8 万年,更可能已经 11.1-13.9 万年甚至 15.3 万年,远远大于用传统的¹⁴C 法定出的 4 万年。在 6.8 万年和 11.1-13.9 万年甚至 15.3 万年两个年代数据中,后者毫无疑问否定了非洲人 10 万年前迁入亚洲地区取代当地古人类的假设,即便是前者,也对非洲人迁入亚洲并在短期内取代当地亚洲人的速率产生了疑问。另外, Xiong 等^[46]在对人类 DNA 的分析中发现了两种极为罕见的核苷酸晶型结构,其与普通晶型分子的区别在于由少数几个碱基的差异形成了少有的遗传突变因子,由这一遗传突变因子可追溯到其 1.5~2MaB.P 的祖先,而研究证明该祖先显然不是非洲人而是蒙古人或高加索人。

除了大量支持单一地区起源说的分子生物学实验证据,反对多地区连续演化说的学者还认为,长期处于地理隔离状态的早期人类生活在大不相同的生存环境中,却在相同的时间里通过平行演化而成为

无论在身体解剖学特征还是智力水平都相差无几的现代人是不可能的,尽管连续进化附带杂交的模式能够较好地解释这一问题,但该模式本身还有待得到分子方面的证据加以证实。另外,对支持多地区连续演化说的化石形态学上的连续进化特征, Lahr 等^[47]通过论证分析认为这些特征并没有地区特异性,不能作为地区分类的标准,而某些在多个地区有高出现率的特征是一种共祖裔特征(pleisomorphic characters),不具备种系分类价值。也就是说,对于相同的研究对象,非洲起源说的支持者对其定义标准、功能意义及形成机制等方面有着和多地区连续演化说学者完全不同的解释。

3 讨论与展望

二十多年来,关于现代人起源的“非洲起源说”和“多地区连续演化说”一直处在激烈的争论中,尽管它们对现代人起源和进化的观点和解释各不相同,但是两者的“所有现代人在亲缘关系上都极其相近”这一立论基础是一致的。作者认为,用来解释现代人起源和进化的理论,没有绝然的正误之分,只存在合理性的差异。人类起源和进化的历史无法重演,我们只能在发掘更多有价值的人类遗体和遗迹化石和收集更丰富的现代人的形态学及遗传学资料的基础上,运用多种现代实验分析技术开展跨时空对比研究,以推论人类的起源和进化历程。随着研究群体的日益扩大和实验技能的不断改进和提高,分子人类学作为现代分子生物学和人类学的交叉学科,其相关理论和方法无疑会为科学解释现代人的起源问题提供更精细准确的参考尺度。值得注意的是,无论是借助现代分子生物学、物理学手段,还是利用已发掘的化石证据,在进行分子人类学研究时,除了要反复论证取得的实验或测量数据的可靠性和代表性,还要对研究结果做出科学的分析,努力寻求传统人类学和分子生物学二者之间的协调统一,避免用局部的数据和结果对全面情况做出过多的推测。综合细致地考虑各种影响因素,系统科学地应用开发多种现代技术,人类学界将来必然会对现代人的起源和进化这个令人关注的问题做出更科学更合理的解释,追寻到我们现代人真正的“根”。

参考文献(References):

- [1] Sarich V M. Appendix: Retrospective on hominoid macromolecu-

- lar systematics. In: *New Interpretations of Ape and Human Ancestry* (Ciochon R L and Corruccini eds). New York: Plenum Press, 1983; 137~150.
- [2] Reichert E T, Brown A P. The crystallography of hemoglobins. *Proc Soc Exp Biol Med*, 1907, 5: 66~68.
- [3] Nuttall G H F. *Blood Immunity and Blood Relationship: A Demonstration of Certain Blood-relationships Amongst Animals by Means of the Precipitin Test for Blood*. Cambridge: Cambridge University Press, 1904.
- [4] Bailey W J, Hayasaka K, Skinner C G, Kehoe S, Sieu L C, Slightom J, Goodman M. Reexamination of the African hominoid trichotomy with additional sequences from the primate Beta-globin gene Cluster. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1992, 1: 97~135.
- [5] Sarich V M, Wilson A C. Immunological time scale for hominid evolution. *Science*, 1967, 158: 1200~1203.
- [6] Wildman D E, Uddin M, Liu Guozhen, Grossman L I, Goodman M. Implications of natural selection in shaping 99.4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: Enlarging genus *Homo*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(12): 7181~7188.
- [7] Nielsen-Marsh C M, Ostrom P H, Gandhi H, Shapiro B, Cooper A, Hauschka P V, Collins M J. Sequence preservation of osteoclin protein and mitochondrial DNA in bison bones older than 55 ka. *Geology*, 2002, 30(12): 1099~1102.
- [8] Nass M M K, Nass S. Intra mitochondrial fibers with DNA characteristics. *J Cell Biol*, 1963, 19: 593~611.
- [9] Anderson S, Bankier A T, Barrell B G, de Bruijn M H, Coulson A R, Drouin J, Eperon I C, Nierlich D P, Roe B A, Sanger F, Schreier P H, Smith A J, Staden R and Young I G. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 1981, 290(4): 457~465.
- [10] Cummins J. Mitochondrial DNA and the Y chromosome: parallels and paradoxes. *Reproduction Fertility and Development*, 2001, 13: 533~542.
- [11] Cann R L, Stoneking M, Wilson C. Mitochondrial DNA and Human Evolution. *Nature*, 1987, 325(1): 31~36.
- [12] Rozen S, Skaletsky H, Marszalek J D, Minx P J, Cordum H S, Waterston R H, Wilson R K, Page D C. Abundant gene conversion between arms of palindromes in human and ape Y chromosomes. *Nature*, 2003, 423: 873~876.
- [13] Underhill P A, Jin L, Zeman R, Oefner P J, Cavalli-Sforza L L. A pre-Columbian human Y chromosome-specific C to T transition and its implications for human evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93(1): 196~200.
- [14] Tajima A, Pan I H, Fucharoen S, Matsuo M, Tokunaga K, Juji T, Hayami M, Omoto K, Horai S. Three major lineages of Asian Y chromosomes: implications for the peopling of east and south-east Asia. *Human Genetics*, 2002, 110(1): 80~88.
- [15] Capelli C, Redhead N, Abernethy J K, Gratrix F, Wilson J F, Moen T, Hervig T, Richards M, Stumpf M P, Underhill P A, Bradshaw P, Shaha A, Thomas M G, Bradman N, Goldstein D B. A Y chromosome census of the British Isles. *Current Biology*, 2003, 13: 979~984.
- [16] Hunan Medical College. Study of an ancient cadaver in Mawangdui tomb No. 1 of the Han Dynasty in Changsha. Beijing: Ancient Memorial Press, 1980. 184~187.
湖南医学院.长沙马王堆一号汉墓古尸研究.北京:文物出版社, 1980. 184~187.
- [17] Pääbo S. Preservation of DNA in ancient Egyptian mummies. *J Archaeol. Sci.*, 1985, 12: 411~417.
- [18] Pääbo S. Molecular cloning of ancient Egyptian mummy DNA. *Nature*, 1985, 314: 644~645.
- [19] Woodward S R, Weyand N J, Bunnell M. DNA sequence from cretaceous period bone fragments. *Science*, 1994, 266: 1229~1232.
- [20] Handt O, Richards M, Trommsdorff M, Kliger C, Simanainen J, Georgiev O, Bauer K, Stone A, Hedges R, Schaffner W, Utermann G, Sykes B, and Pääbo S. Molecular genetic analyses of the tyrolean ice man. *Science*, 1994, 264: 1775~1778.
- [21] Wang L, Oota H, Saitou N, Jin F, Matsushita T, and Ueda S. Genetic structure of a 2500-year-old human population in China and its spatiotemporal changes. *Mol Biol Evol*, 2000, 17(9): 1396~1400.
- [22] CAI Shen-He, YANG Huan-Ming. Emerging field of ancient DNA study. *Hereditas (Beijing)*, 2000, 22(1): 41~46.
蔡胜和, 杨焕明. 方兴未艾的古代 DNA 的研究. *遗传*, 2000, 22(1): 41~46.
- [23] QIAN Ya-Ping, CHU Zheng-Tao, CHU Jia-You. Origin and migration of modern humans: Evidence of maternal heredit. *Hereditas (Beijing)*, 2000, 22(4): 255~258.
钱亚屏, 初正韬, 褚嘉祐. 现代人类的起源和迁移: 来自母性遗传的证据. *遗传*, 2000, 22(4): 255~258.
- [24] Yang S J, Lai X L, Tang X H, Sheng G L. Experimental techniques for ancient DNA research. *Hereditas (Beijing)*, 2002, 24(5): 551~554.
杨淑娟, 赖旭龙, 唐先华, 盛桂莲. 古代 DNA 实验技术. *遗传*, 2002, 24(5): 551~554.
- [25] Wu X Z. A brief review of the study on human origins and the prospect of the paleoanthropology in China. *Advance in Earth Sciences*, 2001, 16(5): 629~633.
吴新智. 人类起源研究回顾与中国古人类学展望. *地球科学进展*, 2001, 16(5): 629~633.
- [26] Protsch R. The absolute dating of upper Pleistocene sub-Saharan fossil hominids and their place in human evolution. *J Human Evol*, 1975, 4: 279~322.
- [27] Howells W W. Explaining modern human evolutionists versus migrations. *J Hum Evol*, 1976, 5: 477~496.
- [28] Johnson M J, Wallace D C, Ferris S D, Rattazzi M C, Cavalli-Sforza L L. Radiation of human mitochondrial DNA types analyzed

by restriction endonuclease cleavage patterns. *Journal of Molecular Evolution*, 1983, 19: 255~271.

- [29] Templeton A R. Out of Africa again and again. *Nature*, 2002, 416 (3): 45~51.
- [30] Stringer C B, Andrews P. Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science*, 1988, 239: 1263~1268.
- [31] Liu W, Mbua E, Wu X J, Zhang Y Y. The comparisons of cranial features between Chinese and African holocene humans, and their implications. *Acta Anthropologica Sinica*, 2003, 22 (2): 89~104.
- 刘武, Mbua E, 吴秀杰, 张营运. 中国与非洲近代、现代人类某些颅骨特征的对比及其意义——中国与非洲人类头骨特征对比之二. *人类学学报*, 2003, 22 (2): 89~104.
- [32] Ovchinnikov I V, Götherström A, Romanova G P, Kharitonov V M, Liden K, Goodwin W. Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus. *Nature*, 2000, 404 (6777): 490~493.
- [33] Krings M, Stone A, Schmitz R W, Krainitzki H, Stoneking M and Paabo S. Neanderthal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell*, 1997, 90 (1): 19~30
- [34] Caramelli D, Laluzza-Fox C, Vernesi C, Lari M, Casoli A, Mallegni F, Moggi-Cecchi J, Chiarelli B, Dupanloup I, Bertranpetit J, Barbujani G, Bertorelle G. Evidence for a genetic discontinuity between Neanderthals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 6593-6597
- [35] Eyre-Walker A, Smith N H, Smith J M. Can mitochondrial clocks keep time? *Proc R Soc Lond B*, 1999, 266: 477.
- [36] Arctander P. Mitochondrial recombination? *Science*, 1999, 284: 2090~2091.
- [37] Hagelberg E, Goldman N, Lió P, Whelan S, Schiefenhvel W, Clegg J B, Bowden D K. Evidence for mitochondrial DNA recombination in a human population of island Melanesia. *Proc R Soc Lond B*, 1999, 266: 485~492.
- [38] Thyagarajan B, Padua R A, Campell C. Mammalian mitochondrial possess homologous DNA recombination activity. *J Biol Chem*, 1996, 271: 27536~27543.

- [39] Niu Y D, Li M, Wei F W, Feng Z J. Reliability of mtDNA as molecular marker and its perspective. *Hereditas (Beijing)*, 2001, 23 (6): 593~598.
- 牛屹东, 李明, 魏辅文, 冯祚建. 线粒体 DNA 用作分子标记的可靠性和研究前景. *遗传*, 2001, 23 (6): 593~598.
- [40] Zullo S, Sieu L C, Slightom J L, Hadler H I, Eisenstadt J M. Mitochondrial D-loop sequences are integrated in the rat nuclear genome. *J Mol Biol*, 1991, 221: 1223~1235.
- [41] Wolpoff M H, Wu X Z, Thorne A G. Modern *Homo sapiens* origins: A general theory of hominid evolution involving the fossil evidence from east Asia. In: *The Origins of Modern Humans, A World Survey of the Fossil Evidence* (Smith F H and Spencer F eds) New York: Academic Press, 1984, 411~483.
- [42] WU Xin-Zhi. The evolution of humankind in China. *Acta Anthropologica Sinica*, 1990, 9 (4): 312~321.
- 吴新智. 中国远古人类的进化. *人类学学报*, 1990, 9 (4): 312~321.
- [43] Hawks J D, Oh S, Hunley K, Lee S H and Wolpoff M. An Australasian test of the recent African origin theory using the WLH-50 calvarium. *Journal of Human Evolution*, 2000, 39: 1~22.
- [44] Adcock G J, Dennis E S, Eastaer S, Huttley G A, Jermain L S, Peacock W J, Thorne A. Mitochondrial DNA sequences in ancient Australians: Implications for modern human origins. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 537~542.
- [45] Shen G J, Wang W, Wang Q, Zhao J X, Collerson K, Zhou C L, Tobias P V. U-series dating of Liujiang hominid site in Guangxi, Southern China. *Journal of Human Evolution*, 2002, 43: 817~829.
- [46] Xiong X, Li W, Posner I, Yamamura T, Yamamoto A, Gotto A M. No severe bottlenecks during human evolution: Evidence from two apolipoprotein C-II deficiency alleles. *American Journal of Human Genetics*, 1991, 48: 383~389.
- [47] Lahr M M. The multiregional model of modern human origins: a reassessment of its morphological basis. *J Hum Evol*, 1994, 26 (1): 23~56.

欢迎订阅 2005 年《作物学报》

《作物学报》是中国科学技术协会主管、中国作物学会和中国农业科学院作物育种栽培研究所共同主办、科学出版社出版的有关作物科学的全国性学术刊物。主要刊登农作物遗传育种、耕作栽培、生理生化、生态、种质资源、谷物化学、贮藏加工以及与农作物有关的生物技术、生物数学、生物物理、农业气象等领域以第一手资料撰写的学术论文、研究报告、简报以及专题综述、评述等。读者对象是从事农作物科学研究的科技工作者、大专院校师生和具有同等水平的专业人士。

《作物学报》为月刊, 2005 年 136 页/期, 定价: 25 元/册, 全年 300 元。可通过全国各地邮局订阅, 刊号: ISSN 0496-3490, CN 11-1809/S, 邮发代号: 82-336。也可向编辑部直接订购。

编辑部地址: 北京市海淀区中关村南大街 12 号中国农科院作物所《作物学报》编辑部(邮编 100081)。联系电话: 010-68918548, 传真: 010-68978616。

银行汇款: 交通银行北京分行农科院分理处, 户名: 中国作物学会, 帐号: 060435018001069607。

E-mail: xzbw@chinajournal.net.cn; zwx301@mail.caas.net.cn