

云南僰人源流的父系和母系遗传研究

石宏^{1,2,3}, 李易^{1,2,5}, 罗虹^{1,2}, 吉学平⁴, 宿兵^{1,2,*}

(1. 中国科学院昆明动物研究所 细胞与分子进化重点实验室, 云南 昆明 650223;

2. 中国科学院昆明灵长类研究中心, 云南 昆明 650223; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100049;

4. 云南省文物考古研究所, 云南 昆明 650118; 5. 曲靖师范学院 化学与生命科学系, 云南 曲靖 655065)

摘要: 对云南僰人 32 份男性 DNA 样本进行 Y 染色体单倍型以及 mitochondrial DNA (mtDNA) 单倍型分析, 结果发现云南僰人的父系和母系遗传组分都表现出典型的南方人群的遗传特征。由僰人的数据结合已经发表的东亚人群的 Y 染色体和 mtDNA 单倍型 (haplotype) 数据进行 Multidimensional Scaling (MDS) 分析, 结果表明, 在 MDS 分布图中僰人群体的 Y 染色体单倍型和 mtDNA 单倍型都与南方人群聚在一起。这一结果支持僰人的遗传族源为东亚南方人群后裔, 与考古学的推论相一致。结合历史和考古学证据来探讨僰人的起源和史前迁移, 为揭开“僰人悬棺”这种独特的考古文化的起源和史前传播提供遗传学的研究证据。

关键词: 僰人; 悬棺葬; 遗传族源; Y 染色体; mtDNA

中图分类号: Q987; K878.8 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254–5853 (2006) 05–0449–07

The Genetic Study on the Patrilineal and Matrilineal Origin of the Bo People in Yunnan

SHI Hong^{1,2,3}, LI Yi^{1,2,5}, LUO Hong^{1,2}, JI Xue-ping⁴, SU Bing^{1,2,*}

(1. Key Laboratory of Cellular and Molecular Evolution, Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;

2. Kunming Primate Research Center, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;

3. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

4. Yunnan Institute of Cultural Relics and Archaeology, Kunming 650118, China;

5. Department of Chemistry and Life Science, Qujing Normal University, Qujing 655065, China)

Abstract: The Y chromosome and mtDNA from 32 male samples of Bo people were typed. The results showed that the Bo people originated from the south of China possessing the dominant patrilineal and matrilineal haplotypes that are prevalent in the southern East Asian populations. The multidimensional scaling analysis on the Bo people's haplotypes, combined with published Y chromosome and mtDNA data from East Asian populations, demonstrated that the Bo people are genetically closer to the southern populations than to the northern. This indicates that the Bo people are descendants of a southern China origin population, which is consistent with archeological evidence. The genetic dissection of the Bo people sheds new light on the origin and dispersion of the prehistoric “cliff coffin” culture.

Key words: Bo people; Cliff coffin; Genetic origin; Y chromosome; mtDNA

悬棺葬这种非常奇特的考古文化, 分布于东亚大陆南部, 包括中国长江流域及其以南的广大地区, 东南亚地区也广泛分布 (Chen, 2004)。从考古学证据来看, 最早的悬棺出现在福建, 始于四千

年前, 终止于两千年前。年代最晚的悬棺则出现在长江上游的云南和四川, 提示悬棺文化由东南沿海的福建、江西一带沿长江流域向西和向南传播 (Sichuan Institute of Ethnic Groups, 1981)。要了解

* 收稿日期: 2006–04–20; 接受日期: 2006–06–14

基金项目: 中国科学院重要方向基金 (KSCX-SW-121); 国家自然科学基金面上基金 (30370755)、主任基金 (30440018)、杰出青年基金 (30525028) 资助项目

* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: sub@mail.kiz.ac.cn

悬棺葬这种文化就不能忽略一个特殊的人群——僰人，僰人与现存人群的关系一直是学者们关心的研究课题。僰人族源的解释目前存在很多争议，有学者认为僰人属于古代百越群体；有的学者认为僰人为濮人群体（为今南亚语系孟高棉语族的祖先）；也有学者认为僰人属于氏羌支系；还有学者认为僰人与苗瑶有很深的渊源（Sichuan Institute of Ethnic Group, 1981; Chen, 2004）。目前的主流观点认为僰人可能源于古代百越群体或濮人群体。

悬棺葬不仅反映出一种独特文化的传播路径，同时也反映出史前人群迁徙的路线（Chen, 2004）。有很多学者认为悬棺葬的传播路线反映出古代越人的西迁路线（葛维汉, 1980; Jiang et al, 2001; Chen, 2004）。为解开悬棺之谜，僰人的族源和史前迁徙成为不可避免的问题。由于传统的人群起源和史前迁移的研究主要是采用考古学、语言学、民族学和人类学的方式，但这些方式采集证据很困难和证据不完全，使考古学手段在研究中留下了很多无法弥补的空缺。语言和生活方式的易变性是导致用语言学和民族学手段来研究人群起源和史前迁徙存在着许多不确定的问题；而利用人类自身的遗传多态性来研究人群进化是近几十年来的新手段。人类的DNA是所有遗传信息的载体，在整个人类的进化过程中DNA稳定地从祖先遗传给后代，同时积累新的突变。正是由于这种特异的传递方式，DNA可以忠实地记录下人群的演化历史。在人群的起源和史前迁徙研究中，遗传学研究手段有其优势，可以弥补考古学和文化方研究方式的不足。本研究结合遗传学研究手段，以史前文化的起源和传播作为切入点，利用悬棺葬这种独特史前文化的迁徙路线来探讨史前人群的迁移。

根据《丘北县志》记录，在云南省丘北县偏远的山区，云南省考古研究所的工作人员找到了僰人的现存后裔，这些僰人后裔至今仍然完整保留其独特的民族习俗——悬棺葬。目前，这一僰人群体被划分为彝族的白彝支系，这个人群自称“僰族”，总人口约有5000人，分布于20多个山寨里，但这些僰人在语言、服饰和生活方式上与彝族有很大的差别。现存的僰人群体作为惟一发现的保留悬棺葬习俗的人群，其遗传信息可提供追寻其祖先来源的证据，对研究悬棺葬俗的起源和传播有重要的意义。

人类的线粒体DNA（mtDNA）很短，其全序列

早在1981年就被测定（Anderson et al, 1981）。mtDNA具有严格的母性遗传方式（Giles et al, 1980），进化中没有重组；mtDNA的突变速度比核DNA快5—10倍（Brown et al, 1979），能在短时间内积累更多的突变；人群中的mtDNA表现出明显的多态性。人类mtDNA的这几个特性使之成为人群演化和史前迁移研究的有效工具，利用mtDNA构建的系统树可以很好地追溯人群的母系迁移历史（Cann et al, 1987; Vigilant et al, 1991; Chen et al, 1995; Quintana-Murci et al, 1999; Redd & Stoneking, 1999; Chen et al, 2000; Yao et al, 2002a; Wen et al, 2004a, b; 2005）。

除很小的区段外，Y染色体在遗传过程中不发生重组，具有严格的父系遗传方式（Seielstad et al, 1994）。常用的Y染色体双等位遗传标记有一个显著的优点，不同地区的人群具有自己独特的单倍型特征（Su et al, 1999; Kayser et al, 2000; Su et al, 2000a, b; Karafet et al, 2001; Ke et al, 2001a, b; Underhill et al, 2001; Wells et al, 2001; Lell et al, 2002; Y-Chromosome-Consortium, 2002; Jobling & Tyler-Smith, 2003; Wen et al, 2004a, b; Shi et al, 2005）。因而，Y染色体已广泛应用于重建人群的父系进化和迁移历史（Underhill et al, 2001; Jobling & Tyler-Smith 2003）。

为追溯僰人的遗传源流，我们采集了32份没有直接亲缘关系的僰人男性血样，分别从父系和母系进化历史两方面展开遗传分析。利用现有的东亚人群的遗传学数据，进行比较分析。结合考古、文化传播的路线来探讨僰人的遗传族源及其史前迁移。

1 材料和方法

1.1 材料

在知情同意的原则下，先以询问方式调查男性捐献者的家族历史。采集三代之内没有亲缘关系捐献者的5 mL静脉血样。

1.2 基因组DNA提取

采用常规的酚-氯仿方法提取DNA，电泳检测之后进行浓度标准化，同样的DNA浓度方便后面的实验操作。准备好的DNA样品进行80℃处理，灭活DNA酶，确保基因组DNA不会被降解而可以长期保存和使用。

1.3 遗传标记

表 1 MDS 所用东亚人群 Y 染色体单倍型数据
Tab. 1 The East Asian Y chromosome haplotype data for MDS analysis

群体 Population	样本量 Size	M130	Yap	M89	M9	M122	M134	M119	M95	M45	数据来源 Reference
阿昌族 Achang	40	2			1	33			4		Dong et al, 2004
独龙族 Dulong	28					19	9				Dong et al, 2004
拉祜族 Lahu	47			13	1	22	7		4		Dong et al, 2004
怒族 Nu	50	3	1		8	2	33		3		Dong et al, 2004
白族 1 Bai 1	50	2	2	1	7	21	4	3	8	2	Dong et al, 2004
哈尼族 Hani	41	3		2	18	7	10		1		Dong et al, 2004
景颇族 Jingpo	17		1	2	9	3	1		1		Dong et al, 2004
基诺族 Jinuo	45	3	1		28	3	4	2	3	1	Dong et al, 2004
彝族 Yi	47	3	4	5	18	11	1		5		Dong et al, 2004
傈僳族 Lisu	49			1	3	18	4	3	20		Dong et al, 2004
纳西族 Naxi	40	1	15		4		1		19		Dong et al, 2004
布依族 Buyi	48	7		2	7	1	1	2	28		Dong et al, 2004
壮族 Zhuang	47		10	2		9	6	2	18		Dong et al, 2004
傣族 1 Dai1	28	3	1	2	2	7		2	11		Dong et al, 2004
傣族 2 Dai2	49		1	1	12	11	2	3	18	1	Dong et al, 2004
傣族 3 Dai3	35	1	4	2	11	1		1	15		Dong et al, 2004
水族 Shui	40	2		1	1	6	22		8		Dong et al, 2004
布朗族 Bulang	28	2		1	5	2	4		14		Dong et al, 2004
德昂族 Deang	16			2	3	2	7		2		Dong et al, 2004
佤族 Wa	31	4		1	4	7	8		7		Dong et al, 2004
藏族 1 Tibetan 1	46	4	19	2		2	16		1	2	Qian et al, 2000
藏族 2 Tibetan 2	92	13	21	13	20	5	13	1		6	Wen et al, 2004b
藏族 3 Tibetan 3	75	2	37	2	4	1	24		1	5	Wen et al, 2004b
藏族 4 Tibetan 4	27		12	1	4	2	8				Wen et al, 2004b
藏族 5 Tibetan 5	49	1	18	1	5	5	17		2		Wen et al, 2004b
白族 2 Bai 2	61	5	4		11	10	21	3	7		Wen et al, 2004b
普米族 Pumi	47	3	34		3	1	3	2		1	Wen et al, 2004b
土家族 Tujia	68	10		2	7	20	18	5	6		Wen et al, 2004b
甘肃汉族 Gansu Han	60	7	5	6	10	11	11	5	1	4	Wen et al, 2004a
河南汉族 Henan Han	50	2		2	11	16	10	4		5	Wen et al, 2004a
辽宁汉族 Liaoning Han	48	1	1	11	8	13	9	2	1	2	Wen et al, 2004a
内蒙汉族 Inner Mongolia Han	60	12	3	4	8	13	16	1	1	2	Wen et al, 2004a
山东汉族 Shandong Han	185	18	3	14	25	68	42	6	2	7	Wen et al, 2004a
陕西汉族 Shaanxi Han	90	2	3	7	20	21	30	2	1	4	Wen et al, 2004a
安徽汉族 Anhui Han	22	3			4	6	4	4		1	Wen et al, 2004a
福建汉族 Fujian Han	148	4	1	3	21	86	24	4	4	1	Wen et al, 2004a
广东汉族 Guangdong Han	64	3	1		8	15	19	5	12	1	Wen et al, 2004a
广西汉族 Guangxi Han	26	2			4	4	5	4	7		Wen et al, 2004a
湖北汉族 Hubei Han	18	1			2	6	6	3			Wen et al, 2004a
湖南汉族 Hunan Han	15				2	5	4	2	2		Wen et al, 2004a
江苏汉族 Jiangsu Han	100	6	2	3	19	27	19	18	4	2	Wen et al, 2004a
江西汉族 Jiangxi Han	21	1	1	2	4	4	5	3	1		Wen et al, 2004a
上海汉族 Shanghai Han	55	4	2		9	15	9	14		2	Wen et al, 2004a
四川汉族 Sichuan Han	63	3	1		10	18	18	5	8		Wen et al, 2004a
云南汉族 Yunnan Han	93	7	2	3	16	34	25	1	3	2	Wen et al, 2004a
浙江汉族 Zhejiang Han	106	10			6	26	28	29	5	2	Wen et al, 2004a
傣人 Boren	32	4		10	1		1		16		本研究

特征, Y 单倍型的 MDS 分析结果也显示傣人群体的父系遗传特征与典型的南方人群关系更接近。在现有东亚人群中, mtDNA 的单倍型类群呈现一定的

地理格局分布特征, 例如 A 和 D 单倍型类群主要分布在北方人群中, 而 B 和 F 单倍型类群主要在南方人群中分布(Kivisild et al, 2002; Yao et al, 2002b;

表 2 MDS 所用东亚人群的 mtDNA 单倍型数据
Tab. 2 The East Asian mtDNA haplotype data for MDS analysis

群体 Population	样本量 Size	单倍型 Haplotype																												
		A	B*	B4	B4a*	B4b1	B5*	B5a	B5b	C	D*	D5	D5a	F*	F1a	F1b	F1c	F2*	G*	M*	M7*	M7b	M7b1	M8a	M9*	N*	N9a	R*	R9a	Y
甘肃汉族 a Gansu Han a	44	8									9		1	4				1	9	1	2	2	1	3					1	2
山东汉族 a Shandong Han a	126	8	2	5	6	2		5	3	22	6	5	2	4	4	2	5	7	5	1	3	2	7	5		5	3		4	3
陕西汉族 a Shaanxi Han a	53	4		3		1	1	1	11	1	2	2	3	1		1	2	6		1	2	1	3	4	1		1		1	
安徽汉族 a Anhui Han a	42	5		1	3	1	2	2	4	3			3	2			4	2	1		1	2			1	2		1	2	
福建汉族 a Fujian Han a	54		1	1	1		3	2	2	5	2	2	8	3			1	3	4	3	3	2			3			1	4	
广东汉族 a Guangdong Han a	98	1	6	12	7			1	1	9	5	1	6	14	2	1	2	1	11	3	4	2	2	1	1	1	3	1	1	
广西汉族 a Guangxi Han a	26	1	1		4			1	3	2			3				2	1		2	2				1	1	1	1		
湖北汉族 a Hubei Han a	42	7	1	1	1	2	1	1	1	2	2	2	3	1	1		1		2	2		3			1	3			3	
湖南汉族 a Hunan Han a	16	1		1	1	1			2									4		1	1				3		1			
江苏汉族 a Jiangsu Han a	67	8		5	1	1	3	2	1	9	5	2	6	1	1			2	2	1	4	3	1	2	2	2	1		4	
浙江汉族 a Zhejiang Han a	61	3		4	4	3	1	2	1	5	4	1	2	1	2		2	4	10		2	2	2	1	4			1		
江西汉族 a Jiangxi Han a	23			2		1	1	4		4	1	1	4	1				1	1	1		1								
四川汉族 a Sichuan Han a	70	3		1	3	4	1	7	1	11	1	1	1	5	2		3	8	4	3	1	1	1		2	3	1	2		
云南汉族 a Yunnan Han a	101	5	1	5	5	2	5	1	5	10	3	4	1	8	6	2	1	4	4	3	3	12	1	1	2	3	1	1	2	
藏族 b Tibetan b	155	24		3	1		4	5	27	2			2	1	2	1	8	53						13	1	1			7	
白族 b Bai b	90	5		2	1	1	3	2	12	4	2	2	8	4	4	4	5	18	1	2	3	4	2		2	1				
哈尼 b Hani b	33	4		1	1	1	2	1	6	2	1		6	1				4								1		1		
基诺 b Jinuo b	18	1			1		1			1			2	1				5			3		1		2					
拉祜 b Lahu b	85			4	6	1		1	11	1		9	31	1	1	1		12		1		1				4				
傈僳 b Lisu b	37	11		1			1	5	3				1	2		4		7											2	
纳西 b Naxi b	45	4		3	5		3	4	2				8	2		1	3	7			1					1		1		
怒族 b Nu b	30	9		3				6									5	1	1										5	
普米 b Pumi b	35	5		1				8	6				1			2	3	7								1			1	
土家 b Tujia b	96	9		4	5		4	3	9	12	3	4	8	6	3	3		5	4	1	2		2	3	4	2				
彝族 b Yi b	133	11	2	9	6	1	1	2	4	22	6	3	4	9	7		1	5	19		3	10	2	1	3	1		1		
湖南苗族 c Hunan Miao c	103	9		4	5	3	6	1	10	15	3	2	4	9	2			5	7	1	4		2		1	2	1	5	1	
云南苗族 c Yunnan Miao c	39				5		8	2	6	1		1	1				1	9	1	1						1	2			
湖南瑶族 c Hunan Yao c	24	1		2			7		4	1		1	1	1				4								2				
云南瑶族 c Yunnan Yao c	77	1		7	11	6	1	6	4	13	1		1	2			2	8	1	1	2				2	1	6		1	
广西瑶族 c Guangxi Yao c	259	4	13	28	7	25	2	16	21	1	2	10	31	6	2	4	11	11	9	15	15	1			6	7	11		1	
广东瑶族 c Guangdong Yao c	35	1	1	4	1	2		7		2		2	2	3				3	2			1			2	2				
傣族 1d Dai 1d	21			1	2			1	1	3	1		5					1	1	1	1				2	1				
佤族 1d Wa 1d	22	1		1					3	1			6	1				1	7							1				
傣族 2e Dai 2e	41	2	4	1	3		4	5	2	2		1	5			4		1		3	2	1				1				
佤族 2e Wa 2e	36						1		9				16					7					3							
傣人 f Boren f	32	4	3		4			3		4			1	3	1	3	2	3								1				

a-f 数据来源: a: Wen et al, 2004a; b: Wen et al, 2004b; c: Wen et al, 2005; d: Qian et al, 2001; e: Yao et al, 2002b; f: 本研究。

Source of data: a: Wen et al, 2004a; b: Wen et al, 2004b; c: Wen et al, 2005; d: Qian et al, 2001; e: Yao et al, 2002b; f: this study.

Kong et al, 2003a; Wen et al, 2005)。傣人群体的 mtDNA 单倍型组成上, 44% 为南方人群特征的单倍型 B 和 F, 而有 25% 为北方人群特征的 A 和 D 单倍型类群。傣人在 mtDNA 的单倍型结构上表现出典型南方人群的母系遗传特征。mtDNA 单倍型的 MDS 分析结果显示傣人的母系遗传组分与南方人群更接近。从遗传结构上看, 傣人群体是一个典型

的南方起源的人群的后裔。

傣人作为目前所发现的惟一保留悬棺葬俗的人群, 对于悬棺葬这种独特的史前文化的传播路径以及史前人群迁徙的路线研究有重要的意义。傣人群体目前被划分为彝族, 而彝族作为古代氏羌支系(藏缅语族)起源的一个大民族, 其父系遗传成分具有明显的东亚北方人群特征(Wen et al,

2004b)。父系遗传组分上夔人与其他氏羌支系起源的民族有较大差别,说明夔人是古氏羌人群后裔的可能性很小。同时,夔人的母系遗传结构也具有中国南方人群特征。虽然南方藏缅语族人群的母系基因库中融入了部分的南方群体特征单倍型(Wen et al, 2004b),从而使得单从 mtDNA 单倍型上来看夔人的族源较为困难,但辅之于 Y 染色体证据则有助于该问题的澄清。

由于夔人生活的地域比较偏僻,与外面世界处于相对隔离状态,受到外来遗传成分干扰较少;但可能受到遗传漂变的影响,从现有数据很难评估遗传漂变因素的影响。从 Y 单倍型来看,夔人只检测到 M130 (12.5%)、M95 (50%)、M89 (31.4%)、M9 (3.1%) 和 M134 (3.1%) 单倍型;而东亚人群特有的支配 Y 单倍型是 M122 (包括 M7 和 M134) 只检测到 1 个个体。M95 为东亚南方人群特有的单倍型(Wen et al, 2004b; Su et al, 1999; Shi et al, 2005),夔人 M95 单倍型的频率却高达 50%, 结

合 MDS (Y 和 mtDNA) 的分析来看也支持夔人的 Y 遗传组分更接近南方人群的遗传特征。

总之,来自父系及母系两方面的遗传学证据均支持夔人群体为南方人群,支持考古学者认为悬棺葬的传播路线反映出古代越人的西迁路线(葛维汉, 1980; Jiang et al, 2001; Cheng, 2004) 的结论。夔人很可能是一个古老的南方民族,由于古氏羌人群的大量南迁,以及汉文化的扩张,其分布范围逐步缩小,由东南沿海沿江向南和向西迁移。这些人群的迁移历史从其特征性的信仰——悬棺葬的传播路线可得到反映,而来自遗传学的证据则更加深了我们对悬棺葬文化的传播及其传播人群——夔人的族源的认识。

致谢: 感谢为我们研究捐献血样的夔人志愿者,感谢在 mtDNA 分型过程中,孔庆鹏博士给予的大力帮助!

参考文献:

- Anderson S, Bankier AT, Barrell BG, de Bruijn MH, Coulson AR, Drouin J, Eperon IC, Nierlich DP, Roe BA, Sanger F, Schreier PH, Smith AJ, Staden R, Young IG. 1981. Sequence and organization of the human mitochondrial genome [J]. *Nature*, **290**: 457 - 465.
- Brown WM, George M Jr, Wilson AC. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **76**: 1967 - 1971.
- Cann RL, Stoneking M, Wilson AC. 1987. Mitochondrial DNA and human evolution [J]. *Nature*, **325**: 31 - 36.
- Chen YS, Olckers A, Schurr TG, Kogelnik AM, Huoponen K, Wallace DC. 2000. mtDNA variation in the South African Kung and Khwe and their genetic relationships to other African populations [J]. *Am J Hum Genet*, **66**: 1362 - 1383.
- Chen YS, Torroni A, Excoffier L, Santachiara-Benerecetti AS, Wallace DC. 1995. Analysis of mtDNA variation in African populations reveals the most ancient of all human continent-specific haplogroups [J]. *Am J Hum Genet*, **57**: 133 - 149.
- Cheng MF. 2004. The Cliff Coffins in China [M]. Chongqing: Chongqing Press. [陈明芳. 2004. 中国悬棺葬. 重庆: 重庆出版社.]
- Dong YL, Yang ZL, Shi H, Gao L, Lu J, Cheng BW, Li KY, Zan RG, Xiao CJ. 2004. Principal component analysis of Y-chromosome haplotype distribution in 18 ethnic groups in Yunnan Province [J]. *Acta Gene Sin*, **31** (10): 1030 - 1036. [董永利, 杨智丽, 石宏, 高路, 鲁靖, 程宝文, 李开源, 管瑞光, 肖春杰. 2004. 云南 18 个民族 Y 染色体双等位基因单倍型频率的主成分分析. 遗传学报, **31** (10): 1030 - 1036.]
- Giles RE, Blanc H, Cann HM, Wallace DC. 1980. Maternal inheritance of human mitochondrial DNA [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **77**: 6715 - 6719.
- Hammer MF, Karafet TM, Redd AJ, Jarjanazi H, Santachiara-Benerecetti S, Soodyall H, Zegura SL. 2001. Hierarchical patterns of global human Y-chromosome diversity [J]. *Mol Biol Evol*, **18**: 1189 - 1203.
- Jiang BZ, Shi YL, Huang XC. 2001. Cliff Coffins on Long-Fu Hill and Daic Ethnic Culture [M]. Changchun: Jilin People's Press. [蒋炳钊, 石奕龙, 黄向春. 2001. 龙虎山崖葬与百越民族文化. 长春: 吉林人民出版社.]
- Jin L, Su B. 2000. Natives or immigrants: Modern human origin in East Asia [J]. *Nat Rev Genet*, **1**: 126 - 133.
- Jobling MA, Tyler-Smith C. 2003. The human Y chromosome: An evolutionary marker comes of age [J]. *Nat Rev Genet*, **4**: 598 - 612.
- Karafet T, Xu L, Du R, Wang W, Feng S, Wells RS, Redd AJ, Zegura SL, Hammer MF. 2001. Paternal population history of East Asia: Sources, patterns, and microevolutionary processes [J]. *Am J Hum Genet*, **69**: 615 - 628.
- Kaysner M, Roewer L, Hedman M, Henke L, Henke J, Brauer S, Kruger C, Krawczak M, Nagy M, Dobosz T, Szibor R, de Knijff P, Stoneking M, Sajantila A. 2000. Characteristics and frequency of germline mutations at microsatellite loci from the human Y chromosome, as revealed by direct observation in father/son pairs [J]. *Am J Hum Genet*, **66**: 1580 - 1588.
- Ke YH, Su B, Song XF, Lu DR, Chen LF, Li HY, Qi CJ, Marzuki S, Deka R, Underhill P, Xiao CJ, Shriver M, Lell J, Wallace D, Wells RS, Seielstad M, Oefner P, Zhu DL, Jin JZ, Huang W, Chakraborty R, Chen Z, Jin L. 2001a. African origin of modern humans in East Asia: A tale of 12, 000 Y chromosomes [J]. *Science*, **292**: 1151 - 1153.
- Ke YH, Su B, Xiao JH, Chen H, Huang W, Chen Z, Chu JY, Tan JZ, Jin L, Lu DR. 2001b. Y-chromosome haplotype distribution in Han Chinese populations and modern human origin in East Asians [J]. *Sci Chin C: Life Sci*, **44**: 225 - 232.
- Kivisild T, Tolk HV, Parik J, Wang Y, Papiha SS, Bandelt HJ, Villems

- R. 2002. The emerging limbs and twigs of the East Asian mtDNA tree [J]. *Mol Biol Evol*, **19**: 1737–1751.
- Kong QP, Yao YG, Liu M, Shen SP, Chen C, Zhu CL, Palanichamy MG, Zhang YP. 2003a. Mitochondrial DNA sequence polymorphisms of five ethnic populations from northern China [J]. *Hum Genet*, **113**: 391–405.
- Kong QP, Yao YG, Sun C, Bandelt HJ, Zhu CL, Zhang YP. 2003b. Phylogeny of East Asian mitochondrial DNA lineages inferred from complete sequences [J]. *Am J Hum Genet*, **73**: 671–676.
- Lell JT, Sukernik RI, Starikovskaya YB, Su B, Jin L, Schurr TG, Underhill PA, Wallace DC. 2002. The dual origin and Siberian affinities of native American Y chromosomes [J]. *Am J Hum Genet*, **70**: 192–206.
- Qian YP, Qian BZ, Su B, Yu JK, Ke YH, Chu ZT, Shi L, Lu DR, Chu JY, Jin L. 2000. Multiple origins of Tibetan Y chromosomes [J]. *Hum Genet*, **106**: 453–454.
- Qian YP, Chu ZT, Dai Q, Wei CD, Chu JY, Tajima A, Horai S. 2001. Mitochondrial DNA polymorphisms in Yunnan nationalities in China [J]. *J Hum Genet*, **46**: 211–220.
- Quintana-Murci L, Semino O, Bandelt HJ, Passarino G, McElreavey K, Santachiara-Benerecetti AS. 1999. Genetic evidence of an early exit of *Homo sapiens sapiens* from Africa through eastern Africa [J]. *Nat Genet*, **23**: 437–441.
- Redd AJ, Stoneking M. 1999. Peopling of Sahul: mtDNA variation in a-boriginal Australian and Papua New Guinean populations [J]. *Am J Hum Genet*, **65**: 808–828.
- Schneider S, Kueffer JM, Roessli D, Excoffier L. 1998. Arlequin: A Software for Population Genetic Analysis, Genetics and Biometry Laboratory [M]. Geneva: University of Geneva.
- Sichuan Institute of Ethnic Groups. 1981. Study on cliff coffins in China (special series) [Z]. [四川省民族研究所. 1981. 悬棺葬研究专辑.]
- Seielstad MT, Hebert JM, Lin AA, Underhill PA, Ibrahim M, Vollrath D, Cavalli-Sforza LL. 1994. Construction of human Y-chromosomal haplotypes using a new polymorphic A to G transition [J]. *Hum Mol Genet*, **3**: 2159–2161.
- Shi H, Dong YL, Wen B, Xiao CJ, Underhill PA, Shen PD, Chakraborty R, Jin L, Su B. 2005. Y-chromosome evidence of southern origin of the East Asian-specific haplogroup O3-M122 [J]. *Am J Hum Genet*, **77**: 408–419.
- Su B, Jin L, Underhill P, Martinson J, Saha N, McGarvey ST, Shriver MD, Chu JY, Oefner P, Chakraborty R, Deka R. 2000a. Polynesian origins: Insights from the Y chromosome [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **97**: 8225–8228.
- Su B, Xiao CJ, Deka R, Seielstad MT, Kangwanpong D, Xiao JH, Lu DR, Underhill P, Cavalli-Sforza L, Chakraborty R, Jin L. 2000b. Y chromosome haplotypes reveal prehistorical migrations to the Himalayas [J]. *Hum Genet*, **107**: 582–590.
- Su B, Xiao JH, Underhill P, Deka R, Zhang WL, Akey J, Huang W, Shen D, Lu DR, Luo JC, Chu JY, Tan JZ, Shen PD, Davis R, Cavalli-Sforza L, Chakraborty R, Xiong MM, Du RF, Oefner P, Chen Z, Jin L. 1999. Y-Chromosome evidence for a northward migration of modern humans into Eastern Asia during the last Ice Age [J]. *Am J Hum Genet*, **65**: 1718–1724.
- Underhill PA, Passarino G, Lin AA, Shen PD, Mirazon Lahr M, Foley RA, Oefner PJ, Cavalli-Sforza LL. 2001. The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations [J]. *Ann Hum Genet*, **65**: 43–62.
- Vigilant L, Stoneking M, Harpending H, Hawkes K, Wilson AC. 1991. African populations and the evolution of human mitochondrial DNA [J]. *Science*, **253**: 1503–1507.
- Wells RS, Yuldasheva N, Ruzibakiev R, Underhill PA, Evseeva I, Blue-Smith J, Jin L, Su B, Pitchappan R, Shanmugalakshmi S, Balakrishnan K, Read M, Pearson N, Zerjal T, Webster M, Zholoshvili I, Jamarashvili E, Gambarov S, Nikbin B, Dostiev A, Ogonazar Akhnazarov O, Zalloua P, Tsoy I, Kitaev M, Bodmer WF. 2001. The Eurasian heartland: A continental perspective on Y-chromosome diversity [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **98**: 10244–10249.
- Wen B, Li H, Gao S, Mao XY, Gao Y, Li F, Zhang F, He Y, Dong Y, Zhang Y, Huang W, Jin JZ, Xiao CJ, Lu DR, Chakraborty R, Su B, Deka R, Jin L. 2005. Genetic structure of Hmong-Mien speaking populations in East Asia as revealed by mtDNA lineages [J]. *Mol Biol Evol*, **22**: 725–734.
- Wen B, Li H, Lu DR, Song XF, Zhang F, He YG, Li F, Gao Y, Mao XY, Zhang L, Qian J, Tan JZ, Jin JZ, Huang W, Deka R, Su B, Chakraborty R, Jin L. 2004a. Genetic evidence supports demic diffusion of Han culture [J]. *Nature*, **431**: 302–305.
- Wen B, Xie XH, Gao S, Li H, Shi H, Song XF, Qian TZ, Xiao CJ, Jin JH, Su B, Lu DR, Chakraborty R, Jin L. 2004b. Analyses of genetic structure of Tibeto-Burman populations reveals sex-biased admixture in southern Tibeto-Burmans [J]. *Am J Hum Genet*, **74**: 856–865.
- Y-Chromosome-Consortium. 2002. A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups [J]. *Genome Res*, **12**: 339–348.
- Yao YG, Kong QP, Bandelt HJ, Kivisild T, Zhang YP. 2002a. Phylogeographic differentiation of mitochondrial DNA in Han Chinese [J]. *Am J Hum Genet*, **70**: 635–651.
- Yao YG, Nie L, Harpending H, Fu YX, Yuan ZG, Zhang YP. 2002b. Genetic relationship of Chinese ethnic populations revealed by mtDNA sequence diversity [J]. *Am J Phys Anthropol*, **118**: 63–76.
- 葛维汉 (陈宗译). 1980. 有关傣人的历史文献——留存于四川的最后一批傣族 [A]. 中国悬棺葬学术讨论会, 四川 [C].