

現代人走出非洲 究竟有多少年？

/李輝 柳揚帆

現代人又稱晚期智人、新人，是指解剖結構上的現代人，包括從數萬年前至現在這段時間內生活在地球上的人科動物。由於我們自己也被包括在其中，所以現代人的起源問題一直備受關注。長期以來，存在著兩種學說——多地起源說和非洲起源說。多地起源說是指，世界各地的現代人由其各自的祖先分別發展而來；非洲起源說意思是，現存世界各地的現代人的共同祖先來自非洲，在一定的時候從非洲遷移到世界各地。牛津大學的史賓塞·威爾斯（Spencer Wells）博士就是贊成非洲起源說的學者之一。去年 12 月 15 日，在國家地理頻道播出了他拍攝的《人·基因碼之旅》，在片中他提供了一系列出人意料的現代人遷徙年代資料。根據他的資料，現代人走出非洲不早於 5 萬年，進入中國不早於 1 萬年，這一看法與人類遺傳學界的普遍觀點差距較大。大多數遺傳學家接受的資料是走出非洲大約在 10 萬年前，進入中國不晚於 4 萬年。那麼，遺傳學是怎麼估算年代的呢？威爾斯博士可能是怎麼得出他的資料的呢？現代人走出非洲究竟有多少年呢？讓我們從頭分析。

壹、史賓塞·威爾斯估計的現代人進化年代

威爾斯的描述所根據的主要就是他在《美國科學院院報（PNAS）》上發表的論文《歐亞之心臟：縱觀大陸上的Y染色體多態性》（The Eurasian Heartland: A continental perspective on Y-chromosome diversity）。在這篇論文中，他自述考察了 49 個亞歐群體，共計 1,935 人，分析了Y染色體擬常染色體非重組區段（non-recombining portion of the Y chromosome, NRY）的單核苷酸多態性（Y-single nucleotide polymorphisms, YSNPs），得到了 23 種 SNP 單倍型在這些群體中的分佈情況。（如圖 1 所示）

然後通過微衛星序列多樣性分析估算這些單倍型的產生年代，從而分別得出現代人遷入這些群體所在地區的年代。估算年代時，他使用了公式 $t = -N_e \ln(1 - V/N_e \mu)$ 。其中， t 是估算得出的年代， N_e 是有效群體大小， V 是該群體中重複人數的變化率， μ 是突變率。

最後，這篇文章得出的主要結論是：現代人走出非洲首先來到中亞，然後

從中亞擴散到世界各地。以M45、M173、M17、M3等單倍型的微衛星序列多樣性為計算依據，估算出現代人遷入中亞、歐洲、美洲的時間分別為4萬到5萬年前、3萬年前和1萬多年前^[1]。這一結論在國家地理頻道中，集中表示為這樣的一張人類遷徙的年代地圖。(如圖2所示)

顯而易見，史賓塞·威爾斯在通過國家地理頻道向公眾公佈這一結論時，至少在兩個方面沒有說清楚。首先，他的工作實際上主要集中在對中亞和西亞地區的Y染色體多態性研究，涉及的其他地區的群體很少，東南亞等重要地區的群體幾乎沒有。在分析時他引用了少量的柬埔寨和中國的資料，但沒有代表性。其次，在文中他並沒有給出圖2中那麼多估算數值，其中一部分數值顯然是後來加入的，其來源依據我們不清楚，而且有的數值在文中和圖中有出入。這些暫且不論，關鍵問題在於威氏得出的遷入年代比人類學家通常認為的遷入年代要晚很多。

貳、現代人化石年代和威氏年代的矛盾

世界各地都或多或少地發現了一些現代人化石和現代人文化遺址。通過對這些化石的解剖結構和這些文明中的文物遺跡進行分析，我們可以判定他們確實是現代人。在考古工作中，我們通常可以用氨基酸消旋法、熱釋光法、電子迴旋共振法、同位素半衰期法等方法判斷這些化石和遺址的大概年代。

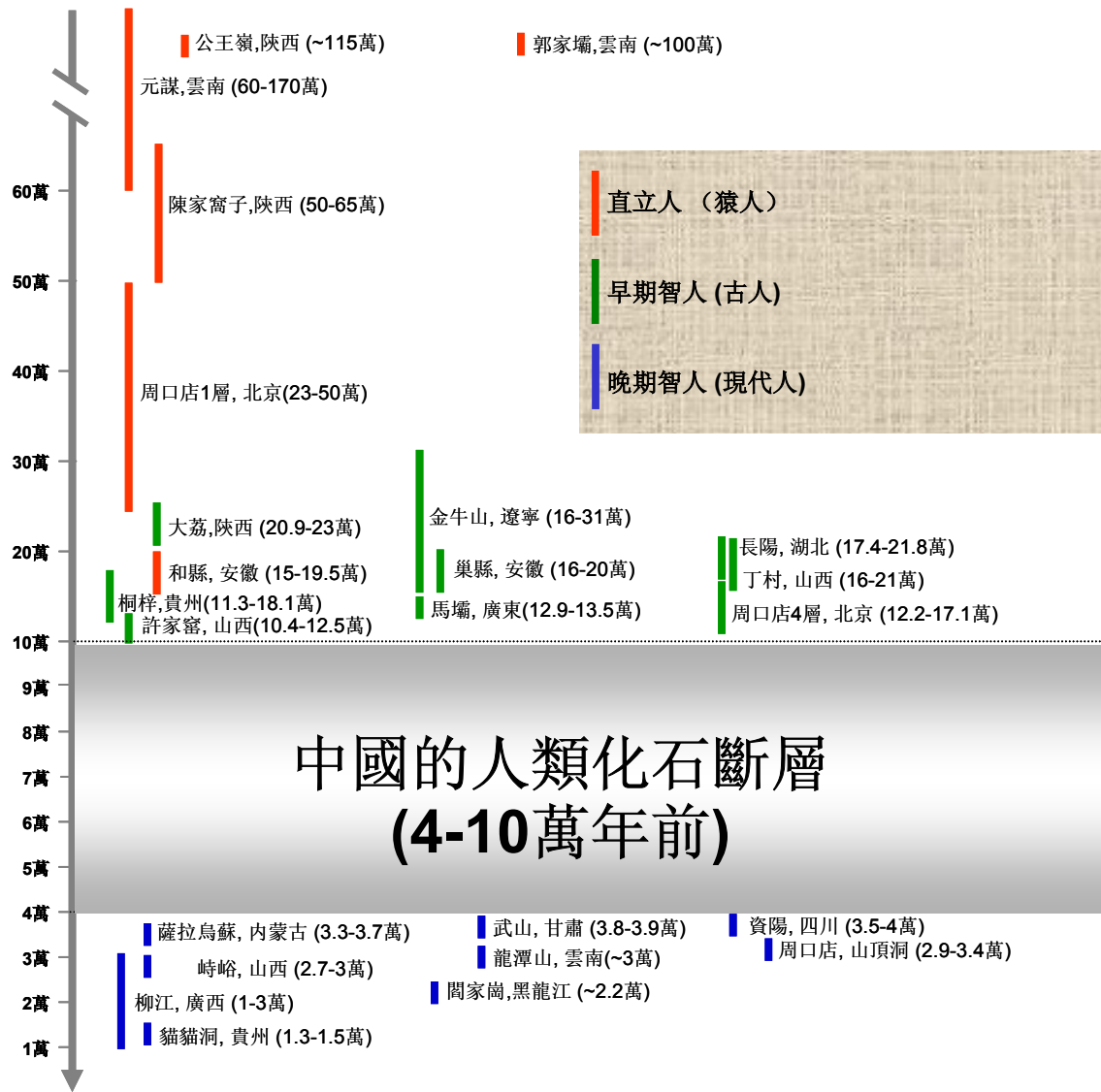
從表一列出的一些比較可靠的考古遺址年代可以看出，史賓塞·威爾斯博士給出的現代人走出非洲遷移至世界各地的年代與考古學方法推算的這些化石和遺址的年代有較大差距。

中國最著名的早期智人是北京周口店的山頂洞人。山頂洞遺址發現的人類化石中最完整的一個是年齡可能超過60歲的男性老人的頭骨，發現時其上下牙齒還保存完好。另2個頭骨屬年齡較輕一些的女性頭骨。這些化石的形態特徵與中國其它晚期智人的化石一致。據碳素測定，山頂洞人生活的年代距今2-4萬年。遠大於威爾斯的1萬年。

從圖三中也可以看到，中國境內發現的其它晚期智人化石也明顯遠早於1萬年。

■表一 世界各地的化石遺址考古學年代和史賓塞·威爾斯推測的人類走出非洲的年代

地區	化石遺址	化石年代	威氏年代
西亞	卡夫紮	9.2 萬年 ^[2]	4.5 萬年
東亞	柳江人	3 萬年	1 萬年
澳大利亞	蒙戈湖	6 萬年 ^[3]	小於5 萬年
美洲	尤哈	2.2 萬年 ^[4]	小於1 萬年
歐洲	克羅馬農	4 萬年 ^[2]	小於1 萬年



圖三 中國境內的古人類化石遺址及其年代

資料來源：參考文獻14。

化石和遺址的存在，說明現代人已經生活在這些地區。按照非洲起源說，當然是現代人先走出非洲來到這些地區，才會有現代人的化石遺址出現。所以現代人走出非洲的時間，應該不晚於這些化石和遺址的所屬的年代。

由於這些化石遺址所屬年代的測定，是分別由世界各地的科學家在各

自的工作中以多種方法完成的，即使有一兩次工作失誤或者某個方法估算不準確，也不會有全面錯誤的情況發生。而史賓塞·威爾斯博士給出的年代，主要是在一次工作中取得的，外加一些不太全面的引用，有可能有整體的失誤。由於世界各地的化石遺址測定時間普遍早於威氏年代，我們有理由懷疑是史賓塞·威爾斯博士在推

算年代過程中引入了錯誤，讓我們來看看他的計算方法。

叁、分子鐘的基本原理

史賓塞·威爾斯博士使用微衛星序列多樣性分析法來估算各地區特徵單倍型的產生年代，實際上是用了分子鐘的方法。自本世紀中葉以來，隨著分子生物學的不斷發展，進化論的研究也進入了分子水平。隨著不同生物來源的大量蛋白質序列的確定，Zucherkandl等發現：某一蛋白在不同物種間的取代數與所研究物種間的分歧時間接近正線性關係，進而將分子水平的這種恆速變異稱為“分子鐘”。後來發現，這種正線性關係似乎也存在於不同物種的核苷酸分子與物種分歧時間之間，也就是說，核苷酸序列也滿足“分子鐘”的概念。所以，分子中的實質意義拓展為“分子進化速率在不同種系中恆定”。根據這一原理，人們建立了一套依賴於核酸、蛋白質序列資訊的理論方法。分子中的通常運用方式是：從兩個物種中提取同一個基因，計算DNA上的差異程度，然後除以DNA的變異速度，於是就得到了兩個物種的分歧時間。

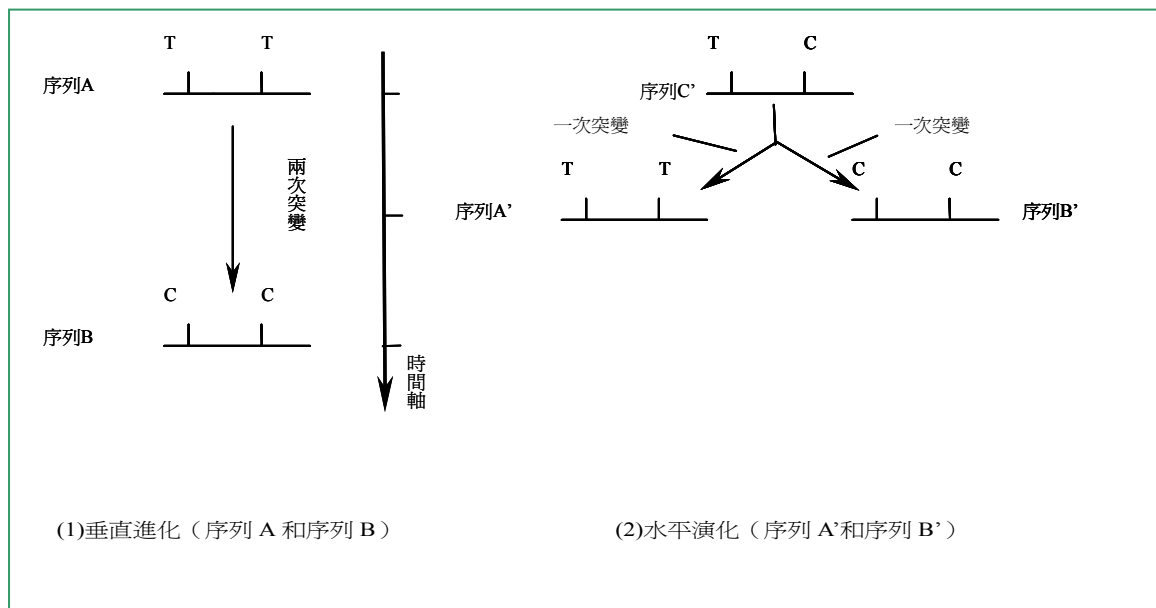
2001年加利福尼亞大學歐文分校的遺傳學家 Francisco Rodriguez-Trelles 和他的同事們從基因銀行(GenBank)資料庫中下載了從松樹到人類等 78 個物種都具有的 3 個眾所周知的基因序列，並用這些資料繪製了一棵進化樹。出於校準的目的，這棵樹包含某些已經

由古生物學家確定出年代的關鍵性分支。但是當科學家開始計算每根“樹枝”上的變異數量時，他們發現了變異速度上的巨大差異，甚至在親緣關係很近的物種之間也是如此^[5]。另外，由分子鐘計算出的分岔點年代和古生物學家根據（公認是不足的）化石記錄所計算出的有相當大的出入。近年來，隨著序列資料的大量增加，對序列差異和進化關係的爭論也越來越激烈。不少的研究結果並不支持分子鐘的假設。

“分子鐘”不準確的原因可能主要有以下幾點：1). 如果突變是中性的，完全不受選擇，我們看到的表面序列差可能包含了回復突變、單步突變、多步突變等一些列變化，即使每次突變間隔的時間不同，差異產生過程中突變步驟的不明確，也是我們對時間的推測受到局限。2). 分子序列間的差異有的是垂直進化的產物，有的是水平演化的產物。假設單個核苷酸或氨基酸產生差異所需的時間相同，相同時間差內水平演化產生的序列差較垂直進化產生的序列差更大。（見圖 3）3). 實際上，在同一基因座位上突變是經常發生的，但又一貫地被採樣誤差或自然選擇所消除，直到分子背景發生了足夠的變化以利於分子改變。換句話說，序列差異是由自然選擇而不是突變速度控制，而自然選擇是反復無常的，所以序列差異產生的速度當然不是恆定的。4). 各基因的變異速度不同；相同的分子在不同物種間的變異速度可相差 10 倍；變化的速度在某些種系序列中偶然會急劇下

降，例如人和猩猩之間的分子距離小於果蠅屬中某些物種之間的距離。5). 因為基於某一種分子序列所重構出的進化樹，只能反映這種序列的系統發育關係，並不一定能代表物種之間真正的進化關係，即可能存在著基因樹與物種樹之間的差異。研究者們總結說，分子鐘總的看來比人們預想的

“反復無常”得多，對於保證精確的進化時間幾乎毫無用處。綜上所述，我們對使用“分子鐘”測得的進化年代應該持有一定的保留態度，威氏年代只能為其他資料作參考用，在發生較大矛盾時，其準確性應該再行商榷。



■ 圖四 垂直進化和水平演化中序列差異產生的過程和時間

肆、短序列重複多態性計算遺傳時間的優略

Y 染色體擬常染色體非重組區段 (NRY)，是人類基因組中最大的非重組區段。NRY 遺傳多態標記，分為微衛星標記和單核苷酸多態標記兩種。目前運用最廣泛的是 NRY 單核苷酸多態標記 (簡稱 YSNPs)，而微衛星標記一般常用於估計某 YSNPs 發生的大致年代。估計年代時，假設由 single-step 突變模型產生單倍體群體，而且具有恒定的群體

大小 (Heyer 等，1997；Bianchi 等，1998)，就可由公式 $t = -N_e \ln(1 - V/N_e \mu)$ 推算出某特定 YSNPs 發生的大致時間^[7]。而且，此公式同樣也適用於經歷了迅速群體擴張之後的強烈的瓶頸效應的群體。

使用這個公式來計算年代，關鍵是要準確估計有效群體的大小 N_e ，並且研究足夠多的群體以保證觀察到最大的 V 值。有效群體的大小近似等於每一代參與繁殖的個體造成群體的基因多樣性程度，通常遠小於物種的個體總數。而 Y

染色體又只有常染色體的四分之一群體大小。目前遺傳學界公認的現代人有效群體大小是全世界為 5000~10000，其中東亞地區為 2000。威氏用了較大的數值。在群體的分化過程中，有效群體大小並不是算術地分割的，也就是說群體之間可能共有部分有效群體量， $1+1<2$ 。我們分析某些群體的時候，常常會發現人口很大的群體的 N_e 很小，而人口很小的群體 N_e 很大。這與他們的婚俗會有很大干系。比如，中國雲南寧蒗縣的著名母系社會群體——摩梭人，他們的 Y 染色體有效群體大小就非常小，因為其中包含的多樣性很豐富，與周邊各個民族有很大程度的交疊。而準確計算有效群體大小需要大量的遺傳學工作，一般很難在大量的群體中大規模地進行，一般只是用估計值。而估計有效群體大小則需要對群體的歷史文化有很深的了解。有效

群體的估計不准會很大程度地影響年代的估算。

我們以苗瑤群體的研究作為計算實例。M7 主要分佈在苗瑤民族(古代的荆蠻民族)中，我們分析了苗瑤各群體和周邊有關群體中的所有 M7 個體地 STR，估算 M7 發生的年代，即苗瑤民族的大致發生年代。突變率為 0.18%，20 年為一代。從表 2 地計算結果可見，雖然不同位點的計算結果略有差異，但不同群體大小的設定得出的年代差異更大。苗瑤群體的實際群體大小我們估算可能是 600 左右，年代為 14000 左右。這說明 M7 發生於苗瑤特化出來之前，所以在南亞語系的北部群體中也存在，而幾乎所有的苗瑤群體都有。可能是在 12000 年前冰川融化的時候，苗瑤民族的祖先就帶著這個突變跨過分水嶺，從雲貴高原進入長江流域到達三峽地區。

■表二 三個 STR 位點以不同的有效群體大小對 M7 發生年代的估算

Ne	Dys19	Dys389-1	Dys390	平均
2000	9443.9	9168.4	11856.5	10141.8
1000	10548.5	10202.1	13714.1	11439.0
750	11517.7	11099.6	15520.1	12609.3
500	14577.6	13864.1	23259.4	16569.7

在這個例子中，我們對所有的苗瑤群體及受苗瑤影響的群體中的 M7 個體都進行了分析，可以說觀察到的 V 值基本與實際值相等了。而威氏的分析對東南亞和東亞的分析顯然不夠，可能觀察到的變異量過小，也是算出太小的年代

的一個因素。

伍、妥協的觀點不能成立

我們必須承認，“分子鍾”和短序列重複多態性這兩種方法，仍有其可取之處，在人類考古學研究中，目前仍在

使用，其得出的年代仍有一定的參考價值。但並不能因為如此，就強行接受其計算結果，也不能盲目的尋找其與化石遺址年代的妥協點。最常見的一個妥協觀點就是，化石遺址年代和威氏年代都是正確的，只不過化石遺址是現代人走出非洲之前當地早期智人留下的。但這一觀點明顯是站不住腳的。

在解剖學上，現代人（晚期智人）和早期智人是有各自明顯特徵的，這使兩者的化石能夠很明確的區別開來。另外各地早期智人的形態差異都很大，古人類學研究者可以很輕而易舉地辨認各地的早期智人化石。而晚期智人的內部差異就小得多，有些標本連專家都很難分辨是屬於蒙古人種還是屬於高加索人



尼安德特人

卡夫紮人

金牛山人

山頂洞人

■圖五 早期智人化石和晚期智人化石解剖學比較（尼安德特人為歐洲早期智人，卡夫紮人為西亞晚期智人，金牛山人為東亞早期智人，山頂洞人為東亞晚期智人）

資料來源：作者整理

種。在表一中列舉的化石遺址，都是現代人化石，而非早期智人（見圖 5）。也就是說，這些化石不可能是在現代人之前的當地早期智人留下的。

也有人會問：有沒有可能在現代人來到世界各地之前，在當地的早期智人就進化成了一種與現代人類似的晚期智人，他們留下了這些化石遺址之後才被非洲遷入的現代人所取代？答案也是否定的。首先，早期智人和晚期智人只是在我們認識人類進化過程中使用的兩個名詞，現在我們（非洲起源說的支持者）知道，除了在非洲，其他地區的晚期智人並不是由早期智人進化而來的，而是外部遷入的。其次，即使當地的早期智人在被取代前又進一步的進化（目前為止還沒發現這類化石），按照進化的發散趨異性，其後代與現代人解剖結構類似的可能性也是微乎其微的。

所以，這其中的矛盾是不容忽視或掩蓋的，一定有一方觀點存在著一定的錯誤。由上文的分析，我們認為史賓塞·威爾斯博士給出的年代有偏差的可能性較大。

陸、現代人走出非洲究竟有多少年？

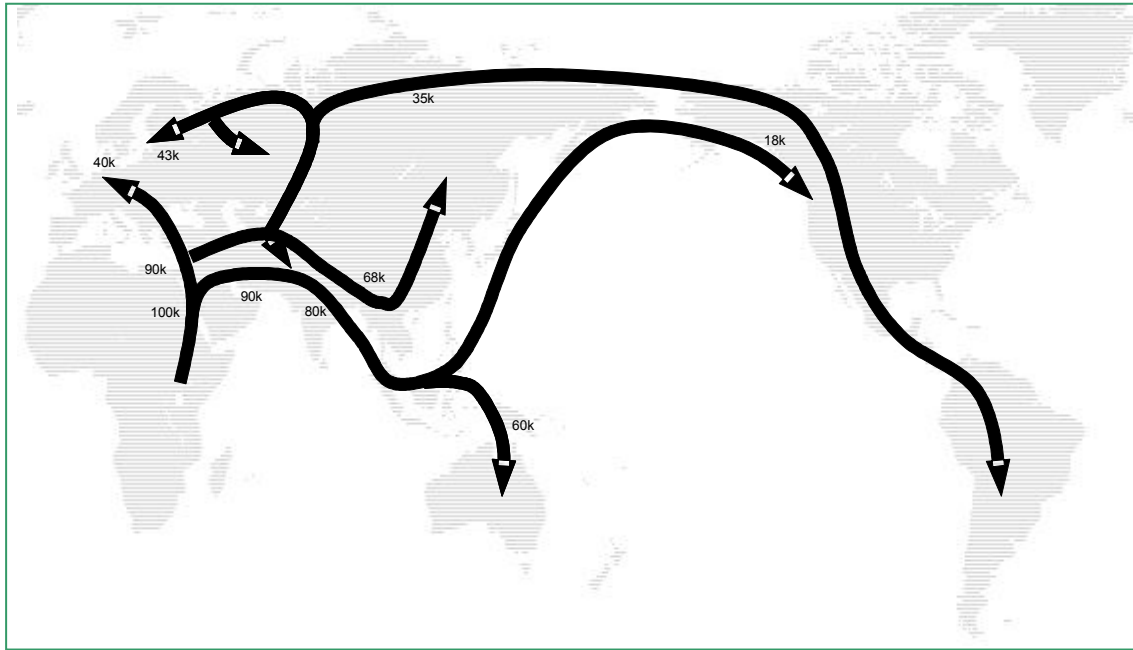
關於人類進化的歷史，長期以來存在著兩大類證據：一類證據是解剖學上的變化，另一類是人腦和手產生的技術的變化和其他表現形式。這些傳統的兩方面的證據是幾十年來人類學學術研究所取得的成就。近來又結合了第三類證據，即分子遺傳學的證據。原則上遺傳

證據裏隱藏有我們進化歷史的各個重要的事件。如果提供的證據是正確的，那麼這三類證據應當闡明同樣的人類進化歷史的故事。它們應當顯示在長時間內的同樣類型的變化。

當然，在學術研究和探討過程中，由於各自觀察的角度、方法的不同，得出的結論經常會有一些偏差。這些偏差，有的是誤差，可以在一定範圍內被忽略；有的則是錯誤，需要對眾多的結論進行鑒別取捨。在現代人走出非洲的年代問題上，本文綜合了解剖學、化石遺址、遺傳學三方面的證據，剔除其中矛盾的部分，認為人類學界最普遍接受的認識是基本正確的，即：走出非洲 10 萬年左右，而來到中國的時間不晚於 4 萬年。

現代人走出非洲以後大體的遷移路線和年代總結如下：現代人於 10 萬年前左右走出非洲，9 萬年前來到西亞近東地區。然後分別向東西兩個方向遷移。向東的一支於 8 萬年前先來到南亞、東南亞遠東地區。然後一部分遷入以中國為主的東亞地區，這發生在大約 6.8 萬年前；一部分向南在 6 萬年前遷入澳大利亞，在 3 萬年前佔據了整個澳大利亞。向西的一支，大約 4.3 萬年前來到東歐，4 萬年前來到西歐。冰河期完全過去以後，向東的一支進一步向北探索，於大約 3.5 萬年前來到了西伯利亞。1.8 萬年前，他們終於通過了白令海峽的大陸橋，來到了美洲新大陸。我們將這一結論概括為圖六。

（作者為復旦大學現代人類學研究中心教授、研究生）



■圖六 綜合化石遺址考古方法、解剖學方法和遺傳學方法得出的現代人遷移歷史圖

參考文獻:

1. R. Spencer Wells, et al. The Eurasian Heartland: A Continental Perspective on Y-Chromosome Diversity. PNAS, 2001, 98(18):10244-10249.
2. 理查·利基. 人類的起源[M]. 吳汝康, 等譯. 上海科學技術出版社, 1997. 10.
3. 陳華. 體質人類學[M]. 中山大學人類學系主頁. 2001, 11.
4. 世界科技全景百卷書(61)動物的進化. 中國建材工業出版社.
5. Francisco Rodriguez-Trelles, Rosa Tarrío, and Francisco J. Ayala. Erratic Overdispersion of Three Molecular Clocks: GPHD, SOD and XDH. PNAS, 2001, 98(20):11405-11410.
6. 張尙宏. 生物進化的新探索[M]. 湖南教育出版社, 1997.
7. Su B, Xiao J H, Underhill P, et al. Y-Chromosome evidence for a northward migration of modern humans into Eastern Asia during the last Ice Age[J]. Am J Hum Genet, 1999, 65(6):1718-1724.
8. Linda Straubach, Sally Sakelaris. DNA and Early Human History. Neanderthals and Early Humans: But Did They Mate? The University of Connecticut. Presented at the Evolution Symposium, NABT Convention, Montréal, 7 November 2001.
9. Burenhult, Goran, 1993ed. "Modern People in Africa and Europe" In: Burenhult, Goran(ed.), The First Humans: Human Origins and History to 10,000 B.C. New York: Harper-Collins Publishers.(pp. 77-81,84-85,88-93,95)
10. A.C. Wilson and R.L. Cann, 1992. The Resent African Genesis of Humans. Scientific American Vol.266(No4, April):pp.68-73. 10.A.C.
11. Eddy, Frank W. 1991. Archaeology: A Cultural-Evolutionary Approach, Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.[1018]bookstore
12. Fagan, Brian M., 1987. The Great Journey: The peopling of Ancient America, Thames and Hunson NY[1299]Lass 380 text
13. Fagan, Brian M., 1992. People of the Earth: An Introduction to World Prehistory.(7th Edition) Harper-Collins, NY
14. Milford H. Wolpoff, John Hawks, Rachel Caspari, "Multiregional, not Multiple Origins", American Journal of Physical Anthropology 112, no.1(2000):129-36