





蕾切尔·卡斯帕里是中密歇根大学人类学教授，她的研究领域集中在尼安德特人、现代人起源，以及长寿的进化。

祖父母加速人类进化

如今的人通常长寿，足以拥有成为祖父母的机会，但历史上的情况并非总是如此。直到3万年前，祖父母才在早期现代欧洲人家庭中普遍出现。老年人数量的激增成为同时期欧洲新的工具类型和艺术形态革新的驱动力，这或许是我们这支人类成功的奥秘。

撰文 蕾切尔·卡斯帕里 (Rachel Caspari)
翻译 陆艳 李辉

长寿的进化

如今的人们通常长寿，因而足以拥有成为祖父母的机会，但进化史上的情况并非总是如此。

近期对牙齿化石的研究显示，诸如南方古猿和尼安德特人在内的古人类很少能够活到成为祖父母的年龄。

直到3万年前，在早期现代欧洲人中祖父母才首次普遍出现。老年人数量的激增，成为同时期

欧洲新的工具类型和艺术形态革新的驱动力，这或许能够解释为何现代人比包括尼安德特人在内的古人类更具优势。

1963年夏，我6岁的时候，我们全家从费城出发，前往洛杉矶看望母亲亲属。我和外祖母非常熟悉，因为她曾帮助母亲照顾我以及比我小18个月的双胞胎弟弟们。在与我们一起生活前，外祖母一直和她的母亲住在一起。这个夏天，我第一次见到外祖母的母亲。我来自一个长寿的家庭，外祖母出生于1895年，而她的母亲生于1860年，两人最终都活过了100岁。我和两位老人相处了几周时间，从她们讲述的故事中，我知道了自己的根在哪里，在这个跨越四代人的社会网络中，我又处于什么位置。沿着她们的回忆，我似乎来到了美国内战刚刚结束，重建刚刚开始的那个时期，深切体会到我的祖辈当年所经历过的那些艰辛，以及他们对心中信念的坚持。

这并不是我独有的故事。在人类社会里，老人发挥着重要的作用。他们言传身教，传输智慧，为孩子的家庭以及更大的家族群体提供经济和社会支持。在现代社会，人们的寿命通常较长，最后大多会成为祖父、祖母。但在人类历史上，祖父祖母这个角色，并不是一直都有。那么，祖父祖母是从何时开始变得普遍，他们对人类进化又有哪些影响？

我和同事的研究表明，直到人类史前史相对较近的时期，祖父母级的老年人才开始变得普遍。而且，随着这一变化的出现，人类文化同时发生变迁，明显朝着现代行为的方向发展，比如相互间的交流依赖于文字符号，而符号化的交流，正是艺术和语言的基础。这些发现表明，寿命变长对人口数量、社交和早期现代人的遗传都有深远影响，甚至可以解释，现代人为何能在与尼安德特人等古人类种的竞争中胜出。

牙齿上的年龄证据

要想弄清祖父母从何时开始成为人类社会中的一个固定群体，我们首先要知道，在以往人群中，各个年龄层的人口比例——即儿童、育龄人口和年轻成年人的父母各占总人口的百分比。再现古人类的人口情况非常棘手。一方面，整个古人类群体的情况不可能有化石记录，古生物学家更倾向于研究化石个体。另一方面，早期人类的成熟速率与现代人不同，甚至在现代人内部成熟速率都不同。但在一些古人类遗址中，科学家从同一地层中发掘出了大量的人类化石，他们可以准确地估算出这些

古人类的死亡年龄——这对了解史前人类群体的人口构成至关重要。

在克罗地亚首都萨格勒布西北方大约40千米的克拉皮纳镇，有一处岩棚遗址。约一个世纪前，克罗地亚古生物学家德拉古丁·乔伊安诺维奇-克拉姆博格（Dragutin Gorjanovic-Kramberger）发掘出了大约70个尼安德特人的遗骸碎片，其中大多数都位于同一个地层，大概距今13万年。许多化石彼此距离很近，而且很容易看出，这个土层是迅速累积起来的。另外，许多遗骸共有的独特遗传特征也暗示，克拉皮纳遗址的这些化石很可能来自同一个尼安德特人群体。与大多数化石一样，克拉皮纳遗址中保存最好的是牙齿化石，因为牙齿中矿物质含量较高，不容易降解。幸运的是，通过分析表面的磨损程度，以及内部结构与年龄相关的变化，牙齿化石恰好是鉴定死亡年龄的最佳材料。

1979年，在我开始研究祖父母的进化之前，美国中密歇根大学的米尔福德·H·沃尔波夫（Milford H. Wolpoff）就发表了一篇文章，利用牙齿化石，研究了克拉皮纳遗址中尼安德特人的死亡时间。由于人类的臼齿是按一定顺序萌出的，米尔福德参照观察记录中，现代人最早萌发牙齿的时间，估算出了尼安德特人的第一、第二和第三臼齿的萌出时间分别为6岁、12岁和15岁左右。在人的一生中，由于咀嚼产生的磨损会以一个稳定的速率积累，所以当第二臼齿刚刚萌出时，第一臼齿已经历6年的磨损，当第三臼齿刚刚萌出时，第二臼齿则已经历了3年的磨损。

通过反推，我们可以推断：一颗历经15年磨损的第一臼齿应属于一个21岁的尼安德特人，有15年磨损的第二臼齿属于27岁的尼安德特人个体，而历经15年磨损的第三臼齿属于30岁的尼安德特人（这些估算值与实际情况有一年误差）。通过牙齿的磨损程度来鉴定死亡年龄的方法，是根据牙齿研究者A·E·W·迈尔斯（A.E.W. Miles）在1963年发明的技术改造而来的，这种方法最适合用于研究大量的青少年牙齿样本，而克拉皮纳正符合这一条件。对于老年人而言，由于牙冠磨损严重，甚至完全腐蚀，用这个方法研究老年人的牙齿则会产生较大误差。

沃尔波夫的研究表明，克拉皮纳遗址中的尼安德特人死亡时都很年轻。研究了几年的寿命演化后，我在2005年决定用

数据对比

年龄的变化

对 300 万年前的牙齿化石的研究显示，在人类进化历程很晚的时期，祖父母才普遍存在。本文作者计算了 4 组古人类里年老（达到祖父母年龄的）个体数和年轻个体数的比例，这 4 组分别为南方古猿、人属的早期成员、尼安德特人和早期欧洲现代人。作者发现，老年个体和年轻个体的比值在整个人类进化的过程中都是缓慢增加的，直到大约 3 万年前，才出现了一次飞跃。

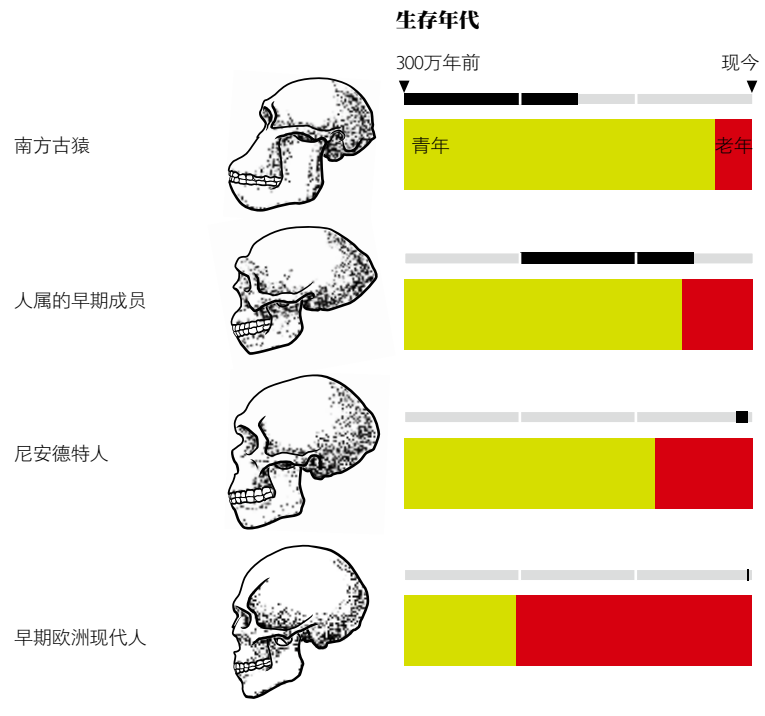
一种新方法重新观测一下这些样本。我想确认的是，我们有没有因为磨损分析的一些固有局限性，让一些老年尼安德特人的样本从我们眼皮底下溜掉了。我与克罗地亚国家博物馆的雅科夫·拉多维奇（Jakov Radovic），美国中密歇根大学的史蒂文·A·戈德斯坦（Steven A. Goldstein）、杰弗里·A·梅干克（Jeffrey A. Meganck）和丹纳·L·比冈（Dana L. Begun），以及中央密歇根大学的一些学生一起，开发了一种新的非破坏性方法——高分辨率三维微电脑 X 射线断层扫描技术（简称“微 CT”），用于重新估算克拉皮纳遗址中尼安德特人的死亡年龄。我们特别观察了牙齿中一种名为次生牙质（secondary dentin）的组织，这种物质的含量会随着年龄的增加而增多，当牙冠磨损太厉害时，次生牙质的含量有助于判断一个人的年龄到底有多大。

在德国马普进化人类学研究所提供的扫描帮助下，我们的初步发现证实了沃尔波夫的结果，磨损分析法也经受了考验：克拉皮纳遗址中，尼安德特人的死亡率非常高，没有一个人活过 30 岁（这并不是说所有尼安德特人都未活过 30 岁，在其他遗址的一些尼安德特人化石中，有少数活到了 40 岁）。

根据今天的标准，克拉皮纳遗址的情况让人难以想象。毕竟对大多数人来说，30 岁正值壮年。较近时期以狩猎为生的古人类的寿命都超过了 30 岁。然而，克拉皮纳遗址的尼安德特人的这种情况，在早期人类中并不罕见。在其他出土大量人类化石的遗址中，有些化石的情况与上述尼安德特人类似，比如西班牙阿塔坡卡地区胡瑟裂谷遗址，那里出土的人类化石距今大约 60 万年。在这个遗址，青壮年的死亡率很高，没有一个人活过 35 岁，甚至活到这个岁数的人都屈指可数。也许，灾难事件或遗骸在石化时所处的条件，不利于这些遗址中老年人遗骸的保存。但对化石记录进行广泛调查之后，我和同事认为，在古人类中，早逝是个普遍现象而不是个案，因为我们调查过的化石不仅来自化石出土量异常多的遗址，还有出土量很少的遗址。借用英国哲学家托马斯·霍布斯（Thomas Hobbes）的话来说，史前生活是险恶、荒蛮而短暂的。

祖父母的出现

微 CT 是一种很有潜力的技术，通过它，我们可以细致而深入地研究古人类化石，确定老年人的年龄。但在几年前，这种技术还没有出现。当我和美国加利福尼亚大学河滨分校的李



相熙（Sang-Hee Lee）准备放眼人类进化史，寻找人类寿命的演化证据时，我们采用了当时可以找到的最好办法：牙齿磨损分析。

但我们面临严峻挑战。大多数人类化石并不是出土于克拉皮纳这样的遗址（保存有数量庞大的人类化石，并且这些化石都来自同一人类群体）。由于样本较少，统计结果不太可靠，因此一个遗址出土的化石样本越少，越难准确估算人类个体的平均死亡时间。

不过，我们可以另辟蹊径，通过另一种途径来回答祖父母是从何时开始普遍存的。我们不打算研究早期人类活了多久，而是从另一个问题着手：这些个体中老年人有多少人。也就是说，我们不再关注绝对年龄，而是计算相对年龄，搞清楚能活到“祖父母级”的成年人占多少比例。我们的目标是评估老年人和年轻人比例的变化，即 OY 值（ratio of older to younger adults）。在灵长类动物中，包括很晚才出现的现代人，第三臼齿一般是在成年并具备生殖能力时才萌出的。根据尼安德特人，以及同时期以狩猎为生的古人类的相关数据，我们估算出，在这些古

文化变革的时代

大约 3 万年前，欧洲的成人存活率大幅增加，这可能与文化的巨变有关，旧石器时代中期相对简单的工具被旧石器时代晚期成熟的武器和艺术所取代。两个文化时期的典型器物如图。



人类中，大约在 15 岁时就拥有了第三臼齿，有了第一个孩子。经过慎重考虑，我们打算以 30 岁作为古人类初次成为祖父母的年龄。和当今的情形一样，有些妇女可能在 15 岁的时候生下第一个孩子，她们的孩子也在同样的年龄生育了下一代，让原来的母亲升级为祖母。

在我们看来，任何 30 岁以上的古人类化石个体都可视为老年人，或者说可以成为祖父母。OY 值的优点在于，不管成年时间发生在 10 岁、15 岁还是 20 岁，年长或年幼个体的数目都不会受到影响，因为老年阶段的开始时间会随着成年时间的变化而发生相应的变化。而且，由于我们只将化石分为年轻和年老这两大类别，因而我们可以分析各种各样的小规模化石群，无须考虑绝对年龄的不确定所带来的影响。

我们计算了 4 批规模较大的化石样本的 OY 值，这些样本来自 768 个古人类，时间跨度约有 300 万年。第一批化石是晚期的南方古猿 (australopithecines)，他们都是“露西”的近亲（参见《环球科学》2007 年第 1 期《330 万年地球最古老的小孩》），距今 150 万~300 万年前居住在东非和南非。另一批属于人属的早期成员，在距今 50 万~200 万年前遍布世界。第三批是距今 3 万~13 万年前的欧洲尼安德特人 (Neandertals)。最后一批是旧石器时代晚期初期阶段的现代人，大约生活在距今 2 万~3 万年前，给我们留下了精致的文化遗存。

尽管寿命随着时间流逝而延长是预料之中的事，但最终结果还是让我们大感惊讶。在所有样本中，我们都发现了一个较微弱的趋势：人类寿命会随时间流逝而延长，但是旧石器

时代晚期的现代人与更早一些的古人类相比，OY 值的变化非常大，上升了 5 倍之多。也就是说，尼安德特人中，每出现 10 个死亡年龄在 15~30 岁之间的年轻个体，仅会出现 4 个大于 30 岁的老年个体。相比之下，每 10 个同样情况的旧石器时代晚期的年轻个体，则对应着 20 个老年个体——可能成为祖父母的人。我们有时担心，这个结果的出现，会不会是因为在旧石器时代晚期的遗址中，被埋葬的大多是老年人的缘故？为了消除这个疑问，我们又分析了一些样本。我们这次选取的样本中，只有未被埋葬的旧石器时代晚期的古人类化石。但我们还是得到了相似的结果。结论很明确：在进化史上，成年人的寿命在很晚的时候才有了大幅提升。

寿命因何延长？

现在，我和李相熙教授已经证实，在现代人进化过程中的某一时刻，有机会成为祖父母的个体数量开始迅速增长，但同时我们又面临另外一个问题：是什么因素导致了这种变化？有两种可能性。第一，从生物学上讲，现代人和古人类在遗传上，进而在人体结构上有多种不同，而长寿就是其中之一；第二种可能是，长寿这种特性并非伴随现代人的出现而产生，只是人类的行为发生改变的一个“副作用”。从解剖学来看，现代人并没有突然“爆发”，进化出了创造艺术、制作先进武器的能力（艺术和先进武器是旧石器时代晚期的代表性文化）。他们的出现要比旧石器时代晚期的欧洲人早 10 万多年。在这段时期的大多

数时间里，现代人与同时期的尼安德特人所使用的技术，都是旧石器时代中期的简易技术（在旧石器时代晚期之前，早期现代人和尼安德特人似乎都曾涉足艺术创作和先进武器的制作，但和旧石器时代晚期的文化相比，不论是在广泛性还是持续时间上，前两类人群根本没法比，他们在文化上的表现只能算昙花一现）。尽管我们的研究显示，祖父母数量的显著增加确实是在现代人出现后发生的，但这不足以说明，这种现象到底是源于生物学的原因，还是由文化差异导致的，因为我们研究的现代人，无论在解剖学还是行为举止上都“现代”。我们可否从行为上还未实现“现代化”，解剖学也更早一些的现代人着手，追溯长寿的进化之源呢？

为了回答这个问题，我和李相熙教授对西亚地区旧石器时代中期，距今4万~11万年前的几个遗址的人类化石进行了分析。化石样本包括尼安德特人和现代人，并且都伴随有同一古代的简易器物出土。这使得我们可以比较居住在相同区域且有相同文化，但在生物学上属于不同类别的两个群体的OY值（许多学者认为，尼安德特人和现代人属于相互隔绝的不同物种）。我们发现，西亚的尼安德特人和现代人在统计学上有相同的OY值，这就说明，旧石器时代晚期的欧洲人中，成年人的寿命延长不是由生物学变化引起的。而且，西亚两类人群的OY值，大致都相当于欧洲尼安德特人和早期现代人的OY值的平均数。

和欧洲的尼安德特人相比，西亚尼安德特人（以及现代人）成为祖父母的几率更高。这种情形并不令人意外，相对于冰河时期，欧洲那恶劣的自然条件，西亚的气候更温和，更有利于人类生存。然而，若温和的气候条件是导致西亚旧石器时代中期成年人寿命延长的原因，那么旧石器时代晚期欧洲人的长寿就更让人觉得不可思议，因为在旧石器时代晚期，欧洲人居住在更为恶劣的环境下，但他们的OY值却不止两倍于旧石器时代中期的现代人。

老年人改变进化

我们还不能断定，旧石器时代晚期的欧洲人在文化上发生了哪些改变，使得他们中有那么多人能活到一个较大的年龄。但是，有一点是毫无疑问的：成年人寿命的延长产生深远的影响。美国犹他大学的克里斯滕·霍克斯（Kristen Hawkes）、新墨西哥大学的希拉德·卡普兰（Hillard Kaplan）以及其他一些研究者，研究了现存的好几个以狩猎为生的人群发现，祖父母经常在日常生活中为后代提供经济和社会支持，使得他们的子孙后代不论是在数量上还是存活率上均有所增加。祖父母也使复杂的社会关系得以巩固，就像我的外祖母那样，她经常讲述祖辈们的故事，将我与我这一代的其他亲戚联系起来。这些信息是构建人类社会系统的基础。

老年人也向后代传递着各方面的文化知识，从环境方面（哪些植物有毒性，或在干旱时期哪里可以找到水源）到技术层面（如何编织篮子或制作一把石刀）。瑞典斯德哥尔摩大学的庞塔斯·斯特里姆林（Pontus Strimling）研究发现，重复是某种文化

传统或规则得以传承的关键因素。多世代家庭拥有更多家庭成员来重复家族的重要信息。因此，长寿有助于信息在世代间的积累和传递，这些信息可以促进错综复杂的亲属关系及其他社会关系网络的形成，让我们在境遇变得艰难时相互帮助。

寿命的延长也可理解为，通过增加一个年龄层的方式，使群体数量增加。而且，这个新加入的年龄层还有生殖能力，这在以往从未有过。大量的人口是新行为产生的主要驱动力。2009年，英国伦敦大学学院的亚当·鲍威尔（Adam Powell）和同事在《科学》上发表文章称，人口密度对文化复杂度的维持起着重要作用。他们和其他研究人员都提出，庞大的人口数量推动了广泛的贸易网络、复杂的系统合作、个体的物品加工和群体认同（比如珠宝、人体彩绘等等）的发展。从这个方面看来，旧石器时代晚期的主要特征——广泛应用符号、使用特殊材料制造工具等，很可能是人口快速增长产生的结果。

不断增长的人口数量可能还曾以另一种方式影响我们的祖先：加快进化速度。正如美国威斯康星大学麦迪逊分校的约翰·霍克斯（John Hawks）所强调的那样，人口越多，意味着发生的突变也越多，同时有利突变在人群中迅速扩散的机会也越多。相对于旧石器时代晚期的古人类，这种趋势对近代现代人的影响甚至更加惊人：随着人口的增长，我们的祖先在1万年前开始种植农作物。2009年，美国犹他大学的格雷戈里·柯克兰（Gregory Cochran）和亨利·哈朋丁（Henry Harpending）在他们的著作《万年大爆炸》（*The 10 000 Year Explosion*）中，列举了在过去一万年内产生并迅速扩散的各种突变基因——从决定肤色，到影响牛奶耐受的基因都有，这些突变基因的产生要归功于人口数量的增长。

成年人的寿命与旧石器时代晚期兴起的文化传统会相互影响，它们之间的关系是一个正反馈过程。起初，长寿只是某些文化发生改变的“副产品”，但后来，它却成为现代行为出现的前提条件。反过来，独特而复杂的现代行为又使老年人显得更加重要，提高了它们的存活率，导致人口扩张。而人口扩张又深深影响了祖先们的文化和遗传。这也正如俗语所说的，姜还是老的辣。■

本文译者

李辉是复旦大学现代人类学教育部重点实验室博士生导师，从事分子人类学研究，通过人类基因组分析人类起源、迁徙和微进化。

陆艳是复旦大学现代人类学教育部重点实验室博士研究生，研究人群遗传结构和群体分化。

扩展阅读

Older Age Becomes Common Late in Human Evolution. Rachel Caspari and Sang-Hee Lee in Proceedings of the National Academy of Sciences USA, Vol. 101, No. 30, pages 10895–10900; July 27, 2004.

Is Human Longevity a Consequence of Cultural Change or Modern Human Biology? Rachel Caspari and Sang-Hee Lee in American Journal of Physical Anthropology, Vol. 129, pages 512–517; April 2006.