

# 丹尼索瓦人长啥样

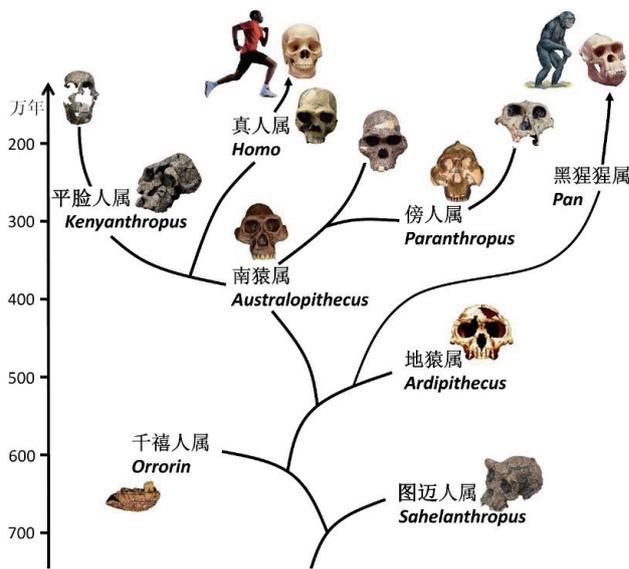
周娟娟 李辉

2021年6月25日,《细胞》(*Cell*)旗下期刊《创新》(*The Innovation*)上发表了河北地质大学团队的最新研究成果,报道了1933年在哈尔滨发现的一个古人类头骨化石,分析了其形态结构与其他古人类的相似度。在同期配发的评论中这个化石被命名为龙人(*Homo longi*),意指其为单独的物种。但是,我们认为这一判断与其正文中的分析结果是相抵触的。形态聚类树上,“龙人”与夏河发现的丹尼索瓦人(丹人)、辽宁的金牛山人最接近,都属于丹人类群,不可能属于新发现的“物种”。而用严格的生物学定义来判断丹人基因组,丹人也不具备独立物种的资质。因为古生物学与生物学期长期存在脱节,物种界定在古人类学界存在某些混淆,这种脱节势必需要弥合。而“龙人”这一发现更重要的意义在于让我们对丹人的认识越来越丰富,包括丹人的长相。

## 人类的生物分类地位

让我们先从人类的生物分类开始说起。现代生物学的生物分类法,将所有地球生物划分入了域、界、门、纲、目、科、属和种八个主要层次。系统生物学与进化生物学的研究表明,人类属于真核域-动物界-脊索动物门-灵长目,与其他大型猿类有着很近的遗传关系,都归于人科。主要分类单位之间还可以有辅助分类单位,例如总科、亚科、族、亚种等等。人

科又可分为人亚科与猩猩亚科。在人亚科中,又分出了大猩猩族和人族。在人类进化历程中的很多化石物种被冠以“人”的名称,其实都包含在人族当中。目前的人族已经发现了8个属,分别是图迈人属、千禧人属、地猿属、南猿属、傍人属、平脸人属、真人属、黑猩猩属。



根据形态推测的人族八个属的系统演化关系

所以广义上,人族的物种都可以算作人类。但是这样就包括了一般不被认为是人类的黑猩猩属。而更小的分类单位就是真人属,也叫人属,可以作为狭义上的人类。实际上,我们传统意义上的人类是排除了最近缘的黑猩猩这一分支的,所以与黑猩猩的祖先分道扬镳以后的类群都属

于“俗义”上的人类,包括南猿属、傍人属、平脸人属和真人属。真人属起源于大约200多万年前,后来逐步演化出各种类型的古人类。而从系统性的形态分析来看,真正能确定为物种的只有三个类群:能人、直立人、智人。真人属的各种古人类,可能都可以归入这三个物种,属于亚种或者

地理种。目前发现的东亚的直立人、各种早期智人、现代人化石,无疑都属于这三个物种,龙人与各种东亚早期智人很相似,也不应该是例外。

三个物种中,能人是最早演化出现的阶段,目前能找到的最早的能人化石是非洲东部约230万年前的能人,这一人种大概延续到大约140万年前,目前没

有证据证明其走出过非洲。大约190万年前,属于直立人类型的匠人从能人类群中演化形成。从化石发现来看,直立人走出非洲,从西亚到东亚的扩张早至180万年前。因为这一证据,早期的古人类学家推测,东亚的现代人可能是从早期扩张到东亚的直立人一步步演化而

来的。但是，类群之间有没有亲缘关系，仅仅凭地理分布来推断显然是不可信的，因为动物类群有频繁的迁徙和替换过程。从形态比较，往往也能很好地确定差异，而很难确认相似，也就是说形态差别大的两个类群肯定分开远，形态差别小的就不一定近了。因为分化时间并不一定在形态上留下差异，但是一定在基因组中留下差异。后来，通过分子遗传学分析比较全世界所有现代人全基因组，发现所有现代人之间的遗传距离不超过20万年，且达到20万年差异的人全部集中在非洲之内，非洲之外的差异不超过7万年。这表明所有现代人都是20万年以内重新起源于非洲，所以现代人不可能是来到亚洲的直立人的后代。那么我们究竟从哪里来？大约100万年前，非洲的直立人——匠人亚种继续演化出了智人，大约20万年前非洲的早期智人演化出了现代人。

## 智人中的物种和亚种

21世纪以来，分子人类学的技术迅猛发展，人类演化的历程可以通过DNA分子、蛋白质分子进行精确的计算。特别是全基因组数据，为探索人类的演化关系提供了宝贵的量化证据。而古代遗骸中读取DNA数据的技术更是研究人类演化的利器，在大量现代人化石DNA数据之外，欧亚大陆西部的尼安德特人（尼人）和东部的丹尼索瓦人（丹人）的DNA也相继破译。这两个类群与现代人的遗传关系也非常明确了。从中我们得到两个结果：一是三个类群是80万~60万年间分化形成的；二是数万年前三个类群间有基因交流。

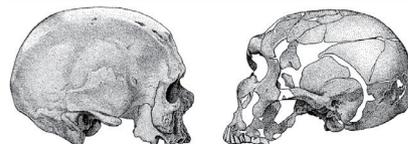
从化石发现上看，尼人从大约40万年前就开始存在，欧洲西部的尼人一直生活到大约3万年前；丹人则从30万年前开始存在，生活到大约4万年前；而

现代人（晚期智人）是在大约20万年前开始出现，一直生活至今。基因组差异换算，尼人与丹人之间大约有60万年的分化差异，而他们的共同祖先与现代人大约有80万年的分化差异。因为三者之间都有基因交流，说明他们并不存在生殖隔离，并非不同的物种，只是智人之内三个独立的亚种，是相互平行的关系。物种是一个基因库隔离的独立进化单位，对于高等动物而言，生殖隔离还是判断物种的金标准。这一基因组分析的结果与早期古人类学的形态判断是一致的，所以尼人和丹人类群一直被称为早期智人。而在早期智人之前，智人物种的古人类应该还有海德堡人。这一类群主要发现于欧洲，后来在非洲也有发现，生存年代大约在80万年~40万年前，正是智人亚种分化的年代。海德堡人的平均身高超过180厘米，脑容量与现代人大致相当，很可能是三个亚种的共同祖先，属于尚未形成明显形态差异的时期。

## 尼人和丹人长什么样

目前的基因组数据并没有让我们了解这些古人类的真实长相，所以我们要直观地了解他们的外貌形态，还需要通过化石的分析。尼人留下了大量相对完整的化石，特别是头颅化石，所以我们比较容易知道他们的长相。基于古化石证据与形态学研究，利用电脑的三维重建技术曾复原出尼人的长相。尼人身高1.5~1.6米，体骨粗壮，四肢骨短，粗壮，稍弯，小腿与前臂的比例小，手与手指都较短。颅骨容量为1200~1750 cm<sup>3</sup>，额头平扁，有枕外隆凸上小凹。头骨低长，眉脊发达，枕骨较为圆隆，下颌骨大，在下颌支与臼齿之间有比较大的空隙。门齿和犬齿特别大可能有特殊的功用，门齿多呈铲形，许多牙齿发育不良。没有颧隆突。肢骨比现代人粗壮，关节面大，反映了

尼安德特人庞大的身体结构和厚实的肌肉。现代的研究表明，尼安德特人的大腿和前臂略呈弓形的弯曲，但其步态仍类似于现代人，而非过去步勒所说的弯腰、屈膝和用脚外缘着地的姿势。



早期现代人头骨（左）与尼安德特人头骨（右）对比图

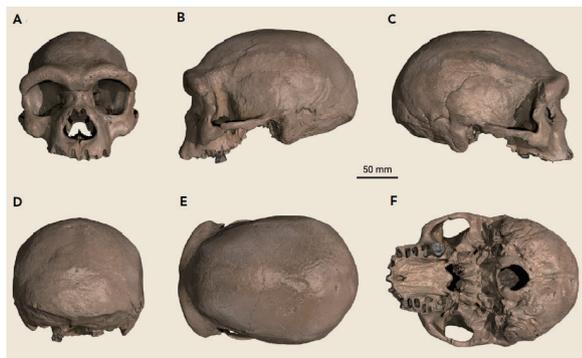
与尼人不同，丹人是很晚才发现的，一直没有完整的头骨。最早发现的从基因组定义为丹人的样本仅是几个趾骨、一些残缺的腭骨以及几颗牙齿，因此由于样本不足与残缺，丹人的长相一直是人们非常好奇的一个谜题。早期有关丹人牙齿的解剖研究表明，丹人的臼齿在尖部和牙根的形态上存在特殊性，牙齿的大小在现代人的范围之外，也大多在尼安德特人的范围之外。2019年发表在*Cell*上的一项研究通过表观遗传学分析预测了丹尼索瓦人的长相，其利用DNA甲基化的变化模式重建了丹人的骨骼形态，表明丹人拥有横向外展的颧骨、较低的颅顶、超出尼安德特人和现代人范围的横向展开的顶骨、较宽的颅底、突出的眶上环、短内斜的乳突等特征。但是这些都只是推测。

## 龙人属于丹人亚种

所以，在智人进化研究中，确定丹人的长相，是一个特别重要而有意思的研究方向，而其中关键是找到丹人的头骨。现在“龙人”头骨的发现和研究，很可能就是关键突破。

据论文报道，龙人是在中国哈尔滨

几十万年前的地层中发现的一枚保存近乎完整的古人类头骨。这枚头骨尺寸非常大，最为显著的是其兼有原始和进步两方面的特征。比如它的眉脊厚而长，颅骨穹隆低矮，没有明显的球形隆起，枕部项平面明显朝向腹面；同时它的颧骨较矮而平，具有浅的犬齿窝，吻部相对后缩，这些特征都是晚期智人才具有的特征。并且，它的脑容量达到1420毫升，属于晚期智人的脑容量范围。X射线荧光分析、稀土元素分析、锶同位素分析、铀系法测年等很多证据都表明龙人头骨可能出自“中更新世”晚期的湖相地层，其年代可能是14.6万~30.9万年。这一时间段正是晚期智人与早期智人分化的关键时期。论文的可贵之处在于，研究者建立了超过600项特征、近100件对比标本的数据库，并以此为基础开展了简约性分析和贝叶斯分析。研究表明，晚期智人、尼人、龙人所属的支系都是单系类群，论文作者认为龙人支系与晚期智人是姊妹群，有着最近共同祖先。实际上，各种数据材料都有各自先天的优缺点，基因组的数据可以非常明确地给出类群之间的遗传距离，而形态学的数据可以指出类群之间有差异而并不能非常准确地给出遗传距离。也就是说形态学上给出的远近关系是不精确的，龙人与晚期智人也就是现代人之间的最近关系并不可信。



龙人头骨图片

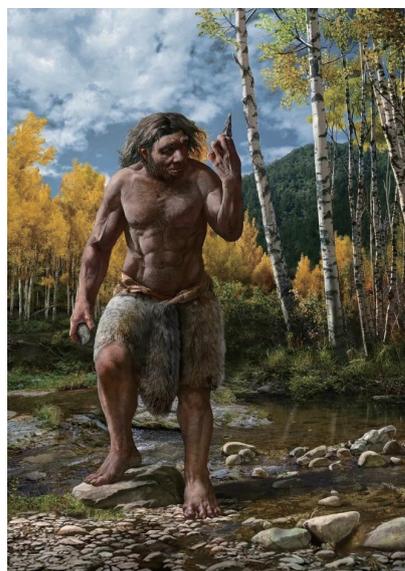
该论文认为，在进化地位上，龙人也许和尼人、丹人一样，代表了一支现代人的姐妹支系。最有意思的分析是，在形态谱系树上，与龙人关系最近的是距今16万年的甘肃夏河人，其次是金牛山人。通过比较龙人和夏河人的牙齿，发现二者尺寸相近。而辽宁金牛山人的头骨看上去与龙人几乎是一样的。对金牛山人的归属，古人类学界并没有定论。但是夏河人通过古蛋白研究分析，已经明确是属于丹人。如果形态学的谱系树可靠，龙人毫无疑问属于丹人，是智人的一个亚种，而没有任何理由属于一个新的物种。所以论文作者之一伦敦自然博物馆的古人类学家克里斯·斯特林格(Chris Stringer)认为，龙人化石有可能最终被确认是丹人，这需要通过DNA来验证。

正如前述，过去分子人类学认定的丹人留下来的骨骼非常少，因此关于他们的信息大部分都来自遗传学研究，而非形态学。既然龙人属于丹人，我们就找到了丹人完整的头骨，想要知道丹人到底长啥样，龙人外貌特征的三维建模图像就可以提供非常直观的证据。

### 粗犷的丹人

龙人最引人注意的特征即体型巨大。他们身体健壮，四肢发达，具有非常大的最大颅骨长度、鼻枕长度和眶上环面宽度；颅顶长而低，额部后退，顶叶轮廓均匀弯曲，枕骨轮廓圆润；无矢状龙骨；上脸非常宽，有大而几乎方形的轮廓；面部高度相对于上面部宽度较低；眶上圆环宽，大量发育，并轻轻弯曲。眶间区宽，鼻鞍平坦凹

陷；颧骨平而低，犬齿窝浅；无上颌膨胀；鼻孔向下宽，几乎呈三角形；颅侧壁几乎平行，在顶骨突起处没有横向外展；枕骨圆环弱，无上窝；上颌呈U形，齿槽骨浅而厚；切牙窝成角度，表明存在牙槽突；乳突大，向前向内倾斜；鼓板前下表面平坦，厚度适中；茎突与鼓室融合。这与之前研究预测出的丹人骨骼模型虽略有不同，但更多的是吻合的，特别是面部基本形态趋势是一致的。



龙人与他的生活环境

基于以上研究内容，我们已大概能够了解丹尼索瓦人的长相，若今后能够发现更多保存完好的丹人样本，则能够提供更为直接的证据。而对于龙人在DNA、解剖学结构等方面的进一步的研究，或许能够更加详细确定龙人的进化地位及其与其他丹人群体的关系，这对于研究人类的演化发展也具有重要意义。

本文作者周娟娟是复旦大学现代人类学教育部重点实验室研究生；李辉是复旦大学现代人类学教育部重点实验室教授