



REVIEW

Possible origin of *Homo floresiensis* from *Homo habilis*

Zhi Hu

School of Microelectronics, Fudan University, Shanghai 200433

Email: 11300720124@fudan.edu.cn

Received: Oct.14, 2013; revised: Oct.29, 2013; accepted: Dec.4, 2013

Abstract: The holotype of Flores Man was excavated on the Island of Flores, Indonesia in 2003. Flores Man survived until relatively recent times and had unique features significantly different from modern humans. Therefore, those fossils have drawn wide interest among the paleoanthropologists. Over the last decade, scholars with primary data have given detailed descriptions of the fossil samples. Based on those descriptions, remarkable disagreement about the origin of the Flores Man has risen. There are three points: 1) Do Flores Men belong to a new species (namely *Homo floresiensis*) or to a group of pathological modern humans, 2) If the new species is confirmed, what is its position on the evolutionary tree, and 3) How are its unique features developed. Despite that no overwhelming evidence having been proposed, various studies have added up to the knowledge of human evolution studies. This paper gives a review of available paleoanthropological researches on Flores Man based on the foregoing three questions. We conclude that it is most likely that Flores Men were a new species and were derived from early hominids, typically the *Homo habilis*, who moved to the island and underwent insular dwarfism.

Key words: *Homo floresiensis*, fossil evidence, origin, taxonomic relations, patterns of evolution

现代人类学通讯 2013年 第七卷 第86-94页 专题综述

弗洛勒斯人可能起源于能人

胡直

复旦大学微电子学系, 上海, 200433

摘要: 弗洛勒斯人于2003年在印度尼西亚弗洛勒斯岛被发现。由于它最晚存活年代近,有许多非现代人的独特特征,故自从化石证据公布以来引起了古人类学界的广泛关注。过去十年,一手资料掌握者对化石证据进行了详细描述,学者们据此对它的起源问题进行了讨论,但有明显分歧,主要体现为:1)弗洛勒斯人是新物种还是病态现代人群体;2)若它是新物种,它在进化系谱上的位置是什么;3)它独特的形态特征是如何进化而来的。虽然至今各方都未能给出压倒性证据,但各种分析拓宽了对人类进化的认识。本文分析了现有的古人类学研究成果,认为弗洛勒斯人属于新物种,其由以能人为代表的早期人类迁徙至岛屿,经岛屿侏儒化而形成的可能性较大。

关键词: 弗洛勒斯人;化石证据;起源;分类关系;进化方式

一、简介

弗洛勒斯人(*Homo floresiensis*)是由2003年在印度尼西亚东部弗洛勒斯岛 Liang Bua 地区的岩洞中被发现的两具样本(LB1和LB2)

确定的, Brown、Morwood 等人[1,2]于2004年分别详细介绍了成果: LB1 是在距今 1.8万年前的岩层中被发掘的一名 30岁左右的女性,包含了颅骨、下颌骨以及一些颅下骨骼; LB2 则出自距今 3.8万的岩层,存有左

下颌骨的第三前臼齿。LB1 的两方面形态最引人注目：1)脑量，根据测定 LB1 的脑量是 380cm³，远低于现代人、直立人的值而接近于南方古猿的最小估计值；2)身高，按照估算俾格米人身高的公式计算得到 LB1 的身高仅为 106cm，同样与现代人、直立人迥异[1]。考虑到样本表现出原始和衍生形态的独特组合，所以 Brown 等人将它归为一个新物种(弗洛勒斯种)。同时他们推测弗洛勒斯人的矮小体型与岛屿侏儒化有关。Morwood 等人[2]则发现了一些同时期石器和科莫多巨蜥、剑齿象的遗骸。根据石器的造型和弗洛勒斯人的形态他们认为弗洛勒斯人是由直立人演化而来，而动物遗骸则反映出弗洛勒斯人的狩猎行为。在 2005 年 Morwood 等人[3]发表了进一步的发掘成果，包括 LB1 的更多颅下骨骼以及第二具成人下颌骨和另一些个体的部分颅下骨骼(7 个新样本为 LB3-LB7)，这些样本将弗洛勒斯人的生存年代范围扩展到 9.5-7.4 万年 至 1.2 万年前并且说明了他们不是几个异常的特例而是代表着一个长期生存、形态独特的人群。

成果的发布立刻引起了学界的广泛争论，由于古 DNA 分析的失败[4]，讨论主要限于体质人类学范畴，核心论点有三个：1)弗洛勒斯人是否应该被归为一个新物种。许多学者提出他们由现代人患疾病引发形态变化形成(病变说)。2)如果弗洛勒斯人是一个新物种，那么它处在进化树上的哪个位置。根据现有的系谱分析结果看，学界主要有“起源于直立人”和“起源于更早的人类”这两大观点。3)弗洛勒斯人的独特形态是如何演化而来的。岛屿侏儒化对于人类进化是否适用，哪些具体因素促成矮化，以及矮化对人类进化的新启示都是被关注的焦点。

本文的余下部分这样展开：第二部分以化石证据为基础，讨论各方关于弗洛勒斯人是否是患某种疾病的现代人的观点；第三部分以化石测量结果、地理环境分析为基础，探讨关于弗洛勒斯人的进化关系；第四部分以岛屿侏儒化理论、弗洛勒斯岛生存条件分析为基础，展开对其矮化原因的讨论；第五部分做全文总结，并对今后弗洛勒斯人的研究方向做一展望。

二、弗洛勒斯人是否是患发育疾病的现代人

弗洛勒斯人一旦被确认为一个新物种，那么它就是迄今发现的存活年代最晚的智人以外另一进化分支上的人种，这就会对已有的人类进化关系、进化模式的认知产生巨大影响，故而学界对分类的合理性给予了谨慎对待；另一方面，弗洛勒斯人的某些形态特征与一些患发育疾病现代人较为相似，且两者的生存时期有几万年的重合。因此有了弗洛勒斯人是否为患病现代人之争。因为若弗洛勒斯人仅仅是现代人，那么对他们的后续研究意义就不大了，所以辨明这个问题十分关键。

Jacob 等人是第一批拥有一手化石资料提出质疑的团队，他们的观点是弗洛勒斯人是早期患发育性疾病(包括小头畸形)的俾格米人，原因是从颅和颅下骨看，他们有严重的生长发育缺陷[5]。另外一些仅有二手资料的学者指出弗洛勒斯人可能是现代人中以下几种疾病的患者 1)小头畸形[5-13]；2)黏液水肿型地域性呆小症(ME 呆小症)[14,15]；3)莱伦氏综合征[16]；4)基因突变，包括生长轴激素改变与小头畸形基因家族突变[17]。

尽管在初期病变说有较多支持者，但随着更多骨骼的出土和研究方法的改进，越来越多的证据显示弗洛勒斯人基本不可能是现代人，这也导向坚持病变说的研究者也给出更为成熟的证据。下面我们以现有的弗洛勒斯人颅骨与颅下骨骼化石分析成果为线索，对病变说正反双方的观点做一简述。

1. 颅骨

LB1 样本拥有完整的颅骨加之颅骨蕴含众多的测量指数使得对该部分的研究大有可为。颅骨可细分为脑颅和下颌骨，由于不少学者单独根据颅内腔做了大脑发育的研究，所以我们在这里将从脑颅、颅内腔、下颌骨这三方面分析颅骨。

(1) 脑颅

Brown 等人[1]对脑颅最先做了细致的描述与比较。他们指出除右颧弓外，脑颅没有显著的变形，但由于部分区域损坏，大多数颅顶骨缝难以定位，导致大多数头骨测量标

志点无法精确定位。LB1 样本的颅顶长而低，与成年直立人、智人相比颅盖明显偏小。各项脑颅形状指数(包括最大脑颅宽度所在区域、顶骨轮廓等)测定显示，其形态与直立人最为相近。枕骨测量特征(包括枕内点位置、枕骨大孔相对其长度等)介于直立人与南方古猿在内的上新世人类之间；乳突与鼓膜的岩状嵴间有深沟，存在孟内突与鼓板之间的隐窝，这两个特征在现代人中不存在。主成分分析的结果显示，就 5 项颅顶测量数据而言，LB1 最接近于 STS5(南方古猿)与 KNM-ER 1813(能人)；就脑颅形状(尤其是高宽关系)而言，LB1 最接近于 ER-3883，ER-3733 和 Sangiran 2 这三个直立人样本。LB1 的面部特征没有显示出在南方古猿中存在的对咀嚼的适应，总体上看类似于真人属。总的来说，他们认为弗洛勒斯人的脑颅难以体现与现代人的相似性，而表现出多种早期人类的特征。

同样获得过一手证据的 Jacob 等人[5]则有相反的观点，他们认为 LB1 是患有引起其生长发育畸变的疾病(包括小头畸形)现代人后代个体，他们给出的主要证据是 1)LB1 的 140 项颅骨测量指数均落在现代人的变化区间内且与澳洲-美兰尼西亚人最为接近；2)颅骨表现出显著的非对称性，这是畸形发育的表现。

Jacob 等人给出的这两方面证据均遭到了质疑。对于第一条，不少学者经过大量细致测量指出，LB1 脑颅形态总体上与现代人不同。Argue 等人[18]以早期人属、2 个小头畸形患者、弗洛勒斯岛上俾格米人、其他地区智人、南猿、倭人为 LB1 的参照样本对他们的脑颅、颅下测量数据采用典型变量分析的方法进行系谱分析，得出 LB1 不是现代人患病个体而属于一个新种。Gordon 等人[19]采用多变量分析指出弗洛勒斯人的脑颅形态更接近与直立人或能人。Lyras 等人[20]采用几何形态学方法研究颅骨，按他们的测量指数，小头畸形患者与弗洛勒斯人是有明显差异的。Baab 等人[21]用主成分分析做了 LB1 与多个其他人种样本脑颅尺寸与三维形态的相关性研究，并仿真了当其他样本的脑颅尺寸与 LB1 相当时的三维脑颅形态，通过定性、

定量分析得到结论是 LB1 与现代人无关；同时仿真结果还显示，一些以往认为弗洛勒斯人独有的面部形态在缩小的现代人面部也可体现。这说明弗洛勒斯人与现代人面部特征的某些相似不能成为两者有亲缘关系的有力依据。

第二条很长时间内未遭驳斥，后来有学者认为尽管非对称确实存在，但不能推出畸形发育这一结论。Baab 等人[21]指出 LB1 的非对称性介于现代人与现存非洲猿类之间，并认为与其他化石样本相比并不十分严重，完全可以用化石的埋藏过程来解释。Kaifu 等人[22]则指出非对称性可以用临死前的颅面形变来解释(与斜头畸形一致)，与生长发育疾病引起的畸变无关。Eckhardt 等人[23,24]认为 Kaifu 等人的解释有误，因为斜头畸形无法解释 LB1 体现出的所有非对称现象，并坚持 Jacob 的测量结果。Falk 等人[25]则对 Eckhardt 等人提出了反驳，认为他们没有给出充分的测量数据，并且认为 Jacob 等人采用的 70 年代的测量方法的结果没有他们团队采用的 CT 测量准确，同时还指出他们团队在清理重构 LB1 的颅骨时清楚地观察到了埋葬过程引起畸变的迹象。

因此从脑颅形态看，弗洛勒斯人与现代人关系不大，所谓的相似之处或是由于测量手段不同引起，或是区分度不够不足以说明两者进化关系，颅面形态上的非对称性也有了较明确的解释。

(2) 颅内腔

独特的脑部结构和相当小的脑容量(Kubo 等人[26]给出的最新测定值为 426cm^3)使得对于脑的分析成为弗洛勒斯人研究的热点：一方面它是各种“病变说”观点持有者的重要论据来源，另一方面它对人类脑部进化、岛屿侏儒化的研究来说是难得的实例。本小节我们进行第一方面的讨论，对于第二方面我们将在本文第四节展开。

从脑来判断弗洛勒斯人是否病变的讨论从 Brown 等人的发掘成果公布后不久就开始了。Henneberg 等人[13]最先简要指出弗洛勒斯人脑量偏小的特点与现代人继发性小头畸形患者相吻合。Weber 等人[12]则进一步给出了详细的阐述，主要是：1)LB1 的有关脑的

各测量指数可以在小头畸形患者中找到符合者(即综合症引起患者脑部形态变化的范围较大); 2) 仅有 LB1 的一个头颅不足以说明特殊形态普遍存在, 无法排除个体病变可能; 3) 小头畸形患者脑回简单等症状与弗洛勒斯人相符。对于第三点, 因为这些症状在患者中不典型所以被否定[27], 但前两点尤其是第一点是反方难以驳倒的, 因为测量者可以选择到使得结论满足自己的假设的样本和测量指数, 因此被后续的其他病变论者继承。Obendorf 等人[14]从 LB1 膨大的脑垂体出发推断其患有 ME 呆小症。Vannucci 等人[6,7]最近的 2 篇文献均则采用核磁共振对大量小头畸形、正常人样本进行测量, 再用给出 4 个指数(大脑小脑比、前额宽度、大脑与小脑的最宽值)与 LB1 比较得出它是小头畸形的结论。

而 Falk 的团队是病变说的坚决否定者。他们不仅从形状、形态、异速生长(allometry)入手, 还从脑与身体的比例关系出发得出 LB1 非小头畸形或俾格米人[28]; 他们对对手的指责是数据不全、测量方式不严谨[27,29]。之后他们针对小头畸形变异形态多的状况提出了两个极具区分度的变量(小脑突出度和相对前额宽度)[30], 进一步验证了 LB1 不是小头畸形。Kubo 等人[26]采用脑量与股骨头直径的函数关系以 LB1、直立人、能人、匠人等为样本用回归分析的手段, 同样排除了现代人病变的可能, 并将弗洛勒斯人的祖先指向爪哇直立人。

这样看来似乎双方都各有道理, 但我们注意到引起结论差异的主要原因是测量指数选取的不同, 它的区分度就决定了结论的可靠度。病变说支持者尽管给出了他们的指数, 但往往只用它验证了弗洛勒斯人与患者两方(或加上正常现代人三方)比较时的可靠性, 且指数常常只是限于颅骨尺寸的绝对值测量; 反方的验证样本则涉到及了包括直立人在内的其他原始人类, 指数可靠性更高; 且指数常常是脑相对于颅下某指标的相对值测量, 顾及了全身的特征。所以反方的测量结果更有说服力。

(3) 下颌骨

Brown 等人[1]给出的描述是 LB1 有无颞

的完整下颌骨, 从形态和骨联合来看更接近于 LH4(南方古猿阿法种), 而非周口店或 Sangiran 的直立人。根据牙的尺寸来看, 用巨牙商计算(megadontial quotient)弗洛勒斯人的牙相当于智人和匠人偏大, 而相对能人则属正常范围内。Morwood 等人[3]则描述了 LB6 的下颌骨, 无颞且牙齿偏小, 总体上看下颌骨的尺寸、形态、骨联合与 LB1 一致。由于测量结果显示 LB6 晚于 LB1 约 3 千年, 所以这说明了 LB1 并非一个孤立的畸变样本而是代表群体, 且无颞骨的特征对“小头畸形说”提出了很大挑战。

Jacob 等人[5]却指出 2 个下颌骨的用他们的 46 个测量指数测定无一在美兰尼西亚人的正常范围之外, 且现今在弗洛勒斯人洞穴旁居住的俾格米人中 93% 的颞骨是平的或凹陷的。尽管在这方面 Jacob 的各种测量未遭到直接逐项反驳, 但后来 Brown 等人[31]对下颌骨重新做了测量, 用与 Jacob 不同的分析方法得到了相异的结论。他们通过 LB1、LB2、LB6 的下颌骨形态学、测量学的比较发现, 其特征与智人、直立人显著不同: 骨联合、前臼齿形态与南猿、早期人类相近, 只是臼齿尺寸与晚期人类相仿。针对这一牙齿尺寸偏大的特性, Lyras 等人[20]这认为并非弗洛勒斯人所独有, 其他地理隔离的物种也会出现类似情况(例如撒丁岛的新石器时代早期人类), 因此难以作为有决定意义的分类依据。

另外还有学者从牙的形态提出疑问。Henneberg[8]根据对左下颌骨 LB1 的第一颗臼齿的观察认为其上有牙冠的痕迹, 由此推断它被做过根管治疗, 因此 LB1 是距今 3-4 千年的现代人。Jungers 等人[32]对此提出了有力反驳, 他们坚持了现有的年代测定结果[33], 并且采用 X 光片、CT 扫描的方法, 得出 LB1 的该牙齿上有牙垢但无龋齿现象更无动过手术的迹象; 牙齿的磨损状况与上新世、更新世人类化石以及现代狩猎采集者一致, 但在大多数农耕者中不常见。因此关于牙科手术的假设没有有力根据, 并且单凭牙的磨损状况无法确定进化关系。

由此可见, 下颌骨的形态、骨联合证据基本确定弗洛勒斯人与现代人无关, 但将牙

齿作为系谱分析的依据不够有说服力。

2. 颅下骨骼

许多现代人病变假说都是只分析颅骨后提出的，随着后续一系列颅下骨骼分析成果的发表，往往都无法自洽了，原因是：1) 病变说无法解释颅下骨骼健康(非畸形)的发育形态；2) 颅下骨的形态或是接近于原始人类或是表现出原始人类与后期人类的组合，而与现代人无关：所以颅下骨骼引发的病变争议较少。以下根据已有的文献给出更详细的解释，分上肢和下肢两部分叙述。

(1) 上肢

上肢的特征分析集中于腕骨、肱骨等，现有的文献都指向弗洛勒斯人非现代人的观点。

Tocheri 和 Orr 等学者组成的团队着重分析腕骨。在 2007 年的文献[34]中他们通过分析 LB1 的小多角骨、舟骨、头状骨得出弗洛勒斯人的腕骨形态保留了非洲猿人的原始特征，另外从发育学角度看，现代人乃至尼安德特人所体现出的衍生腕骨形态在胚胎发生时已体现，这使得因为现代人病变诱发形成的可能性大大降低。在 2013 年的文献[35]中，他们描述了新发掘到的另一个体的右头状骨和两具钩骨。头状骨与 LB1 的形态基本一致，小多角骨与现代人、尼安德特人的不相匹配，呈现出的是一种原始形态；另外钩骨的各项测量表明，其形态远在现代人类、尼安德特人的可变范围外，且各部分比例丝毫未显示样本有患疾病导致发育异常的迹象。

Larson 等人[36]则对肱骨做了分析。他们指出尽管肱骨有一定现代人的特点，但扭转角远低于现代人平均水平，因此若弗洛勒斯人是现代人那么这一特征会使得他们无法制造工具，这与考古证据显示他们制造过石器[2]矛盾。进一步地，他们给出了弗洛勒斯人可能的肩部骨骼布局，在与 Turkana 男孩比较后指出这可能是一种过渡阶段的形态。在随后的一篇对 LB1-LB6 上肢的系统性描述[37]中，他们得出弗洛勒斯人的上肢形态体现出原始形态与衍生形态的混合，因为这种混合从未出现于正常或病变的现代人中，故进一步否定了病变说。

(2) 下肢

对的下肢描述分析主要由 Jungers 等人完成，与上肢类似，下肢同样体现出浓厚的原始性。在对 LB1 脚的描述[38]中，他们指出脚相对于胫骨和股骨的比例过长且仅见于非洲猿类之中，并且足板的形态倾向于原始、衍生形态的混合，因此从生物力学角度看，弗洛勒斯人的步态可能异于现代人。同年的一篇与 Larson 等人的上肢研究成果相呼应的对下肢的综合描述[39]中，他们更系统地描述了原始形态的组合如何体现，并且对 Jacob 等人[5]对于“弗洛勒斯人肌肉标志不明显、发育不健全”的观点做了批驳：下肢特性显示所有的骨都有肌肉生长的痕迹，长骨健壮且皮质骨厚度在正常现代人范围内，说明弗洛勒斯人患病可能性不大。

3. 综合观察

从以上所给的文献提供的描述看，弗洛勒斯人可以基本确定为一个由较原始的人种演化而来的新物种，与现代人的关联性很小。很大一部分所谓的一些病变理论提出都往往只是“以偏概全”，只够解释一部分特征；或是只是对形态特征有粗略的感性认识，而未做定量测量与统计分析。按照这些经验以及弗洛勒斯人的全身特征，我们再对除小头畸形外其他几个病变的假说的可能性作一判断。

(1) 莱伦氏综合征

Hershkovitz 等人[16]提出的这一假说基于以下两点：1) 定性地看，患者脑量小，智力较为正常，体型小；2) 定量地看，64 个患者样本提取出的 34 个面部特征中有 33 个与 LB1 样本吻合。现在我们看到这两条有明显的不足之处：对于第一条，LB1 脑量与体型有一定的函数关系，单单感性地看到脑量、体型偏小而不做 LB1 与患者对于这两个变量的相关性分析使得两者可比性不强，且满足这两项标准的原始人类并非只有弗洛勒斯人；对于第二条，他们所谓的相似性只体现在面部，而对颅下骨骼的特征他们未予以考虑，Falk 等人[40]指出这之间有众多不吻合之处。而且根据上文提到的 Baab 等人[21]的观点，仿真的尺寸减小的现代人面部特征确实会呈现出许多与弗洛勒斯人相似的特征，故面部特征对于确定系谱关系作用不大。所以

弗洛勒斯人为莱伦氏综合征患者论据不足，可能性很小。

(2)基因突变

基因突变假说的出现有其背景。随着一批年代跨度较大的弗洛勒斯人的骨骼出土，LB1 作为单一患病个体的假说基本被排除，一个疾病要在大群体中长时间流传的现象往往要借助遗传病来解释。Richard[17]称 MCPH 基因家族发生了突变且生长轴激素有了改变，但支撑观点的主要是弗洛勒斯人身材矮小(可能有遗传性的发育障碍)。现在看来这一观察角度单一，缺乏全面的测量指数分析。但是基因突变致病是一个很广的讨论范围，究竟是否会有别的基因导致现代人出现各方面类似弗洛勒斯人还有待研究。Rauch 等人[41]曾指出 PCNT 基因突变也可引起发育迟缓、脑量减小但智力正常，将其用于解释弗洛勒斯人种种特征的可能性不大，但这启示学者们可以寻找与 MCPH、PCNT 类似的基因并验证其表达结果与弗洛勒斯人形态的符合程度。

(3)呆小症

呆小症的提出考虑到了环境因素的影响。由于现今印度尼西亚多个岛屿上人们患呆小症的现象较普遍[15]，所以提出者设想可能与生存环境缺碘等因素有关，这与弗洛勒斯人群体长期矮小较为符合。Obendorf 等人[14]与 Oxnard 等人[15]是观点的支持者，为验证假设他们提供了多组颅骨与颅下骨骼测量的证据。由于包括了颅下骨骼，所以这是迄今论据较为充分的病变假说，究竟该不该排除它有几个问题要回答：1)弗洛勒斯岛的环境是否真的缺碘或者有其他催生呆小症的因素；2)呆小症的症状是否可以解释绝大多数的测量指数(他们给出的除外)。

三、弗洛勒斯人的直接祖先是直立人还是更早人类

尽管弗洛勒斯人是否是病变现代人的争论是这方面研究的重要热点且未曾间断，但将弗洛勒斯人归为新人种的学者早已展开了对弗洛勒斯人进化关系的讨论，尤其当弗洛勒斯人作为新物种的可能性越来越大时。他们究竟是从哪个人群进化而来？这需要考虑

两方面因素：1)化石测量数据的统计分析；2)结合当时地理环境作可行性分析，下面按这两个方面来展开。

1.化石测量证据

在对化石证据的分析中，明确赞成由直立人进化而来的比较少，赞成者主要根据的是脑颅证据。上文曾提到 Brown 等人[1]在颅顶、枕骨的测量中发现 LB1 与直立人的测量值有部分重叠。Lyras 等人[20]的颅骨几何形态分析指出弗洛勒斯人与直立人样本难以分离且形状与直立人最为接近。Kaifu 等人[42]分析颅面形态后指出弗洛勒斯人有一些与晚期能人相近的特征，但从整体上分析与来自 Sangiran 和 Trinil 的早期爪哇直立人最为接近。Kubo 等人[26]与 Kaifu 持一致观点，他们是通过分析脑与身体的相关函数来分类的。

有少量文献给出的估计较为保守，主要是基于上肢证据：Larson 等人[37]对上肢综合的分析推出弗洛勒斯人起源早于现代人，Tocheri[34]以及 Orr 的团队[35]从腕骨证据给出起源早于现代人和尼安德特人。

而有更多文献经过了综合考虑全身形态后坚定地排除直立人起源说。Jungers 等人[38,39]通过分析弗洛勒斯人的下肢认为下肢形态表现出诸多早先人类的特征(尤其是骨骼的比例反映出行走步态较为原始)，因此是由比直立人更早的人类进化而来。Brown 等人[31]分析他们的下颌骨接近于南方古猿并认为祖先早于格鲁吉亚人和东非直立人。Argue 等人综合各方颅骨、颅下数据做过两次详尽的系谱分析，给出了更清晰的系谱关系。第一次[18]他们猜想有 3 种可能性：1)他们是早期非洲与南方古猿惊奇种相近的人种，在后者灭绝前扩散至了亚洲；2)他们从一个脑部相对颅下特征发达的未知早期人类进化而来；3)他们是由南猿属到真人属进化过程中从非洲扩散出去的。第二次[43]他们认为最经济的假说有可能是两者之一：1)他们产生于鲁道夫人之后能人之前；2)产生于能人之后。

2.地理环境因素

众多化石证据指向早期人类起源说，这一假说成立就意味着弗洛勒斯人必须有足够

聪明的大脑走出非洲制造工具渡过海洋(根据 Morwood 等人[44]的研究,就算是海平面达到历史最低值时,从东南亚到弗洛勒斯岛依然要经过水域)并依靠自己的智慧从一百多万年前生存至 1.2 万年前,事实上前者比后者的难度大得多。原始人类有可能完成如此的迁徙路线吗?尽管他们可以制造用于狩猎等的石器[1],但至今没有文献表明他们曾有制造水上交通工具的能力。Jungers 等人[38]也承认作为弗洛勒斯人祖先的早期原始人类在东南亚的分布未能得到证实。

我们考虑到弗洛勒斯地区是一个岛屿,就应当重新审视岛屿侏儒化对形态的作用,看看是不是有一批具有一定制造技能的早先人类(比南方古猿等原始人类更高级)登岛经岛屿的复杂自然选择后形成了具有独特形态的弗洛勒斯人。我们要问:岛屿侏儒化有发生的可能吗?这条规则对人类进化起作用吗?若有,又会对人类进化带来哪些改变?这些是我们将在下一节讨论的问题。

四、弗洛勒斯人的特有形态如何进化而来

在确定岛屿侏儒化是否可能之前,我们先要知道弗洛勒斯人最早何时来到岛上。根据确凿的人骨考古证据,只能推算到 9.5 万年前[3],但有学者指出依靠挖掘到的石器证据可以做更远的估计。早在 1998 年 Morwood 等人[44]就在弗洛勒斯岛的 Mata Menge 洞发现了距今约 88 万年前的石器,Brumm 以及 Moore 等人[45-47]将弗洛勒斯人的石器同前者比较后发现两者有许多相似之处,体现了制造技术在几十万年之间的延续性。更进一步的是,Moore 等人[48]还注意到了弗洛勒斯岛石器与 120-190 万年前非洲奥杜威工业(能人文化)的石器在形态上、制造技术上的相近点,这一点配合前面的时间延续性给了我们这样的启示:弗洛勒斯人可能是以能人为代表的早期人类在百万年前走出非洲后到达东南亚,未经广泛扩散就有一部分来到弗洛勒斯岛上,经过岛屿侏儒化而形成。

那么就弗洛勒斯岛的环境而言这样的条件具备吗? Van Den Bergh 等人[49]提供了非常有力的肯定性证据。对该岛来说有两个重

要的时间节点,90 万年前和 1.2 万年前,分别都有一次大规模的火山喷发。后一次很可能导致了弗洛勒斯人的灭绝,而前一次很可能使原始人类有机会依靠洋流的改变登上弗洛勒斯岛,而且 90 万年前与 Mata Menge 洞的最早石器年代想吻合。另外考古证据指出[49],两个时间节点之间没有新哺乳动物登岛的迹象,说明该岛地理隔离相当充分。长时间的隔离就可引起形态随自然选择而变化,事实上岛上剑齿象矮化的事实充分说明了该岛对哺乳动物的侏儒化做用。

那么侏儒化对人类进化也起作用吗?我们的惯性思维是人进化只会变得更高大、更聪明。我们大可打破这种想法,试想海德堡人比现代人高,尼安德特人脑量比现代人大,可见进化的方向不是绝对的,自然选择起很大的导向作用。Bromham 等人[50]已经确定了许多灵长类动物都遵循“岛屿法则”,他们比较 39 个在岛上演化的灵长类物种、亚种,发现体型大的灵长类动物会超更小的方向进化。因此岛屿侏儒化决定弗洛勒斯人形态的可能性很大。Migliano 等人[51]针对俾格米人提出的“生命历史权衡”对于向“小”的方向进化有一定参考价值,小的体型有利于保持高繁殖率以平衡较高的死亡率,这保证了种群更好地延续。

有学者对岛屿侏儒化能否解决大多数形态缩小的现象产生了质疑。Martin 等人[11]认为仅按岛屿侏儒化理论进行比例缩放,弗洛勒斯人脑量的计算值比理论值偏小很多。然而我们要看到,侏儒化只是一个整体趋势,不等于统一尺度变换。Kubo 等人[26]也曾指出,统一的尺度变换只能解释约 50%的缩小因素,其他因素需另找原因。事实上统一的比例缩放把生物对器官的使用情况均等化、理想化了,每个器官的使用频率不同就会使各自受到不同的自然选择,可以推想像大脑这样需要频繁工作的器官缩小得慢是为了保持一定的必要思考能力,故有其合理的原因。事实上,不光是脑,打破祖先的身体各部分异速生长关系[52]是正常的,也正是异速生长关系的打破,使得弗洛勒斯人的骨骼比例呈现出多种人类特征的集合,这也给真正起源过程的揭晓增加了难度。

侏儒化作用的直接结果是体型减小，脑量下降，而后者引起了学者的浓厚兴趣。Falk等人[25]提出了略带激进的想法。弗洛勒斯人虽然脑量下降但仍然可以制造实用的石器，甚至有集体狩猎行为，充分说明了他们大脑的高度认知能力，故而他们认为，脑量增加是一种脑的进化方式，而神经重整是另一种，后者意味着脑体积缩小的情况下功能基本不变，弗洛勒斯人的存在可能间接地肯定了第二种进化方式，这对从另一个视角认识人类大脑进化有启发意义。

五、总结与展望

因为弗洛勒斯人体型、脑量小，骨骼形态集合了许多原始人类的特征，因此使用古人类学方法揭示其起源充满挑战。大部分“病变说”都已被证伪，因为他们无法对弗洛勒斯人的所有特征，尤其是颅下骨骼特征做出合理解释。从历史上看，爪哇直立人、尼安德特人的最初发现过程也经历了这样的阶段，但最终证明了大部分质疑论据不足。

弗洛勒斯人的起源过程可以归纳如下：按照化石测量指数的统计分析，弗洛勒斯人的祖先最可能是能人为代表的早期人类。根据石器比较的结论，他们最早走出非洲，到达东南亚，并于一次大规模火山爆发进入弗洛勒斯岛，之后的几十万年中经历了岛屿侏儒化，身体各部位经历了不同程度的缩小；其文化一直得到延续直至 1 万余年前的有一次火山爆发而消失。

如果上述推断最终被证实，那么这将会是一次进化知识的大更新，不仅将促使我们重新去认识人类第一次走出非洲，也将促进我们去研究人类进化与周边环境之间的互动关系，以及这种互动的具体影响。虽然弗洛勒斯人的起源问题依旧悬而未决，但是已经对许多人类学家的思考方法起了影响，思考“如何科学地提出假设、从现象得到有说服力的结论”将使人类学研究更加成熟。

基于本文认为的可能性最大的起源假设，展望弗洛勒斯人研究的未来发展，我认为可以有这几个方向：1) 搜寻发掘 90 万年前到 9.5 万年前之间的弗洛勒斯岛上人类的遗骸，找到弗洛勒斯人矮化过程的证据；2) 在

邻近岛屿寻找早期人类(早于直立人)到达东南亚的证据；3) 对已发掘的骨骼做更细致测量、统计分析，将由异速生长引起的形态变化与祖先遗传形态做初步的区分；4) 继续开展古 DNA 提取工作，争取获得相对完整的片段进行测序，得到较准确的系谱关系。

在决定性证据出来之前，我们对于每个假设都不应盲从，也不应随意否定，而应有“大胆假设，小心求证”的态度，对待这一人类学史上有里程碑意义的研究，为人类学今后的发展提供宝贵知识与研究经验。

参考文献

1. Brown P, Sutikna T, Morwood MJ, Soejono RP (2004) A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, 431: 1055-1061.
2. Morwood MJ, Soejono RP, Roberts RG, Sutikna T, Turney CS, Westaway KE, Rink WJ, Zhao J, van den Bergh GD, Due RA (2004) Archaeology and age of a new hominin from Flores in eastern Indonesia. *Nature*, 431: 1087-1091.
3. Morwood MJ, Brown P, Jatmiko, Sutikna T, Wahyu Saptomo E, Westaway KE, Awe Due R, Roberts RG, Maeda T, Wasisto S, Djubiantono T (2005) Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, 437: 1012-1017.
4. Jones C (2011) Researchers to drill for hobbit history. *Nature News*, (5, January).
5. Jacob T, Indriati E, Soejono RP, Hsü K, Frayer DW, Eckhardt RB, Kuperavage AJ, Thorne A, Henneberg M (2006) Pygmoid Australomelanesian *Homo sapiens* skeletal remains from Liang Bua, Flores: Population affinities and pathological abnormalities. *Proc Nat Acad Sci USA*, 103(36): 13421-13426.
6. Vannucci RC, Barron TF, Holloway RL (2013) Frontal Brain Expansion During Development Using MRI and Endocasts: Relation to Microcephaly and *Homo floresiensis*. *The Anatomical Record*, 296(4): 630-637.
7. Vannucci RC, Barron TF, Holloway RL (2011) Craniometric ratios of microcephaly and LB1, *Homo floresiensis*, using MRI and endocasts. *Proc Nat Acad Sci USA*, 108(34): 14043-14048.
8. Henneberg M, Eckhardt RB, Schofield J (2011) The hobbit trap: How new species are invented. Left Coast Press, Incorporated.
9. Martin RD (2007) Problems with the tiny brain of the Flores hominid. *Recent Advances on Southeast Asian Paleoanthropology and Archaeology*. Yogyakarta: Laboratory of Bioanthropology and Paleoanthropology, Gadjah Mada University Faculty of Medicine.
10. Martin RD, MacLarnon AM, Phillips JL, Dobyms WB (2006) Flores hominid: New species or microcephalic dwarf? *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 288A(11): 1123-1145.
11. Martin RD, MacLarnon AM, Phillips JL, Dussubieux L, Williams PR, Dobyms WB (2006) Comment on "The Brain of LB1, *Homo floresiensis*". *Science*, 312: 999.
12. Weber J, Czarnetzki A, Pusch CM (2005) Comment on "The Brain of LB1, *Homo floresiensis*". *Science*, 310(5746): 236-236.
13. Henneberg M, Thorne A (2004) Flores human may be pathological *Homo sapiens*. *Before Farming*, (4): 2-3.
14. Obendorf PJ, Oxnard CE, Kefford BJ (2008) Are the small human-like fossils found on Flores human endemic cretins? *Proc R Soc B: Biol Sci*, 275(1640): 1287-1296.
15. Oxnard C, Obendorf PJ, Kefford BJ (2010) Post-cranial skeletons of hypothyroid cretins show a similar anatomical mosaic as *Homo floresiensis*. *PLoS One*, 5(9): e13018.
16. Hershkovitz I, Kornreich L, Laron Z (2007) Comparative skeletal features between *Homo floresiensis* and patients with primary growth hormone insensitivity (Laron Syndrome). *Am J Phys Anthropol*, 134(2): 198-208.
17. Richards GD (2006) Genetic, physiologic and ecogeographic factors contributing to variation in *Homo sapiens*: *Homo floresiensis* reconsidered. *J Evolution Biol*, 19(6): 1744-1767.
18. Argue D, Donlon D, Groves C, Wright R (2006) *Homo*

- floresiensis: microcephalic, pygmoid, Australopithecus, or Homo? *J Hum Evol*, 51(4): 360-374.
19. Gordon AD, Nevell L, Wood B (2008) The Homo floresiensis cranium (LB1): Size, scaling, and early Homo affinities. *Proc Nat Acad Sci USA*, 105(12): 4650-4655.
20. Lyras GA, Dermitzakis MD, Van der Geer A, Van der Geer SB, De Vos J (2009) The origin of Homo floresiensis and its relation to evolutionary processes under isolation. *Anthropol Sci*, 117(1): 33-43.
21. Baab KL, McNulty KP (2009) Size, shape, and asymmetry in fossil hominins: the status of the LB1 cranium based on 3D morphometric analyses. *J Hum Evol*, 57(5): 608.
22. Kaifu Y, Baba H, Kurniawan I, Sutikna T, Saptomo EW, Awe RD, Kaneko T, Aziz F, Djubiantono T (2009) Brief communication: "Pathological" deformation in the skull of LB1, the type specimen of Homo floresiensis. *Am J Phys Anthropol*, 140(1): 177-185.
23. Eckhardt RB, Henneberg M (2010) LB1 from Liang Bua, Flores: Craniofacial asymmetry confirmed, plagiocephaly diagnosis dubious. *Am J Phys Anthropol*, 143(3): 331-334.
24. Eckhardt RB, Weller A, McGrath KM, Henneberg M (2010) Abnormal is the new normal: in some paleoanthropological, but not biomedical research. *Am J Phys Anthropol Suppl*, 50: 99.
25. Falk D, Hildebolt C, Smith K, Brown P, Jungers W, Larson S, Sutikna T, Prior F (2010) Nonpathological asymmetry in LB1 (Homo floresiensis): A reply to Eckhardt and Henneberg. *Am J Phys Anthropol*, 143(3): 340-342.
26. Kubo D, Kono RT, Kaifu Y (2013) Brain size of Homo floresiensis and its evolutionary implications. *Proc R Soc B: Biol Sci*, 280(1760).
27. Falk D, Hildebolt C, Smith K, Morwood MJ, Sutikna T, Saptomo EW, Brunnsden B, Prior F (2005) Response to Comment on "The Brain of LB1, Homo floresiensis". *Science*, 310: 236-236.
28. Falk D, Hildebolt C, Smith K, Morwood MJ, Sutikna T, Brown P, Jatmiko, Saptomo EW, Brunnsden B, Prior F (2005) The Brain of LB1, Homo floresiensis. *Science*, 308(5719): 242-245.
29. Falk D, Hildebolt C, Smith K, Morwood MJ, Sutikna T, Jatmiko, Saptomo EW, Brunnsden B, Prior F (2006) Response to Comment on "The Brain of LB1, Homo floresiensis". *Science*, 312: 999.
30. Falk D, Hildebolt C, Smith K, Morwood MJ, Sutikna T, Saptomo EW, Imhof H, Seidler H, Prior F (2007) Brain shape in human microcephalics and Homo floresiensis. *Proc Nat Acad Sci USA*, 104(7): 2513-2518.
31. Brown P, Maeda T (2009) Liang Bua Homo floresiensis mandibles and mandibular teeth: a contribution to the comparative morphology of a new hominin species. *J Hum Evol*, 57(5): 571.
32. Jungers WL, Kaifu Y (2011) On dental wear, dental work, and oral health in the type specimen (LB1) of Homo floresiensis. *Am J Phys Anthropol*, 145(2): 282-289.
33. Roberts RG, Westaway KE, Zhao J, Turney CS, Bird MI, Rink WJ, Fifield LK (2009) Geochronology of cave deposits at Liang Bua and of adjacent river terraces in the Wae Racang valley, western Flores, Indonesia: a synthesis of age estimates for the type locality of Homo floresiensis. *J Hum Evol*, 57(5): 484-502.
34. Tocheri MW, Orr CM, Larson SG, Sutikna T, Saptomo EW, Due RA, Djubiantono T, Morwood MJ, Jungers WL (2007) The primitive wrist of Homo floresiensis and its implications for hominin evolution. *Science*, 317: 1743-1745.
35. Orr CM, Tocheri MW, Burnett SE, Awe RD, Saptomo EW, Sutikna T, Jatmiko, Wasisto S, Morwood MJ, Jungers WL (2013) New wrist bones of Homo floresiensis from Liang Bua (Flores, Indonesia). *J Hum Evol*, 64(2): 109-129.
36. Larson SG, Jungers WL, Morwood MJ, Sutikna T, Saptomo EW, Due RA, Djubiantono T (2007) Homo floresiensis and the evolution of the hominin shoulder. *J Hum Evol*, 53(6): 718-731.
37. Larson SG, Jungers WL, Tocheri MW, Orr CM, Morwood MJ, Sutikna T, Due AWE R, Djubiantono T (2009) Descriptions of the upper limb skeleton of Homo floresiensis. *J Hum Evol*, 57(5): 555-570.
38. Jungers WL, Harcourt-Smith W, Wunderlich RE, Tocheri MW, Larson SG, Sutikna T, Due RA, Morwood MJ (2009) The foot of Homo floresiensis. *Nature*, 459: 81-84.
39. Jungers WL, Larson SG, Harcourt-Smith W, Morwood MJ, Sutikna T, Due Awe R, Djubiantono T (2009) Descriptions of the lower limb skeleton of Homo floresiensis. *J Hum Evol*, 57(5): 538-554.
40. Falk D, Hildebolt C, Smith K, Jungers W, Larson S, Morwood M, Sutikna T, Saptomo EW, Prior F (2009) The type specimen (LB1) of Homo floresiensis did not have Laron Syndrome. *Am J Phys Anthropol*, 140(1): 52-63.
41. Rauch A, Thiel CT, Schindler D, Wick U, Crow YJ, Ekici AB, van Essen AJ, Goecke TO, Al-Gazali L, Chrzanowska KH (2008) Mutations in the pericentrin (PCNT) gene cause primordial dwarfism. *Science*, 319: 816-819.
42. Kaifu Y, Baba H, Sutikna T, Morwood MJ, Kubo D, Saptomo EW, Jatmiko, Rokhus DA, Djubiantono T (2011) Craniofacial morphology of Homo floresiensis: Description, taxonomic affinities, and evolutionary implication. *J Hum Evol*, 61(6): 644-682.
43. Argue D, Morwood MJ, Sutikna T, Saptomo EW (2009) Homo floresiensis: a cladistic analysis. *J Hum Evol*, 57(5): 623-639.
44. Morwood MJ, O'Sullivan PB, Aziz F, Raza A (1998) Fission-track ages of stone tools and fossils on the east Indonesian island of Flores. *Nature*, 392: 173-176.
45. Moore MW, Sutikna T, Morwood MJ, Brumm A (2009) Continuities in stone flaking technology at Liang Bua, Flores, Indonesia. *J Hum Evol*, 57(5): 503-526.
46. Moore MW, Brumm A (2007) Stone artifacts and hominins in island Southeast Asia: New insights from Flores, eastern Indonesia. *J Hum Evol*, 52(1): 85-102.
47. Brumm A, Aziz F, van den Bergh GD, Morwood MJ, Moore MW, Kurniawan I, Hobbs DR, Fullagar R (2006) Early stone technology on Flores and its implications for Homo floresiensis. *Nature*, 441: 624-628.
48. Moore MW, Brumm A (2009) Homo floresiensis and the African Oldowan, Netherlands: Springer: 61-69.
49. Van Den Bergh GD, Meijer H, Due Awe R, Morwood MJ, Szabo K, Van den Hoek Ostende LW, Sutikna T, Saptomo EW, Piper PJ, Dobney KM (2009) The Liang Bua faunal remains: a 95k. yr. sequence from Flores, East Indonesia. *J Hum Evol*, 57(5): 527-537.
50. Bromham L, Cardillo M (2007) Primates follow the 'island rule': implications for interpreting Homo floresiensis. *Biology letters*, 3(4): 398-400.
51. Migliano AB, Vinicius L, Lahr MM (2007) Life history trade-offs explain the evolution of human pygmies. *Proc Nat Acad Sci USA*, 104: 20216-20219.
52. Holliday TW, Franciscus RG (2009) Body size and its consequences: Allometry and the lower limb length of Liang Bua 1 (Homo floresiensis). *J Hum Evol*, 57(3): 223-228.