

How many kinds of humans coexisted in the recent past, and how did they relate?

过去十万年里的四种人及其间的关系

吴新智*, 崔娅铭

中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044

* 联系人, E-mail: wuxinzh@ivpp.ac.cn

2016-05-07 收稿, 2016-05-18 修回, 2016-05-19 接受, 2016-07-21 网络版发表

中国科学院科技服务网络计划(STS 计划)(KFJ-EW-STS-074)、中国科学院战略先导专项(B类)(XDB03030100)、国家自然科学基金重大项目(41190081)和“第三极环境(TPE)”国际计划资助

摘要 在过去的大约十万年里, 已知共存的人类有四种: 早期现代人、尼安德特人、弗洛勒斯人和丹尼索瓦人。早期现代人是我们当代人最近的祖先, 形态与我们基本上一致。尼安德特人比早期现代人稍矮但身体和四肢粗壮, 平均脑量稍大, 晚更新世广布于欧洲, 在西亚和中亚也有分布, 消失于大约3万年前。古代DNA和形态学上的证据都证实, 尼安德特人和早期现代人发生过基因交流。当代人基因组中携带的源自尼安德特人的DNA对当代人的生理机能、形态乃至对某些疾病的患病风险都有影响。弗洛勒斯人化石只出土于印度尼西亚弗洛勒斯岛, 身材特别矮小, 脑量仅为现代人的三分之一, 生活于10~6万年前, 其来源与其他人类的关系至今仍是谜。丹尼索瓦人化石只出土于俄罗斯南西伯利亚阿尔泰山地区的丹尼索瓦山洞, 生活在大约4万年前, 出土了一根手指骨和两颗牙齿。DNA显示其为与尼安德特人和现代人共存的另一种人。美拉尼西亚人基因组中有 $4.8\% \pm 0.5\%$ 来自丹尼索瓦人, 有学者提示丹尼索瓦人与西藏人的基因交流对西藏人适应高原环境有帮助。另有研究称除了上述四种人以外, 也许还有另外一种人尚未被发现。

关键词 过去十万年, 早期现代人, 尼安德特人, 弗洛勒斯人, 丹尼索瓦人

在过去的大约10万年, 已知的人类有4种, 除了我们的直接祖先早期现代人外, 还有尼安德特人^[1]、弗洛勒斯人^[2]和丹尼索瓦人^[3]。

1 早期现代人

早期现代人属于解剖学上现代的智人, 其解剖结构已经基本上与当代人一致。智人可分为早期智人和晚期智人。后者又分早期现代人和当代人。早期现代人的最早代表是非洲埃塞俄比亚Omo的两个头盖骨, 年代大约19.6万年前^[4]。比较重要的、蕴含信息较丰富的有埃塞俄比亚Herto的16~15.4万年前的、被命名为智人长者亚种的一批化石^[5]。早期现代人在

更新世末期已经遍及五大洲。中国已经出土的最早的具有完全现代特征的人类化石是湖南道县福岩洞的47枚牙齿, 年代晚至8万年前, 可能早到12万年前^[6]。20世纪末和21世纪初对中国人大约一万例Y染色体的数次分析, 一致得出现代人于6万年前才从非洲到达中国的结论^[7~11]。道县化石的发现表明在比6万年还早的时候, 中国已有现代人, 对此提出了严重的挑战。广西崇左智人洞的一个下颌骨断片, 已经表现出从古老型人类向现代人类过渡的特征, 年代为早于10万年前^[12]。表明从古老型人类向现代人的过渡不只发生在非洲, 中国也经历过这个过程。此外, 我国还有几十个地点出土过早期现代人化石, 如田

引用格式: 吴新智, 崔娅铭. 过去十万年里的四种人及其间的关系. 科学通报, 2016, 61: 2681-2687

Wu X Z, Cui Y M. Four kinds of humans in past 100000 years and their relations (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 2681-2687, doi: 10.1360/N972016-00574

园洞、山顶洞、柳江等。

2 尼安德特人

尼安德特人(后文中简称“尼人”)头骨化石最初在1829年发现于比利时Forbes采石场的昂吉斯(Engis)洞,但是直到1856年在德国的尼安德Neander山谷(当时德文中,山谷作Thal)中的一个山洞发现了头盖骨和其他骨骼,经过研究并被命名为人属尼安德特种(*Homo neanderthalensis*)后才广为人知^[13]。这个学名的含义是尼安德特人,在生物分类上与我们属于同一个“属”,即人属(*Homo*),却代表一个不同的物种。但是尼人究竟是一个物种抑或只是智人的一个亚种,在20世纪和21世纪初长期存在争议。自从2010年古DNA分析表明尼人与智人之间存在基因交流以后人类学界达成共识^[1]:尼人只是智人的一个亚种,不再是一个与我们不同的物种。他们与我们在形态上的主要差别有头颅额部扁塌,前部有增厚的眉脊,颜面部特别是嘴鼻部向前突出,没有下巴颏子,平均脑量比我们稍大,身材较矮但四肢骨骼比较短粗,上臂与前臂,大腿与小腿的长度比值较大,牙齿较大等。他们会用火,除法国Saint Césaire等很少几处的尼人以早期现代人的技术制造石器外,尼人一般都以莫斯特技术制造石器来谋生,其工艺与早期现代人的很不同。尼人还不会制造艺术品,如壁画和雕塑等^[13]。

尼人与我们的直系祖先(早期现代人)共存于世的时间最长。西班牙Atapuerca SH山洞43万年前的人类化石具有一些尼人的形态特征,其核DNA实际上属于尼人,而线粒体DNA却与丹尼索瓦人关系密切^[14]。到大约12万年前在欧洲出现了典型的尼人,逐渐扩展到近东巴勒斯坦-以色列地区的Tabun和Keberra等处、中东伊拉克的Shanidar、中亚乌兹别克斯坦的Teshik-Tash和北高加索地区。至今再也没有出土比3万年前更晚,形态上表现为尼人的化石^[15]。

古人类学对于尼人与早期现代人的关系有一个复杂的认识过程。在2010年以前的相当长时间中,由于尼人与早期现代人之间在形态上和文化上差距都很明显,欧洲尼人的年代总体上较早,与欧洲早期现代人在生存时间上共存时间不长,只有几千年,古人类学家普遍认为很难想象尼人有足够的时间能够进化成形态差异如此大的早期现代人,事实上也没有发现形态上足以作为两者之间过渡类型的人类,因此2010年以前的主流观点是,尼人被早期现代人完

全取代而彻底灭绝。但是也有少数人类学家根据一些形态学研究主张尼人有部分基因传到现代人中,主张两者之间通过杂交有基因交流^[13,16,17]。

1999年报道了对出土于葡萄牙Abrigo do Lagar Velho的一个4岁左右儿童骨骼的研究。他生活在大约24500年前,保存了大部分骨骼,具有许多现代人特征。此外其股骨/胫骨的比例,骨干的粗壮度,胫骨髓的位置,下颌骨没有颞隆凸等都与尼人一致。也就是说这些尼人特征与早期现代人的特征镶嵌在一起,指示尼人与扩散进伊比利亚半岛的早期现代人在当地混合^[18]。但是许多学者认为这不是成人骨骼,不足为凭。2003年研究人员报道罗马尼亚Peștera cu Oase 34000~36000年前的下颌骨有大量特征属于现代人,有一些特征比如下颌孔周边的形态和白齿的比例等与尼人一致,总之具有古老型人类,早期现代人和可能属于尼人的形态学特征的镶嵌^[19]。但是当时无论古人类学还是分子生物学的主流观点仍旧坚持尼人完全灭绝,与现代人不可能杂交。2010年公布的尼人基因组草图^[1]表明现代人基因组中有1%~4%来自尼人,这个观点才得到纠正。2014年Fu等人^[20]报道从罗马尼亚这个下颌骨(此时的测年数据是37000~42000年前)提取的基因组中有6%~9%来自尼人,比迄今为止在其他任何现代人中检测到的都多。来自尼人的染色体片段的大小指示这个人的祖先在4~6代前接受来自尼人的基因组片段。而且这个人与后来的欧洲人共同具有的基因组片段并不比与东亚人共同具有的多,这个人群与东亚人的关系比与欧洲人的关系更密切。

尼人的形态特征不仅在欧洲早期现代人中有所出现,我国广东马坝出土的头盖骨的眼眶呈圆形,而中国其他人类化石眼眶均近长方形;广西柳江、四川资阳、云南丽江和贵州普定的头骨后部都有一个发髻状隆起,中国其他头骨化石从未有这个结构。反之此二特征可见于绝大多数尼人^[16]。此后在中国个别古人类中又发现一些在尼人中极多见而在中国其他人类化石中却表现极为不同的特征,比如云南马鹿洞下颌骨有白齿后空间^[21]与尼人一致,许家窑颞骨中的内耳前半规管相对较小,外侧半规管相对较大,后半规管比外侧半规管位置低,与尼人独有的衍生特征一致,而与中国其他人类化石不同^[22,23]。南京直立人头骨的鼻梁特别高耸^[24];陕西大荔头骨的眉脊中部最厚,具有鼻旁隆起,这几项特征分别与被认为可

能是尼人祖先的西班牙Atapuerca SH和与尼人祖先关系密切的希腊Petalona的化石一致。而这三项特征在中国其他人类化石上的表现都与尼人或其祖先不同。不同的结构应该有各自不同的基因背景,存在上述近似尼人而与中国其他人类化石不同的形态最合理的解释似乎应该是尼人基因流向东亚的结果。

3 古DNA表现的尼人与现代人的关系

Wall等人^[25]使用两种互补的方法将已发表的尼人基因组与一套高覆盖率的、更大的现代人基因组序列数据进行比较,以详细地检验尼人与现代人之间的关系。他们发现,与Meyer等人^[26]得到的结果一致,尼人对东亚人贡献的DNA比对欧洲人的贡献更多。他们得出结论认为尼人与现代人的混合不止出现一次和在一个地方。

因此虽然目前只能在形态学方面看出尼人与东亚古人类之间混合的线索或证据,我们相信在获得更多适合的化石,提取并分析古DNA之后,也会出现类似罗马尼亚Peștera cu Oase的情况,形态学和古DNA共同认证尼人和东亚古人类的混合。

Reich带领的团队^[27,28]2014年报道,通过比较尼人化石与东亚人和欧洲人基因组发现,现代人含有大量源自尼人的、影响角蛋白合成的基因。角蛋白有助于皮肤防水,并且使得它对热和冷敏感,阻挡病原体侵入人体。这样的尼人基因可能帮助现代人很快适应欧洲和亚洲较冷的环境。还有一些基因似乎使得现代人对例如糖尿病、肝硬化、红斑狼疮、Crohn's病(局限性肠炎)、视神经乳头大小更加敏感,吸烟更容易上瘾。Vernot和其导师Akey^[29]研究了千人基因组中的379个欧洲人和286个东亚人(共计665人),也检测到尼人基因在皮肤色素方面对现代人适应环境所作出的贡献。他们得出与先前的研究一样的结论:在东亚和欧洲人的基因组中只有很少量来自尼人,但是因为各个人携带不同聚合的古老基因,现代人中源自尼人的基因总量则高得多。他们发现源自尼人遗传片段的总量约为尼人基因组的20%,而Reich的实验室则发现30%^[28]。Sankararaman等人^[27]研究了现在的1004个人的基因组,提示尼人的等位基因可以帮助现代人适应非洲以外的环境,一些源自尼人的与疾病的风险有关的基因也存在于现代人的基因组中,说明尼人基因对现代人基因组的塑造作出了贡献。Simonti等人^[30]2016年报道发现尼人等位基因与

现代人神经学、心理学、免疫学、皮肤学的表现型都有联系,与患抑郁症的风险、患阳光照射所引起的皮肤损伤(光化学角化症)的风险、高凝血症、吸烟成瘾有重大的关联。Khrameeva等人^[31]2014年报道尼人基因还涉及到现代人的脂质代谢。

近年欧洲和美国的分子人类学家通过对越来越多的古DNA样本和千人基因组的分析,对尼人与早期现代人之间的基因交流有了更多的认识。Sankararaman等人^[27]还发现源自尼人的基因引起现代人男性生育能力降低。在睾丸中比在其他组织中表达更多的一些基因中源自尼人的变异特别少,而X染色体中源于尼人的变异减少了大约5倍,这些结果提示,尼人基因在现代人基因组某些区段减少的部分原因可能是引起男性降低生育能力的源自尼人的等位基因,因而受到了反向自然选择的作用。

这一类研究刚刚开始,以后可能还会发现混杂进现代人基因组的古老DNA在现代人的更多生理机能和形态上产生的影响。

Fu等人^[32]分析了大约45000年前到7000年前的51个欧亚大陆的基因组记录,发现在45000~7000年前之间的一段时间中,欧洲现代人中尼人DNA的比例从3%~6%降低到2%左右。

研究还发现不仅尼人对现代人的基因组有贡献,反之亦然。Kuhlwilm等人^[33]对阿尔泰山的尼人和丹尼索瓦人与出自西班牙和克罗地亚的两个尼人的第21号染色体的基因序列作了分析,发现在早期从非洲的现代人分离出来的一个人群大约10万年前对阿尔泰山的尼人祖先的基因组作过贡献。

4 弗洛勒斯人

弗洛勒斯人化石2003年出土于印度尼西亚弗洛勒斯岛的良巴洞^[2],因为身材特别矮小被昵称为霍比特人。其身高估计为106 cm,脑量大约400 mL,相当于我们大多数人脑量的三分之一,工具是粗制的石器。弗洛勒斯人化石的意义至今仍是谜,一部分学者认为其与正常现代人不同的诸多形态特征是病理表现,例如头骨特小是由于小头症,身材矮小却没有超出现在大洋洲和东南亚的矮小人群的变异范围;而主流观点认为这些化石代表一个与智人不同的物种。他们迄今只发现于弗洛勒斯岛的一个山洞中,没有证据表现其与同时的其他人类有什么联系。因为其有许多特征(如下颌骨、骨骼粗壮度、

脑量等)近似非洲的南方古猿,有的研究人员推测他们的祖先是在直立人出现前从古人类进化主流分离出来的一个支系,甚至可能比我们的祖先更早走出非洲.还有人推测他们的祖先是直立人的一支,孤立地生活在这个小岛上,岛上食物短缺导致躯体较大者不易存活,其后代越变越小^[34].过去报道他们生活在18000年前,最近通过将碳-14、²³⁰Th/²³⁴U热释光、光释光、红外释光、电子自旋共振和电子自旋共振/铀系法等7种方法应用于在考古学发掘中获得的碳、流石、石英、长石颗粒和牙齿釉质等材料进行测年,结果认为人类化石和包含它的堆积物的年代是10~6万年前,而可能是他们制造石器的年代是19~5万年前^[35,36].

5 丹尼索瓦人

丹尼索瓦人(后文中简称“丹人”)化石出土于俄罗斯西伯利亚阿尔泰地区的丹尼索瓦山洞,生活在大约4万年前,只出土了一根手指骨和两颗牙齿.指骨属于第五手指,牙齿是几乎完整的左第三,也可能是第二上臼齿,很大(前后径13.1 mm,左右径14.7 mm).作为第三臼齿,其尺寸大于除大约200多万年前的能人和鲁道夫人之外的所有人属化石,相当于南方古猿的牙齿.作为第二臼齿则大于尼人和早期现代人,与直立人和能人相近.牙齿的线粒体基因组与指骨的高度相近,其DNA与现代人以及尼人都有很大差异,目前被普遍认为应该代表一种新的人类,但是普遍不为他使用一个新的物种名,其与尼人接近的程度比与现代人接近的程度大.假设人与黑猩猩分离时间为650万年前,而不是如20世纪遗传学界普遍认为的500万年前,以之为基准进行计算,则丹人与尼人分离的平均时间在64万年前,与今天非洲人分离时间是80万年前.估计美拉尼西亚人基因组的4.8%±0.5%来自丹人.美拉尼西亚人基因组的7.4%±0.8%可能来自与古老人群的混合^[1,3,37,38].

Reich等人^[38]主张丹人晚更新世可能广泛分布在亚洲,却认为没有丹人基因流进所有的欧亚现代人. Skoglund和Jacobsson^[39]称在欧亚大陆的人群和美洲印第安人的基因组中发现丹人的遗传信号,该信号在东南亚人群中最为明显.而Wall及同事没有检测到在欧洲人和东亚人中丹人遗传片段在数量上存在

显著差异.他们称这可能是由于后者分析的是东亚北部(北京和日本)的人,而非东南亚人群^[25]. Qin等人^[40]分析了世界各地的221个人群的2493个人的基因组范围的单核苷酸多态性,结果显示在欧亚大陆东部和美洲土著人中有很低水平的源自丹人的广泛分布的遗传信号,还证实大洋洲人源自丹人的成分高于东亚人和美洲土著人.丹人对大洋洲人祖先的贡献与新几内亚人祖先贡献的量相关,但是与澳大利亚土著祖先的贡献量无关,而东亚人和美洲土著祖先中源自丹人的成分与他们中源自新几内亚或者澳洲土著的(基因)成分相关的程度是相等的,这提示,欧亚大陆东部的人、美洲土著和大洋洲人群中源自丹人的成分有共同来源^[40].

Huerta-Sánchez等人^[41]在40个西藏人和40个汉人的EPAS1基因所在的区域测序,并且扫描全世界的大量人群后,发现这个单倍体类型仅仅发现于丹人和西藏人,在汉人中则出现率很低.由于这个单倍体的长度比较长,以及这种相似性并未见于其他人群,使得西藏人和丹人共同具有的这个单倍体类型几乎不可能是由于统计误差,而更可能是由于基因渗入,也就是暗示西藏人的祖先人群曾经与丹人发生过基因交流.前人的研究已经发现EPAS1与血液中氧气含量的控制有关,可能帮助人类适应低氧环境,因此这个发现显示出,西藏人与丹人或其他人类的混合提供了帮助其适应新环境的遗传上的变异^[41].

西班牙Atapuerca SH山洞43万年前古人类的线粒体DNA与丹人关系密切^[14].丹尼索瓦与西班牙和美拉尼西亚群岛相距都很远,远超万里,可见其基因流影响范围之广远.古DNA研究起步不久,方兴未艾,可以预见关于丹人与其他古人类的关系在上述三地之间的广大地域还会涌现更多的证据和线索.丹尼索瓦是新疆阿尔泰地区的近邻,中国位居丹尼索瓦和美拉尼西亚之间.我们有理由推测,随着我国古DNA研究分析的开展,在中国应能发现后两地区间基因交流留下的痕迹.

6 还有第五种人?

有学者著文称:还可能有除尼人和丹人以外的其他古老人与东亚现代人有过杂交^[39].因此除了上述四种人以外也许还有另外一种人等待我们去发现.

参考文献

- 1 Green R E, Krause J, Briggs A W, et al. A draft sequence of the Neandertal genome. *Science*, 2010, 328: 710–722
- 2 Brown P, Sutikna T, Morwood M J, et al. A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, 2004, 431: 1055–1061
- 3 Krause J, Fu Q, Good J M, et al. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature*, 2010, 464: 894–897
- 4 McDougall I, Brown F H, Fleagle J G. Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia. *Nature*, 2005, 433: 733–736
- 5 White T D, Asfaw B, DeGusta D, et al. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 2003, 423: 742–747
- 6 Liu W, Martinon-Torres M, Cai Y J, et al. The earliest unequivocally modern humans in southern China. *Nature*, 2015, 526: 696–699
- 7 Su B, Xiao J, Underhill P, et al. Y-chromosome evidence for a northward migration of modern humans into Eastern Asia during the last Ice Age. *Am J Hum Genet*, 1999, 65: 1718–1724
- 8 Ke Y H, Su B, Xiao J H, et al. Y-chromosome haplotype distribution in Han Chinese populations and modern human origin in East Asians. *Sci China Ser C-Life Sci*, 2001, 44: 225–232 [柯越海, 宿兵, 肖君华, 等. Y 染色体单倍型在中国汉族人群中的多态性分布与中国人群的起源及迁移. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2000, 30: 614–620]
- 9 Ke H Y, Su B, Li H Y, et al. Y-chromosome evidence for no independent origin of modern human in China. *Chin Sci Bull*, 2001, 46: 935–937 [柯越海, 宿兵, 李宏宇, 等. Y 染色体遗传学证据支持现代中国人起源于非洲. *科学通报*, 2001, 46: 411–414]
- 10 Hawks J. The Y chromosome and the replacement hypothesis. *Science*, 2001, 293: 567
- 11 Ke Y H, Su B, Song X, et al. African origin of modern humans in East Asia: A tale of 12000 Y chromosomes. *Science*, 2001, 292: 1151–1153
- 12 Liu W, Jin C Z, Zhang Y Q, et al. Human remains from Zhirendong, South China, and modern human emergence in East Asia. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 19201–19206
- 13 Wolpoff M H. *Human Evolution*. New York: McGraw-Hill, Inc., 1996
- 14 Meyer M, Arsuaga J L, de Filippo C, et al. Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature*, 2016, 531: 504–507
- 15 Hublin J J. Out of Africa: Modern human origins special feature: the origin of Neandertals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 16022–16027
- 16 Wu X Z. Comparative study of early *Homo sapiens* from China and Europe (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 1988, 7: 287–293 [吴新智. 中国和欧洲早期智人的比较研究. *人类学学报*, 1988, 7: 287–293]
- 17 Wu X Z. Chinese human Paleontological study in 20th century and prospects (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 1999, 18: 165–175 [吴新智. 20 世纪的中国人类古生物学研究与展望. *人类学学报*, 1999, 18: 165–175]
- 18 Duarte C, Mauricio J, Pettitt P B, et al. The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 7604–7609
- 19 Trinkaus E, Moldovan O, Milota S, et al. An early modern human from the Pestera cu Oase, Romania. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 11231–11236
- 20 Fu Q, Hajdinjak M, Moldovan O T, et al. An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor. *Nature*, 2015, 524: 216–219
- 21 Curnoe D, Xueping J, Herries A I, et al. Human remains from the Pleistocene-Holocene transition of southwest China suggest a complex evolutionary history for East Asians. *PLoS One*, 2012, 7: 31918
- 22 Wu X J, Crevecoeur I, Liu W, et al. Temporal labyrinths of eastern Eurasian Pleistocene humans. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 10509–10513
- 23 Ji X P, Wu X J, Wu Y, et al. The temporal bony labyrinthine morphology of *Homo Longlin 1* from the Pleistocene–Holocene transition of South China (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2014, 59: 3517–3525 [吉学平, 吴秀杰, 吴芸, 等. 广西隆林古人类颞骨内耳迷路的 3D 复原及形态特征. *科学通报*, 2014, 59: 3517–3525]
- 24 Wu R K, Wu X Z, Zhang Y Y. Nanjing skull No.1 (in Chinese). In: Wu R K, Li X X, Wu X Z, et al, eds. *Homo erectus* from Nanjing. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Publishing House, 2001. 35–67, 261–273 [吴汝康, 吴新智, 张银运. 南京直立人 1 号头骨. 见: 吴汝康, 李星学, 吴新智, 等, 编. 南京直立人. 南京: 江苏科学技术出版社, 2002. 35–67, 261–273]
- 25 Wall J D, Yang M A, Jay F, et al. Higher levels of neanderthal ancestry in East Asians than in Europeans. *Genetics*, 2013, 194: 199–209

- 26 Meyer M, Kircher M, Gansauge M T, et al. A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science*, 2012, 338: 222–226
- 27 Sankararaman S, Mallick S, Dannemann M, et al. The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. *Nature*, 2014, 507: 354–357
- 28 Gibbons A. Neandertals and moderns made imperfect mates. *Science*, 2014, 343: 471–472
- 29 Vernot B, Akey J M. Resurrecting surviving Neanderthal lineages from modern human genomes. *Science*, 2014, 343: 1017–1021
- 30 Simonti C N, Vernot B, Bastarache L, et al. The phenotypic legacy of admixture between modern humans and Neandertals. *Science*, 2016, 351: 737–741
- 31 Khrameeva E E, Bozek K, He L, et al. Neanderthal ancestry drives evolution of lipid catabolism in contemporary Europeans. *Nat Commun*, 2014, 5: 3584
- 32 Fu Q, Posth C, Hajdinjak M, et al. The genetic history of Ice Age Europe. *Nature*, 2016, 534: 200–205
- 33 Kuhlwilm M, Gronau I, Hubisz M J, et al. Ancient gene flow from early modern humans into Eastern Neanderthals. *Nature*, 2016, 530: 429–433
- 34 Aiello L C. Five years of *Homo floresiensis*. *Am J Phys Anthropol*, 2010, 142: 167–179
- 35 Roberts R G, Westaway K E, Zhao J X, et al. 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*, 2009, 57: 484–502
- 36 Sutikna T, Tocheri M W, Morwood M J, et al. Revised stratigraphy and chronology for *Homo floresiensis* at Liang Bua in Indonesia. *Nature*, 2016, 532: 366–369
- 37 Callaway E. Fossil genome reveals ancestral link. *Nature*, 2010, 468: 1012
- 38 Reich D, Green R E, Kircher M, et al. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*, 2010, 468: 1053–1060
- 39 Skoglund P, Jakobsson M. Archaic human ancestry in East Asia. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 18301–18306
- 40 Qin P, Stoneking M. Denisovan ancestry in east Eurasian and native American populations. *Mol Biol Evol*, 2015, 32: 2665–2674
- 41 Huerta-Sánchez E, Jin X, Asan, et al. Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA. *Nature*, 2014, 512: 194–197

Four kinds of humans in past 100000 years and their relations

WU XinZhi & CUI YaMing

Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China

In the past 100000 years four kinds of humans coexisted. They are early modern humans, Neanderthals, *Homo floresiensis*, and Denisovans. Early modern humans are ancestors of extant humans and have fundamentally similar morphology to that of ours. Neanderthals are slightly shorter than modern humans. They have robust extremities and larger brain volume, Neanderthals inhabited widely in Europe and also distributed in West and Central Asia. They disappeared around 30000 year ago. Evidence of DNA analysis and morphology verified the gene flow between Neanderthals and early modern humans. The genes with Neanderthal ancestry in the genome of extant humans have definite influences on the physiology, morphology and risk for certain diseases in extant humans. Fossils of *Homo floresiensis* were unearthed only in Flores Island, Indonesia. This kind of humans is very short, with cranial capacity as small as one third of extant humans. They lived 100000–60000 years ago. The origin and their relation with other kinds of humans are mysteries. Fossils of Denisovans were unearthed only at Denisova Cave of Altai region, south Siberia of Russia and only a finger bone and two teeth were found. Denisovans are identified by DNA analysis and lived around 40000 years ago. In the genome of Melanesians $4.8\% \pm 0.5\%$ are derived from Denisovans. It is suggested that the gene flow with Denisovans was helpful for the adaptation of Tibetans to the high plateau environment. Paleo-DNA study also suggests that perhaps another kind of humans coexisted with our ancestor during this period.

past 100000 years, early modern humans, Neanderthals, *Homo floresiensis*, Denisovans

doi: 10.1360/N972016-00574



吴新智

男，1928年6月生于安徽合肥。中国科学院院士。1953年毕业于上海医学院医本科。1961年中国科学院研究生院毕业。历任中国科学院古脊椎动物与古人类研究所助理研究员至研究员、副所长，中国解剖学会名誉理事长。长期从事古人类学特别是现代人起源的研究。1990年被评为中国科学院优秀研究生导师，曾获中国科学院自然科学一等奖，国家科技进步二等奖，国家图书奖，中宣部“五个一工程”奖，中国社会科学院郭沫若历史科学二等奖等。