人類譜系的基因解讀

⊙ 李輝、宋秀峰、金力

生物進化論告訴我們,地球上所有生物都是同一起源的,處在同一棵進化大樹的枝枝蔓蔓上。人類這個群體也是這棵大樹上的一部分,屬於動物界一脊索動物門(脊椎動物亞門)一哺乳綱一靈長目(類人猿亞目)一人科。而實際上人科僅僅是為滿足人類自以為超然的主觀願望而設的,人類根本只是猩猩科中的幾個相近屬,黑猩猩與人之間的差距相比其與大猩猩要近得多。所以人類的進化也是與其他生物的進化一樣,符合生物進化論的普遍規律。地球上曾經出現過的人類,究根探底都是同一起源的,這也是進化論的基本原則。現存的人類屬於一個物種,使我們覺得人類很特別、很孤單。其實,從發現人類化石最早的440萬年前起,人類譜系的演化經歷了一個相當曲折多元化的過程。至少有四個屬17種人類物種先後出現,在180萬年前的肯尼亞甚至同時有四個物種生存於同一區域內1。古人類學為我們建立了人類的總體粗線條譜系,最新的現代分子生物學手段又使我們有能力著手構建現代人類的精細譜系,探究現存的人類是怎樣產生、分化和演變的奧秘。

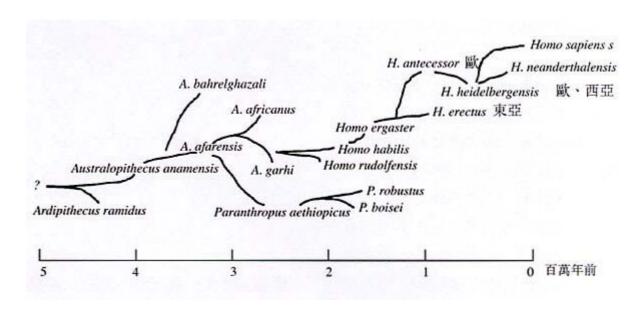


圖 1 根據人類化石推測的系統樹

一 多地區起源說是否一廂情願

人類經歷了漫長的進化演變歷程,從東非直立人(Homo ergaster)進化到早期智人(H. heidelbergensis, H. neanderthalensis),一直到約10萬年前進化到晚期智人(H. sapiens sapiens),即今天的現代人類。最初的人類可能出現於500到700萬年前的非洲,這一觀點在學術界沒有太多爭議²。然而,現代人類如何發展而來?這疑問一直引起學術界的廣泛興趣,並且爭論持續不斷。目前關於現代人類起源最主要的兩種觀點分別是非洲起源學說

和多地區起源學說。兩種假說都認為直立人起源於非洲的東非直立人,然後大致在100萬年前 走出非洲,遷移到歐亞大陸。但非洲起源學說認為現代人類起源於10萬年前非洲的第二次遷 移,走出非洲以後完全取代了其他地區的古人種。多地區起源學說又稱獨立起源假說,認為 世界各地的人類是獨立起源,即由各地的非洲直立人、海德堡人、尼安德特人、東亞直立人 各自獨立進化到現代人類的幾大人種(亞種)。

非洲起源學說自80年代末首次提出後,得到許多考古學證據支持。然而在包括中國大陸在內的東亞地區陸續出土了大量人類化石,這種化石存在形態一致性的延續和在地域上的廣泛分布。因此許多考古學家和古人類學家對非洲起源假說表示質疑,他們認為亞洲與非洲一樣存在著「直立人→早期智人→現代人」的進化演變歷程,因而認為現代人類起源是多地區的。1987年,卡恩(Rebecca Cann)等人運用母系遺傳的線粒體DNA多態性研究,提出了著名的「夏娃假說」,揭開了運用遺傳學方法探索史前人類歷史的序幕3。「夏娃假說」以及對歐洲尼安德特人的遺傳學分析結果都支持非洲起源假說。於是此觀點在考古學及古生物學界引起了軒然大波,這樣就使得包括中國大陸在內的東亞地區成為驗證人類起源模式最受關注的地區。

值得注意的是,多地區起源說也很難解決進化論方面的悖論。生物進化中常常是在生存條件好的時期發生大量物種,當環境改變時則物種大量滅絕。所以淘汰的物種是絕大多數,存活的是極少數。這100萬年來,亞歐大陸幾段生存環境惡劣的時期足以淘汰與其他動物生存能力沒多大差異的古人種,各地的人種為何都要存活下來了,而不是與其他生物一視同仁地遵循進化論的淘汰法則?兩個物種在分開後,必然是隨著時間的久遠,差距越來越大。但是按多地區起源說,人類卻很奇怪,即便直立人、早期智人和晚期智人沒有物種的差別,他們在這100萬年裡非但差距沒有變大,而且還變小了,甚至100萬年的差距還不足以使各人種產生生殖隔離。人類又特立獨行地違反進化論的距離法則。我們不禁要問,多地區起源說為人類勾勒的進化路徑,是否太一廂情願了?

二源於非洲的現代人譜系

「夏娃學說」引起了許多爭議,但是隨著遺傳學技術的不斷成熟,這些爭議陸陸續續地塵埃落定。運用遺傳學技術研究人類群體的進化,就是利用一些遺傳標記來追溯人類群體起源遷移事件發生的大致時間及路線。目前研究早期人類進化和遷移最理想的遺傳標記,公認是Y染色體擬常染色體非重組區段的SNP標記(NRY)4。這是由於人體內只存在一份父系遺傳Y染色體非重組區,可以有效地排除交換重組的混血干擾;同時SNP突變率低更能穩定地遺傳,可以忠實地記錄進化事件;再由於以單倍體存在的Y染色體,其有效群體大小只有常染色體位點的1/4,所以易產生人群特異性的單倍型。

2001年斯坦福大學的昂德希爾(Peter A. Underhill)等人利用變性高效液相層析技術 (DHPLC),分析得到了218個Y染色體非重組區 (NRY) 位點構成的131個單倍型,在對全球 1,062個代表性個體考察結果顯示明顯的群體親緣關係⁵。這是目前遺傳學技術發展的可用於人類進化和起源研究最多的遺傳標記,通過對這218個NRY在全世界各地區代表群體中多態性分布清晰展示了現代人類的種群大致聚類樹。

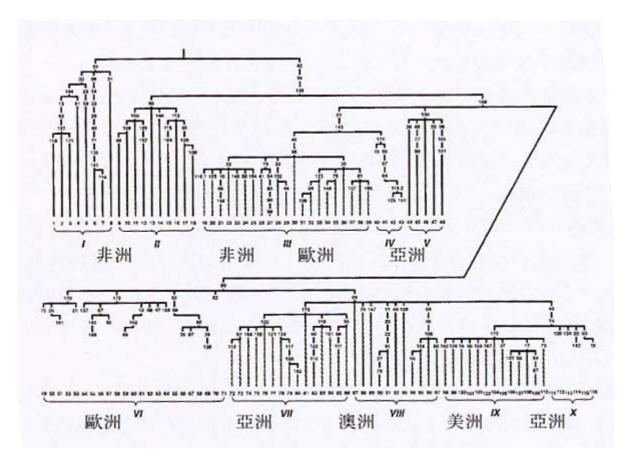


圖2展示的系統樹從上到下代表了分支產生的早晚。很顯然,最早的分支都發生在非洲人群中,而後再分出歐洲和亞洲。美洲和澳洲的分化都發生在亞洲的分化之下。這說明人類從非洲人群分出歐洲和亞洲人群,美洲和澳洲人群又起源於亞洲人群。這就是與「夏娃學說」相印證的「亞當學說」。根據突變的速率計算出來的非洲人群分化出歐亞人群的大致時間是十多萬年。

三 東亞現代人群起源

對東亞人群的起源,爭議一直頗多。許多古人類學家至今堅持東亞也是現代人的一個發源地,但是遺傳學的研究越來越不支持這種觀點。

1998年褚嘉祐等人利用30個常染色體微衛星位點(Microsatellites)分析了28個東亞人群,包括漢族的南北人群的遺傳結構,結果都支持現代中國人來源於非洲,並經由東南亞進入中國大陸⁶。由於微衛星位點突變率較高,對研究較久遠的人類進化事件和人群遷移有一定的局限,因此來源東亞地區的資料並不能令人信服排除多地區起源的假說。

1999年宿兵等人⁷利用19個Y-SNP構成的一組Y染色體單倍型,這19個Y-SNP覆蓋了所有東亞和太平洋地區群體具有的單倍型,用這一套單倍型來系統研究包括中國在內的東亞人群的起源和遷移。這一研究將克服褚嘉佑等人的研究因使用常染色體微衛星標記和樣本量少帶來的遺憾。研究的樣本量為925份個體,包括中國少數民族和各省份的漢族個體、東北亞群體、東南亞群體和來自非洲、美洲和大洋洲的群體。

圖 3 東亞地區晚期智人遷移路線

在由19個位點組成的16個單倍型中,一半 為東亞人群特有的單倍型。這一明顯的群 體特異性為研究人群遷移和人群間基因交



流提供了理想的工具。研究發現南方人群的基因多樣度高於北方人群,各人群的遺傳多樣度按東南亞非漢族人群、南方漢族人群、北方漢族人群、北方非漢族人群排列逐漸下降。而且南方的單倍型種類包括北方所有的種類。這種單一的梯度格局提示了一種重要的資訊,因為突變發生時間遠早於遷徙事件,這些突變不是在遷徙後形成的,所以遷徙應該是順著梯度下降的方向進行的。這揭示人類進入東亞始於南方。東南亞群體中的單倍型幾乎涵蓋全部中國和東亞的特異單倍型,因此東南亞可能是早期由非洲遷來的人群進入東亞可能是早期由非洲遷來的人群進入東亞可能是早期由非洲遷來的人群進入東亞可能是早期由非洲遷來的人群進入東亞可能是早期由非洲遷來的人群進入東亞可能是早期由非洲遷來的人群進入東亞可能是早期由非洲遷來的人群進入東亞可能是早期由非洲遷來的人群進入東亞可能是早期由非洲遷來的人群進入東亞可能是早期由非洲遷來的人群進入東亞的第一點,從那兒開始中國人的祖先從東南亞

區。這一發現與線粒體DNA單倍型分布相符。

在東亞群體的Y染色體多態性分析時發現有兩個關鍵的突變位點與東亞群體的非洲起源及隨後的遷移密切相關。所有現代東亞人的Y-SNP單倍型均來自較晚發生的突變,更早的類型僅非洲群體所特有。因此研究認為在所有被觀察的739個東亞個體全部來自非洲,這揭示走出非洲的群體有可能是完全代替東亞的當地群體,這種可能性只有進一步擴大東亞人群的研究樣本量才能證實。誠然,東亞地區在地質史上是很特殊的,據認為冰川期氣候在中國南方仍能適應大型哺乳動物生存繁衍,而中國古人類化石有連續性特徵。雖然這些證據仍有爭議,但很難否認會有少數10萬年之前的中國「原住民」(早期智人 Homo sapiens)與後來出於非洲經由東南亞進入中國的「新移民」(晚期智人)共同構成了現代中國人的祖先。

2000年柯越海等利用了M89、M130和YAP這三個古老的Y-SNP,對來自中國各地近12,000份男性 隨機樣本進行了基因分型研究8。其目的就是在擴大東亞地區樣本量的基礎上看這種即使存在 也貢獻率極少的不完全取代的可能性。所選擇的三個Y染色體多態型M89、M130和YAP是在M168 突變型的基礎上產生的三個突變類型。據認為M168是人類在非洲時產生的突變型,其原始型僅出現在東非人群,除非洲以外的現代人及部分非洲人都帶有M168的突變型。M168是現代人類單一起源於非洲的最直接證據。非洲以外地區沒有發現個體具有比M168更古老的突變型例子。該項研究結果顯示萬多份樣品無一例外具有M89、M130和YAP這三種突變型之一,並沒有發現個體攜帶有以上三種Y-SNP突變型之外的類型,也沒有出現破化系統樹的單向性的同時具有M89、M130和YAP突變的個體。這一結果與非洲以外的世界其他地區的基因分型結果是一致的。因此研究顯示了Y染色體的證據並不支持即便是對中國現代人起源可能起著極小作用的多地區起源假說。

因此,遺傳學研究尤其是Y染色體證明,東亞的現代人具有共同的非洲起源⁹,大致在距今 18,000-60,000年前最早的一批走出非洲的現代人進入東亞的南部,然後隨著東亞的冰川期結 束,逐漸北進,進入東亞大陸。另一支遷移的路線從東南亞大陸開始,向東逐漸進入太平洋 群島。

至此,對包括中國大陸在內的東亞現代人群體的一系列遺傳學研究,填補了過去在現代人類

起源研究中缺乏東亞人群資料的情況,同時,通過線粒體、常染色體和Y染色體微衛星標記和單核酸多態性等多種遺傳標記和分型手段對東亞群體的廣泛研究,均表明現代東亞人群來自於非洲,支持非洲起源假說¹⁰。

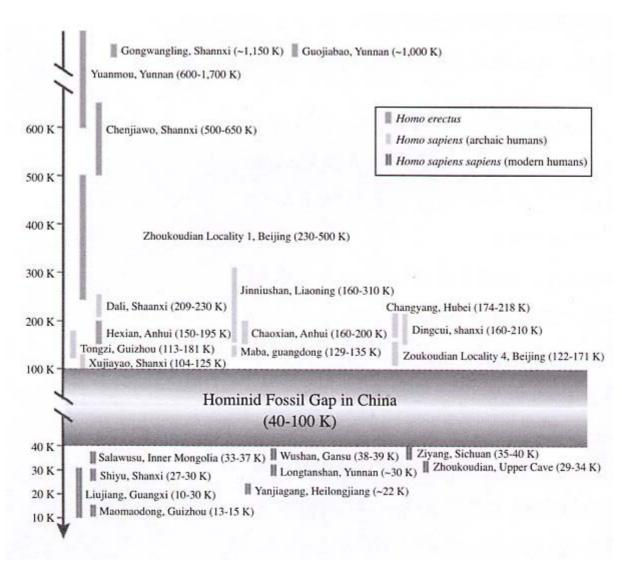


圖 4 東亞地區發現的人類化石年代分布顯示出的化石斷層

多地區起源假說對東亞地區提出質疑的依據是東亞尤其中國大陸發現的大量化石和考古學遺物¹¹。然而在最重要的化石證據上確實出現包括中國在內的東亞地區的化石斷層,而且是在現代人起源的關鍵時期,即4-10萬年之間。遺傳學的解釋認為這種化石上出現的斷層並非偶然,是由於東亞大陸在這一時期大量的生物物種滅絕造成了這種斷層,因為6-10萬年前的人類化石斷層與第四紀冰川期在該地區存在時間大體相符。解釋這一現象的可能原因是由於在距今5-10萬年前第四紀冰川的存在,使得這一時期包括中國大陸在內的東亞地區絕大多數的生物種類均難以存活。在冰川期結束後,非洲起源並經由東南亞由南及北進入中國大陸的現代人成了這塊領地的新居民。

四 分化年代估計——STR顯示的遺傳距離

為了估計早期現代人類進入中國的年代,宿兵等對含三個在漢族—藏緬民族中較多的單倍型(H6、H7和H8)的個體用三個微衛星標記位元點DYS389,DYS390和DYS391進行基因型分

型12。這一研究共篩選並分析了160個攜帶有M122突變漢族特異性單倍型的個體。

根據祖先有效群體大小 (Ne) ,微衛星標記的突變速率 (μ) ,群體中積累的突變數目 (V) ,對人群分化事件發生年代有一公式可以計算:

$$t = -N_e \ln(1-V/N_e \mu)$$

該公式適用於經歷了一次較強的瓶頸效應後產生快速增長的群體¹³,即從母群體中分化出一小部分人群,再增殖成子群體。對於公式中有效群體大小的估算,目前普遍接受的現代人男性的有效群體大小為5,000-10,000。因為考慮到亞洲群體比非洲群體的遺傳多樣性要小,亞洲男性群體的有效個數被定為750-2,000,突變率為0.18%,20年為一代。

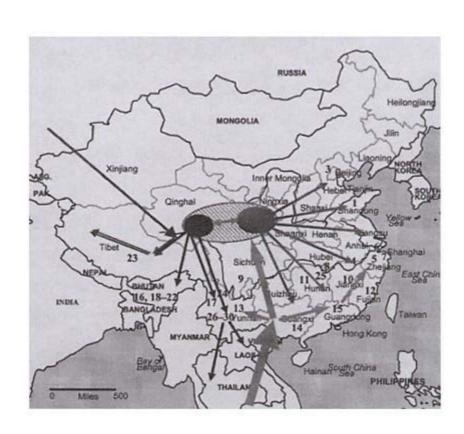


圖 5 漢藏語系人群的起源及遷移示意圖

據此在全部研究過的含M122突變的群體中得出M122C突變發生的年代大致是在18,000-60,000年前,在漢族和藏緬民族的M122突變個體中計算得出兩者的分野為5,000年(此年代由DYS390推算而得,是三個微衛星位點年代中最大的)。一般而言,單純從遺傳學角度對古代人類的群體遷移和基因突變年代的精確估算困難非常大,因為在上述公式中有效群體大小和突變率的估計帶來的偏差直接影響結果,但作出這樣的年代估算與體質形態學和考古學在齒型、石器和化石的發現相符。考古學研究表明涵蓋中國北方地區的北亞人種特有的Sinodont齒型發生在18,000-25,000年前,而這種齒型是由東南亞地區的類Sinodont齒型演變形成的,這與我們用公式推算出的M122C發生年代下限是相符的。此外,在西伯利亞、貝加爾湖和阿爾泰地區近來的考古學研究表明,這一地區的人類石器文明出現在25,000-45,000年前。如果西伯利亞和整個東亞群體由非洲起源並經東南亞遷移而形成,那麼現代人類進入東亞地區應該在北亞出現石器文明之前。認為M122C突變估算年代的上限60,000年前更接近於事實了,因此研究認為18,000-60,000年是早期現代人遷入東亞所造成的瓶頸效應的年代。據此,該研究認為隨著

冰川期逐漸消亡,非洲起源的現代人約在六萬年前從南方進入東亞,在以後的數萬年中逐漸 向北遷移,遍及中國大陸,北及西伯利亞。大約在8,500年前,在經歷了漫長的蒙昧時期後, 以仰韶文化為代表的最早的中華文明開始在黃河中上游地區萌芽。

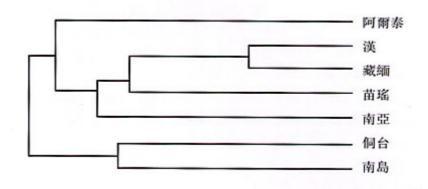
研究者對於世界人群分化年代的估算也作了大量的工作。坦普爾頓(Alan R. Templeton)在今年3月的《自然》(Nature)總結了這方面的研究結果¹⁴。由於不同的遺傳突變記錄了不同的事件,他發現,現代人走出非洲並不只是一次。至少在84萬年到42萬年前就已經有少部分人走出非洲了。而以線粒體及Y染色體估算,絕大部分人類走出非洲的時間是15萬年到八萬年前,之後又發生了幾次人群的回流和進一步擴張。與現代人完全取代古人類不同的是,一批批走出非洲的現代人相互融合,構成現代的世界人群。

五 精細的人群淵源分析

遺傳學研究人類譜系達到較精細的程度,就會對發現複雜的人類群體很難找到頭緒。語言學 研究以其翔實的材料和客觀嚴謹的方法把人群進行了系統分類,為遺傳學研究提供了最理想 的線索。東亞地區人群主要分為漢藏語系、阿爾泰語系、侗台語系、苗瑤語系、南亞語系以 及南島語系六個系統,其中漢藏語系無疑是很重要的。特別是關於漢藏語系的起源,以及漢 語族與藏緬語族的關係問題,引起學術各界的廣泛關注。錢亞屏等¹⁵和宿兵等¹⁶在2000年分別 報導了對於漢藏語系不同群體的遺傳學研究,結果表明:漢藏語系群體的祖先最初來源於東 亞的南部,在約20,000到40,000年前,一個攜帶Y染色體M122突變的群體最終到達了黃河中上 游盆地,然後在約10,000年前,由於粟穀農業的出現,新石器文化開始在這個地區發展起 來。人口的增長使群體必須擴增新的居住地,這樣在約5,000-6,000年前出現了兩個語族的分 野。其中一個亞群,被稱為前藏緬語族群體,離開黃河流域,向西及向南遷移,最後在喜馬 拉雅山脈南北居住下來。這次遷移就是沿著著名的「藏緬走廊」進行的,這條通道始於黃河 上游地區,向西到達青海省,向南到達喜馬拉雅山脈。其中景頗語支一直向南,穿過喜馬拉 雅山脈到達今天的緬甸、不丹、尼泊爾、印度東北及雲南省的北部。在與一支來自中亞或西 南西伯利亞帶有YAP突變的群體發生大範圍混合後,藏語支向喜馬拉雅進發並最終擴散到整個 西藏。緬彝及克倫語支向南到達雲南西北部,最後到達越南、老撾及泰國。在這5,000年中, 另一語族,即漢語族主要向東向南擴增,最後在中國各個地區居住下來。

南島語系的起源問題也是學術界和大眾都很關心的問題。這個語系的人群分布在整個太平洋和印度洋島嶼和大陸邊緣。關於太平洋中群島上的波利尼西亞人群的起源,有兩種流行的假說。第一種稱為「快車」假說,認為4,000-5,000年前從南部中國向東的一次快速遷移,第一站到達台灣,然後到達包括波利尼西亞的太平洋群島,即認為波利尼西亞起源於台灣。第二種假說認為附近的密克羅尼西亞是波利尼西亞起源地。2000年,宿兵等¹⁷利用Y染色體研究結果否定了以上兩種假說,認為東南亞的現代人類有部分到達台灣,另有部分1,500年前進入太平洋群島,到達波利尼西亞(這可能是在史前人類最遠的一次遷移),兩支遷徙毫無關係,在遺傳向量距離上也截然相反。

最近的研究提供了越來越多的群體的精細資料,使得東亞的六系人群之間的關係漸漸浮現。根據復旦大學現代人類學中心的最新資料,這六個系統之間的親疏關係很有可能符合下面的結構。



儘管對於澳大利亞土著群體和東亞人群(包括講南島語的太平洋群島)的遺傳關係依然不很清楚,但從Y染色體和常染色體的證據顯示他們從非洲起源後獨立遷移的兩支群體。

由此可見,Y染色體研究可以分析許多精細的結構。相比之下,線粒體的資料就遜色得多了。線粒體上用得最多的兩個區段是D-1oop和Region V,但是兩者的突變都太古老,在人類走出非洲之前就全有了。D-1oop上CRS標準序列是歐洲人最常見的,但在我國南方也佔到10%多的比例,其他序列類型也是只具有大致的人種分類意義。Region V中有9bp的重複,根據重複數分 I 型、II 型和 III 型,II型最多,III 型很少,I型的比例相對意義較大。在東亞人群中, I 型在北方較少,長江以南較多,向南又少,到太平洋又劇增,很難說明甚麼問題。故而,線粒體一般很少用作局部人群的結構分析。

六 中亞人群向歐美的擴張

對於東亞以外的歐亞大陸其他地區及美洲群體的起源及遷移的遺傳學研究,其中兩個重要地區是中亞及西伯利亞。韋爾斯(R. Spencer Wells)¹⁸在對歐亞大陸的研究表明,中亞是歐亞大陸群體中遺傳多樣性最高的地區。這個地區是兩次主要遷移浪潮的起源地,一次是向西進入歐洲的遷移,一次是向東進入美洲的遷移。在研究過的所有歐亞群體中,中亞群體是歐亞大陸上最古老的群體,它具有最高的遺傳多樣性,尤其是烏茲別克群體,具有非常均一的各種單倍型頻率。

中亞群體向北遷移至西伯利亞後,其中一支向東遷移至美洲。宿兵等¹⁹的研究認為,美洲群體的祖先是西伯利亞群體。西伯利亞的Y染色體類型的多樣性比美洲高,這個發現與華萊士(Douglas C. Wallace)等1985年的研究結果一致。從西伯利亞向美洲的遷移有兩次,第一次是從南西伯利亞進入美洲大部分地區,第二次是從東西伯利亞到北美,這可稱之為兩步模型。而格林伯格(J. H.Greenberg)等1986年用語言、牙齒及遺傳學證據提出了關於美洲人群起源的三步遷移模型,區分印第安、納丁(Na-Dene)及愛斯基摩—阿留申群體的來源,線粒體的研究證據支持此模型。宿兵等²⁰2000年的研究發現M130T是一個亞洲特異等位基因,在東亞有廣泛的分布,並在西伯利亞下阿穆爾河流域及鄂霍次克海地區達到最高頻率。M130T是起源於東亞的南部群體,穿過中國大陸,在15,000年前到達西伯利亞,並最終進入美洲²¹。

中亞群體向北遷移至西伯利亞後,其中一支向西遷移至歐洲。普遍認為,歐洲現在群體是在舊石器時期(約45,000年前)及新石器時期(約10,000年前)這兩個時期組成,從近東遷移至歐洲西部及北部²²。

綜上所述,一系列對歐亞大陸及美洲群體的研究表明,中亞地區是西伯利亞、美洲及部分歐洲地區群體的祖先。中亞群體向北遷移至西伯利亞後,一支向東遷移至美洲,另一支向西遷移至歐洲²³。這些結論應進一步與線粒體、常染色體位元點的資料結果進行比較、驗證。

七結語

雖然,諸多遺傳學證據支持非洲起源假說,但對最終揭示現代人類起源和遷移問題依然有許 多工作要做,仍需要許多化石方面的確鑿證據來支持,需要解釋考古學、古人類學方面的質 疑。況且,遺傳學本身對現代人類起源於非洲的問題仍有許多說法不一的觀點和研究結

論²⁴。2000年瑞典烏普薩拉(Uppsa1a)大學英曼(Max Ingman)等人通過線粒體DNA多樣性研究了53名來自不同地區、種族、文化的群體,聚類分析發現現代人確實起源於非洲。但2001年1月澳大利亞國立大學索恩(Alan Thorne)等人研究顯示,現代人類並非像普遍認為的那樣直接起源於共同的非洲祖先,而是有可能由不同地區的古人類分別演化而來。研究是從1974年在澳東南部新南威爾士州蒙戈湖(Lake Mungo)附近的距今約六萬年前人類遺骸成功提取了線粒體DNA,這是迄今為止從古人類遺體中提取出的年代最為久遠的DNA。在對提取出的DNA線粒體進行分析後發現,它與在世界其他地區發現的、據認為是源自非洲的早期現代人類的古老DNA在遺傳上沒有聯繫。這一結果表明,在澳大利亞出現的早期現代人,其演化路線獨立於非洲古人類之外。英曼的新發現質疑了目前學術界流行的「走出非洲」理論。他們提出名為「地區連續性」的現代人類起源新理論認為,起源於非洲的直立人在過去150萬年間不斷遷徙到非洲以外的其他地區,並形成不同分支,這些分支通過混血繁衍,在10萬到15萬年前分別在非洲、歐洲、東亞和西亞等地進化為現代人。

由此看出,現代人類的起源可能要比想像中複雜得多,無論是遺傳學界還是考古學界的學者都仍將在這一領域繼續爭論、不斷地探索,但這絲毫不影響我們對在不遠的將來最終揭示史前波瀾壯闊的人類歷史的信心。

註釋

- 1 Ian Tattersal1: 〈我們人類曾經並不孤獨〉,《科學》,2000年第5期,頁8-14。
- 2 Xinzhi Wu, et al., Human Evolution in China (Oxford: Oxford University Press,1995); Ann Gibbons, "Homo erectus in Java: A 250,000-Year Anachronism", Science 274, no. 5294 (1996): 1841-42; 吳新智: 〈20世紀的中國人類古生物學研究與展望〉,《人類學學報》,第18卷第3期(1999),頁165-71; 吳新智:〈中國遠古人類的進化〉,《人類學學報》,第9卷第4期,頁312-21。
- 3 Rebecca L. Cann, Mark Stoneking, Allan C. Wilson, "Mitochondria DNA and Human Evolution", *Nature* 325, no. 6099 (1987): 31-36.
- L. B. Jorde, et al., "The Distribution of Human Genetic Diversity: A Comparison of Mitochondrial, Autosomal, and Y-Chromosome Data", American Journal of Human Genetics 66, no. 3 (2000): 979-88; Russell Thomson, et al., "Recent Common Ancestry of Human Y Chromosomes: Evidence from DNA Sequence Data", Proceedings of the National Academy of Sciences USA 97 (2000): 7360-65; Michael F. Hammer, "A Recent Common Ancestry for Human Y Chromosomes", Nature 378, no. 6555 (1995): 376-78; Michael P. H. Stumpf, David B. Goldstein, "Genealogical and Evolutionary

- Inference with the Human Y Chromosome", Science 291, no. 5509 (2001): 1738-42.
- Peter A. Underhill, et al., "Y Chromosome Sequence Variation and the History of Human Populations", *Nature Genetics* 26, no. 36 (2000): 358-61; Peter A. Underhill, et al. "The Phylogeography of Y Chromosome Binary Haplotypes and the Origins of Modern Human Populations", *Annals of Human Genetics* 65 (2001): 43-62.
- J. Y. Chu, et al., "Genetic Relationship of Populations in China", *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95 (1998):11763-68.
- 7 Bing Su, et al., "Y-Chromosome Evidence for a Northward Migration of Modern Humans into Eastern Asia during the Last Ice Age", *Annals of Human Genetics* 65, no. 6 (1999): 1718-24.
- 8 Yuehai Ke, et al., "African Origin of Modern Humans in East Asia: A Tale of 12,000 Y Chromosomes", Science 292, no. 5519 (2001): 1152-54.
- 9 Li Jin, Bing Su, "Natives or Immigrants: Modern Human Origin in East Asia", Nature Genetics Reviews 1 (2000): 126-32;柯越海等:〈Y染色體單倍型在中國漢族人群中的多態性分佈與中國人群的起源及遷移〉,《中國科學》C輯,第30卷第6期(2000),頁614-20。
- 10 Yuan-Chun Ding, et al., "Population Structure and History in East Asia", Proceedings of the National Academy of Sciences USA 97, no. 25 (2000): 14003—14006; Alison S. Brooks, Bernard Wood, "Palaeoanthropology: The Chinese Side of the Story", Nature 344, no. 6264 (1990): 288-89; 翁自力等: 〈中國人群遺傳結構分析〉,《人類學學報》,第8卷第3期,頁261-68; S. W. Ballinger, et al., "Southeast Asian Mitochondrial DNA Analysis Reveals Genetic Continuity of Ancient Mongoloid Migrations", Genetics 130 (1992): 139-52.
- 11 Milford H. Wolpoff, John Hawks, Rachel Caspari, "Multiregional, not Multiple Origins", *American Journal of Physical Anthropology* 112, no. 1 (2000): 129-36.
- 12; 16 Bing Su, et al., "Y Chromosome Haplotypes Reveal Prehistorical Migrations to the Himalayas", *Human Genetics* 107 (2000): 582-90.
- 13 Li Jin, et al., "Mutation Rate Varies among Alleles at a Microsatellite Locus: Phylogenetic Evidence", *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 93(1996):15285-88.
- 14 Alan R. Templeton, "Out of Africa Again and Again", *Nature* 416, no. 6876(2002): 45-51.
- 15 Yaping Qian, et al., "Multiple Origins of Tibetan Y Chromosomes", *Human Genetics* 106 (2000): 453-54.
- 17:20 Bing Su, et al., "Polynesian Origins: Insights from the Y Chromosome", Proceedings of National Academy of Sciences USA, 97, no. 15(2000): 8225-28.
- 18 R. Spencer Wells, et al. "Pattern of Y-Chromosome SNP Diversity in Central Eurasia". (Submitted)
- 19 Bing Xu, Xiufeng Song, Yuehai Ke, "Genetic Evidence for an East Asian Contribution to the Second Wave of Migration to the New World", *American Journal of Human Genetics* 67, no. 4 (2000): 237.
- 21 A. W. Bergen, et al. "An Asian-Native American Paternal Lineage Identified by RPS4Y Resequencing and Microsatellite Haplotyping", *Annals of Human Genetics*, 63 (1999): 63-80.
- Ornella Semino, et al., "The Genetic Legacy of Paleolithic Homo sapiens sapiens in Extant Europeans: A Y Chromosome Perspective", *Science* 290, no. 5494 (2000): 1155-

- 59; Lucia Simoni, et al., "Geographic Patterns of mtDNA Diversity in Europe", American Journal of Human Genetics 66, no. 1 (2000): 262-78.
- David Comas, et al., "Trading Genes along the Silk Road: mtDNA Sequences and the Origin of Central Asian Populations", *American Journal of Human Genetics* 63, no. 6 (1998): 1824—38; Anna Perez-Lezaun, et al., "Sex-specific Migration Patterns in Central Asian Populations, Revealed by Analysis of Y-Chromosome Short Tandem Repeats and mtDNA", *American Journal of Human Genetics* 65,no. 2 (1999): 208—19.
- Rosalind M. Harding, et al., "Archaic African and Asian lineages in the Genetic Ancestry of Modern Humans", American Journal of Human Genetics 60, no. 4 (1997): 772-89; Eugene E. Harris, Jody Hey, "X Chromosome Evidence for Ancient Human Histories", Proceedings of National Academy of Science USA 96, no. 6 (1999): 3320-24.

李輝男,1978年生,上海奉賢人,復旦大學生命科學學院遺傳學與遺傳工程系獲學士學位,現於復旦大學現代人類學研究中心攻讀博士學位。對南方民族作了多年的田野調查,研究民族遺傳結構、體質特徵的遺傳分析。

宋秀峰 女,1974年生,新疆鳥魯木齊人,新疆大學普通生物學專業獲學士學位,復旦大學遺傳學研究所獲碩士學位,現於復旦大學現代人類學研究中心攻讀博士學位。主要研究中國北方人群的遺傳結構。

金 力 男,1963年生,浙江寧波人,復旦大學生物系遺傳學專業學士,復旦大學遺傳學研究 所與德克薩斯大學聯合分子進化學專業碩士,德克薩斯大學(休士頓) 醫學生物學/遺傳學 專業博士,斯坦福大學醫學院醫學遺傳學博士後,現為辛辛那提大學與復旦大學教授。

《二十一世紀》(http://www.cuhk.edu.hk/ics/21c) 《二十一世紀》2002年6月號總第七十一期

© 香港中文大學

本文版權為香港中文大學所有,如欲轉載、翻譯或收輯本刊文字或圖片,必須先獲本刊書面許可。