青藏高原史前人类活动研究新进展

张东菊^{1*}, 申旭科¹, 成婷¹, 夏欢¹, 刘武^{2,3}, 高星^{2,3}, 陈发虎^{4,5*}

1. 兰州大学资源环境学院, 西部环境教育部重点实验室, 兰州 730000;
2. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;
3. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044;
4. 中国科学院青藏高原研究所高寒生态学与生物多样性重点实验室, 北京 100101;
5. 中国科学院青藏高原地球科学卓越研究中心, 北京 100101

* 联系人, E-mail: djzhang@lzu.edu.cn; fhchen@itpcas.ac.cn

2019-08-07 收稿, 2019-12-15 修回, 2019-12-16 接受, 2020-02-11 网络版发表

中国科学院A类战略性先导科技专项(XDA20040000)、国家重点研发计划(2018YFA0606400)和国家自然科学基金(41771225, 41620104007)资助

摘要 青藏高原史前人类活动历史是近年多学科研究的热点科学问题. 近年, 对该问题的研究取得多项突破性进展, 主要体现在青藏高原早期人类活动和现代藏族人群起源两个方面. 最新两项考古学研究将青藏高原最早人类活动的时间分别推早至距今4万年和距今16万年, 显示在现代人之前丹尼索瓦古老型智人(丹尼索瓦人)已经于中更新世开始了适应高原环境的征程. 而最新两项独立的语言学和遗传学研究, 均证明现代藏族人群主体来自距今5000年前后向青藏高原大规模扩散的仰韶文化和马家窑文化粟作农业人群. 以上新成果, 为深入理解史前人类向青藏高原的扩散和对高海拔环境的适应等问题提供了关键材料, 同时也引发了更多关于青藏高原史前人类活动和东亚中晚更新世人类演化等新思考, 为将来开展更深入、更全面的研究提供了新线索.

关键词 青藏高原, 史前人类, 藏族起源, 高原适应

青藏高原, 作为世界三大高原(青藏高原、安第斯高原和埃塞俄比亚高原)中平均海拔最高、面积最大者, 对研究全球气候变化、欧亚大陆环境演变以及东亚人类生存和社会发展等有重大意义. 研究显示, 青藏高原的形成和隆升, 对众多生物, 特别是灵长类的演化产生了重要影响. 晚始新世-早渐新世过渡时期, 青藏高原持续隆升及其他亚洲地质构造活动剧烈影响了欧亚大陆东侧的自然环境, 可能使原本同样具有丰富的狐猴和类人猿等灵长类的东亚南部和非洲北部出现灵长类的演化分异, 东亚南部的基干类人猿快速走向灭绝, 而非洲的类人猿则获得快速的多样性演化, 进而成为包括人类在内的狭鼻猴类类人猿的起源和演化中心^[1].

在过去200多万年里, 青藏高原由于其海拔高、空气稀薄、资源匮乏和环境严酷, 对不同时期人类的扩散和交流产生了不同程度的影响, 在人类演化和人类适应高海拔环境过程中扮演了重要角色.

青藏高原史前人类活动历史和高海拔环境适应问题日益受到多学科的关注, 尤其在近3年取得多项显著进展. 首先, 青藏高原早期人类活动历史研究取得重大突破, 考古学上的新发现先后将具有可靠测年结果的最早人类活动时间由距今1.5万年推早至距今4万年^[2,3], 随后再次推早至距今16万年^[4], 为研究人类对高海拔环境的适应过程和机制提供了关键材料和重要信息; 其次, 史前人类大规模常年定居青藏高原和现代藏族人

引用格式: 张东菊, 申旭科, 成婷, 等. 青藏高原史前人类活动研究新进展. 科学通报, 2020, 65: 475–482

Zhang D J, Shen X K, Cheng T, et al. New advances in the study of prehistoric human activity on the Tibetan Plateau (in Chinese). Chin Sci Bull, 2020, 65: 475–482, doi: [10.1360/TB-2019-0382](https://doi.org/10.1360/TB-2019-0382)

群的来源问题得到进一步厘清, 此前依据考古证据提出的青藏高原东北部全新世中晚期人群或考古学文化由黄河中游地区的粟作农业人群扩散而来的观点^[5], 得到现代汉藏语系的语言学^[6]和现代藏族人群的线粒体DNA(mtDNA)研究结果^[7]的印证. 此外, 这两项新研究进一步证明, 全新世中晚期扩散到青藏高原的古代人群对现代藏族人群的构成起主要贡献. 以上两方面的研究进展, 不仅使青藏高原史前人类活动的时间框架得到显著延伸, 而且为不同时期的人群种属、来源和环境适应等研究提供了重要信息, 极大地拓展了青藏高原史前人类活动研究的空间. 本文将围绕以上两方面的研究成果, 重点对近3年青藏高原史前人类活动研究进展进行梳理, 厘清研究中出现的新问题, 以便将来更好地开展相关工作. 2016年以前的相关研究进展曾有专文进行过梳理和述评^[8], 本文不再赘述.

1 青藏高原早期人类活动历史

青藏高原的早期人类活动历史是广受关注但长期存在争议的问题. 在最新两篇考古学研究报道之前, 尽管多位研究者推测, 末次盛冰期(Last Glacial Maximum, LGM)之前人类已出现在青藏高原^[9-12], 然而, 由于缺乏埋藏遗址和可靠的地层测年结果, 这些可能的青藏高

原早期人类活动遗存难以得到学术界认可^[8,9]. 青藏高原东北部多个旧石器遗址的测年结果显示, 青藏高原可靠的最早人类活动在高原边缘地区出现于距今1.5万年前后^[13], 可能与末次冰消期日益改善的高原环境和中国北方发达的细石器文化扩张有密切关系^[14,15]. 此外, 高原上普遍出现的石核-石片技术和细石叶技术与同期中国北方的旧石器晚期文化之间存在紧密联系, 据此推断高原早期人群可能主要来源于中国北方^[12].

新近报道的藏北高原的尼阿底遗址^[2]和青藏高原东北部的夏河人化石^[4]研究, 相继刷新了青藏高原早期人类活动历史记录, 为青藏高原早期人类来源和环境适应研究提供了新线索. 此外, 拉萨附近邱桑遗址的最新研究成果^[16], 也引发了关于早期人类适应高原环境的新思考.

尼阿底遗址位于青藏高原腹地海拔4600 m的藏北羌塘高原色林错湖流域(图1), 地表散布大量石制品, 遗址面积约2~3 km². 色林错湖流域早年也曾发现石器地点^[11], 但缺乏可靠测年结果. 尼阿底遗址由中国科学院古脊椎动物与古人类研究所和西藏自治区文物保护研究所联合考古队于2013年调查发现, 经2013年的试掘与2016~2018年的正式考古发掘, 确认遗址保存有近两米厚的文化层. 该遗址文化层的系统光释光(OSL)

图1 青藏高原及其周边地区部分重要旧石器遗址

Figure 1 Important paleolithic sites on the Tibetan Plateau and its surrounding areas

测年分析结果揭示,古人类主要于距今3~4万年在此活动^[2]。尼阿底遗址地表和地层出土大量石叶技术产品(图1),明显区别于此前发现于青藏高原上的普通石核-石片技术产品和细石叶技术产品,可能是现代人扩散至青藏高原腹地的最早记录。遗址出土的石制品以初级产品为主,修整成型的工具较少,而遗址距其主要的石料(黑色板岩)产地仅几百米的距离,研究者认为该遗址为一处石器加工地点,古人类在此活动主要为获取石料进行石制品加工,所以,遗址内几乎未发现用火、动物骨骼等生活遗存。尼阿底遗址是青藏高原腹地首个经正式考古发掘的、具有埋藏地层的旧石器遗址,是目前世界上海拔最高的史前考古遗址。该遗址的研究成果,不仅平息了此前关于末次冰期间冰段青藏高原是否存在人类活动的争论,而且揭示了现代人于末次冰期已扩散至高原腹地并开始尝试适应高海拔环境。此外,在尼阿底及其他多个高原西南部的遗址地表采集的似阿舍利石器和勒瓦娄哇技术制品,还引起了研究者关于青藏高原西部晚更新世人群扩散通道的思考^[17,18]。

夏河人化石由一名僧侣于1980年发现于青藏高原东北部的夏河县白石崖溶洞,为一件高度石化的古人类右侧下颌骨化石,形态原始,骨骼粗壮,保存有两颗完整的臼齿(图1),化石内侧黏附约1 cm厚的胶结碳酸盐结核。中国科学院青藏高原研究所和兰州大学等十几家国内外科研单位对该化石开展了全面研究,化石形态测量和分析显示其不属于任何已知古代和现代人群,化石外包裹的碳酸盐结核的铀系测年结果揭示化石形成于至少距今16万年前,古蛋白分析显示其与此前只发现于西伯利亚阿尔泰山地区的丹尼索瓦人密切相关,被认定为丹尼索瓦人或其近亲种^[4]。此件化石目前是青藏高原上经过系统研究的首件人骨化石,不仅再次刷新了青藏高原最早古人类活动历史记录——从距今4万年推早至距今16万年,而且揭示中更新世的丹尼索瓦人已经适应了高原环境,为丹尼索瓦人的空间分布、起源和扩散等研究提供了重要材料。此研究在国际古人类学界产生了广泛影响,将丹尼索瓦人的研究引入东亚,引入青藏高原,将丹尼索瓦人研究推向一个新高潮。

此外,邱桑手脚印遗址的重新测年和研究,引发了学术界关于青藏高原早期人类迁移模式的思考。邱桑遗址位于拉萨西北方向约85 km的一处温泉附近,海拔4200 m,在温泉周围的泉华上分布着19个已经固化的

手脚印和一个火塘遗迹,早年的光释光测年结果为距今2万年前后^[10]。2017年,Meyer等人^[16]采用光释光、碳十四和铀系等多种测年方法,将手脚印的形成时间重新测定为距今7400~12700年之间(图1),并利用“迁移成本模型”(travel cost modelling)对邱桑遗址进行模拟,提出全新世早中期狩猎采集人群已经定居青藏高原的观点,不同于Chen等人^[5]提出的距今3600年前农业革新促使古人类永久定居青藏高原高海拔地区的观点。Meyer等人^[16]研究的发表引起较大争议,Zhang和Li^[19]提出新测年结果有低估;Zhang等人^[20]则指出Meyer等人的迁移成本模型的假设前提不合理,其全新世早中期狩猎采集人群已经定居青藏高原的观点证据不足。事实上,邱桑遗址的人类手脚印本身也存在较大争议,在缺乏其他考古遗存的前提下,远不足以对高原古人类生计模式和迁移模式进行合理分析和评估。

夏河人化石和尼阿底遗址的发现对青藏高原早期人类历史进行了重塑,特别是夏河人化石的发现打破了此前只有现代人才具备适应高寒缺氧环境能力的认知,并且为现代藏族人群的EPAS1(Endothelial PAS domain-containing protein 1)基因^[21]找到了可能的本地来源。然而,由于夏河人化石未成功提取古DNA,而尼阿底遗址因未出土人骨同样缺乏人类古DNA信息,所以,青藏高原的丹尼索瓦人、尼阿底的早期现代人、西伯利亚的丹尼索瓦人和尼安德特人及现代藏族人群之间的亲缘关系问题,还有待进一步研究。夏河人化石出土地——白石崖溶洞的考古发掘工作,将为解译夏河丹尼索瓦人的遗传特征、体质特征、行为特征、环境适应策略及与其他人群的关系等问题提供关键信息。尼阿底遗址,作为世界上海拔最高的史前考古遗址,未来的深入研究将对早期现代人的扩散和环境适应能力等问题探讨有重要意义。而青藏高原上末次冰消期至全新世中晚期的多个其他遗址,虽然目前还未出土人骨,但已出土丰富的文化遗存,为深入探讨农业到达之前史前狩猎采集人群的高海拔环境适应策略提供了重要材料。

2 史前人类定居青藏高原和现代藏族人群的来源

考古学研究显示,史前人类定居青藏高原与农业扩散和农业技术革新关系密切。青藏高原东北部53个新石器-青铜时代考古遗址的植物考古学研究和精确测年结果显示^[5],在黄土高原发展起来的粟作农业人

群^[22]于距今5200年前后扩散至青藏高原东北部2500 m以下的河谷地区,开始定居;距今3600年前后,麦作农业的发展促使史前人类大规模定居至海拔3000 m以上的区域.然而,这些全新世中晚期在高原上定居的人群是否是现代藏族人群的祖先,粟作农业人群和麦作人群是否为同一批人群等问题并未得到解决.

追踪现代藏族人群的来源是遗传学研究的热点问题.现代生活在青藏高原上的以藏族为主的人群主要属于藏缅语系人群^[23].现代人群中分别反映母系和父系遗传谱系的线粒体DNA和Y染色体DNA分析结果均显示,藏缅语系人群与亚洲蒙古人种有着较早的共同祖先^[24-26],现代藏族主体人群来源于距今6000年左右的黄河中上游的仰韶文化人群^[25,27-29].全面记录人类遗传信息的现代人群常染色体DNA研究,也证实藏缅语系人群与东亚人群有更密切的亲缘关系^[30,31],其中,多个研究还追踪到来自高原南部LGM之前的更早的母系来源^[27,28,32].此外,Yi等人^[33]在研究中发现了藏族人群正向选择的与高海拔环境适应密切相关的EAPS1基因,而随后有研究将其追踪到西伯利亚的丹尼索瓦人群^[21].Lu等人^[34]则进一步提出,除了东亚现代人为现代藏族人群提供了主要的基因贡献外,丹尼索瓦人、尼安德特人、西伯利亚早期现代人及未知古人群等也为现代藏族人群提供了重要的基因贡献.

Zhang等人^[6]利用贝叶斯系统发育分析方法对109种汉藏语系语言起源和演化进行了分析,研究结果支持汉藏语系“北方起源假说”.认为汉藏语系起源于距今5900年前后的新石器时代中期,与中国北方仰韶文化和马家窑文化及其相应农业人群的辐射扩散密切相关,并提出汉语语言与藏缅语言是汉藏语系的两大最初分支并在距今5900年前后分离,其后,距今4600年前后藏缅语系分离,两次分离时间分别与黄河流域的仰韶文化扩张时间和甘青地区的马家窑文化扩张时间一致.上述研究成果支持藏缅语系人群可追溯至新石器时代中期黄河中游地区仰韶文化粟作农业人群的迁移和扩张,而藏缅语系人群的分离则源于甘青地区马家窑文化的扩张,从而为主要分布在青藏高原的现代藏族族群的北方来源提供了语言学证据.

Li等人^[7]通过对8277个现代藏族个体和58514个周边人群个体的线粒体DNA分析,发现在现代藏族人群分布比例高达20%,在距今3000年前的史前青藏高原人群比例高达50%的两个单倍型起源于距今10000~5000年间的中国北方黄河流域,而其分化和扩张时间

则发生于距今5200年前后,与考古学证据所揭示的距今5200年前后粟作农业人群向青藏高原低海拔地区的扩散和定居时间相符.因此,可以出现现代藏族人群主要来自距今5200年前扩散至青藏高原的粟作农业人群,而距今3600年前在高原上广泛定居的麦作农业人群则是吸收了新农业技术的原有粟作农业人群,期间并未发生明显的人群替代,从遗传学上解决了现代藏族人群的起源问题.

基于已有遗传学研究,最近的两篇文章分别从语言学和现代遗传学角度证明了现代藏族人群主体起源于全新世中期的黄河中游,与仰韶文化和马家窑文化粟作农业人群的扩散有直接关系,进一步印证了考古学研究的结果.这两项新研究在时间分辨率上更高,证据上更全面、更细致,解决的问题也更具体.将来的古DNA研究将为进一步验证藏族人群来源假说提供关键证据.

3 周边地区相关研究进展

近年,青藏高原周边地区也有多项古人类研究新成果.距今5万年以后在高原上的尼阿底^[2]、高原北侧的水洞沟^[35]以及阿尔泰山地区Kara Bom等遗址^[36]开始出现利用勒瓦娄哇技术生产的石叶产品(图1),被称为Initial Upper Paleolithic(IUP);在阿尔泰山地区的通天洞和内蒙古东部的金斯太遗址^[37,38]则出现了典型的莫斯特文化石制品;阿尔泰山地区的丹尼索瓦洞则在距今约30~5万年相继出现了勒瓦娄哇技术、莫斯特和IUP石制品.可见,无论典型的勒瓦娄哇技术,还是以勒瓦娄哇技术生产石叶的传统(IUP),在青藏高原周边地区早已存在,青藏高原北部,甚至南部和西部均可能存在旧石器人群探索高原的通道.以尼阿底为代表的青藏高原石叶工业是经由何种通道从哪里传播或发展而来的呢?尼阿底的石叶技术与高原北侧的水洞沟遗址和西伯利亚的多个遗址同样均为IUP传统,且年代相近,由此可推断青藏高原的石叶技术由中国北方传来的可能性较大.然而,尼阿底遗址位于青藏高原南部,与北方诸遗址不仅相隔甚远,而且间隔广袤的青藏高原北部和西北沙漠地区,古代人群在其间迁徙必然极其困难.因而,IUP石叶技术也有可能通过高原南部或西部通道到达高原腹地,但高原南部和西部旧石器考古工作开展有限,今后应当在第二次青藏高原综合科学考察中重点考察该区域可能的旧石器人群扩散通道.

青藏高原及其周边地区的最新考古发现,再次揭示了东亚中晚更新世古人类演化的复杂性.夏河人化

石研究证明丹尼索瓦人在中更新世已生活在青藏高原上;而在晚更新世距今4~3万年,生活在高原上的则是使用IUP石叶技术的现代人。现代藏族人群中广泛分布的EPAS1基因^[25],建立了现代藏族人群与丹尼索瓦人的联系,将现代藏族人群的来源最早追踪到中更新世的丹尼索瓦人。然而,位于其间的、由尼阿底遗址代表的早期现代人又处于怎样的地位呢?西伯利亚南部距今4万年左右的金斯太遗址和通天洞遗址的莫斯特石制品可能由尼安德特人制造;同为距今4万年左右的水洞沟和Kara Bom等遗址则生活着现代人;阿尔泰山地区的丹尼索瓦洞则自中更新世至晚更新世之间的漫长时期由丹尼索瓦人和尼安德特人共同或交替占据^[39],并且距今5万年以后可能还有现代人的加入^[40]。因此推断,在中更新世,东亚地区可能广泛分布着丹尼索瓦人^[41],东亚北部可能有少量尼安德特人分布,而在晚更新世晚期,东亚北部地区可能同时分布着丹尼索瓦人、尼安德特人和现代人,青藏高原则先后被丹尼索瓦人和现代人所占据。由此可见,中晚更新世东亚地区的古人类演化非常复杂,新发现为理清其脉络提供了新线索,同时也引起了更多新思考。

4 讨论与结论

新研究成果的陆续发表使得青藏高原史前人类活动时间框架得到连续显著拓展,从距今1.5万年到距今4万年再到距今16万年。最早适应高海拔环境的人群也从现代人更新为丹尼索瓦人。史前人类进入青藏高原的通道可能不限于青藏高原东北部,尽管其可能始终是主要的人群扩散通道,新的发现暗示青藏高原南部和西部可能也存在人群扩散的重要通道^[17,18]。然而,新发现也同时引发了许多新问题,例如,青藏高原丹尼索瓦人分别与西伯利亚丹尼索瓦人、尼阿底现代人之间的亲缘关系、文化联系问题;人类向青藏高原的扩散,特别是丹尼索瓦人在倒数第二次冰期、现代人在末次冰期间冰段向更为干冷的青藏高原扩散的动力和机制问题;在可提供稳定食物来源的农业出现之前,史前狩猎采集人群是如何在过去的十几万年间在高原上生活和迁移等问题,均需将来更深入的古DNA和更全面的考古学分析来解答。

青藏高原早期人类活动研究的突破性进展,也引起了关于东亚现代人起源研究的新思考。夏河丹尼索瓦人的发现,在考古学上证明了丹尼索瓦人曾在东亚地区广泛分布的假说,为丹尼索瓦人起源和扩散研究

提供了新线索。夏河人化石提供的丹尼索瓦人丰富的体质形态信息,包括第二臼齿个体明显较大、臼齿含3个齿根以及第三臼齿缺失或未萌发等特征,均在中国境内已知古人类化石中有较高的出现频率^[4,42~46],其中臼齿含3个齿根及第三臼齿缺失现象也只在现代亚洲人群中具有较高的出现频率^[42,47,48]。这一方面暗示中国已知部分中更新世早期智人化石可能就是丹尼索瓦人,或者是有待认定的其他古人类成员^[49];另一方面从形态学上揭示了青藏高原古人类与东亚地区其他古人类存在密切的联系或基因交流,丹尼索瓦人或有待认定的其他古人类成员等对现代亚洲人群有较大比例的遗传贡献。然而,已有遗传学研究显示丹尼索瓦人对现代东亚人群的基因贡献较低^[45],可能缘于此前可用于对比的丹尼索瓦人基因仅限于阿尔泰山地区丹尼索瓦洞的几个个体,代表性较差,不足以反映丹尼索瓦人群的基因多样性。并且丹尼索瓦洞的丹尼索瓦人与东亚的丹尼索瓦人可能在基因上有很大的不同,由于地域范围大,东亚的丹尼索瓦人可能具有更高的基因多样性。因此,在此前的研究中很难准确反映东亚丹尼索瓦人对现代人群的基因贡献。很有可能,东亚的丹尼索瓦人与现代亚洲人群有更强的祖裔关系。如果以上推测成立,那么晚更新世在中国不同地区开始出现的现代人又是从哪里来的呢?东亚的现代人主体是非洲起源扩散而来还是由当地丹尼索瓦人演化而来的?这一系列的新问题有待将来更多丹尼索瓦人等古人类化石的发现、识别和形态分析,特别是古DNA分析来解答。总之,夏河人化石的发现,为进一步厘清东亚中更新世古人类与其他已知古人类之间的关系及探讨东亚现代人起源问题提供了重要线索。夏河人化石发现遗址(甘肃夏河白石崖溶洞遗址)的深入研究,将为理解丹尼索瓦人体质形态、遗传信息、文化内涵及其生业模式提供新的突破。但要更好地理解东亚古人类演化和现代人起源等问题,迫切需要在全国层面开展古人类生存环境、旧石器时代考古学、古人类学和遗传学等多学科联合攻关。

青藏高原史前人类活动研究在接踵而至地刷新最早人群抵达高原的历史记录的同时,引发了更多令人深思的问题。人类的演化历史错综复杂,任何单方面的证据都不足以涵盖整个人类演化历史,在现代多学科协同并进的过程中,我们才得以看清人类演化历史的些许片段和点滴,将来更多新技术的突破和应用、不同学科更密切的合作有望解开更多人类演化之谜。

致谢 感谢两位匿名审稿人的建设性建议和修改意见。

参考文献

- 1 Ni X J, Li Q, Li L Z, et al. Oligocene primates from China reveal divergence between African and Asian primate evolution. *Science*, 2016, 352: 673–677
- 2 Zhang X L, Ha B B, Wang S J, et al. The earliest human occupation of the high-altitude Tibetan Plateau 40 thousand to 30 thousand years ago. *Science*, 2018, 362: 1049–1051
- 3 Zhang D J, Xia H, Chen F H. Early human occupation of the Tibetan Plateau. *Sci Bull*, 2018, 63: 1598–1600
- 4 Chen F H, Welker F, Shen C C, et al. A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature*, 2019, 569: 409–412
- 5 Chen F H, Dong G H, Zhang D J, et al. Agriculture facilitated permanent human occupation of the Tibetan Plateau after 3600 B.P. *Science*, 2015, 347: 248–250
- 6 Zhang M H, Yan S, Pan W Y, et al. Phylogenetic evidence for Sino-Tibetan origin in northern China in the Late Neolithic. *Nature*, 2019, 569: 112–115
- 7 Li Y C, Tian J Y, Liu F W, et al. Neolithic millet farmers contributed to the permanent settlement of the Tibetan Plateau by adopting barley agriculture. *Natl Sci Rev*, 2019, 6: 1005–1013
- 8 Zhang D J, Dong G H, Wang H, et al. History and possible mechanisms of prehistoric human migration to the Tibetan Plateau. *Sci China Earth Sci*, 2016, 59: 1765–1778
- 9 Brantingham P J, Gao X, Olsen J W, et al. A short chronology for the peopling of the Tibetan Plateau. *Dev Quat Sci*, 2007, 9: 129–150
- 10 Zhang D D, Li S H. Optical dating of Tibetan human hand- and footprints: An implication for the palaeoenvironment of the last glaciation of the Tibetan Plateau. *Geophys Res Lett*, 2002, 29: 16-1-16-3
- 11 Huang W W, Chen K Z, Yuan B Y. Discovery of paleolithic artifacts in the Xiao Qaidam lake area, Qinghai Province (in Chinese). In: Article Collection of China-Australia Quaternary Symposium. Beijing: Science Press, 1987. 168–175 [黄慰文, 陈克造, 袁宝印. 青海小柴达木湖的旧石器. 中国-澳大利亚第四纪学术讨论会论文集. 北京: 科学出版社, 1987. 168–175]
- 12 Yuan B Y, Huang W W, Zhang D. New evidence for human occupation of the northern Tibetan Plateau, China during the Late Pleistocene. *Chin Sci Bull*, 2007, 52: 1567–1571
- 13 Madsen D B, Ma H Z, Brantingham P J, et al. The late Upper Paleolithic occupation of the northern Tibetan Plateau margin. *J Archaeol Sci*, 2006, 33: 1433–1444
- 14 Ji D X, Chen F H, Bettinger R L, et al. Human response to the Last Glacial Maximum: Evidence from North China (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2005, 24: 270–282 [吉笃学, 陈发虎, Bettinger R L, 等. 末次盛冰期环境恶化对中国北方旧石器文化的影响. 人类学学报, 2005, 24: 270–282]
- 15 Zhang D J, Chen F H, Bettinger R L, et al. Archaeological records of Dadiwan in the past 60 ka and the origin of millet agriculture. *Chin Sci Bull*, 2010, 55: 1636–1642
- 16 Meyer M C, Aldenderfer M S, Wang Z, et al. Permanent human occupation of the central Tibetan Plateau in the early Holocene. *Science*, 2017, 355: 64–67
- 17 Wang S J, Zhang X L, Chen Z J, et al. Acheulian-like tools found at Nyade site in North Tibet—With discussions on human occupation of Tibetan Plateau in Late Pleistocene (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2018, 37: 253–269 [王社江, 张晓凌, 陈祖军, 等. 藏北尼阿木底遗址发现的似阿舍利石器——兼论晚更新世人类向青藏高原的扩张. 人类学学报, 2018, 37: 253–269]
- 18 Lü H L. The Re-understanding to the Paleolithic age in Tibet—Focused on the locus on the northeast bank of Xardai Co Lake in Rutog County, Ngari Prefecture (in Chinese). *Archaeology*, 2011, (3): 59–68 [吕红亮. 西藏旧石器时代的再认识——以阿里土县夏达错东北岸地点为中心. 考古, 2011, (3): 59–68]
- 19 Zhang D D, Li S H. Comment on “Permanent human occupation of the central Tibetan Plateau in the early Holocene”. *Science*, 2017, 357: eaam9231
- 20 Zhang D J, Zhang N M, Wang J, et al. Comment on “Permanent human occupation of the central Tibetan Plateau in the early Holocene”. *Science*, 2017, 357: eaam8273
- 21 Huerta-Sánchez E, Jin X, Bianba Z, et al. Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA. *Nature*, 2014, 512: 194–197
- 22 Barton L, Newsome S D, Chen F H, et al. Agricultural origins and the isotopic identity of domestication in northern China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 5523–5528

- 23 Wang Z H. Chinese National History (in Chinese). Beijing: China Social Sciences Press, 1994 [王钟翰. 中国民族史. 北京: 中国社会科学出版社, 1994]
- 24 Gayden T, Cadenas A M, Regueiro M, et al. The Himalayas as a directional barrier to gene flow. *Am J Human Genets*, 2007, 80: 884–894
- 25 Su B, Xiao C J, Dekar R, et al. Y chromosome haplotypes reveal prehistorical migrations to the Himalayas. *Hum Genet*, 2000, 107: 582–590
- 26 Torroni A, Miller J A, Moore L G, et al. Mitochondrial DNA analysis in Tibet: Implications for the origin of the Tibetan population and its adaptation to high altitude. *Am J Phys Anthropol*, 1994, 93: 189–199
- 27 Qi X B, Cui C Y, Peng Y, et al. Genetic evidence of paleolithic colonization and neolithic expansion of modern humans on the Tibetan Plateau. *Mol Biol Evol*, 2013, 30: 1761–1778
- 28 Qin Z D, Yang Y J, Kang L L, et al. A mitochondrial revelation of early human migrations to the Tibetan Plateau before and after the last glacial maximum. *Am J Phys Anthropol*, 2010, 143: 555–569
- 29 Zhao M, Kong Q P, Wang H W, et al. Mitochondrial genome evidence reveals successful Late Paleolithic settlement on the Tibetan Plateau. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 21230–21235
- 30 Gayden T, Mirabal S, Cadenas A M, et al. Genetic insights into the origins of Tibeto-Burman populations in the Himalayas. *J Hum Genet*, 2009, 54: 216–223
- 31 Kang L L, Li S L, Gupta S, et al. Genetic structures of the Tibetans and the Deng people in the Himalayas viewed from autosomal STRs. *J Hum Genet*, 2010, 55: 270–277
- 32 Wen B, Xie X H, Gao S, et al. Analyses of genetic structure of Tibeto-Burman populations reveals sex-biased admixture in southern Tibeto-Burmans. *Am J Human Genets*, 2004, 74: 856–865
- 33 Yi X, Liang Y, Huerta-Sanchez E, et al. Sequencing of 50 human exomes reveals adaptation to high altitude. *Science*, 2010, 329: 75–78
- 34 Lu D S, Lou H Y, Yuan K, et al. Ancestral origins and genetic history of Tibetan highlanders. *Am J Human Genets*, 2016, 99: 580–594
- 35 Li F, Kuhn S L, Gao X, et al. Re-examination of the dates of large blade technology in China: A comparison of Shuidonggou Locality 1 and Locality 2. *J Human Evol*, 2013, 64: 161–168
- 36 Brantingham P J, Krivosheina A I, Li J Z, et al. The initial upper paleolithic in northeast Asia. *Curr Anthropol*, 2001, 42: 735–747
- 37 Li F, Chen F Y, Wang Y H, et al. Technology diffusion and population migration reflected in blade technologies in northern China in the Late Pleistocene. *Sci China Earth Sci*, 2016, 59: 1540–1553
- 38 Li F, Kuhn S L, Chen F Y, et al. The easternmost middle paleolithic (Mousterian) from Jinsitai cave, north China. *J Human Evol*, 2018, 114: 76–84
- 39 Jacobs Z, Li B, Shunkov M V, et al. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia. *Nature*, 2019, 565: 594–599
- 40 Douka K, Slon V, Jacobs Z, et al. Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave. *Nature*, 2019, 565: 640–644
- 41 Browning S R, Browning B L, Zhou Y, et al. Analysis of human sequence data reveals two pulses of archaic Denisovan admixture. *Cell*, 2018, 173: 53–61.e9
- 42 Bailey S E, Hublin J J, Antón S C. Rare dental trait provides morphological evidence of archaic introgression in Asian fossil record. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 14806–14807
- 43 Chang C H, Yousuke K, Masanaru T, et al. The first archaic Homo from Taiwan. *Nat Commun*, 2015, 6: 6037
- 44 Liao W, Xing S, Li D, et al. Mosaic dental morphology in a terminal Pleistocene hominin from Dushan Cave in southern China. *Sci Rep*, 2019, 9: 2347
- 45 Shang H, Tong H W, Zhang S Q, et al. An early modern human from Tianyuan Cave, Zhoukoudian, China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 6573–6578
- 46 Xing S, Martín-Torres M, Bermúdez de Castro J M, et al. Hominin teeth from the early Late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China. *Am J Phys Anthropol*, 2015, 156: 224–240
- 47 Liu W, Zeng X L. The degeneration of third molars and its significance to human evolution (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 1996, 15: 185–199 [刘武, 曾祥龙. 第三臼齿退化及其在人类演化上的意义. *人类学学报*, 1996, 15: 185–199]
- 48 Wu X J, Pei S W, Cai Y J, et al. Archaic human remains from Hualongdong, China, and Middle Pleistocene human continuity and variation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 9820–9824
- 49 Li Z Y, Wu X J, Zhou L P, et al. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China. *Science*, 2017, 355: 969–972

Summary for “青藏高原史前人类活动研究新进展”

New advances in the study of prehistoric human activity on the Tibetan Plateau

Dongju Zhang^{1*}, Xuke Shen¹, Ting Cheng¹, Huan Xia¹, Wu Liu^{2,3}, Xing Gao^{2,3} & Fahu Chen^{4,5*}¹Key Laboratory of Western China's Environmental System, Ministry of Education, College of Earth and Environmental Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China;²Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;³Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;⁴Key Laboratory of Alpine Ecology and Biodiversity (LAEB), Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;⁵Center for Excellence in Tibetan Plateau Earth Sciences, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China* Corresponding authors, E-mail: djzhang@lzu.edu.cn; fhchen@itpcas.ac.cn

The origin, nature and timing of prehistoric human activity on the Tibetan Plateau has become a major research topic in recent years, and great progress has been made in the study of the earliest human activity on the plateau and in the origin of modern Tibetans. The earliest human presence on the plateau has been updated by two important new studies. Rich blade assemblages found in the excavation of the Nwya Devu site shows that modern humans occupied the interior region of the Tibetan Plateau, above 4600 m a.s.l., some 30–40 thousand years ago. Recently, a study of a human mandible fossil found in Xiahe County, Gansu Province, in the northeastern Tibetan Plateau, indicated that Denisovans occupied the Tibetan Plateau at least 160000 years ago, much earlier than the arrival of modern humans to the region. The latter study also implies that the high-altitude adaptation gene, which occurs widely among modern Tibetans and Sherpa, was probably contributed by local archaic humans, like the Xiahe Denisovans. These two studies not only point to the long and complex human history in the Tibetan Plateau, but they also indicate the complexity of human evolution in the Middle and Late Pleistocene in East Asia. Whether early Holocene hunter-gatherers had already permanently settled on the Tibetan Plateau before the arrival of millet and barley agriculture after the middle Holocene, has become another major research topic in the study of the prehistoric human history of the Tibetan Plateau. However, due to the current lack of reliable evidence for the seasonality of Paleolithic site occupations in the Tibetan Plateau, the issue remains difficult to resolve.

The origin of modern Tibetans has been debated for decades. A new linguistic study of the phylogeny and the time depth of the original divergence of the Sino-Tibetan language, based on Bayesian phylogenetic analysis of 109 languages, indicates that Sino-Tibetan languages diverged during some 4200 to 7800 years ago, which points to Neolithic population dispersals to the Tibetan Plateau and their close relationship with modern Tibetans. In addition, a new genetic study, based on mitochondrial DNA (mtDNA) analyses of 8277 Tibetans and 58514 individuals from the surrounding populations, has traced the genetic legacy of modern Tibetans to the historical or even Neolithic periods. Calculation of the time depth of the two common haplogroups in modern Tibetans found in this study, implies that these two groups of populations originated in northern China between 6000 and 10000 years ago and differentiated between 4000 and 5200 years ago. Both of these studies are consistent with previous archaeological studies which propose that Neolithic and Bronze Age populations moved to the Tibetan Plateau from a substantial considerable of areas in North China. More importantly, the two studies further confirm the close relationships between Neolithic millet farmers and modern Tibetans, clarifying the origin of modern Tibetans.

There have also been several new Paleolithic archaeological studies of the regions surrounding the Tibetan Plateau. A deeper understanding of the Initial Upper Paleolithic in North China, Mongolia and Siberia, and new findings of the Levallois technology in the Jinsitai and Tongtian cave sites in North China, indicate a dispersal route of Paleolithic populations from the north to the Tibetan Plateau. Other studies also propose possible population migration routes in the southeastern and southwestern plateau, although archaeological evidence is currently lacking. Together with the new Paleolithic archaeological findings for the Tibetan Plateau, it appears that different human groups, including Denisovans, Neanderthals and modern humans, were living in or around the Tibetan Plateau during the Middle to Late Pleistocene. Although recent studies provide new clues for understanding their inter-relationships, additional questions have arisen, and more multidisciplinary studies are needed in the future to address them.

Above all, these new studies are crucial for understanding the mechanisms by which prehistoric humans spread to and in the Tibetan Plateau, and their adaptation to the high elevation environments. In addition, they shed new light on the origin of modern humans, as well as on human evolution in East Asia during the Middle and Late Pleistocene.

Tibetan Plateau, prehistoric humans, origin of the Tibetans, high-altitude environmental adaptation

doi: [10.1360/TB-2019-0382](https://doi.org/10.1360/TB-2019-0382)