丹尼索瓦人及其研究进展

夏欢¹, 张东菊¹, 陈发虎^{2,3*}

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. 中国科学院青藏高原研究所高寒生态重点实验室, 北京 100010;

3. 中国科学院青藏高原地球科学卓越创新中心, 北京 100101

* 联系人, E-mail: fhchen@itpcas.ac.cn

2020-03-19 收稿, 2020-04-12 修回, 2020-04-13 接受, 2020-04-14 网络版发表

第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0601)、中国科学院A类战略性先导科技专项(XDA20040000)和国家自然科学基金(41620104007, 41771225)资助

摘要 根据2010年俄罗斯阿尔泰山丹尼索瓦洞出土的古人类手指骨的线粒体和全基因组测序分析结果, 遗传学家提出并命名一支新的已灭绝古老型人类——丹尼索瓦人(Denisovans, 简称为丹人)。这支神秘的古人类引发了第四纪年代学、考古学、古人类学、遗传学等多领域学者们的广泛关注, 相关研究取得显著进展。时空分布方面, 化石记录显示丹人在丹尼索瓦洞的生活时间为195~52 ka, 至少于160 ka已出现在青藏高原东北部的白石崖溶洞, 已知的分布区域从阿尔泰山扩展至东亚地区; 石器制作技术方面, 丹尼索瓦洞的丹人可能使用了勒瓦娄哇和石叶技术, 而白石崖溶洞的石制品则主要由简单石核石片技术打制而成; 体质形态方面, 丹尼索瓦洞出土的丹人化石碎片提供了指骨、牙齿等有限形态信息, 夏河人右侧下颌骨化石则提供了丹人较为全面的下颌骨形态特征; 遗传特征方面, 丹人明显区别于同期主要分布于欧亚大陆西部的尼安德特人, 且内部存在深度分化, 并对大洋洲、东亚和南亚现生人群及美洲土著人群有着基因贡献。尽管新发现与新成果不断揭示丹人的特征信息, 但我们对这一人群仍知之甚少, 未来在白石崖溶洞遗址的持续发掘和深入研究, 有望提供更多丹人的体质形态、遗传特征和文化内涵等信息, 揭示丹人对高海拔环境的适应机制。此外, 在中国开展丹人与东亚古老型智人和早期现代人之间关系的深入探讨, 将有助于进一步推动东亚古人类演化研究。

关键词 丹尼索瓦人, 人类演化, 现代人起源, 西伯利亚, 青藏高原

追溯人类起源与探究人类演化、扩散、人群融合历程是考古学、人类学与遗传学等多学科共同关注的重大课题。依托非洲发现的早期人族化石证据提出的人类“非洲起源”的观点得到国际学术界的普遍认可, 然而, 关于解剖学意义上的现代智人(简称现代人)起源问题仍然备受争议, 不同理论派系争锋由来已久。其中, 以基于遗传学和非洲出现从乍得沙赫人(*Sahelanthropus tchadensis*; 7000~6200 ka)到早期现代人的连续化石等证据所支持的“近期走出非洲说”(也称“夏娃

说”)的国际主流理论^[1~3]与以各地区人类化石在解剖学上的连续性所提出的“多地区起源说”理论^[4]为代表。前者在遗传学与古人类学等新研究成果的推动下不断被更新修正^[5~9], 实际上形成了现代人的非洲起源、全球扩散并附带杂交的演化模式, 可以简称“走出非洲附带杂交”; 吴新智院士等则在后者的基础上针对解剖学上具备连续演化特征的中国人类化石提出了中国早期现代人“连续进化附带杂交”理论^[10~12]。追本溯源, 现代人起源争议的核心是非洲以外即欧亚大陆的古老型人类

引用格式: 夏欢, 张东菊, 陈发虎. 丹尼索瓦人及其研究进展. 科学通报, 2020, 65: 2763~2774

Xia H, Zhang D J, Chen F H. A review of Denisovans (in Chinese). Chin Sci Bull, 2020, 65: 2763~2774, doi: 10.1360/TB-2020-0280

对现代人的基因贡献程度。人类化石作为记录人类演化历史的最为直接的证据,其蕴含的遗传、体质形态及与其伴存的文化遗存等信息的有效解读与深入分析是解决上述争议的关键。

在直立人可能早至2000 ka走出非洲^[13]后,欧亚大陆陆续出现了一些体质特征位于直立人和现代智人之间的古老型人类化石,如欧洲的海德堡人(*Homo heidelbergensis*; 700~500 ka)^[14,15]和广泛分布的尼安德特人(*Neanderthals*; 简称尼人, 430~39 ka)^[16,17],亚洲的丹尼索瓦人(*Denisovans*, 简称丹人, 195~52 ka)^[18,19],以及分布在东亚的诸多尚未明确分类的古老型智人(*Archaic Homo sapiens*; 300~100 ka)^[20]。而随着更多早期现代人化石在非洲以外地区不断被发现^[6,9,21],现代人在欧亚地区出现的时间也被逐步推前,其分布时空也与尼人、丹人和缺少遗传学信息的东亚古老型智人逐渐重叠。成功获取的尼人与阿尔泰山丹人的高覆盖度基因已揭示了他们对现代人均有一定的基因贡献^[22]。然而,东亚古老型智人与现代人之间关系的界定仍然缺乏遗传学证据,尽管部分化石已具备现代人的体质形态特征^[20]。可见,厘清人类分支中东亚古老型智人对现代人的基因贡献程度是探讨现代人起源的有效途径。

2019年,我们团队发表了在青藏高原东北边缘区发现的夏河丹尼索瓦人化石(文中简称“夏河人”)的研究成果^[23],不仅将史前人类在青藏高原出现的时间推早至160 ka,并验证了此前多个学者关于丹人曾在东亚广泛分布的推测^[24]。显然,生活在同一时空的东亚古老型智人与丹人在数万年间势必会产生交集,这也为探讨东亚古老型智人在现代人演化中所扮演的角色提供了新的途径:具备高覆盖度的基因组信息但是形态特征较少的丹人和具备丰富的体质形态却缺少基因组信息的东亚古老型智人之间的关系也许就是解决东亚现代人争议的突破口。此外,遗传学研究也表明,丹人对现代人的基因贡献帮助后者更好地适应了新的环境^[25,26],在现代人类演化的历程中发挥了重要作用。尽管相较于其他古老型人类,丹人的发现与研究历史非常短暂,但新成果却如雨后天春笋般相继产出。除了引人关注的基因组信息外,丹人的体质形态特征、时空分布、文化内涵等研究成果也陆续被报道^[19,23,27]。为了更全面地了解这支古老型人群,进一步理解东亚古老型智人与早期现代人之间的关系,有必要对丹人的研究进展进行综述。

本文将从丹人的发现历史、生存年代、文化内

涵、体质形态、遗传特征等几个方面进行梳理,对丹人演化历史进行概括和总结,为后续的相关研究提供参考。

1 丹人的发现及其化石遗存

1977年,俄罗斯古生物学家对西伯利亚阿尔泰山丹尼索瓦洞穴(51°23'51.3"N, 84°40'34.3"E, 海拔700 m; 图1)进行调查时发现了旧石器遗存,而后自1982年起,俄罗斯考古学家开始了在此洞穴的大规模发掘^[27]。在2008年的发掘中,洞穴内出土了一截幼年人类指骨碎块(Denisova 3; 图2),因其体积较小而无法提供足够的体质形态信息来进行种属归类。2010年,德国马克斯普朗克研究所Svante Pääbo团队^[42]对该指骨的线粒体DNA(mitochondrial DNA, mtDNA, 母系遗传)研究发现,其基因序列与尼人和现代人的基因序列差别很大,可能属于某个未知的古老型人群,且与后两者的共同祖先分离时间在1300~700 ka。同年,美国哈佛医学院David Reich团队与Svante Pääbo团队^[43]合作开展的对该指骨核基因组分析结果表明,相较于现代人,该化石所代表的古人类与尼人亲缘关系更近,属于姐妹群关系,两者分离时间在470~380 ka,其共同祖先与现代人祖先在770~550 ka分离,同时新发现的Denisova 4号成年个体牙齿化石的形态特征也显示该类人群与同期其他人群存在差异,支持其是一个单独人种或人亚种的结论,并命名为“*Denisovans*”,至此,丹人作为一支新发现的古老型人类正式被学界认可和研究^[43]。

后续在对丹尼索瓦洞出土的考古遗存进行整理和骨骼古DNA测序分析过程中,研究者又陆续发现了多件丹人化石碎片。目前已发表的丹尼索瓦洞出土的丹人化石代表了4个不同的个体(图2(a)~(d))。其中,原本仅保存近端(近躯干端)部分(图2(b)-1)的Denisova 3号第五远节指骨在近期报道中又发现了其远端大部分(图2(b)-2),古DNA与形态分析共同揭示该指骨属于一名女性青少年个体^[41,43]。Denisova 2号和Denisova 8号标本均为破碎后经拼合的不完整臼齿(图2(a), (d)), Denisova 4号标本则是一颗拼合后近乎完整的臼齿(图2(c))。研究显示,Denisova 2号标本来自一名女性青少年或少年个体,Denisova 4号和Denisova 8号标本来自不同的成年男性个体(图2(a), (c), (d))^[43-45]。除正式报道外,研究人员还在学术会议中报道了丹尼索瓦洞出土的另外两件可拼合的人类顶骨左后侧骨骼碎片(Denisova 13),大小约为8 cm×5 cm,形成颅骨的侧面和顶部,

图 1 在300~100 ka主要的古老型人类^[19,20,23,28]与早期现代人^[6,9,21,29-31]的空间分布. 序号代表在中国发现的古老型智人化石地点^[32]: (1) 许家窑(200~160 ka)^[33]; (2) 周口店第四地点; (3) 金牛山(~160 ka); (4) 丁村54100地点(200~160 ka); (5) 大荔(300~205或250~100 ka)^[34,35]; (6) 灵井(125~105 ka)^[36]; (7) 巢县(200~160、~212或360~310 ka); (8) 兴隆洞(154~116 ka); (9) 长阳(~195 ka); (10) 华龙洞(331~275 ka)^[37]; (11) 桐梓(240~172 ka)^[38]; (12) 盘县大洞(300~130 ka); (13) 马坝(300~130 ka); (14) 澎湖1(<500 ka)^[39,40]. 底图来源www.naturalearthdata.com网站

Figure 1 Archaeological sites with fossils of archaic humans^[19,20,23,28] or early modern human^[6,9,21,29-31] dated to 300~100 ka. Blue dots with blue numbers represent archaeological sites with fossils of archaic *Homo sapiens*^[32]: (1) Xujiayao (200~160 ka)^[33]; (2) Loc. 4 of Zhoukoudian; (3) Jinniushan (~160 ka); (4) Loc. 54100 of Dingcun (200~160 ka); (5) Dali (300~250 or 250~100 ka)^[34,35]; (6) Lingjing (125~105 ka)^[36]; (7) Chaonian (200~160, ~212 or 360~310 ka); (8) Xinglong cave (154~116 ka); (9) Changyang (~195 ka); (10) Hualong cave (331~275 ka)^[37]; (11) Tongzi (240~172 ka)^[38]; (12) Panxian Dadong (300~130 ka); (13) Mabe (30~130 ka); (14) Penghu 1 (< 500 ka)^[39,40]. The base map was downloaded from www.naturalearthdata.com

图 2 出土于丹尼索瓦洞的丹人化石(a)~(d)^[19,41]和出土于白石崖溶洞的丹人化石(e)^[23]

Figure 2 Denisovan fossils from Denisova cave (a~d)^[19,41] and the Xiahe Denisovan mandible from Baiyishiya karst cave (e)^[23]

新闻报道称该头骨碎片经DNA测序分析确定为丹人,其年代超过碳十四测年范围(大于50 ka) (<https://www.sapiens.org/evolution/denisovan-skull-found/>). 此外,我们团队所报道的夏河人化石为一件近乎完整的人类右侧下颌骨化石(图2(e)),它是丹尼索瓦洞以外发现的首件丹人化石. 该件化石由当地佚名僧人于20世纪80年代在白石崖溶洞(35°26'54.44"N, 102°34'13.31"E; 海拔3280 m; 图1)中偶然所得,该化石的古DNA高度降解未被成功提取,而成功提取的古蛋白质揭示其属于丹人或丹人近亲种^[23].

2 丹人的生存年代及其文化

丹尼索瓦洞作为首个发现丹人化石的考古遗址,经过近40年的考古发掘,出土了大量的考古遗存和自然沉积物样品,为重建古人类在洞穴里的活动历史及

其生存环境提供了丰富的材料. 目前洞内外的考古发掘面积约240 m², 考古遗存主要出土于3个洞室(中室、东室及南室)的更新世沉积地层(9~22层)中(图3(a)). 据统计^[19,27], 其东室和中室共出土石制品多达72640件(中室13983件, 东室58657件). 此外,还出土了包括骨针、装饰品等在内的大量骨器以及丰富的动物化石. 根据人工制品类型及出土层位^[27], 丹尼索瓦洞的考古遗存可分为旧石器时代中期早段和中段, 以及旧石器时代晚期初段和旧石器时代晚期, 且不同时期的石器组合显著不同. 在旧石器时代中期早段已经出现了勒瓦娄哇石片, 但未发现勒瓦娄哇石核; 旧石器时代中期中段勒瓦娄哇石片数量增多, 并出现了勒瓦娄哇石核; 至旧石器时代晚期初段勒瓦娄哇石核石片相对减少, 而石叶石器、骨器和装饰品等开始出现; 旧石器时代晚期则以小石叶石器为主. 石器组合的变化反映

图3 丹尼索瓦洞考古遗存与地层年代分析. (a) 丹尼索瓦洞发掘概况^[27]; (b) 人类活动与环境记录的年代序列^[27]; (c) 出土人骨化石模型年代^[19]和基于考古遗存反映的丹人、尼人可能占据丹尼索瓦洞的时段^[27]. 所示年代单元均为ka, MIS (marine isotope stages)为深海氧同位素阶段. **Figure 3** Stratigraphy, chronology and archaeology excavation in Denisova cave. (a) Plane view of Denisova cave and the excavated areas^[27]; (b) chronological sequence of archaic human activities and environmental records in Denisova cave^[27]; (c) age estimates of the human fossils from Denisova cave^[19], and the periods when Denisovans and Neanderthals occupied the cave^[27]. Age units in this figure are ka. MIS refers to marine isotope stages.

了丹尼索瓦洞石器工业长期连续的演进历程。

然而, 沉积物和人骨化石的古DNA分析结果^[22,46]均显示, 除丹人外, 尼人也曾在丹尼索瓦洞生活, 并且两支古人群有着亲密接触。截至目前, 洞穴内已发现代表了10个古人类个体的人骨化石(并未包括上文提及的未发表的Denisova 13号化石), 除上文提及的4个丹人个体外, 还包括3个尼人个体(Denisova 5, 9, 15)、1个丹尼混血儿(父为丹人, 母为尼人; Denisova 11)以及2个因缺乏古DNA信息而尚未定义的古人类化石个体(Denisova 6, 14)^[19]。构建遗址地层年代框架和确定人骨化石年代是讨论洞穴内古人类活动的前提, 尤其是在不同人群与不同考古遗存对应关系不确定的情况下。在早期报道中^[47,48], 有学者曾应用热释光方法构建了丹尼索瓦洞第14~22层的年代, 但样品较少和测年方法存在明显缺陷, 导致所构建的年代框架较为粗糙。而所发现的人骨化石则因个体较小^[44]或超过碳十四测年上限^[49]等原因, 也均未获得准确年代。此外, 研究者基于基因序列差异为部分化石计算了遗传学年代^[18,22,45], 但基因突变速率估计误差较大, 因而该方法给出的年代也只具有参考价值。

2019年, Jacobs等人^[27]在3个洞室中系列采集了136个光释光样品进行测试分析, 构建了该洞穴更新世沉积物的地层年代序列, 并根据洞穴埋藏的动物群和孢粉记录推断了当时的气候条件, 重建了该遗址自300 ka以来的冷暖变化过程(图3(b))。基于所构建的年代框架, 并结合出土沉积物和人骨化石中提取的古DNA信息, 以及考古遗存所反映的古人类活动信息, Jacobs等人^[27]认为, 丹人可能于287~55 ka (保守估计为203~55 ka)在丹尼索瓦洞生活, 而尼人则可能在193~97 ka也曾曾在洞穴出现(图3(c)), 并估算了洞穴内旧石器文化不同阶段的起始与结束年代(图3(b))。在上述研究的基础上, Douka等人^[19]报道了该遗址主室和东室更新世地层上部(9~12层)出土的人类化石、骨器以及炭屑等样品的50个碳十四年代数据, 对超过放射性碳十四定年上限的人类化石应用mtDNA序列信息计算了相对遗传学年代, 并综合地层年代(包括光释光年代和铀系年代), 使用贝叶斯模型计算出该遗址缺乏直接定年的古人类化石的可能年代(图3(c))。此外, 碳十四年代结果也说明, 映射古人类已具备审美意识和认知水平的骨针和装饰品等人工制品早在49~43 ka就已出现于欧亚大陆北部^[19]。

丹人的另一个出土遗址——白石崖溶洞的研究工作目前处于起步阶段, 相关研究还尚待深入。在前期考

古调查基础上, 兰州大学和甘肃省文物考古研究所于2018~2019年间两次对白石崖洞遗址进行了正式考古发掘, 共发掘T1~T5五个探方, 总发掘面积为11 m²。其中, T1~T4探方中出土了大量的石制品和动物骨骼, 已发掘地层可分为11层(未见底), 每一层位均有石制品和动物骨骼出土, 底部第10层和第11层尤为丰富, 反映了该洞穴曾被史前人类长期占据。目前发掘材料正在整理分析中, 从初步整理结果来看, 白石崖溶洞出土的石制品以简单石核石片技术为主, 目前还未发现勒瓦娄哇技术或石叶技术。夏河人化石具体出土层位尚未确定, 而化石外附着的碳酸盐结核的3个铀系测年结果在误差范围内相同, 均为160 ka, 显示化石外包裹的沉积物形成于较短的时期, 代表了夏河人死亡后不久被埋藏的年代, 因而160 ka可作为化石的最小年龄^[23]。

丹尼索瓦洞的人骨化石年代显示, 195~52 ka丹人在丹尼索瓦洞生活, 而基于洞穴沉积物所构建的年代则将其可能的占据时间扩展至287~55 ka, 且两种年代结果均反映了丹人先于尼人抵达洞穴。因此, 丹尼索瓦洞旧石器时代中期早段的人工制品应当是由丹人占据洞穴时所打制; 尼人则出现在旧石器时代中期中段, 可能带了更先进的石器技术, 而后在旧石器时代晚期初段时已经消失或离开。Douka等人^[19]认为尽管丹尼索瓦洞内丹人化石最晚年代早于装饰品的年代, 但该年代同样早于遗传学所认为的丹人与现代人发生基因交流的时间(54~44 ka和50~31 ka)^[50], 反映了目前所显示的丹人在丹尼索瓦洞内最晚活动时间很有可能并不代表最后的丹人活动历史, 结合洞穴内石制品工业的连续性和并未发现现代人化石及其DNA等证据, 推测旧石器时代晚期出现的骨器可能由丹人制作, 倘若此项推测被证实, 将再一次打破我们对丹人的认识。夏河丹人化石的年代和白石崖溶洞的考古遗存则进一步揭示丹人在东亚的时空分布和行为特征, 显示不同区域的丹人之间可能存在一定的文化和行为差异。因此, 丹人文化内涵还有待更深入且全面的研究。

3 丹人的体质形态特征

尽管丹尼索瓦洞出土的丹人化石数量有限, 但还是提供了一定的丹人体质形态信息。Bennett等人^[41]对Denisova 3号第五远节指骨进行了模拟重建和形态学分析, 通过对比发现其指骨尺寸和形状不同于尼人, 而在现代人的变异范围内, 并推测尼人独特的指骨特征可能是在与丹人分离后衍生出来的。Reich等人^[43]报道

的Denisova 4号为一件近乎完整的左侧下颌第二/第三臼齿, 体积硕大, 与尼人和现代人有明显差异, 作为第三臼齿, 其大小超出了目前已知人属范围内正常牙齿尺寸, 接近于南方古猿(*Australopithecus*), 作为第二臼齿, 其尺寸与直立人和能人相似, 彰显了丹人与同时期其他人属化石的不同. 后续发现的Denisova 8号和2号化石则提供了更多丹人的牙齿形态特征^[44,46]: Denisova 8号化石是由4块碎块组成, 仅保留有大部分牙冠和少量牙根, 而牙颈以下均缺失, 经鉴定为上颌第三或第二(在第三臼齿缺失情况下)臼齿, Denisova 8的尺寸甚至比Denisova 4更大, 与同年报道的中国许家窑遗址出土的古老型智人牙齿化石尺寸较为接近^[44,51], 整体特征接近于早期人属和南方古猿; Denisova 2号化石则为一件磨损的左侧下颌第一乳臼齿或第二乳臼齿, 其牙冠磨损严重, 只保存有一层薄薄的牙釉质, 根部大部分遗失, 强烈磨损导致大部分咬合面形态特征缺失, 牙颈部形态与现代人和尼人有所区别^[46].

夏河人化石是丹尼索瓦洞外发现的首件丹人化石, 也是目前已知体质形态信息最丰富的一件丹人化石. Chen等人^[23]基于该化石重建了丹人的完整下颌骨形态, 并将其与直立人、中更新世古人类、尼人、早期现代人、晚更新世现代人以及现代人群等的下颌骨形态进行对比分析. 结果显示, 夏河人下颌骨的整体形态偏低平、厚实, 较为粗壮, 无下巴颏, 颌骨特征位于中更新世古人类和直立人分布范围, 但位于直立人分布的极限, 在直立人中接近蓝田人和周口店北京猿人; 夏河人的齿弓形态特征与直立人有明显的不同, 亦不在其他人群范围内, 但与中更新世人群、早期现代人和尼人接近; 夏河人下颌骨保留有完整的第一、二臼齿, 第二臼齿有3个齿根, 而第三臼齿先天缺失或未萌发, 但留有臼齿后空间. 其中, 臼齿第三齿根现象在中国现代人群和美洲土著人群中发生概率超过40%, 而在其他非亚洲现代人中发生概率不超过3.5%, 夏河人下颌骨作为具备此特征的已知最古老的化石, 反映丹人对东亚现代人有一定的基因贡献^[52]; 第三臼齿先天缺失现象通常被认为是人类进化过程中发生的牙齿退化现象的一部分, 仅在现代人中有较高的出现频率, 而该现象在东亚古人类化石中却存在时间上的连续性, 从陕西蓝田县公王岭出土的直立人化石, 到湖北黄龙洞遗址出土的古老型智人化石, 再到广西通天岩洞出土的早期现代人化石, 均存在第三臼齿缺失现象^[37,53,54].

综合以上可见, 丹人化石形态复杂, 既具备第三臼

齿缺失等人类演化中的进步特征, 又具备硕大下颌与牙齿的返古现象, 单纯依据有限的体质形态特征很难将其归入已知化石人群中. Denisova 3号第五远节指骨与现代人的相似性也意味着在缺乏丹人相应体质形态特征的情况下, 在其他遗址中寻找丹人化石应更为谨慎; 此外, 夏河人下颌骨的粗壮程度、第三臼齿先天缺失以及三齿根等特征与在中国台湾发现古老型智人——澎湖人相近, 而其牙齿形态和牙釉质与牙本质接合面的部分特征又与许家窑人较为接近, 反映了丹人特征已出现于中国部分已知古老型智人化石中. 这一系列形态学证据将丹人与东亚古老型智人联系在一起, 进一步体现了东亚古老型人类体质形态的多样性, 也为进一步认识东亚古老型智人归属提供了更多线索.

4 丹人的分子生物学研究

丹人的最初命名与系列推进均离不开遗传学家的研究. 丹人核基因组信息是在缺乏足够体质形态信息的情况下, 证实丹人是属于不同于尼人与早期现代人的另一种古老型人类的最为重要证据. 在丹人线粒体基因与低覆盖度(1.9倍覆盖度)核基因组测序结果被先后报道之后^[42,43], 得益于古DNA测序技术的革新与发展, 其高覆盖度(30倍覆盖度)的核基因组信息也被获取^[18], 为探索丹人与同期其他古老型人类以及早期现代人之间的关系提供了更多的遗传学证据. 目前, 基于阿尔泰山丹人的线粒体DNA与全基因组信息分别构建的演化谱系已获得(图4). 而2018年以前与丹人有关的基因研究已被详细整理报道^[55,56], 本文无庸赘述, 在此仅结合前人总结及新发表的研究成果作简要概述.

遗传学研究表明, 尼人对丹人至少有5%的基因贡献^[22], 而其父为丹人、母为尼人的Denisova 11号混血个体的存在则是古老型人类之间基因交流最为直接的证据^[57]. 除已知的尼人外, 有研究显示还存在一支未知的古老型人类曾与丹人发生过基因交流, 并对丹人有着约2.7%~5.8%的基因贡献, 他们与现代人祖先分离的时间约在1400~900 ka^[22], Reich^[58]将此支深度分化的古人类命名为“超级古老型人类”(Superarchaic humans), 并认为丹人非常特殊的线粒体DNA可能来源于此, 这便能解释线粒体DNA与核DNA分别重建的丹人在人类演化分支中显著位置差异的问题(图4).

现有证据显示, 与尼人对现代人群广泛的基因贡献不同^[59], 丹人对现代人的基因贡献程度具有明显的

图4 基于阿尔泰山丹人的核DNA(蓝框)与线粒体DNA(红线)信息分别构建的丹人、尼人与现代人之间的演化关系^[41]。虚线代表混血形成的基因流动,指示丹人与其他古老型人类之间以及早期现代人之间均存在着基因交流;左侧不同时间节点代表人群分化的时间,双向箭头所指示的范围代表95%的置信区间

Figure 4 Phylogeny of Neanderthal, Denisovan, and modern human based on both nuclear (blue envelope) and mitochondrial genomes (red lines)^[41]. The dotted line represents gene flow events, markers on the left indicate the timing of population differentiation. Error bars indicate 95% confidence intervals

地理差异。其在大洋洲某些群体中约有5%的基因贡献,在东亚、南亚及美洲部分群体中约有0.2%的基因贡献,而对非洲、欧洲和中亚部分区域的现代人则无基因贡献^[18,22,43]。Browning等人^[60]对分布于欧洲、亚洲、美洲和大洋洲的5600多个个体进行了全基因组测序,检测出了两种不同的丹人基因来源,一支与阿尔泰山丹人相近,另一支则与其亲缘关系相对较远并仅在南亚和大洋洲新几内亚现代人群基因组中存在。Reich^[58]将对大洋洲现代人群有特殊基因贡献的那一支称为“南方丹人”(Australo-Denisovans)。Jacobs等人^[61]则在前人研究基础上,结合东南亚和新几内亚14个岛屿的161个原居民基因组测序分析,推测现代人基因组中至少存在3种彼此分化的丹人群体的基因渗入。一支是与阿尔泰山地区的丹人在363 ka分离的丹人群体(D2),该群体对现代大洋洲、亚洲部分地区人群有基因贡献;一支是与阿尔泰山地区丹人的分离年代为283 ka的丹人群体(D1),此群体的基因仅存在于新几内亚及附近

岛屿的现代人群中;第三支(D0)则对东亚和西伯利亚现代人群有基因贡献,且与阿尔泰山地区丹人的分离时间应当相较前两者更晚一些。以上研究反映了现代人曾与多个丹人群体发生过基因交流,且这些人群存在一定的地理隔离,同样说明丹人在亚洲并非仅存在于阿尔泰山地区,而可能广泛分布于亚洲东侧。

遗传学研究还表明,丹人的基因渗入帮助扩散到亚洲的现代人更好地适应了新的环境^[26,55,62],特别是对青藏高原低压缺氧极端环境的适应^[25]。低海拔地区的人群进入高海拔环境时会产生一定的不良反应^[63]。而以藏族为主体的、世代定居在青藏高原的人群却能够正常生存延续,这得益于他们应对低氧环境时可以抵消缺氧的特殊生理机制^[64-66]。研究表明,EPAS1(Endothelial PAS domain-containing protein 1)、EGLN1(Eglamine homolog 1)和TMEM247(Transmembrane Protein 247)等基因的适应型突变对高原人群的环境适应具有重要贡献^[25,67,68]。Lu等人^[69]认为应对高海拔环境的适应性基因可能来源于早期探索高原的古人类,并在长期自然选择下积累到较高的频率。而在高原人群中出现的EPAS1和TMEM247等突变型基因均在阿尔泰山地区的丹人基因组中发现^[25,68],反映了丹人基因的渗入可能帮助现代人适应了高海拔环境。夏河人的发现^[23,70]则为这些高海拔环境适应基因找到了可能的本地来源。此外,有研究显示帮助格陵兰的因纽特人适应寒冷气候的TBX15(T-Box Transcription Factor 15)和WARS2(Tryptophanyl TRNA Synthetase 2)变异基因可能也来源于丹人^[62]。最新研究也表明,现代美拉尼西亚人带有来源于尼人和丹人等古老型人群的适应性变异基因,并呈现正向选择^[26]。

丹人基因信息的深入解译也帮助我们对该神秘人群的体质形态特征有了更多的了解。Gokhman等人^[71]在2014年曾提出重建古人类基因组中甲基化模式的方法,并构建了丹人与尼人的DNA甲基化图谱,发现这两支古老型人群大约存在2000个与现代人有差异的甲基化区域。2019年, Gokhman等人^[72]在此前研究的基础上,将DNA甲基化变化与功能丧失表型联系起来,对形态特征进行定向预测,定性重建了丹人解剖轮廓,并将其与夏河人下颌骨对比,发现虽然重建的指骨特征与Denisova 3号个体特征不符,但是重建的下颌骨4个特征中有3个特征(下颌骨前高,下颌前突和长齿弓)相符。尽管该项研究重建的形态特征仅为趋向性的,但在目前缺乏丹人化石情况下也能提供一定的信息,如其重

建的头骨8个特征中有7个与许昌人头骨的趋势变化吻合,暗示许昌人可能就是丹人。

此外,古蛋白质组学的应用也推动了丹人的相关研究。古蛋白质组学是将蛋白质分析应用于古生物学、考古学和人类学等多学科。作为一门新兴的跨学科领域,其应用范围可从已灭绝动物的系统发育重建到古代人类饮食和疾病等一系列研究^[73]。而基于质谱分析的蛋白质组学分析作为目前发展最快、应用最广的蛋白质研究技术,其具有的高通量、高灵敏度和高精度这3个关键属性能实现对蛋白质进行准确和大规模的鉴定。丹尼索瓦洞出土的部分人类化石(如Denisovan 11, 14, 15, 16)便是从大量无法进行形态学鉴定的骨骼碎片中利用古蛋白质组学分析筛选出来的^[19,49];通过将夏河人化石牙本质中成功提取的蛋白质与从古老人群(丹人与尼人)高覆盖度基因组中获取的蛋白质信息以及现存的灵长类蛋白质序列进行系统发生树分析,并结合单氨基酸多态性,揭示了夏河人属于丹人或丹人近亲种^[23]。因此,古蛋白质组学分析将缺乏DNA信息的夏河人化石和缺乏体质形态信息的阿尔泰山丹人联系起来,突破了现阶段丹人研究的材料和技术瓶颈,大大扩展和加深了丹人的研究。此外,古蛋白质比古DNA能保存更长的时间,目前有学者在出土于中国广西吹风洞中1900 ka的步氏巨猿牙齿化石上已成功提取到古釉质蛋白^[74],这也意味着古蛋白质组学分析可以应用到早至直立人演化阶段,且能应用于旧石器时代考古遗址丰富的中国南方、东南亚和非洲等热带和亚热带地区,有助于厘清早期人类演化 and 现代人起源等科学问题。

丹人的分子生物学研究扩展了我们对这一神秘人群的时空分布的认识。阿尔泰山丹人无论是与尼人还是与其他古人类分支的分离时间,均显示丹人存在的时间比已知的化石记录更早,也反映了丹人应当有着更为广阔的分布范围;而丹人与古老人群及早期现代人之间基因交流则体现了人类演化历程的复杂性。目前,对丹人遗传信息的认识仍局限于仅有的阿尔泰山丹人高覆盖度DNA序列和现生人群中极少的丹人DNA信息,这限制了我们对丹人群体的总体认识。此外,在分子生物学研究技术的不断革新与突破中,学者们对古人类化石和现代人所蕴含的遗传信息的解读愈发深入,对人类演化模式的构建也是在随之不断的进步更新,如对现代人起源与演化认识也从“走出非洲完全替代”假说到“走出非洲附带杂交”模式。未来分子生物学在古人类学和考古学中更为广泛的应用必将带

来更多新的认识与突破。

5 结论与展望

丹人研究在近10年来取得的多项进展,得益于考古学、第四纪年代学、古人类学和遗传学等不同领域的密切合作和共同推进。丹尼索瓦洞的考古遗存分析及其年代框架的构建,加深了我们对洞穴内不同古人类群体的占据历史及其文化内涵的了解;丹人新化石的不断发现使重建丹人体质形态特征逐渐成为可能,尤其是夏河人下颌骨化石的发现为丹人的研究打开了更为广阔的空间,不但为高原人群适应高海拔环境的突变型基因找到了可能的本地来源,而且将丹人研究的焦点从西伯利亚地区扩展至青藏高原;而遗传学研究的新进展,更是将丹人的研究扩展并聚焦到东亚地区。丹人的系列研究成果无疑为深入理解东亚地区复杂的古人类演化历史提供了关键证据和新视角。

根据现有研究进展,我们认为今后应在下列几个方面开展深入研究:

丹人和现代人群的基因组研究及夏河人化石的发现共同说明,丹人可能曾经广泛分布于以中国为主体的东亚地区,而阿尔泰山地区可能仅是丹人与尼人交互分布的边缘区。因此,在中国开展相关研究将极大推动我们对丹人的了解,尤其是在该地区存在丰富并分布广泛且有考古遗存共存的古老型智人化石地点(图1)。丹人的深入研究将有助于厘清古老型智人的归属问题,将为东亚地区从直立人到古老型智人再到现代人的演化及其扩散过程研究提供新视角和新突破。

丹人的体质形态学和遗传学研究共同揭示了古人类之间存在复杂的基因交流,获取更多未知古人类化石中的遗传信息可为厘清丹人及其他古老型人类以及早期现代人之间的关系开阔视角。在古人类化石中DNA高度降解的情况下,古蛋白质组学分析便成为获取遗传信息的最佳途径,未来的广泛应用必将会极大推动人类演化研究。

夏河丹人的发现,反映了丹人所携带的适应高原缺氧环境的EPAS1等变异基因可能最先起源于青藏高原。青藏高原可能曾是丹人较长时间生活的重要区域,也将是今后研究丹人的重点区域。夏河丹人生活的白石崖溶洞遗址中出土了大量考古遗存,为丹人的石器制作技术、生计模式、高寒环境适应行为等研究提供了丰富的材料,并将为我们全面认识神秘的丹人提供更多重要信息。

致谢 感谢两位匿名审稿人提出的宝贵意见和建议。

参考文献参考文献

- 1 Cann R L, Stoneking M, Wilson A C. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*, 1987, 325: 31–36
- 2 Stringer C B, Andrews P. Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science*, 1988, 239: 1263–1268
- 3 Stringer C B. Reconstructing recent human evolution. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 1992, 337: 217–224
- 4 Wolpoff M H, Wu X Z, Thorne A G. Modern Homo sapiens origins: A general theory of hominid evolution involving the fossil evidence from East Asia. In: Smith F H, Spencer F, eds. *The Origins of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence*. New York: Alan R Liss Inc, 1984. 411–484
- 5 Green R E, Krause J, Briggs A W, et al. A draft sequence of the Neandertal genome. *Science*, 2010, 328: 710–722
- 6 Hublin J J, Ben-Ncer A, Bailey S E, et al. New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of Homo sapiens. *Nature*, 2017, 546: 289–292
- 7 Bae C J, Douka K, Petraglia M D. On the origin of modern humans: Asian perspectives. *Science*, 2017, 358: eaai9067
- 8 Galway-Witham J, Stringer C. How did *Homo sapiens* evolve? *Science*, 2018, 360: 1296–1298
- 9 Harvati K, Röding C, Bosman A M, et al. Apidima Cave fossils provide earliest evidence of Homo sapiens in Eurasia. *Nature*, 2019, 571: 500–504
- 10 Wu X Z. Origin of modern humans of China viewed from cranio dental characteristics of late Homo Sapiens in China (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 1998, 17: 276–282 [吴新智. 从中国晚期智人颅牙特征看中国现代人起源. *人类学学报*, 1998, 17: 276–282]
- 11 Gao X, Zhang X L, Yang D Y, et al. Revisiting the origin of modern humans in China and its implications for global human evolution. *Sci China Earth Sci*, 2010, 40: 196–209 [高星, 张晓凌, 杨东亚, 等. 现代中国人起源与人类演化的区域性多样化模式. *中国科学: 地球科学*, 2010, 40: 1287–1300]
- 12 Gao X, Peng F, Fu Q M, et al. New progress in understanding the origins of modern humans in China. *Sci China Earth Sci*, 2017, 60: 2160–2170 [高星, 彭菲, 付巧妹, 等. 中国地区现代人起源问题研究进展. *中国科学: 地球科学*, 2018, 48: 30–41]
- 13 Zhu Z, Dennell R, Huang W, et al. Hominin occupation of the Chinese Loess Plateau since about 2.1 million years ago. *Nature*, 2018, 559: 608–612
- 14 Schoetensack O. Der unterkiefer des homo heidelbergensis aus den sanden von mauer bei heidelberg. Ein beitrag zur paläontologie des menschen. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs-und Vererbungslehre*, 1908, 1: 408–410
- 15 Stringer C. The status of *homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). *Evol Anthropol*, 2012, 21: 101–107
- 16 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
- 17 Higham T, Douka K, Wood R, et al. The timing and spatiotemporal patterning of Neanderthal disappearance. *Nature*, 2014, 512: 306–309
- 18 Meyer M, Kircher M, Gansauge M T, et al. A high-coverage genome sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science*, 2012, 338: 222–226
- 19 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
- 20 Wu X J. Recent research progress and popular issues on Chinese human evolution (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2018, 63: 2148–2155 [吴秀杰. 中国古人类演化研究进展及相关热点问题探讨. *科学通报*, 2018, 63: 2148–2155]
- 21 Liu W, Martínón-Torres M, Cai Y, et al. The earliest unequivocally modern humans in southern China. *Nature*, 2015, 526: 696–699
- 22 Prüfer K, Racimo F, Patterson N, et al. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 2014, 505: 43–49
- 23 Chen F, Welker F, Shen C C, et al. A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature*, 2019, 569: 409–412
- 24 Vernot B, Tucci S, Kelso J, et al. Excavating Neandertal and Denisovan DNA from the genomes of Melanesian individuals. *Science*, 2016, 352: 235–239
- 25 Huerta-Sánchez E, Jin X, Asan, et al. Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA. *Nature*, 2014, 512: 194–197
- 26 Hsieh P H, Vollger M R, Dang V, et al. Adaptive archaic introgression of copy number variants and the discovery of previously unknown human genes. *Science*, 2019, 366: eaax2083
- 27 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
- 28 Delson E. An early dispersal of modern humans from Africa to Greece. *Nature*, 2019, 571: 487–488
- 29 Wu X, Liu W, Gao X, et al. Huanglong Cave, a new late Pleistocene hominid site in Hubei Province, China. *Chin Sci Bull*, 2006, 51: 2493–2499
- 30 Bae C J, Wang W, Zhao J, et al. Modern human teeth from late Pleistocene Luna cave (Guangxi, China). *Quat Int*, 2014, 354: 169–183
- 31 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
- 32 Liu W, Wu X J, Xing S, et al. Human Fossils Found in China (in Chinese). Beijing: Science Press, 2014 [刘武, 吴秀杰, 邢松, 等. 中国古人类化石. 北京: 科学出版社, 2014]
- 33 Wang F G, Li F. Discussions on the stratigraphy and age of the Xujiayao Hominin (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2019, 38: 279–290 [王法岗, 李锋. “许家窑人”埋藏地层与时代探讨. 人类学报, 2019, 38: 279–290]
- 34 Li H, Lotter M G. Lithic production strategies during the late Middle Pleistocene at Dali, Shaanxi Province, China: Implications for understanding late archaic humans. *Archaeol Anthropol Sci*, 2019, 11: 1701–1712
- 35 Athreya S, Wu X. A multivariate assessment of the Dali hominin cranium from China: Morphological affinities and implications for Pleistocene evolution in East Asia. *Am J Phys Anthropol*, 2017, 164: 679–701
- 36 Li Z Y, Wu X J, Zhou L P, et al. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China. *Science*, 2017, 355: 969–972
- 37 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
- 38 Xing S, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro J M. Late Middle Pleistocene hominin teeth from Tongzi, southern China. *J Human Evol*, 2019, 130: 96–108
- 39 Chang C H, Kaifu Y, Takai M, et al. The first archaic Homo from Taiwan. *Nat Commun*, 2015, 6: 6037
- 40 Wu X Z, Tong H W. Discussions on the significance and geologic age of Penghu 1 Mandible (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2015, 34: 281–287 [吴新智, 同号文. 关于澎湖人类下颌骨化石意义和年代的讨论. 人类学学报, 2015, 34: 281–287]
- 41 Bennett E A, Crevecoeur I, Viola B, et al. Morphology of the Denisovan phalanx closer to modern humans than to Neanderthals. *Sci Adv*, 2019, 5: eaaw3950
- 42 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
- 43 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
- 44 Sawyer S, Renaud G, Viola B, et al. Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 15696–15700
- 45 Slon V, Viola B, Renaud G, et al. A fourth Denisovan individual. *Sci Adv*, 2017, 3: e1700186
- 46 Slon V, Hopfe C, Weiß C L, et al. Neandertal and Denisovan DNA from Pleistocene sediments. *Science*, 2017, 356: 605–608
- 47 Derevianko A P, Laukhin S A, Kulikov O A, et al. First Middle Pleistocene age determinations of the Paleolithic in the Altai Mountains. *Dokl Akad Nauk*, 1992, 326: 497–501
- 48 Derevianko A P, Shunkov M V, Agadjaniav A K, et al. Paleoenvironment and Paleolithic human occupation of Gorny Altai: Subsistence and adaptation in the vicinity of Denisova Cave. Novosibirsk: Russian Academy of Sciences, 2003
- 49 Brown S, Higham T, Slon V, et al. Identification of a new hominin bone from Denisova Cave, Siberia using collagen fingerprinting and mitochondrial DNA analysis. *Sci Rep*, 2016, 6: 23559
- 50 Malaspina S A, Westaway M C, Muller C, et al. A genomic history of Aboriginal Australia. *Nature*, 2016, 538: 207–214
- 51 Xing S, Martínón-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
- 52 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
- 53 Liu W, Zeng X L. The Degeneration of third molars and its significance to human evolution (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 1996, (3): 3–17 [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, (3): 3–17]
- 54 Wu X Z. New Arguments on Continuity of Human Evolution in China (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2006, 25: 17–25 [吴新智. 中国古人类进化连续性新辩. 人类学学报, 2006, 25: 17–25]
- 55 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 [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]
- 56 Zhang M, Fu Q M. Prehistoric interbreeding between archaic human groups and anatomically modern humans (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2018, 37: 206–218 [张明, 付巧妹. 史前古人类之间的基因交流及对当今现代人的影响. 人类学学报, 2018, 37: 206–218]
- 57 Slon V, Mafessoni F, Vernot B, et al. The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature*, 2018, 61: 113–116
- 58 Reich D. Who We are and How We Got Here’ review: The Reshaping of Human History. Oxford: Oxford University Press, 2018
- 59 Chen L, Wolf A B, Fu W, et al. Identifying and interpreting apparent Neanderthal ancestry in African Individuals. *Cell*, 2020, 180: 677–687.e16
- 60 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
- 61 Jacobs G S, Hudjashov G, Saag L, et al. Multiple deeply divergent Denisovan ancestries in Papuans. *Cell*, 2019, 177: 1010–1021.e32

- 62 Racimo F, Gokhman D, Fumagalli M, et al. Archaic adaptive introgression in TBX15/WARS2. *Mol Biol Evol*, 2017, 34: 509–524
- 63 Bigham A W, Wilson M J, Julian C G, et al. Andean and Tibetan patterns of adaptation to high altitude. *Am J Hum Biol*, 2013, 25: 190–197
- 64 Lenfant C, Sullivan K. Adaptation to high altitude. *N Engl J Med*, 1971, 284: 1298–1309
- 65 Beall C M, Laskowski D, Strohl K P, et al. Pulmonary nitric oxide in mountain dwellers. *Nature*, 2001, 414: 411–412
- 66 Beall C M. Two routes to functional adaptation: Tibetan and Andean high-altitude natives. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 8655–8660
- 67 Simonson T S, Yang Y, Huff C D, et al. Genetic evidence for high-altitude adaptation in Tibet. *Science*, 2010, 329: 72–75
- 68 Deng L, Zhang C, Yuan K, et al. Prioritizing natural-selection signals from the deep-sequencing genomic data suggests multi-variant adaptation in Tibetan highlanders. *Natl Sci Rev*, 2019, 6: 1201–1222
- 69 Lu D, Lou H, Yuan K, et al. Ancestral origins and genetic history of Tibetan highlanders. *Am J Human Genets*, 2016, 99: 580–594
- 70 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 [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]
- 71 Gokhman D, Lavi E, Prüfer K, et al. Reconstructing the DNA methylation maps of the Neandertal and the Denisovan. *Science*, 2014, 344: 523–527
- 72 Gokhman D, Mishol N, de Manuel M, et al. Reconstructing Denisovan anatomy using DNA methylation maps. *Cell*, 2019, 179: 180–192.e10
- 73 Hendy J, Welker F, Demarchi B, et al. A guide to ancient protein studies. *Nat Ecol Evol*, 2018, 2: 791–799
- 74 Welker F, Ramos-Madrigal J, Kuhlwilm M, et al. Enamel proteome shows that Gigantopithecus was an early diverging pongine. *Nature*, 2019, 576: 262–265

Summary for “丹尼索瓦人及其研究进展”

A review of Denisovans

Huan Xia¹, Dongju Zhang¹ & Fahu Chen^{2,3*}¹ Key Laboratory of Western China's Environmental Systems (Ministry of Education), College of Earth and Environmental Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China;² Key Laboratory of Alpine Ecology, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100010, China;³ Center for Excellence in Tibetan Plateau Earth Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China* Corresponding author, E-mail: fhchen@itpcas.ac.cn

In 2010, geneticists reported the mitochondrial DNA and nuclear DNA sequences of a fragment of hominin phalanx found in Denisova cave, in the Altai Mountains in Russia, and the discovery of a new archaic human group which they named “Denisovans”. Subsequently, significant progress has been made in research on Denisovans. This paper reviews and summarizes recent achievements and advances in Denisovan studies, especially in chronology, archaeology, anthropology and genetics, over the past decade, with the aim of encouraging in-depth research in related fields in China.

Comprehensive geochronological studies in Denisova cave suggest that Denisovans and Neanderthals may have occupied the cave during the interval of 287–55 ka (thousand years ago) and during 193–97 ka. Direct dating of hominin fossils, or of strata containing hominin fossils, indicates that Denisovans occupied the cave during 195–52 ka, while there is evidence of Neanderthals occupying the cave during 14.7–9.1 ka. These results reflect the long occupation history of Denisovans and Neanderthals in Denisova cave. In addition, the dating of the Xiahe mandible, from Baishiya karst cave (Xiahe County, Gansu Province, China) in the northeastern Tibetan Plateau, indicates that this is the first Denisovan fossil discovered outside Denisova cave, and suggests that Denisovans occupied the Tibetan Plateau at least at 160 ka, in the late Middle Pleistocene. This extends the spatial distribution of Denisovans from the Altai Mountains to the Tibetan Plateau and indicates that the Xiahe Denisovans may have been adapted to the extremely cold and hypoxic environment of the plateau. Lithic assemblages from Denisova cave include both Levallois and blade technologies produced by either Denisovans or Neanderthals, or both, who coexisted in the cave for a long time. However, preliminary analysis of lithic artifacts collected from Baishiya Karst cave indicates the dominance of simple core and flake technology. In consideration of long coexistence of two archaic humans in Denisova cave, and the archeological work in Baishiya Karst cave is still in its infancy stage, the cultural connotation of Denisovans needs further comprehensive study. Considering the long coexistence of the two archaic humans in Denisova cave, and that archeological work in Baishiya karst cave is still at a preliminary stage, the cultural connotations of the Denisovans require further comprehensive study. The fragments of Denisovan fossils found in Denisova cave provide limited evidence of the morphological characteristics of the phalanx and teeth, while the Xiahe mandible provides more extensive and important evidence of the morphological characteristics of the mandibles of Denisovans. The present study shows that the overall morphological characteristics of the phalanx are closer to those of modern humans than to Neanderthals, although the size of the molars is much greater than that of Neanderthals and modern humans; in addition, the mandible has several features similar to those of archaic *Homo sapiens* in East Asia. However, due to the limited fossil evidence, the morphological differences between Denisovans and other archaic humans remain to be comprehensively documented. In addition, in contrast to the Neanderthals' wide genetic contribution to modern humans, Denisovans only genetically contributed to modern populations in Oceania, East Asia, South Asia and America, and they exhibit a gene flow from superarchaic humans. In addition, multiple deeply differentiated branches may exist within the Denisovan population. These findings imply that Denisovans may have been more widely distributed in Asia than was previously thought and that they possess a more complex evolutionary history. At present, only one high-coverage Denisovan genome has been discovered in Denisova cave and no ancient DNA is preserved in the Xiahe mandible, which limits our understanding of other Denisovan branches.

Although we still know little about Denisovans, we anticipate that future in-depth archaeological studies at Baishiya karst cave will provide additional important information on the physical morphology of Denisovans, their genetic characteristics and behavioral culture, and will elucidate the adaptation mechanism of Denisovans to high-altitude environments. In addition, we expect that an increasing number of new discoveries and multidisciplinary endeavors will shed additional light on the Denisovans and thus contribute to the study of human evolution in East Asia.

Denisovans, human evolution, modern human origin, Siberia, Tibetan Plateaudoi: [10.1360/TB-2020-0280](https://doi.org/10.1360/TB-2020-0280)