

# 古基因组揭示 1.1 万年以来东亚与东南亚交汇处人群的遗传历史

王恬怡, 陈泽慧, 平婉菁, 刘逸宸, 刘雅琳, 付巧妹

中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044

东亚和东南亚有着悠久的现代人生存和居住的历史, 是研究欧亚大陆东部以及大洋洲现代人起源、演化与扩散的关键区域。然而, 东亚南方与东南亚地区潮湿炎热、极不利于古 DNA 保存的气候条件, 使得通过古基因组来探究这一区域人群的遗传历史成为巨大的挑战。

此前, 有关东南亚的古基因组研究表明, 东南亚在距今 12,000~4000 年前生活着一群狩猎采集者——“和平人”(Hòabínhàn), 是一支古老的亚洲人群, 与东亚现在生活的人群遗传分离较早<sup>[1]</sup>。然而自距今 4000 年以来, 在农业传播的背景下, 东南亚地区的农业人群与现在生活在东亚的人群遗传关系更近, 他们的基因组中混合了大量中国南方现在生活人群相关的遗传成分和与和平文化相关的古老亚洲人群成分<sup>[1,2]</sup>, 并且现在生活在东南亚的人群呈现出与现今东亚人群更为相似的遗传结构。

而后, 得益于古核基因组捕获技术的开发, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所付巧妹团队获取了中国南方福建及周边地区距今 9000~8000 年的以奇和洞人群为代表的人群, 在遗传上显示与东亚南方现在生活的人群更相关, 是遗传意义上的古南方人群; 同时获取中国北方山东地区距今 9500~7700 年前的人类古基因组, 在遗传上则显示与东亚北方

现在生活的人群更相关, 是遗传意义上的古北方人群。研究揭示新石器时代南北方人群相较于现在生活的人群具有更大遗传差异<sup>[3,4]</sup>, 并且南北方人群自新石器时代早期以来的双向迁移和融合对现今东亚人群的遗传构成具有贡献<sup>[3,5]</sup>。且进一步发现, 虽然以奇和洞人群为代表的古南方人群遗传成分在现在南方大陆人群中大幅降低, 但他们对今天的南岛语族人群却有显著影响, 而且与新石器时代晚期的东南亚人群有着密切联系<sup>[3]</sup>。

这些研究揭示了东亚南方与东南亚两地早期人群遗传历史的差异性与相关性, 也留下许多亟待探索的重要科学问题: 距今万年以前的东亚南方人群有着怎样的遗传特点, 是否存在断层或传承? 生存在东亚南方沿海与东南亚交汇区域的古代人群具有怎样的遗传特点, 对现在生活的人群有何遗传影响? 东亚南方与东南亚不同时期的人群究竟有着怎样的迁徙与互动? 要解答这些问题, 对位于两地交汇处之一——广西地区的人群开展相关古基因组研究成为关键。

2021 年 6 月 24 日, *Cell* 杂志在线发表了中国科学院古脊椎动物与古人类研究所付巧妹团队与云南省文物考古研究所、山东大学、广西文物保护与考古研究所等多家单位共同合作开展的东亚南方古人

收稿日期: 2021-06-24

作者简介: 王恬怡, 在读博士研究生, 研究方向: 群体遗传学。E-mail: wangty130@foxmail.com

陈泽慧, 博士, 博士后, 研究方向: 群体遗传学。E-mail: chenzechui@ivpp.ac.cn

王恬怡和陈泽慧并列第一作者。

通讯作者: 付巧妹, 博士, 研究员, 研究方向: 演化遗传、群体遗传。E-mail: fuqiaomei@ivpp.ac.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.21-219

网络出版时间: 2021/6/25 16:03:21

URI: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20210625.1458.004.html>

群核基因组<sup>[6]</sup>研究,并且相关古代人群线粒体基因组研究<sup>[7]</sup>于 2021 年 6 月 21 日在线发表于 *Journal of Genetics and Genomics* 杂志。其中核基因组研究中,团队通过古核基因组捕获技术<sup>[8]</sup>,克服了由于东亚南方炎热潮湿环境导致古 DNA 保存差的困难,从广西 170 个人类骨骼或化石(30 个遗址)中成功捕获 30 例(15 个遗址)距今 10,686~294 年的人类古基因组,及福建 1 例距今 11,747 年的人类古基因组。其中,来自广西隆林、福建奇和洞的 2 个人类个体的年代

均早于 1 万年,这是迄今为止东亚南方与东南亚地区所获得的最早的人类古基因组数据(图 1)。通过对这些基因组展开群体遗传学分析,该研究首次在我国广西地区发现了一个新的、不同于以奇和洞人群为代表的古南方(沿海)人群及东南亚与和平文化相关的古老亚洲人群,并揭示了自 1.1 万年以来东亚与东南亚交汇处人群迁徙与互动的历史,其结果不仅填补了两地接壤区域人类古基因组的空白,更新了人们对两地人群交流历史的认识,还追溯了现今

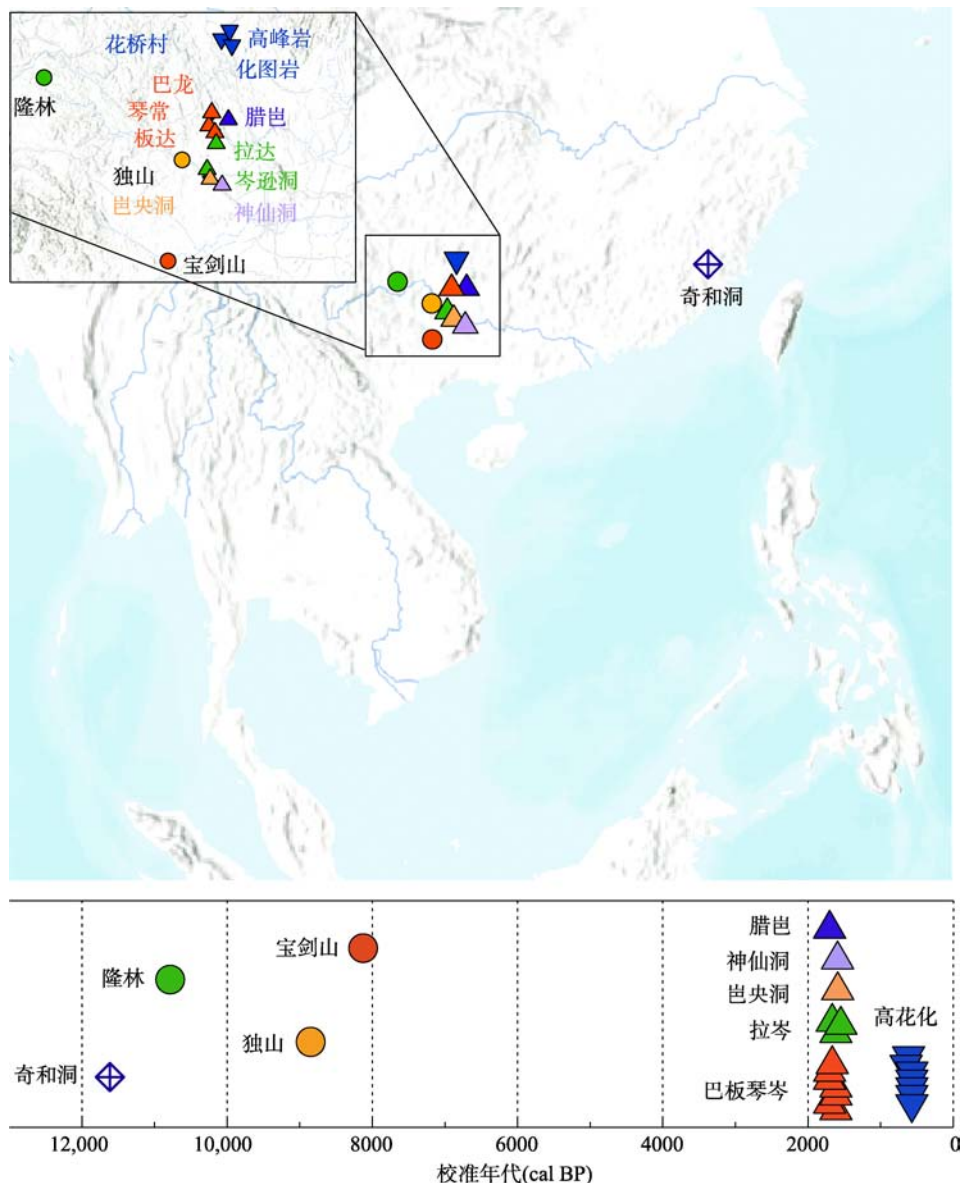


图 1 新样本的地理和时间分布图<sup>[6]</sup>

Fig. 1 Geographical and temporal distribution of newly sampled individuals

生活在广西地区侗傣语系和苗瑶语系人群的祖先。

研究所涉及的广西年代较老的个体——距今约 1.1 万年的广西隆林人, 之前有考古学研究认为其颅骨形态呈现出古老型人类与早期现代人混合的特征, 因此可能是二者混合的后代<sup>[9,10]</sup>。然而, 研究通过对该个体(Longlin)的古基因组分析发现, 她已经是遗传意义上的现代人, 且其基因组含有的尼安德特人或丹尼索瓦人的含量不高于其他现代人。该个体对现在生活的南北方人群没有贡献或明显联系, 她来自一个较早支系的东亚古老人群。

为进一步探寻隆林人的遗传分化位置, 研究整合了其他已发表的亚洲人群基因组信息以展开分析, 发现隆林人和日本绳文文化个体<sup>[1]</sup>(距今约 2700 年生活在日本与绳纹文化相关的古代人群, 呈现出较早分化的遗传特点)遗传分化时间相近: 他们与现在生活在东亚的人群的分化时间都要早于对现今东亚

人群有主要遗传贡献的古南北人群彼此分离的时间(图 2), 而晚于距今 4 万年前的北京田园洞人——另一古老的亚洲古老人群<sup>[8,11]</sup>和东南亚的狩猎采集者——与和平文化相关的古老亚洲人群<sup>[1]</sup>。不同的是, 日本绳文人的相关遗传成分对现在的日本人有少量遗传贡献<sup>[1,12]</sup>, 而隆林人的相关遗传成分对现在生活的南北方人群没有贡献。

综上所述, 以约 1.1 万年前广西隆林人为代表的相关人群不同于此前所观察到在中国南方沿海的古南方人群及东南亚地区和平文化相关的古老亚洲人群。他是一个此前从未观测到的、对现在生活人群无明显遗传贡献的、在东亚南北方人群分离之前分化出来的、未知的东亚古老人群。因此, 该研究揭示出万年以前亚洲人群的遗传多样性, 这种多样性比现在甚至其稍晚时期都要高, 同时亦凸显出东亚人群遗传历史的复杂性。

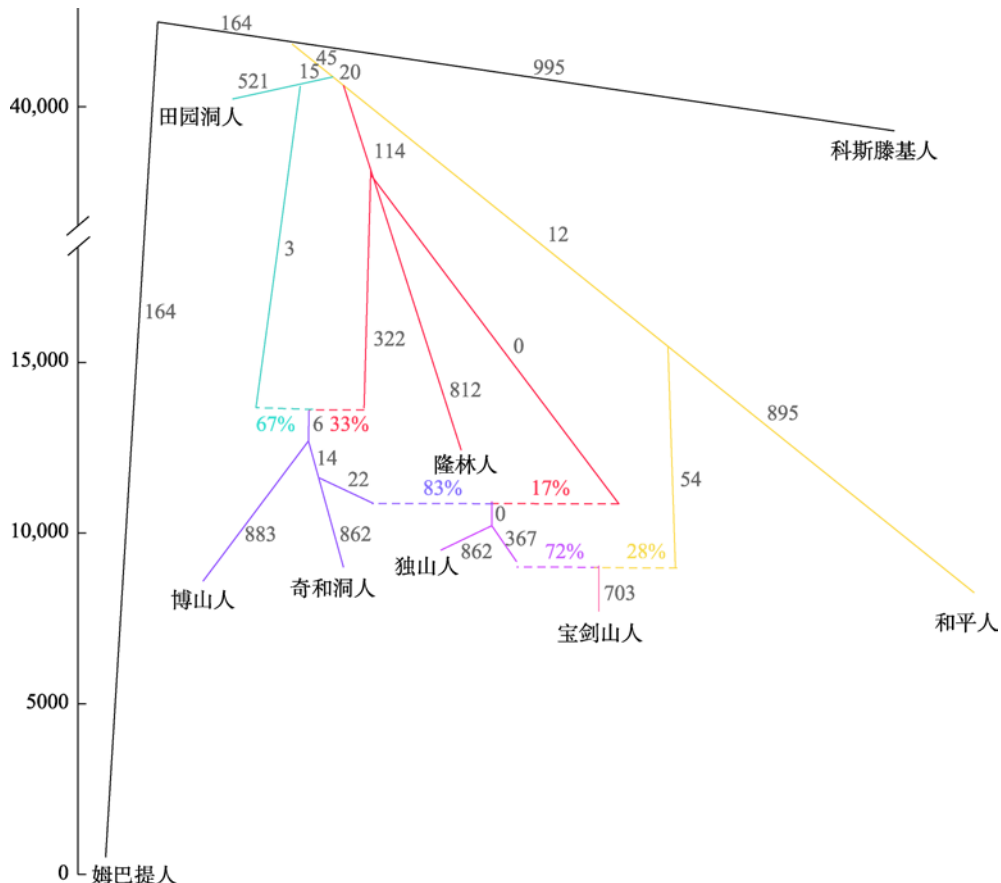


图 2 早期亚洲人群系统发育图<sup>[6]</sup>

Fig. 2 Phylogenetic tree of early Asian populations

那么,以隆林人为代表的相关古老东亚人群对更晚期的人群有怎样的影响呢?核基因组研究对该区域距今 9000~6400 年前人群的古基因组展开分析,结果显示这一时期的广西地区生存着混合有三种不同的亚洲古老人群成分的人群。距今约 9000 年的独山人呈现出以隆林人为代表的相关古老东亚人群与以奇和洞为代表的古南方人群混合的特点;而距今 8300~6400 年的宝剑山人则延续了独山人的遗传成分,此外还混合有和平文化相关的古老亚洲遗传成分。这说明,至少在 6400 年前,以隆林人为代表的相关古老东亚人群成分在该区域人群中仍然存在。不过,她在母系遗传上未观察到对晚期人群的明显影响<sup>[7]</sup>。结合中国南方与东南亚新石器时代晚期的古人群基因组可以发现,独山人的相关人群可能也影响了广西地区以外的史前人群。所以,尽管以隆林人为代表的相关古老东亚人群成分对现在生活的人群并没有主要遗传贡献,但这个人群也曾在东亚南方与东南亚的交汇区域存在到至少数千年之前。

此外,广西地区这些更晚期的混合人群的考古背景和生存年代表明,中国南方与东南亚地区之间的人群交流与融合早在 9000~6400 年前,即农业经济在该地区建立之前就已经发生,这也与线粒体研究结果相符<sup>[7]</sup>。此前的古基因组证据显示中国南方人群向东南亚地区的扩散和影响可追溯到距今 4000 年的东南亚农业人群,新石器时代向农业的过渡被认为是中国南方向东南亚地区人口扩张和混合的主要动力<sup>[1,2]</sup>。然而,核基因组研究表明两地人群之间更早期的流动与农业并不相关,相关问题需要更多研究进一步探索。最重要的是,这项研究首次在中国南方史前人群中发现和平文化相关的古老亚洲遗传成分,并据此提出相关可能:与和平文化相关的古老亚洲人群和中国南方人群之间的互动不仅是由北向南的单向迁徙,他们可能生活在中国南方,或可能早在约 8000~6000 年前从东南亚扩散到了中国南方。

为进一步探讨广西地区人群在更近期的遗传历史的变迁,该研究对该区域距今约 1500~500 年(历史时期)的古人群基因组展开分析,结果发现广西这

一时期人群显示与距今 6000 年之前的史前古老人群(包括广西隆林人、独山人和宝剑山人)完全不同,即广西特有的以隆林人为代表的相关古老东亚人群此时已经消失。此外,这些距今 1500~500 年的人群显示与现今生活在广西的侗傣语系和苗瑶语系的人群有着密切的遗传联系。他们和现在的侗傣语系和苗瑶语系的人群一样,受到了东亚古北方人群的影响,是东亚古南方人群和古北方人群的遗传混合群体。线粒体研究也从母系遗传角度印证了这些人群的遗传联系<sup>[7]</sup>,这一系列研究为溯源我国少数民族历史提供了重要线索。

总体而言,该研究首先揭示出距今 1.1 万年前亚洲人群的多样性,以隆林人为代表的相关古老东亚人群,这是此前从未观察到、也没对现今南北人群做出贡献的未知古老亚洲人群。其次,以动态视角揭示出我国南方广西、福建区域人群的演化与变迁历史,凸显出广西地区在亚洲人群演化中的重要地位——不仅是东亚与东南亚在地理上接壤的交汇区域,更是两地人群在遗传历史上的交流区域(图 3)——不同古老人群的互动区域,并且这是首次发现东亚与东南亚两地在农业传播前便已存在着人群之间的基因交流。最后,发现该地区 6000 年以后发生了人群的更替,并为溯源我国少数民族历史提供了重要线索。该研究对于填补东亚和东南亚史前人群的互动历史细节、修正东亚南方人群的演化模式具有重要科学意义。

随着古基因组提取技术与遗传分析方法的不断进步及国内古 DNA 研究团队与地方考古机构跨学科研究的不断展开,针对东亚人群演替重要区域以及样本获取困难区域的古基因组研究迎来了快速发展的时刻。这对揭开史前或历史时期东亚人群交流与演替具有重要的意义,对于揭示东亚南方在更长时间尺度下人群的演化模式以及南北方人群在不同时期的互动等提供了新的思路与方向。在我国长江流域、西南腹地及更多区域进一步开展古基因组研究,将会帮助我们了解到东亚南方区域人群在更大时空范围内的迁徙与演化历史,以及现今东亚南方人群的形成原因,从而进一步揭示亚洲东南部人群的遗传复杂性。



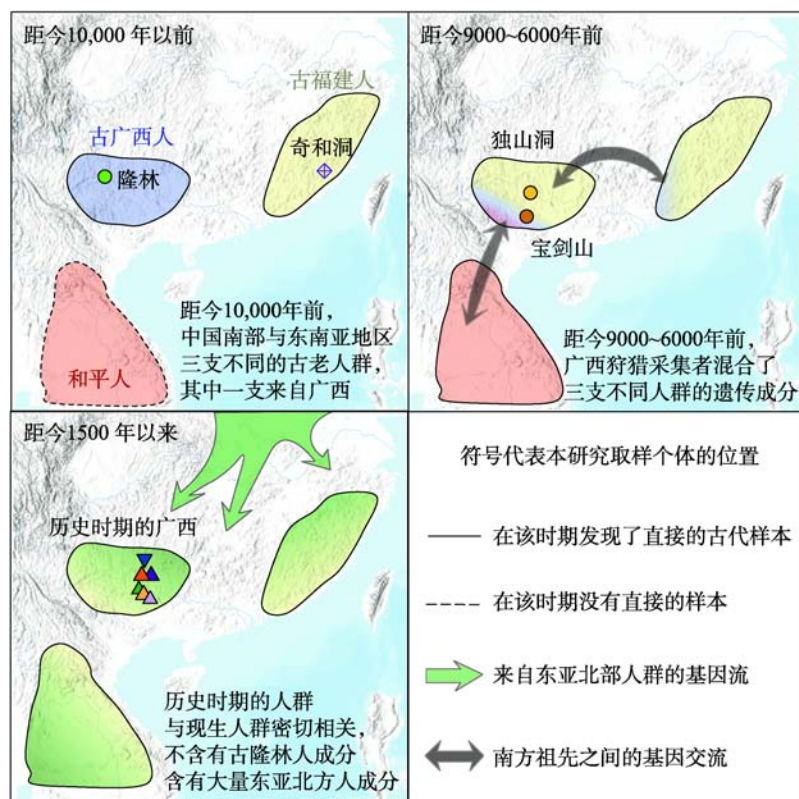


图 3 东亚与东南亚交汇处自 1.1 万年以来人群动态示意图<sup>[6]</sup>

Fig. 3 Overview of population dynamical history at the crossroads of East and Southeast Asia over the past 11,000 years

## 参考文献(References):

- [1] McColl H, Racimo F, Vinner L, Demeter F, Gakuhari T, Moreno-Mayar JV, Van Driem G, Gram Wilken U, Seguin-Orlando A, De La Fuente Castro C, Wasef S, Shoocongdej R, Souksavatdy V, Sayavongkhamdy T, Saidin MM, Allentoft ME, Sato T, Malaspinas AS, Aghakhanian FA, Korneliussen T, Prohaska A, Margaryan A, De Barros Damgaard P, Kaewsutthi S, Lertrit P, Nguyen TMH, Hung HC, Minh Tran T, Nghia Truong H, Nguyen GH, Shahidan S, Wiradnyana K, Matsumae H, Shigehara N, Yoneda M, Ishida H, Masuyama T, Yamada Y, Tajima A, Shibata H, Toyoda A, Hanihara T, Nakagome S, Deviese T, Bacon AM, Durringer P, Ponche JL, Shackelford L, Patole-Edoumba E, Nguyen AT, Bellina-Pryce B, Galipaud JC, Kinaston R, Buckley H, Pottier C, Rasmussen S, Higham T, Foley RA, Lahr MM, Orlando L, Sikora M, Phipps ME, Oota H, Higham C, Lambert DM, Willerslev E. The prehistoric peopling of Southeast Asia. *Science*, 2018, 361(6397): 88–92. [DOI]
- [2] Lipson M, Cheronet O, Mallick S, Rohland N, Oxenham M, Pietrusewsky M, Pryce TO, Willis A, Matsumura H, Buckley H, Domett K, Nguyen GH, Trinh HH, Kyaw AA, Win TT, Pradier B, Broomandkhoshbacht N, Candilio F, Changmai P, Fernandes D, Ferry M, Gamarra B, Harney E, Kampuansai J, Kutanen W, Michel M, Novak M, Oppenheimer J, Sirak K, Stewardson K, Zhang Z, Flegontov P, Pinhasi R, Reich D. Ancient genomes document multiple waves of migration in Southeast Asian prehistory. *Science*, 2018, 361(6397): 92–95. [DOI]
- [3] Yang MA, Fan XC, Sun B, Chen CY, Lang JF, Ko YC, Tsang CH, Chiu HL, Wang TY, Bao QC, Wu XH, Hajdinjak M, Ko AMS, Ding MY, Cao P, Yang RE, Liu F, Nickel B, Dai QY, Feng XT, Zhang LZ, Sun CK, Ning C, Zeng W, Zhao YS, Zhang M, Gao X, Cui YQ, Reich D, Stoneking M, Fu QM. Ancient DNA indicates human population shifts and admixture in northern and southern China. *Science*, 2020, 369(6501): 282–288. [DOI]
- [4] Wang CC, Yeh HY, Popov AN, Zhang HQ, Matsumura H, Sirak K, Cheronet O, Kovalev A, Rohland N, Kim AM, Mallick S, Bernardos R, Tumen D, Zhao J, Liu YC, Liu JY,

- Mah M, Wang K, Zhang Z, Adamski N, Broomand-khoshbacht N, Callan K, Candilio F, Carlson KSD, Culleton BJ, Eccles L, Freilich S, Keating D, Lawson AM, Mandl K, Michel M, Oppenheimer J, Özdoğan KT, Stewardson K, Wen SQ, Yan S, Zalzal F, Chuang R, Huang CJ, Looh H, Shiung CC, Nikitin YG, Tabarev AV, Tishkin AA, Lin S, Sun ZY, Wu XM, Yang TL, Hu X, Chen L, Du H, Bayarsaikhan J, Mijiddorj E, Erdenebaatar D, Iderkhangai TO, Myagmar E, Kanzawa-Kiriyama H, Nishino M, Shinoda KI, Shubina OA, Guo JX, Cai WW, Deng QY, Kang LL, Li DW, Li DN, Lin R, Nini, Shrestha R, Wang LX, Wei LH, Xie GM, Yao HB, Zhang MF, He GL, Yang XM, Hu R, Robbeets M, Schiffels S, Kennett DJ, Jin L, Li H, Krause J, Pinhasi R, Reich D. Genomic insights into the formation of human populations in East Asia. *Nature*, 2021, 591(7850): 413–419. [DOI]
- [5] Ning C, Li TJ, Wang K, Zhang F, Li T, Wu XY, Gao SZ, Zhang QC, Zhang H, Hudson MJ, Dong GH, Wu SH, Fang YM, Liu C, Feng CY, Li W, Han T, Li R, Wei J, Zhu YG, Zhou YW, Wang CC, Fan SY, Xiong ZL, Sun ZY, Ye ML, Sun L, Wu XH, Liang FW, Cao YP, Wei XT, Zhu H, Zhou H, Krause J, Robbeets M, Jeong C, Cui YQ. Ancient genomes from northern China suggest links between subsistence changes and human migration. *Nat Commun*, 2020, 11(1): 2700. [DOI]
- [6] Wang T, Wang W, Xie G, Li Z, Fan X, Yang Q, Wu X, Cao P, Liu Y, Yang R, Liu F, Dai Q, Feng X, Wu X, Qin L, Li F, Ping W, Zhang L, Zhang M, Liu Y, Chen X, Zhang D, Zhou Z, Wu Y, Shafiey H, Gao X, Curnoe D, Mao X, Bennett EA, Ji X, Yang MA, Fu Q. Human population history at the crossroads of East and Southeast Asia since 11,000 years ago. *Cell*, 2021, doi: 10.1016/j.cell.2021.05.018. [DOI]
- [7] Liu Y, Wang T, Wu X, Fan X, Wang W, Xie G, Li Z, Yang Q, Cao P, Yang R, Liu F, Dai Q, Feng X, Ping W, Miao B, Wu Y, Liu Y, Fu Q. Maternal genetic history of southern East Asians over the past 12,000 years. *J Genet Genomics*, 2021, doi: 10.1016/j.jgg.2021.06.002. [DOI]
- [8] Fu QM, Meyer M, Gao X, Stenzel U, Burbano HA, Kelso J, Pääbo S. DNA analysis of an early modern human from Tianyuan Cave, China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(6): 2223–2227. [DOI]
- [9] Curnoe D, Xueping J, Herries AI, Kanning B, Tacon PS, Zhende B, Fink D, Yunsheng Z, Hellstrom J, Yun L, Cassis G, Bing S, Wroe S, Shi H, Parr WC, Shengmin H, Rogers N. Human remains from the Pleistocene-Holocene transition of southwest China suggest a complex evolutionary history for East Asians. *PLoS One*, 2012, 7(3): e31918. [DOI]
- [10] Curnoe D, Ji XP, Taçon PSC, Yaozheng G. Possible signatures of hominin hybridization from the early Holocene of Southwest China. *Sci Rep*, 2015, 5(1): 12408. [DOI]
- [11] Yang MA, Gao X, Theunert C, Tong HW, Aximu Petri A, Nickel B, Slatkin M, Meyer M, Pääbo S, Kelso J, Fu QM. 40,000-year-old individual from Asia provides insight into early population structure in Eurasia. *Curr Biol*, 2017, 27(20): 3202–3208.e9. [DOI]
- [12] Kanzawa-Kiriyama H, Jinam TA, Kawai Y, Sato T, Hosomichi K, Tajima A, Adachi N, Matsumura H, Kryukov K, Saitou N, Shinoda K-I. Late Jomon male and female genome sequences from the Funadomari site in Hokkaido, Japan. *Anthropol Sci*, 2019, 127(2): 83–108. [DOI]