

达尔文和人类起源的研究

吴汝康 林圣龙

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

内 容 提 要

本文分为三部分。第一部分扼要评述达尔文的人类起源学说。第二部分回顾了达尔文之后的一百年来一系列化石证据的发现和人类起源研究的进展，如尼人类型化石的大量发现，直立人、能人、南方古猿类以及可能是人科成员的腊玛古猿类化石的新发现和研究。第三部分讨论了人类起源研究中的若干问题，并提出把整个人类进化的历史过程划分为人类的起源阶段和人类的发展阶段，分别代表人类的自然史和人类的社会史。

1982 年 4 月 19 日是伟大生物学家达尔文逝世一百周年纪念日。本文将扼要评述达尔文的人类起源学说及其对人类起源研究的贡献，回顾达尔文之后的一百年来人类起源研究的进展，并对目前人类起源研究中存在的若干问题提出我们的一点看法。

—

1859 年达尔文发表《物种起源》。在这一著作中，他没有讨论人类起源的问题，只是在结尾部分指出“人类的起源和历史，也将由此得到许多启示。”

1871 年达尔文发表《人类的由来及性选择》¹⁾，他应用进化论原理来解释人类的自然史。

在这本著作中，达尔文首先提出了人类起源于某一低等生物类型的证据。

达尔文用解剖学的材料说明人类跟高等哺乳动物在身体构造上是基本相似的。“众所周知，人类是按照其他哺乳动物同样的一般型式或模型构成的。人类骨骼中的一切骨可以同猴的、蝙蝠的或海豹的对应骨相比拟。人类的肌肉、神经、血管以及内脏亦复如此。正如赫胥黎和其他解剖学者所阐明的，在一切器官中最为重要的人脑也遵循同一法则。”

达尔文又用胚胎学的材料说明，在个体发育方面，人跟动物、特别是跟高等哺乳类是基本相似的。“人是从一个卵发育成的，卵的直径约为一英寸的 1/125，它在任何方面同其他动物的卵都没有差别。人类胚胎在最早时期同脊椎动物界其他成员的胚胎几乎无法区

1) 达尔文的《The descent of man and selection in relation to sex》一书，最近由叶笃庄等重新翻译，不久将由科学出版社出版，书名为《人类的由来及性选择》。本文中的引文来自重译本的原稿。以下凡未注明出处的引文均引自该书。

分。”

从残迹器官也可以看到人跟动物的亲缘关系。所谓残迹器官就是已经丧失了功能的退化器官。达尔文说：“我们举不出任何一种动物，它们的某些器官不是处于残迹状态的；人类也不例外。”例如人体上有许多退化的肌肉，如耳肌；有退化的瞬膜；有退化的蚓状突，也叫阑尾，等等。这些都是从前有用、现在没有什么用的构造。它们由于没有什么用而退化了。但是它们的存在表示人的动物祖先是有那些构造的动物，那些构造在人的动物祖先那里本来是有用的。

从以上所举三大类事实，“我们就能理解，为什么人类和其他脊椎动物都是按照同样的一般模型被构成的，为什么它们都通过同样的早期发育阶段，为什么它们都保留有某些共同的残迹物。因此，我们就应该坦白地承认它们的由来的共同性。”

接着，达尔文讨论了人类自某一低等类型发展的方式，这就是变异、遗传和自然选择。

达尔文指出：“显然，人类现今依然受强大的变异性所支配。在同一个种族中没有任何两个人是完全相像的。我们不妨把无数面孔加以比较，而一个面孔一个样。在人类身体各部分的比例和大小方面也有同等大量的多样性；腿的长度是最易变异的诸点之一。”其他如脑壳的形状、牙齿、肌肉、脏腑以及精神能力等，也同样存在着变异。

关于遗传的问题，达尔文说，“我在他处已经做过非常充分的讨论，在这里简直没有什么再需要补充的了。关于人类最细微的以及最重要的性状之遗传，我们所搜集到的事实比对任何低等动物的都多；虽然关于后者的事例也足够丰富的。”

达尔文认为，在人类进化过程中自然选择同样起作用。“人类的早期祖先还象所有其他动物那样，一定趋向于增殖到超越他们的生存方法以外；所以他们一定不时进行生存斗争，因而要受严格的自然选择法则所支配。所有种类的有利变异将这样偶尔地或经常地被保存下来，而有害变异则被淘汰。”

具体地说，达尔文认为，在人类起源过程中首先发生了行动方式的变化，而两足直立行走是人类最显著的特性之一。“灵长类一大系的某些古代成员，由于谋生的方式发生变化，或者由于周围环境发生某种变化，一旦达到较少树栖的地步，它的惯常的行进方式就会跟着改变；这样，就要使它更加严格地四足行动或二足行动。狒狒出没于丘陵区或山区，只是在必要时，才攀登高树；所以它们获得了差不多象狗那样的步法。仅有类人猿变为二足动物；我以为，我们可以部分地了解他怎样取得最显著特性之一的直立姿势。”两足直立行走使整个身体构造发生了一系列的变化。“由于人类的祖先变得越来越直立，他们的手变得越来越适于把握和其他用途，他们的脚和腿同时变得适于稳固地支撑和行进，所以构造上其他无穷的变化就是不可避免的了。骨盆势必加阔，脊骨特别弯曲，头安置在已经改变的位置上，一切这些变化都是人类所曾经完成的。”

达尔文还认为，人类所以能成为地球上曾经出现过的最占优势的动物，除了归功于他的身体构造以外，“显然归功于他的智能，而且归功于他的社会性”。通过他的智力，有音节的语言发展了，他发明而且能够使用各种武器、工具，他发明取火的技术。“这几种发明乃是他的观察、记忆、好奇、想象以及推理诸种能力的直接结果，处于最野蛮状况下的人类凭借这些发明就可以变为最优秀超群的了。”

最后，达尔文讨论了人类的亲缘和谱系。

达尔文不同意有些博物学者把人类立为与动物界、植物界相并列的单独的一界；不同意欧文主要根据脑的构造把哺乳动物分为四个亚纲，并把人类专门列为一个亚纲；也不同意布鲁曼巴哈和居维叶把人类放在单独的一目，名为双手目，以与四手目（即猿类）和食肉目等处于相等地位。他同意林奈的意见，把人和猿放在同一个目（灵长目）中。赫胥黎主张把灵长目分为三个亚目，即人亚目，猴亚目和狐猴亚目。达尔文认为，从谱系观点来看，亚目这个等级好象太高了，“人类只应形成一个科，可能甚至仅仅是一个亚科。”

达尔文指出，“人类是旧世界猴类系统的一个分支，并且从谱系观点来看，必须把他划为狭鼻猴的同类”，并推论由类人猿亚群的某一古代成员产生了人类。

关于“人类在多久以前才最初从狭鼻猴系统派生出来”，达尔文认为“可能是发生于始新世那样远古的时代”。“当我们的祖先从狭鼻猴类系统分歧出来的时候，人类在那一进化阶段的诞生地是在哪里呢？”达尔文指出：“在世界各个大区内，现存哺乳动物和同区绝灭种是密切关联的。所以同大猩猩和黑猩猩关系密切的猿类以前很可能栖居于非洲；而且由于这两个物种现今同人类的亲缘关系最近，所以人类的早期祖先曾经生活于非洲大陆，而不是别的地方，似乎就更加可能了。”

由此可见，达尔文的《人类的由来及性选择》是继赫胥黎的《人类在自然界的位置》和海克尔的《自然创造史》之后的又一部关于人类起源的重要著作。达尔文以大量事实论证了人类并非亘古就存在的，也不是“分别创造作用的产物”；论证了人类也是进化的产物，是通过变异、遗传和自然选择从古猿进化来的；并且在当时科学发展水平所许可的情况下，讨论了关于人类起源的一系列问题。达尔文说，他的自然选择学说“曾着眼于两个明确的目的，其一，在于阐明物种不是被分别创造的，其二，在于阐明自然选择是变化的主要动因，虽然它大部分借助于习性的遗传效果，并且小部分借助于环境条件的直接作用。”达尔文自己说，“至少我在帮助推翻物种被分别创造的教条方面做出了有益的贡献。”达尔文也知道，他在《人类的由来及性选择》一书中“所得出的结论将会被某些人斥为非常反对宗教的”，但是他认为，“无论我们能否相信构造的每一个轻微变异——每一对配偶的婚姻结合——每一粒种子的散播——以及其他这等事件全是由神来决定去服从于某一特殊目的，但理智同这种结论是不相容的。”因此，达尔文以自己的人类起源学说彻底推翻了“上帝创造人”的教条，有力地打击了形而上学的自然观，同时为人类起源研究奠定了唯物主义的理论基础。这在人类起源的研究史上是一个具有划时代意义的贡献。

二

当达尔文写作《人类的由来及性选择》一书时，主要还只是从解剖学、胚胎学等间接证据和进化论的一般原理来加以论证的，因为在达尔文时代，古猿类和古人类化石的发现还非常稀少，根据直接的化石证据来探索人类起源和发展的过程还仅仅是开始。

达尔文之后的一百年来，人类起源的研究有了极大的进展，这是由于新的古人类化石不断发现以及有关的研究的结果。

从十九世纪末到廿世纪初，在欧洲一些地点先后发现了许多尼安德特人类型的化石，因此确立了尼人在人类发展史中的地位，把人类历史推到一、二十万年以前。

从十九世纪末开始,科学工作者又发现了比尼人还古老、形态更原始的人类化石。其中最先发现的是1891—1892年杜布瓦在印度尼西亚爪哇找到的原始人头盖骨和大腿骨化石。头盖骨带有似猿的原始性状,而大腿骨则跟现代人的很近似,表示已能直立行走。杜布瓦将其定名为“直立猿人”或“猿人直立种”。他相信直立猿人是现代人的先驱。但是,关于爪哇直立猿人是猿是人的争论继续了很长时期,直到本世纪20—30年代,在北京周口店发现北京猿人化石,并有大量的石制品、用火遗迹和动物化石共生,于是猿人是早期原始人类的概念才逐渐被广泛接受,猿人在人类进化系统中的位置才得到确立。现在猿人(直立人)类型的化石已遍布亚、欧、非三洲的广大地区。以后在肯尼亚、印度尼西亚爪哇和我国云南元谋又发现了可早到距今150万年到200万年前的直立人化石。

进入本世纪20年代,在非洲又找到了比直立人更早、形态更原始的人科代表,这就是南方古猿类化石。

南方古猿最早是1924年达特在南非的汤恩(Taung)地方发现的(Dart 1925)。从1936年以后,在南非的斯特克方丹(Sterkfontein)、克罗姆德莱(Kromdraai)、马卡潘斯盖(Makapansgat)和斯瓦特克朗(Swartkrans)等地也陆续发现了这类化石。标本数量相当之多。发现之初将这些标本定了四个属名六个种名。随着研究的进展,一些新属新种名称大多被废弃。现在比较一致的意见是将所有南非的南方古猿类归为一个属两个种,即南方古猿非洲种(*Australopithecus africanus*)和南方古猿粗壮种(*Australopithecus robustus*),或称南方古猿纤细型和粗壮型。

从本世纪50年代末以来,首先在坦桑尼亚的奥杜韦峡谷(Olduvai),随后在肯尼亚的库彼福勒(Koobi Fora),埃塞俄比亚的奥莫(Omo)和阿法(Afar)地区,也发现了南方古猿类化石,进一步扩大了南方古猿类的地理分布和时间范围。特别是近年来在坦桑尼亚的莱托利(Laetoli)和埃塞俄比亚的哈达(Hadar)地点发现了距今约400万年到300万年间的南方古猿类的原始类型——南方古猿阿法种(*Australopithecus afarensis*)。(Johansson, White and Coppens 1978)

通过半个多世纪以来前前后后的发现和研究,我们现在可以看到,南方古猿类代表了一组形态变异范围很大、生存时间延续相当长的类群。目前已知的种类计有南方古猿阿法种、南方古猿非洲种、南方古猿粗壮种和南方古猿鲍氏种(*Australopithecus boisei*)。它们生存的时间范围从大约距今400万年到100万年以前。从机体的形态特征来看,它们肯定已从猿的进化系统分化出来,采用了两足直立行走的行动方式,发生了一系列身体上的变化。因此目前人类学界比较一致地把南方古猿类归入人科。从总的机体进化水平来看,它们大体上代表了人科进化序列中的一个发展阶段,其中较早的原始类型是从猿到人过渡阶段的晚期代表并进一步进化成人属(*Homo*),而较晚的种类则已与人属的早期成员——先是与能人(*Homo habilis*),后来又与早期直立人——共生,最后到大约距今100万年前趋于绝灭。

在南方古猿类发现以后,关于人科本身的划分也提出了新的看法。在1939年以前,所有发现的古人类化石都被放在单一的人科中。1939年Gregory和Hellman第一次提出把人科分为两个亚科:南方古猿亚科(*Australopithecinae*)和人亚科(*Homininae*)。

Gregory and Hellman 1939) 1951年Heberer又提出把人科分为前人亚科(*Prehomininae*)

和真人亚科 (Euhomininae)。(Heberer 1951) 从含义上来说,前人亚科和真人亚科的名称比较恰当,但根据国际命名规则,南方古猿亚科和人亚科的名称有使用的优先权。目前多数人类学家主张采用南方古猿亚科和人亚科的名称。

从本世纪60年代以来,在东非的一些地点又发现了形态特征介于南方古猿类早期类型和直立人之间的人科化石。这就是在奥杜韦发现的能人 (*Homo habilis*) (Leakey, Tobias and Napier 1964) 和在库彼福勒发现的以编号为 KNM-ER1470 的头骨为主要代表的能人类型的化石 (Richard E. Leakey, Meave G. Leakey, and Anna K. Behrensmeyer 1978)。它们是迄今所知人科中最早的人属成员,生存于距今约 200 万年以前。

近些年来,旧石器考古学为我们提供了人科成员大体上在距今 200 万年前后制造石器工具、狩猎动物和肉食以及建立群体生活基地的证据,并根据有关资料推论在群体内部可能已存在性别年龄的劳动分工和共同分享食物等行为。这对我们追溯人科这一支除机体特征以外的其他特征的出现和进化具有重要的意义。这方面的材料目前主要来自东非。

在距今大约 800 万年到 400 万年这段时间内,发现的人科化石很少,总共只有几件零星的标本,在很大程度上还是一个需要填补的空白。

再往前追溯,在迄今发现的人猿超科化石中,目前看来最有可能作为人科早期代表的是距今 1400—800 万年前的腊玛古猿类化石。

腊玛古猿 (*Ramapithecus*) 最早是 1932 年在印度和巴基斯坦北部接壤处的西瓦立克山区发现的。1934 年定名发表。描述这些标本的刘易斯认为它可能是人类的祖先 (Lewis 1934)。但当时也有人如赫德里虚卡认为它是一种小型雌猿。1965 年西蒙斯和皮尔比姆将中新世和上新世的大型猿类化石大致上分为两大类,一类为森林古猿,另一类为腊玛古猿,认为后者是人类的祖先 (Simons and Pilbeam 1965)。自 60 年代以来,在东非肯尼亚、亚洲的土耳其和巴基斯坦、欧洲的匈牙利和希腊等地也发现了这一类的上、下颌骨和单个牙齿化石,大大地扩大了这一类化石的地理分布。十多年前在我国云南开远发现的森林古猿的几个牙齿,有人认为也属于腊玛古猿属。

腊玛古猿类具有一些相似于人科的性状如犬齿小、颊齿大和釉质厚等,因而一段时间以来被认为可能是人科的早期代表。目前不少人类学家把它放在人科。但是近几年来,有些人类学家对腊玛古猿的似人科的形态特征提出了疑问,有人准备把腊玛古猿归入猿科或作为接近人、猿共同祖先的类型,但仍在人跟猿分化前的猿的系统上。

近年来在我国云南禄丰又有腊玛古猿新的重大的发现。继 1976 年和 1978 年发现腊玛古猿、西瓦古猿 (*Sivapithecus*) 的完整下颌骨和西瓦古猿的头骨之后,1980 年的发掘又发现了腊玛古猿的头骨化石。有的还保存了完整的枕骨大孔。这是世界上首次发现的腊玛古猿头骨化石。到 1981 年中为止,禄丰发现的化石材料包括腊玛古猿头骨 3 个,西瓦古猿头骨 1 个,古猿上、下颌骨破片 30 多件,附连于颌骨的牙齿 200 多个,单个牙齿 400 多个。这些材料的详细研究对于进一步了解腊玛古猿的形态特征,从而确定它的系统地位,必将提供新的认识。

三

达尔文之后的一百年来人类起源研究的进展已经大大地推进了我们对于人类自身起源的认识，同时也提出了一些新的问题，需要我们进一步去探索。

事物总是作为过程而存在、而展开的。人是由古猿进化来的，是从猿的系统中分化出来的独立的一支，因此人的出现及其发展是一个漫长的历史过程。它代表了人猿超科中的一附属的辐射（subsidiary radiation）。这一进化辐射开始于人这一支从猿的进化系统分离出来，而其最近的末端产物就是我们现代人。在灵长类分类系统中，这一支进化辐射的代表就称之为人科，以与作为另一支进化辐射的代表的猿科相对应。由现有化石证据来追溯人科进化所经历的各个阶段，我们至少已可以循着由近及远的序列从晚期智人——早期智人——直立人——能人，一直追溯到南方古猿类的原始类型。至于比南方古猿类原始类型更早、形态更原始的人科早期阶段的代表，现在还在探索之中。但是，在现有的人猿超科化石中，目前看来最有可能作为候选人的是腊玛古猿类化石。人科进化的早期阶段已成为了解人类起源的十分关键性的时期。

关于人类起源也就是人这一支从猿的进化系统分化出来的时间，是一个至今还没有解决的问题。过去根据化石证据一般认为是在距今一千多万年以前。但是近些年来分子生物学根据蛋白分子的进化速度的研究，推算出人与猿的系统分歧时间离现在不过四、五百万年，与根据化石记录得出的年代有很大的差距。直到不久以前，人类学家对此一般还是倾向于采取不理会的态度，认为只有化石记录最可靠。但现在分子生物学的成果已为更多的人所接受或有更大的影响。另外，随着中新世人猿超科化石的更多的发现，对它们之间的区别和相互关系也提出了问题。原先认为这些古猿有的是人科的直接祖先，有的是现生各种大猿的祖先，人和猿在中新世有了明显的区别，它们与现生的人和猿有着明显的祖先—后裔的系统关系，现在看来这种区别是不明显的，它们之间的关系还是模糊不清的。因此现在只能笼统地说，中新世的人猿超科成员是人和猿的共同祖先，但究竟哪一种是人的祖先，哪一种是某种现生猿的祖先，现在都还无法确定。还有原先认为腊玛古猿的人科特征如下：颌齿弓呈拱形，两侧向后逐渐张开，下第一前臼齿呈双尖形，臼齿宽度大，釉质厚，梯度磨耗和接触面间磨耗都较大等等，现在也有人提出了疑问，需要重新加以考虑。最后，近年来新发现的距今约四百万年到三百万年间的南方古猿阿法种显示了一系列意想不到的似黑猩猩的性状，而与腊玛古猿不同，从而表明腊玛古猿可能不一定是一人科成员。这种种情况表示，人跟猿的系统分开的时间较晚仍是一种可能性。这个问题的最终解决还有待发现更多的早期人科化石。

关于人类进化的主要动力，从达尔文时候起，一般都认为是使用工具和有语言等文化的因素，并且设想人类的小的犬齿和直立行走的姿势是与使用工具或武器密切有关的。近年来，有人认为，至少在初期，人类进化的主要动力不是文化，而是食物、进食行为和习惯，小的犬齿和直立行走都是食物和进食方式改变的反映。

1959 年在奥杜韦第 I 层发现南方古猿鲍氏种，1960 年在同一层中又发现能人化石，这是两种不同属的早期人科成员在同一时间内生活于同一地区的第一个证据。进入 70

年代，在肯尼亚的库彼福勒地区也发现了南方古猿鲍氏种，一种小脑子的、纤细的南方古猿（与南非的南方古猿非洲种有最密切的亲缘关系）和人属成员共生的事实（Richard E. Leakey, Meave G. Leakey and Anna K. Behrensmeyer 1978）。由此表明在距今约200万年到100万年期间曾有两种甚至三种人科成员并存的现象，表明在进化过程中人科本身也发生了分化。现在看来，人类起源的过程远比过去想象的要复杂得多。人类进化的系统树不是一条阶梯，不是简单的祖先—后裔的直线式的关系，而更可能是分散的、灌丛式的，类似于某些其他哺乳动物的进化方式。其中某些人科成员（如粗壮型南方古猿）在进化过程中为自然选择所淘汰，最后趋于绝灭，只有机体进化水平更高并发展了新的适应能力的那些人科成员（人属）才最终进化成我们现代人。

生物系统发育包括两个基本过程：起源和发展。起源是“从无到有”或“从旧出新”的过程。发展主要是通过两个途径，即多样化和复杂化，多样化是种类数量的增加，复杂化是机体水平的提高（陈世骧编著：生物史第四分册，生物发展的历史规律，科学出版社1978年）。从现有材料来看，人类进化的历史过程也可以划分为两个大的阶段。一是人类的起源阶段，或称之为从猿到人的过渡阶段。这是人类系统发育史的早期阶段。现有证据表明，人这一支从猿的系统分化出来首先是从机体的分化开始的，因此人这一支最先与猿类区别开来的是他的生物机体，是他的活生生的、有血有肉的机体，而在人的生物机体的进化过程中，两足直立行走的行动方式的采用是一个重要的甚至是决定性的因素，这至少可以追溯到将近四百万年以前，而且看来可能还要更早。因此，人类起源阶段主要是人的生物机体进化出现的时期。关于这个阶段的化石代表，比较确定的是南方古猿类的原始类型，可能还包括腊玛古猿或与其相似的类型。人属的出现标志了这个阶段的结束。一是人类的发展阶段，包括从人属出现一直到现在的时期。在这个阶段中，除了人的生物机体继续进化并达到更高的发展水平以外，人科这一支又进化出现了一系列复杂的社会性特征，如制造工具（石器和骨器），狩猎动物和肉食，群体生活基地和居住设施等，人科成员的群体也形成了有组织的共同体——社会。这个阶段大约开始于距今200万年前或更早一点。这是人科这一支进化趋于成熟的表现，在往后的发展中，他们进一步扩大其空间分布范围，人类本身也分化为各色人种，特别是人类的物质文化和精神文化得到了愈来愈快的加速发展，而人类社会也依不以人的意志为转移的客观规律向前运动。所以，整部人类进化的历史，一部分（即人类的起源阶段）属于自然史的范围，是自然史的一个组成部分；一部分（即人类的发展阶段）属于社会历史的范围。人类是经自然而过渡并进入到社会的领域，人类本身成了联结自然和社会的桥梁。自然和社会在我们身上都留下了不可磨灭的痕迹。

参 考 文 献

- Dart, R. A., 1925: *Australopithecus africanus*: The man-ape of South Africa. Nature, 115: 195—199.
 Gregory, W. K. and M. Hellman, 1939: The dentition of the extinct South African man-ape *Australopithecus (Pleisianthropus) transvaalensis* Broom. Ann. Transvaal Mus., 19: 339—373.
 Heberer, G., 1951: Der phylogenetische Ort des Menschen. Studium Generale, 4: 1—14.
 Johanson, D. C., T. D. White and Y. Coppens, 1978: A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. Kirtlandia No. 28, 1—14.
 Leakey, L. S. B., P. V. Tobias, and J. R. Napier, 1964: A new species of the genus *Homo* from

- Olduvai Gorge. *Nature* 202: 7—9.
- Leakey, R. E., M. G. Leakey, and A. K. Behrensmeyer, 1978: The hominid catalogue. In Koobi Fora Research Project, Vol. 1, The fossil hominids and an introduction to their context 1968—1974, ed. M. G. Leakey and R. E. Leakey, Clarendon Press, Oxford.
- Lewis, G. E., 1934: Preliminary notice of new man-like apes from India. *Am. J. Sc.*, 27: 161.
- Simons, E. L., and D. R. Pilbeam, 1965: Preliminary revision of the Dryopithecine. *Folia Primatologica*, 3, 81.

DARWIN AND HUMAN EVOLUTION

Wu Rukang (Woo Ju-kang) and Lin Shenglong

(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica*)