

中国家养动物起源的古 DNA 研究进展^{*}

蔡大伟^{1, 2} 孙 洋¹

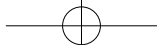
(1. 吉林大学边疆考古研究中心, 长春, 130012; 2. 吉林大学东北亚生物演化与环境教育部重点实验室, 长春, 130021)

一、前 言

在人类发展的历史长河中, 野生动物驯化被认为是其历史上最重要的发展之一, 也是人类文明兴起的先决条件之一。家养动物的出现为人类提供了稳定的肉食资源以及奶、毛皮、蛋等副产品, 同时作为生产、骑乘、运输的工具, 极大地提高了人类的生产与生活能力, 导致社会经济形态复杂化并逐渐由采集、渔猎向定居、农耕转变。驯化也带来副作用, 将动物流行性疾病由动物传播给人类^[1]。因此, 阐明家养动物的起源对我们了解人类社会的形成与发展、动物流行性疾病的扩散以及动物遗传资源的合理保护和利用具有重要意义。

目前, 关于家养动物起源的研究方法主要有动物考古学研究和分子遗传学分析。动物考古学家通过对牙齿、头盖骨和骨骼的形态测量、病理现象、年龄结构、性别特征、数量比例以及结合考古学文化等方法手段来判断动物骨骼是否属于家畜, 进而探讨其起源与驯化问题^[2]。分子遗传学家则通过 DNA 序列从分子水平上揭示家养动物的野生祖先、起源地、起源时间、建群者大小、扩散路线等问题^[3]。考古学能够提供家养动物驯化的直接证据, 而遗传学可为一些争论性的考古学理论提供依据, 或揭示家畜物种和它们多样性的可能的新的地理起源, 两者的结合使我们对许多家养动物起源和驯化历史有了初步的认识, 例如对线粒体 DNA 的研究显示, 在现代猪^[4]、马^[5, 6]、黄牛^[7~10]、绵羊^[11~15]以及山羊^[16]等中都发现多个不同的世系, 一些世系呈现明显的地理分布特征, 且分歧时间远远大于驯化时间, 暗示家养动物可能在多个地区被独立驯化。但是,

^{*} 本研究先后受到以下基金项目的资助: 教育部人文社会科学研究项目基金资助《中国家猪起源的分子考古学研究》(批准号: 09YJC780003)、教育部人文社会科学重点研究基地 2009 年度重大项目《东北地区古代动物遗存综合研究》(批准号: 2009JJD780003)、国家基础科学人才培养基金项目(批准号: J0930002)、中国博士后科学基金资助项目(批准号: 20080430156)、中国博士后科学基金特别资助项目(批准号: 200902491)、吉林大学基本科研业务费平台基地建设项目(批准号: 201106001)。



几千年的自然和人为选择,遗传漂移、近亲育种和杂交育种造成现代群体遗传结构不同于历史群体遗传结构。最好的策略是利用古 DNA 技术从时间跨度上研究家养动物群体的历史变化,通过分析不同时期、不同地点家养动物群体的遗传结构变化规律,重建古代动物谱系演变的时空框架,能够准确地反映家养动物起源与驯化过程及其与现代群体的亲缘关系。

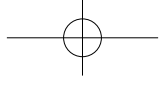
二、古 DNA 研究原理与方法

古 DNA 是指蕴藏在古代生物遗骸之中的遗传物质:脱氧核糖核酸。经历地下长时间的埋藏,古 DNA 受到严重降解和损伤,片段长度一般小于 200 ~ 300bp,且含量极低。古 DNA 的保存与许多因素有关,如土壤的温度、湿度、酸碱度和 UV 辐射等,一般来说寒冷、干燥、碱性的土壤有利于古 DNA 的保存^[17]。此外,在不同生物组织中,DNA 保存的完好程度也不同,古 DNA 在牙齿中保存最好,其次是骨骼(密质骨优于松质骨),最后是软组织。研究表明,古 DNA 的保存时间上限通常在 10 万年以内^[18],在极端条件下如永久冻土层中的保存时间可达 80 万年^[19]。动物的驯化时间基本在 10000 年前左右,比较适合进行古 DNA 研究。古 DNA 研究方法主要是利用分子生物学技术设法提取出古 DNA 片段,接下来进行 DNA 扩增和测序,最后对古 DNA 序列数据进行系统发育分析以及分子进化方面的研究,具体步骤如下。

(1) 样本处理。样本处理的主要目的是去杂质和外源 DNA,动物古 DNA 研究材料主要是骨骼、牙齿和毛皮。选择样本时,尽量选择骨质致密、表面无裂痕或无破损的样本。对于牙齿和骨骼样本,首先用电动打磨工具去除表层 1 ~ 2 毫米,然后用 10% 漂白粉溶液浸泡古代材料,随后用液氮冷冻粉碎机将样本进行粉碎和研磨,处理成骨粉备用。对于毛皮样本,一般用剪刀将毛皮剪成细小的微粒,用 10% 漂白粉溶液浸泡 15 分钟,依次分别用超纯水、75% 的乙醇溶液清洗干净即可。

(2) 古 DNA 提取。古代 DNA 抽提是古 DNA 研究的关键步骤,常用的方法有两大类:苯酚提取法和硅粒提取法。苯酚提取法首先用蛋白酶 K 和乙二胺四乙酸(EDTA)裂解古代样本粉末,随后用苯酚、氯仿和异丁醇除去蛋白质并回收水相,用乙醇沉淀 DNA。硅粒法是根据在高盐条件下核酸能与二氧化硅颗粒特异性结合并在较高温度下被水洗脱释放的特性,建立起一种简便、快速、可靠的核酸分离纯化方法^[20]。硅质提取法操作步骤简单,DNA 的回收率较高,因此在古 DNA 研究中得到广泛应用。近年来,由硅粒法衍生而来的硅离心柱法(商业化试剂盒提取)逐渐成为主流的古 DNA 提取方法^[21]。

(3) 古 DNA 扩增。聚合酶链式反应(Polymerase Chain Reaction, PCR)是获得大量古 DNA 分子的有效手段。动物细胞内存在两套基因组,即核基因组(nuclear DNA)



和线粒体基因组 (mitochondrial DNA, mtDNA), 其中 mtDNA 具有多拷贝数、母系遗传、极少发生重组、进化速率快等特点, 是古 DNA 研究最常用的遗传标记, 已经被广泛地用于家畜的起源研究, 为动物的起源、迁移和进化提供了大量的证据。通常, 在一个家畜群体中每个世系的形成需要一个野生母畜的驯化, 或将一个野生母畜融合到家畜中才可能实现, 因此可以通过 mtDNA 序列来鉴别公认的野生祖先、母系的数量和它们的地理起源。

(4) 古 DNA 测序。对获得的 PCR 扩增产物进行检测、回收和纯化后, 可以在 ABI 测序仪上进行双向直接测序。PCR 产物直接双向测序往往不能识别碱基损伤位点, 对于保存条件不理想及年代久远的样品尤其如此, 因此需要进一步对 PCR 扩增产物进行克隆测序, 每次挑选其不少于 10 个克隆菌落进行克隆测序。目前, 国内古 DNA 的序列测定主要是基于 Sanger 双脱氧链终止法原理的测序技术。近年来, 新一代测序技术开始出现, 例如 454 焦磷酸测序法、Solexa 合成测序法、寡核苷酸聚合酶群落测序法和单分子测序方法 (single molecular sequencing), 其中 454 焦磷酸测序法最适合古 DNA 研究, 有望使古 DNA 研究从 mtDNA 走向核基因组 DNA。

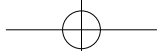
(5) 真实性验证。为了保证所获古代序列的真实性和准确性, 在实验过程中要采取严格的防污染措施, 避免外源 DNA 或者样本间 DNA 相互污染。古 DNA 实验结果的可重复性是甄别古 DNA 真实性的首要证据, 首先要保证样本在同一实验室内得到重复验证结果, 还需要随机抽取 10% ~ 20% 的样本送至其他实验室进行重复验证。

三、中国家畜古 DNA 研究现状

近年来, 国内的研究机构如吉林大学考古 DNA 实验室、中国农业大学等积极开展中国古代家养动物的 DNA 研究, 并取得显著的成果, 初步建立了中国主要家畜如马、黄牛、绵羊、猪等的古 DNA 数据库, 为研究中国古代家养动物的起源与扩散, 以及古代人群交流提供了宝贵的遗传学资料。

(一) 马

最新的考古研究表明, 人类对马的驯化始于距今 5500 年, 地点是中亚哈萨克草原地带^[22]。中国家马是在商代晚期才开始在遗址中大量出现, 比中亚地区晚了近 2000 年。从目前的考古材料上看, 在旧石器时代, 在中国西南、北方等 30 余处遗址中发现马骨遗骸, 基本都是野马^[23]。在新石器时代, 有关马骨遗骸的记录非常少, 仅有陕西、河南、甘肃等少数几个地点有出土马骨的记载, 而且都是零星的牙齿和碎骨, 很难断定是家马还是野马。考虑到早期驯化阶段的缺失, 大多数学者认为中国家马来自中亚草原, 西北甘青地区和中国北方草原地带可能是马传入中国的两个通道^[23、24]。也有部分学者依据



史书典籍的记载及普氏野马在历史上的广泛分布认为中国家马是由本土的普氏野马驯化而来^[25~27]。

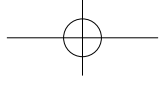
2002年, Jansen等分析了欧亚大陆25种318匹家马的mtDNA序列, 发现了7个世系A~G和19个亚簇, 暗示现代家马可能是由欧亚大陆多个野马种群驯化而来的, 马的驯化可能在欧亚大陆草原地区几个区域先后或同时发生^[5]。2006年, McGahern等对欧亚大陆中部、东北部及中国的7个以前没有取过样的马群中的118匹马进行mtDNA研究, 发现世系F是欧亚大陆东部家马群体的主要生物地理模式^[28]。2009年, 雷初朝等分析了10个品种182匹中国现代马, 发现了全部7个世系, 这表明中国家马的起源非常复杂。

为了揭开中国家马的起源, 吉林大学考古DNA实验室对河南新郑市郑韩故城、安阳殷墟、山东滕州前掌大、宁夏固原县彭堡于家庄、内蒙古凉城县板城和小双古城、赤峰喀喇沁旗大山前、林西县井沟子、和林格尔县新店子等9处考古遗址出土的46个马骨进行了古DNA分析^[29~31]。结果显示, 中国古代马呈现高度遗传多样性, 7个现代家马世系在中国35个古代马中均有分布, 从时间跨度上看, 距今4000年的马以世系A和F为主, 而年代稍晚(距今2000~3000年)的古代马中, 则7个世系均有分布。这一结果清晰地显示7个世系在中国古代马中的形成过程。先前的研究表明, F世系可能起源于欧亚大陆东部^[28], 结合古DNA数据, 我们发现中国家马的起源可能既存在本地驯化的因素, 也受到外来家马mtDNA基因流的影响。驯马技术由西向东传播可能是主要动因, 居住在亚洲东部的古代居民在掌握驯马技术后开始驯化本地的马, 随着欧亚大陆不同人群的不断交流, 外来世系不断进入中国家马基因池, 从而形成复杂的母系来源。

(二) 黄牛

在中国, 黄牛(Cattle)是指牦牛和水牛以外的所有家牛, 分为普通牛(*Bos taurus*)和瘤牛(*Bos indicus*)两个种。普通牛被认为是11000年前在新月沃地首先被驯化的, 也有人认为普通牛可能是在非洲被驯化的; 而瘤牛被认为是在印度河河谷地区被驯化的。在中国, 黄牛骨骼从公元前7500年左右的新石器时代中期开始在北方地区出现, 并且一直延续下来^[32], 早期的黄牛明显是野生的, 袁靖等认为其真正被驯化的时间至少在公元前2500年至公元前2000年左右, 起源的地域涉及黄河流域的中下游地区^[2]。

对现代黄牛群体的mtDNA分析显示, 在现代普通牛群体中存在4个主要的世系T、P、Q、E和R^[9, 10], P可能起源于欧洲北部或者中部, R可能起源于意大利半岛野牛, Q则起源于近东地区, 瘤牛群体中存在两个主要的世系I1和I2, 主要集中于印度河流域^[33]。T世系是普通牛中最为常见的世系, 可进一步分为T*、T1、T2、T3、T4、T5等6个亚组^[7~9]。关于这些亚组的起源, 存在不同的认识, 有研究者认为整个T世系全部起源



于近东地区,也有研究者认为 T1 起源于非洲, T4 起源于东北亚地区。

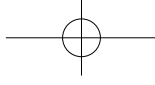
按照地理分布,中国黄牛可分为三大基本类型:北方黄牛、中原黄牛和南方黄牛。Y 染色体和血液蛋白多态性研究显示北方黄牛以普通牛为主,南方黄牛以瘤牛为主,中原黄牛同时受到普通牛和瘤牛的影响,是由普通牛和瘤牛长期交汇融合形成的,秦岭是两种类型黄牛在中国的主要分界线^[34、35]。对现代中国黄牛群体的 mtDNA 研究也显示了类似的结果,并且发现了普通牛 T1、T2、T3、和 T4 以及瘤牛世系 I1 和 I2^[36、37]。

为了揭示中国黄牛的起源,吉林大学考古 DNA 实验室对新疆小河、青海长宁、内蒙古大山前等 3 个青铜时代遗址的 28 个黄牛遗骸进行古 DNA 分析^[38、39]。结果显示,所有的样品都属于普通牛,并没有瘤牛,支持中国北方黄牛起源于普通牛的假说。从 mtDNA 世系分布上,在青海的样本全部属于 T3,在内蒙古的样本中 T3 占 50%, T4 占 50%,由于新疆小河的样本保存不好,不能区分 T* 和 T3 (两者仅相差一个位点),则以 T*/T3 表示,其中 T*/T3 占 79%, T2 为 21%。这些结果表明,近东的黄牛在青铜时代已经向东扩到内蒙古地区,可能是由史前人类的黄牛贸易造成的。此外,在内蒙古地区发现了东北亚地区特有的 T4 世系,表明内蒙古地区黄牛存在本地驯化的因素。

(三) 绵 羊

绵羊最早可能是在距今 10000 年西南亚的新月沃地被驯化的。中国的家羊饲养可以追溯到 7000 年前,在河南新郑裴李岗遗址、陕西大地湾文化的元君庙灰坑中、陕西省西安半坡遗址中都曾出土羊的骨骼。但是,并没有对其进行遗骸形态测量和种属鉴定,不知道是绵羊还是山羊,也不知道是经过驯化的还是野生的。袁靖认为真正意义上最早的家养绵羊遗骸应该是甘肃天水师赵村遗址马家窑文化石岭下类型(公元前 3000 ~ 前 2650)的墓葬和青海民和核桃庄马家窑文化(公元前 3300 ~ 前 2050)墓葬中发现的随葬的绵羊下颌和骨架^[2]。

1996 年, Wood 和 Phua 首先在新西兰绵羊群体中发现两个不同的 mtDNA 世系,并命名为 A 和 B^[40]。1998 年, Hiendleder 等研究发现世系 A 主要集中在亚洲的群体中,而世系 B 主要存在于欧洲的品种中,于是把世系 A 命名为亚洲世系,把世系 B 命名为欧洲世系^[12]。2005 年, Guo 等首先在中国的绵羊群体中检测到一个新的世系 C^[13]。随后, Pedrosa 等在近东的家绵羊群体中也发现了世系 C,三个世系的分歧时间远远超过绵羊的驯化时间,而且历史上经历了群体扩张,暗示绵羊经历了多个驯化事件^[14]。2006 年, Chen 等对中国的家绵羊群体进行大规模的分析,他们从中国的 13 个地区采集 19 个本地原生品种共计 449 只绵羊,在世系 A 中发现一个新的分支,结合两个分支的分歧时间,他们认为世系 A 经历了两次独立的驯化事件,中国可能也是一个家绵羊的驯化中心^[41]。最近研究又发现两个世系 D 和 E,但是数量极少,据推断可能是在三个原有世系的基础上产生的新世系^[11、15]。



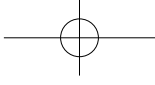
为了揭示中国绵羊的起源,吉林大学考古DNA实验室先后对河南二里头、山西陶寺、新疆小河、青海长宁、内蒙古大山前、小双古城、板城墓地等7处考古遗址出土的53个古代绵羊样本进行古DNA分析,在距今4000年前的绵羊群体中存在两个世系A和B,其中世系A占有统治地位,频率高达95.5%;而在距今2500年的绵羊群体中,除了世系A和B,又新出现一个世系C,三个世系的分布频率与现代中国绵羊群体极为相似,这表明距今2500年以来中国绵羊的遗传结构就已经趋于稳定遗传。结合中国的考古资料、古代和现代的数据,我们认为世系A极有可能起源于中国。大量研究表明世系B起源于近东地区,这表明中国绵羊还有外来基因的引入,应该与东西方史前人类的迁移、文化交流有关。

(四) 猪

家猪是由野猪(*Sus scrofa*)驯化而来的,考古材料显示,近东和东亚可能是两个主要的驯化中心。在近东,驯化猪最早的遗骸曾发掘于安纳托利亚东南部Çayönü遗址,大约在9000年前^[42]。在中国,目前所知的中国最早的家猪出自河南省舞阳县贾湖遗址,年代与近东Çayönü遗址相近^[43、44]。在一些年代稍晚的遗址如内蒙古敖汉旗兴隆洼、甘肃秦安大地湾、浙江余姚河姆渡等遗址中也都发现猪的遗骸,这些遗址的地理位置不尽相同,暗示中国家猪极有可能是中国古代先民在不同地域各自驯化当地野猪而形成。

1985年,Watanabe等首先利用限制性片断长度多态性(RFLP)分析揭示家猪群体存在东西方差异,家猪可能在东西方分别被驯化^[45]。2005年,Lason等对欧亚大陆7个地区686只家猪与野猪的mtDNA进行比较,结果发现不同地区的家猪还是与本地地区的野猪在基因上更加相似,并指出6个可能的独立驯化中心:中欧、亚平宁半岛、东亚、印度、东南亚半岛、太平洋新几内亚半岛^[4]。2007年,Wu等人分析了东亚地区家猪与野猪的系统发育关系,发现亚洲家猪主要在湄公河流域和长江中下游被驯化,现在中国北部的家猪主要来自长江中下游地区^[46]。此外,Lason等和Wu等的研究还显示一些野猪虽然与家猪在很大地理范围内共存,但是其对现代当地家猪的驯化没有遗传贡献,然而这些野猪在历史上是否对现代家猪有过遗传贡献,还有待验证。

为了揭示中国家猪的起源,中国农业大学对黄河中下游6个遗址:山西陶寺、高红、河南贾湖、瓦店、王城岗、古城寨,年代距今9000~3400年的43个古代猪的样本进行分析,获得18个古代猪的序列。结合1500多例东亚现代家猪的序列,发现中国现代黄河中下游家猪和史前猪在遗传上具有延续性,确证近万年来家猪在我国中原地区延续性的驯化历史^[47、48]。吉林大学考古DNA实验室对吉林通化万发拨子遗址出土的10个年代从新石器时代晚期到春秋战国时期的古代家猪遗骸进行了古DNA研究,从不同时期的古代猪线粒体DNA序列上看,万发拨子地区的猪在mtDNA母系遗传上存在连续性,



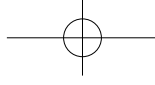
万发拨子地区古代居民可能从新石器晚期独立开展猪的驯化。上述研究结果暗示中国家猪可能存在多地区独立驯化的可能性。

四、总结与展望

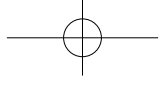
关于中国家畜的起源,袁靖先生曾指出两种主要模式:一种是中国古代居民在与一些野生动物长期相处的过程中,根据自己的需要逐步控制它们,将其驯化成家畜,这可以狗和猪为代表;另一种是古代居民通过文化交流,直接从其他地区把已经成为家畜的动物引进来,这可以羊和马为代表^[2]。然而从古 DNA 研究结果看,中国家畜起源并不像先前推测的那么简单,一些被认为是完全的引进动物如绵羊和马也可能存在本地驯化的因素。此外,古 DNA 研究对家畜的扩散路线以及史前人类的的东西方交流的研究具有特别重要的意义。尽管古 DNA 研究已经初步揭示中国家养动物复杂的驯化历史,但是,目前的研究仍然存在一些问题。要彻底揭示中国家畜的起源,应从以下方面进行深入研究:①增加样本数量。从时间上看,需要增加新石器时代的样本;从地域分布上看,需要增加南方地区的样本,对于那些可能从外域引入的动物,要重点对潜在扩散路线上的遗址进行采样,如甘青地区和欧亚草原地带。②开展 Y 染色体标记研究。mtDNA 序列的分析只能揭示母系方面的遗传信息,不能检测雄性介导的基因流。要揭示家畜的父系起源,需要进行 Y 染色体 SNP 和 STR 标记分析。③开展常染色体微卫星标记研究。常染色体标记反映了父母双亲的遗传多态性,有助于揭示家畜驯化过程中人类的人工选择作用对家畜遗传分化的影响。目前,已经从大多数家畜物种中分离出大量的常染色体微卫星标记。国际动物遗传学会 (FAO/ISAG) 推荐的用于遗传多样性研究的常染色体微卫星标记名单现在可以从网上索取 (<http://dad.fao.org>)。④分析一些反映家畜经济潜力的分子标记。如与产肉、产奶等相关的基因研究,有助于解释驯化的目的、策略及过程。⑤引入第二代测序新技术。如 454 焦磷酸测序用于古代动物 DNA 研究中,开展线粒体基因组或者核基因组研究,有望获得更多的遗传信息。总之,家养动物的驯化是个长期、复杂的历史过程,古 DNA 研究方法需要与考古学、历史学、遗传学、生物地理学等方法有机地结合起来,相互佐证,才能为家养动物起源研究提供新的、有价值的线索。

注 释

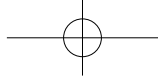
- [1] Diamond J. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication [J]. *Nature*. 2002, 418 (6898) : 700-707.
- [2] 袁靖. 中国古代家养动物的动物考古学研究 [J]. 第四纪研究. 2010, 30 (2) : 298-306.
- [3] 李晶, 张亚平. 家养动物的起源与驯化研究进展 [J]. 生物多样性. 2009 (4) : 319-329.



- [4] Larson G, Dobney K, Albarella U, et al. Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication [J] . *Science*. 2005, 307 (5715) : 1618-1621.
- [5] Jansen T, Forster P, Levine M A, et al. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse [J] . *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2002, 99 (16) : 10905-10910.
- [6] Vila C, Leonard J A, Gotherstrom A, et al. Widespread origins of domestic horse lineages [J] . *Science*. 2001, 291 (5503) : 474-477.
- [7] Troy C S, Machugh D E, Bailey J F, et al. Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle [J] . *Nature*. 2001, 410 (6832) : 1088-1091.
- [8] Mannen H, Kohno M, Nagata Y, et al. Independent mitochondrial origin and historical genetic differentiation in North Eastern Asian cattle [J] . *Mol Phylogenet Evol*. 2004, 32 (2) : 539-544.
- [9] Achilli A, Olivieri A, Pellecchia M, et al. Mitochondrial genomes of extinct aurochs survive in domestic cattle [J] . *Curr Biol*. 2008, 18 (4) : R157-R158.
- [10] Achilli A, Bonfiglio S, Olivieri A, et al. The multifaceted origin of taurine cattle reflected by the mitochondrial genome [J] . *PLoS One*. 2009, 4 (6) : e5753.
- [11] Tapio M, Marzanov N, Ozerov M, et al. Sheep mitochondrial DNA variation in European, Caucasian, and Central Asian areas [J] . *Mol Biol Evol*. 2006, 23 (9) : 1776-1783.
- [12] Hiendleder S, Mainz K, Plante Y, et al. Analysis of mitochondrial DNA indicates that domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources: no evidence for contributions from urial and argali sheep [J] . *J Hered*. 1998, 89 (2) : 113-120.
- [13] Guo J, Du L X, Ma Y H, et al. A novel maternal lineage revealed in sheep (*Ovis aries*) [J] . *Anim Genet*. 2005, 36 (4) : 331-336.
- [14] Pedrosa S, Uzun M, Arranz J J, et al. Evidence of three maternal lineages in Near Eastern sheep supporting multiple domestication events [J] . *Proc Biol Sci*. 2005, 272 (1577) : 2211-2217.
- [15] Meadows J R, Cemal I, Karaca O, et al. Five ovine mitochondrial lineages identified from sheep breeds of the near East [J] . *Genetics*. 2007, 175 (3) : 1371-1379.
- [16] Luikart G, Gielly L, Excoffier L, et al. Multiple maternal origins and weak phylogeographic structure in domestic goats [J] . *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2001, 98 (10) : 5927-5932.
- [17] 杨周岐, 张虎勤, 张金等. 古人类骨骼 DNA 降解影响因素分析 [J] . 第四军医大学学报. 2006 (1) : 90-92.
- [18] Lindahl T. Instability and decay of the primary structure of DNA [J] . *Nature*. 1993, 362 (6422) : 709-715.
- [19] Willerslev E, Cappellini E, Boomsma W, et al. Ancient biomolecules from deep ice cores reveal a forested southern Greenland [J] . *Science*. 2007, 317 (5834) : 111-114.
- [20] Hoss M, Paabo S. DNA extraction from Pleistocene bones by a silica-based purification method [J] . *Nucleic Acids Res*. 1993, 21 (16) : 3913-3914.



- [21] Dy Y, B E, Js W, et al. Technical Note: Improved DNA Extraction From Ancient Bones Using Silica-Based Spin Columns [J] . *American Journal of Physical Anthropology*. 1998, 105: 539-543.
- [22] Outram A K, Stear N A, Bendrey R, et al. The earliest horse harnessing and milking [J] . *Science*. 2009, 323 (5919) : 1332-1335.
- [23] 袁靖. 中国古代家马的研究 [A] . 中国史前考古学研究——祝贺石兴邦先生考古半世纪暨八秩华诞文集 [C] . 陕西: 三秦出版社, 2004: 436-443.
- [24] 傅罗文, 袁靖, 李水城. 论中国甘青地区新石器时代家养动物的来源及特征 [J] . 考古. 2009 (5) : 80-86.
- [25] 邓涛. 中国矮马与普氏野马的亲缘关系 [J] . 畜牧兽医学报. 2000 (1) : 29-34.
- [26] 王志俊, 宋澎. 中国北方家马起源问题的探讨 [J] . 考古与文物. 2001 (2) : 26-30.
- [27] 张春生. 野马、家马及东亚养马中心 [J] . 农业考古. 2004 (1) : 252-254.
- [28] Mcgahern A, Bower M A, Edwards C J, et al. Evidence for biogeographic patterning of mitochondrial DNA sequences in Eastern horse populations [J] . *Anim Genet*. 2006, 37 (5) : 494-497.
- [29] 蔡大伟, 曹建恩, 陈全家等. 内蒙古凉城县春秋时期古代马线粒体 DNA 分析 [A] . 边疆考古研究 (第 7 辑) [C] , 北京: 科学出版社, 2008.
- [30] 蔡大伟, 韩璐, 谢承志等. 内蒙古赤峰地区青铜时代古马线粒体 DNA 分析 [J] . 自然科学进展. 2007 (3) : 385-390.
- [31] Cai D, Tang Z, Han L, et al. Ancient DNA provides new insights into the origin of the Chinese domestic horse [J] . *Journal of Archaeological Science*. 2009, 36 (3) : 835-842.
- [32] 袁靖, 黄蕴平, 杨孟菲等. 公元前 2500 年~公元前 1500 年中原地区动物考古学研究——以陶寺、王城岗、新砦和二里头遗址为例 [A] . 科技考古 (第二辑) [C] . 北京: 科学出版社, 2007, 12-34.
- [33] Baig M, Beja-Pereira A, Mohammad R, et al. Phylogeography and origin of Indian domestic cattle [J] . *Current Science*. 2005, 89 (1) : 38-40.
- [34] 雷初朝, 陈宏, 胡沈荣. Y 染色体多态性与中国黄牛起源和分类研究 [J] . 西北农业学报. 2000 (4) : 43-47.
- [35] 常洪, 耿社民, 武彬等. 秦岭两侧黄牛群体遗传检测报告 [J] . 畜牧兽医学报. 1994 (2) : 116-123.
- [36] Lai S J, Liu Y P, Liu Y X, et al. Genetic diversity and origin of Chinese cattle revealed by mtDNA D-loop sequence variation [J] . *Mol Phylogenet Evol*. 2006, 38 (1) : 146-154.
- [37] Lei C Z, Chen H, Zhang H C, et al. Origin and phylogeographical structure of Chinese cattle [J] . *Anim Genet*. 2006, 37 (6) : 579-582.
- [38] 蔡大伟, 汤卓炜, 任晓燕等. 青海大通长宁和内蒙古赤峰大山前遗址青铜时代古绵羊分子考古学研究 [A] . 科技考古 (第三辑) [C] . 北京: 科学出版社, 2011, 100-105.

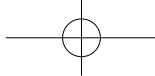


- [39] 蔡大伟, 汤卓炜, 任晓燕等. 中国北方地区三个青铜时代遗址黄牛遗骸分子考古学研究 [A]. 科技考古 (第三辑) [C]. 北京: 科学出版社, 2011: 106-111.
- [40] Wood N J, Phua S H. Variation in the control region sequence of the sheep mitochondrial genome [J]. *Anim Genet.* 1996, 27 (1) : 25-33.
- [41] Chen S Y, Su Y H, Wu S F, et al. Mitochondrial diversity and phylogeographic structure of Chinese domestic goats [J]. *Mol Phylogenet Evol.* 2005, 37 (3) : 804-814.
- [42] Hongo H, Meadow R H. Pig Exploitation at Neolithic Çayönü Tepesi (Southeastern Anatolia). In: Nelson S. (eds), *Ancestors for the Pigs: Pigs in Prehistory*, MASCA Research Papers in Science and Archaeology [M]. Philadelphia: University of Pennsylvania, Museum Applied Science Center for Archaeology: 1998, 77-98.
- [43] Cucchi T, Hulme-Beaman A, Yuan J, et al. Early Neolithic pig domestication at Jiahu, Henan Province, China: clues from molar shape analyses using geometric morphometric approaches [J]. *Journal of Archaeological Science.* 2011, 38 (1) : 11-22.
- [44] 罗运兵, 张居中. 河南舞阳县贾湖遗址出土猪骨的再研究 [J]. 考古. 2008 (1) : 90-96.
- [45] Watanabe T, Hayashi Y, Ogasawara N, et al. Polymorphism of mitochondrial DNA in pigs based on restriction endonuclease cleavage patterns [J]. *Biochem Genet.* 1985, 23 (1-2) : 105-113.
- [46] Wu G S, Yao Y G, Qu K X, et al. Population phylogenomic analysis of mitochondrial DNA in wild boars and domestic pigs revealed multiple domestication events in East Asia [J]. *Genome Biol.* 2007, 8 (11) : R245.
- [47] 赵兴波, 刘冉冉, 范启鹏等. 中华文明形成时期中原地区家猪的古 DNA 研究 [A]. 科技考古 (第三辑) [C]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [48] Larson G, Liu R, Zhao X, et al. Patterns of East Asian pig domestication, migration, and turnover revealed by modern and ancient DNA [J]. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2010, 107 (17) : 7686-7691.

On the Origin of the Ancient DNA of Demestic Animals in China

Cai Da-wei Sun Yang

The origin of domestic animals is closely related to the occurrence and development of human civilization, which is very important to the transition of social-economic formation and the origin and development of agriculture. With the continuous development of traditional animal archaeology and modern animal molecular genetics, people have a better understanding



of the origin and domestication of animals. However thousands of years of artificial selection, genetic drift, cousins breeding and cross breeding have resulted in the distinct different between ancient and modern populations. In recent years, ancient DNA technology has provided a new way to reveal the origin of domestic animals. This paper introduces the basic principles and methods of ancient DNA research, and based on archaeological materials and modern DNA data, reviews the advances, questions and future trends in the study of the origin of Chinese mainly domestic animals, that might be useful for further research.