

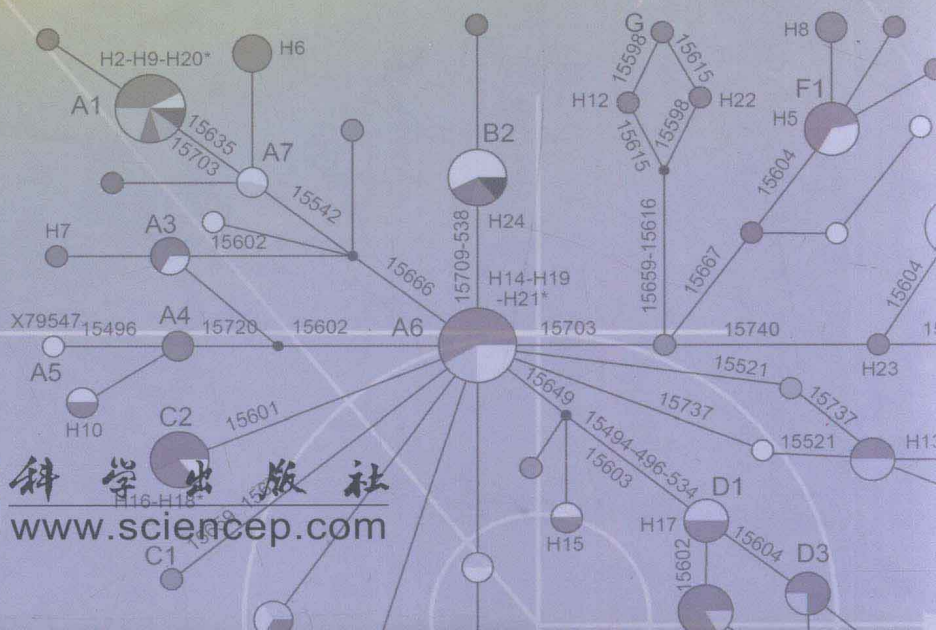
分子考古学导论

蔡大伟 主编



科学出版社

www.sciencep.com



分子考古学导论

蔡大伟 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书是我国分子考古领域的第一部基础性读物,它系统地介绍了分子考古学的基本概念、理论原理、研究方法以及国内外的主要研究方向和进展。

本书适合作为考古学、博物馆学本科生、研究生的必修课教材,同时,也可以作为分子进化和古生物专业研究人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

分子考古学导论 / 蔡大伟主编. —北京: 科学出版社, 2009
ISBN 978-7-03-023404-9

I. 分… II. 蔡… III. 分子-考古学 IV. K85

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2008) 第 178069 号

责任编辑: 宋小军 席 慧 / 责任校对: 李奕莹

责任印制: 赵德静 / 封面设计: 王 浩

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2008 年 12 月第 一 版 开本: B5 (720 × 1000)

2008 年 12 月第一次印刷 印张: 16 1/2

印数: 1—2 500 字数: 360 000

定价: 48.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈科印〉)

《分子考古学导论》编委会名单

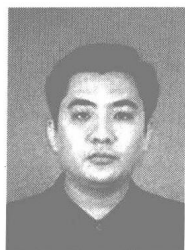
主编 蔡大伟

编者 周 慧 崔银秋 王海晶

许 月 张小雷

本书的编写获国家基础科学人才培养基金特殊学科点项目（批准号：J0530184）资助

主 编 简 介



蔡大伟，1969 年 11 月出生于长春。2007 年毕业于吉林大学生命科学学院，获理学博士学位，于当年留在吉林大学边疆考古研究中心任教，主讲“分子考古学”课程，现为吉林大学历史学博士后流动站博士后。多年来一直从事分子考古研究，参与多个国家级重大项目的研究工作，先后发表文章十余篇，其中在 SCI 收录的刊物上发表论文 5 篇，近期的主要研究方向是中国古代家养动物的起源研究，先后对中国多个遗址出土的绵羊和马遗骸进行了古 DNA 分析，从分子水平上揭示了中国绵羊以及家马的起源，为探索古代社会的经济结构以及人群的迁徙提供了分子生物学证据。

前 言

《分子考古学导论》是在我国古 DNA 研究开创者之一吉林大学边疆考古研究中心古 DNA 实验室周慧、朱泓教授的扶植、鼓励下，在吉林大学边疆考古研究中心、生命科学学院众多老师、同事的关心、帮助下完成的。特别是周慧先生，我的硕士、博士研究生导师，建议由我这个古 DNA 研究领域的新兵主编这本书，充分体现了她提携后辈的无私精神；吉林大学边疆考古研究中心主任朱泓先生十分关心分子考古学的学科建设与发展，在本书撰写过程中给予了无私的指导和宝贵的建议。在此，我表示深深的敬意和感谢。

从世界范围看，现代考古学已逐渐演变成一个以人文科学研究为目的，包含大量自然科学方法的交叉性学科。20 世纪 80 年代，随着分子生物学技术飞速发展，尤其是 PCR 扩增技术的出现以及对古 DNA 研究的深入，考古学家和分子生物学家将以古 DNA 研究为主导的现代分子生物学引入传统考古学研究领域，并逐渐形成了新兴的考古学分支学科——分子考古学。

1998 年，吉林大学生命科学学院与考古系合作成立了国内第一个考古 DNA 实验室，随后承担了多个国家重大项目。近十年来一直从事古 DNA 研究工作，研究范围也由最初的古代人类扩展到古代动植物，本人有幸见证并参与了整个过程的研究。多年的研究使实验室的老师和研究生们对古 DNA 研究的理论、方法及其在考古学中的应用有了深刻的认识，积累了丰富的资料，这也是本书的基础。本书是我国该领域的第一部基础性读物，它系统地介绍了分子考古学的基本概念、理论原理、研究方法以及国内外的主要研究方向和进展，适合作为考古学、博物馆学本科生、研究生的必修课教材，同时，也可以作为分子进化和古生物专业研究人员的参考书。

本书的编写是集体智慧的结晶，周慧老师负责编写第一篇生物学基础以及书稿的审阅，王海晶老师负责第二篇第 5 章、许月老师负责第二篇第 7 章的编写工作，张小雷硕士负责第三篇第 10 章部分内容的编写工作，崔银秋老师在本书写作过程中提供了大量的研究成果，并提出了宝贵的意见。本书的其余章节和参考文献的整理均由本人完成，本书中的部分图片和内容引自互联网，很多是网上转帖的内容，实难确定作者或出处，故在本书中没有标注，请相关作者海涵。本书还参考了本实验室已经毕业的博士于长春、段然慧、付玉芹、谢承志等的博士论文中的内容，在此一并表示感谢。

分子考古学进入我国才十余年的时间，是一个非常新的交叉学科，也是一个非常有潜力的学科，这一年轻的学科要健康、稳定、快速地向前发展，离不开后备人才的培养。相信这本书的出版，会使越来越多的人认识分子考古、喜爱分子考古、投身于分子考古领域，这也是本书所要达到的目的。本书的出版，有利于分子考古研究方法和技术水平的提高，对传统考古研究领域的深化以及多学科研究的整合都将起到积极的推动作用。

由于编者水平有限，书中难免有一些错误，敬请广大读者批评指正。

蔡大伟

吉林大学边疆考古研究中心

2008年8月18日

目 录

前言

绪论	(1)
一、什么是分子考古学?	(1)
二、分子考古的主要研究内容	(1)
1. 研究人类的起源与迁徙	(1)
2. 古代动植物的驯化	(2)
3. 古人的个体识别、群体遗传关系及族属鉴定	(2)
4. 古人与生活环境的关系	(3)
5. 古病理研究	(4)
三、分子考古学理论基础与研究方法	(4)
四、什么是古 DNA, 有何特点?	(6)
五、古 DNA 分子保存年限	(9)
六、古代 DNA 研究的历史与现状	(12)

第一篇 生物学基础

第 1 章 生物大分子	(21)
1.1 蛋白质	(21)
1.1.1 肽键	(23)
1.1.2 蛋白质的结构与功能	(23)
1.1.3 同源蛋白质	(24)
1.2 核酸	(25)
1.2.1 碱基、核苷、核苷酸	(26)
1.2.2 核酸的紫外吸收	(30)
1.2.3 核酸的变性、复性与杂交	(30)
第 2 章 基因与基因组	(32)
2.1 基因的定义	(33)
2.2 基因组定义	(33)
2.3 半保留半不连续复制机制	(33)
2.4 基因的突变、损伤与修复	(34)
2.5 基因重组	(35)

2.6	基因转录	(35)
2.7	遗传密码	(36)
2.8	蛋白质的生物合成	(38)
第3章	基因组演化与物种分类	(40)
3.1	细胞的形成	(40)
3.2	从单细胞生物到多细胞生物	(42)
3.3	病毒基因组	(42)
3.4	原核生物染色体结构	(43)
3.5	真核生物的染色体结构	(44)
3.6	人类基因组	(45)
3.7	基因组进化模式	(46)
3.8	物种的分类	(49)
3.9	分子系统树	(50)
第4章	遗传多态性标记	(52)
4.1	遗传多态性标记的分类	(52)
4.1.1	形态、生理标记	(52)
4.1.2	染色体标记	(53)
4.1.3	血型 and 蛋白质标记	(53)
4.1.4	DNA 标记	(53)
4.2	DNA 多态性研究	(53)
4.2.1	DNA 多态性形成机制	(53)
4.2.2	DNA 标记的分类	(54)
4.2.3	人类 DNA 多态性研究的历史和现状	(56)
4.3	mtDNA 遗传多态性标记	(57)
4.3.1	mtDNA 遗传系统的特点	(59)
4.3.2	mtDNA 多态性检测方法	(59)
4.3.3	mtDNA 多态性研究在人类进化上的应用	(60)
4.3.3.1	非洲人群的迁移和 mtDNA 变异	(61)
4.3.3.2	欧洲人群的迁移和 mtDNA 变异	(63)
4.3.3.3	亚洲人群的迁移和 mtDNA 变异	(64)
4.4	Y 染色体遗传标记	(67)
4.4.1	Y 染色体结构	(67)
4.4.2	Y 染色体遗传系统的特点	(68)
4.4.3	Y 染色体变异形式	(69)
4.4.4	Y 染色体多态性检测方法	(70)
4.4.5	单核苷酸多态位点变异在人类进化中的应用	(70)

第二篇 古 DNA 应用实例

第 5 章 人类古 DNA 研究应用	(85)
5.1 古 DNA 在人类起源研究中的应用	(85)
5.2 古 DNA 在人群水平上的应用	(98)
5.2.1 欧洲人群研究	(98)
5.2.2 新疆地区人群研究	(99)
5.2.3 中国北方地区古代人群研究	(101)
5.3 古 DNA 在家庭或家族水平的应用	(103)
5.4 古 DNA 在个体水平的应用	(104)
5.4.1 性别鉴定	(104)
5.4.2 个体身份识别	(105)
5.5 古 DNA 在古病理学的应用	(110)
第 6 章 古 DNA 与家养动物起源研究	(116)
6.1 家养动物起源研究的研究方法	(116)
6.1.1 考古调查	(116)
6.1.2 分子生物学分析	(118)
6.2 家猪的起源研究	(118)
6.3 狗的起源研究	(121)
6.4 黄牛的起源研究	(122)
6.5 绵羊的起源研究	(126)
6.6 山羊的起源研究	(128)
6.7 家马的起源研究	(131)
第 7 章 植物古 DNA 研究应用	(138)
7.1 小麦古 DNA 研究应用	(138)
7.2 玉米古 DNA 研究应用	(140)
7.3 稻古 DNA 研究应用	(141)
7.4 高粱古 DNA 研究应用	(142)
7.5 其他植物遗存古 DNA 研究应用	(142)
7.6 植物化石古 DNA 研究应用	(143)
7.7 冰芯中植物古 DNA 研究应用	(146)

第三篇 古 DNA 的研究方法

第 8 章 古 DNA 研究流程	(153)
8.1 古 DNA 实验技术流程	(153)
8.1.1 考古发掘人员样本采集	(153)

8.1.2	样本评估	(154)
8.1.3	样本处理	(156)
8.1.4	DNA 提取	(157)
8.1.5	PCR 扩增	(158)
8.1.5.1	PCR 技术的基本原理	(158)
8.1.5.2	PCR 反应 5 要素	(160)
8.1.5.3	PCR 系统中的其他成分	(161)
8.1.5.4	PCR 反应参数	(162)
8.1.6	PCR 产物检测	(163)
8.1.7	PCR 产物纯化	(165)
8.1.8	测序	(166)
8.2	古 DNA 序列的真实性	(168)
8.2.1	污染来源	(169)
8.2.2	污染的控制	(170)
8.2.3	污染的识别	(172)
8.2.4	甄别古 DNA 的标准	(172)
8.3	古 DNA 研究中的新进展	(173)
8.3.1	荧光实时定量 PCR	(174)
8.3.2	扩增产物长度多态性	(174)
8.3.3	嘧啶 N 糖基化酶	(175)
8.3.4	焦磷酸测序技术	(176)
8.3.5	多重 PCR	(177)
第 9 章	古 DNA 数据分析	(181)
9.1	系统发育分析	(181)
9.1.1	系统发育树	(181)
9.1.2	序列比对与排序	(184)
9.1.3	系统发育树的重建	(184)
9.1.3.1	距离法	(185)
9.1.3.2	简约法	(188)
9.1.3.3	似然法	(189)
9.1.3.4	进化树搜索	(190)
9.1.3.5	系统树树根的确定	(191)
9.1.3.6	其他构树方法	(191)
9.1.3.7	不同构树方法的评估和比较	(192)
9.1.3.8	系统发育树的检验	(194)

9.2	遗传多维尺度分析	(195)
9.3	主成分分析	(196)
9.4	群体遗传学分析	(197)
9.4.1	群体遗传多样性指数分析	(197)
9.4.2	核苷酸配对差异分析与中性检验	(198)
9.4.3	分子差异分析	(198)
9.4.4	基因混合度计算	(199)
第 10 章	古 DNA 研究常用软件	(202)
10.1	引物设计	(202)
10.1.1	引物设计原则	(202)
10.1.2	Primer Premier 软件	(203)
10.2	从测序图谱到 DNA 序列——Chromas 软件的应用	(206)
10.2.1	文件输入及导出	(207)
10.2.2	图谱的编辑及序列查找	(207)
10.3	序列检索	(208)
10.3.1	相似性检索	(209)
10.3.2	相关序列的下载	(210)
10.4	DNA 序列的比对及排序——Clustal 软件的应用	(214)
10.4.1	序列输入	(214)
10.4.2	编辑比对序列	(214)
10.4.3	多重序列比对	(215)
10.4.4	构建系统树	(216)
10.5	分子系统树的构建及检验与 Phylip 软件包的使用	(216)
10.5.1	Phylip 软件包输入数据的格式	(218)
10.5.2	用 Phylip 软件包构建系统发育树	(219)
10.6	Mega 软件包在分子系统学中的应用	(222)
10.6.1	Mega 数据的输入	(223)
10.6.2	数据文件的导入	(224)
10.6.3	序列特殊信息的浏览和输出	(224)
10.6.4	序列的分组	(226)
10.6.5	序列的组成成分统计	(226)
10.6.6	遗传距离的计算	(227)
10.6.7	系统发育树的构建及检验	(230)
10.6.8	多重序列比对	(232)

10.7	Arlequin 软件包在分子系统学中的应用.....	(233)
10.7.1	Arlequin 软件包输入数据的格式.....	(233)
10.7.2	Arlequin 软件包操作界面简介及数据输入.....	(233)
10.7.3	遗传多样性指数菜单	(235)
10.7.4	中性检验菜单	(237)
10.7.5	遗传结构分析菜单	(237)
10.8	Network 软件与中介网络图的构建	(238)
10.8.1	Network 软件输入数据及其格式	(239)
10.8.2	中介网络图的构建	(240)
10.8.3	绘制中介网络图	(241)
10.8.4	Network 软件操作技巧	(242)
10.9	SPSS 软件与遗传多维尺度分析及主成分分析	(242)
10.9.1	SPSS 数据输入	(243)
10.9.2	SPSS 与遗传多维尺度分析	(244)
10.9.3	SPSS 与主成分分析	(247)

绪 论

一、什么是分子考古学？

考古学是研究人类历史中有关人类及其活动的科学，新石器时期以来的生物和人类文明的研究都属考古学和历史学研究范畴。从世界范围看，现代考古学已逐渐演变成一个以人文科学研究为目的，包含大量自然科学方法的交叉性学科。20 世纪 80 年代，随着分子生物学技术飞速发展，尤其是 PCR 扩增技术的出现以及对古 DNA（ancient DNA）研究的深入，考古学家和分子生物学家将以古 DNA 研究为主导的现代分子生物学引入传统考古学研究领域，并逐渐形成了新兴的考古学的分支学科——分子考古学（molecular archaeology）。

分子考古学是指利用分子生物学技术，对出土的古代的任何可研究对象（包括人类、动物、植物以及微生物）进行分子水平上的考古研究。分子考古学的核心是古 DNA 研究，它利用现代分子生物学的手段提取和分析保存在古代人类和动植物遗骸（remains）中的古 DNA 分子去解决考古学问题。作为遗传信息的载体，古 DNA 分子能够准确地反映生物的结构特征以及生物种群的系统发生与演变规律，对解决人类的起源和迁徙，动植物的家养与驯化过程以及农业的起源和早期发展等重大考古学问题具有重要意义。

从研究的方法与手段来看，分子考古属于科技考古范畴；从所研究的对象和内容上来看，分子考古属于生物考古范畴。目前，分子考古学正在逐步走向成熟，并成为国际考古学界所普遍关注的焦点和前沿。

二、分子考古的主要研究内容

古代 DNA 技术从诞生之日起就被广泛用于人类学、考古学、古生态学、群体遗传学、动物系统学、植物系统学、保护生物学以及法医学等领域。下面简要介绍一下古 DNA 技术在考古学方面的应用情况。

1. 研究人类的起源与迁徙

应用分子生物学讨论现代人类的起源、演化、发展和迁徙已经对考古学的研究产生不可估量的影响。然而以往的分子进化研究主要是以现代生物的遗传信息为基础，通过对现代生物的遗传数据分析反推得以重建历史事件，并不是由直接观察历史记录进行研究的。现代生物的遗传信息仅仅为漫长的进化历史提供间接证据，从某种意义上来说，现代分子进化研究是受到时间束缚的（time trapped），

其结论可能会与现在古人类学及考古学的发现相矛盾,如果能够直接从古代人类标本中获取分子演化的证据,无疑对研究人类的进化和起源具有重要的意义。古代 DNA 提取和检测技术的建立,为解决上述问题打开了希望之门。通过对古 DNA 的研究,结合对现代人的 DNA 研究,我们可以从分子水平上追踪进化的轨迹,有效地捕捉进化过程中的细节。目前,最成功的例子是通过尼安德特人的古 DNA 研究表明尼安德特人是人类进化过程中灭绝了的“旁支”,尼安德特人的基因对于现代人的基因库没有贡献,不是人类的直系祖先。

2. 古代动植物的驯化

在人类漫长的发展历程中,动物和植物的驯化是最重要的事件,家养动物为人类提供了来源稳定的动物蛋白质,是人类社会由散居、渔猎型向群居、农业型转变的重要基础和必然产物^[1]。野生动物被驯化为家养动物后,其扩散是依赖于人类的迁移而实现的。因此,对家养动物起源的研究不仅具有其自身的意义,对于了解人类社会的发展也有重要的价值。目前,考古学家们采用多种方法和手段进行研究。以往人们只能研究动植物家养过程中的形态变异,而对产生这些形态变异的根源——遗传变异则不能直接观察和研究。基于古代 DNA 研究的分子遗传学在了解早期农业的发展方面具有很大的潜力,尤其在确定动植物的驯化和家养时间的确定方面作用更加突出。目前的研究主要集中于大型的家养动物,如绵羊、山羊、牛、马和猪等的起源研究,初步揭示了近东和东亚这两个独立的主要驯化中心。此外,科学家还通过对小麦、高粱、稻米以及玉米等农作物驯化过程的分析,了解早期农业社会的发展以及人类利用植物思路的变化。

史前人类进行动植物驯化,或通过迁徙把某地的动植物带到其他地域是不争的历史事实。因此,通过对考古学发现的动物区系内遗存的 DNA 进行分析,可以追踪史前人类的迁徙情况。Matisoo-Smith 和 Allen^[2]的研究表明,太平洋老鼠(*Rattus exulans*)是由第一批来太平洋岛屿的拓荒者带来的。通过分析这种横跨太平洋岛屿,与人类共生的物种的分子多态性,他们阐明了首批拓荒者的迁徙路径。

3. 古人的个体识别、群体遗传关系及族属鉴定

(1) 古 DNA 在个体水平上最简单的应用就是性别鉴定。性别是极其重要的一项个体指标,对于了解古代社会的劳动分工、埋葬习俗等都很有帮助。这一工作过去由传统体质人类学的骨骼形态分辨来完成,如对颅骨、上下颌骨、骨盆等具有性别差异部位的区分,但形态鉴定主要依靠经验,而且对骨骼数量、部位要求都较高,对未成年个体的性别判断不够准确,尤其是那些人类学标记不清晰,如仅仅有骨骼碎片或儿童的遗骸更是难以辨认。而分子生物学手段从决定性别的根本因素 DNA 入手,通过扩增细胞核 DNA 中具有性别多态性的基因片段来鉴别,显然科学得多。此外,还可以对家系内部个体的身份进行血缘识别。古代社会的人们往往聚族而居,死后经常埋葬在一起。在考古研究中,通过对家系内母

系、父系血缘世系的确立以及特殊家庭之间关系的了解,可以分析当时的社会结构、婚嫁模式乃至史前社会的丧葬习俗等考古学问题。以往我们只能通过观察不同个体的墓志铭、埋葬位置、陪葬方式和形制来探讨不同个体间的亲缘关系,在相关细节缺乏时很难准确地进行个体身份的识别。通过分析不同个体的线粒体 DNA (mtDNA) 和 Y 染色体 DNA (Y-DNA), 我们很容易弄清他们的母系和父系血缘关系。

(2) 对古人的群体研究主要目的是重建古代人群的遗传结构、进化过程及迁移模式。一个人群的遗传学变化是从它的祖先人群继承下来的, 因此, 现代人群与其祖先人群具有相似的遗传标记频率。此外, 某些遗传标记在不同人群间是呈特征性分布的, 这样的遗传标记可作为两个人群间亲缘关系的指示性标记。在能大量获得古人类个体的前提下, 史前的人口迁徙情况、人群的连续性发展和人群代替问题, 可以用古 DNA 技术分析说明^[3]。

首先, 在一个较小而确定的地域范围内, 古 DNA 技术可以分析人群连续性和人群替代等问题。其次, 在较为广泛的地域范围里, 用古 DNA 技术可以研究在大洲范围内的人群迁徙。例如, Haak 等^[4]通过对 7500 年前的欧洲农民的遗传结构进行分析证明, 新石器时期第一批由近东地区扩散到欧洲的农民对现代欧洲人的遗传影响非常有限, 其影响力仅限于农业技术的传播, 这为现代欧洲人起源于旧石器时期的猎户采集人提供了佐证。

(3) 在考古学文化的研究中, 族属鉴定是考古中重要的一环, 以往考古学家只能通过考古学文化内涵、文献记载以及民族史的成果进行推测, 缺少比较确切的科学依据, 古 DNA 能够提供直接的遗传证据, 为相关的考古学文化的渊源和流向、族属以及古代和现代民族的关系提供重要的信息。例如, 汪古部是金元时期蒙古草原上的重要部落之一, 在中国历史上, 这一部落对元朝的建立和中国的统一曾经起了重要的作用。然而, 关于汪古部的族源历来有不同的观点, 主要有汪古属于突厥族和汪古属于蒙古族等说法。付玉芹等^[5]对汪古部的遗传结构进行了分析, 结果表明汪古部的遗传结构十分复杂, 其母系既含有亚洲谱系成分, 又包含了欧洲谱系成分。同时发现这个古代部落与现在说突厥语族的乌兹别克族和维吾尔族人的亲缘关系最近, 支持了汪古部的突厥起源说。

4. 古人与生活环境的关系

对远古人类生活环境的重建是史前考古学家研究的课题之一。通过对史前人们居住的生态系统的重建, 可以了解当时古人的生存适应情况, 包括食物获取行为、季节性迁徙行为以及动植物的驯养行为等。过去主要用确认动植物群落、动物区系遗存的方法进行环境重建, 用某些物种优选的栖息地推断局部环境的生态状况。因此, 对动植物遗存进行准确的确认在环境重建方面是至关重要的。然而, 在一些考古遗址中常见的一些形态不清的或有争议的动植物残骸的物种确认