

分 类 号： K871
研究生学号： 2011122016

单位代码： 10183
密 级： 公开



吉林大学

硕士学位论文

陕西凤翔秦公一号大墓车马坑马骨遗骸古 DNA 研究
Mitochondrial DNA Analysis of Horse Remains
from Chariot Burial Pits of No. I Qingong Mausoleum
in Fengxiang, Shaanxi Province

作者姓名：陈 曜

专 业：考古学及博物馆学

研究方向：考古 DNA

指导教师：蔡大伟 副教授

培养单位：吉林大学边疆考古研究中心

2014 年 4 月

陕西凤翔秦公一号大墓车马坑马骨遗骸古 DNA 研究
Mitochondrial DNA Analysis of Horse Remains
from Chariot Burial Pits of No. I Qingong Mausoleum
in Fengxiang, Shaanxi Province

作者姓名：陈曦
专业名称：考古学及博物馆学
指导教师：蔡大伟 副教授
学位类别：历史学硕士
答辩日期：2014 年 6 月 3 日

未经本论文作者的书面授权，依法收存和保管本论文本面版本、电子版本的任何单位和个人，均不得对本论文的全部或部分内容进行任何形式的复制、修改、发行、出租、改编等有碍作者著作权的商业性使用（但纯学术性使用不在此限）。否则，应承担侵权的法律责任。

吉林大学硕士学位论文原创性声明

本人郑重声明：所呈交的硕士学位论文，是本人在指导教师的指导下，独立进行研究工作所取得的成果。除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含任何其他个人或集体已经发表或撰写过的作品成果。对本文的研究做出重要贡献的个人和集体，均已在文中以明确方式标明。本人完全意识到本声明的法律结果由本人承担。

学位论文作者签名：

日期：2014年6月4日

中文摘要

在我国古代，马作为重要的家畜，在农业、运输、军事战争中起到了不可替代的作用，马文化也是中国传统文化中很重要的一部分。本研究根据 10 个陕西凤翔秦公一号大墓车马坑出土的马牙样本（2200BP）为实验材料，采取古 DNA 方法提取线粒体 DNA，并对样本序列进行 mtDNA 分析，确定其单倍型和世系归属，结合考古学资料，对陕西家马的起源进行初步的讨论分析，其主要内容有以下三个方面：

（一）本研究从陕西凤翔秦公一号墓的 10 个样本中成功提取了 7 条 mtDNA 序列，其中 3 个分布在 A 世系，1 个分布在 B 世系，2 个分布在 D 世系，1 个不能确定世系分布。从少陵原西周车马坑的 5 个样本中成功提取 2 条 mtDNA 序列，均分布在 A 世系。通过 Blast 搜索，得出 7 个实验样本序列在全世界分布情况。值得注意的是秦公一号大墓中有一个样本序列与现代汗血宝马完全相同，这说明在汉代之前，陕西凤翔地区就已经引进了汗血宝马，这比记载要早的多。

（二）选取国内其他 8 个遗址、国外 3 个遗址出土的古代马序列，通过构建系统发育树和中介网络图，计算遗传距离，进一步分析陕西古马和国内外其他马的亲缘关系。从 Genbank 上搜集现代家马序列、普氏野马序列与 9 个遗址的古代马序列构建中介网络图，结果显示中国古代马的母系遗传呈现高度多样性，既有本地驯化，也有外来基因交流，其对现代家马 mtDNA 基因池的形成具有重要的贡献，并验证普氏野马并非是国家马的母系祖先。

（三）通过国内 9 个遗址出土的家马单倍型和世系归属分析，结合考古学证据和史书记载，探讨陕西家马的起源，推测出其母系基因池既与西方的交流有关，又与北方游牧民族南下有关，验证了我国古代与西方的经济文化从 4000 多年前持续至 2200 年前均有交流。

关键词：

古代马 陕西凤翔秦公一号墓 古 DNA 母系起源

Abstract

The domestic horses played a vital role in agriculture, transportation, and the war in ancient China. The culture of the horses also becomes an important part of Chinese traditional culture. In this study, we carried out mitochondrial DNA (mtDNA) analysis of the horse remains (2200BP) from Chariot Burial Pits of No. 1 Qingong Mausoleum in Fengxiang, Shaanxi Province. The haplotypes and haplogroups were defined according to mtDNA variations. Combining archaeological data, we discussed the origins of domestic horses in Shaanxi. In summary:

Fist, in this study, the ancient DNA sequences were successfully recovered from 7 of the 10 samples from No. 1 Qingong Mausoleum in Fengxiang. There sequences belong to haplogroup A, one belong to haplogroup B, and two belong to haplogroup D. One sequence can not be assigned to mtDNA haplogroup. We also recovered 2 sequences from 5 ancient horse remains from western Zhou dynasty Chariot Burial of Shaoling site. They all belong to haplogroup A. The blast search showed the the 7 sequences were shared with modern horses in the world. Remarkably, one sequence from No.1Qingong Mausoleum was the same with the Ferghana horse, which suggested that Ferghana horse has been introduced into Fengxiang before the Han dynasty, predating previous recorded.

Second, we collected the horse sequences from other 8 archaeological sites, and 3 abroad archaeological sites. By the analysis of phylogenetic tree,

MJ Network and genetic distance, we discussed the relationship between the ancient horse in Shaanxi and the other regions. We further collected modern domestic horse and the Przewalski horse sequences from GenBank. The network analysis showed that the origins of Chinese domestic horses are more complex than the previous thought. Both external mtDNA input and local domestication may have happened in China, and the Przewalski horse was not the matriarchal ancestors of Chinese domestic horse.

Finally, combining the haplotype and haplogroup of ancient horses from 9 archaeological sites and archaeological evidence and the historical records, we discussed the origin of the domestic horse in Shaanxi. It can be inferred that the maternal gene pool of these ancient horses is related to the interchange with Western countries as well as with the northern nomadic nationality moving southward, suggesting East West exchange from 4000 BP and last to 2200 BP.

Keywords:

Ancient horse, No. 1 Qingong Mausoleum, Ancient DNA, maternal origins

目 录

第一章 前 言.....	1
1.1 家养动物起源的研究.....	1
1.1.1 家狗起源的研究.....	2
1.1.2 家猪起源研究.....	2
1.1.4 家牛的起源研究.....	3
1.1.5 家马的起源研究.....	3
1.2 家马起源的考古学证据.....	4
1.3 家马的 mtDNA 研究.....	5
1.4 研究遗址的考古背景。	6
1.5 研究的目的和意义.....	7
第二章 材料和实验方法.....	8
2.1 样本来源及保存状况.....	8
2.2 实验试剂与仪器.....	10
2.3 实验方法.....	11
2.3.1 样本处理.....	11
2.3.2 古 DNA 抽提.....	12
2.3.3 DNA 片段扩增.....	12
2.3.4 PCR 扩增产物检测.....	13
2.3.5 DNA 片段回收.....	14
2.3.6 DNA 测序.....	14
2.4 污染的防止.....	15
2.5 数据分析.....	16
第三章 秦公一号墓遗址古代马 mtDNA 实验结果与分析.....	17
3.1 秦公一号墓古代马 DNA 实验结果.....	17
3.2 秦公一号古代马 mtDNA 变异位点分析.....	18
3.3 秦公一号墓古代马共享序列搜索.....	18
3.4 真实性.....	19
第四章 凤翔古代马与其他遗址古代马的 mtDNA 遗传关系.....	23

4.1 国内其他 8 个遗址的样品背景介绍.....	23
4.2 中国 9 个遗址出土古代马 mtDNA 分析.....	26
4.2.1 不同遗址古代马单倍型和单倍型类群归属情况。	26
4.2.2 中国 9 个遗址出土古代马中介网络分析.....	30
4.2.3 不同古代群体的遗传距离分析.....	46
第五章 9 个遗址出土的古代马和现代家马的 mtDNA 遗传关系.....	48
第六章 结合考古资料探讨陕西家马的起源.....	52
6.1 东西方的交流.....	52
6.2 与北方少数民族的交流.....	53
6.3 汗血宝马引入时间的探讨.....	55
第七章 结 论.....	57
参考文献.....	58
硕士期间发表的文章和参与的项目.....	63
致谢.....	64

第一章 前 言

1.1 家养动物起源的研究

家养动物作为人类重要的伙伴，一直伴随着人类社会的进步和文明的发展，对人类生活方式有着重大的影响。家养动物驯化可以稳定持续为人类的提供肉、蛋、皮毛等产品，使得人们可以不再通过渔猎等方式获得蛋白质，许多动物也可在生产生活方面对人类起到帮助的作用，如家马可作为交通工具、黄牛可以农耕犁田、狗可以帮助狩猎等，减轻了人类生存发展的压力，促进了人口的发展，使人类的生活方式由散居、渔猎、采集转化为群居、农业、畜牧。

家养动物的起源研究是国际考古界和遗传学界共同关注的热点，家养动物野生祖先的来源、家养动物驯化的地点以及时间一直是课题研究的重点。要想对家养动物的起源进行研究，就必须对考古遗址出土的动物骨骼进行判断，在这一点上考古学家与遗传学家各自有一套系统的分析方法。

考古学家鉴定家养动物的方法是对其进行考古学调查，采用形态学的方法，直观的进行骨骼测量，看动物的个体大小、骨骼特定部位或牙齿是否与同类野生型有差距，来鉴定动物是否驯化。或是结合¹⁴C测年数据、食谱以及对牙齿骨骼等病变部位进行病理分析，研究动物在成长过程中有无人为干预。如出土个体较多，可通过同一遗址出土的同一种哺乳动物的种群大小、年龄结构、性别特征进行研究，一般来说，饲养会造成家养动物在某一地区数量剧增、某个特定的年龄段死亡比较集中，或者是性别不平横。通过考古学文化也可以进行推测，除遗址出土用于驯养的工具之外，如在考古遗迹中发现了用于殉葬或是特殊处理的动物^[1]，一般认为这些动物与驯化有关。这一系列标准简单直接，操作容易，并且能够快速的掌握到大量的第一手资料，经过多年的积累，在对家养动物起源研究方面有了相当的成果。考古学研究表明，大多数动物的驯化时间都发生在距今8000~10000年前有限的几个区域中，目前可以确定的母系起源地为四个，分别是西南亚(新月地区直至Indus河流域)^[2]、东亚(中国及其以南地区)、南美安第斯山系区域、非洲东部。其中近东新月地带是家养动物起源的最核心区域，丰富的考古证据，包括动物遗骸的出土和人类驯养动物的痕迹证明此地驯化过多种动物。

但这些方法的也存在一些缺陷，传统的考古学方法受样本保存情况限制比较严重，某些无法测量的或残缺不全的骨骼无法进行鉴定，鉴定标准的把握也是误差存在的原因之一。此外，在驯化初期，野生动物的形态改变很少，形态变化有时候要晚于驯化事件，无法用形态学进行鉴定，此外，鉴定标准的把握也是误差存在的原因之一。随着分子生物学和生物信息学的进步，考古研究也在逐渐向分子层面发展，分子考古学的出现弥补了传统考古学所需的精确性和真实性。近些年，分子生物学家则通过分析现代家养动物品种的线粒体 DNA (mtDNA) 或者 Y 染色体来研究其母系和父系遗传结构，并推断出驯化和基因融合的时间以及过程，进而了解历史上群体的地理变迁和外来品种的引进情况，为家养动物的起源提供了更加真实可信的分子证据。

1.1.1 家狗起源的研究

到目前为止，研究表明狗是人类最早驯化的动物之一，由灰狼驯化而来。最早的狗化石证据是来自于德国 14000 年前的一个下颌骨化石，可以推断至少在 14000 年之前狗已经被驯化。另外一个是来源于以色列大约距今 12000 年前的一个小型犬科动物骨架化石^[3]，这些考古学证据支持狗是起源于西南亚或欧洲。我国最早的狗骨骼化石距今约 8600 年，发现于河南舞阳贾湖遗址^[3]。然而，近年来的遗传学证据表明，东亚地区狗的基因类型最为丰富，科学家通过基因测试推断该地区应该就是狗的发源地^[4]，并通过狗的 Y 染色体遗传，进一步证明狗起源于中国长江以南，支持了线粒体 DNA 的结论^[5]。

1.1.2 家猪起源研究

世界上最早的家猪发现于距今 9000 年的安那托利亚东南部 Cayonu 遗址^[6]，是仅次于狗最早被人类所驯化的动物之一。考古学证据表明，家猪是由野猪驯化而来的，驯化地点不是单一的，其起源中心分别是近东、东南欧及中国^[7]。河北省武安县磁山遗址出土的家猪遗骸被认为是中国最早的家猪，年代距今约 8500 年。近些年来，通过分子生物学方法对家猪进行的 mtDNA 研究表明，猪在东亚、东南亚半岛、新几内亚半岛、南亚、意大利等多个地点被独立驯化^[8]。最新研究则通过家猪的 Y-DNA 的单倍型分析结果，从父系遗传的角度分析了中国家猪的起源与驯化过程，提出了中国现有家猪品种祖先并不单一，可能在南北至少有两个不同的起源中心^[9]。

1.1.3 家羊起源的研究

家羊分为绵羊和山羊两个属。考古学家在近东的考古遗址发现了大量距今 7500~8000 年的绵羊古代遗骸^[10]，这暗示绵羊可能是距今 8000~10000 年前在近东新月沃地被驯化。在中国，天水师赵村^[11]和青海民和核桃庄的马家窑文化的墓葬^[12]中出土的绵羊遗骸被认为是真正意义上的家养绵羊遗骸，距今约 5000 年。有关绵羊的 mtDNA 研究十分广泛，大量的数据分析表明，中国绵羊由西亚传入，但也有本地驯化因素，比较复杂^[13]。

考古学证据表明山羊驯化地点是近东，在距今约 9000 年前的近东一带的古代遗址中发现了人类同山羊共同生活的痕迹^[14]。此外，在公元前 6750~7500 年的伊朗遗址和公元前 6000~7000 年的约旦遗址中^[14]，也发现了山羊遗骸，可推测人类在距今 10000 年前的新石器时代早期就已经开始驯养山羊了。然而，通过 mtDNA 研究表明，欧洲也有可能是另一个驯化地点^[16]。

1.1.4 家牛的起源研究

黄牛主要分为普通牛和瘤牛。普通牛被认为最可能是距今 11000 年前在新月沃地被驯化的，非洲也被考虑作为另一个驯化中心^[17, 18, 19]，而瘤牛则被认为是在印度河河谷地区被驯化的^[20]，驯化时间比近东地区晚了 1500 年。中国黄牛真正驯化的时间可以追溯到大约 4500 年前^[21]，通过 mtDNA 研究表明很有可能是从西亚传入的。水牛的驯化时间大约在 6000 年前。牦牛作为唯一能适应青藏高原特殊生态环境而延续至今的牛种^[22]，历史学、考古学及形态学资料均表明其在 4500~10000 年前起源于中国青藏高原及其周围的广大地区，时间尚未明确^[23, 24]。

1.1.5 家马的起源研究

家马的起源比较特殊，在距今约 6000 年前的西伯利亚草原的古代遗址出土了大量的马骨，乌克兰南部 Dereivka 村还发现了马嚼，这都是家马驯化的证据^[25]。我国殷商时期遗址中忽然出现大量马骨，表明中国的家马是从国外传播而来的。然而通过 mtDNA 研究，中国的家马母系起源呈多样性，家马的起源可能有多个驯化地点。

1.2 家马起源的考古学证据

马(horse, *Equus caballus*)，属于哺乳纲(*Mammalia*)、奇蹄目(*Perissodaetyla*)、马科(*Equidae*)、马属(*Equus*)草食性动物。马科只有一个属，共分为7个种。

马作为重要的家畜，被认为是草原游牧文化的象征，马的驯化是欧亚草原游牧文明兴起、繁荣的关键，影响着人类社会发展的进程，这是其他家养动物所没有的。马可以为人类提供稳定的肉、乳等产品，也作为农业蓄力，并在长时间的历史早期时期里充当交通运输工具。与其他家畜不同的是，马的驯化极大推动了人类战争的能力，马可以用来骑乘作战或者拉动战车、运输物资，在军事活动中起到了重要的作用。纵观历史，农耕民族经常被游牧民族所打败，其中马的作用不可忽视。

随着考古研究工作的深入，大量的马骨遗骸在距今6000年前的欧亚大陆、西伯利亚草原地带遗址中被发现，但无法确定是家马还是捕获的用于食肉的野马。近年来，在哈萨克斯坦北部距今5500年的波太遗址发现了家马驯化的痕迹，科学家在出土的陶片上探测出马奶脂肪酸的有机物残留物^[26]。此外，在乌克兰南部公元前3900~4300年的Dereivka村 Srednistog遗址中同时发现了马骨和六个鹿角式的嚼子，可以确定当时家马已经被当做运输工具来使用了^[25]。

马的起源一直以来有一元论和多元论两种争议，一元论认为马就是从乌克兰南部起源的，慢慢扩张到欧洲，随着人类的交流等传播到各地。二元论认为马是在不同地方分别驯化的。

《周礼·天官·庖人》有云“掌共六畜、六兽、六禽，辨其名物”，六畜是指马、牛、羊、猪、狗和鸡，是中国人生活中最重要的六种家畜，而马为六畜之首，在中国有着特别的地位和作用。

中国的家马是在距今3000年的晚商和马车一起大量出现在考古遗址中的，比两轮战车传入近东的时间还晚了将近1000年^[27]。我国在商周时期的遗址中发现了很多用于殉葬或祭祀的马骨，但确很少在灰坑中发现马的遗骸，而同样作为祭品的其他家畜如猪、鸡等都在灰坑中有所发现^[28]。这一方面说明商周时期的马的作用应该不是用于肉食，也说明马是非常珍贵的，只有贵族可以享有，代表主人的身份地位。在商之前，很少有马骨在考古遗址出现，只有西安半坡、河南汤阴白营、山东章丘城子崖遗址、华县南沙村等遗址有零星的牙齿或碎骨的发现^[29]。因为在晚商之前几乎没有马骨遗骸出土，中国家马的起源备受争议。一种认为马是和马车一起从黑海和里海之

间的草原地带经过甘青地区中转传入中国的^[30]。在甲骨文中有“马羌”的记载，被认为是西北地区的一个方国^[31]。另一种认为尽管中亚和西亚地区考古发现的家马较早，但通过古典文献记载等方面得知中国养马、驯马和用马的历史可以追溯到龙山文化时期，但中国内地的家马起源不一定是从西方或北方传来的，而是一个独立的家马起源中心^[32]。普氏野马的发源地也在中国内蒙，其非常有可能是中国现代家马的祖先。

以现有的考古资料上看，通过传统考古学方法探索家马的起源较为困难，需要我们另辟蹊径，引入分子考古学技术，提供新的证据来揭示中国家马的起源。

1.3 家马的 mtDNA 研究

线粒体 DNA 进化速率快、遵循严格的母系遗传，目前已经被广泛地用于家马的起源与进化研究中。

1998 年，Lister^[33]等人对古代和现代家马的线粒体多样性进行了研究，认为现代家马的 mtDNA 多样性程度反映了不同地区野生群体的输入，而且野生群体的独立驯化在世界上相隔较远的不同地域可能有较为紧密的联系。

2001 年，Vila^[34]等对通过阿拉斯加永久冻土层出土的马骨化石标本，以及阿拉伯马等 119 个家马样本与 Genbank 上的 38 匹马的单倍型构建进化树 第一次分析得出家马有 6 个不同的母系起源 (A-F)。

2002 年，Jansen^[35]等对分布在全球的 25 个东方和欧洲马品种进行测序并结合 Genbank 上的 334 个序列进行分析，利用 652 个个体的 mtDNA D-loop 区序列构建了一个马的中介网络，发现了家马有 7 个母系起源(A-G)，可细化为 17 个支系，证实马的驯化不是一次形成的。

2006 年，McGahern^[36]等对欧亚中部、东北亚的 7 个家马群体和 GenBank 上马的序列共计 962 个序列进 D-loop 序列分析，分属于 7 个支系，世系 F 在东方马中出现频率较多，而欧洲马却聚在 D 支系，证明了马的母系遗传世系有明显的生物地理位置模式。

2010 年，Cieslak^[37]等等通过研究对全世界 1754 匹家马和 207 匹古代马的 D-loop 区序列进行对比发现，许多古代马中存在的单倍型在现今家马种群中仍然存在，但是有些已经消失了。

2011 年 Lippold^[38]等通过对 44 个种群的 59 匹家马的线粒体全基因组进行分析，

发现现代家马的母系有着广泛的多样性，这些多样性与一些现在已经灭绝的古代野马相同。

2012 年, Alessandro^[39] 等通过对来自亚洲, 欧洲、中东和美洲的 18 个种群的 83 匹现代马进行 mtDNA 分析, 推测有哪些马的单倍型类群经历过驯化。

国内在家马的分子遗传学方面的研究比较少, 但近几年也取得了一定的进展, 人们先后对各种品种的马进行 D-loop 多态性研究, 包括纯血马、中国蒙古马、关中马等马种, 证明了其 mtDNA 高可变区多态性十分丰富。

2009 年, 蔡大伟等^[40] 内蒙古、河南、宁夏、山东等地 9 个考古遗址的 46 个古代马进行了古 DNA 研究。结合 GenBank 上世界各地 1132 个现代家马、野马、古代马序列构建中介网络图。结果显示 46 匹古马分布在 7 个现代家马世系中, 对现代家马基因池的形成具有重要的贡献, 从而反映了中国家马起源的复杂性。

2009 年, 雷初朝^[41] 等人对中国 9 个马种的 182 个样本的 mtDNA 分析结果显示古代马分布在 7 个单倍型类群中, 证明了中国古代家马母系起源的多样性。

1.4 研究遗址的考古背景。

秦公一号大墓位于陕西省凤翔三畤原秦公陵园内。凤翔, 古时又称雍, 是华夏九州之一, 据史书记载, 自公元前 677 年起, 秦国 36 代国君有 19 都代建都雍城, 是周秦发祥地之一, 中原地区文化交流的中心, 也是古丝绸之路上的重要驿站。唐代时因“凤鸣于岐, 翔于雍”的传说更名为凤翔, 有着丰富的历史文化积淀^[42]。

凤翔境内地势总特征为北山、南塬、西河谷, 属暖温带大陆性季风气候区, 半湿润半干旱。年平均气温 11.4 摄氏度, 降水量 625 毫米, 利于农作物生长。

秦公一号大墓位于凤翔县城南雍水河北岸平地上, 于 1976~1986 年先后发掘十年。大墓规模庞大, 远远超过先秦诸侯的墓葬, 是中国发掘的最大的先秦墓葬。根据考古学证据表明, 秦公一号大墓为战国晚期墓葬, 墓主人为秦景公。墓葬展示了战国晚期秦国的强大, 随葬物品丰富, 墓葬规格很高, 出土的黄肠题凑是周秦时代规格最高的葬具, 并有 183 人的人殉^[43]。

2007 年, 陕西省考古研究院人员在秦公一号大墓西南侧发现车马坑, 坑为东西向长方形竖穴, 东西长 17.5 米, 南北宽 3.1 米, 坑内底部自东向西依次摆设了 5 组车马, 马骨森然清晰可见。每组车前部分别有挽马两具, 马头、车辕向东, 布局非常整齐。

车的厢部经过彩绘，装饰小玉片，车体为木制单辕结构，没有车轮。每组车马下面都有一个长方形的殉葬坑，第三量车下的殉葬坑，发现侧身屈肢葬式的人骨骸一具。考古人员根据其有车无轮的情况，推断其为正式陪葬坑之外的一个祭祀坑^[44]。

1.5 研究的目的和意义

第一，对陕西省境内秦公一号大墓车马坑出土的马骨进行 mtDNA 分析，通过分析其变异位点，分析陕西地区古代马的遗传结构、单倍型归属以及其母系世系，填补该地区古代马 mtDNA 数据的空白。

第二，结合国内外古代马和现代马 mtDNA 数据，通过构建系统发育树和中介网络图揭示陕西古代马的起源，为中国家马起源与驯化研究提供新的线索。

第三，马在中华民族的文化中地位极高，具有一系列的象征和寓意，中原自古车骑驰逐，养马颇盛。春秋、战国时期养马成风，是文化交流的中心，本研究通过分析不同地区古代马的 mtDNA 数据，结合考古学证据探讨秦地与周围地区经济文化交流的情况。

第二章 材料和实验方法

2.1 样本来源及保存状况

本研究样品来自 2007 年 7-11 发掘的陕西凤翔秦公一号大墓 1 号祭祀坑。坑底东西向依次摆设 5 组车（自东向西依次编号 1-5 号车），每组车前分别有挽马工具。我们对每匹马的门齿进行了采样，以做 DNA 分析。采样部位及保存情况见表 2.1。

表 2.1 秦公一号大墓取样及样本保存情况

	位置	采样部位	数量	编号	保存状态	文化分期
1号车	东1-南马	右 I3	1	FX1	牙髓根部有破口	战国晚期
	东1-北马	左 I1	1	FX2	牙髓根部有破口	战国晚期
2号车	北马	右 I1	1	FX3	有铜锈渗入到牙中，呈绿色。	战国晚期
	南马	下颌左右 I1	2	FX4	牙髓根部有破口，有裂纹。	战国晚期
3号车	北马	左 I2	1	FX5	牙髓根部有破口	战国晚期
	南马	左 I3	1	FX6	牙髓根部有破口	战国晚期
4号车	南马	右 I1	1	FX7	牙髓根部有破口	战国晚期
	北马	左 I1	1	FX8	牙髓根部有破口	战国晚期
5号车	北马	左 I2	1	FX9	牙髓根部有破口	战国晚期
	南马	右 I3	1	FX10	牙髓根部有破口	战国晚期

部分样本照片：



图 2.1 部分实验样本照片

样本总体保存状况非常不好，骨质疏松不致密，重量很轻，没有光泽，底部均有破口，表明有污痕。

为了进行对比，我们同时对陕西境内西周少陵原车马坑出土的5个样本进行实验，样本如表 2.2。

表 2.2 西周少陵原车马坑取样情况

	采样部位	数量	编号	文化分期
1号车马坑	左上臼齿	1	SLH1	西周
2号车马坑	右下门齿 I3	1	SLH2	西周
3号车马坑	右 I1 左 I3	1	SLH3	西周
4号车马坑	右上 M3	1	SLH4	西周
5号车马坑	右上 P3	1	SLH5	西周

2.2 实验试剂与仪器

实验中所用到的仪器如表 2.3 所示，均符合古 DNA 实验要求。

实验中所用试剂以及试剂盒如表 2.4 所示，均符合古 DNA 实验要求。

表 2.3 实验所用仪器

仪器名称	产地
电动打磨机 stronger90	Korea
液氮冷冻研磨机 FREEZER/MISPEXP6750	Cetiprep, USA
PCR 剃度扩增仪 Mastercycler	Eppendorf, Germany
冷冻离心机 5810R	Eppendorf, Germany
Eppendorf mini 离心机	Eppendorf, Germany
凝胶成像仪 ImageMasterVDS	Pharmacia, Sweden
ABI PRISM310 全自动遗传分析仪	Applied Biosystems, USA
高压蒸汽灭菌锅	日本三洋
制冰机	日本三洋
超声波清洗器	中国昆山
紫外检测仪	中国昆
立式震荡培养箱	北京六一厂
超净工作台	中国苏净

表 2.4 实验室所用试剂及试剂盒等

试剂	产地
ABI 310Terminater sequeneing Kit	PE(USA)
Bovine Serurn Albulnln(BSA)	TAKARA(Japan)
dNTPs Mix	Promega(USA)
Ethidiumbromide(EB)	AMRESCO
EDTA	长春鼎国生物公司
Gelose	Biowest(SPain)
QIAamp DNA Mini Kit	Qiagen(Germany)
QIAquick PCR Purification Kit	Qiagen(Germany)
TaqDNA Polymerase	Promega(USA)
primers	上海生工生物有限公司合成
无水乙醇	长春鼎国生物公司
蛋白酶 K	SIGMA
琼脂糖	Biowest(SPain)

2.3 实验方法

2.3.1 样本处理

本实验所用样品均为马的门齿，样本个体比较大，保存情况比较不理想，所以首先用毛刷清理牙齿表面，再用经次氯酸消毒过的刀片将可见污垢杂质刮除，再用 10% 次氯酸溶液和无水乙醇擦净表面，经紫外线照射晾干。后用经高温灭菌的锯条截取 2~3 厘米左右样本小块，用电动打磨机打磨其表面，除去表面杂质，尽量使样本洁白无杂质。然后将样本浸泡在 5% 的次氯酸溶液中 30 分钟，要注意避光以免次氯酸失效，接

下来用无水乙醇将浸泡好的样本冲洗 4~5 遍，直至样本表面无残余次氯酸，将样本放置在紫外线下进行照射，每过 30 分钟翻一次面，保证每个面都进行充分照射去除外源 DNA。

将前期处理好的样本放入冷冻研磨机的研磨瓶中，在冷冻研磨机 6850 Freezer Mill 中研磨成粉末，1g/管，分装入超净 15mL 离心管中，避光保存。

2.3.2 古 DNA 抽提

本实验采在杨东亚^[45]蔡大伟^[46]等人的方法上进行调整，使用 QIAquick® PCR Purification Kit (Qiagen, Germany) 商业化试剂盒进行抽提。

具体实验步骤如下：

- (1) 配制抽提裂解液，包含 0.465mol/L EDTA、0.5%SDS 和 0.49g/L 蛋白酶 K。
- (2) 取已经分装好的装有 1g 骨粉的离心管，向其中加入 5mL EDTA，涡旋混匀，密封好之后放入冰箱，4℃脱钙 24h。
- (3) 将已经脱钙的样品离心，去上清，加 5mL 已经配置好的裂解液，在 50℃、220r/min 的摇床中避光孵育 24h。
- (4) 孵育后 8000r/min 离心 20 分钟，取上清液，装入超滤浓缩管(Amicon® Ultra-4) 中，注意不要让骨粉进入超滤管，8000r/min 多次离心 1~3 h，直到将上清液浓缩到 100μL。
- (5) 然后按照试剂盒说明书进行操作，将 5 倍 Buffer PE 溶液加入 Spin column 中，12000r/min 离心 1 min，丢弃过滤液，该步骤进行两遍。然后加 50μL Buffer EB 溶液至 Spin column 中，52℃温育 20min 后，12000r/min 离心 1 min，收集滤液，将过滤液置于 1.5mL 离心管于零下 20℃保存^[47]。

2.3.3 DNA 片段扩增

由于古代样本年代久远，DNA 降解严重（片断长度约为 200—500 bp）、损伤广泛（碱基缺失，嘧啶氧化，碱基交联）、抑制剂含量多等情况，一般不可能一次性扩展出较长的片段。古 DNA 实验多采用设计多对套叠引物去分别扩增小的 DNA 片断，最后将小片断拼接在一起获得较长的片断。

本实验根据马的参考序列 X79547^[48]设计两套两对套叠引物扩增线粒体 349bp 片

段(nps: 15424—15772), 两对引物扩增 mtDNA 控制区分别为 15424—15625 和 15571—15772, 如表 2.5 所示。

表 2.5 本实验所用扩增引物

扩增区域	引物	引物序列	片段长度
mtDNA D-loop 15424-15772	L15424	5'-CACCATCAACACCCAAAGCT-3'	201
	H15625	5'-ACATGCTTATTATTACATGGGGC-3'	
	L15571	5'-AATGGCCTATGTACGTCGTG-3'	202
	H15772	5'-GGGAGGGTTGCTGATTTC-3'	

由于本实验样品保存情况不良, 因此采用两次 PCR 进行片段扩增以获得足够进行测序的扩增产物。

一次 PCR 扩增: 12.5 μ L 反应体系中含 2.5mmol/L Mg²⁺, 10X Buffer, 200 μ mol/L dNTPs, 1.6 g/L BSA, 0.5 μ mol/L 每条引物, 1U Taq DNA 聚合酶, 3 μ L 模版。

PCR 程序为 95°C 5min, 94°C 1min 变性, 54°C 退火 1min, 72°C 延伸 1min, 8 个循环后进入 92°C 变性 1min, 50-55°C 退火 1min, 72°C 延伸 1 min, 28 个循环后, 72°C 延伸 10 min, 4°C 保持。

二次 PCR 扩增: 50 μ L 反应体系, 中含有 2.5 mmol/L Mg²⁺, 10X Buffer, 200 μ mol/L dNTPs, 1 U Taq DNA 聚合酶和 1 μ L, 一次 PCR 产物为模板。

PCR 程序为 95°C 5min, 94°C 变性 1min, 55°C 退火 1min, 72°C 延伸 1min, 之后的六个循环退火温度降 0.5°C, 7 个循环后, 退火温度恒为 50~55°C 循环 23 次, 72 °C 延伸 10min, 4°C 保持。

扩增反应均在 Mastercycler personal 热循环仪上进行^[49]。

2.3.4 PCR 扩增产物检测

将 PCR 扩增产物用 2% 琼脂糖凝胶电泳进行检测, 电泳缓冲液 1×TAE, 电场强度 10 V/cm。使用 Image Master[®]VDS 凝胶成像仪进行观察、分析、记录^[49]。

2.3.5 DNA 片段回收

本实验用 QIAEX® II GEL Extraction Kit 试剂盒按照操作说明从琼脂糖凝胶中回收 DNA。

具体步骤：

用无菌手术刀片在紫外灯下将目标 DNA 条带从 3% 琼脂糖凝胶上切下，放入 1.5 mL 离心管中，加 600 μ L Buffer QXI 和 10 μ L QIAEX II (作用吸附 DNA)，涡旋后，50°C 孵育，使其充分溶解。离心除去上清，依次用 500 μ L Buffer QXI (1 次) 和 Buffer PE (2 次) 清洗含去除残余的琼脂糖凝胶和盐污染物(salt contamination)。空气干燥沉淀，加 10 μ L ddH₂O 洗脱两次，收集合并两次洗脱液，-20°C 冻存。

2.3.6 DNA 测序

本研究中 DNA 片段均采用直接测序的方法，对于成功提取 DNA 的样本，扩增纯化后的产物分别由上海生工生物工程技术服务有限公司和本实验室的全自动遗传分析仪 ABI PRISM™ 310 遗传分析仪进行测序。

测序反应

本实验 DNA 纯化产物使用试剂盒 BigDye® Terminator Cycle sequencing Kit 3.1 (Applied Biosystems, USA) 进行测序。测序引物为原 PCR 引物 10 倍稀释液。

测序反应体系为：

BigDye®Terminator reaction mix	4 μ L
测序引物 (1.6 μ mol/L)	1.5 μ L
测序反应模板 (1-3ng/100bp)	0.5-4.5 μ L
加入超纯水使得体系为	10 μ L

震荡混合后放入 PCR 仪中，测序 PCR 反应条件：96°C 预变性 1 min；96°C 变性 10S，50°C 退火 5S，60°C 延伸 4min，25 个循环，4°C 保持。

精制反应

- (1) 向测序反应产物中加入 1 μ L 125mmol/L EDTA、1 μ L 3mol/L 醋酸钠和 25 μ L 无水乙醇，涡旋混匀，室温静置 20min。
- (2) 离心机预冷至 3℃，13000 r/min 离心 30min，去上清。
- (3) 迅速加入 70 μ L -20℃预冷的 70% 乙醇，13000r/min 离心，去上清。
- (4) 将离心管放置在加热模块上，50℃干浴至乙醇完全挥发。
- (5) 加入 20 μ L HiDi 变性，涡旋振荡，静置 10min。
- (6) 再次涡旋震荡。
- (7) 95℃变性 3min，取出后立即冰浴。
- (8) 上样测序。

所测得的 DNA 序列使用 ABI Prism Sequencing Analysis™3.0 软件 (Applied Biosystems, USA) 读取。

2.4 污染的防止

由于古代样本 DNA 含量低，而 PCR 扩增具有高度灵敏性，样本很容易受到外源 DNA 的污染，本实验严格按照古 DNA 实验要求操作，对外源污染进行控制，具体措施如下：

本研究中所有实验都是在只用于古 DNA 研究的实验室进行的，配备有正压空气过滤系统，紫外照射装置，非研究人员不得进入，该实验室没有做过现代 DNA 分析实验。PCR 前实验室和 PCR 后实验操作分别在两个相距很远的独立的实验楼中进行，以防交叉污染。

实验过程中实验人员不能接触现代家马以及其产品，如马肉、皮毛等。进行古 DNA 实验时，实验人员使用双层防护服，一次性帽子、口罩、双层手套和无菌套袖，每完成一个步骤都要进行更换套袖和手套。每次实验前实验室都要经过紫外线长时间照射，对超净台进行紫外线照射和通风至少 45min，并随时用 DNA 去除剂擦拭。

DNA 抽提要设置空白对照 E0，每次 PCR 都要有抽提空白和阴性对照，来判断实验步骤和实验试剂是否有污染。本实验所有一次性实验耗材均经过高压灭菌。并通过不同实验人员对实验样本进行多次抽提和 PCR 重复操作，以验证实验结果。

2.5 数据分析

首先，需要对所获得的 DNA 序列进行对校正。我们使用 Chromas Lite 2.0 读取已测序列，去除两端引物，人工手动校正测序仪导出的 DNA 序列。

使用 Clustal X 1.83^[50]对序列进行对 DNA 序列进行比对分析，记录突变位点，从所有序列中排除插入/缺失位点^[51]，手工将两段序列进行拼接。

对所获得的序列进行 BLAST 搜索，在 Genbank 上搜索与所得序列完全匹配或者高度相似的序列，了解该序列代表物种的种群情况和地理分布，用以分析物种的起源和进化过程。

使用 Mega 6.0 对序列进行对比分析，采用 NJ 法构建系统发育树，并采用 1000 次重复抽样分析检验系统发育树各分支的置信度，用以分析马类群内部的系统发育。

利用 Network 4.6.1.2 软件，采用 median-joining 法将序列聚类，构建中介网络图，通过且中介网络图中节点距离的远近可以反映出各单倍型之间的亲缘关系的亲疏远近，并了解到所测 DNA 序列信息、突变热点、单倍型类群以及单倍型类群的比例分布状况。

第三章 秦公一号墓遗址古代马 mtDNA 实验结果与分析

3.1 秦公一号墓古代马 DNA 实验结果

战国晚期秦公一号大墓出土的 10 个样本，编号分别为 FX1~10，其中 FX3、FX8、FX10 未能成功提取 DNA，其余均成功提取 DNA 并获得可靠的 mtDNA 序列。其中 FX4、FX5 成功获得 349bp 的 mtDNA 控制区序列（15424~15772），FX1、FX2、FX6、FX7、FX9 成功获得 201bp 长度（15424~15625）的序列，如表 3.1 所示。

表 3.1 秦公一号墓样本实验结果

	FX1	FX2	FX3	FX4	FX5	FX6	FX7	FX8	FX9	FX10
15424~15625	√	√	×	√	√	√	√	×	√	×
15571~15772	×	×	×	√	√	×	×	×	×	×

少陵原西周车马坑的 5 个样本中，SLH4 和 SLH5 成功获得 349bp 长度序列，如表 3.2 所示。

表 3.2 少陵车马坑样本实验结果

	SLH1	SLH2	SLH3	SLH4	SLH5
15424~15625	×	×	×	√	√
15571~15772	×	×	×	√	√

3.2 秦公一号古代马 mtDNA 变异位点分析

扩增成功的 7 个样本变异位点如表 3.1，与现代家马参考序列 X79547 相比较，7 个序列共检测出 22 个变异位点，所有碱基变异位点全部是转换，无颠换，无插入发生。如表 3.3 所示。

这些变异位点可以定位 7 个基因型，其中 FX1\FX2\FX6\FX7\FX9 只有前半段数据，FX4、FX5 拥有两段数据。FX9 和 FX4 的第一段扩增序列相同，但由于 FX9 缺少后一段数据，故不能确定其为同一个基因型。根据变异位点分析，在 7 个序列中，FX1 和 FX2 属于 D 世系，FX4、FX6、FX9 属于 A 世系，FX5 属于 B 世系。由于缺乏后段的信息，推测 FX7 属于 A 或 E 世系需要进一步的实验来补全序列验证。

表 3.3 秦公一号墓古马序列变异位点

单倍型	变异位点																				编号	世系		
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
X79547	T	T	A	C	G	C	A	C	C	C	G	G	A	A	C	T	C	A	G	T	C	G		
FX1	C	C	G	*	*	T	*	*	*	*	*	*	A	*	*	T	C	*	*	*	*	*	FX1	D
FX2	C	C	G	*	*	T	*	*	*	*	*	*	A	*	*	*	C	*	*	*	*	*	FX2	D
FX4	*	C	*	*	*	*	T	*	*	*	*	*	A	*	G	T	*	T	G	A	C	*	FX4	A
FX5	*	C	*	*	*	*	G	*	*	*	*	*	A	*	*	T	*	*	*	*	T	A	FX5	B
FX6	*	C	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	T	*	*	*	*	*	*	FX6	A
FX7	*	C	*	T	A	*	*	*	T	*	A	*	G	*	T	*	*	*	*	*	*	FX7	A或E	
FX9	*	C	*	*	*	*	*	T	*	*	*	*	A	*	G	T	*	*	*	*	*	*	FX9	A

(图中“*”代表相同位点)

3.3 秦公一号墓古代马共享序列搜索

为了追踪陕西地区家马与古代和现代家马的遗传关系，在 Genbank 数据库中，用 Blast 程序对这 7 个序列（去除两端引物序列）进行搜索，查看其在古代和现代家马中的共享序列。

结果如表 3.4，秦公一号大墓的 7 个古代马样本中，有 5 个样本 FX1，FX4，FX5，

FX6, FX9 在 Genbank 中搜索到了完全相同的单倍型共享序列, FX2 和 FX7 没有搜索到完全一致的单倍型序列, 其中 FX2 的单倍型在 Genbank 中搜索到了有一个碱基位点差异的序列, FX7 的单倍型在 Genbank 数据库中搜到了有 3 碱基位点差异的共享序列。

如图 3.4, FX1 单倍型主要分布在欧洲地区, 东亚、南美等地有少量分布, FX4、FX9 广泛分布在欧亚大陆。FX5 分属世系 B, 所共享的单倍型数量较少, 且分布集中在中东、中亚和欧洲中部。FX6 广泛分布在欧亚大陆, 甚至连美洲大陆也有分布。

这证实了所获得序列确实为古代马的序列, 表明一部分古代马单倍型流传至今, 也有一部分古代马的单倍型渐渐消失在历史的长河中。

3.4 真实性

因为古 DNA 样本年代久远, 所保存下来的 DNA 分子通常被降解成几百 BP 的片段, 在实验中极容易受到外界 DNA 分子的干扰和竞争。在本实验在专门的古 DNA 实验室进行, 从未有现代家马的 DNA 被引入实验室。为了验证实验结果, 我们对每一个序列进行了重复, 每个样本至少要经过不同研究人员两次抽提、多次 PCR 和正反双向测序, 确保序列真实可信。

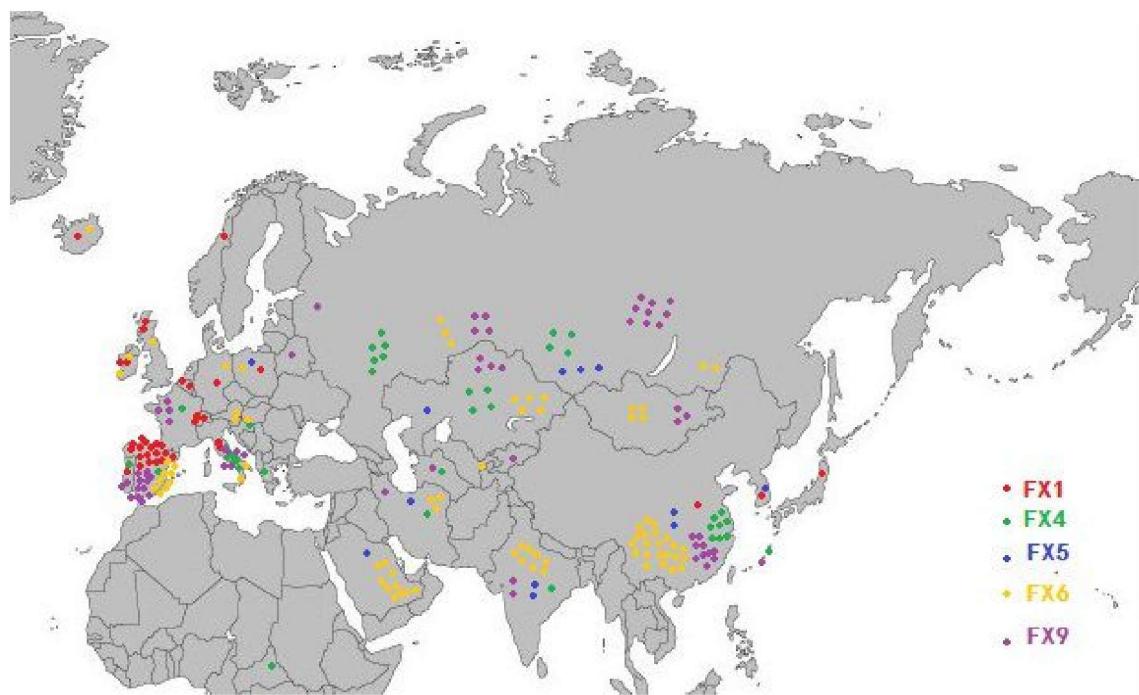


图 3.4 秦公一号大墓样本序列在世界分布图

表 3.4 7 个序列在 Genbank 中的分布

FX1--46 个:	东亚:	中国 1	日本 1	韩国 1
	伊比利亚半岛:	西班牙 20	葡萄牙 1	
	中欧:	波兰 1	德国 1	奥地利 3
	西欧:	英国 2 (2*)	爱尔兰 2	比利时 2
	北欧:	挪威 1	冰岛 1	
	地中海地区:	意大利 2		
	南美:	阿根廷 1	智利 1	巴西 1
FX2--无				
FX4--43 个:	东亚:	中国 8	琉球 1	
	北亚:	俄罗斯 6		
	中亚:	土库曼斯坦 1	哈萨克斯坦 4	俄罗斯 4
	中东:	伊朗 1		
	地中海地区:	意大利 6	希腊 1	
	西欧:	法国 1		
	南亚:	印度 1		
	伊比利亚半岛:	西班牙 4 (3*)	葡萄牙 1	
	中欧:	斯洛文尼亚 1		
	中非:	博茨瓦纳 2		
野生马 1				
FX5--13 个:	东亚:	中国 2	韩国 1	
	中亚:	哈萨克斯坦 1		
	中东:	伊朗 1	阿拉伯半岛 1	
	南亚:	印度 2		
	中欧:	波兰 1		
	北亚:	布里亚特 3		

(表中“*”代表古代样本)

表 3.4 7 个序列在 Genbank 中的分布 (续表)

FX6--99 个:	东亚:	中国 32	蒙古 4
	中亚:	俄罗斯 3	哈萨克斯坦 5
	北亚:	俄罗斯 3	
	中东:	伊朗 3	叙利亚 1 阿拉伯半岛 10
	南亚:	印度 8	
	伊比利亚半岛:	西班牙 18 (4*)	
	北欧:	冰岛 1	
	中欧:	奥地利 3	德国 1 波兰 1
	地中海地区:	意大利 2	
	西欧:	爱尔兰 1	苏格兰 1 莱茵兰 1
	南美:	阿根廷 4	
FX7--无			
FX9--43 个:	东亚:	蒙古 3	中国 12 琉球 1
	北亚:	俄罗斯 9	
	中亚:	土库曼斯坦 1	哈萨克斯坦 4 俄罗斯 4
	南亚:	印度 2	不丹 1
	中东:	伊朗 1	
	北欧:	俄罗斯 1	
	西欧:	法国 4	苏格兰 1
	中欧:	斯洛文尼亚 1	
	地中海地区:	意大利 6	希腊 1
	伊比利亚半岛:	西班牙 7 (7*)	葡萄牙 1 伊比利亚 6
	非洲:	非洲中南 3	
	北美:	墨西哥野马 6	

(表中 “*” 代表古代样本)

第四章 凤翔古代马与其他遗址古代马的 mtDNA 遗传关系

4.1 国内其他 8 个遗址的样品背景介绍

为了进一步研究秦公一号大墓出土的凤翔古代马的母系起源及驯化过程，我们引入国内其他 8 个不同时期地点遗址出土的古代马的数据，如图 4.1 所示，分别为：

距今 4000~3000 年前的内蒙古大山前遗址的 5 个样本，大山前遗址位于内蒙古自治区赤峰市西南部，隶属属内蒙古自治区赤峰市喀喇沁旗永丰乡大山前村。遗址自 1996 年首次发掘以来，共有六个地点，编号分别为 KD1~KD6，其中前五个经考古发掘证实主要是夏家店下层文化遗存。其中 KD1 是凸出于周围河边低地的小缓丘，西、南两面与清水河紧紧相邻，台顶高出河床 12 m，海拔为 765m。其上主要堆积着小河沿文化、夏家店下层文化(4000~3500 BP)、夏家店上层文化 (2800 BP)、战国 4 个时期的文化遗存，其中以夏家店下层文化为主^[52]。夏家店下层文化遗址中发现了殉葬用的动物遗骸，其中以猪为主，其次有牛、羊，并出土了大量适合农业生产的石制工具和有谷物的祭祀坑，这表明当时人们是以农业为主，畜牧为辅，较少狩猎的复合经济形态^[53]。KDI 遗址点中出土有 18 块马骨，多为马牙，也有马的掌骨、趾骨等，其中 K433、K410、K316 是在夏家店下层堆积中发现的，而 K245 则是在战国晚期文化层中发现的。

距今 3000 左右西周时期少陵车马坑遗址的两个样本，实验室编号为 SL04、SL05。墓地位于陕西西安市长安区东南约 5 公里的杜曲镇东杨万村东北的少陵原边上，陕西省考古研究院于 2004 年 10 月至 2005 年 10 月进行发掘清理，共清理出理西周墓葬 429 座，殉马坑 3 座^[54]。

距今 2500 年左右的内蒙古凉县小双城和板城墓地。两个遗址分别位于岱海南岸和北岸，内蒙古文物研究所在 2003 年 5~10 月间对两个墓地进行了抢救性考古发掘。小双城墓地占地 3000 平方米，比较小，墓穴底部有马、牛、羊等殉牲，其中以羊头骨居多，马、牛头骨较少，根据陪葬器物推测年代为战国 (475~221B.C) 早期，是首次发现的位于岱海南岸的东周时期北方游牧民族墓地，样品编号为 LSM01~LS0M04。

板城墓地占地约 15000 平方米，墓葬 67 座，填土中均有殉牲，种类有马、牛、

羊、狗等的头骨和蹄骨，动物头骨均下颌朝上摆放，根据推测该墓地年代为春秋（770~476 B.C）晚期^[55]。样品编号为 LBM01~LBM07。

距今 2500 年左右的内蒙古和林格尔新店子墓地。新店子遗址位于新店子墓地位于内蒙古自治区呼和浩特市和林格尔县新店子乡小板申村西北的山坡上，北北依蛮汗山支脉，南邻巨壑可及浑河北岸，1999 年正式发掘，共发现墓葬 56 座，有批铜、石、陶、骨、金器随葬，墓地普遍流行用动物进行殉牲的现象，包括牛、马、羊三种，其中羊头最多。遗留的大量动物头骨，整齐地排列在墓道、墓圹填土内。根据出土物品等推测该墓葬为春秋晚期至战国早期的北方游牧民族墓地^[56]。样品编号为 HXM01~HXM10、HXM12、HXM13。

距今 2500 左右的内蒙古井沟子墓地。井沟子遗址位于内蒙古林西县双井店乡井沟子村北的坡岗之上，地处西拉木伦河上游北岸，是有着红山文化、小河沿文化、夏家店上层文化和井沟子类型四种古代遗存的遗址。墓葬的用牲现象很普遍，所用牲畜主要是适合于放养的马、牛、羊、驴、骡，尤以马的数量为多，未见有猪，可见其经济形态是非常发达的畜牧业类型^[57]。井沟子遗址年代大致是春秋晚期至战国早期，从地理、时间、文化各方面来看，都与东胡有关。样品实验室编号为 LJM23、LJM49、LJM51、LJM52。

距今约 2500 的河南毛园民宅车马坑。车马坑遗址位于河南省新郑市“郑韩故城”东城区毛园民宅的西南部，于 1996 年 9 月至 1998 年 10 月清理发掘。2 号车马坑为长方形竖穴土坑，坑底葬有三辆车、八匹马、一只狗。从坑内所出车辆的形制以及出土物观察，该车马坑应属于春秋时期^[58]。样品编号为 MY25。

距今 2500 年前的宁夏于家庄遗址。于家庄遗址位于于家庄遗址位于宁夏回族自治区固原县西北约 15 公里的彭堡乡撒门村，南距战国秦长城约 10 公里，东面靠塬，西临平川，墓地分布于大营河与坪西侧之间的坡地上。宁夏文物考古研究于 1987 年 7 月 13 日~9 月 27 日所对墓地进行了发掘，出土随葬品多为兵器和日常生活用品，除了个别墓葬外，普遍用牲畜蹄、头殉葬，随葬车马器具较为发达。从出土遗物上分析，此墓地年代大致为春秋晚期或战国早期，墓主是从事畜牧和狩猎的古代少数民族。样品编号为 YJZ11、YJZ20^[59]。

如表 4.1 所示，以上样品时间跨度为距今 4000~2200 年，从夏家店下层时期到战

国晚期，将其与战国晚期秦公一号墓出土的样本进行 mtDNA 对比分析，可以对我国古代家马的起源与驯化过程有进一步了解。



图 4.1 国内 9 个古代遗址的地理分布

表 4.1 国内 9 个遗址样本的背景信息

遗址名称	距今年代	文化分期	样本编号
大山前	4000	夏家店下层文化	K433、K410、 K316、K420
	2200	战国晚期	K245
少陵	3000	西周	SL4、SL5
毛园民宅	2700-2500	春秋时期	MY25
凉县板城	2500	春秋战国之际	LBM01~LBM07
小双城	2500	春秋战国之际	LSM01~LSM04
和林格尔新店 子	2500	春秋战国之际	HXM01~HXM10、 HXM12、HXM13
井沟子	2500	春秋战国之际	LJM23、LJM49、 LJM51、LJM52
于家庄	2500	春秋战国之际	YJZ11 YJZ20
秦公一号墓	2200	战国晚期	FX1、FX2、FX4 FX5、FX7、FX9

4.2 中国 9 个遗址出土古代马 mtDNA 分析

4.2.1 不同遗址古代马单倍型和单倍型类群归属情况。

我们对 9 个遗址共 44 个古代马进行了单倍型分类和世系归属分析，为了适应其他古代马序列的长度，方便进行对比，我们将序列统一剪切到 247bp (15494~15740)。详见表 4.2。

当考虑较短的片段 133bp (15494~15626)时，实验所获得的 5 个片段中，FX9 与 FX4、LB01、HXM06、HXM02 前半段完全相同，在本文标注为 H1*，FX6 与 MY25、LB06、LSM04 前半段序列完全相同，在本文标注为 H3*，但由于所得片段只有 133BP 故不能确定其与之是同一单倍型类群。FX1、FX2、FX7 均有与其中任何序列都有不相同的变异位点，是三个独立的单倍型，在本文标注为 H27、H28、H29。因此，国内 9 个遗址古代马序列可分为 31 个基因型。

表 4.2 基于 247bp 的国内 9 个遗址的单倍型分类及世系归属

(其中 H1*, H3*, H27 与 H28、H29 为 133BP 片段)

我们进一步调查了秦公一号墓古代马序列在国内 9 个遗址中的分布情况如表 4.3 所示。

表 4.3 秦公一号墓古代马序列在国内 8 个遗址中的分布

		FX1	FX2	FX4	FX5	FX6	FX7	FX9
大山前	夏家店下层	无	无	无	无	无	无	无
	战国	无	无	无	无	无	无	无
少陵	西周	无	无	无	无	无	无	无
毛园	春秋时期	无	无	无	无	1 (50%)	无	无
板城	春秋战国之际	无	无	1 (14.3%)	无	1 (14.3%)	无	1(14.3%)
小双城	春秋战国之际	无	无	无	无	1 (25%)	无	无
新店子	春秋战国之际	无	无	2 (16.7%)	无	无	无	2(16.7%)
井沟子	春秋战国之际	无	无	无	无	无	无	无
于家庄	春秋战国之际	无	无	无	1 (50%)	无	无	无

FX1、FX2、FX7 的序列在其他遗址中均无发现，为秦公大墓独享的单倍型，但据 BLAST 数据搜索可知，FX1 在现欧洲家马中分布广泛，主要集中在伊比利亚半岛，零星分布在欧洲以及亚洲，甚至南美洲也有分布。而 FX2、FX7 在现代马的序列中也没有发现完全匹配的序列，表明这两个马的基因型对于古代马和现代马群体贡献都很少。

FX4 和 FX9 在春秋晚期凉县板城遗址中出现 1 例，占板城总体 14.3%，在春秋中期到战国早期的和林格尔新店子也有 2 例，占新店子总体 16.7%，这说明在春秋早期到战国晚期之间地处中原地带的凤翔和内蒙古中南部的马群发生了基因交流，推测当时两地之间人群有文化交流活动。通过表 3.2 得知，现代 FX9 序列在欧亚大陆以及非洲、北美都有共享，FX4 则是集中在欧亚大陆，其中中亚、东亚、北亚以及地中海地区分布的最多。

FX5 在于家庄遗址中发现一例共享，占于家庄总体 50%，表明在春秋晚期战国早期的时候宁夏和陕西地区的家马就有了基因交流。根据 BLAST 搜索结果显示，这个单倍型的共享在现代家马中也是十分少的，一共只有 13 个，主要分布于亚洲。有意思的是 FX5 在 Genbank 中和哈萨克斯坦的一种马序列完全相同，这种马叫做 Akhal-Teke，也被称为汗血宝马，从这一点可以看出，至少在战国晚期，我国境内就已经引进了汗血宝马。

FX6 序列在春秋时期的凉县板城、小双城墓地遗址、毛园民宅各有 1 例，分别占各地马单倍型的 14.3%、25%、50%，在 9 个古代遗址中分布最广泛，有 4 个遗址有共享序列。而在 Genbank 中也搜索到了相当多与之完全匹配的现代家马序列，这些个体广泛分布在欧亚大陆，但其中的绝大多数分布于东亚、中亚和中东地区。

4.2.2 中国 9 个遗址出土古代马中介网络分析

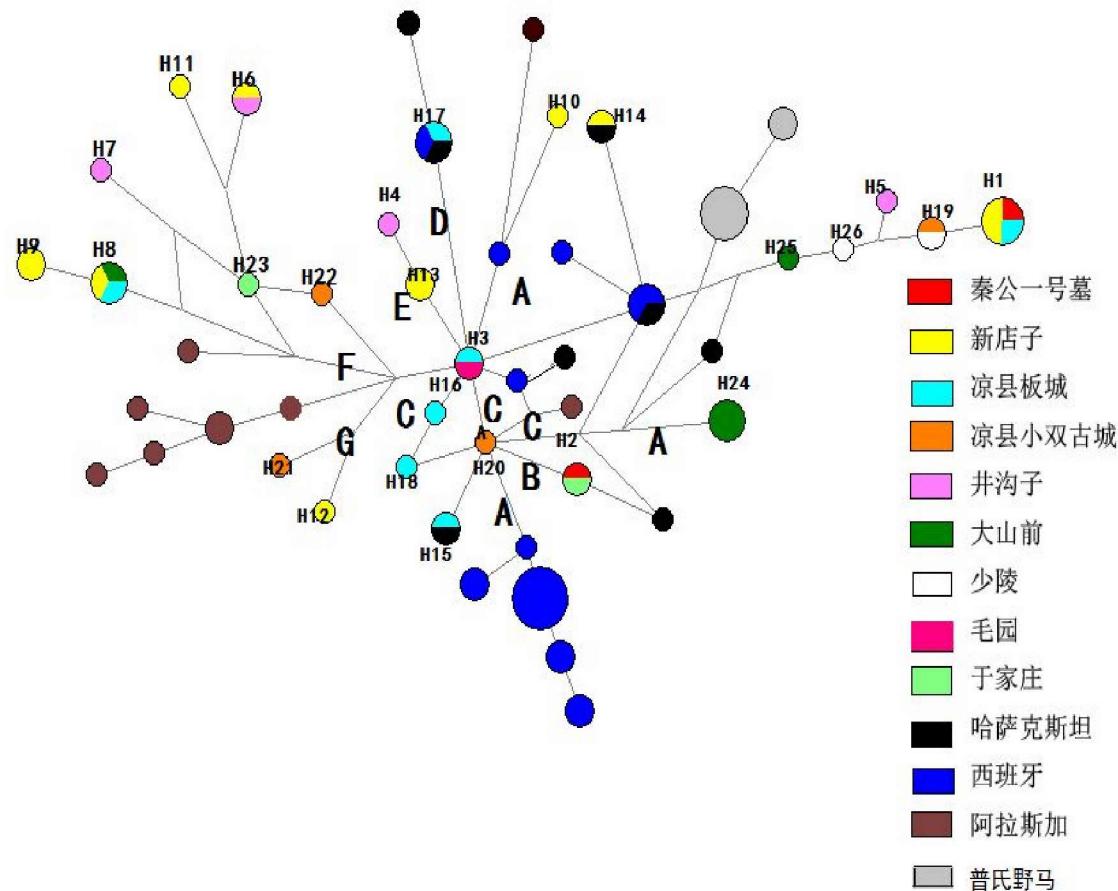
为了更好的研究国内家马的起源和驯化过程，我们进一步引入从 Genbank 上获得的普氏野马和国外三个古代遗址的古代马序列数据，进行分析。三个国外遗址为美国 Alaska 遗址（28000~12000B.P），西班牙遗址 Portalon（3000B.P）和哈萨克斯坦 Berel 遗址（2300B.P），时间上均早于秦公一号大墓遗址。

首先以马的 mtDNA 控制区 247BP 为标准，包括 FX4、FX5 的一共 83 个古代序列进行分析，这些序列代表了国内外早于秦公一号大墓古代马的序列，用这些数据构建中介网络图（图 4.2），结果显示中国古代马序列分散分布于现代家马全部 7 个世系（A~G）中。其中分布于 A 和 F 世系的古代马比较多，而分布于 B、D、C、E 支系的古代马个体数量较少。一些中国古代马的单倍型与西班牙和哈萨克斯坦出土的古代马有共享。其中，H15 与哈萨克斯坦出土的 1 个古代马有共享序列，H17 与 1 个哈萨克斯坦出土的古代马和 1 个西班牙出土的古代马共享 1 个序列，秦公一号大墓的样本 FX4、FX5 与国外古代马均无共享序列。

此外，一些古代马的单倍型是出土遗址所特有的，如 H9、H10、H11、H12、H13 是和内蒙古林格尔新店子独有的单倍型，而 H23 是于家庄独有的单倍型，H5、H7 是内蒙古井沟子独有的单倍型，H16、H18 是内蒙古凉县板城遗址独有的，H24、H26 是内蒙古大山前独有的单倍型，其均不与其他遗址共享单倍型。有趣的是内蒙凉城板

县和小双古城距离非常之近，仅隔岱海相望，却没有共享的单倍型，一方面这可能是因为样品数量不足所造成的，另一方面也预示着内蒙地区古家马的母系来源十分广泛。

值得注意的是普氏野马与阿拉斯加野马的序列中均自成一族，没有单倍型与古代马共享，暗示这些野马对现代家马的基因库没有贡献。



为了适应其他较短的凤翔古代马序列，再以 133BP 标准，包括秦公一号墓所有样本的共 88 个古代序列构建中介网络图 4.3，由于序列较短，一些单倍型聚合在一起。其中 FX1、FX2、FX7 为独立单倍型，FX4、FX9 与内蒙古新店子遗址的 2 个古代马，凉县板城遗址的 1 匹马共享序列，FX5 与于家庄遗址的 1 个古代马和哈萨克斯坦 Berel 遗址的 1 个古代马共享序列，而 FX6 与凉县板城、凉县小双城、毛园民宅的各 1 个古代马，哈萨克斯坦的 Berel 遗址 1 个古代马，西班牙 Portalon 遗址的 3 个古代马共享序列。

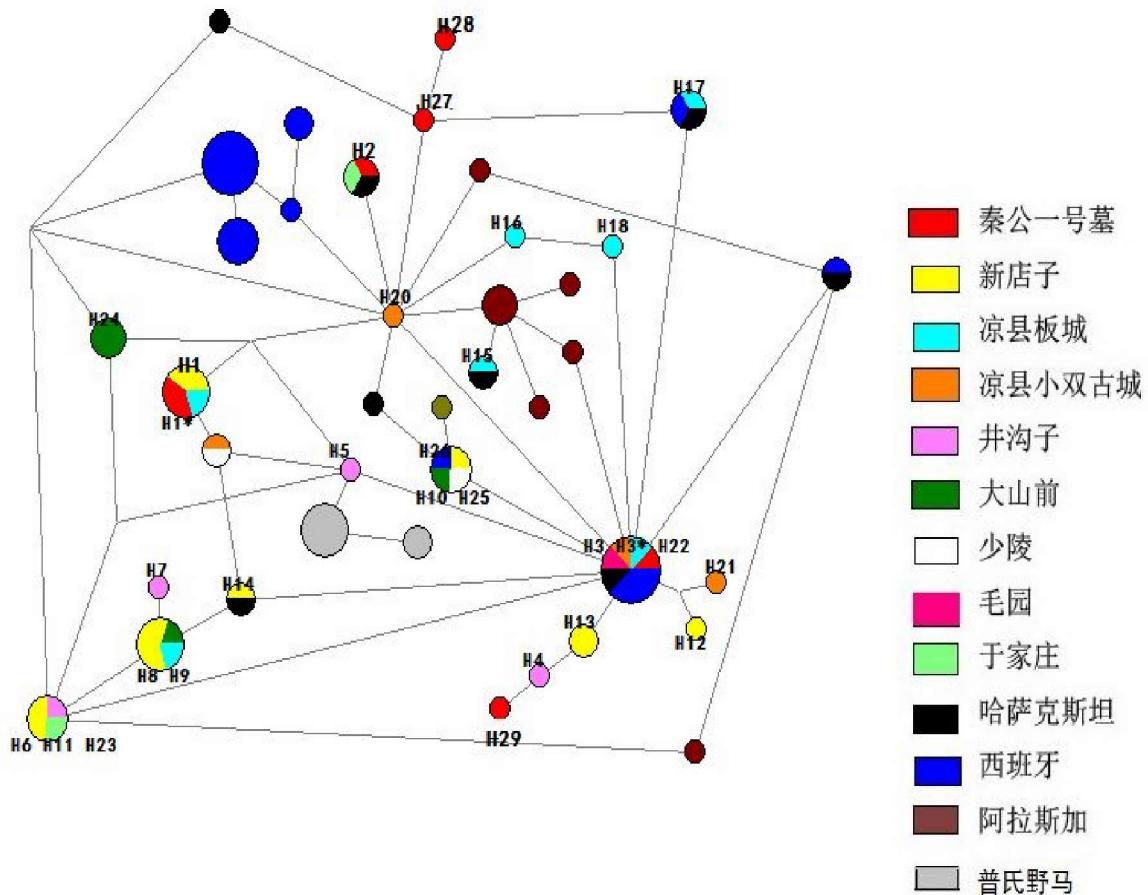


图 4.3 基于 133BP 国内 9 个遗址古代马的中介网络图

(图中均用不同颜色表示不同遗址或地点，每个节点代表不同的单倍型，节点的大小代表样本数量的大小。单倍型序号与表 4.2 一致。)

根据网络中介图和古代家马出土的年代，可以推测出自 4000BP 至战国晚期，家马世系以及各单倍型分布的变化过程。如图 4.41~图 4.56 所示。



图 4.41 距今 4000 左右世系 A 的分布

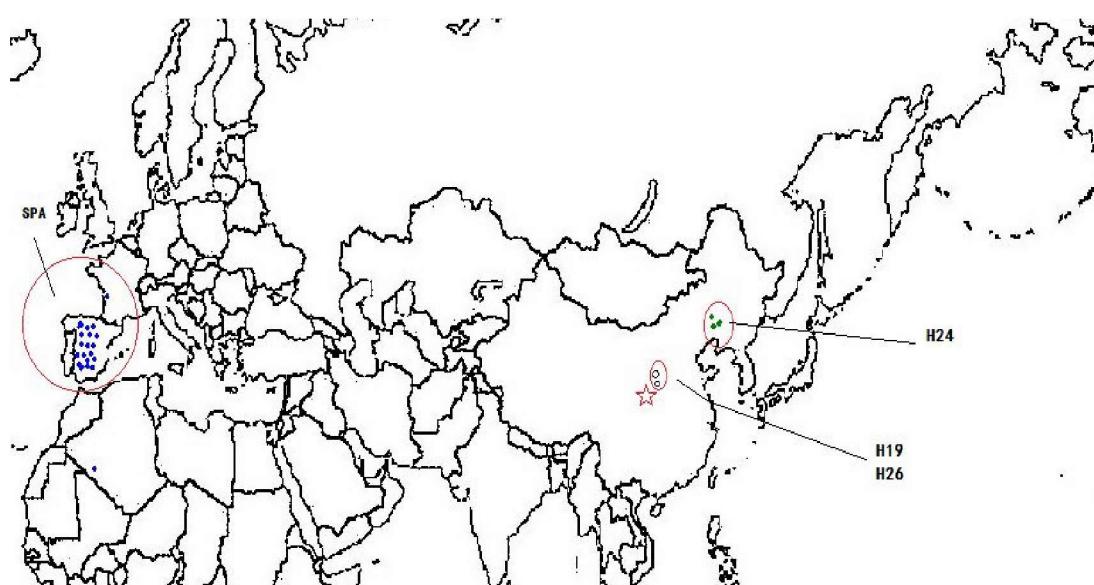


图 4.42 西周时期世系 A 的分布

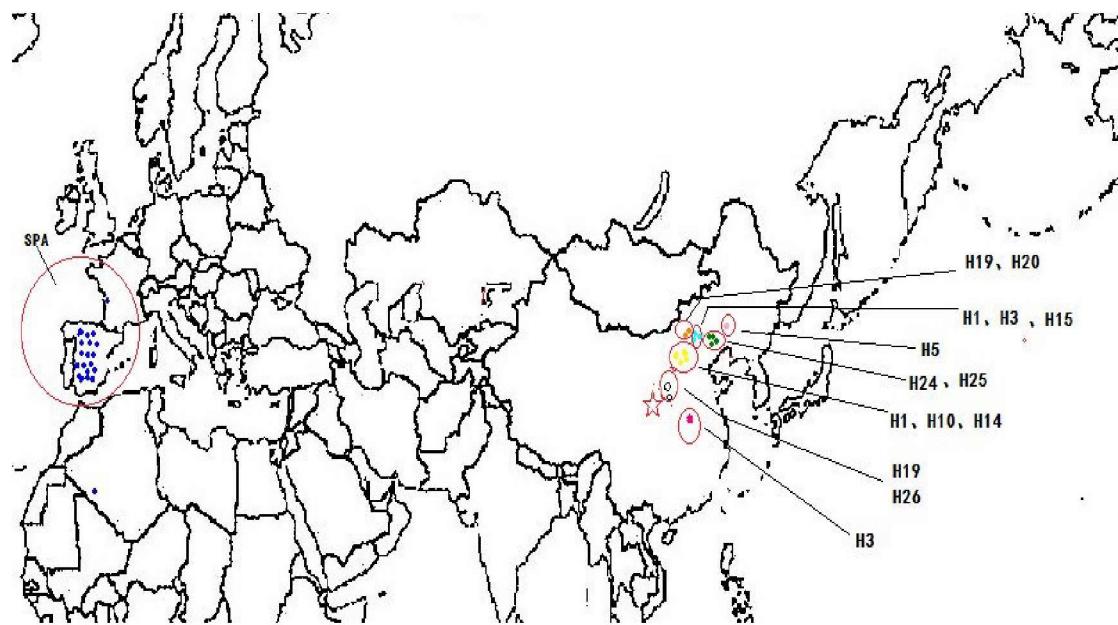


图 4.43 春秋战国时期世系 A 的分布

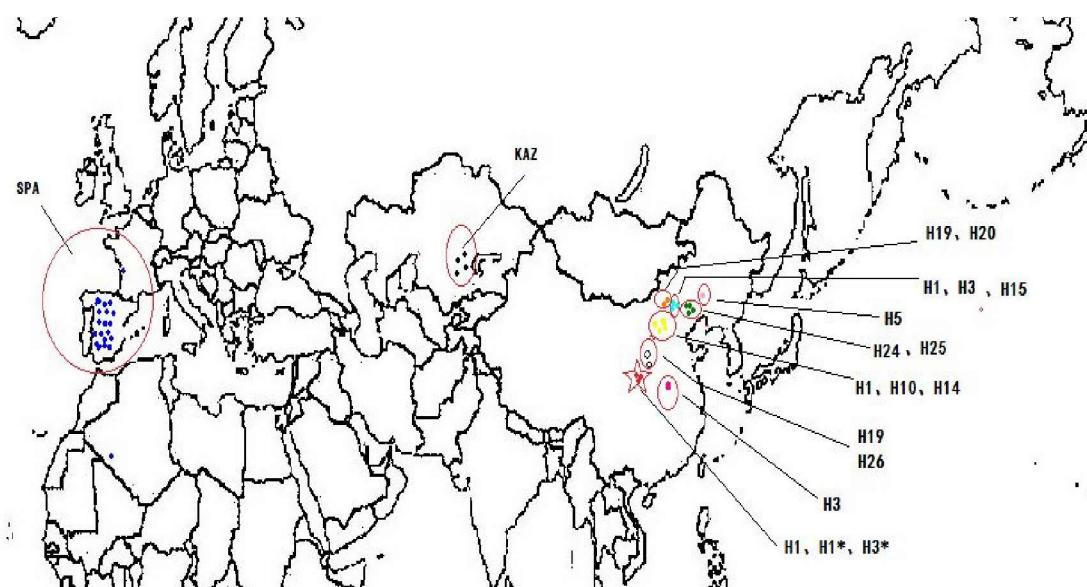


图 4.44 战国晚期世系 A 的分布

在现代马中，A 世系的马，分布最为广泛^[60]。在古代马中，A 世系同样分布广泛，而且出现的时间较早。从图 4.41 中可以看出世系 A 在距今 4000 年前在内蒙古赤峰地区大山前一带就已经出现了。

从图 4.42 得出在距今 3000 年左右的西周时期，西班牙遗址 Portalon 出现了大量的 A 世系古代马，同时中原地区的少陵陕西也出现了 A 世系的古代马。

从图 4.43 知道，春秋战国之际，在哈萨克斯坦 Berel 遗址、新店子遗址、井沟子（内蒙古西拉木伦河流域）、小双古城和板城遗址（内蒙古中南部）以及河南毛园（中原一带）都有 A 世系出现，谱系 A 在除宁夏于家庄之外的其他遗址中均有分布。值得注意的是，内蒙古新店子遗址有一个单倍型序列与哈萨克斯坦的完全相同，西班牙有两个序列与哈萨克斯坦的完全相同。

从图 4.44 可知，战国晚期，大山前遗址出现了新的 A 世系单倍型，而凤翔秦公一号墓出遗址的 A 世系有 3 个单倍型，其中 FX4 的序列与凉县板城遗址、新店子遗址中有的古代马完全相同。

从上述分析上看，A 世系起源和扩散时间较早，至少在距今 2500 年前的春秋战国之际，在欧亚大陆已经广泛分布。在战国晚期，凤翔古代马与内蒙古古代马的单倍型一致，反映出两地的文化交流较为频繁。

世系 B 的分布

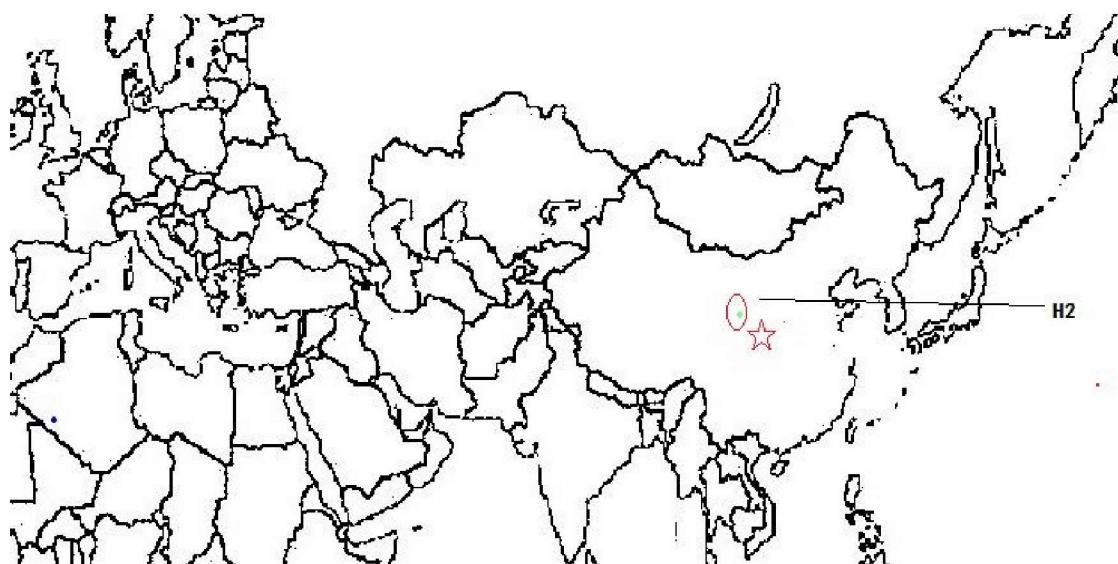


图 4.45 春秋战国之际 B 世系的分布

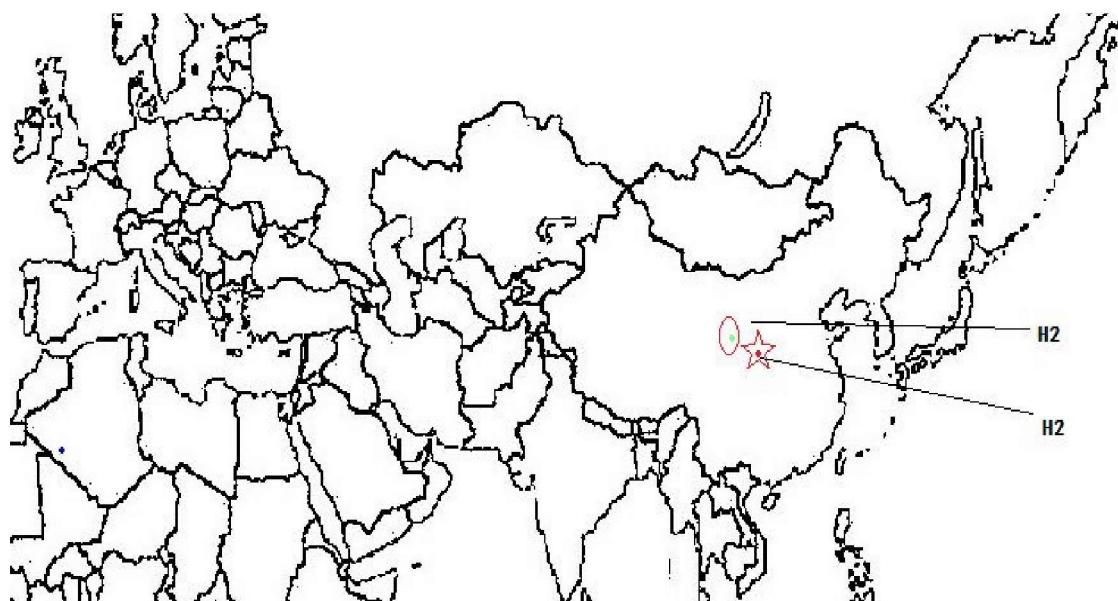


图 4.46 战国晚期 B 世系的分布

从已知的数据来看，距今 4000 年至 3000 年前的遗址中没有发现 B 世系，B 世系在现代马中分布频率也并不高^[60]。

根据图 4.45，B 世系最早出现在春秋早期的凉县板城遗址，数量非常少。同样，在现代家马中，属于 B 世系马的频率也很低。

值得注意的是，图 4.46 中，在战国晚期的秦公一号墓古代马中，发现与宁夏于家庄遗址古代马相同的单倍型 FX5，暗示两者有着相同的母系来源，这可能与两地的文化贸易交流活动有关。从目前的数据上看，陕西凤翔的古代马 B 世系极有可能来自西方。

世系 C 的分布

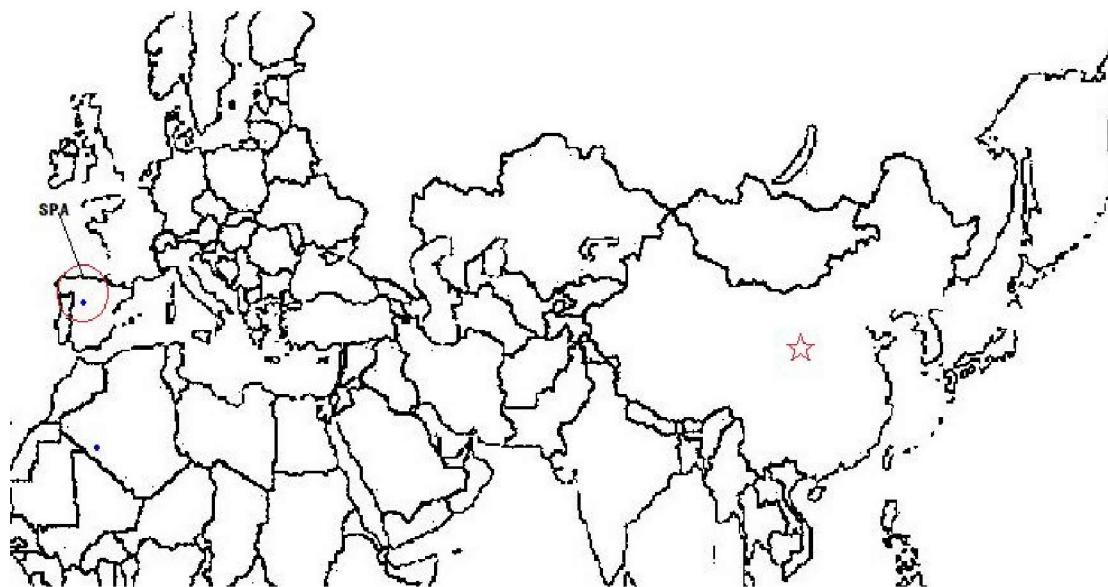


图 4.47 西周时期世系 C 的分布

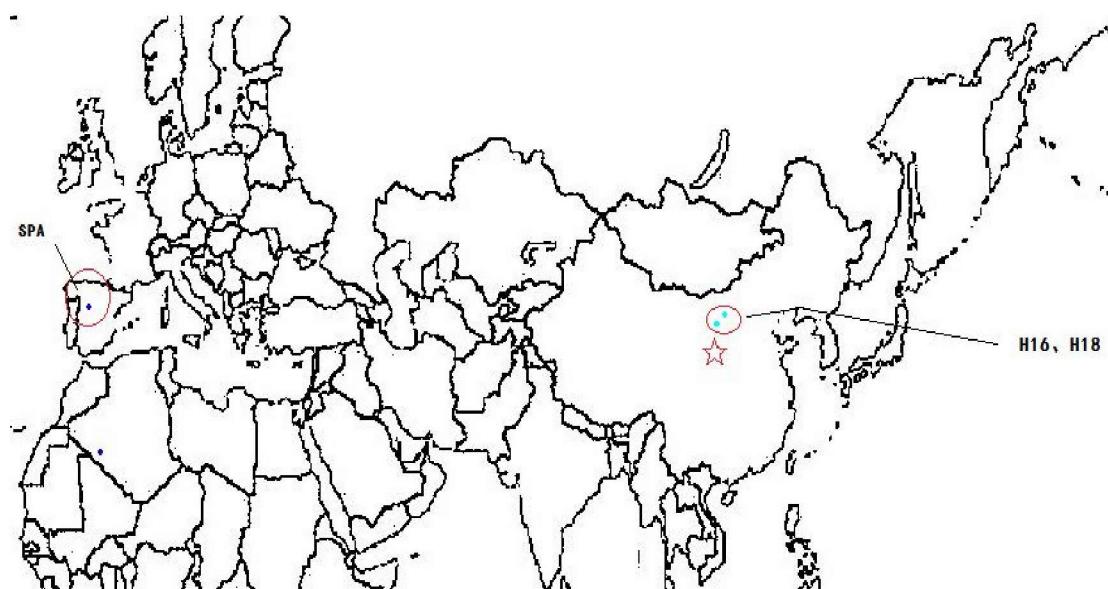


图 4.48 春秋战国时期世系 C 的分布

从图 4.47 知, 世系 C 在西周时期, 在西班牙遗址遗址 Portalon 中出现, 由图 4.48 知道, 古代样本的世系 C 直至春秋晚期才在内蒙古凉县板城遗址中出现, 有两个不同的单倍型, 结合现今已知的几个遗址, C 世系在中国古代家马中的分布非常少, 也没有在其他遗址中发现共享的单倍型。暗示世系 C 可能是有西方传播过来的。战国晚期遗址中没有发现世系 C 的古代马序列, 世系 C 在现代家马中的分布频率也普遍很低^[60]。

世系 D 的分布

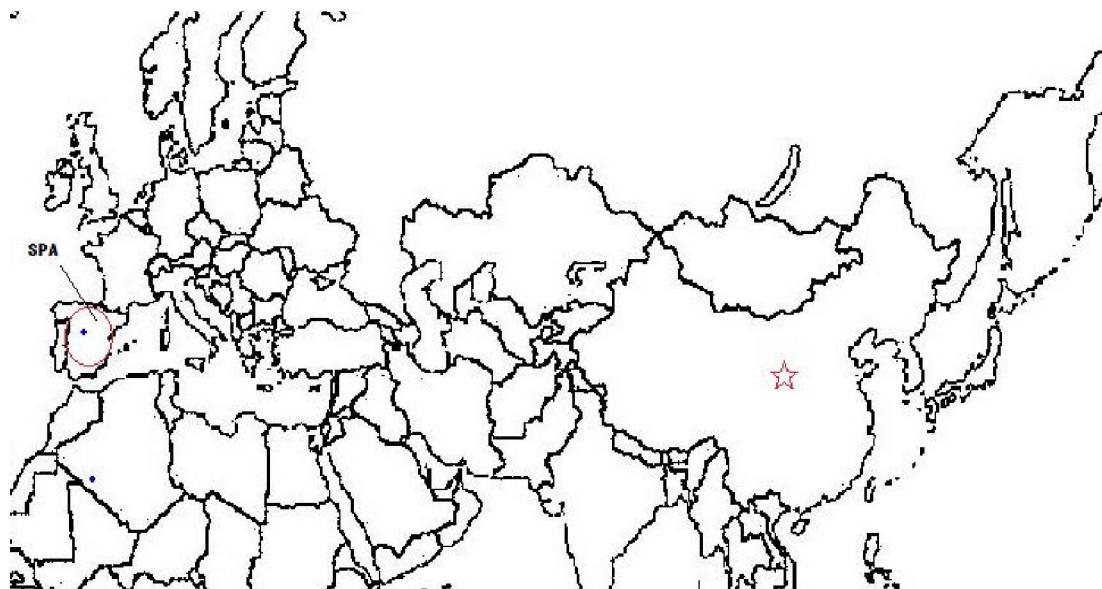


图 4.49 西周时期世系 D 的分布

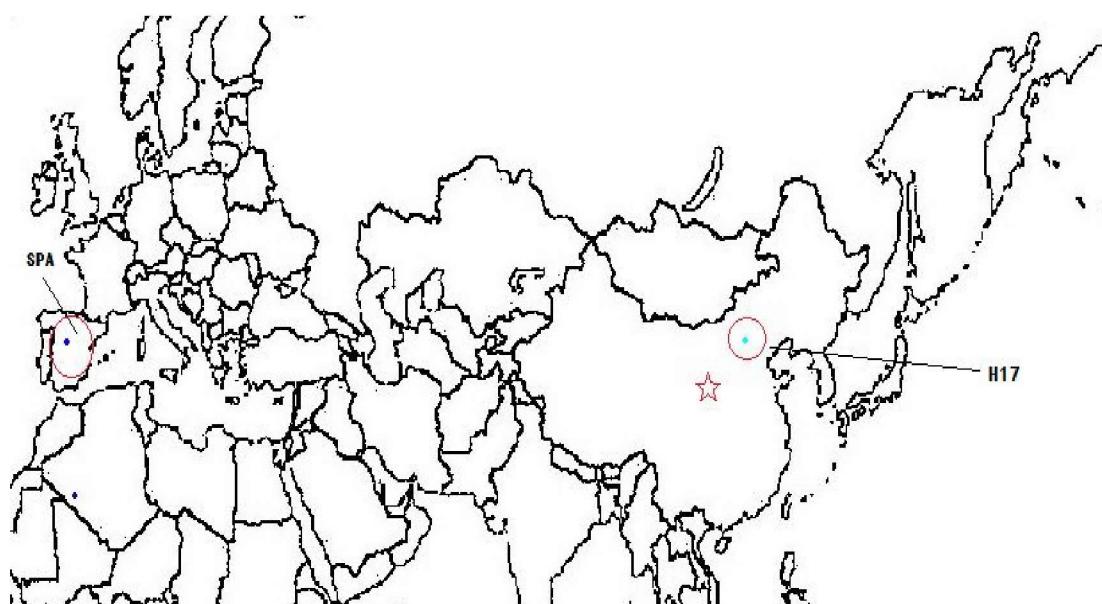


图 4.50 春秋战国时期世系 D 的分布

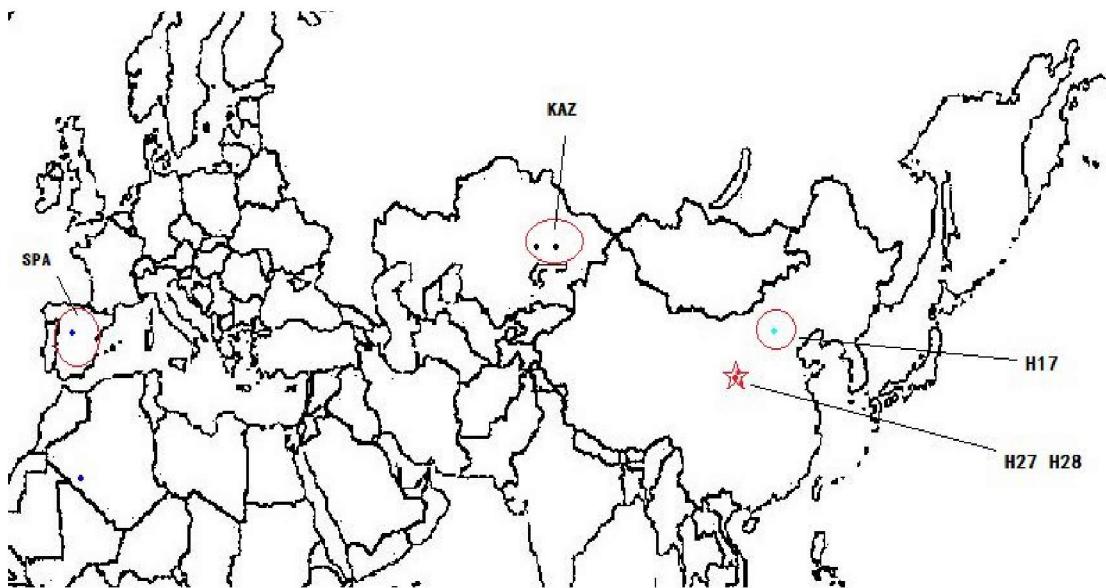


图 4.51 战国晚期世系 D 的分布

在现代家马中，世系 D 在欧洲分布最为广泛，频率最高^[60]。图 4.49 表明，距今 3000 年前的西班牙 Portalón 遗址中就已经出现，但是国内直到春秋战国时期，属于世系 D 的单倍型才出现在凉县板城（内蒙古中南地区），如图 4.50 所示。

从图 4.51 得知，战国晚期的时候在哈萨克斯坦地区有出现，而凉县板城遗址其中一个样本为 H17，其与西班牙、哈萨克斯坦的各 1 个个体单倍型完全相同，可以推测 D 世系来源于西方。

世系 E 的分布

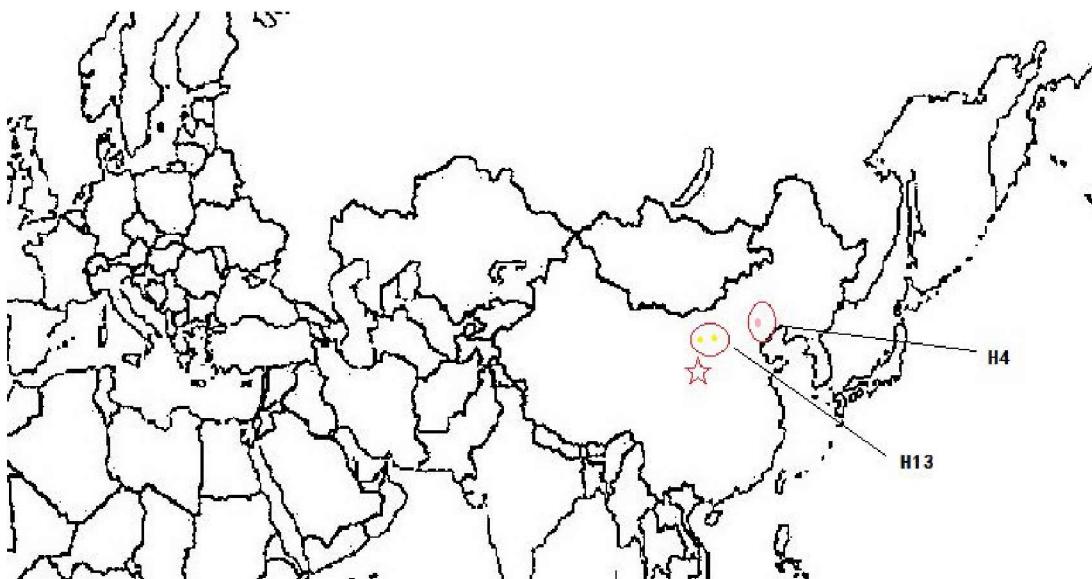


图 4.52 春秋战国时期世系 E 的分布

世系 E 在现代马中分布频率非常低，在古代马中的分布也很少。如图 4.52 所示，直到春秋战国时期，在内蒙古和林格尔新店子遗址和凉县小双城遗址才出现 2 种单倍型共 3 个个体是 E 世系，分布集中，除此之外在其他遗址中均未发现 E 世系，这说明世系 E 马起源较晚，种群数量很小。

世系 F 的分布

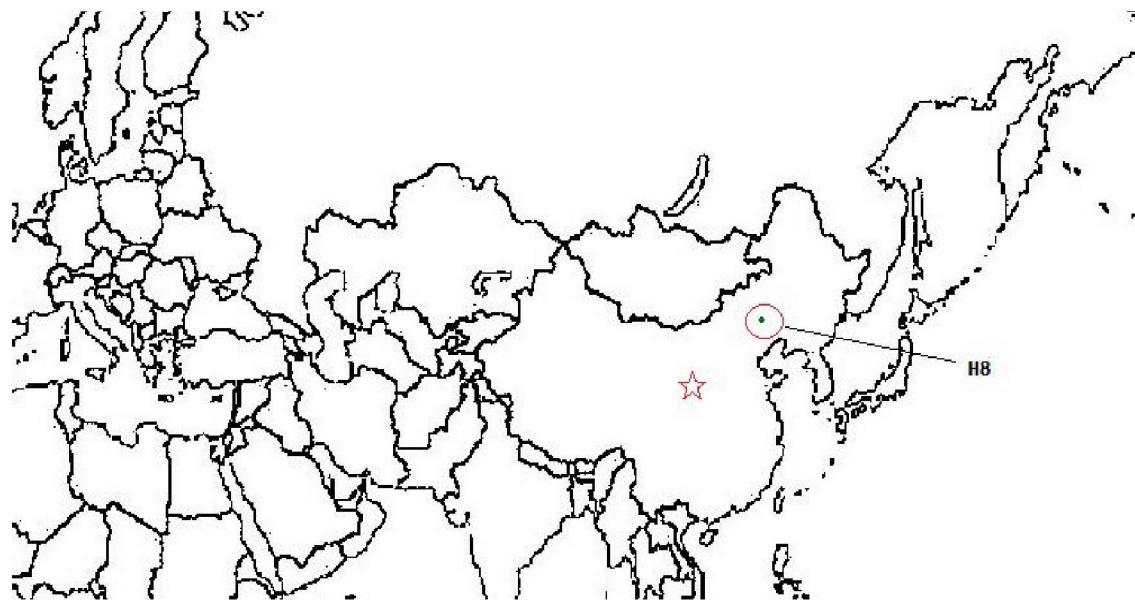


图 4.53 距今 4000 年前世系 F 的分布

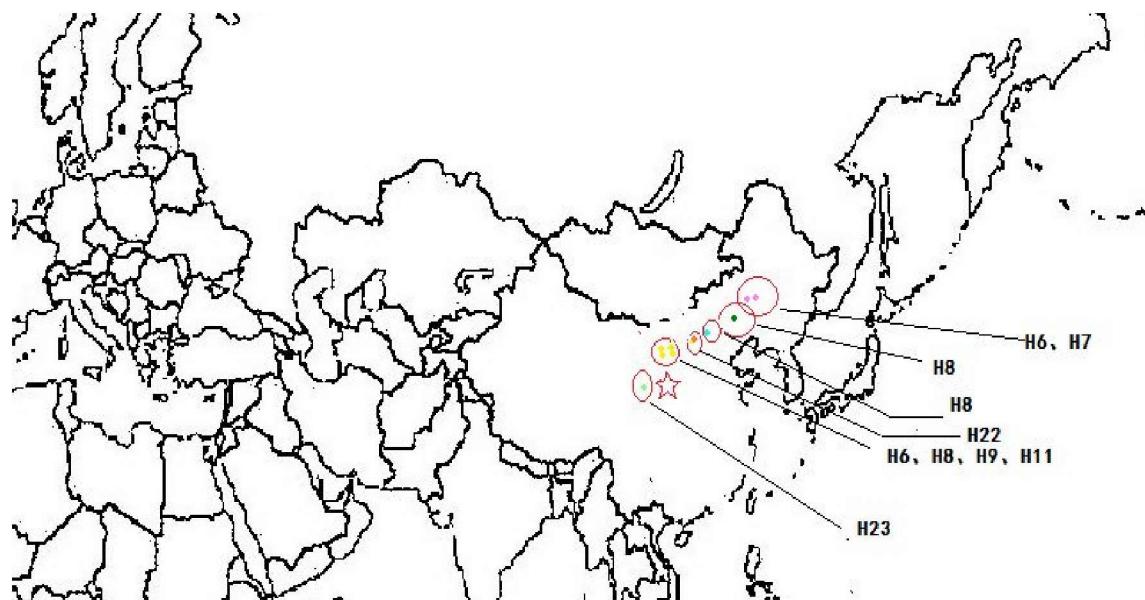


图 4.54 春秋战国时期世系 F 的分布

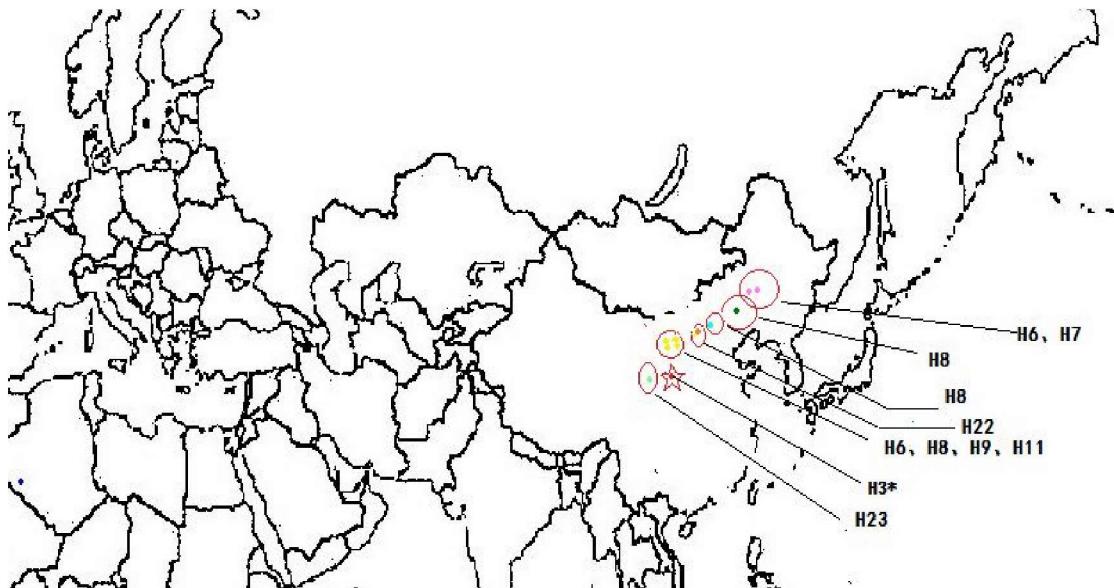


图 4.55 战国晚期世系 F 的分布

现代家马中，世系 F 分布广泛，尤其在东亚地区，分布频率最高，在欧洲的分布频率最低^[60]同样的，世系 F 在国内古代家马的分布十分广泛。

从图 4.53 可知，世系 F 在距今 4000 年之前就在内蒙古大山前一代就出现了 1 个单倍型。图 4.54 中表明，春秋战国时期，世系 F 在内蒙古小双古城和板城遗址、内蒙古新店子遗址、井沟子遗址均有分布，在宁夏于家庄也发现了 F 世系的 1 个单倍型，从图 4.55 得知，战国晚期秦公大墓中 FX6 的序列与内蒙古小双城完全重合，但是由于序列太短并不能确定 FX6 是 A 世系还是 F 世系，国内 F 世系有明显的向西南扩散的趋势。F 世系在东亚地区的广泛分布可能与家马多地区起源有关，很有可能东亚地区很多马种都参与了世系 F 的母系形成。

世系 G 的分布

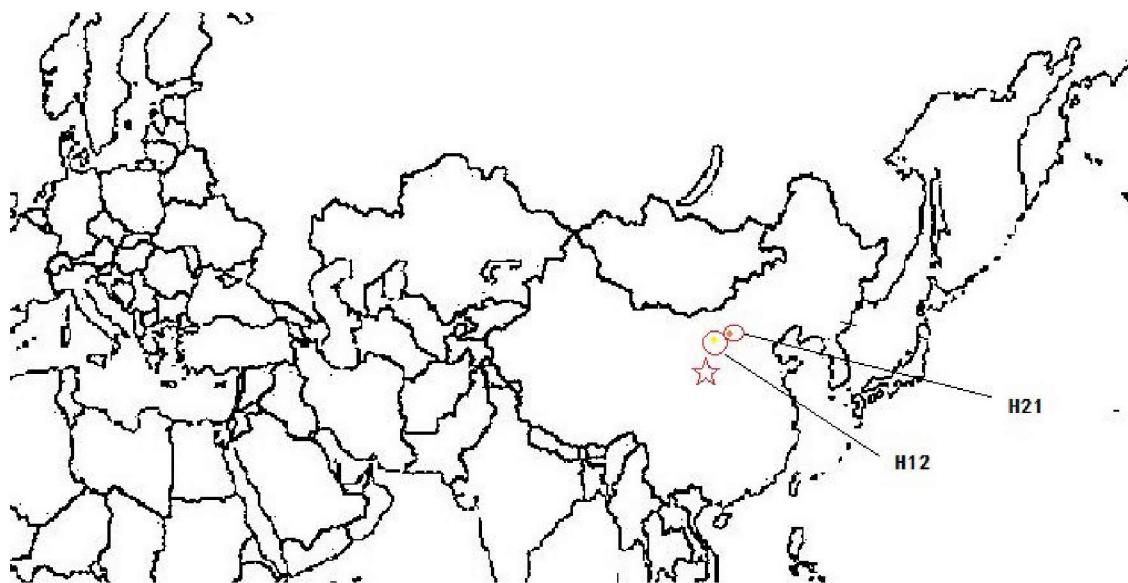


图 4.56 春秋战国时期世系 G 的分布

在现代马中，世系 G 分布频率比较低^[60]，从图 4.56 中看出，而且直到春秋战国时期，世系 G 才我在内蒙古的和林格尔新店子和小双城地区出现 2 种单倍型，之前国内外遗址中均无出现，据此推测，可能 G 世系的起源和扩散都受到了一定的局限。

4.2.3 不同古代群体的遗传距离分析

通过 mega 构建系统发育树（图 4.6），可以看出，凤翔古马分布于各个世系，根据遗传距离分析（表 4.4），阿拉斯加古代野马和普氏野马与古代家马分支很远，可能由于样本量不足，秦公一号大墓的古代马与国内的各个遗址遗传距离都不是很远。

表 4.4 秦公一号大墓古代马与国内各个遗址古马的遗传距离分析

FX		0.008	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.009
LJM	0.030		0.007	0.006	0.006	0.006	0.006	0.005	0.008	0.007	0.007	0.007	0.007	0.009
DSQ	0.022	0.026		0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.009	0.007	0.007	0.007
HXM	0.028	0.025	0.026		0.006	0.006	0.006	0.005	0.007	0.006	0.007	0.007	0.007	0.009
LB	0.026	0.027	0.025	0.027		0.005	0.006	0.003	0.008	0.005	0.007	0.006	0.006	0.009
LSM	0.023	0.022	0.023	0.023	0.022		0.006	0.004	0.007	0.006	0.006	0.006	0.006	0.008
YJZ	0.022	0.022	0.023	0.024	0.022	0.020		0.005	0.009	0.006	0.007	0.006	0.010	
MY	0.020	0.017	0.018	0.018	0.013	0.013	0.012		0.009	0.004	0.007	0.004	0.008	
SL	0.022	0.027	0.020	0.026	0.028	0.021	0.030	0.022		0.010	0.009	0.009	0.009	
ATA	0.025	0.026	0.021	0.026	0.022	0.023	0.019	0.012	0.031		0.007	0.006	0.009	
ALS	0.028	0.030	0.032	0.030	0.028	0.024	0.025	0.020	0.029	0.028		0.008	0.012	
KAZ	0.028	0.032	0.027	0.031	0.025	0.027	0.025	0.016	0.033	0.023	0.031		0.009	
PRZE	0.026	0.030	0.019	0.032	0.029	0.025	0.031	0.018	0.020	0.029	0.039	0.029		

（表中左下三角表示遗传距离，右上三角是标准误差。FX 为凤翔样本序列，LJM 为内蒙古井沟子样本序列，LB 为内蒙古凉县板城序列，LSM 为内蒙古凉县小双城样本序列，YJZ 为宁夏于家庄样本序列，MY 为河南毛园民宅样本序列、SL 为西安少陵车马坑序列，ATA 为西班牙 Portalon 样本序列，ALS 为美国 Alaska 遗址样本序列，KAZ 为哈萨克斯坦 Berel 遗址样本序列，PRZE 为普氏野马序列。）

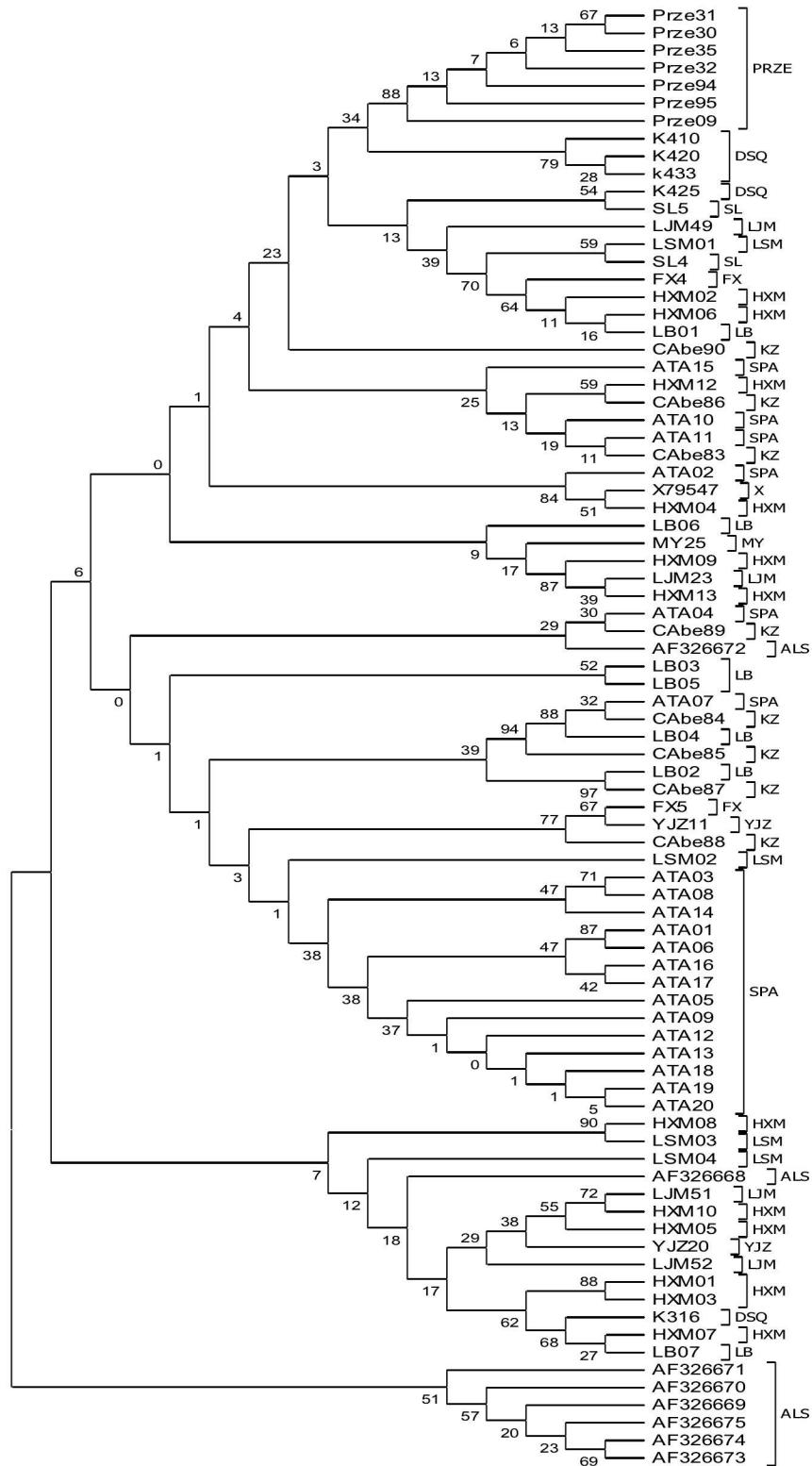


图 4.6 国内外古马的系统发育树

(图中缩写代表序列与表 4.4 中一致。)

第五章 9个遗址出土的古代马和现代马的 mtDNA 遗传关系

我们在 Genbank 上选取了欧洲不列颠群岛、欧洲伊比利亚半岛、欧洲北部地区、欧洲本土地区、东亚、中亚、北亚、近东地区的一共 1011 个序列，与国内古马的序列进行对比。以秦公一号大墓样本的 247BP 为标准，将所有序列进行剪切对齐后构建系统发育中介网络图进行对比，用不同的颜色代表不同时代和地区马的个体。

从图 5.1 中可以看出普氏野马分布在 A 世系的亚簇中，与其他品种没有基因交流。

中国古代马的 44 个个体，31 个单倍型分布在 7 个世系中，其中 H1、H3、H14、H16、H18、H19、H23 等分享世系分享多个亚簇的建立者的单倍型，这表明中国古代马对现代家马的基因池有很大的贡献。家马的 7 个世系中来地理位置不同、品种不同的马分享相同的单倍型，表明现代家马的基因交流十分广泛，基因混合程度很高。

如图 5.1 分析，现代家马的基因型虽然分布广泛，但仍有一定的规律可寻。某些世系的地理位置明显，F 世大量在东亚地区，这与古代马的情况很相似，而 D 世系主要集中在伊比利亚半岛上，E 则是主要集中在不列颠群岛上，这表明家马的分布有一定的地域特征。秦公一号大墓的 FX4 (H1) 和 FX5 (H2) 分别位于 A1 和 B2 亚簇上，其中 FX4 分享了 A1 亚簇建立者的单倍型，FX5 分享了 B2 亚簇建立者的单倍型。

其中 H1、H3、H5、H10、H19、H24、H25、H26 聚集在 A 世系上，H1 和 H20 还分享支系的建立者类型。从图中看，谱系 A 在整个欧亚大陆的家群体中都具有较高的频率。

H2 分布在 B 世系上，未有参与建立者单倍型。现代家马的 B 谱系主要分布在亚洲中部、和欧洲本土、伊比利亚半岛上。可推测 H2 的起源是西方。

H16 位于 C 世系上，分享建立者的单倍型。

H17 分布于 D 世系上，分享建立者单倍型。

H4、H13 分布于 E 世系上，从图上看大部分都是不列颠群岛和欧洲北部的马，很有可能起源于不列颠群岛地区。

H6~H9、H11、H22、H23 分布于 F 世系上，H23、H8 分享建立者单倍型。

H12、H21 分布于 G 世系中，该世系十分的小，其现代家马单倍型主要分布在欧洲大陆和东亚地区，然而可以肯定其在战国晚期之前就已经扩散到内蒙古一代。

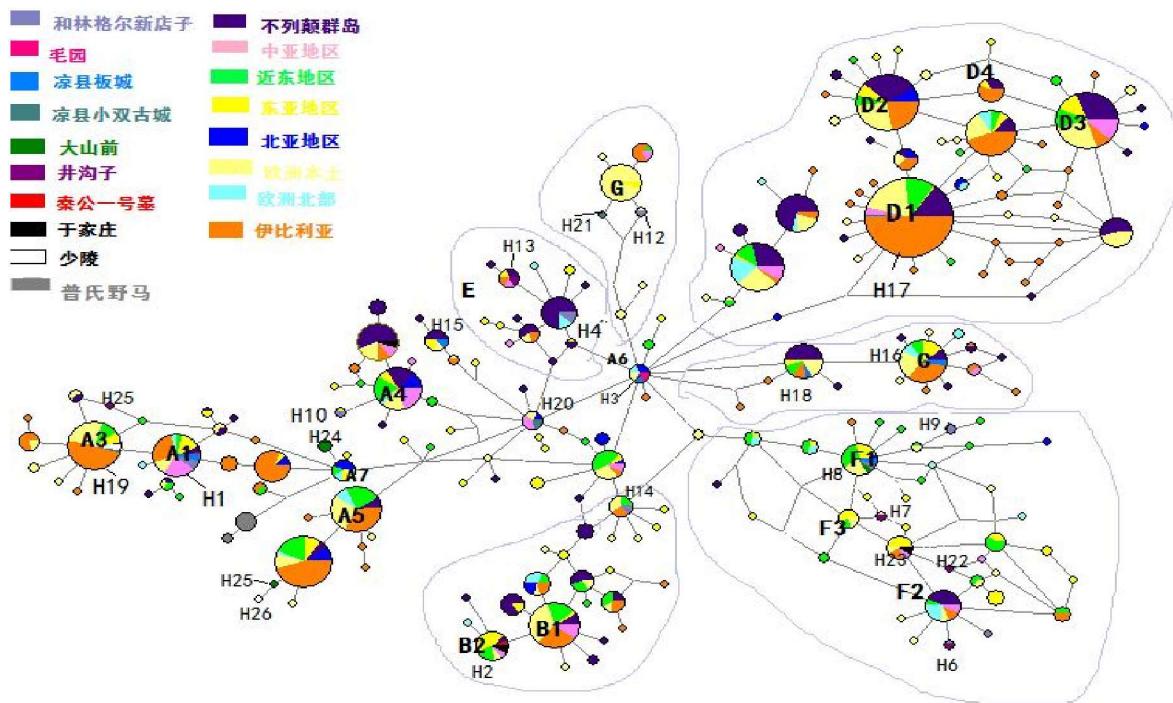


图 5.1 以 247BP 为标准构建的 9 个遗址古代马和现代马系统发育中介网络图

表5.1 分析所用到的DNA序列				
北亚	N=31			
	DQ328020-24	DQ328026-29	DQ328031-37	DQ328053-57
	DQ328038-41	DQ328044-49	DQ328051	
不列颠	N=212			
	AY246219-24	AF072992-3	AJ413682-93	AF481312-19
	DQ327891-2	DQ327894	DQ327896-936	AF481321
	DQ327938-949	DQ327852-90	AJ413919-20	AF072990-1
	AY246253-58	AF072977-9	AF481291-304	D14991
	AF072981	AJ413926	AF072975-6	AY246266-71
	AJ413893-900	AY246214-18	AJ413866-73	D23665-66
	AY246209-13	AF481248-58	AF481305-10	AF481323
	AY462442-45			
东亚	N=104			
	DQ327986-8001	AF056071	AF014413-15	AF481324-34
	AF072996	DQ297622-33	DQ327838-DQ327838	AF354425-41
	DQ986464-79	AF014405-8	AF014410-12	AY246201-8
	AY049718-19			
近东	N=114			
	AY246195-200	AJ413724-30	AF481281	AF481239-46
	AF481283-84	AF481286	AF481288-90	AF064627-29
	AF481272	AF481273-74	AF481276	AF132580
	AF481278	AF481259-70	AF481233-37	AJ413650-57
	AF465995-6005	AY246180-85	AF072989	AF132568-78
	AF132582-94	AJ413629-48		
北欧	N=43			
	AY575103-07	AF072987-88	AJ413694-704	DQ327968-85
	AJ413717-23			
欧洲本土	N=217			
	AF168689-98	AY057408-34	AY462436-40	AJ413707-16
	AJ413829	AY246186-94	AF064630-32	AJ413874-92
	AY575135-39	AY575133-34	AY575115-17	AY462431-35
	AY575130-32	AJ413921-25	AY575127-29	AY246248-52
	AJ413731-35	AY575121-23	AY575124-25	AY462421-30
	AY575118-20	AY575113-14	AY575111-12	AJ413825-29
	AY246236-41	AY575108-10	AJ413672-81	AJ413705-06
	AY246225-30	AJ413833-56	AJ413857-65	AY462446-55
伊比利亚	N=247			
	AY519958-70	AF466011-12	AY246259-65	AY519946-57
	AJ413901-18	AF447764-65	DQ339575	AY519883-896
	AY519924-33	AF466009-10	AY519914-23	AY997193
	AY246231-35	AF516500-01	AY519907-13	AJ413615-28,
	AF466007-08	AY519897-906	AY519871-82	AF466006
	AY519934-44	AY246242-47	AY293976-85	AY997194-95
	AF516502-05	AJ413736-45	AY293983-4	AY805641-44
	AY525091-96	AY997165-68	AF516509-11	AY805645-64
	AF466013-16	AJ413649	AJ413658-62	AJ413664-71
中亚	N=42			
	DQ327950-67	AY246174-79		
	DQ328002-19			

图 5.1 得知，家马的聚合并不是单一的，而是多种多样的，可以看出，家马的驯化不是一个单一起源，而是很复杂并且多元化的。

第六章 结合考古资料探讨陕西家马的起源

我国养马历史悠久，经验丰富，马文化是中国传统文化中很重要的一部分，《后汉书·马援传》中有云说“马者，兵甲之本，国之大用。”据史书记载早在夏商时已开始养马据史书记载，字自夏朝起，华夏族就开始将马应用于驾车。马，在华夏民族漫长的历史上扮演着一个极为重要的角色。古文献记述“骄”马而驾，指的就是两匹马并列同驾一辆车。本研究中，距今 4000 年前的内蒙古大山前夏家店文化下层出土的古代马序列分布在现代家马世系 A 和 F 中，并都能在现代序列中找到与之共享的单倍型，从基因上看大山前古代马至少是现代家马的祖先，此外这些样本的牙齿形态与现代家马一致。A 和 F 两个世系也是我国内地区分布最多的世系，这暗示我国夏代可能已经开始饲养和使用马匹了。

本研究根据陕西凤翔秦公一号大墓车马坑出土的古代马 mtDNA 分析，并结合考古学资料，对陕西家马的起源进行初步的探索，从实验结果可以看出，凤翔古代马的母系世系归属有 A、B、D 几种，其起源和发展过程是复杂的、多元化的，远远超过先前的想象。

6.1 东西方的交流

由于我国古代遗址中出现马骨的年代比较晚，基本上集中在晚商以后，与车一起出现，许多考古学家推测我国家马的起源是在于距今 5500 年前的中亚哈萨克草原地带，驯化后扩散到甘青草原，再传入中国的^[61]。然而近些年来对家马 mtDNA 的研究证明，这一观点并不全面，家马的母系起源呈现出多个种群驯化的痕迹，其驯化事件可能是多次多地点的。

陕西秦公一号大墓车马坑出土的 7 个古代马序列中，FX1、FX2 两个样本序列分布于 D 世系中，而研究表明，世系 D 在欧亚大陆大陆西部分布广泛，尤其是伊比利亚半岛的分布频率最高，并显示了一个由西向东逐渐降低的趋势^[60]。而伊比利亚半岛又有众多考古证据表明其经历过家马驯化事件，这暗示世系 D 是伊比利亚半岛起源并向欧亚大陆东部扩散的^[60]。而国内 9 个遗址中，内蒙古凉县板城遗址出土的 H17 单倍型与哈萨克斯坦、西班牙等地出土的序列完全一致，但时间上要晚于西班牙遗址，

这进一步证明了世系 D 的欧洲起源和由西向东的传播路线。可以看出，在战国晚期之前，陕西凤翔地区的家马就与西方家马产生了一定交流。

司马迁称：“西域之迹，始见张骞。”，过去人们认为，我国与西方各国之间的交流始于张骞出使西域，而后方开通丝绸之路。然而各方面越来越多的证据表明，生活在古代中原地区的人们和西域及以西地区人们之间的交流并非自汉代才开始，而是要早的多。如原产于西南亚地区的小麦，在新疆罗布泊的小河墓地、青海东部和甘肃地区以及黄河中下游地区距今 4500 年至 4000 年的遗址中均出土过，商代前期之后，成为我过北方地区大范围种植的重要的农作物^[62]。通过对北方地区出土的黄牛和绵羊进行 mtDNA 分析，发现其与西亚地区黄牛和绵羊关系密切，黄牛至少在 4300~4000 年前就已经西亚地区传入中国^[63]。在距今大约 2500 年前就有代表欧洲绵羊类型的单倍型类群被引入国内^[49]。而内蒙古到甘肃、青海到新疆地区的距今 3000~2400 年左右的遗址中，出土了具有欧亚草原文化、动物纹饰的青铜器。而从商代晚期忽然出现的马车构造看出，其与欧亚草原出土的马车结构非常相似，可能是经由甘青地区，与家马一同引入的。而考古学证据表明，中国古代的冶铜和冶铁技术也很有可能是西亚经过中亚地区传入我国的。体质人类学方面，新疆发现的 4000 年至 3500 年前的这一时期墓葬中，在小河墓地发现同时存在欧罗巴人种和蒙古人种，两者之间通婚导致的体质特征和遗传基因出现混合的现象^[64]。

各个方面的证据表明，我国与西方的文化经济交流早于汉代，最早可上溯至 4000 年前黄牛的引入。而本研究中陕西凤翔秦公一号墓出土的古代马中世系 D 的出现，进一步证实了东西方文化经济交流至少一直持续到距今 2200 年前的战国晚期。

6.2 与北方少数民族的交流

在中国历史上，中原与北方诸民族有着不可避免的冲突、碰撞与融合，这几乎贯穿了中国古代历史的始终^[65]。

晚商以来，大量的马车和马骨出现在古代遗址中。殷墟也出土了古代家马遗骸，甲骨卜辞中有“马”、“廄”字，还有“车马”、“戎马”等词^[66]，从多个晚商遗址出土情况来看，商朝重视发展马文化，设置专门机构和官职来养马，甚至还有“马师”。被认为成书于西周初期《诗经》，记载的马有 10 多种，咏马的诗也颇多，有很多有关

驾马出征的描写，如《小雅·东攻》中的“我车既攻，我马既同。”这些都说明了西周时，养马业日趋发展，成为周人很重要的经济文化部分，西周常以四匹马驾驶一辆车，也就是“驷”。

由于周部族起源于西北泾渭地区，这一代与草原游牧文明的戎狄距离很近，作为草原游牧文明中心的马文化，深深影响了周部族的发展，因而周部族其很早就饲养和使用马。到了西周王朝，更是颇重视发展马文化。天子有“御马”为专用的马，例如周穆王姬满有八骏，《拾遗记·周穆王》里有记载“王驭八龙之骏”，《穆天子传》卷一里有记“天子之骏，赤骥、盗骊、白义、逾轮、山子、渠黄、华骋、绿耳。”可以知道西周是通过马的毛色和性能对马进行命名，极为爱护，不准任意杀害。这从各个遗址出土的马骨均是用于祭祀陪葬，而灰坑中没有马骨一点可以看出。西周少陵车马坑出土的两匹古代马的 mtDNA 序列分布于现代家马的 A 世系，为 H19 和 H26 两个不同的单倍型，与内蒙古大山前遗址同一世系，但是并非完全一致的单倍型。

大约在商末周初，陇南境内迁来一个民族，即是秦族，属嬴姓。其族源出于东夷系统，据史料记载，西周中期，居于犬丘的非子为周孝王养马有功，被“分土为附庸，邑之秦”。西周末年，襄公救周及护送周平王东迁有功，被封为诸侯，于是秦人开始建立国家。这足见秦地、秦人自古以来就有饲养、选育优良马匹的历史，而当时的陇右一带正是戎族杂居的地区，草肥水美，适合畜牧业发展。当地依靠马匹生活，不同谱系和不同品种的家马从中亚地区和蒙古草原不断进行交流，家马的遗传多样性不断增加。处于这个地理位置，其和游牧民族的文化必然发生冲突，同时也会相互渗透、融合，这导致秦人对马有了丰富的驯养经验，作为秦人文化精神的《秦风》也印证了这一点，这体现了秦人与马的渊源，和其他的《国风》有很大差别。而在关中地区也可以见到狄人遗存中非常有代表性的器物——虎饰牌、虎形铜器、花格剑与铜釜，如西周晚期的甘肃宁县宇村墓葬^[67]，这些文化因素证明西周晚期的西周文化中心有着很浓厚的北方文化因素，并且多与周文化共存。

古代文献多称春秋战国时期中原以北的少数民族为“戎”“狄”，其以牧马、放羊等畜牧业为生。到了春秋至战国时期，中地区成为秦国与戎狄争夺的地区，战争成为两种文化交流的主要方式，由于军事的繁荣发展，马文化得以迅速的发展，可以推测这个时期南北方马种群交流非常频繁。在春秋初期的头二十年里，戎的势力非常大。

直到秦文公十六年(公元前 750 年),“文公以兵伐戎,戎败走。于是文公遂收周余民有之,地至岐”(《史记·秦本纪》)。这是文献记载中秦首次成功的伐戎。而后“秦用由余谋伐戎王,益国十二,开地千里,遂霸西戎”(《史记·秦本纪》),记载了秦穆公三十七年(公元前 623 年)秦国对戎的讨伐,这是秦对戎战争中决定性的胜利。由于北方少数民族善于驯马,在战国中期,中原诸国不得不修筑长城,用“墙”来抵挡胡的“马”^[68]。虽然如此,西安北郊北康村战国晚期的秦墓中却出土了用于铸造的动物饰牌的模具^[69],从模具花纹来看,很有可能是秦人为北方游牧文化人群生产的器物,而且在内蒙古西部晚期的西沟畔战国墓^[70]中出土的虎豕咬斗纹金饰牌的背面有汉字。这证明了尽管战国后期双方冲突不断,却仍然有经济贸易上的往来。

秦公一号大墓出土的 FX4 单倍型,与内蒙古凉城板县、新店子遗址的 3 匹马共享单倍型,同属 A 世系,而后者年代早于前者,这暗示着陕西凤翔一代古代马与北方少数民族文化交流有关,有可能是北方少数民族南下带来的品种,也有可能是通过经济贸易活动,从北方引进的马种。

6.3 汗血宝马引入时间的探讨

“汗血宝马”本名阿哈尔捷金马,此马产于土库曼斯坦科佩特山脉和卡拉库姆沙漠间的阿哈尔绿洲,是世界上最古老的马种之一。阿哈尔捷金马头细颈高,四肢修长,皮薄毛细,步伐轻盈,力量大、速度快、耐力强,古代文献记载可“日行千里,夜行八百。”这种马在中国汉代被称为“天马”和“大宛良马”,也就是文献中“汗血宝马”。《史记》中记载,《史记·大宛列传》记载“大宛之迹,见自张骞。……大宛在匈奴西南,在汉正西,去汉可万里……多善马,马汗血,其先天马子也。”^[71]所指就是这种马。过去普遍认为,汉代张骞出使西域之后我国才引进汗血宝马,汉武帝甚至为此马与大宛发动了一场战争。

本研究表明,秦公一号大墓出土的 FX5 的序列与宁夏于家庄出土的 YJZ11 同属 B 世系,共享一个单倍型,通过 BLAST 搜索秦发现, H2 单倍型与现代大宛马、中亚马、阿拉伯马的血统较为接近,值得注意的是,其与 Genbank 中一匹现代阿哈尔捷金马序列完全相同,这表明,至少在春秋战国时期,汗血马的基因型就已经出现在我国宁夏地区,而到了战国晚期,汗血宝马已经被引进陕西凤翔地区,这远远早于汉代张

骞出使西域的时间，这进一步验证了早在汉代之前，我国与西方就已经有了经济文化交流。

以上分析可以看出，陕西地区的家马起源十分多样化，既有本地驯化的因素也有外来品种 mtDNA 的基因流影响，还有人工选育人为挑选的因素。随着游牧文明和农耕文明的交流，陕西地区的古马品种十分丰富，有些如 FX2 和 FX7 的序列已经渐渐消失在历史的长河中，有些到保留到现在，参与了东亚地区现代家马的母系构成。

第七章 结 论

根据以上述，结合古代遗址出土的马以及现代马 mtDNA 数据以及历史资料，本文有以下结论：

第一，对陕西省境内秦公一号大墓车马坑出土的马牙和西安西周少陵原车马坑出土的马骨样本进行 mtDNA 分析，成功的从 10 个样本中提取出 7 个真实可靠的 mtDNA 序列，并对其进行世系、单倍型归属分析，重建了陕西凤翔地区古代马的母系遗传结构。秦公一号大墓的古代马属于 A 和 F 世系，D 世系和 B 世系也有分布，填补该地区古代马 mtDNA 数据的空白。并在 Genbank 上搜索了与之共享的序列，得出该单倍型在现代家马中的地理分布。

第二，本研究对国内北方不同地区和时代的 9 个遗址的古代马 mtDNA 序列数据进行了综合分析，共发现 31 个单倍型，分布于 7 个现代家马世系中。结合普氏野马、国外三个遗址出土的古马序列进行对比分析，我们发现普氏野马对现代家马的母系基因池没有贡献。进一步分析中国 9 个遗址古代马的世系分布和扩散情况，显示中国家马的起源并非单一的，而是多元化的、复杂的，既有本地因素又有外来基因的交流，既有西方马的母系遗传，也受到了北方内蒙古地区家马的影响。

第三，结合考古资料、史书记载等，探讨陕西家马的起源，得知秦地自古以来就饲养、选育良马，这些马的种类既与西方的交流有关，又与北方的游牧民族南下有关。秦公一号大墓中有一个样本序列与现代汗血宝马完全相同，由此可知，而在汉代以前，陕西凤翔地区就已经引进了汗血宝马，从而进一步验证了在汉代张骞出使西域之前，我国就已经同西方地区有了经济文化交流，而秦公一号大墓出土的古代马中有与内蒙古、宁夏地区遗址出土古代马全一致的单倍型，这暗示着北方少数民族与秦人存在相互交流的情况。

参考文献

- [1] 袁靖.中国新石器时代家畜起源的几个问题[J].农业考古,2001,5(3):26-28.
- [2] Bruford MW,Bradley DG, Luikart G.DNA markers reveal the complexity of live stock domestication. Nature Rev Genet, 2003, 4(11): 900-910.
- [3] 翁屹,葛威,王昌燧.家犬起源的DNA分子系统发育研究[J].农业考古 2001(1):235-241
- [4] VILA C,SAVOLAINEN P,MALDONADO J E,et al.Multiple and ancient origins of the domestic dog[J].Science,1997,276(5319):1687-1689.
- [5] Z-L,Ding,MO,karsson,et al.Origins of domestic dog in Southern East Asia is supported by analysis of Y-chromosome DNA. Heredity,2012,108:507 - 514.
- [6] 李相运.家猪的起源和驯化[J].畜牧兽医杂志, 1998, 17(3):16-18.
- [7] Sala mini F, Özkan H, Brandolini A,et al.Genetics and geography of wild cereal domestication in the near east. Nature Rev Genet, 2002, 3: 429–441.
- [8] Larson G, Dobney K,et al.Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication[J]. Science, 2005, 307:1618-1621.
- [9] 顾志良,刘晓辉.家猪起源的研究进展[J]. 中国畜牧杂志. 2007(17):51-54.
- [10] Luikart G,Giellly L,Excoffier L,et al.Multiple maternal origins and weak, phylogeographic structure in domestic goats. Proc Nati Acad Sci USA, 2001,98: 592 - 5932.
- [11] 中国社会科学院考古研究所.师赵村与西山坪[M].北京:中国大百科全书出版社,19997.
- [12] 青海考古队.青海民和核桃庄马家窑类型第一号墓葬[J].文物, 1979.
- [13] 蔡大伟,汤卓炜等.中国绵羊起源的分子考古学研究.[J]边疆考古研究(第 9 辑).2010: 291-300.
- [14] ZEUNER FE.A history of domesticated animals[M].London:Hutchinson,1963.
- [15] RYDER ML.Evolution of domesticated animals[M].London and New Yor:Longman,1984.
- [16] Fernandez H,Hughes S,Vigne J D,et al. Divergent mtDNA lineages of goats in an Early Neolithic site,far from the initial domestication areas[J]. Proc Natl Acad.
- [17] LOFTUS R T,MACHUGH D E,BRADLEY D G,et al.Evidence for two independent

- domestications of cattle[J].Proc Natl Acad Sci USA,1994,91(7):2757-2761.
- [18] MARSHALL F,HILDEBRAND H E.Cattle before crops:the beginnings of food production in Africa[J].J World Prehist,2002,16(2):99-102,
- [19] WENDOR F,SCHILD R,CLOSE E.In the palaeoecology of Africa and the surrounding islands[M].The Netherlands,1987:96-107.
- [20] MEADOW R H.Animal domestication in the Middle East.a revised view from the eastern margin,in Harappan Civilization,second edition295-320 [M]. New Delhi:Press and India Book House,1993:117-123.
- [21] 袁靖,黄蕴平,杨梦菲等.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、新砿和二里头遗址为例[M].北京:科学出版社,2007.
- [22] Weiner G, Han JL, Long RJ. The yak 2nd edition. Bangkok, Thailand. The regional Office for Asia and the Pacific, Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2003.
- [23] Qian YW. The origin of domesticated animal. Beijing, China, biohistoryScience Press,1979.
- [24] Zhang R. Chinese yaks. Lanzhou, China.Gansu Scientific and Technology Press, 1989.
- [25] Brown DR, Anthony DW. Bit wear horseback riding and the Botai site in Kazakhstan. [J]. Archaeol Sci, 1998, 25: 331-347.
- [26] Outram AK,Stear NA,Bendrey R,et al. The earliest horse harnessing and milking[J].Science,2009,323:1332-1335.
- [27] 陈星灿.《中国文物报》.1999 年 6 月 23 日.
- [28] 杨猛.中英专家用 DNA 技术寻找中国驯化马的源头.北京科技报,2005 年, 01 月/19 日第 A07 版.
- [29] 陈文华.中国农业考古图录.江西:江西科学技术出版,1994,49-51228AM.
- [30] 袁靖,安家瑗.中国动物考古学研究的两个问题.中国文物报, 1997 年 4 月 27 日.
- [31] 陈梦家.《殷墟卜辞综述》.科学出版社,1956,284 页.
- [32] 王宜涛.《也谈中国马类动物历史及相关问题》,《中国文物报》.1998 年 8 月 12 日.
- [33] Lister, AM, Kadwell M, Kaagan LM, et al. Ancient and modern DNA in a study of horse domestication. Anc Biomol, 1998, 2: 267-280.
- [34] Vila C, Leonard J A, Gothenstrom A, et al. Widespread origins of domestic horse lineages [J]. Science,2001, (29): 474-477.

- [35] Jansen T,Forster P.,Levine M. A,et al.Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2002, 99 (16) : 10905-10910.
- [36] McGahern A,Bower MA, Edwards CJ,et al.Evidence for biogeographic patterning of mitochondrial DNA sequences in Eastern horse populations [J]. Anim Genet, 2006,37: 494-497.
- [37] Cieslak M,Pruvost M,Benecke N,et al. Origin and history of mtDNA lineages in domestic horses [J]. PLoS ONE, 2010, 5(12): e15311.
- [38] Lei CZ, Su R, Bower MA, Edwards CJ, Wang XB, Weining S, Liu L, Xie WM,Li F, Liu RY,et al.Multiple maternal origins of native modern and ancient horse populations in China. Animal Genetics 2009, 40:933-944.
- [39] Achilli A,Olivieri A,Soares P,et al. Mitochondrial genomes from modern horses reveal the major haplogroups that underwent domestication[J].Proc Natl Acad Sci U S A,2012,109(7):2449-2454.
- [40] Dawei Cai.Ancient DNA provides new insights into the origin of the Chinese domestic horse.Journal of Archaeological Science,36 (2009) 835-842.
- [41] C. Z. Lei,Multiple maternal origins of native modern and ancient horse populations in China[J].Animal Genetics,40(2009)993-944.
- [42] 李文炳.陕西凤翔县志.陕西人民出版社,1991 年 12 月.
- [43] 丁云,王言.秦公一号大墓的发掘与秦史研究的新认识[J],渤海学刊,1988,第三期:80-84.
- [44] 韩宇.陕西秦公一号大墓发掘出一座祭祀坑,中国广播网,2008 年 02 月 28 日.
- [45] YANG D Y,WAYE J.Techincal Note:improved DNA extraction from ancient bones using silica-based spin columns[J].Am J Phys Anthropol,1998,105(1):539-543.
- [46] 蔡大伟,王海晶,韩璐,等.4 种古 DNA 抽提方法效果比较[J].吉林大学学报（医学版）,2007,33(1): 13-16.
- [47] 赵永斌. 中国汉族北方母系起源的遗传学初探[D].长春: 吉林大学生命科学学院, 2011.
- [48] Xu X, ArnasonU.The Complete Mitochondrial DNA Sequence of the Horse.Equus Caballus,Extensive Heteroplasmy of the Control Region [J].Gene, 1994, 148(2): 357-362.
- [49] 韩璐.内蒙古东周时期绵羊和山羊的线粒体 DNA 研究[D].长春: 吉林大学生命科学学院, 2010.

- [50] Cano RJ,Poinar HN,Pieniazek J,et al.Amplification and sequencing of DNA from a 120-1352 million year old Weevil . Nature, 1993, 363: 536-538.
- [51] THOMPSON J D,GIBSON T J,PLEWNIAK F,et al.The ClustalXwindows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality Nucleic Acids Res[J].Nucleic Acids Res,997,25:4876-4882.
- [52] 中国社会科学院考古研究所,内蒙古自治区文物考古研究所,吉林大学考古系赤峰考古队.内蒙古喀喇沁旗大山前遗 1996 年发掘简报. 考古,1998,9:43-49.
- [53] 王惠德. 夏家店下层文化的发现与研究.昭乌达蒙族师专学报(汉文哲学社会科学版), 21(5): 33-42.
- [54] 陕西省考古研究院,少陵原西周墓地 2008,北京:科学出版社.3-60.
- [55] 曹建恩.内蒙古中南部商周考古的新进展.内蒙古文物考古,2006,第二期.
- [56] 内蒙古文物考古研究所.内蒙古和林格尔县新店子墓地发掘简报.2009,第三期 195-206.
- [57] 吉林大学边疆考古研究中心,内蒙古文物考古研究所 2002 年内蒙古林西县井沟子遗址西区墓葬发掘纪要.考古与文物,2004,1:6-18.
- [58] 马俊才,蔡全法.河南新郑市郑韩故城郑国祭祀遗址发掘简报[J].考古.2000(02).
- [59] 宁夏文物考古研究所,宁夏固原于家庄墓地发掘简报,华夏考古.1991 第三期,55-63.
- [60] 蔡大伟.古 DNA 与家养动物的起源研究[D].长春:吉林大学生命科学学院 2009.
- [61] 蔡大伟.古 DNA 分析揭示中国家马的起源.中国文物报/2009 年/12 月/11 日/第 007 版.
- [62] 曹亚萍.小麦的起源,进化与中国小麦遗传资源 .Journal of Wheat Research 2008,29(3):1~10.
- [63] 孙洋.陶寺和二里头遗址古代黄牛分子考古学研究[D].长春:吉林大学 2013.
- [64] 李春香.小河墓地古代生物遗骸的分子遗传学研究[D].长春:吉林大学生命科学学院,2010.
- [65] 早期秦文化联合考古队,戎狄之旅.考古与文物 2012 年第 1 期.
- [66] 王永厚.中国历史上马的文献,农业图书情报学刊 2002 年 3 期,26.
- [67] 钟俊臣,刘得祯.《甘肃宁县宇村出土西周青铜器》,《考古》1985 年 4 期.
- [68] Nicola Di Cosmo,China and its Enemies,Cambridge Press,2002.
- [69] Katheryn M. Linduff,Production of Signature Artifacts for the Nomad Market in the State of Qin during the Late Warring States Period in China,The 6th International

Conference on the Beginnings of the Use of Metals and Alloys.

- [70]伊克昭盟文物工作站,内蒙古文物工作队.《西沟畔战国墓》,《鄂尔多斯式青铜器》,文物出版社,1986年.
- [71]司马迁.史记·大宛列传.北京,中华书局,1959.3157~3160.

攻读硕士研究生期间发表的文章

1. 蒙古国胡拉哈山谷 M21 号匈奴墓主的线粒体 DNA 分析（边疆考古研究第 13 辑）
2. 分子考古学技术发展简史（中国文物报）

攻读硕士研究生期间参与的项目

1. 国家文物局文化遗产保护领域科学和技术研究资助项目 中国家养黄牛起源的分子考古学研究（2013-YB-HT-025）
2. 社科院考古所 中华文明形成过程中的资源、技术和生业研究（古DNA研究）（2013BAK08B03）

致 谢

在论文完成之际，谨向在学业上给与指导和帮助的各位老师、学长、同学，在生活中给与帮助和关怀的家人、导师、同学和朋友，致以诚挚的感谢。

本论文是在导师蔡大伟副教授的悉心指导和帮助下完成的。在此，谨向蔡老师致以最衷心的感谢！攻读硕士研究生这三年来，恩师在科研、学习以及生活等方面给予了我细心的照顾和亲切的关怀。从论文的选题、实验的设计以及文稿的修改，每个环节都倾注了蔡老师的大量汗水和心血。恩师严谨的治学态度、广博的学识、朴实的作风和勤奋工作的精神将使我终生受益。

衷心感谢朱泓老师、陈全家老师和汤卓炜老师在动物考古学方面知识的讲授，为我完成论文打下了基础。

衷心感谢实验室的周慧老师，老师严谨工作作风和渊博的学识已经深深影响了我，使我受益匪浅。

衷心感谢实验室的其他老师和同学们，以及师兄孙洋、同学高雅云在我实验的改进和论文完成中提供的帮助，感谢吉林大学边疆考古研究中心的老师，在我硕士攻读期间给予的无私帮助和细心的指导。

最后衷心感谢我的家人在生活上、精神上给予的支持和关怀。

陈曦

2014年4月16日