

<https://doi.org/10.3799/dqkx.2024.155>



古 DNA 研究在地球生物学领域的应用

盛桂莲^{1,2*}, 陶华林^{1,2}, 宋世文^{1,2}, 袁俊霞^{1,3}, 赖旭龙^{1,4*}

1. 中国地质大学(武汉)地质微生物与环境全国重点实验室, 湖北武汉 430078
2. 中国地质大学(武汉)环境学院, 湖北武汉 430078
3. 中国地质大学(武汉)材料与化学学院, 湖北武汉 430078
4. 中国地质大学(武汉)地球科学学院, 湖北武汉 430074

摘要: 在地球生物学诸多分支学科中, 分子古生物学融合了多学科理论和方法, 在探讨地质历史时期生物的形成与演化及生物与环境的相互作用等问题时发挥了重要作用. 古 DNA 是分子古生物研究的主要载体之一, 能反映个体之间的遗传差异, 为生物系统发生学、谱系地理学提供不可替代的、来自古代生物的实时遗传信息. 部分灭绝物种或种群遗留在现生种群中的遗传成分, 不仅反映了古代生物类群之间的基因交流历史, 也为现生亲缘类群的生物保护提供借鉴. 近些年来, 随着古 DNA 提取和富集技术的进步, 不依赖于生物实体遗存的沉积物古 DNA 成为后来居上的研究方向, 在古生态系统重建及生物在气候环境变化背景下的生态适应等研究中凸显其重要性. 本文重点解读了古 DNA 在生物系统发生学、生物谱系地理学、保护生物学及第四纪古环境古气候重建等地球生物学领域的典型应用实例及其重要意义, 并对古 DNA 及古基因组在地球生物学领域的应用前景进行了展望.

关键词: 地球生物学; 古 DNA; 系统发生学; 谱系地理学; 基因流; 生态系统重建; 沉积学; 气候变化.

中图分类号: P52

文章编号: 1000-2383(2025)03-1105-17

收稿日期: 2024-11-29

Applications of Ancient DNA Research in the Field of Geobiology

Sheng Guilian^{1,2*}, Tao Hualin^{1,2}, Song Shiwen^{1,2}, Yuan Junxia^{1,3}, Lai Xulong^{1,4*}

1. State Key Laboratory of Geomicrobiology and Environmental Changes, China University of Geosciences (Wuhan), Wuhan 430078, China
2. School of Environmental Studies, China University of Geosciences (Wuhan), Wuhan 430078, China
3. Faculty of Materials Science and Chemistry, China University of Geosciences (Wuhan), Wuhan 430078, China
4. School of Earth Sciences, China University of Geosciences (Wuhan), Wuhan 430074, China

Abstract: Among the many branches of geobiology, molecular palaeontology integrates multidisciplinary theories and methods, and plays an important role in exploring the speciation and evolution of organisms as well as the interaction between organisms and the environment in the geological history. Ancient DNA is one of the main carriers of molecular palaeontology research. It can reflect the genetic differences between individuals and provide irreplaceable real-time genetic information from ancient organisms for phylogeny and phylogeography. The genetic components legacy from some extinct groups to living populations not only reflect the history of gene flow between these groups and the ancestral populations of extant species, but also provide reference for protection of their living counterparts. In recent years, with the advancement of high-fragmented

基金项目: 国家自然科学基金项目(Nos. 42172027, 42472008, 41672017, 41472014).

作者简介: 盛桂莲(1975—), 女, 教授, 博士生导师, 主要从事第四纪古脊椎动物分子演化教学和科研工作.

* **通讯作者:** 盛桂莲, ORCID: 0000-0003-2314-1650. E-mail: glsheng@cug.edu.cn; 赖旭龙, E-mail: xllai@cug.edu.cn

引用格式: 盛桂莲, 陶华林, 宋世文, 袁俊霞, 赖旭龙, 2025. 古 DNA 研究在地球生物学领域的应用. 地球科学, 50(3):1105-1121.

Citation: Sheng Guilian, Tao Hualin, Song Shiwen, Yuan Junxia, Lai Xulong, 2025. Applications of Ancient DNA Research in the Field of Geobiology. *Earth Science*, 50(3):1105-1121.

and trace amount DNA extraction and enrichment technologies, ancient DNA from sediments that does not rely on biological body fossils has become a rapid developing research direction, highlighting its importance in the reconstruction of ancient ecosystems and the ecological adaptation of organisms under the pressure of climate and environmental changes. This article focuses on the typical application examples and important significance of ancient DNA in geobiological fields in terms of phylogenetics, phylogeography, conservation biology, and Quaternary paleoenvironment and paleoclimate reconstruction, and looks forward to the application prospects of ancient DNA and ancient genomes in geobiology.

Key words: geobiology; ancient DNA; phylogenetics; phylogeography; gene flow; ecosystem restoration; sedimentology; climate change.

地球生物学(Geobiology)是地球科学的一门新兴分支学科,由地球科学与生命科学交叉结合形成,主要研究地球系统生命与环境相互作用和协同演化过程(殷鸿福等,2009;谢树成,2023).在开展地球生物学研究的诸多方法中,分子古生物学(Molecular paleontology)融合了地质学、古生物学、分子生物学、谱系地理学、分子系统学等多学科分支的理论,在探讨地质历史时期生物的发生、发展和演化规律等诸多问题时发挥了重要作用.分子古生物学的研究对象是分子化石,即地质体中来自生物有机体的分子,如:蛋白质、核酸、糖类、脂类和木质素等.其中,古代核酸分子,即古DNA(ancient DNA,简称aDNA),是古代生物遗传信息的主要分子载体,能够反映古代生物的遗传组成、系统演化、环境适应等特征.

国际古DNA研究可以追溯到20世纪80年代早期(Higuchi *et al.*, 1984).经过40年的发展,古DNA研究现已跨入全新的深时古基因组时代(Dalén *et al.*, 2023),所研究样品的年限从10万年以内拓展到近200万年前的早更新世(Kjær *et al.*, 2022),所研究分子的特性也从早期229bp斑驴线粒体基因片段的碱基组成(Higuchi *et al.*, 1984)发展到真猛犸象基因组的三维染色体结构(Sandoval-Velasco *et al.*, 2024)(图1).古DNA在古人类学中的运用尤其引人注目,该领域开拓者之一的瑞典遗传学家Svante Pääbo教授因对“已灭绝古人类基因组和人类演化的贡献”于2022年获诺贝尔生理学或医学奖.借助古DNA研究,研究者不仅解决了诸多生物谱系系统学问题,丰富了包括人类在内的多种生物在气候环境变化背景下



图1 古DNA领域部分重要研究成果

Fig.1 Representatives of the important research achievements in the field of ancient DNA

的迁移、演化和基因交流等演化细节,而且启动了“全基因组-大数据-多物种”尺度研究生物对气候环境变化的分子响应,为探索地球生物学的两大核心内容——生物与环境之间的相互作用和生物与环境的协同演化关系——提供了独特视角。

根据古DNA最新研究进展,本文按照系统发生学与生物演化、生物种群迁移与谱系地理学、灭绝遗传谱系与生物保护、沉积物古DNA与环境气候变化这4个方面,对古DNA在地球生物学领域的应用进行了梳理和总结。

1 系统发生学与生物演化

第四纪气候环境变化和人类活动导致了大规模“更新世-全新世”哺乳动物灭绝事件,现存物种只占生物种属进化史上很小的一部分(Barnosky *et al.*, 2004; Lorenzen *et al.*, 2011; Stuart, 2015)。生物演化研究,不仅要建立在现生生物基础上,一些在进化过程中已经灭绝的物种,对全面系统地揭示生物类群之间的演化关系同样起着至关重要的作用。近年来,随着古DNA提取及富集方法的不断优化、二代测序技术的应用及生物信息学的不断发展,古DNA方法在研究物种的形成、灭绝种的系统发育地位及其与现生近缘物种的演化关系等方面展现了巨大潜力,取得了一批具有里程碑意义的研究成果。本节主要阐述古DNA方法在揭示象科、犀科及马科部分典型物种系统演化方面的研究进展。

1.1 象科动物真猛犸象、古菱齿象的谱系演化

长鼻目象科(Elephantidae)动物的系统演化关系问题曾令学界颇为棘手(Meyer *et al.*, 2017)。更新世时期,真猛犸象(*Mammuthus primigenius*)是北半球猛犸草原上的明星物种。早期的研究有学者曾认为真猛犸象与亚洲象(*Elephas maximus*)亲缘关系较近(Yang *et al.*, 1996; Ozawa *et al.*, 1997),而另外一些研究成果则显示真猛犸象与非洲象(*Loxodonta africanus*)有着较近的亲缘关系(Noro *et al.*, 1998; Debruyne *et al.*, 2003)。Miller *et al.* (2008)运用二代测序技术获取猛犸象全基因组序列,分析结果表明非洲象属成员首先与真猛犸象和亚洲象的祖先产生分歧,真猛犸象与现生亚洲象互为姊妹群;即相对于非洲象,真猛犸象与亚洲象的亲缘关系更近,该研究解决了真猛犸象的系统发育地位问题。最近, van der Valk *et al.* (2021)报道了迄今为止从实体化石材料中获取的最古老DNA研究成果:研

究人员分析了2个距今165万及134万年前猛犸象样本的全基因组,结果表明在更新世早期,东西伯利亚地区存在2个猛犸象谱系,其中1个谱系演化产生了真猛犸象,另一个则代表了1个以前未被认识的谱系,且是第一批殖民北美的猛犸象的祖先。杜至诚等(2025)对中国东北真猛犸象线粒体遗传谱系的分析建立了该地区种群与北美种群的遗传联系。另外, van der Valk *et al.* (2021)的研究还表明北美洲哥伦布猛犸象(*Mammuthus columbi*)的祖先可以追溯到上述2个猛犸象谱系之间的中更新世杂交起源。

已灭绝古菱齿象(*Palaeoloxodon antiquus*)在更新世时期曾广泛分布于欧亚大陆。基于形态学特征的系统发育重建显示古菱齿象与亚洲象亲缘关系较近,许多古生物学者因此将其归入到亚洲象属。Meyer *et al.* (2017)报道了4个古菱齿象化石样品(距今244~120 ka)的完整线粒体基因组,并从中2个样品中提取到了部分核基因组,用来探讨古菱齿象与现生象科动物及已灭绝猛犸象的演化关系。Meyer *et al.* (2017)基于线粒体基因组和核DNA的分析认为,相比于亚洲象,古菱齿象与现生非洲森林象(*Loxodonta cyclotis*)的亲缘关系较近,古菱齿象应归入非洲象属(*Loxodonta*)。该研究表明非洲象属成员的分布并非仅局限于非洲,还曾扩散到欧亚大陆,该结论得到了来自中国古菱齿象样品线粒体基因组研究的支持(Lin *et al.*, 2023)。综上,长鼻目动物的谱系演化关系需要大幅修改。

1.2 犀科动物披毛犀、梅氏犀的谱系演化

犀科(*Rhinocerotidae*)在地质历史时期曾经非常繁盛,在中新世(距今约23~5 Ma)时期拥有多达250种已命名的物种。然而,自中更新世以来犀科动物的谱系多样性消失极其严重(Kosintsev *et al.*, 2019)。犀科动物现生种黑犀牛(*Diceros bicornis*)、白犀牛(*Ceratotherium simum*)、苏门答腊犀(*Dicerorhinus sumatrensis*)、爪哇犀(*Rhinoceros sondaicus*)、大独角犀(*Rhinoceros unicornis*)与已灭绝的披毛犀(*Coelodonta antiquitatis*)、梅氏犀(*Stephanorhinus kirchbergensis*)之间具有复杂的谱系演化关系,主要有以下4种假说:角假说(Horn hypothesis)、地理假说(Geographical hypothesis)、线粒体假说(Mitochondrial hypothesis)以及全基因组假说(Whole genome hypothesis)(Dalton and Prost, 2021)。

披毛犀首例线粒体短序列片段是由Orlando *et al.* (2003)从比利时斯克拉迪纳(Scladina)洞穴披毛

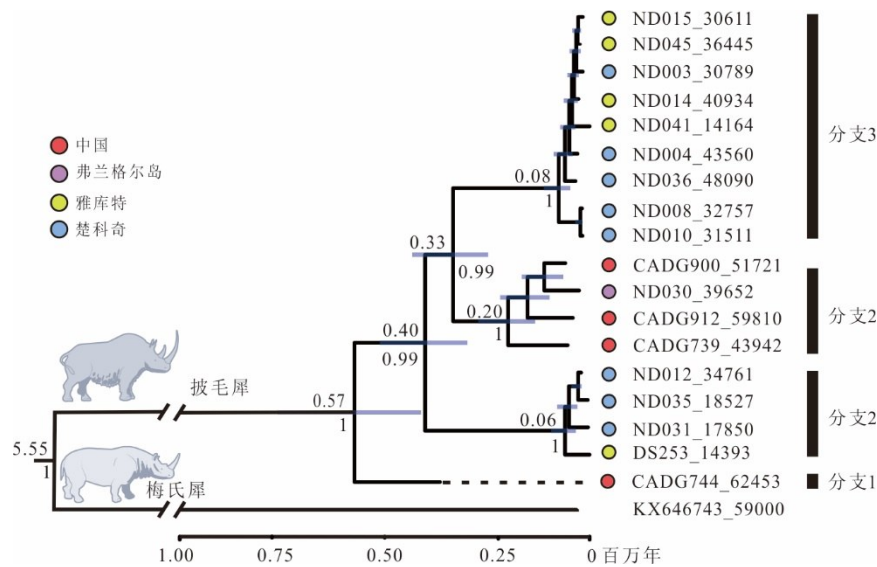


图2 基于披毛犀完整线粒体基因组构建的贝叶斯系统发育树

Fig.2 Bayesian phylogenetic tree constructed based on the complete mitochondrial genome of the woolly rhinoceros

图据 Yuan *et al.* (2023) 修改. 以梅氏犀为外类群, 分支节点处数字为分歧时间(上)及后验概率值(下)

犀残骸(距今 130~40 ka)中提取出来的, 包括 975 bp 的 12S rRNA 基因和 688 bp 的 *Cyt b* 片段. 基于线粒体短序列片段构建的系统发育树揭示已灭绝披毛犀与现生苏门答腊犀亲缘关系最为密切, 这与形态学分析结论一致. Willerslev *et al.* (2009) 从俄罗斯雅库特地区奥列内奥克 (Olenyok) 河流域永久冻土披毛犀毛发样品中提取到完整线粒体基因组, 当采用单一基因片段重建已灭绝披毛犀与 5 种现生犀牛的系统演化关系时, 发现随着选取基因片段的不同 (如 12S rRNA、ND2、*Cyt b* 基因等), 披毛犀/苏门答腊犀、爪哇犀/大独角犀、黑犀牛/白犀牛 3 个分支的拓扑结构会发生变化.

中国农业大学刘山林课题组基于犀科动物全基因组数据构建的系统发育树表明: 两种非洲犀牛 (黑犀牛和白犀牛) 首先从真犀族 (*Rhinocerotini*) 中分化出来, 其次是爪哇犀和大独角犀形成的分支与苏门答腊犀牛/梅氏犀/披毛犀支系互为姊妹群 (Liu *et al.*, 2021a), 即基于全基因组数据得出的研究结论支持地理假说. 另外, 从线粒体基因组 (Kirillova *et al.*, 2017) 及核 DNA (Liu *et al.*, 2021a) 水平上构建的系统发育树均显示, 相较于现生犀牛, 已灭绝梅氏犀与披毛犀的亲缘关系更近.

最近, 本研究组获取了中国北方地区晚更新世披毛犀 4 条完整线粒体基因组, 结合 NCBI 数据库中已有同源序列分析探讨了披毛犀的种内分化 (Yuan *et al.*, 2023), 构建的系统发育树显示所研究

的披毛犀样品可被分成 4 个主要分支 (图 2). 其中, 来自内蒙古新巴尔虎左旗的 1 个样品 (CADG744) 构成一个深度分化、新发现的遗传支系 (分支 1), 该支系位于所有披毛犀种群的根部位置, 最先从披毛犀演化主干中分化出来. 另外 3 个采自我国青冈县、萨拉乌苏地区的晚更新世披毛犀个体 (CADG739、CADG900 及 CADG912) 与 1 个弗兰格尔岛披毛犀样品 (ND030, 距今约 40 ka) 聚为一个独立谱系 (分支 4). 此前的研究曾推测该谱系为岛屿隔离谱系 (Lord *et al.*, 2020), Yuan *et al.* (2023) 的研究证实晚更新世时期该谱系的地理分布范围至少包括中国北方至弗兰格尔岛的广大地区.

1.3 马科动物美洲高跷腿马、奥氏马的谱系演化

一般认为马科 (*Equidae*) 动物在 6 000 万年前起源于北美洲, 在距今 250 万年前的气候转寒事件中通过白令陆桥迅速扩散到欧亚大陆. 马科动物曾经非常繁盛, 在欧亚、非洲及美洲大陆演化形成了多种谱系, 在生物地层划分中具有重要指示意义, 其谱系演化历史一直为学界所关注 (邓涛和薛祥煦, 1997).

高跷腿马 (New World stilt-legged horses, 简称 NWSL) 是美洲大陆特有的一种古代马谱系, 生存时代为中、晚更新世. 高跷腿马纤细的肢体类似现生的亚洲野驴, 其系统发育地位一直较为模糊. Weinstock *et al.* (2005) 基于部分线粒体片段的分析曾认为高跷腿马是马属 (*Equus*) 的一个种. Heintzman *et al.* (2017) 分析了 26 个高跷腿马

完整线粒体基因组,以南美洲土著种 *Hippidion Saldiasi* 为外类群,构建的系统发育树显示高跷腿马落在马属类群之外.为了确认这一基于完整线粒体基因组得出的研究结论,Heintzman *et al.* (2017) 还获取了17个高跷腿马样本的部分核基因组,与马属现生种家驴 (*Equus asinus*) 和家马 (*Equus caballus*) 的核基因组进行对比,发现高跷腿马碱基序列发生颠换的频率是家驴或家马的1.4~1.5倍,高跷腿马不属于马属 (*Equus*),支持上述利用完整线粒体基因组得到的结论.据此,Heintzman *et al.* (2017) 定义了马科1个新属——*Haringtonhippus* 属,即高跷腿马属于 *Haringtonhippus* 属.

奥氏马 (*Equus ovodovi*) 是近年来经分子识别的马科1个神秘灭绝物种.马科 *Sussemionus* 亚属的成员曾广泛分布于欧亚及非洲大陆,但该亚属所有成员曾被认为在距今50万年前的中更新世就已全部灭绝.Eisenmann and Sergej (2011) 对采自俄罗斯西伯利亚地区距今4万年的3个形态学鉴定为欧洲野驴 (*Equus hydruntinus*) 样本进行部分线粒体DNA分析时,构建的分子系统发育树显示这3个样本聚为一个独立的谱系,落在旧大陆非马 (non-caballine) 分支中,且与其他欧洲野驴样本的遗传距离相对较远.进一步的形态学分析表明这3个样本同属 *Sussemionus* 亚属的一个种 (Orlando *et al.*, 2009), 该种随后被命名为奥氏马 (*E. ovodovi*) (Eisenmann and Sergej, 2011). 上述研究揭示 *Sussemionus* 亚属至少有1个成员——奥氏马延续到了晚更新世时期.

此外,本研究组采用杂交捕获技术对采自黑龙江省肇东市太平乡3个形态学上被鉴定为大连马 (*Equus dalianensis*) 的晚更新世化石材料开展古基因组分析.利用获取的完整线粒体基因组构建的系统发育树显示:这3个马科样品落在奥氏马线粒体基因组多样性分布范围内,相比于驴支系而言 (*Equus asinus*/*Equus kiang*/*Equus hemionus*),奥氏马与斑马支系 (*Equus burchellii*/*Equus grevyi*/*Equus zebra*) 有着较近的遗传距离 (Yuan *et al.*, 2019). 最近,吉林大学蔡大伟课题组对黑龙江洪河、陕西木柱柱梁、宁夏沙塘北塬3个遗址中出土的马科材料开展年代学、古基因组学分析,研究表明奥氏马在我国北方地区至少生存到了距今约3.4 ka (Cai *et al.*, 2022).

此外,已开展的古基因组研究在揭示第四纪其他已灭绝大型哺乳动物的系统演化时,为如草原野牛 (*Bison priscus*) (Froese *et al.*, 2017; Hou *et al.*, 2022)、大角鹿 (*Sinomegaceros* spp.) (Xiao *et al.*, 2023)、大连马 (*Equus dalianensis*) (Yuan *et al.*, 2020) 等提供了关键分子证据,同时也对人们深入认识其现生近缘物种的系统演化发挥了重要作用.

2 生物谱系地理学与种群迁徙

古基因组学是通过分析已死亡生物的基因组信息,结合生存年代、地理分布,探讨生物谱系地理结构,揭示生物种群的历史动态和地理分布模式及种群内和种群间基因流动的过程.更新世以来周期性发生的冰期-间冰期循环,曾多次使得部分物种在避难所和新的栖息地之间往返迁徙 (Cruzan and Templeton, 2000), 仅运用现生种群的遗传数据得到的谱系地理模式可能无法精确到具体历史时期或掩盖了更为精细的变化.本节将阐述部分有代表性物种的古基因组与谱系地理学的研究实例以及由古基因组揭示的种群迁徙证据.

2.1 古基因组与谱系地理学

古基因组研究能使部分区域性灭绝的生物遗传谱系重建天日.以老虎 (*Panthera tigris*) 为例,这一大型猫科动物起源于亚洲并在更新世期间经历了种群的扩张和收缩.本研究组对一件距今超过43.5 ka、来自中国东北的老虎(后被命名为大安虎)遗骸进行古线粒体基因组研究,发现大安虎属于此前未知、现已灭绝的遗传支系 (Hu *et al.*, 2022). Sun *et al.* (2023) 从亚洲大陆收集了华南虎、里海虎、爪哇虎、巴厘虎样品以及俄罗斯远东地区多个古代虎样本(距今10 000~100 a)并获取了其全基因组,研究显示中国西南地区是晚更新世时期老虎种群的避难所之一,中国东部可能是老虎演化史中的“基因大熔炉”;随着适宜栖息地的恢复,不同地域的老虎遗传支系在此发生基因融合,最终形成遗传独特的现代华南虎,并促进了其他北方亚种的进化.

在生态系统中,鬣狗扮演着重要的清道夫角色.现生斑鬣狗 (*Crocuta crocuta*) 仅分布于非洲,与更新世分别活跃在欧亚大陆的斑鬣狗属灭绝类群洞鬣狗 (包括欧洲的 *Crocuta crocuta spelatea* 和远东地区的 *Crocuta crocuta ultima*) 的系统演化存在争议. Rohland *et al.* (2005) 基于线粒体基因组 Cyt b 基因片段的分析认为洞鬣狗与非洲现生斑鬣狗北

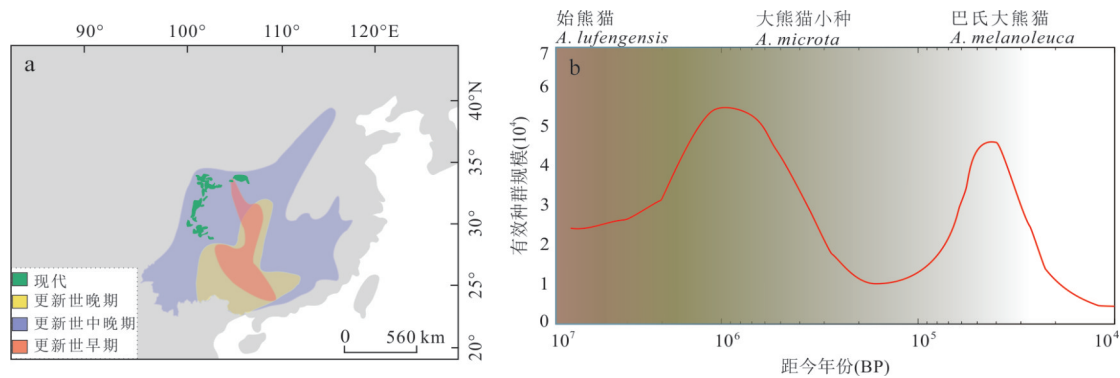


图3 不同时期大熊猫分布地理范围

Fig.3 Geographical range of giant panda in different periods

图 3a 基于 Sheng *et al.* (2019)、李涛等 (2004) 修改; 图 3b 基于 Wei (2022) 修改

部谱系在分子水平并没有发生系统分化,并提出鬣狗从非洲向欧亚大陆的 3 次迁移事件. Sheng *et al.* (2014) 收集了秦皇岛灵仙洞、通化大安溶洞的鬣狗类化石材料并获取其 *Cyt b* 基因片段, 确认了洞鬣狗远东支系, 并提出斑鬣狗起源和迁移演化的新模式, 即从欧亚大陆起源并经历了向非洲大陆的 2 次迁移 (盛桂莲等, 2009; Sheng *et al.*, 2014). Westbury *et al.* (2020) 基于欧洲和亚洲的 7 只洞鬣狗和 10 只现生斑鬣狗核基因组数据分析认为: 欧亚洞鬣狗与非洲现生斑鬣狗早在约 250 万年前就已产生分歧, 分别在不同环境中演化出不同的地理谱系. Hu *et al.* (2021) 获得中国东北晚更新世洞鬣狗线粒体全基因组, 发现已灭绝的欧亚大陆洞鬣狗种群比现生鬣狗科动物有更高遗传多样性, 洞鬣狗种群规模自 25 万年前至最终灭绝一直呈下降趋势, 气候变化可能是导致欧亚大陆洞鬣狗谱系中个体数量下降的原因.

大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 这种明星物种被称作“活化石”. 根据化石纪录, 早更新世时期大熊猫广泛分布于中国西部和华中地区; 到更新世中晚期, 其分布范围进一步扩大, 南至缅甸, 北至我国周口店; 晚更新世晚期气温下降, 大熊猫分布缩减至中国秦岭以南的山区; 全新世大熊猫栖息地更为破碎化, 形成现代大熊猫的分布格局 (图 3) (O'Brien *et al.*, 1994; 李涛等, 2004; Wei, 2022). 2018 年, 本研究组对云南腾冲江东山全新世大熊猫线粒体片段进行古 DNA 分析, 发现部分古代大熊猫个体与现生大熊猫分属不同遗传谱系 (Sheng *et al.*, 2018). 随后, Ko *et al.* (2018) 证实广西慈竹坨大熊猫个体也属于不同线粒体谱系, 与现生大熊猫的母系共同祖先种群分

离的时间可追溯到中更新世. 2019 年本研究组联合国内外多家单位的研究人员, 共同测定了全世界首例古代大熊猫核基因组, 结果表明该个体代表了属于此前未知且现已灭绝的大熊猫遗传谱系, 该谱系与现生大熊猫共同祖先种群的分化时间远早于现生大熊猫不同地理种群的形成 (Sheng *et al.*, 2019). 上述古 DNA 或古基因组研究表明, 大熊猫在演化过程中受到了气候和人类活动双重影响, 栖息地丧失和种群不断收缩导致特定谱系丢失.

2.2 种群迁徙的古基因组证据

生物种群在气候环境变化背景下的迁徙扩散时间和路线, 一直是人类学、考古学和古生物学的主要研究内容之一. 人类的史前基因组为非洲、亚洲、欧洲和大洋洲人群的多次扩张提供了直接证据 (Skoglund and Mathieson, 2018). 王建等 (2020) 研究发现, 欧洲、东亚北部和北亚的人群遗传成分在极寒的末次盛冰期前后均发生了变化, 这可能是人群更替或再次扩张的结果. Yang *et al.* (2017) 发现以田园洞人个体为代表的古东亚人已经呈现亚洲现代人群的遗传特征, 但并无直接后代延续至今; 该田园洞人个体和比利时的 GoyetQ116-1 个体存在遗传联系. Hajdinjak *et al.* (2021) 后续发现了存在于两者之间的人群, 这 3 种人群的种群动态可能与早期旧石器时代晚期文化的扩张和过渡有关. Hublin *et al.* (2020) 对保加利亚 Bacho Kiro 洞穴中智人线粒体 DNA 的研究进一步支持了 4.5 万年前智人向欧亚大陆中纬度地区传播的证据.

古基因组研究解析了部分动植物在气候环境变化和农业发展双重因素驱动下的迁徙扩散和驯化过程. 末次冰期结束后气候的变暖和人类活动的增多, 对多个动物物种的驯化和扩散有促进作用.

通过古DNA分析,研究者揭示了家猪(*Sus scrofa*)、家犬(*Canis familiaris*)等驯化动物在气候变化和农业社会发展中的种群扩张路径.从猪骨中提取的古线粒体DNA分析结果,揭示了近东家猪最初向欧洲的分散以及被当地野猪取代、向安纳托利亚的回迁以及向太平洋岛屿的扩散等家猪驯化传播事件(Larson *et al.*, 2005; Larson *et al.*, 2007; Frantz *et al.*, 2019; Price and Hongo, 2020). Zhang *et al.* (2022)对黄河流域遗址中42条家猪完整线粒体基因组的研究表明,东亚家猪曾沿长江黄河流域分别向南、向北扩散,其中两次主要种群扩张时间与气候变化、外来作物的广泛栽种及农业社会的发展相契合. Bergström *et al.* (2022)分析了来自欧洲、西伯利亚和北美的72个古狼基因组,认为家犬可能在欧亚大陆东部和西部经历了驯化,或者在欧亚大陆东部独立驯化后向西传播. Zhang *et al.* (2023)分析了14个中国北方和欧亚草原东部的普通牛(*Bos taurus taurus*)线粒体基因组,结果表明中国古代北方牛曾随农业活动或彩陶文化向西传播. 在植物古DNA研究领域,研究者通过对历史时期玉米粒中的转座子以及洞穴中发掘的干燥玉米棒中的酒精脱氢酶基因和微卫星位点的分析,揭示了玉米的起源和驯化过程(Freitas *et al.*, 2003; Jaenicke-Després *et al.*, 2003). 随后, Da Fonseca *et al.* (2015)通过杂交捕获和目标基因富集方法,破译了玉米早期向美国西南部扩散的过程,并追踪了驯化不同阶段的基因组选择信号. 6 000年前的古大麦种子的基因组显示该物种与现存品种之间的亲缘关系,支持了大麦驯化起源于约旦高地的假说(Mascher *et al.*, 2016). 同样,对古代小麦的DNA分析为揭示小麦在“新月沃土”的早期驯化过程提供了重要数据,并展示了人类对小麦的传播过程(Brown *et al.*, 2009).

古基因组研究还揭示了部分野生动物随气候或地形变化而发生的迁徙和栖居历史. 以白令陆桥为例,对北美和欧亚大陆多种动物而言,它曾在连通期为动物种群提供了迁徙通道,也曾在此阻断期造成了多个物种在北美和欧亚大陆的地理隔离并由此成为基因流动的天然屏障. 野牛(*Bison priscus*) (Froese *et al.*, 2017)、猛犸象(*Mammuthus spp.*) (Enk *et al.*, 2016)、狮子(*Panthera spp.*) (Barnett *et al.*, 2009)、棕熊(*Ursus arctos*) (Barnes *et al.*, 2002)等大型哺乳动物通过白令陆桥往返迁徙,其分布范围也随之发生动态变

化. 来自北美的狮子和棕熊材料的古基因组数据揭示了它们在更新世期间曾多次跨越白令陆桥,跨越地理屏障的时间节点与低海平面的冰川期相吻合(Davison *et al.*, 2011; Salis *et al.*, 2022).

以上古基因组研究实例极大地丰富了人们对生物谱系地理结构和种群迁徙过程的理解. 通过重建灭绝和现存物种的谱系地理结构形成过程,可以深入剖析物种在地质历史时期如何应对环境变化与人类影响并形成现今分布格局,也有助于预测物种在未来环境变化下的迁徙适应模式.

3 灭绝遗传谱系与生物保护

自更新世以来,经历多次冰期与间冰期的环境剧变,许多物种因无法适应快速变化的气候条件而逐渐走向灭绝(Koch and Barnosky, 2006; Lorenzen *et al.*, 2011; Sommer *et al.*, 2011). 在这些物种消失前,与同属或同种不同种群之间曾发生的基因交流,使得灭绝种(种群)的部分基因片段被传递到现生物种的基因库中(图4)(Orlando, 2020; Cai *et al.*, 2022; Lucena-Perez *et al.*, 2024). 灭绝物种遗留的基因对现生物种的生存、生态适应和健康等方面的作用值得进一步探索,这对于生物保护具有深远意义,同时为生物保护政策的制定提供了新的启示.

3.1 灭绝物种基因片段对现生物种性状的影响

通过基因流动,灭绝物种(种群)的部分基因片段得以保留在现生物种中,这对于现生物种的环境适应性与健康状况具有深刻影响,这一现象在现代人类和其他现生动物中均有所体现. 现代人基因组中保留了尼安德特人(*Homo neanderthalensis*)和丹尼索瓦人(Denisovans)的遗传成分,这些基因片段通过基因交流在现代人群中流传,塑造了人类的生理和健康特征(Green *et al.*, 2010; Meyer *et al.*, 2012). 约5万年前,尼安德特人与现代人祖先在欧亚大陆发生基因交流,导致现代欧亚人基因组中保留了1.5%~4.0%的尼安德特人基因(Bos *et al.*, 2011; Prüfer *et al.*, 2014). Simonti *et al.* (2016)分析了约2.8万名欧洲人群体的电子健康记录,并结合基因组数据,评估了尼安德特人遗传变异对多种表型的影响. 该研究表明,尼安德特人基因显著关联于多个健康风险(抑郁症、心肌梗死等),使人们更易患抑郁症、肥胖,并在某些情况下增加了自身免疫性疾病的风险. Dannemann and Kelso (2017)的研究进一步证实了尼安德特人基因对现代人免疫和代

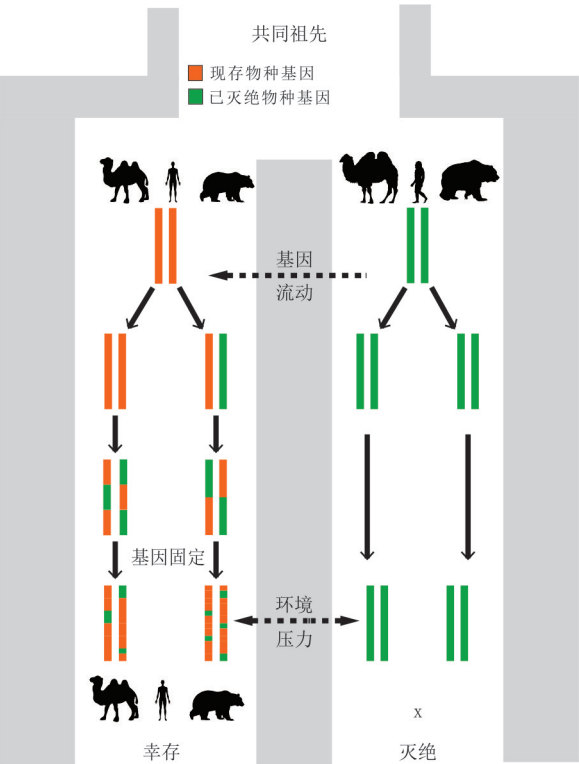


图4 灭绝物种基因渗入对现生物种影响示意
Fig.4 Schematic of gene flow from extinct species to extant species
基于 Racimo *et al.* (2015) 修改

谢的影响,且发现这些基因对现代欧洲人的皮肤和头发颜色也有一定影响.这些基因对应的编码产物在早期欧洲人群应对寒冷气候和抵抗病原体方面可能发挥了积极作用,但对现代人而言则非适应性性状.

人类并不是唯一携带灭绝种群基因的现生物种.在其他现生动物中,也观察到了类似的现象.洞熊(*Ursus spelaeus*)是更新世较具代表性大型动物之一,约在2.5万年前灭绝(Baca *et al.*, 2016).在灭绝之前,洞熊曾与棕熊共存,两个物种间可能存在基因流动(Kumar *et al.*, 2017).Barlow *et al.* (2018)利用4个更新世晚期洞熊的基因组数据以及现代和古代棕熊的基因组数据,分析了二者间的基因流动情况.结果显示,所有棕熊基因组中均遗留有洞熊基因片段,比例约为0.9%~2.4%.这些基因交流在晚更新世时期最为显著,且基因流是双向的.该研究表明洞熊的一些基因在棕熊的发育、代谢调节、肌肉弹性与伸缩性、基因表达与调控等方面发挥了积极作用.此外,在淡水鱼类中也发现存在类似的基因交流现象.已灭绝康斯坦茨湖白鱼(*Coregonus gutturosus*)基因片段在康斯坦茨湖现存白鱼物种

(*C. arenicolus*, *C. wartmanni*, *C. macrophthalmus*)中得以保留.研究表明,这些基因片段可能有助于现存白鱼应对深水缺氧和调节代谢功能,增强了其生存能力(Frei *et al.*, 2022).以上这些实例表明,灭绝物种的基因在现生物种中不仅得以延续,甚至在特定环境中赋予了现生物种适应性优势.

3.2 幽灵谱系基因渗入对现生物种适应性的影响

现生物种的基因组中还存在大量来自未被直接采样或已灭绝未知谱系的“幽灵谱系”(Ghost lineage)基因.有关幽灵谱系基因渗入的研究揭示了现生物种基因库的丰富性与复杂性(Librado *et al.*, 2017; Fages *et al.*, 2019).例如,在东部大猩猩的两个亚种,即山地大猩猩(*Gorilla beringei beringei*)和东部低地大猩猩(*Gorilla beringei graueri*)的基因组中发现了一些基因片段,它们无法追溯至现有的已知种群,表明这些基因可能来自某些幽灵谱系的基因渗入(McManus *et al.*, 2015; Kuhlwilm *et al.*, 2016).Pawar *et al.* (2023)通过扩大东部大猩猩的采样范围,应用D统计(D-statistics)和f4统计等方法,检测到东部大猩猩中存在异常基因片段,确认了约3%的东部大猩猩基因组来自幽灵谱系;这些渗入片段增强了东部大猩猩的环境适应性,例如与幽灵谱系相关的TAS2R14苦味受体基因变异,可能帮助东部大猩猩更好地适应当地的饮食环境.Sandoval-Velasco *et al.* (2024)重构了一只生活在5.2万年前的真猛犸象基因组和三维染色体结构;通过检查皮肤细胞中细胞核内基因的区隔化并与亚洲象对比,研究人员发现猛犸象的皮肤细胞中保留了三维基因组的结构稳定性,这种模式可能与其适应极端寒冷环境的生理机制有关.此外,Kato *et al.* (2024)在分析虾虎鱼(*Chaenogobius annularis*)的多个地理样本后,发现该种群也存在幽灵谱系的基因渗入痕迹;渗入片段集中在低重组率区域,并富含重复序列,表明这些片段在环境适应性上具有潜在的重要功能,例如提升虾虎鱼在温度和盐度变化中的生存能力等.总体而言,幽灵谱系基因渗入现象不仅丰富了现生物种的基因库,也为其适应环境变化提供了新的基因来源,能赋予它们在特定环境中的适应优势.

3.3 灭绝物种与现生种群基因组比较对生物保护的借鉴意义

灭绝物种的基因组特征可以帮助人们更全面地了解现存濒危物种的适应性潜力,并制定更有针对性的保护策略.Yuan *et al.* (2024)将已灭绝双峰驼

驼——诺氏驼(*Camelus knoblochi*)与现存的驯化双峰驼(*Camelus bactrianus*)和野生双峰驼(*Camelus ferus*)基因组进行比较分析,发现3种双峰骆驼在历史时期曾存在广泛的基因交流;已灭绝诺氏驼的部分基因片段可能增强了现存双峰驼在恶劣环境下的适应能力,提升了其遗传多样性,为驼类的生物保护提供了新的思路.例如,可通过不同群体的杂交提升现存物种的遗传多样性与适应潜力.Liu *et al.* (2021a)在研究犀科动物(*Rhinocerotidae*)时发现古代不同犀牛种群之间也存在基因流动现象,其分析了5个现存犀牛物种和3个已灭绝犀牛物种的基因组,结果显示尽管犀牛种群之间存在基因流动,但其整体遗传多样性较低;该研究指出,犀牛的遗传多样性是其固有特征,而人类活动对其灭绝风险的影响更为显著.由此说明针对小种群濒危物种的保护,不仅要关注遗传多样性的提升,更需要合理控制人类活动的干扰,以减少灭绝风险,这在濒危物种保护中具有重要的借鉴意义.

综上所述,通过深入理解灭绝物种基因对现生物种的影响,人们可以更好地为濒危物种提供保护.在未来的生物保护工作中,合理利用灭绝物种的遗传信息可能成为提升物种适应能力和生态稳定性的关键.

4 沉积物古DNA与环境气候变化

沉积物古DNA(sedimentary ancient DNA)是来自冻土、洞穴、湖泊和海洋沉积物中的古DNA,也被称为环境DNA(environmental DNA,简称eDNA).相较于孢粉、生物实体化石等古代动植物遗存,沉积物古DNA突破了对化石材料的依赖,可以被更全面地识别出本地历史时期动植物类型和群落组成,实现对古生态、古环境和古气候的系统重建,揭示冰川作用、火山活动、古地磁倒转等环境气候事件如何影响生物群落组成和物种演化,为深入探究不同生物群体在更宏大的时空框架下的迁徙、演化和适应历史提供更多可能.最早的沉积物古DNA研究是湖泊沉积物中细菌的16S rRNA,研究者据此重建了过去1.1万年细菌群落的动态变化过程和湖泊流域的古环境条件(Coolen and Overmann, 1998).此后,沉积物中微生物来源的古DNA研究在陆地、海洋和淡水生态系统重建中均得到广泛应用(Ahmed *et al.*, 2018; Hoshino *et al.*, 2020; Capo *et al.*, 2021).在此,本文重点阐释动植物来源的沉积物古DNA在古生态系统重建及生物适应

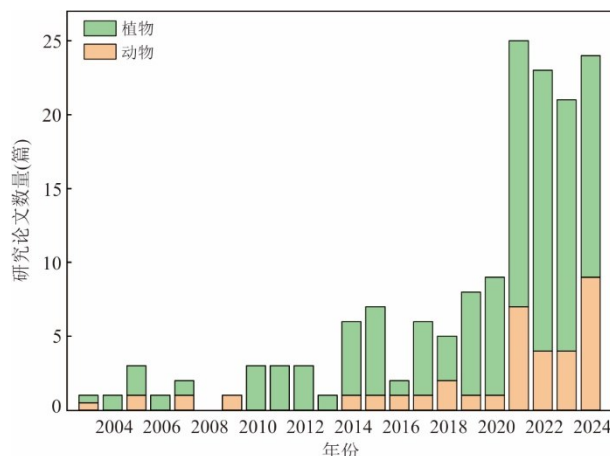


图5 沉积物动植物古DNA研究论文统计

Fig.5 Statistics of ancient DNA studies on sedimentary flora and fauna

研究中的应用,图5汇总了沉积物动植物古DNA近年来的研究论文数量分布情况(图5).

4.1 沉积物古DNA重建古生态系统

截止目前,最古老的古DNA序列来自北格陵兰岛200万年前的沉积物(Kjær *et al.*, 2022),由此可见沉积物古DNA在揭示全球范围内海相、陆相等记录的第四纪古生态环境研究中的巨大潜力.

2003年,英国牛津大学Willerslev *et al.* (2003)率先对西伯利亚东北部8个永久冻土岩心和新西兰3份洞穴沉积物样品进行了沉积物古DNA分析,其发现这些时间跨度为距今40万至1万年的岩心样品中,保存了19种植物类群和猛犸象、野牛、马等大型动物的古DNA序列,记录了在气候变化过程中白令陆桥生物多样性的动态变化.该研究还表明,新西兰的温带洞穴沉积物中保存了包括恐鸟在内的灭绝生物群和近30种植物的DNA序列,重现了当地有人类活动之前的古环境(Willerslev *et al.*, 2003).该研究首次显示沉积物中含有独特的古环境和生物遗传信息,是世界范围内第1例指向动植物的沉积物古DNA研究.随后,作为沉积物古DNA研究的先行者,Willerslev Eske教授带领团队对北极地区5万年来永久冻土开展古DNA组成分析.他们通过DNA条形码研究揭示了地球上最年轻、多样性程度最低的植物群落的演替历史,探索了作为植被覆盖度和土壤质量衡量指标的线虫多样性,并解析了距今1万年前后发生大规模灭绝的大型食草哺乳动物的食物类型.研究结果表明,北极植被在第四纪晚期曾呈现以禾本科草本维管植物为主的干燥苔原特征;在

末次盛冰期,其植被多样性显著下降;而在距今 1 万年来,植被发生了显著变化,演替为以木本植物和禾本科植物为主的湿润苔原(Willerslev *et al.*, 2014).

近年来,Willerslev Eske 教授团队将研究范围扩大到环北极圈的北大西洋区、西伯利亚西北部和中部、西伯利亚东北部和北美等区域.该团队通过从 535 个湖泊沉积物和未固结的地表冻土样品取样,并使用宏基因组技术分析样品中的古 DNA 组成,全面揭示了环北极区过去 5 万年来的生态环境演变及其对大型哺乳动物的影响.研究结果表明,北极地区在末次盛冰期时以草原生态为主,在全新世其植被类型向森林和湿地植被转变;气候变化驱动植被变化,并导致猛犸象等大型哺乳动物因食物来源减少而发生灭绝(Wang *et al.*, 2021).同样的研究思路也体现在 Murchie *et al.*(2021)对加拿大育空(Yukon)地区的古生态系统重建研究中:研究者利用 DNA 条形码技术,重建了 Yukon 地区 3 万年来的动植物群落演变过程.研究表明,在更新世-全新世过渡期,逐步暖湿的气候变化导致植物从草原环境演变成森林环境,并进一步导致多种哺乳动物在该地区的灭绝(Murchie *et al.*, 2021).

4.2 沉积物古 DNA 反映生物的生态适应

更新世末期及更新世-全新世转变期的一系列显著气候变化事件深刻影响并改变了北半球的生态系统.为适应环境气候变化,动物种群向适宜的栖居地迁徙,无法适应新气候环境条件的物种发生灭绝;植物种群则在不同区域环境中出现植被类型的演替.近年来不断发展的沉积物古 DNA 研究方法,为系统追踪动植物种群的生态适应过程提供了有效手段.

动物种群的生态适应,以沉积物中的古人类 DNA 为例.2017 年,Slon *et al.*(2017)首次突破人类遗骸化石的限制,通过杂交捕获方法从欧洲 7 个已知有灭绝古人类存在的洞穴沉积物中获取到多个尼安德特人和丹尼索瓦人的线粒体 DNA.2020 年,中科院古脊椎动物与古人类研究所付巧妹研究员带领的课题组首次在丹尼索瓦洞之外获取了丹尼索瓦人的遗传信息,从青藏高原白石崖溶洞的晚更新世地层沉积物中获取了丹尼索瓦人的线粒体 DNA(Zhang *et al.*, 2020),展示了沉积物古 DNA 在探究灭绝古人类的时空分布和生态适应等问题中的极大潜力.Vernot *et al.*(2021)开发了针对人类基因组的探针组,探索出新的富集方法,从西伯利亚阿

尔泰山脉的 Denisova 洞、Chagyrskaya 洞和西班牙北部的 Galeria de las Estatuas 洞 3 个洞穴 100 多份沉积物样本中,获得了尼安德特人的核 DNA 和线粒体 DNA.Vernot *et al.*(2021)通过群体遗传学分析,对尼安德特人特定遗址的完整活动历史及多个遗址不同尼安德特人群体间互动关系有了全面理解.Zavala *et al.*(2021)对 Denisova 洞 728 份沉积物样本开展了大规模的线粒体 DNA 捕获及分析,发现该洞穴内最早的居民是 30 万年前的丹尼索瓦人,尼安德特人在约 17 万年前栖居此地,两者在该洞穴遗址可能发生过多次重叠或人群更替;并首次从该洞穴沉积物中获得约 4.5 万年前的早期现代人线粒体 DNA,说明该遗址曾经也是现代人的栖居地.上述沉积物中的古人类 DNA 研究表明,尼安德特人和丹尼索瓦人在第四纪晚期的种群更替和不止一次的向外扩散事件,这些变化可能与末次冰期的环境气候变化有关,反映了古人类对气候环境的生态适应历史.

对于植物而言,其对气候环境的生态适应表现为在气候变冷和变暖时特定植物种群在南方和北方的动态分布,这种动态反映了植物对气候变化的适应策略(Boessenkool *et al.*, 2014).湖泊、泥炭、冰心及土壤等沉积物中的古植物 DNA 还揭示了物种间的生态互动及其对环境变化的响应.从北欧 Scandinavia 半岛的泥炭及湖泊沉积物中,Parducci *et al.*(2012)获得了植物线粒体古 DNA,结合孢粉信息分析重建了当地的植被变化,揭示了气候变暖如何促使耐寒植物的分布范围向北迁移.在密歇根和威斯康星州的两个小湖泊中,Sjögren *et al.*(2017)通过分析沉积物中的古 DNA 揭示了过去几千年植物和动物群落的动态变化,为理解小冰期等气候事件对当地生态系统的影响提供依据.德国亥姆赫兹基地与海洋研究中心古基因生态实验室 Liu *et al.*(2021b)对青藏高原东南部过去 1.8 万年的湖泊沉积物中的古 DNA 组成进行了分析,探究其指示的流域范围内植被类型的丰富程度,结果表明晚更新世-全新世早期(1.4 万至 1 万年)该地区植物多样性程度最高;全新世早中期(1 万至 0.36 万年)气候变暖,森林植被出现扩张,该地区植物多样性降低;近 0.36 万年以来,牲畜放牧等人类活动对植物类群多样性的影响有限.基于以上发现,Liu *et al.*(2021b)通过模拟认为在将来的几百年里,随着气候持续变暖,植物类群的多样性程度将大幅下降,从古植物群落演替角度为现生物多样性保护提供建议.

综上,在古生态系统重建及反映动植物和微生物对气候环境变化的生态适应等问题上,沉积物古DNA后来者居上,以其年代久、信息全、不依赖实体化石等特征和优势,在生物与环境的相互作用及协同演化这两个地球生物学核心内容的探究中发挥了重要作用,并具备极大应用潜力。

5 总结与展望

从 Higuchi *et al.* (1984) 首次提取古代斑驴古DNA 并进行序列研究算起,迄今整整40年里,古DNA 研究相继出现了一些标志性的研究成果。在古DNA 研究的前20多年里,因为实验过程中受外源污染的影响,古DNA 研究受到了严峻的挑战和考验;2006年以来,随着小片段古DNA 的杂交捕获方法及高通量测序技术的快速发展和应用,古DNA 研究已迈入古基因组时代,不再受外源污染的困扰。正是得益于技术和方法的革新,数以万计古代生物基因组数据为探讨地球生物学的核心研究内容,即生物与环境之间的相互作用和生物与环境的协同演化关系,提供了独特且必要的分子依据。预测未来古DNA 研究的发展及其在地球生物学中的应用,应该包括以下几个方面:

(1) 古DNA 实验技术不断发展,进一步促进古DNA 研究领域拓展。从古DNA 研究短短40年的发展历史来看,其发展及成熟与技术的革新息息相关。可以预计未来涉及古DNA 提取、富集、文库构建、测序等主要实验环节的相关技术还会不断发展、完善,从而使研究者可以更加高效、更加可靠、更加廉价地获得更多的古DNA 序列;古DNA 研究队伍也会相应扩大、涉及的学科会更多、研究领域也会相应拓展。

(2) 生物信息学不断发展,大数据分析能力不断提高。宏基因组实验方法使古DNA 研究获得了海量的序列数据,随着实验技术的改进以及古核基因组研究的深入,将来获得的数据会更多。目前利用这些数据来进行内源DNA 和外源DNA 的甄别、谱系分析、种群演化动态分析、基因流分析要花大量的时间。未来随着生物信息学发展,尤其是大数据和人工智能方法的引入,古DNA 大数据的分析能力将会大大提高,古DNA 序列分析将更加高效。

(3) 古DNA 研究内容从单一物种到多物种、从单一区域向全球范围拓展。目前全球范围内大量的古DNA 数据主要来自北亚、欧洲和北美等地区,利

用古DNA 研究地质历史时期物种的起源和发生、亲缘关系、谱系地理、种群迁徙、基因交流、有效种群变化动态、对环境气候变化的分子响应等演化规律时,大多数研究案例集中在对单一物种的研究上,研究代表性样品也主要采自单一地区或少数几个主要区域,多物种和全球范围的分析案例相对较少。随着古DNA 技术的不断发展,研究的物种会不断增加,研究样品覆盖的区域会越来越广、年代也会向前延伸,研究者从共享的基因库中获得的古基因组数据会越来越丰富,使得人们利用古DNA 数据开展多物种及更大时空尺度的相关问题研究成为可能,所获得的结论也会更加全面、可靠。

(4) 灭绝物种与现生亲缘类群的功能基因对比及表观遗传修饰研究将成为古基因组研究的热点之一,从而实现古代生物从基因型(genotype)到表型(phenotype)的系统研究。近年来,随着表观遗传学领域的发展,遗传学家和演化生物学家逐渐认识到物种演化过程中的特定基因型与特定表型并非一一对应。搭建基因型和表型之间联系桥梁的主要途径就是对基因的DNA 序列及DNA 甲基化、组蛋白乙酰化等表观遗传修饰进行研究。目前获得现生和古代物种的全基因组DNA 序列不再是难事,深入研究物种不同的功能基因的序列组成已经成为现实;对灭绝物种三维基因组结构的探索已经开启,为探究相关功能基因的表观遗传修饰带来了希望的曙光。

致谢:感谢 BGEG 实验室郑凌宇绘制部分图片!

References

- Ahmed, E., Parducci, L., Unneberg, P., et al., 2018. Archaeal Community Changes in Lateglacial Lake Sediments: Evidence from Ancient DNA. *Quaternary Science Reviews*, 181: 19–29. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.11.037>
- Allentoft, M. E., Sikora, M., Sjögren, K. G., et al., 2015. Population Genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature*, 522: 167–172. <https://doi.org/10.1038/nature14507>
- Baca, M., Popović, D., Stefaniak, K., et al., 2016. Retreat and Extinction of the Late Pleistocene Cave Bear (*Ursus spelaeus* *Sensu Lato*). *The Science of Nature*, 103(11): 92. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1414-8>
- Barlow, A., Cahill, J. A., Hartmann, S., et al., 2018. Partial Genomic Survival of Cave Bears in Living Brown Bears. *Nature Ecology & Evolution*, 2: 1563–1570.

- <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0654-8>
- Barnes, I., Matheus, P., Shapiro, B., et al., 2002. Dynamics of Pleistocene Population Extinctions in Beringian Brown Bears. *Science*, 295(5563): 2267–2270. <https://doi.org/10.1126/science.1067814>
- Barnett, R., Shapiro, B., Barnes, I., et al., 2009. Phylogeography of Lions (*Panthera Leo* ssp.) Reveals Three Distinct Taxa and a Late Pleistocene Reduction in Genetic Diversity. *Mol Ecol*, 18(8): 1668–1677. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2009.04134.x>
- Barnosky, A. D., Koch, P. L., Feranec, R. S., et al., 2004. Assessing the Causes of Late Pleistocene Extinctions on the Continents. *Science*, 306(5693): 70–75. <https://doi.org/10.1126/science.1101476>
- Bergström, A., Stanton, D. W. G., Taron, U. H., et al., 2022. Grey Wolf Genomic History Reveals a Dual Ancestry of Dogs. *Nature*, 607: 313–320. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04824-9>
- Boessenkool, S., McGlynn, G., Epp, L. S., et al., 2014. Use of Ancient Sedimentary DNA as a Novel Conservation Tool for High-Altitude Tropical Biodiversity. *Conservation Biology*, 28(2): 446–455. <https://doi.org/10.1111/cobi.12195>
- Bos, K. I., Schuenemann, V. J., Golding, G. B., et al., 2011. A Draft Genome of *Yersinia Pestis* from Victims of the Black Death. *Nature*, 478: 506–510. <https://doi.org/10.1038/nature10549>
- Brown, T. A., Jones, M. K., Powell, W., et al., 2009. The Complex Origins of Domesticated Crops in the Fertile Crescent. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(2): 103–109. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.09.008>
- Cai, D. W., Zhu, S. Q., Gong, M., et al., 2022. Radiocarbon and Genomic Evidence for the Survival of *Equus Sussemionus* until the Late Holocene. *eLife*, 11: e73346. <https://doi.org/10.7554/elife.73346>
- Capo, E., Giguët-Covex, C., Rouillard, A., et al., 2021. Lake Sedimentary DNA Research on Past Terrestrial and Aquatic Biodiversity: Overview and Recommendations. *Quaternary*, 4(1): 6. <https://doi.org/10.3390/quat4010006>
- Coolen, M. J. L., Overmann, J., 1998. Analysis of Subfossil Molecular Remains of Purple Sulfur Bacteria in a Lake Sediment. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(11): 4513–4521. <https://doi.org/10.1128/aem.64.11.4513-4521.1998>
- Cruzan, M. B., Templeton, A. R., 2000. Paleoecology and Coalescence: Phylogeographic Analysis of Hypotheses from the Fossil Record. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(12): 491–496. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)01998-4](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)01998-4)
- Da Fonseca, R. R., Smith, B. D., Wales, N., et al., 2015. The Origin and Evolution of Maize in the Southwestern United States. *Nature Plants*, 1: 14003. <https://doi.org/10.1038/nplants.2014.3>
- Dalén, L., Heintzman, P. D., Kapp, J. D., et al., 2023. Deep-Time Paleogenomics and the Limits of DNA Survival. *Science*, 382(6666): 48–53. <https://doi.org/10.1126/science.adh7943>
- Dalton, D. L., Prost, S., 2021. Rhinoceros Genomes Uncover Family Secrets. *Nature*, 599: 209–210. <https://doi.org/10.1038/d41586-021-02777-z>
- Dannemann, M., Kelso, J., 2017. The Contribution of Neanderthals to Phenotypic Variation in Modern Humans. *The American Journal of Human Genetics*, 101(4): 578–589. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2017.09.010>
- Davison, J., Ho, S. Y. W., Bray, S. C., et al., 2011. Late-Quaternary Biogeographic Scenarios for the Brown Bear (*Ursus Arctos*), a Wild Mammal Model Species. *Quaternary Science Reviews*, 30(3–4): 418–430. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.11.023>
- Debruyne, R., Barriel, V., Tassy, P., 2003. Mitochondrial Cytochrome B of the Lyakhov Mammoth (Proboscidea, Mammalia): New Data and Phylogenetic Analyses of Elephantidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26(3): 421–434. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00292-0](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00292-0)
- Deng, T., Xue, X. X., 1997. The First Appearance of the True Horse (Genus *Equus*) as a Marker for the Lower Boundary of the Quaternary. *Journal of Stratigraphy*, 21(2): 109–116 (in Chinese with English abstract).
- Diez-del-Molino, D., Dehasque, M., Chacón-Duque, J. C., et al., 2023. Genomics of Adaptive Evolution in the Woolly Mammoth. *Current Biology*, 33(9): 1753–1764. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.03.084>
- Du, Z. C., Sheng, G. L., Hu, J. M., et al., 2024. Mitochondrial Genetic Diversity and Evolutionary History of Late Pleistocene Woolly Mammoths in Northeast China. *Chinese Science Bulletin*, 70(1): 121–133 (in Chinese).
- Eisenmann, V., Sergej, V., 2011. Unexpected Finding of a New *Equus* Species (Mammalia, Perissodactyla) Belonging to a Supposedly Extinct Subgenus in Late Pleistocene Deposits of Khakassia (Southwestern Siberia). *Geodiversitas*, 33(3): 519–530. <https://doi.org/10.5252/g2011n3a5>
- Enk, J., Devault, A., Widga, C., et al., 2016. Mammuthus Population Dynamics in Late Pleistocene North America.

- ca: Divergence, Phylogeography, and Introgression. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4: 42. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00042>
- Fages, A., Hanghøj, K., Khan, N., et al., 2019. Tracking Five Millennia of Horse Management with Extensive Ancient Genome Time Series. *Cell*, 177(6): 1419—1435. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.03.049>
- Frantz, L. A. F., Haile, J., Lin, A. T., et al., 2019. Ancient Pigs Reveal a Near-Complete Genomic Turnover Following Their Introduction to Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(35): 17231—17238. <https://doi.org/10.1073/pnas.1901169116>
- Frei, D., De-Kayne, R., Selz, O. M., et al., 2022. Genomic Variation from an Extinct Species Is Retained in the Extant Radiation Following Speciation Reversal. *Nature Ecology & Evolution*, 6: 461—468. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01665-7>
- Freitas, F. O., Bendel, G., Allaby, R. G., et al., 2003. DNA from Primitive Maize Landraces and Archaeological Remains: Implications for the Domestication of Maize and Its Expansion into South America. *Journal of Archaeological Science*, 30(7): 901—908. [https://doi.org/10.1016/S0305-4403\(02\)00269-8](https://doi.org/10.1016/S0305-4403(02)00269-8)
- Froese, D., Stiller, M., Heintzman, P. D., et al., 2017. Fossil and Genomic Evidence Constrains the Timing of Bison Arrival in North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114: 3457—3462. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620754114>
- Fu, Q. M., Meyer, M., Gao, X., et al., 2013. DNA Analysis of an Early Modern Human from Tianyuan Cave, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(6): 2223—2227. <https://doi.org/10.1073/pnas.1221359110>
- Green, R. E., Krause, J., Briggs, A. W., et al., 2010. A Draft Sequence of the Neandertal Genome. *Science*, 328: 710—722. <https://doi.org/10.1126/science.1188021>
- Green, R. E., Krause, J., Ptak, S. E., et al., 2006. Analysis of One Million Base Pairs of Neandertal DNA. *Nature*, 444: 330—336. <https://doi.org/10.1038/nature05336>
- Green, R. E., Malaspina, A. S., Krause, J., et al., 2008. A Complete Neandertal Mitochondrial Genome Sequence Determined by High-Throughput Sequencing. *Cell*, 134(3): 416—426. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2008.06.021>
- Hajdinjak, M., Mafessoni, F., Skov, L., et al., 2021. Initial Upper Palaeolithic Humans in Europe Had Recent Neandertal Ancestry. *Nature*, 592: 253—257. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03335-3>
- Heintzman, P. D., Zazula, G. D., MacPhee, R. D., et al., 2017. A New Genus of Horse from Pleistocene North America. *eLife*, 6: e29944. <https://doi.org/10.7554/elife.29944>
- Higuchi, R., Bowman, B., Freiburger, M., et al., 1984. DNA Sequences from the Quagga, an Extinct Member of the Horse Family. *Nature*, 312: 282—284. <https://doi.org/10.1038/312282a0>
- Hoshino, T., Doi, H., Uramoto, G. I., et al., 2020. Global Diversity of Microbial Communities in Marine Sediment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(44): 27587—27597. <https://doi.org/10.1073/pnas.1919139117>
- Hou, X. D., Zhao, J., Zhang, H. C., et al., 2022. Paleogenomes Reveal a Complex Evolutionary History of Late Pleistocene Bison in Northeastern China. *Genes (Basel)*, 13(10): 1684. <https://doi.org/10.3390/genes13101684>
- Hu, J. M., Westbury, M. V., Yuan, J. X., et al., 2022. An Extinct and Deeply Divergent Tiger Lineage from Northeastern China Recognized through Palaeogenomics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1979): 20220617. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0617>
- Hu, J., Westbury, M. V., Yuan, J. X., et al., 2021. Ancient Mitochondrial Genomes from Chinese Cave Hyenas Provide Insights into the Evolutionary History of the Genus *Crocota*. *Crocota. Proceedings of the Royal Society B*, 288(1943): 20202934. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2934>
- Hublin, J. J., Sirakov, N., Aldeias, V., et al., 2020. Initial Upper Palaeolithic Homo Sapiens from Bacho Kiro Cave, Bulgaria. *Nature*, 581: 299—302. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2259-z>
- Jaenicke-Després, V., Buckler, E. S., Smith, B. D., et al., 2003. Early Allelic Selection in Maize as Revealed by Ancient DNA. *Science*, 302(5648): 1206—1208. <https://doi.org/10.1126/science.1089056>
- Kato, S., Arakaki, S., Nagano, A. J., et al., 2024. Genomic Landscape of Introgression from the Ghost Lineage in a Gobiid Fish Uncovers the Generality of Forces Shaping Hybrid Genomes. *Molecular Ecology*, 33(20): e17216. <https://doi.org/10.1111/mec.17216>
- Kirillova, I. V., Chernova, O. F., van der Made, J., et al., 2017. Discovery of the Skull of *Stephanorhinus Kiribergensis* (Jäger, 1839) Above the Arctic Circle. *Quaternary Research*, 88: 537—550. <https://doi.org/10.1017/>

- qua.2017.53
- Kjær, K. H., Winther Pedersen, M., De Sanctis, B., et al., 2022. A 2-Million-Year-Old Ecosystem in Greenland Uncovered by Environmental DNA. *Nature*, 612: 283–291. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05453-y>
- Ko, A. M., Zhang, Y. Q., Yang, M. A., et al., 2018. Mitochondrial Genome of a 22 000-Year-Old Giant Panda from Southern China Reveals a New Panda Lineage. *Current Biology*, 28(12): R693–R694. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.05.008>
- Koch, P. L., Barnosky, A. D., 2006. Late Quaternary Extinctions: State of the Debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 215–250. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132415>
- Kosintsev, P., Mitchell, K. J., Deviese, T., et al., 2019. Evolution and Extinction of the Giant Rhinoceros *Elasmotherium Sibiricum* Sheds Light on Late Quaternary Megafaunal Extinctions. *Nature Ecology & Evolution*, 3: 31–38. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0722-0>
- Krings, M., Stone, A., Schmitz, R. W., et al., 1997. Neanderthal DNA Sequences and the Origin of Modern Humans. *Cell*, 90(1): 19–30. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)80310-4](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)80310-4)
- Kuhlwilm, M., de Manuel, M., Nater, A., et al., 2016. Evolution and Demography of the Great Apes. *Current Opinion in Genetics & Development*, 41: 124–129. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2016.09.005>
- Kumar, V., Lammers, F., Bidon, T., et al., 2017. The Evolutionary History of Bears Is Characterized by Gene Flow across Species. *Scientific Reports*, 7: 46487. <https://doi.org/10.1038/srep46487>
- Larson, G., Cucchi, T., Fujita, M., et al., 2007. Phylogeny and Ancient DNA of *Sus* Provides Insights into Neolithic Expansion in Island Southeast Asia and Oceania. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 4834–4839. <https://doi.org/10.1073/pnas.0607753104>
- Larson, G., Dobney, K., Albarella, U., et al., 2005. Worldwide Phylogeography of Wild Boar Reveals Multiple Centers of Pig Domestication. *Science*, 307(5715): 1618–1621. <https://doi.org/10.1126/science.1106927>
- Li, T., Lai, X. L., Wang, W., et al., 2004. Taxonomy and Evolution of Giant Panda. *Bulletin of Geological Science and Technology*, 23(3): 40–46 (in Chinese with English abstract).
- Librado, P., Gamba, C., Gaunitz, C., et al., 2017. Ancient Genomic Changes Associated with Domestication of the Horse. *Science*, 356(6336): 442–445. <https://doi.org/10.1126/science.aam5298>
- Lin, H. F., Hu, J. M., Baleka, S., et al., 2023. A Genetic Glimpse of the Chinese Straight-Tusked Elephants. *Biology Letters*, 19(7): 20230078. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2023.0078>
- Lippold, S., Knapp, M., Kuznetsova, T., et al., 2011. Discovery of Lost Diversity of Paternal Horse Lineages Using Ancient DNA. *Nature Communications*, 2: 450. <https://doi.org/10.1038/ncomms1447>
- Liu, S. L., Westbury, M. V., Dussex, N., et al., 2021a. Ancient and Modern Genomes Unravel the Evolutionary History of the Rhinoceros Family. *Cell*, 184(19): 4874–4885. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.07.032>
- Liu, S. S., Kruse, S., Scherler, D., et al., 2021b. Sedimentary Ancient DNA Reveals a Threat of Warming-Induced Alpine Habitat Loss to Tibetan Plateau Plant Diversity. *Nature Communications*, 12: 2995. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22986-4>
- Lord, E., Dussex, N., Kierczak, M., et al., 2020. Pre-Extinction Demographic Stability and Genomic Signatures of Adaptation in the Woolly Rhinoceros. *Current Biology*, 30(19): 3871–3879. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.046>
- Lorenzen, E. D., Nogués-Bravo, D., Orlando, L., et al., 2011. Species-Specific Responses of Late Quaternary Megafauna to Climate and Humans. *Nature*, 479: 359–364. <https://doi.org/10.1038/nature10574>
- Lucena-Perez, M., Pajmans, J. L. A., Nocete, F., et al., 2024. Recent Increase in Species-Wide Diversity after Interspecies Introgression in the Highly Endangered Iberian Lynx. *Nature Ecology & Evolution*, 8: 282–292. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02267-7>
- Mascher, M., Schuenemann, V. J., Davidovich, U., et al., 2016. Genomic Analysis of 6 000-Year-Old Cultivated Grain Illuminates the Domestication History of Barley. *Nature Genetics*, 48(9): 1089–1093. <https://doi.org/10.1038/ng.3611>
- McManus, K. F., Kelley, J. L., Song, S., et al., 2015. Inference of Gorilla Demographic and Selective History from Whole-Genome Sequence Data. *Molecular Biology and Evolution*, 32(3): 600–612. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu394>
- Meyer, M., Arsuaga, J. L., de Filippo, C., et al., 2016. Nuclear DNA Sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos Hominins. *Nature*, 531: 504–507. <https://doi.org/10.1038/nature17405>
- Meyer, M., Kircher, M., Gansauge, M. T., et al., 2012. A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science*, 338(6104): 222–226.

- <https://doi.org/10.1126/science.1224344>
- Meyer, M., Palkopoulou, E., Baleka, S., et al., 2017. Palaeogenomes of Eurasian Straight-Tusked Elephants Challenge the Current View of Elephant Evolution. *eLife*, 6: e25413. <https://doi.org/10.7554/elife.25413>
- Miller, W., Drautz, D. I., Ratan, A., et al., 2008. Sequencing the Nuclear Genome of the Extinct Woolly Mammoth. *Nature*, 456: 387–390. <https://doi.org/10.1038/nature07446>
- Miller, W., Schuster, S. C., Welch, A. J., et al., 2012. Polar and Brown Bear Genomes Reveal Ancient Admixture and Demographic Footprints of Past Climate Change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(36): E2382–E2390. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210506109>
- Murchie, T. J., Monteath, A. J., Mahony, M. E., et al., 2021. Collapse of the Mammoth-Steppe in Central Yukon as Revealed by Ancient Environmental DNA. *Nature Communications*, 12: 7120. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27439-6>
- Noonan, J. P., Coop, G., Kudaravalli, S., et al., 2006. Sequencing and Analysis of Neanderthal Genomic DNA. *Science*, 314(5802): 1113–1118. <https://doi.org/10.1126/science.1131412>
- Noro, M., Masuda, R., Dubrovo, I. A., et al., 1998. Molecular Phylogenetic Inference of the Woolly Mammoth *Mammuthus Primigenius*, Based on Complete Sequences of Mitochondrial Cytochrome B and 12S Ribosomal RNA Genes. *Journal of Molecular Evolution*, 46(3): 314–326. <https://doi.org/10.1007/pl00006308>
- O'Brien, S. J., Pan, W., Lu, Z., 1994. Pandas, People and Policy. *Nature*, 369: 179–180. <https://doi.org/10.1038/369179a0>
- Orlando, L., 2020. Ancient Genomes Reveal Unexpected Horse Domestication and Management Dynamics. *BioEssays*, 42(1): e1900164. <https://doi.org/10.1002/bies.201900164>
- Orlando, L., Ginolhac, A., Zhang, G. J., et al., 2013. Recalibrating Equus Evolution Using the Genome Sequence of an Early Middle Pleistocene Horse. *Nature*, 499(7456): 74–78. <https://doi.org/10.1038/nature12323>
- Orlando, L., Leonard, J. A., Thenot, A., et al., 2003. Ancient DNA Analysis Reveals Woolly Rhino Evolutionary Relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28(3): 485–499. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00023-X](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00023-X)
- Orlando, L., Metcalf, J. L., Alberdi, M. T., et al., 2009. Revising the Recent Evolutionary History of Equids Using Ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(51): 21754–21759. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903672106>
- Ozawa, T., Hayashi, S., Mikhelson, V. M., 1997. Phylogenetic Position of Mammoth and Steller's Sea Cow within Tethytheria Demonstrated by Mitochondrial DNA Sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 44(4): 406–413. <https://doi.org/10.1007/pl00006160>
- Parducci, L., Jørgensen, T., Tollefsrud, M. M., et al., 2012. Glacial Survival of Boreal Trees in Northern Scandinavia. *Science*, 335(6072): 1083–1086. <https://doi.org/10.1126/science.1216043>
- Pawar, H., Rymbekova, A., Cuadros-Espinoza, S., et al., 2023. Ghost Admixture in Eastern Gorillas. *Nature Ecology & Evolution*, 7(9): 1503–1514. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02145-2>
- Poinar, H. N., Schwarz, C., Qi, J., et al., 2006. Metagenomics to Paleogenomics: Large-Scale Sequencing of Mammoth DNA. *Science*, 311(5759): 392–394. <https://doi.org/10.1126/science.1123360>
- Price, M., Hongo, H., 2020. The Archaeology of Pig Domestication in Eurasia. *Journal of Archaeological Research*, 28(4): 557–615. <https://doi.org/10.1007/s10814-019-09142-9>
- Prüfer, K., Racimo, F., Patterson, N., et al., 2014. The Complete Genome Sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505(7481): 43–49. <https://doi.org/10.1038/nature12886>
- Racimo, F., Sankararaman, S., Nielsen, R., et al., 2015. Evidence for Archaic Adaptive Introgression in Humans. *Nature Reviews Genetics*, 16(6): 359–371. <https://doi.org/10.1038/nrg3936>
- Reich, D., Green, R. E., Kircher, M., et al., 2010. Genetic History of an Archaic Hominin Group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*, 468(7327): 1053–1060. <https://doi.org/10.1038/nature09710>
- Rohland, N., Pollack, J. L., Nagel, D., et al., 2005. The Population History of Extant and Extinct Hyenas. *Molecular Biology and Evolution*, 22(12): 2435–2443. <https://doi.org/10.1093/molbev/msi244>
- Salis, A. T., Bray, S. C. E., Lee, M. S. Y., et al., 2022. Lions and Brown Bears Colonized North America in Multiple Synchronous Waves of Dispersal across the Bering Land Bridge. *Molecular Ecology*, 31(24): 6407–6421. <https://doi.org/10.1111/mec.16267>
- Sandoval-Velasco, M., Dudchenko, O., Rodríguez, J. A., et al., 2024. Three-Dimensional Genome Architecture Persists in a 52 000-Year-Old Woolly Mammoth Skin

- Sample. *Cell*, 187: 3541–3562. <https://doi.org/10.1101/2023.06.30.547175>
- Sheng, G. L., Barlow, A., Cooper, A., et al., 2018. Ancient DNA from Giant Panda (*Ailuropoda Melanoleuca*) of South-Western China Reveals Genetic Diversity Loss during the Holocene. *Genes*, 9(4): 198. <https://doi.org/10.3390/genes9040198>
- Sheng, G. L., Basler, N., Ji, X. P., et al., 2019. Paleogenome Reveals Genetic Contribution of Extinct Giant Panda to Extant Populations. *Current Biology*, 29(10): 1695–1700. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.04.021>
- Sheng, G. L., Soubrier, J., Liu, J. Y., et al., 2014. Pleistocene Chinese Cave Hyenas and the Recent Eurasian History of the Spotted Hyena, *Crocota Crocuta*. *Molecular Ecology*, 23: 522–533. <https://doi.org/10.1111/mec.12576>
- Sheng, G. L., Yuan, J. X., Yi, J., et al., 2009. Ancient DNA Analyses of the Spotted Hyena (*Crocota Crocuta*) from Lingxian Cave, Qinhuangdao, Hebei Province. *Earth Science*, 34(6): 877–883 (in Chinese with English abstract).
- Simonti, C. N., Vernot, B., Bastarache, L., et al., 2016. The Phenotypic Legacy of Admixture between Modern Humans and Neandertals. *Science*, 351(6274): 737–741. <https://doi.org/10.1126/science.aad2149>
- Sjögren, P., Edwards, M. E., Gielly, L., et al., 2017. Lake Sedimentary DNA Accurately Records 20th Century Introductions of Exotic Conifers in Scotland. *The New Phytologist*, 213(2): 929–941. <https://doi.org/10.1111/nph.14199>
- Skoglund, P., Mathieson, I., 2018. Ancient Genomics of Modern Humans: The First Decade. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, 19: 381–404. <https://doi.org/10.1146/annurev-genom-083117-021749>
- Slon, V., Hopfe, C., Weiß, C. L., et al., 2017. Neandertal and Denisovan DNA from Pleistocene Sediments. *Science*, 356(6338): 605–608. <https://doi.org/10.1126/science.aam9695>
- Slon, V., Mafessoni, F., Vernot, B., et al., 2018. The Genome of the Offspring of a Neanderthal Mother and a Denisovan Father. *Nature*, 561(7721): 113–116. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0455-x>
- Sommer, R. S., Benecke, N., Lóugas, L., et al., 2011. Holocene Survival of the Wild Horse in Europe: A Matter of Open Landscape? *Journal of Quaternary Science*, 26(8): 805–812. <https://doi.org/10.1002/jqs.1509>
- Stuart, A. J., 2015. Late Quaternary Megafaunal Extinctions on the Continents: A Short Review. *Geological Journal*, 50(3): 338–363. <https://doi.org/10.1002/gj.2633>
- Sun, X., Liu, Y. C., Tiunov, M. P., et al., 2023. Ancient DNA Reveals Genetic Admixture in China during Tiger Evolution. *Nature Ecology & Evolution*, 7(11): 1914–1929. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02185-8>
- van der Valk, T., Pečnerová, P., Díez-Del-Molino, D., et al., 2021. Million-Year-Old DNA Sheds Light on the Genomic History of Mammoths. *Nature*, 591(7849): 265–269. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03224-9>
- Vernot, B., Zavalá, E. I., Gómez-Olivencia, A., et al., 2021. Unearthing Neanderthal Population History Using Nuclear and Mitochondrial DNA from Cave Sediments. *Science*, 372(6542): eabf1667. <https://doi.org/10.1126/science.abf1667>
- Wang, J., Xia, H., Yao, J. T., et al., 2020. Subsistence Strategies of Prehistoric Hunter-Gatherers on the Tibetan Plateau during the Last Deglaciation. *Science China Earth Sciences*, 50(3): 380–390 (in Chinese with English abstract).
- Wang, Y. C., Pedersen, M. W., Alsos, I. G., et al., 2021. Late Quaternary Dynamics of Arctic Biota from Ancient Environmental Genomics. *Nature*, 600(7887): 86–92. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04016-x>
- Wei, F., 2022. Population History of the Giant Panda. Springer, New York.
- Weinstock, J., Willerslev, E., Sher, A., et al., 2005. Evolution, Systematics, and Phylogeography of Pleistocene Horses in the New World: A Molecular Perspective. *PLoS Biology*, 3(8): e241. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030241>
- Westbury, M. V., Hartmann, S., Barlow, A., et al., 2020. Hyena Paleogenomes Reveal a Complex Evolutionary History of Cross-Continental Gene Flow between Spotted and Cave Hyena. *Science Advances*, 6(11): eaay0456. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aay0456>
- Willerslev, E., Davison, J., Moora, M., et al., 2014. Fifty Thousand Years of Arctic Vegetation and Megafaunal Diet. *Nature*, 506(7486): 47–51. <https://doi.org/10.1038/nature12921>
- Willerslev, E., Gilbert, M. T. P., Binladen, J., et al., 2009. Analysis of Complete Mitochondrial Genomes from Extinct and Extant Rhinoceroses Reveals Lack of Phylogenetic Resolution. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 95. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-95>
- Willerslev, E., Hansen, A. J., Binladen, J., et al., 2003. Diverse Plant and Animal Genetic Records from Holocene and Pleistocene Sediments. *Science*, 300(5620): 791–

795. <https://doi.org/10.1126/science.1084114>
- Xiao, B., Wang, T. J., Lister, A. M., et al., 2023. Ancient and Modern Mitogenomes of Red Deer Reveal Its Evolutionary History in Northern China. *Quaternary Science Reviews*, 301: 107924. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107924>
- Xie, S. C., 2023. Geobiology. Higher Education Press, Beijing (in Chinese).
- Yang, H., Golenberg, E. M., Shoshani, J., 1996. Phylogenetic Resolution within the Elephantidae Using Fossil DNA Sequence from the American Mastodon (*Mammut Americanum*) as an Outgroup. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(3): 1190–1194. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.3.1190>
- Yang, M. A., Gao, X., Theunert, C., et al., 2017. 40, 000-Year-Old Individual from Asia Provides Insight into Early Population Structure in Eurasia. *Current Biology*, 27(20): 3202–3208. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.09.030>
- Yin, H. F., Xie, S. C., Tong, J. N., et al., 2009. On the Significance of Geobiology. *Acta Palaeontologica Sinica*, 48(3): 293–301 (in Chinese).
- Yuan, J. X., Hou, X. D., Barlow, A., et al., 2019. Molecular Identification of Late and Terminal Pleistocene *Equus* *Ovodovi* from Northeastern China. *PLoS One*, 14(5): e0216883. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216883>
- Yuan, J. X., Hu, J. M., Liu, W. H., et al., 2024. *Camelus* *Knoblochi* Genome Reveals the Complex Evolutionary History of Old World Camels. *Current Biology*, 34(11): 2502–2508. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.04.050>
- Yuan, J. X., Sheng, G. L., Preick, M., et al., 2020. Mitochondrial Genomes of Late Pleistocene Caballine Horses from China Belong to a Separate Clade. *Quaternary Science Reviews*, 250: 106691. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106691>
- Yuan, J. X., Sun, G. J., Xiao, B., et al., 2023. Ancient Mitogenomes Reveal a High Maternal Genetic Diversity of Pleistocene Woolly Rhinoceros in Northern China. *BMC Ecology and Evolution*, 23(1): 56. <https://doi.org/10.1186/s12862-023-02168-0>
- Zavala, E. I., Jacobs, Z., Vernot, B., et al., 2021. Pleistocene Sediment DNA Reveals Hominin and Faunal Turnovers at Denisova Cave. *Nature*, 595(7867): 399–403. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03675-0>
- Zhang, D. J., Xia, H. A., Chen F.H., et al., 2020. Denisovan DNA in Late Pleistocene Sediments from Baishiya Karst Cave on the Tibetan Plateau. *Science*, 370: 584–587. <https://doi.org/10.1126/science.abb6320>
- Zhang, M., Liu, Y. C., Li, Z. P., et al., 2022. Ancient DNA Reveals the Maternal Genetic History of East Asian Domestic Pigs. *Journal of Genetics and Genomics*, 49(6): 537–546. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2021.11.014>
- Zhang, N. F., Shao, X. Y., Guo, Y. Q., et al., 2023. Ancient Mitochondrial Genomes Provide New Clues to the Origin of Domestic Cattle in China. *Genes*, 14(7): 1313. <https://doi.org/10.3390/genes14071313>

中文参考文献

- 邓涛,薛祥煦,1997. 重论真马(*Equus*属)首次出现可作为第四纪下限的标志. 地层学杂志,21(2): 109–116.
- 杜至诚,盛桂莲,胡家铭,等,2025. 中国东北晚更新世真猛犸象的线粒体遗传多样性及其演化历史. 科学通报, 70(1): 121–133.
- 李涛,赖旭龙,王颀,等,2004. 大熊猫的分类与演化综述. 地质科技情报,23(3): 40–46.
- 盛桂莲,袁俊霞,伊剑,等,2009. 河北秦皇岛灵仙洞斑鬣狗化石的古DNA初步分析. 地球科学,34(6): 877–883.
- 王建,夏欢,姚娟婷,等,2020. 青藏高原末次冰消期狩猎采集人群的生存策略研究. 中国科学:地球科学,50(3): 380–390.
- 谢树成,2023. 地球生物学. 北京:高等教育出版社.
- 殷鸿福,谢树成,童金南,等,2009. 谈地球生物学的重要意义. 古生物学报,48(3): 293–301.