



从豹猫到家猫 ——溯源中国古代伴生人类五千年的猫

韩雨^{1,2,3}, 赵瑶瑶⁴, 罗述金^{1,2,3*}

1. 北京大学生命科学学院, 基因功能研究与操控全国重点实验室, 北京 100871

2. 北大-清华生命科学联合中心, 北京 100871

3. 北京大学生态研究中心, 北京 100871

4. 中国农业博物馆, 北京 100125

* 联系人, E-mail: luo.shujin@pku.edu.cn

收稿日期: 2025-01-16; 接受日期: 2025-03-27; 网络版发表日期: 2025-04-17

摘要 家猫是人类社会重要的家养动物, 然而家猫在中国的起源一直存在诸多争议. 本文总结了关于中国家猫起源的多种学术观点, 通过最新的古基因组学研究成果展示了在历史上除家猫(*Felis catus*)以外存在不同属的另一种长期与人类伴生的小型猫科动物——豹猫(*Prionailurus bengalensis*), 并通过古籍文献的考证获得了独立验证. 从5400年前的仰韶文化(5000~3000 BCE)到1800年前的东汉末期(184~220 CE), 豹猫曾经在长达3500余年的时间里和人类维持着共栖的关系, 占据着类似家猫在人类社会中的生态位. 这段关系随着东汉灭亡终止, 豹猫遗存从考古遗址中消失, 取而代之的是由非洲野猫(*Felis lybica*)驯化而来的、兼具捕鼠和宠物功能的家猫, 其遗存在唐以后大量出现. 古代家猫可能在隋唐时期(581~907 CE)从地中海东岸地区经中亚沿陆上丝绸之路传入中国, 该时期晚于目前学界的新石器时代(3500 BCE)或汉代(202 BCE~220 CE)起源假说. 通过古DNA研究, 证明中国迄今为止最古老的家猫来自陕西省榆林市靖边县统万城遗址的唐代遗存(750 CE), 并基于基因型重构复原了其表型. 古基因组分析与历史文献研究相结合, 确定了中国家猫的起源时间与传入路径, 为理解人类与动物的关系提供了新的视角, 并揭示了豹猫和家猫这两种曾在中国古代伴生人类的小型猫科动物, 最终如何沿着不同的社会文化路径走向了迥异的结局.

关键词 中国家猫, 豹猫, 起源, 古基因组, 历史文献

新石器时代革命推动了人类从采集狩猎向农业经济的转变^[1]. 在漫长的农业历史进程中, 一些小型猫科动物与人类逐渐发展出具有共栖或驯化特征的共生模式^[2-4]. 中国作为东亚地区农业文明的重要发源地, 小型猫科动物也融入中国古人的生境之中, 在人类社会中扮演着捕

鼠或宠物的角色^[2]. 本文聚焦豹猫(*Prionailurus bengalensis*)和家猫(*Felis catus*)两种与中国古代社会密切关联的猫科动物的研究, 并结合历史文献记载, 回溯二者的起源、演化、传播及与人类互动的历史, 从而系统性地构建自新石器时代到历史时期人猫关系的完整时空框架.

引用格式: 韩雨, 赵瑶瑶, 罗述金. 从豹猫到家猫——溯源中国古代伴生人类五千年的猫. 中国科学: 生命科学, 2025, 55: 871-884

Han Y, Zhao Y Y, Luo S J. From leopard cats to domestic cats—tracing the 5000-year history of small felids living with ancient humans in China (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2025, 55: 871-884, doi: [10.1360/SSV-2025-0013](https://doi.org/10.1360/SSV-2025-0013)

1 中国古代人类聚落中的猫

1.1 家猫的驯化起源

学界认为, 家猫可能起源于距今一万年左右的近东地区, 其驯化遵循共栖路径(commensal pathway)^[4]. 随着新石器时代革命的到来^[1], 农业以及定居生活方式出现, 人类聚落内部或周围区域种植或储存了大量的作物, 这也就导致小型啮齿目动物在人居环境的富集, 进而吸引了作为捕食者的小型野生猫科动物. 猫在这个过程中受益于相对丰富的食物资源, 并且不对人类本身产生负面的影响, 从而被人类接纳, 二者构成了共栖关系(commensal relationship)^[4]. 在此背景下, 猫对人类环境的依赖性日益增强, 最终走向驯化.

目前, 世界最古老的与人类关系密切的“家猫”出土于距今9500年的塞浦路斯岛^[3]. 该岛屿邻近欧亚大陆的近东地区. 在岛上的一处人类的墓葬中发现了一具小型猫科动物的遗骸, 且被放置在墓主人身侧. 这种特殊的埋葬方式, 显示了这只小型猫科动物和墓主人存在着密切的关系. 最为关键的是, 塞浦路斯岛并没有原生的小型猫科动物, 所以这只猫大概率经由人的介导跨海而来到岛上. 研究人员由此推测, 这是一只被人类驯化的猫.

来自遗传学的证据支持家猫的近东起源说, 并揭示了家猫的祖先为现今仍有野生种群续存的非洲野猫(*F. lybica*). 除非洲野猫以外, 世界范围内还生存着其他类野猫的种或亚种, 它们分别是位于欧洲的欧洲野猫(*F. silvestris*), 位于中亚的亚洲野猫(*F. ornata*), 分布在中国青藏高原东部的荒漠猫(*F. bieti*)以及非洲南部的南非野猫(*F. cafra*)^[5]. 通过分析全球家猫和野猫的线粒体DNA序列及核基因组微卫星位点基因型, 研究者发现, 如今所有的家猫都和分布在近东的非洲野猫密不可分. 此外, 现今家猫的母亲系遗传起源分为5个线粒体DNA单倍型类群(mitochondrial haplogroup)^[5]. 2017年, 一项基于古代线粒体DNA片段的研究进一步揭示了古代欧亚大陆西部家猫及非洲野猫单倍型类群的地理分布模式: 单倍型类群IV-A主要分布于土耳其的安纳托利亚, IV-B主要分布于地中海东岸, IV-C主要分布于埃及^[6]. 然而, 限于材料的不足, 这些关于家猫遗传学的研究仅限于欧亚大陆西部, 没有涵盖包括中国在内的欧亚大陆东部的样品, 因此, 关于东亚家猫的驯化起源在当时依然未知.

1.2 中国家猫的起源

直到2021年, 一项关于中国本土家猫的种群基因组学研究发现, 中国家猫的祖先与全世界其他家猫一样, 起源于非洲野猫^[7]. 该研究首次报道了中国两种本土野猫——荒漠猫(*F. bieti*)和亚洲野猫(*F. ornata*)——的全基因组信息, 并发现位于中国青藏高原东部的家猫其基因组中包含少量的同域分布的荒漠猫成分(小于10%). 分析显示, 这些荒漠猫的成分来自近几十年来荒漠猫对于扩散至青藏高原的同域家猫的遗传渐渗, 并非荒漠猫参与了中国家猫的驯化历程^[7]. 因此得出结论, 中国的家猫起源于近东, 随后再经由人类介导传入. 那么, 家猫又是何时到达中国的呢?

关于这一问题, 学术界曾普遍存在两种观点, 分别是新石器时代起源假说和汉代起源假说. 支持新石器时代起源假说的证据来自距今5400多年的陕西泉护村遗址^[2]. 该遗址出土了至少三只不同个体的小型猫科动物遗骸. 通过碳氮稳定同位素分析发现, 它们的食物中可能包含有大量与粟黍相关的C4成分. 这一食性与人类以及家养动物相近, 而与野生动物趋异. 猫作为食肉动物, 不会直接以谷物为主要能量来源, 其食物中C4成分大概率来自所捕食的盗取人居环境中粟黍作物的小型啮齿目动物. 该研究进一步推论, 这种小型猫科动物很可能已经呈现出在人类聚落中捕鼠的常态模式, 和家猫具有相似的生态位^[2]. 然而, 后续的几何统计^[8]及线粒体基因组古DNA分析^[9]均显示, 泉护村古猫并非家猫, 而是与家猫不同属的豹猫(*P. bengalensis*), 与猫属的家猫或非洲野猫遗传关系甚远. 这一系列研究虽然推翻了中国家猫的新石器时代起源假说, 却揭示了一项令人兴奋的发现: 在非洲野猫之外, 亚欧大陆东部还存在着另一种与人伴生的小型猫科动物——豹猫, 它们在新石器时代和人类建立起共栖关系^[10].

中国家猫的汉代起源假说似乎有更为扎实的证据支持. 随着丝绸之路的开通, 汉代东西方之间文化贸易的频繁交流, 家猫也有可能作为一种来自西方的文化要素被引入东方^[11,12]. 文献方面, 汉代出现了猫在人类聚落中捕鼠的记载, 小型猫科动物的图案多次出现在马王堆汉墓出土的漆盘上, 有学者将其识别为家猫^[13]. 更为关键的是, 这一时期有所谓家猫骨骼遗存的发现. 在汉长安城城墙西南角遗址的发掘中, 出土了一件小

型猫科动物尺骨, 研究者认为其形态类似于家猫^[14]. 该发现曾被作为中国家猫起源于汉代的直接证据.

然而, 中国家猫的汉代起源假说尚存诸多疑点. 首先, 古代文献中的“猫”可能泛指各种小型猫科动物, 既包含家猫也有其他野生猫科动物. 即便与捕鼠相联系, 如今已有新石器时代的豹猫在人类聚落中捕鼠的先例^[2,8,9], 因此很难判定文献中记载的“猫”具体为何种属. 此外, 马王堆汉墓漆盘所绘小型猫科动物(图1), 仔细审视可以发现它们具有明显的斑点花纹^[13]. 该特征除了少数几种现代选育的品种, 在家猫中并不常见, 却是豹猫的典型形态特征^[15]. 再次, 小型猫科动物在骨骼形态上差异微小^[8], 仅通过肉眼辨识和测量对于汉长安城出土的“家猫”骨骼遗存进行种属鉴定是不够严谨的. 综合而言, 支持中国家猫汉代起源的证据并不充分.

1.3 关于中国家猫起源的遗留问题

综上所述, 目前研究已确定中国家猫来自近东的非洲野猫驯化而来的家猫. 但是, 家猫何时到达中国依然未知. 而且, 近东实际上是一个宽泛的地理概念, 不同演化起源的非洲野猫和家猫在近东地区的分布具有地域差异. 中国家猫具体来自近东何处, 经由什么路径而来, 其中所涉及的东西方区域间的文化贸易交流及人类迁徙扩散, 值得探讨和深思. 再者, 曾经和中国古人在新石器时代建立密切关系的豹猫, 如今已在人类生活中悄然隐身. 那么, 豹猫和人类的共栖关系何时走向衰落? 又是什么样的原因导致它们消失呢? 诸多问题, 有待进一步探索.

2 古DNA揭秘中国古代与人伴生的猫

2025年, 一项古代基因组学研究获取了中国境内14个考古遗址出土的22份小型猫科动物骨骼样本, 通过地层学及¹⁴C测年技术, 证实其完整覆盖新石器时代中晚期至明清时期的时间序列(3500 BCE~1850 CE), 并从中获取7个核基因组(2.4×~6×)和22个线粒体基因组(12×~304×). 这些样品中包括仰韶文化时期泉护村遗址和汉代长安城城墙西南角遗址等关键时空节点的小型猫科动物遗存. 通过对这批数据的分析, 首次构建了中国小型猫科动物与人类环境互动的时空框架^[16].



图1 豹猫形象在马王堆漆器中的展现. 图片来自湖南省博物馆藏品数据库(https://www.hnmuseum.com/zh-hans/zuixin_tuijie)

Figure 1 Leopard cat imagery on lacquerware from Mawangdui. The image is from the Hunan Provincial Museum Collection Database (https://www.hnmuseum.com/zh-hans/zuixin_tuijie)

2.1 新石器时代到汉代(约3500 BCE~220 CE)

该研究中, 基于线粒体基因组构建的系统发生树显示, 22份来自中国考古遗址的小型猫科动物遗存的线粒体单倍型分别归属于7只豹猫、1只亚洲野猫或荒漠猫以及14只家猫. 对种属鉴定结果及年代数据的整合, 清晰地揭示了豹猫与家猫出现的时间序列. 从新石器时代晚期到东汉末年(3500 BCE~220 CE), 所有样品里, 除一份线粒体DNA归属为亚洲野猫/荒漠猫的样品外, 均为豹猫, 其中也包括了汉代长安城个体, 该样品在之前的形态研究中曾被鉴定为家猫. 自汉末之后的样品全部为家猫, 豹猫则从人类聚落的考古遗址中消失. 据此推测, 自新石器时代起止于汉代, 豹猫和中国古人的共栖关系维持了超过3500年的时间^[16].

豹猫(*P. bengalensis*)是亚洲特有且分布广泛的小型野生猫科动物. 它们与家猫的祖先非洲野猫遗传距离较远, 二者分别属于豹猫属(*Prionailurus*)和猫属(*Felis*), 具有生殖隔离, 在自然状态下不会杂交并产生后代^[15]. 豹猫具有较强的适应性, 栖息地以森林为主, 涵盖热带雨林、阔叶林、季风林、针阔混交林、灌丛林等自然环境, 也能耐受农田和种植园等干扰较大的人工环境^[17~20]. 遗传学研究将豹猫分为大陆豹猫(Mainland)和巽他豹猫(Sunda Islands)等遗传距离甚远、达到了物种水平分化的两大支系^[17]. 由于地理阻隔以及第四纪冰河时期复杂的地质和气候历史, 这两个支系在大约150万年前分化, 现今在马来半岛交汇. 豹猫在亚洲大陆遍及南亚次大陆、中南半岛, 向北延伸到俄罗斯远东和朝鲜半岛, 在中国除西部和北部干

旱区以外各地均有分布记录^[19]。

研究中涉及的7只古代豹猫均来自黄河中游。此前, 限于样品的缺乏, 关于这一区域内豹猫的群体遗传学研究尚属空白。通过对其中3只古代豹猫核基因组数据分析发现, 相对于中国南方以及东南亚中南半岛的豹猫, 它们与俄罗斯远东地区的豹猫关系最为密切。然而, 基于7只古代豹猫的线粒体基因组系统发生树显示, 其中4只与中南半岛种群的个体聚在一起, 另外3只则与俄罗斯远东的豹猫聚在一起。特别需要提及的是一份来自河南郑韩故城的豹猫标本。该个体在核基因组上与俄罗斯远东的豹猫相似, 但其线粒体基因组却与中南半岛的豹猫种群归属一群。因此, 黄河中游的豹猫可能主要与亚洲大陆北方的种群相近, 同时一定程度上也受到来自南方大陆种群的基因流影响^[16]。

综上所述, 豹猫是亚洲特有的小型野生猫科动物, 其遗传多样性反映了与区域复杂的地质和气候历史相关的动态演化历程。自新石器时代以来, 位于黄河中游的豹猫和人类维持了长达3500多年的共栖关系。不过, 从汉代末期开始, 豹猫从人类聚落的考古遗址中消失, 意味着这段共栖关系走向衰落。那么, 是什么样的原因导致了这段共栖关系衰落呢?

2.2 汉末至隋唐时代(220~750 CE)

动物考古研究记录显示, 从东汉末年, 亦即研究中在人类聚落发现最后一只豹猫的时代, 到中晚唐时期(约750 CE, 中国最老家猫所属的时代)约六个世纪的时间跨度内, 考古遗址中几乎未见任何小型猫科动物遗存^[16,21]。这与研究数据^[16]中汉代及以前(8份)和唐代及以后(14份)的小型猫科动物遗存数量形成显著对比。结合历史气候和人口记录^[22,23], 作者认为该现象可能对应于汉代以来与人类共栖的豹猫种群衰退的深层动因。自东汉政权崩溃至隋唐王朝建立期间, 中国社会经历了长达数世纪的剧烈动荡和秩序崩塌, 与此同时气候环境由暖湿向干冷转变, 导致战争频发、人口锐减及聚落规模收缩。豹猫和人类共栖的基础为稳定发展的农业^[2,4,24], 而汉唐之间, 中国农业的发展恰恰处于低谷。很可能就是在这一时代背景下, 豹猫和人类的共栖关系走向低潮甚至终结。

此外, 作者还认为古代禽类饲养策略的演进也可

能导致了豹猫与人类共栖关系的式微。南北朝时期(420~589 CE)农学典籍《齐民要术》的记载显示, 家鸡(*Gallus gallus domesticus*)饲养模式在此时发生转型, 从传统的散养模式转向集约化的笼养^[25]。该模式的出现压缩了家禽的活动空间, 使得豹猫一旦侵入笼舍, 极易导致整群家鸡被猎杀。在此情境下, 豹猫的角色发生根本性转变。它们失去了因控制鼠害而拥有的“益兽”优势, 其捕食行为直接威胁人类的资产, 从而变为“害兽”, 并加剧与人类的冲突, 进而导致共栖关系的解体。

2.3 唐中晚期(约750~907 CE)

根据古DNA和测年分析结果, 研究者首次确切证明中国目前最古老的家猫证据来自距今约1200年前中国陕西北部统万城遗址的中晚唐遗存^[16,26]。统万城最早是南北朝时期匈奴人建立的大夏政权的都城, 后世依然沿用为人类居住地, 今属陕西省榆林市靖边县。考古工作者在该城址的唐代遗存发现了一个近乎完整的小型猫科动物头骨。针对其线粒体基因组和核基因组进行分析, 结果显示与家猫一致。放射性同位素¹⁴C, 进一步将年代框定在了唐中晚期(约750 CE)。该个体也就成为截至目前中国年代最为久远的家猫, 意味着家猫引进中国的时间很可能是在隋唐时期, 时期上限不早于1400年前, 这远晚于目前学界的家猫新石器时代或汉代起源的推定^[2,16,27]。

家猫线粒体基因组的研究同时也为家猫传入中国的具体源头和路径提供了线索。样本中, 来自中国古代的14只家猫和38只现代家猫中的31只(81.6%)属于线粒体基因组单倍型类群IV-B。这个支系在欧亚大陆西部的古代和现代家猫群体中较为罕见^[6,28]。但是, 来自古代中亚占肯特遗址(Dhzankent)(今属哈萨克斯坦)^[29]与中唐统万城家猫同时代的一只家猫遗存(750 CE)以及一只来自现代地中海东岸的非洲野猫, 却和中国家猫属于相同的线粒体DNA单倍型类群(IV-B)。这些证据表明, 家猫进入中国的渊源或与中亚以及地中海东岸有关^[16]。

基于核基因组的研究支持了这一发现。主成分分析(PCA)^[30]整体上将中国古代家猫样品分为3个主要类群, 分别对应于欧亚大陆西部的家猫、中国和中亚的家猫, 以及地中海东岸的非洲野猫。但是, 在PC1中, 中国的古代家猫、中亚的古代家猫以及来自地中海东

岸地区的非洲野猫则密不可分, 而与欧洲的家猫相距甚远. Outgroup f_3 -statistics 分析^[31,32]也展现了相同的模式, 即中国、中亚及地中海东岸的家猫或野猫遗传关系密切. 并且 f_3 -statistics 还进一步揭示和中亚的古代家猫遗传距离最近的是中国最古老的唐代统万城家猫, 之后才是位于中国东部且时代更为晚近的家猫. 以上三者在 ADMIXTURE 分析^[33]中 ($K=6$) 共享有相同的祖先成分^[16].

这些分析表明, 中国最早的家猫可能来自地中海东岸, 向东亚的传播可能经由中亚地区, 首先到达中国西部. 连接这三个地理节点的路线恰与陆上丝绸之路的贸易路线相吻合^[11,29]. 目前中国最古老的家猫能追溯到的唐朝, 正是丝路贸易达到顶峰的时期^[11,16,29]. 综上推测, 家猫经人为介导自西向东传入中国, 很可能与丝绸之路的经济文化交流有关.

此外, 一定比例的当代中国家猫(28.4%)拥有 IV-B 以外的在现今土耳其安纳托利亚及欧洲较常见的线粒体 DNA 支系 IV-A, 因此不排除中国的家猫另外的一条引入路线. 考虑到这一线粒体单倍型类群主要发现于来自中国南部和东部沿海地区(浙江、广东等)的现代家猫, 其祖先或许是泛海而来, 并且到达中国时代相对 IV-B 而言更为晚近^[16].

假定如前文所言, 豹猫从人居环境中消失是由于汉末社会动荡以及农业经济的衰退, 那么, 当唐王朝建立, 中国社会走向另一个黄金时代时, 农业经济已然恢复, 豹猫是不是应当回到人类聚落中, 延续之前的共栖关系呢? 然而, 豹猫并没有重现于人类聚落, 相反, 家猫占据了考古遗址中小型猫科动物的空位. 与豹猫相同, 家猫也是以人类聚落中的小型啮齿目动物为主要的食物来源, 二者共享有相似的生态位^[2,10], 也就是说, 它们实际上构成了竞争关系. 然而, 从一万年前的非洲野猫开始进入驯化历程的家猫相比于豹猫, 更适应人类聚落环境, 并且因为性格温顺兼具宠物的功能, 从而更容易得到人类的爱护. 以上优势, 或许使得家猫在人类主导的环境中更具竞争力, 进而阻止了豹猫恢复和人类的共栖关系. 有趣的是, 对欧洲古代黑家鼠的研究表明, 黑家鼠种群随着罗马帝国的衰落而消失, 并在社会经济条件恢复后, 来自其他地理起源的黑家鼠才重现人居环境^[34]. 处于欧亚大陆两端, 和人类共栖的不同物种, 在相似的历史背景下, 其兴衰历程却截然不同.

2.4 唐代之后(约907 CE之后)

在14只中国古代家猫样本中, 除了1只明确为唐代以及1只大致属于唐末或五代十国时期的家猫, 剩余12只的年代均属于五代十国至清代(907~1900 CE)^[16]. 可见, 中国考古遗址中的家猫在这一时段较为常见, 印证了宋金时代之后家猫在中国社会的普及.

宋金之后的家猫的遗传多样性处于承前启后的位置. 首先, 这一时代的家猫继承了中国唐代家猫的遗传成分, 在线核基因组和线粒体基因组上均与唐代家猫展现出相似性. 其次, 它们又和中国当代家猫的遗传关系相近. 值得注意的是, 这些古代家猫样本均没有来自荒漠猫和亚洲野猫这两种中国本土野猫类群的遗传渗透影响, 其线粒体DNA均属于家猫或野生祖先非洲野猫, 而基于 ADMIXTURE^[33]和 D -statistics^[31,32] 的核基因组分析没有显示本土野猫与古代中国家猫之间存在基因交流. 这也与之前发表的研究结果相印证, 即中国家猫受到荒漠猫遗传渐渗的时间发生在近现代, 且局限于青藏高原东部的荒漠猫分布区. 由非洲野猫驯化而来的家猫, 经由人类介导抵达中国的1000多年里, 其遗传构成基本保持稳定.

2.5 中国最老家猫的遗传学表型重构

通过DNA研究还获取了唐代统万城家猫样本覆盖深度为16×的基因组测序数据, 并分析了与性别、毛色、斑纹、毛发、尾型以及遗传疾病等多种表型相关的基因型以复原其外观^[16].

首先, 性别鉴定中, 统万城家猫X染色体与常染色体测序深度的比例接近1:2, 证明其为雄性.

其次, 在毛色及斑纹的研究中, 统万城家猫的 *KIT* 基因上发现了逆转录病毒(*FERV1*)插入的信号, 该突变导致个体呈现纯白或白斑的毛色^[35]. 研究表明, 中国或东亚家猫的毛色中, 纯白和白斑的比例要高于世界上其他区域. 而对于中晚唐至20世纪初以家猫为主题的绘画作品中的图像分析显示, 白猫(纯白或白斑)在中国家猫的种群中比例达到了85%, 远高于现实中白猫在群体中的比例, 这或许也暗示着东方文化对白色表型的审美偏好与人工选择. 当然, 这也可能是由于最早传入中国的家猫的种群较小, 更容易受到遗传漂变的随机因素影响^[16].

此外, 在两碱基的缺失(c.123_124del)导致家猫出

现黑毛色的*ASIP*基因上^[36], 统万城家猫的基因型为杂合, 鉴于黑色性状的隐性遗传模式, 该个体很可能不具有黑色毛发。统万城家猫在X染色体连锁的橘色位点上为野生型, 因此也不带橘色^[37,38]。其他几种毛色, 如蓝猫“淡化”色(*Dilution MLPH*)^[39]、古铜色(*Copal MC1R*)^[40]、暹罗猫典型的重点色(*Siamese TYR*)^[41]、巧克力色(*Chocolate TYRP1*)^[42]等, 在相关基因位点均为野生型或由于数据质量问题无法确定。由于这些毛色多见于经过人工培育的现代家猫品种中, 古代家猫大概率不携带这些毛色。斑纹方面, 统万城家猫的*TAQPEP*^[43]和*DKK4*^[44]基因上, 未被发现导致漩涡纹或导致无斑点条纹的“麻色”性状的突变, 这表明该个体很可能体表呈野生型的条状斑纹, 即野生型狸花猫的纹样^[16]。

对于*FGF5*, *HR*, *KRT71*, *LPAR6*, *LIPH*等多个毛发类型相关基因^[45-48]的分析, 排除了统万城家猫为卷毛或长毛的可能性。对于*HES7*^[49]和*T*^[50]基因等尾型相关基因的分析, 排除了其为短尾和折尾的可能性。此外, 这只中唐家猫的基因组中也没有检测到现代家猫品种中携带的遗传缺陷^[16]。综合以上分析, 这只出土于中唐统万城遗址的雄性家猫是中国历史上至今为止发现的最古老的家猫, 它的外观可能为短毛、长尾、全身纯白或者部分白斑的狸花猫, 不带黑色或橘色毛色, 也不携带现代家猫品种常见的遗传缺陷^[16]。

3 古籍文献验证中国古代与人伴生的猫

3.1 汉代及之前

为进一步验证动物考古DNA研究的发现, 我们对中文古籍开展了独立的文献考证, 以期获得来自历史证据的支持。汉代及以前的文献记载中并没有明确的关于家猫的记载, 但已可见一些关于中国古代的“猫”的记录。比如西周时期的《诗经·大雅·韩奕》中, 形容韩侯的封国山川广大、物产丰富时用了“有猫有虎”^[51]一句, 这是现存文字记载中最早出现的“猫”字, 其所指代的对象并非家猫, 而是一种作为捕猎对象的野兽。刘敦愿《含义复杂的中国古代虎崇拜》中推测“也许就是今天的猯”^[52], 其实除了猯, 也可能是另一种中型猫科动物金猫。周代史书《逸周书》记载武王狩猎时所获禽兽中也有“猫二”, 与之并列的是“虎二十有二”^[53], 可见在周代人眼中, “猫”是一种与虎并

称的野兽。当然, “猫”字的含义随着时代发展也在发生变化。成书于西汉的《礼记·郊特牲》记载周代天子举办的农业祭祀“大蜡”中已经开始崇祀“猫”了: “迎猫为其食田鼠也, 迎虎为其食田豕也。”^[54] 猫虎成为禽兽中助田除害的益兽代表, 这里的“猫”指的是捕食田鼠的中小型猫科动物的合集。

“狸”字的含义比较稳定, 指的是因皮毛而成为捕猎对象的小型野猫, 有时候也特指豹猫, 而且到汉代这种特指情况越发明显。西汉杨雄说: “辩人狸别, 其文萃也。狸变则豹, 豹变则虎。”^[55] 推测这里的“狸”可能指代豹猫, 豹猫身上的斑点与豹相似, 古人才产生了豹猫长大就会变成豹的联想。西汉刘安(179~122 BCE)《淮南子·泰族训》说: “狸执鼠, 而不可脱于庭者, 为搏鸡也。”^[56] 这种爱捕鸡的“狸”应该也是豹猫, 后世豹猫也有俗名称为“鸡豹”或“抓鸡虎”。豹猫因“执鼠”而与人建立了密切关系, 走进人类聚落, 因此汉代及以前的图像中偶尔也能看到豹猫的身影。云南省博物馆所藏战国时期滇国的虫兽纹铜臂甲, 上面篆刻着一条完整的食物链: 昆虫-蜥蜴-公鸡-豹猫, 豹猫与公鸡的身体大小相似, 浑身有着圆形实心的花纹, 正符合豹猫的形象(图2)^[57]。这描述的是因捕鼠与人建立共生关系的豹猫, 也会在农家里捕食家鸡的情况。

传世文献记载中有证据表明, 到了汉代, 这种人猫共栖关系似乎更加紧密。汉代人可能已经有意识地在野外捕捉野生小型猫科动物或其幼崽进行驯化以捕鼠。西汉刘向(77~6 BCE)《说苑》记载: “骥驥騄駼, 倚衡负轭而趋, 一日千里, 此至疾也, 然使捕鼠, 曾不如百钱之狸。”^[58] “百钱之狸”是以较为昂贵的百钱价格购买的野猫, 有可能是王宫贵族或者富庶家庭从市场购买的选育出来可供“驯化”的捕鼠狸。结合古DNA研究^[16], 我们推断此时的“狸”最可能指代的物种正是豹猫。

汉代文献中常将狸与骏马相比较, 一定程度反映了当时人与“狸”的共生关系。刘向《新序》记载齐国闾丘卬与宣王对话时说: “骅骝騄駼, 天下之俊马也, 使之与狸鬪试于釜灶之间, 其疾未必能过狸也。”^[59] 这里豹猫和黄鼠狼同时出现于厨房的“釜灶之间”, 很可能是被老鼠吸引过来或来窃食。《说苑》另一处记载“骅骝騄駼, 足及千里, 置之宫室, 使之捕鼠, 曾不如小狸”^[58], 则明确表明把狸“置之宫室”, 与《淮南子》“不可脱于庭”的描述相互印证, 当时人可能是将狸关在或拴在屋内捕鼠的。“小狸”的描述可能是因为

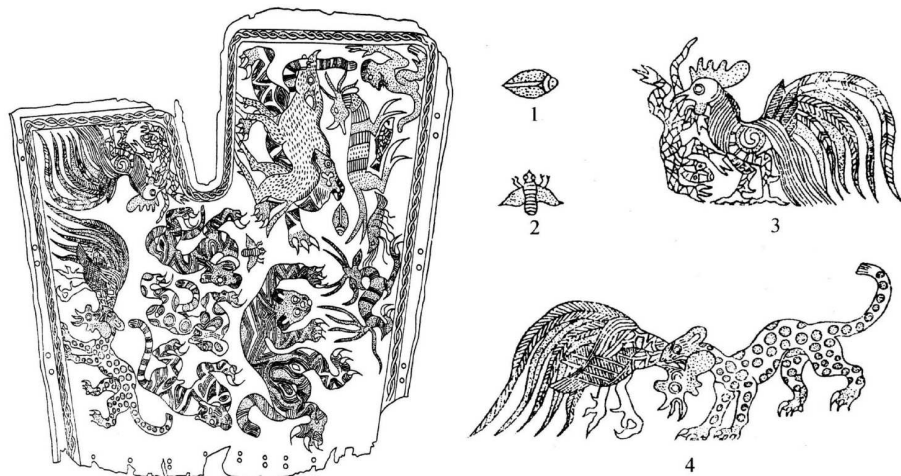


图 2 云南江川李家山古墓群发掘的虫兽纹铜臂甲上篆刻的“食物链”。1展示了昆虫的形象；2展示了展翅形态的昆虫；3展示了公鸡捕猎蜥蜴的场景；4展示了豹猫捕猎公鸡的场景。图片引自文献[57]，已获得中国社会科学院考古杂志社版权许可

Figure 2 The “food chain” engraved on the Insect and Beast Patterned Bronze Armguards unearthed from the ancient tomb complex at Li-Chia-Shan in Chiang Ch’uan County, Yunnan. 1, Depiction of insects; 2, insect with wings spread; 3, scene of a rooster hunting a lizard; 4, scene of a leopard cat hunting a rooster. Image from ref. [57], copyright permission granted by Editorial Office of Archaeology, Chinese Academy of Social Sciences

体型比马小，也可能是狸的幼崽。结合汉代人整理的《礼记·月令》“七月……狸子肇肆”^[60]及《尔雅》中“狸子獾”^[61]的记载，当时人们对狸子的生长规律和命名有极大关注，可能与从野外探穴取狸子出售或者驯养为“家猫”有关。可以印证这一推测的文献是唐代陈黯(805~877 CE)《末猫说》记载了从野外取狸子蓄养的情况：“莽苍之野有兽，其名曰狸，有牙爪之用，食生物，善作怒，才称捕鼠。遂俾往，须其乳时探其子以归畜。”^[62]这种做法可能是历史流传下来的驯养豹猫的经验和方法。

3.2 汉代至唐代

汉代至唐代之间，对应于中国考古遗址出土的小型猫科遗骸和古DNA记录的空缺，关于人居环境中小型猫科动物的文献和图像记载出现阶段性空白。魏晋南北朝时期经历了长时间的战乱和分裂，民生凋敝，农业的发展也受到严重阻碍。与之相应的，作为农业社会捕鼠的动物，狸除了偷鸡，其形象也成为志怪故事的重要主角，而猫的记载也仅见于数处文献中。晋代郭璞注《尔雅》“蒙颂獾状”时说：“即蒙贵也。状如雌而小，紫黑色，可畜，健捕鼠，胜于猫。”^[61]这里提到蒙贵捕鼠胜于猫，蒙贵“可畜”对应的是猫的不可畜，则在晋代“猫”仍不易驯养，这里的“猫”可能仍是豹猫，因其

优秀的捕鼠能力和与人共栖的关系，与《礼记》中因捕鼠而被祭祀的“猫”的意义结合起来，获得了“猫”这一名称。“猫”至此成为了居家捕鼠动物的代名词。北魏贾思勰《齐民要术》记载的既有猫也有狸。“作神曲方”中记载“其屋：预前数日著猫”，能提前几日将猫放在作曲的屋子里，说明当时猫的数量不少且易找到。狸则出现在养鸡、养鹅鸭的条目中：“鸡栖：宜据地为笼，笼内著栈。虽鸣声不朗，而安稳易肥，又免狐狸之患。”养鹅鸭则“欲于厂屋之下作窠，以防猪、犬、狐、狸惊恐之害。”^[25]可见野狸被视为家禽的天敌。南朝文献中也有相似的记载。唐代《一切经音义》引梁陈之际顾野王《玉篇》解释“猫”和“狸”的词义说：“顾野王云：‘似虎而小，人家养畜，令捕鼠。或从犬作猫，俗字也。’”“顾野王云：‘亦似虎而小，野兽，亦猫之类。俗谓之野猫。好偷人家鸡食之。’”^[63]可见“狸”是好偷鸡的豹猫。但由于文献没有更详细的说明，魏晋南北朝时期的“猫”是什么物种并不明确，无法确定是从域外零星引进的家猫，还是长期与人共栖而被“驯化”的居家捕鼠的豹猫。考古DNA的证据在这一时期也付阙如^[2,8,16]，期待未来有更多的新材料或能得出确切的结论。

3.3 唐代

唐代之后，关于家猫的文字及绘画记录呈爆发式

增长。与靖边统万城遗存的最早唐代家猫骨骼几乎同一时代的段成式(803~863 CE)在《酉阳杂俎》中记载了唐代猫的情况:“目睛旦暮圆,及午,竖敛如綖。其鼻端常冷,唯夏至一日暖。其毛不容蚤虱。黑者,暗中逆循其毛,即若火星。俗言猫洗面过耳,则客至。楚州射阳出猫,有褐花者。灵武有红叱拨及青骢色者。”^[64]段成式明确提到了猫有“黑者”,这是家猫才有的毛色,而且应该是当时常见的家猫毛色。西北地区的灵武(今属宁夏)有红色和青骢色的猫,东南沿海的楚州射阳(今属江苏)出现了带褐花的猫,而中唐统万城遗址雄性家猫的外观可能为短毛、长尾、全身纯白或者部分条状斑纹的加白狸花猫,不带黑色或橘色毛色,由此可见分布在广阔唐土上的家猫已出现了毛色的差别。家猫传入中国是一个较长时期内多次积累的结果^[36],不同地区的审美偏好及人们对稀见事物的好奇,亦或是不同传入路线上家猫来源的不同,均可能导致唐代传入的家猫毛色的不同。此外,还有与猫有关的俗语出现,可见中晚唐时期养猫风气之盛,人猫关系更加亲密,人对猫习性的观察和认识也更加深入,这可能是家猫从域外引进后带来的人猫关系变革。

与日常养猫之风相呼应的,是在中晚唐时期的几座墓室壁画中出现了猫的身影。河南安阳刘家庄北地唐墓M126墓室壁画中东壁“灯擎左侧绘一白地团花绿色菱形纹绣墩,其上蹲卧一只黑白花猫”;墓室“北端一组绘一只大木箱,五名侍女,两只猫”,大木箱后面的一个高几上“蹲卧一黑白花猫,双目炯炯,口衔一绳,一端系一条鱼,垂于箱侧”。猫与同组的侍女构成了一幅侍奉主人晨起洗漱、洒扫居室的日常生活画面。黑白花猫显然是从域外传入的家猫。该墓主人郭燧,卒于太和元年(827 CE)。与M126相距甚近出土的墓葬M68,据研究与M126时代相近,可能都是郭氏家族墓,墓室壁画的东壁北端“桌上绘两只花猫”(图3)^[65]。另一座河南安阳北关的墓葬为唐代中层贵族赵逸公与夫人孟氏的合葬墓,建于唐文宗太和三年(829 CE)。在墓室东壁的壁画中部有一个黄色的大箱柜,“箱柜左、右两端各绘一只黑花猫,项系铜环,左边一只卧在宝盒上回头张望,右边一只卧在箱角目视前方”^[66](图4)。这两只黑背白腹的家猫同样也是与两位侍女处于同一室内空间中。可以推测,晚唐时期墓室壁画中家猫与侍女的组合可能已经成为安阳地区中层贵族墓葬的一个定式,而家猫应该早于9世纪初期就已经成为安阳一带居民喜



图3 河南安阳刘家庄北地唐代68号墓墓室东壁壁画。图片引自文献^[65],已获得中国社会科学院考古杂志社版权许可
Figure 3 The mural on the east wall of Tomb M68 of Tang and Song tombs in Liujiashuang North, Anyang City, Henan. Image from ref. ^[65], copyright permission granted by Editorial Office of Archaeology, Chinese Academy of Social Sciences

爱的常见家养动物。推论可知,中国境内的丝绸之路沿线城市及其附近地区普遍养猫的时间应该是早于这一时期。

那家猫究竟何时大量进入中国呢?零星的文献证据表明可能在唐朝,支持了古DNA研究的发现。生活于唐朝贞观时期的僧人拾得有一诗:“若解捉老鼠,不在五白猫。”^[67]五白猫即身体有多块白毛的花猫,这种配色在现代家猫的毛色分类上称为“白斑”。宫廷养猫文献最早的是与女皇武则天(624~705 CE)有关。《旧唐书》记载猫在永徽六年(655 CE)的政治争斗中首次登场:“庶人良娣初囚,大骂曰:‘愿阿武为老鼠,吾作猫儿,生生扼其喉!’武后怒,自是宫中不畜猫。”^[68]武则天发布诏令不许宫中畜猫,也从侧面反映此时唐宫中有畜猫捕鼠的传统。但这一纸禁令可能并未能实施太长时间。唐张鷟《朝野僉载》记载了长寿元年(692 CE)武则天“调猫儿与鹦鹉同器食”^[69]的故事。唐玄宗开元十三年(725 CE)封禅返回后诏宫廷画家所制《金桥图》中也有猫的身影,这比墓室猫画早了一个世纪,也开启了以猫入画的传统。唐代民间养猫的情况也很兴盛,《酉阳杂俎》载李和子父子在长安坊市偷食“猫犬四百六十头”^[64],说明当时坊市养猫数量非常多。

考古DNA证据表明家猫于唐代前后传入中国的路径最可能经由丝绸之路从中亚而来^[16,29],文献记载也支持这一结论。段成式在《酉阳杂俎》中描述猫的毛色时记载“灵武有红叱拨”^[64]，“叱拨”正是粟特语“马”的意思,最早是指大宛进贡给唐太宗的宝马,这



图 4 河南安阳市北关唐代壁画墓东壁家猫图. 图片由本文作者韩雨拍摄于安阳市博物馆, 图片原发表于文献[66], 其使用已获得中国社会科学院考古杂志社版权许可

Figure 4 The mural of domestic cats on the east wall of a Tang Dynasty tomb in Beiguan, Anyang City, Henan. The image was photographed by Han Yu, author of this paper, at the Anyang Museum. Image originally published in ref. [66], copyright permission granted by Editorial Office of Archaeology, Chinese Academy of Social Sciences

里指代的是由活跃于丝绸之路的粟特(首都“马拉坎达”位于今乌兹别克斯坦撒马尔罕)商人携带入中国的红色(可能对应于家猫的橘色)皮毛的家猫. 家猫进入中国并且扩散开来之后, 成为唐代人喜爱的捕鼠动物并出现宠物化的倾向, 其形象在唐代的绘画、文学、日常用品、女性饰品、儿童玩具等方面均有表现.

3.4 宋代至清代

宋以后家猫继续传入中国, 根据文献记载推测此时应该以海上丝绸之路舶载家猫为多. 北宋乐史编写于太平兴国年间的《太平寰宇记》记载的青州(今属山东)土产除了“海鱼、盐、丝、绵、绢”, 还有一条“今贡猫儿”^[70]. “今贡”说明以前是不进贡的, 大概是从北宋开始才有的情况, 或者可能上推到唐五代时期兴盛的海路贸易. 从青州与汴京的相对地理位置推测, 由青州进贡给宫廷的猫儿, 是由水路沿海岸线运送到山东, 然后往东运送到汴京开封. 除了宫廷有对猫的需求和爱好, 北宋开封市场上关于猫的交易也兴盛起来, 《东京梦华录》记载相国寺大三门卖“猫犬”及“养猫则供猫食并小鱼”^[71], 可能也跟青州贡猫引进的大量家猫关系匪浅. 而狮猫随着朝贡与贸易进入中国, 成为“徒以观美, 特见贵爱”^[72]的不捕之猫和宋人最喜爱的宠物之一. 明代随郑和下西洋的巩珍(1371~1457 CE)

在《西洋番国志》中记载暹罗国“所出者又产白象、白鼠、狮猫等异兽”^[73], 可能就是泰国曾作为海上丝绸之路传播家猫重要站点的证据.

除了长毛的狮猫, 宋代人已经选育或自然繁育出毛色多样的家猫品种. 从宋代传世猫画来看, 有黄、黑、白、驳数色. 具体来说, 毛色斑驳的有狸花猫, 北宋强至(1023~1076 CE)《祠部集》中有《予家畜狸、花二猫, 一日狸者获鼠未食, 而花者私窃之以去. 家人不知, 以为鼠自花获也. 因感而作二猫诗》^[74], 有虎斑花纹的猫, 到了南宋时期这种“旧时罕有”的花色“如今亦不足贵”^[75]. 南宋俞德邻《义猫说》则记载了家养的三只母猫同时产子, 这三只猫有“狸而黑者”, 有“斑斓类虎文者”, 有“白质黑章者”^[76]. 随着对家猫毛色的选育或自然繁殖, 以及外洋不同品种家猫的持续输入, 中国古人形成了对家猫毛色的喜好, 连同对猫的捕鼠需求一起, 写入《相猫经》中, 构成了中国古人对猫的审美偏好和实用需求, 也成为中国古代独特猫文化的一部分.

宋以后养猫持续兴盛, 猫也因为小巧好洁、温顺可爱的形象, 成功征服了中国古代的男女老少, 成为兼具捕鼠和宠物功能的农业社会的重要家畜. 从宋代开始, 与猫相关的贸易就不止于猫的买卖和品种引进, 还发展出了一系列围绕猫服务的商业行为. 《梦梁录》

记载临安城中“凡宅舍……养猫则供鱼鳅”^[77]，《武林旧事》小经纪则有“猫窝、猫鱼、卖猫儿、改猫犬”，而且“每一事率数十人，各专藉以为衣食之地，皆他处之所无也”^[78]，可见当时杭州养猫之盛。同时，对猫的研究也应运而生，元末明初的《纳猫经》将聘猫流程规范化，明代通书《便民图纂》中记录了相猫法和治猫病法，清代则出现了《猫乘》《衔蝉小录》《猫苑》三种集大成的猫谱，其中辑录了历代文献中与猫相关的各类知识，记载了多种多样的猫品种(包括本地培育的品种和从国外引进的洋猫品种)，标志着由非洲野猫驯化而来的家猫传入中国之后，在历史和文献中有了深入研究和全面总结。

4 结语

小型猫科动物与人类的共栖及互动，不仅是一个生物学的过程，更是文化和社会发展的缩影。从豹猫与人类的共栖关系到家猫的逐渐引入，这一历程反映了中国古代社会、文化与自然界相互作用的复杂性。通过古代DNA遗传学分析与古籍文献研究的结合，我们不仅揭示了中国家猫的起源与传播路径，还探索了

家猫与豹猫之间的生态位竞争及其文化影响。经由陆上丝绸之路在隋唐时期从近东传播至中国的家猫，不仅是跨文化物种交流的典型案例，也开启了人猫关系重大变革的序幕，并在社会风尚和艺术创作中留下了深刻的印记。家猫对中国古代社会的影响不仅在于其捕鼠实用功能，更在于其逐渐成为伴侣动物和文化符号。唐代家猫的引入为中国古代社会增添了新的宠物文化，而宋代及其后的养猫风潮，则进一步巩固了猫在中国社会中的地位。从早期的捕鼠助手到后来的文化象征，猫的角色逐渐从实用主义转向情感寄托。

尽管我们对豹猫的共生关系、家猫的驯化与传入中国的时间和路径有了更清晰的了解，但仍有许多未解之谜。伴生人类的豹猫如何退出人类聚落、共栖豹猫与驯化家猫的历史交替、家猫经由陆上丝绸之路横跨欧亚大陆的文献支持、家猫传入中国是否可能经由海上丝绸之路的遗传学证据、中国古人如何驯养并选育家猫，以及家猫如何适应并最终占据捕鼠和宠物生态位，仍是未来研究的关键方向。通过进一步的古基因组学分析、考古发掘，以及文献的研读，我们将继续追溯家猫在中国历史中的独特地位，深化我们对这一伴生动物文化意义的认识。

参考文献

- 1 Wirtz K W, Lemmen C. A global dynamic model for the Neolithic transition. *Climatic Change*, 2003, 59: 333–367
- 2 Hu Y, Hu S, Wang W, et al. Earliest evidence for commensal processes of cat domestication. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 116–120
- 3 Vigne J D, Guilaine J, Debue K, et al. Early taming of the cat in Cyprus. *Science*, 2004, 304: 259
- 4 Zeder M A. Pathways to animal domestication. *Biodivers Agric Domest Evol Sustain*, 2012, 10
- 5 Driscoll C A, Menotti-Raymond M, Roca A L, et al. The Near Eastern origin of cat domestication. *Science*, 2007, 317: 519–523
- 6 Ottoni C, Van Neer W, De Cupere B, et al. The palaeogenetics of cat dispersal in the ancient world. *Nat Ecol Evol*, 2017, 1: 1–7
- 7 Yu H, Xing Y T, Meng H, et al. Genomic evidence for the Chinese mountain cat as a wildcat conspecific (*Felis silvestris bieti*) and its introgression to domestic cats. *Sci Adv*, 2021, 7: eabg0221
- 8 Vigne J D, Evin A, Cucchi T, et al. Earliest “domestic” cats in China identified as leopard cat (*Prionailurus bengalensis*). *PLoS One*, 2016, 11: e0147295
- 9 Zhu S, Chen Z, Hu S et al. Ancient DNA traces a Chinese 5400-year-old cat specimen as leopard cat (*Prionailurus bengalensis*). *J Genet Genomics*, 2022, 49: 1076–1079
- 10 Bar-Oz G, Weissbrod L, Tsahar E. Cats in recent Chinese study on cat domestication are commensal, not domesticated. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: E876
- 11 Wood F. *The Silk Road: Two Thousand years in the Heart of Asia*. Oakland: University of California Press, 2002
- 12 Peters M A. The ancient Silk Road and the birth of merchant capitalism. *Educational Philosophy Theor*, 2021, 53: 955–961
- 13 Yang H T. A preliminary study of the felis design on lacquer objects from the Han Tombs at Mawangdui (in Chinese). *J Hunan Prov Mus*, 2017, 1: 312–331+17–18 [杨慧婷. 马王堆汉墓狸猫纹漆器相关图像续探. 湖南省博物馆馆刊, 2017, 1: 312–331+17–18]
- 14 Hu S M, Liu Z D, Zhang J F. Research report on the faunal remains unearthed from the Southwest Corner of the Wall of Han Chang'an City Site

- (in Chinese). *Relics Museol*, 2006, 5: 58–60 [胡松梅, 刘振东, 张建锋. 西安汉长安城城墙西南角遗址出土动物骨骼研究报告. 文博, 2006, 5: 58–60]
- 15 Kaelin C B, McGowan K A, Hutcherson A D, et al. Ancestry dynamics and trait selection in a designer cat breed. *Curr Biol*, 2024, 34: 1506–1518.e7
 - 16 Han Y, Hu S, Liu K, et al. Leopard cats occupied human settlements in China for 3,500 years before the arrival of domestic cats in 600-900 CE around the Tang Dynasty. *bioRxiv*, 2025, 635809
 - 17 Fatima H, Mahmood T, Hennelly L M, et al. Spatial distribution and dietary niche breadth of leopard cats (*Prionailurus bengalensis*) inhabiting Margalla Hills National Park, Pakistan. *Zool Stud*, 2021, 60: e34
 - 18 Tamada T, Siriaronrat B, Subramaniam V, et al. Molecular diversity and phylogeography of the Asian leopard cat, *felis bengalensis*, inferred from mitochondrial and Y-chromosomal DNA sequences. *Zool Sci*, 2008, 25: 154–163
 - 19 Luo S J, Zhang Y, Johnson W E, et al. Sympatric Asian felid phylogeography reveals a major Indochinese-Sundaic divergence. *Mol Ecol*, 2014, 23: 2072–2092
 - 20 Sills J, Luo S J. The hidden Olympic spectator. *Science*, 2021, 373: 404
 - 21 Yuan J. Zooarchaeology of China (in Chinese). Beijing: Press of Cultural Relics, 2015 [袁靖. 中国动物考古学. 北京: 文物出版社, 2015]
 - 22 Pei Q, Zhang D D. Long-term relationship between climate change and nomadic migration in historical China. *Ecol Soc*, 2014, 19: art68
 - 23 Su Y, Liu L, Fang X Q, et al. The relationship between climate change and wars waged between nomadic and farming groups from the Western Han Dynasty to the Tang Dynasty period. *Clim Past*, 2016, 12: 137–150
 - 24 Yang J, Zhang D, Yang X, et al. Sustainable intensification of millet-pig agriculture in Neolithic North China. *Nat Sustain*, 2022, 5: 780–786
 - 25 [Northern Wei Dynasty] Jia S X. Annotated by Shi S H. Essential Techniques for the Common People with Modern Explanations Vol. 7: Making Yeasts and Wine (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 2009. 586–646 [[北魏]贾思勰. 齐民要术今释·卷七造神曲并酒等第六十四. 北京: 中华书局, 2009. 586–646]
 - 26 Hu S M, Yang M M, Xing F L, et al. A study on the animal remains from the western city of the Tongwan City Site (in Chinese). *Archaeol Cult Relics*, 2020, 3: 119–128 [胡松梅, 杨苗苗, 邢福来, 等. 靖边统万城西城遗址动物遗存分析. 考古与文物, 2020, 3: 119–128]
 - 27 Hu S M, Liu Z D, Zhang J F. Research report on the faunal remains unearthed from the southwest corner of the wall of Han Chang'an City Site (in Chinese). *Relics Museol*, 2006, 5: 58–60 [胡松梅, 刘振东, 张建锋. 西安汉长安城城墙西南角遗址出土动物骨骼研究报告. 文博, 2006, 5: 58–60]
 - 28 Jamieson A, Carmagnini A, Howard-McCombe J, et al. Limited historical admixture between European wildcats and domestic cats. *Curr Biol*, 2023, 33: 4751–4760.e14
 - 29 Haruda A F, Ventresca Miller A R, Paijmans J L A, et al. The earliest domestic cat on the Silk Road. *Sci Rep*, 2020, 10: 1–2
 - 30 Price A L, Patterson N J, Plenge R M, et al. Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies. *Nat Genet*, 2006, 38: 904–909
 - 31 Patterson N, Price A L, Reich D. Population structure and eigenanalysis. *PLoS Genet*, 2006, 2: e190
 - 32 Patterson N, Moorjani P, Luo Y, et al. Ancient admixture in human history. *Genetics*, 2012, 192: 1065–1093
 - 33 Alexander D H, Lange K. Enhancements to the ADMIXTURE algorithm for individual ancestry estimation. *BMC Bioinf*, 2011, 12: 246
 - 34 Yu H, Jamieson A, Hulme-Beaman A, et al. Palaeogenomic analysis of black rat (*Rattus rattus*) reveals multiple European introductions associated with human economic history. *Nat Commun*, 2022, 13: 2399
 - 35 David V A, Menotti-Raymond M, Wallace A C, et al. Endogenous retrovirus insertion in the *KIT* oncogene determines *White* and *White spotting* in domestic cats. *G3*, 2014, 4: 1881–1891
 - 36 Eizirik E, Yuhki N, Johnson W E, et al. Molecular genetics and evolution of melanism in the cat family. *Curr Biol*, 2003, 13: 448–453
 - 37 Toh H, Au Yeun W K, Unoki M, et al. A deletion at the X-linked ARHGAP36 gene locus is associated with the orange coloration of tortoiseshell and calico cats. *bioRxiv*, 2024, 624036
 - 38 Kaelin C B, McGowan K A, Koroma D C, et al. Molecular and genetic characterization of sex-linked orange coat color in the domestic cat. *bioRxiv*, 2024, 624608
 - 39 Ishida Y, David V A, Eizirik E, et al. A homozygous single-base deletion in MLPH causes the dilute coat color phenotype in the domestic cat. *Genomics*, 2006, 88: 698–705
 - 40 Abitbol M, Gache V. Copal, a new *MC1R* allele in the domestic cat. *anim Genet*, 2019, 50: 553–554

- 41 Imes D L, Geary L A, Grahn R A, et al. Albinism in the domestic cat (*Felis catus*) is associated with a *tyrosinase* (*TYR*) mutation. *anim Genet*, 2006, 37: 175–178
- 42 Lyons L A, Foe I T, Rah H C, et al. Chocolate coated cats: *TYRP1* mutations for brown color in domestic cats. *Mamm Genome*, 2005, 16: 356–366
- 43 Kaelin C B, Xu X, Hong L Z, et al. Specifying and sustaining pigmentation patterns in domestic and wild cats. *Science*, 2012, 337: 1536–1541
- 44 Lyons L A, Buckley R M, Harvey R J. Mining the 99 Lives Cat Genome Sequencing Consortium database implicates genes and variants for the *Ticked* locus in domestic cats (*Felis catus*). *anim Genet*, 2021, 52: 321–332
- 45 Drögemüller C, Rüfenacht S, Wichert B, et al. Mutations within the *FGF5* gene are associated with hair length in cats. *anim Genet*, 2007, 38: 218–221
- 46 Abitbol M, Hitte C, Bossé P, et al. A *COLQ* missense mutation in sphynx and devon rex cats with congenital myasthenic syndrome. *PLoS One*, 2015, 10: e0137019
- 47 Gandolfi B, Alhaddad H, Joslin S E K, et al. A splice variant in *KRT71* is associated with curly coat phenotype of Selkirk Rex cats. *Sci Rep*, 2013, 3: 2000
- 48 Manakhov A D, Andreeva T V, Rogaev E I. The curly coat phenotype of the Ural Rex feline breed is associated with a mutation in the lipase *H* gene. *Anim Genet*, 2020, 51: 584–589
- 49 Xu X, Sun X, Hu X S, et al. Whole genome sequencing identifies a missense mutation in *HES7* associated with short tails in Asian domestic cats. *Sci Rep*, 2016, 6: 31583
- 50 Buckingham K J, McMillin M J, Brassil M M, et al. Multiple mutant *T* alleles cause haploinsufficiency of Brachyury and short tails in Manx cats. *Mamm Genome*, 2013, 24: 400–408
- 51 [Qing Dynasty] Ruan Y. Thirteen Classics Commentaries and Subcommentaries: Righteousness of the Mao's Book of Songs (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 2009. 1233 [[清]阮元校刻. 十三经注疏·毛诗正义. 北京: 中华书局, 2009. 1233]
- 52 Liu D Y. Collected Works of Liu Dunyuan (in Chinese). Beijing: Science Press, 2012. 188 [刘敦愿. 刘敦愿文集. 北京: 科学出版社, 2012. 188]
- 53 Huang H X. Corrected, Supplemented, and Annotated Translation of the Lost Books of Zhou, Section 40: Explanation of the World's Captives (in Chinese). Xi'an: Sanqin Publishing House, 2006. 200 [黄怀信. 逸周书校补注译·世俘解第四十. 西安: 三秦出版社, 2006. 200]
- 54 [Qing Dynasty] Ruan Y. Thirteen Classics Commentaries and Subcommentaries: Righteousness of the Book of Rites (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 2009. 3149 [[清]阮元校刻. 十三经注疏·礼记正义. 北京: 中华书局, 2009. 3149]
- 55 Han J. Model Sayings Vol. 2: Wui (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 2012. 46 [韩敬译注. 法言·吾子卷第二. 北京: 中华书局, 2012. 46]
- 56 [Han Dynasty] Liu A, He N. Collected Explanations of the Huainanzi Vol. 20 The Exalted Lineage (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 1998. 1433 [[汉]刘安编, 何宁撰. 淮南子集释·卷二十泰族训. 北京: 中华书局, 1998. 1433]
- 57 Zhang Z Q, Wang D D. Excavation of an Ancient Cemetery at Li-Chia-Shan in Chiang Ch'uan County, Yunnan Province (in Chinese). *Acta Archaeol Sin*, 1975, 2: 97–181 [张增祺, 王大道. 云南江川李家山古墓群发掘报告. 考古学报, 1975, 2: 97–181]
- 58 [Han Dynasty] Liu X, Xiang Z L. Corrected and Annotated Edition of Garden of Stories, Vol. 17: Miscellaneous Discourses (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 1987. 417 [[汉]刘向撰, 向宗鲁校证. 说苑校证·卷第十七杂言. 北京: 中华书局, 1987. 417]
- 59 Ma S N. New Prefaces Vol. 5: Miscellaneous Affairs (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 2014. 253 [马世年译注. 新序·卷第五杂事. 北京: 中华书局, 2014. 253]
- 60 [Qing Dynasty] Kong G S, Wang F X. Supplementary Annotations to the Greater Dai's Record of Rites Vol. 2: Xia Xiaozheng (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 2013. 53–54 [[清]孔广森撰, 王丰先点校. 大戴礼记补注·卷二夏小正. 北京: 中华书局, 2013. 53–54]
- 61 [Qing Dynasty] Ruan Y. Thirteen Classics Commentaries and Subcommentaries: Commentary and Subcommentary on the Erya (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 2009. 5766–5768 [[清]阮元校刻. 十三经注疏·尔雅注疏. 北京: 中华书局, 2009. 5766–5768]
- 62 [Song Dynasty] Li F, et al. Literary Splendor Vol. 369, Miscellaneous Essays (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 1966. 1890 [[宋]李昉等编. 文苑英华·卷第三百六十九杂文. 北京: 中华书局, 1966. 1890]
- 63 [Tang Dynasty] Hui L. Meanings and Sounds of All Scriptures: The Sutra on the Practice of Vajra Topknot Jewel Bodhisattva (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 1993. 887 [[唐]慧琳. 一切经音义·金刚髻珠菩萨修行分经. 北京: 中华书局, 1993. 887]
- 64 [Tang Dynasty] Duan C S, Xu Y M. Collated Annotations of Miscellaneous Morsels from Youyang (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 2015. 1483–2037 [[唐]段成式撰, 许逸民校笺. 酉阳杂俎校笺. 北京: 中华书局, 2015. 1483–2037]

- 65 He Y L, Tang J G, Shen W X, et al. Excavation report of Tang and Song Tombs in Liujiazhuang North, Anyang, Henan (in Chinese). *Acta Archaeol Sin*, 2015, 1: 108 [何毓灵, 唐际根, 申文喜, 等. 河南安阳刘家庄北地唐宋墓发掘报告. *考古学报*, 2015, 1: 108]
- 66 Zheng H C, Liu Y J, Shen M Q. Brief report on the excavation of a Tang Dynasty mural tomb in Beiguan, Anyang, Henan(in Chinese). *Archaeology*, 2013, 1: 66 [郑汉池, 刘彦军, 申明清. 河南安阳市北关唐代壁画墓发掘简报. *考古*, 2013, 1: 66]
- 67 [Tang Dynasty] Han S, Xiang C. Annotations on Hanshan's Poems, including Shide's Poems (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 2000. 855 [[唐]寒山著, 项楚注. 寒山诗注 附拾得诗注. 北京: 中华书局, 2000. 855]
- 68 [Later Jin Dynasty] Liu X, et al. Editorial Department of Zhonghua Book Company. Old Book of Tang, Vol. 51, Biographies 1, Imperial Consorts, Part 1: Consort Xiao (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 1975. 2170 [[后晋]刘昫等撰, 中华书局编辑部点校. 旧唐书卷五一·列传第一·后妃上·良娣萧氏. 北京: 中华书局, 1975. 2170]
- 69 [Tang Dynasty] Zhang Z, Zhao S Y. Rumors in the Court of the Sui-Tang Dynasties (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 1979. 117 [[唐]张鷟撰, 赵守俨点校. 朝野僉载. 北京: 中华书局, 1979. 117]
- 70 [Northern Song Dynasty] Le S. Universal Geography of the Taiping Era Vol. 18: Chapter 18 Henan Dao (in Chinese). Qing Dynasty, Tongzhi-Guangxu Period, Jinxi Zhao's Hongxing Shanfang Supplementary Engraved Edition. 5 [[北宋]乐史. 太平寰宇记·卷十八河南道十八. 清同治光绪间金谿赵氏红杏山房补刻重印赵氏藏书本. 5]
- 71 [Southern Song Dynasty] Meng Y L, Deng Z C. Annotations on the Dreams of Splendor of the Capital Vol. 3: Miscellaneous Goods (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 1982. 119 [[南宋]孟元老撰, 邓之诚注. 东京梦华录注·卷三诸色杂卖. 北京: 中华书局, 1982. 119]
- 72 [Southern Song Dynasty] Qian S Y. Xianchun Lin'an Zhi Vol. 58: Local Customs (in Chinese). Qing Dynasty, Daoguang 10th Year, Qiantang Wang's Zhenqi Tang Engraved Edition, Tongzhi 6th Year Revised Edition. 19 [[南宋]潜说友纂. (咸淳)临安志·卷五十八风土. 清道光十年钱塘汪氏振绮堂刻同治六年递修本. 19]
- 73 [Ming Dynasty] Gong Z. Records of Foreign Countries in the Western Ocean (in Chinese). Qing Dynasty, Peng's Zhishengdao Studio Manuscript. 13 [[明]巩珍. 西洋番国志. 清彭氏知圣道斋钞本. 13]
- 74 [Northern Song Dynasty] Qiang Z. Collected Works of the Ministry of Rites Vol. 3 (in Chinese). Qing Dynasty, Qianlong Period, Wuying Palace Movable Type Edition. 11 [[北宋]强至. 祠部集卷三. 清乾隆武英殿木活字印武英殿聚珍版书本. 11]
- 75 [Southern Song Dynasty] Hong M, He Z. Records of Yijian: The Third Volume (in Chinese). Beijing: Zhonghua Book Company, 2006. 1372 [[南宋]洪迈撰, 何卓点校. 夷坚志·夷坚三志. 北京: 中华书局, 2006. 1372]
- 76 [Southern Song Dynasty] Yu D L. Collected Works of Peiwei Studio (in Chinese). The Republic of China, 21st Year, Peking Palace Museum Tianlu Linlang Series, Facsimile of Yuan Dynasty Edition. 11 [[南宋]俞德邻. 佩韦斋集. 民国二十一年北平故宫博物院天禄琳琅丛书景元刻本. 11]
- 77 Kan H J. New Annotations on Record of Dreams of Millet Vol. 13: Miscellaneous Goods (in Chinese). Chengdu: Bashu Publishing House, 2015. 229 [阚海娟校注. 梦粱录新校注·卷十三诸色杂卖. 成都: 巴蜀书社, 2015. 229]
- 78 [Southern Song Dynasty] Zhou M, Zhu T, Zhou Y, et al. Supplemented Wulin Old Stories (in Chinese). Beijing: Contemporary China Publishing House, 2014. 181 [[南宋]周密撰, 朱廷焕增补, 周膺, 吴晶点校. 增补武林旧事. 北京: 当代中国出版社, 2014. 181]

From leopard cats to domestic cats—tracing the 5000-year history of small felids living with ancient humans in China

HAN Yu^{1,2,3}, ZHAO YaoYao⁴ & LUO ShuJin^{1,2,3*}

¹ The State Key Laboratory of Gene Function and Modulation Research, School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

² Peking-Tsinghua Center for Life Sciences, Beijing 100871, China

³ Institute of Ecology, Peking University, Beijing 100871, China

⁴ China Agricultural Museum, Beijing 100125, China

* Corresponding author; E-mail: luo.shujin@pku.edu.cn

The origins of domestic cats (*Felis catus*) in China have long been debated. This paper reviews various perspectives on this question, incorporating recent advances in ancient genomics and historical literature reviews. Our findings suggest that leopard cats (*Prionailurus bengalensis*) coexisted with humans for up to 3500 years, from the Yangshao period (5000~3000 BCE) to the late Eastern Han Dynasty (184~220 CE). However, this relationship ended with the fall of the Eastern Han. Domestic cats likely arrived in China later, during the Sui-Tang period (581~907 CE), via the Silk Road from the eastern Mediterranean—challenging earlier hypotheses of a Neolithic (3500 BCE) or Han (202 BCE~220 CE) origin. Analyses of historical literature independently support this conclusion. The arrival of domestic cats displaced leopard cats from their ecological role in human settlements, hence preventing their further domestication. Furthermore, ancient DNA analysis identified the earliest confirmed domestic cat remain in China (750 CE) from Tang Dynasty at the Tongwan City site in Jingbian, Shaanxi Province, and reconstructed its appearance through genomic information. The integration of ancient genomic analysis and historical literatures has illuminated the timing and path of domestic cats' introduction to China, offering new insights into human-animal interactions. It also reveals how two small felid species once developed commensal relationships with humans in China but ultimately followed divergent socio-cultural paths to different destinations.

Chinese domestic cats, leopard cats, origin, ancient genomics, historical literature

doi: [10.1360/SSV-2025-0013](https://doi.org/10.1360/SSV-2025-0013)