

古DNA揭示古代家族谱系与社会结构

齐艺萌, 殷姿, 王轲*

复旦大学生命科学学院人类遗传学与人类学系, 现代人类学教育部重点实验室, 上海 200438

* 联系人, E-mail: ke_wang@fudan.edu.cn

从古代生物材料中提取DNA(古DNA)的技术源自20世纪80年代初。1984年, Higuchi等人^[1]从已灭绝的斑驴化石中尝试提取DNA, 1985年Pääbo^[2]对埃及木乃伊进行DNA分子克隆。在随后的几十年中, 古DNA研究在实验和分析技术上飞速发展^[3], 形成了成熟的技术体系, 成为重建人类历史的重要工具^[4]。在人群演化历史研究中, 古DNA为解析史前大规模迁徙事件如何塑造现代人类遗传多样性与文化演变提供了关键证据。例如, 基于古代全基因组和线粒体/Y染色体单倍型的研究揭示了中国南北方人群间的史前分化与迁徙^[5,6]以及亚欧大陆东西方人群间的史前交流互动^[7]。随着技术的成熟迭代, 古DNA不仅可用于宏观层面人群起源、迁徙和演变研究, 还能在微观层面精细解析局部人口结构、估算个体间亲缘关系、揭示古代人类的社会行为与组织形式, 为古代家族谱系和社会结构形成的研究带来全新视角^[8-10]。2024年, *Science*将“远古DNA揭示家族纽带”评为“2024年度十大科学突破”之一。Gnecchi-Ruscone等人^[11]在*Nature*发文重建了匈牙利阿瓦尔社群长达8代的家谱, 随后2025年的一项研究在古代家族规模上取得突破, 重建了迄今最大的家族涵盖了450人以上的族内亲属^[7], 以家庭为单位揭示了中世纪奥匈平原在东亚父权统治下的多民族共居现象。该类研究的实现得益于推断的生物亲属关系与考古和体质人类学信息的深度结合。诸如体质鉴定的骨骼年龄、埋葬的地层顺序等信息从时间和空间等多个维度为古代家系重建提供精准支撑。多学科交叉重建的古代家系与古DNA推断的生物祖源信息相结合, 不仅仅揭开了个体与家族的生物祖先历史, 也同时厘清了古代群体内外的血缘纽带, 生动展现了古代人类的社会行为、家族习俗与文化现象, 为业界研究人类历史发展中古代复杂社会的形成提供了全新视角。

古DNA在革新我们对于人类遗传交流历史认识的同时, 也正在消弭自然科学与人文科学之间的界限, 揭示了人类社会结构的演变。尽管*Science*报道指出了该类研究的突破性进展, 但有必要就其方法学前沿、科学创新性加以讨论和评估, 进而全面而客观地认识古DNA在揭示家族谱系与社会结构



王轲 复旦大学生命科学学院研究员。研究聚焦人类遗传演化历史, 运用古DNA、群体基因组学、生物信息学和考古人类学等多学科交叉办法多维度重建古代人类与社会演化历程, 揭示由文化纽带缔结的人类复杂社会群体

上的应用场景, 并明确未来仍需探索的方向, 以期帮助科学界和社会公众更加通俗易懂地了解人类社会的历史发展历程, 搭建起DNA序列与人类本身之间的桥梁, 填补人类生物性与文化性之间的间隙。

1 推断遗传学亲缘关系的方法学前沿

亲缘关系是人们通过生育、婚姻、收养或其他社会化形式构建的家庭关系网络, 个体间的亲缘关系既包括血缘纽带, 也包括仅由社会行为缔结的关联^[12]。血缘纽带的出现源自遗传学上的亲缘关系。遗传学中, 两个随机选中的个体基因组上会在某一基因座上拥有相同的等位基因, 即状态同源(identical by state, IBS), 而当二者共有的等位基因来源于同一祖先时即为遗传同源(identical by descent, IBD)。因而, 个体间共享的IBS在遗传学研究中判定亲缘关系时可提供亲缘关系的初步证据, IBD则直接反映血缘纽带。基于个体间共享相等等位基因的概率, 我们得以计算亲缘关系系数(kinship coefficient): k_0 、 k_1 、 k_2 ^[13], 直接地衡量个体间亲缘关系远近。在现代遗传学领域, 用于推断亲缘远近的算法多基于对于IBD(fastIBD^[14]、ERSA^[15]等)及亲缘关系系数的估算(plink^[16]、KING^[17]等)。但上述方法的应用需要高质量全基因组数据, 即需在基因组覆盖度、连续性及单倍型判定准确性上达标, 以准确估算个体间在基因组上共享的IBD片段。古

引用格式: 齐艺萌, 殷姿, 王轲. 古DNA揭示古代家族谱系与社会结构. 科学通报

Qi Y, Yin Z, Wang K. Ancient DNA reveals ancient kinship and social structures (in Chinese). Chin Sci Bull, doi: [10.1360/CSB-2025-0332](https://doi.org/10.1360/CSB-2025-0332)

DNA数据的低覆盖度限制了以上方法的应用. 故古DNA业界在初始推断古代个体亲缘关系时面临着方法学难题.

2015年, Lipatov等人^[18]发表了lcMLkin; 同年, Korneliusen和Moltke^[19]发表了ngsRelate. 二者均采用沿基因组局部窗口计算两个体间共享等位基因的概率来推断血缘系数, 鉴于古DNA数据的低覆盖度, lcMLkin方法对所有可能的基因型进行加权似然求和; ngsRelate采用基因型似然法(genotype likelihoods)来处理基因型的不确定性. 相较于局部方法, 全局方法利用在全基因组范围内计算的一对个体的汇总统计量(summary statistic)来估计家族亲缘关系, 例如相关系数(coefficient of relatedness, r), 即从两个体分别体随机采样的两个位点同源遗传的概率. 2018年, READ v1^[20]发表, 仅基于两个体间2500个重叠位点估算1~2级亲缘关系, 但此时该办法对于古DNA数据的污染问题尚无策略; 2024年Alaçamlı等人^[21]更新READ v2, 实现了对1~3级亲缘的判定, 在模型中引入的“预期错配数量”指标可降低污染的影响. 随后2023年, 基于R包的BREADR^[22]发表, 对覆盖度低至0.04×的测序数据展开推断. 同年, 采用了基于隐马尔可夫模型的方法, KIn^[23]可对低至0.05×的数据准确估算1~3级亲缘关系, 并排除了由于近交带来的同源纯合区(run of homozygosity, ROH)以及污染对亲缘判断的影响, 明晰二级亲缘中爷孙、叔(姨)侄(甥)的区别估算. 依据对古代数据中共享IBD估算, ancIBD^[24]则通过不同亲缘关系下共享IBD长度与数量的分布实现了对1~6级亲缘关系的判定, 同时明晰二级亲缘中不同亲属关系.

在实际实践中, 上述所列举的方法要求数据质量需要满足算法运行所需的最低基因组覆盖率(表1), 以得到可信的亲缘推断结果. 在满足数据最低质量情况下, 不同工具在推断一级亲缘关系上结果一致, 而在判定二、三级亲缘关系时可能存在差异. 例如, READ^[20,21]与BREADR^[22]算法基于输入数据的成对个体间遗传位点错配率计算, 需要计算输入数据群体内部的平均遗传差异作为判断亲缘关系的基线, 因此输入数据集内的遗传亲缘差异会直接地影响亲缘关系的推断. 在使用上, BREADR可直接读取古DNA数据, 在R中即可运行, 对用户来说最为便捷. 但其仅能判定至二级亲缘关系, 对

于需要判断三级亲缘关系用户则需选择其他工具. 综合输入数据质量需求、运行效率与算法设计来看, KIn^[23]可为用户直接输出亲缘等级及对应的统计学概率, 所需数据质量低, 在算法设计上较好地兼顾了古基因组低质量特性和二、三级亲缘推断中的不确定性. 而对于三级以上的亲缘推断, 目前仅ancIBD^[24]可以实现. 但其对基因组质量要求更高, 需要先验知识从估算的IBD分布图中人为区别不同等级下的亲缘关系, 对用户要求高. 同时, 在实际工作中需要注意由于近亲结婚、收继婚等非常规婚配产生的后代, 在推断其和其二级及以上亲属关系时存在一定不确定性, 需要结合其他二级(及以上)亲属之间的亲缘关系综合判断. 因此, 在推断与确认二级以上亲缘关系时, 我们推荐交叉对比多个工具的估算结果, 并结合单倍型信息加以确认.

得益于亲缘推断前沿方法的发展, 业界得以综合各方所长, 对古代个体间亲缘关系进行准确估算, 这为重建古代人群的家族谱系奠定了方法学基础, 为下一步全方位重建史前人类社会组织提供可行性、可靠性和可重复性.

2 家族谱系研究中的多学科证据融合

依据古DNA展开的IBD推断, 一方面为准确鉴定一个遗址内或一个区域内的古代血缘关系提供确凿证据^[11], 另一方面也揭示了跨区域的史前人群联系^[24], 即古人在生前时间中长途迁徙造成逝后与亲属遥远相望的局面. 例如, 研究人员发现一对五级亲属在5000年前埋葬在相距1500 km的欧亚大陆草原上^[24]. 在4万多年前第一批生活在欧洲的现代人中, 有两名临终前相距数百公里的女性来自一个大家庭^[26]. 跨越亚欧大陆的东亚匈奴个体与中世纪的欧洲匈人之间存在血缘羁绊^[27]. 但血缘仅仅是人类在生物亲缘关系上的体现, 而亲缘关系一词本身还蕴着社会意义^[12]. 因此基于人类生物亲缘关系的推断, 通过添加考古信息, 例如骨骼年龄、埋葬墓地分布以及随葬品情况等, 研究人员得以构建全方位的家族谱系与社会结构, 而这些信息仅仅靠考古或人类学研究难以知晓. 这样的研究也要求研究人员针对同一批研究对象, 即古代人骨材料, 开展多学科研究获得各学科同步证据, 通过

表1 用于古代遗传亲缘关系推断的常见方法^{a)}

Table 1 Bioinformatic methods for inferring genetic relatedness in ancient DNA

方法	基因组最低覆盖度	可估算的亲缘关系等级	输入文件类型	参考文献
Plink	\	一至三级亲缘	PLINK	Purcell 等人 ^[16] , Chang2015 ^[25]
lcMLkin	2X	一至三级亲缘	PLINK+VCF	Lipatov 等人 ^[18]
ngsRelate	1X	一至三级亲缘	VCF/BCF	Korneliusen和Moltke ^[19]
READ	0.05(v1); 0.3X(v2)	一至三级亲缘	TPED+TFAM	Monroy Kuhn等人 ^[20] , Alaçamlı等人 ^[21]
BREADR	0.04X	一至二级亲缘	Eigenstrat	Rohrlach等人 ^[22]
KIn	0.05X	一至三级亲缘	BAM	Popli等人 ^[23]
ancIBD	0.25X	一至六级亲缘	VCF	Ringbauer等人 ^[24]

a) 此处列举学界常用的遗传亲缘推断方法, 及各方法适用的基因组覆盖度与所需文件类型, 和可判定的亲缘关系等级

交叉整合各学科证据以精准描绘古代人类的个体、家庭与社会信息。

体质人类学研究通过对人骨形态特征的鉴定,例如骨骼与牙齿磨损特征,学者得以推测古代个体的年龄、性别等^[28,29]。而未成年个体的性别特征模糊,古DNA相较于骨质学可更直接地判定性别。业界研究人员依据DNA分析报道了古玛雅文明单个遗址内埋葬的64名祭祀男童,甚至于判定出两对同卵双胞胎,为玛雅祭祀文明提供了科学实证^[30]。而在构建家族树中,骨骼年龄也助力有效区分DNA推断一级遗传亲缘中的父(母)子(女)、与兄(姐)弟(妹)关系(图1)。同时,考古学发掘中记录了骨骼及随葬品的埋葬地层,在构建家族树中为家族墓地中个体的逝时先后顺序提供辅证^[7,11]。所以通过遗传、考古与人类学等多学科结果的整合与交叉验证,业界实现了对于古代人口家族树的全面刻画,并在此基础上系统呈现古代社会的多维图景,为揭示人类社会组织演变规律开辟新范式。

相应地,依据古DNA对家系中遗传祖先来源的研究也推动解开了诸多考古学及语言学等人类文化假说疑云。例如,同一考古文化的不同遗址中是否埋葬遗传同源的人群?研究发现了6~9世纪时代两个相邻家族共享文化,但其遗传不同源^[7]。东南亚大陆上新石器遗址农民的遗传特征与现代南亚语系人群相似^[31],为南亚语系是东南亚最早的语言支系语言

学假说提供基因证据^[32,33]。综上,在家族谱系研究中古DNA揭示古代个体与家族的血缘与遗传祖先,考古与人类学则提供了文化背景。通过多学科交叉融合与创新,古DNA帮助阐释古代人群间的遗传差异与文化间互动,对人类文化假说加以验证或矫正,从而进一步揭示了古代人类的社会行为与社会结构。

3 古DNA揭示古代人类社会行为

依据古DNA鉴定出的血亲关系以家庭为单位构成家族谱系的一部分,更是古代社会的一员,其折射的家族埋葬行为同样是古人社会行为的一种表达。当结合血亲信息与墓地中的墓葬形式,如单人坑葬、合葬坑与乱葬坑等,我们得以窥见古人社会行为的一瞥。例如,依据公元前8~9世纪的西亚遗址埋葬古代个体,学界首次确认血亲关系与合葬行为间的紧密联系^[34]。而在6200年前的克罗地亚大型乱葬坑中仅存在少量血亲,该证据与颅骨创伤痕迹、男女比例和各年龄段占比一起构成了古代暴力冲突与无差别大屠杀的实证^[35]。而仅依据葬俗葬制本身,我们难以确认这样的古代社会行为。例如在公元前3世纪波兰Koszyce遗址乱葬坑中,学者还原了一群死于生前砍头的数个小家庭,揭示了即便在乱葬坑中具有血缘关系的个体还是被紧密地埋葬在周边^[36]。同时,在该遗址中,乱葬坑中保留有丰富的随葬品,意味着该群体虽亡于

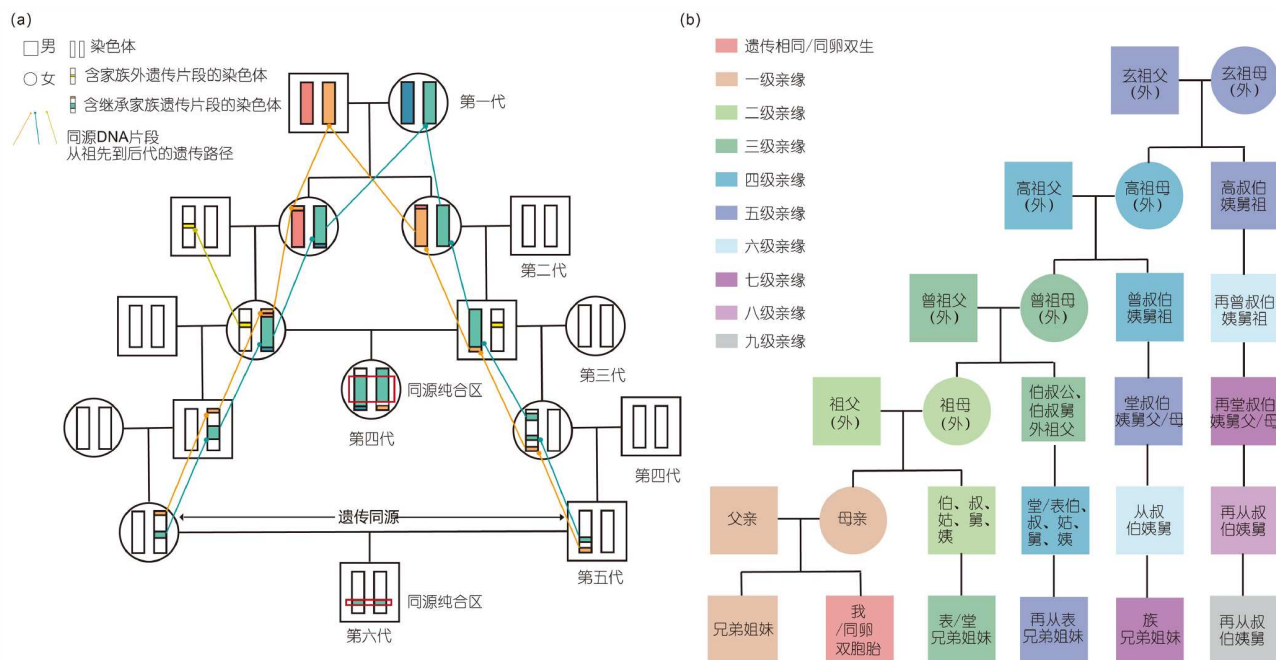


图1 6代家族谱系中遗传信息的代际传递示意图及亲缘关系级别判定图。(a) 家族谱系中遗传信息在个体间的代际传递示意图。IBD, 来自共同祖先的同源DNA片段; ROH, 近亲结婚导致的基因组上连续性纯合片段。(b) 亲缘关系级别判定示意图

Figure 1 Intergenerational transmission of genetic information and kinship degree inference in a six-generation family pedigree. (a) Inheritance of genetic information through generations in a family pedigree. IBD: Homologous DNA segments shared by individuals that are inherited from a common ancestor; ROH: continuous stretches of identical DNA sequences within an individual's genome, often indicative of a consanguineous union. (b) Kinship Degree Inference Guidance Chart

暴力冲突, 但被悉心埋葬^[36].

埋葬行为本身也是古人意识的一种体现, 例如在中世纪瑞典Vivallen的墓葬中, 一名生物学男性被埋葬时穿着女性化的衣服, 且墓中包含一些典型的男性物品^[37-39]; 中世纪芬兰的Suontaka墓葬中既埋葬有象征社会男性的青铜剑也有象征社会女性的服饰, 而墓主人由古DNA证实患有克氏综合征(XXY型染色体)^[40]. 这些证据折射出古人在生物性别与社会性别认同上的意识差异.

而埋葬品更多的是反映古人对于自身文化的认同, 当与家族血缘纽带相结合, 我们得以窥见家庭财富的丰寡、传承规律甚至于推断史前复杂社会的形成及其中人类社会地位的高低. 例如, 德国南部Lech河谷中在公元前2000年左右出现持续700年的社会不平等现象: 父权核心家族中男性随葬有武器与丰富葬品, 且随葬品沿父系继承, 女性则随葬可能来自外域的装饰品; 低阶层个体在同一片葬区但无任何血缘关系^[41]. 而在公元800年北美最早的复杂社会查科文化墓葬中, 古DNA揭示的母女、祖母孙等多代母系亲属关系, 与大量珠宝、木质权杖等高级礼制陪葬品, 共同印证了该地长达330年母系传承的精英社会^[42].

DNA所判定的血缘关系作为繁衍的结果, 能够反映古代人类的特定择偶行为, 当偶然的个体行为选择倾向成为群体中的某种共识, 在社会层面上即演化为婚配制度, 并在一定程度上反映古代人类社会的组织形态与社会结构. 婚配制度指人类社会中选择配偶的规则: 在常见的外婚制度下, 配偶则必须来自外部社群或家族^[43]; 而在内婚制下, 配偶来自同一社群或家族(图2). 例如, 4000年前左右希腊爱琴海地区出现高频的近亲结婚, 即内婚现象, 直接导致了后代个体携带有连续的同源纯合区(ROH, 图2)^[44]. 同样的近亲婚配现象在4000年前中原龙山文化时期也有报道^[45]. 而古代社会中更常出现的, 甚至于在新石器时代就已经出现的是女性外婚和父系传承的社会^[46,47]. 依据古DNA推断的祖先来源信息, 我们得以对比男性与女性的祖先来源差异, 推断出当地社群中埋葬的外来女性以及世居于此的男性, 进而还原父系制下的随父系居住制度和女性外婚制度^[48].

不同文化背景的古代人群在配偶数量上也存在明显差异, 包括一夫一妻、多配偶等现象. 例如, 在5700年前英格兰西南部人群中男女均有多配偶现象^[47]; 同时期的北欧墓葬中仅男性存在多配偶现象^[46]. 而在同样是父系传承与随父系居住的社会中, 4500年前法国Gurgy遗址中男性和女性均未出现多配偶现象^[49].

4 由家系所窥见的古代社会组织结构

依据血缘重建的古代家族关系同葬俗葬制一起揭示了古代社会组织结构的多样性, 弥补了仅依靠线粒体与Y染色体单倍型类型(单亲遗传标记)推断家族谱系时的信息局限. 同时, 单亲遗传标记的种类分布也反映了母系与父系祖先来

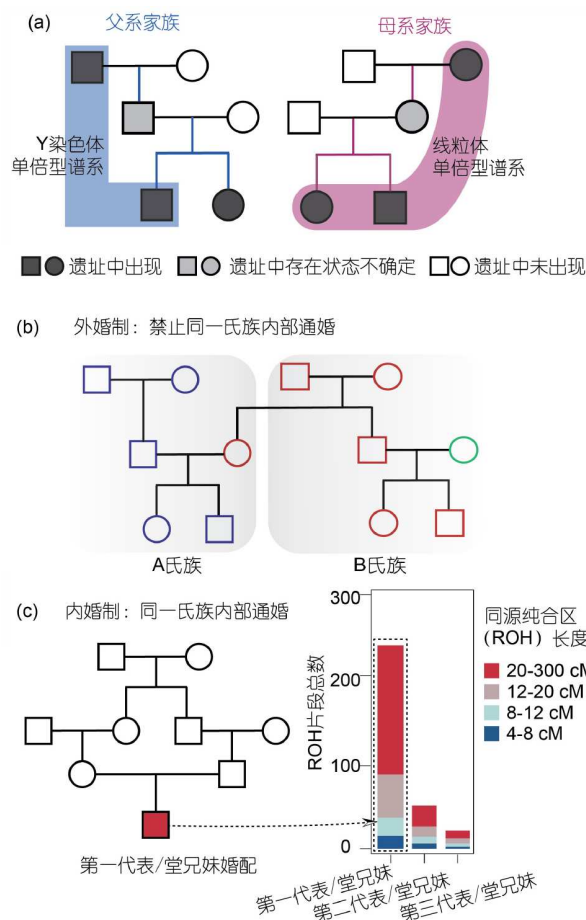


图2 古代人类的家系类型与婚配制度示意图. (a) 父系与母系家族示意图. (b) 外婚制/族外婚示意图. (c) 内婚制示意图与近亲结婚导致的后代中连续同源纯合区片段

Figure 2 Schematic diagrams of ancient patrilineal and matrilineal families, and various marital practices. (a) Illustration of patrilineal and matrilineal families; (b) illustration of exogamy marriage; (c) illustration of endogamy marriage and the distribution of Runs of Homozygosity (ROH) genomic segments in the offspring from consanguineous unions

源种类的多寡, 辅助推断古代社会中的婚姻和家族制度. 在父系家族中, 家族关系的传递与财产继承等通过男性家族成员来传承, 即为父系传承(patriliness), 故同一父系家族中的男性亲属具备相同的Y染色体单倍型. 例如, 法国新石器Gurgy遗址在跨越七代的父系传承中均可追溯至携带有同一单倍型G2a的男性祖先, 同时DNA与锶同位素表明遗址中的女性伴侣无亲缘关系并且为外来人员加入当地社群^[49](随父系居住, patrilocality).

通常认为父系制的出现, 与农业社会的形成密切相关^[50]. 对石器时代欧洲农民的亲属关系分析表明, 父系制(patriliness)是主流社会形式. 来自新石器和青铜时代多个欧洲农民家族为随父系居住制^[34,51], 并出现了连续长时间的父系传

承^[52]。然而,在古代和现代的采猎社会中,尽管父系制与随父系居住制也有发生^[53],但双边习俗(bilateral practices)却更为普遍^[54]。

与父系制形成对比的即为母系制社会,在这种社会组织中男性成员随母系居住(matrilocality)^[55]。虽然这种模式在现代社会较为少见,古DNA证实铁器时代的英国凯尔特人采用这种随母系居住制^[56],拥有传承自同一个超级祖母的线粒体单倍型;且欧洲大陆上凯尔特人的精英家族也具备这种母系传承现象^[57,58]。区别于父系制,在该制度下外甥更可能继承自母亲血缘像舅舅的地位与财产^[59,60]。且男性作为加入母系氏族的一份子,具备更高的流动性与遗传多样性^[56]。

伴随社会组织分化发生的还有社会结构的复杂化,在古代社会中的具体体现为社会资源分配的异质性与社会群体的多层次性^[61]。例如,6~9世纪东亚起源的阿瓦尔游牧政权帝国都盛行相似的以东亚血缘父系为主导的社会组织形式^[7,11],但位处边疆区域的东亚父系氏族相较于欧洲血缘的父系氏族呈现出更为严格的父系制,拥有更多的高等级陪葬品,并与帝国核心区的东亚氏族存在更密切的遗传联系,整体的社会地位更可能是精英群体^[7]。而且在阿瓦尔东亚氏族中首代成员墓葬中常发现有高级随葬品,并在社群的IBD网络中拥有更多与其他人的联系,意味着群体地位与资源分配的分层^[7,11]。在古代复杂社会组织中,古代个体地位的高低与特定遗传特征的关联也同样值得关注。在阿瓦尔东亚父系社会中,外来祖先来源的女性伴侣随东亚血缘父系居住于当地社群,也暗示着在不同血缘混合时存在性别偏差来维持东亚血缘具备父权的现象^[7]。当遗传背景不同的人群出现融合时,单亲遗传标记也会呈现相应的变化。单亲遗传标记作为一种遗传证据,有助于揭示文化传播的途径和方式,以及不同文化之间的相互影响和交流。以阿瓦尔时代为例,欧洲在接受东亚游牧文化的同时,也吸收了东亚的基因,故而阿瓦尔社群中的男性单亲遗传标记呈现东亚特征,且类型较为单一,而女性单亲遗传标记来源更偏向西亚且更多元^[7,11]。这一现象揭示了文化与基因的双重交流现象,并暗示着仅依据常染色体

层面难以察觉的性别偏差导致的人群混合模式,为理解古人群文化与社会中的偏向性提供全新视角。此外,史前爱琴海地区罕见的族内婚也被认为可能是社会分层的体现之一,即族群通过内部通婚来维持其族群在当时社会中的地位^[44]。

5 结语与展望

综上所述,古DNA的亲缘关系研究通过分子层面的微观视角,为我们提供了丰富的人类历史信息。这些研究不仅解析了个体之间的血缘联系,还进一步推演了史前人类社会中的婚配制度和繁衍模式,进而反映了不同地区社会结构的多样性。这些遗传证据揭示了文化习俗和生物学在人类社会组织形成中的交织影响,为我们勾勒出古代社会复杂而动态的演变历程。随着文明的演进,人类社会结构已不再局限于史前阶段单一的父亲或母亲组织形态,而逐步演化出权力分配机制、社会分工体系与生业经济模式等多元结构,进而形成以宗教神权为核心的政治体系或王权主导的国家机制。区域间社会结构的显著差异,不仅反映出不同文明的初始形态,更揭示了文化观念与文明演进路径的深层分野。未来研究若能将古代社会结构信息与聚落考古揭示的居住模式、器物类型学分析及工艺传播路径相结合,将有望为探讨社会结构多样性对考古文化的传播、交流与融合所产生的影响开辟新路径。此外,通过融合社会结构多样性与社会考古学理论方法,构建古代社会结构与文化发展的动态模型,学界未来有望模拟不同社会结构下的文明演进轨迹,从而更系统地揭示古代社会的发展规律,为考古研究注入新的理论活力。

随着学科的发展,未来研究也将更加注重将DNA信息与体质人类学、同位素分析及环境考古等数据相结合,综合骨骼特征所反映的健康发育状况与劳动负担、同位素揭示的饮食结构以及环境资源利用策略等多维信息,系统评估不同古代社会结构形成背后的环境暴露背景,重建古代人类的生存图景,揭示其繁衍模式、社会行为与整体演化机制,为重构人类历史提供立体而翔实的科学依据。

致谢 感谢国家自然科学基金(32370660)和上海市启明星项目(23YF1402900)资助。

推荐阅读文献

- 1 Higuchi R, Bowman B, Freiberger M, et al. DNA sequences from the quagga, an extinct member of the horse family. *Nature*, 1984, 312: 282–284
- 2 Pääbo S. Molecular cloning of Ancient Egyptian mummy DNA. *Nature*, 1985, 314: 644–645
- 3 Hofreiter M, Serre D, Poinar H N, et al. Ancient DNA. *Nat Rev Genet*, 2001, 2: 353–359
- 4 Stoneking M, Krause J. Learning about human population history from ancient and modern genomes. *Nat Rev Genet*, 2011, 12: 603–614
- 5 Zhang F, Su B, Zhang Y, et al. Genetic studies of human diversity in East Asia. *Phil Trans R Soc B*, 2007, 362: 987–996
- 6 Yang M A, Fan X, Sun B, et al. Ancient DNA indicates human population shifts and admixture in northern and southern China. *Science*, 2020, 369: 282–288
- 7 Wang K, Tobias B, Pany-Kucera D, et al. Ancient DNA reveals reproductive barrier despite shared Avar-period culture. *Nature*, 2025, 638: 1007–

- 8 Slatkin M, Racimo F. Ancient DNA and human history. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 6380–6387
- 9 Racimo F, Sikora M, Vander Linden M, et al. Beyond broad strokes: sociocultural insights from the study of ancient genomes. *Nat Rev Genet*, 2020, 21: 355–366
- 10 Nägele K, Rivollat M, Yu H, et al. Ancient genomic research — from broad strokes to nuanced reconstructions of the past. *J Anthropol Sci*, 2022: 193–230
- 11 Gneccchi-Ruscione G A, Rácz Z, Samu L, et al. Network of large pedigrees reveals social practices of Avar communities. *Nature*, 2024, 629: 376–383
- 12 Parkin R. *Kinship: An Introduction to the Basic Concepts*. Oxford: Blackwell Publishers, 1997
- 13 Weir B S, Anderson A D, Hepler A B. Genetic relatedness analysis: modern data and new challenges. *Nat Rev Genet*, 2006, 7: 771–780
- 14 Browning B L, Browning S R. A fast, powerful method for detecting identity by descent. *Am J Hum Genet*, 2011, 88: 173–182
- 15 Huff C D, Witherspoon D J, Simonson T S, et al. Maximum-likelihood estimation of recent shared ancestry (ERSA). *Genome Res*, 2011, 21: 768–774
- 16 Purcell S, Neale B, Todd-Brown K, et al. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *Am J Hum Genet*, 2007, 81: 559–575
- 17 Manichaikul A, Mychaleckyj J C, Rich S S, et al. Robust relationship inference in genome-wide association studies. *Bioinformatics*, 2010, 26: 2867–2873
- 18 Lipatov M, Sanjeev K, Patro R, et al. Maximum likelihood estimation of biological relatedness from low coverage sequencing data. *bioRxiv*, 2015023374
- 19 Korneliussen T S, Moltke I. NgsRelate: a software tool for estimating pairwise relatedness from next-generation sequencing data. *Bioinformatics*, 2015, 31: 4009–4011
- 20 Monroy Kuhn J M, Jakobsson M, Günther T, et al. Estimating genetic kin relationships in prehistoric populations. *PLoS One*, 2018, 13: e0195491
- 21 Alaçamlı E, Naidoo T, Güler M N, et al. READv2: advanced and user-friendly detection of biological relatedness in archaeogenomics. *Genome Biol*, 2024, 25: 216
- 22 Rohrlach A B, Tuke J, Popli D, et al. BREADR: an R package for the Bayesian estimation of genetic relatedness from low-coverage genotype data. *bioRxiv*, 2023.04.17.537144
- 23 Popli D, Peyrégne S, Peter B M. KIN: a method to infer relatedness from low-coverage ancient DNA. *Genome Biol*, 2023, 24: 10
- 24 Ringbauer H, Huang Y, Akbari A, et al. Accurate detection of identity-by-descent segments in human ancient DNA. *Nat Genet*, 2024, 56: 143–151
- 25 Chang C C, Chow C C, Tellier L C, et al. Second-generation PLINK: rising to the challenge of larger and richer datasets. *Gigascience*, 2015, 4: 7
- 26 Sümer A P, Rougier H, Villalba-Mouco V, et al. Earliest modern human genomes constrain timing of Neanderthal admixture. *Nature*, 2025, 638: 711–717
- 27 Gneccchi-Ruscione G A, Rácz Z, Liccardo S, et al. Ancient genomes reveal trans-Eurasian connections between the European Huns and the Xiongnu Empire. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2025, 122: e2418485122
- 28 Bass W M. *Human Osteology: A Laboratory and Field Manual*. 5th Ed. Columbia: Missouri Archaeological Society USA, 2005
- 29 Scott G R, Turner C G. *The Anthropology of Modern Human Teeth: dental Morphology and its Variation in Recent Human Populations*. New York: Cambridge University Press, 1997
- 30 Barquera R, Del Castillo-Chávez O, Nägele K, et al. Ancient genomes reveal insights into ritual life at Chichén Itzá. *Nature*, 2024, 630: 912–919
- 31 Lipson M, Cheronet O, Mallick S, et al. Ancient genomes document multiple waves of migration in Southeast Asian prehistory. *Science*, 2018, 361: 92–95
- 32 Norman J, Mei T L. The austroasiatics in ancient south China: some lexical evidence. *Monumenta Serica*, 1976, 32: 274–301
- 33 van Driem G. The ethnolinguistic identity of the domesticators of Asian rice. *Comptes Rendus Palevol*, 2012, 11: 117–132
- 34 Yaka R, Mapelli I, Kaptan D, et al. Variable kinship patterns in Neolithic Anatolia revealed by ancient genomes. *Curr Biol*, 2021, 31: 2455–2468. e18
- 35 Novak M, Olalde I, Ringbauer H, et al. Genome-wide analysis of nearly all the victims of a 6200 year old massacre. *PLoS One*, 2021, 16: e0247332
- 36 Schroeder H, Margaryan A, Szmyt M, et al. Unraveling ancestry, kinship, and violence in a Late Neolithic mass grave. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 10705–10710
- 37 Iregren E, Isberg P E. Ethnicity of Scandinavian populations from 1050–1500 A.D. *Anthranz*, 1993, 51: 193–205
- 38 Zachrisson I. *Möten i Gränsland: Samer Och Germaner i Mellanskandinavien*. Stockholm: Statens Historiska Museum, 1997
- 39 Price N. *The Viking way: religion and war in late iron age scandinavia*. Doctor Dissertation. Uppsala: Uppsala University, 2002
- 40 Moilanen U, Kirkinen T, Saari N J, et al. A woman with a sword? – Weapon grave at Suontaka Vesitorninmäki, Finland. *Eur J Archaeol*, 2022, 25: 42–60

- 41 Mitnik A, Massy K, Knipper C, et al. Kinship-based social inequality in Bronze Age Europe. [Science](#), 2019, 366: 731–734
- 42 Kennett D J, Plog S, George R J, et al. Archaeogenomic evidence reveals prehistoric matrilineal dynasty. [Nat Commun](#), 2017, 8: 14115
- 43 Merton R K. Inter-marriage and the social structure. [Psychiatry](#), 1941, 4: 361–374
- 44 Skourtanioti E, Ringbauer H, Gneccchi Ruscone G A, et al. Ancient DNA reveals admixture history and endogamy in the prehistoric Aegean. [Nat Ecol Evol](#), 2023, 7: 290–303
- 45 Ning C, Zhang F, Cao Y, et al. Ancient genome analyses shed light on kinship organization and mating practice of Late Neolithic society in China. [iScience](#), 2021, 24: 103352
- 46 Seersholm F V, Sjögren K G, Koelman J, et al. Repeated plague infections across six generations of Neolithic Farmers. [Nature](#), 2024, 632: 114–121
- 47 Fowler C, Olalde I, Cummings V, et al. A high-resolution picture of kinship practices in an Early Neolithic tomb. [Nature](#), 2022, 601: 584–587
- 48 Knipper C, Mitnik A, Massy K, et al. Female exogamy and gene pool diversification at the transition from the Final Neolithic to the Early Bronze Age in central Europe. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2017, 114: 10083–10088
- 49 Rivollat M, Rohrlach A B, Ringbauer H, et al. Extensive pedigrees reveal the social organization of a Neolithic community. [Nature](#), 2023, 620: 600–606
- 50 Engels F. The origin of the family, private property, and the state. In: O'toole L L, Schiffman J R, Edwards M L K, eds. *Gender Violence: Interdisciplinary Perspectives*. 2nd ed. New York: New York University Press, 2007. 12–32
- 51 Furtwängler A, Rohrlach A B, Lamnidis T C, et al. Ancient genomes reveal social and genetic structure of Late Neolithic Switzerland. [Nat Commun](#), 2020, 11: 1915
- 52 Sánchez-Quinto F, Malmström H, Fraser M, et al. Megalithic tombs in western and northern Neolithic Europe were linked to a kindred society. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2019, 116: 9469–9474
- 53 Chyleński M, Makarowicz P, Juras A, et al. Patrilocal and hunter-gatherer-related ancestry of populations in East-Central Europe during the Middle Bronze Age. [Nat Commun](#), 2023, 14: 4395
- 54 Marlowe F W. Marital residence among foragers. [Curr Anthropol](#), 2004, 45: 277–284
- 55 Kirby K R, Gray R D, Greenhill S J, et al. D-PLACE: a global database of cultural, linguistic and environmental diversity. [PLoS One](#), 2016, 11: e0158391
- 56 Cassidy L M, Russell M, Smith M, et al. Continental influx and pervasive matrilocality in Iron Age Britain. [Nature](#), 2025, 637: 1136–1142
- 57 Alexander R D, Tinkle D W. Natural selection and social behavior: recent research and new theory. In: *Proceedings of the Symposium on the 50th Anniversary of the University of Michigan Museum of Zoology*. New York: Chiron Press, 1981
- 58 Gretzinger J, Schmitt F, Mötsch A, et al. Evidence for dynastic succession among early Celtic elites in Central Europe. [Nat Hum Behav](#), 2024, 8: 1467–1480
- 59 Fortunato L. The evolution of matrilineal kinship organization. [Proc R Soc B](#), 2012, 279: 4939–4945
- 60 Fox R. *Kinship and Marriage: An Anthropological Perspective*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983
- 61 Paynter R. The archaeology of equality and inequality. [Annu Rev Anthropol](#), 1989, 18: 369–399

Summary for “古DNA揭示古代家族谱系与社会结构”

Ancient DNA reveals ancient kinship and social structures

Yimeng Qi, Zi Yin & Ke Wang*

Ministry of Education Key Laboratory of Contemporary Anthropology, Department of Anthropology and Human Genetics, School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200438, China

* Corresponding author, E-mail: ke_wang@fudan.edu.cn

Since emerging in the 1980s, ancient DNA (aDNA) technology has evolved significantly from the molecular cloning of individual specimens to genome-wide analyses that reconstruct complex demographic histories and evolutionary dynamics. While much early aDNA research focused on macro-level questions—like large-scale human migration patterns and shifts in population-wide genetic structure—micro-level insights into past human societies remain largely unexplored. Inferring the sociocultural aspects of past human society, including family relationships, human behavior and social organisations, has remained a challenge due to the technical difficulty of estimating biological relatedness from low-coverage and highly degraded aDNA data recovered from ancient skeleton remains.

However, recent years brought methodological innovations, substantially boosting up resolution and accuracy of kinship inference from low-coverage aDNA. Tools like *lcMLkin*, *ngsRelate*, *READ*, *BREADR*, *KIn* and *ancIBD* — many utilizing identity-by-descent (IBD) segments detection — now reliably identify familial relationships up to the sixth degree. These methods also take contamination and noise into control, making them applicable across broad ancient contexts. Accordingly, biological kinship estimation can be a powerful lens through which the sociocultural dimensions of ancient communities can be examined.

This paper overviews latest developments of methodology and sociocultural application in aDNA field, zooming into the inferred ancient family practices and social structures across regions. It highlights the integration of multidisciplinary evidence from aDNA, archaeology, anthropology and history to enable multidimensional reconstruction of past human societies. First, the integration of biological relatedness, cultural labels, and genetic ancestry origins of ancient human remains has yielded novel insights into population mixing and patterns of cultural acculturation. Second, the complete reconstruction of family pedigrees for an entire cemetery—coupled with the temporal-spatial distribution of grave goods across the cemetery and variations in mortuary behavior—has shed new light on the symbolic expression of ancient human sociocultural behavior. Third, the integration of genetic data with archaeological records has provided empirical evidence for ancient marriage and residence practices, such as endogamy, exogamy, and levirate marriage. Fourth, kinship information, combined with assessments of social status based on archaeological inference, has revealed the emergence of social inequality—specifically hierarchy—in complex organized human societies.

Collectively, these advancements illustrate how ancient DNA (aDNA) can furnish direct evidence of the lived experiences of ancient communities, resolving long-standing hypotheses and debates in archaeology and anthropology through interdisciplinary evidence. The integrated interdisciplinary analytical framework signifies a pivotal shift in aDNA research—moving from population-level generalizations to fine-grained reconstructions of past social life.

Despite these achievements, challenges remain. Detecting distant relatives in small or endogamous populations can be difficult, and partial sampling introduces biases. Plus, distinguishing biological kinship from social kinship and adoption may easily muddle observations. Further methodological development, particularly comprehensive computational modeling of multidisciplinary data, would be crucial for addressing these confounding factors.

Overall, we believe that the field of aDNA has entered a new era—one in which researchers can explore the sociocultural dimensions of ancient human societies beyond their genetic origins. By integrating genetic data with archaeological and anthropological insights, this emerging paradigm offers a nuanced and multidimensional understanding of how past populations formed communities, established social connections, and transmitted cultural identities and social status across generations. As methodological approaches continue to advance, future research would further illuminate the complexities of ancient social structures and the sociocultural aspects of human evolutionary history.

paleogenomics, kinship, pedigree, social structure, interdisciplinary research

doi: [10.1360/CSB-2025-0332](https://doi.org/10.1360/CSB-2025-0332)