中国科学：地球科学 SCIENTIA SINICA Terrae 2026 年 第 56 卷 第 6 期：2044–2049
评 述
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

探究古微生物DNA损伤的特征及其影响与鉴定

杨立雯[1,2]，李可欣[2,3]，刘逸宸[2]，付巧妹[2,3,4*]

1. 西北大学生命科学学院，西安 710127
2. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所，中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室，新基石科学实验室，北京 100044
3. 中国科学院大学地球与行星科学学院，北京 100049
4. 旧石器时代人类演化与遗传国家文物局重点科研基地，北京 100044
* 通讯作者，E-mail：fuqiaomei@ivpp.ac.cn

2025-09-15收稿，2026-01-15修回，2026-02-26接受，2026-05-20网络版发表
新基石研究员项目、中国科学院稳定支持基础研究领域青年团队计划项目(YSBR-019)、全国考古人才振兴计划项目(2024–278)、国家自然科学基金青年科学基金项目(42302021)和北京市高层次创新创业人才支持计划科技新星计划项目资助

摘要 DNA损伤是鉴定古DNA真实性的关键特征，正确评估古DNA损伤可以避免在后续的基因组分析中引入污染，在古DNA研究中具有重要的意义。然而，目前古DNA损伤研究主要集中于古代人类、动物基因组研究，对于古微生物DNA的损伤研究较少，相关认识仍存在许多不足。本论文综述了古微生物DNA损伤模式的特征，研究表明在单个微生物基因组研究中，古微生物DNA的损伤与古代人类DNA的损伤程度存在差异；而在微生物群落的宏基因组研究中，微生物群落中不同微生物之间的损伤模式存在差异。此外，论文还探讨了古微生物DNA损伤可能对下游分析造成的影响，展示了损伤评估在分子古微生物研究中的重要性。最后，总结了可用于古微生物DNA的损伤鉴定方法，为后续古微生物相关研究提供参考。

关键词 古DNA，DNA损伤，古微生物，基因组，宏基因组

1 引言

DNA分子在生物体死后受到许多环境因素影响和降解反应会形成DNA损伤，这是古DNA的重要特征(Dabney等，2013)。DNA损伤被认为是古DNA数据认证的关键，可以帮助研究者鉴别真实的古DNA信号(Krause等，2010)。但同时损伤评估的结果也可能引入污染，从而影响下游分析的结果(Tabin等，2025)，因此建立对损伤的正确认识在古DNA研究中十分重要。

近年来，随着古DNA研究领域的发展，古微生物研究也逐渐深入，重建的古代微生物组和古代微生物基因组数据越来越多(Fellows Yates等，2021a)。但对于古DNA的损伤研究，现在仍多集中于古代人类、动物DNA(Briggs等，2007；Krause等，2010；Allentoft等，2012；Sawyer等，2012)，而对古微生物DNA的损伤模式仍知之甚少。古微生物研究是对至少一百年前的微生物进行古基因组分析(Drancourt，2016)，从而探究微生物进化规律。此前，古微生物研究主要集中于三个方面：一是能够对单个微生物基因组进行研究，比如对古代病原体进行测序分析，为病原微生物毒力分子机制提供新的见解(Warinner等，2014；Rasmussen等，2015)；二是进行微生物群落的宏基因组研究，进而绘制人类微生物群落的时空多样性图谱(Gancz等，2023)，研究古微生物如何反映宿主的饮食习惯与生活方式(Weyrich等，2017)；三是对非宿主相关的古代环境微生物进行研究，揭示微生物群落如何以及以何种速度受到局部或广泛环境干扰的影响(Lezcano等，2022；Barrenechea Angeles等，2023)。其中，古代环境微生物研究通常不会使用DNA损伤去进行鉴定和区分，而是直接通过放射性元素测年与地质年代确定样本时间(Barrenechea Angeles等，2023；He等，

中文引用格式：杨立雯, 李可欣, 刘逸宸, 付巧妹. 2026. 探究古微生物DNA损伤的特征及其影响与鉴定. 中国科学: 地球科学, 56(6): 2044–2049, doi: 10.1360/SSTe-2025-0298
英文引用格式：Yang L, Li K, Liu Y, Fu Q. 2026. Features, impacts and identification of DNA damage in ancient microbes. Science China Earth Sciences, 69(6): 1997–2001, https://doi.org/10.1007/s11430-025-1883-2

© 2026《中国科学》杂志社

2025；Holman等，2025），因此本文只对前两方面进行讨论。目前，对单个微生物基因组研究表明，古微生物DNA的损伤与古代人类DNA的损伤存在差异（Schuenemann等，2013），其损伤鉴定的方法也有所不同。此外，由于不同微生物的保存差异以及微生物群落的复杂性，使得宏基因组的损伤模式评估更加困难（Arning和Wilson，2020），需要研究者对损伤模式有更加全面的认知。同时，针对单个基因组设计的损伤鉴定方法不够高效，使用专门用于古微生物宏基因组研究的损伤鉴定方法更加可行（Hübler等，2019）。

基于上述情况，本文介绍了古微生物DNA与古代人类DNA的损伤模式异同以及微生物群落中不同微生物之间的损伤模式差异，初步探讨古DNA损伤对古微生物研究可能造成的影响，并梳理了目前适用于古微生物DNA的损伤鉴定方法，为未来古微生物相关研究提供参考。

2 古DNA损伤特征及其影响因素

在进行古微生物研究时，首先需要利用古DNA的损伤模式评估其真实性，区分真实的古代微生物DNA与来自外源的污染DNA（Sawyer等，2012；Warinner等，2017）。古微生物DNA损伤的形成过程与古代人类DNA损伤相同，微生物DNA受到环境因素、埋藏时间和实验策略的影响也与人类DNA一致。在考古样本埋藏过程中，古DNA会受到核酸酶和各种微生物的降解作用，表现出三种古DNA的损伤特征：短片段化、链断裂、脱氨基（Dabney等，2013）。研究表明，古代遗骸中提取的古DNA长度均被降解为40–500 bp的片段，呈现高度片段化（Pääbo，1989）。古DNA降解也会形成一些修饰阻碍DNA聚合酶沿模板链的移动，从而阻止其扩增和测序（Dabney等，2013）。并且，古DNA末端的胞嘧啶（C）容易脱氨基形成尿嘧啶（U），在DNA扩增之后就从原本的C变成胸腺嘧啶（T），形成核苷酸错误掺入（Briggs等，2007；Brotherton等，2007）。在古DNA中，序列末端比中段呈现出高约两个数量级的胞嘧啶脱氨率（Lindahl，1993）。因此，通过量化古DNA的这些损伤特征，将古DNA呈现出的损伤特点：（1）序列末端明显高于中段的C到T损伤；（2）序列中段相对损伤极少并且随机性低，作为标准来评估古DNA的损伤模式，可以判断DNA分子的古老程度与内源性（Fellows Yates等，2021b；Bozzi等，2024；Guinet等，2025）。

同时，只有了解古DNA损伤的影响因素，研究者才能更好地评估古DNA损伤。目前研究表明，湿度、温度、盐度和pH值等埋藏环境条件会对古DNA的保存造成强烈影响，从而表现出损伤差异。并且随着埋藏时间增长，古DNA胞嘧啶脱氨表现为C到T替代率升高（Sawyer等，2012）。不同的实验策略也会影响获得的古DNA呈现出来的损伤模式特征，其中，核苷酸错误掺入模式会由于构建二代测序的DNA文库方法不同而有所不同（Meyer等，2012）。例如，双链建库方案（Margulies等，2005）获得的DNA序列5′突出端的C到T替代率增加，3′突出端则因互补原则，G到A替代率增加（Briggs等，2007），而使用单链DNA作为模板的文库则显示出两端的C到T替代率都升高（Gansauge等，2017）。

3 古微生物DNA损伤

古微生物DNA的损伤模式与古代人类DNA的损伤模式相似，出现序列末端胞嘧啶脱氨呈现出C到T替代率升高等等。但是，由于微生物的结构特点，古微生物DNA的损伤程度与古代人类DNA存在差异。不仅如此，微生物群落内不同微生物的基因组GC含量等差异也导致不同古微生物DNA损伤模式存在差异。这种损伤的差异性可能造成损伤评估错误，在古微生物研究下游分析时引入污染，因此认识到古微生物DNA损伤的差异特征十分关键。

3.1 古微生物DNA损伤的特征

古微生物研究发现，同一个个体内，不管是单一微生物还是共生微生物群落，古微生物DNA的末端损伤相比宿主人类线粒体DNA的末端损伤要小得多（Schuenemann等，2013；Weyrich等，2017）。Schuenemann等（2013）研究表明古代麻风分枝杆菌DNA相较于宿主DNA片段更长且末端损伤更少，这可能与麻风分枝杆菌富含脂质的细胞壁有关。而Weyrich等（2017）则发现古代人类口腔微生物群落DNA的末端平均胞嘧啶脱氨率仅有31%C到T和36%G到A，低于人类线粒体DNA中50%C到T的末端胞嘧啶脱氨率。

此外，不同于古代人类基因组研究，古微生物研究不仅能够获得某种特定微生物的基因组信息，还能获得人类某一生态位点的微生物群落信息。首先，在不同类型的样本中古微生物DNA的损伤程度存在差异。因为不同类型的样本提取获得的古微生物群落不同，比如，牙结石中能够保存古代口腔微生物组（Warinner等，2014；Weyrich等，2017），而从粪化石中能够获得古代肠道微生物组（Tito等，2008；Lugli等，2017），所以其损伤程度也有所不同。虽然目前针对古微生物DNA损伤的研究很少，但已发表研究发现，粪化石样本中的古微生物DNA末端损伤程度与牙结石样本相比较小（Weyrich等，2017；Rifkin等，2020；Wibowo等，2021），不过仍缺少二者损

伤模式的直接比较。

其次，尽管是在同一个体的某一特定微生物群落中获得的微生物DNA，该群落内部不同种类古代微生物的DNA损伤情况也各不相同，可能与微生物的细胞壁成分和基因组GC含量有关(Granehäll等，2021)。例如，古代麻风分枝杆菌DNA较低的损伤程度可能与其富含脂质的细胞壁有关(Schuenemann等，2013)。此外，此前也有研究对不同微生物的损伤进行统计分析，发现由于GC含量低的短DNA序列更容易被降解，因此DNA序列GC含量较低的微生物中AT含量较高的短片段容易在DNA保存与提取的过程中丢失(Mann等，2018)。该研究同时表明，微生物S层蛋白是否存在、细菌革兰氏阳性或阴性与古DNA片段的胞嘧啶脱氨替代率并无明显关联(Mann等，2018)。因此，对于不同微生物损伤差异的影响因素仍需要进一步研究。

只有了解古微生物DNA存在的各种损伤差异，才能正确解读损伤的量化结果，对古代微生物数据的可靠性做出准确的评估，防止在后续研究中引入错误。

3.2　古微生物DNA损伤的影响

古微生物研究中，古微生物DNA损伤的评估对下游分析至关重要。在宏基因组的群落分析中，损伤评估会影响观测到的微生物群落组成及丰度；而在微生物基因组分析中，则影响其物种鉴定及后续系统发育分析结果。

由于微生物群落中不同古微生物DNA保存情况不同，研究者观测到的古代微生物群落的物种丰度可能产生一定的偏差。例如，与现代人类口腔微生物组相比，古代人类口腔微生物群组中观察到的甲烷杆菌的相对丰度较高(Granehäll等，2021)。这种相对丰度的变化与埋藏过程有关，可能是个体死亡后某些物种的过度增长导致的。此外，除了本身复杂的内源性微生物群落，生物体死后分解过程中还积累了多样化的未知环境微生物群落，这使真正的古DNA的识别和认证变得更加复杂(Key等，2017；Warinner等，2017)。因此，古代微生物群落的损伤评估十分具有挑战性。

对于单一微生物的分析，特别需要注意的是，在生物体死后的早期分解过程中侵入遗骸的微生物(Metcalf等，2016)也会积累显著的DNA损伤水平。比如，从考古样本中检出的梭状芽孢杆菌可能属于假阳性结果，其可能来源于土壤中具有相似序列的梭状芽孢杆菌(Arning和Wilson，2020)。尽管死后定植的微生物可能确实是古代物种，但也可能会误导研究者对古代微生物群落及其宿主的认知。因此我们更要对古微生物DNA的损伤模式进行全面综合的判断，研究土壤来源的微生物更是要慎重评估古DNA的真实性。近期，有研究指出蒙自人序列与人类基因组参考序列出现的错配模式并非古DNA的损伤特征(Tabin等，2025)，其末端序列的碱基替换出现除了古DNA预期的胞嘧啶脱氨替代之外的其他所有替换类型，并且两端的碱基替代率有明显的差异。在古微生物研究中，对古微生物DNA损伤进行鉴定时更应该进行多角度验证，比如检查双端一致性和其他碱基替换类型，可以防止由于错配而导致的错误评估。

4　古微生物DNA损伤的鉴定方法

为了尽可能避免古微生物DNA损伤的错误评估导致古微生物研究结果产生偏差，研究者需要了解在古微生物相关分析中如何对损伤进行鉴定。古DNA损伤要经过鉴定并可视化才能进行评估，对古微生物研究而言，鉴定古代微生物DNA损伤不仅需要应用于单一菌株基因组的工具，还需要能够应用于微生物群落宏基因组的工具(图1)。

基于参考基因组比对的古代微生物，研究者可以使用与古代人类和动物研究相同的软件，比如mapDamage和DamageProfiler。目前，mapDamage是常用于提供DNA损伤定量估计的统计模型，能够评估古DNA链断裂、序列末端和胞嘧啶脱氨的程度(Jónsson等，2013)。利用mapDamage可以计算二代测序序列的核苷酸错误掺入和片段化的模式，并提供基于图形和文本的结果，以及进一步的统计估计。而DamageProfiler相比于mapDamage，更适用于大型数据集，能够缩短运行时间，是一款快速、交互式软件，同样可用于研究高通量测序数据的损伤模式分析(Neukamm等，2021)。

然而，在古微生物基因组研究中，许多分析方法依赖更长的古DNA片段，特别是进行功能相关分析时，基于参考基因组比对的方法不再满足需要。从头组装能够从测序数据中重建更长的连续DNA序列(contigs)，甚至是完整的基因或基因簇，将其分箱到宏基因组组装基因组(MAG)中(Bankevich等，2012；Li等，2015)，因此被应用于古微生物基因组研究。利用从头组装，研究者有可能发现现代微生物组中可能不存在的古代基因或表征性不足的功能多样性(Tett等，2019；Brealey等，2020；Wibowo等，2021)。从头组装能够通过计算重建出较长的DNA片段进行分析，但同时产生数万到数十万个contigs的数据集，上述损伤鉴定的软件不再适用。为此研究者设计了PyDamage，用于contigs损伤自动化识别和估计，以区分真正古代contigs和来源于现代污染的contigs(Borry等，2021)。

对于古代微生物群落研究，宏基因组数据能够提供

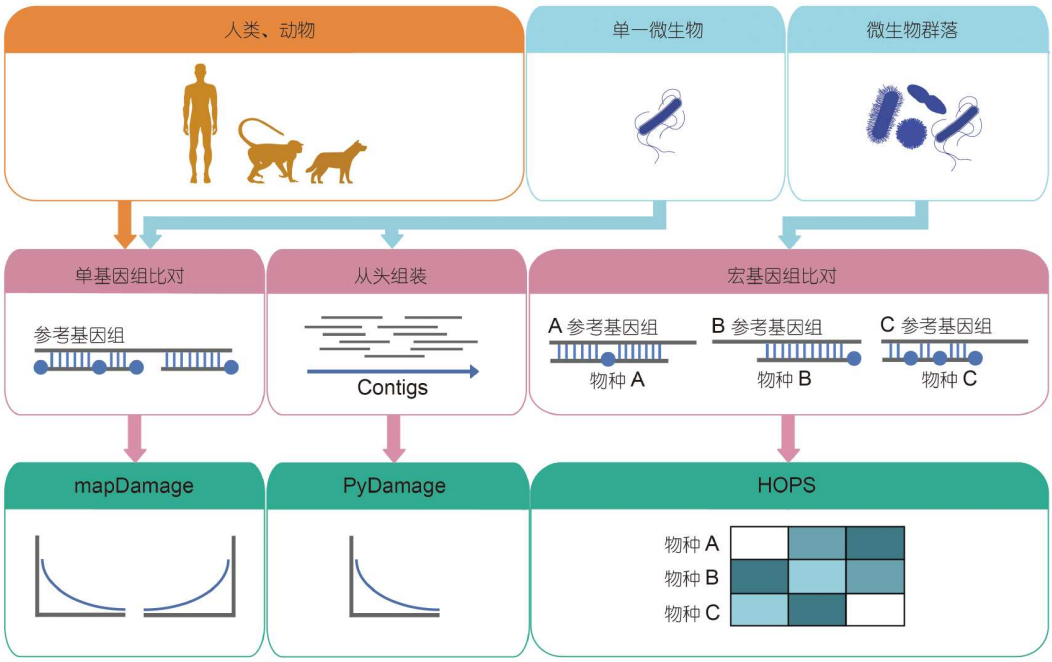


图 1 古代人类、动物与微生物DNA损伤鉴定的分析流程示意图。人类、动物剪影来自iconfont网站(https://www.iconfont.cn)，微生物剪影来自PhyloPic网站(https://www.phylopic.org)

宿主生前的微生物群落信息，从而表征微生物群落的物种组成、识别病原微生物。宏基因组研究使用的数据集很大，想要进行手动物种鉴定和评估古DNA真实性是不可行的。由此，Hübler等(2019)发表了软件病原体筛查启发式管道(Heuristic Operations for Pathogen Screening，HOPS)，为古DNA测序数据提供了一个全自动的微生物筛选管道，除了提供有关物种鉴定的详细信息，同时还对微生物群落内的物种进行损伤鉴定，判断其真实性。此外，近两年陆续开发了其他可用于宏基因组数据的损伤鉴定工具，比如aMeta(Pochon等，2023)、MetaDamage(Everett和Cribdon，2023)和AdDeam(Kraft等，2025)。其中，MetaDamage可以对未知的多物种序列直接进行古DNA损伤评估，生成可观察的DNA损伤谱图，使用便捷；AdDeam则能够估计DNA损伤并进行损伤聚类，可视化样本DNA损伤模式与代表性的损伤模式，实现多样本多物种的损伤模式快速筛选。

因此，根据古微生物研究中不同的数据类型以及分析需求，采用适用的损伤鉴定方法有助于更好地量化损伤的特征，对损伤做出正确评估。

5 结语与展望

损伤是古DNA研究中的一个关键特征，因此，在古微生物研究中，研究者需要了解古微生物DNA损伤的特点。首先，古微生物DNA具有古DNA短片段化、链断裂、脱氨基的损伤特征；其次，由于微生物与人类、动物的生理结构差异，古微生物DNA损伤相比古代人类、动物DNA序列末端损伤程度较低；最后，在微生物群落内，不同微生物物种的生理结构与基因组差异较大，使得不同古微生物的DNA片段化程度与末端损伤也存在差异。

在开展古微生物研究过程中，根据分析需求使用合适的损伤鉴定方法，才能避免损伤评估错误，引入污染影响后续分析结果。然而，除了利用损伤评估真实性排除污染，还要防止损伤评估错误引入污染，对后续分析产生严重影响，比如将错配形成的碱基替换误判为损伤碱基替换。并且由于微生物DNA损伤具有特殊的差异性，进行损伤的正确评估格外具有挑战性，只有重视古微生物的损伤特征，才能帮助我们在未来相关工作中更好地判断与鉴别真实的古微生物DNA。

此外，研究者也要认识到，仅仅是利用古DNA的损伤特征并不足以排除环境污染，确认为古代内源DNA。在生物体死后早期分解时侵入的微生物也会呈现明显的DNA损伤模式，所以研究土壤来源的病原体更要避免引入环境微生物的污染，为此还可以使用其他生物信息学方法进行验证。对于单个微生物的研究，通过评估其他真实性标准可以帮助排除污染，例如基因组编辑距离和片段长度分布。而对于宏基因组研究，使用SourceTracker软件进行群落来源分析可以检测宏基因组数据中的污

染样本(Knights等，2011)，使用R decontam包则可以在微生物组数据进行后续分析之前去除实验室和环境污染(Davis等，2018)。

目前，分子古微生物学仍然是研究者探测古代微生物的唯一方法。只有重视古微生物DNA的损伤特征，正确评估其损伤模式，通过多种方法验证并判断古DNA的真实性，才能提高古微生物研究的可靠性。通过古微生物研究获得真实的古代DNA信号，才能够了解过去的微生物群落多样性，分析共生微生物与病原微生物的功能与进化历史。在未来，通过整合古代人类和古微生物的DNA数据，可能会进一步阐明宿主与微生物相互作用、选择以及共同进化的过程。

参考文献

Allentoft M E, Collins M, Harker D, et al. 2012. The half-life of DNA in bone: Measuring decay kinetics in 158 dated fossils. Proc Biol Sci, 279: 4724–4733

Arning N, Wilson D J. 2020. The past, present and future of ancient bacterial DNA. Genome Biol, 6: mgen000384

Bankevich A, Nurk S, Antipov D, et al. 2012. SPAdes: A new genome assembly algorithm and its applications to single-cell sequencing. J Comput Biol, 19: 455–477

Barrenechea Angeles I, Romero-Martínez M L, Cavaliere M, et al. 2023. Encapsulated in sediments: EDNA deciphers the ecosystem history of one of the most polluted European marine sites. Environ Int, 172: 107738

Borry M, Hübner A, Rohrlach A B, et al. 2021. PyDamage: Automated ancient damage identification and estimation for contigs in ancient DNA *de novo* assembly. PeerJ, 9: e11845

Bozzi D, Neuenschwander S, Cruz Dávalos D I, et al. 2024. Towards predicting the geographical origin of ancient samples with metagenomic data. Sci Rep, 14: 21794

Brealey J C, Leitão H G, van der Valk T, et al. 2020. Dental calculus as a tool to study the evolution of the mammalian oral microbiome. Mol Biol Evol, 37: 3003–3022

Briggs A W, Stenzel U, Johnson P L F, et al. 2007. Patterns of damage in genomic DNA sequences from a Neandertal. Proc Natl Acad Sci USA, 104: 14616–14621

Brotherton P, Endicott P, Sanchez J J, et al. 2007. Novel high-resolution characterization of ancient DNA reveals C > U-type base modification events as the sole cause of *post mortem* miscoding lesions. Nucleic Acids Res, 35: 5717–5728

Dabney J, Meyer M, Pääbo S. 2013. Ancient DNA damage. CSH Perspect Biol, 5: a012567

Davis N M, Proctor D M, Holmes S P, et al. 2018. Simple statistical identification and removal of contaminant sequences in marker-gene and metagenomics data. Microbiome, 6: 226

Drancourt M. 2016. Paleomicrobiology data: Authentification and interpretation. Microbiol Spectr, 4: PoH0017–2015

Everett R, Cribdon B. 2023. MetaDamage tool: Examining post-mortem damage in sedaDNA on a metagenomic scale. Front Ecol Evol, 10: 888421

Fellows Yates J A, Andrades Valtueña A, Vågene Å J, et al. 2021a. Community-curated and standardised metadata of published ancient metagenomic samples with AncientMetagenomeDir. Sci Data, 8: 31

Fellows Yates J A, Velsko I M, Aron F, et al. 2021b. The evolution and changing ecology of the African hominid oral microbiome. Proc Natl Acad Sci USA, 118: e2021655118

Gancz A S, Farrer A G, Nixon M P, et al. 2023. Ancient dental calculus reveals oral microbiome shifts associated with lifestyle and disease in Great Britain. Nat Microbiol, 8: 2315–2325

Gansauge M T, Gerber T, Glocke I, et al. 2017. Single-stranded DNA library preparation from highly degraded DNA using T4 DNA ligase. Nucleic Acids Res, 45: e79

Granehäll L, Huang K D, Tett A, et al. 2021. Metagenomic analysis of ancient dental calculus reveals unexplored diversity of oral archaeal *Methanobrevibacter*. Microbiome, 9: 197

Guinet B, Oskolkov N, Moreland K, et al. 2025. Ancient host-associated microbes obtained from mammoth remains. Cell, 188: 6606–6619.e24

He T L, Zhang X Y, Zhang X B. 2025. Thousands-years-old deep-sea DNA viruses reveal the evolution of human pathogenic viruses. J Adv Res, 79: 379–391

Holman L E, Zampirolo G, Gyllencreutz R, et al. 2025. Navigating past oceans: Comparing metabarcoding and metagenomics of marine ancient sediment environmental DNA. Mol Ecol Resour, 25: e14086

Hübler R, Key F.M, Warinner C, et al. 2019. HOPS: Automated detection and authentication of pathogen DNA in archaeological remains. Genome Biol, 20: 280

Jónsson H, Ginolhac A, Schubert M, et al. 2013. mapDamage2.0: Fast approximate Bayesian estimates of ancient DNA damage parameters. Bioinformatics, 29: 1682–1684

Key F M, Posth C, Krause J, et al. 2017. Mining metagenomic data sets for ancient DNA: Recommended protocols for authentication. Trends Genet, 33: 508–520

Knights D, Kuczynski J, Charlson E S, et al. 2011. Bayesian community-wide culture-independent microbial source tracking. Nat Methods, 8: 761–763

Kraft L, Korneliussen T S, Sackett P W, et al. 2025. AdDeam: A fast and scalable tool for estimating and clustering reference-level damage profiles. Bioinformatics, 41: btaf407

Krause J, Briggs A W, Kircher M, et al. 2010. A complete mtDNA genome of an early modern human from Kostenki, Russia. Curr Biol, 20: 231–236

Lezcano M Á, Sánchez-García L, Quesada A, et al. 2022. Comprehensive metabolic and taxonomic reconstruction of an ancient microbial mat from the McMurdo Ice Shelf (Antarctica) by integrating genetic, metaproteomic and lipid biomarker analyses. Front Microbiol, 13: 799360

Li D H, Liu C M, Luo R, et al. 2015. MEGAHIT: An ultra-fast single-node solution for large and complex metagenomics assembly via succinct *de Bruijn* graph. Bioinformatics, 31: 1674–1676

Lindahl T. 1993. Instability and decay of the primary structure of DNA. Nature, 362: 709–715

Lugli G A, Milani C, Mancabelli L, et al. 2017. Ancient bacteria of the Ötzi's microbiome: A genomic tale from the Copper Age. Microbiome, 5: 5

Mann A E, Sabin S, Ziesemer K, et al. 2018. Differential preservation of endogenous human and microbial DNA in dental calculus and dentin. Sci Rep, 8: 9822

Margulies M, Egholm M, Altman W E, et al. 2005. Genome sequencing in microfabricated high-density picolitre reactors. Nature, 437: 376–380

Metcalf J L, Xu Z Z, Weiss S, et al. 2016. Microbial community assembly and metabolic function during mammalian corpse decomposition. Science, 351: 158–162

Meyer M, Kircher M, Gansauge M T, et al. 2012. A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. Science, 338: 222–226

Neukamm J, Peltzer A, Nieselt K, et al. 2021. DamageProfiler: Fast damage

pattern calculation for ancient DNA. Bioinformatics, 37: 3652–3653
Pääbo S. 1989. Ancient DNA: Extraction, characterization, molecular cloning, and enzymatic amplification. Proc Natl Acad Sci USA, 86: 1939–1943
Pochon Z, Bergfeldt N, Kırdök E, et al. 2023. aMeta: An accurate and memory-efficient ancient metagenomic profiling workflow. Genome Biol, 24: 242
Rasmussen S, Allentoft M E, Nielsen K, et al. 2015. Early divergent strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5,000 years ago. Cell, 163: 571–582
Rifkin R F, Vikram S, Ramond J B, et al. 2020. Multi-proxy analyses of a mid-15th century Middle Iron Age Bantu-speaker palaeo-faecal specimen elucidates the configuration of the 'ancestral' sub-Saharan African intestinal microbiome. Microbiome, 8: 62
Sawyer S, Krause J, Guschanski K, et al. 2012. Temporal patterns of nucleotide misincorporations and DNA fragmentation in ancient DNA. PLoS ONE, 7: e34131
Schuenemann V J, Singh P, Mendum T A, et al. 2013. Genome-wide comparison of medieval and modern *Mycobacterium leprae*. Science, 341: 179–183
Tabin D, Patterson N, Mah M, et al. 2025. Concerns about ancient DNA sequences reported from a Late Pleistocene individual from Southeast Asia. Curr Biol, 35: R212–R213
Tett A, Huang K D, Asnicar F, et al. 2019. The *Prevotella copri* complex comprises four distinct clades underrepresented in westernized populations. Cell Host Microbe, 26: 666–679
Tito R Y, Macmil S, Wiley G, et al. 2008. Phylotyping and functional analysis of two ancient human microbiomes. PLoS ONE, 3: e3703
Warinner C, Rodrigues J F M, Vyas R, et al. 2014. Pathogens and host immunity in the ancient human oral cavity. Nat Genet, 46: 336–344
Warinner C, Herbig A, Mann A, et al. 2017. A robust framework for microbial archaeology. Hum Genet, 18: 321–356
Weyrich L S, Duchene S, Soubrier J, et al. 2017. Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus. Nature, 544: 357–361
Wibowo M C, Yang Z, Borry M, et al. 2021. Reconstruction of ancient microbial genomes from the human gut. Nature, 594: 234–239

（责任编委：谢树成）