

第一部分

畜牧业生物多样性状况





导 言

世界生物，包括植物、动物和微生物以及由这些物种组成的生态系统，其多样性的重要性正日益受到承认。农业生物多样性包括人类用以生产食品以及其他商品和服务的种植植物和畜禽的多样性。从广义上来说，它包括这种生产所依赖的农业生态系统的多样性。农业生态系统维持和提高生产力以及适应变化的环境的能力对于世界人口的粮食安全是至关重要的。

为今天的农业和食品生产做出贡献的40多个畜禽物种是通过长时间的驯化和发展才形成的。由环境应激因子和人类强加的控制育种和饲养而形成的选择压力导致了許多遗传独特的品种的产生。上千年时间培育出的这种多样性是今天畜禽饲养者的宝贵资源。未来的环境变化、突发疾病威胁、人类营养需要的新知识、波动的市场条件和变化的社会需求将对畜禽物种提出新的挑战，而遗传多样性的畜禽群体为解决未来的挑战提供了更广泛的选择。

该报告的第一部分叙述了当今粮食和农业动物遗传资源（AnGR）多样性的起源，即畜禽物种的驯化和历史沿革。然后描述了全球范围的动物遗传资源多样性的现状，以及多样性受到遗传侵蚀威胁的程度。下一章描述了动物遗传资源的国际交换形式，并概要地叙述了动物遗传资源的作用、价值及其在全球各个地区对生计和经济产出的直接和间接贡献。同时也介绍了其作为动物卫生领域潜在抗病遗传资源的重要性。第一部分最后一章讨论了世界动物遗传资源多样性受到的威胁。

第一章

家畜多样性的起源
和历史沿革

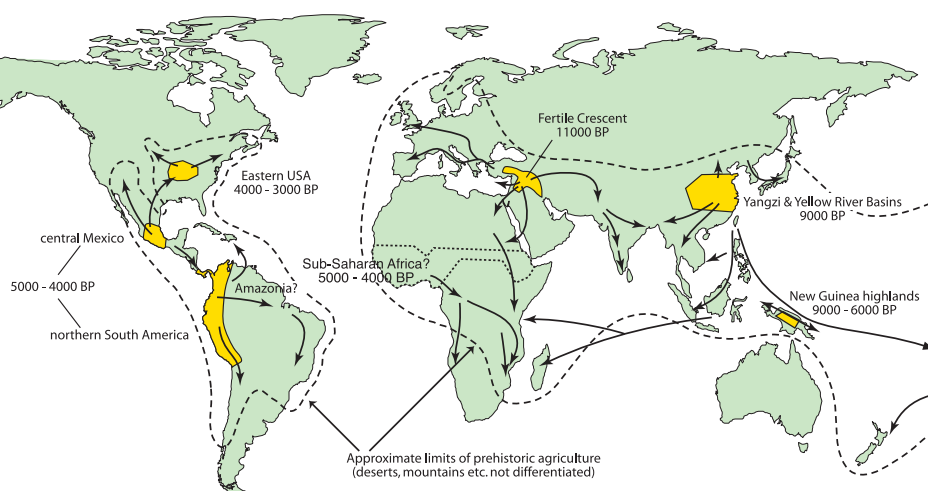
1 引言

动物遗传资源的历史始于大约 12000—14000 年以前, 当时正值新石器时代早期的农业革命, 主要作物和家畜物种得到了驯化。早期农民对粮食生产的控制导致了主要人口、技术、政治和军事的变化。动物和植物的驯化被认为是历史最重要的发展之一, 也是人类文明兴起的先决条件之一

(Diamond, 2002)。在原始驯化完成之后, 紧接着是将耕作传播至整个大陆的所有栖息地 (Diamond and Bellwood, 2003; 图 2)。几千年的自然和人为选择, 遗传漂移、近亲育种和杂交育种就形成了今天动物遗传资源的多样性, 并在各种环境 (农业生态地区) 和生产系统中持续发展畜牧生产。

图 2

世界农业地区考古图和新石器时代 / 形成文化的传播, 及放射性碳的估测日期



资料来源: Diamond and Bellwood (2003)。

动物遗传资源多样性对于所有生产系统来说都是至关重要的¹。它可以提供品种改良和适应变化环境的原始材料。正如近期的分子学研究所揭示的那样,今天的地方畜禽群体和品种中所发现的多样性大大超过它们的商业品种。揭示家畜多样性的起源和分布对当前的利用及其长期保护都是至关重要的 (Hanotte 等, in press)。

2 家畜的驯化过程

只有很少的动物物种被成功驯化。驯化是一个复杂和渐进的过程,这个过程改变了祖先动物的行为和形态学特点(插文1)。激发动物驯化的条件和压力仍然未知,可能因地理区域和物种的不同而异。

动物驯化的起源可能与狩猎者聚集区试图驯服和管理野生动物的普遍趋势(可能由早期人类共享)相关 (Diamond, 2002)。但是,在更新世末期动物驯化的过程实际上就开始了。那时气候的变化更加不可预料,一些地区气候变暖和/或季节性更加明显,导致了人口的地方化扩展。这些发展促进了作物耕作,并影响了狩猎野生动物作为食品的分布和密度。在这种情况下,动物驯化的主要动力可能是满足“喜爱食品”的需求,其中一些被驯化的物种具有作为役畜进行田间耕作的潜力(例如,用水牛或牛耕地),或后来发展成为驮载动物和骑乘动物(驼羊、单峰驼、双峰驼、马、驴、甚至牛)。

在世界148种体重在45千克以上的非食肉类动物物种中,只有15个物种被成功

插文1 驯化过程

此处所指的驯化动物是指圈养繁育的物种,通过遗传修饰其野生祖先的特性,使其对人类更加有用,人类控制它们的繁殖(育种)、饲养管理(畜舍和保护它们不受食肉动物伤害的措施)和饲料供应 (Diamond, 2002; Mignon-Grasteau, 2005)。驯化包括以下步骤:开始与自由育种有关;封闭饲养;封闭饲养下

的封闭育种;以及选择性育种和品种改良(摘自 Zeuner 1963)。考古学家和动物遗传学家使用各种手段揭示驯化的历史沿革,包括牙齿、头盖骨和骨骼的形态变化研究,以及畜群年龄和性别曲线的建立,这些都可用于了解和鉴别驯化的方式 (Zeder, 等, 2006)。

驯化。其中13个物种来自欧洲和亚洲,2个物种起源于南美洲。且只有6个物种广

泛分布于所有大陆(牛、绵羊、山羊、猪、马和驴),而其他9种(单峰驼、双峰驼、驼羊、羊驼、驯鹿、水牛、牦牛、巴厘牛和大额牛(mithun))则在全球的某些地区十分重要 (Diamond, 1999)。对于鸟类,

¹ 家畜多样性描述的核心是品种的概念(参见第四部分第一章1段关于“品种”这个术语的定义的讨论)。

第一部分

表 4
家畜的起源和驯化

家养物种	野生祖先	线粒体 DNA 分化体	驯化 事件	距今 时间	位置
牛	欧洲野牛的 3 个亚属 (灭绝)				
<i>Bos taurus taurus</i>	<i>B. primigenious primigenious</i>	4	1	~ 8000	近东和中东 (西亚)
	<i>B. p. opisthonomous</i>	2	1	~ 9500	非洲东北部
<i>Bos taurus indicus</i>	<i>B. p. nomadicus</i>	2	1	~ 7000	印度次大陆北部
牦牛	野生牦牛				
<i>Poephagus grunniens</i>	<i>P. mutus</i>	3	1	~ 4500	青藏高原
山羊	野山羊 (Bezoar)				
<i>Capra ferus</i>	<i>Capra aegragus</i> (3 subspecies)	5	2	~ 10000	近东和中东, 印度次大陆北部
绵羊	亚洲摩弗伦绵羊				
<i>Ovis aries</i>	<i>Ovis orientalis</i>	4	2	~ 8500	近东和中东 / 土耳其 (安纳托利亚中部)
水牛	亚洲野生水牛				
<i>Riverine B.bubalus bubalus</i>		ND	1	~ 5000	伊朗 / 伊拉克伊斯兰共和国, 印度次大陆
<i>Swamp B.bubalus carabensis</i>		ND	1	~ 4000	东南亚, 中国
猪	野猪				
<i>Sus scrofa domesticus</i>	<i>Sus scrofa</i> (16 个亚属)	6	6	~ 9000	欧洲, 近东和中东, 中国 印度次大陆, 东南亚
马	未知 (灭绝)				
<i>Equus caballus</i>		17	若干	~ 6500	欧亚大草原
驴	非洲野驴				
<i>Equus asinus</i>	<i>Equus africanus</i>			~ 6000	非洲东北部
	Nubian wild ass <i>E. a.africanus</i>	1	1		
	Somali wild ass <i>E. a.somali</i>	1	1		
驼羊	2 个亚属				
<i>Lama glama</i>	<i>L. guanicoe guanicoe</i>	ND	1	~ 6500	安第斯山脉
	<i>L. guanicoe cacsiliensis</i>				
羊驼	2 个亚属				
<i>Vicugna pacos</i>	<i>V. vicugna vicugna</i>	ND	1	~ 6500	安第斯山脉
	<i>V. vicugna mensalis</i>				

表 4 (续)
家畜的起源和驯化

家养物种	野生祖先	线粒体 DNA 分化体	驯化 事件	距今 时间	位置
双峰驼 <i>Camelus bactrianus</i> <i>C.b.ferus</i>	未知 (灭绝)	ND	1	~4500	中亚 (伊朗共和国东部)
单峰驼 <i>Camelus dromedaries</i>	未知 (灭绝)	ND	1	~5000	阿拉伯半岛南部
家鸡 <i>Gallus domesticus</i>	红色丛林鸡 <i>Gallus gallus</i> (4 个亚属) <i>G. g. spadiceus, G. g. jabouillei</i> <i>G.g. murghi, G. g. gallus</i>	5	2	~5000 ~7500	印度次大陆 中国 东南亚

资料来源: 摘自 Bruford et al. (2003); Hanotte and Jianlin (2005)。
注释: ND = 未确定。

驯化的比率更低, 目前在大约 10000 个鸟类物种中只有 10 个物种 (鸡、家鸭、番鸭、家鹅、珠鸡、鸵鸟、鸽子、鹌鹑和火鸡) 被驯化 (此名单不包括许多用于观赏和娱乐目的的驯化鸟类)。

除野猪 (*Sus scrofa*) 外, 主要家畜物种的祖先和野生近亲要么已经灭绝, 要么由于狩猎和栖息地的改变而处于濒危状态, 例如野生红色丛林鸡, 人们利用它与家养鸡进行集约化杂交育种。对于这些物种, 家畜是仅有的正大量消失野生祖先的多样性的图书馆 (表 4)。这是与作物物种的主要不同之处, 许多作物的野生祖先还能够原产地找到, 可为未来育种计划提供变异和适应特性的重要遗传资源。

只有少数动物物种被成功地驯化, 这

可大体解释为驯化所需特性 (或有利的特性) 所致, 驯化所需的特性很少完全体现在单一物种上, 所有的主要家畜物种均在几千年以前就被驯化。对更大型的哺乳动物物种进行驯化未必可能, 至少在不久的将来不可能, 这已被 20 世纪试图驯化新物种 (如羚羊、斑马、非洲野牛以及鹿的不同亚属) 的失败或至多只是部分的成功所证明。但是, 今后可以看到供人类消费的小型 “非常规” 物种 (有时也称为小家畜) 的封闭育种的发展, 这样的发展至少在当地或某些地区范围内可能变得很重要 (BOSTID, 1991; Hanotte and Mensah, 2002)。

成功驯化的重要或基本特点包括行为特性, 例如对人缺乏攻击性; 一种强烈的群居天性, 包括 “遵循领头动物” 统治秩序,

第一部分

这样就有可能由人作为领头者；在受到干扰时并不慌张；在驯养条件下有育种的能力；能够由人类便利地提供食物的生理特性（驯化草食动物而不是食肉类动物）；快速的增重率；产仔之间比较短的分娩间隔；以及较高的产仔率 (Diamond, 2002)。

除南美洲小型驼 (Old World Camelidae) 以外，已经鉴别出大多数家畜物种的野生祖先物种 (表4)。此外，了解到许多当前的家畜群体和品种起源于多个野生祖先群体，且在一些情况下，那些在野生条件下

通常不杂交的物种之间发生遗传混合或基因渗入。这些遗传混合和杂交事件可能发生在开始驯化之后。这些事件常常与人类迁移、贸易或仅仅与农业社会对新家畜表现型的要求相关联。这样的例子包括黄牛与瘤牛的混合，在牦牛和巴厘牛中出现黄牛的遗传背景，用欧洲猪品种与亚洲猪杂交，单峰驼和双峰驼之间进行杂交育种，以及（正如近期遗传研究所揭示的）两个南美洲小型的驼羊和羊驼之间的混合杂交 (Kadwell 等, 2001)。

插文 2

分子学特性——了解家畜起源和多样化的工具

分子遗传学近期的主要进展已经为评价家畜物种的起源和多样性的地理分布提供了强大的新工具，称为分子标记。蛋白质多态性是用于家畜的第一个分子标记。大量研究尤其20世纪70年代的研究记录了血型 and 等位基因酶系统 (allozyme systems) 的特征。但是，在蛋白质中观察到的多态性水平常常较低，减少了多样性研究中蛋白质分型的可利用性。

现在基于DNA的多态性是基于分子的遗传多样性普查的选择标记。重要的是显示不同形式孟德尔遗传的多态DNA标记可以在几乎所有主要家畜物种中进行研究。典型地说，它们包括D-环和细胞色素B线粒体DNA (mtDNA) 序列 (母系遗传)、Y染色体特异性单一核苷酸多态性 (SNPs) 和微卫星标记 (父系遗传)，以及常染色体微卫星标记 (双亲遗传)。已经从大多数家畜物种中分离出大量的常染色体微卫星标记。FAO/ISAG (国际动物

遗传学会) 推荐的用于遗传多样性研究的常染色体微卫星标记名单现在可以从网上索取 (<http://dad.fao.org>)。

不同的遗传标记提供不同水平的遗传多样性信息。常染色体微卫星位点通常用于群体多样性估计、群体鉴别、遗传距离的计算、遗传关系的估计和群体遗传混合的估计。线粒体DNA (mtDNA) 序列对于驯化研究来说是选择的标记。因为在一个家畜群体中要分离出线粒体DNA谱系只有通过一个野生母畜的驯化，或将一个野生母畜融合到家畜中才可能实现。更特殊的情况是，使用线粒体DNA (mtDNA) 序列来鉴别公认的野生祖先、母系的数量和它们的地理起源。最后，诊断性Y染色体多态性的研究是一种简单而快速的检测和定量分析雄性参与 (male-mediated) 混合的方法。

资料来源：复制和摘自 Hanotte and Jianlin (2005)。

3 家畜的祖先和地理起源

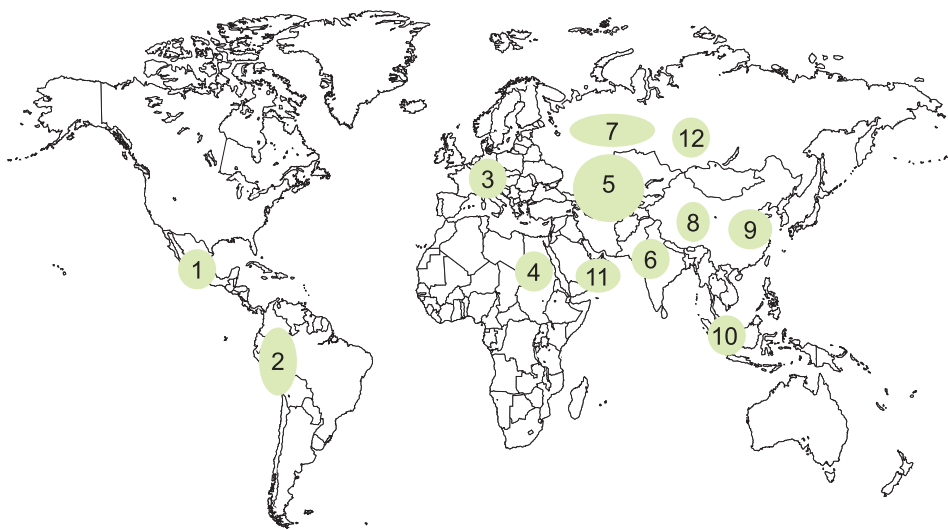
考古学与遗传学交叉的最令人兴奋领域之一是记载家畜驯化的地理位置 (Zeder et al., 2006), 考古学可引导遗传研究, 而遗传学可为一些争论性的考古学理论提供依据, 或揭示家畜物种和它们多样性的可能的新的地理起源。特别是众所周知, 几乎所有的家畜物种是在独特地理区域 (表 4 和图 3) 多重驯化的结果; 在驯化开始之后, 常常发生野生亲属和它们的家养亲属之间的基因种质渗入。

值得注意的是, 明显独立的家畜驯化事件在文化上却并不一定是孤立的。一些

孤立的家畜驯化事件可能代表少数驯化的个体迁移到一个新的地区, 而引入的基础家畜的遗传信号逐渐被本地野生动物所淹没 (Zeder et al., 2006)。或者本地驯化事件的古代遗传信号现在可能被更近期来自其他原产地的家畜所隐蔽。来自考古现场的主要测量信息和对古代家畜 DNA 的研究是了解上述问题的重要工具。

现在, 人们认为家畜驯化至少在世界 12 个区域发生 (图 3)。令人感兴趣的是, 并非所有的驯化中心都与我们的作物原产地密切相关 (参见图 2)。在一些情况下 (例如新月沃土 (Fertile Crescent), 亦称肥腴月湾, 为一历史地名, 指中东两河流域及其附近一连串肥沃的土地。包括当今的以色列、西岸、黎巴嫩、约旦部分地区、

图 3
家畜驯化的主要中心——以考古学和分子遗传学信息为基础



(1) 火鸡; (2) 豚鼠, 驼羊, 羊驼; (3) 猪, 兔; (4) 牛, 驴; (5) 牛, 猪, 山羊, 绵羊, 双峰驼; (6) 牛, 山羊, 鸡, 河流水牛; (7) 马; (8) 牦牛; (9) 猪, 沼泽水牛, 鸡; (10) 鸡, 猪, 巴厘牛; (11) 单峰驼; (12) 驯鹿

第一部分

叙利亚,以及伊拉克和土耳其的东南部),作物和家畜的驯化中心是相互混杂的,而在另一些情况下(例如非洲大陆)作物和家畜的驯化大多独立发生。在一些物种的一些驯化中心尚不确定的情况下,以下地理区域是重要的首要原产地中心,因此也是家畜物种的多样性中心:南美洲安第斯山脉链(羊驼,驼羊,豚鼠);中美洲(火鸡,番鸭);非洲东北部(牛,驴);西南亚包括新月沃土(Fertile Crescent)(牛,绵羊,山羊,猪);印度河流域地区(牛,山羊,鸡,河流水牛);东南亚(鸡,巴厘牛);中国东部(猪,鸡,沼泽水牛);喜马拉雅高原(牦牛);和北亚(驯鹿)。此外,阿拉伯半岛南部地区是单峰驼的原产地,而双峰驼的原产地可能是伊朗伊斯兰共和国地区,马的原产地可能是欧亚干旱草原。

驯化在几个地区发生时,也会在不同时期发生。但是,要证明驯化事件发生的确切日期特别有挑战性。驯化开始的动物在形态学上尚与它们的野生祖先没有明显差别,所以根据形态学标记得出的驯化事件发生的日期必将低估其实际时间(Dobney and Larson, 2006)。独立于形态学变化的分子日期过程有典型的特点,即误差率大且常常依赖于不确切的碳点。用于鉴别人类管理家畜的起初尝试的畜群轮廓技术和使用古代DNA信息的分子钟校正方法,为确定驯化日期提供了新的途径(Zeder等, 2006)。

新的考古学和遗传学信息一直在增加

我们对家畜物种的原产地的了解。第一个被驯化的动物是狗。这可能发生在至少14000年以前,狗被用于狩猎和看门护院。起初驯化狗的地区尚不清楚,但是,在现代狗中发现了许多母系谱系,表明它们与野生祖先旧世界灰狼(*Canis lupus*)有多重基因渗入。家狗显然不是在新世界独立驯化的,在美洲所鉴别的线粒体谱系表明其原产地为欧洲(Wayne等, 2006)。

早在10000年前,山羊就在新月沃土(Fertile Crescent)的Zagros山脉被驯化(Zeder and Hesse, 2000)。野生山羊(*Capra aegragus*)可能是家养山羊的祖先之一,但是,其他物种,例如*C. falconer*也有可能在家养山羊的遗传库中做出了贡献。今天,在家养山羊中鉴别出了5个独特的母系线粒体主要谱系(Luikart等, 2001; Sultana等, 2003; Joshi等, 2004)。这些谱系中的一个在数量上占主要优势,并在世界范围出现,而第二个谱系看来是当代的产物。它们可能反映了在新月沃土(Fertile Crescent)的原始公山羊的驯化过程,考古学信息表明在新月沃土(Fertile Crescent)有2~3个驯化地区(Zagros山脉, Taurus山脉, Jordan河谷)。其他谱系的地理分布更加有限,可能与其他地区包括印度河谷的另外的驯化相关(Fernández等, 2006)。

大约8000~9000年前,绵羊可能也在新月沃土(Fertile Crescent)首次被驯化。考古学信息表明在土耳其有2个独立的绵羊驯化地区——土耳其东北的幼发拉

底河上游和安纳托利亚中部 (Peters 等, 1999)。野生绵羊的 3 个物种 [东方盘羊 (*Ovis vignei*)、盘羊 (*O. ammon*) 和欧亚盘羊 (*O. musinom/orientalis*)] 被认为是家养绵羊的祖先 (Ryder, 1984), 或至少杂交渗入一些本地品种中。但是, 近期的遗传研究未发现东方盘羊和盘羊的遗传贡献 (Hiendleder 等, 1998)。这支持了欧亚盘羊 (*O. orientalis*) 是家养绵羊的唯一祖先的观点, 欧亚盘羊分布于从土耳其延伸到伊朗伊斯兰共和国的广阔地区。欧亚盘羊 (*O. musinom*) 现在还被认为是未驯服绵羊的后代。在家养绵羊中已经记录了 4 个主要母系线粒体 DNA 谱系 (Hiendleder 等, 1998; Pedrosa 等, 2005; Tapio 等, 2006), 其中 1~2 个母系线粒体 DNA 谱系与独特的驯化事件相关, 而其他母系线粒体 DNA 谱系则与后来野生绵羊的基因渗入相关。至今, 线粒体 DNA 谱系与绵羊表现型品种 (例如肥尾绵羊、小尾绵羊和肥臀绵羊) 之间的关系尚不清楚。

家养猪的祖先是野猪 (*Sus scrofa*)。大量的动物考古学发现表明, 家养猪是在 9000 年以前在远东地区被驯化的。安纳托利亚东部的几个地区记录了几千年来猪在形态学和群体轮廓上的逐渐改变, 表明了驯化过程及其形态学结果。考古学和遗传学证据表明东亚 (中国) 是第二个独立的主要驯化中心 (Guiffra 等, 2000)。欧亚和北非至少有 16 个不同的野猪亚属, 并不令人吃惊的是, 最近对欧亚家养猪和野生猪的线粒体 DNA 多样性的调查揭示了猪

的驯化是一个复杂的过程, 在横跨野生物种的地理范围内至少有 5~6 个独特的驯化中心 (Larson 等, 2005)。

牛的驯化过程被很好地记录了下来, 明显的证据表明 3 个独特的野牛 (*Bos primigenius*) 亚属有 3 个独特的开始驯化事件。*B. primigenius primigenius* 是大约 8000 年前在新月沃土 (Fertile Crescent) 被驯化, 而 *B. p. opisthonomus* 可能 9000 年前在非洲大陆东北部被驯化 (Wendorf and Schild, 1994), 它们分别是近东和非洲无肩峰黄牛 (*B. taurus*) 的祖先。有人认为肩峰瘤牛 (*Bos indicus*) 是在较晚时间即 7000~8000 年前在今天的巴基斯坦的印度河流域被驯化的 (Loftus 等, 1994; Bradley 等, 1996; Bradley and Magee, 2006)。最近, 有人提出东亚是第四个驯化中心 (Mannen 等, 2004), 但是, 它是独立发生的还是代表本地野牛基因渗入到近东产地牛中尚不清楚。

家养水牛 (*Bubalus bubalus*) 的祖先无疑是亚洲的野生水牛。根据它们的表现型和染色体组型以及近期线粒体 DNA 工作 (Tanaka 等, 1996) 确认了两种主要类型: 一种是印度次大陆、近东、中东和东欧的河流型水牛; 另一种是在中国和东南亚国家发现的沼泽型水牛。这两种类型在印度次大陆的东北部进行过杂交。它们可能是分别驯化的, 河流型水牛的驯化中心可能是 5000 年前的印度河流域和/或幼发拉底河和底格里斯河流域; 而沼泽型水牛的驯化至少是在 4000 年前的中国, 与该

第一部分

地区水稻种植的兴起有关。

有关马 (*Equus caballus*) 驯化事件的日期和地点一直有争论。家养马的祖先已经灭绝。有两个物种被公认为是其野生祖先——塔盘马 (*E. ferus*) 和 Przewalski 马 (*E. przewalskii*)。尽管与野生祖先非常近似, Przewalski 马 (*E. przewalskii*) 恐怕还不是家养马的直接先祖 (Olsen 等, 2006; Vilà 等, 2006)。要评估留存的马的考古学遗迹是否是野生的或驯化的十分困难。哈萨克斯坦北部 (Botai culture) 的大量证据表明马是大约公元前 3700 年~公元前 3100 年的铜器时代在这个区域被驯化的 (Olsen, 2006)。最近的分子学研究表明母系马的多样性可能来自不同地理区域的几个群体。但是, 现有证据还不足以得出结论, 马的驯化是一个单一的驯化事件和其后的基因渗入, 还是多个单独的驯化事件 (Vilà 等, 2001; Jansen 等, 2002)。

与此相反的是, 驴 (*Equus asinus*) 的驯化过程看来简单的多。线粒体 DNA 研究已经证实家驴的一个非洲原产地, 并排除了亚洲野驴是家驴的先祖 (Beja-Pereira 等, 2004)。两个线粒体谱系证明了 2 个驯化事件。一个谱系与 Nubian 野驴 (*E. asinus africanus*) 密切相关, 现在还能在苏丹东北部靠近红海的地区发现野生的 Nubian 野驴; 另一个线粒体谱系表现出与索马里野驴 (*E. asinus somaliensis*) 有一些亲和性。因此, 尽管还不能排除在一个邻近区域 (阿拉伯半岛或新月沃土 (Fertile Crescent) 被驯化, 但非洲可能也

是其原产地。埃及的考古学证据也支持非洲是驴的驯化中心, 并表明驯化日期大约在 6000~6500 年以前 (Clutton-Brock, 1999)。

家养牦牛 (*Poephagus grunniens*) 分布于中亚地区, 对寒冷和高海拔环境已经适应。牦牛放牧业广泛分布于中亚高原, 其对于喜马拉雅高原高海拔地区的全年可持续性发展是至关重要的。可能与西藏—缅甸人口在这个地区的居住相关。今天, 在青藏高原还可以发现一些野生牦牛 (*P. mutus*), 但是, 它们可能已经渗入了很多野化家养牦牛的基因。已经鉴别出 3 种线粒体 DNA 谱系。但是, 线粒体 DNA 多样性的类似地理分布表明了青藏高原东部的单一驯化事件, 而不是多个驯化事件 (Qi 等, in press; Guo 等, in press)。分子学结果也表明, 家养牦牛从驯化中心的扩散有 2 条独立的迁移路线: 一条路线是通过喜马拉雅山脉和昆仑山脉向西到达 "Pamir Knot" 路线; 另一条路线是通过蒙古南部戈壁和戈壁阿勒泰山脉的北行路线到达蒙古和现在的俄罗斯联邦 (Qi 等, in press)。

与牦牛一样, 驯鹿 (*Rangifer tarandus*) 的驯化使放牧畜群利用了极不适宜养畜业的栖息地。对驯鹿的驯化还知之甚少, 野生驯鹿可能是驯化最晚的大型哺乳动物物种。在西伯利亚的阿勒泰山脉发现了驯鹿驯化的最古老的考古学权威证据, 日期可以追溯到约 2500 年以前, 它表明当时盛行乘骑驯鹿 (Skjenneberg, 1984)。没有有

关驯鹿驯化是怎样到达欧洲的可靠信息，有可能是在斯堪地那维亚地区独立驯化的，也有可能是与其他北部欧亚草原社区接触的Saami人实施的驯化。人们相信驯鹿养殖是在公元前1600年以后由Saami人开始的。众所周知，野生驯鹿就是北美驯鹿(Caribou)，而北美驯鹿从未在这个大陆被驯化(Clutton-Brock, 1999)。

双峰驼(*Camelus bactrianus*)的驯化可能发生在现在的伊朗伊斯兰共和国和土库曼斯坦等地，或向东的哈萨克斯坦南部、蒙古西北部和中国北部地区(Bulliet, 1975; Peters and von den Driesch, 1997)。最早的有关家养双峰驼的证据来自伊朗伊斯兰共和国中部的Sahr-i Sokta地区，在这个地区发现的双峰驼的骨骼、粪便和毛纤维可追溯到大约公元前2600年(Compagnoni and Tosi, 1978)。

近期的遗传学研究表明，戈壁沙漠中与家养物种成功杂交的野生骆驼(*C. ferus*)群体并不是家养骆驼或未驯化骆驼的直接母系祖先(Han Jianlin, personal communication)。单峰驼(*C. dromedaries*)的野生祖先现在已经灭绝。人们相信，这个物种的驯化开始于大约5000年以前的阿拉伯半岛的东南部。

南美洲小型驼的起源之谜现在已经解开，大羊驼(guanaco (*Lama guanicoe*))和小羊驼(vicuna (*Vicugna vicugna*))分别是家养驼羊(llama (*Lama glama*))和羊驼(alpaca (*Vicugna pacos*))的祖先物种(Kadwell等, 2001)。考古动物学的

证据指出，秘鲁安第斯山脉中部在距今6000~7000年以前是羊驼的原产地中心。驼羊可能在同一时期在Titicaca湖附近的安第斯山脉被人类驯化。研究发现这2个家养物种之间有大量的基因渗入发生(Wheeler等, 2006)——随着西班牙征服开始的继续杂交的过程破坏了传统的育种结构和对这2个物种的管理。

巴厘牛的祖先是爪哇牛(*Bos javanicus*)，已经发现了其3个濒危的亚属物种。巴厘牛的驯化实际上并不发生在巴厘岛上，岛上没有野生祖先存在的证据。这个物种可能在爪哇和/或印度支那半岛被驯化。在巴厘牛中发现了黄牛(*B. taurus*)和瘤牛(*B. indicus*)的基因渗入，在几个东南亚黄牛品种中还推断出了巴厘牛的遗传背景，表明家养巴厘牛曾经有比今天更为广泛的分布(Felius, 1995)。

大额牛(mithun (*B. frontalis*))的祖先是大黄牛(gaur (*B. gaurus*))。与巴厘牛一样，目前尚不知道该物种的驯化中心。在泰国东北部(Non Nok Tha)的考古学挖掘说明，这2个物种可能早在7000年前就被驯化(Higham, (1975) in Felius, 1995)。

家养鸡(*Gallus domesticus*)是野生红色丛林鸡(*Gallus gallus*)的后代，可能拥有5个祖先亚属。以前的分子学研究表明东南亚(泰国)是唯一的驯化起源地(Fumihito等, 1994; 1996)，而如今已鉴别出至少6个独特的母系遗传谱系(Liu等, 2006)，与至少3个独特的地理驯化中

第一部分

心相对应 (Bjornstad 等, forthcoming)。与考古学信息一致的遗传学数据表明,在印度河流域的鸡驯化中心大约发生在 5000 年以前,而在中国东部的鸡驯化中心大约发生在 7500~8000 年以前 (West and Zhou, 1988)。进而,该物种可能在东南亚现在的印度尼西亚岛屿被独立地驯化 (Bjornstad 等, in preparation)。

4 驯化动物的扩散

如果驯化过程是当今家畜多样性发展的主要起源事件的话,其后发生的驯化物种扩散和迁移到所有五大洲也同样重要。这个过程对于当今家畜多样性的地理分布的出现具有主要作用。促使早期家畜物种扩散的主要因素是农业、贸易和军事征服的扩展。

促使农业扩展的确切机制尚存争论。农业扩展的过程在不同地区间可能存在很大差异 (Diamond and Bellwood, 2003)。它肯定涉及了人类人口的迁移和人群之间文化的交流,正如许多狩猎聚居社会都进行耕作所说明的。重要的农业扩展案例包括人们在新石器时代 (Neolithic), 将牛、绵羊和山羊引入欧洲,可能也诱发了野猪的就地驯化。驯化的家畜通过 2 条主要的独特路线进入欧洲,即多瑙河路线 (Danubian) 和地中海路线 (Mediterranean) (Bogucki, 1996; Cymbron 等, 2005)。

大约在公元前 2000 年的班图人的扩

展是非洲历史上的一个主要事件,可能是南非地区 Khoisian 民族在大约 2000 年前实施草原畜牧业 (牛、绵羊和山羊) 的原因 (Hanotte 等, 2002) (插文 3)。大约在 1500~2000 年前,东南亚移民到达马达加斯加,将家养鸡引入了马达加斯加,甚至非洲大陆南部地区 (Bjornstad 等, in preparation)。与此相反的是,马达加斯加和南部非洲牛的原产地是非洲 (Hanotte 等, 2000; 2002)。非洲大陆的本地猪的原产地仍然没有文字记载。

在亚洲,家畜抵达日本列岛可能是在公元前 400 年朝鲜籍农民建立之后发生的,但是,来自其他地理区域的影响也是显而易见的。在太平洋地区,猪和鸡在公元前 900~700 年传到波利尼西亚西部,然后随着波利尼西亚的扩展在公元 900 年又传到 Rapa Nui (复活节岛 (Easter Island))。

除了人类迁移,古代陆路贸易网络对家养物种的扩散也具有重要的作用。家畜的驯化允许文明人之间大量的陆路贸易,家畜本身常常是贸易的产品。在旧世界作为驮用动物的主要家畜物种是驴、马、单峰驼和双峰驼,在南美洲作为驮用动物的主要是驼羊。人们相信,马的驯化导致了欧亚干旱草原的骑马游牧民族的军事扩张和其后马物种在整个旧世界的扩散。双峰驼也在战争中有限地使用 (Clutton-Brock, 1999),而单峰驼则在阿拉伯文明的扩张上起到重要的作用。

插文 3

非洲草原畜牧业的沿革

直至最近,对非洲草原畜牧业沿革的了解是有争论的且理解不深。但是,对全世界所有大陆的本地牛群体的遗传标记分析已经揭示出了非洲草原畜牧业的主要沿革事件(图4)。最早的非洲牛可能在大约公元前 8000 年原产于非洲大陆。确切的驯化中心仍然不详,但是,考古学信息表明可能位于非洲大陆的东北部(Wendorf and Schild, 1994)。最早的非洲牛为无肩峰黄牛(*Bos taurus*)。它们开始分散在非洲北部以及热带雨林边界的南部地区。今天,这些本土非洲黄牛的仅存后裔是抗锥虫的西非黄牛(例如达摩牛(N'Dama)和Baoulé牛)和来自埃塞俄比亚的Kuri牛和Sheko牛。如今所有这些群体都与瘤牛(*Bos indicus*)进行了集约化杂交,而它们独特的遗传构成通过不平衡的遗传混合正在消失。

瘤牛到达非洲较晚。肩峰牛出现在非洲的最早证据可追溯到源自公元前 2000 年的埃及第十二王朝的古墓图画。这些动物可能作为战利品以有限的数量被带到埃及,因此,它们与后来非洲瘤牛的出现并无联系。但是,有人提

出,少量数量的瘤牛可能早在 2000 年以前就出现在非洲大陆的东部地区,是早期阿拉伯交往或长距离海上贸易的结果,这些最初抵达非洲的牛导致了瘤牛对非洲黄牛的第一次基因渗入。瘤牛抵达非洲的主要时期可能始于大约公元前第七世纪阿拉伯人在非洲东海岸的定居。瘤牛的主要内陆扩散可能在草原畜牧业迁移(例如萨赫尔风地区(Sahel)的富拉尼(Fulani))之后发生,并且在 19 世纪末期的牛瘟暴发时得到了加速。

南部非洲是非洲大陆最后开始牛畜牧业的地区。目前,遗传数据排除了来自非洲大陆西部的牛群迁移。目前看来牛群是从大湖地区向南扩散,大湖地区 2000 多年以前就是东班图人的核心区域。这些农民最终与 San 狩猎聚居社会接触, San 狩猎者从他们那里获得了家畜。牛驯化近东中心的影响在当今非洲大陆的东北部、西北部和南部地区均有发现。后者可能是欧洲农民在非洲大陆的这个地区定居的结果。

摘自: Hanotte 等 (2002)。

越来越多的证据显示了古代海上贸易路线在家畜扩散中所起的重要作用。例如,近期的牛分子遗传学研究揭示了,瘤牛是通过印度洋走廊引入非洲的,而不是通过苏伊士海峡(Isthmus of Suez)或西奈半岛(Sinai Peninsula)的内陆运输到达非洲的(Hanotte 等, 2002; Freeman 等, 2006)。同样,考古学和遗传学信息都表明,草原畜牧业在地中海盆地的传播不仅经过了大陆海岸路线而且也经过了海上路

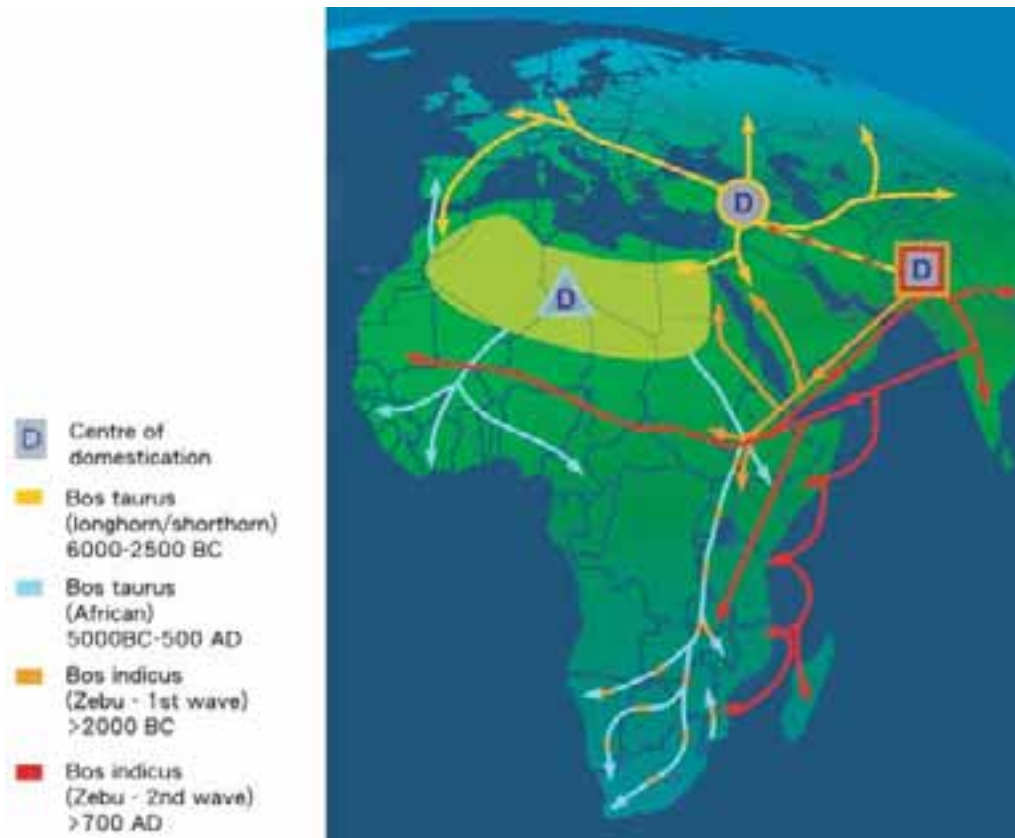
线(Zilhão, 2001; Beja-Pereira 等, 2006)。

家畜群体从它们的原产地中心扩散和迁移之后会有多样性的损失。但是,分子标记已经揭示了更为复杂的局面,在来自不同驯化中心的群体混合之后,一些迁移会导致家畜多样性的增加。此外,详细的分子学研究表明,不仅家畜群体之间的杂交十分常见,而且在最初的驯化事件之后野生群体的遗传基因又会渗入。当遗传基因渗入发生在物种的原产地以外和开始的

第一部分

图 4

非洲家养牛的来源和迁移路线



资源来源: Graphics unit, ILRI (2006)。

扩散之后,这些野生基因渗入可以形成带有独特遗传背景的地方性家畜遗传群体。这些例子包括欧洲本地野牛的基因渗入 (Götherström 等, 2005; Beja-Pereira 等, 2006), 很可能还包括亚洲牛的基因渗入 (Mannen 等, 2004)。

了解家畜扩散的地理模式和沿革对鉴别高水平多样性的地理区域是至关重要的,这些区域是保护资源的潜在的优先地域。这需要广泛的遗传多样性制图。至今,在这个领域只开展了为数不多的研究。但

是,最近的一项涉及欧洲、非洲和西亚牛的研究表明,来自不同驯化中心的牛群体之间混合的交叉地区可以找到最高程度的多样性 (Freeman 等, 2006)。一项涉及欧洲、近东和中东的山羊多样性的广泛调查清楚地揭示了一个山羊多样性的地理分界线,使用地理原产地可以解释众多品种的大部分遗传多样性 (Carón 等, 2006)。

今天,由于高生产力品种的发展和销售、新的育种技术以及对畜产品需求的日益增长,家畜基因型的本地和地区以及跨

国迁移正在加速。这种现代化扩散主要局限在少数品种,且几乎只涉及从发达国家向发展中国家扩散,这种扩散方式对本土动物遗传资源的保护和利用构成了主要威胁(关于当前基因流动的进一步讨论请参阅第三章)。

5 驯化后家畜的变化

突变、选择性育种和适应性形成了家畜群体的多样性。驯化过程导致了许多变化,有些变化可能仍然进行。特别重要的就是形态学变化。在一般情况下,家畜比野生祖先动物体型要小一些(显著的例外是鸡)。较小体型的动物易于管理和处置,它们可以更快地成熟,这样较大的羊群和畜群管理起来也更容易一些(Hall, 2004)。小型西非牛、绵羊和矮化山羊就是体型变小的极端例子,可能是适应热带潮湿环境及其寄生虫病挑战后遗传瓶颈的结果。在一些情况下,人类故意选择也导致极端体型的差异——表现在雪特兰小型马的小体型和夏尔重挽马的大体型(Clutton-Brock, 1999)。

家畜的体型结构也可以与野生祖先不同。例如,为了满足人类对肉类产品的需求(例如欧洲肉牛品种),或适应新的环境压力(例如撒哈拉山羊)。与野生祖先相比,对肌肉组织的选择常常造成后腿肌肉比肩部肌肉更为发达(Hall, 2004)。肌肉组织选择的极端例子是在一些欧洲肉牛

品种和一些绵羊和猪品种中所观察到的双肌肉特性。在牛方面,这种特性是单个基因——肌肉生成抑制素基因(myostatin gene)突变的结果(Grobet等, 1998)。在绵羊方面,它涉及了callipyge基因(Cockett等, 2005)。

脂肪形式的积存也可以在驯化之后发生变化。例如,减少捕食就增加了家养禽类的脂肪积存。在驯化后的哺乳动物中,瘤牛的肩峰和肥尾绵羊的尾巴就是脂肪积存选择的典型例子。这种被夸大的脂肪积存可能十分古老,早在公元前3000年肥尾绵羊就已经遍及整个西亚,而源自公元前2500年至公元前1500年印度河流域的摩亨佐—达罗(Mohenjo-daro)和哈拉帕(Harappa)文明的筒状海豹皮上就描述了有肩峰的牛(Clutton-Brock 1999)。

可以在大多数家畜物种的羊毛和被毛中发现巨大的差异。例如,高山地区的绵羊品种拥有特别厚的毛被,而非洲撒哈拉地区的绵羊品种却缺乏羊毛。这些变化可能是人工选择后突变的结果,或许早在公元前6000年就已经发生,正如在伊朗伊斯兰共和国发现的一个木质绵羊小雕像所展示的(Clutton-Brock, 1999)。

被毛和羽毛颜色也由环境进行选择,颜色较浅的动物更适应较热的环境,而颜色较深的动物更适应较寒冷的环境(Hall 2004)。被毛颜色也受文化选择的影响。发达国家的家畜育种者常常喜爱统一的被毛颜色,但是在热带地区,被毛颜色的多样化可能更受青睐,这是由于礼节仪式的原

第一部分

因,或仅根据被毛颜色就能够鉴别个体动物。后一种情况的例子是祖鲁民族的Nguni牛被毛颜色和样式的丰富的多样化(Poland等,2003)。

重要的是,要意识到本地适应性、人类和/或自然选择并不总是减少家畜群体的遗传变异性或功能性多样化。例如,自然选择可能对变化的环境中生存的畜群的适应性多样性有利(例如,在气候变异之后)。最近对牛的6种最重要的牛奶蛋白质的遗传多样性研究表明,在北欧一个相对局限的地理区域显示出较高水平的多样性,对此结果最合理的解释是早期(喝牛奶的)草原养畜者所强加的选择压力所致(Beja-Pereira,2003)。

变。每代基因的改组、突变和杂交或不同基因库的混合为自然选择和人工选择提供了新的机遇。这是商业品种实现生产力巨大增益的基础,也是本地家畜适应高度多样化和挑战性的环境的基础。

但是,世界的家畜多样性正在萎缩,一些独特的常常未定性的动物遗传资源迅速地和无控制地损失。如果一个品种或群体灭绝,这意味着独特的适应性属性的损失,这常常在许多互作基因的控制下,是基因型和环境之间互作的结果。

6 结论

了解动物遗传资源多样性的起源、随后的沿革和演变对制定可持续保护和利用策略是至关重要的。家畜多样性来源于野生祖先,后来通过突变、遗传漂移和自然和人工选择的过程而定型。只有存活下来的祖先物种多样性的一个子集表现在家养物种身上。但是,家畜多样性不断地在演

参考文献

- Beja-Pereira, A., Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Vernesi, C., Ferrand, N., Casoli, A., Goyache, F., Royo, L.J., Conti, S., Lari, M., Martini, A., Ouragh, L., Magid, A., Atash, A., Zsolnai, A., Boscato, P., Triantaphylidis, C., Ploumi, K., Sineo, L., Mallegni, F., Taberlet, P., Erhardt, G., Sampietro, L., Bertranpetit, J., Barbujani, G., Luikart, G. & Bertorelle, G. 2006. The origin of European cattle: evidence from modern and ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103(21): 8113–8118
- Beja-Pereira, A., England, P.R., Ferrand, N., Jordan, S., Bakhiet, A.O., Abdalla, M.A., Maskour, M., Jordana, J., Taberlet, P. & Luikart, G. 2004. African origin of the domestic donkey. *Science*, 304(5678): 1781
- Beja-Pereira, A., Luikart, G., England, P.R., Bradley, D.G., Jann, O.C., Bertorelle, G., Chamberlain, A.T., Nunes, T.P., Metodiev, S., Ferrand, N. & Erhardt, G. 2003. Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes. *Nature Genetics*, 35(4): 311–313
- Bogucki, P. 1996. The spread of early farming in Europe. *American Science*, 84: 242–253
- BOSTID. 1991. *Microlivestock: little-known small animals with a promising economic future*. Washington DC. National Academic Press
- Bradley, D.G., MacHugh, D.E., Cunningham, P. & Loftus, R.T. 1996. Mitochondrial DNA diversity and the origins of African and European cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 93(10): 5131–5135
- Bradley, D.G. & Magee, D. 2006. Genetics and the origins of domestic cattle. In M.A. Zeder, E. Emshwiller, B.D. Smith & D.G. Bradley, eds. *Documenting domestication: new genetics and archaeological paradigm*, pp. 317–328. California, USA. University of California Press
- Bruford, M.W., Bradley, D.G. & Luikart, G. 2003. DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. *Nature Reviews Genetics*, 4(11): 900–909
- Bulliet, R.W. 1975. *The Camel and the wheel*. Massachusetts, USA. Harvard University Press
- Cañón, J., Garcia, D., Garcia-Atance, M.A., Obexer-Ruff, G., Lenstra, J. A., Ajmone-Marsan, P., Dunner, S. & the ECONOGENE Consortium. 2006. Geographical partitioning of goat diversity in Europe and the Middle East. *Animal Genetics*, 37(4), 327–334
- Clutton-Brock, J. 1999. *A natural history of domesticated mammals*. 2nd Edition. Cambridge, UK. Cambridge University Press
- Cockett, N.E., Smit, M.A., Bidwell, C.A., Segers, K., Hadfield, T.L., Snowden, G.D., Georges, M. & Charlier, C. 2005. The callipyge mutation and other genes that affect muscle hypertrophy in sheep. *Genetic Selection and Evolution*, 37(Suppl 1): 65–81
- Compagnoni, B. & Tosi, M. 1978. The camel: its distribution and state of domestication in the Middle East during the third millennium B.C. in light of finds from Shahr-i Sokhta. In R.H. Meadow, & M.A Zeder, eds. *Approaches to faunal analysis in the Middle East*. Peabody Museum Bulletin 2, pp. 91–103. Cambridge MA, USA. Peabody Museum
- Cymbron, T., Freeman, A.R., Malheiro, M.I, Vigne, J.-D. & Bradley, D.G. 2005. Microsatellite diversity suggests different histories for Mediterranean and Northern European cattle populations. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272: 1837–1843
- Diamond, J. 1999. *Guns, germs and steel: the fates of human societies*. New York, USA. Norton
- Diamond, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, 418: 700–707
- Diamond, J. & Bellwood, P. 2003. Farmers and their languages: the first expansions. *Science*, 300: 597–603
- Dobney, K. & Larson, G. 2006. Genetics and animal domestication: new windows on an elusive process. *Journal of Zoology*, 269: 261–271

第一部分

- FAO. 2005. Genetic characterization of livestock populations and its use in conservation decision making, by O. Hannotte & H. Jianlin. In J. Ruane & A. Sonnino, eds. *The role of biotechnology in exploring and protecting agricultural genetic resources*, pp. 89–96. Rome. (also available at www.fao.org/docrep/009/a0399e/a0399e00.htm)
- Felius, M. 1995. *Cattle breeds – an encyclopedia*. Doetinchem, the Netherlands. Misset
- Fernández, H., Hughes, S., Vigne, J.-D., Helmer, D., Hodgins, G., Miquel, C., Hänni, C., Luikart, G. & Taberlet, P. 2006. Divergent mtDNA lineages of goats in an early Neolithic site, far from the initial domestication areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103(42): 15375–15379
- Freeman, A.R., Bradley, D.G., Nagda, S., Gibson, J.P. & Hanotte, O. 2006. Combination of multiple microsatellite datasets to investigate genetic diversity and admixture of domestic cattle. *Animal Genetics*, 37(1): 1–9
- Fumihito, A., Miyake, T., Sumi, S., Takada, M., Ohno, S. & Kondo, N. 1994. One subspecies of the red junglefowl (*Gallus gallus gallus*) suffices as the matrilineal ancestor of all domestic breeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 91(26): 12505–12509
- Fumihito, A., Miyake, T., Takada, M., Shingu, R., Endo, T., Gojobori, T., Kondo, N. & Ohno, S. 1996. Monophyletic origin and unique dispersal patterns of domestic fowls. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 93(13): 6792–6795
- Götherström, A., Anderung, C., Hellborg, C., Elburg, R., Smith, C., Bradley, D.G. & Ellegren, H. 2005. Cattle hybridization in the Near East was followed by hybridization with auroch bulls in Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272: 2345–2350
- Grobet, L., Poncelet, D., Royo, L.J., Brouwers, B., Pirottin, D., Michaux, C., Menissier, F., Zanotti, M., Dunner, S. & Georges, M. 1998. Molecular definition of an allelic series of mutations disrupting the myostatin function and causing double-muscling in cattle. *Mammalian Genome*, 9(3): 210–213
- Guiffra, E., Kijas, J.M.H., Amarger, V., Calborg, Ö., Jeon, J.T. & Andersson, L. 2000. The origin of the domestic pigs: independent domestication and subsequent introgression. *Genetics*, 154(4): 1785–1791
- Guo, S., Savolainen, P., Su, J., Zhang, Q., Qi, D., Zhou J., Zhong, Y., Zhao, X. & Liu, J. 2006. Origin of mitochondrial DNA diversity in domestic yak. *BMC Evolutionary Biology*, 6: 73
- Hall, S.J.G. 2004. *Livestock biodiversity: genetic resources for the farming of the future*. Oxford, UK. Blackwell Science Ltd
- Hanotte, O., Bradley, D.G., Ochieng, J., Verjee, Y., Hill, E.W. & Rege, J.E.O. 2002. African pastoralism: genetic imprints of origins and migrations. *Science*, 296(5566): 336–339
- Hanotte, O. & Mensah, G.A. 2002. Biodiversity and domestication of 'non-conventional' species: a worldwide perspective. *Seventh World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, 19–23 August 2002, Montpellier, France. 30: 543–546
- Hanotte, O., Toll J., Iniguez L. & Rege, J.E.O. 2006. Farm animal genetic resources: why and what do we need to conserve. *Proceeding of the IPGRI–ILRI–FAO–CIRAD workshop: Option for in situ and ex situ conservation of AnGR*, 8–11 November 2005, Montpellier, France
- Hiendleder, S., Mainz, K., Plante, Y. & Lewalski, H. 1998. Analysis of mitochondrial DNA indicates that the domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources: no evidences for the contribution from urial and argali sheep. *Journal of Heredity*, 89: 113–120
- Higham, C. 1975. *Non Nok Tha, the funeral remains from the 1966 and 1968 excavations at Non Nok Tha Northeastern Thailand*. Studies in Prehistoric Anthropology Volume 6. Otago, New Zealand. University of Otago
- Jansen, T., Foster, P., Levine, M.A., Oelke, H., Hurlles, M., Renfrew, C., Weber, J. & Olek, K. 2002. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 99(16): 10905–10910

- Jianlin H., Quau J., Men Z., Zhang Y. & Wang W. 1999. Three unique restriction fragment length polymorphisms of *EcoR* I, *Pvu* II and *Sca* I digested mitochondrial DNA of wild Bactrian camel (*Camelus bactrianus ferus*) in China. *Journal of Animal Science*, 77: 2315–2316
- Joshi, M.B., Rout, P.K., Mandal, A.K., Tyler-Smith, C., Singh, L. & Thangaraj, K. 2004. Phylogeography and origins of Indian domestic goats. *Molecular Biology and Evolution*, 21(3): 454–462
- Kadwell, M., Fernández, M., Stanley, H.F., Baldi, R., Wheeler, J.C., Rosadio, R. & Bruford, M.W. 2001. Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and alpaca. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 2675–2584
- Larson, G., Dobney, K., Albarella, U., Fang, M., Matisoo-Smith, E., Robins, J., Lowden, S., Finlayson, H., Brand, T., Willerslev, E., Rowley-Conwy, P., Andersson, L. & Cooper, A. 2005. Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. *Science*, 307(5715): 1618–1621
- Liron, J.P., Bravi, C.M., Mirol, P.M., Peral-García, P. & Giovambattista, G. 2006. African matrilineages in American Creole cattle: evidence of two independent continental sources. *Animals Genetics*, 37(4): 379–382
- Liu, Y.P., Wu, G.-S., Yao, Y.G., Miao, Y.W., Luikart, G., Baig, M., Beja-Pereira, A., Ding, Z.L., Palanichamy, M.G. & Zhang, Y.-P. 2006. Multiple maternal origins of chickens: out of the Asian jungles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(1): 12–19
- Loftus, R.T., MacHugh, D.E., Bradley, D.G., Sharp, P.M. & Cunningham, P. 1994. Evidence for two independent domestication of cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 91(7): 2757–2761
- Luikart, G.L., Gielly, L., Excoffier, L., Vigne, J-D., Bouvet, J. & Taberlet, P. 2001. Multiple maternal origins and weak phylogeographic structure in domestic goats. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98(10): 5927–5930
- Mannen, H., Kohno, M., Nagata, Y., Tsuji, S., Bradley, D.G., Yeao, J.S., Nyamsamba, D., Zagdsuren, Y., Yokohama, M., Nomura, K. & Amano, T. 2004. Independent mitochondrial DNA origin and historical genetic differentiation in North Eastern Asian cattle. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 32(2): 539–544
- Mignon-Grasteau, S., Boissy, A., Bouix, J., Faure, J.-M., Fisher, A.D., Hinch, G.N., Jensen, P., Le Neindre, P., Mormède, P., Prunet, P., Van de Putte, M. & Beaumont, C. 2005. Genetics of adaptation and domestication in livestock. *Livestock Production Science*, 93(1): 3–14
- Olsen, S.L. 2006. Early horse domestication on the Eurasian steppe. In M.A. Zeder, E. Emshwiller, B.D. Smith & D.G. Bradley, eds. *Documenting domestication: new genetics and archaeological paradigms*, pp. 245–269. California, USA. University of California Press
- Pedrosa, S., Uzun, M., Arranz, J.J., Gutiérrez-Gil, B., San Primitivo, F. & Bayon, Y. 2005. Evidence of three maternal lineages in Near Eastern sheep supporting multiple domestication events. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272(1577): 2211–2217
- Peters, J., Helmer, D., von den Driesch, A. & Segui, S. 1999. Animal husbandry in the northern Levant. *Paléorient*, 25: 27–48
- Peters, J. & von den Driesch, A. 1997. The two-humped camel (*Camelus bactrianus*): new light on its distribution management and medical treatment in the in the past. *Journal of Zoology*, 242: 651–679
- Poland, M., Hammond-Tooke, D. & Leigh, V. 2003. *The abundant herds: a celebration of the cattle of the Zulu people*. Vlaeberg, South Africa. Fernwood Press
- Qi, X. 2004. *Genetic diversity, differentiation and relationship of domestic yak populations: a microsatellite and mitochondrial DNA study*. Lanzhou University, China. (PhD Thesis)
- Ryder, M.L. 1984. Sheep. In I.L. Mason, ed. *Evolution of domesticated animals*, pp. 63–65. London. Longman

第一部分

- Skjenneberg, S. 1984. Reindeer. In I.L. Mason, ed. *Evolution of domesticated animals*, pp. 128–138. London. Longman
- Sultana, S., Mannen, H. & Tsuji, S. 2003. Mitochondrial DNA diversity of Pakistani goats. *Animal Genetics*, 34(6): 417–421
- Tanaka, K., Solis, C.D., Masangkay, J.S., Maeda, K., Kawamoto, Y. & Namikawa, T. 1996. Phylogenetic relation among all living species of the genus *Bubalus* based on DNA sequences of the cytochrome B gene. *Biochemical Genetics*, 34(11–12): 443–452
- Tapio, M., Marzanov, N., Ozerov, M., Činkulov, M., Gonzarenko, G., Kiselyova, T., Murawski, M., Viinalass, H. & Kantanen, J. 2006. Sheep mitochondrial DNA in European Caucasian and Central Asian areas. *Molecular Biology and Evolution*, 23(9): 1776–1783
- Vilà, C., Leonard, J.A., Götherström, S., Marklund, S., Sanberg, K., Lindén, K., Wayne, R.K. & Ellegren, H. 2001. Widespread origins of domestic horse lineages. *Science*, 291(5503): 474–477
- Vilà, C., Leonard, J.A. & Beja-Pereira, A. 2006. Genetic documentation of horse and donkey domestication. In M.A. Zeder, E. Emshwiller, B.D. Smith & D.G. Bradley, eds. *Documenting domestication: new genetics and archaeological paradigms*, pp. 342–353. California, USA. University of California Press
- Wayne, R.K., Leonard, J.A. & Vilà, C. 2006. Genetic analysis of dog domestication. In M.A. Zeder, E. Emshwiller, B.D. Smith & D.G. Bradley, eds. *Documenting domestication: new genetics and archaeological paradigms*, pp. 279–293. California, USA. University of California
- Wendorf, F. & Schild, R. 1994. Are the early Holocene cattle in the Eastern Sahara domestic or wild? *Evolutionary Anthropology*, 3: 118–128
- West, B. & Zhou, B-X. 1988. Did chickens go north? New evidence for domestication. *Journal of Archaeological Science*, 15: 515–533
- Wheeler, J.C., Chikni, L. & Bruford, M.W. 2006. Genetic analysis of the origins of domestic South American Camelids. In M.A. Zeder, E. Emshwiller, B.D. Smith & D.G. Bradley, eds. *Documenting domestication: new genetics and archaeological paradigms*, pp. 279–293. California, USA. University of California Press
- Zeder, M.A., Emshwiller, E., Smith, B.D. & Bradley, D.G. 2006. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics*, 22(3): 139–155
- Zeder, M.A. & Hesse, B. 2000. The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros mountains 10,000 years ago. *Science*, 287(5461): 2254–2257
- Zeuner, F.E. 1963. *A history of domesticated animals*. London. Hutchinson
- Zilhão, J. 2001. Radiocarbon evidences for maritime pioneer colonization at the origin of farming in West Mediterranean Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98(24): 14180–14185