



•综述•

家养动物驯化起源的研究方法与进展

蔡新宇¹, 毛晓伟^{2*}, 赵毅强^{1*}

1. 中国农业大学生物学院, 北京 100193; 2. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044

摘要: 驯化动物伴随了人类上万年的进化历程。在驯化过程中, 家养动物表型和行为特征发生巨大改变, 并与人类生产生活的进步相适应。研究动物驯化问题对于了解遗传多样性及适应性进化, 解析复杂性状的遗传机制等具有重要的意义, 成为生物学领域的重点研究内容之一。本文专注于动物驯化的初始阶段, 首先介绍了驯化起源的时间与地点、驯化途径和驱动因、驯化后的扩散和品种选育; 其次从驯化对象的角度着重介绍了考古学、分子和群体遗传学两方面的家养动物驯化起源的研究策略、优势与不足, 以及未来的发展方向; 最后, 我们综合多方面的证据, 介绍了在中国驯化的家猪(*Sus domesticus*)和家鸡(*Gallus gallus domesticus*)以及其他主要家养动物考古和分子水平上驯化起源的研究进展。本文整合多种证据为家养动物驯化起源的研究提供了相对完整的视角和新的思路。

关键词: 驯化起源; 动物考古学; 分子和群体遗传学; 遗传相似性; 遗传多态性

蔡新宇, 毛晓伟, 赵毅强 (2022) 家养动物驯化起源的研究方法与进展. 生物多样性, 30, 21457. doi: 10.17520/biods.2021457.

Cai XY, Mao XW, Zhao YQ (2022) Methods and research progress on the origin of animal domestication. Biodiversity Science, 30, 21457. doi: 10.17520/biods.2021457.

Methods and research progress on the origin of animal domestication

Xinyu Cai¹, Xiaowei Mao^{2*}, Yiqiang Zhao^{1*}

1 College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193

2 Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044

ABSTRACT

Background & Aim: Domesticated animal coevolved with human for thousands of years. During the process of domestication, significant changes on phenotype and behavior traits have been taken place on animals, and changes are accompanied with human civilization. As one of the important topics in biological research, studying on animal domestication will not only extend our understanding on genetic diversity and adaptation, but also help to dissect the underlying molecular mechanisms on complex traits. This article focuses on the initiation of animal domestication.

Progress: Firstly, we summarized the timing and locations where domestication happens, as well as domestication pathways and driving factors, spreading and breed formation after domestication. Secondly, we introduced classical and latest advancements, pros and cons, and future directions of the analysis strategies of animal domestication in both archaeology and molecular and population genetics areas. Finally, by integrating various evidences we introduced the research progress on the origin of domestication of pigs (*Sus scrofa f. domestica*) and chickens (*Gallus gallus domesticus*) which were domesticated in China, as well as other major livestock.

Conclusion: This article provides a comprehensive perspective and new ideas for the study on the origin of animal domestication.

Key words: origin of domestication; zooarchaeology; molecular and population genetics; genetic similarity; genetic diversity

伴随着末次盛冰期(Last Glacial Maximum, LGM)的结束, 大规模的动物驯化现象在全新世爆

收稿日期: 2021-11-15; 接受日期: 2022-02-10

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFD1200803)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yiqiangz@cau.edu.cn; maoxiaowei@ivpp.ac.cn

<https://www.biodiversity-science.net>

发, 推动了新石器时期农耕经济的快速发展, 是人类社会重大变革的主动力之一(Teletchea, 2019)。最早被人类驯化的野生动物是灰狼(*Canis lupus*) (Boyko et al, 2009), 早期被驯化的农业动物有绵羊(*Ovis aries*)、山羊(*Capra hircus*)、牛(*Bos taurus*)和猪(*Sus domesticus*)等(MacHugh et al, 2017)。

狭义的驯化仅包含最初的去野化阶段, 广义的驯化包括最初驯化完成后长期与人共存并逐步改良的整个驯养历史(Larson & Burger, 2013)。动物驯化是一种长期的互惠关系, 在此过程中, 驯化者为被驯化动物提供庇护, 被驯化动物为驯化者提供稳定的生产生活资料和便利, 整个过程增加了驯化双方的生存适应性(Zeder, 2015)。驯化后, 家养动物的肌肉、毛皮、畜力为人类提供了充足的肉食、穿着装饰和生产力等要素。以家猪为例, 驯化过程中变得更加温顺、繁殖能力和产肉率得到提升, 这可以更好地满足人们的肉食需求(Wang et al, 2015)。

家养动物的驯化起源一直是多个学科领域关注的热点方向。对驯化起源的研究有助于我们更深入地了解农业和人类文明历史, 甚至包括人类语言和文化的传播(Diamond & Bellwood, 2003), 为解读现代文明的根源提供视角。

1 驯化起源

1.1 驯化的时间与地点

新石器时代早期, 采集者和狩猎者依靠与野外动植物相处的经验摸索出更好应对气候变化的集约化获取食物的方式, 由此产生了农民和农耕经济。除了狗可能是唯一在农耕经济出现之前被驯化的动物外, 大规模的驯化事件伴随着农业文明的起始与发展, 更倾向发生在温度适宜、灌溉充足和生态资源丰富的地区。独立的动植物驯化事件至少发生在美洲、西南亚、南亚、东亚等11个地区, 而早期的动物驯化主要集中在近东的新月沃土、中国中部和南美的安第斯山脉(Larson & Fuller, 2014; Larson et al, 2014)。由约旦河、幼发拉底河和底格里斯河共同孕育的新月沃土地区, 产生了世界上最早的农耕文明——美索不达米亚文明。距今一万年前的农耕遗址中便出现了豌豆、亚麻、鹰嘴豆、小麦和大麦等谷物(Brown et al, 2009), 同时, 此地驯化的山羊、绵羊、家牛等农业动物传播到各个大洲;

中国的黄河和长江流域也是早期农耕文明起源地之一, 独立驯化了猪、黍、粟、大豆和稻米等主要农业动植物(Larson et al, 2014); 有“南美洲脊梁”之称的安第斯山脉纵贯南美大陆西部, 美洲驼(*Lama glama*)和羊驼(*Vicugna pacos*)凭借草食性生态位优势首先被驯化用于肉食、驼役和生产驼毛制品(Wing, 2011)。表1汇总了主要的家养动物的驯化起源信息。

然而, 环境是否适合种植与养殖并不是动物驯化发生的绝对条件, 越来越多的研究表明, 能否被成功驯化在于动物本身的特性(Diamond, 2002)。适合驯养的动物具有6项特征: 集群的社会结构; 较易满足的食性(食草性或杂食性); 繁殖能力强; 生长周期短, 生长速度快; 性格温顺, 低侵略性; 对人的忍受力高, 不易逃跑(McCall & Diamond, 1999; Driscoll et al, 2009)。欧亚大陆散布着五大驯化哺乳动物: 牛、绵羊、山羊、猪和马, 而近东地区的瞪羚(*Gazella*)和非洲的斑马等大型哺乳动物不满足驯化的6项特征至今未能驯化成功(Diamond, 2002)。总体来看, 驯化的持续性、复杂性以及人类的地域文化差异等因素导致成功驯化的事件并不多。不同地区的自然环境、人文环境和发展水平以及动物自身特性等因素综合决定了驯化事件的发生与发展(Losey, 2021), 野生动物最有可能从少数的几个农耕文明中心被成功驯化, 之后传播到世界各地。

1.2 驯化途径和驱动因

近些年研究者提出: 人们在集中繁育动物之前存在无意识的饲养阶段。Hecker (1982)首先提出了“文化控制”的概念, 即人类捕获和控制野生动物后, 把其中一些当成宠物喂养, 逐渐熟悉了它们的生长习性, 并建立了亲密关系(Hecker, 1982; Terrell et al, 2003; 罗运兵和李想生, 2012), 为将来有目的的、真正的驯化即“生物控制”做了较为充分的准备。“文化控制”作为早期驯化过程扩大了驯化概念的范围(Zeder, 2015)。

除了以人对动物的喜爱出发而逐渐对动物实现繁殖控制的渐进式过程外, 现今广为接受的是共生、猎食和定向3种驯化途径(Zeder, 2012) (表1)。在共生途径中, 野生动物被食物残渣、污秽物吸引, 主动接近人类生态位(human niche)并逐渐与人类建立了双向的伙伴关系。在这一过程中, 人们从无意

表1 主要家养动物的驯化起源信息。根据Larson和Fuller (2014)、Larson等(2014)和Teletchea (2019)整理。内容包括地理起源、野生祖先、时间起源(前驯化时期和形态学改变时期)和驯化途径。其中前驯化时期是在发生骨骼形态学和性状变化之前出现的特殊集约化管理现象,是迈向驯化时必不可少的探索阶段。“×”表示此处目前尚未取得可靠证据或者存在较大争议。
Table1 The summary of the origin of domestication of major domestic animals, collected from Larson & Fuller (2014), Larson (2014), and Teletchea (2019). This table includes geographic origin, wild ancestor, domestication time (pre-domestication and the period of morphological changes), and domestication pathways. Among them, the pre-domestication period is a specific intensive management that occurs before the changes in bone morphology and other traits, and it is an indispensable preparation before domestication. “×” means there is no reliable evidence or it is still under debate.

| 学名 Scientific names | 地理起源 Geographic origin | 野生祖先 Wild ancestor | 前驯化时间(距今年限) Pre-domestication time (BP) | | 形态学转变(距今年限) Time of morphological changes (BP) | | 驯化途径 Pathway to domestication |
|--|------------------------------------|-------------------------------------|--|--------------|---|--------------|----------------------------------|
| | | | 起始 Start | 完成 Finish | 起始 Start | 完成 Finish | |
| 山羊 <i>Capra hircus</i> | 西南亚 Southwest Asia | 野山羊 <i>C. aegagrus</i> | 10,500 | 9,750 | 9,750 | 8,000 | 猎食 Prey |
| 绵羊 <i>Ovis aries</i> | 西南亚 Southwest Asia | 亚洲盘羊 <i>O. orientalis</i> | 10,500 | 9,750 | 9,750 | 8,000 | 猎食 Prey |
| 普通牛 <i>Bos taurus</i> | 西南亚 Southwest Asia | 原牛欧亚亚种 <i>B. p. primigenius</i> | 10,500 | 10,250 | 10,250 | 8,000 | 猎食 Prey |
| 瘤牛 <i>Bos indicus</i> | 南亚 South Asia | 原牛印度亚种 <i>B. p. mauretanicus</i> | × | × | 8,000 | 6,500 | 猎食 Prey |
| 猪 <i>Sus domesticus</i> | 西南亚 Southwest Asia | 欧亚野猪 <i>S. scrofa</i> | 11,500 | 9,750 | 10,250 | 9,000 | 共生 Commensal |
| | 东亚 East Asia | 欧亚野猪 <i>S. scrofa</i> | × | × | 8,500 | 6,000 | 共生 Commensal |
| 美洲驼 <i>Lama glama</i> | 南美洲 South America | 原驼 <i>L. guanicoe</i> | × | × | 6,000 | 4,000 | 猎食 Prey |
| 羊驼 <i>Vicugna pacos</i> | 南美洲 South America | 原驼 <i>L. guanicoe</i> | × | × | 5,000 | 3,000 | 猎食 Prey |
| 马 <i>Equus caballus</i> | 中亚 Central Asia | 野马 <i>E. ferus</i> | 6,750 | 5,500 | 5,500 | 4,000 | 定向 Directed |
| 驴 <i>Equus asinus</i> | 北非 North Africa | 非洲野驴 <i>E. africanus</i> | × | × | 5,500 | 3,500 | 定向 Directed |
| 水牛 <i>Bubalus bubalis</i> | 南亚 South Asia | 野水牛 <i>B. arnee</i> | × | × | 4,500 | × | 猎食 Prey |
| 双峰驼 <i>Camelus bactrianus</i> | 中亚 Central Asia | × | × | × | 4,500 | × | 定向 Directed |
| 单峰驼 <i>Camelus dromedarius</i> | 阿拉伯半岛 Arabia | × | × | × | 3,000 | × | 定向 Directed |
| 鸡 <i>Gallus gallus domesticus</i> | 东亚/东南亚 East Asia/Southeast Asia | 红原鸡 <i>G. gallus</i> | × | × | 4,000 | × | 共生 Commensal |
| 家鸭 <i>Anas platyrhynchos domesticus</i> | 东亚/东南亚 East Asia/Southeast Asia | 绿头鸭 <i>A. platyrhynchos</i> | × | × | 1,000 | × | 共生 Commensal |

识到逐步提高驯化的目的性,例如最早被驯化的狗。捕猎途径初期,人类会直接在居住地杀死捕获的野生动物,而后为了最大程度地利用猎物,人们选择相对温顺的动物进行狩猎和畜群管理,最终演变为定向繁殖,例如猪的驯化。定向途径在人们已经掌握了一定驯化经验之后才会发生,伴随着人们明确的驯化目的。该途径所需要的驯化时间相对较短,例如马、骆驼、牛等的驯化(Larson & Burger, 2013; Larson & Fuller, 2014)。

一些研究者从更细致的角度来研究动物驯化的驱动因,认为驯化受到一系列复杂的、以当地生态和文化为依据的多种因素影响(Zeder & Smith, 2009),和不同地区的驯化策略与农业发展程度相

关。袁靖和董宁宁(2018)从社会内部的动因、人与动物的关系、文化生态学的角度全面地总结了国内外学者提出的驱动因,包括夸富宴、祭祀说、宠物饲养、最佳觅食理论、文化生态位构建、肉食说等。以3种驯化途径之一的猎食途径为例来看,驯化的驱动因素可以是多种多样的。人们追求觅食效率,习惯于得到饮食结构中能量回报比高的食物,进而对周边的小型野生动物展开了驯化,即最佳觅食理论(Optimal Foraging Theory, OFT)中的饮食宽度模型(Diet Breadth Model, DBM) (Zeder, 2015)。然而有些情况下,驯化可能是被动的。当周边可获取的野生资源不足以满足自身的需求时,例如渔猎和采集经济方式难以应付饥荒、存储的猎物短缺等情况下

发生的驯化事件,即符合被动发展理论和肉食说(罗运兵和李想生, 2012)。人们还可以自发地修饰、整合所处的自然环境,成为自身和其他生物在选择进化中的引导者,即文化生态位构建理论(Cultural Niche Construction, CNC) (Laland et al, 2010)。

总之,驱动因素是相当复杂的,并且多种驱动因素可能同时存在,即相同的物种和地区中存在不同的驯化驱动因素。人们目前依靠考古遗址的群体结构、文化风俗、社会形态等来综合推测当地动物驯化的原始目的。

1.3 驯化后的扩散及品种选育

家养动物的扩散与品种选育通常发生在初始驯化完成之后。由于战争、人类迁徙、人口扩张等因素,家养动物逐步从驯化初始地扩散到世界各地。在扩散过程中,家养动物经历了种群内近交、基因漂变、优势性状自然选择、选择松弛以及人工选育5个阶段(Teletchea, 2019)。考古学证据与古DNA研究表明,距今4,000年的青铜器时代是人口大规模扩张的时期。伴随着人口迁移,包括狗、牛、马等主要家养动物在世界范围内扩散开来。人口迁移甚至导致了狗、马、猪等物种在一些地区出现大规模种群替换(Frantz et al, 2020)。

随后,人类逐步开始有意识地重塑家养动物的基因组结构,通过表型偏好选择优势种群,并引入其他品种进行种群的杂交改良,加速了早期的品种选育过程。例如,中国起源的‘九斤黄鸡’(Cochin)、‘狼山鸡’(Langshan)、‘北京鸭’(Pekin Duck)、‘广东猪’等都被用于改良欧洲和美国的当地品种(White, 2011; Zhang et al, 2018; Guo et al, 2019)。近年来随着基因组技术的快速发展,人们转向更精准的育种方式。从基因组的角度出发,大大缩短了杂交育种的时间并为潜在的分子机制的解析提供视角(Bosse, 2018)。

2 研究家养动物驯化起源的材料和方法

2.1 考古学方法

化石带有天然的时间和地理属性,可在一定程度上反映动物驯化起源的信息(Larson & Burger, 2013)。通过提取动物化石中骨骼解剖形态、性别结构、食性分类、死亡年龄以及墓葬中种群的相对比例等信息,可判断人类早期遗址中的动物化石是否

具有家养动物特征(Frantz et al, 2020)。结合该特征在周边地区是否具有跨时间的动态连续性来推断该地是否为独立的驯化中心。

家养动物通常在形态特征上与野生祖先表现出差异。吻部缩短、面部凹陷、脑容量减少和齿列扭曲等形态特征常常综合起来用作判断家猪和家狗驯化的依据(Cucchi et al, 2011)。然而这些形态变化不一定同时发生且需要大量的时间累积,不能准确地追溯驯化早期阶段(Arbuckle, 2005)。新兴的白齿几何形态学测量(Geometric Morphometrics, GM)在近几年非常受欢迎。通过GM提取样本特征并对应到二维或三维空间的计量点,结合所有点坐标推断出样本形状,不仅可以更准确地量化样本形状和比例关系,也有助于复杂结构的可视化(Zelditch et al, 2004)。Cucchia等(2011)将现代样本和贾湖遗址出土的猪化石的M3白齿进行几何形态学分析和普氏分析,推测最晚在距今8,500年的贾湖二期遗址已经存在家猪,并将贾湖遗址重新确定为中国最早的独立驯化中心。此外,颅骨高度和长度的比例、鼻子高度与颅骨总长度的比例也被用作区分狼头骨和狗头骨(Pitulko & Kasparov, 2017)。

家养动物饮食与生活习惯的改变,以及过度劳役可能造成一些病理现象。线性牙釉质发育不全(Linear Enamel Hypoplasia, LEH)是一种基于发育障碍的牙齿疾病,不仅可以用于研究家养动物由于环境变化导致的生理紧张,也广泛用于研究尼安德特人、新石器时代古人、黑猩猩的早期生态压力和适应性扩张(Guatelli-Steinberg et al, 2004; Guatelli-Steinberg et al, 2012; Orellana-González et al, 2020)。营养不良、维生素缺乏或疾病干扰了成釉细胞的釉质分泌阶段,釉质不足则导致发育后的齿冠表面出现凹痕或横线(Orellana-González et al, 2020)。然而,由于动物生长的环境压力较为复杂,具有较高的LEH发病率不能作为判断家养动物的充分条件。例如,家猪除了会因为断奶或者第一次过冬产生M1、M2白齿LEH外,还可能因为人们的狩猎刺激在M3白齿留下病理学痕迹(Katzenberg, 2008)。除了LEH,因为劳役动物产生的骨质增生、摄入高淀粉和高糖食物引发的齿槽脓肿等病理学现象都可通过考古发现(袁靖, 2015)。不同的病理学现象可能提示了不同的驯化方式。

骨胶原中的碳氮稳定同位素分析是广泛使用的动物食性判定方法,可识别动物在不同时期的膳食特征及变化(Katzenberg, 2008)。由于不同植物依赖于不同的光合作途径(C3或C4),碳氮稳定同位素可以反映动物的饮食来源。稳定的氮同位素值会随着食物链中营养级的上升而增加(每个营养级在3%和5%之间),因此依据 $\delta^{15}\text{N}$ 可以区分食草、杂食或肉食性动物(Guiry & Grimes, 2013)。家养动物一般以人类的剩饭、农作物副产品为食,因此考古学将人与动物骨骼的碳氮稳定同位素的相关性作为判断家养动物的依据。这种方法同时也为研究史前人类饮食结构提供了宝贵的证据。研究发现,阿拉斯加西部沿海地区的狗骨胶原中 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 高于正常哺乳动物,推测与当地居民一样主要以鲑鱼为食(Guiry & Grimes, 2013),可以作为已驯化的证据。

通常,完整遗址中会出现多种动物的遗骸。统计分析同种群体占整个遗址中所有动物的比例以及该群体内部的年龄结构和性别特征等手段可用来了解人类早期的动物管理模式,进而推断是否发生驯化。以肉食为驱动因的家养动物一般在遗址中占有较高的比例。为了更优的投入回报比,人们屠宰幼年的雄性个体,保留雌性,以便高效地可持续化饲养,这种有意识的管理模式的出现早于动物形态学上的变化。在距今约10,000年的扎格罗斯山脉遗址中,发现了大量被宰杀的幼年雄性家羊,这些个体比形态学上发生体型变化和羊角形状变化的家羊早500–1,000年(Zeder, 2008)。但是,特殊的管理模式不一定代表发生驯化,它也可能出现在随机的捕猎活动中或发生在前驯化时期(proto-domestication) (Rowley-Conwy et al, 2012)。例如在越南北部巴曼克遗址中,有64%的猪在12个月大之前被宰杀,只有9%的猪存活超过4年,但是基于磨牙数据的测量分析显示这些个体与当地野猪没有显著差异(Jones et al, 2019),仅能表明此时出现了特殊的管理方式。

除了这些测量动物遗骸的方法,人们还可以通过文字记载、动物陪葬现象、出土的装饰艺术品等文化信息进行辅助推断。中国辽西地区的家猪很有可能因为祭祀目的而逐渐被驯化,但这种现象只出现在少数特定地区(罗运兵, 2012)。这一地区一脉相承的红山文化、赵宝沟文化、兴隆洼文化中均出土

了玉猪龙图案的泥塑或尊形器,在兴隆洼遗址还发现了人猪共葬墓以及刻意摆放的猪首(罗运兵, 2012)。中国华南和华北汉墓都出土过陶猪俑,形态上可分为北方大耳猪和南方小耳猪,外形上处于驯化中的品种培育阶段(罗运兵, 2015)。

目前,考古学方法推断家养动物的驯化起源是比较令人信服的方式,但没有哪一种具体方法是完全准确且全面的。由于处于驯化早期的动物形态变化在考古学上难于区分,大大影响了驯化起始时间的估计。考古人员一般搜寻遗址中观察到的全部可用信息,综合各项指标判断是否为家养动物。若该地为独立的驯化中心,则形态和结构特征会随着遗址的地层时间发展显示出历时性变化,从而反映了当地人从控制管理野生动物到逐渐习得成熟的驯化技术的过程。

考古学是一门不断发展、不断进步的学科。随着科技的发展,考古学结合数理统计、现代分子遗传学、古基因组学等方法,为传统的考古注入了新的力量。

2.2 分子遗传学方法

2.2.1 分子材料

驯化研究常用的分子材料是线粒体DNA(mtDNA)和核基因组DNA(nuclear DNA),来源于现代样本和古DNA。高通量测序技术使得高覆盖度和高测序深度的现代样本基因组信息更容易获得,从化石中提取的古DNA在时间深度上也为研究提供了非常重要的细节信息。高分辨率的基因组信息配合群体遗传学手段可以准确地推断驯化事件发生的时间,重建复杂的驯化历史。

(1)线粒体DNA和核DNA。线粒体DNA是进化遗传学领域常用的分子材料。线粒体DNA具有拷贝多、易于获取、D-loop区进化速度快、成本低等优势,常用于构建物种之间的系统发育关系以及研究系统地理学和群体统计学特征(Orlando & Cooper, 2014)。但是,线粒体DNA是非重组的单亲遗传标记,包含的绝对信息量少,缺乏精确定量种群混杂程度的能力,可能会造成系统误差和推论的片面性(Larson & Burger, 2013)。例如,线粒体系统发生树显示尼安德特人和现代人是没有杂交信号的姊妹群体,而在核基因组上观察到二者具有一定比例的混合(Sánchez-Quinto & Lalueza-Fox, 2015)。另外,

瓶颈效应通常影响了遗传多样性。而线粒体数据相较于核基因组来说, 对过去发生的中度和轻度的瓶颈事件并不敏感(Mourier et al, 2012)。

核DNA指真核生物细胞核染色体的遗传信息。进化中的自然和人工选择、DNA重组、基因交流和群体大小变化等事件, 都会在核DNA中留下痕迹, 且不会像线粒体DNA那样丢失父系的信息, 是更丰富和全面的研究对象。十几年来蓬勃发展的下一代测序技术(Next Generation Sequencing, NGS)解决了全基因组测序数据量大、耗时长和费用高等难题, 使得单碱基测序成本、测序片段长度、总体测序量和能获取的基因组变异信息都有了大幅改善(Goodwin et al, 2016), 推动了对核基因组的充分利用。全基因组单核苷酸多态性位点(Single Nucleotide Polymorphism, SNP)是单碱基位点发生的等位基因变异, 在人类基因组变异信息中占比约90% (Varela & Amos, 2010), 是目前遗传分析中使用最广泛的标记。

(2)古DNA。现代样本的遗传数据能用于回溯祖先驯化历史, 以此推断种群遗传结构、驯化中心及可能的驯化起始时间。但是, 仅基于对现代样本的分析来推断驯化历史是否足够有效还存在争议(Frantz et al, 2020)。古DNA能在时间跨度上提供更为直接的证据, 并反映家养动物驯化的初始状态。古DNA最初非常难于获得, 在成千上万年的遗留中易发生交联、脱氨、碎片化而渐渐失去有效信息(Allentoft et al, 2012), 其中核基因组衰变速度至少是线粒体基因组的两倍(Willerslev et al, 2003)。内源古DNA还会被土壤环境中的微生物DNA严重污染, 即便DNA提取成功后可信度也大打折扣。

解决上述问题的重大突破是测序技术中的古DNA捕获技术。它利用特定的寡核苷酸分子探针与构建的DNA总文库杂交得到内源靶序列, 从本质上提升了古DNA提取的效率(Maricic et al, 2010; Haak et al, 2015)。Fu等(2013)通过该方法得到了距今约4万年北京田园洞人的mtDNA (35.6-fold)和21号染色体的核DNA数据, 成为揭示东亚人遗传起源的重要样本。DNA捕获技术结合聚合酶链反应(PCR)、高通量测序技术, 使得丰度低、碎片化程度很高的古基因组DNA可以有效地被富集、扩增, 并建库进行高通量测序, 重现内源分子的遗传信息(Pääbo et al, 1989; Gansauge & Meyer, 2013; MacHugh et al,

2017)。此外, 考古学家开创了从毛发和骨骼密集的硬组织(牙齿和颞骨)中提取古DNA的方法, 进一步显著提升了内源性古DNA的产量(Hänni et al, 1990; Der Sarkissian et al, 2015; Pinhasi et al, 2015)。

自2013年第一个野马古基因组被发表后, 家养动物及其野生祖先的古基因组发表数量迅速增加, 丰富了我们对于驯化初始过程的理解(Orlando et al, 2013; Frantz et al, 2020)。之前, 人们认为家养动物在初始驯化后和其野生种群会产生生殖隔离, 而众多家养动物的古DNA研究表明, 野生种群对家养动物存在普遍且持续的基因渗入(Frantz et al, 2015, 2020)。历时性的古DNA更深入和全面地揭示了整个驯化起源和扩散地时空地理框架。旧石器时期至中世纪的山羊古DNA样本表明, 早期家羊在近西部、东部和西南部存在不同的野山羊遗传背景, 提示了多重平行的驯化起源的可能性(Daly et al, 2018)。古DNA还表明, 扩散后的家养动物经当地野生种群基因组的不断渗入而改变了原本的遗传结构, 有时甚至会发生种群替换现象, 而基于现代基因组的地理谱系分析无法揭示这样的信息。

古DNA是很好地了解种群进化、迁移和混杂事件的分子材料, 然而可使用的古代样本是非常有限的。古DNA容易被污染和降解, 因此在温暖潮湿的热带地区, 家养动物的种群历史难以用古DNA来追踪; 即便在适宜的环境中, 由于几千年来人类活动的影响, 发掘的高质量遗骸也是屈指可数的, 很难达到全时空尺度和群体遗传学的数量要求; 家养动物的野生祖先、过渡形态尚不能完全确定, 也会对依赖古DNA的研究结果的真实性造成困扰; 此外, 一般认为化石仅能提供驯化时间估计的下限。因此通过古DNA的方法推断家养动物的驯化起源仍然具有挑战性。

2.2.2 策略与方法

驯化在基因组上留下了可追溯的痕迹, 分子遗传学分析基于种群间、种群和祖先之间的遗传相似性和遗传多态性差异这两种策略推断驯化起源并重建驯化历史(陈善元和张亚平, 2006)。另外, 普遍的基因交流事件也改变了种群间的遗传结构, 使得驯化历史更为复杂, 因此越来越多的学者采用基因渗入工具丰富驯化历史的推断。研究人员基于这些策略基础开发了许多遗传统计量和统计模型。

(1)遗传相似性。研究者们通过构建DNA系统发育树获得拓扑分支结构(Larson et al, 2005; Larson et al, 2010; Kang et al, 2016), 再依据先验信息(已知进化关系、地理关联、时间对应信息)确定进化树的根信息, 从而判断家养动物的亲缘关系和谱系演变。这种方法正是基于样本间序列相似性的思想——家养种群与其祖先种群之间的遗传相似性更高, 共享了更多的变异位点和单倍型种类(图1)。在分子钟理论下, DNA序列以近似恒定的速率发生变异, 因此一个进化分支上所累积的变异数目与该分支的独立分化时间成正比(Ho & Duchene, 2014)。经由化石校准后的系统发生树也用于推断物种或品种的分歧时间。自大量研究转向全基因组SNP位点后, 新开发了许多祖源推断方法。血缘同一性(identity by descent, IBD)是不同个体从共同祖先遗传而来的共享基因片段, 指示了个体间的亲缘关系。一般来说, 亲缘关系近的个体IBD概率高且共享更长的相似性序列片段(Browning & Browning, 2012)。

全局祖源分析和局部祖源分析是近年来发展较快的基于序列相似性的祖源推断方法。全局祖源分析用于估计混杂个体中不同祖先成分的遗传比例, 有基于降维和聚类、线性回归、基因频率混合分布和概率模型等策略。基于概率模型的全局祖源分析是目前使用最普遍的方法, 常用工具有STRUCTURE和ADMIXTURE, 它们基于贝叶斯算法、马尔科夫蒙特卡洛(Markov Chain Monte Carlo, MCMC)抽样法或最大似然估计, 依据设定的祖先个数 K 和群体的等位基因频率对观测个体的等位基因建模, 把全局祖源当作模型参数进行估计(Pritchard et al, 2000; Alexander et al, 2009)。局部祖源分析的目的并不是估计个体或群体基因组整体的混合比例, 而是将全基因组拆分成小窗口, 通过贝叶斯、随机森林等分类器来估计每个窗口的祖先来源, 然后采用动态规划、隐马尔可夫及其扩展模型对连续窗口进行统计建模, 估计各基因组区段的祖先来源(Wu et al, 2021), 目前常用的软件有RFMIX、HAPMIX、LAMP-LD等(Wang et al, 2020a)。全局和局部祖源推断基于遗传相似性思想, 与构建系统发生树时需要提供进化根一样, 也需要提供候选的祖先群体来指定遗传混杂发生的方向。

(2)遗传多态性。除了以遗传相似性为出发点

以外, 基于遗传多态性来判断家养动物的起源也是一个常用的策略。该策略认为驯化符合奠基者效应——小部分个体从野生种群分离迁出变成新的驯化群体, 因此越接近野生祖先的种群的有效群体大小和多态性越高(图1)。通过计算简单的统计量如杂合度、群体分化指数(F_{st})等, 便可以大致推断种群分离路径和群体迁移历史。

杂合度评价基因座上不同等位基因的比例, 是种群遗传多态水平的常用统计量。一般认为驯化起源地的杂合度最高, 在没有频繁基因交流的情况下, 驯化群体的杂合度由于奠基者效应、选择效应和遗传漂变而持续降低(Li et al, 2008)。除了评价单群体的杂合度水平以外, 研究者也通常将观察到的两群体间加权平均杂合度与哈迪-温伯格平衡下的预期杂合度作比较, 衡量群体之间的分化程度, 即 F_{st} 。研究群体与野生群体的分化程度低提示该群体处于驯化起始阶段, 与野生种群的分化程度高则提示其处于定向选择阶段或拥有长期的驯化历史。家犬的驯化起源地争议很大, 而研究表明东亚土狗拥有较高的mtDNA、Y染色体遗传多态性, 再结合形态学相似性和群体动态历史等证据, 推测家犬更有可能驯化于东亚南部(Brown et al, 2011; Wang et al, 2016)。

群体的遗传多态性也与驯化过程中群体大小的变化存在关联。Nei和Li (1979)定义了成对核苷酸差异数 π 以衡量遗传多态性, 计算上为种群内每两个序列间每个位点的核苷酸差异的平均数。随后Tajima (1989)将种群内观测多态性 π 与中性理论模型下由分离位点数 S 计算得到的期望多态性进行比较, 检验群体是否处于中性进化状态或群体大小是否波动。若Tajima' D 大于零, 则群体中高频等位基因偏多, 指示群体处于平衡选择状态或发生了瓶颈效应; 若等于0, 则群体正处于中性进化中; 若小于0, 则群体中存在较多的低频等位基因, 提示群体正处于定向选择或发生过群体扩张事件。

需要指出的是, 越来越多的学者认为遗传多态性用于判断驯化起源可能存在问题。近些年的驯化研究表明, 驯化物种遗传多态性的下降可能更多是由于近几百年的品种培育, 而非由于驯化初始阶段(Wang et al, 2014)。并且, 家养动物在初始驯化过程经历的奠基者效应比我们想象得更温和, 加之

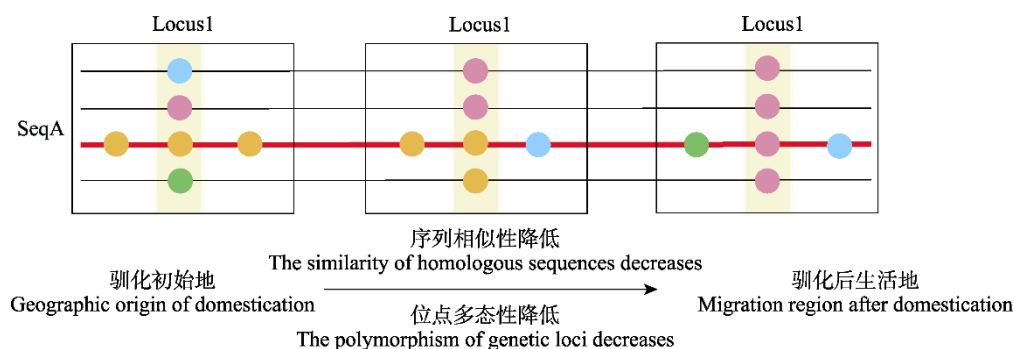


图1 基于分子手段判断驯化起源的策略示意图。不同颜色的圆圈代表不同的基因型。纵向为基因座，指示位点多态性；横向将基因座连成序列，指示序列相似性。伴随驯化的过程，动物从驯化初始地迁移到各地，同源序列的相似性降低，迁移样本在同源位点上的多态性降低。

Fig. 1 Strategies for inferring the origin of domestication based on molecular evidences. Circles with different colors represent different genotypes. The vertical direction represents allelic polymorphism of each genetic locus; the horizontal sequence represents the nucleotide sequence. During the process of domestication, animals migrate from domestication site to other places, with decreased similarity in nucleotide sequences and decreased polymorphism of genetic loci.

随后与野生种群普遍发生基因交流事件，导致现代部分家畜相比其野生祖先观察不到多态性丢失 (Wang et al, 2014; Bosse et al, 2019; Wang et al, 2021)，相反野生种群可能由于过度捕杀而丢失多态性。此外，有些家养动物的野生祖先已经消失，使得利用与野生型进行多态性比较的策略失效，例如家牛的祖先——曾经遍布欧亚大陆的原牛已彻底灭绝 (*Bos primigenius*) (Park et al, 2015)。

(3) 驯化中的基因交流。研究发现，动物驯化的过程不是链条式，而是呈现一种网状结构，即在驯化初始阶段和驯化过程中伴随着大量的基因交流事件 (Frantz et al, 2015)。近年来不断开发的群体遗传学分析方法擅长在群体基因组中寻找驯化中的基因交流信号，常用的有 f 统计量和 D 统计量。

f 统计量 (f -statistics) 包括三群体 f_3 、四群体 f_4 统计量。 f_3 ($A, B; C$)、 f_4 ($A, B; C, D$) 计算种群之间等位基因频率差的乘积，即：(c-a)(c-b) 和 (a-b)(c-d)，依据统计量的正负来判定渗入方向及信号强弱 (Reich et al, 2009; Patterson et al, 2012)。若 f_3 统计量为负，提示群体 C 由群体 A 和群体 B 混杂而来。 f_4 统计量在零假设时 (群体间没有混杂) 期望值为 0，如果 f_4 的观测值为正，则提示 AC 或 BD 群体之间存在混杂，如果 f_4 的观测值为负，则提示 AD 或 BC 群体之间存在混杂 (文子龙和赵毅强, 2021)。outgroup f_3 是 f_3 的一种特殊情况，C 代表种群 A 与 B 的外群而非 A 与 B 的混杂后代，该统计量实际上是估算外群 C 到种群 A 与 B 的共同祖先的分支长度。Admixtools 中的 qpAdm、

qpWave 程序可以基于 F 统计量结果得到众多群体间的混合事件、混合权重和分化支，最终由 qpGraph 程序拟合成完整的混合分支图 (Patterson et al, 2012)。 D ($H1, H2, H3, H4$) 同样使用 4 个群体进行基因渗入检验。其中 $H4$ 为外群，基于 ABBA-BABA 模型计算两个姊妹群体 $H1, H2$ 与渗入源群体 $H3$ 之间的共享等位基因数目的差异，若 D 统计量小于 0，则 $H1$ 与 $H3$ 发生过基因交流，反之则 $H2$ 与 $H3$ 发生过基因交流 (Soraggi et al, 2018)。

结合溯祖理论的近似贝叶斯算法 (ABC) 能以重组率、突变率、选择压力等遗传参数作为先验进行群体模拟，将真实统计量与模拟得到的统计量通过 ABC 拒绝采样算法得到先验参数的后验分布 (Sunnåker et al, 2013; Ormond et al, 2016)。ABC 方法目前被广泛用于构建复杂的驯化历史和基因交流模型 (Frantz et al, 2015; Ormond et al, 2016)。

2.3 比较与讨论

考古学与分子遗传学判断家养动物驯化起源的策略多种多样，由于每项研究的数据类别、数据量和分析重点不尽相同，单用某种策略会导致结果不具有全面性，甚至存在较多冲突。因此实际研究中考虑整合多种研究策略，尽可能完整地描绘出家养动物的驯化历史。例如，遗址中遗骸的年龄结构、性别结构、饮食结构分析的证据可能仅指示了前驯化时期的特殊管理方式，并不能确定驯化事件的发生；遗传多态性策略本身便具有一定缺陷，需要其他策略辅助验证其推论的真实性；近些年发展较快

的祖源分析、种群动态历史分析等方法虽然可以提供驯化中多个事件发生的分子证据,但是不足以推断驯化发生的完整地理框架。如果分子水平的结果能从不同历史时期和地点的古DNA数据中获得验证,结论会更加可信。总之,家养动物的驯化起源和历史是极其复杂的,需要不同角度的方法与策略联合推断才能得到较为全面的结论。

3 主要家养动物驯化起源研究进展

家猪拥有约10,000年的驯化历史,在中国有明确的独立驯化的证据(Ervynck et al, 2001; Cucchi et al, 2011)。中国拥有约100余个家猪品种,占全球总资源的1/3 (Ai et al, 2015)。考古学证据表明,家鸡驯化于至少距今4,500–4,000年左右(Larson & Fuller, 2014),中国是其可能的驯化地之一。家鸡是表型和用途最为丰富的驯化动物,为人类提供优质低价的蛋白来源,也用于观赏消遣。经济合作与发展组织(OECD)和联合国粮食及农业组织(FAO)预测2025年我国猪肉消费规模将达到6,510–10,010万吨,占所有肉类消费的2/3以上,禽类消费量紧跟其后,并且会成为在世界范围内唯一超越猪的肉食来源(朱文博和陈永福, 2018)。山羊、绵羊、家马以及家牛也是早期驯化的重要家畜,对人类文明和社会发展具有重要意义。其中山羊、绵羊和家牛都是由西南亚新月沃土区域驯化后传播到欧洲和中国,拥有相似的驯化时间和传播路径,而家马的驯化起源目前还没有定论。

3.1 家猪

现代家猪起源于欧亚野猪(*Sus scrofa*) (Frantz et al, 2016)。欧亚野猪在距今约400万年的上新世从东南亚岛屿迁移到欧亚大陆上。由于拥有高纬度和不同环境温度的高适应性,欧亚野猪迅速替代了侏儒猪(*Porcula*)以外的欧亚大陆上的其他猪种(Frantz et al, 2016)。欧亚野猪在100万年前分化成欧洲野猪和亚洲野猪两支(Bosse, 2018),各自独立驯化,是当今唯一被驯化成家猪的猪科动物。多名学者提出,猪科动物在更新世可能存在大量的种间基因交流。例如在X染色体上的一段非重组区域,中国北方野猪与欧洲野猪聚在一簇,而中国南方野猪却与东南亚岛屿的野猪聚在一起,推测欧亚野猪在进入欧亚大陆时可能与现已灭亡的其他欧亚种群发生了适

应性渗入事件(Ai et al, 2015)。另外,欧洲和中国北方野猪在卡拉布里亚阶至末次盛冰期的冰期间隙可能存在长期的基因流动(Groenen et al, 2012)。这些事件进一步提升了欧亚野猪的适应力,使得它们迅速扩张到欧亚大陆各处(Liu et al, 2019)。

目前考古学证据提示家猪至少在两个地方独立驯化:近东的小亚细亚半岛和中国。距今约9,000年前(地层年龄为12,000至8,300年)的土耳其东部Çayönü Tepesi、Hallan Çemi Tepesi和Tell Hallula等遗址发现了介于家养和野生种群的过渡态猪遗骸(图2C),它们死亡年龄较小、M3臼齿变短、线性牙釉质发育不全且呈现历时性趋势(Mason, 1984; Ervynck et al, 2001; Frantz et al, 2016)。这是迄今为止世界范围内比较明确的、较早出现家猪的考古证据。中国家猪的化石首先发现于黄河流域的河南舞阳贾湖遗址(图2A),基于臼齿几何结构、齿列扭曲、肉量比例、猪下颌骨陪葬等多个典型特征判断在距今8,500年前已经存在家猪(罗运兵和张居中, 2008; Cucchi et al, 2011)。同近东一样,中国家猪饲养现象不局限于单一的位置。考古学证据提示,浙江跨湖桥遗址、河北武安磁山遗址也可能是新石器时代独立的家猪驯化地点(Jing & Flad, 2002; Frantz et al, 2016) (图2A),其中处于中国南方地区跨湖桥遗址出土的家猪体型较小,这种体型差异恰好对应了中国南北方野猪的体型差异(袁靖, 2015),并提示中国境内家猪可能的多起源。

然而,许多基于线粒体和核基因组系统发生学的研究提出了不同的看法。在中国,除去黄河中游流域的古代家猪与现代家猪具有连续的共享单倍型,是较公认的驯化中心以外,湄公河流域、长江中下游流域、青藏高原等地在时空谱系和主成分分析上都存在独立驯化的迹象(Wu et al, 2007; Tong et al, 2020)。在世界范围内,有学者提出除近东和中国大陆之外,印度、欧洲、东南亚岛屿、泰国、缅甸也可能是家猪独立的驯化中心(Larson et al, 2005)。但是,遗传谱系上与当地野猪相似、与其他地域品种的血统分离并不意味着在当地发生了独立驯化(Larson & Burger, 2013)。古DNA分析表明,携带着mt-Y1近东线粒体单倍型的家猪于8,000年前随着近东农民扩散至欧洲,而3,000年后无论是线粒体还是核基因组,近东血统完全被欧洲当地的野猪替换

(Frantz et al, 2019)。这种本地野生种群替代迁入种群的现象与二者生殖隔离小、最初迁入种群较小以及欧洲松散的家猪管理方式有关(Porter, 1993; Currat et al, 2008)。同样地, 东南亚岛屿作为现代野猪的起源地、大洋洲家猪的遗传来源地, 这里的家猪形成独立的分支但是缺少考古学证据, 也可能是外地迁徙来的家猪与当地野猪不断杂交导致了遗传成分发生替换(Larson et al, 2007; Larson & Burger, 2013)。

3.2 家鸡

目前人们普遍认为家鸡的祖先是红原鸡(*G. gallus*) (Fumihito et al, 1994)。红原鸡在东亚广泛分布, 从巴基斯坦到中国云南、缅甸、印度等大部分地区, 以及苏门答腊岛、爪哇和巴厘岛均有分布(Groeneveld et al, 2010)。红原鸡现存5个亚种: 原鸡指名亚种(*G. g. gallus*)、原鸡滇南亚种(*G. g. spadiceus*)、原鸡海南亚种(*G. g. jabouillei*)、原鸡印度亚种(*G. g. murghi*)和原鸡印尼亚种(*G. g. bankiva*)。家鸡最有可能由原鸡滇南亚种驯化而来(Wang et al, 2020b)。近些年关于家鸡皮肤颜色的研究证实了灰

原鸡的遗传贡献, 这可能是家鸡驯化之后人为介导的种间交流导致(Eriksson et al, 2008)。

从考古学来看, 世界各地的家鸡化石出土量都非常少。它们体积小、重量轻、容易被啮齿动物移动(Lawler, 2012)、易受后沉积物影响, 因此难以完整保存。世界上最久远的家鸡化石出土于距今4,500年的印度河流域——摩亨佐-达罗遗址, 出土的鸡骨比野生品种更大, 且发现了斗鸡的陶俑和印章(Zeuner, 1964), 指示了丰富多样的驯化驱动因(图2B)。中国最早的家鸡化石出现在距今3,300年的河南殷墟, 属青铜器时代(图2A)。根据骨学特征(枕髁小、枕骨下窝深而大、眼神经外支管孔和迷走神经孔相当发育)和伴随出土的甲骨文中“鸡”字的出现, 确认当时已经出现家鸡(袁靖, 2015)。

同家猪一样, 基于线粒体和核基因组的研究也提出了家鸡多起源的观点。Fumihito等(1996)首先基于不完整采样的研究提出家鸡可能驯化于泰国(红原鸡栖息地之一)。张亚平等的研究团队基于6个线粒体DNA进化分支的地理分布提出, 家鸡有多个母系地理起源, 包括云南、华南、西南及周边地区, 以



图2 家猪与家鸡早期考古遗址及周边河流、农作物驯化情况。(A)中国长江黄河孕育的中华文明。(B)印度河孕育的印度河文明。(C)新月沃土孕育的美索不达米亚文明。

Fig. 2 Early archaeological sites of domesticated pigs and chickens, with surrounding rivers and crops. (A) Chinese civilization nurtured by the Yangtze River and Yellow River. (B) The Indus civilization nurtured by the Indus. (C) Mesopotamian civilization nurtured by the Fertile Crescent.

及印度次大陆(Liu et al, 2006)。张亚平等后续的研究发现单倍群E2和E3主要出现在南亚家鸡和红色原鸡中, 单倍群I分布在印度东北部, 单倍群H来源于中国西南地区, 提出红原鸡在南亚、中国西南地区和东南亚地区发生了多次独立驯化的观点(Miao et al, 2013)。最近基于 f_3 、 f_4 、种群动态历史及分子系统发生学的研究发现, 中国西南、泰国、缅甸的本土品种——原鸡滇南亚种在进化树上更靠近现代家鸡, 最有可能是现代家鸡的驯化祖先, 且家鸡在南亚和东南亚扩散时与当地的野生亚种发生了基因交流(Wang et al, 2020b)。

新石器时期的中国北方是否独立驯化了家鸡一直是学者们争论的话题。20世纪80年代末有学者提出, 距今8,000年左右的中国北方磁山遗址出土了比原鸡更大的家鸡骨头(West & Zhou, 1988)。2014年赵兴波课题组将中国河北省南庄头遗址、磁山遗址、山东省王因遗址与湖北省九连墩遗址出土的鸡骨提取线粒体DNA后进行序列比对(Xiang et al, 2014), 认为上述中国北方的新石器早期遗址均为家鸡驯化起源地, 并推断家鸡在中国北部、南亚与东南亚多地独立驯化。但是, 该研究有诸多细节存在漏洞, 被多名学者提出质疑(Peters et al, 2015; 袁靖等, 2015): 首先, 文中提到的北方遗址出土的“鸡骨”在种属鉴定上要么论证不清晰, 要么直接把雉误判成了家鸡; 其次, 距今约8,000–10,000年的河北气候较为干冷, 不适宜适应了温暖湿润环境的红原鸡生存。

鸡作为非常重要的家禽, 目前报道的驯化时间明显晚于狗、猪、牛、马。一是因为祖先红原鸡生活在热带森林和次生竹林的温热气候下, 与生俱来的环境适应性较为局限。二是家养动物驯化一般发生在农耕经济社会形成的前期, 红原鸡的栖息地与农耕文明的起源地(如中国的长江与黄河流域以及新月沃土的两河流域)距离遥远, 因此不是优先被驯化的对象。此外, 相较于其他家养动物化石资源来说, 稀少的鸡化石材料也阻碍了对家鸡驯化时间和地理框架的探究, 使得目前的考古证据和分子证据存在较大差异。

3.3 其他主要家养动物驯化历史

绵羊的野生祖先亚洲盘羊(*Ovis orientalis*)和山羊的祖先野山羊(*Capra aegagrus*)于晚中新世时期

分化, 并在距今10,500年时在近东的土耳其安纳托利亚和伊朗扎格罗斯分别完成驯化(Alberto et al, 2018)。考古证据表明绵羊的驯化初始于公元前9,000年, Çayönü、Höyük和Nevalı Çori遗址首先出现了围畜栏、屠宰幼年雄性个体的集约化羊群管理方式和骨骼形态学转变, 并很快传播到整个新月沃土以及临近地区(Yurtman et al, 2021)。绵羊驯化之初是为了满足人们肉食与奶制品的需要, 而内源性逆转录病毒(enJSRV)与考古学证据都表明, 近东人在公元前4,000年的青铜器时期开始转向对羊毛性状的人工选育, 由此引发了改良后的绵羊的第二次世界范围内的广泛传播(Chessa et al, 2009; Sabatini et al, 2019; Yurtman et al, 2021)。李孟华团队整合分子手段与考古学记录重建了绵羊向中国的传播路径。绵羊与5,000–5,700年前从近东经过高加索和中亚传播到第二个扩散中心——蒙古高原, 后随着氐羌民族的两次向南扩张逐步传播到黄河中上游、西藏高原、贵州高原(Lv et al, 2015; Zhao et al, 2017)。山羊与绵羊驯化的考古学证据以及向各大洲传播的路线都很相似。古DNA和现代核基因组提示家山羊可能在近东的不同位置经历过多次独立的驯化, 而目前家山羊普遍携带的是起源于安纳托利亚东南部的A型线粒体单倍型(蔡大伟等, 2021)。学者们发现免疫基因MUC6、毛色基因KITLG与KIT、绒毛性状相关基因FGF5在家山羊传播扩散的过程中受到了强烈的选择并固定下来, 为探索山羊驯化后的环境适应性提供了新的线索(郑竹清, 2019; 蔡大伟等, 2021)。

家牛分为普通牛(*Bos taurus*)和有肩峰的瘤牛(*B. indicus*), 分别由已经分化至少147,000年的原牛欧亚亚种(*B. p. primigenius*)和原牛中东亚种(*B. p. namadicus*)独立驯化而来。原牛的所有亚种于距今9,000年至距今1,627年间陆续灭绝(Felius et al, 2014; Teletchea, 2019)。骨骼形态学、遗址的性别结构、有机物质同位素分析以及遗址中遗留的艺术形象表明: 普通牛驯化于距今10,300–10,800年的新月沃土; 瘤牛最早驯化于距今8,000年的古代印度河流域文明遗址, 今为巴基斯坦俾路支省梅赫尔格尔(Chen et al, 2010; Felius et al, 2014)。家牛的独立驯化次数存在争议。非洲埃及、利比亚等地的考古遗址中都出现过牛遗骨, 且非洲家牛与欧亚家牛骨骼

形态学差异很大, 线粒体单倍型谱系与核基因组分化程度高, 因此有学者认为原牛在非洲北部发生过独立驯化(陈宁博, 2019; Pitt et al, 2019)。研究表明, 非洲家牛高度分化的模式很可能是由于当地野生原牛对传播而来的驯化普通牛高比例的基因渗入导致(Loftus et al, 1994; Pitt et al, 2019; 李联萍等, 2020)。同样, 普通牛和瘤牛在扩散到亚洲的过程中也融入了牦牛、爪哇牛、大额牛等近缘种群, 这些丰富的遗传资源大大提升了家牛基因多样性与环境适应性(李联萍等, 2020)。古代家牛主要被用来祭祀和食用, 后用于农作劳役和产奶, 是农耕社会的主要畜力来源。在“以农为本”的古代中国, 牛肉在整个肉食资源中的比例始终不高, 《礼记》中曾记载“诸侯无故不杀牛”。

尽管家马对于我们现今的日常生活不那么重要, 但它在过去不仅提升了我们的贸易、通信、出行、文明传播的速度, 还从根本上改变了冷兵器时代的作战模式, 是国家宝贵的军事资源(Orlando, 2020a)。除人类外, 马的古代基因组是被发掘和研究的最为广泛的, 然而家马的驯化起源仍然未知(Orlando, 2020b)。线粒体基因组分析表明, 野马在家马驯化过程中贡献了73%的遗传多样性, 而野生祖先与近缘种群的濒临消失使得通过基因组亲缘关系来推断家马驯化起源的方法变得非常困难(陶克涛, 2021)。考古学证据曾将家马的驯化起源指向伊比利亚半岛和位于欧亚草原的哈萨克斯坦博泰文化遗址, 但分子遗传学表明, 前者较高的多态性更可能来源于野马频繁的基因渗入, 后者遗骸则是普氏野马的祖先(Orlando, 2020a; 陶克涛, 2021)。总之, 家马的驯化起源还需要学者们不断探索研究。

4 结语与展望

研究家养动物驯化起源, 不仅有助于了解复杂性状的遗传机制, 为解析动物重要性状相关基因提供了有效途径, 也对于了解人类自身的进化和社会发展具有重要的意义。同时, 研究家养动物驯化起源对保护野生动物资源和家养动物的种质资源创制提供理论指导和遗传材料。


考古学和分子遗传学从不同的角度为家养动物的驯化起源研究提供了证据。然而, 考古遗址及出土遗骸的稀缺导致能获得的直接证据有限; 分子

和群体遗传学方法可以通过现代样本重建复杂的驯化历史, 但是其准确性和分辨率仍需要进一步验证。古DNA是连接考古学和分子遗传学的桥梁, 拉近了两方面的证据。未来动物驯化起源研究需要将人文地理、考古形态、古DNA, 以及分子和群体遗传多方面的证据融合, 并结合统计学和计算机技术以获得更全面和有效的信息。

致谢: 感谢中国社会科学院袁靖先生对本文的指导!

ORCID

蔡新宇  <https://orcid.org/0000-0002-7502-9778>

赵毅强  <https://orcid.org/0000-0002-0076-3476>

参考文献

- Ai H, Fang X, Yang B, Huang Z, Chen H, Mao L, Zhang F, Zhang L, Cui L, He W, Yang J, Yao X, Zhou L, Han L, Li J, Sun S, Xie X, Lai B, Su Y, Lu Y, Yang H, Huang T, Deng W, Nielsen R, Ren J, Huang L (2015) Adaptation and possible ancient inter species introgression in pigs identified by whole-genome sequencing. *Nature Genetics*, 47, 217–225.
- Alberto FJ, Boyer F, Orozco-terWengel P, Streeter I, Servin B, de Villemereuil P, Benjelloun B, Librado P, Biscarini F, Colli L, Barbato M, Zamani W, Alberti A, Engelen S, Stella A, Joost S, Ajmone-Marsan P, Negrini R, Orlando L, Rezaei HR, Naderi S, Clarke L, Flicek P, Wincker P, Coissac E, Kijas J, Tosser-Klopp G, Chikhi A, Bruford MW, Taberlet P, Pompanon F (2018) Convergent genomic signatures of domestication in sheep and goats. *Nature Communications*, 9, 813.
- Alexander DH, Novembre J, Lange K (2009) Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Research*, 19, 1655–1664.
- Allentoft ME, Collins M, Harker D, Haile J, Oskam CL, Hale ML, Campos PF, Samaniego JA, Gilbert MTP, Willerslev E, Zhang G, Scofield RP, Holdaway RN, Bunce M (2012) The half-life of DNA in bone: Measuring decay kinetics in 158 dated fossils. *Proceedings: Biological Sciences*, 279, 4724–4733.
- Arbuckle BS (2005) Experimental animal domestication and its application to the study of animal exploitation in prehistory. In: *Proceedings of the 19th Conference of the International Council of Archaeozoology*, pp. 18–33, Durham.
- Bosse M (2018) A genomics perspective on pig domestication. In: *Animal Domestication* (ed. Teletchea F). IntechOpen, London.
- Bosse M, Megens HJ, Derks MFL, de Cara ÁMR, Groenen MAM (2019) Deleterious alleles in the context of

- domestication, inbreeding, and selection. *Evolutionary Applications*, 12, 6–17.
- Boyko AR, Boyko RH, Boyko CM, Parker HG, Castelhan M, Corey L, Degenhardt JD, Auton A, Hedimbi M, Kityo R, Ostrander EA, Schoenebeck J, Todhunter RJ, Jones P, Bustamante CD (2009) Complex population structure in African village dogs and its implications for inferring dog domestication history. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 13903–13908.
- Brown SK, Pedersen NC, Jafarishorijeh S, Bannasch DL, Ahrens KD, Wu JT, Okon M, Sacks BN (2011) Phylogenetic distinctiveness of Middle Eastern and Southeast Asian village dog Y chromosomes illuminates dog origins. *PLoS ONE*, 6, e28496.
- Brown TA, Jones MK, Powell W, Allaby RG (2009) The complex origins of domesticated crops in the Fertile Crescent. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 103–109.
- Browning SR, Browning BL (2012) Identity by descent between distant relatives: Detection and applications. *Annual Review of Genetics*, 46, 617–633.
- Cai DW, Zhang NF, Zhao X (2021) Research on the origins and spread of Chinese goat. *Cultural Relics in Southern China*, (1), 191–200. (in Chinese with English abstract) [蔡大伟, 张乃凡, 赵欣 (2021) 中国山羊的起源与扩散研究. *南方文物*, (1), 191–200.]
- Chen NB (2019) Whole-Genome Resequencing Reveals World-Wide Ancestry and Adaptive Introgression Events of Domesticated Cattle in East Asia. PhD dissertation, Northwest A&F University, Yangling. (in Chinese with English abstract) [陈宁博 (2019) 全基因组重测序分析揭示东亚家牛的祖先与多重适应性基因渗入. 博士学位论文, 西北农林科技大学, 杨凌.]
- Chen SY, Lin BZ, Baig M, Mitra B, Lopes RJ, Santos AM, Magee DA, Azevedo M, Tarroso P, Sasazaki S, Ostrowski S, Mahgoub O, Chaudhuri TK, Zhang YP, Costa V, Royo LJ, Goyache F, Luikart G, Boivin N, Fuller DQ, Mannen H, Bradley DG, Beja-Pereira A (2010) Zebu cattle are an exclusive legacy of the south Asia Neolithic. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 1–6.
- Chen SY, Zhang YP (2006) Genetic methods and applications in the study of the origin of domestic animals. *Chinese Science Bulletin*, 51, 2469–2475. (in Chinese) [陈善元, 张亚平 (2006) 家养动物起源研究的遗传学方法及其应用. *科学通报*, 51, 2469–2475.]
- Chessa B, Pereira F, Arnaud F, Amorim A, Goyache F, Mainland I, Kao RR, Pemberton JM, Beraldi D, Stear MJ, Alberti A, Pittau M, Iannuzzi L, Banabazi MH, Kazwala RR, Zhang YP, Arranz JJ, Ali BA, Wang ZL, Uzun M, Dione MM, Olsaker I, Holm LE, Saarma U, Ahmad S, Marzanov N, Eythorsdottir E, Holland MJ, Ajmone-Marsan P, Bruford MW, Kantanen J, Spencer TE, Palmarini M (2009) Revealing the history of sheep domestication using retrovirus integrations. *Science*, 324, 532–536.
- Cucchi T, Hulme-Beaman A, Yuan J, Dobney K (2011) Early Neolithic pig domestication at Jiahu, Henan Province, China: Clues from molar shape analyses using geometric morphometric approaches. *Journal of Archaeological Science*, 38, 11–22.
- Curat M, Ruedi M, Petit RJ, Excoffier L (2008) The hidden side of invasions: Massive introgression by local genes. *Evolution*, 62, 1908–1920.
- Daly KG, Maisano DP, Mullin VE, Scheu A, Mattiangeli V, Teasdale MD, Hare AJ, Burger J, Verdugo MP, Collins MJ, Kehati R, Ereik CM, Bar-Oz G, Pompanon F, Cumer T, Çakırlar C, Mohaseb AF, Decruyenaere D, Davoudi H, Çevik Ö, Rollefson G, Vigne JD, Khazaeli R, Fathi H, Doost SB, Rahimi SR, Vahdati AA, Sauer EW, Azizi KH, Maziar S, Gasparian B, Pinhasi R, Martin L, Orton D, Arbuckle BS, Benecke N, Manica A, Horwitz LK, Mashkour M, Bradley DG (2018) Ancient goat genomes reveal mosaic domestication in the Fertile Crescent. *Science*, 361, 85–88.
- Der Sarkissian C, Allentoft ME, Ávila-Arcos MC, Barnett R, Campos PF, Cappellini E, Ermini L, Fernández R, da Fonseca R, Ginolhac A, Hansen AJ, Jónsson H, Korneliusson T, Margaryan A, Martin MD, Moreno-Mayar JV, Raghavan M, Rasmussen M, Velasco MS, Schroeder H, Schubert M, Seguin-Orlando A, Wales N, Gilbert MTP, Willerslev E, Orlando L (2015) Ancient genomics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 20130387.
- Diamond J (1997) *Guns, Germs, and Steel: The Fates of Human Societies*. W. W. Norton, New York.
- 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.
- Driscoll CA, MacDonald DW, O'Brien SJ (2009) From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 9971–9978.
- Eriksson J, Larson G, Gunnarsson U, Bed'hom B, Tixier-Boichard M, Strömstedt L, Wright D, Jungerius A, Vereijken A, Randi E, Jensen P, Andersson L (2008) Identification of the yellow skin gene reveals a hybrid origin of the domestic chicken. *PLoS Genetics*, 4, e1000010.
- Ervynck A, Dobney K, Hongo H, Meadow R (2001) Born free? New evidence for the status of *Sus scrofa* at Neolithic Cayonu Tepesi. *Paléorient*, 27, 47–73.
- Felius M, Beerling ML, Buchanan D, Theunissen B, Koolmees P, Lenstra J (2014) On the history of cattle genetic resources. *Diversity*, 6, 705–750.
- Frantz L, Meijaard E, Gongora J, Haile J, Groenen MAM, Larson G (2016) The evolution of Suidae. *Annual Review of Animal Biosciences*, 4, 61–85.
- Frantz LAF, Bradley DG, Larson G, Orlando L (2020) Animal

- domestication in the era of ancient genomics. *Nature Reviews Genetics*, 21, 449–460.
- Frantz LAF, Haile J, Lin AT, Scheu A, Geörg C, Benecke N, Alexander M, Linderholm A, Mullin VE, Daly KG, Battista VM, Price M, Gron KJ, Alexandri P, Arbogast RM, Arbuckle B, Bălăşescu A, Barnett R, Bartosiewicz L, Baryshnikov G, Bonsall C, Borić dušan, Boroneanţ A, Bulatović J, Çakırlar C, Carretero JM, Chapman J, Church M, Crooijmans R, de Cupere B, Detry C, Dimitrijevic V, Dumitraşcu V, du Plessis L, Edwards CJ, Ereş CM, Erim-Özdoğan A, Ervynck A, Fulgione D, Gligor M, Götherström A, Gourichon L, Groenen MAM, Helmer D, Hongo H, Horwitz LK, Irving-Pease EK, Lebrasseur O, Lesur J, Malone C, Manaseryan N, Marciniak A, Martlew H, Mashkour M, Matthews R, Matuzeviciute GM, Maziar S, Meijaard E, McGovern T, Megens HJ, Miller R, Mohaseb AF, Orschiedt J, Orton D, Papathanasiou A, Pearson MP, Pinhasi R, Radmanović D, Ricaut FX, Richards M, Sabin R, Sarti L, Schier W, Sheikhi S, Stephan E, Stewart JR, Stoddart S, Tagliacozzo A, Tasić N, Trantalidou K, Tresset A, Valdiosera C, van den Hurk Y, van Poucke S, Vigne JD, Yanevich A, Zeeb-Lanz A, Triantafyllidis A, Gilbert MTP, Schibler J, Rowley-Conwy P, Zeder M, Peters J, Cucchi T, Bradley DG, Dobney K, Burger J, Evin A, Girdland-Flink L, Larson G (2019) Ancient pigs reveal a near-complete genomic turnover following their introduction to Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 17231–17238.
- Frantz LAF, Schraiber JG, Madsen O, Megens HJ, Cagan A, Bosse M, Paudel Y, Crooijmans RPMA, Larson G, Groenen MAM (2015) Evidence of long-term gene flow and selection during domestication from analyses of Eurasian wild and domestic pig genomes. *Nature Genetics*, 47, 1141–1148.
- Fu QM, Meyer M, Gao X, Stenzel U, Burbano HA, Kelso J, Pääbo S (2013) DNA analysis of an early modern human from Tianyuan Cave, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 2223–2227.
- 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 matriarchic ancestor of all domestic breeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 91, 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, 6792–6795.
- Gansauge MT, Meyer M (2013) Single-stranded DNA library preparation for the sequencing of ancient or damaged DNA. *Nature Protocols*, 8, 737–748.
- Goodwin S, McPherson JD, McCombie WR (2016) Coming of age: Ten years of next-generation sequencing technologies. *Nature Reviews Genetics*, 17, 333–351.
- Groenen MAM, Archibald AL, Uenishi H, Tuggle CK, Takeuchi Y, Rothschild MF, Rogel-Gaillard C, Park C, Milan D, Megens HJ, Li S, Larkin DM, Kim H, Frantz LAF, Caccamo M, Ahn H, Aken BL, Anselmo A, Anthon C, Auvil L, Badaoui B, Beattie CW, Bendixen C, Berman D, Blecha F, Blomberg J, Bolund L, Bosse M, Botti S, Bujie Z, Bystrom M, Capitanu B, Carvalho-Silva D, Chardon P, Chen C, Cheng R, Choi SH, Chow W, Clark RC, Clee C, Crooijmans RPMA, Dawson HD, Dehais P, de Sapio F, Dibbits B, Drou N, Du ZQ, Eversole K, Fadista J, Fairley S, Faraut T, Faulkner GJ, Fowler KE, Fredholm M, Fritz E, Gilbert JGR, Giuffra E, Gorodkin J, Griffin DK, Harrow JL, Hayward A, Howe K, Hu ZL, Humphray SJ, Hunt T, Hornshøj H, Jeon JT, Jern P, Jones M, Jurka J, Kanamori H, Kapetanovic R, Kim J, Kim JH, Kim KW, Kim TH, Larson G, Lee K, Lee KT, Leggett R, Lewin HA, Li Y, Liu W, Loveland JE, Lu Y, Lunney JK, Ma J, Madsen O, Mann K, Matthews L, McLaren S, Morozumi T, Murtaugh MP, Narayan J, Truong Nguyen D, Ni P, Oh SJ, Onteru S, Panitz F, Park EW, Park HS, Pascal G, Paudel Y, Perez-Enciso M, Ramirez-Gonzalez R, Reecy JM, Rodriguez-Zas S, Rohrer GA, Rund L, Sang Y, Schachtschneider K, Schraiber JG, Schwartz J, Scobie L, Scott C, Searle S, Servin B, Southey BR, Sperber G, Stadler P, Sweedler JV, Tafer H, Thomsen B, Wali R, Wang J, Wang J, White S, Xu X, Yerle M, Zhang G, Zhang J, Zhang J, Zhao S, Rogers J, Churcher C, Schook LB (2012) Analyses of pig genomes provide insight into porcine demography and evolution. *Nature*, 491, 393–398.
- Groeneveld LF, Lenstra JA, Eding H, Toro MA, Scherf B, Pilling D, Negrini R, Finlay EK, Jianlin H, Groeneveld E, Weigend S, Consortium G (2010) Genetic diversity in farm animals—A review. *Animal Genetics*, 41, 6–31.
- Guatelli-Steinberg D, Ferrell RJ, Spence J (2012) Linear enamel hypoplasia as an indicator of physiological stress in great apes: Reviewing the evidence in light of enamel growth variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 148, 191–204.
- Guatelli-Steinberg D, Larsen CS, Hutchinson DL (2004) Prevalence and the duration of linear enamel hypoplasia: A comparative study of Neandertals and Inuit foragers. *Journal of Human Evolution*, 47, 65–84.
- Guiry EJ, Grimes V (2013) Domestic dog (*Canis familiaris*) diets among coastal Late Archaic groups of northeastern North America: A case study for the canine surrogacy approach. *Journal of Anthropological Archaeology*, 32, 732–745.
- Guo Y, Lillie M, Zan Y, Beranger J, Martin A, Honaker CF, Siegel PB, Carlborg Ö (2019) A genomic inference of the white Plymouth rock genealogy. *Poultry Science*, 98, 5272–5280.
- Haak W, Lazaridis I, Patterson N, Rohland N, Mallick S, Llamas B, Brandt G, Nordenfelt S, Harney E, Stewardson K, Fu Q, Mittnik A, Bánffy E, Economou C, Francken M,

- Friederich S, Pena RG, Hallgren F, Khartanovich V, Khokhlov A, Kunst M, Kuznetsov P, Meller H, Mochalov O, Moiseyev V, Nicklisch N, Pichler SL, Risch R, Rojo Guerra MA, Roth C, Szécsényi-Nagy A, Wahl J, Meyer M, Krause J, Brown D, Anthony D, Cooper A, Alt KW, Reich D (2015) Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature*, 522, 207–211.
- Hänni C, Laudet V, Sakka M, Bègue A, Stéhelin D (1990) Amplification of mitochondrial DNA fragments from ancient human teeth and bones. *Clinical Rheumatology*, 310, 365–370.
- Hecker HM (1982) Domestication revisited: Its implications for faunal analysis. *Journal of Field Archaeology*, 9, 217–236.
- Ho SYW, Duchêne S (2014) Molecular-clock methods for estimating evolutionary rates and timescales. *Molecular Ecology*, 23, 5947–5965.
- Jing Y, Flad RK (2002) Pig domestication in ancient China. *Antiquity*, 76, 724–732.
- Jones RK, Piper PJ, Wood R, Nguyen AT, Oxenham MF (2019) The Neolithic transition in Vietnam: Assessing evidence for early pig management and domesticated dog. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 28, 102042.
- Kang L, Zheng HX, Zhang M, Yan S, Li L, Liu L, Liu K, Hu K, Chen F, Ma L, Qin Z, Wang Y, Wang X, Jin L (2016) mtDNA analysis reveals enriched pathogenic mutations in Tibetan highlanders. *Scientific Reports*, 6, 31083.
- Katzenberg MA (2008) Stable isotope analysis: A tool for studying past diet, demography, and life history. In: *Biological Anthropology of the Human Skeleton* (eds Katzenberg MA, Saunders SR), pp. 411–441. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
- Laland KN, Odling-Smee J, Myles S (2010) How culture shaped the human genome: Bringing genetics and the human sciences together. *Nature Reviews Genetics*, 11, 137–148.
- Larson G, Burger J (2013) A population genetics view of animal domestication. *Trends in Genetics*, 29, 197–205.
- Larson G, Cucchi T, Fujita M, Matisoo-Smith E, Robins J, Anderson A, Rolett B, Spriggs M, Dolman G, Kim TH, Thuy NTD, Randi E, Doherty M, Due RA, Bollt R, Djubiantono T, Griffin B, Intoh M, Keane E, Kirch P, Li KT, Morwood M, Pedriña LM, Piper PJ, Rabett RJ, Shooter P, van den Bergh G, West E, Wickler S, Yuan J, Cooper A, Dobney K (2007) Phylogeny and ancient DNA of *Sus* provides insights into Neolithic expansion in Island Southeast Asia and Oceania. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 4834–4839.
- Larson G, Dobney K, Albarella U, Fang MY, 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, 1618–1621.
- Larson G, Fuller DQ (2014) The evolution of animal domestication. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 115–136.
- Larson G, Liu RR, Zhao XB, Yuan J, Fuller D, Barton L, Dobney K, Fan QP, Gu ZL, Liu XH, Luo YB, Lv P, Andersson L, Li N (2010) Patterns of East Asian pig domestication, migration, and turnover revealed by modern and ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 7686–7691.
- Larson G, Piperno DR, Allaby RG, Purugganan MD, Andersson L, Arroyo-Kalin M, Barton L, Vigueira CC, Denham T, Dobney K, Doust AN, Gepts P, Gilbert MTP, Gremillion KJ, Lucas L, Lukens L, Marshall FB, Olsen KM, Pires JC, Richerson PJ, de Casas RR, Sanjur OI, Thomas MG, Fuller DQ (2014) Current perspectives and the future of domestication studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 6139–6146.
- Lawler A (2012) In search of the wild chicken. *Science*, 338, 1020–1024.
- Li JZ, Absher DM, Tang H, Southwick AM, Casto AM, Ramachandran S, Cann HM, Barsh GS, Feldman M, Cavalli-Sforza LL, Myers RM (2008) Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. *Science*, 319, 1100–1104.
- Li LP, Chen NB, Lei CZ (2020) Advance in research on whole-genome genetic diversity and origins in cattle. *Animal Husbandry & Veterinary Medicine*, 52, 134–138. (in Chinese with English abstract) [李联萍, 陈宁博, 雷初朝 (2020) 家牛全基因组遗传多样性与起源研究进展. *畜牧与兽医*, 52, 134–138.]
- Liu L, Bosse M, Megens HJ, Frantz LAF, Lee YL, Irving-Pease EK, Narayan G, Groenen MAM, Madsen O (2019) Genomic analysis on pygmy hog reveals extensive interbreeding during wild boar expansion. *Nature Communications*, 10, 1992.
- Liu YP, Wu GS, Yao YG, Miao YW, Luikart G, Baig M, Beja-Pereira A, Ding ZL, Palanichamy MG, Zhang YP (2006) Multiple maternal origins of chickens: Out of the Asian jungles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38, 12–19.
- Loftus RT, MacHugh DE, Bradley DG, Sharp PM, Cunningham P (1994) Evidence for two independent domestications of cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 91, 2757–2761.
- Losey RJ (2021) Domestication is not an ancient moment of selection for prosociality: Insights from dogs and modern humans. *Journal of Social Archaeology*, doi: 10.1177/14696053211055475.
- Luo YB (2012) *The Domestication, Raising and Ritual Use of Pigs in Ancient China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [罗运兵 (2012) 中国古代猪类驯化、饲养与仪式性使用. 科学出版社, 北京.]
- Luo YB (2015) Early development of domestic pig breeding in China. *China Cultural Heritage*, (4), 40–45. (in Chinese) [罗运兵 (2015) 中国家猪饲养的早期发展. *中国文化遗产*,

- (4), 40–45.]
- Luo YB, Li XS (2012) Research on the origin of Chinese domestic pig. *Ancient and Modern Agriculture*, (3), 10–17. (in Chinese with English abstract) [罗运兵, 李想生 (2012) 中国家猪起源机制蠡测. *古今农业*, (3), 10–17.]
- Luo YB, Zhang JZ (2008) Restudy of the pigs' bones from the Jiahu site in Wuyang County, Henan. *Archaeology*, (1), 90–96. (in Chinese with English abstract) [罗运兵, 张居中 (2008) 河南舞阳县贾湖遗址出土猪骨的再研究. *考古*, (1), 90–96.]
- Lv FH, Peng WF, Yang J, Zhao YX, Li WR, Liu MJ, Ma YH, Zhao QJ, Yang GL, Wang F, Li JQ, Liu YG, Shen ZQ, Zhao SG, Hehua EE, Gorkhali NA, Farhad Vahidi SM, Muladno M, Naqvi AN, Tabell J, Iso-Touru T, Bruford MW, Kantanen J, Han JL, Li MH (2015) Mitogenomic meta-analysis identifies two phases of migration in the history of eastern Eurasian sheep. *Molecular Biology and Evolution*, 32, 2515–2533.
- MacHugh DE, Larson G, Orlando L (2017) Taming the past: Ancient DNA and the study of animal domestication. *Annual Review of Animal Biosciences*, 5, 329–351.
- Maricic T, Whitten M, Pääbo S (2010) Multiplexed DNA sequence capture of mitochondrial genomes using PCR products. *PLoS ONE*, 5, e14004.
- Mason IL (1984) *Evolution of Domesticated Animals*. Longman Group, London.
- Miao YW, Peng MS, Wu GS, Ouyang YN, Yang ZY, Yu N, Liang JP, Pianchou G, Beja-Pereira A, Mitra B, Palanichamy MG, Baig M, Chaudhuri TK, Shen YY, Kong QP, Murphy RW, Yao YG, Zhang YP (2013) Chicken domestication: An updated perspective based on mitochondrial genomes. *Heredity*, 110, 277–282.
- Mourier T, Ho SYW, Gilbert MTP, Willerslev E, Orlando L (2012) Statistical guidelines for detecting past population shifts using ancient DNA. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 2241–2251.
- Nei M, Li WH (1979) Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 76, 5269–5273.
- Orellana-González E, Sparacello VS, Bocaage E, Varalli A, Moggi-Cecchi J, Dori I (2020) Insights on patterns of developmental disturbances from the analysis of linear enamel hypoplasia in a Neolithic sample from Liguria (northwestern Italy). *International Journal of Paleopathology*, 28, 123–136.
- Orlando L (2020a) Ancient genomes reveal unexpected horse domestication and management dynamics. *BioEssays*, 42, e1900164.
- Orlando L (2020b) The evolutionary and historical foundation of the modern horse: Lessons from ancient genomics. *Annual Review of Genetics*, 54, 563–581.
- Orlando L, Cooper A (2014) Using ancient DNA to understand evolutionary and ecological processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 573–598.
- Orlando L, Ginolhac A, Zhang G, Froese D, Albrechtsen A, Stiller M, Schubert M, Cappellini E, Petersen B, Moltke I, Johnson PLF, Fumagalli M, Vilstrup JT, Raghavan M, Korneliussen T, Malaspinas AS, Vogt J, Szklarczyk D, Kelstrup CD, Vinther J, Dolocan A, Stenderup J, Velazquez AMV, Cahill J, Rasmussen M, Wang X, Min J, Zazula GD, Seguin-Orlando A, Mortensen C, Magnussen K, Thompson JF, Weinstock J, Gregersen K, Røed KH, Eisenmann V, Rubin CJ, Miller DC, Antczak DF, Bertelsen MF, Brunak S, Al-Rasheid KAS, Ryder O, Andersson L, Mundy J, Krogh A, Gilbert MTP, Kjær K, Sicheritz-Ponten T, Jensen LJ, Olsen JV, Hofreiter M, Nielsen R, Shapiro B, Wang J, Willerslev E (2013) Recalibrating *Equus* evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse. *Nature*, 499, 74–78.
- Ormond L, Foll M, Ewing GB, Pfeifer SP, Jensen JD (2016) Inferring the age of a fixed beneficial allele. *Molecular Ecology*, 25, 157–169.
- Pääbo S, Higuchi RG, Wilson AC (1989) Ancient DNA and the polymerase chain reaction. The emerging field of molecular archaeology. *Journal of Biological Chemistry*, 264, 9709–9712.
- Park SDE, Magee DA, McGettigan PA, Teasdale MD, Edwards CJ, Lohan AJ, Murphy A, Braud M, Donoghue MT, Liu Y, Chamberlain AT, Rue-Albrecht K, Schroeder S, Spillane C, Tai SS, Bradley DG, Sonstegard TS, Loftus BJ, MacHugh DE (2015) Genome sequencing of the extinct Eurasian wild aurochs, *Bos primigenius*, illuminates the phylogeography and evolution of cattle. *Genome Biology*, 16, 234.
- Patterson N, Moorjani P, Luo Y, Mallick S, Rohland N, Zhan YP, Genschoreck T, Webster T, Reich D (2012) Ancient admixture in human history. *Genetics*, 192, 1065–1093.
- Peters J, Lebrasseur O, Best J, Miller H, Fothergill T, Dobney K, Thomas RM, Maltby M, Sykes N, Hanotte O, O'Connor T, Collins MJ, Larson G (2015) Questioning new answers regarding Holocene chicken domestication in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, E2415.
- Pinhasi R, Fernandes D, Sirak K, Novak M, Connell S, Alpaslan-Roodenberg S, Gerritsen F, Moiseyev V, Gromov A, Raczky P, Anders A, Pietrusewsky M, Rollefson G, Jovanovic M, Trinhhoang H, Bar-Oz G, Oxenham M, Matsumura H, Hofreiter M (2015) Optimal ancient DNA yields from the inner ear part of the human petrous bone. *PLoS ONE*, 10, e0129102.
- Pitt D, Sevane N, Nicolazzi EL, MacHugh DE, Park SDE, Colli L, Martinez R, Bruford MW, Orozco-Terwengel P (2019) Domestication of cattle: Two or three events? *Evolutionary Applications*, 12, 123–136.
- Pitulko VV, Kasparov AK (2017) Archaeological dogs from the Early Holocene Zhokhov site in the Eastern Siberian

- Arctic. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 13, 491–515.
- Porter V (1993) *Pigs: A Handbook to the Breeds of the World*. Comstock Publishing Associates. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945–959.
- Reich D, Thangaraj K, Patterson N, Price AL, Singh L (2009) Reconstructing Indian population history. *Nature*, 461, 489–494.
- Rowley-Conwy P, Albarella U, Dobney K (2012) Distinguishing wild boar from domestic pigs in prehistory: A review of approaches and recent results. *Journal of World Prehistory*, 25, 1–44.
- Sabatini S, Bergerbrant S, Brandt LØ, Margaryan A, Allentoft ME (2019) Approaching sheep herds origins and the emergence of the wool economy in continental Europe during the Bronze Age. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 11, 4909–4925.
- Sánchez-Quinto F, Lalueza-Fox C (2015) Almost 20 years of Neanderthal palaeogenetics: Adaptation, admixture, diversity, demography and extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 20130374.
- Soraggi S, Wiuf C, Albrechtsen A (2018) Powerful inference with the D-statistic on low-coverage whole-genome data. *G3 Genes|Genomes|Genetics*, 8, 551–566.
- Sunnåker M, Busetto AG, Numminen E, Corander J, Foll M, Dessimoz C (2013) Approximate Bayesian computation. *PLoS Computational Biology*, 9, e1002803.
- Tajima F (1989) Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123, 585–595.
- Tao KT (2021) Study on Genetic Diversity of Asian Domestic Horse—Examples from Chinese and Mongolian Populations. PhD dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. (in Chinese with English abstract) [陶克涛 (2021) 亚洲家马遗传多样性的研究——以中国和蒙古国种群为例. 博士学位论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.]
- Teletchea F (2019) A brief overview. In: *Animal Domestication* (ed. Teletchea F). IntechOpen, London.
- Terrell JE, Hart JP, Barut S, Cellinese N, Curet A, Denham T, Kusimba CM, Latinis K, Oka R, Palka J, Pohl MED, Pope KO, Williams PR, Haines H, Staller JE (2003) Domesticated landscapes: The subsistence ecology of plant and animal domestication. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 10, 323–368.
- Tong X, Hou L, He W, Mei C, Huang B, Zhang C, Hu C, Wang C (2020) Whole genome sequence analysis reveals genetic structure and X-chromosome haplotype structure in indigenous Chinese pigs. *Scientific Reports*, 10, 9433.
- Varela MA, Amos W (2010) Heterogeneous distribution of SNPs in the human genome: Microsatellites as predictors of nucleotide diversity and divergence. *Genomics*, 95, 151–159.
- Wang C, Wang HY, Zhang Y, Tang ZL, Li K, Liu B (2015) Genome-wide analysis reveals artificial selection on coat colour and reproductive traits in Chinese domestic pigs. *Molecular Ecology Resources*, 15, 414–424.
- Wang GD, Xie HB, Peng MS, Irwin D, Zhang YP (2014) Domestication genomics: Evidence from animals. *Annual Review of Animal Biosciences*, 2, 65–84.
- Wang GD, Zhai W, Yang HC, Wang L, Zhong L, Liu YH, Fan RX, Yin TT, Zhu CL, Poyarkov AD, Irwin DM, Hytönen MK, Lohi H, Wu CI, Savolainen P, Zhang YP (2016) Out of southern East Asia: The natural history of domestic dogs across the world. *Cell Research*, 26, 21–33.
- Wang H, Sofer T, Zhang X, Elston RC, Redline S, Zhu X (2020a) Local ancestry inference in large pedigrees. *Scientific Reports*, 10, 189.
- Wang MS, Thakur M, Peng MS, Jiang Y, Frantz LAF, Li M, Zhang JJ, Wang S, Peters J, Otecko NO, Suwannapoom C, Guo X, Zheng ZQ, Esmailizadeh A, Hirimuthugoda NY, Ashari H, Suladari S, Zein MSA, Kusza S, Sohrabi S, Kharrati-Koopae H, Shen QK, Zeng L, Yang MM, Wu YJ, Yang XY, Lu XM, Jia XZ, Nie QH, Lamont SJ, Lasagna E, Ceccobelli S, Gunwardana HGTM, Senasige TM, Feng SH, Si JF, Zhang H, Jin JQ, Li ML, Liu YH, Chen HM, Ma C, Dai SS, Bhuiyan AKFH, Khan MS, Silva GLLP, Le TT, Mwai OA, Ibrahim MNM, Supple M, Shapiro B, Hanotte O, Zhang GJ, Larson G, Han JL, Wu DD, Zhang YP (2020b) 863 genomes reveal the origin and domestication of chicken. *Cell Research*, 30, 693–701.
- Wang MS, Zhang JJ, Guo X, Li M, Meyer R, Ashari H, Zheng ZQ, Wang S, Peng MS, Jiang Y, Thakur M, Suwannapoom C, Esmailizadeh A, Hirimuthugoda NY, Zein MSA, Kusza S, Kharrati-Koopae H, Zeng L, Wang YM, Yin TT, Yang MM, Li ML, Lu XM, Lasagna E, Ceccobelli S, Gunwardana HGTM, Senasig TM, Feng SH, Zhang H, Bhuiyan AKFH, Khan MS, Silva GLLP, Thuy LT, Mwai OA, Ibrahim MNM, Zhang GJ, Qu KX, Hanotte O, Shapiro B, Bosse M, Wu DD, Han JL, Zhang YP (2021) Large-scale genomic analysis reveals the genetic cost of chicken domestication. *BMC Biology*, 19, 118.
- Wen ZL, Zhao YQ (2021) Progress on animal domestication under population genetics. *Hereditas* (Beijing), 43, 226–239. (in Chinese with English abstract) [文子龙, 赵毅强 (2021) 群体遗传学下动物驯化研究进展. *遗传*, 43, 226–239.]
- West B, Zhou BX (1988) Did chickens go North? New evidence for domestication. *Journal of Archaeological Science*, 15, 515–533.
- White S (2011) From globalized pig breeds to capitalist pigs: A study in animal cultures and evolutionary history. *Environmental History*, 16, 94–120.
- Willerslev E, Hansen AJ, Binladen J, Brand TB, Gilbert MTP, Shapiro B, Bunce M, Wiuf C, Gilichinsky DA, Cooper A

- (2003) Diverse plant and animal genetic records from Holocene and Pleistocene sediments. *Science*, 300, 791–795.
- Wing E (2011) Animal domestication in the Andes. In: *Advances in Andean Archaeology* (ed. David LB), pp. 167–188. De Gruyter Mouton, Berlin.
- Wu GS, Yao YG, Qu KX, Ding ZL, Li H, Palanichamy MG, Duan ZY, Li N, Chen YS, Zhang YP (2007) Population phylogenomic analysis of mitochondrial DNA in wild boars and domestic pigs revealed multiple domestication events in East Asia. *Genome Biology*, 8, R245.
- Wu J, Liu YX, Zhao YQ (2021) Systematic review on local ancestor inference from a mathematical and algorithmic perspective. *Frontiers in Genetics*, 12, 639877.
- Xiang H, Gao JQ, Yu BQ, Zhou H, Cai DW, Zhang YW, Chen XY, Wang X, Hofreiter M, Zhao XB (2014) Early Holocene chicken domestication in Northern China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 17564–17569.
- Yuan J (2015) *Zooarchaeology of China*. Cultural Relics Publishing House, Beijing. (in Chinese with English abstract) [袁靖 (2015) 中国动物考古学. 文物出版社, 北京.]
- Yuan J, Dong NN (2018) The reexamination on the origination of the domestication of animals in China. *Archaeology*, (9), 113–120, 2. (in Chinese with English abstract) [袁靖, 董宁宁 (2018) 中国家养动物起源的再思考. 考古, (9), 113–120, 2.]
- Yuan J, Lu P, Li ZP, Deng H, Jiangtian M (2015) Restudy of the origin of domestic chicken in ancient China. *Cultural Relics in Southern China*, (3), 53–57. (in Chinese with English abstract) [袁靖, 吕鹏, 李志鹏, 邓惠, 江田真毅 (2015) 中国古代家鸡起源的再研究. 南方文物, (3), 53–57.]
- Yurtman E, Özer O, Yüncü E, Dağtaş ND, Koptekin D, Çakan YG, Özkan M, Akbaba A, Kaptan D, Atağ G, Vural KB, Gündem CY, Martin L, Kılınç GM, Ghalichi A, Açıkan SC, Yaka R, Sağlıcan E, Lagerholm VK, Krzewińska M, Günther T, Morell Miranda P, Pişkin E, Şevketoğlu M, Bilgin CC, Atakuman Ç, Erdal YS, Sürer E, Altınışık NE, Lenstra JA, Yorulmaz S, Abazari MF, Hoseinzadeh J, Baird D, Bıçakçı E, Çevik Ö, Gerritsen F, Özbal R, Götherström A, Somel M, Togan İ, Özer F (2021) Archaeogenetic analysis of Neolithic sheep from Anatolia suggests a complex demographic history since domestication. *Communications Biology*, 4, 1279.
- Zeder MA (2008) Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin: Origins, diffusion, and impact. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11597–11604.
- Zeder MA (2012) The domestication of animals. *Journal of Anthropological Research*, 68, 161–190.
- Zeder MA (2015) Core questions in domestication research. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 3191–3198.
- Zeder MA, Smith BD (2009) A conversation on agricultural origins. *Current Anthropology*, 50, 681–690.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL (2004) *Geometric Morphometrics for Biologists*. Academic Press, San Diego.
- Zeuner FE (1964) A history of domesticated animals. *Journal of Animal Ecology*, 33, 215.
- Zhang Z, Jia Y, Chen Y, Wang L, Lv X, Yang F, He Y, Ning Z, Qu L (2018) Genomic variation in Pekin duck populations developed in three different countries as revealed by whole-genome data. *Animal Genetics*, 49, 132–136.
- Zhao YX, Yang J, Lv FH, Hu XJ, Xie XL, Zhang M, Li WR, Liu MJ, Wang YT, Li JQ, Liu YG, Ren YL, Wang F, Hehua EE, Kantanen J, Arjen Lenstra J, Han JL, Li MH (2017) Genomic reconstruction of the history of native sheep reveals the peopling patterns of nomads and the expansion of early pastoralism in East Asia. *Molecular Biology and Evolution*, 34, 2380–2395.
- Zheng ZQ (2019) Population structure and genetic introgression from wild relatives in worldwide goat populations. PhD dissertation. Northwest A&F University, Yangling. (in Chinese with English abstract) [郑竹清 (2019) 世界山羊群体遗传结构及其野生近缘种基因渗入研究. 博士学位论文, 西北农林科技大学, 杨凌.]
- Zhu WB, Chen YF (2018) Meat consumption and outlook in the world and China. *Agricultural Outlook*, 14, 98–109. (in Chinese with English abstract) [朱文博, 陈永福 (2018) 世界和中国肉类消费及展望. 农业展望, 14, 98–109.]

(责任编辑: 王文 责任编辑: 周玉荣)