

Раздел 1
СОСТОЯНИЕ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОГО
БИОРАЗНООБРАЗИЯ
В СЕКТОРЕ ЖИВОТНОВОДСТВА





Введение

В широких кругах общественности все большее значение приобретает проблема сохранения мирового разнообразия объектов живой природы – растений, животных и микроорганизмов, а также экосистем, частью которых они являются. Под термином «сельскохозяйственное биоразнообразие» понимают разнообразие культурных растений и домашних животных, используемых человечеством для производства пищевых продуктов и других товаров и услуг. В более широком смысле термин включает в себя и существующие агроэкосистемы, во многом определяющие это производство. Способность агроэкосистем поддерживать и увеличивать собственную производительность, адаптироваться к изменяющимся внешним условиям является жизненно важной составляющей обеспечения продовольственной безопасности.

В процессе длительной истории одомашнивания и эволюции было создано более 40 видов домашнего скота, определяющих сегодня состояние сельского хозяйства и производства животноводческой продукции.

Широкое генетическое разнообразие существующих пород¹ животных является результатом давления отбора, обусловленного экологическими факторами, контролируемого разведения и различными системами земледелия. Это разнообразие, созданное на протяжении тысячелетий, является ценнейшим достоянием владельцев домашних животных. Широкий диапазон генетического разнообразия домашних животных является определенным ресурсом человечества при решении задач, связанных с возможными изменениями условий среды, угрозами болезней, новыми знаниями и потребностями людей, меняющимися социально-экономическими отношениями.

В разделе 1 настоящего отчета сначала описаны представления о происхождении существующего разнообразия генетических ресурсов сельскохозяйственных животных – процесс одомашнивания и история их развития. Затем следует описание существующего состояния разнообразия генетических ресурсов в глобальном масштабе, а также существующих угроз разнообразию вследствие генетической эрозии. Содержится описание систем обмена генетическими ресурсами животных на международном уровне. Определены роль и важность имеющихся генетических ресурсов в различных регионах мира, а также их прямое и косвенное влияние на уровень жизни и производство продукции. Рассматриваются вопросы, связанные с генетической резистентностью животных к заболеваниям как источнику сохранения их здоровья.

Возможные угрозы, способствующие уменьшению генетического разнообразия животных, обсуждаются в конце раздела 1.

¹ Порода – основная структурная единица разнообразия животных (см. раздел 4, часть А: 1 для дискуссии определения «порода»).

Происхождение и формирование разнообразия домашних животных

1 Введение

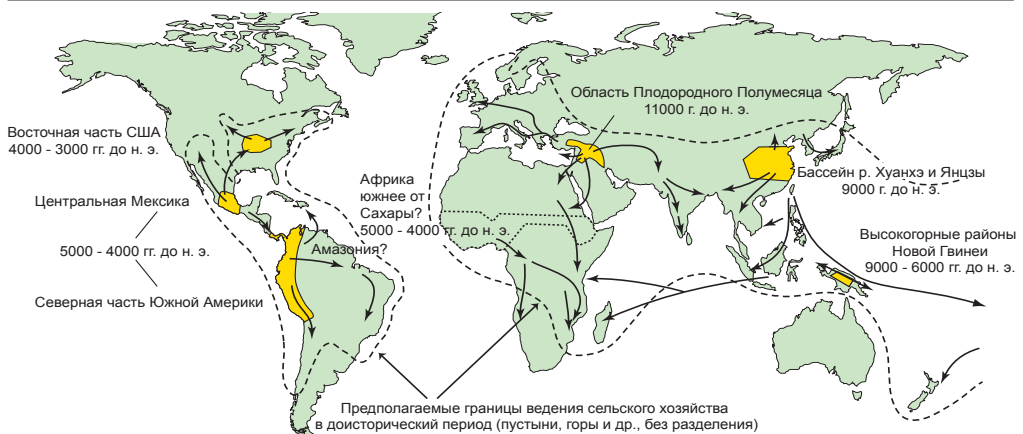
Происхождение генетических ресурсов животных (ГРЖ) имеет приблизительно 12 000 - 14 000 летнюю историю. Во время сельскохозяйственной революции раннего неолита началось одомашнивание наиболее важных видов сельскохозяйственных растений и животных. Появившаяся возможность управления производством продовольствия привела к большим демографическим, технологическим, политическим и военным изменениям в человеческом обществе. Одомашнивание животных и растений, как полагают, является одними из самых важных событий в истории человечества и одной из предпосылок развития человеческих цивилизаций (Diamond, 2002). С

началом одомашнивания животных, сельскохозяйственное производство быстро распространилось практически по всем зонам проживания человека (Diamond, Bellwood, 2003; Рис. 2). Затем, последующие тысячи лет естественного и искусственного отбора, генетический дрейф, родственное разведение и скрещивание оказывали влияние на разнообразие генетических ресурсов животных (ГРЖ), что дало возможность содержать домашний скот в разных условиях среды и системах производства.

Разнообразие ГРЖ является жизненно важным для всех производственных систем. Оно является материалом для совершенствования пород и для

РИС. 2

Археологическая карта мест зарождения земледельческих культур в период среднего и позднего неолита /Приблизительное датирование осуществлено радиоуглеродным методом.



Карта составлена Clive Hilliker и предоставлена Peter Bellwood.

РАЗДЕЛ 1

адаптации к изменяющимся условиям. Согласно результатам последних молекулярных исследований, уровень разнообразия в современных местных (локальных) популяциях и породах домашнего скота значительно превышает уровень в их промышленных аналогах. Объяснение происхождения и распространения разнообразия домашнего скота является основой его современного использования и длительного сохранения (Hanotte и др., 2006).

2 Процесс одомашнивания сельскохозяйственных животных

Одомашнено очень мало видов животных. Одомашнивание являлось сложным и постепенным процессом, который изменил поведение и морфологические характеристики предков животных (вставка 1). Условия и механизмы процесса одомашнивания животных остаются неясными, и, возможно, различались в зависимости от географической зоны и вида животных.

Основы одомашнивания животных, вероятно, связаны с повсеместным стремлением охотников-собирателей (несмотря на разобщенность первобытных людей) приручить или управлять дикими животными (Diamond, 2002). Однако в конце плейстоцена процесс одомашнивания фактически реализовался. В это время изменение климата, который становился менее предсказуемым, более теплым, а в ряде зон - сезонным, привело к росту локальных популяций человека. Это привело к освоению сельскохозяйствен-

ных культур и оказало воздействие на распространение и плотность обитания диких видов животных, на которых велась охота. В этих условиях, главным фактором domestikации животных, возможно, было желание обеспечить себя «излюбленной» пищей, использовать ряд одомашненных видов животных для выращивания сельскохозяйственных культур растений (например, для обработки земли с помощью крупного рогатого скота или буйволов), а также в качестве вьючных и верховых животных (например, ламы, дромадеры, бактрианы, лошади, ослы, крупный рогатый скот), что было реализовано позднее.

Из 148 травоядных видов животных, у которых живая масса превышала 45 кг, только 15 были одомашнены. Тринадцать из этих видов происходят из Европы и Азии, и два - из Южной Америки. Более того, лишь шесть из них получили широкое распространение на всех континентах (крупный рогатый скот, овцы, козы, свиньи, лошади и ослы). Остальные девять видов (дромадеры, бактрианы, ламы, альпаки, северные олени, индийские буйволы, яки, балийский скот и гауры), распространены локально (цит.из Diamond, 1999). Доля одомашненных птиц еще меньше. Из приблизительно 10 000 видов лишь десять (куры, домашние утки, мускусные утки, домашние гуси, цесарки, страусы, голуби, перепела и индейки) в настоящее время являются одомашненными. В этот список не включены виды, одомашненные для декоративных целей или развлечений.

За исключением дикого кабана (*Sus scrofa*) предки и дикие родственные формы основных видов домашних животных вымерли или находятся под угрозой вымирания в результате изменения

Вставка 1 Доместикационный процесс

В настоящем издании под одомашненными животными понимают те виды, которые разводятся в неволе и отличаются от своих диких предков полезными для людей качествами. При этом, человек контролирует их воспроизводство, обеспечивает содержание (помещение, защиту от хищников) и кормовую базу (Diamond, 2002; Mignon-Grasteau, 2005). Процесс одомашнивания включает следующие этапы: первичная ассоциация со свободным спариванием; содержание

в неволе; размножение в неволе; избирательное размножение; селекция, направленная на улучшение породы (по Zeuner, 1963). Археологи и генетики используют различные методы изучения истории одомашнивания животных, включая изучение морфологических изменений зубов, черепа и скелета; построение демографических, возрастных и половых закономерностей, которые позволяют идентифицировать процессы domestikации (Zeder и др., 2006).

Таблица 4

Происхождение и одомашнивание домашних видов животных

Домашние виды	Дикий предок	МтДНК	Число событий одомашнивания*	Время одомашнивания	Место одомашнивания
		клад			
Крупный рогатый скот	Туры (3 подвида) (вымерший)				
<i>Bos taurus taurus</i>	<i>B. primigenius primigenius</i>	4	1	~ 8000	Ближний и Средний Восток (Западная Азия)
	<i>B. p. opisthonomus</i>	2	1	~ 9500	Северо-Восточная Африка
<i>Bos taurus indicus</i>	<i>B. p. nomadicus</i>	2	1	~ 7000	Северный индийский субконтинент
Як	Дикий як				
<i>Poephagus grunniens</i>	<i>P. mutus</i>	3	1	~ 4500	Цинхай-Тибетское нагорье
Коза	Безоаровый козел				
<i>Capra ferus</i>	<i>Capra aegagrus</i> (3 подвида)	5	2	~ 10000	Ближний и Средний Восток, северный Индостан
Овцы	Азиатский муфлон				
<i>Ovis aries</i>	<i>Ovis orientalis</i>	4	2	~ 8500	Ближний и Средний Восток/Турция (Центральная Анатолия)
Водяной буйвол	Азиатский дикий буйвол				
Речной <i>B. bubalus bubalus</i>		Н	1	~ 5000	Исламская республика Иран/Ирак, Индостан
Болотный <i>B. bubalus carabensis</i>		Н	1	~ 4000	Юго-Восточная Азия, Китай
Свинья	Дикий кабан				
<i>Sus scrofa domestica</i>	<i>Sus scrofa</i> (16 подвидов)	6	6	~ 9000	Европа, Ближний и Средний Восток, Китай
					Индостан, Юго-Восточная Азия
Лошадь	Вымерший				
<i>Equus caballus</i>		17	множествен.	~ 6500	Степи Евразии
Осел	Африканский дикий осел				
<i>Equus asinus</i>	<i>Equus africanus</i>			~ 6000	Северо-Восточная Африка
	Нубийский дикий осел <i>E. a. africanus</i>	1	1		
	Сомалийский дикий осел <i>E. a. Somali</i>	1	1		
Лама					
<i>Lama glama</i>	2 подвида	Н	1	~ 6500	Анды
	<i>L. guanicoe guanicoe</i>				
	<i>L. guanicoe cacsiliensis</i>				
Альпака					
<i>Vicugna pacos</i>	2 подвида	Н	1	~ 6500	Анды

РАЗДЕЛ 1

Таблица 4 (продолжение)

Происхождение и одомашнивание домашних видов животных

Домашние виды	Дикий предок	МтДНК	Число событий	Время	Место одомашнивания
		клад	одомашнивания*	одомашнивания	
	<i>V. vicugna vicugna</i>				
	<i>V. vicugna mensalis</i>				
Бактриан (двугорбый верблюд)	Вымерший**				
<i>Camelus bactrianus</i>	<i>C. b. ferus</i>	Н	1	~ 4500	Центральная Азия (восточная часть исламской республики Иран)
Дромедар (одногогорбый верблюд)	Вымерший				
<i>Camelus dromedarius</i>		Н	1	~ 5000	Южная часть Аравийского полуострова
Домашние куры	Красная джунглевая курица				
<i>Gallus domesticus</i>	<i>Gallus gallus</i> (4 подвиды)	5	2	~ 5000	Индийский субконтинент
	<i>G. g. spadiceus</i> , <i>G. g. jabouillei</i>			~ 5000	Китай–Юго-Восточная Азия
	<i>G. g. murghi</i> , <i>G. g. gallus</i>)			~ 7500	

Источник: по Bruford и др. (2003) с добавлениями; Hanotte, Jianlin (2005).

*Минимальное число событий одомашнивания. ** Недавнее генетическое исследование свидетельствует, что исчезнувшая дикая популяция не является предковой материнской популяцией современного домашнего бактриана (Jianlin и др., 1999). Н = не установлено.

их естественной среды обитания, или массового скрещивания с одомашненным аналогом (например, красная джунглевая курица). Для таких видов одомашненные животные являются единственным источником практически исчезнувшего генетического разнообразия диких предков (таблица 4). В этом заключается их главное отличие от культурных видов растений, дикие предки которых зачастую еще находятся в центрах происхождения и представляют собой важные источники изменчивости, обладающие адаптивными свойствами для программ разведения в будущем.

Малочисленность успешно одомашненных видов животных в значительной степени объясняется сочетанием необходимых для одомашнивания признаков, которое редко встречается у одного вида. Все основные виды современного домашнего скота были одомашнены несколько тысяч лет назад. Вряд ли в ближайшее время будут одомашнены другие крупные виды млекопитающих, о чем свидетельствуют неудачные попытки (в целом или частично), предпринятые в XX столетии по одо-

машиванию новых видов животных (например, сернобык, зебры, африканские буйволы и различные виды оленей). Однако, в ближайшей перспективе можно ожидать определенные сдвиги в работе с находящимися в неволе малыми и «нетрадиционными» видами животных (называемыми иногда «микродомашним скотом») для потребности человека, которые, возможно, станут важными, по крайней мере, на определенной территории или в регионе (BoStId, 1991; Hanotte, Mensah, 2002).

Для успешного одомашнивания животных необходимо, чтобы они обладали рядом характеристик. Характеристики поведения: отсутствие агрессии по отношению к людям; наличие стадного инстинкта и такая иерархия инстинктов, при которой доминирующим является инстинкт «следования за лидером», что позволяет человеку занять позицию лидера; способность не впадать в панику в критических ситуациях. Физиологические характеристики: способность размножаться в неволе, принимать пищу, которую легко добывать человеку (поэтому одомашнено больше травоядных животных, чем

плотоядных); обеспечивать достаточно высокие темпы прироста живой массы; иметь относительно небольшой интервал между родами и, желательнее, обладать многоплодием (Diamond, 2002).

В настоящее время предки большинства видов домашнего скота установлены (Таблица 4). Известно также, что многие из существующих пород и популяций домашних животных имеют предков из нескольких диких популяций, а в ряде случаев домашние животные представляют собой результат интрогрессии между видами, обычно не скрещивающимися в естественных условиях. Полагают, что такие виды скрещивания и гибридизации были осуществлены сразу после началь-

ной стадии одомашнивания. Видимо это связано с процессами миграции человека, торговлей и его потребностями в получении новых фенотипов домашнего скота. В качестве подтверждения приводятся факты результативного скрещивания между представителями подвида *Bos taurus taurus* и зебу, наличие генетического сходства крупного рогатого скота с яками и балийским скотом, гибридизация азиатской свиньи с европейскими породами, наличие помесей от скрещивания дромедеров и бактрианов, а также, как выявили последние генетические исследования, генетической связи между двумя видами южноамериканских верблюдовых – ламой и альпакой (Kadwell и др., 2001).

Вставка 2

Молекулярная характеристика как инструмент для определения происхождения и оценки разнообразия домашнего скота

Крупные успехи молекулярной генетики определили новые инструментальные средства (так называемые молекулярные маркеры) для оценки происхождения видов домашних животных и географического распространения их разнообразия.

Первыми молекулярными маркерами, использованными в исследованиях домашних животных, стал белковый полиморфизм. В многочисленных исследованиях, особенно в 1970-ых годах, охарактеризовано разнообразие по группам крови и аллозимным системам. Однако, уровень белкового полиморфизма зачастую невысок, что снижает эффективность его использования в изучении биоразнообразия.

В настоящее время для исследования генетического разнообразия в качестве молекулярных маркеров предпочитают использовать полиморфизм последовательностей ДНК. Важно, что полиморфные ДНК маркеры, имеющие различные типы наследования, можно изучать практически у всех основных видов домашнего скота. Главным образом, используют последовательности митохондриальной ДНК (мтДНК) – D-петля и ген цитохрома В (материнское наследование), однонуклеотидные полиморфизмы (SNPs) и микросателлиты в Y хромосоме (отцовское наследование), а также аутосомные микросателлиты (наследование от обоих родителей). Огромное число аутосомных микросателлитов выявлено

у основных видов домашнего скота. Списки аутосомных микросателлитных маркеров, рекомендованных FAO/МОГЖ, (Международное общество генетики животных), для исследований генетического разнообразия приведены на сайте <http://www.fao.org/dadis>.

Различные генетические маркеры предоставляют разные возможности исследования генетического разнообразия. Аутосомные микросателлитные локусы обычно используются для оценки разнообразия популяции, установления популяционных различий, расчета генетических расстояний, оценки генетического родства и оценки генетического смешивания популяции. Последовательности мтДНК в качестве маркеров предпочтительны в исследованиях процессов доместикизации, поскольку сегрегация мтДНК в популяции домашнего скота будет происходить только в результате одомашнивания диких женских особей или в результате включения в популяцию домашних животных женских особей. Наиболее часто мтДНК-последовательности используются для идентификации предполагаемых диких предков, числа материнских линий и их географического происхождения. Изучение полиморфизма Y хромосомы является простым и быстрым способом обнаружения и оценки разнообразия, которое обусловлено мужскими особями.

Воспроизведено и цит. из FAO (2005).

РАЗДЕЛ 1

3 Предки и географическое происхождение современного домашнего скота

Одним из основных направлений исследований, затрагивающих сферы деятельности археологической и генетической наук, является определение очагов одомашнивания современных домашних животных (Zeder и др., 2006). При этом, совместные исследования открывают новые факты, связанные с географией происхождения и разнообразием домашнего скота. В настоящее время известно, что практически все основные виды домашних животных явились продуктом нескольких событий одомашнивания в различных географических зонах (таблица 4 и рисунок 3), а также что последующая за начальными событиями одомашнивания генетическая интрогрессия между дикими родственными формами и их домашними аналогами встречалась часто.

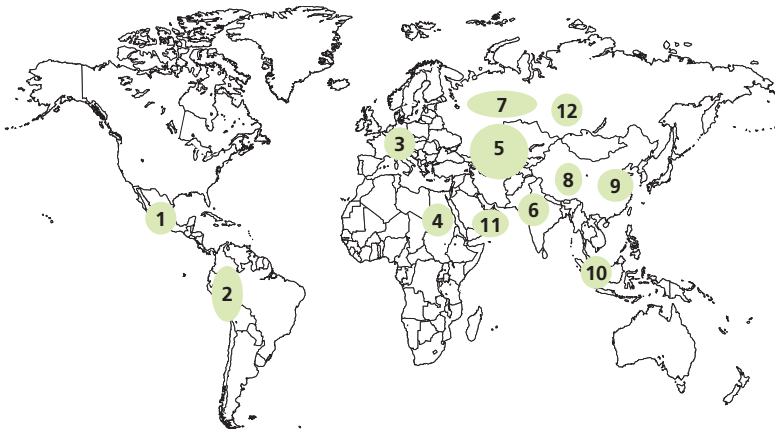
Следует отметить, что представляющиеся независимыми события одомашнивания, в ряде случаев не являются исторически совершенно независимыми. По-видимому, в некоторых случаях

могло происходить перемещение нескольких одомашненных особей из одной области в другую и последующее поглощение их генетического материала местной дикой фауной (Zeder и др., 2006). И наоборот, древние следы одомашнивания в данной зоне могут быть скрыты вследствие более позднего завоза домашнего скота в эту зону из других центров одомашнивания животных. Остеометрическая информация, полученная в археологических исследованиях, и изучение ДНК ископаемого домашнего скота могут послужить полезными инструментами для разрешения такого рода вопросов.

Приручение домашнего скота, как это принято сейчас считать, произошло в 12 центрах мира (рис. 3). Характерно, что не все центры одомашнивания животных тесно связаны с родиной наших культурных видов растений (см. рис. 2). В то время, как в некоторых случаях (например, в зоне Плодородного полумесяца), центры одомашнивания как растений, так и животных объединены, в других (к примеру, на африканском континенте) – окультуривание растений и одомашнивание животных, скорее всего, происходили независимо друг от друга. Хотя для некоторых

РИС. 3

Основные центры одомашнивания домашнего скота, определенные на основе археологической и молекулярно-генетической информации



(1) индейка (2) морская свинка, лама, альпака, (3) свинья, кролик (4) крупный рогатый скот, осел, (5) крупный рогатый скот, свинья, коза, овца, двугорбый верблюд, (6) крупный рогатый скот, коза, куры, речной буйвол, (7) лошадь, (8) як, (9) свинья, болотный водный буйвол, куры, (10) куры, свинья, балийский рогатый скот, (11) дромадер, (12) северный олень.

видов животных еще нельзя с уверенностью указать центры их одомашнивания, для других – такие географические зоны можно указать с определенной достоверностью. К ним относятся: горная цепь Анд Южной Америки (ламы, альпака, морские свинки); Центральная Америка (индейки, мускусные утки); северо-восточная Африка (крупный рогатый скот, ослы); юго-западная Азия, включая Плодородный полумесяц (крупный рогатый скот, овцы, козы, свиньи); долина реки Инд (крупный рогатый скот, козы, куры, речные буйволы); Юго-Восточная Азия (куры, балийский скот); восточный Китай (свиньи, куры, болотные буйволы); гималайское плато (яки); Северная Азия (северный олень). Вполне вероятно, что зарождение дромадера произошло в южной части Аравийского полуострова, бактриана – в области, занимаемой ныне Исламской республикой Иран, а лошади – в европейских степях.

Одомашнивание животных происходило не только в разных зонах, но и в разное время. Однако до сих пор идут дискуссии о времени одомашнивания разных видов животных. Основной проблемой при этом является то, что одомашниваемые животные не могли по морфологическим характеристикам отличаться от своих диких предков, а, следовательно, результаты исследований, основанных на использовании морфологических маркеров, могут дать заниженную оценку древности одомашнивания (Dobney, Larson, 2006). Кроме того, современные молекулярные методы оценки времени, хотя и не зависят от морфологических изменений, еще несовершенны и имеют большие ошибки при определении временных шкал. Вместе с тем, существуют новые методы, включая метод демографического профиля, и методы калибровки молекулярных часов, которые могут быть использованы для идентификации более точного времени одомашнивания животных (Zeder и др., 2006).

Новые результаты археологических и генетических исследований постоянно улучшают наши знания о происхождении видов домашнего скота. Известно, что первым видом одомашненных животных была собака. Это, вероятно, произошло около 14 000 лет назад; уже в то время собаки использовались для охоты и охраны. Однако, до сих пор не ясно, в каком месте происходило начальное одомашнивание. Поскольку среди современных собак обнаруживается много

материнских линий, значит интрогрессия с их диким предком – волком (*Canis lupus*) – обитавшем в Старом Свете осуществлялась много раз. Домашние собаки в Новом Свете, скорее всего, имеют европейское происхождение, о чем свидетельствуют результаты анализа митохондриальных линий (Wayne и др., 2006).

Козы были одомашнены уже 10 000 лет назад в Загросе, район Плодородного полумесяца (Zeder, Hesse, 2000). Безоаровый козел (*Capra aegagrus*) был, вероятно, одним из предков домашней козы, однако, возможно и другие виды, как например, *C. falconeri*, внесли свой вклад в формирование современного генофонда. В настоящее время у домашних коз идентифицированы пять различных материнских митохондриальных последовательностей (Luikart и др., 2001; Sultana и др., 2003; Joshi и др., 2004). Из них одна преобладает численно и присутствует во всех популяциях, вторая, - скорее всего, имеет современное происхождение. Все они, вероятно, отражают изначальный процесс приручения коз в Плодородном полумесяце, где по археологическим данным определяют две или три зоны одомашнивания (Загрос, Таврские горы, долина Иордана). Другие митохондриальные линии коз географически более ограничены и, возможно, соответствуют дополнительным центрам одомашнивания или интрогрессии, включая долину Инда (Fernández и др., 2006).

Овцы также, вероятно, были одомашнены в зоне Плодородного полумесяца, приблизительно 8-9 тыс. лет назад. Археологическая экспертиза определяет два независимых очага одомашнивания овец в Турции: верхняя долина Евфрата в восточной Турции, и центральная Анатолия (Peters и др., 1999). Три вида диких овец (уриал, *Ovis vignei*; аргали, *O. ammon*; и евразийский муфлон, *O. musimon/orientalis*), идентифицированы как предки современных домашних овец (Ryder, 1984) или, по крайней мере, происходила их интрогрессия с некоторыми локальными породами. Однако, недавние генетические исследования не подтвердили эти данные относительно уриала и аргали (Hiendleder и др., 1998), что послужило основанием считать азиатского муфлона (*O. orientalis*), широко распространенного в географической зоне от Турции до, по крайней, Исламской республики Иран, единственным прародителем домашней овцы. От одичавших овец, как сейчас полагают, ведет свое

РАЗДЕЛ 1

происхождение Европейский муфлон (*O. musimon*). У домашних овец зарегистрированы четыре основных линии митохондриальной ДНК (Hiendleder и др., 1998; Pedrosa и др., 2005; Tarjo и др., 2006), из которых одна или две могут быть связаны с событиями одомашнивания, а остальные – с последующей интрогрессией с дикими видами. До сегодняшнего дня не существует никаких четких доказательств связи этих митохондриальных линий с фенотипическим разнообразием овец (в частности, с типами жирнохвостых, тощехвостых и курдючных овец).

Предком домашней свиньи считается дикий кабан (*Sus scrofa*). Полученные обширные зоогеографические данные свидетельствуют, что свиньи были одомашнены приблизительно 9 тыс. лет назад на Ближнем Востоке. Материал, обнаруженный в Восточной Анатолии, свидетельствует об одомашнивании свиньи и дальнейших постепенных изменениях, произошедших в морфологии и демографическом профиле животных за тысячи лет. Существуют также археологические и генетические доказательства существования другого независимого центра одомашнивания свиньи в Восточной Азии (Guiffra и др., 2000). Как минимум, еще 16 различных подвидов дикого кабана описаны в Евразии и Северной Африке, поэтому не удивительно, что проведенный недавний обзор разнообразия митохондриальных ДНК среди евразийских свиней и дикого кабана свидетельствует о сложной картине одомашнивания свиньи в, по крайней мере, пяти-шести центрах в рамках географического ареала дикого вида (Larson и др., 2005).

Одомашнивание крупного рогатого скота особенно хорошо изучено. Существует доказательство одомашнивания трех различных подвидов туров (*Bos primigenius*) в трех зонах. *B. primigenius primigenius*, одомашненный в зоне Плодородного полумесяца около 8 000 лет назад, и *B. p. opisthonomus*, возможно одомашненный еще 9 000 лет назад в северо-восточной части африканского континента (Wendorf, Schild, 1994), являются предками безгорбого скота *B. taurus* Ближнего Востока и Африки, соответственно. Горбатый скот зебу (*Bos indicus*), как полагают, был одомашнен позднее, приблизительно 7 000 - 8 000 лет назад, в долине реки Инд на территории современного Пакистана (Loftus и др., 1994; Bradley и др., 1996; Bradley, Magee, 2006). Недавно выдвинули предполо-

жение о существовании четвертого центра одомашнивания в Восточной Азии (Mannep и др., 2004), однако считается не ясным, произошло ли одомашнивание независимо или представляет интрогрессию местного тура со скотом Ближневосточного происхождения.

Предком домашнего индийского буйвола (*Bubalus bubalus*), несомненно, является дикий буйвол Азии. На основании исследований фенотипов, кариотипов и митохондриальной ДНК выделены два его основных типа (Tanaka и др., 1996): речной буйвол в Индостане, на Ближнем и Среднем Востоке и в Восточной Европе; и болотный буйвол в Китае и странах Юго-Восточной Азии. Оба типа скрещиваются в северо-восточной части Индостана. Они были, вероятно, одомашнены независимо. Предполагаемые центры одомашнивания речного буйвола находятся в долине Инда и/или в долинах Евфрата и Тигра, и процесс начался около 5 000 лет назад, а болотного буйвола - в Китае, где одомашнивание происходило примерно 4 000 лет назад вместе с началом культивирования здесь риса.

Существуют разные мнения о происхождении и одомашнивании лошади (*Equus caballus*). Как факт, можно считать, что ее дикий предок вымер. В качестве предполагаемых диких предков лошади рассматриваются два вида: тарпан (*E. ferus*) и лошадь Пржевальского (*E. przewalskii*). Лошадь Пржевальского, хотя и является близким родственником дикого предка, однако, скорее всего не является прямым прародителем домашних лошадей (Olsen и др., 2006; Vilà и др., 2006). В исследованиях трудно оценить, дикой или домашней лошади принадлежат археологические останки. Имеются доказательства, что лошадь была одомашнена приблизительно в 3700-3100 г. до н.э. (Медный век) на севере Казахстана (Ботайская культура) (Olsen, 2006). Однако результаты последних молекулярных исследований показывают, что вероятнее всего лошадь происходит из нескольких популяций различных географических областей. При этом, еще не установлено, произошел ли единственный случай одомашнивания и последующая интрогрессия, или имели место многократные независимые случаи одомашнивания (Vilà и др., 2001; Jansen и др., 2002).

Одомашнивание осла *Equus asinus*, напротив, выглядит более ясным. Митохондриальные исследования ДНК подтвердили африканское происхождение

домашнего осла и исключили азиатского дикого осла как возможного его прародителя (Beja-Pereira и др., 2004). Две митохондриальные линии предполагают два события одомашнивания осла. Одна линия тесно связана с нубийским диким ослом (*E. asinus africanus*), который до сих пор существует в природе, обитая в северо-восточной части Судана вблизи Красного моря. Другая линия указывает на некоторую родственную связь современных животных с сомалийским диким ослом (*E. asinus somaliensis*), что свидетельствует также об их африканском происхождении, хотя возможность одомашнивания в соседних областях (Аравийский полуостров или Плодородный полумесяц) пока что не исключена. Археологические доказательства, полученные в Египте, подтверждают африканский центр одомашнивания осла, и предполагают, что одомашнивание происходило около 6 000 - 6 500 лет назад (Clutton-Brock, 1999).

Домашний як (*Poephagus grunniens*) является эндемиком Центральной Азии и хорошо приспособлен к холодным и высокогорным условиям обитания. Пастбищное содержание яков широко распространено в Центральном азиатском высокогорье, и начало его использования было решающим событием, обеспечившим возможность круглогодичного проживания человека в высотных зонах Гималайского плоскогорья. Возможно, это послужило толчком к формированию тибетско-бирманского населения в этой области. Сегодня дикие яки (*P. mutus*) все еще обитают на Цинхай-Тибетском нагорье, но они, скорее всего, подверглись сильной интрогрессии с одичавшим домашним яком. Идентифицированы три митохондриальные последовательности ДНК. Однако сходное географическое распространение митохондриальной ДНК свидетельствует о единственном случае одомашнивания в восточной части Цинхай-Тибетском нагорья (Qi, 2004; Guo и др., 2006). Полученные молекулярные данные также указывают, что распространению домашних яков способствовали два различных миграционных маршрута из их центра одомашнивания: як достиг «памирского узла» по западному пути через Гималаи и горы Кунь-Лунь; и достиг территорий Монголии и современной Российской Федерации через Монгольскую Южную Гоби и алтайскую Гоби (Qi и др., в печати).

Как и в случае с яком, одомашнивание северного оленя (*Rangifer tarandus*) дало возможность кочевым

общинам осваивать новые среды обитания, не подходящие для содержания других видов домашних животных. Об одомашнивании северного оленя известно очень мало. Дикий северный олень, вероятно, был последним крупным одомашненным представителем класса млекопитающих. Археологическими исследованиями установлено, что самым ранним центром одомашнивания северного оленя являлись Алтайские горы Сибири, и процесс одомашнивания начался около 2 500 лет назад. Это свидетельствует о том, что уже в то время северные олени использовались как транспортное средство (Skjenneberg, 1984). Пока нет достоверных данных о том, как процесс одомашнивания этого вида достиг Европы. Полагают, что он мог независимо протекать в Скандинавии или был заимствован народами Саамы (Saami) у других северных евразийских кочевых племен. Ориентировочно считают, что саамы начали заниматься оленеводством приблизительно в XVII веке. В Северной Америке дикий северный олень известен как карибу, полагают, что он никогда не был одомашнен на этом континенте (Clutton-Brock, 1999).

Предполагают, что одомашнивание верблюда бактриана (*Camelus bactrianus*) произошло в области современной Исламской республики Иран/Туркмении, или, возможно, в южном Казахстане, северо-западной Монголии или Северном Китае (Bulliet, 1975; Peters, von den Driesch, 1997). Самый древний центр одомашнивания верблюдов бактрианов определен в месте Сахри-Сокта (Sahr-i Sokta) в центральной части Исламской республики Иран, где были обнаружены верблюжьи кости, экскременты, и сотканые волокна, датированные приблизительно 2600 годом до н.э. (Compagnoni, Tosi, 1978).

Результаты последних генетических исследований показывают, что популяции диких верблюдов (*C. ferus*) пустыни Гоби, успешно скрещивающиеся с домашними видами, вероятно, не являются прямыми материнскими предками домашних или одичавших верблюдов (Jianlin, и др., 1999). Дикий предок одногорбого верблюда дромадера (*C. dromedarius*) считается в настоящее время вымершим. Предполагается, что одомашнивание верблюдов началось около 5 000 лет назад в юго-восточной части Аравийского полуострова.

Происхождение южноамериканских верблюдовых в настоящее время установлено. Гуанако (*Lama*

РАЗДЕЛ 1

guanicoe) и викунья (*Vicugna vicugna*), являются предковыми видами домашней ламы (*Lama glama*) и альпаки (*Vicugna pacos*), соответственно (Kadwell и др., 2001). Археолого-зоологические исследования указывают центральные перуанские Анды как центр доместикации альпаки (6 000 - 7 000 лет назад). Предполагают, что лама могла быть одомашнена в тот же самый период в Андах, в районе озера Титикака. При этом выявлены широкомасштабные интрогрессии между этими двумя домашними видами (Wheeler и др., 2006). Этот продолжающийся процесс гибридизации, начался, вероятно, в эпоху испанской колонизации, которая разрушила традиционные структуры разведения этих видов.

Предком балийского рогатого скота является бантенг (*Bos javanicus*), три подвида которого признаны исчезающими. Характерно, что нет никаких свидетельств существования дикого предка этого вида животных на острове Бали. Балийский скот мог быть одомашнен на острове Ява и/или на Индокитайском полуострове. Обнаружена интрогрессия *B. taurus* и *B. indicus* в балийский скот, а генетический материал балийского скота обнаружен в некоторых юго-восточных азиатских породах крупного рогатого скота, что свидетельствует о его более широком распространении в прошлом (Feliuss, 1995).

Предок митхуна (*mithun*) (*B. frontalis*) – гаур (*B. gaurus*). Как и в случае с балийским рогатым скотом, центр его одомашнивания неизвестен. Археологические раскопки в северо-восточном Таиланде (Non Nok Tha) свидетельствуют, что оба вида были одомашнены уже 7 000 лет назад (Higham (1975), цитируется по Feliuss, 1995).

Домашние куры (*Gallus domesticus*) происходят от дикой красной джунглевой курицы (*Gallus gallus*), пяти возможных ее подвидах. Проведенные ранее молекулярные исследования выявили единственный центр происхождения - в Юго-Восточной Азии (Таиланд) (Fumihito и др., 1994; 1996). Однако последующие исследования идентифицировали, как минимум 6 генетических материнских линий (Liu и др., 2006), что предлагает несколько центров их одомашнивания. Археологические данные указывают на центры одомашнивания кур в районе долины Инда (5 000 лет назад) и в восточном Китае (возможно, 7 500 - 8 000 лет назад) (West, Zhou, 1988).

4 Распространение одомашненных животных

Если доместикационный процесс был основным начальным событием в развитии сегодняшнего разнообразия домашнего скота, последующее распространение и перемещение одомашненных видов животных по всем пяти континентам имело в дальнейшем приоритетную значимость. Этот процесс играл главенствующую роль в создании того разнообразия домашних животных, которое наблюдается сейчас. Основными факторами, способствующими начальным этапам этого процесса, являлись развитие сельского хозяйства, торговля и военные завоевания.

До сих пор дискуссионными представляются вопросы, связанные с механизмом развития сельского хозяйства. Возможно, процесс был различен в разных регионах (Diamond, Bellwood, 2003), однако несомненно, что он явился следствием миграции человеческих популяций и обмена культурными ценностями, например, при заимствовании технологий ведения с.-х. производства многими кочевыми общинами. Важный пример распространения сельского хозяйства – время неолита, когда произошло перемещение крупного рогатого скота, овец и коз в Европу, что могло послужить толчком к одомашниванию дикого кабана. Завоз одомашненных животных в Европу происходил двумя разными путями: дунайским и средиземноморским (Bogucki, 1996; Cymbron и др., 2005).

Экспансия, известная в истории как Бантусская (Bantu), которая происходила около 2000 лет до н.э, явилась основным событием развития животноводства Африки и, вероятно, послужила причиной развития пастбищного животноводства (КРС, овцы, козы) у народов Койсан (Khoisan) в Южной Африке около 2000 лет назад (Hanotte и др., 2002) (Вставка 3). Происхождение аборигенных свиней и кур африканского континента остается в значительной степени неопределенным.

Европейская колонизация Америки привела к распространению крупного рогатого скота, овец, коз, свиней, лошадей и кур в Новом Свете. Существует генетическое доказательство существования африканских предков у некоторых пород крупного рогатого скота (Liron и др., 2006), что может быть наследием работорговли на этих двух континентах.

Вставка 3

История африканского пастбищного животноводства

До недавнего времени история африканского пастбищного животноводства являлась предметом горячих споров. Однако анализ генетических маркеров аборигенных популяций крупного рогатого скота этого континента выявил главные события в истории развития пастбищного животноводства в Африке (рис. 4). Зарождение крупного рогатого скота на континенте датируется 8 000 годом до н.э. Однако точно указать центр одомашнивания пока не удастся, хотя археологические данные указывают на северо-восточную часть континента (Wendorf, Schild, 1994). Первый африканский рогатый скот был безгорбым *Bos taurus*. Первоначально животные обитали на севере и в южной части до границы влажных тропических лесов. Единственные сохранившиеся потомки местного африканского скота устойчивы к трипаномозу. Это - западноафриканские породы (например, N'Dama и Baoulé), Kuri, и порода Шеко (Sheko) из Эфиопии. Все эти популяции в настоящее время интенсивно используются в скрещивании с зебу (*Bos indicus*), и их уникальная генетическая структура заменяется несбалансированной смесью.

Рогатый скот зебу попал в Африку намного позже. Самое раннее свидетельство присутствия горбатого скота запечатлено на египетских надгробных картинках времени Двенадцатой Династии во втором тысячелетии до н.э. Возможно, что эти животные в небольших количествах были завезены в Египет как военное завоевание и, поэтому не связаны с более поздним наличием скота зебу в Африке. Однако этот факт дает возможность считать, что зебу существова-

ли в восточной части континента еще 2 000 лет назад и появились в результате ранних контактов с арабами или в результате морской торговли. Возможно также, что это и привело к первой интрогрессии генов зебу в популяцию африканского рогатого скота. Основная волна завоза зебу могла начаться из арабских колоний на восточном побережье Африки около седьмого столетия нашей эры. Затем распространение зебу, вероятно, происходило вследствие перемещения населений скотоводов и усилилось из-за возникновения случаев эпидемии чумы крупного рогатого скота в конце девятнадцатого столетия.

Южная Африка была последней частью континента, в которой начали разводить пастбищный скот. Современные генетические данные исключают перемещение рогатого скота из западной части континента. Возможно, пастбищное содержание животных распространялось на юг от района Великих озер, который 2 000 лет назад населяла народность банту. В результате контактов скотоводов с народами Сан (San), которые, в основном, промышляли охотой и собирательством, последние начали приобретать у них скот. Сегодня считается доказанным влияние ближневосточных центров одомашнивания на генетическое разнообразие животных Африки, которое обнаружено на северо-востоке, северо-западе и юге Африки. Последнее – считается результатом заселения европейскими фермерами этой части континента.

Цит. по Hanotte и др. (2002).

В Азии распространение домашнего скота на японском архипелаге, вероятно, явилось следствием деятельности фермеров-корейцев, приблизительно 400 лет до н.э. Однако не исключена возможность влияний, привнесенных из других географических регионов. В Тихоокеанском регионе свиньи и куры распространялись по всей западной Полинезии (900-700 гг. до н.э.), а позднее - до Rapa Nui (о. Пасхи) вследствие полинезийской экспансии (900 г. н. э.).

Наряду с миграцией человека, в распространении домашнего скота важную роль играла сухопутная торговля. Домашний скот уже в то время стал това-

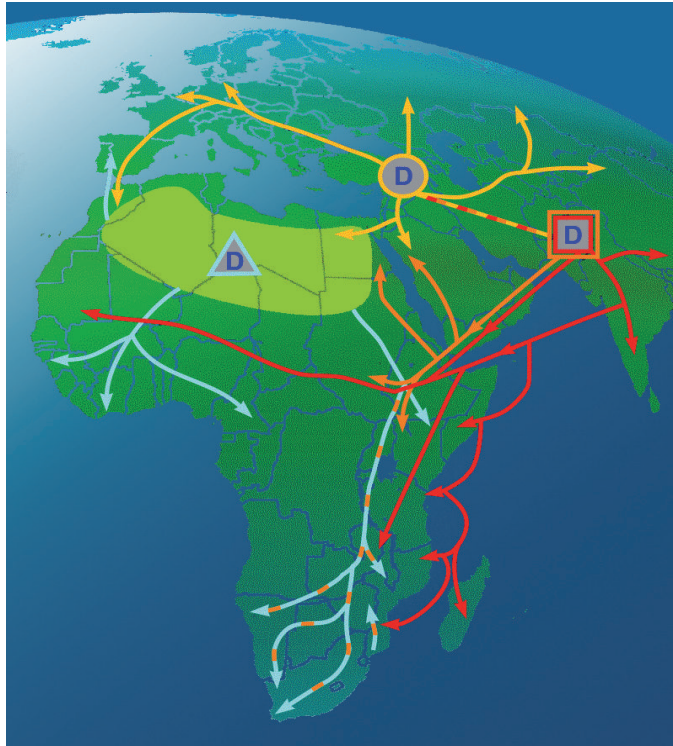
ром, и это способствовало расширению сухопутной торговли между человеческими цивилизациями. В Старом Свете в качестве вьючных животных использовали ослон, лошадей, дромадеров и бактрианов, а в Южной Америке – лам. Считается, что одомашнивание лошади способствовало ее использованию в военных целях среди кочевых народов евразийской степи и последующему ее распространению в Старом Свете. Двугорбые верблюды также использовались в военных целях (хотя и ограниченно, Clutton-Brock, 1999), а дромадер сыграл важную роль в распространении арабской цивилизации.

РАЗДЕЛ 1

РИС. 4

Происхождение и миграционные пути домашнего скота в Африке

- D** Центр одомашнивания
- *Bos taurus*
(длинноногие/коротконогие)
6 000-2 500 гг. до н. э.
- *Bos taurus*
(африканские)
5 000 г. до н. э.-500 г. н. э.
- *Bos indicus*
(зебу - 1-ая волна)
>2 000 г. до н. э.
- *Bos indicus*
(зебу - 2-ая волна)
>700 г. н. э.



Источник: Группа графики, ILRI (2006).

Есть веские доказательства важности использования древних морских торговых путей при распространении домашнего скота. Недавние молекулярные генетические исследования, например, показали, что животные зебу попали в Африку морским путем через Индийский океан, а не сухопутным путем через Суэцкий перешеек или Синайский полуостров (Hapotte и др., 2002; Freeman и др., 2006). Данные как археологических, так и генетических исследований подтверждают, что распространение пастбищного животноводства в Средиземноморье осуществлялось и через морские пути (Zilhão, 2001; Beja-Pereira и др., 2006).

Предполагается, что после расселения и перемещения популяций животных из центров проис-

хождения их разнообразие должно было сократиться. Однако, смешивание популяций, происходящих из различных центров доместикизации, наоборот, привело к увеличению разнообразия, о чем свидетельствуют генетические исследования. Кроме того, детальный молекулярный анализ показал, что наряду с обычными случаями скрещивания животных разных популяций, наблюдались случаи интрогрессии домашних и диких популяций сразу после начала процесса одомашнивания. Такие интрогрессии привели к образованию локальных популяций домашних животных с уникальным генофондом, особенно в местах, отличных от географических центров происхождения. В качестве примера рассматри-

вают интрогрессию местного и европейского тура (Götherström и др., 2005; Beja-Pereira и др., 2006), а также местного тура и азиатского рогатого скота (Mannен и др., 2004).

Понимание географической и исторической картины распространения домашнего скота имеет большое значение для идентификации географических областей с высоким уровнем разнообразия, которые потенциально могут считаться приоритетными для сохранения этого разнообразия. Для этого потребуются точное картирование генетического разнообразия. До настоящего времени таких исследований проводилось очень мало. Однако, недавние обширные исследования видов рогатого скота Европы, Африки и Западной Азии показали, что наивысшая степень их разнообразия наблюдается в регионах, лежащих на пересечении путей из различных центров одомашнивания (Freeman и др., 2006). Широкомасштабные работы по оценке разнообразия коз в Европе, на Ближнем и Среднем Востоке позволяют сделать вывод о связи генетического разнообразия коз с их географической средой обитания и происхождением (Саїбн и др., 2006).

Увеличение масштабов перемещения генетического материала животных в настоящее время обусловлено высоким развитием животноводческих технологий, совершенствованием системы маркетинга и увеличивающимся спросом на продукцию животноводства. Этот процесс, в который вовлечено ограниченное число пород животных и имеющий ярко выраженное направление от развитых к развивающимся странам, представляет главную угрозу для сохранения и использования местных ГРЖ (см. часть В).

5 **Доместикационные изменения у домашнего скота**

Основными факторами, оказавшими влияние на формирование разнообразия популяций домашнего скота являлись мутации, отбор и адаптация. Процесс одомашнивания привел ко многим изменениям, некоторые из которых, возможно, все еще продолжаются. При этом важнейшее значение имели морфологические изменения. Домашние животные, как правило, имеют меньшие размеры, чем их дикие аналоги (известное исключение, современные куры). Более мелкие животные раньше достигают половой зрелости и ими проще управлять при стадном содержании (Hall, 2004). Мелкий западноафриканский рогатый скот, овцы и карликовые козы представляют яркие примеры сокращения размера тела, вследствие генетических изменений, связанных с адаптацией к влажному тропическому климату и защитой от паразитов. В некоторых случаях, искусственный отбор сознательно привел к существенным различиям размера животных одного вида. В качестве яркой иллюстрации можно привести лошадей породы шетландский пони и шайр (Clutton-Brock, 1999).

Домашние животные могут существенно отличаться от диких предков и по экстерьеру, что связано с направлением продуктивности (например, европейские мясные породы) или под действием окружающей среды (например, козы породы Sahelian). Отбор по мышечной массе часто приводил к большему развитию мускулатуры задних частей тела относительно плечевых (Hall, 2004). Наглядным примером действия отбора по мышечной массе является двойная мышца у ряда европейских мясных пород, а также у некоторых пород овец и свиней. Этот признак у крупного рогатого скота обусловлен мутацией единственного гена – гена миостатина (Grobet и др., 1998), а у овец – гена каллипиг (Cockett и др., 2005).

Другой яркий пример, связанный с одомашниванием – способность животных накапливать жир. Это свойство, в частности, характерно для домашней птицы и стало следствием отсутствия необходимости защиты от хищников. Примерами способности накапливать жир для млекопитающих являются горб у зебу и хвост у жирнохвостых и курдючных овец. Такие изменения могут иметь весьма древнее происхождение:

РАЗДЕЛ 1

жирнохвостые овцы известны в Западной Азии еще 3000 лет до н.э., а горбатый рогатый скот изображен на рисунках древних цивилизаций Мохенджо-Даро (Mohenjo-Daro) и Хараппа (Harappa) из долины реки Инд в 2 500-1 500 г.г. до н.э. (Clutton-Brock, 1999).

Наблюдается и высокая изменчивость шерстного покрова животных большинства видов. Так, породы овец в альпийском регионе имеют густой шерстный покров, в то время как животные породы африканский сахель (African Sahel) имеют редкую шерсть. Возможно, что эти изменения произошли под действием мутаций и последующего искусственного отбора еще в 6 000 году до н.э., о чем свидетельствует статуэтка шерстной овцы, найденная в Исламской республике Иран (Clutton-Brock, 1999).

Масть и окраска оперения также подвергаются естественному отбору за счет действия факторов окружающей среды: животные со светлой окраской более приспособлены к жарким условиям среды, с темным окрасом - к более прохладному климату (Hall, 2004). Вместе с тем, на окрас шерсти оказывает влияние и искусственный отбор. Селекционеры домашнего скота в развивающемся мире часто стремятся к однородности окраски шерсти, хотя в тропических странах предпочитают сохранить разнообразие окраски по церемониальным причинам или для более простой идентификации животных. Примером этого является наблюдаемое разнообразие в окраске животных рогатого скота нгуни (Nguni) у зулусских народов (Poland и др., 2003).

Важно понять, что адаптация к местным условиям среды, искусственный и/или естественный отбор не всегда будут приводить к уменьшению генетической изменчивости или функциональному разнообразию в популяциях домашнего скота. Например, естественный отбор может благоприятствовать адаптивному разнообразию в пределах стад под действием средовых факторов (например, в результате изменения климата). Недавние исследования генетического разнообразия шести самых важных белков молока у крупного рогатого скота выявили более высокое их разнообразие в относительно ограниченном регионе Северной Европы, что связывают с направлением отбора, начавшимся еще во времена существования кочевых племен в этой области (Beja-Pereira и др., 2003).

6 Заключение

Понимание происхождения и последующей истории и эволюции разнообразия ГРЖ имеет большое значение для выработки устойчивых стратегий их сохранения и использования. Разнообразие домашних животных берет начало от диких предков, а затем сформировано на основе процессов мутаций, генетического дрейфа, а так же естественного и искусственного отборов. Только часть разнообразия существующих домашних популяций обусловлена предковыми видами. В процессе эволюции разнообразие домашних животных непрерывно увеличивалось. Новые комбинации генов в каждом поколении, мутации, скрещивание представителей разных генофондных групп явились предпосылкой для естественного и искусственного отбора. В свою очередь, это послужило основой существенного повышения производительности животных, достигнутой в коммерческих породах, и адаптации местного домашнего скота к разнообразным средовым факторам.

Однако, уровень разнообразия домашнего скота в мире в настоящее время сокращается, сопровождаясь быстрой и бесконтрольной потерей уникальных, а часто и не охарактеризованных ГРЖ. Если порода или популяция вымирают, это означает потерю ее уникальных адаптивных свойств, которые часто обусловлены действием большого числа взаимодействующих генов, и являются результатами сложных взаимосвязей между генотипом и средой.

ИСТОЧНИКИ

- 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.

РАЗДЕЛ 1

- 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.
- 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 matriarchic 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., Gojbori, 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., Hurler, 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-Garcia, 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., Yeo, J.S., Nyamsamba, D., Zagdsuren, Y., Yokohama, M., Nomura, K. & Amano, T.** 2004. Independent mitochondrial DNA origin and historetical 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., Vandeputte, 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.

РАЗДЕЛ 1

- 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.
- 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.