

家养动物起源研究的遗传学方法及其应用

陈善元^① 张亚平^{①②*}

(^① 云南大学生物资源保护与利用重点实验室, 昆明 650091; ^② 中国科学院昆明动物研究所细胞与分子进化实验室, 昆明 650223)

* 联系人, E-mail: zhangyp1@263.net.cn

摘要 家养动物的起源与进化一直是考古学家和遗传学家们共同关注的热点问题. 本文从基本原理、前提假设、取样策略、遗传标记选择、分析方法选择、结果的可靠性等方面对家养动物起源研究的遗传学方法及其应用进行了概述和评论. 认为不同国家多个实验室的联合, 以及现代样本和古DNA标本、多方面遗传信息、不同数据分析方法的综合使用, 并结合考古学、生态学等多学科的知识, 将有望进一步阐明家养动物的起源问题, 从而全面推动其他相关研究如人工选择作用的遗传机制等的开展.

关键词 家养动物 起源 DNA分子标记 系统发育地理结构 遗传多样性

作为全球生物多样性重要组成部分的家养动物, 不仅为人类提供了稳定的食物来源及许多有用动物产品, 而且在人类文明的起源与传播中起着重要作用. 开展家养动物的起源与进化研究, 除了其自身的科学意义外, 还对了解人类历史有重要参考价值. 家养动物的驯化引发了早期人类生活方式由散居、渔猎型向群居、农业型的转变, 促使人口数量和密度急剧增加, 从而导致许多动物流行性传染疾病从家养动物传染给人类^[1]. 因而, 了解家养动物的起源与扩散将增进对许多人类流行性传染疾病的起源与传播的认识. 现有资料表明, 家养动物多样性正日益受到威胁, 愈来愈多的品种资源濒临灭绝的危险^[2], 了解家养动物多样性的起源与形成过程, 将有助于合理保护和持续利用家养动物品种资源. 此外, 阐明家养动物的起源问题, 也是进一步开展人工选择作用对家养动物遗传与进化影响的重要基础. 因此, 家养动物的起源与进化, 一直以来都是考古学家和遗传学家们共同关注的热点问题.

在家养动物的起源与进化研究中, 最基本的科学问题是野生祖先来源、起源地(即驯化发生的地点)及其时间. 澄清家养物种的野生祖先来源, 是理解家养状况下家养物种丰富的形态变异来源, 进而探讨其遗传基础的前提. 确定家养动物的起源地是理解家养动物在时空上进化改变的重要基础. 虽然达尔文早在《物种起源》中就专门论述了家养动物的起源问题, 但在很长时期中, 人们对家养动物的起源与进化却知之甚少. 近年来, 随着分子生物学与计算机技术的迅猛发展, 人们可以直接在DNA分子水平上探讨家养动物的起源问题. 虽然, 前人已对家养动物起

源研究中目前所取得的成果进行了系统地概述^[3,4], 但鲜有对其中所用到的方法和原理的论述. 鉴于此, 本文将从基本原理、前提假设、取样策略、遗传标记选择、分析方法选择、结果的可靠性等方面对在DNA分子水平上识别家养物种的野生祖先来源和推测其起源地的方法进行概述和评论.

1 基本原理

识别野生祖先来源, 一般根据家养物种与其野生近缘物种间的系统发育关系的远近程度来判断. 在分子系统树上, 家养物种与其野生祖先物种间有相对更近的亲缘关系, 往往会聚在同一个具有很高支持率的进化枝(clade)上. 运用以上原则, 基于线粒体DNA (mitochondrial DNA, mtDNA)序列的分析, 已确定了绝大部分家养物种的母系野生祖先^[3]. 例如, 对家驴(*Equus asinus*)和所有野驴物种的mtDNA控制区(control region)序列的分析显示, 家驴存在两个mtDNA世系(lineage), 这两个世系的野生祖先分别对应于现生的两个非洲野驴亚种即努比亚野驴(*E. africanus africanus*)和索马里野驴(*E. a. somaliensis*)^[5].

推测家养动物的起源地, 通常采用两种方法. 第一种是系统发育地理结构的方法, 即在家养物种和野生祖先物种群体间同时存在一定分化和显著系统发育地理结构的情况下, 可直接根据家养物种和野生祖先物种的DNA序列所构建的分子系统树来判定起源地. 这一方法所依据的准则是: 当来自同一地理区域的家养物种与野生祖先物种的DNA序列聚在一起, 并形成一個具有很高支持率的独立进化枝时, 此地区的家养物种群体必定是由分布于该地区的野生

祖先群体驯化而来。例如,对欧亚野猪和家猪(*Sus scrofa*)共 686 条mtDNA控制区部分序列的分析显示,分子系统树上可识别出支持率很高的 6 个主要来自同一地区的家猪和野猪序列组成的独立进化枝(D1~D6),这就提示在野猪广泛分布的欧亚地区至少发生了 6 次独立的驯化事件,D1~D6 对应的地区分别是中欧、东亚、印度、意大利、缅甸和泰国一带以及东南亚岛屿^[6]。

另一种推测起源地的方法是比较不同地区家养动物群体的遗传多样性水平。其基本原理是:当一个祖先群体(来自起源地)与一个衍生群体(来自祖先群体的一个遗传子集)进行比较时,祖先群体的遗传座位预期会有显著更高的遗传多样性水平。对DNA序列而言,遗传多样性水平可以用单倍型多样性(haplotype diversity)和核苷酸多样性(nucleotide diversity)来衡量,其中后者不依赖于样本大小和序列长度,是进行遗传座位或群体间遗传变异程度比较的理想指标^[7]。当就同一DNA序列区段比较时,也可以用不依赖于样本大小的平均成对核苷酸差异(mean pairwise nucleotide differences),其效果等同于核苷酸多样性,因为平均成对核苷酸差异除以序列长度就是核苷酸多样性^[7]。此外,还可以通过网络图(network)上单倍型序列间的突变距离、单倍型数目来比较群体间的多样性水平差异,但用单倍型数目进行比较时,需校正样本大小不同带来的偏差^[8,9]。对微卫星DNA (microsatellite DNA)数据,可以用观察杂合度(observed heterozygosity)、期望杂合度(expected heterozygosity)及平均等位基因数目(mean number of alleles)来度量遗传多样性水平。以上这种遗传多样性水平比较的方法,已成功应用于推测家驴起源于非洲东北部地区^[5],全世界家犬(*Canis familiaris*)共同起源于东亚^[8],山羊(*Capra hircus*) mtDNA世系B的两个亚枝中至少有一个起源于东亚^[9],欧洲普通牛(*Bos taurus*)起源于近东地区(Near East)^[10~12]。

2 前提假设

基于分子系统树结果判定家养动物的野生祖先来源时,一个重要的前提假设是野生物种的分类系统较为清楚,不同野生近缘物种与家养物种间不存在广泛的杂交。另外,在构建分子系统树时,要尽可能包括所有野生近缘物种。

对于推测家养动物起源地的两种方法,各自均

有其前提假设。就系统发育地理结构的方法而言,需要满足 3 个前提假设:(i) 野生祖先物种的现代群体遗传结构与历史上发生驯化事件时的基本相同,且野生祖先群体间在驯化之前就已存在显著的遗传分化;(ii) 野生祖先物种尚未灭绝并与家养物种一起分布于广大地理区域;(iii) 能构建出可靠的分子系统树,即树上主要独立进化枝均有很高的支持率。

对遗传多样性水平比较的方法而言,主要有两个基本的前提假设:(i) 假定所用的DNA序列区段或遗传座位不受选择作用和不发生重组;(ii) 假定同一DNA序列区段或遗传座位在不同群体中的突变速率相同。此外,在估算核苷酸多样性或平均成对核苷酸差异时,除上述假定外,还假定新生突变符合无限位点模型(infinite-sites model)、群体随机交配及群体大小恒定^[13]。在根据微卫星DNA数据估计期望杂合度时,还假定微卫星座位突变符合逐步突变模型(stepwise mutation model)。

3 取样策略

为解决野生祖先来源问题,只需包括家养物种和其所有野生近缘物种的样本即可。在具体取样时,最好是在家养物种和其野生近缘物种的整个分布区内随机选取个体。但在探讨家养动物的起源地时,对取样的要求非常严格,一般会涉及到品种类型、样本的地理覆盖范围及样本的时间尺度等。在野生祖先物种尚未灭绝的情况下,还需尽可能收集到野生祖先物种分布区内的多个地理群体的样本。

在品种类型方面,通常只选取纯的土著品种样本,不包括外来引进品种和杂交品种。为了采集到纯的地方品种样本,需要避开研究中心、大城市及沿海港口等地方,到偏远山区进行取样^[14]。需要指出,即使样本来自偏远山区的纯地方品种,在解释数据结果时仍需谨慎,因为数千年来的人工选育会降低纯地方品种的多样性水平。因此,在取样时需间隔一定的地理距离选取无直接血缘关系的个体。

就样本的地理覆盖范围而言,理想的样本是来自家养物种整个地理分布区。由于绝大多数家养动物都是世界性分布的,受时间和成本的限制,在单个研究中很难收集到覆盖整个分布区的样本。在实际取样时,只需包括有考古学方面证据提示可能发生驯化事件和曾有野生祖先物种分布地区的样本,可以不包括现今有分布但不是本土独立驯化地区的样本。例如,在探讨牛^[10,15,16]、山羊^[9,14]、绵羊(*Ovis*

aries)^[17]及家鸡(*Gallus gallus domesticus*)^[18]等多种动物的起源地时,均未包括来自美洲的样本。但这种取样方式可能会出现偏差,不能完全揭示出家养动物所有可能的起源地。这主要是因为考古挖掘本身就存在偏差,某些地区更受考古学家的关注,而其他地区却很少受到关注^[19]。另外,分子遗传学研究表明,许多家养物种,如山羊^[9,14]、家猪^[6]等都发生了多次地理上独立的驯化事件,其中某些地区至今尚未进行考古挖掘。近期,我们对中国家养绵羊mtDNA控制区序列的分析也显示,家养绵羊至少发生了3次地理上独立的驯化事件,起源地区除考古学证据提示的近东地区外,还包括其他地区^[20]。

从样本的时间尺度看,多个时间尺度的样本是了解群体历史变化最直接和有效的取样策略^[21]。特别是,在现代家养种类和其野生祖先物种或外来引进品种间存在杂交和基因渗入,造成现代群体遗传结构不同于历史群体遗传结构的情况下,同时使用多个时间尺度的样本(现代样本、博物馆陈旧标本和古DNA标本),将有助于探讨家养动物的起源问题。例如,对欧洲普通牛的古DNA标本和现代样本的分析显示,欧洲本地野牛(*Bos primigenius*)对现代欧洲普通牛也有遗传贡献^[22,23]。虽然多时间尺度的样本具有无可比拟的优势,但博物馆陈旧标本和古DNA标本存在数量少和分布地点有限的缺陷。在实验过程中,古DNA标本极易污染,难以获取真实可靠的古DNA序列^[24,25]。因此,在解释博物馆陈旧标本和古DNA标本的结果时,需特别谨慎。

4 遗传标记选择

家养动物的驯化是相对比较近期的事件,即使是最早被驯化的家犬,其历史也不过大约1.5万年^[8,26]。因此,用于探讨家养动物起源问题的DNA分子标记需具备进化速率快、多态性高的特性,能反映家养动物群体间的近期历史进化关系。mtDNA具有母系遗传、无重组、突变速率快等特性,被广泛用于家养动物的起源研究。基于mtDNA控制区序列的分析显示,牛^[10,15,16,27]、水牛(*Bubalus bubalis*)^[28]、马(*Equus caballus*)^[29,30]、山羊^[9,14,31~33]、绵羊^[17,20,34~36]和家猪^[6,37,38]中均存在至少两个以上分化显著的mtDNA世系,且世系间的分歧时间远早于家养动物可能的起源时间。以上研究结果提示,这些家养动物可能有多个独立的起源地。虽在家犬^[8,26]中也存在多个mtDNA

世系,但其起源则与上述动物的不同,共同起源于东亚^[8]。考虑到mtDNA控制区序列的信息有限和受频发突变(recurrent mutation)影响,上述这些工作还难以建立世系间及其内部分支间的系统发育关系和提供建群者(founder)数目的信息。本室在对家犬和家猪的研究中建立了从线粒体基因组全序列到部分编码区大样本扫描的分析策略,有效地克服了过去序列信息不足和进化噪音较高的问题,进一步揭示了家犬和家猪的起源^[39,40],这将是今后的一个发展方向。

虽然对mtDNA序列的分析加深了我们对家养动物起源与进化的认识,但它只能揭示母系方面的遗传信息,不能检测雄性介导的基因流^[3]。而父系遗传的Y染色体上的分子标记,不仅能够提供雄性建群者数目的信息,而且还能揭示野生祖先物种潜在的父系遗传贡献。例如,对野生和家养绵羊Y染色体单倍型的分析显示,现代家养绵羊至少存在两个雄性世系,并进一步支持摩弗伦羊(*Ovis musimon*)为其野生祖先^[41]。但前人研究表明,家养动物Y染色体上的遗传变异程度非常低^[42~44]。例如,在马Y染色体非编码区段14.3 kb的序列中没有发现任何多态位点^[43]。因此,利用Y染色体上的DNA序列区段作为标记存在信息量不足的问题。一个有效的解决办法是发展和利用Y染色体上多态性丰富的微卫星DNA标记^[45~47]。

由于mtDNA和Y染色体均只分别代表整个家养动物基因组信息的极小部分,不能反映核基因组的多样性和揭示人工选择作用对家养动物遗传与进化的影响。常染色体,特别是多个独立座位的遗传信息,能克服mtDNA和Y染色体的不足。但核基因相对较保守、进化速率较慢,难以找到信息量足够的DNA序列区段来探讨家养动物起源与扩散的短期进化历史。常染色体上的微卫星DNA标记,具有数量多、分布广泛、突变速率快、多态性高等特性,被广泛应用于系统发育分析和人类群体遗传研究^[48~50],目前在家养动物的遗传多样性和起源方面也得到了应用^[11,12,51~54]。例如,对横跨非洲50个牛地方品种样本15个微卫星座位的分析显示,当代非洲牛最初起源于该大陆,后来受到了来自近东的普通牛和印度河流域的瘤牛(*Bos indicus*)的遗传影响^[52]。由于微卫星座位的进化过程相当复杂,在解释微卫星数据结果时需特别谨慎^[55]。因此,充分利用家养动物基因组序列信息寻找有效的核基因组标记,特别是无重组的DNA序列区段,是直接获取核基因组信息的关键,

这也将是今后的一个重要发展方向。

5 分析方法选择

对DNA序列的分析,主要采用系统发育学和群体遗传学的分析方法。系统发育学的分析方法是指通过不同的构树方法,如邻接法(neighbor-joining)、最大简约法(maximum parsimony)、最大似然法(maximum likelihood)及贝叶斯法(Bayesian)等构建分子系统树,树上主要节点(node)的支持率可通过自展重复抽样(bootstrap)或贝叶斯后验概率获得。以上构树方法是针对种间系统发育关系研究而发展起来的,比较适合用于判断家养动物的野生祖先来源。需要指出,在构建分子系统树时,最好同时使用多种构树方法,因为多种方法所得结果的一致表明结果更可靠^[56]。众所周知,种内群体数据(如mtDNA控制区序列)存在系统发育信息位点少,受频发突变影响而出现多系或网状结构。上述这些传统构树方法往往最后只使用一棵分子系统树,很难反映单倍型序列间的真实系统发育关系^[57-59]。此外,这些方法在构建分子系统树时,不考虑单倍型的频率及其地理来源的信息^[57-59]。近年来发展起来的网络图方法,如最小跨度网络图(minimum spanning network)^[57]和中介网络图(median-joining network)^[58-60],恰好能有效弥补构树方法的缺陷,因为网络图方法不仅能解决多系和网状结构的问题,而且还充分利用了单倍型的频率及地理来源的信息^[57-59]。群体遗传学的分析方法主要是指计算多样性指数(diversity measures)、推测群体历史动态(population demography)及检测中性进化(neutrality test)等。群体间多样性值的差异程度可以用 Z 检验来分析。解决野生祖先来源问题,通常只需采用系统发育学的分析方法。例如,Beja-Pereira等人^[5]同时采用了最大似然法、贝叶斯法和最小进化法(minimum evolution)构建了家驴与其野生近缘物种间的分子系统树,并得出两个现生的非洲野驴亚种为家驴的野生祖先。而推测家养动物的起源地,往往需要同时运用系统发育学和群体遗传学的分析方法,即先采用系统发育学的分析方法构建分子系统树和网络图来分别建立世系间和世系内部分支间的关系,再采用群体遗传学的分析方法比较不同地区群体间的多样性水平,进而判定家养动物的起源地。基于这种分析思路,已成功应用于推测家犬^[8]、山羊^[9]及家鸡^[18]的起源地。

对微卫星座位的分析,也是采用群体遗传学的分析方法,一般先直接统计等位基因频率(allele frequency)、计算杂合度值和平均等位基因数目及检测Hardy-Weinberg平衡,然后根据等位基因频率估算家养动物群体间的遗传距离及其分歧时间。需要指出的是,在估算遗传距离时,需根据目的的不同选择不同的距离测度。研究表明,距离测度 D_A ^[61]和 D_C ^[62]比较适合用于估计群体间的亲缘关系,而距离测度 D_S ^[63]和 $(\delta\mu)^2$ ^[64]比较适合用于估计群体间的分歧时间^[65,66]。此外,可以利用等位基因频率信息进行主成分分析(principal component analysis),探讨等位基因频率地理分布的总体格局及造成该格局的原因。例如,对非洲牛的微卫星座位数据的主成分分析清晰地揭示了非洲牛的起源、迁移路线及亚洲瘤牛的遗传渗入模式^[52]。另外,为了直观显示遗传多样性的地理分布格局,可以把期望杂合度值或平均等位基因数目置于样本的地理分布图上构建等高线合成图(contour synthetic map),进而推测家养动物的起源地。例如,对来自非洲、欧洲和亚洲牛的微卫星数据的分析显示,期望杂合度值和平均等位基因数目在近东地区均为最高,支持普通牛起源于近东地区^[12]。在家养动物的起源研究中,微卫星DNA分析面临的主要问题是难以对不同的微卫星座位数据进行合并与比较分析。事实上,现今我们对微卫星DNA的进化过程仍所知甚少,发展适合于微卫星数据的分析方法将是今后的一个重要方向。

6 结果的可靠性

以上用于探讨家养动物野生祖先来源和起源地的方法,均有其前提假设。当完全满足所有前提假设时,所有方法均能得出可靠结果。但事实上,总是难以完全满足所有假设。因而,需要评估和了解,在违背以上方法的部分前提假设的情况下,所得结果的可靠性程度。

就绝大多数家养动物而言,一般都能基本满足运用系统发育学的分析方法来判定其野生祖先来源的前提条件。但在家养种类与其野生祖先物种间存在杂交的情况下,仅根据mtDNA序列构建的分子系统树结果,不能可靠识别家养种类的野生祖先。例如,对南美洲的家养骆驼(*Lama glama*)和羊驼(*L. pacos*) mtDNA序列的分析显示,二者均来源于野生物种原驼(*L. guanicoe*),而另一野生物种骆马(*Vicugna vi-*

cugna)没有参与驯化^[67]。但对微卫星DNA的分析显示骆驼和羊驼分别来源于原驼和骆马^[67]。

在推测家养动物的起源地时,虽然系统发育地理结构的方法具有直观而简单的优点,但能同时满足其3个前提条件的家养物种,只有家猪^[6]。虽然其他家养动物均能满足第3个前提条件,但不能同时满足前面两个前提条件。例如,家犬虽能满足第一个条件,却不能满足第二个条件^[8]。因此,用此种方法来推测家猪的起源地只是个特例。

对其他家养动物,需应用比较遗传多样性水平的方法来推测其起源地。要评估这种方法所得结果的可靠性程度,关键在于确定某一地理群体拥有显著更高的多样性水平,是因为该群体更为古老、而积累了更多遗传变异,而不是由其他因素如选择作用、基因流(gene flow)、有效群体大小(effective population size)、随机遗传漂变(random genetic drift)等所造成的。在家养动物从其起源地向其他地区的扩散过程中,不同环境条件下的群体会受到不同强度的选择作用,从而造成不同群体间遗传多样性水平的差异。但在比较群体间遗传多样性水平时,选用的DNA序列区段(如mtDNA控制区)或遗传座位通常不受选择作用。对DNA序列,可以用中性检测方法,如Tajima^[68]、Fu和Li^[69]及Fu^[70]等,来检验所用序列区段是否符合中性进化;对微卫星座位,可用其他检测方法如 θ 比测试(θ -ratio test)^[71]检验所用座位是否受到选择作用。如果由基因流造成了某一地理群体有显著更高的遗传变异水平,那么此地群体与其他地区群体间的遗传距离应该很小,该地区群体不会拥有更多的独特单倍型。与此相反,家养动物起源地的群体拥有更多的独特单倍型,且它与衍生群体间的遗传距离大于衍生群体之间的距离^[8~10,18]。因而,可以排除选择作用和基因流的影响作用。在假定突变速率在不同群体中相同的情况下,长期有效群体大小的不同也能造成群体间遗传变异水平的显著差异。如果某一地理群体拥有更高的多样性水平是因为该群体拥有较大的有效群体大小,那么拥有较小有效群体大小的其他群体就更易受到随机遗传漂变的影响,具体表现为不同群体的单倍型序列间的突变距离较大。但对家养动物的mtDNA控制区序列的分析显示,来自不同群体的个体常常共享同一单倍型,单倍型序列间的差异很小^[8~10,18]。因此,有效群体大小和随机遗传漂变对不同群体的影响差异可以忽略不计。至于

在估算多样性值时,所有家养动物群体均不能满足群体随机交配、群体大小恒定等假设,因而可以忽略违背这些假设所带来的影响。因此,这就表明采用比较遗传多样性水平的方法来推测家养动物的起源地是行之有效的。这得到了外来引进物种群体与其来源地群体间的遗传多样性水平比较结果的支持^[72,73]。

7 结语与展望

利用遗传学方法探讨家养动物的起源问题已取得了重要的进展,极大地增加了我们对家养动物的起源与驯化过程的认识。但目前所采用的遗传学方法均或多或少存在不足之处,在利用这些方法之前需要考虑其适用的前提条件。总体而言,要可靠地识别家养动物的野生祖先来源和推测家养动物的起源地,需要从取样、遗传信息来源、数据分析方法等方面综合考虑,并结合考古学、生态学等多学科知识对数据结果进行合理解释。

就取样策略方面,不同国家多个实验室的合作是解决样本的地理覆盖区域问题的有效途径,这将有助于了解家养动物遗传变异的总体分布格局,便于探讨家养动物的迁移模式。在样本的时间尺度上,对现代样本和古DNA标本的联合分析是了解家养动物群体历史动态变化的绝佳取样方式。随着古DNA技术的日臻成熟,人们可以克服过去古DNA标本研究中序列信息不足等缺陷^[74],这势必促进古DNA标本在家养动物起源研究中的应用。

从遗传信息来源看,同时使用母系遗传的mtDNA,父系遗传的Y染色体和双亲遗传的核基因的遗传信息是全面获取家养动物基因组信息的最佳组合方式。目前,在家养动物的起源研究中,绝大多数研究都主要使用母系遗传的mtDNA序列信息,很少使用核DNA序列。家养动物基因组计划的开展与完成,必将促进核基因组分子标记在家养动物的遗传多样性、起源与进化方面的应用。

本质上,用于探讨家养动物起源问题的数据分析方法均来源于系统发育学和群体遗传学的理论。因而,这两个领域的新进展都可以推动家养动物起源研究。此外,由于系统发育学和群体遗传学的分析方法的出发点不同,其中任何一种方法都不能完全揭示DNA序列所蕴涵的信息,最好是将两种思路联合运用。

致谢 感谢向余劲攻博士提出的宝贵建议和有益评论。本工作为国家自然科学基金(批准号:30021004)和云南省自

然科学基金(批准号: 2005C0001Z)资助项目.

参 考 文 献

- 1 Diamond J. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, 2002, 418: 700—707[DOI]
- 2 Hall S J G. *Livestock Diversity: Genetic Resources for the Farming of the Future*. Oxford: Blackwell Science, 2004
- 3 Bruford M W, Bradley D G, Luikart G. DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. *Nat Rev Genet*, 2003, 4: 900—910[DOI]
- 4 Zeder M A, Emshwiller E, Smith B D, et al. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. *Trends Genet*, 2006, 22: 139—155[DOI]
- 5 Beja-Pereira A, England P R, Ferrand N, et al. African origins of the domestic donkey. *Science*, 2004, 304: 1781[DOI]
- 6 Larson G, Dobney K, Albarella U, et al. Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. *Science*, 2005, 307: 1618—1621[DOI]
- 7 Li W H. *Molecular Evolution*. Sunderland: Sinauer Associates, 1997
- 8 Savolainen P, Zhang Y P, Luo J, et al. Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science*, 2002, 298: 1610—1613[DOI]
- 9 Chen S Y, Su Y H, Wu S F, et al. Mitochondrial diversity and phylogeographic structure of Chinese domestic goats. *Mol Phylogenet Evol*, 2005, 37: 804—814[DOI]
- 10 Troy C S, MacHugh D E, Bailey J F, et al. Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature*, 2001, 410: 1088—1091[DOI]
- 11 Loftus R T, Ertugrul O, Harba A H, et al. A microsatellite survey of cattle from a centre of origin: The Near East. *Mol Ecol*, 1999, 8: 2015—2022[DOI]
- 12 Freeman A R, Bradley D G, Nagda S, et al. Combination of multiple microsatellite data sets to investigate genetic diversity and admixture of domestic cattle. *Anim Genet*, 2006, 37: 1—9[DOI]
- 13 Tajima F. Evolutionary relationship of DNA sequence in finite populations. *Genetics*, 1983, 105: 437—460
- 14 Luikart G, Gellie L, Excoffier L, et al. Multiple maternal origin and weak phylogeographic structure in domestic goats. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 5927—5932[DOI]
- 15 Loftus R T, MacHugh D E, Bradley D G, et al. Evidence for two independent domestications in cattle. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1994, 91: 2757—2761[DOI]
- 16 Bradley D G, MacHugh D E, Cunningham P, et al. Mitochondrial diversity and the origin of the African and European cattle. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 5131—5135[DOI]
- 17 Hiendleder S, Kaup B, Wassmuth R, et al. Molecular analysis of wild and domestic sheep questions current nomenclature and provides evidence for domestication from two different subspecies. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 2002, 269: 893—904[DOI]
- 18 Liu Y P, Wu G S, Yao Y G, et al. Multiple maternal origins of chickens: Out of Asian jungles. *Mol Phylogenet Evol*, 2006, 38: 12—19[DOI]
- 19 Loftus R T, MacHugh D E, Cunningham P, et al. Bradley DG (1999) animal domestication. *Science*, 1999, 283: 327[DOI]
- 20 Chen S Y, Duan Z Y, Sha T, et al. Origin, genetic diversity, and population structure of Chinese domestic sheep. *Gene*, 2006, 376: 216—223[DOI]
- 21 Hadly E A, Ramakrishnan U, Chan Y L, et al. Genetic response to climate change: insights from ancient DNA and phylochronology. *PLoS Biol*, 2004, 2: 1600—1609
- 22 Götherström A, Anderung C, Hellborg L, et al. Cattle domestication in the Near East was followed by hybridization with aurochs bulls in Europe. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 2005, 272: 2345—2350[DOI]
- 23 Beja-Pereira A, Caramelli D, Lalueza-Fox C, et al. The origin of European cattle: Evidence from modern and ancient DNA. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 8113—8118[DOI]
- 24 Hofreiter M, Serre D, Poinar H N, et al. Ancient DNA. *Nat Rev Genet*, 2001, 2: 353—359[DOI]
- 25 Pääbo S, Poinar H, Serre D, et al. Genetic analyses from ancient DNA. *Annu Rev Genet*, 2004, 38: 645—679[DOI]
- 26 Vilà C, Savolainen P, Maldonado J E, et al. Multiple origins of the domestic dog. *Science*, 1997, 276: 1687—1689[DOI]
- 27 雷初朝, 陈宏, 杨公社, 等. 中国部分黄牛品种 mtDNA 遗传多态性研究. *遗传学报*, 2005, 31: 57—62
- 28 Lau C H, Drinkwater R D, Yusoff K, et al. Genetic diversity of Asian water buffalo (*Bubalus bubalis*): Mitochondrial DNA D-loop and cytochrome b sequence variation. *Anim Genet*, 1998, 29: 253—264[DOI]
- 29 Vilà C, Leonard J A, Götherström A, et al. Widespread origins of domestic horse lineages. *Science*, 2001, 291: 474—477 [DOI]
- 30 Jansen T, Forster P, Levine M A, et al. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 10905—10910[DOI]
- 31 Sultana S, Mannen H, Tsuji S. Mitochondrial DNA diversity of Pakistani goats. *Anim Genet*, 2003, 34: 417—421[DOI]
- 32 Joshi M B, Rout P K, Mandal A K, et al. Phylogeography and origin of Indian domestic goats. *Mol Biol Evol*, 2004, 21: 454—462[DOI]
- 33 刘若余, 杨公社, 雷初朝. 中国山羊 mtDNA D-loop 遗传多样性及其起源研究. *遗传学报*, 2006, 33: 420—428
- 34 Guo J, Du L X, Ma Y H, et al. A novel maternal lineage revealed in sheep (*Ovis aries*). *Anim Genet*, 2005, 36: 331—336 [DOI]
- 35 Pedrosa S, Uzun M, Arranz J J, et al. Evidence of three maternal lineages in near eastern sheep supporting multiple domestication events. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 2005, 272: 2211—2217[DOI]
- 36 罗玉柱, 成述儒, Batsuuri Lkhagv, 等. 用 mtDNA D-环序列探讨蒙古和中国绵羊的起源及遗传多样性. *遗传学报*, 2005, 32: 1256—1265
- 37 Giuffra E, Kijas J M H, Amarger V, et al. The origin of the domestic pig: Independent domestication and subsequent introgression. *Genetics*, 2000, 154: 1785—1791
- 38 Kijas J M H, Andersson L. A phylogenetic study of the origin of the domestic pig estimated from the near-complete mtDNA genome. *J Mol Evol*, 2001, 52: 302—308
- 39 邹晓菊. 家犬起源的研究-来自线粒体基因组序列的证据. 博士学位论文. 昆明: 云南大学, 2005
- 40 吴桂生. 猪的起源分化. 博士学位论文. 昆明: 中国科学院昆明动物研究所, 2005
- 41 Meadows J R S, Hanotte O, Drögemüller C, et al. Globally dispersed Y chromosomal haplotypes in wild and domestic sheep.

- Anim Genet, 2006, 37: 444—453[DOI]
- 42 Hellborg I, Ellegren H. Low levels of nucleotide diversity in mammalian Y chromosomes. *Mol Biol Evol*, 2004, 21: 158—163[DOI]
- 43 Lindgren G, Backstrom N, Swinburne J, et al. Limited number of patriline in horse domestication. *Nat Genet*, 2004, 36: 335—336[DOI]
- 44 Meadows J R S, Hawken R J, Kijas J W. Nucleotide diversity of the ovine Y chromosome. *Anim Genet*, 2004, 35: 379—385[DOI]
- 45 Hanotte O, Okomo M, Verjee Y, et al. A polymorphic Y chromosome microsatellite locus in cattle. *Anim Genet*, 1997, 28: 318—319
- 46 Hanotte O, Tawah C L, Bradley D G, et al. Geographic distribution and frequency of a taurine *Bos taurus* and an indicine *Bos indicus* Y specific allele amongst sub-Saharan African cattle breeds. *Mol Ecol*, 2000, 9: 387—396[DOI]
- 47 Sundqvist A K, Björnerfeldt S, Leonard J A, et al. Unequal contribution of sexes in the origin of dog breeds. *Genetics*, 2006, 172: 1121—1128[DOI]
- 48 Bowcock A M, Ruiz-Linares A, Tomfohrde J, et al. High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites. *Nature*, 1994, 368: 455—457
- 49 Jorde L B, Rogers A R, Bamshad M, et al. Microsatellite diversity and the demographic history of modern humans. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 3100—3103[DOI]
- 50 Ayub Q, Mansoor A, Ismail M, et al. Reconstruction of human evolutionary tree using polymorphic autosomal microsatellites. *Am J Phys Anthropol*, 2003, 122: 259—268[DOI]
- 51 MacHugh D E, Shriver M D, Loftus R T, et al. Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of Taurine and Zebu cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*). *Genetics*, 1997, 146: 1071—1086
- 52 Hanotte O, Bradley D G, Ochieng J W, et al. African pastoralism: genetic imprints of origins and migrations. *Science*, 2002, 296: 336—339[DOI]
- 53 Beja-Pereira A, Alexandrino P, Bessa I, et al. Genetic characterization of Southwestern European bovine breeds: A historical and biogeographical reassessment with a set of 16 microsatellites. *J Hered*, 2003, 94: 243—250[DOI]
- 54 Cymbron T, Freeman A R, Malheiro M I, et al. Microsatellite diversity suggests different histories for Mediterranean and Northern European cattle populations. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 2005, 272: 1837—1843[DOI]
- 55 Ellegren H. Microsatellites: Simple sequences with complex evolution. *Nat Rev Genet*, 2004, 5: 435—445[DOI]
- 56 Nei M, Kumar S. *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford: Oxford University Press, 2000
- 57 Excoffier L, Smouse P E. Using allele frequencies and geographic subdivision to reconstruct gene trees within a species: molecular variance parsimony. *Genetics*, 1994, 136: 343—359
- 58 Bandelt H J, Forster P, Sykes B C, et al. Mitochondrial portraits of human populations using median networks. *Genetics*, 1995, 141: 743—753
- 59 Bandelt H J, Macaulay V, Richards M. Median networks: speedy construction and greedy reduction, one simulation, and two case studies from human mtDNA. *Mol Phylogenet Evol*, 2000, 16: 8—28[DOI]
- 60 Bandelt H J, Forster P, Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol Biol Biol*, 1999, 16: 37—48
- 61 Nei M, Tajima F, Tateno Y. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data II. Gene frequency data. *J Mol Evol*, 1983, 19: 153—170[DOI]
- 62 Cavalli-Sforza L L, Edwards A W F. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Am J Hum Genet*, 1967, 19: 233—257
- 63 Nei M. Genetic distance between populations. *Am Nat*, 1972, 106: 283—291
- 64 Goldstein D B, Ruiz-Linares A, Cavalli-Sforza L L, et al. Genetic absolute dating based on microsatellites and the origin of modern humans. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 6723—6727[DOI]
- 65 Takezaki N, Nei M. Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA. *Genetics*, 1996, 144: 389—399
- 66 Rao K B, Sil S B, Majumder P P. How useful are microsatellite loci in recovering short-term evolutionary history. *J Genet*, 1997, 76: 181—188
- 67 Kadwell M, Fernandez M, Stanley H F, et al. Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and the alpaca. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 2001, 268: 2575—2584[DOI]
- 68 Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 1989, 123: 585—595
- 69 Fu Y X, Li W H. Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics*, 1993, 133: 693—709
- 70 Fu Y X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 1997, 147: 915—925
- 71 Schlötterer C. A microsatellite-based multilocus screen for the identification of local selective sweeps. *Genetics*, 2002, 160: 753—763
- 72 Städler T, Frye M, Neiman M, et al. Mitochondrial haplotypes and the New Zealand origin of clonal European *Potamopyrgus*, an invasive aquatic snail. *Mol Ecol*, 2005, 14: 2465—2473[DOI]
- 73 Hawley D M, Hanley D, Dhondt A A, et al. Molecular evidence for a founder effect in invasive house finch (*Carpodacus mexicanus*) populations experiencing an emergent disease epidemic. *Mol Ecol*, 2005, 15: 263—275[DOI]
- 74 Cooper A. The year of the mammoth. *PLoS Biol*, 2006, 4: 311—313

(2006-05-11 收稿, 2006-09-29 接受)