



青藏高原牦牛驯化的考古学与遗传学研究进展及展望

陈顺港^{1,2,3}, 高玉^{1,2}, 陈宁博⁴, 邱强⁵, 王昱程^{1,2,6}, 杨晓燕^{1,7,8}, 陈发虎^{1,2,7*}

1. 中国科学院青藏高原研究所古生态与人类适应团队, 北京 100101;
2. 中国科学院青藏高原研究所, 青藏高原地球系统与资源环境重点实验室, 北京 100101;
3. 中国科学院大学, 北京 100049;
4. 西北农林科技大学动物科技学院, 陕西省动物遗传育种与繁殖重点实验室, 杨凌 712100;
5. 西北工业大学生态环境学院, 西安 710072;
6. Department of Zoology, University of Cambridge, Cambridge CB2 3EJ, UK;
7. 兰州大学资源环境学院, 西部环境教育部重点实验室, 兰州 730000;
8. 寒区旱区生物考古国家文物局重点科研基地, 兰州 730000

* 联系人, E-mail: fhchen@itpcas.ac.cn

2023-11-03 收稿, 2023-12-04 修回, 2023-12-06 接受, 2023-12-08 网络版发表

青藏高原地球系统基础科学中心项目(41988101)和国家自然科学基金(41930323)资助

摘要 家牦牛在史前人类定居青藏高原的过程中起到了巨大作用, 但牦牛的驯化过程仍存在诸多未解决的科学问题. 本文梳理了牦牛驯化的考古学和遗传学研究进展, 展望了开展牦牛驯化与人类定居青藏高原过程研究的未来方向. 家牦牛最早的考古学证据来自距今3750年前的青藏高原南部拉萨河谷, 但现代遗传学研究表明, 牦牛的驯化可追溯至全新世中期, 驯化地点最有可能位于西藏东南部的昌都地区, 其种群数量增长与人类大规模长年定居青藏高原高海拔地区的历史高度相关, 且黄牛的基因渗入对牦牛的驯化过程产生了深刻影响. 基于现有研究进展, 本文建议: (1) 针对青藏高原考古遗址开展系统性的动物考古学研究; (2) 应用ZooMS和古DNA技术筛选和鉴定牦牛骨骼遗存, 结合古环境DNA进行遗传学研究, 追溯牦牛驯化的时间和地点; (3) 开展野牦牛与黄牛的杂交驯化模式研究, 理解牦牛驯化及其扩散对史前人类在青藏高原生存和发展的促进作用.

关键词 牦牛, 动物驯化, 考古学, 遗传学, 古DNA

牦牛(*Bos grunniens*)主要分布在青藏高原及其周边海拔4000 m以上的高山区, 是唯一能在高海拔地区繁衍并延续至今的特有牛种^[1]. 在生物学分类上, 牦牛属于偶蹄目(Artiodactyla)牛科(Bovidae)牛亚科(Bovinae)牛族(Bovini)牛属(*Bos*)动物, 与黄牛(包括普通牛*B. taurus taurus*和瘤牛*B. t. indicus*)同属不同种, 与水牛(包括河流型水牛*Bubalus bubalis bubalis*和沼泽型水牛*B. b. carabanesis*)分属不同的属^[2,3]. 牦牛起源于青藏高原^[4], 在更新世冰期曾扩散至中国华北、西伯利亚东

部和亚洲中北部地区^[5]. 现生牦牛包括野牦牛(*B. g. mutus*)和家牦牛(*B. g. grunniens*)两个亚种, 其中野牦牛属于“原生亚种”, 家牦牛则属于“驯化亚种”^[6]. 家牦牛相比于野牦牛体型较小, 生性温和, 犄角更细且间距更窄, 二者之间没有生殖隔离, 后代可育.

家牦牛被誉为“高原之舟”和“全能家畜”, 作为青藏高原最重要的大型家畜, 牦牛能够高效利用高寒草地的牧草资源, 为人类提供了肉、奶、运输力、皮毛和燃料等各类生产和生活所必需的资源; 作为藏传佛教

引用格式: 陈顺港, 高玉, 陈宁博, 等. 青藏高原牦牛驯化的考古学与遗传学研究进展及展望. 科学通报, 2024, 69: 1417–1428

Chen S G, Gao Y, Chen N B, et al. Review and prospect of archaeological and genetic research on yak domestication on the Tibetan Plateau (in Chinese). Chin Sci Bull, 2024, 69: 1417–1428, doi: [10.1360/TB-2023-1132](https://doi.org/10.1360/TB-2023-1132)

宗教习俗的重要组成部分,牦牛也和青藏高原地区的文化与文明息息相关^[1]。牦牛因其对青藏高原极端气候环境的极强适应力,成为人类在这一严酷环境下生存与发展的重要物质基础。目前,全世界共有超过2200万头家牦牛,其中95%以上分布在中国;野牦牛现存数量不足1.5万头,主要分布在人迹罕至的藏北荒漠草原、西藏羌塘、青海可可西里以及新疆阿尔金山自然保护区等海拔4000 m以上的高山地区^[1,7,8]。在大型哺乳动物中,像牦牛这种野生祖先群体与家养群体同时存在的现象比较少见,比如黄牛的野生祖先早在1627年就已经灭绝^[9],而现代家马(*Equus caballus caballus*)的野生祖先也在19世纪灭绝^[10],这些尚存的野牦牛群体可为家牦牛的驯化研究提供重要的基础条件。

近十年来,青藏高原考古研究工作取得了一系列重要进展^[11~15],加之青藏高原人类遗传学相关研究工作的逐步开展^[16~18],为进一步深入研究青藏高原史前人类活动及其对环境的适应策略提供了有利条件。目前,狩猎采集人群在青藏高原的活动历史可以追溯到中更新世晚期^[14,15,19],农牧业人群大规模长年定居青藏高原的历史可追溯到全新世中晚期^[20,21]。然而,受考古材料和学科发展等因素的限制,家牦牛在青藏高原史前人类适应、扩散和定居过程中所发挥的作用还不清楚,其主要原因是缺乏对牦牛驯化时间、地点和驯化过程的深入研究。本文系统梳理了现阶段考古学和遗传学研究领域与牦牛驯化有关的科学问题的最新研究进展,总结了多学科视角下牦牛驯化与传播的历史,并展望了未来进一步开展牦牛驯化过程研究的潜在方向。

1 牦牛驯化的考古学证据

青藏高原上考古遗址较多,但其中系统开展过动物考古学研究的遗址只占少数^[22]。目前,青藏高原上出土牦牛遗存的考古遗址共有10个(表1和图1),它们分别是西藏拉萨曲贡遗址(3750~3500 cal a BP)^[23]、青海都兰夏尔雅玛可布遗址(3400~3200 cal a BP)^[24]、塔温塔里哈遗址(3400~2500 cal a BP)^[24]和热水墓群(1200~1100 cal a BP)^[25]、青海玉树尕拉遗址(2900~400 cal a BP)^[26]、西藏札达丁东居址(2400~2100 cal a BP)^[27]、格布赛鲁墓地(2300~2100 cal a BP)^[28]和噶尔故如甲木墓地(2000~1800 cal a BP)^[29,30]、卡尔东遗址(1500~1300 cal a BP)^[31]以及西藏那曲察秀塘祭祀遗址(1100~900 cal a BP)^[32]。

在这些考古遗址中,曲贡遗址的年代最早、出土牦牛骨骼遗存的数量最多。曲贡遗址位于西藏拉萨北郊,海拔3690 m,其所属的曲贡文化的年代为距今3750~3500年^[23]。曲贡遗址中出土了丰富的动物骨骼,经形态鉴定主要包括牦牛、绵羊(*Ovis aries*)、鹿(*Cervus* sp.)和鸟类等。在有动物骨骼出土的35个探方和16个灰坑中,绝大多数都有牦牛的肢骨、牙齿和角心骨出现,不少标本上有明显的人工砍砸痕迹。曲贡遗址出土的牦牛标本数量众多,且个体都比较小,角突细而小,明显属于家牦牛的特征。这些考古学材料为研究青藏高原牦牛的驯化和传播历史提供了重要的实物证据,说明在距今3750年前,青藏高原先民已开始利用驯化的牦牛了。这是目前青藏高原上发现的年代最早的家牦牛遗存,但由于发掘工作已过去30年,曲贡遗址早年发掘出来的家牦牛等动物骨骼已经遗失。

结合青藏高原目前出土牦牛遗存的遗址的地理位置和年代可以看到,家牦牛最早出现在青藏高原南部(距今3750年前),其次是青藏高原东北部(距今3000年前),而在高原西部出现的时间要更晚,不超过2500年前,或许反映了牦牛在青藏高原南部被成功驯化后,先后向高原东北部、西部传播扩散的过程。但由于现有的考古证据有限,牦牛的驯化和传播历史还不够清晰。值得注意的是,位于西藏昌都的卡若遗址(距今5000~4000年)曾出土较丰富的牛骨,但这些标本仅被鉴定为牛科,并未进一步鉴定到种属^[34],不能排除其中有家牦牛遗存的可能。若后续针对这些牛骨标本进行更细致的形态学鉴定或古DNA分析,有望进一步明确卡若遗址里的这些牛骨到底是家牛还是野牛,以及是否存在已被驯化的黄牛或牦牛。

除了考古遗址中发现的牦牛骨骼遗存以外,其他一些证据如史料记载、牦牛皮毛制品、圈栏遗存、带有牦牛形象的岩画壁画以及造型器物等^[35~38]也可为牦牛的驯化和利用提供一些线索,但这些资料的年代均晚于曲贡遗址的年代。曲贡遗址早年的测年材料主要是炭屑^[23],但炭屑测年普遍存在老木效应的问题,测年结果一般都会比遗址的实际年代偏老^[11,39]。近期对曲贡遗址重新调查采样并利用一年生作物种子测年的结果为距今3480~3160年^[40],比早期炭屑测年的结果要更加年轻,或许更能代表曲贡文化的年代。因此,青藏高原考古遗址中最早出现的家牦牛年代很可能不会超过3750年,应该与距今3600年前史前农业人群大规模定居青藏高原^[11]属于同一时代。

表 1 青藏高原考古遗址出土的牦牛遗存

Table 1 Yak remains unearthed from archaeological sites on the Tibetan Plateau

遗址	位置	¹⁴ C年代(cal a BP)	数量	是否驯化	文献
曲贡	西藏拉萨	3750~3500	丰富	是	[23]
夏尔雅玛可布	青海都兰	3400~3200	1	是	[24]
塔温搭里哈	青海都兰	3400~2500	1	是	[24]
热水墓群	青海都兰	1200~1100	未知	未知	[25]
尕拉	青海玉树	2900~400	2	是	[26]
丁东	西藏札达	2400~2100	未知	未知	[27]
格布赛鲁	西藏札达	2300~2100	1	未知	[28]
故如甲木	西藏噶尔	2000~1800	2	未知	[29,30]
卡尔东	西藏噶尔	1500~1300	15	是	[31]
察秀塘	西藏那曲	1100~900	12	是	[32]

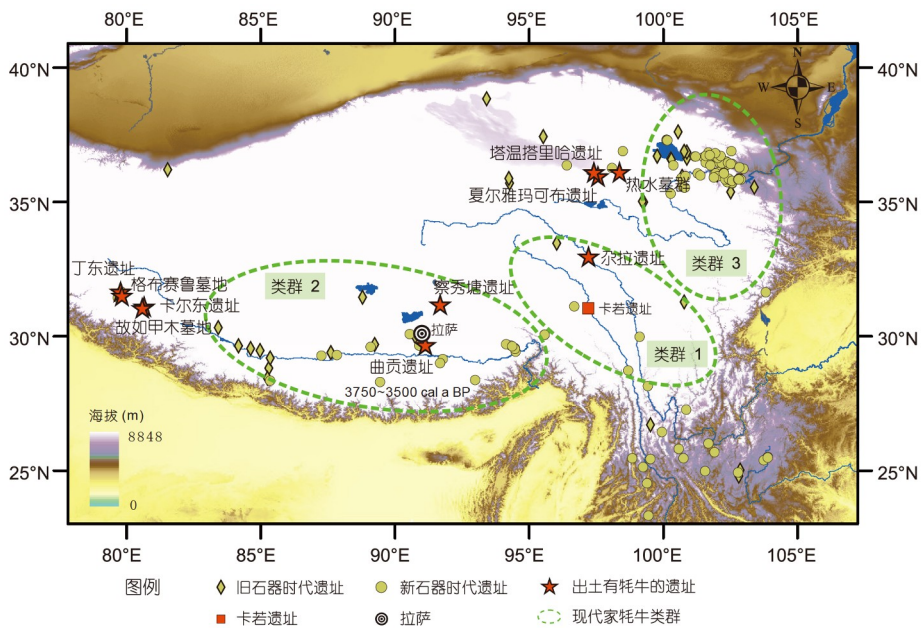


图 1 (网络版彩色)青藏高原出土牦牛遗存的考古遗址点(据任乐乐^[22]修改; 现代家牦牛的3个类群依据Chai等人^[33])
Figure 1 (Color online) Archaeological sites with yak remains unearthed on the Tibetan Plateau (modified by Ren^[22]), and the three groups of modern domestic yak are based on Chai et al.^[33]

2 牦牛驯化的遗传学进展

近年来, 分子生物学和生物信息学迅速发展, 为进一步研究动物驯化过程与模式提供了新的技术手段, 帮助我们更好地解析了一些传统研究方法无法解答的问题^[41]。古DNA分析也是研究家养动物驯化和传播过程的有力途径, 已在很多动物种属中得到了广泛运用^[42~44], 但目前还未见牦牛的古DNA研究工作发表。现有关于牦牛驯化的遗传学研究均限于现代家牦牛和

现代野牦牛样本, 并且经历了从线粒体DNA研究到利用全基因组数据分析牦牛的群体遗传学和功能基因组学的发展过程。

2.1 牦牛线粒体DNA研究

线粒体DNA(mitochondrial DNA, mtDNA)是高等动物细胞中唯一独立于核DNA以外的遗传物质, 具有分子量小、快速进化和母系遗传等特点, 目前已成为哺乳动物起源和系统演化研究中重要的分子标

记^[45~47]。

牦牛驯化的线粒体DNA研究始于2006年基于现代家牦牛和现代野牦牛部分线粒体序列开展的一项工作^[48]，该研究对250头现代家牦牛和13头现代野牦牛637 bp(base pairs, 碱基对)的线粒体DNA序列进行了遗传学分析，探讨了家牦牛的起源和驯化。分析结果显示，来自青藏高原地区的家牦牛种群具有相对较高的遗传多样性，与靠近驯化中心的家养动物种群通常具有更高的遗传多样性的认识相符^[42]，而且现生的野牦牛种群也主要分布在青藏高原^[7,8]，由此认为青藏高原应该是家牦牛的驯化中心。该研究还发现家牦牛具有两个不同的母系支系，这一发现也得到后期研究^[49,50]的支持；家牦牛两个母系支系的分化时间发生在距今10万年以前，远早于牦牛驯化的时间(利用分子钟推算牦牛的驯化可能发生在早全新世)。在Guo等人^[48]的研究中，由于牦牛系统发育分析所用的线粒体序列长度较短，并且使用不同计算模型获得的牦牛驯化时间并不一致，最早可追溯到8470±3080 a BP，最晚的仅有1226±638 a BP，时间跨度较大，并不能为牦牛的驯化时间提供可靠依据。

考虑到野牦牛的奔跑速度快、活动量大、代谢效率高，而驯化后的家牦牛活动有限、不需要如此高的代谢效率，或许会使得家牦牛群体中与能量代谢高度相关的线粒体基因组受到的选择压力降低，Wang等人^[51]对51头家牦牛和21头野牦牛的线粒体基因组进行了比对分析，发现家牦牛线粒体基因组中蛋白质编码基因的非同义替换率要显著高于野牦牛。家牦牛和野牦牛之间的这种遗传差异表明，由于驯化后受到的选择压力降低，家牦牛线粒体基因组中的基因突变更快积累并发生了显著改变，所积累的遗传变异为不同家牦牛品种的形成提供了重要的分子基础。此外，基于现代家牦牛线粒体基因组的两项研究^[49,52]均表明，家牦牛的不同线粒体单倍型之间没有明显的地理相关性，推测可能是牦牛驯化以后多次的扩散传播使得家牦牛的母系支系复杂化，从而不具备明显的谱系地理结构。

虽然线粒体DNA是研究哺乳动物进化和演化常用的分子标记，但由于线粒体DNA遵循母系遗传方式，并且所包含的遗传信息有限，能为我们提供的家养动物驯化历史的信息并不全面。

2.2 牦牛全基因组研究

生物体内完整的基因组信息称为全基因组^[53]，其

中动物的全基因组包括了线粒体基因组和核基因组^[54]。从全基因组水平比较和分析家养动物与其野生祖先的遗传关系，是揭示其驯化过程中的遗传机制最为有效的方法之一^[55]。近年来测序效率的不断提高和测序成本的下降，使得更多物种的全基因组信息解读以及更大范围的样品覆盖成为可能，为驯化动物的分子进化机制和全方位解析驯化过程造成的复杂性状改变提供了有力的手段。

牦牛的全基因组研究起步较晚。2012年，Qiu等人^[56]采用全基因组鸟枪法结合二代测序技术，首次对家牦牛全基因组进行了测定，获得了测序深度为65×，总长为2.66 Gb的全基因组序列。该研究不仅首次构建了牦牛的基因组草图和变异图谱，为后续开展全基因组水平的遗传学研究提供了重要的参考，还通过比较基因组学分析，观察到牦牛体内与低氧环境适应、嗅觉、防御和免疫相关的基因也发生了选择性变异，这些新发现对牦牛高海拔适应的遗传机制做出了很好的阐释。在构建了牦牛参考基因组的基础上，2014年，Wang等人^[57]利用高通量测序技术对3头野牦牛和3头家牦牛进行了重测序，鉴定出了714万个新的单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)位点，进而分析了野牦牛和家牦牛之间的遗传变异。研究发现，家牦牛的连锁不平衡程度高于野牦牛，但这两个群体之间的遗传差异不大，分化程度不高，可能暗示了牦牛的驯化时间并不太长；但他们在家牦牛基因组中发现了1000多个受选择区域，这些候选基因可能与牦牛的经济性状有关，说明在牦牛的驯化过程中，人类对家牦牛优良性状的人工选择使得家牦牛的遗传结构和性状发生了明显的改变，以更好地为人类的生产生活提供帮助。同时，人工选择作用除了会改变家牦牛的经济性状以外，也会使其群体内有害突变累积，导致其环境适应力降低^[57,58]。由此可见，驯化一方面选育了经济性状优良的家牦牛品种，另一方面也带给家牦牛更多的遗传缺陷。牦牛的驯化，不仅对青藏高原居民的生产生活方式产生了深远影响，也改变了牦牛自身的表型、遗传特征及其对环境的适应性。

为进一步探究牦牛的驯化过程和群体动态，2015年，Qiu等人^[59]对中国26个地区的13头野牦牛、48头未经选育的家牦牛和11头经过严格选育的天祝白牦牛进行全基因组重测序，构建了包含1400万个位点的全基因组遗传变异图谱，详细解析了野牦牛和家牦牛的遗传变异以及人工选择作用在家牦牛基因组中留下的印

记。研究发现,在家牦牛基因组中有209个基因受到了明显的选择,这些基因可能与温顺行为和经济性状相关;通过重建牦牛的群体动态和分化历史(图2),推算牦牛的驯化始于7300年前,家牦牛的种群数量在3600年前增长到驯化之初的6倍。Qiu等人^[59]推算的牦牛驯化时间早于考古学证据显示的牦牛驯化时间,而与根据植被和野火变化推测的青藏高原原始牧业出现的时间(距今约8000年前)接近^[60];家牦牛种群数量显著增长的时间与基于考古学证据提出的农业革新促使古人类永久定居青藏高原高海拔地区的时间一致^[11],也和人类群体遗传学数据推算的青藏高原史前人群在新石器时代早期和全新世晚期两次大规模增长的时间吻合^[16]。

上述研究工作^[59]为理解牦牛驯化与人类定居青藏高原之间的联系提供了遗传学新视角,但并未阐释关于牦牛驯化地点以及传播路线的相关问题。全面、清晰地理解牦牛驯化、青藏高原游牧经济形成发展、人类大规模永久定居以及生计模式演变等关键科学问题,除了需要了解牦牛驯化时间和群体大小变化以外,牦牛驯化的地点以及驯化以后在青藏高原传播扩散的过程也需要得到格外关注。2020年,Chai等人^[33]进一步对青藏高原32个不同地点采集的91头家牦牛和1头野牦牛的血液标本进行了全基因组重测序和群体遗传学分析,并将这些家牦牛划分为3个主要类群(图1)。其中,主要分布于青藏高原东南部昌都地区的类群1最先从野

牦牛中分化出来,属于最原始的家牦牛支系,然后是分布于高原中南部拉萨至西部阿里地区的类群2,系统发育地位最年轻的类群3主要分布在青藏高原东北部。现代家牦牛的这种区域聚类关系表明,牦牛的驯化可能最早发生在青藏高原东南部,随后,驯化后的家牦牛向高原中南部、西部和东北部扩散^[33]。

Chai等人^[33]还发现了11个与代谢和免疫相关的基因,它们在家牦牛和野牦牛之间表现出明显的差异,推测可能受到了驯化事件的影响。研究还发现,家牦牛、野牦牛和西藏黄牛之间存在明显的基因渐渗^[33]。相关研究工作^[61,62]表明,在过去至少1500年的时间里,牦牛通过连续不断地与黄牛杂交遗传了黄牛1.3%的基因组,特别是与神经传递和驯化选择有关的基因(如*MITF*基因),使其变得更加温顺、易于管理;而西藏黄牛从牦牛基因库中获得了~1.22%的基因组,尤其是与高寒缺氧环境适应有关的基因(如*EGLN1*、*EGLN2*和*HIF3a*基因),使其得以快速适应青藏高原高海拔环境。最新的一项研究^[63]发现,近90%的现代家牦牛具有来自黄牛的遗传渐渗,家牦牛不同毛色的出现与黄牛毛色基因的渗入和变异密切相关。

现阶段不论是现代牦牛的线粒体DNA研究还是全基因组研究,用于遗传学分析的野牦牛样本数量相对较少,多数的现代牦牛样本来自家牦牛群体。这种家养群体样本量多、野生群体样本量少的不对称取样分析可能会对牦牛驯化相关问题的分析结果造成一定的偏

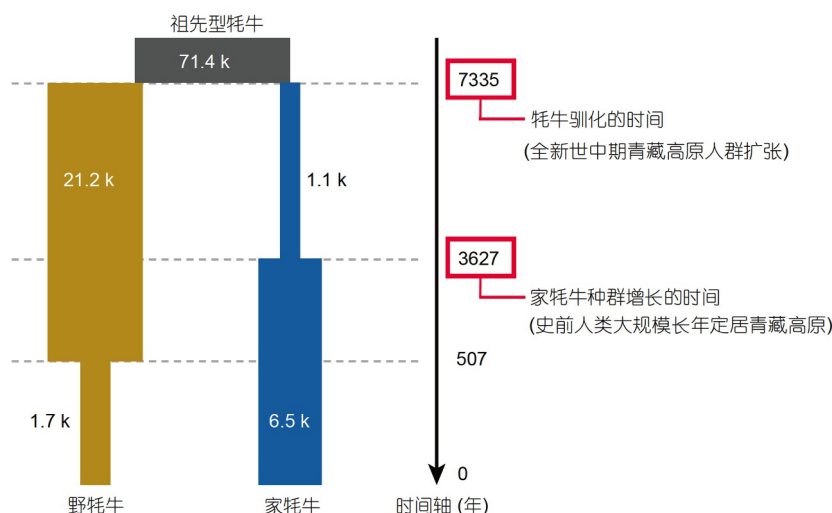


图2 (网络版彩色) 牦牛的驯化时间及种群变化历史(据Qiu等人^[59]修改,矩形的宽度和数值对应有有效种群大小;青藏高原人群扩张依据Qi等人^[16];史前人类大规模长年定居青藏高原依据Chen等人^[11])

Figure 2 (Color online) The domestication time and population history of yak (modified by Qiu et al.^[59], and the width and values of rectangles show the effective population size; the expansion of human population on the Tibetan Plateau is based on Qi et al.^[16], and the permanent human occupation of the Tibetan Plateau is based on Chen et al.^[11])

差. 近年来, 多项全基因组分析^[2,61-63]已经证实, 近缘牛种之间的杂交渐渗是一种较为普遍的现象. 野牦牛与家牦牛之间没有生殖隔离, 二者可以杂交并产生完全可育的后代; 牦牛和黄牛虽然属于牛属的两个种, 但也可杂交产下兼具牦牛耐寒性和黄牛生产力的犏牛, 虽然公犏牛不育, 但母犏牛可以正常繁育后代. 黄牛的基因渗入也是牦牛遗传多样性的主要来源, 对不同家牦牛品种的形成具有重要意义.

3 讨论与展望

家牦牛作为青藏高原牧民重要的生活和经济来源, 是当地畜牧业经济中不可缺少的重要畜种, 对现代高寒牧区生态系统的维持和社会发展起到了不可估量的作用^[64]. 牦牛的驯化也对青藏高原早期农业人群的适应和定居, 以及青藏高原游牧经济的发展和高寒文明的形成起到了巨大的推动作用^[20]. 目前已发表的考古学和遗传学研究虽在一定程度上为牦牛的驯化过程和群体演化历史提供了线索, 但相比于其他家养动物, 如黄牛^[65,66]、狗(*Canis lupus familiaris*)^[67,68]、猪(*Sus scrofa domestica*)^[69]、绵羊^[70]、山羊(*Capra hircus*)^[71,72]、骆驼(*Camelus bactrianus*和*C. dromedarius*)^[73,74]等, 青藏高原牦牛的驯化传播历史还有很多不甚明晰之处, 特别是在牦牛驯化时间的问题上, 现阶段的考古学研究与遗传学研究获得的结果差异较大^[23,48,59].

3.1 牦牛驯化的时间和区域问题

根据青藏高原现有的考古遗址资料, 拉萨曲贡遗址出土的家牦牛骨骼遗存是目前已知年代最早的人类成功驯化牦牛的实物资料和直接证据^[23], 但因存在炭屑测年老碳效应, 其年代不会超过距今3750年. 虽然遗传学研究结果显示牦牛的驯化可能早到距今7300年前的全新世中期^[59], 但目前尚无考古学证据的支撑. 青藏高原新石器时代遗址和早期农业的出现不早于距今5200年^[11,21], 早于这一年代的青藏高原人群尚处于狩猎采集时代, 在相应的考古遗址中迄今未曾报道过任何家牦牛遗存.

距今3600年以前, 农业革新促使史前人类永久定居至青藏高原高海拔地区^[11], 而家牦牛的种群数量也是在3600年前增长到了驯化之初的6倍^[59], 牦牛的驯化和种群数量的增长与人类向青藏高原扩张、定居的历史高度相关, 表明了牦牛的驯化和利用在人类永久定居青藏高原和随后的社会稳定发展的过程中发挥了重

要作用. Peng等人^[75]基于考古学资料和遗传学研究, 揭示了青藏高原畜牧业建立的时间也是在距今3600年前. 考虑到曲贡遗址炭屑测年结果相对偏老, 曲贡遗址中最早出现的家牦牛可能与距今3600年前史前农业人群大规模定居青藏高原以及青藏高原畜牧业形成的时间一致.

关于最早驯化牦牛的区域, 无论是基于现有的考古学证据还是遗传学分析得到的结果, 都指示牦牛的驯化地点应该位于青藏高原的南部, 最有可能是西藏昌都或拉萨地区. 现代遗传学研究结果表明, 驯化后的家牦牛随后分别向青藏高原西部和东北部地区传播扩散; 而现有的考古学证据破碎零散, 在时间和空间上不连续, 并不足以反映牦牛的传播路线, 青藏高原牦牛牧业的发展过程仍不清晰.

3.2 牦牛驯化的可能模式

在所有家养动物中, 狗是最早被人类驯化的动物, 也是唯一被狩猎采集人群驯化的动物^[67,68], 其他所有的家养动物均是在农业普及之后才被农业人群驯化的^[76,77]. 虽然根据遗传学推算的牦牛驯化时间可能早到距今7300年^[59], 但青藏高原海拔3000 m以下的河谷地带在5200年前尚处于狩猎采集时代, 海拔4000 m以上的高海拔地区的新石器考古遗址均不早于距今4000年. 虽然狩猎采集人群在早全新世就以季节性游猎的方式生活在夏达错、切热、邱桑、参雄杂朔、西大滩等海拔4000 m以上区域^[12,78-83], 但主动驯化野牦牛的可能性不大. 野牦牛生性凶猛, 要想成功驯化野牦牛需要长期对狩猎来的野牦牛进行圈养和管理, 还需要掌握一定的驯化动物的经验和知识^[5], 而狩猎采集人群并不长年定居在固定区域, 也不具备驯化动物的专业知识. 牦牛可能与除了狗以外的其他家养动物一样, 也是被农业人群成功驯化的.

西亚驯化的黄牛至少在距今5000年前传入中国北方地区^[84], 不晚于4000年前传入青藏高原^[85,86]. 黄牛传入青藏高原的时间要早于家牦牛出现的时间, 因此牦牛的驯化可能发生在黄牛传入高原之后. 现代遗传学研究已经证实, 青藏高原地区的牦牛和黄牛共享了彼此一部分的遗传成分, 特别是与驯化选择相关的基因从黄牛群体渗入到了牦牛群体中^[62]. 我们可以合理推测: 黄牛驯化的思想、技术以及黄牛温顺基因的渗入促进了青藏高原早期人群对野牦牛的驯化. 尽管野牦牛与黄牛实际的杂交过程可能较为复杂, 若考虑其中

最为理想的两种级进杂交的情况,即杂交后代(母犏牛)持续地与野牦牛或者持续地与黄牛进行回交(图3),一方面会使得其中一部分的杂交后代中牦牛的血统逐渐恢复,同时在一代又一代的人为管理下,牦牛的野性逐渐褪去进而出现驯化的家牦牛;另一方面也会使得另外一部分的杂交后代中牦牛的血统逐渐被稀释,黄牛的血统逐渐恢复,并因保留了牦牛特有的与高寒缺氧环境适应有关的基因而逐渐适应青藏高原高海拔环境。驯化后的家牦牛能够更好地在人为控制下利用黄牛无法利用的青藏高原大面积高寒草甸^[87],而与牦牛的杂交也使得黄牛群体获得了高寒缺氧适应基因而得以在青藏高原生存并向更高海拔区域扩散。牦牛的驯化和黄牛对高原的适应,成为史前人类大规模长年定居青藏高原重要的生存基础。当然,这一假说还需要古DNA研究的证实,今后应当从古基因组角度寻找早期牦牛与黄牛杂交的证据,尤其是针对同时出土了黄牛和牦牛遗存的遗址系统开展古基因组研究工作,理解黄牛传入青藏高原对牦牛驯化可能产生的深刻影响。

3.3 古DNA是研究牦牛驯化问题的重要途径

野牦牛是在何时、何地、以何种方式被史前人类成功驯化的,最终还是要依靠考古遗址的新发现、系统的动物考古分析鉴定以及针对牦牛遗存开展古DNA研究来解答。虽然青藏高原上考古遗址较多,但目前系统开展过动物考古学研究的遗址只占少数,已出土的牦牛骨骼遗存也均未进行古DNA鉴定分析。由于目前关于牦牛骨骼形态鉴定的研究全部基于完整的现代标

本^[29,88],而考古材料相对破碎,往往缺乏关键的形态鉴定特征部位,鉴定结果可能存在一定的误差。青藏高原上一些未鉴定出牦牛遗存的考古遗址,特别是曾报道有牛骨出土的遗址,如昌都卡若遗址(距今5000~4000年)或许具有重要的研究价值。一方面,卡若遗址的年代要比拉萨曲贡遗址(距今3750~3500年)更早,若现代遗传学推算的牦牛驯化时间正确,那么卡若先民很可能已经驯化了牦牛并发展出了牦牛牧业;另一方面,现代遗传学研究也显示昌都地区的现生家牦牛属于最原始的家牦牛支系,最先从野牦牛群体中分化出来。在对卡若遗址出土的这些牛骨遗存进行筛选和鉴定时,除传统的动物考古学方法以外,ZooMS(proteomic zooarchaeology by mass spectrometry screening,蛋白质质谱动物考古学)技术也是一种快速有效的手段^[89]。

尽管目前已开展一系列遗传学研究来探讨牦牛驯化和群体演化历史,但由于缺乏古DNA研究工作,现代遗传学结果与考古学证据之间的差异无法得到很好地解释。而古DNA作为联系考古学和遗传学的理想纽带,不仅能够从分子水平对形态学无法确定种属的动物骨骼遗存进行精确的物种鉴定,在此基础上还可针对古代牦牛遗存深入开展SNP组成和功能基因等分析,以确定其属于家牦牛还是野牦牛。古DNA数据也能与现代遗传学数据相结合进行对比分析,并借助古代样本的碳十四测年结果为分子钟分析提供可靠的年代校准,从而弥补现代DNA研究的不足。历时性的古DNA能够更加全面深入地揭示青藏高原牦牛驯化起源和扩散的时空地理框架,丰富我们对于牦牛驯化初始过程的理解。近年来牦牛现代遗传学研究工作的不断开展以及

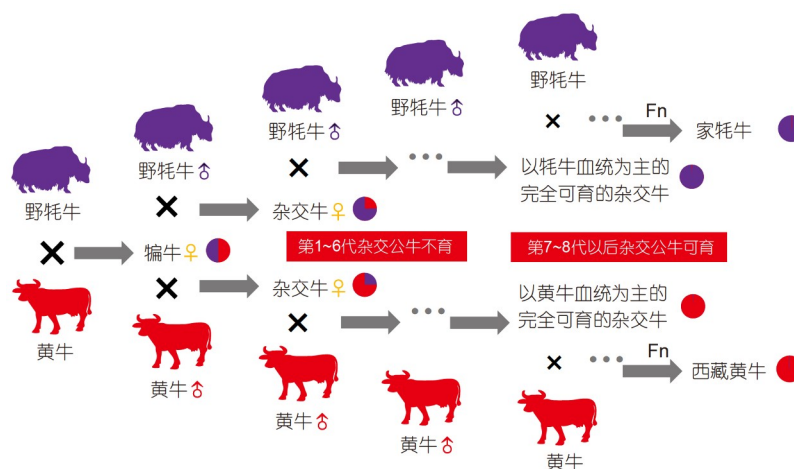


图3 (网络版彩色)牦牛杂交驯化假说示意图

Figure 3 (Color online) Schematic illustration of hypothetical hybridization pathway of yak domestication

牦牛全基因组序列的发表,为后续针对考古遗址中出土的牦牛遗存开展古DNA研究提供了便利和参考。

此外,在缺少牦牛遗存作为古DNA研究材料的情况下,古环境DNA技术可作为研究牦牛驯化问题的新手段。古环境DNA(ancient environmental DNA, ancient eDNA)是指保存于粪化石、牙结石、冰川、冻土、泥炭、湖泊、海洋、洞穴和遗址堆积物等古环境样品中的生物古DNA^[90-92]。目前古环境DNA已形成较完善的研究体系,不用依赖化石材料便可对古环境样品中大部分的动物、植物和微生物物种进行检测^[93],已在丹尼索瓦人和尼安德特人古环境基因组^[94,95]、美洲黑熊和欧洲野牛古环境基因组^[96,97]等研究方向取得了重要进展。相信今后利用古环境DNA技术,从青藏高原不同地区的湖泊沉积物和考古遗址堆积物中寻找并恢复古

代牦牛的遗传及时空分布信息,也能为青藏高原牦牛的驯化历史提供新的见解。

综上,青藏高原牦牛的驯化历史目前仍不清晰,牦牛牧业何时在青藏高原建立、发展、传播以及如何同外来传入的耐寒麦类作物以及绵羊、山羊一道深刻改变高原人群的生业模式,这些关键科学问题还没有得到很好地回答。因此,要厘清青藏高原牦牛的驯化和利用历史,仍需开展更多动物考古研究工作,尤其是对青藏高原新石器考古遗址中出土的牛科动物骨骼遗存进行系统的鉴定和分析。借助考古学、现代遗传学以及古DNA技术等多学科方法的交叉运用,我们有理由相信,青藏高原牦牛的驯化过程和传播历史,黄牛传入高原对牦牛驯化可能产生的重要影响以及人类在青藏高原扩散和定居的历史定会逐渐明晰。

致谢 感谢兰州大学陈杰博士和杨继帅博士在论文写作过程中参与讨论和提供帮助。

参考文献

- Gerald W, Han J L, Long R J. The Yak. Bangkok: FAO Regional Office for Asia and the Pacific Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2003
- Wu D D, Ding X D, Wang S, et al. Pervasive introgression facilitated domestication and adaptation in the *Bos* species complex. *Nat Ecol Evol*, 2018, 2: 1139–1145
- Luo X, Zhou Y, Zhang B, et al. Understanding divergent domestication traits from the whole-genome sequencing of swamp- and river-buffalo populations. *Natl Sci Rev*, 2020, 7: 686–701
- Deng T, Wang X, Fortelius M, et al. Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of ice age megaherbivores. *Science*, 2011, 333: 1285–1288
- Olsen S J. Fossil ancestry of the yak, its cultural significance and domestication in Tibet. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia*, 1990, 142: 73–100
- Qian Y W. The Origin of Domesticated Animal: Biohistory (in Chinese). Beijing: Science Press, 1979 [钱燕文. 饲养动物的起源: 生物史. 北京: 科学出版社, 1979]
- Schaller G B, Liu W. Distribution, status, and conservation of wild yak *Bos grunniens*. *Biol Conserv*, 1996, 76: 1–8
- Leslie D M, Schaller G B. *Bos grunniens* and *Bos mutus* (Artiodactyla: Bovidae). *Mamm Species*, 2009, 836: 1–17
- Zhang K, Lenstra J A, Zhang S, et al. Evolution and domestication of the Bovini species. *Anim Genet*, 2020, 51: 637–657
- Buck C E, Bard E. A calendar chronology for Pleistocene mammoth and horse extinction in North America based on Bayesian radiocarbon calibration. *Quat Sci Rev*, 2007, 26: 2031–2035
- Chen F H, Dong G H, Zhang D J, et al. Agriculture facilitated permanent human occupation of the Tibetan Plateau after 3600 B.P. *Science*, 2015, 347: 248–250
- Meyer M C, Aldenderfer M S, Wang Z, et al. Permanent human occupation of the central Tibetan Plateau in the early Holocene. *Science*, 2017, 355: 64–67
- Zhang X L, Ha B B, Wang S J, et al. The earliest human occupation of the high-altitude Tibetan Plateau 40 thousand to 30 thousand years ago. *Science*, 2018, 362: 1049–1051
- Chen F, Welker F, Shen C C, et al. A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature*, 2019, 569: 409–412
- Zhang D, Xia H, Chen F, et al. Denisovan DNA in Late Pleistocene sediments from Baishiya Karst Cave on the Tibetan Plateau. *Science*, 2020, 370: 584–587
- Qi X, Cui C, Peng Y, et al. Genetic evidence of Paleolithic colonization and neolithic expansion of modern humans on the Tibetan Plateau. *Mol Biol Evol*, 2013, 30: 1761–1778
- Ding M, Wang T, Ko A M S, et al. Ancient mitogenomes show plateau populations from last 5200 years partially contributed to present-day

- Tibetans. *Proc R Soc B*, 2020, 287: 20192968
- 18 Wang H, Yang M A, Wangdue S, et al. Human genetic history on the Tibetan Plateau in the past 5100 years. *Sci Adv*, 2023, 9: eadd5582
 - 19 Zhang D D, Bennett M R, Cheng H, et al. Earliest parietal art: Hominin hand and foot traces from the middle Pleistocene of Tibet. *Sci Bull*, 2021, 66: 2506–2515
 - 20 Chen F H, Xia H, Gao Y, et al. The processes of prehistoric human activities in the Tibetan Plateau: Occupation, adaptation and permanent settlement (in Chinese). *Sci Geol Sin*, 2022, 42: 1–14 [陈发虎, 夏欢, 高玉, 等. 史前人类探索、适应和定居青藏高原的历程及其阶段性讨论. *地理科学*, 2022, 42: 1–14]
 - 21 Lü H L. Local millet farming and permanent occupation on the Tibetan Plateau. *Sci China Earth Sci*, 2023, 66: 430–434 [吕红亮. 青藏高原粟作本地化与永久定居. *中国科学: 地球科学*, 2023, 66: 430–434]
 - 22 Ren L L. A study on animal exploitation strategies from the late Neolithic to Bronze Age in northeastern Tibetan Plateau and its surrounding areas, China (in Chinese). Doctor Dissertation. Lanzhou: Lanzhou University, 2017 [任乐乐. 青藏高原东北部及其周边地区新石器晚期至青铜时代先民利用动物资源的策略研究. 博士学位论文. 兰州: 兰州大学, 2017]
 - 23 Institute of Archaeology, Chinese Academy of Social Sciences and Bureau of Cultural Relics Tibet Autonomous Region. *Qugong in Lhasa* (in Chinese). Beijing: Encyclopedia of China Publishing House, 1999 [中国社会科学院考古研究所和西藏自治区文物局. 拉萨曲贡. 北京: 中国大百科全书出版社, 1999]
 - 24 Dong G, Ren L, Jia X, et al. Chronology and subsistence strategy of Nuomuhong Culture in the Tibetan Plateau. *Quat Int*, 2016, 426: 42–49
 - 25 Han J H, Bai W L, Zhen Q, et al. 2018 excavation of Xuewei tomb No. 1 of the Reshui tomb cluster, Dulan county, Qinghai (in Chinese). *Archaeology*, 2021, (8): 45–70 [韩建华, 白文龙, 甄强, 等. 青海都兰县热水墓群2018血渭一号墓. *考古*, 2021, (8): 45–70]
 - 26 Ren L L, Dong G H, Li H M, et al. Dating human settlement in the East-Central Tibetan Plateau during the Late Holocene. *Radiocarbon*, 2018, 60: 137–150
 - 27 Lü H L. Excavation report of Dingdong dwelling site in Ngari Prefecture, Tibet (in Chinese). *Archaeology*, 2007, (11): 2–105 [吕红亮. 西藏阿里地区丁东居住遗址发掘简报. *考古*, 2007, (11): 2–105]
 - 28 Wang Y R, Gao Y, Zhang Z W, et al. Human-animal-environment dynamics and formation of pastoralism in the southern Tibetan Plateau during the Middle-Late Holocene. *Quat Res*, 2023, 114: 30–51
 - 29 Henan Provincial Institute of Cultural Heritage and Archaeology. *Zooarchaeology Volume 3* (in Chinese). Beijing: Cultural Relics Press, 2019 [河南省文物考古研究院. *动物考古*(第3辑). 北京: 文物出版社, 2019]
 - 30 Tong T, Li L H, Trinle T R, et al. Guruyam Cemetery and Chuvthag Cemetery in Ngari Prefecture, Xizang (in Chinese). *Archaeology*, 2015, (7): 29–50 [全涛, 李林辉, 赤列次仁, 等. 西藏阿里地区故如甲木墓地和曲踏墓地. *考古*, 2015, (7): 29–50]
 - 31 Zhang Z W, Lü H L. Identification and analysis of faunal remains from Dkar dung site of Mnga'ris, West Tibet (in Chinese). *J Tibetol*, 2017, (1): 252–321 [张正为, 吕红亮. 西藏西部阿里卡尔东遗址2013年试掘出土动物遗存鉴定与分析. *藏学学刊*, 2017, (1): 252–321]
 - 32 Hu S M, Zhang J L. Mammalian remains and their significance at the Chaxiutang sacrificial site in Nagqu, Xizang (in Chinese). In: *Article Collection of the 2007 Zhengzhou International Symposium on Zooarchaeology, China*. Zhengzhou: Henan Provincial Bureau of Cultural Relics, 2007. 241–251 [胡松梅, 张建林. 西藏那曲察秀塘祭祀遗址哺乳动物遗存及其意义. 见: 2007年中国郑州动物考古国际学术研讨会论文集. 郑州: 河南省文物局, 2007. 241–251]
 - 33 Chai Z, Xin J, Zhang C, et al. Whole-genome resequencing provides insights into the evolution and divergence of the native domestic yaks of the Qinghai-Tibet Plateau. *BMC Evol Biol*, 2020, 20: 137
 - 34 Cultural Relics Management Committee of Xizang Autonomous Region and History Department of Sichuan University. *Karuo in Changdu* (in Chinese). Beijing: Cultural Relics Press, 1985 [西藏自治区文物管理委员会和四川大学历史系. 昌都卡若. 北京: 文物出版社, 1985]
 - 35 Wu R X. Investigation and trial excavation of the Talitaliha site of Nuomuhong Culture in Dulan County, Qinghai Province (in Chinese). *Acta Archaeol Sin*, 1963, (1): 17–155 [吴汝祥. 青海都兰县诺木洪塔里他里哈遗址调查与试掘. *考古学报*, 1963, (1): 17–155]
 - 36 Zhong C F. Large copper yak unearthed in Tianzhu County, Gansu Province (in Chinese). *Cult Relic*, 1981, 11: 89 [钟长发. 甘肃天祝县出土大型铜牦牛. *文物*, 1981, 11: 89]
 - 37 Ren N Q. Qiang culture—Another root of Chinese culture (in Chinese). *J Chin Cult*, 1995, (2): 48–54 [任乃强. 羌文化——中华文化的又一根. *中华文化论坛*, 1995, (2): 48–54]
 - 38 Wang Y J. Study on yak images in rock paintings of the Yushu Tongtian River basin (in Chinese). *China Tibetol*, 2018, (1): 77–88 [王永军. 玉树通天河流域岩画中牦牛图像研究. *中国藏学*, 2018, (1): 77–88]
 - 39 Dong G H, Wang Z L, Ren L L, et al. A comparative study of ^{14}C dating on charcoal and charred seeds from Late Neolithic and Bronze Age Sites in Gansu and Qinghai Provinces, NW China. *Radiocarbon*, 2014, 56: 157–163
 - 40 Gao Y, Yang J, Ma Z, et al. New evidence from the Qugong site in the central Tibetan Plateau for the prehistoric Highland Silk Road. *Holocene*, 2020, 31: 230–239
 - 41 Frantz L A F, Bradley D G, Larson G, et al. Animal domestication in the era of ancient genomics. *Nat Rev Genet*, 2020, 21: 449–460

- 42 Leonard J A, Wayne R K, Wheeler J, et al. Ancient DNA evidence for old world origin of new world dogs. *Science*, 2002, 298: 1613–1616
- 43 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
- 44 Sheng G L, Yuan J X, Hou X D, et al. Introduction to Ancient DNA Research (in Chinese). Wuhan: China University of Geosciences Press, 2019 [盛桂莲, 袁俊霞, 侯新东, 等. 古DNA研究概论. 武汉: 中国地质大学出版社, 2019]
- 45 Brown W M, George Jr M, Wilson A C. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1979, 76: 1967–1971
- 46 Brown W M. Mechanisms of evolution in animal mitochondrial DNA. *Ann NY Acad Sci*, 1981, 361: 119–132
- 47 Gray M W, Burger G, Cedergren R, et al. A genomics approach to mitochondrial evolution. *Biol Bull*, 1999, 196: 400–403
- 48 Guo S, Savolainen P, Su J, et al. Origin of mitochondrial DNA diversity of domestic yaks. *BMC Evol Biol*, 2006, 6: 73
- 49 Wang Z, Shen X, Liu B, et al. Phylogeographical analyses of domestic and wild yaks based on mitochondrial DNA: New data and reappraisal. *J Biogeogr*, 2010, 37: 2332–2344
- 50 Li R, Wang S, Xu S, et al. Novel Y-chromosome polymorphisms in Chinese domestic yak. *Anim Genet*, 2014, 45: 449–452
- 51 Wang Z, Yonezawa T, Liu B, et al. Domestication relaxed selective constraints on the yak mitochondrial genome. *Mol Biol Evol*, 2011, 28: 1553–1556
- 52 Wang X, Pei J, Bao P, et al. Mitogenomic diversity and phylogeny analysis of yak (*Bos grunniens*). *BMC Genomics*, 2021, 22: 325
- 53 Fleischmann R D, Adams M D, White O, et al. Whole-genome random sequencing and assembly of *Haemophilus influenzae* Rd. *Science*, 1995, 269: 496–512
- 54 Lin C P, Danforth B N. How do insect nuclear and mitochondrial gene substitution patterns differ? Insights from Bayesian analyses of combined datasets. *Mol PhyloGenet Evol*, 2004, 30: 686–702
- 55 Grossman S R, Andersen K G, Shlyakhter I, et al. Identifying recent adaptations in large-scale genomic data. *Cell*, 2013, 152: 703–713
- 56 Qiu Q, Zhang G, Ma T, et al. The yak genome and adaptation to life at high altitude. *Nat Genet*, 2012, 44: 946–949
- 57 Wang K, Hu Q, Ma H, et al. Genome-wide variation within and between wild and domestic yak. *Mol Ecol Resour*, 2014, 14: 794–801
- 58 Xie X, Yang Y, Ren Q, et al. Accumulation of deleterious mutations in the domestic yak genome. *Anim Genet*, 2018, 49: 384–392
- 59 Qiu Q, Wang L, Wang K, et al. Yak whole-genome resequencing reveals domestication signatures and prehistoric population expansions. *Nat Commun*, 2015, 6: 10283
- 60 Mieke G, Mieke S, Böhner J, et al. How old is the human footprint in the world's largest alpine ecosystem? A review of multiproxy records from the Tibetan Plateau from the ecologists' viewpoint. *Quat Sci Rev*, 2014, 86: 190–209
- 61 Chen N, Cai Y, Chen Q, et al. Whole-genome resequencing reveals world-wide ancestry and adaptive introgression events of domesticated cattle in East Asia. *Nat Commun*, 2018, 9: 2337
- 62 Medugorac I, Graf A, Grohs C, et al. Whole-genome analysis of introgressive hybridization and characterization of the bovine legacy of Mongolian yaks. *Nat Genet*, 2017, 49: 470–475
- 63 Liu X F, Liu, W Y, Lenstra, J A, et al. Evolutionary origin of genomic structural variations in domestic yaks. *Nat Commun*, 2023, 14: 5617
- 64 Wang L Z. Genomic evidence for yak domestication (in Chinese). Doctor Dissertation. Lanzhou: Lanzhou University, 2016 [王理中. 牦牛驯化的基因组学证据. 博士学位论文. 兰州: 兰州大学, 2016]
- 65 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
- 66 Chen N B, Lei C Z. The origins and utilization history of Chinese cattle as revealed by DNA analysis (in Chinese). *Quat Sci*, 2022, 42: 92–100 [陈宁博, 雷初朝. 从DNA角度认识中国黄牛的起源和利用历史. 第四纪研究, 2022, 42: 92–100]
- 67 Hare B, Brown M, Williamson C, et al. The domestication of social cognition in dogs. *Science*, 2002, 298: 1634–1636
- 68 Perri A R, Feuerborn T R, Frantz L A F, et al. Dog domestication and the dual dispersal of people and dogs into the Americas. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118: e2010083118
- 69 Larson G, Dobney K, Albarella U, et al. Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. *Science*, 2005, 307: 1618–1621
- 70 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 B*, 2005, 272: 2211–2217
- 71 Zeder M A, Hesse B. The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros Mountains 10000 years ago. *Science*, 2000, 287: 2254–2257
- 72 Luikart G, Gielly L, Excoffier L, et al. Multiple maternal origins and weak phylogeographic structure in domestic goats. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 5927–5932
- 73 Lister A M. Remedies for windy camels. *Nature*, 1997, 390: 658–659
- 74 Fitak R R, Mohandesan E, Corander J, et al. Genomic signatures of domestication in Old World camels. *Commun Biol*, 2020, 3: 316
- 75 Peng M S, Liu Y H, Shen Q K, et al. Genetic and cultural adaptations underlie the establishment of dairy pastoralism in the Tibetan Plateau. *BMC Biol*, 2023, 21: 208

- 76 Zeder M A. Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin: Origins, diffusion, and impact. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 11597–11604
- 77 Larson G, Fuller D Q. The evolution of animal domestication. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2014, 45: 115–136
- 78 Lü H L. Re understanding of the Paleolithic Age in Tibet—Taking the locus on the northeast bank of Xardai Co Lake, Rutog County, Ngari as the centre (in Chinese). *Archaeology*, 2011, (3): 59–68 [吕红亮. 西藏旧石器时代的再认识——以阿里日土县夏达错东北岸地点为中心. *考古*, 2011, (3): 59–68]
- 79 Lü H L. Late Pleistocene and Holocene hunter-gatherers on the Tibetan Plateau (in Chinese). *J Tibetol*, 2014, (2): 1–27 [吕红亮. 更新世晚期至全新世中期青藏高原的狩猎采集者. *藏学学刊*, 2014, (2): 1–27]
- 80 Zhang D, Zhang N, Wang J, et al. Comment on “Permanent human occupation of the central Tibetan Plateau in the early Holocene”. *Science*, 2017, 357: eaam8273
- 81 Wang L, Zhang H, Zhang D D, et al. New evidence of prehistoric human activity on the central Tibetan Plateau during the early to middle Holocene. *Holocene*, 2023, 33: 1196–1206
- 82 Han F, Cai L H, Du W et al. A study on the microblade technology from the Deng’equ valley in South Qinghai Plateau (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2018, 37: 53–69 [韩芳, 蔡林海, 杜玮, 等. 青南高原登额曲流域的细石叶工艺. *人类学学报*, 2018, 37: 53–69]
- 83 Brantingham P J, Xing G, Madsen D B, et al. Late occupation of the high-elevation northern Tibetan Plateau based on cosmogenic, luminescence, and radiocarbon ages. *Geoarchaeology*, 2013, 28: 413–431
- 84 Cai D, Zhang N, Zhu S, et al. Ancient DNA reveals evidence of abundant aurochs (*Bos primigenius*) in Neolithic Northeast China. *J Archaeol Sci*, 2018, 98: 72–80
- 85 Flad R K, Yuan J, Li S C. Zooarcheological evidence for animal domestication in northwest China. *Dev Quat Sci*, 2007, 9: 167–203
- 86 Cai D W, Luan Y, Gao Y Y. Molecular archaeological research on ancient cattle from the Early Bronze Age Changning site, Qinghai Province. *Asian Archaeol*, 2015, 3: 167–175
- 87 Wang H C, Zhou J W, Long R J. Comparative study on rumen fermentation characteristics of yaks (in Chinese). In: Article Collection of the 11th National Symposium on Animal Nutrition of the Animal Nutrition Branch of the Chinese Association of Animal Science and Veterinary Medicine. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2012. 1 [王虎成, 周建伟, 龙瑞军. 牦牛瘤胃发酵特征对比性研究. 见: 中国畜牧兽医学会动物营养学分会第十一次全国动物营养学术研讨会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2012. 1]
- 88 She Q S. Anatomy of the metacarpus, phalanges and sesamoids of Bactrian camel, yak, cattle, yak-cattle hybrid and buffalo (in Chinese). Doctor Dissertation. Lanzhou: Lanzhou University, 2008 [余秋生. 双峰驼、牦牛、黄牛、犏牛和水牛的掌骨、指骨及籽骨的解剖学研究. 博士学位论文. 兰州: 兰州大学, 2008]
- 89 Buckley M, Collins M, Thomas-Oates J, et al. Erratum: Species identification by analysis of bone collagen using matrix-assisted laser desorption/ionisation time-of-flight mass spectrometry. *Rapid Comm Mass Spect*, 2010, 24: 3372
- 90 Willerslev E, Hansen A J, Christensen B, et al. Diversity of Holocene life forms in fossil glacier ice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 8017–8021
- 91 Gu Z Q, Wang Y C, Liu Y Q, et al. Ancient environmental DNA and environmental archaeology (in Chinese). *Quat Sci*, 2020, 40: 295–306 [顾政权, 王昱程, 刘勇勤, 等. 古环境DNA与环境考古. *第四纪研究*, 2020, 40: 295–306]
- 92 Capo E, Giguët-Covex C, Rouillard A, et al. Lake sedimentary DNA research on past terrestrial and aquatic biodiversity: Overview and recommendations. *Quaternary*, 2021, 4: 6
- 93 Wang Y, Pedersen M W, Alsos I G, et al. Late quaternary dynamics of Arctic biota from ancient environmental genomics. *Nature*, 2021, 600: 86–92
- 94 Vernot B, Zavala E I, Gómez-Olivencia A, et al. Unearthing Neanderthal population history using nuclear and mitochondrial DNA from cave sediments. *Science*, 2021, 372: eabf1667
- 95 Zavala E I, Jacobs Z, Vernot B, et al. Pleistocene sediment DNA reveals hominin and faunal turnovers at Denisova Cave. *Nature*, 2021, 595: 399–403
- 96 Pedersen M W, De Sanctis B, Saremi N F, et al. Environmental genomics of Late Pleistocene black bears and giant short-faced bears. *Curr Biol*, 2021, 31: 2728–2736.e8
- 97 Gelabert P, Sawyer S, Bergström A, et al. Genome-scale sequencing and analysis of human, wolf and bison DNA from 25000-year-old sediment. *Curr Biol*, 2021, 31: 3564–3574

Summary for “青藏高原牦牛驯化的考古学与遗传学研究进展及展望”

Review and prospect of archaeological and genetic research on yak domestication on the Tibetan Plateau

Shungang Chen^{1,2,3}, Yu Gao^{1,2}, Ningbo Chen⁴, Qiang Qiu⁵, Yucheng Wang^{1,2,6}, Xiaoyan Yang^{1,7,8} & Fahu Chen^{1,2,7*}

¹ Group of Alpine Paleocology and Human Adaptation (ALPHA), Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

² State Key Laboratory of Tibetan Plateau Earth System, Environment and Resources (TPESER), Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

³ University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

⁴ Key Laboratory of Animal Genetics, Breeding and Reproduction of Shaanxi Province, College of Animal Science and Technology, Northwest A&F University, Yangling 712100, China;

⁵ School of Ecology and Environment, Northwestern Polytechnical University, Xi'an 710072, China;

⁶ Department of Zoology, University of Cambridge, Cambridge CB2 3EJ, UK;

⁷ Key Laboratory of Western China's Environmental Systems (Ministry of Education), College of Earth and Environmental Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China;

⁸ Key Scientific Research Base of Bioarchaeology in Cold and Arid Regions (State Administration of Cultural Heritage), Lanzhou 730000, China

* Corresponding author, E-mail: fchen@itpcas.ac.cn

The domestic yak is a key animal species that facilitated prehistoric human exploring and settling on the Tibetan Plateau, particularly for permanent establishment in the high-altitude areas. It is hence well known as the “boat of the plateau” and “omnipotent livestock”. As the most important livestock on the Tibetan Plateau, domestic yak has provided the herdsman with meat, milk, transport power, fur, fuel and other necessary resources for production and life. However, limited by archaeological materials and disciplinary developments, the domestication process of yak is still not clear. Here we give an overview on the current status of yak domestication and how it is associated with human settlement on the Tibetan Plateau, from a multidisciplinary perspective mainly involving archaeological and genetic evidence, and also discuss into the possible directions for further studies concerning this issue. At present, the skeletal remains of yak unearthed from archaeological sites on the Tibetan Plateau are very limited. There are only 10 archaeological sites on the Tibetan Plateau where yak remains have been unearthed, among which the domestic yak remains unearthed from the Qugong site are the earliest and the most abundant. Available archaeological studies suggest that yak domestication occurred no earlier than 3750 years ago, and the domestication center might have been located in the Lhasa River valley, southern Tibetan Plateau. However, based on genetic analysis of mitochondrial and nuclear genomes of modern yak, its domestication can be traced back to the middle Holocene, earlier than the time indicated by archaeological evidence, and the inferred domestication center is in Changdu, southeastern Tibetan Plateau. The population size of yak is closely related to the human expansion and settlement on the Tibetan Plateau. Agriculture facilitated permanent human occupation of the high-altitude Tibetan Plateau about 3600 years ago, and a six-fold increase in population size of the domestic yak occurred during the same period. The introgression of cattle genes has a profound impact on the domestication process of yak and is an important source for the genetic diversity of yak. At the same time, the introgression of yak genes related to hypoxic adaptation promoted the adaptation of cattle to extreme environment of the Tibetan Plateau. Although ancient DNA is an ideal link between archaeology and genetics, and has been widely used in many species as a powerful means to study animal domestication, no ancient DNA study on yak has been published. Overall, it is still debatable about the timing, region, and process of yak domestication on the Tibetan Plateau, and there are obvious differences in the results of archaeological and genetic studies, mainly due to the lack of systematic zooarchaeological and ancient DNA study of high-altitude archaeological sites on the Tibetan Plateau. The formation and development of nomadic economy, the permanent settlement and the evolution of human livelihood patterns on the Tibetan Plateau have not been well answered. For future studies, the early hybridization between yak and cattle after cattle were introduced to the Tibetan Plateau will likely enable us to better understand the domestication process of yak and the promoting effect of yak domestication on the survival and establishment of prehistoric human on the Tibetan Plateau. More archaeological investigations, excavations, and zooarchaeological studies involving ZooMS and ancient DNA (both on fossil remains and sediments) studies on the Tibetan Plateau are required before we come to a stage for thoroughly addressing the detailed domestication process of yak.

yak, animal domestication, archaeology, genetics, ancient DNA

doi: [10.1360/TB-2023-1132](https://doi.org/10.1360/TB-2023-1132)