

مستندنگاری اهلی‌سازی: فصل مشترک ژنتیک و باستان‌شناسی**

چکیده

اهلی‌سازی فرایند افزایش وابستگی دوسویه میان جوامع انسانی و جمعیت‌های گیاهی و حیوانی مورد نظر انسان‌هاست. این فرایند مدت‌هاست که در باستان‌شناسی و ژنتیک مورد توجه قرار گرفته است. متخصصان ژنتیک به دنبال شناسایی نشانه‌های اهلی‌سازی در ژنوم گونه‌های اهلی شده، در گذشته و حال، هستند. باستان‌شناسان نیز یافته‌های باستان‌شناختی را برای دستیابی به نشانه‌ها و شواهد تکمیلی بررسی می‌کنند. این نشانه‌ها و شواهد مدارکی از الگوهای رفتاری انسان هستند که موجب ایجاد تغییرات ژنتیکی مرتبط با اهلی‌سازی در گونه‌های مورد نظر وی و نیز تغییرات ریخت‌شناختی در نتیجه تغییرات ژنتیکی در آن گونه‌ها گشته‌اند. در این مقاله ما پیشرفت‌های اخیر باستان‌شناسی و ژنتیک را درباره مستندنگاری اهلی‌سازی حیوانات و گیاهان خلاصه کرده و بر چندین حوزه خوش آتیه تأکید کرده‌ایم که رویکردهای تکمیلی هر دو رشته در آن‌ها، توضیحات دو جانبه‌ای را میسر ساخته‌اند.

درآمد

چند دهه گذشته شاهد افزایش تحقیقات اهلی‌سازی توسط متخصصین ژنتیک و باستان‌شناسی بوده است. شیوه‌های جدید تشخیص بقایای گیاهان و جانوران، کاربرد تاریخ‌گذاری رادیوکربن با استفاده از طیف‌نگار جرمی شتاب‌دهنده (AMS) و پیشرفت‌های میکروسکوپی، توانایی باستان‌شناسان را برای شناسایی و تاریخ‌گذاری مدارک مرتبط با اهلی‌سازی اولیه گونه‌های جانوری و گیاهی افزایش داده است. پیشرفت دراستخراج، تکثیر و توالی

DNAهای باستانی و جدید و نیز شیوه‌های نوین تجزیه و تحلیل تبارزایشی جانداران، مشوق توسعه مطالعات ژنتیکی گیاهان زراعی و چهارپایان اهلی بوده است. پیچیدگی رو به رشد رویکردهای مستندسازی اهلی کردن حیوانات و گیاهان به نوبه خود موجب ترویج تخصص‌گرایی و انحصاری شدن حوزه‌های تحقیقاتی در هر دو رشته شده است. به هر حال این گرایش با تقلیل ارتباط فعال و سازنده بین باستان‌شناسی و ژنتیک و حتی در میان خود این حوزه‌ها همراه شده است. نه تنها باستان‌شناسان و متخصصان ژنتیک متمایل به درمیان گذاشتن نتایج و تفسیرهای اولیه‌شان فقط با متخصصان رشته خودشان هستند بلکه آن‌ها به میزان روز افزونی تعامل‌شان را با جامعه محققان فعال در حیطه اهلی‌سازی گیاهان و

* دانش‌آموخته کارشناسی ارشد باستان‌شناسی، دانشگاه آزاد اهر
elahinia.sare@gmail.com تمامی زیرنویس‌ها از مترجم است.

** این مقاله ترجمه‌ای است از:

Zeder, M. A., et al. 2006, "Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology", in: Genetics, archaeology and the origins of domestication, *Trends in Genetics* 22(3): 139-155.

جانوران محدودتر می‌کنند.

در تلاش برای مقابله با این گرایش، اخیراً نسخه ویرایش شده‌ای از مطالعات موردی منتخب تألیف کرده‌ایم که بر جنبه‌های محوری تحقیقات متداول اهلی‌سازی گیاهان و حیوانات از منظر باستان‌شناسی و ژنتیک تمرکز دارد (۱). در همین راستا، با تأکید بر مباحثی که هردو رشته در آن مکمل یکدیگرند درک بهتری از اهلی‌سازی به عنوان فرایند عمومی تکامل فرهنگی و زیست‌شناختی فراهم آورده‌ایم.

اهلی‌سازی به عنوان یک فرایند

اهلی‌سازی شیوه یگانه هم‌زیستی است که بین جمعیت‌های انسانی و جمعیت‌های حیوانی و گیاهی مورد توجه انسان گسترش یافته و مزیت‌های انتخابی متقنی برای هردو طرف داشته است. چیزی که این هم‌زیستی را از سایر روابط هم‌زیستی موفق متمایز می‌کند نقش عاملیت پایدار انسانی در گسترش و مراقبت از گیاهان و حیوانات طی فرایند انسان محور اهلی‌سازی است. انسان سازگاری ژنتیکی جمعیت‌های مورد نظرش را افزایش می‌دهد. آدمی در چرخه زندگی این جمعیت‌ها مداخله می‌کند و آن‌ها را قادر می‌سازد تا بسیار فراتر از اجداد وحشی‌شان، تعداد و نیز زیستگاه‌های خود را گسترش دهند. اگرچه احتمالاً در ابتدا حیوانات اهلی نقشی کوچک در اقتصاد جامعه‌ای داشته‌اند که هنوز به میزان زیادی بر شکار و گردآوری متکی بود، اما در مقابل تغییرات محیطی سپری ایجاد کردند و در نتیجه معیشتی امن‌تر و قابل پیش‌بینی را پایه‌گذاری کردند که به نوبه خود جوامع انسانی را قادر می‌ساخت تا بزرگ‌تر شده و به محیط‌های جدیدی وارد شوند که بیش از پیش آن‌ها را به چالش می‌کشید.

اهلی‌سازی یک واقعه آنی نیست که در آن گیاهان و حیوانات وحشی به صورت تصادفی اهلی شده باشند. اهلی‌سازی فرایندی جمعی است که از تغییر هر دو طرف این رابطه دوجانبه تأثیر می‌پذیرد. در طول زمان هر دو جمعیت به طور فزاینده‌ای به یکدیگر وابسته می‌شوند. به علاوه فرایند اهلی‌سازی، فرایند تغییرناپذیری نیست که از یک خط سیر رشد و توسعه مشابه پیروی کند بلکه این

فرایند با توجه به ویژگی‌های خاص زیست‌شناختی و رفتاری گونه‌های مورد نظر انسان و بافت فرهنگی جوامع انسانی، اشکال گوناگونی به خود گرفته است. برای پی بردن به این فرایند در گونه‌های متفاوت اهلی شده و جوامع انسانی گوناگون، لازم است تعیین کنیم که کدام رفتار و یا نشانه‌های ریخت‌شناختی و ژنتیکی برای تشخیص نکات متفاوت در میان یک رابطه دوسویه خاص، در حین توسعه آن، مناسب است. تشخیص نشانه‌هایی که می‌تواند در پیگیری فرایند اهلی‌سازی در گونه‌های متفاوت مورد استفاده قرار گیرد و چگونگی ارتباط آن‌ها با فرایند اهلی‌سازی، نیازمند شیوه‌های تحلیلی و دیدگاه‌های بین‌رشته‌ای گوناگون در زیست‌شناسی و باستان‌شناسی است.

نشانه‌های باستان‌شناختی اهلی‌سازی در گیاهان و جانوران

نشانه‌های زیست‌شناختی و ریخت‌شناختی در یافته‌های باستان‌شناختی که حاکی از وجود رابطه اهلی‌سازی بین جوامع انسانی و گونه‌های مد نظر آن‌هاست طیفی از اشکال گوناگون را دربر می‌گیرد. نشانه‌های رفتاری کشت محصولات زراعی می‌تواند شامل چنین مواردی باشد: نظام‌های نگهداری زمین، طرح‌های مدیریت آب از قبیل کانال‌ها یا سدهای رسوب‌گیر، ویژگی‌های گرده و فیتولیت (اپال سیلیکا) و دیگر نشانه‌های پاک‌سازی جنگل برای زمین‌های زراعتی، افزایش حضور انسان در اقامتگاه‌های موجود در کنار محصولات زراعی و علف‌های هرز همراه آن‌ها، افزایش و بهبود امکانات ذخیره مواد غذایی گیاهی و ظهور یا پیشرفت تکنولوژی‌های مرتبط با آماده کردن زمین (برای مثال سیلیکای براق بر روی کج بیل‌ها) یا آماده‌سازی گیاهان. به هر حال چنین دسته‌بندی‌هایی از شواهد مستقیم اهلی‌سازی اغلب تا پس از اتکای انسان به محصولات زراعی پدیدار نمی‌شوند. این موضوع ارزش این مدارک را به عنوان نشانه‌های اهلی‌سازی اولیه و یا رواج اولیه اهلی‌سازی در اقتصاد جوامع بشری، کم می‌کند.

بالعکس، تغییرات ریخت‌شناختی در جمعیت گیاهان مورد نظر انسان اغلب می‌تواند پیوندی قوی و ارتباطی مستقیم با مراحل ابتدایی اهلی‌سازی گیاهان داشته باشد. چندین پژوهشگر (۲-۹) طیفی از تغییرات ریخت‌شناختی

مجزا در دانه‌های محصولات زراعی شناسایی کرده‌اند که می‌توان انتظار داشت در نتیجه انتخاب تعمدی انسان برای ایجاد تغییرات مطلوب نظرش، پدید نیامده بلکه در نتیجه انتخاب ناآگاهانه وی پدید آمده‌اند: «انتخاب انسان شامل تلاش‌های تعمدی وی برای تغییر موجودات زنده نیست» (۹). این تغییرات غیرعمدی در نتیجه مجموعه جدید و ویژه‌ای از فعالیت‌های انسانی بر روی گونه‌های گیاهی مورد نظر وی، به خصوص کاشت و برداشت مستمر دانه‌های ذخیره شده به وجود آمده است. هنگامی که انسان شروع به برداشت، ذخیره و کاشت دانه‌ها طی یک دوره مداوم کرد سهواً محیط انتخاب شده متمایز و جدیدی را خلق کرد که تحت نظارت انسان جمعیت گیاهان بواسطه تغییرات ریخت‌شناختی و ژنتیکی با این محیط سازگار شدند. مهم‌ترین و احتمالاً قابل مشاهده‌ترین شواهد باستان‌شناختی پاسخ‌های سازگاری این جمعیت از بذره‌های تولید مثلی گیاهان به محیط‌های جدید ساخته دست انسان‌ها شامل این موارد است: ۱- رسیدن همزمان دانه‌ها ۲- تراکم دانه‌ها در دسته‌های قابل مشاهده انتهای ساقه‌ها و شاخه‌ها ۳- نگهداری دانه‌ها (کاهش مکانیسم طبیعی پراکنده شدن دانه‌ها) ۴- افزایش اندازه دانه‌ها ۵- رویش همزمان و سریع دانه‌ها (کاهش دوران نهفتگی جوانه‌ها و کاهش ضخامت پوشش دانه‌ها). انتخاب تعمدی ویژگی‌های خاص گیاهان دانه‌دار (برای مثال میوه‌های بزرگ‌تر، تغییرات رنگ، عادت گیاه) نیز منجر به تغییرات ریخت‌شناسی می‌شود که اغلب در یافته‌های باستان‌شناختی قابل رویت است اما این تغییرات همواره پس از شواهد پاسخ‌های سازگاری خودبخودی جمعیت مورد نظر پدیدار می‌شوند.

در مقابل، هنوز نشانه‌های واضح ریخت‌شناختی برای انتخاب غیرعمدی انسان طی مراحل ابتدایی دخالت در سیکل زندگی و نظارت بر گیاهان زراعی دارای ریشه خوراکی، که اغلب بوسیله همسانه‌سازی رویشی^۱ تکثیر شده‌اند، شناسایی نشده است. بنابراین تلاش برای مستند کردن اهلی‌سازی گیاهان زراعی دارای ریشه‌های خوراکی

در مدارک باستان‌شناختی بر شواهد انتخاب تعمدی انسان متمرکز شده است؛ به ویژه انتخاب اعضای زیرزمینی بزرگ‌تر و انواع نشاسته‌هایی که آسان‌تر تهیه و آماده می‌شده است. دانه‌های نشاسته‌ای منحصر به فرد که اعضای زیرزمینی گیاهان زراعی اهلی شده موجود را شکل می‌دهند، نه تنها از نظر ریخت‌شناسی و غالباً اندازه، با دانه‌های نشاسته‌ای تولیدی تاکسون‌های^۲ وحشی خویشاوند متفاوتند بلکه معمولاً ظاهر ریخت‌شناختی متفاوتی را هم بروز می‌دهند که در سطح گونه‌ها قابل تشخیص است. در نهشته‌های باستان‌شناسی صحیح، با انجام کاوش میدانی و رویه‌های آزمایشگاهی دقیق، دانه‌های نشاسته‌ای که طی زمان‌های طولانی، در سطح و شیارهای ابزارهای آسیاب دست نخورده حفظ شده‌اند (۱۰) می‌توانند مستندات روشنی از آماده‌سازی غذاهای گیاهی متفاوت اهلی و وحشی فراهم آورند؛ از جمله ریشه‌های خوراکی اهلی شده عرض‌های جغرافیایی پایین که پیش از این مستندسازی نشده بود.

فیتولیت‌ها می‌توانند نشانه‌های ریزریخت‌شناختی مستقیم استفاده از گیاهان در عرض‌های جغرافیایی پایین ارائه دهند که از نظر حفظ گیاهان فقیر هستند. این قطعات کوچک «بلوری» در سلول‌های زنده گیاهان و در طول حیات آن‌ها شکل گرفته‌اند. این قطعات که برای فرم‌دهی شکل سلول و پیشگیری از شکار شدن، تنوع قابل ملاحظه‌ای را از نظر ریخت‌شناختی نشان می‌دهند، در برابر پوسیدگی مقاوم هستند و می‌توانند به تعداد قابل توجهی در محدوده وسیعی از نهشته‌های باستان‌شناختی به دست آیند. ریخت‌شناسی خاص فیتولیت‌ها نه تنها پژوهشگران را قادر می‌سازد گونه‌های متفاوت از هم را تمیز دهند (۱۱) بلکه، با شناسایی زمان پدیدار شدن گیاهان اهلی در یافته‌های باستان‌شناختی، آن‌ها می‌توانند بین اشکال فیتولیت‌های تولید شده توسط گیاهان زراعی اهلی و اجداد وحشی‌شان تفاوت قایل شوند.

در تضاد با گیاهان زراعی، انتخاب حیوانات تحت نظارت انسان اغلب به سمت و سوی تصحیح رفتار گونه‌های مورد نظر سوق داده شده است تا تغییرات

۱- Vegetative Cloning: یک شیوه تولید مثل غیرجنسی است که در آن گیاه جدید بدون وجود دانه یا اسپور ایجاد می‌شود (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۲- Taxon: اصطلاحی که به هر گروه رده‌بندی اطلاق می‌شود (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

ریخت‌شناختی. برای مثال هم تلاش‌های تعمدی انسان و هم تلاش‌های غیر تعمدی‌اش در افزایش تحمل حیوان برای ماندن در آغل و بسته شدن مداوم، تولید مثل زودرس و مهم‌تر از همه کاهش بی‌قراری و پرخاشگری حیوانات (۱۲ و ۱۳) می‌تواند مورد توجه قرار گیرد. چنین انتخاب‌هایی که در جهت کاهش پرخاشگری صورت گرفته، ممکن است به صورت غیرمستقیم در چند ویژگی ریخت‌شناختی ثانویه بازتاب یابد. این ویژگی‌ها عموماً در حیوانات اهلی و برخی اوقات در یافته‌های باستان‌شناختی دیده می‌شوند؛ برای مثال پوشش‌های ابلق (دورنگ)، گوش‌های بریده شده، مغزهای کوچک‌تر، کوتاه شدن استخوان‌های صورت و در پی آن به هم فشردگی و کاهش اندازه دندان‌ها (۱۳-۱۵). پاسخ‌های انعطاف‌پذیر یا اکوفنوتیپ^۱ (محرک‌های غیر ژنتیکی) حیوانات به شرایط جدید و اغلب نامساعد اولین نظارت‌های بشر بر روی حیوانات، می‌تواند در یافته‌های باستان‌شناختی تشخیص داده شده و در تعیین نشانه‌های اولیه رمه‌داری و اداره رمه‌ها مورد استفاده قرار گیرد؛ برای مثال آسیب‌شناسی استخوان‌هایی که در اثر بسته شدن مداوم صدمه دیده‌اند، مدارک مرگ دسته جمعی حیوانات بر اثر بیماری‌ها و تغییرات رژیم غذایی که با کمک مطالعات ایزوتوپی استخوان حیوانات قابل شناسایی است (۱۶-۱۹). باستان‌شناسان همچنین در جستجوی تغییرات ناگهانی در فراوانی حیوانات و یا ظهور آن‌ها در خارج از محدوده جغرافیایی فرضی‌شان هستند (۲۰ و ۲۱). آن‌ها به موضوعاتی از قبیل تغییرات الگوی استقرار انسان، ظهور آغل‌ها یا دیگر نشانه‌های زندگی حیوانات در استقرارگاه‌ها (همانند کود یا اثر سُم) یا هرگونه آثار ساخته دست انسان مرتبط با بهره‌برداری از حیوانات اهلی (دهنه یا ظرف شیر) به عنوان نشانه‌هایی از مراحل متفاوت فرایند اهلی‌سازی حیوانات می‌پردازند (۲۲).

انتخاب تعمدی جفت می‌تواند منجر به تغییرات ریخت‌شناختی شود. تغییرات رشد و نموی در اندازه و شکل شاخ چهارپایان اهلی (برای مثال گوسفند و گاو) می‌تواند با کاهش انتخاب شاخ‌های بزرگ‌تر ارتباط

۱- Ecophenotypic: تغییرات ناشی از تأثیر عوامل محیطی که جنبه ارثی ندارند (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

مستقیمی داشته باشد؛ درحالی که دیگر نیازی به آن‌ها وجود ندارد ممکن است نقشی در رقابت برای جفت‌گیری داشته باشند (۲۳). همزمان با وارد کردن گله‌های تحت نظارت انسان به محیط‌های جدید، توسعه زیستگاه‌ها می‌تواند منجر به تغییرات ریخت‌شناختی دیگر گردد (این تغییرات هم از طریق اثر بنیان‌گذار محیط جدید یعنی انسان و هم از طریق سازگاری مستقیم با زیست‌بوم جدید حاصل شده است). انتخاب تعمدی انسان برای دستیابی به خصیصه‌های مورد انتظارش در حیوانات نظیر اندازه، یا محصول شیر و گوشت یا کیفیت پوست، می‌تواند در یافته‌های باستان‌شناختی تشخیص داده شود.

ویژگی‌های جمعیت‌شناختی جنسی در جمعیت طعمه‌ها، شاخصه کاربردی گسترده‌ای در اهلی‌سازی حیوانات است. مجموعه جانوری حیوانات شکار شده با مجموعه جانوری حیواناتی که در گله‌ها نگهداری می‌شده‌اند متفاوت است. در بیش‌تر گله‌های چهارپایان اهلی، نرهای جوان ترجیحاً ذبح می‌شده‌اند و تنها تعداد اندکی از آن‌ها اجازه زندگی می‌یافتند و به جمعیت زاینده ماده‌های بالغ در سن باروری ملحق می‌شدند. ماده‌ها هنگامی ذبح می‌شده‌اند که زمان اوج باروری‌شان سپری شده باشد. ویژگی‌های سنی و جنسی در گله‌هایی که تحت نظارت انسان بوده‌اند با تأکید بر نرهای جوان و ماده‌های با سن بیش‌تر تشخیص داده می‌شود که با شکار متفاوت است. شکار حیوانات بر استراتژی با بازده حداکثر متکی است (تمرکز بر حیوانات نر بزرگ‌تر و مسن‌تر). شیوه‌ای نو برای تعیین ویژگی‌های جنسی از مجموعه‌های استخوان حیوانات وجود دارد. در این شیوه تحلیل اندازه استخوان (که برای تعیین جنس به کار می‌روند) و فوزیون^۲ استخوان‌های بلند (که برای تعیین سن به کار می‌روند) باهم ترکیب شده است (۲۴ و ۲۵). هنگامی که این شیوه بر روی مجموعه استخوان‌های تاریخ‌گذاری

۲- Bone Fusion: جوش خوردن استخوان مرحله‌ای طبیعی در رشد استخوان‌های دراز حیوانات است. استخوان‌های دراز پس از تولد در مرحله ثانویه استخوانی می‌شوند، میان دوسر استخوان و تنه آن دو بخش به حالت غضروف باقی می‌ماند، این دو بخش به مرور زمان استخوان می‌سازند و بر درازای‌اش می‌افزایند و در نهایت کاملاً استخوانی می‌شوند (مصباح اردکانی ۱۳۸۲). متخصصان می‌توانند با اندازه‌گیری میزان جوش‌خوردگی استخوان سن حیوان را در زمان مرگ تخمین زنند.

مستقیم شده عراق و ایران به کار گرفته شد در تشخیص غیر قابل تردید شواهد اداره گله‌های بز^۱، در بیش از ۱۰۰۰ سال قبل از ظهور هر نوع نشانه ریخت‌شناختی اهلی‌سازی در این گونه، موفقیت‌آمیز بود (۲۶-۲۸).

نشانگرهای ژنتیکی اهلی‌سازی در گیاهان و حیوانات
متخصصان ژنتیک علاقه‌مند به اهلی‌سازی بر پاسخ‌های ژنتیکی رابطه دو سویه بین انسان و گونه‌های اهلی شده تمرکز کرده‌اند. تفاوت‌های زیست‌شناختی میان حیوانات و گیاهان نقشی پر اهمیت در مطالعه ژنتیک اهلی‌سازی ایفا می‌کنند. گیاهان زراعی یک سال‌زی یا گیاهان با تولید مثل کوتاه و سریع نسبت به حیواناتی که اغلب طول عمر طولانی‌تری دارند یا نسبت به محصولات زراعی با تکثیر همسانه‌ای و گیاهان چندساله همانند درختان میوه‌دار یا گیاهان غده‌ای مثل سیب زمینی، به تغییر فشارهای انتخابی اهلی‌سازی سریع‌تر پاسخ می‌دهند. دیگر تفاوت مهم زیست‌شناختی حیوانات و گیاهان که با مطالعه ژنتیک اهلی‌سازی ارتباط ویژه دارد رواج پلی‌پلوئیدی^۲ در گیاهان زراعی است. علاوه بر آن، امکان هیبریدیزاسیون^۳ میان گونه‌ای که فرایندی نادر در میان حیوانات است به عامل پیچیده دیگری در مطالعات ژنتیک گیاهان اهلی مبدل گشته است.

برای دنبال کردن ردپای تبار تکاملی موجودات اهلی شده متخصصان ژنتیک بر تکامل خنثی، جایگاه‌های ژنی غیر رمزگذار^۴ و ژنوم‌های اندامکی^۵، تمرکز دارند. سرعت تکامل در میان هسته و ژنوم کلروپلاستی و میتوکندریایی

برابر نیستند و تفاوت مهمی در سرعت نسبی تکامل این ژنوم‌ها در گیاهان و جانوران وجود دارد. این سرعت نسبی در مطالعات دودمان‌شناسی سودمند است. سرعت تکاملی DNA میتوکندریایی در حیوانات ۵ تا ۱۰ برابر بیش‌تر از ژنوم هسته‌ای است. این موضوع، DNA میتوکندریایی را برای مطالعه انشعاب میان جمعیت‌های اهلی و وحشی در مدت زمان نسبتاً کوتاه اهلی‌سازی (به عبارتی دیگر کم‌تر از ده هزار سال) مناسب می‌سازد. به علاوه سودمندی تنوع کم‌تر DNA هسته‌ای نسبت به DNA میتوکندریایی در تحقیقات اهلی‌سازی حیوانات اثبات شده است (۲۹). بالاخص کروموزوم Y، اطلاعات مهمی در مورد نسب پدری فراهم آورده که به طور قابل ملاحظه‌ای از نسب مادری جدا شده است (تصویر ۱) (۳۰). علاوه بر آن DNA ریز ماهواره‌ای^۶ هسته‌ای غیر رمزگذار که هر دو والد در آن شریک‌اند در تشخیص تنوع کوتاه‌مدت دیده شده در انشعاب انواع اهلی حیوانات مفید بوده است (۳۱-۳۳).

ژنوم‌های میتوکندریایی در گیاهان سرعت جهش کندتری نسبت به ژنوم‌های کلروپلاستی دارند و بنابراین سرعت تکاملی کمتری دارند. به همین جهت استفاده از آن‌ها در مطالعات اهلی‌سازی محدود است. اگرچه DNA کلروپلاستی تاحدی سریع‌تر از DNA میتوکندریایی گیاهان تحول می‌یابد اما فاقد تنوع کافی برای پاسخ به اغلب سوالات درباره تنوع و تغییر در محدوده زمانی ده هزار سال در پژوهش‌های اهلی‌سازی است. در مقابل، DNA هسته‌ای در گیاهان سرعت تکاملی تقریبی ۴ برابر DNA کلروپلاستی و ۱۲ برابر DNA میتوکندریایی دارد (۳۴). در نتیجه مطالعات ژنتیک اهلی‌سازی گیاهان اغلب متمرکز بر DNA هسته‌ای است که با استفاده از توالی DNA و نشانگرهای پلی‌مورفسم^۷ وافر، تنوع درون‌گونه‌ای مناسبی را برای مستند کردن فرآیند اهلی‌سازی فراهم می‌کنند (۳۵-۳۹).

۶- Microsatellite: نوعی DNA که از تکرار تعداد اندکی نوکلئوتید تشکیل شده است (آساد ۱۳۹۰).

۷- Polymorphism: چندشکلی بین افراد یک گونه. هرگاه در یک جمعیت دو یا بیش‌تر از دو فنوتیپ مشاهده شود به طوری که فراوانی هریک از آن‌ها قابل توجه باشد آن را چندشکلی می‌نامند (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۱- *Capra aegagrus*

۲- Polyploid: موجودی که بیش از دو مجموعه (ژنوم) کروموزومی در سلول‌های خود دارد (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۳- Hybridization: آمیزش بین افرادی که ساختار ژنتیکی متفاوت دارند (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۴- Noncoding DNA: مناطقی از DNA که در کد کردن پروتئین دخالتی ندارند (آساد ۱۳۹۰). اطلاعات زیست‌شناختی موجود در بعضی ژن‌ها دارای چندین واحد مشخص است که بوسیله نواحی بدون رمز DNA از هم جدا شده‌اند. امروزه قطعاتی که دارای اطلاعات زیست‌شناختی هستند اکسون یا رمزآور و نواحی بدون رمز بین آن‌ها اینترون نامیده می‌شوند (براون ۱۳۹۱).

۵- Organelle genomes: به DNA کلروپلاست (اندامکی موجود در سلول‌های گیاهی که فتوسنتز در آن انجام می‌شود) و یا میتو کندری (اندامک درون سلول‌های یوکاریوتی که فرایند تنفس سلولی را انجام می‌دهد) گفته می‌شود (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).



ژنوم هسته‌ای کلید رمزگشایی میراث ژنتیکی پیچیده‌ای در گیاهان زراعی پلی‌پلویدی است چرا که ژنوم هسته‌ای قابلیت آشکار ساختن منشاء ژنوم‌های همه نیاکان آن‌ها را دارد (۴۰ و ۴۱). داده‌های هسته‌ای برای جستجوی منشاء میوه کیوی و توپر اوکا (تصویر ۲) و سیب زمینی شیرین مورد استفاده قرار گرفته و در ترکیب با داده‌های ژنوم کلروپلاستی برای مطالعه منشاء پلی‌پلویدی در پنبه و تف (یک غله ایتالیایی) به کار برده شده‌اند (۴۲-۴۷). پلی‌پلویدهایی با پیشینه شناخته شده از قبیل پنبه، گندم و کلم زراعی، به عنوان نظام الگو در مطالعه پیچیدگی تحول ژنوم در پلی‌پلویدی‌ها مورد استفاده قرار گرفته‌اند (۴۸-۵۰).

گیاهان نه تنها سطح بزرگی از هیبریدیزاسیون میان‌گونه‌ای دارند بلکه شارش ژن^۱ بین گیاه زراعی و جمعیت‌های هم گونه وحشی و یا علفی آن‌ها پی در پی انجام می‌شود. برای آزمایش فرضیه شارش ژن گیاهان زراعی - وحشی - علفی و هیبریدیزاسیون، داده‌های مولکولی می‌توانند نشانه‌هایی به دست دهند که از محیط تأثیر نپذیرفته‌اند. بسیاری از این نشانه‌ها مستقل، گوناگون و اغلب خنثی یا تقریباً خنثی هستند (۵۱). شواهد ریخت‌شناختی در دورگه‌ها لزوماً حد میانی اشکال ریخت‌شناختی والدین نیستند (۵۲). به هر حال فرضیه‌های بر پایه شواهد ریخت‌شناختی می‌توانند با استفاده از داده‌های مولکولی آزمایش شوند و مکرراً آن‌ها را تأیید کنند. برای مثال اغلب فرضیات پیشنهادی هیسر^۲، و نه همه آن‌ها، درباره هیبریدیزاسیون بین تاکسون‌های آفتاب‌گردان وحشی و اهلی از این طریق تأیید شده است (۵۳). چنین شارش‌های ژنی می‌توانند آلل^۳هایی را از جمعیت وحشی به اهلی انتقال دهند، همان گونه که در پنبه (۵۴) و ذرت (۵۵ و ۵۶) نشان داده شده است، این

شارش می‌تواند در طول زمان باعث تقلیل اثر تنگنای ژنتیکی^۴ اهلی‌سازی گردد (۵۷). شارش ژن در جهت عکس از گیاهان زراعی به خویشاوندان وحشی‌شان در کدو (۵۸ و ۵۹) و لوبیا (۶۰) نشان داده شده است؛ برخی معتقدند که این گونه شارش ژن بسیار شایع‌تر از آن است که عموماً تصور می‌شود (۶۱). با توجه به گریز ژن‌ها از موجودات زنده اصلاح ژنتیکی شده، مطالعه شارش ژن از گونه‌های اهلی به خویشاوندان وحشی و یا علفی‌شان پر اهمیت است (۵۵، ۶۱ و ۶۲). ادامه شارش ژن بین گیاه زراعی و وحشی متعاقب اهلی‌سازی می‌تواند الگوی تفسیر یافته‌های ژنتیکی را دچار مشکل سازد و در پی آن موجب ایجاد ابهام در مورد منشاء گیاهان زراعی و مانع مکان‌یابی مناطقی گردد که در آن‌ها اهلی‌سازی صورت گرفته است.

تمرکز ویژه و مهم در بررسی ژنتیکی مراکز اهلی‌سازی بر مطالعه ژن و ترکیبات ژنی‌ای استوار است که به صورت ویژه برای (یا درخلاف) اهلی‌سازی انتخاب شده‌اند (توضیح ۱). به دلیل اینکه بسیاری از انواع گیاهان مقادیر فراوانی دانه تولید می‌کنند قابلیت این را دارند که مجموعه بزرگی از داده‌ها را برای ترسیم مکان‌های ژنی کنترل کننده صفات کمی یا همان QTL، ژن‌های چندگانه‌ای که بر ویژگی‌های فنوتیپی^۵ خاص موثر هستند، فراهم کنند (۶۳). برای مثال مطالعه فشرده و عمیق بر روی ویژگی‌های ژنتیکی دانه‌های ذرت، چندین «ژن اهلی‌سازی» کلیدی را شناسایی کرده است که ویژگی‌هایی از قبیل شاخه زدن و ساختار غلاف را کنترل می‌کنند (۶۴-۶۷). مطالعه جایگاه‌های ژنی برای بررسی کاهش گوناگونی نوکلئوتیدی در نزدیکی محل انتخاب شده نخستین گام این مطالعه بوده است (توضیح ۲). مطالعات QTL در دیگر گیاهان زراعی، ژن‌های اهلی موثر در ترکیب نشاسته‌ای برنج، اندازه میوه گوجه فرنگی، اصلاح شکوفایی گل کلم و بوروکلی و ویژگی‌های چندگانه در لوبیا چیتی را شناسایی کرده است (۷۱-۶۸).

۱- Gene flow: انتشار تدریجی ژن‌ها از یک جمعیت به جمعیت‌های دیگر. جریان ژن می‌تواند وفور آلل‌ها را تغییر دهد و بدین ترتیب یک عامل تکاملی باشد (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۲- Heiser

۳- Allele: شکل‌های مختلف یک ژن که در مکان مشخصی از یک کروموزوم قرار گرفته‌اند. آلل‌ها توسط علائم یکسانی مشخص می‌شوند. به طور مثال: D برای نخود فرنگی پایه بلند و d برای نخودفرنگی پایه کوتاه (آساد، ۱۳۹۰).

۴- Genetic bottleneck: کاهش تنوع ژنتیکی در سرتاسر ژنوم (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۵- Phenotype: تظاهرات خارجی یا صفات قابل رویت یک موجود زنده (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

علی رغم برخی موفقیت‌ها، تحقیقات متمرکز بر شناسایی «ژن‌های اهلی‌سازی» در حیوانات به میزان قابل توجهی از مطالعات مشابه در مورد گیاهان عقب مانده است. جهش‌های مسبب چندین صفت تک ژنی از قبیل ژن‌های تعیین کننده رنگ پوشش در چندین گونه شناسایی شده‌اند. تحقیقات جدی بر روی صفات پلی‌ژنیک^۱ مرتبط با تولید، منجر به شناسایی جایگاه‌های ژنی از جمله فاکتور ۲ رشد شبه انسولین (IGF2) در خوک‌ها شده است که با تفاوت در عضلانی بودن، چربی و اندازه قلب در گرازهای دورگه اهلی - وحشی مرتبط بوده است. تکمیل طرح ژنوم چندین گونه، جستجوی ژن‌هایی را تسهیل خواهد کرد که عوامل اصلی گذر از وحشیت به اهلیت بودند.

حوزه‌های مشترک مستندات اهلی‌سازی در باستان‌شناسی و ژنتیک

باستان‌شناسان و متخصصان ژنتیک ابزارهای متفاوتی را برای توضیح جنبه‌های متفاوت فرایند اهلی‌سازی گونه‌های گیاهی و جانوری به کار می‌برند؛ از این رو در میان گذاشتن مهارت‌های متخصصین هر دو رشته در جهت آشکار ساختن مسیر این فرایند مهم برای باستان‌شناسان و متخصصان ژنتیک اهمیت ویژه‌ای دارد. حوزه‌های متعددی وجود دارد که در آن‌ها امکان توضیح مشترک بین ژنتیک و باستان‌شناسی بسیار امیدوارکننده است.

شناسایی نیاکان وحشی گیاهان و حیوانات اهلی

درک فرایند اهلی‌سازی برای شناسایی اجداد وحشی گونه‌های اهلی مهم است. استفاده از داده‌های مولکولی نقشی کلیدی در بازسازی تاریخچه تکاملی حیوانات و گیاهان و تعیین نیاکان جانداران اهلی شده دارد. مطالعات ژنتیک مکرراً شناسایی اولیه نیاکان وحشی برخی گونه‌ها از قبیل گوسفند (۷۴ و ۷۳) و گاو (۷۵) را بر پایه پژوهش‌های ریخت‌شناسی، جغرافیایی و سلول‌شناسی

تأیید کرده است. پژوهش‌های ژنتیک همچنین کشمکش‌های طولانی پیرامون نیاکان جانداران اهلی را حل کرده است. برای مثال شناسایی قاطعانه دابلی^۲ از زیرگونه علف تنوزینت وحشی موجب جدایی ذرت از تاریخچه تکاملی دیگر، شامل هیبریدیزاسیون پیچیده بین علف‌های وحشی و گونه‌های اجداد اسطوره‌ای، گردید (توضیح ۳) (۵۵ و ۷۶). مشابه آن، تحقیق اولسن^۳ و شال^۴ بر روی کاساوا در شناسایی اجداد وحشی این گیاهان زراعی عمده استوایی موفقیت‌آمیز بوده است (۳۸ و ۳۹). برخی اوقات اجداد گونه‌های با سازگاری طولانی نشان داده‌اند که گونه‌های خاوه‌ری نزدیک هستند. برای مثال بررسی‌های ژنتیکی اخیر نشان داده که انواع چاشنی‌های پیازچه کوهی چینی^۵، که از ابتدا گمان می‌رفت از اعقاب گونه‌های وحشی پیاز^۶ هستند، طی اهلی‌سازی چندگانه گونه‌های خاوه‌ری احتمالاً منقرض شده‌اش گسترش یافته‌اند (۳۶). همان گونه که امشویلر^۷ و دوایل^۸ برای تیوبراکای^۹ آمریکای جنوبی انجام داده‌اند، فهرست اجداد احتمالی در دودمان‌های پیچیده گیاهان زراعی پلی‌پلویدی می‌تواند موشکافانه‌تر شود (تصویر ۲) (۴۴ و ۴۳). در برخی موارد جایی که اجداد وحشی عمدتاً و یا کاملاً منقرض شده‌اند، DNA باستانی مدارک قاطعی درباره اجداد جانداران مهم اهلی فراهم کرده است (برای مثال گله‌های گاو (۷۷) و اسب‌ها (۷۸)).

شناخت صحیح اجداد وحشی گونه‌های اهلی به نوبه خود موجب توسعه ظرفیت شاخصه‌های باستان‌شناختی برای تشخیص تفاوت بین بقایای انواع گونه‌های اهلی و وحشی در نهشته‌های باستانی شده است. ویژگی‌های ریخت‌شناختی ماتریس برونو^{۱۰} قابلیت تشخیص کینوای اهلی در یافته‌های باستان‌شناختی را داشته است. برای

۲- Doebley

۳- Olsen

۴- Schaal

۵- *Allium tuberosum*

۶- *Allium ramosum*

۷- Emshwiller

۸- Doyle

۹- *Oxalis tuberosa*

۱۰- Bruno

۱- Polygenic: صفاتی که از چندین ژن در مکان‌های مختلف حاصل می‌شود. در این وضعیت هر ژن با اثرات کم و افزایشی عمل می‌کند. از این رو صفات تولید شده را صفات کمی نیز می‌نامند (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

مثال اجداد وحشی این گیاه زراعی مهم کوه‌های آند، برپایه تحقیقات آلوزیم^۱ اولیه تشخیص داده شده‌اند (۷۹). تحلیل‌های ژنتیکی ویلر^۲ و همکاران‌اش نسب پیچیده‌ای از تیره شترسانان اهلی را در جنوب آمریکا طبقه‌بندی کرده (۳۲) و پیشرفت قاطعی از معیارهای استخوان‌سنجی برای تشخیص بین لاما و آلفاکای اهلی و اجدادشان و همچنین گواناکو و ویکونیا داشته است (۸۰).

مستندنگاری تعداد و موقعیت مکانی اهلی‌سازی و پراکندگی موجودات اهلی

مستند کردن مکان یا مکان‌های اولیه اهلی‌سازی و خط سیر پراکندگی بعدی موجودات اهلی شده، دیگر حیطه مشترک بین ژنتیک و باستان‌شناسی است. تحلیل‌های ژنتیکی یک خاستگاه را برای گونه‌های چهارپایان و گیاهان زراعی اهلی معینی تأیید کرده‌اند. دابلی و همکاران‌اش نه تنها گونه‌های اجدادی ذرت را شناسایی کرده‌اند بلکه مرکز جغرافیایی احتمالی اهلی کردن ذرت در جنوب مرکزی مکزیک را مکان‌یابی کرده‌اند (۵۶) (توضیح ۳). این پژوهش‌ها به نوبه خود به تلاش‌های باستان‌شناختی مستند کردن اهلی‌سازی اولیه و پراکنش ذرت، جهت داده است. برای مثال پیپرنو^۳ و رینر^۴ به دنبال مدارک پیرایش اولیه زمین توسط انسان و شواهد فسیل‌های بزرگ و کوچک ذرت‌های اولیه در دره رودخانه بالساس در جنوب مرکزی مکزیک (مراحل ابتدایی ژنتیکی برای نخستین ذرت اهلی شناسایی شده در کارهای دابلی) هستند. از جمله دیگر فعالیت‌های باستان‌شناختی استفاده از نشانگرها و تکنیک‌های گسترده برای تاریخ‌گذاری و دنبال کردن خط سیر انتشار ذرت‌ها در خارج از مراکز اولیه اهلی‌سازی در جهت جنوب در سرتاسر مرکز و جنوب آمریکا (۸۱ و ۸۲) و درجهت شمال به سمت جنوب شرقی آمریکا و بقیه آمریکای شمالی انجام شده است (۸۳). یانیکه - دسپرس^۵ و دیگران به تحلیل ترکیبی

ریخت‌شناسی و DNA باستانی از چوب ذرت‌های باستانی مستقیماً تاریخ‌گذاری شده محوطه‌هایی در مکزیک و جنوب غربی آمریکا پرداخته‌اند. تحلیل ایشان ردپای زمان انتخاب سه ژن اهلی‌سازی ذرت را در نقاط گوناگون پراکندگی‌اش، نسبت به مراکز اولیه اهلی‌سازی، دنبال کرده است (توضیح ۴). مطالعات ژنتیک که بر مراکز جغرافیایی اهلی کردن انواع گوناگون گندم در دنیای قدیم تمرکز کرده‌اند (۳۷ و ۸۵) و بر تک مرکز بودن خاستگاه آن‌ها تأکید دارند با مدارک باستان‌شناختی اهلی شدن گندم مطابقت دارند (۸۷).

تحقیقات باستان‌شناختی و ژنتیکی اخیر نشان داده است که رویدادهای اهلی‌سازی چندگانه در گیاهان پلی پلویدی بیش‌تر از آنچه گمان می‌رفت رایج است. الگوهای «خارج از مکزیک» برای پراکندگی جانداران اهلی شده به مناطق شرقی آمریکای شمالی رد شده است. اسمیت و همکاران‌اش بر پایه یافته‌های زیست جغرافیایی جدید و باستان‌گیاه‌شناختی (۸۷) فرض کرده‌اند که کدو^۶ به صورت مستقل در آمریکا اهلی شده است. شواهد ژنتیکی نیز نشان داده‌اند که دو رویداد اهلی‌سازی مستقل برای کدو به وقوع پیوسته است (۵۸ و ۵۹).

مدارک جدید ژنتیکی بر اساس تحلیل‌های ریخت‌شناختی هسته زیتون‌های باستانی و جدید، الگوی خاستگاه چندگانه مشابهی را برای مراکز اهلی‌سازی زیتون مدیترانه شرقی و غربی (۸۸ و ۸۹) تأیید می‌کنند (۹۰). همچنین تحلیل‌های ژنتیکی، دو مرکز اهلی‌سازی لوبیا چیتی^۷ را یکی در جنوب آمریکا و دیگری در آمریکای مرکزی (۹۱ و ۹۲) شناسایی کرده‌اند. اگرچه تجزیه و تحلیل جامع رادیوکربن AMS از لوبیای پیش‌کلمبی زمان ظهور اولیه لوبیاهای اهلی را در آمریکای شمالی و آمریکای مرکزی (۹۳) مشخص کرد اما نشانه‌های ریخت‌شناختی (ماکرو یا میکرو) وجود ندارد که بتوان با استفاده از آن‌ها تفاوت میان لوبیاهای اهلی شده در این دو ناحیه را تشخیص داد.

رویدادهای اهلی‌سازی چندگانه در جانوران حتی بیش‌تر است. به نظر می‌رسد اغلب حیوانات اهلی که

۱- Allozyme: فرم‌های مختلف یک آنزیم (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۲- Wheeler

۳- Piperno

۴- Ranere

۵- Jaenicke-Despre's

۶- Cucurbita pepo

۷- Phaseolus

موضوع تحلیل‌های ژنتیکی بوده‌اند چندین بار اهلی شده باشند. داده‌های ژنتیکی، استدلال‌ات باستان‌شناختی برای اهلی‌سازی مستقل چندگانه را در برخی مطالعات تأیید و در برخی دیگر تأیید نمی‌کنند. مطالعات باستان‌شناختی نوید توضیحات مهمی درباره مکان جغرافیایی و زمان رویدادهای اهلی‌سازی می‌دهند. برای مثال تحلیل DNA میتوکندریایی گاو (۷۷) شواهدی برای پشتیبانی از مباحث باستان‌شناختی پیرامون مراکز مستقل اهلی‌سازی گاو در شمال آفریقا (۹۴) فراهم کرده است؛ این در حالیست که در ابتدا پژوهش‌های باستان‌شناختی در مورد مراکز مستقل اهلی‌سازی گاو در اروپا مطرح بوده است (تصویر ۱) (۹۵). اخیراً با مطالعه DNA میتوکندریایی خوک‌های اهلی و وحشی بوسیله لارسن و دیگران (۹۶) مدارکی برای حداقل شش رویداد متفاوت اهلی‌سازی در سرتاسر پراکنش جغرافیایی گسترده گراز وحشی یافت شده است. در پژوهش‌های باستان‌شناختی همزمان که بوسیله همان تیم انجام شده است چندین نشانگر متفاوت برای ردیابی حداقل چهار مورد از اهلی‌سازی خوک در اروپا، خاور نزدیک و خاور دور به کار برده شده است (۹۷). تجزیه و تحلیل‌های تبارشناختی از گاو و گوسفند سه نسب اهلی شده متمایز از هرکدام را تشخیص داده است؛ این نتایج این فرض را پیش می‌کشد که این گونه‌ها حداقل در سه زمان متفاوت اهلی شده‌اند (۹۸ و ۷۵). علاوه بر آن در گوسفند و گاو یک دودمان عظیم از نظر پراکندگی جغرافیایی وجود دارد که احتمالاً ارائه دهنده رویداد اهلی‌سازی آغازین است، همچنین دو تا سه دودمان کوچک‌تر وجود دارند که به احتمال بیشتر این دودمان‌های کوچک در اهلی‌سازی‌های بعدی پدیدار گشته‌اند. نتایج استخراج DNA‌های باستانی از باقیمانده‌های گاو در ایران (۹۹) این نمونه‌ها را در دودمان بزرگ گاوهای اهلی شده قرار می‌دهد. بر پایه مدارک باستان‌شناختی محکم، هلال حاصلخیزی خاستگاه این دودمان اصلی است (۱۰۰). برخی مدارک باستان‌شناختی برای اهلی‌سازی مستقل گاو در پاکستان وجود دارد (۱۰۱) که ممکن است با کمک تحلیل‌های ژنتیکی به دودمان‌های کوچک‌تر شناخته شده گاو مرتبط شود. تکنیک‌های جدید ویژگی‌های جمعیت‌شناختی که به

هدف شناسایی اولین تلاش‌های انسان برای رام کردن گوسفند و گاو استفاده شده است امیدهایی را برای تعیین مکان و زمان اهلی‌سازی اولیه این گونه‌ها هم در هلال حاصلخیزی و هم در مناطق دیگر ایجاد کرده است (۲۶ و ۲۷).

در هر حال، رویدادهای اهلی‌سازی مستقل ژنتیکی لزوماً از لحاظ فرهنگی و یا حتی زیست‌شناختی مستقل نیستند. شاید بسیاری از رویدادهای اهلی‌سازی که در آن‌ها حیوانات از لحاظ ژنتیکی مستقل فرض شده‌اند در حقیقت تغییر مکان تعداد کمی از حیوانات اهلی شده به آن منطقه باشد که امضای ژنتیکی آن‌ها بعداً در حیوانات وحشی بومی پنهان شده است. انتقال حیوان نر اهلی به مناطق جدید در DNA میتوکندریایی فرزندان آن‌ها قابل مشاهده نیست (در لقاح حیوانات وحشی این گونه نیست). به عنوان نمونه در مطالعات گوتراشتروم^۱ و دیگران (۱۰۲) داده‌های کروموزوم Y برای حل این مسأله قاطعانه بوده است (تصویر ۱).

برای تمایز رویدادهای اهلی‌سازی اولیه از رویدادهای اهلی‌سازی بعدی یا محصورتر و نیز ردیابی مسیر انتشار جانداران اهلی شده، استفاده از داده‌های مولکولی مفید است (توضیح ۵). این موضوع به ویژه برای اهلی‌سازی حیوانات صدق می‌کند که سطح عدم پیوستگی تاریخیچه تکاملی و الگوی تبارشناختی جغرافیایی گوناگونی دارند که این به نوبه خود با سرعت، جهت و استراتژی‌های گله‌داری مورد استفاده در انتشار این حیوانات اهلی مرتبط است (تصویر ۳). همبستگی و پیوستگی نشانه‌های ژنتیکی با داده‌های باستان‌شناختی الزامی است. با استفاده از داده‌های ژنتیکی جابجایی سگ‌های اهلی شده از آسیا به ینگه دنیا (۱۰۳) و جابجایی خوک‌ها (۹۶) و موش‌ها (۱۰۴) در اقیانوسیه ردیابی شده و همچنین نظراتی پیرامون جهت و شیوه مهاجرت انسان به این مناطق ارائه شده است. اما چنین سناریوهای ژنتیکی نیاز به تطبیق با یافته‌های باستان‌شناختی پراکنده شدن انسان در این مناطق دارد (۱۰۶ و ۱۰۵).





مستندنگاری توالی موقتی اهلی‌سازی

تعریف یک چارچوب موقتی برای اهلی‌سازی، حیطه‌ای آشکار از علاقه‌مندی‌های دو سویه بین باستان‌شناسان و متخصصان ژنتیک و نیز گاه به گاه منبع اختلاف نظر بوده است. برآورد اولیه از خاستگاه سگ‌های اهلی بر داده‌های مولکولی استوار است. مطالعات مولکولی، انشعاب سگ‌ها از گرگ‌ها را حدود ۱۳۵ هزار سال قبل تعیین می‌کند (۱۰۷)، این تخمین ۱۰۰ هزار سال زودتر از اولین مدارک ریخت‌شناختی اهلی‌سازی سگ بر پایه استخوان‌های فسیل شده از اروپا و آسیا است که ۱۳ تا ۱۷ هزار سال قبل تاریخ‌گذاری شده‌اند (۱۰۸). اگرچه اخیراً وین^۱ و همکارانش این تخمین اولیه را پذیرفته بودند اما آن‌ها از مدارک مولکولی در مورد انشعاب اولیه گرگ - سگ حمایت کرده‌اند؛ با این استدلال که طی فرایند اهلی‌سازی تغییرات ژنتیکی، تغییرات ریخت‌شناختی و گونه‌زایی در حیوانات دستخوش اهلی‌سازی در مراحل مختلف فرایند اهلی‌سازی رخ خواهد داد (۱۰۹). این نکته مهمی است به خصوص در حیوانات که احتمالاً اهلی‌سازی ابتدا در مورد خصیصه‌های رفتاری‌شان صورت گرفته است تا ریخت‌شناسی. به هر حال انطباق شکاف اساسی موجود بین تخمین ساعت مولکولی^۲ انشعاب گرگ - سگ و اولین ظهور نشانه‌های تغییرات ریخت‌شناختی در شکل تراکم دندان‌ها در سگ‌های اولیه، که مستقیماً با انتخاب برای رفتارهای کم‌تر تهاجمی در اهلی‌سازی‌های اولیه ارتباط دارد، دشوار است.

ساعت‌های مولکولی مقیاس بهتری برای انشعاب گونه‌هایی هستند که میلیون‌ها یا ده‌ها میلیون سال قبل اتفاق افتاده و نه برای جمعیت‌هایی که کم‌تر از ۱۰۰۰۰ سال قبل (همانند جمعیت حیوانات اهلی) انشعاب یافته‌اند. شواهد سرعت جهش نابرابر در میان تاکسون‌های متفاوت و ژنوم‌های متفاوت نیز فرضیات بنیادین ساعت‌های مولکولی را که سرعت جهش معین دارند به چالش

۱- Wayne

۲- Molecular clock: استفاده از تفاوت‌های مولکولی برای تخمین زمان انشعاب میان جانداران با فرض سرعت تقریباً ثابت، که در آن یک جهش خنثی (جهشی که اثر فنوتیپی آنی و معناداری ندارد) جایگزین دیگری می‌شود (Pierce 2010). میزان انشعاب مولکولی بین گونه‌ها با زمان جدا شدن آن‌ها تناسب دارد (Hamilton 2009).

می‌کشد (۱۱۴-۱۱۰). بنابراین بسیاری از متخصصان ژنتیک بویژه آن‌هایی که بر اهلی‌سازی گیاهان متمرکز گشته‌اند با استفاده از ساعت‌های مولکولی برای اندازه‌گیری مقیاس‌های زمانی کوتاه اهلی‌سازی مخالف‌اند. آن‌ها توصیه می‌کنند که از مدارک باستان‌شناختی مرتبط با اهلی‌سازی که مستقیماً تاریخ‌گذاری شده‌اند و نیز شواهد مستدل ژنتیکی برای منشاء و پراکندگی اهلی‌سازی همراه با یافته‌های باستان‌شناختی استفاده شود (توضیح ۶) (۱۱۵-۱۱۶). با این حال داده‌های ژنتیکی می‌توانند پاسخگوی پرسش‌های مرتبط با زمان نسبی باشند، برای مثال رد این تصور که پنبه تتراپلوئید فقط بعد از آوردن پنبه با گروه ژنومی A به آمریکا توسط انسان شکل گرفته است (۴۶).

امیدواری پیرامون استفاده از DNAهای باستانی

کاربرد مطالعات ژنتیکی جانداران اهلی امروزی در دنبال کردن ردپای اهلی‌سازی و پراکندگی آغازین می‌تواند بوسیله هزاران سال پرورش انتخابی، هیبریدیزاسیون و انتروگرسیون^۳، که جانوران اهلی شده امروزی را از نیاکان‌شان جدا می‌کند، دچار اختلال شود. البته DNAهای باستانی نوید گشودن روزنه‌ای مستقیم به رویدادهای گذشته را می‌دهند. از آنجایی که احتمالاً DNA در استخوان حیوانات حفظ شده و DNA میتوکندریایی حیوانات با نسخه‌برداری زیاد برای ردیابی توالی انشعاب در بازه‌های زمانی کوتاه سودمند است، DNA باستانی در مطالعه اهلی‌سازی حیوانات نسبت به گیاهان استفاده‌هایی گسترده‌تر یافته است. DNA باستانی در ردیابی پراکندگی گونه‌های اولیه اهلی شده از قبیل گاو (۷۷)، اسب‌ها (۷۸)، سگ‌ها (۱۰۳)، بزها (۹۹) و خوک‌ها (۱۱۷) در خارج از نواحی اهلی‌سازی آغازین مفید بوده است. اما استخراج و تکثیر DNA باستانی از استخوان‌های حیواناتی که تاریخ آن‌ها به مراحل آغازین اهلی‌سازی باز می‌گردد دشوار است، به خصوص آن‌هایی که در نهشته‌های باستانی اولیه در خاور نزدیک خشکی به دست آمده‌اند که کانون اهلی‌سازی اغلب گونه‌های چهارپایان بزرگ بوده است.

۳- Introgression: انتقال عوامل وراثتی از یک گونه به گونه دیگر از طریق تلاقی‌های مکرر برگشتی (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

با توجه به مسائل مربوط به حفظ DNA گیاهی و سودمندی بیش‌تر DNA هسته‌ای با نسخه‌برداری کم^۱ در مطالعه اهلی‌سازی گیاهان؛ کاربرد DNA باستانی برای مطالعه باقیمانده‌های باستان‌شناختی گیاهان با چالش بیش‌تری همراه شده است. علیرغم همه این‌ها، DNA باستانی که از باقیمانده‌های گیاهان خشک و نهشته‌های باستان‌شناختی مساعد به دست آمده‌اند برای جستجوی پاسخ‌های ژنتیکی گیاهان طی اهلی‌سازی و در مکان‌های مختلف مورد استفاده قرار گرفته‌اند (۱۱۹-۱۱۸). تحقیق یانیکه - دسپرس و دیگران (۸۴) بر روی DNA باستانی در ذرت الگویی برای همبستگی پژوهش‌های ژنتیک و باستان‌شناسی در دنبال کردن جهت و زمان پراکندگی و تطور گیاهان زراعی عمده است (توضیح ۴). در مطالعه‌ای دیگر بر روی DNA کلروپلاست باستانی استخراجی از باقیمانده‌های گیاهان ینگه دنیا، با قدمتی بیش از ۹۰۰۰ سال، انتشار کدو حلواپی اهلی به ینگه دنیا از طریق آسیا به شیوه ریخت‌شناختی مستندسازی شده است (توضیح ۷). مطالعاتی از این دست نیازمند تعیین خط سیر زمانی و عملکرد تغییرات ژنتیکی در گیاهان و جانورانی خواهد بود که دستخوش اهلی‌سازی شده‌اند. به علاوه چنین مطالعاتی باید به شناسایی ارتباط این تغییرات با ظهور رفتارهای وابسته و نشانه‌های ریخت‌شناختی در یافته‌های باستان‌شناختی بپردازد.

نکات پایانی - نوید افزایش همکاری‌ها

هر روز به میزان فزاینده‌ای آشکارتر می‌شود که فعالیت‌های پژوهشی مشترک بین باستان‌شناسی و ژنتیک امیدهایی را برای پیشبرد درک ما از اهلی‌سازی گونه‌های خاص و نیز منشاء کشاورزی ایجاد می‌کند. نیاز به همکاری بین متخصصان ژنتیک و باستان‌شناسان بازتاب دهنده این بازشناسی مشترک است که اهلی‌سازی فرایندی پیچیده و چندگانه است. این مسأله شامل توالی طولانی برهم کنش‌های متقابل بین جوامع انسانی و

گونه‌های گوناگون موردنظر انسان است که در نتیجه اطلاعاتی را در مورد تنوع اشکال متفاوت در نقاط مختلف خط سیر اهلی‌سازی هویدا می‌سازد.

مانع نخست برای باستان‌شناسان و متخصصان ژنتیک تشخیص و پذیرش این است که همه اطلاعات مربوط به فرآیند اهلی‌سازی در محدوده مرزهای رشته خودشان قرار ندارند. به محض اینکه باستان‌شناسان و متخصصان ژنتیک شروع به رسیدگی به طیف کاملی از اطلاعات موجود کنند، قابلیت‌های توضیح میان رشته‌ای صحیح اطلاعات باستان‌شناختی و ژنتیک آشکار خواهد شد که در تعیین خصوصیات جامع‌تر و دقیق‌تر اهلی‌سازی متمر ثمر خواهد بود. ما در مورد چندین پروژه مشترک جدید و در دست انجام بحث کرده‌ایم که باستان‌شناسان و متخصصان ژنتیک در آن شرکت کرده و در تلاشی برای درک اهلی‌سازی با مجموعه اطلاعات چندگانه‌ای سروکار دارند. در این حوزه تحقیقات علمی که با سرعت درحال گسترش است چنین تلاش‌های منسجمی، پژوهش‌هایی پیشگام و پیشرو هستند.

توضیح ۱: شناسایی ژن‌های گیاهان زراعی اهلی

پژوهش‌های اخیر ژنتیکی مبنایی برای تغییرات روی داده طی اهلی‌سازی گیاهان زراعی بوده است. این پژوهش‌ها بر ویژگی‌های مورد نظر در انتخاب‌ها و همچنین ژن‌هایی موثر بر آن‌ها یا همان «ژن‌های اهلی‌سازی» متمرکز گشته‌اند. یکی از روش‌های مورد استفاده در این مطالعات ترسیم QTL است. استفاده از این روش نیازمند به کارگیری نشانگرهای فراوان مولکولی پراکنده در سرتاسر ژنوم و نوادگان متعددی از آمیزش کنترل شده بین اجدادی است که از نظر وجود صفت دلخواه متفاوت هستند. روش‌های آماری می‌توانند نواحی کروموزومی حاوی ژن موثر در یک صفت را شناسایی کنند. در محصولات زراعی که خوب مورد مطالعه قرار گرفته‌اند ژنی که در نواحی کروموزومی مشابه قرار گرفته می‌تواند شناسایی شود (اغلب به علت جهش‌هایی در آن ژن) و جایگاه ژنی مورد نظر نیز می‌تواند برای تعیین اینکه QTL است یا نه مورد آزمون بیش‌تر قرار بگیرد.

۱- Low-copy nuclear genes: ژن‌های هسته‌ای با نسخه‌برداری اندک در گیاهان. منبع غنی اطلاعات تبارزایی هستند؛ به خصوص زمانی که DNA کلروپلاستی و DNA ریبوزومی هسته‌ای توانایی تولید فرضیه‌های تبارزایی قوی ندارند (Sang 2002).



یکی از اولین ژن‌های اهلی شده که به طور گسترده مورد مطالعه قرار گرفته *tb1* است که بر غالبیت انتهایی^۲ در ذرت تأثیر می‌گذارد، به این ترتیب ذرت جهش یافته به جای اینکه ساقه منفرد غالب داشته باشد مشابه تنوزینت شاخه می‌زند. در همان منطقه کروموزومی که *tb1* قرار گرفته بود، ترسیم QTL اثری نیرومند بر ساختار گیاه یافت. آزمایشات ژنتیکی بیش‌تر تأیید کرده‌اند که *tb1* جایگاه ژنی بوده که قبلاً شناسایی شده بود (۱۳۱). شیوه‌هایی مشابه برای یکی از مهم‌ترین ژن‌های اهلی‌سازی در ذرت به کار برده شده است، *tga1*^۳، این ژن تشکیل پوست کلاهدک تنوزینت (پوشاننده دانه) را کنترل می‌کند (۶۶ و ۶۷) و در انجام مرحله حیاتی دخیل است که دانه‌های سخت تنوزینت را به دانه‌های قابل استفاده‌تر ذرت تبدیل می‌کند. *te1*^۴ (۱۳۲) و جایگاه‌های ژنی متعدد موثر بر وزن دانه‌ها، دیگر جایگاه‌های ژنی هستند که به عنوان ژن‌های احتمالی اهلی‌سازی در ذرت بررسی شده‌اند (۱۳۳). ترسیم و مطالعات پیشرفته نشان داده است که *sos1*^۵ در اهلی‌سازی ذرت دخیل نبوده است؛ هرچند فنوتیپ‌های جهش یافته سنبل‌چه‌های منفرد آن بیش‌تر از سنبل‌چه‌های دوتایی به تنوزینت شبیه است (۶۵).

اهلی‌سازی اغلب بر تنظیم ژن تأثیر می‌گذارد. انتخاب می‌تواند بر روی تنظیم کننده مناطق ژنی تأثیر بگذارد، برای مثال *tb1* و *tga1* (توضیح ۲). همچنین انتخاب می‌تواند به جای ژن‌های رمز کننده پروتئین، جایگاه‌های ژنی تنظیم کننده را هدف بگیرد. به نظر می‌رسد در یک ژن اهلی شده مهم، *Fw2.2*، که بر وزن میوه گوجه فرنگی تأثیر می‌گذارد، انتخاب انسان جهشی را در منطقه پیش برنده ژن هدف قرار داده است که موجب فعال شدن زود هنگام آن ژن در فرآیند رشد میوه می‌شود (۱۳۴، ۶۹). گل آذین سفت و خوردنی گل کلم و بوروکلی متأثر از ژن

تنظیم کننده *BoCAL*^۶ است (۷۰). یک مورد استثناء جهش در ژن *waxy* برنج است که بر پیرایش ژنی تأثیر دارد؛ از این رو ترکیب نشاسته منجر به ایجاد برنج چسبناک محبوب در شرق و جنوب شرق آسیا شده است (۶۸).

ایده کنترل صفات اهلی‌سازی بوسیله ژن‌های اندک با تأثیرهای گسترده، در مواردی تأیید شده (۱۸، ۱۳۵، ۱۳۶) اما عمومیت ندارد. یک جایگاه ژنی در ذرت خوشه‌ای و سه جایگاه ژنی در برنج، ویژگی‌های اهلی‌سازی قدیمی جدا کردن محور گل آذین را کنترل می‌کنند اما در ذرت تعداد جایگاه‌های ژنی ده تا است (۱۳۷). به نظر می‌رسد آفتاب‌گردان نسبت به اغلب گیاهان زراعی مطالعه شده متفاوت باشد، ویژگی‌های اهلی شده آفتابگردان از جایگاه‌های ژنی فراوانی تأثیر پذیرفته که پیامدهای خفیف یا متوسطی داشته‌اند (۱۳۸).

توضیح ۲: تنگناهای اهلی‌سازی و رد پای انتخاب

کاهش تنوع پلی مورفسم‌های DNA در جانداران اهلی شده در مقایسه با اجداد وحشی‌شان می‌تواند دو شکل داشته باشد. اغلب یک کاهش گستره ژنوم در تنوع گونه‌ها (تنگناهای اهلی‌سازی) وجود دارد که در آن زیرمجموعه‌ای از تنوع ژنتیکی اجداد وحشی در جانداران اهلی حفظ می‌شود. این مسأله مرهون جمعیت‌های کوچک خویشاوندی بوده است که نخستین بار اهلی شده‌اند. گستره تنگناها به تعداد افراد جمعیت یافت شده و نیز مدت آن تنگنا وابسته است. البته، حتی کاهش بزرگ‌تر تنوع گونه‌ها می‌تواند در مناطق خاصی از ژنوم صورت گیرد که ارتباط تنگاتنگی با مناطق ژنی مورد نظر در انتخاب داشته‌اند. هنگامی که در یک جمعیت، آلل انتخاب شده قوی به سرعت ثابت و استوار می‌شود بقیه مکان‌های ژنی بسیار مرتبط نیز می‌توانند ثابت شوند؛ کاهش تنوع در یک «زدودن انتخابی»^۷ که به عنوان «امضاء» یا «رد پای انتخاب» در ژن‌های اهلی شناخته می‌شود.

۶- *cauliflower*

۷- *Selective sweep*: کاهش یا حذف تنوع نوکلئوتیدی DNA در اثر انتخاب (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۱- *teosinte branched1*

۲- *Apical dominance*: تأثیری که یک جوانه انتهایی در کند ساختن رشد جوانه‌های جانبی دارد. در صورتی که جوانه انتهایی بریده شود جوانه‌های جانبی شروع به رشد می‌کنند (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۳- *teosinte glume architecture1*

۴- *terminal ear1*

۵- *suppressor of sessile spikelets1*

تنگناهای اهلی‌سازی در چندین گیاه زراعی توضیح داده شده است؛ به عنوان مثال در ارزن مرواریدی (۱۲۹)، پنبه (۱۴۰)، سیب زمینی (۱۴۱)، لوبیا چیتی و لوبیای لیمایی (۶۰ و ۹۲). گستره تنگناهای اهلی‌سازی ذرت در دو مکان ژنی خنثی *adh1* (۱۴۲) و *glb1* (۱۴۳) به ترتیب ۸۳ درصد و ۶۰ درصد از تنوع در تنوعیت بوده است. دیگر جایگاه‌های ژنی خنثی در ذرت نیز نسبت مشابهی را نشان می‌دهند (۱۳۱، ۱۴۴، ۱۴۵). تنگنای ثانویه مرتبط با پراکندگی گیاهان زراعی از سرزمین بومی‌شان می‌تواند محدودتر از تنگناهای اهلی‌سازی‌شان باشد حتی اگر تنها تعداد کمی از افراد و نسل‌های بعد از آن در سراسر جهان منتشر شده باشند برای مثال سیب زمینی و قهوه (۱۴۲ و ۱۴۱).

کاهش در تنوع ژن‌های اهلی‌سازی در چند جایگاه ژنی ذرت و در ژن‌های تنظیم‌کننده *BoCAL* موثر بر رشد گل آذین بروکلی و گل کلم مورد مطالعه قرار گرفته است (۷۰). مطالعه گوناگونی ژن‌های اهلی *Tga1* و *Tb1* در ذرت، مدارک محکمی را درباره تأثیر انتخاب آشکار کرده است اما بزرگ‌ترین کاهش تنوع گونه‌ها مرتبط با قسمت رمزگذاری پروتئین یک قسمت ژن نیست بلکه بیش‌تر در منطقه تنظیم‌کننده بالا دست^۱ آن است (۶۶، ۱۴۷ و ۱۴۸). در مقایسه با مدارک مرتبط با انتخاب که در *Tb1* و *Tga1* یافت شده است، به نظر می‌رسد دیگر جایگاه‌های ژنی از قبیل *adh1* و *glb1* به شیوه‌ای خنثی تکامل یافته باشند (۱۳۱، ۱۴۵).

تنوع بسیار زیاد ممکن است حاکی از انتخاب جانوران بومی از طبیعت‌های متفاوت باشد. برای مثال بجا - پریرا^۲ و دیگران دریافته‌اند که اعقاب گاو شمال اروپا، به میزان قابل توجهی در چندین جایگاه ژنی پروتئین شیر، آلل‌های بیش از حد انتظار دارند. بالعکس الگوی اروپای جنوبی و خاور نزدیک این اندیشه را برمی‌انگیزد که فشارهای انتخابی محلی ردپاهای آشکاری برجای می‌نهند. به طرز جالبی، در منطقه شمال مرکزی اروپا نیز بیش‌ترین میزان انتخاب‌های مرتبط با ویژگی‌های ژنتیکی انسان، که آشکارا پس از اهلی‌سازی به وجود آمده است، دیده می‌شود:

۱- Upstream: به طرف انتهای ۵ پریم یک پلی نوکلئوتید (براون ۱۳۹۱).

۲- Beja-Pereira

توانایی نوشاندن شیر خالص به بزرگسالانی که عدم تحمل لاکتوز دارند. این موضوع ما را به سوی این نتیجه اغواگرانه سوق می‌دهد که در عمل فرایندهای انتخاب گری همزمان در این دو پستاندار موجب پیشرفت اقتصاد متمرکز بر لبنیات گشته است.

توضیح ۳: شناسایی نیای ذرت

به نظر می‌رسد ذرت^۳ هیچ شباهتی به علف‌های وحشی‌ای ندارد که شناسایی اجداد وحشی‌شان چالش‌برانگیز بوده است. در دهه ۱۹۳۰ میلادی منگلسدورف^۴ و بیدل^۵ فرضیه‌هایی متفاوت راجع به منشأ ذرت ارائه کردند که تا ۴۰ سال بعد، هنگام ظهور تکنیک‌های ژنتیک مولکولی و بیوشیمیایی در سال ۱۹۸۰، منازعه حل و فصل نشد. در نهایت ادعای بیدل ثابت شد. منگلسدورف پیشنهاد کرده بود که ذرت از طریق یک ذرت وحشی اهلی شده که اکنون منقرض شده و این گوناگونی در گونه‌های بازمانده در نتیجه انتروگرسیون قابل توجه علف‌های تریپساکوم^۶ با خویشاوندی نزدیک به ذرت ایجاد شده است. در مقایسه بیدل فرضیه منشأ آسان‌تری را ارائه کرد: ذرت از طریق یک تنوعیت (علف یک سال زی که هنوز وجود دارد) اهلی شده است.

در اولین مطالعات مولکولی در سال‌های دهه ۱۹۸۰ میلادی، اجداد وحشی ذرت مورد توجه قرار گرفت. این مطالعات شامل گوناگونی ایزوزیم^۷ و ترسیم مکان‌های محدود ژنوم کلروپلاست بود (۱۵۰). تحلیل‌های فنتیکی^۸ داده‌های ایزوزیم ذرت و تنوعیت‌های متعدد نشان دادند که گیاهان اهلی شده بیش‌ترین شباهت را به جمعیت‌های

۳- *Zea mays ssp. mays*

۴- Mangelsdorf

۵- Beadle

۶- *Tripsacum*

۷- Isozyme: دو یا چند نوع متمایز یک آنزیم که خصوصیات تقریباً مشابه دارند ولی در بعضی از خصوصیات مثل بار الکتریکی، PH، تعداد و انواع زیرواحد یا غلظت پیش‌ماده با هم متفاوتند (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۸- Phenetic: یک سیستم رده‌بندی در جانداران که مبتنی بر شباهت‌ها و تفاوت‌های موجود در صفات قابل رویت است (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

تئوزینت از زیرگونه زتا. مایس زیرگونه پارویگلومی^۱ یافت شده در دره رود بالساس مرکزی در جنوب غربی مکزیک داشته‌اند. با تشخیص این که جمعیت بازمانده زتا. مایس زیرگونه پارویگلومی در بالساس مرکزی به عنوان نسل‌های جدید احتمالی از جمعیت‌های نیاکان باستانی هستند؛ این پژوهش‌های اولیه نه تنها به صورت تجربی اجداد وحشی ذرت را شناسایی کرد بلکه احتمالاً در مورد منطقه‌ای که اولین بار ذرت در آن اهلی شده پیشنهاداتی ارائه کرده است.

درخت تبارزایی^۲ بر پایه DNA کلروپلاستی سازگار با این نظر بود که زتا. مایس زیرگونه مایس^۳ متعلق به گونه‌های مشابه سه زیرگونه تئوزینت وحشی (برای مثال زتا. مایس زیرگونه‌های پارویگلومی، مکزیکانا^۴ و هوهورتنانجنسیس^۵) است، چرا که هاپلوتیپ^۶ کلروپلاستی آن‌ها به صورت مخلوط با یکدیگر در یک کلاد^۷ مشابه وجود داشته‌اند (۱۵۰). البته این موضوع خویشاوندی این تاکسون‌ها را تأیید کرده است، این ترکیب هاپلوتیپ‌ها به این معنی است که داده‌های DNA کلروپلاستی قادر به تشخیص این موضوع نیست که کدام زیرگونه نیای ذرت بوده است.

بیش‌تر تحلیل‌های اخیر ماتسوکا^۸ و دیگران (۵۶) بر روی داده‌های ۹۹ جایگاه ژنی ریزماهواره‌ای، ذرت را با سه زیرگونه تئوزینت مقایسه کرده است. این مطالعات نتایج اولیه را، مبنی بر این که نمونه‌های زیرگونه پارویگلومی از دره مرکزی رودخانه بالاس نزدیک‌ترین جمعیت‌های تئوزینت به ذرت اهلی بودند، تأیید کرده است. این مطالعه

۱- *Z. mays ssp. parviglumis*

۲- Phylogenetic tree: روابط تبارزایی که به صورت یک شجره‌نامه تنظیم شده و با شاخه‌های خود نشان دهنده این فرض است که ساختارهای همانند در یک یا چندین گونه جاندار به علت وجود ساختارهای همانند در اجداد مشترک آن‌ها پدید آمده است (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۳- *Z. mays ssp. mays*

۴- *Mexicana*

۵- *Huehuetenangensis*

۶- Haplotype: گروهی از آل‌ها که مکان ژنی آن‌ها با یکدیگر پیوستگی نزدیکی دارد و معمولاً به صورت یک واحد به ارث می‌رسد (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۷- Clade: گروهی از جانداران که دارای جد مشترکی هستند (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۸- Matsuoka

همچنین از رویدادهای منفرد اهلی‌سازی حمایت کرده است. ماتسوکا و دیگران دریافتند که همه ۱۹۳ گیاه ذرت اهلی از محدوده پیشاکلمبی^۹ در شمال و جنوب آمریکا خوشه‌بندی و از ۷۱ گیاه تئوزینت از سه زیرگونه زتا. مایس تفکیک شده بودند. این خوشه تک به همراه نتایج اولیه که بر پایه ایزوزیم و DNA کلروپلاست صورت گرفته بود مؤید وجود یک منشاء واحد برای اهلی‌سازی هستند و هیچکدام از آن‌ها اهلی‌سازی چندگانه ذرت را تأیید نمی‌کنند (۱۵۰). البته تشخیص حوزه رود بالساس به عنوان نخستین مکان احتمالی اهلی شدن ذرت باید با تشخیص ارتباط احتمالی ذرت با جمعیت‌های منقرض شده یا کشف نشده و تغییر احتمالی توزیع گونه‌ها از زمان اهلی‌سازی، تعدیل گردد.

کاوش‌های آینده در سایت‌هایی در مناطق جنوب مکزیک این تصویر را احتمالاً قدری تغییر خواهد داد. اولین مدارک باستان‌شناختی موجود درباره ذرت اهلی مسیر جداگانه‌ای از مدارکی فراهم ساخته که نشان می‌دهد ذرت از تئوزینت‌هایی در درون و یا نزدیک حوزه آبریز بالساس مشتق شده است و در همین حین این مدارک چهارچوب موقتی «زمان خاص» محافظه کارانه‌ای را برای زمان اهلی شدن این گیاه زراعی مهم ایجاد کرده‌اند. تاریخ‌گذاری رادیوکربن با استفاده از طیف نگار جرمی شتاب دهنده که بر روی دو قطعه چوب ذرت به دست آمده از گیلا ناکیتز در اوآکزاکا (تقریباً ۱۰۰ کیلومتری شمال شرق حوزه آبریز بالساس) انجام شده تاریخ ۶۳۰۰ سال پیش را تعیین کرده است (۱۵۱) و (۱۵۲). این تاریخ‌گذاری اولین شواهد ذرت اهلی در یافته‌های باستان‌شناختی را فراهم آورده است. ماتسوکا و دیگران تخمین می‌زنند که ذرت نزدیک به ۸۰۰۰ سال پیش اهلی شده است.

توضیح ۴: DNA باستانی توسعه ژن‌های اهلی‌سازی کلیدی در ذرت‌های پیش از تاریخی را مستند می‌کند.

باستان‌شناسان مطالعات طولانی بر روی تغییرات ریخت

شناختی چوب ذرت‌های باستانی انجام داده‌اند. متخصصان ژنتیک نیز ژن‌های اهلی‌سازی در تنوع و ذرت بازمانده را مطالعه کرده‌اند. یانیکه - دسپرس و همکاران (۸۴) قدرت ترکیب خط سیر پژوهش‌های همزمان را شرح داده‌اند. تحلیل آن‌ها از چوب ذرت‌های باستانی در مکزیک (تصویر ۴ الف) و جنوب غرب آمریکا (تصویر ۴ ب) نشان داده است که DNA باستانی می‌تواند تأثیرات انتخاب انسان بر ویژگی‌هایی را آشکار سازد که هماهنگ با انتخاب ویژگی‌های ریخت‌شناختی قابل مشاهده مستقیم از روی چوب آن‌ها پدید آمده است. تاریخ‌گذاری AMS مستقیم بر روی چوب ذرت‌های باستانی جدول زمانی دقیقی برای انتخاب این ویژگی‌ها فراهم کرده است. با تکیه بر مطالعات پیشین ژن‌های اهلی شده ذرت، آن‌ها نشان داده‌اند که DNAهای چوب ذرت‌های باستانی می‌تواند اطلاعاتی درباره تأثیر انتخاب انسان بر قسمت‌هایی از یک گیاه به دست دهد که در یافته‌های باستان‌شناختی حفظ نمی‌شوند مثل ریشه و دانه. قطعات چوب ذرت مکزیکی از غارهای اوکامپو در تاماولیپاس، متعلق به ۴۰۰۰ سال پیش، آثار انتخاب انسان را بر روی سه ژن *su1* و *pbf* و *tb1* درست پیش از ورود ذرت به جنوب غرب ایالات متحده نشان می‌دهند. این ژن‌ها بر ساختار گیاه و ترکیب پروتئین و نشاسته دانه‌ها موثرند (تصویر ۴ ج). از آنجاییکه به نظر می‌رسد انتخاب بر روی آلل‌های ریشه‌های بدون انشعاب و ترکیب پروتئین کامل شده است (با محدودیت‌های نمونه‌های کوچک)، جایگاه ژنی موثر در ترکیب نشاسته تفاوت‌های جالبی در فراوانی آللی بین چوب ذرت باستانی مکزیک و چوب ذرت‌های غار تولاروسا در جنوب غرب آمریکا، که ۱۰۰۰ تا ۲۰۰۰ سال پیش تاریخ‌گذاری شده‌اند، نشان داده است. همه چوب ذرت‌های مکزیکی نشاسته‌ای که اکنون در آن منطقه غالب‌اند، دانه‌های نرم‌تری تولید می‌کنند که برای نان ذرت مکزیکی ترجیح داده می‌شوند. با وجود این که هنوز مقداری از تنوع‌های نشاسته‌ای حفظ شده است، مطالعه بر روی بیش‌تر چوب ذرت‌های جدید نیومکزیکو نشان داده که انتخاب برای ترکیب نشاسته در نهایت منجر به ایجاد دانه‌های سخت

رقم‌های زراعی^۱ آمریکای شمالی از قبیل ذرت دندان‌اسبی شمالی و اشتقاق‌های دورگه جدید آن شده است.

توضیح ۵: ژنتیک و باستان‌شناسی اولین اقتصاد جهانی را نمایان می‌سازند.

شبکه مبادلاتی پرجنب و جوش اقیانوس هند که مرتبط کننده آفریقا، عربستان، جنوب آسیا و نقاط شرقی است می‌تواند در مطالعات باستان‌شناختی و ژنتیکی مبادله گیاهان و جانوران پیگیری شود. فریمین و دیگران (۱۵۴) از مجموعه داده‌های ریزماهوره‌ای چندگانه، یک گرادیان^۲ از تأثیر ژنتیکی گاو کوهان‌دار^۳ بازسازی کرده‌اند که از هند بواسطه شاخ آفریقا به داخل قاره آفریقا گسترش یافته است (تصویر ۵). این گرادیان پیشنهاد می‌دهد گاو کوهان‌دار از طریق کوریدوری در اقیانوس هند به آفریقا برده شده است تا از راه خشکی سوئر (۱۵۵). تصاویر گاو کوهان‌دار در نقاشی‌های معابد مصری نشان دهنده این است که گاو کوهان‌دار بیش‌تر از ۴۰۰۰ سال پیش به قاره آفریقا وارد شده است.

موز^۴ نیز دیگر محصول زراعی است که از طریق «کوریدور گمشده بزرگ بشر» (۱۵۷) انتقال داده شده است. این کوریدور سواحل شرقی آفریقا، سواحل غربی عربستان و سواحل جنوب آسیا را به یکدیگر مرتبط می‌کرده است. بر اساس توزیع جغرافیایی کنونی مجموعه‌های متنوع موز در آفریقا، تخمین زده می‌شود موز اهلی شده جنوب شرقی آسیا حداقل ۳۰۰۰ سال قبل به شرق آفریقا آورده شده باشد (۱۵۸). شواهد مستقیم معرفی و پراکندگی بعدی موز در آفریقا بوسیله کشف فیتولیت‌های اوپالی در محوطه‌های باستانی فراهم شده است. از لحاظ ریخت‌شناختی فیتولیت‌های با منشأ موز/ جنوب شرق آسیا از فیتولیت‌های /نست^۵، عضوی از خانواده تیره موز بومی آفریقایی، قابل تشخیص هستند

۱- cultivars: یک طبقه در داخل یک گونه گیاهی (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۲- Gradient: تغییرات تدریجی یک عامل محیطی در فضاها کوچک یا بزرگ یک اکوسیستم (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۳- *Bos indicus*

۴- *Musa*

۵- *Ensete*



(۱۵۹). فیتولیت‌های موز/ از نهشته‌های باستان‌شناختی در آفریقای مرکزی کشف شده که به طور قطع متعلق به حدود ۲۵۰۰ سال پیش بوده‌اند. به نظر می‌رسد موز همراه با دیگر محصولات زراعی دارای ریشه‌های خوراکی نواحی گرمسیری آسیای جنوب شرقی از قبیل سیب زمینی هندی^۱ و تارو^۲ مجموعه‌ای از محصولات زراعی مهمی را تشکیل داده‌اند که ممکن است با افزایش عمده جمعیت در مناطق مرطوب آفریقای مرکزی مرتبط باشند (۱۵۸).

محصولات زراعی از قبیل ذرت خوشه‌ای^۳ و ارزن انگشتی^۴ و ارزن مرواریدی^۵ که احتمالاً در حدود ۳۰۰۰-۵۰۰۰ سال پیش در حاشیه جنوبی صحرای بزرگ اهلی شده‌اند (۸۷)، در مسیری مخالف از آفریقا خارج گردیده‌اند. اثر این دانه‌ها در خشت‌های گلی از محوطه‌هایی در شبه جزیره عمان با قدمتی حدود ۴۵۰۰ سال پیش و نیز در باقیمانده‌های گیاهی کربونیزه شده (۱۶۰) در محوطه‌های مختلف شبه قاره هند با قدمتی حدود ۴۶۰۰ سال پیش (۱۵۷ و ۱۶۱) یافت شده است. برخلاف جو و گندم زمستانی (زمستان رو) که اندکی زودتر از خاورمیانه به شبه قاره هند وارد شده‌اند، این محصولات زراعی آفریقایی قبلاً با فصل باران‌های موسمی تابستانی هند سازگار شده بودند و ممکن است موجبات رشد سریع جامعه روستایی هاراپایی را فراهم کرده باشند که زیربنای اولین تمدن دره سند گردید (۱۶۱).

دیگر حیوان اهلی مرتبط با این شبکه پراکنده مبادلاتی، خر^۶ است. درخت تبارزایشی بر پایه توالی نواحی کنترلی DNA میتوکندریایی خر و دیگر نسب‌های آن (تصویر ۶) (۱۲۹ و ۱۶۲) منشأ آفریقایی خر اهلی را تأیید می‌کند. استفاده از این حیوانات در مبادلات خشکی بوسیله کشف باقیمانده‌های خر در تل براک در شمال شرق سوریه با قدمت تقریبی ۴۳۰۰ سال (۱۶۳) و در تل ملیان در کوهستان‌های ایران با قدمت تقریبی ۴۸۰۰ سال (۱۶۴) تأیید شده است.

در این حین، دیگر حیوان اهلی دخیل در مبادلات از راه خشکی اسب^۷ بوده است. شواهد ترکیبی باستان‌شناختی و ژنتیکی پیشنهاد می‌کنند که اسب تقریباً ۵۰۰۰ تا ۴۰۰۰ سال پیش اهلی شده (احتمالاً چندین بار) و به سرعت در استپ‌های آسیای مرکزی گسترش یافته است (۱۶۲ و ۷۸). کشف استخوان‌ها، مدفوع و پشم‌های بافته شده شتر باختری^۸ در شهر سوخته ایران نشان می‌دهد که این حیوان کاروانی مشهور در حدود ۴۵۰۰ سال پیش اهلی شده است (۱۶۵). روی هم رفته این مطالعات، گواه رونق شبکه‌های مبادلاتی جهانی زمینی و دریایی در اکثر جهان قدیم است که پیامدهایی ژرف برای این دوره از تاریخ بشریت در سرتاسر این منطقه گسترده دربرداشته است.

توضیح ۶: خاستگاه و پراکندگی کاساوا

کاساوا^۹ که با نام‌های مانیوک، تاپیوک، مانیوکا و یوکا نیز شناخته می‌شود، نخستین منبع غذایی در نواحی گرمسیری و ششمین گیاه زراعی مهم در سرتاسر جهان است (۱۶۶). اخیراً تحقیقات ژنتیک و باستان‌شناسی در هم آمیخته‌اند تا منشأ این گیاه مهم زراعی دارای ریشه خوراکی را مکان‌یابی و جهت و سرعت پراکنش آن را در خارج از خاستگاه‌اش ردیابی کنند. تحلیل‌های اولسن و شال که روی سه ژن هسته‌ای با نسخه‌برداری اندک از جمعیت کاساوا کشت شده و گونه‌های اجدادی محتمل^{۱۰} انجام شده بود منجر به شناسایی تاکسون‌های وحشی پیشین به عنوان جد منحصر بفرد کاساوا گردید که احتمالاً در یک رویداد اهلی‌سازی منفرد پرورش یافته بود. این نتایج بوسیله داده‌های ریزماهوره‌ای از همان جمعیت تأیید شده‌اند (تصویر ۷).

تجزیه دانه‌های نشاسته از کاساوا جدید و نیاکان وحشی‌اش بوسیله پیپرنو تفاوت‌های ریخت‌شناختی روشنی را نشان داد. این تفاوت‌های ریخت‌شناختی می‌تواند سنگواره گرانول‌های نشاسته‌ای استخراج شده از

۷- *Equus caballus*

۸- *Camelus bactrianus*

۹- *Manihot esculenta* Crantz subsp. *esculenta*

۱۰- *M. esculenta* ssp. *Ciferri* and *M. pruinosa* Pohl
flabellifolia (Pohl)

۱- *Dioscorea*

۲- *Colocasia*

۳- *Sorghum bicolor*

۴- *Eleusine coracana*

۵- *Pennisetum glaucum*

۶- *Equus asinus asinus*

ابزارهای سنگی محوطه‌های باستان‌شناسی را شناسایی کنند (۱۶۷). در حال حاضر به سبب مطالعات ناکافی، مدارک باستان‌شناسی استفاده از کاساوا در حوضه آبریز آمازون اندک است. البته اخیراً نشاسته‌های کاساوا از سنگ ساب‌هایی استخراج شده است که در محوطه‌هایی از دره‌های پورس و کوآکا در شمال کلمبیا مرکزی (با قدمت تقریبی ۷۵۰۰ سال) و آگوادولس شلتر در پاناما (با قدمت تقریبی ۶۹۰۰ سال) کشف شده است. به علاوه دانه‌های گرده‌ای که احتمالاً متعلق به کاساوا اهلای بوده در نهشته‌های باستان‌شناختی خلیج مکزیک و بلیز یافت شده است. دانه‌های گرده متعلق به خلیج مکزیک و بلیز به ترتیب ۵۸۰۰ و ۴۸۰۰ سال پیش تاریخ‌گذاری شده‌اند (۱۶۹ و ۱۷۰). اخیراً در پورتوریکو نیز، گرانول‌های نشاسته کاساوا بر روی ابزارهای فراوری با قدمت ۳۳۰۰-۲۹۰۰ سال یافت شده است (۱۷۱). روی هم رفته این مطالعات ارائه کننده خاستگاه اولیه‌ای برای کاساوا و پراکندگی سریع آن در خارج از حوضه آبریز آمازون به سرتاسر منطقه نوگرمسیری^۱ و کارائیب بوده است.

توضیح ۷: کدو و سگ به ینگه دنیا وارد می‌شوند.

مجموع تحقیقات اخیر باستان‌شناختی و ژنتیکی بر روی کدو حلوائی^۲ و سگ^۳ درک بنیادین ما را درباره اهلای‌سازی اولیه این نخستین جانداران اهلای شده، پراکنش آن‌ها طی دوران پلیستوسن قدیم از سوی آسیا و از طریق برینگ به ینگه دنیا و نیز پراکندگی بعدی‌شان در سرتاسر آمریکا به میزان زیادی روشن کرده است.

برای محققان علاقه‌مند به اهلای‌سازی گیاهان در ینگه دنیا، کدو حلوائی به مدت زیادی ابهام و معمای آفریقایی بوده است. از آن جایی که کدو حلوائی بومی آفریقا است و به عنوان ظرف، ارزشی زیاد داشته است تا یک منبع غذایی، به طور مستمر در محوطه‌های مرتبط با

باستان‌شناسی به همراه مدارک ابتدایی‌تر اهلای‌سازی گیاهان ینگه دنیا در مناطق بسیاری از آمریکا یافت شده است. بین نژادهای بومی کدو حلوائی اهلای آفریقایی امروزی و ینگه دنیا شباهت‌های ژنتیکی وجود دارد. با توجه به این موضوع و نیز در غیاب (تا چند وقت اخیر) هرگونه جمعیت کدو حلوائی وحشی مستند، که بتوان آن را برای بنا نهادن پایه افتراق میان نمونه‌های دانه و پوست کدو حلوائی اهلای و وحشی یافت شده در نهشته‌های باستان‌شناختی به کار گرفت، توافق عمومی این بوده که جریان‌های اقیانوسی کدو حلوائی را به عنوان یک گیاه وحشی از آفریقا به جنوب آمریکا آورده است.

مطالعه مشترک اخیر، با ادغام مدارک باستان‌شناختی و ژنتیک توافق عمومی بر سر ورود این گیاه وحشی از آفریقا را دگرگون کرده است. اریکسون^۴ و دیگران (۱۲۰) نژادهای بومی کدو حلوائی آسیایی و آفریقایی امروزی را به همراه ۱۲ قطعه پوسته تاریخ‌گذاری مستقیم شده تحلیل کرده‌اند. این پوسته‌ها از محوطه‌های باستانی شمال شرق آمریکا، مکزیک و آمریکای جنوبی به دست آمده بودند (تصویر ۸ الف). تحلیل‌های ریخت‌شناختی مقایسه‌ای نشان داد که پوست‌های باستانی متعلق به گیاهان اهلای شده هستند (پوست‌ها به صورت قابل توجهی ضخیم‌تر از آن‌هایی بودند که اخیراً به عنوان میوه‌های *ال. سیچراریا* وحشی^۵ زیمباوه‌ای توصیف شده‌اند). تاریخ‌گذاری رادیوکربن با استفاده از AMS مستقیم نشان داده است که کدو حلوائی به عنوان گیاه اهلای شده آمریکا از ۱۰۰۰۰ سال پیش حضور داشته است.

تحلیل DNAهای باستانی از قطعات پوست‌های به دست آمده از محوطه‌های باستانی، نتایج شگفت‌آور دیگری را ارائه داده‌اند. سه پلی مورفیسم توالی DNA به صورت قاطعانه بین نژادهای بومی آسیایی و آفریقایی امروزی کدو حلوائی در ژنوم کلروپلاستی شناسایی شده‌اند: دو افتادگی^۶ الحاقی^۱ (5-bp InDel) مجزا و یک

۴- Erickson

۵- wild *L. siceraria*

۶- Deletion: یکی از انواع انحرافات کروموزومی که در آن قسمتی از یک کروموزوم حذف شده است. اثرات ژنتیکی حذف، به میزان زیادی بستگی به تعداد و عمل ژن‌هایی دارد که همراه قطعه حذف شده از بین رفته‌اند (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۱- Neotropical region: اصطلاحی است در علم جغرافیای گیاهی که برای نشان دادن یک سلسله گیاهی به کار می‌رود. این منطقه مشتمل بر مناطق گرمسیری و نیمه گرمسیری دنیای جدید (جنوب غربی آمریکای شمالی، آمریکای مرکزی و قسمت اعظم آمریکای جنوبی) است (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۲- *Lagenaria siceraria*

۳- *Canis familiaris*

انتقال چند شکلی تک نوکلئوتیدی^۲ از G به A. DNAهای ۹ قطعه پوست که تاریخ آن به قبل از ورود اروپایی‌ها بر می‌گردد می‌تواند مشابه گروه مرجع آسیای امروزی تکثیر شود. این موضوع بر این اشاره دارد که کدو حلوائی اهلی شده در طی پلیستوسن قدیم از طریق آسیا به ینگه دنیا وارد شده است نه از طریق آفریقا. البته ممکن است کدو حلوائی توانسته باشد از طریق جریان اقیانوس آرام شمالی از آسیا به آمریکا راه یافته باشد و این مسأله بیش‌تر محتمل است که این گیاه به همراه سگ با مهاجران پالئوآمریکن از برینگ به ینگه دنیا راه یافته باشند.

در یک مطالعه ژنتیک همزمان لئونارد^۳ و دیگران (۱۰۹ و ۱۰۳) به این سوال قدیمی که «آیا هم در اوراسیا و هم در آمریکا سگ مستقلاً از گرگ خاکستری^۴ اهلی شده است؟» پاسخ داده‌اند. یک بخش ۴۲۵-bp از منطقه کنترل DNA میتوکندریایی به دست آمده از مجموع ۲۴ عنصر اسکلتی سگ پیش‌اروپایی کشف شده از محوطه‌های باستانی در آلاسکا، مکزیک، پرو و بولیوی تجزیه و تحلیل شدند. نتایج این تحلیل‌ها با توالی ۲۵۹ گرگ امروزی در ۳۰ نقطه از جهان و ۱۴۰ سگ امروزی از ۶۷ نژاد گوناگون مقایسه شدند. این مطالعه نشان داده است که خاستگاه مشترک همه سگ‌های اهلی شده جدید و باستانی در سرتاسر جهان، گرگ‌های خاکستری جهان قدیم هستند. تحلیل‌های بعدی (تصویر ۸ ب) نشان داد سگ‌های باستانی ینگه دنیا از چهار هاپلوטיפ مجزای سگ‌های امروزی سراسر دنیا مشتق می‌شوند. بر مبنای این تحلیل‌ها می‌توان این پیشنهاد را ارائه داد که حداقل پنج دودمان سگ همراه با انسان‌ها در زمان ساکن شدن در ینگه دنیا به آمریکای شمالی وارد شده‌اند.

این به نوبه خود نشان می‌دهد که مقادیر قابل توجه از اشتقاق در دودمان سگ اهلی شده در اوراسیای کهن قبل از این مهاجرت وجود داشته است. اولین مدارک باستان‌شناختی سگ‌های اهلی شده در دنیای قدیم به ۱۷۰۰۰ تا ۱۳۰۰۰ سال پیش بر می‌گردد. این مدارک از محوطه‌های پراکنده‌ای به دست آمده‌اند که از خاور نزدیک تا شرق اروپا گسترش یافته‌اند. این مطلب این سوال را بر می‌انگیزد که دقیقاً کی و در کدام مکان یا مکان‌ها برای نخستین بار گرگ خاکستری اهلی شده است. اگرچه قدمت نخستین کدو حلوائی اهلی در دنیای قدیم به ۹۰۰۰-۸۰۰۰ سال پیش در چین و ژاپن بر می‌گردد اما این معقولانه است که تخمین بز نیم کدو حلوائی اهلی در چهارچوب زمانی مشابه با سگ (حدود ۱۳۰۰۰ سال قبل و یا زودتر)، ۱۰۰۰۰ سال پیش به مرکز مکزیک وارد شده است.

جالب این است هم سگ و هم کدو حلوائی، که به اولین گونه‌های اهلی شده مشهورند، در سودمندی‌شان در طبیعت و ارزش فراوان‌شان برای استفاده‌هایی بجز منبع غذایی، با یکدیگر مشابه‌اند.

سپاسگزاری مترجم

از آقای احسان اسفندیاری‌راد به سبب یاری‌شان در واژه‌گزینی و برگردان کلمات لاتین و همچنین مطالعه منتقدانه پیش‌نویس متن متشکرم. نظرات آقایان دکتر حمیدرضا ولی‌پور و دکتر حامد وحدتی‌نسب برایم راهگشا بوده است، از ایشان بسیار سپاسگزارم.

کتاب‌نامه

- 1- Zeder, M. A. et al., 2006, *Documenting domestication: New genetic and archaeological paradigms*, University of California Press.
- 2- Darlington, C., 1956, *Chromosome botany*, Allen and Unwin.
- 3- ———, 1969, *The Evolution of man and society*, Allen and Unwin.
- 4- Harlan, J., and de Wet, J., 1965, "Some thoughts about weeds", *Econ. Bot.* 19, 16-24.

۱- Insertion: نوعی انحراف ساختمانی کروموزوم که در آن بخشی از یک بازوی کروموزوم به قسمت میانی بازوی یک کروموزوم غیر همانند درج می‌شود (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۲- SNP: جهش‌های نقطه‌ای که به صورت تصادفی در تمامی ژنوم گسترده است. این امر باعث تفاوت‌هایی در DNA ژنوم یک گونه می‌شود (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۳- Leonard

۴- *Canis lupus*

5- Zohary, D., 1969, "The Progenitors of wheat and barley in relation to domestication and agricultural dispersal in the Old World", in: *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals*, Ucko, P., and Dimbleby, G., (eds.), pp. 47-66, Duckworth.

6- ———, 1984, "Modes of evolution in plants under domestication", in: *Plant Biosystematics*, Grant, W., (ed.), pp. 579-596, Academic Press.

7- Harlan, J., et al., 1973, "Comparative evolution of cereals", *Evolution Int. J. Org. Evolution* 27: 311-325.

8- de Wet, J., and Harlan, J., 1975, "Weeds and domesticates, Evolution in the man-made habitat", *Econ. Bot.* 29: 99-107.

9- Heiser, C., 1988, "Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants", *Euphytica* 37: 77-85.

10- Piperno, D. R., et al., 2004, "Processing of wild cereal grains in the Upper Paleolithic revealed by starch grain analysis", *Nature* 407: 894-89.

11- ———, et al., 2002, "Evidence for the control of phytolith formation in Cucurbita fruits by the hard rind (Hr) genetic locus: archaeological and ecological implications", *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99, 10923-10928
12 Clutton-Brock, J. (1999), *Domesticated Animals, 2nd edn*, British Museum of Natural History.

13- Hemmer, H., 1990, *Domestication: The decline of environmental appreciation*, Cambridge University.

14- Kruska, D., 1988, "Mammalian domestication and its effect on brain structure and behavior", in: *Intelligence and Evolutionary Biology*, Jerison, H.J., and Jerison, I., (eds.), pp. 211-250, Springer-Verlag.

15- Moray, D., 1992, "Size, shape, and development in the evolution of the domestic

dog", *Journal Archaeological Science* 19: 181-204.

16- Köhler-Rollefson, E., 1989, "Changes in goat exploitation at 'Ain Ghazal between the Early and Late Neolithic: a metrical analysis", *Paleorient* 15: 141-146.

17- Ervynck, A., and Dobney, K., 1999, "Lining up on the M1: a tooth defect as a bio-indicator for environment and husbandry in ancient pigs", *Environmental Archaeology: The Journal of Human Palaeoecology* 4: 1-8.

18- Wheeler Pires-Ferreira, J.C., et al., 1976, "Pre-ceramic animal utilization in the Central Peruvian Andes", *Science* 194: 483-490.

19- Mashkour, M., et al., 2005, "Long distance movement of sheep and of Bakhtiari nomads tracked with intra-tooth variations of stable isotopes (13C and 18O)", in: *Health and Diet in Past Animal Populations: Current Research and Future Directions*, Davies, J., et al., (eds.), pp. 113-122, Oxbow Books.

20- Wing, E.S., 1972, "Utilization of animal resources in the Peruvian Andes", in: *Andes 4: Excavations at Kotosh, Peru, 1963 and 1964*, Seiichi, I. and Terada, K., (eds.), pp. 327-351, University of Tokyo Press.

21- Bibikova, V.I., 1986, "Appendix 3. On the history of horse domestication in south-east Europe", in: *Dereivka: A settlement and Cemetery of Copper Age Horse Keepers on the Middle Dnieper* (BAR International Series, Vol. 287), D. Telegin, (ed.), pp. 163-182, BAR.

22- Olsen, S.J., 2003, "The exploitation of horses at Botai, Kazakhstan", in: *Prehistoric Steppe Adaptation and the Horse*, Levine, M., et al., (eds.), pp. 83-104, McDonald Institute Monographs.

23- Shaffer, V.M., and Reed, C.A., 1972, "The co-evolution of social behavior and cranial morphology in sheep and goats (Bovidae, Caprini)", *Fieldiana Zoology*, 61, Field Museum of Natural History.



- 24- Zeder, M.A., 2001, "A metrical analysis of a collection of modern goats (*Capra hircus aegargus* and *Capra hircus hircus*) from Iran and Iraq: implications for the study of caprine domestication", *Journal Archaeological. Science* 28: 61-79.
- 25- ———, "Reconciling rates of long bone fusion and tooth eruption and wear in sheep (*Ovis*) and goat (*Capra*)", in: *Ageing and Sexing Animals from Archaeological Sites*, Ruscillo, D., (ed.), Oxbow Press (in press).
- 26- ———, 2006, "A critical assessment of initial domestication in goats (*Capra hircus*)", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 181–208, University of California Press.
- 27- ———, 2005, "A view from the Zagros: new perspectives on livestock domestication in the Fertile Crescent", in: *New Methods and the First Steps of Animal Domestications*, Vigne, J.-D., et al., (eds), pp. 125–147, Oxbow Press.
- 28- ——— and Hesse, B., 2000, "The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros Mountains 10 000 years ago", *Science* 287: 2254–2257.
- 29- Loftus, R.T., et al., 1994, "Evidence for two independent domestications of cattle", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 91: 2757–2761.
- 30- Verkaar, E.L., et al., 2004, "Maternal and paternal lineages in crossbreeding bovine species. Has wisent a hybrid origin?" *Mol. Biol. Evol.* 21: 1165–1170.
- 31- MacHugh, D.E., et al., 1997, "Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*)", *Genetics* 146: 1071–1086.
- 32- Kadwell, M., et al., 2001, "Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and alpaca", *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 268: 2575–2584.
- 33- Parker, H.G., et al., 2004, "Genetic structure of the purebred domestic dog", *Science* 304: 1160–1164.
- 34- Wolfe, K.H., et al., 1987, "Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 84: 9054–9058.
- 35- Coulibaly, S., et al., 2002, "AFLP analysis of the phenetic organization and genetic diversity of *Vigna unguiculata* L. Walp. reveals extensive gene flow between wild and domesticated types", *Theor. Appl. Genet.* 104: 358–366.
- 36- Friesen, N. and Blattner, F.R., 2000, "RAPD analysis reveals geographic differentiations within *Allium schoenoprasum* L. (Alliaceae)", *Plant Biol.* 2: 297–305.
- 37- Ozkan, H., et al., 2002, "AFLP analysis of a collection of tetraploid wheats indicates the origin of emmer and hard wheat domestication in southeast Turkey", *Mol. Biol. Evol.* 19: 1797–1801.
- 38- Olsen, K.M., and Schaal, B.A., 1999, "Evidence on the origin of cassava: phylogeography of *Manihot esculenta*", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 96: 5586–5591.
- 39- ——— and Schaal, B.A., 2001, "Microsatellite variation in cassava and its wild relatives: further evidence for a southern Amazonian origin of domestication", *Am. J. Bot.* 88: 131–142.
- 40- Wendel, J.F., 2000, "Genome evolution in polyploids", *Plant Mol. Biol.* 42: 225–249.
- 41- Rieseberg, L.H., 2001, "Polyploid evolution: keeping the peace at genomic reunions", *Curr. Biol.* 11: R925–R928.
- 42- Atkinson, R.G., et al., 1997, "The allopolyploid origin of kiwifruit, *Actinidia deliciosa* (Actinidiaceae)", *Plant Syst. Evol.* 205: 111–124.





- 43- Emshwiller, E., and Doyle, J.J., 1998, "Origins of domestication and polyploidy in oca (*Oxalis tuberosa*: Oxalidaceae): nrDNA ITS data", *Am. J. Bot.* 85: 975–985.
- 44- ————— and Doyle, J.J., 2002, "Origins of domestication and polyploidy in oca (*Oxalis tuberosa*: Oxalidaceae). 2. Chloroplast expressed glutamine synthetase data", *Am. J. Bot.* 89: 1042–1056.
- 45- Buteler, M.I., et al., 1999, "Sequence characterization of microsatellites in diploid and polyploid *Ipomoea*", *Theor. Appl. Genet.* 99: 123–132.
- 46- Wendel, J.F., and Cronn, R.C., 2003, "Polyploidy and the evolutionary history of cotton", *Advances in Agronomy* 78: 139–186.
- 47- Ingram, A.L., and Doyle, J.J., 2003, "The origin and evolution of *Eragrostis tef* (Poaceae) and related polyploids: evidence from nuclear waxy and plastid rps16", *Am. J. Bot.* 90: 116–122.
- 48- Song, K., et al., 1995, "Rapid genome change in synthetic polyploids of Brassica and its implications for polyploid evolution", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 92: 7719–7723.
- 49- Adams, K.L., and Wendel, J.F., 2004, "Exploring the genomic mysteries of polyploidy in cotton", *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 573–581.
- 50- Feldman, M., and Millet, E., 2001, "The contribution of the discovery of wild emmer to an understanding of wheat evolution and domestication and to wheat improvement", *Isr. J. Plant Sci.* 49(Suppl.): S25–S35.
- 51- Rieseberg, L.H., and Wendel, J.F., 1993, "Introgression and its consequences in plants", in: *Hybrid Zones and The Evolutionary Process*, Harrison, R.G., (ed.), pp. 70–109, Oxford.
- 52- —————, and Ellstrand, N.C., 1993, "What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization?" *Crit. Rev. Plant Sci.* 12: 213–241.
- 53- Seiler, G.J., and Rieseberg, L.H., 1997, "Systematics, origin, and germplasm resources of the wild and domesticated sunflower", in: *Sunflower Technology and Production, Agronomy Monograph* (n 35) pp. 21–65, American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America.
- 54- Wendel, J.F., et al., 1989, "Genetic diversity, introgression, and independent domestication of old world cultivated cottons", *Am. J. Bot.* 76: 1795–1806.
- 55- Doebley, J., 1990, "Molecular evidence for gene flow among *Zea* species – genes transformed into maize through genetic engineering could be transferred to its wild relatives, the teosintes", *Bioscience* 40: 443–448.
- 56- Matsuoka, Y., et al., 2002, "A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99: 6080–6084.
- 57- Beebe, S., et al., 1997, "Wild-weed-crop complexes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L, Fabaceae) in the Andes of Peru and Colombia, and their implications for conservation and breeding. Genet", *Resour. Crop Evol.* 44: 73–91.
- 58- Decker-Walters, D.S., et al., 1993, "Isozymic characterization of wild populations of *Cucurbita pepo*", *Journal of Ethnobiology* 13: 55–72.
- 59- —————, et al., 2002, "Diversity in free-living populations of *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae) as assessed by random amplified polymorphic DNA", *Syst. Bot.* 27: 19–28.
- 60- Papa, R., and Gepts, P., 2003, "Asymmetry of gene flow and differential geographical structure of molecular diversity in wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) from Mesoamerica", *Theor. Appl. Genet.* 106, 239–250.

- 61- Ellstrand, N.C., et al., 1999, "Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives", *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 539–563.
- 62- Wilkinson, M.J. et al., 2000, "A direct regional scale estimate of transgene movement from genetically modified oilseed rape to its wild progenitors", *Mol. Ecol.* 9: 983–991.
- 63- Paterson, A.H., 2002, "What has QTL mapping taught us about plant domestication?" *New Phytol.* 154: 591–608.
- 64- Doebley, J., et al., 1995, "Teosinte branched1 and the origin of maize: Evidence for epistasis and the evolution of dominance", *Genetics* 141: 333–346.
- 65- ———, et al., 1995, "Suppressor of sessile spikelets1 (Ss1): a dominant mutant affecting inflorescence development in maize", *Am.J. Bot.* 82: 571–577.
- 66- Wang, H., et al., 2005, "The origin of the naked grains of maize", *Nature* 436: 714–719.
- 67- Dorweiler, J.E., and Doebley, J., 1997, "Developmental analysis of teosinte glume architecture1: a key locus in the evolution of maize (Poaceae)", *Am. J. Bot.* 84: 1313–1322.
- 68- Olsen, K., and Purugganan, M.D., 2002, "Molecular evidence on the origin and evolution of glutinous rice", *Genetics* 162: 941–950.
- 69- Frary, A., et al., 2000, "fw2.2: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size", *Science* 289: 85–88.
- 70- Purugganan, M.D., et al., 2000, "Variation and Selection at the CAULIFLOWER floral homeotic gene accompanying the evolution of domesticated Brassica oleracea", *Genetics* 155: 855–862.
- 71- Koinange, E.M.K., et al., 1996, "Genetic control of the domestication syndrome in common bean", *Crop Sci.* 36: 1037–1045.
- 72- Andersson, L., and Georges, M., 2004, "Domestic-animal genomics: deciphering the genetics of complex traits", *Nat. Rev. Genet.* 5: 202–212.
- 73- Hiendleder, S., et al., 2002, "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.* 269: 893–904.
- 74- Pedrosa, S., et al., 2005, "Evidence of three maternal lineages in Near Eastern sheep supporting multiple domestication events", *Proc Biol Sci* 272: 2211–2217.
- 75- Luikart, G., et al., 2001, "Multiple maternal origins and weak phylogeographic structure in domestic goats", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98: 5927–5932.
- 76- Doebley, J., 2001, "George Beadle's other hypothesis: one-gene, onetrait", *Genetics* 158: 487–493.
- 77- Troy, C.S., et al., 2001, "Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle", *Nature* 410: 1088–1091.
- 78- Vila, C., et al., 2001, "Widespread origins of domestic horse lineages", *Science* 291: 474–477.
- 79- Bruno, M., 2006, "A morphological approach to documenting the domestication of Chenopodium in the Andes", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 34–45, University of California Press.
- 80- Mengoni-Gonalons, G., and Yacobaccio, H., 2006, "The domestication of South American camelids: A view from the South-Central Andes", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 228–224, University of California Press.





- 81- Pearsall, D., et al., 2003, "Identifying maize in neotropical sediments and soils using cob pytoliths", *Journal of Archaeological Science* 30: 611–627.
- 82- Thompson, R., 2006, "Tracing the diffusion of maize into South America through phytolith analysis of food residues", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 82–96, University of California Press.
- 83- Vierra, B., (ed.), 2005, *Current Perspectives on the Late Archaic across the Borderlands*, University of Texas Press.
- 84- Jaenicke-Despres, V., et al., 2003, "Early allelic selection in maize as revealed by ancient DNA", *Science* 302: 1206–1208.
- 85- Heun, M., et al., 1997, "Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting", *Science* 278: 1312–1314.
- 86- Zohary, D., 1996, "The mode of domestication of the founder crops of Southwest Asian agriculture", in: *The Origins and Spread of Agriculture and Pastoralism in Eurasia*, Harris, D.R., (ed.), pp. 142–158, Smithsonian Institution Press.
- 87- Smith, B.D., 1998, *The emergence of agriculture*, W.H. Freeman.
- 88- Besnard, G., et al., 2001a, "Genetic relationships in the olive (*Olea europaea* L.) reflects multilocal selection of cultivars", *Theor. Appl. Genet.* 102: 251–258.
- 89- ———, 2001b "Olive domestication from structure of oleasters and cultivars using RAPDs and mitochondrial RFLP", *Genet. Sel. Evol.* 33 (Suppl. 1): S251–S268.
- 90- Terral, J-F., et al., 2004, "Historical biogeography of olive domestication (*Olea europaea* L.) as revealed by geometrical morphometry applied to biological and archaeological material", *J. Biogeogr.* 31: 63–77.
- 91- Gepts, P., et al., 1986, "Phaseolin protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) – evidence for multiple centers of domestication", *Econ. Bot.* 40: 451–468.
- 92- ———, 1996, "Origin and evolution of cultivated *Phaseolus* species", in: *Advances in Legume Systematics, Part 8; Legumes of Economic Importance*, Pickersgill, B., and Lock, J.M., (eds.), pp. 65–74, Royal Botanical Gardens.
- 93- Kaplan, L., and Lynch, T.F., 1999, "Phaseolus (Fabaceae) in archaeology: AMS radiocarbon dates and their significance for pre-Colombian agriculture", *Econ. Bot.* 53: 261–272.
- 94- Gautier, A., 1984, "Archaeozoology of the Bir Kiseiba region, Eastern Sahara", in: *Cattle Keepers of the Eastern Sahara*, Wendorf, F., et al., (eds.), pp. 49–72, Southern Methodist University.
- 95- Bökönyi, S., 1994, *The History of Domestic Animals in Central and Eastern Europe*, Akademiai Kiado.
- 96- Larson, G., et al., 2005, "Worldwide phylogeny of wild boar reveals multiple centers of pig domestication", *Science* 307: 1618–1621.
- 97- Albarella, U., et al., 2006, "The domestication of the pig (*Sus scrofa*): new challenges and approaches", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 209–227, University of California Press.
- 98- Bruford, M., and Townsend, S.J., 2006, "Mitochondrial DNA diversity in modern sheep: implications for domestication", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 307–317, University of California Press.

- 99- Fernandez, H., et al., 2005, "Assessing the origin and diffusion of domestic goats using ancient DNA", in: *New Methods and the First steps of Animal Domestications*, Vigne, J.D., et al., (eds.), pp. 50–54, Oxbow Press.
- 100- Hole, F., et al., 1969, *Prehistory and human ecology on the Deh Luran Plain*, Memoirs of the Museum of Anthropology, The University of Michigan Press.
- 101- Meadow, R.H., 1993, "Animal domestication in the Middle East: a revised view from the Eastern Margin", in: *Harappan Civilization* (2nd edition), Possehl, G., (ed.), pp. 295–320, Oxford & IBH.
- 102- Götherström, A., 2005, "Cattle domestication in the Near East was followed by hybridization with aurochs bulls in Europe", *Proc Biol Sci* 22: 2345–2350.
- 103- Leonard, J.A., et al., 2002, "Ancient DNA evidence for OldWorld origin of New World dogs", *Science* 298: 1613–1616.
- 104- Matisoo-Smith, E., and Reynolds, J.H., 2004, "Origins and dispersal of the Pacific peoples: evidence from mtDNA", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101: 9167–9172.
- 105- Bellwood, P., and White, P., 2005, "Domesticated pigs in Eastern Indonesia", *Science* 309: 381.
- 106- Larson, G., et al., 2004, "Response to Bellwood and White", *Science* 309: 381.
- 107- Vila, C., et al., 1997, "Multiple and ancient origins of the domestic dog", *Science* 276: 1687–1689.
- 108- Sablin, M.V., and Khlopachev, G.A., 2002, "The earliest ice age dogs: evidence from Eliseevichi", *Curr. Anthropol.* 43: 795–799.
- 109- Wayne, R., et al., 2006, "Genetic analysis of dog domestication", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 279–293, University of California Press.
- 110- Dobney, K., and Larson, G., *DNA and animal domestication: more windows on an elusive process*. *J. Zool.*, (in press).
- 111- Graur, D., and Martin, W., 2004, "Reading the entrails of chickens: molecular timescales of evolution and the illusion of precision", *Trends Genet.* 20: 80–86.
- 112- Gaut, B.S., 1998, "Molecular clocks and nucleotide substitution rates in higher plants", in: *Evolutionary biology* 30, Hecht, M.K., et al., (eds.), pp. 93–120, Plenum Press.
- 113- Ho, S.Y., et al., 2005, "Time dependency of molecular rate estimates and systematic overestimation of recent divergence times", *Mol. Biol. Evol.* 22: 1561–1568.
- 114- Simon, Y.W. H., and Larson, G., "Molecular clocks: when times are a-changin'", *Trends Genet.*, (in press).
- 115- Emshwiller, E., 2006, "Genetic data and plant domestication", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 99–122, University of California Press.
- 116- Bradley, D., 2006, "Reading animal genetic texts", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 273–278, University of California Press.
- 117- Watanobe, T., et al., 2002, "Prehistoric introduction of domestic pigs onto the Okinawa islands: ancient mitochondrial DNA evidence", *J. Mol. Evol.* 52: 281–289.
- 118- Brown, T.A., 1999, "How ancient DNA may help in understanding the origin and spread of agriculture", *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 354: 89–97.
- 119- Jones, M., and Brown, T., 2000, "Agricultural origins: the evidence of modern and ancient DNA", *Holocene* 10: 769–776.



120- Erickson, D.L., et al., 2005, "An Asian origin for a 10 000 year old domesticated plant in the Americas", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102: 18315–18320.

121- Cymbron, T., et al., 1999, "Mitochondrial sequence variation suggests an African influence in Portuguese cattle", *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 266: 597–604.

122- Mannen, H., et al., 1998, "Mitochondrial DNA variation and evolution of Japanese black cattle (*Bos taurus*)", *Genetics* 150: 1169–1175.

123- Emshwiller, E., 2002, "Ploidy levels among species in the 'Oxalis tuberosa alliance' as inferred by flow cytometry", *Ann. Bot. (Lond.)* 89: 741–753.

124- ———, 2006, "Origins of polyploid crops: the example of the octoploid tuber crop *Oxalis tuberosa*", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 153–168, University of California Press.

125- Chen, S-Y., et al., 2005, "Mitochondrial diversity and phylogeographic structure of Chinese domestic goats", *Mol. Phylogenet. Evol.* 37: 804–814.

126- Pedrosa, S., et al., 2005, "Evidence of three maternal lineages in Near Eastern sheep supporting multiple domestication events", *Proc Biol Sci* 272: 2211–2217.

127- Liu, Y.P., et al., "Multiple maternal origins of chickens: out of the Asian jungles", *Mol. Phylogenet. Evol.* (in press).

128- Wheeler, J., et al., 2006, "Genetic analysis of the origins of domestic South American camelids", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 331–343, University of California Press.

129- Beja-Pereira, A., et al., 2004, "African origins of the domestic donkey", *Science* 304: 1781.

130- Jansen, T., et al., 2002, "Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99: 10905–10910.

131- Doebley, J., 2004, "The genetics of maize evolution", *Annu. Rev. Genet.* 38: 37–59.

132- White, S.E., and Doebley, J., 1999, "The molecular evolution of terminal ear1, a regulatory gene in the genus *Zea*", *Genetics* 153: 1455–1462.

133- Doebley, J., et al., 1994, "Inheritance of kernel weight in two maize teosinte hybrid populations: Implications for crop evolution", *J. Hered.* 85: 191–195.

134- Cong, B., et al., 2002, "Natural alleles at a tomato fruit size quantitative trait locus differ by heterochronic regulatory mutations", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99: 13606–13611.

135- Poncet, V., et al., 2002, "Comparative analysis of QTLs affecting domestication traits between two domesticated x wild pearl millet (*Pennisetum glaucum* L., Poaceae) crosses", *Theor. Appl. Genet.* 104: 965–975.

136- Weeden, N.F., et al., 2002, "Genetic analysis of pod dehiscence in pea (*Pisum sativum* L.)", *Cell. Mol. Biol. Lett.* 7: 657–663.

137- Paterson, A.H., et al., 1995, "Convergent domestication of cereal crops by independent mutations at corresponding genetic loci", *Science* 269: 1714–1718.

138- Burke, J.M., et al., 2002, "The potential for gene flow between cultivated and wild sunflower (*Helianthus annuus*) in the United States", *Am. J. Bot.* 89: 1550–1552.

139- Gaut, B.S., and Clegg, M.T., 1993, "Nucleotide polymorphism in the *Adh1* locus of pearl-millet (*Pennisetum glaucum*) (Poaceae)", *Genetics* 135: 1091–1097.

140- Iqbal, M.J., et al., 2001, "A genetic bottleneck in the 'evolution under domestication' of upland cotton *Gossypium hirsutum* L. examined using DNA fingerprinting", *Theor. Appl. Genet.* 103: 547–554.



- 141- Ortiz, R., and Huaman, Z., 2001, "Allozyme polymorphisms in tetraploid potato gene pools and the effect on human selection", *Theor. Appl. Genet.* 103: 792–796.
- 142- Eyre-Walker, A., et al., 1998, "Investigation of the bottleneck leading to the domestication of maize", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 95: 4441–4446.
- 143- Hilton, H., and Gaut, B.S., 1998, "Speciation and domestication in maize and its wild relatives: evidence from the globulin-1 gene", *Genetics* 150: 863–872.
- 144- Tenaillon, M.I., et al., 2001, "Patterns of DNA sequence polymorphism along chromosome 1 of maize (*Zea mays* ssp *mays* L.)", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98: 9161–9166.
- 145- Whitt, S.R., et al., 2002, "Genetic diversity and selection in the maize starch pathway", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99: 12959–12962.
- 146- Anthony, F., et al., 2002, "The origin of cultivated *Coffea arabica* L. varieties revealed by AFLP and SSR markers", *Theor. Appl. Genet.* 104: 894–900.
- 147- Wang, R.L., et al., 1999, "The limits of selection during maize domestication", *Nature* 398: 236–239.
- 148- ———, et al., 2001, "Correction: the limits of selection during maize domestication", *Nature* 410: 718–718.
- 149- Beja-Pereira, A., et al., 2003, "Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes", *Nat. Genet.* 35: 311–313.
- 150- Doebley, J., 1990, "Molecular evidence and the evolution of maize", *Econ. Bot.* 44: 6–27.
- 151- Piperno, D.R., and Flannery, K.V., 2001, "The earliest archaeological maize (*Zea mays* L.) from highland Mexico: new accelerator mass spectrometry dates and their implications", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98: 2101–2103.
- 152- Benz, B., 2001, "Archaeological evidence of teosinte domestication from Guila' Naquitz, Oaxaca", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98: 2104–2106.
- 153- Smith, B.D., 2001, "Documenting plant domestication: the consilience of biological and archaeological approaches", *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98: 1324–1326.
- 154- Freeman, A.R., "Combination of multiple microsatellite data sets to investigate genetic diversity and admixture of domestic cattle", *Anim. Genet.* (in press).
- 155- Hanotte, O., et al., 2002, "African pastoralism: genetic imprints of origins and migrations", *Science* 296: 336–339.
- 156- Marshall, F., 1989, "Rethinking the role of *Bos indicus* in Sub-Saharan Africa", *Curr. Anthropol.* 30: 235–240.
- 157- Possehl, G.L., 1997, "Sea faring merchants of Meuhha", In: *South Asian Archaeology*, Allchin, B., (ed.), pp. 87–100, Oxford & IBH Publishing Co.
- 158- De Langhe, E., et al., 1996, "Plantain in the early Bantu world", in: *The Growth of Farming Communities in Africa from the Equator Southwards*, Sutton, J.E.G., (ed.), Azania 29–30, pp. 147–160, The British, Institute in Eastern Africa.
- 159- Mbida, C., et al., 2006, "Documenting banana cultivation by phytolith analysis: case study, prospects, and limits of the morphological paradigm", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 68–81, University of California Press.
- 160- Cleuziou, S., and Costantini, L., 1980, "Premiers e'lements sur l'agriculture protohistorique de l'Arabe Orientale", *Paleorient* 6: 245–251.
- 161- Weber, S.A., 1991, *Plants and Harappan Subsistence*, American Institute of Indian Studies.



162- Vila, C., et al., 2006, "Genetic documentation of horse and donkey domestication", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 344–356, University of California Press.

163- Clutton-Brock, J., and Davis, S., 1993, "More donkeys from Tell Brak", *Iraq* 55: 209–221.

164- Zeder, M.A., 1986, "The equid remains from Tal-e Malyan", in: *Equids of the Old World (Vol. 1) Beihefte zum Tubinger Atlas des Vorderern Orients*, Meadow, R., and Uerpmann, H.-P., (eds.), pp. 367–412, University of Tübingen.

165- Compagnoni, B., and Tosi, M., 1978, "The camel: Its distribution and state of domestication in the Middle East during the third millennium B.C. in light of the finds from Shahr-i Sokhta", in: *Approaches to Faunal Analysis in the Middle East*, Meadow, R.H., and Zeder, M.A., (eds.) (Peabody Museum Bulletin no 2), pp. 119–128, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology.

166- Mann, C., 1997, "Reseeding the green revolution", *Science* 277: 1038–1043.

167- Piperno, D.R., 2006, "Manioc (*Manihot esculenta* Crantz) and other roots in Pre-Columbian tropical America through starch grain analysis: a case study from Central America", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 46–67, University of California Press.

168- Aceituna, F.J., and Espitia, N.C., 2005, "Mobility strategies in Colombia's middle mountain range between the Early and Middle Holocene", *Before Farming* 2: 1–17.

169- Pohl, M.D., et al., 1996, "Early agriculture in the Maya lowlands", *Latin American Antiquity* 7: 355–372.

170- Pope, K.O., et al., 2001, "Origin and environmental setting of ancient agriculture in

the lowlands of Mesoamerica", *Science* 292: 1370–1373.

171- Pagan, J.R., et al., 2005, "La temprana introducción y uso de algunas plantas domésticas, silvestres y cultivos en Las Antillas precolombinas", *Dialogo Antropologico* 3: 7–33.

172- Olsen, K., and Schaal, B., 2006, "DNA sequence data and inferences on Cassava's origin of domestication", in: *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, Zeder, M.A., et al., (eds.), pp. 123–132, University of California Press.

منابع مترجم

فارسی

آساد، محمدتقی، ۱۳۹۰، میان‌ی ژنتیک، مشهد: انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد.

براون، تی. ا.، ۱۳۹۱، ژنتیک از دیدگاه مولکولی، ترجمه بهمن یزدی صمدی و مصطفی ولی‌زاده، تهران: انتشارات دانشگاه تهران.

مصباح اردکانی، سید فخرالدین، ۱۳۸۲، کالبدشناسی عمومی، شیراز: انتشارات دانشگاه علوم پزشکی شیراز.

فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی، ۱۳۸۹، تهران: انتشارات فرهنگ معاصر.

غیرفارسی

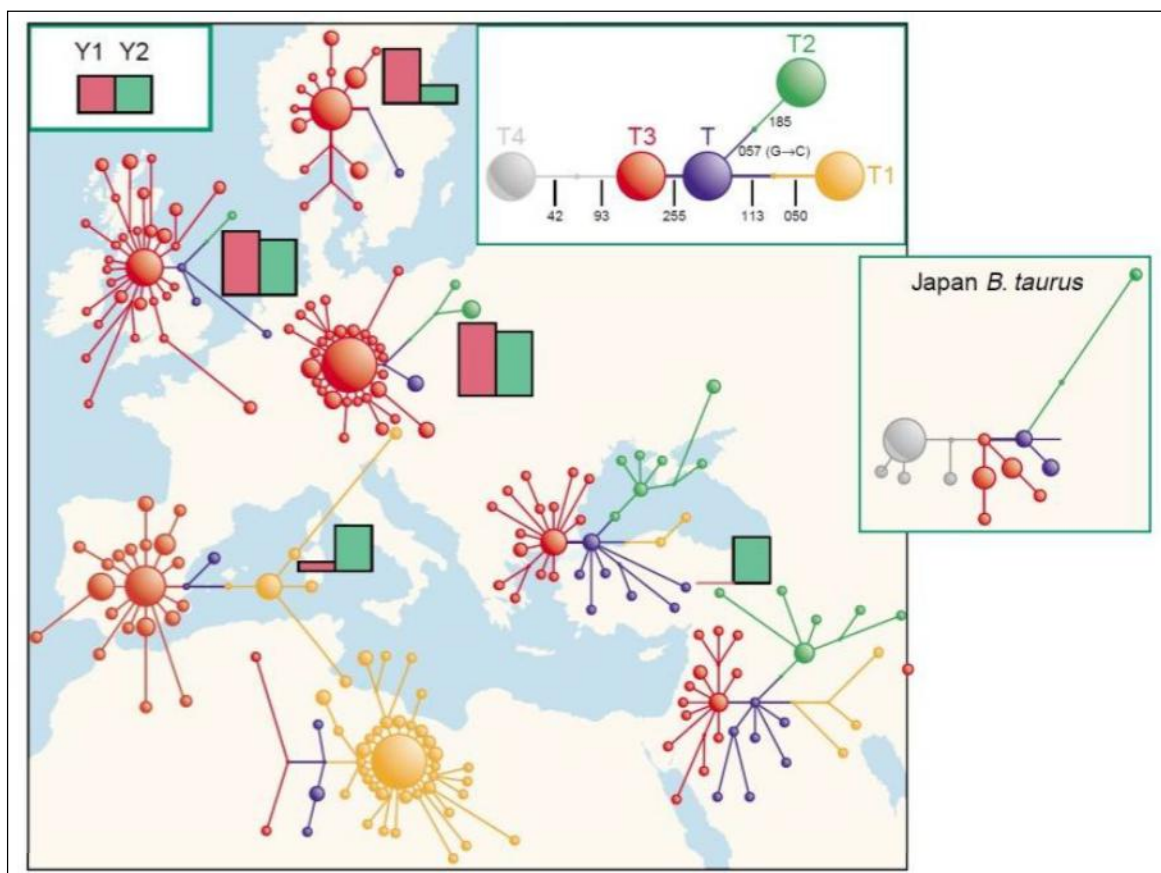
Hamilton, M. B., 2009, *Population Genetics*, West Sussex: Wiley-Blackwell.

Hart, A., 2003, *The Beginner's Guide to Interpreting Ethnic DNA Origins for Family History*, iUniverse: NE, Lincoln.

Pierce, B. A., 2010, *Genetics Essentials*, New York: W.H. Freeman and Company.

Sang, T., 2002, Utility of low-copy nuclear gene sequences in plant phylogenetics, *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology* 37(3):121-47.



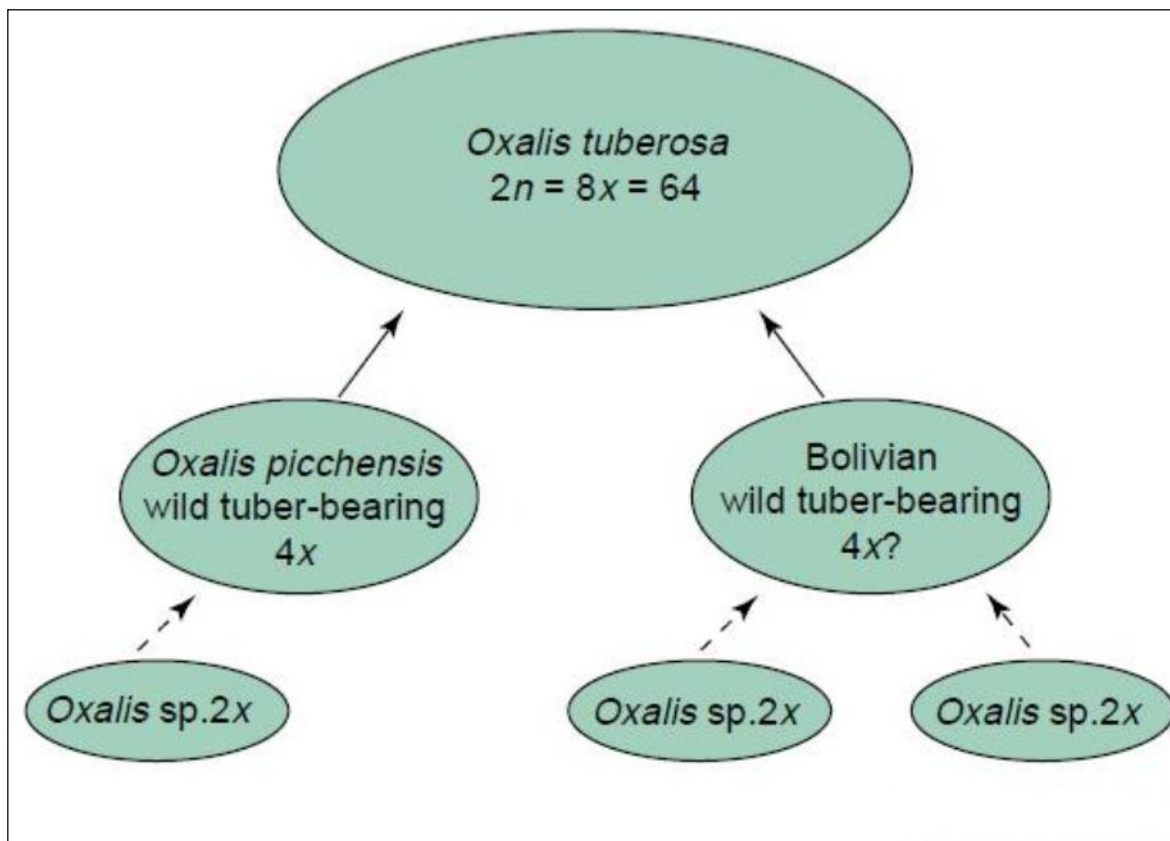


تصویر ۱: دودمان پیچیده گاو تورین که بوسیله داده‌های کروموزوم Y و DNA میتوکندریایی نشان داده شده است. توالی‌یابی تغییرپذیرترین منطقه DNA D-loop میتوکندریایی نشان دهنده تفاوت‌های منطقه‌ای در تنوع گاو اهلی^۱ است. شبکه‌های میانی کوچک قرار گرفته بر روی خاستگاه‌های این گاو در تصویر نشان داده شده است. توالی‌ها به پنج تک گروه^۲ جغرافیایی تقسیم می‌شوند که توسط جانشانی در موقعیت‌های (+۱۶۰۰۰) ارائه شده در بالای تصویر قابل تشخیص هستند (۲۹، ۱۲۱، ۱۲۲). خوشه غالب اروپایی، T3 (قرمز)، انشعابی از توالی‌های مشتق شده نمونه‌های باستان‌شناختی گاو وحشی اروپایی است. این نمونه‌ها در خاور نزدیک نیز پیدا شده‌اند، بنابراین انتظار می‌رود دودمان مادری اروپایی آن‌ها اجدادشان را بیش‌تر به مراکز اهلی‌سازی اولیه نزدیک هلال حاصلخیزی مدیون باشند تا حیوانات وحشی بومی. جمعیت‌های آفریقایی و خاور دور دو خوشه اضافی را نشان می‌دهند، T1 (زرد) و T4 (خاکستری)، بنابراین فرض ورود مادرتباری از گاو وحشی بومی مطرح می‌شود. حضور واریانت^۳ آفریقایی در ایبریا احتمالاً بازتاب‌دهنده مهاجرت ثانویه در سرتاسر دریای مدیترانه است. پلی مورفیسم‌ها بر روی کروموزوم Y، دو هاپلوتیپ گاو اهلی را مشخص نموده‌اند که در محور شمال - جنوب توزیع شده است (۱۰۲). واریانت جنوبی، Y2 (سبز) بین خاور نزدیک و مناطق بسیاری از اروپا مشترک است و چنین به نظر نمی‌رسد که هاپلوتیپ شمالی، Y1 (قرمز)، ارائه کننده گسست باشد. به علاوه، گونه‌شناسی یکی از پلی مورفیسم‌های تک نوکلئوتیدی در نمونه‌های باستان‌شناختی نشان می‌دهد که اغلب گاوهای وحشی اروپایی به طور مشترک Y1 دارند. این مطلب بیانگر این است که آمیزش گاو ماده اهلی خاور نزدیک (و نه گاوهای ماده وحشی) با گاو نر وحشی بومی احتمالاً عاملی اصلی در دودمان گاو اروپایی بوده‌اند.

۱- *Bos taurus*

۲- Haplogroup: دسته‌ای از هاپلوتیپ‌ها، هاپلوگروه‌ها را می‌سازند. این اصطلاح معمولاً هنگام ارجاع به دودمان مادری و DNA میتوکندریایی استفاده می‌شود (Hart 2003).

۳- Variant: فردی که در یک گونه، با نوع استاندارد (معمولاً وحشی) متفاوت است (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).



تصویر ۲: فرضیه‌ای کارا برای خاستگاه‌های پلی پلوئیدی اگزالیس توبروزا. خاستگاه گیاه زراعی توبر اوکای اوکتوپلوئید^۱، اگزالیس توبروزا مولینا، با استفاده از رمزگذاری DNA گلوتامین سنتتاز (یک جایگاه ژنی هسته‌ای با یک نسخه‌برداری که نوع بیان زن را در کلروپلاست رمزگذاری می‌کند (ncpGS)) مطالعه شده است (۴۴). همانگونه که برای آلو پلی پلوئید^۲ انتظار می‌رفت نسخه‌برداری‌های چندگانه از ncpGS در گیاهان اوکای متمایز یافت شد که بوسیله شبیه‌سازی مولکولی مجزا شده بودند. تحلیل‌های تبارزایی توالی‌های اوکاهای شبیه‌سازی شده و توالی‌های انواع وحشی اگزالیس، آشکار کرد که سه نوع توالی اوکا به توالی‌هایی از دو تاکسون غده‌دار وحشی در درخت ژنتیکی ncpGS به هم پیوسته‌اند. یکی از سناریوهای محتمل و همخوان با نتایج توالی ncpGS در اینجا شرح داده شده است. اوکای اوکتوپلوئید ممکن است منشاء گرفته از هیبریدیزاسیون بین اگزالیس پیکنسیس^۳ و یک تاکسون غده‌دار وحشی بولیویایی (هنوز نامگذاری نشده) باشند. اگزالیس پیکنسیس پروی جنوبی، تتراپلوئید^۴ (۱۲۳) و به احتمال اوتوتتراپلوئیدی^۵ است چراکه یک نوع توالی منفرد برای ncpGS دارد. مرحله پلوئیدی^۶ تاکسون بولیویایی ناشناخته است اما به احتمال آلو پلی پلوئیدی است به این دلیل که همه نمونه‌های گیاهی دو نوع توالی ncpGS دارند. ردیف پایین‌تر نشان دهنده اجداد دیپلوئیدی تاکسون غده‌دار وحشی است. البته این توضیحی ساده برای نتایج ncpGS است، منابع دیگر داده‌ها و جمعیت‌های اگزالیس غده‌دار وحشی دیگر هم اکنون در حال مطالعه‌اند و ممکن است منجر به اصلاح این فرضیه گردند. به نقل از امشویلر (۱۲۴)، ۲۰۰۶، انتشارات دانشگاه کالیفرنیا.

۱- Octoploid: سلول یا موجودی با هشت ژنوم (8n) (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

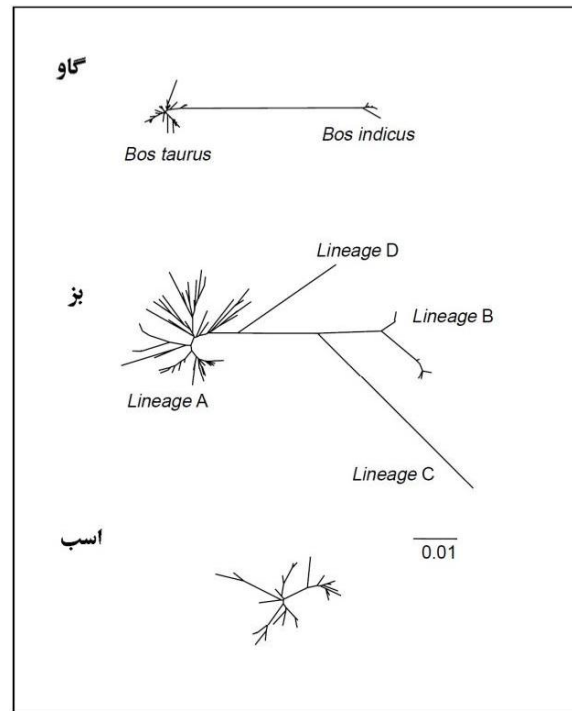
۲- Allopolyploid: مجموعه کروموزوم‌های گرد آمده در یک موجود زنده که دارای ساختار متفاوتی هستند و اغلب به گونه‌ها و جنس‌های مختلفی تعلق دارند (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۳- *Oxalis picchensis*

۴- Tetraploid: دارای چهار مجموعه کروموزومی (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۵- Autotetraploid: مجموعه کروموزوم‌های همانند و چهار برابر شده یک موجود زنده (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).

۶- Ploidy: اصطلاحی که به سری کروموزوم‌های اصلی یا چند سری کروموزوم اشاره دارد (فرهنگ بزرگ زیست‌شناسی ۱۳۸۹).



تصویر ۳: سه الگوی تنوع DNA میتوکندریایی حیوانات اهلی: گسست، توزیع و پراکندگی تبارشناسی جغرافیایی. شبکه‌های پیوستگی - همجواری از توالی مناطق کنترلی DNA میتوکندریایی گاو، بز و اسب نشان داده شده است. شاخه داخلی بلند هاپلوتیپ‌های گاو را به دو خوشه مجزا تقسیم می‌کنند. این کلادها به ترتیب مرتبط با باوس تاوروس و باوس ایندیکوس، محصول اهلی‌سازی‌های مجزا هستند. اگر نمونه‌گیری با اجتناب از حضور دورگه‌ها و به طور صحیح صورت گیرد، کلادها گسست تبارشناختی جغرافیایی قوی‌ای را نشان می‌دهند. دیگر جانداران بزرگ اهلی، از قبیل گاومیش اهلی آسیایی^۱ و خوک^۲ نیز همانند گاو خاستگاه‌های چندگانه و ساختار قوی جغرافیایی در محور شرقی - غربی را نشان می‌دهند. همچنین دودمان‌های بز^۳ از نظر تبارزایی حداقل به چهار خوشه تقسیم شده‌اند که توزیع تبارشناسی جغرافیایی (۱۲۵) را، با یک ساختار جغرافیایی شبیه به گاو، نشان می‌دهند. دودمان الف، یکی از خوشه‌های بز، از نظر تعداد غالب و بی‌شک بازتاب دهنده فرایند اهلی‌سازی بزرسانان اولیه است (۷۵). سه دودمان دیگر مقداری محدودیت در توزیع جغرافیایی نشان می‌دهند که بیان کننده اهلی‌سازی‌های بیش‌تر است. این الگوی کلادهای چندگانه با تفکیک جغرافیایی متوسط، به خاطر تبادل پذیری و قابل حمل بودن چهارپایان کوچک می‌تواند به صورت جایگزین بازتاب‌دهنده ادغام اساسی ثانویه باشد که درمورد گوسفند^۴، سگ^۵ و مرغ^۶ نشان داده شده است (۱۲۶، ۱۰۷، ۱۲۷). لاما^۷، آلیاکا^۸ و خرما^۹ نیز توزیع کلادهای DNA میتوکندریایی متوسط دارند (۱۲۸، ۱۲۹). در مقابل، تبارنگاری^{۱۰} DNA میتوکندریایی اسب^{۱۱} ضعیف است (۷۸)، الگوی پراکندگی که احتمالاً بازتاب فرایند اهلی‌سازی است به اندازه دیگر گونه‌های مورد بحث محدود به زمان و مکان نبود. این الگو احتمالاً بازتاب‌دهنده تأثیرات مهاجرت وسیع بر ساختار ژنتیکی این حیوانات قابل حمل است (۱۳۰).

۱- *Bubalus bubalus*

۲- *Sus scrofa*

۳- *Capra hircus*

۴- *Ovis aries*

۵- *Canis familiaris*

۶- *Gallus gallus*

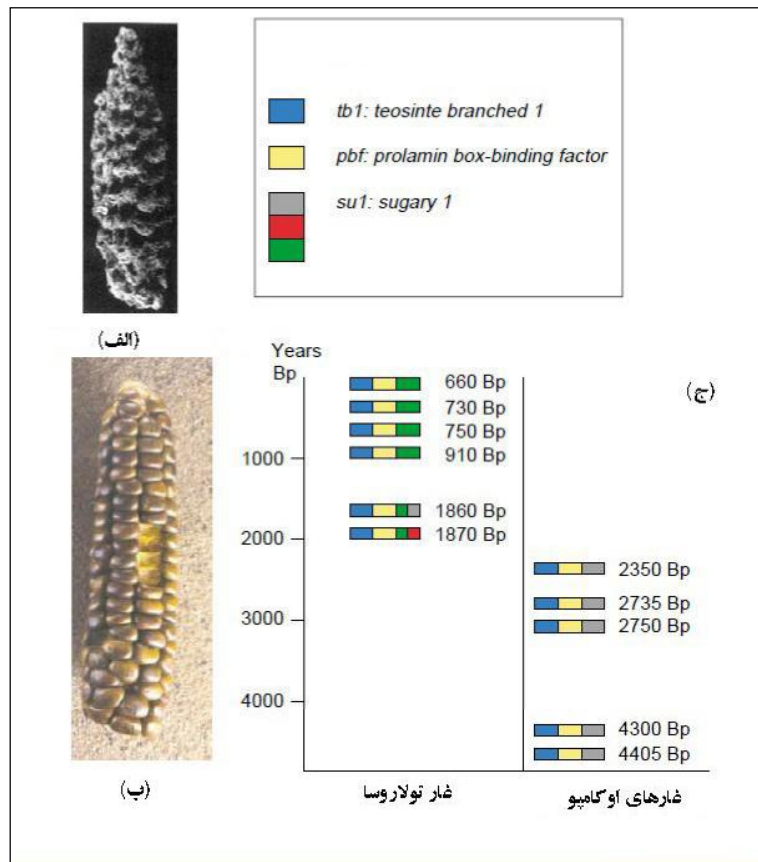
۷- *Lama glama*

۸- *Vicugna vicugna*

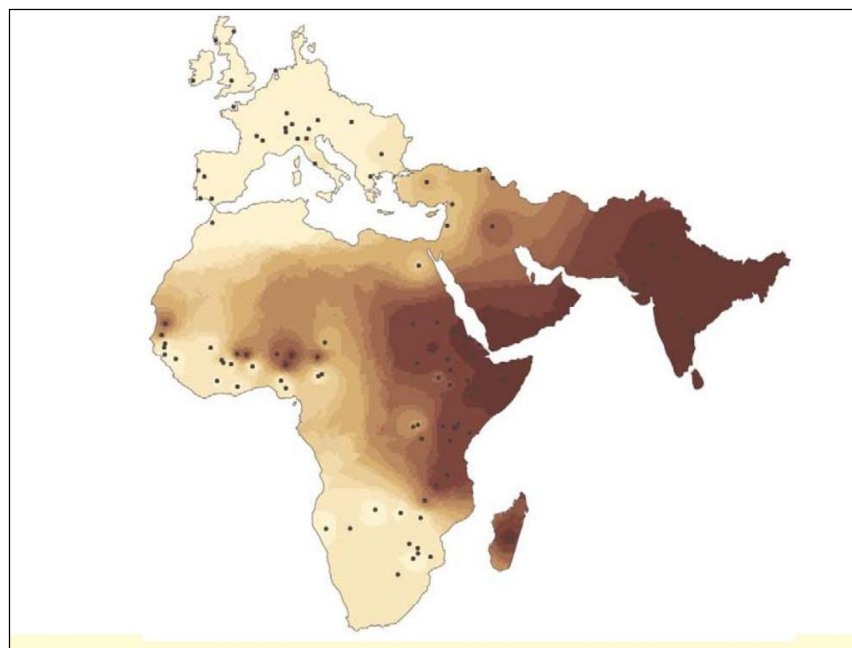
۹- *Equus asinus*

۱۰- Phylogeography

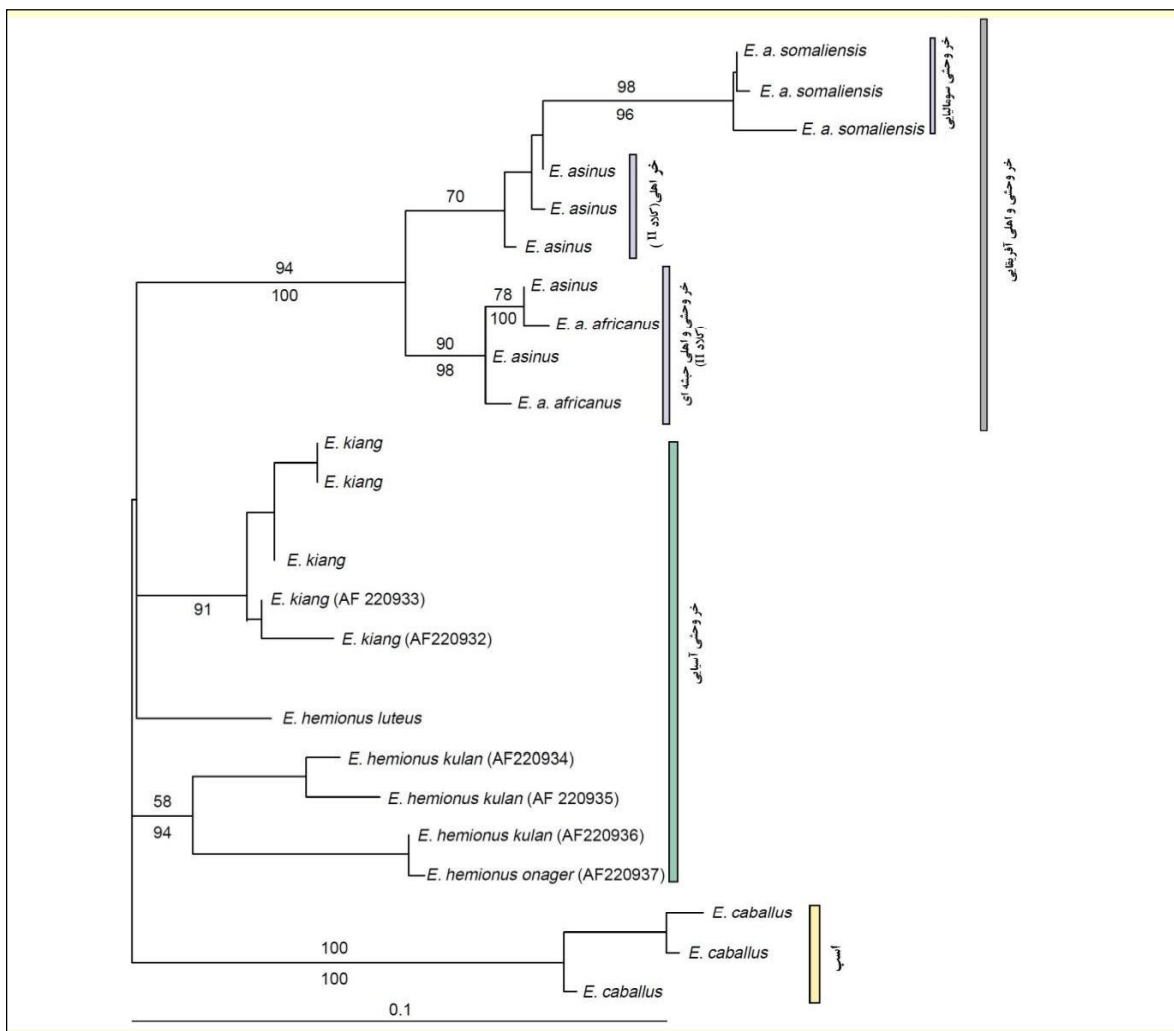
۱۱- *Equus caballus*



تصویر ۴: تحلیل چوب‌های باستانی ذرت.



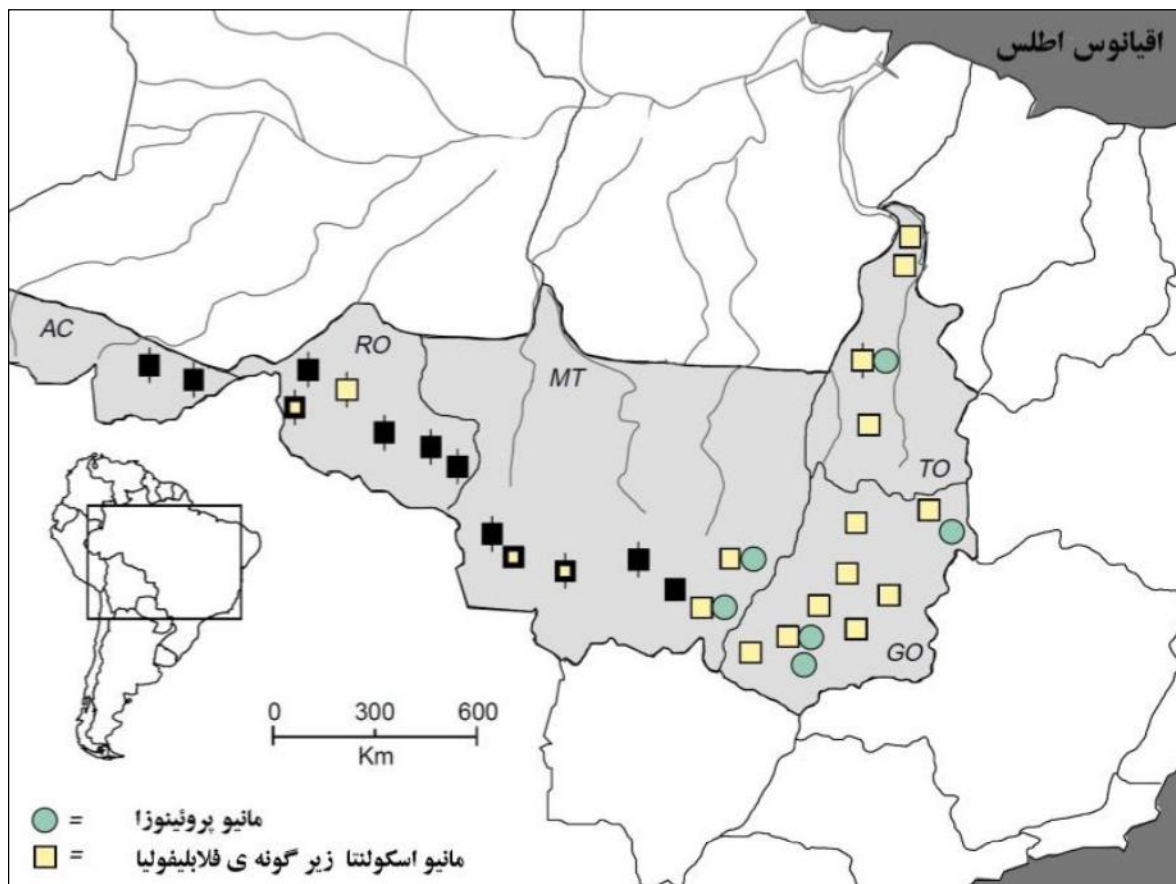
تصویر ۵: خاستگاه بوس/بندیکوس. نفوذ ژنتیکی بوس/بندیکوس بوسیله سایه روشن نشان داده شده است. ترکیب و اختلاط گاو کوهان‌دار در گاوهای آفریقایی به ویژه در شاخ آفریقا و ماداگاسکار قوی است در حالیکه نشانه‌های کمتری از انتروگرسیون در خاور نزدیک آشکار است. به نقل از فریمن (۱۵۴).



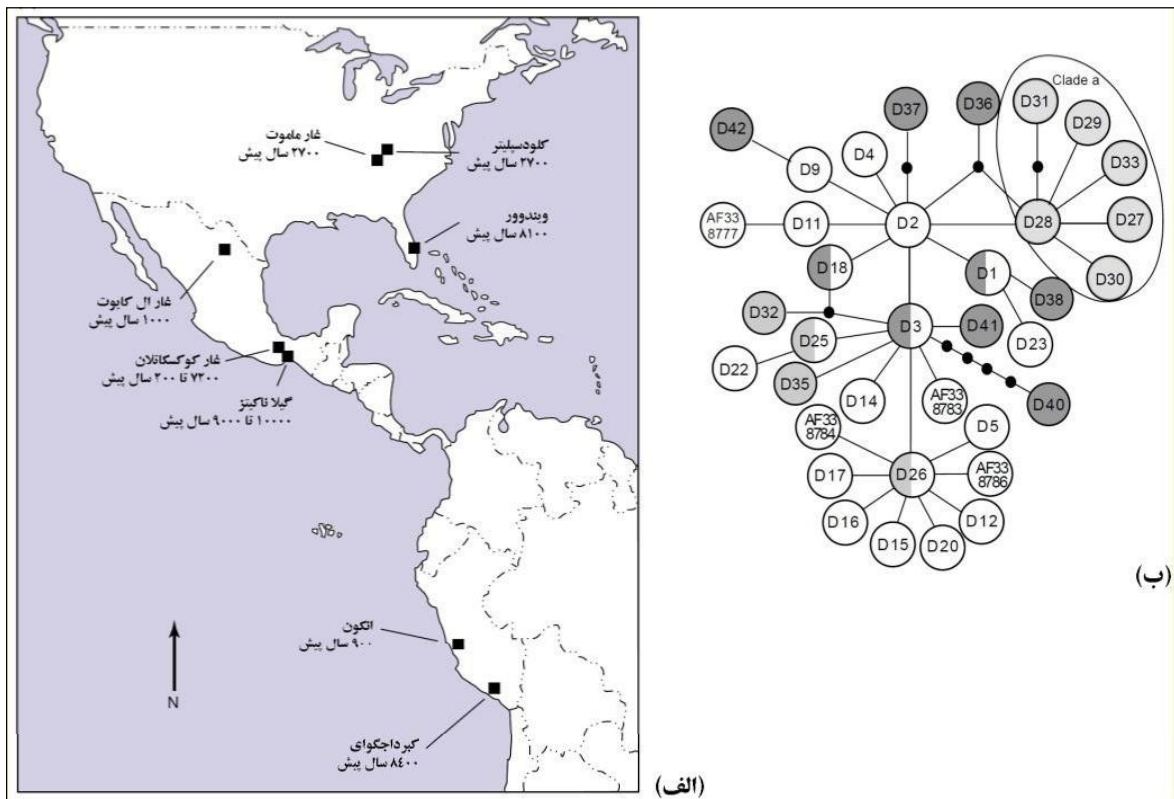
تصویر ۶: درخت تبارزایشی خر و خویشاوندانش بر اساس توالی‌های مناطق کنترل DNA میتوکندریایی. دو کلاد (I و II) از هاپلوتیپ‌ها دو رویداد اهلی‌سازی مجزا را مطرح می‌کنند. میانگین توالی انشعاب بین این دو کلاد 0.61 ± 15.73 زیرگونه‌ها (0.001 ± 0.329) با انشعاب حداکثر ۲۷ زیرگونه (0.001 ± 5.64) بوده است. یک کلاد نزدیک‌ترین ارتباط را با خر وحشی حبشه‌ای^۱ دارد که اخیراً در شمال شرقی سودان یافت شده است. کلاد دیگر پیوستگی‌هایی با خر وحشی سومالیایی^۲ نشان می‌دهد که در حال حاضر در نزدیکی دریای سرخ و خلیج عدن وجود دارد. به نقل از زدر (۱۶۴)، ۲۰۰۶، انتشارات دانشگاه کالیفرنیا.

۱- *E. asinus africanus*

۲- *E. asinus somaliensis*



تصویر ۷: خاستگاه کاساوا. جمعیت‌های مانیو/اسکولنتا^۱ زیرگونه فلابلیفولیا^۲ که هاپلوتیپ‌های G3phd کاساوا را نیز شامل می‌شود (طرح زرد با حاشیه سیاه)، یا هاپلوتیپ‌های کاساوا برای G3phd و حداقل یکی از سه ژن هسته‌ای آزمایش شده (سیاه)، جمعیت‌های که تحلیل‌های ریزماهوره‌ای آن‌ها هم گروه کاساوا است (آن‌هایی که خط عمودی دارند). این جمعیت‌ها در حاشیه جنوبی حوضه آبریز آمازون جمع شده‌اند و قویاً این موضوع را مطرح می‌سازند که این منطقه به احتمال مرکز خاستگاه کاساوا است. به نقل از اولسن و شال (۱۷۲)، ۲۰۰۶، انتشارات دانشگاه کالیفرنیا.



تصویر ۸: اهلی‌سازی کدو حلوائی و سگ در ینگه دنیا. الف) محوطه‌های باستان‌شناختی و سن نمونه‌های کدو حلوائی که بوسیله اریکسون و دیگران (۱۲۰) تحلیل شده است. ب) یک کمینه شبکه پوشا که در آن هاپلوتیپ‌ها در گره‌ها قرار گرفته‌اند و هر شاخه نمایش‌دهنده یک جانشینی تک نوکلئوتیدی است که نشان می‌دهد سگ‌های باستانی ینگه دنیا (خاکستری تیره از آلاسکا، خاکستری روشن از آمریکای لاتین) از چهار هاپلوتیپ مجزای سگ‌های امروزی سراسر دنیا (که به رنگ سفید مشخص شده‌اند) (D2, D3, D9, D26) مشتق شده‌اند، همراه با دودمان‌های اضافی (نشان داده نشده‌اند) که از هاپلوتیپ D6 مشتق شده‌اند. به نقل از وین (۱۰۹)، ۲۰۰۶، انتشارات دانشگاه کالیفرنیا.