Chapitre 31

Apport de la paléogénétique à l'étude des processus de domestication animale

Mélanie Pruvost et Eva-Maria Geigl
Institut Jacques Monod, Equipe « Epigénome et Paléogénome », CNRS, UMR 7592, Paris, France

31.1 Introduction

Si la domestication des animaux et des plantes a commencé il y a plus de 10 000 ans, la réflexion sur l'état domestique et les processus de domestication fut assez tardive. Ce n'est qu'au XIV^{e} siècle qu'apparaît pour la première fois dans la langue française l'adjectif « domestique ». En 1849, la prise de conscience du caractère « non naturel » des espèces domestiques se traduit par les premiers travaux d'I.G. Saint Hilaire : « Rapport général sur les questions relatives à la domestication et à l'acclimatation des animaux utiles » dans lequel il dresse un inventaire des animaux domestiques et domesticables. Ce n'est donc que 9 000 ans après les premières domestications que les êtres humains commencent à analyser les processus à l'origine de l'agriculture et à prendre conscience de leurs complexités. Ces études d'abord limitées aux sciences naturelles intéressent rapidement d'autres domaines très diversifiés, de l'archéologie à la génétique des populations en passant par l'économie, peu de spécialités y échappant y compris la paléogénétique. Le but de cet article est d'illustrer à travers quelques exemples choisis parmi une très abondante littérature, les avancées qui ont été possibles grâce aux études paléogénétiques dans la compréhension des processus de domestication.

En effet, cette première intervention significative des êtres humains sur la nature environnante ne semble avoir eu lieu au cours de l'Histoire qu'en un nombre restreint d'endroits, par certaines sociétés soumises à des contraintes particulières. Le Proche-Orient aurait ainsi été au Néolithique, c'est-à-dire il y a 10 000 ans, le centre de domestication de nombreuses espèces animales et végétales (chèvre, mouton, bœuf, porc, âne et pour les plantes, blés, orge, pois, lentille et lin...) [1 , 2 , 3 , 4, 5 , 6]. Un autre centre de domestication était la Chine du Nord où le bœuf semble être domestiqué il y a 10.000 ans [7], ainsi que, plus tard, le millet, le riz, le choux, le buffle et le porc [5 , 8-13]. Au Mexique et dans les Andes, les premières domestications

apparaissent vers 8 000 BP et concernent, entre autres, le maïs, la pomme de terre, le dindon, et le lama [14-21]. Les foyers cités ci-dessus ne sont certainement pas les seuls. Mais pour les autres lieux, il est difficile de savoir quelle a été la part de la diffusion et celle de l'innovation proprement locale. L'une des premières questions à laquelle les chercheurs essaient de répondre pour comprendre la domestication est donc le plus souvent celle de l'origine des animaux domestiques : où, quand et à partir de quelle population sauvage ont-ils été domestiqués ?

Il est alors important de définir le contexte qui a été propice à l'émergence de cette économie de production mais aussi d'éclaircir la notion de domestication et ses conséquences biologiques. Cet aspect concerne un autre vaste champ d'étude celui des processus de domestication, quels caractères ont été sélectionnés consciemment ou non par les êtres humains et à quelle vitesse sont-ils apparus dans les populations domestiques ou comment d'un loup est-on arrivé à produire un caniche et un Saint-Bernard par exemple ? Ce n'est que très récemment grâce à l'avancée des techniques de séquençage que l'on peut rechercher ce genre d'information dans les génomes actuels et anciens et cela ouvre de grandes perspectives pour reconstituer l'histoire de la domestication.

Enfin les animaux domestiques ont suivi les êtres humains dans leurs migrations, ont servi de monnaie d'échange, de faire-valoir et connaître leurs voies de migration ou de diffusion est donc un moyen indirect d'appréhender l'histoire des civilisations humaines.

Dans le présent article, chacune de ces trois grandes questions, origine, diffusion et processus de la domestication sera abordée seulement à travers un ou deux exemples particuliers mais le tableau 1 propose une liste non exhaustive des espèces domestiques animales et les différentes études paléogénétiques associées pour les lecteurs souhaitant approfondir le sujet. En effet, nombreuses et diverses sont les questions liées à la domestication et chaque animal ou plante soulève des problématiques différentes, cet article ne fait donc qu'effleurer le sujet à la lumière des études effectuées par notre équipe. D'autres équipes de paléogénétique en France étudient la domestication, surtout l'équipe de Pierre Taberlet à Grenoble sur la chèvre [22-23], l'équipe de Catherine Haenni à Lyon sur le mouton [24]et le chien [25].

31.2 Signature génétique de la domestication

Il est possible de définir de façon générale, l'espèce domestiquée ou cultivée comme une espèce dont le processus d'évolution naturelle a été influencé par les êtres humains pour répondre à ses besoins. Mais selon la formation des personnes qui s'expriment, les mots relatifs à la domestication tendent à dériver dans leur signification. La signification la plus restreinte, qui est aussi la plus récente, consiste à assimiler « animal domestique » à « animal familier », chien et chat surtout. La domestication devient alors, même si ce n'est pas dit explicitement, le processus par lequel l'animal s'intègre à la famille. La signification la plus large revient à considérer comme domestique tout animal qui est élevé par les êtres humains, pendant la période, courte ou longue, où celui-ci continue de s'intéresser à l'espèce ; la domestication est alors une action permanente que les êtres humains exercent sur les animaux et plantes et qui

Tableau 1 – Tableau récapitulatif des connaissances sur l'origine des principaux animaux domestiques.

Espèce domestique	Ancêtre sauvage	Date de domestication	Centre de domestication	Etude (paléo)génétique
Taurin (*Bos taurus*)	Aurochs (*Bos primigenius primigenius*)	10000 BP	Anatolie	[26]
Zébu (*Bos indicus*)	Aurochs (*Bos primigenius namadicus*)	9000 BP	Pakistan	[27]
Cochon (*Sus scrofa*)	Sanglier (*Sus scrofa*)	8000 BP	Anatolie	[28]
Mouton (*Ovis aries*)	Mouflon (*Ovis orientalis*)	9000 BP	Anatolie	[29]
Chèvre (*Capra hircus*)	Chèvre (*Capra aegagrus*)	10500 BP	Anatolie	[22]
Coq (*Gallus domesticus*)	Coq sauvage (*Gallus gallus*)	5400 BP	Sud-Est asiatique	[30]
Lapin (*Oryctolagus cuniculus*)	Lapin de Garennes (*Oryctolagus cuniculus*)	500 BP	Europe	[31]
Chien (*Canis familiaris*)	Loup (*Canis lupus*)	20000 BP	inconnu	[32]
Chat (*Felis catus*)	Chat sauvage (*Felis silvestris*)	9700 BP	Anatolie	[33]
Âne (*Equus asinus*)	Âne sauvage (*Equus africanus*)	5000 BP	Afrique du Nord	[34]
Cheval (*Equus caballus*)	Cheval (*Equus caballus/ferus*)	5000 BP	Eurasie	[35]
Dinde (*Meleagris gallopavo*)	Dinde sauvage (*Meleagris gallopavo*)	2500 BP	Mésoamerique	[18]

cesse dès que l'espèce n'est plus soumise à élevage [36]. Entre ces deux extrêmes se situent, notamment, la conception zoologique classique de la domestication, plutôt étroite même si les contours en sont flous. Il est très difficile de définir ce qu'est un animal domestique et aucune des définitions qui ont été proposées n'est réellement satisfaisante. Trois conditions paraissent toutefois nécessaires pour le caractériser [37] :

1. un certain degré d'apprivoisement, qui doit normalement aller jusqu'à l'entretien d'un minimum de relations sociales avec les êtres humains,
2. un contrôle de la reproduction par les êtres humains, qui va de pair avec la mise en œuvre d'une sélection visant à l' « amélioration » des animaux
3. une utilisation des animaux : un animal inutile ne saurait être domestiqué ou ne le reste pas.

Certains individus d'une espèce donnée peuvent, ponctuellement, satisfaire à ces critères. Il faut qu'une proportion importante de sujets soit concernée pour qu'apparaisse une «espèce domestique ». L'habitude prévalut pendant longtemps de distinguer l'espèce sauvage de l'espèce domestique, même lorsqu'elles demeurent très proches et s'hybrident sans difficulté, puis la tendance à revenir à une seule espèce s'imposa dans beaucoup de cas. La discussion paraît néanmoins se poursuivre et tient de plus en plus compte de la complexité du sujet [38 , 39].

31.2.1 La domestication : une sélection accélérée (artificielle)

31.2.1.1 Définition de la domestication

La notion de reproduction contrôlée par les êtres humains fait partie de la définition même de la domestication, les êtres humains sélectionnent donc de façon artificielle les animaux de leurs cheptels. Cette sélection plus ou moins inconsciente dans les premiers temps de la domestication est de nos jours dirigée vers la rentabilité, la qualité de production ou l'esthétique des espèces domestiques. D'autres formes de sélection ont lieu au sein des groupes domestiques par l'intervention indirecte des êtres humains qui modifient les conditions de vie de ces animaux. L'ensemble de ces sélections va se traduire par des modifications génétiques des animaux domestiques par rapport à leurs ancêtres sauvages. Ce sont ces modifications qui nous intéressent particulièrement car elles seront la signature génétique de la domestication.

Au niveau génétique, la domestication va se traduire de deux façons différentes : disparition de certains caractères qui ont été contre-sélectionnés par les êtres humains ou qui se sont perdus par dérive génétique, et modification de certains caractères.

Il est possible d'imaginer que la domestication commence généralement par la capture d'un petit nombre d'animaux qui seront isolés du reste du troupeau sauvage. Cet échantillon fort restreint d'individus ne représente qu'une partie du patrimoine génétique de l'espèce dont il est issu, certains allèles ne seront donc pas présents dans la population domestique. Ce phénomène connu en génétique des populations est appelé « effet fondateur ». Un autre phénomène dû également au hasard agit sur les petites populations, c'est la dérive génétique. Certains gènes faiblement représentés

peuvent disparaître de la population par manque de descendants. Ces deux phénomènes très forts aux débuts de la domestication contribuent à l'appauvrissement de la diversité génétique des formes domestiques par rapport aux sauvages [40]. Dans un second temps, l'être humain en voulant protéger son troupeau ou ses récoltes et les agrandir, provoque une augmentation du taux de reproduction. Il augmente ainsi le nombre de combinaisons de gènes dans la nouvelle génération et favorise également l'apparition de combinaisons inédites dans les populations naturelles en permettant à certains individus plus faibles de se reproduire. Dans ce cas-là, la variabilité génétique des espèces domestiques augmente et de nouvelles combinaisons alléliques apparaissent. Au début du processus, le contexte domestique n'est donc pas à l'origine de nouvelles mutations mais peut favoriser le développement de caractères qui auraient été éliminés par la sélection naturelle dans la population sauvage.

Les animaux et plantes domestiques ont donc, par rapport à leurs ancêtres sauvages, perdu certains traits génétiques par hasard ou par sélection plus ou moins consciente des êtres humains et acquis d'autres traits adaptés à leur condition domestique.

31.2.1.2 Vitesse d'apparition des traits domestiques

Afin de comprendre comment et à quelle vitesse les caractères domestiques sont apparus, des expériences de domestication d'animaux plus ou moins sauvages ont été conduites par des zoologistes dans les années 60. Les travaux de Belyaev sur la domestication du renard argenté ont été conduits dans une ferme expérimentale de l'Institut de cytologie et de génétique de Novossibirsk où il pratiqua une sélection stricte d'individus présentant un comportement « domestique ». Au bout de 25 générations, les renards se comportent comme des chiens, ils recherchent le contact des personnes qui les soignent et répondent à leur nom. L'un des mécanismes responsables de cela pourrait être l'allongement de la période d'exploration des jeunes et donc de la période pendant laquelle ils peuvent établir des contacts primaires avec leur environnement. Simultanément à la sélection pour la docilité, d'autres caractères phénotypiques non sélectionnés apparaissent, comme des taches sur le pelage, des oreilles tombantes etc. [41]. Ceci suggère qu'il pourrait y avoir des effets pléiotropes de certaines modifications génétiques ou épigénétiques conférant la docilité.

Le schéma de sélection proposé actuellement serait la combinaison entre l'élimination des animaux de grande taille et ceux les plus sensibles au stress pour expliquer la diminution de taille des animaux au cours de leur domestication. Cette double sélection artificielle a pu être accompagnée d'une sélection naturelle à tendance identique car les animaux trop farouches ou de grande taille présentaient une mortalité accrue et échappaient facilement au contrôle humain pour revenir à la nature [40].

La rapidité avec laquelle les caractères domestiques sont apparus chez les animaux lors de la domestication est un paramètre indispensable pour établir s'il y a eu une domestication culturelle avant la domestication biologique comme certains le pensent. Si l'on se reporte aux données de Belyaev sur la domestication des renards, il apparaît que 25 générations suffisent pour que les changements morphologiques soient visibles [41]. Néanmoins ces résultats doivent être pris avec précaution car les animaux sur lesquels il a travaillé étaient déjà élevés en semi captivité depuis

1892. Cela nous amène à 90 générations avec une première phase de domestication peu intense. Bökönyi estime à partir d'autres expériences, que 30 générations ou même 20 suffiraient pour voir apparaître les premiers traits domestiques [42]. Cela correspondrait à environ 100-150 ans pour le bœuf par exemple. D'autres auteurs arrivent aux mêmes estimations pour d'autres espèces comme le mouton ou le cheval [43]. Ces estimations suggèrent que les modifications morphologiques et comportementales des espèces domestiques auraient été perceptibles pour les humains préhistoriques. La domestication aurait donc été un phénomène assez rapide et dont les conséquences auraient pu être visibles un siècle après. Une telle rapidité suggère que les premières modifications phénotypiques pourraient résulter d'une combinaison de modifications génétiques (impliquant des modifications de la séquence de l'ADN) et épigénétiques (impliquant des modifications métastables des mécanismes de régulation de l'expression du génome).

31.2.2 Les marqueurs génétiques pour étudier la domestication

Les processus de domestication et de migration au cours du Néolithique devraient donc pouvoir être retracés génétiquement puisqu'ils s'accompagnent d'une différenciation génétique des populations domestiques par rapport aux sauvages. Pour cela, les marqueurs génétiques étudiés doivent être choisis en fonction de différents critères :

· Leur variabilité : Les événements étudiés étant peu éloignés dans le temps, il faut utiliser des marqueurs très variables afin d'observer des différences au niveau des séquences depuis la domestication, ou des marqueurs sélectionnés lors de la domestication qui ont donc évolué différemment entre forme sauvage et forme domestique à partir de ce moment-là.

· Leur mode de transmission : L'ADN transmis par un seul des deux parents, le père (le chromosome Y) ou la mère (l'ADN mitochondrial), permet de retracer les événements d'une lignée en particulier, paternelle ou maternelle. L'ADN (autosomale) transmis par les deux parents permet de connaître l'histoire des deux lignées mais peut être de ce fait plus difficile à déchiffrer du fait de la recombinaison génétique.

Leurs apports et leurs limites varient selon la nature des marqueurs analysés.

L'ADN contenu dans le noyau des cellules ou ADN nucléaire (ADNnu), possède des régions codantes utilisées pour la synthèse des protéines, donc peu variables car soumises à la pression de sélection, et d'autres régions non codantes pour des protéines, dont l'évolution est plus rapide et qui peuvent modifier la régulation de l'expression de ces gènes.

L'ADN des mitochondries (ADNmt) qui sont de petits organites cellulaires, est aussi utilisé pour les analyses phylogénétiques car il possède certaines parties non codantes hyper-variables. C'est un marqueur privilégié pour retracer les migrations de populations car transmis uniquement par la mère, il n'est pas sensible aux phénomènes de recombinaison entre l'allèle venant du père et celui venant de la mère comme peut l'être l'ADNnu.

L'étude de la diversité génétique, au sein des espèces actuelles et entre les formes sauvages et domestiques, permet donc de retracer les relations phylogénétiques entre elles et la paléogénétique permet de dater ces événements. De plus, dans certains cas, l'espèce ancestrale sauvage n'existe plus et sans l'ADN ancien, il n'y aurait aucun moyen de connaître la séquence originelle.

31.3 Origine et diffusion : Exemple de la domestication des bœufs.

L'étude du processus de la domestication des bœufs nous permet d'éclairer l'action des êtres humains sur leur environnement sur une longue période puisque leur domestication remonte au Néolithique, il y a 10 000 ans environ. Les indices archéologiques et génétiques s'accordent pour situer les centres de domestication primaires des bovins en Asie du Sud-Ouest [26, 44].

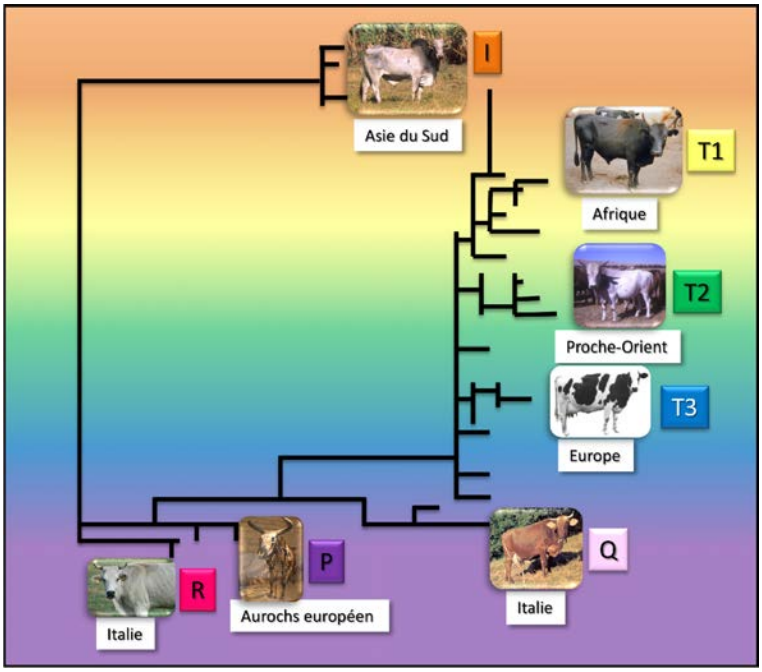


FIGURE 1 – Relation phylogénétique entre les bovins modernes et les aurochs. Représentation simplifiée de l'arbre phylogénétique obtenu par la méthode du maximum de vraisemblance. 215 séquences d'ADN mt ont été utilisées.

L'analyse des génomes mitochondriaux de bovins actuels a montré qu'il existe deux groupes ou sous-espèces qui se sont séparés les uns des autres il y a très longtemps, les zébus et les taurins ([45-46] ; Figure 1). Les zébus descendraient donc de la domestication d'aurochs d'Asie du Sud par une population pastorale néolithique de la vallée de l'Indus, alors que la domestication d'aurochs en Anatolie serait à l'origine des bœufs modernes taurins. Les génomes mitochondriaux des taurins sont structurés en différentes populations ou lignées génétiques dont la lignée ou haplogroupe P est actuellement éteinte en Europe, les lignées R et Q sont très rares et décrites

uniquement en Italie centrale, lorsque la lignée T est la lignée majoritaire des bœufs actuels sur les continents d'Europe, d'Afrique et d'Amérique [45-46]. La diversité à l'intérieur de l'haplogroupe T est très restreinte en Europe et en Afrique et plus élevée en Asie du Sud Ouest [26]ce qui suggère que les populations bovines de l'Asie du Sud Ouest étaient à l'origine de toutes les populations bovines actuelles et que cette région était le centre de domestication. Mais c'est une conclusion indirecte qui ne nous renseigne pas sur la chronologie de ce processus ni sur comment ce processus s'est diffusé en Europe et en Afrique. La possibilité d'une domestication locale en Afrique est par exemple toujours débattue pour expliquer le fait que deux haplogroupes différents dominent en Europe (haplogroupe T3) et en Afrique (haplogroupe T1) [47].Ce manque de précision est aussi lié au fait que l'ancêtre sauvage des bœufs actuels, l'aurochs, est éteint depuis 1627, date où le dernier aurochs a été abattu en Pologne. De plus, au niveau morphologique, il existe un dimorphisme sexuel très prononcé entre les mâles et les femelles aurochs, rendant la distinction morphologique entre ossements d'animaux sauvages et animaux domestiqués très difficile pour les archéozoologues [48], notamment au Néolithique quand les bovins domestiqués étaient encore très grands.

L'équipe « paléogénome » de l'Institut Jacques Monod à Paris a donc entrepris, en collaboration avec de nombreux archéozoologues, une grande étude paléogénétique d'environ 500 ossements bovins couvrant environ 10 000 ans afin d'apporter une preuve directe de l'origine de la domestication [49]. Dès le début de cette étude, nous avons été confrontés à plusieurs problèmes méthodologiques liés principalement à la mauvaise préservation des ossements provenant des régions étudiées, mauvaise préservation qui augmente la sensibilité de nos analyses aux contaminations (voir chapitre introduction). Ceci nous a permis par exemple de mettre en évidence que de nombreux réactifs utilisés en routine dans ce genre d'analyse étaient contaminés par de l'ADN bovin [50] et de développer des méthodes pour son élimination [51]. Par conséquent, cette étude est la première étude d'ossements bovins anciens dont l'authenticité et la fiabilité des résultats ont pu être démontrées (Guimaraes *et al.*, publication en cours).

Les résultats génétiques obtenus à partir d'ossements d'aurochs du Néolithique et de l'Âge du Bronze en Europe et en Asie du Sud Ouest montrent une diversité génétique très différente de celle des bœufs actuels au niveau de la région hypervariable de l'ADN mitochondrial. En effet, alors que les populations des bœufs actuels en Europe appartiennent majoritairement à l'haplogroupe T3, la lignée européenne des aurochs correspond à un autre haplogroupe, l'haplogroupe P. Cet haplogroupe n'est plus présent dans les populations bovines actuelles à l'exception d'un petit nombre de bœufs en Chine et en Corée. En Asie du Sud Ouest, nous avons retrouvé tous les haplogroupes existant chez les bœufs actuels en Europe. Ces résultats montrent que les bœufs actuels sont les descendants des bœufs domestiqués en Asie du Sud Ouest (Guimaraes *et al.*, en cours). Ils permettent de reconstituer l'évolution génétique ayant mené aux bœufs actuels à partir des bœufs domestiqués au Néolithique. La diversité génétique des bœufs actuels résulte d'un constant et graduel remodelage du panorama génétique des populations bovines depuis leur domestication initiale. L'utilisation de méthodes stringentes pour prévenir la falsification des résultats par

les contaminants trouvés dans les réactifs produit une histoire beaucoup plus riche et complexe que les scénarios antérieurs qui décrivaient que l'immense majorité des bœufs domestiqués anciens correspondait uniquement à l'haplotype T3 sans diversité génétique. Notre étude paléogénétique d'ossements bovins du pourtour méditerranéen montre, entre autre, de manière claire que le centre de domestication était l'Asie du Sud Ouest dès le 9e millénaire et que la diversité génétique actuelle des bœufs européens n'a pas été réduite seulement à la suite des migrations néolithiques vers l'Europe mais aussi à la suite d'événements au cours des périodes beaucoup plus tardives, probablement historiques (Guimaraes *et al.*, en cours).

31.4 Les processus de domestication

Retracer les processus de domestication revient à comprendre comment et dans quel but tel animal a été domestiqué. C'est sans aucun doute la question la plus importante et la plus cruciale pour comprendre la domestication mais aussi la plus difficile. Comme nous l'avons vu, la domestication a laissé des traces au niveau génétique qui se traduisent par la sélection de caractères au détriment d'autres caractères qui progressivement entraînent des modifications morphologiques et physiologiques chez les espèces domestiques. En recherchant quels caractères ont été sélectionnés consciemment ou non par les sociétés préhistoriques, on pourra retracer ce processus de sélection, découvrir de nouveaux marqueurs de domestication mais aussi découvrir des gènes impliqués dans des phénotypes importants au niveau agronomique (taille, production de lait. . .). Ce n'est que très récemment que ce genre d'étude peut être envisagé au niveau de l'ADN ancien grâce aux récentes avancées en matière de séquençage puisqu'il requiert l'analyse de l'ADN nucléaire et les premiers résultats bien que prometteurs sont encore loin de permettre d'appréhender le processus de domestication.

31.4.1 Les changements dans la couleur du pelage : exemple du cheval

Contrairement aux bovins, le lieu et la date de domestication du cheval ont toujours été sujets à débat et l'hypothèse privilégiée est celle de multiples centres de domestication. La première preuve irréfutable de domestication mais aussi la plus récente est la découverte de chariots associés aux restes de chevaux sacrifiés dans des tombes de la culture Sintashta et de Petrovka, dans les steppes près de l'Oural vers le 2e millénaire av. J.C. Récemment, la polémique sur la présence de chevaux domestiques chez la culture de Botaï daté de 6500 av. J.C. a été relancée par la découverte de traces de lait de jument dans des poteries et de traces de mors au niveau des dents [52]. Les études génétiques des chevaux modernes (*Equus caballus*) ne réussissent pas à trancher le débat. En effet, la très grande diversité au niveau de l'ADN mitochondrial ne permet pas de distinguer de structure phylogéographique au sein des populations [53], contrairement au bœuf aucun haplogroupe chez le cheval n'est caractéristique d'une région donnée. Cette situation n'est pas due à la domestication puisque deux études réalisées l'une sur un grand nombre de génomes mitochondriaux actuels [54] et l'autre sur la région hypervariable de l'ADN mitochondrial de chevaux anciens [55] ont montré que cette importante diversité existait bien avant la domestication des chevaux et qu'elle augmentait encore il y a 6 000 – 8 000 ans indiquant une forte

croissance des populations. La situation est très différente au niveau des marqueurs de la lignée paternelle puisqu'il n'y a pratiquement aucune diversité au niveau du chromosome Y chez les étalons actuels [56]. Ceci implique qu'il y ait eu une gestion différente des populations mâles et femelles au cours de la domestication. Dans le cas du cheval, les marqueurs traditionnels (mitochondriaux) se sont révélés impuissants pour déterminer l'origine et la date de leur domestication.

Cette situation nous a poussés à chercher de nouveaux candidats pour retracer grâce à la paléogénétique les processus de domestication. Ces marqueurs devaient répondre à plusieurs critères, ils devaient avoir été susceptibles d'être sélectionnés ou modifiés très tôt au cours de la domestication, être bien documentés chez les espèces actuelles et être accessibles par des approches de paléogénétique. La couleur du pelage répondait aux deux derniers critères puisque les bases génétiques de nombreuses couleurs de robes étaient connues et que des mutations ponctuelles chez certains gènes en étaient responsables (Figure 2).

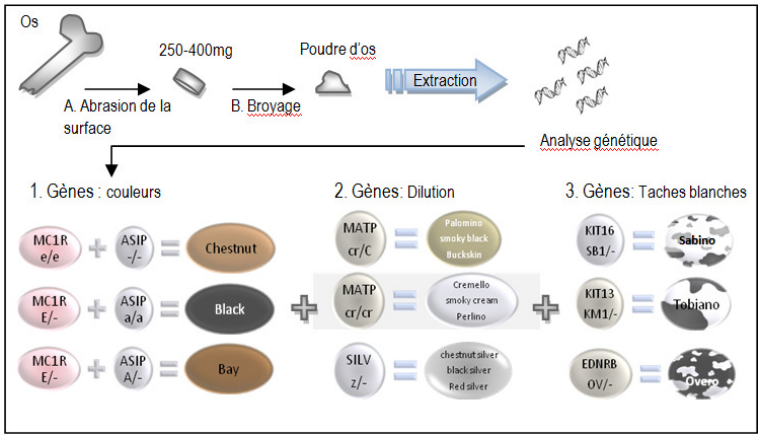


Figure 2 – Détermination de la couleur à partir d'un fossile d'équidé. La figure, ci-dessus, représente schématiquement les différentes étapes de l'analyse depuis l'arrivée du fossile au laboratoire jusqu'à la détermination de la couleur de la robe de l'individu. L'analyse génétique peut être décomposée en trois étapes. Chaque cercle correspond à un marqueur avec le nom du gène étudié (exemple : MC1R) et les différentes combinaisons d'allèle possible (e/e, e/E, E/E). Les 3 couleurs de base dépendent de l'effet combiné de 2 gènes : ASIP et MC1R. Les gènes de dilution modifient ces couleurs de base et leur effet sera fonction de la couleur d'origine et du nombre d'allèle muté. Enfin différentes mutations seront responsables de la distribution des taches blanches. Trois autres mutations sur le gène KIT (KIT2, KIT15 et KIT12) responsables du phénotype blanc chez des races de chevaux suisses ont également été incluses dans notre analyse bien qu'ils ne figurent pas sur la figure ci-dessus. Il en est de même pour le gène responsable de la couleur grise qui provoque le blanchiment progressif de l'animal au cours des années.

Il était de plus très probable que la couleur de la robe ait été un caractère facilement sélectionné dès le début de la domestication. Nous avons donc analysé des mutations ponctuelles au niveau de huit gènes impliqués dans la couleur de la robe des chevaux actuels [57]. L'analyse a porté sur plus d'une centaine d'ossements provenant des plaines d'Eurasie, d'Europe centrale et d'Espagne datés de 14 000 ans à 500 ans. Nous avons découvert que seules trois couleurs de robe étaient présentes dans les populations de chevaux sauvages en Sibérie, en Europe de l'Est et en Espagne :

marron (bai), noir et tacheté (léopard), toutes les trois étant représentées dans les peintures rupestres des grottes de Lascaux, Chauvet et Pech-Merle montrant des chevaux [58]. À partir de l'Âge du Cuivre, et jusqu'à l'Âge du Fer, de plus en plus de couleurs ont été observées [35] : la robe alezan est la première à apparaître suivie par des robes tachetées de type pie. Il y a donc eu sélection pour favoriser certaines couleurs qui étaient rares à l'état sauvage, ce qui indique le début de la domestication. Ainsi grâce à l'étude des marqueurs de la couleur de la robe des chevaux nous avons pu mettre en évidence la chronologie du processus de la domestication des chevaux.

Dans le même but, c'est-à-dire, éclairer le processus de domestication, un petit nombre de marqueurs de la couleur du pelage ont été analysés plus récemment à partir d'ossements de chiens [25].

31.4.2 Création de nouvelles « espèces » : exemples des équidés-hybrides de l'ancienne Sumer

Il existait au 3e millénaire, au nord de la Syrie, avant la domestication des premiers chevaux, des équidés différents des ânes domestiques au niveau morphologique utilisés pour tirer des chariots. Ils sont par exemple décrits sur des tablettes cunéiformes tirant les chariots d'officiels, d'aristocrates et de rois suggérant une valeur matérielle élevée [59 , 60]. On peut également voir une représentation de ces équidés sur l'étendard d'Ur, iconographie sumérienne du 3e millénaire conservé au British Museum, Londres, où des chars sont tirés par quatre équidés attelés grâce à des anneaux appliqués sur leurs lèvres (Figure 3). Il s'agit d'une glorification d'une expédition guerrière réussie [59]. Cependant l'interprétation des indices iconographiques ou textuels est délicate et ne pouvait pas permettre à elle seule de découvrir de quels équidés il était question. Or plus de 40 équidés mâles inhumés dans des tombes séparées ont été découverts dans un riche complexe funéraire de la fin du 3e millénaire au Nord de la Syrie, Tell Umm el-Marra, avec des tombes d'élite [61-62]. Vingt six ont été étudiés par J. Weber qui en a conclu que les traits morphologiques ne correspondaient ni aux ânes domestiqués, *E. asinus*, ni aux ânes sauvages asiatiques, *E. hemionus* [63]. De plus, les déformations osseuses de ces squelettes traduisaient un travail de traction et les abrasions au niveau des dents le port d'un mors ou d'un anneau qui rendrait l'alimentation par fourrage indispensable. L'étude archéozoologique semblait donc corroborer l'existence d'équidés domestiques inconnus mais l'énigme de ces animaux restait entière. L'équipe « paléogénome » de l'Institut Jacques Monod a donc entrepris l'étude paléogénétique d'ossements de petits équidés de l'Asie du Sud Ouest ainsi que de spécimens conservés dans les musées. Le problème d'une telle analyse est la mauvaise préservation de l'ADN dans les ossements retrouvés dans cette région et en particulier en Syrie. Grâce aux développements méthodologiques de l'analyse paléogénétique par PCRq, décrits dans le chapitre d'introduction, nous avons surmonté ces difficultés et avons pu caractériser la diversité génétique des lignées maternelles et paternelles d'un grand nombre d'ossements d'ânes sauvages asiatiques depuis le Néolithique jusqu'à nos jours, ainsi que de quelques ossements des tombes d'Umm el-Marra (Bennett *et al.*, en cours). Ceci nous a permis de déterminer la nature de ces équidés et de démontrer pour la première fois d'une manière non-ambiguë qu'ils étaient des hybrides dont la mère était une ânesse et le père un hémione de Syrie. Les

hémiones de Syrie sont éteints depuis le début du 20e siècle. Cette étude a permis de lever le voile sur l'origine des équidés de l'ancien Sumer et de mettre en évidence les premiers hybrides issus de croisement de l'histoire ou en d'autres termes, les premiers organismes génétiquement modifiés. Grâce à cette étude paléogénétique, l'identification taxonomique, le sexage des animaux et la caractérisation symbolique des sépultures ont pu être réalisés, contribuant de ce fait pleinement à une meilleure compréhension d'une société du passé.

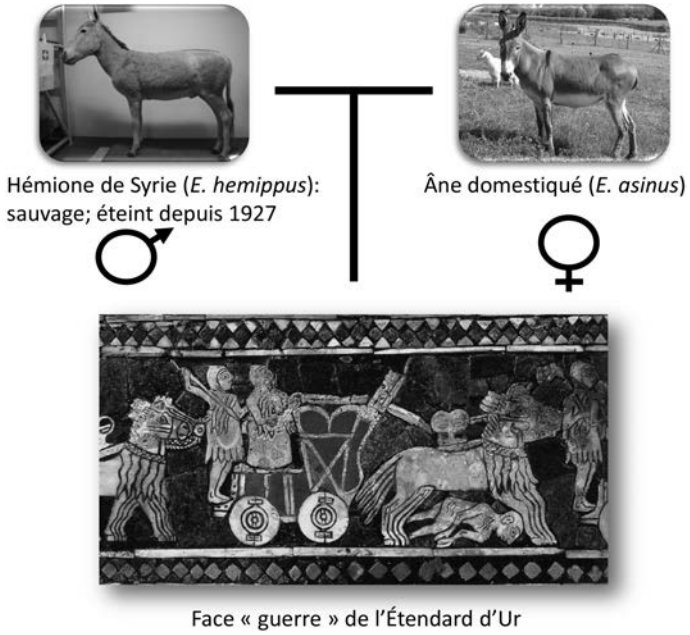


Figure 3 – L'analyse paléogénétique d'ossements des tombes d'Umm el-Marra a montré la nature hybride hémione-âne des Kunga, équidés utilisés par l'aristocratie pendant la guerre. (Photo d'*E. hemippus* du Musée d'Histoire naturelle de Vienne, Autriche, F. Zachos) ; Photo d'un détail de l'Etendard d'Ur, British Museum)

31.4.3 Conclusion

Si de nos jours, personne ne s'étonne plus de la docilité des animaux de ferme ou de leur exploitation par les humains, la domestication des animaux et des plantes n'était pas un fait inéluctable et différentes civilisations de chasseurs-cueilleurs en plusieurs points du globe ont continué à exploiter au mieux les ressources de leur milieu naturel sans réaliser la domestication. Les chercheurs se sont donc penchés depuis plus d'un siècle sur les mécanismes responsables, exclusivement chez certaines civilisations au Proche-Orient, en Asie du Sud-est, en Chine du Nord, dans les Andes ou au Mexique, de l'apparition de l'agriculture et de l'élevage. Différentes théories ont été développées au fur et à mesure de l'avancée des recherches archéologiques mais aussi climatiques, anthropologiques, économiques, génétiques... mais des incertitudes persistent. Grâce à la paléogénétique, il est désormais possible d'aborder ces questions sous un angle différent et de découvrir de nouveaux éléments de réponse.

L'étude de l'ADN ancien permet d'accéder directement aux séquences des animaux au moment de la domestication et de retracer l'évolution réelle de ces séquences jusqu'à nos jours. L'analyse phylogénétique permet de retracer une partie de l'histoire des populations animales au cours du processus de domestication sans qu'il soit nécessaire de suivre l'évolution des marqueurs génétiques codant pour des caractères phénotypiques particuliers. L'ADN mitochondrial est souvent privilégié pour ces études car il est plus abondant. Les progrès des méthodes d'analyse de l'ADN ancien permettent maintenant d'étudier des marqueurs génétiques nucléaires. Il est ainsi possible de rechercher les modifications apparues sur des caractères morphologiques tels que la couleur du pelage chez les animaux anciens et grâce aux avancées techniques dans le domaine du séquençage, les études porteront bientôt sur l'ensemble du génome de manière plus fréquente.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier tous ceux qui ont contribué aux études présentées, et en particulier de celles qui ne sont pas encore publiées : E. Andrew Bennett, Sophie Champlot, Silvia Guimaraes, Thierry Grange et Diyendo Massilani ainsi que tous leurs collègues archéozoologues avec qui la collaboration fut une expérience très enrichissante

Bilbiographie

[1] J.-D. Vigne, « Les débuts néolithiques de l'élevage des ongulés au Proche-Orient et en méditerranée : acquis récents et questions », dans Premiers Paysans du Monde, Naissance des Agricultures, ed. J. Guilaine, Editions Errance, Paris, p. 143-168, 2000.

[2] D. Helmer, L. Gourichon, H. Monchot, J. Peters, M. S. Segui, « Identifying early domestic cattle from Pre-Pottery Neolithic sites on the Middle Euphrates using sexual dimorphism », dans The First Steps of Animal Domestication. Proceedings of the 9th Conference of the International Council of Archaeozoology, Durham, August 2002, eds. J. D. Vigne, J. Peters, D. Helmer, Oxbow Books, Oxford, p. 86-95, 2005.

[3] M. A. Zeder, Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin : Origins, diffusion, and impact. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 105, 11597-11604, 2008.

[4] H.-P. Uerpmann, « Animal Domestication », dans Encyclopedia of Archaeology, ed. D. M. Pearsall, Academic Press, New York, vol. 1, p. 434-445, 2008.

[5] G. Larson, U. Albarella, K. Dobney, P. Rowley-Conwy, J. Schibler, A. Tresset, J. D. Vigne, C. J. Edwards, A. Schlumbaum, A. Dinu, A. Balacsescu, G. Dolman, A. Tagliacozzo, N. Manaseryan, P. Miracle, L. Van Wijngaarden-Bakker, M. Masseti, D. G. Bradley, A. Cooper, Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 104, 15276-15281, 2007.

[6] S. Riehl, M. Zeidi, N. J. Conard, Emergence of agriculture in the foothills of the Zagros Mountains of Iran. Science. 341, 65-67, 2013.

[7] H. Zhang, J. L. Paijmans, F. Chang, X. Wu, G. Chen, C. Lei, X. Yang, Z. Wei, D. G. Bradley, L. Orlando, T. O'Connor, M. Hofreiter, Morphological and genetic evidence for early Holocene cattle management in northeastern China. Nature Communications. 4, 2755, 2013.

[8] H. Lu, J. Zhang, K. B. Liu, N. Wu, Y. Li, K. Zhou, M. Ye, T. Zhang, H. Zhang, X. Yang, L. Shen, D. Xu, Q. Li, Earliest domestication of common millet (Panicum miliaceum) in East Asia extended to 10,000 years ago. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 106, 7367-7372, 2009.

[9] X. Ren, E. Nevo, D. Sun, G. Sun, Tibet as a potential domestication center of cultivated barley of China. PLoS One. 8, e62700, 2013.

[10] X. Wei, W. H. Qiao, Y. T. Chen, R. S. Wang, L. R. Cao, W. X. Zhang, N. N. Yuan, Z. C. Li, H. L. Zeng, Q. W. Yang, Domestication and geographic origin of Oryza sativa in China : insights from multilocus analysis of nucleotide variation of O. sativa and O. rufipogon. Molecular Ecology. 21, 5073-5087, 2012.

[11] Y. Zhang, D. Vankan, J. S. Barker, Genetic differentiation of water buffalo (Bubalus bubalis) populations in China, Nepal and south-east Asia : inferences on the region of domestication of the swamp buffalo. Animal Genetics. 42, 366-377, 2011.

[12] L. Barton, S. D. Newsome, F. H. Chen, H. Wang, T. P. Guilderson, R. L. Bettinger, Agricultural origins and the isotopic identity of domestication in northern China. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 106, 5523-5528, 2009.

[13] G. Larson, R. Liu, X. Zhao, J. Yuan, D. Fuller, L. Barton, K. Dobney, Q. Fan, Z. Gu, X. H. Liu, Y. Luo, P. Lv, L. Andersson, N. Li, Patterns of East Asian pig domestication, migration, and turnover revealed by modern and ancient DNA. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 107, 7686-7691, 2010.

[14] V. Jaenicke-Despres, E. S. Buckler, B. D. Smith, M. T. Gilbert, A. Cooper, J. Doebley, S. Paabo, Early allelic selection in maize as revealed by ancient DNA. Science. 302, 1206-1208, 2003.

[15] A. J. Ranere, D. R. Piperno, I. Holst, R. Dickau, J. Iriarte, The cultural and chronological context of early Holocene maize and squash domestication in the Central Balsas River Valley, Mexico. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 106, 5014-5018, 2009.

[16] C. Roullier, A. Duputie, P. Wennekes, L. Benoit, V. M. Fernandez Bringas, G. Rossel, D. Tay, D. McKey, V. Lebot, Disentangling the origins of cultivated sweet potato (Ipomoea batatas (L.) Lam.). PLoS One. 8, e62707, 2013.

[17] D. M. Spooner, K. McLean, G. Ramsay, R. Waugh, G. J. Bryan, A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 102, 14694-14699, 2005.

[18] E. K. Thornton, K. F. Emery, D. W. Steadman, C. Speller, R. Matheny, D. Yang, Earliest Mexican Turkeys (Meleagris gallopavo) in the Maya Region : implications for pre-Hispanic animal trade and the timing of turkey domestication. PLoS One. 7, e42630, 2012.

[19] C. F. Speller, B. M. Kemp, S. D. Wyatt, C. Monroe, W. D. Lipe, U. M. Arndt, D. Y. Yang, Ancient mitochondrial DNA analysis reveals complexity of indigenous North American turkey domestication. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 107, 2807-2812, 2010.

[20] J. Barreta, B. Gutierrez-Gil, V. Iniguez, V. Saavedra, R. Chiri, E. Latorre, J. J. Arranz, Analysis of mitochondrial DNA in Bolivian llama, alpaca and vicuna populations : a contribution to the phylogeny of the South American camelids. Animal Genetics. 44, 158-168, 2013.

[21] M. Kadwell, M. Fernandez, H. F. Stanley, R. Baldi, J. C. Wheeler, R. Rosadio, M. W. Bruford, Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and the alpaca. Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences. 268, 2575-2584, 2001.

[22] H. Fernandez, S. Hughes, J. D. Vigne, D. Helmer, G. Hodgins, C. Miquel, C. Hanni, G. Luikart, P. Taberlet, Divergent mtDNA lineages of goats in an Early Neolithic site, far from the initial domestication areas. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 103, 15375-15379, 2006.

[23] S. Naderi, H. R. Rezaei, F. Pompanon, M. G. Blum, R. Negrini, H. R. Naghash, O. Balkiz, M. Mashkour, O. E. Gaggiotti, P. Ajmone-Marsan, A. Kence, J. D. Vigne, P. Taberlet, The goat domestication process inferred from large-scale mitochondrial DNA analysis of wild and domestic individuals. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 105, 17659-17664, 2008.

[24] S. Hughes, H. Fernandez, T. Cucchi, M. Duffraisse, F. Casabianca, D. Istria, F. Pompanon, J. D. Vigne, C. Hanni, P. Taberlet, A dig into the past mitochondrial diversity of Corsican goats reveals the influence of secular herding practices. PLoS one. 7, e30272, 2012.

[25] M. Ollivier, A. Tresset, C. Hitte, C. Petit, S. Hughes, B. Gillet, M. Duffraisse, M. Pionnier-Capitan, L. Lagoutte, R. M. Arbogast, A. Balasescu, A. Boroneant, M. Mashkour, J. D. Vigne, C. Hanni, Evidence of coat color variation sheds new light on ancient canids. PLoS one. 8, e75110, 2013.

[26] C. S. Troy, D. E. MacHugh, J. F. Bailey, D. A. Magee, R. T. Loftus, P. Cunningham, A. T. Chamberlain, B. C. Sykes, D. G. Bradley, Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. Nature. 410, 1088-1091, 2001.

[27] S. Chen, B. Z. Lin, M. Baig, B. Mitra, R. J. Lopes, A. M. Santos, D. A. Magee, M. Azevedo, P. Tarroso, S. Sasazaki, S. Ostrowski, O. Mahgoub, T. K. Chaudhuri, Y. P. Zhang, V. Costa, L. J. Royo, F. Goyache, G. Luikart, N. Boivin, D. Q. Fuller, H. Mannen, D. G. Bradley, A. Beja-Pereira, Zebu cattle are an exclusive legacy of the South Asia neolithic. Molecular Biology and Evolution. 27, 1-6, 2010.

[28] G. Larson, K. Dobney, U. Albarella, M. Fang, E. Matisoo-Smith, J. Robins, S. Lowden, H. Finlayson, T. Brand, E. Willerslev, P. Rowley-Conwy, L. Andersson, A. Cooper, Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. Science. 307, 1618-1621, 2005.

[29] C. Olivieri, L. Ermini, E. Rizzi, G. Corti, S. Luciani, I. Marota, G. De Bellis, F. Rollo, Phylogenetic position of a copper age sheep (Ovis aries) mitochondrial DNA. PLoS one. 7, e33792, 2012.

[30] A. A. Storey, J. S. Athens, D. Bryant, M. Carson, K. Emery, S. deFrance, C. Higham, L. Huynen, M. Intoh, S. Jones, P. V. Kirch, T. Ladefoged, P. McCoy, A. Morales-Muniz, D. Quiroz, E. Reitz, J. Robins, R. Walter, E. Matisoo-Smith, Investigating the global dispersal of chickens in prehistory using ancient mitochondrial DNA signatures. PLoS one. 7, e39171, 2012.

[31] C. Hardy, C. Callou, J. D. Vigne, D. Casane, N. Dennebouy, J. C. Mounolou, M. Monnerot, Rabbit mitochondrial DNA diversity from prehistoric to modern times. Journal of Molecular Evolution. 40, 227-237, 1995.

[32] J. A. Leonard, R. K. Wayne, J. Wheeler, R. Valadez, S. Guillen, C. Vila, Ancient DNA evidence for Old World origin of New World dogs. Science. 298, 1613-1616, 2002.

[33] C. A. Driscoll, M. Menotti-Raymond, A. L. Roca, K. Hupe, W. E. Johnson, E. Geffen, E. H. Harley, M. Delibes, D. Pontier, A. C. Kitchener, N. Yamaguchi, J. O'Brien S, D. W. Macdonald, The Near Eastern origin of cat domestication. Science. 317, 519-523, 2007.

[34] B. Kimura, F. B. Marshall, S. Chen, S. Rosenbom, P. D. Moehlman, N. Tuross, R. C. Sabin, J. Peters, B. Barich, H. Yohannes, F. Kebede, R. Teclai, A. Beja-Pereira, C. J. Mulligan, Ancient DNA from Nubian and Somali wild ass provides insights into donkey ancestry and domestication. Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences. 278, 50-57, 2011.

[35] A. Ludwig, M. Pruvost, M. Reissmann, N. Benecke, G. A. Brockmann, P. Castanos, M. Cieslak, S. Lippold, L. Llorente, A. S. Malaspinas, M. Slatkin, M. Hofreiter, Coat color variation at the beginning of horse domestication. Science. 324, 485, 2009.

[36] J. P. Digard, L'homme et les animaux domestiques, anthropologie d'une passion. Le temps des sciences, Fayard, Paris, 325 pages, 1990.

[37] B. Denis, La conception zoologique classique de la domestication : présentation générale. Ethnozootechnie. 71, 3-10, 2003.

[38] M. A. Zeder, " Pathways to Animal Domestication " dans Biodiversity in Agriculture : Domestication, Evolution and Sustainability, eds. P. Gepts, T. R. Famula, R. L. Bettinger, Cambridge University Press, Cambridge, p. 227-259, 2012.

[39] G. Larson, E. K. Karlsson, A. Perri, M. T. Webster, S. Y. Ho, J. Peters, P. W. Stahl, P. J. Piper, F. Lingaas, M. Fredholm, K. E. Comstock, J. F. Modiano, C. Schelling, A. I. Agoulnik, P. A. Leegwater, K. Dobney, J. D. Vigne, C. Vila, L. Andersson, K. Lindblad-Toh, Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 109, 8878-8883, 2012.

[40] A. Gautier, La domestication. Et l'homme créa l'animal. Editions Errance, Paris, 277 pages, 1990.

[41] L. Trut, I. Oskina, A. Kharlamova, Animal evolution during domestication : the domesticated fox as a model. Bioessays. 31, 349-360, 2009.

[42] S. Bökönyi, Zur Naturgeschichte des Ures in Ungarn and das Problem der Domestication des Hausrindes. Acta Archeologia Ungarica. 14, 175-214, 1962.

[43] H.-P. Uerpmann, Probleme der Neolithisierung des Mittelmeerraumes. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Dr. Ludwig Reichert, Wiesbaden, vol. Reihe B (Geisteswissenschaften), Nr. 28, 1979.

[44] H. Hongo, J. Pearson, B. Öksüz, I. Gülcin, The process of ungulate domestication at Cayönü, Southeastern Turkey : A mutlidisciplinary approach focusing on *Bos* sp. and *Cervus elaphus*. Anthropozoologica. 44, 63-76, 2009.

[45] A. Achilli, A. Olivieri, M. Pellecchia, C. Uboldi, L. Colli, N. Al-Zahery, M. Accetturo, M. Pala, B. H. Kashani, U. A. Perego, V. Battaglia, S. Fornarino, J. Kalamati, M. Houshmand, R. Negrini, O. Semino, M. P. Richards, V. Macaulay, L. Ferretti, H.-J. Bandelt, P. Ajmone-Marsan, A. Torroni, Mitochondrial genomes of extinct aurochs survive in domestic cattle. Current Biology. 18, R157-158, 2008.

[46] A. Achilli, S. Bonfiglio, A. Olivieri, A. Malusa, M. Pala, B. Hooshiar Kashani, U. A. Perego, P. Ajmone-Marsan, L. Liotta, O. Semino, H. J. Bandelt, L. Ferretti, A. Torroni, The multifaceted origin of taurine cattle reflected by the mitochondrial genome. PLoS one. 4, e5753, 2009.

[47] S. Bonfiglio, C. Ginja, A. De Gaetano, A. Achilli, A. Olivieri, L. Colli, K. Tesfaye, S. H. Agha, L. T. Gama, F. Cattonaro, M. C. Penedo, P. Ajmone-Marsan, A. Torroni, L. Ferretti, Origin and spread of Bos taurus : new clues from mitochondrial genomes belonging to haplogroup T1. PLoS one. 7, e38601, 2012.

[48] J.-D. Vigne, E.-M. Geigl, M. Prouvost, R. Bollongino, A. Tresset, Paléogénétique et Domestication des Bovinés. Ethnozootechnie N° 79. Les bovins : de la domestication à l'élevage. Actes des Journées d'étude de la Société d'Ethnozootechnie et de HASRI l'Homme et l'Animal, Société de Recherche Interdisciplinaire, Paris, 16-17 novembre, 2006, 7-13, 2007.

[49] E.-M. Geigl, The domestication of cattle : Insights from a joint archaeozoological-palaeogenetical venture. Dans Between Sand and Sea. The Archaeology and Human Ecology of Southwestern Asia, eds. N. J. Conard, P. Drechsler, A. Morales, Kerns Verlag, Tübingen, p. 69-90, 2011.

[50] E.-M. Geigl, Palaeogenetics of cattle domestication : methodological challenge for the study of fossil bones preserved in the domestication centre in Southwest Asia. Comptes Rendus Palévol. 7, 99-112, 2008.

[51] S. Champlot, C. Berthelot, M. Pruvost, E. A. Bennett, T. Grange, E. M. Geigl, An efficient multistrategy DNA decontamination procedure of PCR reagents for hypersensitive PCR applications. PLoS One. 5, e13042, 2010.

[52] A. K. Outram, N. A. Stear, R. Bendrey, S. Olsen, A. Kasparov, V. Zaibert, N. Thorpe, R. P. Evershed, The earliest horse harnessing and milking. Science. 323, 1332-1335, 2009

[53] C. Vila, J. A. Leonard, A. Gotherstrom, S. Marklund, K. Sandberg, K. Liden, R. K. Wayne, H. Ellegren, Widespread origins of domestic horse lineages. Science. 291, 474-477, 2001.

[54] S. Lippold, M. Knapp, T. Kuznetsova, J. A. Leonard, N. Benecke, A. Ludwig, M. Rasmussen, A. Cooper, J. Weinstock, E. Willerslev, B. Shapiro, M. Hofreiter, Discovery of lost diversity of paternal horse lineages using ancient DNA. Nature Communications. 2, 450, 2011.

[55] M. Cieslak, M. Pruvost, N. Benecke, M. Hofreiter, A. Morales, M. Reissmann, A. Ludwig, Origin and history of mitochondrial DNA lineages in domestic horses. PLoS one. 5, e15311, 2010.

[56] G. Lindgren, N. Backstrom, J. Swinburne, L. Hellborg, A. Einarsson, K. Sandberg, G. Cothran, C. Vila, M. Binns, H. Ellegren, Limited number of patrilines in horse domestication. Nature Genetics. 36, 335-336, 2004.

[57] M. Pruvost, M. Reissmann, N. Benecke, A. Ludwig, From genes to phenotypes - evaluation of two methods for the SNP analysis in archaeological remains : pyrosequencing and competitive allele specific PCR (KASPar). Annals of Anatomy. 194, 74-81, 2012.

[58] M. Pruvost, R. Bellone, N. Benecke, E. Sandoval-Castellanos, M. Cieslak, T. Kuznetsova, A. Morales-Muniz, T. O'Connor, M. Reissmann, M. Hofreiter, A. Ludwig, Genotypes of predomestic horses match phenotypes painted in Paleolithic works of cave art. Proceedings of the National Academy of Science, USA. 108, 18626-18630, 2011.

[59] J. N. Postgate, " The Equids of Sumer, Again " dans Equids in the Ancient World (Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A, Nr. 19/1), eds R. H. Meadow, H. P. Uerpmann, Dr. Ludwig Reichert Verlag, Wiesbaden, p. 194-205, 1986.

[60] J. Zarins, " Equids Associated with Human Burials in Third Millennium B.C. Mesopotamia : Two Complementary Facets " dans Equids in the Ancient World (Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A, Nr. 19/1), eds. R. H. Meadow, H. P. Uerpmann, Dr. Ludwig Reichert Verlag, Wiesbaden, p. 165-191, 1986.

[61] G. M. Schwartz, H. H. Curvers, S. S. Dunham, B. Stuart, J. A. Weber, A third millennium BC elite mortuary complex at Umm El-Marra, Syria : 2002 and 2004 excavations. American Journal of Archaeology. 110, 603-641, 2006.

[62] G. M. Schwartz, H. H. Curvers, F. A. Gerritsen, J. A. MacCormack, N. F. Miller, J. A. Weber, Excavation and survey in the Jabbul Plain, Western Syria : The Umm El-Marra project 1996-1997. American Journal of Archaeology. 104, 419-462, 2000.

[63] J. A. Weber, "Elite equids : redefining equid burials of the mid- to late 3rd millennium BC from Umm el-Marra, Syria", dans Archaeozoology of the Near East VIII, ed. E. Vila, Maison de l'Orient et de la Méditerranée Lyon, vol. TMO 49, p. 499-519, 2008.