中国农业大学学报 2026,31(12):12-25
Journal of China Agricultural University http://zgnydxxb.ijournals.cn

安塔娜,哈斯呼,陶娜拉,芒来. 古基因组学视角下的家马驯化起源研究进展[J]. 中国农业大学学报,2026,31(12):12-25.
AN Tana,HA Sihu,TAO Nala,DUGARJAVIIN Manglai. Research progress on the origins of domesticated horses from the perspective of ancient genomics[J]. *Journal of China Agricultural University*,2026,31(12):12-25.
DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2026.12.02

古基因组学视角下的家马驯化起源研究进展

安塔娜[1] 哈斯呼[2] 陶娜拉[3] 芒 来[1*]

(1. 内蒙古农业大学 动物科学学院/内蒙古自治区马属动物科学研究与技术创新重点实验室,呼和浩特 010018;
2. 通辽市农牧业发展中心,内蒙古 通辽 028000;
3. 锡林郭勒盟镶黄旗农牧和科技局综合服务保障中心,内蒙古 锡林浩特 026000)

摘 要 家马的驯化与人类文明进程影响密切,然其起源模式究竟是"单一中心"还是"多地中心"一直存有争议。研究早期,考古形态学分析、线粒体DNA、Y染色体等传统分子标记方面的研究,受遗传分辨率的制约,相关研究长期难以突破这一困境,而古基因组学的兴起带来诸多关键发现,如揭示出博泰马并非现代家马的直系祖先,但现有的数据因缺乏系统性整合,学界对于家马驯化中心及其扩散路径尚未形成统一认识。因此,本文以古基因组学为核心,系统阐述了近三十年的研究进展,梳理了关于家马起源与扩散的现存争议。文章客观评估了该技术的优势与局限,相关论述不仅为厘清家马驯化机制提供了理论支撑,也为马属动物种质资源保护利用及后续前沿研究提供了参考与借鉴。

关键词 家马;起源;驯化;古基因组学;分子标记
中图分类号 S821 **文章编号** 1007-4333(2026)12-0012-14 **文献标志码** A

Research progress on the origins of domesticated horses from the perspective of ancient genomics

AN Tana[1], HA Sihu[2], TAO Nala[3], DUGARJAVIIN Manglai[1*]

(1. College of Animal Science/Inner Mongolia Key Laboratory of Equine Scientific Research and Technological Innovation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China;
2. Tongliao Agriculture and Animal Husbandry Development Center, Tongliao 028000, China;
3. Integrated Service Guarantee Center of Agriculture, Animal Husbandry and Science and Technology Bureau of Xianghuang Banner, Xilinhot 026000, China)

Abstract The domestication of horses profoundly influenced human civilization, yet the origin of modern horses-whether from a single center or multiple centers remains contentious. Early studies relying on traditional molecular markers, the archaeomorphological analysis, mitochondrial DNA, and the Y chromosome, faced significant limitations due to low genetic resolution. While the advent of paleogenomics has yielded pivotal insights, notably revealing that the Botai horses are not the direct ancestors of modern domesticates, the current literature suffers from a lack of systematic integration. Consequently, disparate findings regarding domestication centers and dispersal routes persist. Here, this articles takes paleogenomics as the core, systematically reviews the research progress over the past three decades and sorts out the the prevailing consensus and ongoing controversies surrounding horse origins and diffusion, objectively evaluate the methodological strengths and limitations of

收稿日期:2026-03-16;接受日期:2026-05-20
基金项目:马属动物种质资源创新与遗传改良创新人才团队项目(RS2500000197)
第一作者:安塔娜(ORCID:0009-0004-3833-8899),博士研究生,E-mail:1665634650@qq.com
通讯作者:芒来(ORCID:0000-0002-3152-8137),教授,主要从事马属动物遗传育种与繁殖研究,E-mail:dmanglai@163.com

paleogenomics in addressing ancient sample degradation and complex population structures, and this synthesis provides theoretical support for elucidating the mechanisms of horse domestication and offers valuable references for the conservation and utilization of equine germplasm resources, as well as for guiding future frontier studies.

Keywords　domestic horses; origin; domestication; ancient genomics; molecular markers

动物驯化，是人类从狩猎转向农耕文明的关键标识[1-2]，而家马（*Equus caballus*）驯化是其中影响深远的事件之一。虽然家马驯化时间比犬、猪等物种晚，但家马依靠自身在军事、交通和文化中的核心地位，改变了人类文明的发展走向[3]。因此，理清家马的驯化起源和扩散途径，始终是考古学、历史学和遗传学共同关注的重点[4-7]。

在古基因组学兴起前，学界通常借助动物考古学方法来探寻家马起源，即运用地层学、类型学分析和放射性碳定年法，针对遗址出土的遗骸进行断代和形态判断[8]。传统方法发现，现今存在的马属动物仅包含家马和普氏野马（*Equus przewalskii*）2个亚种[9-10]，且最早的驯化证据能追溯到距离现在大概5 500年的哈萨克斯坦博泰文化，在该遗址出土的马具和马奶残留物曾被当作确凿的家马驯化证据[11]。然而，家马和野马在骨骼形态方面非常相似，仅凭考古学手段很难分辨驯化性状与野生性状，致使家马起源地（“单一中心”还是“多中心”）的长久争议一直没有得到解决[12]。

近年来，古基因组学有了较快发展，为解决“家马起源地”这一难题给出了全新视角[13-16]。通过运用高通量测序和古DNA捕获技术，研究者能直接从高度降解的古代遗存中获取全基因组信息，排除环境污染物干扰，据此证实了博泰马不是现代家马的直系祖先，而是普氏野马的祖先，这一结论颠覆了传统的“博泰起源说”[12]。特别是在2021年进行的一项研究，借助古基因组数据精准确定了现代家马（DOM_2谱系）起源于距今约4 200年的欧亚草原西部，证明了随着青铜时代晚期人类迁徙向全球扩散的历史进程[17]。尽管古基因组学已经取得不少成果，然而家马的东传路径和中国境内家马起源模式依旧存在争议。当前学界主要存在“外来输入说”和“本地驯化说”2种观点[18]。最新研究结果显示，中国古代家马或许不是源于单一出处，而是外域传入的马与本地野马驯化后杂交而成，尤其是西北地区（新疆、甘青）处于欧亚草原跟中原的枢纽位置，其遗传结构极其复杂[19-22]。已有研究证实，阿哈尔捷金马基因型早在西周时期便借助早期文化与物资交流传入中原地区，其传播时间远早于张骞出使西域[23]。但现阶段针对这类零散的古基因组学研究成果，学界尚未开展系统性梳理与整合，不同研究得出的差异性结论也未得到归纳总结，东亚地区家马驯化的具体演化模式仍有待深入厘清。

鉴于此，本综述聚焦于古基因组学视角，系统梳理了近年来家马驯化起源及群体演化等领域的关键研究进展。文章旨在厘清当前学界关于家马“单一中心起源”与“多中心驯化”争议的共识与分歧，评估古基因组学技术在取样、提取及污染防控等环节的应用优劣，并展望了未来研究方向。本研究后续可为家马驯化机制解析、家畜驯化演化规律研究和马种质资源保护与利用提供理论参考，同时为后续相关前沿研究提供思路借鉴。

1　家马驯化起源的传统研究方法与局限性

1.1　家马考古形态学研究

化石资料显示，马属动物原始祖先起源于约5 600万年前的北美洲，其体型矮小，主要以草叶为食，随着自然环境中地形气候及生态的演变，马进化路径也适应了这种变化。从北美出土的马类化石可知，马的演化始于第三纪始新世，依次经历始新马、渐新马、草原古马、上新马最终到真马等阶段。在足部形态上，最初呈现出前四趾后三趾，之后逐渐演变为三趾，在此过程中，中趾的功能获得了强化[24]。大概在100万年前，真马就已经出现单蹄结构了，然而在这阶段，真马与现代家马相比较仍存在差异。最终，在真马支系中分化出了普氏野马、森林马、冻原马和鞑靼马4种被学界认为是现代家马的4个主要祖先类型[10]。

中国地域宽广，地层序列完整，能为研究马科动物的演化提供丰富的化石记录。依据考古学研究，中国早在始新世中期（距今5 200万至4 360万年）就已出现始新马。中国山东所发现的始新世中华远古马、湖南发现的衡阳远古马皆归为此类[25]。到中新世（距今2 300万年前至533万年前），在中国江苏南京方山和内蒙古通古尔地区就发现安琪马；到上新世（距今530万年前至258.8万年

前),在山西省忻州市保德县发现齐氏中华马;从上新世末到更新世初期,我国三趾马广泛分布于华中、华北和西北地区;到更新世中期(距今100万至10万年左右),我国北方出现北京马,南方出现云南马等;至更新世晚期(距今12.6万年(±5 000年)至10 000年左右),我国普遍存在野马和野驴,以西部和北部数量最多;进入全新世,国内的普氏野马数量居多,但到近代,随着环境的变化以及偷盗者猎杀等外在因素影响,普氏野马的种群数量急速减少,直至濒临灭绝[26]。

考古证据显示,内蒙古地区曾出土三趾马与蒙古野马的骨骼及牙齿化石,表明该区域在远古时期就有家马祖先活动的踪迹[25]。因史前的蒙古高原,拥有良好的草原条件有利于马的进化,历史记载中发现的野马化石也使西方的一些学者承认在大约5 000~6 000年前可能参与了家马传播和遗传交流过程[27]。由于现代家马品种中,以适应性强为代表性马品种之一就是蒙古马,其数量多[28],遗传多样性丰富,研究还发现,蒙古马与俄罗斯雅库特马[29]、韩国济州马[30]和日本本土品种马[31]有遗传上的直接联系。蔡大伟团队对中国北方龙山至青铜时代的马遗存做了古基因组研究,对黑龙江洪河、陕西神木木柱梁及宁夏沙塘北塬三地出土的26例古马样本都做了系统测序,获得了已灭绝马属动物奥氏马(*Equus ovodovi*)首个高质量全基因组数据(平均测序深度13.4×)。由此得出重要结论:奥氏马不是家马的直系祖先,而是马属动物中除马、斑马和驴以外的第4个明确的演化支系。因此,该研究既填补了中国晚近时期野马多样性研究的重要空白,也给中国家马起源中"本地驯化"与"外来引入"的争议提供了遗传学参照点[32]。

1.2 家马起源的传统分子标记研究

1.2.1 mtDNA与家马起源研究

mtDNA是研究动物母系遗传多样性的重要遗传标记手段之一,而高变区的mtDNA具有较高的遗传多样性,是过去二十余年解析家马母系起源的经典手段[18]。mtDNA本身的母系遗传特性有明确的局限,即不能直接检测驯化过程中的种群瓶颈效应及性别偏向性选择等重要遗传学信息[18]。为解析mtDNA在马驯化起源中的应用,本综述对1995—2025年间有关该主题的遗传学证据做了系统梳理(表1)。从表1中可以发现,早期研究(1995—2009年)以现代马品种为研究对象,确定了A-G等主要母系谱系,展示出家马极高的母系遗传多样性[33-47]。2010年后的研究引入古DNA视角,将单倍群细分为17个以上[48],还直接确证了奥氏马的存在[50,58,60]。近年来(2018—2025年),针对中国西北地区(甘肃、青海、陕西)及北方(内蒙古、新疆)遗址的系统分析[59,61-63,65-66,70]得出新结论,即青铜时代起,来自欧亚草原西部(单倍型FX4、FX5等[59])的母系谱系便沿新疆、甘青和中原一线陆续渗透,导致野马与本土野生马群发生了融合及置换。

表1 马mtDNA研究的关键成果梳理

Table 1 Summary of key findings in equine mtDNA research

时间 Time	参考文献 References	研究样本 Research samples	关键成果 Key findings
1995年	[33]	78匹马	发现15种不同的SSCP变异型,表明马mtDNA高变区具有极高的遗传多样性
1999年	[34]	49匹利皮扎马	发现13种单倍型
2000年	[35]	62匹马美国阿拉伯马	发现27种单倍型
2001年	[36]	191匹马	首次划分出A、B、C、D、E、F等6个主要母系谱系
2002年	[37]	652匹马	将母系谱系进一步细化为A、B、C、D、E、F、G共7个
2002年	[38]	65匹济州马	发现17种单倍型,还发现部分济州马拥有蒙古马血统
2002年	[39]	212匹利皮扎马	发现37种单倍型
2004年	[40]	5匹意大马	发现22种单倍型
2005年	[41]	145匹卢西塔诺马	发现27种单倍型
2006年	[42]	153个伊比利亚和新大陆马	发现54种单倍型,并被归入7个单倍群

表1（续）

时间 Time	参考文献 References	研究样本 Research samples	关键成果 Key findings
2006年	[43]	962匹欧洲、中东、非洲、远东的马	欧洲、中东及远东家马的单倍群可分为7个支系，其中单倍群F是东部欧亚家马群体的主体成分
2007年	[44]	318匹日本本土马	发现12种单倍型
2007年	[45]	23匹西藏马	发现16种单倍型，存在A、C、D、E、F等5个支系
2008年	[46]	27匹关中马	发现9种单倍型，存在A、C、D、F和G等5个支系
2009年	[47]	182匹中国马	发现70种单倍型，识别出7个主要单倍群（A～G）和16个簇
2010年	[48]	207具古代遗骸和1 754匹家马	将家马更详细地划分为A、B、D、D3、E、F、G、H1、I、K、K3、X1、X2、X3、X4、X5、X7等17个单倍群
2010年	[49]	21匹蒙古马	发现39种单倍型，分布于A、B、C、D、E和F支系
2010年	[50]	古代马遗骸	发现新的马亚属成员 *Sussemionus*
2011年	[51]	160匹德保矮马	发现19种单倍型
2011年	[52]	59匹现代家马与1匹普氏野马	发现现代马品种的线粒体基因组可追溯至大约9.3万年前与3.8万年前的共同祖先。贝叶斯分析进一步显示，其种群规模在6 000至8 000年前开始出现显著扩张，期间大量野马线粒体基因组被整合进家马群体
2012年	[53]	83匹现代家马	构建18个主要单倍群（A～R），其根源可追溯至约13万至16万年前。分析还发现，所有单倍型多样性均存在于亚洲现代马中，而单倍群F目前仅在普氏野马中被检测到
2013年	[54]	95匹伊朗马	发现共27种单倍型
2014年	[55]	37匹中国哈萨克马	发现13种单倍体型，分别是：A、B、C、G、E、I、L、J、R、N、O、P和Q
2014年	[56]	163匹意大利马	发现84种单倍型
2017年	[57]	126匹埃及阿拉伯马	发现19种单倍型
2017年	[58]	1个阿尔泰地区丹尼索瓦洞穴的马骨样本	奥氏马是与家马、驴马、斑马并列的亚属，并将其存在的时间下限延伸到距今32 000年左右
2018年	[59]	10个古代马（陕西凤翔秦公一号大墓车马坑）	序列分析表明，部分古代马的线粒体DNA谱系起源于欧亚大陆西部。通过跨时空对比发现，这些基因型早在西周时期就已出现于中国西北地区，并于春秋战国之际扩散至宁夏、内蒙古一带，印证了西北地区是家马传入中国的重要通道，进一步分析显示，FX4和FX5的基因型与阿哈尔捷金马高度相关
2019年	[60]	3个马科动物化石标本（黑龙江）	首次在俄罗斯以外的中国地区（东北）通过分子证据确认了奥氏马的存在，找到了生存年代最晚的奥氏马个体，证明它们成功度过了末次盛冰期，并一直生存到距今约1.27万年前，距离现代更近
2019年	[61]	8个马骨骼样本（青海省民和县喇家遗址汉代灰坑）	发现5种单倍型中，可划分为A、D与F 3个谱系。该结果也支持新疆—甘青—中原一线是古代家马传入我国的主要通道
2019年	[62]	5个新石器时代马骨骼样本（宁夏隆德县沙塘北塬遗址）	发现来自西方的C1单倍型
2019年	[63]	2个早期铁器时代古代马骨骼样本（新疆塔城松树沟遗址）	研究推测该遗址出土的古马可能通过阿尔泰地区，自欧亚草原输入我国境内

表1（续）

时间 Time	参考文献 References	研究样本 Research samples	关键成果 Key findings
2020年	[64]	39匹建昌马	发现26种单倍型，其中4种为共享单倍型，分布在A、C、D、E、F、G共6个支系中
2020年	[65]	26个马骨骼样本（陕西凤翔雍山血池秦汉皇家祭祀遗址）	发现26种单倍型，分属A～F6个线粒体谱系，包括11个单倍群：A1、A3、A4、A6、B1、B2、C2、D2、E、F1、F2
2020年	[66]	3个马骨骼样本（甘肃省礼县西山遗址）	发现3种单倍型，归属于单倍型类群B2和D2
2022年	[32]	26个全新世时期考古标本（黑龙江、陕西以及宁夏）	确定奥氏马为马属动物除马、斑马和驴之外的第4个亚属，将奥氏马的灭绝时间向后推进了近8 500年
2022年	[67]	13个元代马骨骼样本（内蒙古自治区包头燕家梁遗址）	发现B、G、L、Q、R等5种单倍型
2022年	[68]	17个新石器时代马骨骼样本（陕西靖边庙梁遗址）	庙梁遗址出土的马属动物被鉴定为奥氏马（一种已灭绝的野生马属），而非家马。遗传分析显示，奥氏马群体分化为两大支：一支主要分布于陕西（EOV1），另一支集中于黑龙江及西伯利亚（EOV2）。其中，后一支系内部还存在洪河遗址群体（EOV2a）与更古老的更新世群体（EOV2b）的分化
2024年	[69]	127匹现代家马	发现18个单倍群（A～R），20匹蒙古马分布于10个不同单倍群，与中亚，中东，北欧与南欧马品种共享单倍型，线粒体单倍型不具备品种特异分布特征
2025年	[70]	2个马骨骼样本（西汉文帝霸陵西南侧2个小型外藏坑）	线粒体单倍群分属于G和Q，分别来自中亚和东亚

1.2.2 Y染色体与家马起源研究

Y染色体作为典型的父系遗传标记，是研究家马驯化过程中对雄性贡献最有力的工具。因现代家马Y染色体遗传多样性极低，由此发现驯化史上所选的种马，实际上只有极少数的雄性个体[18]，这很可能是古代游牧民族对优质种公马进行定向选育的结果。但Y染色体研究也存在2个难点，即古代DNA中Y染色体片段保存状况不佳，突变率极低，因此系统发育分析的分辨率受到极大限制。尽管家马Y染色体的研究已有几十年历史[18]，但其研究范式尚未得到充分梳理。因此本研究系统回顾2003—2024年间有关家马Y染色体的关键证据（表2），而与mtDNA所呈现的高多态性形成极好对照的是表2中所列Y染色体数据揭示了一个父系瓶颈的事实：早期（2003—2004年）借助跨物种比对方法排除了普氏野马作为家马父系祖先的可能性，又发现全球家马基本上共享同一类Y染色体单倍型[71-72]，因此当时该结果被当作家马“单一父系起源”的确切证据。但后来遗传标记日趋精细，从2010—2015年起，中国及欧洲地方品种中陆续鉴定出ECAY1/2、CHT1-5等稀有单倍型[73,76]，由此推翻了单一父系起源的观点。更重要的是，2021年以来对现代蒙古马[79-81]的分析揭示出家马父系的双层遗传结构，即底层为古老和多样的本土谱系（即蒙古马所特有的M单倍群），顶层为近期强渗入的培育品种谱系（纯血马的Tb、阿拉伯马的Ta单倍群）[80]。此结构的发现具有一定的学术价值：首先，Y染色体极低的有效种群大小本身即是极少数被人类选育的公马，通过人工选择主导种群繁衍的极好印证；其次，蒙古马中高频出现的“冠单倍群”（Crown group）[79-80]，极有可能是近几百年来现代育马对本土遗传资源侵蚀的结果。

表 2　马 Y 染色体研究的关键成果梳理

Table 2　Summary of key findings in equine Y chromosome research

时间 Time	参考文献 References	研究样本 Research samples	关键成果 Key findings
2003 年	［71］	21 匹纯种家养公马（14 个不同品种），10 匹普氏野马、2 匹驴以及各 1 匹达马拉斑马、格兰特斑马、哈特曼山斑马、细纹斑马、亚洲野驴、藏野驴	普氏野马与家马实为姊妹分类群，即普氏野马不是家马的直接父系祖先
2004 年	［72］	49 匹公马（32 个不同品种），10 匹普氏野马、3 匹驴、1 头亚洲野驴、3 匹藏野驴、3 匹细纹斑马、14 匹哈特曼山斑马、5 匹达马拉斑马以及 2 匹格兰特斑马	所有的家马个体均携带相同的单倍型
2010 年	［73］	573 匹公马（中国家马 30 个品种、普氏野马和驴）	在中国家马品种中发现 2 种 Y 染色体单倍型（A 和 B）
2012 年	［74］	905 匹公马（中国家马 13 个和国外家马 23 个品种）	在中国马中检测到 2 种 Y-SNP 单倍型，即 ECAY1 和 ECAY2。表明中国家马具有第二个父系起源，因此支持中国家马来源于多父系的观点
2013 年	［75］	516 匹公马（欧洲）	绝大多数现代家马可追溯至 6 种单倍型（HT1～HT6）。其中 HT1 为共同的祖先型，而 HT2 至 HT6 均由 HT1 经诱变或驯化伴随的基因转换产生。分布特征显示，HT2 与 HT3 在现代欧洲马种中广泛存在，特别是 HT3 与英国纯种马之间存在明显的相关性
2015 年	［76］	304 匹公马（中国西北和西南地区 13 个品种）	发现 5 种 Y-SNP 单倍型（CHT1、CHT2、CHT3、CHT4、CHT5）
2017 年	［77］	52 匹马（21 个品种）	现代马种群的 Y 染色体源于近东地区一次驯化事件中的单一祖先
2021 年	［78］	1 匹马骨样本（新疆阿勒泰地区）	该样本在遗传上属于一个由 rAX 突变确立的新分支，其父系来源与已知的欧亚大陆西部家马谱系均无关联
2021 年	［79］	77 匹蒙古国蒙古马	发现 9 种 Y-SNP 单倍型。分布最为广泛的包括 M、Dom_1、Dom_3 与 Crown。样品中除含有蒙古马特有的 M 和 Oa 单倍型外，还检出来自欧美家马培育品种的 Crown、Ad、Ao 及 Ta 单倍型，其来源可能与阿拉伯马、哈福林格马或温血特雷克纳马等有关
2022 年	［80］	34 匹蒙古国蒙古马	发现约 77% 归属于蒙古马特有类群（M、M1、M2）。同时，20% 的个体落入“冠单倍群”，具体包括 9% 的纯血马单倍型（Tb）和 11% 的阿拉伯马单倍型（Ta）。研究还记录到一例蒙古马样本与日本济州岛马共享单倍群 J
2024 年	［69］	35 匹雄性蒙古马	发现 13 种单倍型，推测 G、M 和 T 可能是蒙古马父系特异单倍型
2024 年	［81］	248 匹家马（34 匹蒙古国蒙古马，其他国家的 21 个不同地方家马品种）	34 匹蒙古国蒙古马中仅有 4 匹携带纯血马和阿拉伯马特有的 Ta 和 Tb-d 单倍型。大多数蒙古国蒙古马在 Y 染色体单倍型树上分布于多个谱系

1.2.3 传统研究体系的核心瓶颈

综合1.2.1和1.2.2,不管是动物考古形态学判据,还是基于mtDNA/Y染色体的传统分子标记,在解析家马驯化起源问题时仅能反映群体多样性,难以实现起源地的精准定位。

首先,考古形态学存在不充分的情况,家马驯化不是伴随着一次性、不可逆的形态重塑,而是以人为行为控制、役使和管理制度作为核心的渐进过程。所以遗址中能够被稳定识别的通常是间接指标,像马咬合磨损、死亡年龄与性别偏向、围栏遗迹或陶器内马乳脂类残留等[11]。而且,缺乏系统分类分辨力,家马及其周边的野马和野化种群,在颅骨测量和肢骨测量方面呈现出连续变异的状况[12]。

其次,mtDNA单标记存在高分辨假象和历史重建偏差,mtDNA高变区在过去数十年里,一直是研究家马母系多样性与谱系分群的主要手段,其高单倍型多样性常常被解读为多地野马母系并入,进而为多中心驯化提供支持[36]。然而,这种推论存在误差,它只记录母系,却不追踪常染色体选择。因为驯化过程中的关键性状,大多是核基因组中的少数位点(比如性情、骑乘适应、毛色驯化等)驱动,并且通过具有强烈性别偏向的人工选择(优先选择少数种公马)而被放大。mtDNA对于这些过程既不敏感,所占比例也不合适,所以很容易将管理过程中并入的本地野马母系错误地解读为多地独立驯化事件[34]。而且,多数早期mtDNA研究是依据现代品种来反推驯化历史,但经过数千年的选育、品系替代、种群瓶颈和跨群杂交,早期信号会被严重消减甚至重排,所以就算是加入了少量古DNA(短片段、低覆盖),也常会因为覆盖不均,而无法可靠区分深层的野马多态残留信息和真正驯化信号[15]。

最后,与mtDNA的高多样性形成相反情况,家马的Y染色体展现出极低的多态性。学界对此普遍解释为,驯化早期出现了极端雄性瓶颈,即少数具有可控性状的种公马被长期进行优先选择,而其余野生种公马的血统则被排除[77]。这种情况所带来的是,对于起源地在哪里这一问题极不敏感,父系谱系不容易细分出地理分支,也很难给出可信的起源中心和扩散过程[71-72],对于二次驯化或本地野马并入的状况盲区更大,虽然本地野马曾被短期利用过,但是只要最终繁殖模式是由外来种公马主导,Y染色体就会快速同质化,进而在传统标记方面消除多元信号[77]。

2 基于古基因组学的家马驯化起源的研究进展

2.1 古基因组学优势

古基因组学通过分析不同时空上驯化动物群体的遗传结构变化,即可重建古代动物谱系演变的时空框架,由此可以更准确地解析驯化动物的起源、驯化过程以及与现代群体的遗传关系[82]。虽然现代样本的遗传信息对祖先起源、种群结构、驯化中心及起始时间的研究有极大的帮助,但单凭现代数据不能厘清品种起源的全貌,因此必须结合古代样本[82]。

古DNA捕获技术把聚合酶链式反应与高通量测序技术相结合,能对丰度很低且碎片化严重的古DNA进行有效富集和扩增,进行文库建立与测序工作,完成对古代遗传信息的复原[14,83]。古DNA捕获技术可分为6个步骤[84],而这项技术也可以在古DNA材料中内源性DNA含量极少的情况中使用[85]。基于博物馆标本或化石的古DNA遗传分析,在系统发育与种群遗传学研究中具有重要的作用。古DNA测序技术的最新进展也显著提高了DNA序列的产量,并且与条形码方法相结合,使用任何类型的DNA进行大规模研究都成为可能[86]。古DNA的研究进展自1980年湖南医学院学者尝试从马王堆汉代古人类遗骸获取核酸分子开始,已有46年时间历程[87]。

2.2 古基因组学技术在探究家马驯化起源中的应用

那古基因组学是如何重塑家马驯化起源?近年来古基因组研究显示,现代家马的驯化起源可能比之前人们所猜测的更加复杂[18]。主要有以下9项代表性研究:2009年,Outram等[11]在*Science*杂志上发表了有关哈萨克斯坦北部的博泰文化遗址(距今约5 500年)的研究,其中从陶器中检测到马奶脂肪残留,在马骨上又发现可能是马嚼子造成的牙齿磨损痕迹,因此被广泛认为是人类驯化马最早的证据,使博泰文化被视为家马的驯化中心。2012年,Achill等[53]对亚洲、欧洲、中东和美洲4个地区的83匹马mtDNA序列做了系统分析,从中确定了能检测家马18种母系血统的18个SNP位点。2013年,Orlando等[88]测定了距今约56万~78万年

前一具马骨的基因组，并基于此数据，对1个晚更新世马、5个家马品种、普氏野马和土著马的基因组展开了测序分析，结果表明，并未找到现代家马和普氏野马杂交的证据，然而普氏野马和国内种群的遗传变异水平相近。2014年，Schuber等[89]进行了后续研究，针对俄罗斯泰梅尔地区出土的2个完整古代马基因组展开测序工作，把这些古代马基因组与家马、普氏野马的基因组进行对比之后，揭示出欧亚大陆晚更新世时期的遗传结构，并且发现古代种群对于家养品种的遗传变异有着重要作用。同时也揭示出，普氏野马在驯化之前具备复杂的种群结构，虽然其与家马共享诸多相似的遗传变异，但并没有参与到家马的驯化过程当中。另外还发现，驯化使家马品种的过量有害基因出现突变，这和近亲繁殖有着紧密联系。之后在2015年，Librado等[29]通过全基因组测序研究了雅库特马的进化起源及环境适应性，首先对9匹现代雅库特马和2匹古代雅库特马的全基因组序列进行测序，再与公共数据库里的晚更新世马、家马和普氏野马进行比较，发现当今的雅库特马是在13～15世纪雅库特人迁移到雅库特地区时引入的，而不是雅库特地区土著马的后代。2018年Gaunitz等[12]对42个古马基因组进行了测序，其中有20个是来自博泰文化的基因组，之后把测序得到的结果和已经发表的46个古代和现代家马基因组做对比，研究结果显示，博泰马是普氏野马的直系祖先，而不是现代家马的直接源头，意味着普氏野马不是真正的野生原种。基因组数据表明，从距今大约4000年起的所有家马里面，只有大概2.7%的遗传成分和博泰马存在关联，经分析指出，现代家马起源于一个DOM_2谱系，这些发现共同说明，博泰文化所代表的是一次独立的早期驯化实践，但它的遗传谱系并没有延续到现代家马血统当中。

既然博泰不是起点，那么现代家马的起源究竟在何处？2019年Fages等[90]通过分析278种古代马属动物的全基因组数据，发现在早期驯化过程中存在2种灭绝的马种群，一个在欧亚大陆的远西部（伊比利亚），另一个在欧亚大陆的远东部（西伯利亚），但这2个地区并不是现代家马的驯化起源地。2020年Guimaraes等[91]通过分析来自安纳托利亚和伊比利亚地区遗址的马属动物遗骸的基因组数据，发现伊比利亚和安纳托利亚也不是现代家马驯化起源地。2021年Librado等[17]通过对伊比利亚、安纳托利亚以及欧亚西部和中亚草原在内的所有候选地区的马遗骸对其进行全基因组测序，发现现代家马在大约公元前2200—2000年间期间（DOM_2）聚集在一个群体中，从遗传上看，这群马与生活在欧亚西部草原的马很接近。综合上述基因组研究可以确认，家马的驯化起源于欧亚西部草原的伏尔加河-顿河下游流域，该地区位于现俄罗斯境内。得出结论，现代家马的驯化中心可追溯到公元前4200年左右的欧亚西部草原[17]。更重要的是，DOM_2谱系的系统鉴定为“单一起源快速替换”假说提供了最有力的遗传学支撑。具体而言，系统发育分析揭示了约在公元前2200年至公元前2000年间，该谱系发生了一次剧烈的扩张，其遗传信号在200～300年内便扩展到了从安纳托利亚到中亚的广泛地域，几乎取代了各地土著马群。综上，现代家马并非起源于若干中心，而是由单一种群快速扩散形成，这也解释了为何母系来源广泛而父系来源相对单一的遗传特点。

在DOM_2出现前，欧亚大陆多数马种群处于遗传孤立状态，增长停滞甚至有衰退迹象[17]。但DOM_2支系呈现指数级增长，时间与早期青铜时代文明对载重运输和骑乘技术迫切需求契合。这说明DOM_2的成功不仅靠自然扩散，还与人类主动育种干预紧密相连，通过挑选耐力和服从性兼具的种马，实现种群快速更新换代[92]。

3　当前古基因组学研究存在的问题

古基因组学推动了家马驯化起源研究范式转变，但自身在样本保存、实验流程、数据分析和考古学阐释方面有局限性，限制了对东亚地区家马驯化复杂性的理解。首先，古DNA保存有物理极限，导致地理与时代偏差。DNA降解速率受温度和湿度影响，使高质量基因组数据集中在欧亚草原干旱寒冷区域，中国黄河中下游及南方地区因酸性土壤和温暖潮湿气候，内源性DNA保存差，常出现有骨无DNA现象[85]。这种保存偏差使家马东传时间节点与路径主要依赖西部草原数据外推，难以验证中国本土是否存在未被捕捉到的早期驯化谱系[4]。其次，污染控制和低覆盖度造成的统计学不确定性依旧存在。虽说UDG建库结合末端损伤图谱分析能够辨别现代污染，然而在面对数量众多的低覆盖度

(小于3×)样本时,以现代马为线性参考会引入参考偏差:与参考分歧较大的古老支系(如潜在的中国本地野马/晚更新世马)的非参考等位基因检出被压制,部分读段因错配过多在过滤中被剔除或未被代表,从而在群体推断中被低估甚至误归[93]。而且,低覆盖度数据在估算群体混合比例的时候置信区间过宽,很难精准地量化"外来输入"和"本地驯化"在单个遗址里的具体贡献率[94]。第三,古基因组学的研究已经确切证实,DOM_2谱系在全球范围内对旧谱系实施了替代[17]。不过,这极易让人形成一种带有二元对立特征的错误认知,即那些游离于DOM_2谱系之外的早期马群(如博泰马)往往被归为"驯化失败"的产物。事实上,考古学证据表明,在新石器时代晚期至青铜时代早期的中国北方地区可能存在多次且呈间断性分布的野马管理行为[13]。这些行为尽管在遗传方面没有留下直系后代,但却是家马驯化的重要前期阶段。

4 展 望

众所周知,遗传资源保护是重点保护其遗传多样性,保持其特有的地方特色[24]。现如今,马被农业机械化与交通现代化取代了其传统役用价值,同时也受到无序杂交改良以及系统性保种支持不足的影响[81]。所以要利用现有的资源和技术来保护家马在驯化历史中积累的遗传多样性,然而,现代家马品种面临遗传瓶颈加剧、有害突变积累等问题[95]。有研究对来自欧亚大陆的古代马样本(包括晚更新世的野生马、博泰文化的早期驯化马以及不同历史时期的家马)进行了全基因组测序,并将其与大量现代家马的基因组数据进行对比,结果发现,与古代马群相比,现代家马基因组中,对蛋白质功能有中度到高度影响的有害突变数量显著增多,这种有害突变负荷的增加,与种群规模减小和近亲繁殖加剧导致的纯化选择效率降低直接相关,在庞大的野生种群中,有害突变容易被自然选择清除;但在驯化后,尤其是近代品种选育中,种群瓶颈和少数优质种公马的过度使用,使得这些有害突变被固定和积累下来[95]。

基于此,古基因组数据可为现代地方品种的基因组辅助育种与保种提供精准的量化依据[90]。通过对古代祖先群体和现代品种的基因组作对比,能有效区分近期人工选择产生的突变和古老的有害突变,进而识别出那些表型健康但携带高风险隐性致病基因的现代核心育种个体,及时阻止其在种群中的传播[89]。在制定保种策略时,若某一品种曾经历严重的瓶颈效应,导致有害突变在群体内以较高频率保留,应通过引入外源基因稀释群体内有害等位基因的频率,从而有效缓解近交衰退的风险[96]。对于保留了较多古老多样性的地方品种而言,则要严格限制外来基因渗入[81]。古基因组学能够解读古代马群的遗传信息,从而为了解现代家马种群遗传史提供参考[90]。针对当前家马遗传资源保护,需要重点关注3个策略方向。其一,利用能获取的古基因组数据识别已丢失的有利基因变异,并在现代育种中重新引入;其二,积极推动跨谱系的基因交流,借助科学设计的跨品种或跨世系杂交,给现有群体注入新的基因流,以此有效遏制遗传多样性的下降趋势;其三,推动基因组辅助育种工作,把通过古基因组揭示出来的深层遗传背景信息与现代基因组选择技术相互结合,以此制定更为精准且高效的育种规划。

参考文献 References

[1] Larson G, Burger J. A population genetics view of animal domestication[J]. *Trends in Genetics*, 2013, 29(4): 197-205

[2] Zeder M A. Core questions in domestication research[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(11): 3191-3198

[3] 陶克涛, 韩海格, 赵若阳, 图格琴, 芒来, 白东义. 家马的驯化起源与遗传演化特征[J]. 生物多样性, 2020, 28(6): 734-748
Tao K T, Han H G, Zhao R Y, Tu G Q, Mang L, Bai D Y. The origins and genetic characteristics of domestic horse[J]. *Biodiversity Science*, 2020, 28(6): 734-748 (in Chinese)

[4] 蔡新宇, 毛晓伟, 赵毅强. 家养动物驯化起源的研究方法与进展[J]. 生物多样性, 2022, 30(4): 179-196
Cai X Y, Mao X W, Zhao Y Q. Methods and research progress on the origin of animal domestication[J]. *Biodiversity Science*, 2022, 30(4): 179-196 (in Chinese)

[5] Diamond J, Bellwood P. Farmers and their languages: The first expansions [J]. *Science*, 2003, 300(5619): 597-603

[6] 张颖. 中国动物考古学发展简史[J]. 考古学研究, 2008(00): 550-557
Zhang Y. A brief history of Chinese zooarchaeology development[J]. *A Collection of Studies on Archaeology*, 2008(00): 550-557 (in Chinese)

[7] 和法英. 浅谈考古学方法的创新[J]. 青年文学家, 2010(1): 143
He F Y. On the innovation of archaeological methods [J]. *Youth Literator*, 2010(1): 143 (in Chinese)

[8] 蔡大伟. 古DNA与家养动物的起源研究[D]. 长春: 吉林大学, 2007
Cai D W. Ancient DNA and the origins of domestic animals[D]. Changchun : Jilin University, 2007 (in Chinese)

[9] 杨再, 崔泰保. 中国马分类系统的综述[J]. 豫西农专学报, 1989(2): 62-63

Yang Z, Cui T B. Summary of China horse classification system[J]. *Journal of Henan University of Science and Technology* (*Agricultrual Science*), 1989(2): 62-63 (in Chinese)

[10] 白东义, 赵一萍, 李蓓, 格日乐其木格, 张心壮, 芒来. 马属动物全基因组高通量测序研究进展[J]. 遗传, 2017, 39(11): 974-983
Bai D Y, Zhao Y P, Li B, Ge R, Zhang X Z, Mang L. Progress in the whole genome of Equus by using high-throughput sequencing technologies[J]. *Hereditas* (*Beijing*), 2017,39(11): 974-983 (in Chinese)

[11] Outram A K, Stear N A, Bendrey R, Olsen S, Kasparov A, Zaibert V, Thorpe N, Evershed R P. The earliest horse harnessing and milking[J]. *Science*, 2009, 323(5919): 1332-1335

[12] Gaunitz C, Fages A, Hanghøj K, Albrechtsen A, Khan N, Schubert M, Seguin-Orlando A, Owens I J, Felkel S, Bignon-Lau O, de Barros Damgaard P, Mittnik A, Mohaseb A F, Davoudi H, Alquraishi S, Alfarhan A H, Al-Rasheid K A S, Crubézy E, Benecke N, Olsen S, Brown D, Anthony D, Massy K, Pitulko V, Kasparov A, Brem G, Hofreiter M, Mukhtarova G, Baimukhanov N, Lõugas L, Onar V, Stockhammer P W, Krause J, Boldgiv B, Undrakhbold S, Erdenebaatar D, Lepetz S, Mashkour M, Ludwig A, Wallner B, Merz V, Merz I, Zaibert V, Willerslev E, Librado P, Outram A K, Orlando L. Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses[J]. *Science*, 2018, 360(6384): 111-114

[13] 文少卿, 俞雪儿, 田亚岐, 胡松梅, 李悦, 孙畅. 古基因组学在古代家马研究中的应用[J]. 第四纪研究, 2020, 40(2): 308,310-318,320
Wen S Q, Yu X E, Tian Y Q, Hu S, Li Y, Sun C. Application of paleogenomics in ancient domestic horses[J]. *Quaternary Sciences*, 2020, 40(2): 308,310-318,320 (in Chinese)

[14] MacHugh D E, Larson G, Orlando L. Taming the past: Ancient DNA and the study of animal domestication[J]. *Annual Review of Animal Biosciences*, 2017, 5: 329-351

[15] Orlando L. Ancient genomes reveal unexpected horse domestication and management dynamics[J]. *BioEssays*, 2020, 42(1): 1900164

[16] Liu X X, Jia Y Z, Pan J F, Zhang Y L, Gong Y, Wang X T, Ma Y H, Alvarez N, Jiang L, Orlando L. Selection at the*GSDMC* locus in horses and its implications for human mobility[J]. *Science*, 2025, 389(6763): 925-930

[17] Librado P, Khan N, Fages A, Kusliy M A, Suchan T, Tonasso-Calvière L, Schiavinato S, Alioglu D, Fromentier A, Perdereau A, Aury J M, Gaunitz C, Chauvey L, Seguin-Orlando A, Der Sarkissian C, Southon J, Shapiro B, Tishkin A A, Kovalev A A, Alquraishi S, Alfarhan A H, Al-Rasheid K A S, Seregély T, Klassen L, Iversen R, Bignon-Lau O, Bodu P, Olive M, Castel J C, Boudadi-Maligne M, Alvarez N, Germonpré M, Moskal-Del Hoyo M, Wilczyński J, Pospuła S, Lasota-Kuś A, Tunia K, Nowak M, Rannamäe E, Saarma U, Boeskorov G, Lõugas L, Kyselý R, Peške L, Bălăşescu A, Dumitraşcu V, Dobrescu R, Gerber D, Kiss V, Szécsényi-Nagy A, Mende B G, Gallina Z, Somogyi K, Kulcsár G, Gál E, Bendrey R, Allentoft M E, Sirbu G, Dergachev V, Shephard H, Tomadini N, Grouard S, Kasparov A, Basilyan A E, Anisimov M A, Nikolskiy P A, Pavlova E Y, Pitulko V, Brem G, Wallner B, Schwall C, Keller M, Kitagawa K, Bessudnov A N, Bessudnov A, Taylor W, Magail J, Gantulga J O, Bayarsaikhan J, Erdenebaatar D, Tabaldiev K, Mijiddorj E, Boldgiv B, Tsagaan T, Pruvost M, Olsen S, Makarewicz C A, Valenzuela Lamas S, Albizuri Canadell S, Nieto Espinet A, Iborra M P, Lira Garrido J, Rodríguez González E, Celestino S, Olària C, Arsuaga J L, Kotova N, Pryor A, Crabtree P, Zhumatayev R, Toleubaev A, Morgunova N L, Kuznetsova T, Lordkipanize D, Marzullo M, Prato O, Bagnasco Gianni G, Tecchiati U, Clavel B, Lepetz S, Davoudi H, Mashkour M, Berezina N Y, Stockhammer P W, Krause J, Haak W, Morales-Muñiz A, Benecke N, Hofreiter M, Ludwig A, Graphodatsky A S, Peters J, Kiryushin K Y, Iderkhangai T O, Bokovenko N A, Vasiliev S K, Seregin N N, Chugunov K V, Plasteeva N A, Baryshnikov G F, Petrova E, Sablin M, Ananyevskaya E, Logvin A, Shevnina I, Logvin V, Kalieva S, Loman V, Kukushkin I, Merz I, Merz V, Sakenov S, Varfolomeyev V, Usmanova E, Zaibert V, Arbuckle B, Belinskiy A B, Kalmykov A, Reinhold S, Hansen S, Yudin A I, Vybornov A A, Epimakhov A, Berezina N S, Roslyakova N, Kosintsev P A, Kuznetsov P F, Anthony D, Kroonen G J, Kristiansen K, Wincker P, Outram A, Orlando L. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes[J]. *Nature*, 2021, 598(7882): 634-640

[18] 李畅, 蔡大伟. 家马起源与驯化的古 DNA 研究进展[J]. 边疆考古研究, 2023(2): 318-333
Li C, Cai D W. Research progress on ancient DNA of domestic horses[J]. *Research of China's Frontier Archaeology*, 2023(2): 318-333 (in Chinese)

[19] 袁靖. 中国古代家养动物的动物考古学研究[J]. 第四纪研究, 2010, 30(2): 298-306
Yuan J. Zooarchaeological study on the domestic animals in ancient China [J]. *Quaternary Sciences*, 2010, 30(2): 298-306 (in Chinese)

[20] 王志俊, 宋澎. 中国北方家马起源问题的探讨[J]. 考古与文物, 2001(2): 26-30
Wang Z J, Song P. Exploring the origination of domesicated horses in northern China[J]. *Archaeology and Cultural Relics*, 2001(2): 26-30 (in Chinese)

[21] 杨云周. 利用 mtDNA 和 Y 染色体的遗传变异对中国家马驯化的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2015
Yang Y Z. Study on the domestication of Chinese domestic horses based on genetic variations of mtDNA and Y-chromosome [D]. Beijing: China Agricultural University, 2015 (in Chinese)

[22] 傅罗文, 袁靖, 李水城. 论中国甘青地区新石器时代家养动物的来源及特征[J]. 考古, 2009(5): 80-86,113
Fu L W, Yuan J, Li S C. On the source and features of the neolithic domestic animals in the Gansu and Qinghai Region, China[J]. *Archaeology*, 2009(5): 80-86, 113 (in Chinese)

[23] 蔡大伟. 古DNA与中国家马起源研究[M]. 北京: 科学出版社, 2021
Cai D W. *Ancient DNA and the Origins of Chinese Domestic Horses*[M]. Beijing: Science Press, 2021 (in Chinese)

[24] 韩国才. 马的起源驯化、种质资源与产业模式[J]. 生物学通报, 2014, 49(2): 1-3, 63
Han G C. Origin and domestication, germplasm resources and industrial model of horses[J]. *Bulletin of Biology*, 2014, 49(2): 1-3, 63 (in Chinese)

[25] 芒来. 马在中国[M]. 香港 :香港文化出版社,2009: 43-96
Mang L. *Horses in China*[M]. Hong Kong: Hong Kong Culture Press, 2009: 43-96 (in Chinese)

[26] 邹介正, 牛家藩, 王铭农. 中国古代畜牧兽医史[M]. 北京:中国农业科技出版社,1994:41-98
Zou J Z, Niu J F, Wang M N. *History of Ancient Chinese Animal Husbandry and Veterinary Medicine*[M]. Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology Press, 1994: 41-98 (in Chinese)

[27] 常洪. 动物遗传资源学[M]. 北京: 科学出版社, 2009: 130-145
Chang H. *Animal Genetic Resources*[M]. Beijing: Science Press, 2009: 130-145 (in Chinese)

[28] Erdemsurakh O, Ochirbat K, Gombosuren U, Tserendorj B, Purevdorj B, Vanaabaatar B, Aoshima K, Kobayashi A, Kimura T. Seroprevalence of equine glanders in horses in the central and eastern parts of Mongolia[J]. *Journal of Veterinary Medical Science*, 2020, 82(9): 1247-1252

[29] Librado P, Der Sarkissian C, Ermini L, Schubert M, Jónsson H, Albrechtsen A, Fumagalli M, Yang M A, Gamba C, Seguin-Orlando A, Mortensen C

D, Petersen B, Hoover C A, Lorente-Galdos B, Nedoluzhko A, Boulygina E, Tsygankova S, Neuditschko M, Jagannathan V, Thèves C, Alfarhan A H, Alquraishi S A, Al-Rasheid K A, Sicheritz-Ponten T, Popov R, Grigoriev S, Alekseev A N, Rubin E M, McCue M, Rieder S, Leeb T, Tikhonov A, Crubézy E, Slatkin M, Marques-Bonet T, Nielsen R, Willerslev E, Kantanen J, Prokhortchouk E, Orlando L. Tracking the origins of Yakutian horses and the genetic basis for their fast adaptation to subarctic environments [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(50): E6889-E6897

[30] Srikanth K, Kim N Y, Park W, Kim J M, Kim K D, Lee K T, Son J H, Chai H H, Choi J W, Jang G W, Kim H, Ryu Y C, Nam J W, Park J E, Kim J M, Lim D. Comprehensive genome and transcriptome analyses reveal genetic relationship, selection signature, and transcriptome landscape of small-sized Korean native Jeju horse[J]. *Scientific Report*, 2019, 9: 16672

[31] Tozaki T, Kikuchi M, Kakoi H, Hirota K, Nagata S, Yamashita D, Ohnuma T, Takasu M, Kobayashi I, Hobo S, Manglai D, Petersen J L. Genetic diversity and relationships among native Japanese horse breeds, the Japanese Thoroughbred and horses outside of Japan using genome-wide SNP data[J]. *Animal Genetics*, 201950(5): 449-459

[32] Cai D W, Zhu S Q, Gong M, Zhang N F, Wen J, Liang Q Y, Sun W L, Shao X Y, Guo Y Q, Cai Y D, Zheng Z Q, Zhang W, Hu S M, Wang X Y, Tian H, Li Y Q, Liu W, Yang M M, Yang J, Wu D, Orlando L, Jiang Y. Radiocarbon and genomic evidence for the survival of *Equus* Sussemionus until the late Holocene[J]. *elife*, 2022, 11;11: e73346

[33] Marklund S, Chaudhary R, Marklund L, Sandberg K, Andersson L. Extensive mtDNA diversity in horses revealed by PCR - SSCP analysis[J]. *Animal Genetics*, 1995, 26(3): 193-196

[34] Kavar T, Habe F, Brem G, Dovč P. Mitochondrial D-loop sequence variation among the 16 maternal lines of the Lipizzan horse breed[J]. *Animal Genetics*, 1999, 30(6): 423-430

[35] Bowling A T, Del Valle A, Bowling M. A pedigree-based study of mitochondrial d-loop DNA sequence variation among Arabian horses[J]. *Animal Genetics*, 2000, 31(1): 1-7

[36] Vilà C, Leonard J A, Götherström A, Marklund S, Sandberg K, Lidén K, Wayne R K, Ellegren H. Widespread origins of domestic horse lineages[J]. *Science*, 2001, 291(5503): 474-477

[37] Jansen T, Forster P, Levine M A, Oelke H, Hurles M, Renfrew C, Weber J, Olek K. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(16): 10905-10910

[38] Yang Y H, Kim K I, Cothran E G, Flannery A R. Genetic diversity of Cheju horses (Equus caballus) determined by using mitochondrial DNA D-loop polymorphism[J]. *Biochemical Genetics*, 2002, 40(5): 175-186

[39] Kavar T, Brem G, Habe F, Sölkner J, Dovč P. History of Lipizzan horse maternal lines as revealed by mtDNA analysis [J]. *Genetics Selection Evolution*, 2002, 34(5): 635

[40] Cozzi M C, Strillacci M G, Valiati P, Bighignoli B, Cancedda M, Zanotti M. Mitochondrial D-loop sequence variation among Italian horse breeds[J]. *Genetics Selection Evolution*, 2004, 36(6): 663

[41] Lopes M S, Mendonça D, Cymbron T, Valera M, Da Costa-Ferreira J, Da Câmara Machado A. The Lusitano horse maternal lineage based on mitochondrial D-loop sequence variation[J]. *Animal Genetics*, 2005, 36(3): 196-202

[42] Luís C, Bastos-Silveira C, Cothran E G, do Mar Oom M. Iberian origins of new world horse breeds[J]. *Journal of Heredity*, 2006, 97(2):107-113

[43] McGahern A, Bower M A M, Edwards C J, Brophy P O, Sulimova G, Zakharov I, Vizuete-Forster M, Levine M, Li S, MacHugh D E, Hill E W. Evidence for biogeographic patterning of mitochondrial DNA sequences in Eastern horse populations[J]. *Animal Genetics*, 2006, 37(5): 494-497

[44] Kakoi H, Tozaki T, Gawahara H. Molecular analysis using mitochondrial DNA and microsatellites to infer the formation process of Japanese native horse populations[J]. *Biochemical Genetics*, 2007, 45(3): 375-395

[45] 蔡大伟, 韩璐, 李胜男, 周慧, 朱泓. 西藏马线粒体 DNA D-loop 区的遗传多样性[J]. 吉林大学学报:理学版, 2007, 45(5): 873-878
Cai D W, Han L, Li S N, Zhou H, Zhu H. Genetic diversity of mitochondrial DNA D-loop sequences in Tibetan horses[J]. *Journal of Jilin University : Science Edition*, 2007, 45(5): 873-878 (in Chinese)

[46] 苏锐, 谢文美, 张云生, 王小斌, 张春梅, 王美菊, 陈宏, 雷初朝. 关中马 mtDNA D-loop 区遗传多态性分析[J]. 西北农业学报, 2008, 17(6): 17-20
Su R, Xie W M, Zhang Y S, Wang X B, Zhang C M, Wang M J, Chen H, Lei C Z. Analyses on mtDNA D-loop genetic diversity in Guanzhong horse [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2008, 17(6): 17-20 (in Chinese)

[47] Lei C Z, Su R, Bower M A, Edwards C J, Wang X B, Weining S, Liu L, Xie W M, Li F, Liu R Y, Zhang Y S, Zhang C M, Chen H. Multiple maternal origins of native modern and ancient horse populations in China[J]. *Animal Genetics*, 2009 , 40(6): 933-944

[48] Cieslak M, Pruvost M, Benecke N, Hofreiter M, Morales A, Reissmann M, Ludwig A. Origin and history of mitochondrial DNA lineages in domestic horses[J]. *PLoS One*, 2010, 5(12): e15311

[49] 王小斌, 秦芳, 张云生, 张春梅, 陈宏, 雷初朝. 蒙古马 mtDNA D-loop 区遗传多样性与多重母系起源[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版, 2010, 38(3): 47-51
Wang X B, Qin F, Zhang Y S, Zhang C M, Chen H, Lei C Z. Mitochondrial DNA D-loop genetic diversity and multiple maternal origins in Mongolian horses[J]. *Journal of Northwest a&f University :Natural Science Edition*, 2010, 38(3): 47-51 (in Chinese)

[50] Eisenmann V. Sussemionus, a new subgenus of Equus (Perissodactyla, Mammalia)[J]. *Comptes Rendus Biologies*, 2010, 333(3): 235-240

[51] Jiang Q Y, Wei Y M, Huang Y N, Jiang H S, Guo Y F, Lan G Q, Liao D J. The complete mitochondrial genome and phylogenetic analysis of the Debao pony (*Equus caballus*)[J]. *Molecular Biology Reports*, 2011, 38(1): 593-599

[52] Lippold S, Matzke N J, Reissmann M, Hofreiter M. Whole mitochondrial genome sequencing of domestic horses reveals incorporation of extensive wild horse diversity during domestication[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2011, 11(1): 328

[53] Achilli A, Olivieri A, Soares P, Lancioni H, Kashani B H, Perego U A, Nergadze S G, Carossa V, Santagostino M, Capomaccio S, Felicetti M, Al-Achkar W, Verini-Supplizi A, Houshmand M, Woodward S R, Semino O, Silvestrelli M, Giulotto E, Pereira L, Bandelt H J, Torroni A. Mitochondrial genomes from modern horses reveal the major haplogroups that underwent domestication[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(7): 2449-2454

[54] Moridi M, Masoudi A A, Vaez Torshizi R, Hill E W. Mitochondrial DNA D-loop sequence variation in maternal lineages of Iranian native horses[J]. *Animal Genetics*, 2013, 44(2): 209-213

[55] 齐·阿拉达尔, 吾买尔江·艾孜木, Б. Бегимкулов, L. Cheng, 乌尼尔夫, 格明古丽·木哈台. 哈萨克斯坦和中国哈萨克马的母系遗传研究[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2014(14): 31-34
Qi A L D E, Wumaierjiang A Z M, Б. Б, L. C, Wu N E F, Gemingguli M H T. Study on matrilineal inheritance of Kazakh horses in Kazakhstan and

China [J]. *Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, 2014(14): 31-34 (in Chinese)

[56] Bigi D, Perrotta G, Zambonelli P. Genetic analysis of seven Italian horse breeds based on mitochondrial DNA D-loop variation[J]. *Animal Genetics*, 2014, 45(4): 593-595

[57] Hudson W. Whole-loop mitochondrial DNA D-loop sequence variability in Egyptian Arabian equine matrilines[J]. *PLoS One*, 2017, 12(8): e0184309

[58] Druzhkova A S, Makunin A I, Vorobieva N V, Vasiliev S K, Ovodov N D, Shunkov M V, Trifonov V A, Graphodatsky A S. Complete mitochondrial genome of an extinct Equus (Sussemionus) ovodovi specimen from Denisova cave (Altai, Russia)[J]. *Mitochondrial DNA Part B*, 2017, 2(1): 79-81

[59] 蔡大伟, 朱司祺, 胡松梅, 田亚岐, 孙洋, 陈曦, 周慧. 陕西凤翔秦公一号大墓车马坑马骨遗骸古DNA研究[J]. 考古与文物, 2018(3): 106-112
Cai D W, Zhu S Q, Hu S M, Tian Y Q, Sun Y, Chen X, Zhou H. Mitochondrial DNA analysis of horse remains from the chariot burial pits of No. 1 Qingong mausoleum in Fengxiang, Shaanxi Province[J]. *Archaeology and Cultural Relics*, 2018(3): 106-112 (in Chinese)

[60] Yuan J X, Hou X D, Barlow A, Preick M, Taron U H, Alberti F, Basler N, Deng T, Lai X L, Hofreiter M, Sheng G L. Molecular identification of late and terminal Pleistocene Equus ovodovi from northeastern China[J]. *PLoS One*, 2019, 14(5): e0216883

[61] 赵欣, 吕鹏, 东晓玲, 刘铭, 袁靖, 张雅军, 杜玮, 马骞, 于孟洲, 杜战伟, 杨东亚. 青海省民和县喇家遗址出土汉代马骨的DNA初步研究[J]. 南方文物, 2019(4): 187-195
Zhao X, Lv P, Dong X L, Liu M, Yuan J, Zhang Y, Du W, Ma Q, Yu M Z, Du Z W, Yang D Y. Ancient DNA analysis of archaeological horse remains of the Han dynasty from lajia site, Minhe County, Qinghai Province, China[J]. *Cultural Relics in Southern China*, 2019(4): 187-195 (in Chinese)

[62] 蔡大伟, 李畅, 朱司祺, 张乃凡, 邵鑫月, 郭雅琦. 宁夏隆德县沙塘北塬遗址出土马骨的DNA分析[J]. 边疆考古研究, 2019(2): 303-310
Cai D W, Li C, Zhu S Q, Zhang N F, Shao X Y, Guo Y Q. DNA analysis of horse remains excavated form from Shatangbeiyuan archaeological site in Longde County, Ningxia[J]. *Research of China's Frontier Archaeology*, 2019(2): 303-310 (in Chinese)

[63] 朱司祺, 蔡大伟, 张乃凡, 邵鑫月, 郭雅琦. 新疆塔城松树沟遗址出土古代马的线粒体基因组分析[J]. 边疆考古研究, 2019(2): 311-320
Zhu S Q, Cai D W, Zhang N F, Shao X Y, Guo Y Q. Ancient DNA analysis of of horses remains recovered from songshugou site in Tacheng, Xinjiang [J]. *Research of China's Frontier Archaeology*, 2019(2): 311-320 (in Chinese)

[64] 周凡莉, 黄卫平, 金素钰, 杨世忠, 黄林, 饶开晴, 郑玉才. 建昌马mtDNA D-loop区遗传多样性及系统进化分析[J]. 中国畜牧兽医, 2020, 47(1): 63-73
Zhou F L, Huang W P, Jin S Y, Yang S Z, Huang L, Rao K Q, Zheng Y C. Genetic diversity and evolutionary analysis of mtDNA D-loop region in Jianchang horse[J]. *China Animal Husbandry & Veterinary Medicine*, 2020, 47(1): 63-73 (in Chinese)

[65] 文少卿, 俞雪儿, 孙畅, 陈爱东, 杨苗苗, 袁靖. 凤翔雍山血池遗址北斗坊7号坑马骨的古DNA研究[J]. 考古与文物, 2020(6): 115-121
Wen S Q, Yu X E, Sun C, Chen A D, Yang M M, Yuan J. Ancient DNA analysis of horse bones from the horse sacrificial pit No. 7 in the Beidoufang location at the Xuechi site in Fengxiang[J]. *Archaeology and Cultural Relics*, 2020(6): 115-121 (in Chinese)

[66] 东晓玲, 赵欣, 吕鹏, 赵丛苍, 余翀, 陈靓, 刘铭, 张雅军. 甘肃省礼县西山遗址出土马骨的DNA初步研究[J]. 南方文物, 2020(4): 182-186
Dong X L, Zhao X, Lv P, Zhao C C, Yu C, Chen L, Liu M, Zhang Y J. Preliminary study on ancient DNA analysis of horse bone remains unearthed from Xishan site, Lixian County, Gansu Province[J]. *Cultural Relics in Southern China*, 2020(4): 182-186 (in Chinese)

[67] 李鹭. 包头燕家梁遗址出土古代马属动物的线粒体全基因组分析[D]. 长春: 吉林大学, 2022
Li L. Mitochondrial genome analysis of ancient Equus unearthed from yanjialiang site in Baotou [D]. Changchun: Jilin University, 2022 (in Chinese)

[68] 张新雨. 陕西靖边庙梁遗址出土古代马属动物的分子考古学研究[D]. 长春: 吉林大学, 2022
Zhang X Y. Molecular archaeological study on ancient Equus unearthed from Miaoliang site in Jingbian, Shaanxi Province [D]. Changchun: Jilin University, 2022 (in Chinese)

[69] 宝音德力格尔. 纯种蒙古马精准鉴定方法的初探[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2024
Bao Y. Preliminary study on accurate identification method of purebred Mongolian horses[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2024 (in Chinese)

[70] 李畅, 蔡大伟, 曹龙, 胡松梅, 朱晨露, 杨曈. 霸陵外藏坑出土马骨的线粒体基因组研究[J]. 考古与文物, 2025(9): 118-124
Li C, Cai D W, Cao L, Hu S M, Zhu C L, Yang T. Mitochondrial genome analysis of horse bones unearthed from the outer storage pits of the baling mausoleum, Shaanxi[J]. *Archaeology and Cultural Relics*, 2025(9): 118-124 (in Chinese)

[71] Wallner B, Brem G, Müller M, Achmann R. Fixed nucleotide differences on the Y chromosome indicate clear divergence between Equus przewalskii and Equus caballus[J]. *Animal Genetics*, 2003, 34(6): 453-456

[72] Wallner B. Isolation of Y chromosome-specific microsatellites in the horse and cross-species amplification in the genus Equus[J]. *Journal of Heredity*, 2004, 95(2): 158-164

[73] Ling Y H, Ma Y H, Guan W J, Cheng Y J, Wang Y P, Han J L, Jin D P, Mang L, Mahmut H. Identification of Y chromosome genetic variations in Chinese indigenous horse breeds[J]. *Journal of Heredity*, 2010, 101(5): 639-643

[74] 毛春春. 马KIT基因与Y染色体遗传多样性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012
Mao C C. Study on genetic diversity of KIT gene and y chromosome in horse [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2012 (in Chinese)

[75] Wallner B, Vogl C, Shukla P, Burgstaller J P, Druml T, Brem G. Identification of genetic variation on the horse y chromosome and the tracing of male founder lineages in modern breeds[J]. *PLoS One*, 2013, 8(4): e60015

[76] Han H Y, Zhang Q, Gao K X, Yue X P, Zhang T, Dang R H, Lan X Y, Chen H, Lei C Z. Y-single nucleotide polymorphisms diversity in Chinese indigenous horse[J]. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 2015, 28(8): 1066-1074

[77] Wallner B, Palmieri N, Vogl C, Rigler D, Bozlak E, Druml T, Jagannathan V, Leeb T, Fries R, Tetens J, Thaller G, Metzger J, Distl O, Lindgren G, Rubin C J, Andersson L, Schaefer R, McCue M, Neuditschko M, Rieder S, Schlötterer C, Brem G. Y chromosome uncovers the recent oriental origin of modern stallions[J]. *Current Biology*, 2017, 27(13): 2029-2035. e5

[78] 文少卿, 于建军, 魏偏偏, 李悦, 熊建雪, 孙畅, 杜盼新, 丁一, 蒙海亮. 新疆阿勒泰地区依希根墓地出土马骨的分子考古研究[J]. 西域研究, 2022(1): 55-65, 170-171
Wen S Q, Yu J J, Wei P P, Li Y, Xiong J X, Sun C, Du P X, Ding Y, Meng H L. Molecular archeological study of the horse remains from the yixigen cemetery in Altay Region, Xinjiang[J]. *The Western Regions Studies*, 2022(1): 55-65, 170-171 (in Chinese)

[79] 陶克涛. 亚洲家马遗传多样性的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021
Tao K T. Study on genetic diversity of Asian domestic horse examples from Chinese and Mongolian populations [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2021 (in Chinese)

[80] 铁木齐尔·阿尔腾齐米克. 蒙古马Y染色体遗传多样性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2022
Tiemuqier Aertengqimike. Study on Y chromosome diversity in Mongolian horse [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2022 (in Chinese)

[81] Mongke T, Budsuren U, Tiemuqier A, Bozlak E, Wallner B, Dulamsuren S, Daidiikhuu D, Amgalan S, An T, Mongkejargal B, Li W, Borjgin S, Dugarjaviin M, Han H G. Genomic conservation of Mongolian horses promoted by preservation of the intangible cultural heritage of Naadam in Mongolia[J]. *Conservation Letters*, 2024, 17(3): e13019

[82] Frantz L A F, Bradley D G, Larson G, Orlando L. Animal domestication in the era of ancient genomics[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2020, 21(8): 449-460

[83] Haak W, Lazaridis I, Patterson N, Rohland N, Mallick S, Llamas B, Brandt G, Nordenfelt S, Harney E, Stewardson K, Fu Q M, Mittnik A, Bánffy E, Economou C, Francken M, Friederich S, Pena R G, Hallgren F, Khartanovich V, Khokhlov A, Kunst M, Kuznetsov P, Meller H, Mochalov O, Moiseyev V, Nicklisch N, Pichler S L, Risch R, Rojo Guerra M A, Roth C, Szécsényi-Nagy A, Wahl J, Meyer M, Krause J, Brown D, Anthony D, Cooper A, Alt K W, Reich D. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe [J]. *Nature*, 2015, 522(7555): 207-211

[84] 王恬怡, 赵东月, 张明, 乔诗雨, 杨帆, 万杨, 杨若薇, 曹鹏, 刘峰, 付巧妹. 古DNA捕获新技术与中国南方早期人群遗传研究新格局[J]. 人类学学报, 2020, 39(4): 680-694
Wang T Y, Zhao D Y, Zhang M, Qiao S Y, Yang F, Wan Y, Yang R W, Cao P, Liu F, Fu Q M. Ancient DNA capture techniques and genetic study progress of early Southern China populations[J]. *Acta Anthropologica Sinica*, 2020, 39(4): 680-694 (in Chinese)

[85] 刘雅琳. 古DNA研究概览[J]. 科学, 2021, 73(1): 1-4
Liu Y L. Overview of ancient DNA research[J]. *Science*, 2021, 73(1): 1-4 (in Chinese)

[86] Rohland N, Siedel H, Hofreiter M. A rapid column-based ancient DNA extraction method for increased sample throughput[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2010, 10(4): 677-683

[87] 盛桂莲, 赖旭龙, 袁俊霞, 侯新东, 宋凌峰. 古DNA研究35年回顾与展望[J]. 中国科学:地球科学, 2016, 46(12): 1564-1578
Seng G L, Lai X L, Yuan J X, Hou X D, Song L F. Ancient DNA: Achievments in the first 35 years and its prospective[J]. *Scientia Sinica (Terrae)*, 2016, 46(12): 1564-1578 (in Chinese)

[88] Orlando L, Ginolhac A, Zhang G J, Froese D, Albrechtsen A, Stiller M, Schubert M, Cappellini E, Petersen B, Moltke I, Johnson P L F, Fumagalli M, Vilstrup J T, Raghavan M, Korneliussen T, Malaspinas A S, Vogt J, Szklarczyk D, Kelstrup C D, Vinther J, Dolocan A, Stenderup J, Velazquez A M V, Cahill J, Rasmussen M, Wang X L, Min J M, Zazula G D, Seguin-Orlando A, Mortensen C, Magnussen K, Thompson J F, Weinstock J, Gregersen K, Røed K H, Eisenmann V, Rubin C J, Miller D C, Antczak D F, Bertelsen M F, Brunak S, Al-Rasheid K A S, Ryder O, Andersson L, Mundy J, Krogh A, Gilbert M T P, Kjær K, Sicheritz-Ponten T, Jensen L J, Olsen J V, Hofreiter M, Nielsen R, Shapiro B, Wang J, Willerslev E. Recalibrating equus evolution using the genome sequence of an early middle pleistocene horse[J]. *Nature*, 2013, 499(7456): 74-78

[89] Schubert M, Jónsson H, Chang D, Der Sarkissian C, Ermini L, Ginolhac A, Albrechtsen A, Dupanloup I, Foucal A, Petersen B, Fumagalli M, Raghavan M, Seguin-Orlando A, Korneliussen T S, Velazquez A M V, Stenderup J, Hoover C A, Rubin C J, Alfarhan A H, Alquraishi S A, Al-Rasheid K A S, MacHugh D E, Kalbfleisch T, MacLeod J N, Rubin E M, Sicheritz-Ponten T, Andersson L, Hofreiter M, Marques-Bonet T, Gilbert M T P, Nielsen R, Excoffier L, Willerslev E, Shapiro B, Orlando L. Prehistoric genomes reveal the genetic foundation and cost of horse domestication[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(52): E5661-E5669

[90] Fages A, Hanghøj K, Khan N, Gaunitz C, Seguin-Orlando A, Leonardi M, McCrory Constantz C, Gamba C, Al-Rasheid K A S, Albizuri S, Alfarhan A H, Allentoft M, Alquraishi S, Anthony D, Baimukhanov N, Barrett J H, Bayarsaikhan J, Benecke N, Bernáldez-Sánchez E, Berrocal-Rangel L, Biglari F, Boessenkool S, Boldgiv B, Brem G, Brown D, Burger J, Crubézy E, Daugnora L, Davoudi H, de Barros Damgaard P, de Los Ángeles de Chorro Y de Villa-Ceballos M, Deschler-Erb S, Detry C, Dill N, do Mar Oom M, Dohr A, Ellingvåg S, Erdenebaatar D, Fathi H, Felkel S, Fernández-Rodríguez C, García-Viñas E, Germonpré M, Granado J D, Hallsson J H, Hemmer H, Hofreiter M, Kasparov A, Khasanov M, Khazaeli R, Kosintsev P, Kristiansen K, Kubatbek T, Kuderna L, Kuznetsov P, Laleh H, Leonard J A, Lhuillier J, Liesau von Lettow-Vorbeck C, Logvin A, Lõugas L, Ludwig A, Luis C, Arruda A M, Marques-Bonet T, Matoso Silva R, Merz V, Mijiddorj E, Miller B K, Monchalov O, Mohaseb F A, Morales A, Nieto-Espinet A, Nistelberger H, Onar V, Pálsdóttir A H, Pitulko V, Pitskhelauri K, Pruvost M, Rajic Sikanjic P, Rapan Papeša A, Roslyakova N, Sardari A, Sauer E, Schafberg R, Scheu A, Schibler J, Schlumbaum A, Serrand N, Serres-Armero A, Shapiro B, Sheikhi Seno S, Shevnina I, Shidrang S, Southon J, Star B, Sykes N, Taheri K, Taylor W, Teegen W R, Trbojević Vukičević T, Trixl S, Tumen D, Undrakhbold S, Usmanova E, Vahdati A, Valenzuela-Lamas S, Viegas C, Wallner B, Weinstock J, Zaibert V, Clavel B, Lepetz S, Mashkour M, Helgason A, Stefánsson K, Barrey E, Willerslev E, Outram A K, Librado P, Orlando L. Tracking five millennia of horse management with extensive ancient genome time series[J]. *Cell*, 2019, 177(6): 1419-1435. e31

[91] Guimaraes S, Arbuckle B S, Peters J, Adcock S E, Buitenhuis H, Chazin H, Manaseryan N, Uerpmann H P, Grange T, Geigl E M. Ancient DNA shows domestic horses were introduced in the southern Caucasus and Anatolia during the Bronze Age[J]. *Science Advances*, 2020, 6(38): eabb0030

[92] Xiang H, Gao J q, Yu B q, Zhou H, Cai D W, Zhang Y W, Chen X Y, Wang X, Hofreiter M, Zhao X B. Early Holocene chicken domestication in northern China[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(49): 17564-17569

[93] Koptekin D, Yapar E, Vural KB, Sağlıcan E, Altınışık NE, Malaspinas AS, Alkan C, Somel M. Pre-processing of paleogenomes: Mitigating reference bias and postmortem damage in ancient genome data. *Genome Biology*. 2025 Jan 9;26(1):6

[94] Orlando L. The evolutionary and historical foundation of the modern horse: Lessons from ancient genomics. *Annual Review of Genetics*. 2020, 54:563-581

[95] Librado P, Gamba C, Gaunitz C, Der Sarkissian C, Pruvost M, Albrechtsen A, Fages A, Khan N, Schubert M, Jagannathan V, Serres-Armero A, Kuderna L F K, Povolotskaya I S, Seguin-Orlando A, Lepetz S, Neuditschko M, Thèves C, Alquraishi S, Alfarhan A H, Al-Rasheid K, Rieder S, Samashev Z, Francfort H P, Benecke N, Hofreiter M, Ludwig A,

Keyser C, Marques-Bonet T, Ludes B, Crubézy E, Leeb T, Willerslev E, Orlando L. Ancient genomic changes associated with domestication of the horse[J]. *Science*, 2017, 356(6336): 442-445

[96] Martien A M G. A decade of pig genome sequencing: A window on pig domestication and evolution. *Genetics Selection Evolution*, 2016, 29:48:23

责任编辑：秦梅



第一作者简介：安塔娜，博士研究生，主要研究方向是马属动物毛色遗传。发表学术论文15篇，其中，第一作者8篇，包括SCI文章4篇（3篇JCR-Q1区*Animals*期刊（IF=3.2），1篇JCR-Q2区*Genes*期刊（IF=3.1）），CSCD期刊4篇（2篇《畜牧兽医学报》，1篇《动物学杂志》，1篇《中国农业大学学报》），参与科研项目3项，参编2本书籍，曾参与第二十二次全国动物遗传育种学术讨论会。人生格言：山有顶峰可见，湖有彼岸可至。



通讯作者简介：芒来，农学博士（东北农业大学）和兽医学博士（日本国东京大学）双博士，博士后，博士生导师，二级教授，内蒙古农业大学原副校长，享受国务院政府特殊津贴，全国师德标兵，第四届和第五届全国新侨创新成果中国侨界创新人才贡献奖和成果贡献奖各1项，全国首批新世纪百千万人才工程国家级人选，内蒙古高等学校教学名师，内蒙古新世纪321人才工程第一层次人选，第七届内蒙古十大杰出青年，内蒙古优秀留学回国人员，首届内蒙古十位师德标兵之一，国务院学位委员会第八届学科评议组成员，全国高等学校动物生产类专业教学指导委员会副主任，全国第三次畜禽资源普查马驴驼专业组组长，国家第二届和第三届畜禽遗传资源委员会委员兼马驴驼专业委员会主任、第四届顾问委员会委员，第三届中国畜牧兽医学会马学分会理事长、第一届和第二届内蒙古马学会理事长等兼职。2000年创建了“内蒙古农业大学马属动物研究中心”（IMAUERC），在26年中先后建立了12个省部级科研平台，已撰写出版了60多部马学专著教材，主持国家级和省部级各类项目课题60多项；在国内外学术刊物上第一作者或通讯作者发表了620多篇论文，培养硕士、博士、博士后共150人（179人次），获得内蒙古杰出人才奖，内蒙古自然科学一等奖、教学成果一等奖、民族教育优秀科研成果一等奖各1项。内蒙古农业大学“马队”现已形成了基于马科学、马产业、马文化“三驾马车”的理念，以传统长距离蒙古马耐力赛马、马产品（马奶马肉马生物制品）、马文旅体“三位一体”的全产业链马产业已形成，涵盖马学专科、本科、硕士、博士和博士后“五位一体”的全过程马业人才培养体系。提出“选才”“引才”“育才”和“扩才”的“四优育”马学人才培养模式，全面提升马业高级人才培养质量和数量，获得了吴常信院士的动物遗传育种科技成果奖、生产与推广奖、教学成果奖“三大奖”。总之，内蒙古农业大学马属动物研究中心在全国同行专家中被誉为中国马业领域的“黄埔军校”。新时代马业科学的发展，既需要扎实的理论功底，更需深植深厚的马文化底蕴；唯有将坚韧不拔的“蒙古马精神”融入育人全过程，方能培育出“懂技术、通文化、能科研、善实战”的高层次专门人才。