

MUNIBE (Antropología-Arqueología)	nº 61	153-170	SAN SEBASTIÁN	2010	ISSN 1132-2217
-----------------------------------	-------	---------	---------------	------	----------------

Recibido: 2010-09-30
Aceptado: 2010-10-30

Revisión sobre la genética del origen del ganado vacuno y las aportaciones del ADN antiguo

Genetic origin of cattle and ancient DNA contributions: a review

PALABRAS CLAVES: Domesticación, ADN mitocondrial, ADN antiguo, ganado taurino, ganado cebú, cromosoma Y.

KEY WORDS: Domestication, mitochondrial DNA, ancient DNA, taurine cattle, zebu cattle, Y chromosome.

GAKO-HITZAK: Etxekotzea. Mitokondrio-DNA. Antzinako DNA. Zezen-azienda. Zebu-azienda. Y kromosoma.

Jaime LIRA^(1,2)

RESUMEN

Actualmente el ganado vacuno es la especie doméstica económicamente más importante de todas las que explota el hombre. Por este motivo este trabajo hace un repaso de los estudios que se han llevado a cabo sobre la aparición del ganado doméstico, teniendo en cuenta las evidencias arqueológicas y genéticas. Durante las dos últimas décadas el análisis del ADN mitocondrial se ha mostrado como una herramienta muy útil para profundizar en los focos de origen, migración y posibles eventos independientes de domesticación, tanto del ganado taurino como del ganado cebú. Se ofrece una revisión de los estudios que se han centrado en el desarrollo de los linajes maternos del ganado doméstico, analizando ADN mitocondrial de individuos modernos y de restos antiguos de diferentes cronologías. Además, expomos los resultados complementarios obtenidos a partir del análisis del cromosoma Y extraído de muestras antiguas.

ABSTRACT

Currently, cattle are the most economically important livestock species exploited by man. This paper provides a review of the studies conducted on the origins of domestic cattle, based on archaeological and genetic evidences. During the past two decades mitochondrial DNA analyses have proved to be a very useful tool to deal with questions as sources of origin, migration and possible independent domestication events of taurine and zebu cattle. We also offer a review of the studies that have focused on the evolution of the maternal lineages of domestic livestock, through mitochondrial DNA analysis from modern individuals and ancient remains of different chronologies. Moreover, these results are complemented with those obtained using paternal lineages, based on the studies that have analyzed ancient DNA from Y chromosomes.

LABURPENA

Behi-azienda da gaur egun gizakiak ekonomikoki ustiatzen duen espezie garrantzizkoena. Hori dela eta, lan honetan etxe-aziendaren hasierari buruz gauzatu diren ikerketak berrikusten dira, frogatzen arkeologikoak eta genetikoak gogoan hartuta.

Azken bi hamarkadetan mitokondrio-DNAren azterketa oso lanabes erabilgarria izan da bai zezen-aziendaren bai zebu-aziendaren jatorrizko guneak, migrazioak eta etxekotze aparteko gertaerak sakonago ezagutzeko. Etxe-aziendaren amaren aldeko leinuen garapenari buruzko ikerketak berrikusiko ditugu, gaur eguneko banakoen mitokondrio-DNA eta zenbait kronologiatako antzinako hondakinak aztertuz. Horrez gain, antzinako laginetatik ateratak kromosomaren azterketaren ondorioz lortutako emaitza osagarriak azalduko ditugu.

1.- INTRODUCCIÓN

Las investigaciones sobre el origen de los primeros animales domésticos han experimentado un desarrollo considerable durante la última década. Asociados a los estudios derivados de la arqueología y la arqueozoología, los análisis genéticos efectuados sobre individuos de pobla-

ciones actuales han ofrecido unos resultados que han permitido profundizar tanto en la estructura de la diversidad genética de estas poblaciones como en el conocimiento de los lugares donde empezaron a domesticarse.

En este trabajo presentamos una revisión de las investigaciones más relevantes que se han

⁽¹⁾Centro Mixto UCM-ISCIII de Investigación sobre Evolución y Comportamiento Humanos. Avenida Monforte de Lemos, 5, 28029 Madrid.

⁽²⁾Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid. Ciudad Universitaria s/n. 28040 Madrid.
jlira@isciii.es

llevado a cabo sobre el origen de la domesticación del ganado vacuno a partir de los análisis genéticos.

El ganado vacuno es la especie doméstica más numerosa y, a día de hoy, económicamente la más importante en todo el mundo (BRADLEY y MAGEE, 2006).

Se ha estimado la existencia de aproximadamente 1.355 millones de cabezas de ganado vacuno, repartidas entre unas 990 razas, que constituyen el 22% del total de razas de mamíferos documentadas (FAO, 2007). Se tiene constancia de que 209 razas de ganado vacuno se han extinguido (FAO, 2007), y otras muchas se encuentran en peligro de extinción debido al desarrollo de las prácticas de explotación actuales (LOFTUS *et alii*, 1994).

2.- EL GANADO TAURINO Y EL GANADO CEBÚ

En este trabajo centraremos nuestra atención en el origen del ganado vacuno doméstico más importante para las sociedades humanas, el ganado taurino o ganado sin giba (*Bos taurus* Linnaeus, 1758) y el ganado cebú o ganado con giba (*Bos indicus* Linnaeus, 1758). Algunos autores han propuesto que ambos taxones descenden de subespecies diferentes de uros (GRIGSON, 1978; GRIGSON, 1980; BÖKÖNYI, 1997), mientras que otros autores han considerado al ganado cebú como una variante del ganado taurino (PAYNE, 1991, ver más adelante). Por otro lado, el análisis de secuencias parciales de ADN mitocondrial de estos dos tipos de ganado ha reafirmado la idea de un origen a partir de dos subespecies de uros diferentes (LOFTUS *et alii*, 1994). Esta misma propuesta se ha mantenido recientemente tras el análisis llevado a cabo sobre genomas mitocondriales completos en individuos de tipo taurino y cebú, sugiriéndose además la siguiente nomenclatura para diferenciar ambos taxones: *Bos primigenius taurus* para el ganado taurino y *Bos primigenius indicus* para el ganado cebú (HIENDLEDER, LEWALSKI y JANKE, 2008).

El ganado cebú se diferencia del ganado taurino por características morfológicas y fisiológicas. Entre las diferencias morfológicas, destacan en el ganado cebú una giba prominente, una cara alargada y una cornamenta con proyección lateral o vertical, con orientación preferente hacia la parte

posterior del cuerpo (EPSTEIN y MASON, 1984; BÖKÖNYI, 1997), adquiriendo forma de lira. En función de la ubicación de la giba, el ganado cebú se clasifica en: 1) ganado con giba cérvico-torácica (situada en la parte posterior del cuello, sobre la 6^a/7^a vértebra cervical hasta la 4^a/5^a vértebra torácica), y 2) ganado con giba torácica (situada sobre los hombros, por encima de la 1^a a 9^a vértebras torácicas) (EPSTEIN y MASON, 1984).

Entre las diferencias fisiológicas destacan, en el ganado cebú, una tasa metabólica menor y unos requerimientos nutritivos menores, en respuesta a períodos de sequías y escasez de alimentos (BRADLEY y MAGEE, 2006). Además, el ganado cebú es más resistente a las altas temperaturas que el ganado taurino (EPSTEIN y MASON, 1984).

Aparte, el ganado cebú también es más resistente a los parásitos intestinales y a las garrapatas que el ganado taurino (EPSTEIN y MASON, 1984). A pesar de estas diferencias los dos taxones tienen el mismo número cromosómico (2n=60), y se pueden cruzar entre sí (EPSTEIN y MASON, 1984; BRADLEY y MAGEE, 2006), produciendo descendencia fértil (DARWIN, 1868; PAYNE, 1991).

El área de distribución actual de *Bos taurus* en Eurasia y África comprende las tierras templadas de Europa, norte y oeste de África y norte de Asia, mientras que *Bos indicus* habita en las tierras áridas y semiaridas del sur de Asia y África (HANOTTE *et alii*, 2002; BEJA-PEREIRA *et alii*, 2006; BRADLEY y MAGEE, 2006), así como en las zonas tropicales del subcontinente indio y en el sureste de Asia (NAIK, 1978).

3.- ANTEPASADOS DEL GANADO TAURINO Y CEBÚ

Todos los miembros del ganado doméstico taurino y cebú actuales proceden del uro (*Bos primigenius* Bojanus, 1827). Aunque la especie *Bos primigenius* se encuentra actualmente extinta, existen referencias literarias que informan sobre su morfología, así como sobre su distribución anterior a su extinción. Una de las primeras descripciones de *Bos primigenius* aparece en las notas que Julio César redactó sobre la Selva Herciniana en su obra *Comentarios a la guerra de las Galias* (LEY, 1963):

“La tercera raza es de los que llaman uros, los cuales vienen a ser algo menores que los elefantes; la catadura, el color, la figura de toros, siendo

grande su bravura y ligereza. Sea hombre o bestia, en avistando el bulto, se tiran a él. Mátanlos cogiéndolos en hoyos con trampas. Con tal afán se curten los jóvenes, siendo este género de caza su principal ejercicio; los que hubiesen muerto más de éstos, presentando por prueba los cuernos al público, reciben grandes aplausos. Pero no es posible domesticarlos ni amansarlos, aunque los cacen de chiquitos. La grandeza, figura y encaje de sus cuernos se diferencia mucho de los de nuestros bueyes. Recogidos con diligencia, los guarnecen de plata, y les sirven de copas en los más espléndidos banquetes." (Julio César, *La Guerra de las Galias*, Libro VI, XXVIII. Edición con las notas de Napoleón. Traducida directamente del latín por J. Goya Muniain y M. Balbuena, 1986).

En los siglos XVI y XVII esta especie contaba ya con un número muy bajo de individuos (PROTHERO y SCHOCH, 2002). Conrad Gessner señaló en el año 1555 que solamente quedaban unos 30 ejemplares de uro que vivían en Lituania (LEY, 1963). Por otro lado, a pesar del programa de protección llevado a cabo durante el siglo XVI en el bosque de Jaktorovka, en Masovia (Polonia), el número de ejemplares fue disminuyendo paulatinamente hasta que sobre los años 1601 ó 1602, la manada de esta reserva estaba constituida únicamente por cuatro ejemplares, tres machos y una hembra (PROTHERO y SCHOCH, 2002; LEY, 1963). La extinción de esta especie tuvo lugar en 1627, cuando la última hembra de *Bos primigenius* fue abatida en Polonia (LEY, 1963; CLUTTON-BROCK, 1999; PROTHERO y SCHOCH, 2002).

El uro fue una especie ubíquista que durante el Pleistoceno superior y comienzos del Holoceno presentó un área de distribución que ocupaba gran parte del hemisferio norte, desde el norte de África, extendiéndose por Asia y Europa y llegando hasta Gran Bretaña (EPSTEIN y MASON, 1984; CLUTTON-BROCK, 1999; BRADLEY y MAGEE, 2006).

A partir de las diferencias en la morfología del cuerpo y en la cornamenta, algunos arqueozoólogos han clasificado a losuros en tres subespecies: la subespecie euroasiática (*Bos primigenius primigenius*), la subespecie del sureste asiático (*Bos primigenius namadicus*) y la norteafricana (*Bos primigenius opisthonomus*) (CLUTTON-BROCK, 1999; BRADLEY y MAGEE, 2006).

4.- ORIGEN DEL GANADO TAURINO Y DEL GANADO CEBÚ. EVIDENCIAS ARQUEOZOOLÓGICAS

4.1. *Bos taurus*

Los estudios arqueozoológicos proponen que el ganado taurino (*Bos taurus*) comenzó a ser domesticado en los pantanos y los bosques de galería de la cuenca del curso medio del río Éufrates (PETERS *et alii*, 1999). A partir de estudios basados en dimorfismo sexual y proporciones entre sexos de restos de *Bos sp.* recuperados en los yacimientos sirios de Tell Mureybet III, Jerf el Ahmar, Dja'de el Mugbara y Tell Halula 1/9, así como del yacimiento turco de Göbekli Tepe, se ha propuesto que los primeros bóvidos domésticos habrían aparecido entre el X – IX milenio cal. aC. (Figura 1). La reducción del tamaño observada para las poblaciones de *Bos sp.* comprendidas entre los niveles Neolítico Precerámico A y Neolítico Precerámico B Medio de los yacimientos anteriormente mencionados, sugieren que la domesticación de este animal habría ocurrido con gran probabilidad a comienzos del Neolítico Precerámico B (HELMER *et alii*, 2005).

Por otro lado, también se ha sugerido un evento de domesticación independiente para el ganado africano, que se habría localizado en el este del desierto del Sáhara (WENDORF y SCHILD, 1994). Esta hipótesis se ha sustentado en el descubrimiento en la cuenca de Nabta Playa (Egipto) de restos de ganado presumiblemente doméstico y cronológicamente situados a comienzos del Neolítico (WENDORF y SCHILD, 1998) (Figura 1). Los restos encontrados en Nabta Playa son escasos y se han vinculado a la cultura de *El Adam* del Neolítico Inicial, que presenta una cronología comprendida entre 10.800-9.800 cal. BP. (8.850-7.850 cal. a.C.) (WENDORF y SCHILD, 1998). El estatus doméstico de los restos de ganado se dedujo fundamentalmente a partir de factores ecológicos, argumentándose que la presencia de ganado en un ambiente tan restringido era debido al control efectuado por grupos de pastores (WENDORF y SCHILD, 1998). No obstante, se ha sugerido que estas pruebas no son suficientemente convincentes como para asegurar que los restos estudiados correspondan a animales domésticos (WENDORF y SCHILD, 1994; CLUTTON-BROCK, 1989).

4.2. *Bos indicus*

En cuanto al origen del ganado cebú (*Bos indicus*), se han considerado dos hipótesis: a) un

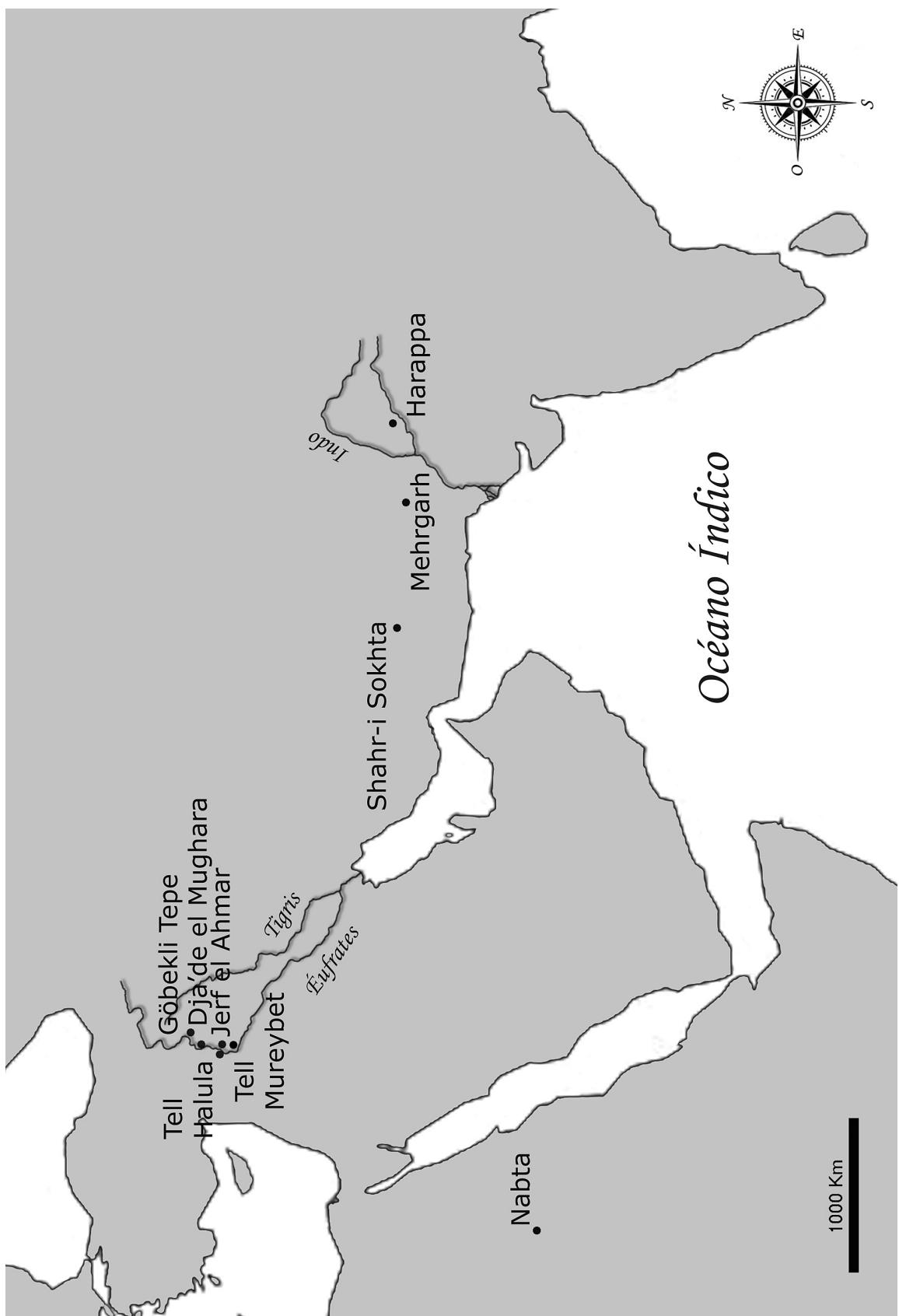


Fig. 1. Localización geográfica de los yacimientos arqueológicos situados en Próximo Oriente y el sur de Asia donde han aparecido las evidencias más antiguas de domesticación del ganado taurino y del ganado cebú. Localización del yacimiento de Nabta en el norte de África.

origen a partir de *Bos taurus*; y b) *Bos indicus* se domesticó a partir de *Bos primigenius namadicus*.

a) *Bos indicus* a partir de *Bos taurus*

Según esta primera hipótesis, el ganado cebú se habría originado por selección artificial sobre el ganado taurino, de la mano de los ganaderos procedentes del oeste asiático (PAYNE, 1991; BRADLEY y MAGEE, 2006). En este caso, el origen de *Bos indicus* habría tenido lugar en las zonas esteparias al este del Dasht-e Kavir iraní (el Gran Desierto Salado) (EPSTEIN y MASON, 1984). De este modo, el ganado cebú habría aparecido al norte de Baluchistán hacia finales del IV milenio aC. y desde ahí, se habría distribuido hacia el Este internándose en los valles del Indo y del Ravi (EPSTEIN y MASON, 1984). Una vez establecido en el subcontinente indio, se habría extendido con gran rapidez (PAYNE, 1991). Hoy en día esta hipótesis se encuentra obsoleta, debido a que descubrimientos arqueológicos más recientes y los estudios genéticos de los últimos años apoyan la segunda hipótesis.

b) *Bos indicus* a partir de *Bos primigenius namadicus*

En este caso se propone un evento de domesticación independiente del de *Bos taurus*, basado en la similitud existente entre los cráneos de *Bos indicus* con *Bos primigenius namadicus* (GRIGSON, 1980), y *Bos taurus* con *Bos primigenius primigenius* (GRIGSON, 1978).

Esta hipótesis de domesticación independiente del ganado cebú ya había sido sugerida por Charles Darwin en su libro *El Origen de las Especies* (DARWIN, 1859). La zona que se ha propuesto como foco de este origen ha sido el valle del río Indo, en el sur de Asia (ZEUNER, 1963). A su vez, las diferencias encontradas entre las razas de ganado cebú del norte y del sur del subcontinente indio a partir del análisis de variantes de la hemoglobina en asociación a los datos arqueológicos, permitieron proponer dos centros de domesticación diferentes para el ganado cebú (NAIK, 1978). El centro de domesticación meridional se ubicaría al sur del Decán (India), mientras que el septentrional se habría localizado en el asentamiento de Harappa (Figura 1), en la provincia de Punjab (Pakistán) (NAIK, 1978). En estudios posteriores sobre restos de ganado vacuno,

se sugirió la zona del este de Irán como otra región importante en la domesticación del ganado cebú. Esta teoría se apoya en la evidencia osteológica y en las figuras de ganado cebú recuperadas en el yacimiento de Shahr-i Sokhta (Sistán, sureste de Irán), datadas entre el IV-III milenio aC. (BÖKÖNYI, 1997) (Figura 1).

Otro yacimiento capital para el estudio de la domesticación del ganado cebú ha sido el asentamiento de Mehrgarh, localizado al norte de la llanura de Kachi, en la zona del Baluchistán pakistání (MEADOW, 1996) (Figura 1). Los estudios de los niveles del Periodo I de este yacimiento han retrasado la aparición de la agricultura y el control de animales en esa zona a una antigüedad mínima de finales del VII milenio aC. (MEADOW, 1993; MEADOW, 1984). El ganado vacuno de este yacimiento presenta dos características que le confieren un estatus doméstico. Por un lado, se ha observado un aumento en la proporción de restos recuperados en los niveles asociados al Periodo IB (ca. 5.300 – 4.800 cal. aC.) y al Periodo IIA (ca. 4.800-4.300 cal. aC.). Por otro lado, se ha observado una disminución del tamaño corporal a lo largo de estos períodos, rasgo asociado a la presencia de individuos domésticos (MEADOW, 1993). Además, la aparición de restos óseos con caracteres atribuibles a *Bos indicus* en los depósitos de los Periodos I y II, y el descubrimiento de una figura de arcilla que representa a un individuo con giba procedente de finales del Periodo I, refuerza el argumento de la domesticación local de este animal (MEADOW, 1993; MEADOW, 1984).

5.- POSIBLES EVENTOS DE DOMESTICACIÓN PROPUESTOS A PARTIR DE LOS ANÁLISIS GENÉTICOS DE LOS GANADOS TAURINO Y CEBÚ, Y SUS ANTEPASADOS

5.1.- Estudios sobre el ADN mitocondrial

Los eventos de domesticación independientes también se han analizado desde el punto de vista genético. Las características inherentes a la mitocondria, como la transmisión únicamente por vía materna, así como las del propio genoma mitocondrial, con tasas de mutaciones superiores al genoma nuclear y aparentemente ausente de recombinación, han convertido al ADN mitocondrial en uno de los marcadores más usados en estas investigaciones. Entre otras aplicaciones, el análisis de ADN

mitocondrial permite diferenciar los haplotipos que presentan los individuos, esto es, la secuencia de bases del genoma mitocondrial de cada individuo concreto. Asimismo, estos haplotipos pueden distribuirse en haplogrupos, conjuntos de haplotipos con un mismo origen filogeográfico. La diferenciación genética de haplogrupos entre las distintas poblaciones de ganado vacuno, y su asociación a determinadas áreas geográficas, han permitido llevar a cabo inferencias sobre posibles eventos de domesticación independientes. Estos trabajos se han realizado analizando sobre todo secuencias parciales de la región de control (que constituye ~ 7% y es la principal fracción no codificante) del ADN mitocondrial, tanto de individuos modernos como de muestras antiguas.

La degradación de todas las moléculas orgánicas (incluido el ADN) comienza rápidamente tras la muerte del individuo, disminuyendo con el tiempo las posibilidades de recuperar algún fragmento para su estudio (PÄÄBO *et alii*, 2004). La probabilidad de tener éxito en el análisis genético de muestras antiguas depende entre otros factores de la cantidad inicial de moléculas en la muestra. Con respecto al ADN mitocondrial cada célula de mamífero presenta a *grosso modo* entre 1.000 y 10.000 copias más de ADN mitocondrial que de ADN nuclear (FALKENBERG, LARSSON y GUSTAFSSON, 2007). Esta característica es la que ha determinado que, durante mucho tiempo, los estudios con ADN antiguo se centraran básicamente en la extracción y análisis de fragmentos de ADN mitocondrial (WILLERSLEV y COOPER, 2005).

Durante los últimos 5 años la disciplina del ADN antiguo ha experimentado un impulso muy significativo gracias a los avances tecnológicos aplicados a la biología molecular (MARGULIES *et alii*, 2005), principalmente orientados a la obtención de un elevado número de genomas completos, tanto mitocondriales (en mamíferos, alrededor de 16.600 pares de bases) como nucleares (en humanos, alrededor de 3.200.000.000 de pares de bases). La aplicación de estas nuevas tecnologías a muestras antiguas ha permitido obtener, entre otros, el genoma nuclear prácticamente completo del mamut lanudo (MILLER *et alii*, 2008) y los primeros genomas nucleares humanos, correspondientes a un esquimal de ~ 4.000 años de antigüedad (RASMUSSEN *et alii*, 2010) y al borrador del genoma neandertal (GREEN *et alii*, 2010).

5.1.1.- El ADN mitocondrial de *Bos taurus* y *Bos indicus*

Con respecto al ganado doméstico, se ha observado una agrupación diferente entre los individuos con mitocondrias de *Bos taurus* y los que presentan mitocondrias de *Bos indicus* (Figura 2). Esta clara diferenciación se había observado previamente en trabajos donde únicamente se había analizado la región de control del ADN mitocondrial (LOFTUS *et alii*, 1994), y se ha corroborado recientemente con el análisis de genomas mitocondriales completos de individuos modernos (ACHILLI *et alii*, 2008). El ganado taurino se distribuye mayoritariamente en una serie de linajes englobados en los haplogrupos T (TROY *et alii*, 2001; ACHILLI *et alii*, 2008), mientras que el genoma mitocondrial del ganado cebú se distribuye en los haplogrupos I1 e I2 (anteriormente denominados Z1 y Z2) (BAIG *et alii*, 2005; LAI *et alii*, 2006; ACHILLI *et alii*, 2008; CHEN *et alii*, 2010).

Bos indicus

Con respecto a los estudios realizados sobre Z1 y Z2, las estimaciones que se obtuvieron para el origen de ambos grupos arrojaron unas fechas de 9.978 años para el grupo Z1 y 12.418 años para el grupo Z2 (BAIG *et alii*, 2005). La caracterización del ganado cebú en estos dos grupos ha apoyado la teoría de un evento de domesticación independiente de *Bos indicus* en India, en paralelo al evento de domesticación ocurrido para el ganado taurino en Próximo Oriente. Además, estas cronologías han permitido encuadrar este evento de domesticación local a comienzos del Holoceno (BAIG *et alii*, 2005). Otras estimaciones obtenidas en trabajos posteriores que han analizado genomas mitocondriales completos, ofrecieron unas edades de 5.300 ± 2.600 años para el origen del haplogrupo I1, y de 10.900 ± 3.500 años para el origen del haplogrupo I2 (ACHILLI *et alii*, 2008).

Con la finalidad de profundizar en el conocimiento de los eventos de domesticación independientes por los que pudo pasar *Bos indicus*, así como precisar las regiones geográficas donde pudieron tener lugar, se analizó el ADN mitocondrial de 844 individuos de tipo cebú procedentes de 19 países distribuidos por el oeste, sur y este asiático. El análisis de un fragmento de 240 pares de bases de la Región Hipervariable I de la región de control del ADN mitocondrial ha corroborado una distribución de todas las mues-

tras de ganado cebú en los haplogrupos I1 e I2 (CHEN *et alii*, 2010).

La estimación de las edades de expansión de ambos haplogrupos han ofrecido unas fechas de 13.600 años para el haplogrupo I1 y 8.200 años para el haplogrupo I2, ligeramente diferentes a las obtenidas por BAIG *et alii*, (2005), pero que también concuerdan con un evento de domesticación local a comienzos del Holoceno (CHEN *et alii*, 2010).

Además se ha comprobado que la diversidad genética de ambos haplogrupos es mayor en las muestras procedentes de las regiones geográficas del subcontinente indio. Este resultado se ha obtenido analizando la diversidad genética de las muestras distribuidas en grupos regionales principales: valle del Indo, región del Ganges, sur de India, noreste del subcontinente indio, Asia occidental, Asia central, Asia oriental y sureste de Asia (CHEN *et alii*, 2010).

El análisis detallado de las muestras del valle del Indo, del sur de la India y de la región del Ganges, ha identificado al valle del Indo como la región más probable para el origen del haplogrupo I1, y por lo tanto centro primario de domesticación del ganado cebú (CHEN *et alii*, 2010). Este dato concuerda además con las evidencias arqueológicas (MEADOW, 1993; MEADOW, 1996). No obstante, no se ha podido concretar con la misma exactitud el centro de origen secundario para el haplogrupo I2. Aunque se ha sugerido la zona entre Uttar Pradesh y la región del Ganges al norte del subcontinente indio, no se ha podido descartar la región del sur de India (CHEN, *et alii*, 2010).

Bos taurus

La mayoría del ganado taurino se clasifica dentro del macro-haplogrupo T (ACHILLI *et alii*, 2008) y recientemente se han empezado a definir otros grupos minoritarios denominados P, Q, R y AA (ACHILLI *et alii*, 2008; ACHILLI *et alii*, 2009, MIRETTI *et alii*, 2002).

Estudios anteriores realizados sobre secuencias parciales del ADN mitocondrial habían determinado a los haplogrupos T, T1, T2 y T3 en Próximo Oriente y en Anatolia, la dominancia del haplogrupo T3 en Europa, del haplogrupo T1 en África (TROY *et alii*, 2001) (Figura 3), y del haplogrupo T4 en individuos del este de Asia (MAN-NEN *et alii*, 2004).

Estudios recientes con genomas mitocondriales completos, han corroborado los resultados obtenidos con las secuencias parciales, y han reestructurado el conjunto de haplogrupos T. Se ha definido un macro-haplogrupo T que está compuesto por los subclados T5 y T1'2'3, el cual a su vez está formado por los haplogrupos T1, T2, T3 y T4 (ACHILLI *et alii*, 2008; ACHILLI *et alii*, 2009) (Figura 2). El haplogrupo T5 se ha determinado a partir del estudio de ACHILLI *et alii*. (2008), y se ha definido con individuos de Próximo Oriente y sur de Europa (Figura 2).

Nótese que en la nomenclatura utilizada, lo que actualmente se denomina T1'2'3 (ACHILLI *et alii*, 2008) fue inicialmente descrito por TROY *et alii*. (2001) como haplogrupo T.

Entre los haplogrupos con una representación menor, el haplogrupo P se ha reconocido en un animal coreano clasificado como “beef cattle” (ACHILLI *et alii*, 2008) (Figura 2).

El haplogrupo Q se ha encontrado en individuos actuales de las razas italianas Cabannina, Chianina, Romagnola y Pezzata Rossa Italiana, así como en razas ibéricas y en ganado americano (ACHILLI *et alii*, 2008; ACHILLI *et alii*, 2009; GINJA *et alii*, 2010) (Figura 3). Se ha sugerido que a este haplogrupo también podrían pertenecer algunos individuos de razas locales del suroeste de China y de la raza East Anatolian Red, así como dos restos neolíticos procedentes de Alemania y de la Tracia turca respectivamente (ACHILLI *et alii*, 2009).

El haplogrupo R se ha localizado únicamente en individuos actuales de las razas italianas Agerolese, Cinisara y Romagnola (ACHILLI *et alii*, 2009) (Figura 3).

El haplogrupo AA se ha detectado en el análisis de ganado nativo brasileño, criollo argentino, razas criollas caribeñas e individuos de raza brasileña Nerole, definiéndose como un nuevo haplogrupo derivado del haplogrupo africano T1 (MIRETTI *et alii*, 2002; MAGEE *et alii*, 2002; MIRETTI *et alii*, 2004). Aunque todavía no se ha encontrado en poblaciones africanas ni portuguesas (GINJA *et alii*, 2010; MIRETTI *et alii*, 2004), sí se ha podido determinar este nuevo haplogrupo AA en algunos individuos de las razas Retinta y de Lidia (MIRETTI *et alii*, 2004; CORTÉS *et alii*, 2008) (Figura 3). Esta evidencia ha corroborado los registros históricos sobre el papel del ganado ibérico como base

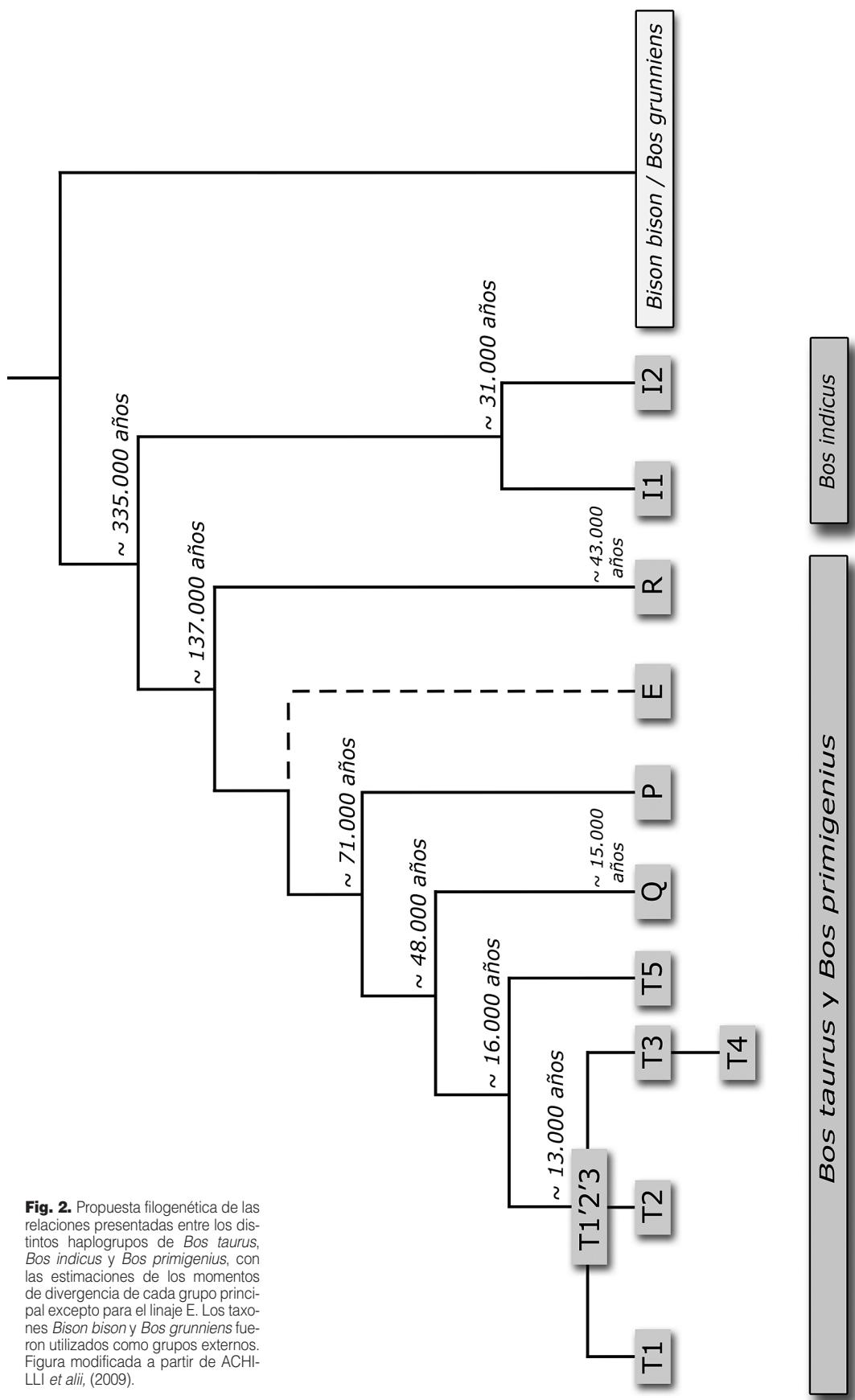


Fig. 2. Propuesta filogenética de las relaciones presentadas entre los distintos haplogrupos de *Bos taurus*, *Bos indicus* y *Bos primigenius*, con las estimaciones de los momentos de divergencia de cada grupo principal excepto para el linaje E. Los taxones *Bison bison* y *Bos grunniens* fueron utilizados como grupos externos. Figura modificada a partir de ACHILLEI *et alii*, (2009).

del origen de las razas nativas americanas (MIRETTI *et alii*, 2004).

Mientras que la zona de Próximo Oriente y Anatolia presenta mayoritariamente individuos de los haplogrupos T, T2 y T3, la mayoría de los individuos del haplogrupo T1 se han encontrado geográficamente distribuidos en el continente africano (TROY *et alii*, 2001) (Figura 3). Además, el haplogrupo T1 ha presentado una frecuencia minoritaria en Anatolia y Próximo Oriente, y en Europa se ha localizado en razas de Portugal, España, Italia y Grecia (CYMBRON *et alii*, 1999; BEJA-PEREIRA *et alii*, 2006) (Figura 3) que comentaremos más adelante. Por otro lado, el haplogrupo T1 se ha asociado a una expansión inducida a partir de un evento de domesticación. Más aún, algunos investigadores piensan que esto constituye una prueba a favor de un evento independiente de domesticación africano (TROY *et alii*, 2001), contra la opinión de otros que consideran que el haplogrupo T1 tendría un origen común al resto de haplogrupos de la familia de haplogrupos T, a partir de poblaciones de uros del Círculo Ártico (ACHILLI *et alii*, 2008).

Algo semejante ocurre con las interpretaciones del haplogrupo T4, común en el este de Asia. Algunos autores han interpretado la presencia de ganado nativo japonés, coreano y de Mongolia en el haplogrupo T4 como un evento de domesticación independiente, o como un fenómeno de hibridación de uros locales con ganado procedente de Próximo Oriente (MANNEN *et alii*, 2004). Otros en cambio, consideran que el haplogrupo T4 también se habría originado a partir de las poblaciones de uros del Círculo Ártico (ACHILLI *et alii*, 2008).

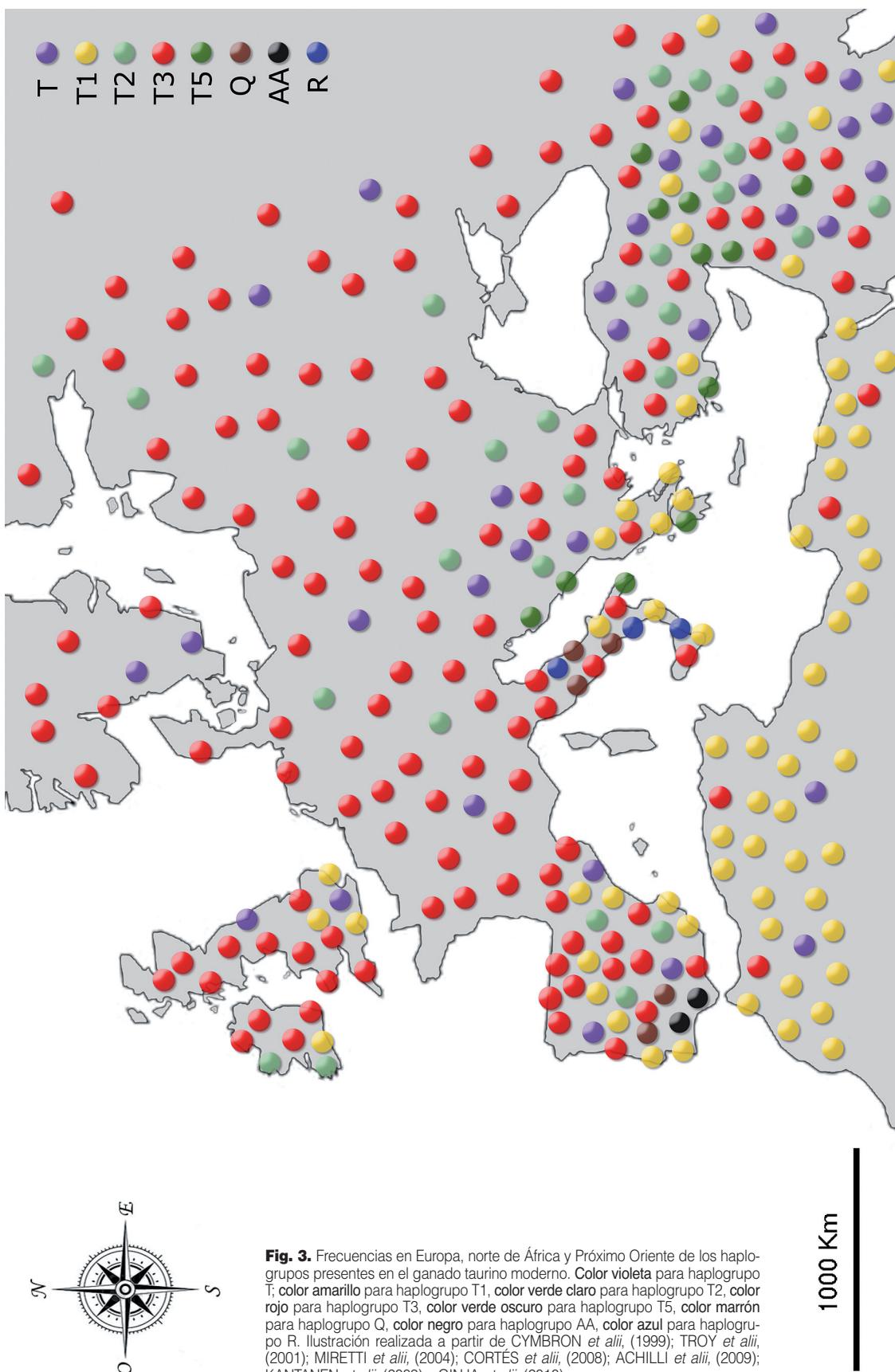
Las estimaciones obtenidas para las divergencias de los haplogrupos T, son compatibles con fenómenos poblacionales del tipo "cuello de botella", interpretados como eventos de domesticación que tuvieron lugar a comienzos del Neolítico en Próximo Oriente. Las cronologías resultantes han sido de alrededor de 16.000 años para el nodo de origen del macro-haplogrupo T, y de alrededor de 12.000 – 13.000 años para el subclado T1'2'3 (ACHILLI *et alii*, 2008; ACHILLI *et alii*, 2009). La evidencia más antigua de individuos pertenecientes al grupo T3 se ha documentado en una muestra procedente del yacimiento sirio de Dja'de el Mughara, localizado en el valle del curso medio del río Éufrates (Figura 1), y con

una cronología asociada a comienzos del Neolítico Precerámico B (ca. 10.650-10.250 cal. BP; 8.800-8.300 cal. aC.) (EDWARDS *et alii*, 2007b; HELMER *et alii*, 2005). Se ha considerado que esta muestra podría pertenecer tanto a un ejemplar de *Bos primigenius*, como a uno de los primeros representantes de ganado taurino (EDWARDS *et alii*, 2007b).

Estudios previos sobre la región de control del ADN mitocondrial del ganado moderno europeo ya habían demostrado que la mayoría de los individuos pertenecían al haplogrupo T3 (TROY *et alii*, 2001) (Figura 3). La interpretación propuesta para esta evidencia sugirió que todo el ganado europeo procedía de un evento de domesticación a partir de uros del haplogrupo T3 de Próximo Oriente, siendo este haplogrupo a su vez uno de los subconjuntos de toda la variación observada en Próximo Oriente (T, T2, T3 y en menor frecuencia T1) (TROY *et alii*, 2001) (Figura 3). Una vez domesticados los bóvidos del haplogrupo T3, sus descendientes se habrían distribuido por el continente europeo. Esta interpretación consideraba que la escasa diversidad mitocondrial presente actualmente en el haplogrupo T3 en Europa, podía ser consecuencia de mutaciones originales con posterioridad al evento de domesticación sucedido en Próximo Oriente.

Con el objeto de contrastar la hipótesis de que la mayoría de la diversidad mitocondrial bovina actual europea deriva solamente de unas pocas mitocondrias fundadoras, se llevaron a cabo análisis con ADN mitocondrial antiguo de restos de *Bos taurus* procedentes de yacimientos neolíticos y de la Edad del Bronce de Europa central, los Balcanes y Próximo Oriente (BOLLONGINO *et alii*, 2006). El ADN mitocondrial de estas muestras resultó pertenecer al haplogrupo T3, y la estimación de su expansión haplotípica en Europa concordaba con un posible origen posterior al evento de domesticación en Próximo Oriente (BOLLONGINO *et alii*, 2006).

Aún siendo el haplogrupo T3 el grupo característico de las poblaciones de ganado doméstico europeas, en la Península Ibérica también se han detectado individuos pertenecientes al haplogrupo T1, común en las poblaciones africanas (CYMBRON *et alii*, 1999; BEJA-PEREIRA *et alii*, 2006). Su presencia en el sur de Portugal se había relacionado con un posible intercambio de ganado ocurrido entre el norte de África y la Península



Ibérica durante la Edad Media, con motivo de la dominación musulmana en Al-Andalus. No obstante, el descubrimiento de un resto de bóvido recuperado en el yacimiento del Portalón de la sierra de Atapuerca (Burgos, España), datado por radiocarbono en 1.800 años cal. aC. y asociado a este haplogrupo T1, ha permitido retrasar los intercambios de ganado vacuno a través del Estrecho de Gibraltar al menos hasta cronologías de la Edad del Bronce (ANDERUNG *et alii*, 2005). Este resto de bóvido con el haplogrupo T1 forma parte de un conjunto de 13 muestras recuperadas del Portalón y asociadas a la Edad del Bronce. El estudio del ADN ha permitido diferenciar, además, individuos asociados a los haplogrupos T, T3 y P, que se comentarán más adelante.

La hipótesis de una difusión temprana de individuos del haplogrupo T1 desde el norte de África a varias regiones del Mediterráneo europeo también se ha sustentado con los trabajos sobre ADN mitocondrial de individuos actuales (BEJA-PEREIRA *et alii*, 2006).

En un estudio sobre la distribución del haplogrupo T1 en poblaciones modernas del norte de África y del sur de Europa, el haplogrupo T1 en los individuos africanos apareció distribuido en 63 haplotipos, mientras que en los individuos europeos apareció distribuido en 11 haplotipos. Sorprendentemente los ejemplares europeos y norteafricanos compartieron únicamente 2 haplotipos. De este modo, la presencia actual en el sur de Europa de 9 haplotipos del haplogrupo T1 que están ausentes en poblaciones norteafricanas, se ha relacionado con flujos génicos entre ambas orillas del Mediterráneo que pudieron tener lugar incluso antes de la expansión musulmana por el norte de África (BEJA-PEREIRA *et alii*, 2006).

Aparte, también se ha barajado la posibilidad de que el haplogrupo T1 hubiera estado representado en poblaciones de *Bos primigenius* ibéricas, y que su presencia en un individuo del yacimiento del Portalón constituya una evidencia de un evento de domesticación local. No obstante, aún no hay datos que permitan contrastar esta hipótesis (ANDERUNG *et alii*, 2005).

5.1.2.- El ADN mitocondrial de *Bos primigenius*

Los estudios genéticos realizados sobre las mitocondrias de restos de *Bos primigenius* europeos de diferentes cronologías enmarca-

das entre finales del Pleistoceno superior y la Edad del Bronce, han mostrado hasta hace poco que sus genomas mitocondriales eran mayoritariamente diferentes a los que presenta el ganado doméstico actual (BAILEY *et alii*, 1996; TROY *et alii*, 2001; EDWARDS *et alii*, 2007b; EDWARDS *et alii*, 2010).

Se han diferenciado hasta 4 haplogrupos con la región de control de los uros (denominados haplogrupos E, P T2 y T3) (Figura 2) (BAILEY *et alii*, 1996; TROY *et alii*, 2001; EDWARDS *et alii*, 2007b; BEJA-PEREIRA *et alii*, 2006; MONA *et alii*, 2010). El haplogrupo P es el linaje predominante de los especímenes europeos de *Bos primigenius* (EDWARDS *et alii*, 2007b), que además también se ha encontrado en individuos actuales de *Bos taurus* (ACHILLI *et alii*, 2008) como anteriormente se ha comentado.

El linaje E se ha determinado únicamente en una muestra alemana recuperada en niveles dados en el Neolítico Inicial (Figura 2), y dada su escasa representación entre todas las muestras de uros analizadas, se ha considerado como un linaje minoritario dentro de la diversidad mitocondrial que *Bos primigenius* presentaba en Europa (EDWARDS *et alii*, 2007b).

Además, este año se ha confirmado definitivamente que entre los uros europeos existieron de modo que se lea en su conjunto "...representantes de, por lo menos, los haplogrupos T2 y T3 característicos del ganado doméstico taurino (MONA *et alii*, 2010).

Por otro lado, recientemente se ha publicado el primer genoma mitocondrial completo de un individuo de la especie *Bos primigenius*. Se trata de un resto óseo procedente de Carsington Pasture Cave (Inglaterra), y ha arrojado una fecha de radiocarbono de 6.738 ± 68 años cal. BP. Esta cronología ha resultado ser anterior al comienzo del Neolítico en las Islas Británicas (EDWARDS *et alii*, 2010), lo que ha permitido asumir que este individuo vivió antes de la llegada de los primeros ejemplares domésticos. El ADN mitocondrial de *Bos primigenius* está constituido por 16.338 pares de bases, secuencia similar en longitud a la obtenida para el ganado taurino y el ganado cebú (16.338 y 16.339 pares de bases respectivamente) (HIENDLEDER, LEWALSKI y JANKE, 2008). Los análisis filogenéticos han puesto de manifiesto la pertenencia de esta secuencia al haplogrupo P (EDWARDS *et alii*, 2010).

Recientemente, mediante el análisis del Citocromo *b* se ha reconocido el haplogrupo Q en unos restos atribuidos a uros (STOCK *et alii*, 2009), como se comentará más adelante.

5.1.3.- Las señales del ADN mitocondrial sobre eventos de domesticación local o episodios de introgresión

La hipótesis de que en Europa se hubieran producido eventos de domesticación independiente del ganado vacuno ha sido extensamente examinada a partir de estudios basados en la región de control del ADN mitocondrial de diversas muestras de uros, obteniéndose resultados contradictorios (TROY *et alii*, 2001; BEJA-PEREIRA *et alii*, 2006; EDWARDS *et alii*, 2007b). Mientras que algunos resultados han propuesto que no hubo aporte de mitocondrias de uros a las poblaciones de ganado doméstico (TROY *et alii*, 2001; EDWARDS *et alii*, 2007b), otros resultados obtenidos a partir de muestras italianas, han permitido proponer que los uros europeos pudieron estar implicados en eventos de domesticación local o en episodios de introgresión (BEJA-PEREIRA *et alii*, 2006; MONA *et alii*, 2010).

Las primeras secuencias de ADN mitocondrial de *Bos primigenius* se obtuvieron de 6 restos procedentes de diversos yacimientos ingleses (BAILEY *et alii*, 1996; TROY *et alii*, 2001). Las dos primeras muestras publicadas estaban cronológicamente asociadas a finales del Pleistoceno superior. Una muestra se recuperó en el yacimiento de Bob's Cave, con una antigüedad de 12.290 ± 90 años cal. BP., mientras que la otra se recuperó en Gough's New Cave y arrojó una edad de 11.900 ± 140 años cal. BP. (BAILEY *et alii*, 1996). Las 4 muestras restantes se recuperaron en los yacimientos de Charterhouse Warren Farm Swallet, Totty Pot, Carsington Pasture Cave y North Ferriby, presentando unas edades estimadas entre 7.570 y 3.720 años de antigüedad (TROY *et alii*, 2001). El análisis de la región de control de su ADN mitocondrial puso de manifiesto que sus haplotipos eran diferentes a los del ganado taurino y el ganado cebú (BAILEY *et alii*, 1996; TROY *et alii*, 2001), y se asociaban en el haplogrupo P. De este modo se sugirió que los uros europeos no habían contribuido a la formación de las cabañas domésticas de Europa, y que todo el ganado doméstico europeo procedía de un evento de domesticación ocurrido en el Círculo Fértil.

Posteriormente, el estudio de la región de control del ADN mitocondrial de 13 muestras de bóvidos atribuidos a animales domésticos y procedentes del yacimiento ibérico del Portalón (Burgos, España), puso de manifiesto la presencia entre ellas de un haplotipo de uro. Este haplotipo era similar al de los uros ingleses publicados anteriormente, y la datación del resto faunístico que ofreció este haplotipo arrojó una fecha de 1.740 años cal. aC. (ANDERUNG *et alii*, 2005). La presencia de este haplotipo en la cabaña ganadera del Portalón podía interpretarse como la evidencia de un evento de domesticación independiente de uros ibéricos, o como una evidencia de introgresión.

No obstante, al tratarse sólo de una muestra, también se ha sugerido la posibilidad de que ese resto fuera de un animal salvaje, cazado en las cercanías del Portalón.

Por otro lado, otros datos procedentes del análisis del ADN mitocondrial de 5 restos de uros del sur de Italia, han cuestionado la hipótesis de un único evento de domesticación en el Círculo Fértil (BEJA-PEREIRA *et alii*, 2006). Las muestras analizadas se han recuperado de los yacimientos de Paglicci y de Grotta delle Mura (ambos en Apulia), así como de Termini Imerese (Sicilia), con una cronología comprendida entre 17.000 y 7.000 años de antigüedad. De hecho, tres de estas secuencias presentan unas edades más antiguas que las de cualquier otra secuencia de *Bos primigenius* publicada hasta esa fecha. Los haplotipos que se obtuvieron para estas muestras de uros se han distribuido en el rango de variación observado en *Bos taurus*, y en su mayoría pertenecen al haplogrupo T3. Estos datos han permitido apoyar la idea de que en Italia hubiese tenido lugar un evento de domesticación local o de introgresión (BEJA-PEREIRA *et alii*, 2006).

No obstante, análisis posteriores con ADN antiguo proporcionaron resultados que no sustentaban la hipótesis alternativa de posibles eventos de domesticación local a partir de uros salvajes autóctonos defendida por BEJA-PEREIRA *et alii*, (2006). En un estudio centrado en la diversidad genética de *Bos primigenius* en Europa, se analizaron restos mayoritariamente determinados como uros que procedían de yacimientos localizados en Hungría, Eslovenia, Eslovaquia, Austria, Alemania y Francia. La cronología de estas muestras comprendía desde el Mesolítico hasta la

Edad del Bronce (EDWARDS *et alii*, 2007b). De las 43 nuevas secuencias asociadas a uros, 42 se clasificaron en el haplogrupo P. La secuencia restante pasó a formar un nuevo linaje no conocido, denominado haplogrupo E, y anteriormente comentado. Además, otras muestras de este estudio previamente clasificadas como uros ofrecieron haplotipos T y T3, pero al reexaminar la taxonomía de estas muestras, comprobaron que podrían pertenecer a ganado doméstico *Bos taurus*. De este modo, este estudio proponía que los uros europeos habrían pertenecido en su mayoría al haplogrupo P, y aunque los autores contemplaron que pudieron producirse episodios de introducción de individuos domésticos a las poblaciones salvajes europeas, estos episodios habrían sido mínimos. La ausencia de haplotipos asociados a los haplogrupos T en individuos adscritos con seguridad a *Bos primigenius*, arrojaba dudas sobre los resultados de BEJA-PEREIRA *et alii*, (2006). Para explicar la presencia de haplotipos T en los uros italianos, EDWARDS *et alii*, (2007b) ofrecían la posibilidad de que los uros italianos publicados por BEJA-PEREIRA *et alii*, (2006) pudieran pertenecer a una población ancestral que en algún momento estuvo conectada con Próximo Oriente.

Recientemente, un nuevo estudio ha reafirmado los resultados obtenidos por BEJAPEREIRA *et alii*, (2006). En este estudio se ha analizado el ADN mitocondrial de la región de control de 14 muestras de *Bos primigenius* procedentes de varios yacimientos italianos con cronologías anteriores al comienzo del Neolítico. La mayoría de estas muestras se han clasificado entre los haplogrupos T2 y T3, y únicamente dos muestras localizadas al norte de Italia han presentado unos haplotipos característicos del haplogrupo P (MONA *et alii*, 2010). Estos resultados, entre otras cuestiones, han determinado definitivamente la presencia en Europa de poblaciones de uros pertenecientes a los haplogrupos T, poniendo de manifiesto que el flujo génico a través de los Alpes fue mínimo. De este modo, se han ofrecido nuevas evidencias para valorar posibles eventos de domesticación local en el continente europeo, y además se ha reforzado la idea de que esta población de uros presentara un área de distribución comprendida entre el Círculo Fértil y la península Itálica, extendiéndose incluso por otras áreas del Mediterráneo. Frente a este respecto, las muestras ibéricas de la Edad del Bronce del

yacimiento del Portalón asociadas a los haplogrupos T y T3 (ANDERUNG *et alii*, 2005), podrían pertenecer a linajes autóctonos y ser una prueba más de eventos de domesticación local o de fenómenos de introgresión. La única manera de testar esta hipótesis sería mediante un estudio más detallado de muestras de uros anteriores a la llegada del Neolítico a la Península Ibérica.

Además, estos resultados se han complementado con otros estudios que han identificado en el ganado doméstico actual los linajes P, Q y R, característicos de poblaciones de uros diferentes a las que originaron los haplogrupos T y los haplogrupos I (ACHILLI *et alii*, 2008; ACHILLI *et alii*, 2009) (Figura 2). La asociación de los haplogrupos P, Q y R a poblaciones de uros está basada en las siguientes evidencias: 1) la presencia en la región de control de un individuo moderno de las mutaciones que caracterizan a los uros del haplogrupo P del norte y centro de Europa (ACHILLI *et alii*, 2008) y 2) la antigüedad de las cronologías estimadas para la aparición de los haplogrupos P, R y Q datados en torno a 71.000, 43.000 y 15.000 años respectivamente (ACHILLI *et alii*, 2009). Mientras que se ha propuesto un origen europeo para los linajes P y R (EDWARDS *et alii*, 2007b; ACHILLI *et alii*, 2009), en cambio para el linaje Q se ha sugerido un origen en Próximo Oriente, posiblemente en el mismo evento de domesticación que la familia de haplogrupos T, el cual está estimado en torno a 16.000 años (ACHILLI *et alii*, 2009).

Por otro lado, también se ha comprobado la pertenencia a *Bos primigenius* de las secuencias mitocondriales modernas asociadas a los haplogrupos P y Q de ACHILLI *et alii*, (2008), comparando la región genética codificante del Citocromo b de estas secuencias con la obtenida en muestras antiguas. La región del gen del Citocromo b ha sido ampliamente utilizada en los análisis filogenéticos realizados en mamíferos, ya que la variabilidad en su secuencia la ha convertido en una herramienta muy útil para comparar especies del mismo género o de la misma familia (CASTRESANA, 2001). Para este estudio se recuperó un fragmento 227 pares de bases del Citocromo b de 20 restos de uros y ganado doméstico de cronologías mesolíticas y neolíticas (STOCK *et alii*, 2009) de los que ya se conocía su secuencia de la región de control del ADN mitocondrial (BOLLONGINO *et alii*, 2006; EDWARDS

et alii, 2007b). Estas muestras procedían de varios yacimientos del Reino Unido, Alemania y Eslovaquia. Todos los restos que se habían asociado al haplogrupo P y que previamente se habían clasificado como *Bos primigenius* o *Bos primigenius/Bos taurus*, presentaron una secuencia del Citocromo b similar a la obtenida en las muestras modernas de los haplogrupos P y Q de ACHILLI *et alii*, (2008), por lo que se reafirmó la idea de que estos individuos modernos eran el resultado de la incorporación de linajes maternos de uros desde poblaciones salvajes hacia poblaciones domésticas (STOCK *et alii*, 2009).

5.2.- Estudios sobre el cromosoma Y

De la misma manera que el cromosoma mitocondrial permite rastrear la historia de los linajes genéticos a través de la línea materna, existe un cromosoma con el que investigar la línea paterna. Es el cromosoma Y, que se encuentra en el núcleo y en los mamíferos es el encargado de definir el sexo masculino (HELLBORG, 2004). A diferencia del ADN mitocondrial, el cromosoma Y se transmite exclusivamente por vía paterna. El estudio de determinados marcadores de este cromosoma ha permitido definir haplotipos que han reflejado historias evolutivas propias diferentes a las de los linajes maternos.

A partir del análisis de marcadores microsatélites del cromosoma Y, se puede diferenciar al ganado taurino del ganado cebú (HANOTTE *et alii*, 1997; EDWARDS, BAIRD y MACHUGH, 2007a; GINJA, TELO DA GAMA y PENEDO, 2009). Estas diferencias genéticas se han utilizado para detectar flujo génico y eventos de introgresión entre los dos taxones. En Próximo Oriente se ha comprobado que bastantes razas de ganado taurino presentan un cromosoma Y de tipo cebú, con una frecuencia que va disminuyendo en un gradiente desde Irak hacia Europa y África (EDWARDS, BAIRD y MACHUGH, 2007a). Analizando estos datos junto con los obtenidos con el ADN mitocondrial y con microsatélites autosómicos, parece muy posible que hayan tenido lugar eventos de introgresión de ganado cebú procedentes del Este en las poblaciones de ganado vacuno de Próximo Oriente (EDWARDS, BAIRD y MACHUGH, 2007a).

Los fenómenos de hibridación de las poblaciones de ganado taurino y cebú africanas han

puesto de manifiesto que todo el ganado africano presenta una mitocondria exclusivamente taurina, mientras que aparecen los dos tipos de cromosoma Y: taurino y cebú (BRADLEY *et alii*, 1996; BRADLEY *et alii*, 1998). De un modo similar al reflejado en Próximo Oriente, se ha reconocido un gradiente en la frecuencia del cromosoma Y cebú, con un máximo en las poblaciones de la zona del este de África, disminuyendo a medida que se avanza hacia poblaciones de ganado localizadas en el occidente del continente (BRADLEY *et alii*, 1998). Estos resultados son compatibles con los obtenidos a partir de marcadores microsatélites autosómicos donde el ganado cebú ha presentado unos valores máximos de diversidad genética en la región del Cuerno de África y la costa oriental africana, lo cual ha permitido proponer que el ganado cebú entrara al continente por estas zonas (HANOTTE *et alii*, 2002). La ausencia de mitocondrias de tipo cebú en las poblaciones africanas junto a los resultados obtenidos con microsatélites y cromosoma Y, sugiere que en el proceso de entrada de *Bos indicus* al continente hubo un predominio en el empleo de individuos masculinos (BRADLEY *et alii*, 1998).

En el ganado taurino europeo se han reconocido dos haplogrupos del cromosoma Y denominados Y1 e Y2 que su vez se encuentran geográficamente diferenciados: el haplogrupo Y1 es más frecuente en el norte de Europa, mientras que el haplogrupo Y2 abunda sobre todo en el sur de Europa y Anatolia (GÖTHERSTRÖM *et alii*, 2005). En análisis previos se había propuesto que esta diferenciación geográfica respondía a un patrón de hibridación de ganado taurino procedente de Próximo Oriente con uros europeos. El análisis de determinados marcadores del cromosoma Y en 21 muestras europeas de uros y ganado doméstico datadas entre > 9.500 – 1.000 aC. y procedentes de Alemania, Suecia, Italia y Austria, había dado como resultado una asociación mayoritaria a Y1 (20 muestras de 21). De este modo se había sugerido que el haplogrupo Y2 se habría establecido en Europa a partir del ganado doméstico procedente de Próximo Oriente, y que el ganado de centro y norte de Europa habría recibido el haplogrupo Y1 mediante hibridación local con uros (GÖTHERSTRÖM *et alii*, 2005).

No obstante, esta propuesta ha sido recientemente rebatida. Por un lado el análisis de restos de uros y de ganado doméstico antiguo, procedentes principalmente de Suecia, no ha permitido

observar una frecuencia constante del haplogrupo Y1 en el norte de Europa a lo largo del Holoceno. El análisis de muestras datadas en el 1.600-1.700 aC., y en los siglos XII-XIII y XVIII, ha reflejado que el haplogrupo Y1 no aparece en el norte de Europa con una frecuencia abundante por lo menos hasta el siglo XVIII (SVENSSON y GÖTHERSTRÖM, 2008), por lo que su presencia actual en el norte de Europa puede estar asociada con la especialización en las prácticas de cría de ganado de los últimos 300 años.

Por otro lado, un segundo estudio con 13 muestras de uros y de ganado doméstico de diversos yacimientos de Europa y cronológicamente enmarcadas entre finales del Mesolítico y la cultura de La Tène de la Edad del Hierro, ha puesto de manifiesto la presencia del haplogrupo Y2 en 12 de estos individuos, incluyendo a 3 muestras de uros asociadas a finales del Mesolítico (BOLLONGINO *et alii*, 2008). De esta forma se ha concluido que los haplogrupos Y1 e Y2 ya se encontraban presentes en poblaciones europeas de *Bos primigenius* anteriores a la llegada de los primeros animales domésticos.

6.- CONCLUSIONES

Los estudios llevados a cabo sobre el origen del ganado vacuno que se han analizado en este trabajo, han permitido sustraer las siguientes conclusiones principales:

1. Los estudios arqueozoológicos desarrollados en diversos yacimientos de Próximo Oriente y del sur de Asia han presentado evidencias sólidas de, por los menos, dos eventos de domesticación a partir de poblaciones de uros morfológicamente diferenciadas. En Próximo Oriente se habría domesticado el ganado taurino (*Bos taurus*) y en el sur de Asia el ganado cebú (*Bos indicus*).
2. El estudio del estatus taxonómico del ganado taurino y del ganado cebú a partir del análisis de genomas mitocondriales completos ha presentado una diferenciación a nivel de subespecies, proponiéndose para ambos taxones los nombres *Bos primigenius taurus* y *Bos primigenius indicus* respectivamente.
3. Los datos moleculares indican una clara diferenciación para Europa y Asia entre el ganado taurino y el ganado cebú respectivamente, mientras que en África se han producido cruces entre ambos taxones.
4. Las evidencias ofrecidas por el análisis del ADN mitocondrial corroboran la hipótesis de dos eventos de domesticación independientes del ganado vacuno, localizando sus posibles orígenes en Próximo Oriente y en el subcontinente indio.
5. Las mitocondrias del ganado taurino actual se diferencian en los siguientes haplogrupos: macro-haplogrupo T y haplogrupos P, Q, R y AA, mientras que las del ganado cebú se diferencian en los haplogrupos I1 e I2.
6. En las mitocondrias de los uros europeos se han reconocido los haplogrupos E, P, Q, T2 y T3.
7. El análisis del ADN mitocondrial de uros europeos ha puesto de manifiesto una clara diferenciación genética. El haplogrupo P ha resultado ser característico de los uros de la zona occidental, central y del norte de Europa, mientras que los haplogrupos T2 y T3 se han mostrado característicos de la península Itálica.
8. El análisis del ADN antiguo de las mitocondrias de muestras europeas de ganado vacuno asociadas al Neolítico – Edad del Bronce, ha puesto de manifiesto su asociación mayoritaria al haplogrupo T3.
9. Los resultados obtenidos del análisis del ADN mitocondrial de uros italianos, han planteado la posibilidad de que la distribución geográfica europea de individuos asociados a los haplogrupos T2 y T3 antes de la llegada de los primeros taurinos domésticos hubiese sido mayor de lo que se ha considerado hasta ahora.
10. Los análisis del ADN antiguo del cromosoma Y todavía no han permitido diferenciar una contribución de los uros europeos en la formación de las cabañas ganaderas actuales.
11. Al menos en Europa, los resultados disponibles a partir del ADN mitocondrial presentan evidencias sobre la incorporación de uros procedentes de poblaciones genéticamente diferenciadas al conjunto doméstico. Este legado genético se ha descubierto en individuos de algunas razas de ganado vacuno que están catalogadas en peligro de extinción.

7.- AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento a Ana Gracia, Juan Luis Arsuaga, Ignacio Martínez y

Marian Galindo por la lectura crítica de este manuscrito, a Almudena Alcázar de Velasco y Alejandro Bonmatí por su ayuda en la realización de las figuras, así como a la Fundación Ancestros por el apoyo técnico proporcionado. Esta investigación ha sido financiada por el Ministerio de Ciencia e Innovación, Proyecto Número: CGL2009- 12703-C03-03.

8. BIBLIOGRAFÍA

- ACHILLI, A., *et alii*.
2008 Mitochondrial genomes of extinct aurochs survive in domestic cattle. *Current Biology* 18, R157-R158.
- 2009 The multifaceted origin of taurine cattle reflected by the mitochondrial genome. *PLoS ONE* 4, e5753.
- ANDERUNG, C., *et alii*.
2005 Prehistoric contacts over the Straits of Gibraltar indicated by genetic analysis of Iberian Bronze Age cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 8431-8435.
- BAIG, M., *et alii*.
2005 Phylogeography and origin of Indian domestic cattle. *Current Science* 89, 38-40.
- BAILEY, J.F., *et alii*.
1996 Ancient DNA suggests a recent expansion of European cattle from a diverse wild progenitor species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 263, 1467-1473.
- BEJA-PEREIRA, A., *et alii*.
2006 The origin of European cattle: Evidence from modern and ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 8113-8118.
- BÖKÖNYI, S.
1997 Zebras and Indian wild cattle. *Anthropozoologica* 25-26, 647-654.
- BOLLONGINO, R., *et alii*.
2006 Early history of European domestic cattle as revealed by ancient DNA. *Biology Letters* 2, 155-159.
2008 Y-SNPs do not indicate hybridisation between European aurochs and domestic cattle. *PLoS ONE* 3, e3418.
- BRADLEY, D.G., *et alii*.
1996 Mitochondrial diversity and the origins of African and European cattle *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93, 5131-5135.
1998 Genetics and domestic cattle origins. *Evolutionary Anthropology* 6, 79-86.
- BRADLEY, D.G. y MAGEE, D.A.
2006 Genetics and the origins of domestic cattle. En ZEDER, M.A., *et alii*. eds. *Documenting Domestication. New genetic and archaeological paradigms*. University of California Press, London.
- CASTRESANA, J.
2001 Cytochrome b phylogeny and the taxonomy of great apes and mammals. *Molecular Biology and Evolution* 18, 465-471.
- CÉSAR, J.
1986 *La Guerra de las Galias con las notas de Napoleón*. Ediciones Orbis, S.A, Barcelona. Traducida directamente del latín por GOYA MUNIÁIN, J. y BALBUENA, M.
- CHEN, S., *et alii*.
2010 Zebu cattle are an exclusive legacy of the South Asia Neolithic. *Molecular Biology and Evolution* 27, 1-6.
- CLUTTON-BROCK, J.
1989 Cattle in ancient North Africa. En CLUTTON-BROCK, J (ed.): *The Walking Larder. Patterns of Domestication, Pastoralism and Predation*. Unwin Hyman, London.
- 1999 *A natural history of domesticated mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CORTÉS, O., *et alii*.
2008 Ancestral matrilineages and mitochondrial DNA diversity of the Lidia cattle breed. *Animal Genetics* 39, 649-654.
- CYMBRON, T., *et alii*.
1999 Mitochondrial sequence variation suggests an African influence in Portuguese cattle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266, 597-603.
- DARWIN, C.
1859 *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. MURRAY, J. (ed), London. First Edition.
1868 *The variation of animals and plants under domestication*. MURRAY, J. (ed), London. First Edition.
- EDWARDS, C.J., BAIRD, J.F. y MACHUGH, D.E.
2007a Taurine and zebu admixture in Near Eastern cattle: a comparison of mitochondrial, autosomal and Y-chromosomal data. *Animal Genetics* 38, 520-524.
- EDWARDS, C.J., *et alii*.
2007b Mitochondrial DNA analysis shows a Near Eastern Neolithic origin for domestic cattle and no indication of domestication of European aurochs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 1377-1385.
- 2010 A complete mitochondrial genome sequence from a Mesolithic wild aurochs (*Bos primigenius*). *PLoS ONE* 5, e9255.
- EPSTEIN, H. y MASON, I.L.
1984 Cattle. En MASON, I.L. (ed.): *Evolution of domesticated animals*. Longman, London.
- FALKENBERG, M., LARSSON, N.-G. y GUSTAFSSON, C.M.
2007 DNA replication and transcription in mammalian mitochondria. *Annual Review of Biochemistry* 76, 679-699.

- FAO
- 2007 *The State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture*. RISCHKOWSKY, B. y PILLING, D. (eds.). Rome.
- GINJA, C., TELO DA GAMA, L. y PENEDO, M.C.T.
- 2009 Y chromosome haplotype analysis in Portuguese cattle breeds using SNPs and STRs. *Journal of Heredity* 100, 148-157.
- GINJA, C., *et alii*.
- 2010 Origins and genetic diversity of New World Creole cattle: inferences from mitochondrial and Y chromosome polymorphisms. *Animal Genetics* 41, 128-141.
- GÖTHERSTRÖM, A., *et alii*.
- 2005 Cattle domestication in the Near East was followed by hybridization with aurochs bulls in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, 2345-2350.
- GREEN, R.E., *et alii*.
- 2010 A draft sequence of the Neandertal Genome. *Science* 328, 710-722.
- GRIGSON, C.
- 1978 The craniology and relationships of four species of *Bos*. 4. The relationship between *Bos primigenius* Boj. and *Bos taurus* L. and its implications for the phylogeny of the domestic breeds. *Journal of Archaeological Science* 5, 123-152.
- 1980 The craniology and relationships of four species of *Bos*. 5. *Bos indicus* L. *Journal of Archaeological Science* 7, 3-32.
- HANOTTE, O., *et alii*.
- 1997 A polymorphic Y chromosome microsatellite locus in cattle. *Animal Genetics* 28, 318-319.
- 2002 African pastoralism: genetic imprints of origins and migrations. *Science* 296, 336-339.
- HELLBORG, L.
- 2004 Evolutionary studies of the mammalian Y chromosome. *Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the Faculty of Science and Technology* 951, Uppsala University, Uppsala. Ph. D. Thesis.
- HELMER, D., *et alii*.
- 2005 Identifying early domestic cattle from Pre-Pottery Neolithic sites on the Middle Euphrates using sexual dimorphism. En VIGNE, J-D, *et alii*. (eds.): *The first steps of animal domestication. New archaeozoological approaches*. Oxbow Books, Oxford.
- HIENDLEDER, S., LEWALSKI, H. y JANKE, A.
- 2008 Complete mitochondrial genomes of *Bos taurus* and *Bos indicus* provide new insights into intra-species variation, taxonomy and domestication. *Cytogenetic and Genome Research* 120, 150-156.
- KANTANEN, J., *et alii*.
- 2009 Maternal and paternal genealogy of Eurasian taurine cattle (*Bos taurus*). *Heredity* 103, 404-415.
- LAI, S.-J., *et alii*.
- 2006 Genetic diversity and origin of Chinese cattle revealed by mtDNA D-loop sequence variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38, 146-154.
- LEY, W.
- 1963 El pez pulmonado, el dódor y el unicornio. Una excursión por la zoología fantástica. Espasa-Calpe, Madrid.
- LOFTUS, R.T., *et alii*.
- 1994 Evidence for two independent domestications of cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91, 2757-2761.
- MAGEE, D.A., *et alii*.
- 2002 A partial African ancestry for the Creole cattle populations of the Caribbean. *Journal of Heredity* 93, 429-432.
- MANNEN, H., *et alii*.
- 2004 Independent mitochondrial origin and historical genetic differentiation in North Eastern Asian cattle. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32, 539-544.
- MARGULIES, M., *et alii*.
- 2005 Genome sequencing in microfabricated high-density picolitre reactors. *Nature* 437, 376-380.
- MEADOW, R.H.
- 1984 Animal domestication in the Middle East: a view from the Eastern margin. En CLUTTON-BROCK, J. y GRIGSON, C. (eds.): *Animals and archaeology, 3. Early herders and their flocks*. British Archaeological Reports, Oxford.
- 1993 Animal domestication in the Middle East: A revised view from the Eastern margin. En POSSEHL, G.L. (ed.): *Harappan civilization. A recent perspective*. American Institute of Indian Studies and Oxford & IBH Publishing CO. PVT. LTD., New Delhi.
- 1996 The origins and spread of agriculture and pastoralism in northwestern South Asia. En HARRIS, D.R. (ed.): *The origins and spread of agriculture and pastoralism in Eurasia*. UCL Press, London.
- MILLER, W., *et alii*.
- 2008 Sequencing the nuclear genome of the extinct woolly mammoth. *Nature* 456, 387-390.
- MIRETTI, M.M., *et alii*.
- 2002 African-derived mitochondria in South American native cattle breeds (*Bos taurus*): Evidence of a new taurine mitochondrial lineage. *Journal of Heredity* 93, 323-330.
- 2004 Predominant African-derived mtDNA in Caribbean and Bolivian Creole cattle is also found in Spanish cattle (*Bos taurus*). *Journal of Heredity* 95, 450-453.
- MONA, S., *et alii*.
- 2010 Population dynamic of the extinct European aurochs: genetic evidence of a north-south differentiation pattern and no evidence of post-glacial expansion. *BMC Evolutionary Biology* 10, 83.
- NAIK, S.N.
- 1978 Origin and domestication of Zebu cattle (*Bos indicus*). *Journal of Human Evolution* 7, 23-30.

- PÄÄBO, S., *et alii.*
 2004 Genetic analyses from ancient DNA. *Annual Review of Genetics* 38, 645–679.
- PAYNE, W.J.A.
 1991 Domestication: a forward step in civilization. En HICKMAN, C.G. (ed.): *Cattle genetic resources*. Elsevier, Amsterdam.
- PETERS, J., *et alii.*
 1999 Early animal husbandry in the Northern Levant. *Paléorient* 25, 27-47.
- PROTHERO, D.R. y SCHOCHE, R.M.
 2002 *Horns, tusks, and flippers: the evolution of hoofed mammals*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- RASMUSSEN, M., *et alii.*
 2010 Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo. *Nature* 463, 757-762.
- STOCK, F., *et alii.*
 2009 Cytochrome b sequences of ancient cattle and wild ox support phylogenetic complexity in the ancient and modern bovine populations. *Animal Genetics* 40, 694-700.
- SVENSSON, E. y GÖTHERSTRÖM, A.
 2008 Temporal fluctuations of Y-chromosomal variation in *Bos taurus*. *Biology Letters* 4, 752-754.
- TROY, C.S., *et alii.*
 2001 Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature* 410, 1088-1091.
- WENDORF, F. y SCHILD, R.
 1994 Are the Early Holocene cattle in the Eastern Sahara domestic or wild? *Evolutionary Anthropology* 3, 118-128.
- 1998 Nabta Playa and its role in Northeastern African prehistory. *Journal of Anthropological Archaeology* 17, 97-123.
- WILLERSLEV, E. y COOPER, A.
 2005 Ancient DNA. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, 3-16.
- ZEUNER, F.E.
 1963 *A history of domesticated animals*. Hutchinson, London.