DOI 10.14456/tjg.2015.2 Thai J. Genet. 2015, 8(1) : 1–11

ต้นกำเนิดของสุนัขบ้าน หลักฐานทางโบราณคดีและพันธุศาสตร์

Origin of domestic dog: evidence from archaeological and genetic evidence

วิภู กุตะนันท์

Wibhu Kutanan

ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยขอนแก่น ขอนแก่น 40002

Department of Biology, Faculty of Science, Khon Kaen University, Khon Kaen 40002, Thailand

E-mail: wibhu@kku.ac.th

บทคัดย่อ

สุนัขบ้าน (*Canis familiaris*) เป็นสัตว์ชนิดแรกบนโลกที่นำมาเลี้ยงโดยมนุษย์ หลักฐานทางโบราณคดีและพันธุศาสตร์ระบุว่าสุนัขบ้านสืบเชื้อสายมาจากสุนัขป่า แต่ประเด็นเรื่องถิ่นกำเนิดของสุนัขบ้านยังเป็นข้อถกเถียงระหว่างนักวิทยาศาสตร์และนักโบราณคดีว่าถิ่นกำเนิดของสุนัขบ้านอาจอยู่บริเวณตะวันออกกลางและยุโรป หรืออยู่บริเวณเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ การศึกษาล่าสุดของลำดับนิวคลีโอไทด์ของดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียพบว่าสุนัขบ้านถือกำเนิดขึ้นเพียงครั้งเดียวในบริเวณเอเชียตะวันออกเฉียงใต้เมื่อประมาณ 16,000 ปีที่ผ่านมา จากบรรพบุรุษสุนัขป่าเพศเมียจำนวนหนึ่ง ทำให้เกิดเป็นแฮโพลกรุ๊ปที่พบในสุนัขบ้านปัจจุบัน โดยเป็นแฮโพลกรุ๊ปหลักจำนวน 3 แฮโพลกรุ๊ป (A, B และ C) และสามารถแบ่งเป็นแฮโพลกรุ๊ปย่อยได้จำนวน 10 แฮโพลกรุ๊ป หลักจากที่สุนัขบ้านเริ่มแพร่กระจายออกจากเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ได้มีหลักฐานการผสมผสานระหว่างสุนัขบ้านกับสุนัขป่าในบริเวณตะวันออกกลาง และเอเชียตะวันตกเฉียงใต้ ทำให้เกิดแฮโพลกรุ๊ปย่อยเพิ่มขึ้นอีก 3 ถึง 4 กลุ่ม ในขณะที่ข้อมูลจากการศึกษาด้วยหลักฐานทางโบราณคดีและพันธุศาสตร์อีกจำนวนหนึ่ง ระบุว่าถิ่นกำเนิดของสุนัขบ้านอยู่บริเวณทวีปยุโรปและตะวันออกกลาง แต่ข้อมูลเหล่านี้ยังมีข้อด้อยหลายประการ เช่น ขาดการศึกษาตัวอย่างสุนัขในบริเวณเอเชียตะวันออกใต้ และความผิดพลาดในการระบุฟอสซิลของสุนัขโบราณ การศึกษาพันธุกรรมของสุนัขบ้านด้วยเครื่องหมายทางพันธุกรรมที่มีรูปแบบการถ่ายทอดแบบอื่น จะทำให้การสืบประวัติทางเชื้อสายและเส้นทางการอพยพของสุนัขบ้านมีความสมบูรณ์มากยิ่งขึ้น

ABSTRACT

The domestic dog (*Canis familiaris*) is regarded as the oldest domestic animal in the world. The archaeological and genetic evidence indicate that the wolf is the only ancestor of the dog. The considerable controversy among scientists and archaeologists about dog origin was arisen whether the dog has been domesticated from Middle East and mainly Europe or Southeast Asia. Recent mitochondrial DNA investigation clearly exhibited a single origin in time and place of dog domestication in Southeast Asia less than 16,000 years ago, including a high number of female foundation wolves resulting in 10 subhaplogroups within three haplogroups (A, B and C). After spread from East Asia, the dog in the Middle East and Southwest Asia formed 3 to 4 small haplogroups, indicated hybridization between dogs and wolves. Conversely, some studies based on archaeological record and genetic result described that dog origin occurred in multiple regions. However, lacking of samples from Southeast Asia and erroneous identification of fossil remains were the disadvantage of such studies. In the future, other genetic markers which differ in modes of inheritance may provide more insight into genetic history and migration of domestic dog.

คำสำคัญ: สุนัขบ้าน (*Canis familiaris*); สุนัขป่า (*Canis lupus*); ดีเอ็นเอไมโทคอนเดรีย; แฮโพลกรุ๊ป; ประวัติการสืบเชื้อสาย

Keywords: domestic dog (*Canis familiaris*); wolf (*Canis lupus*); mitochondrial DNA; haplogroup; genetic history

บทนำ

การทำการเกษตรหมายรวมถึงการเลี้ยงสัตว์และเพาะปลูกพืช เป็นกระบวนการสำคัญมากในการเปลี่ยนวิถีชีวิตของมนุษย์โบราณในยุคหินใหม่ (Neolithic Period) (มีอายุราว 9,500 ปีที่ผ่านมา) (ธนิก, 2551) จากการใช้ชีวิตแบบเร่ร่อนย้ายถิ่น มีการเก็บของป่าและล่าสัตว์เพื่อดำรงชีพ (hunter gatherer) เปลี่ยนมาใช้ชีวิตแบบตั้งหลักปักฐาน อาศัยอยู่รวมกันเป็นหมู่บ้าน มีการพัฒนาระบบสังคมแบบเกษตรกรรม จนกระทั่งสร้างอารยธรรมที่ปรากฏในมนุษย์ยุคปัจจุบัน ดังนั้นเกษตรกรรมจึงถือเป็นนวัตกรรมที่สำคัญมากต่อประวัติศาสตร์การพัฒนาสังคมของมนุษย์โบราณ (Diamond, 2002) การศึกษาประวัติศาสตร์การเลี้ยงสัตว์ นอกจากจะเข้าใจถึงต้นกำเนิดของสัตว์เลี้ยงแล้ว ยังสามารถเชื่อมโยงถึงวัฒนธรรมสมัยแรกของมนุษย์โบราณอีกด้วย (Bruford *et al*., 2003)

จากหลักฐานทางโบราณคดี สุนัขบ้าน (domestic dog) (*Canis familiaris*) เป็นสัตว์ชนิดแรกที่นำมาเลี้ยงโดยมนุษย์ (Zeder *et al*., 2006; Wang and Tedford, 2008) สุนัขบ้านเป็นสัตว์เลี้ยงที่มนุษย์นำไปด้วยเมื่อมีการเดินทางไกลหรือย้ายถิ่นฐาน วัตถุประสงค์ของการเลี้ยงสุนัขโดยมนุษย์ในแต่ละพื้นที่มีความแตกต่างกันขึ้นอยู่กับวิถีชีวิต สังคม และวัฒนธรรม เช่น เพื่อล่าหรือควบคุมสัตว์เลี้ยงชนิดอื่น ปกป้องสิ่งของ นำทาง และ ค้นหาสิ่งของ เป็นแหล่งอาหาร แหล่งเครื่องนุ่งห่ม (จากขน) และสัตว์ทดลองทางวิทยาศาสตร์ (Sutter and Ostrander, 2004; Ostrander and Wayne, 2005)

เป็นเวลากว่า 20 ปีแล้ว ที่นักวิทยาศาสตร์และนักโบราณคดีได้ศึกษาต้นกำเนิดของสุนัขบ้านว่าสืบเชื้อสายมาจากบรรพบุรุษสุนัขชนิดใด โดยมีข้อเสนอว่าสุนัขบ้านอาจมีต้นกำเนิดมาจากสุนัขป่า (wolf,*Canis lupus*) สุนัขจิ้งจอก (jackal, *Canis aureus*) หรือ สุนัขโคโยตี้ (coyote, *Canis latrans*) ชนิดใดชนิดหนึ่ง หรืออาจเกิดจากการผสมระหว่างสุนัขทั้ง 3 ชนิด (Figure 1) นอกจากการสืบเชื้อสายของสุนัขบ้านแล้ว นักวิทยาศาสตร์จำนวนมากได้พยายามค้นคว้าและศึกษาเพื่อหาคำตอบว่าการเลี้ยงสุนัขบ้านเกิดขึ้นเมื่อไร และเกิดขึ้นที่ส่วนใดของโลก (Clutton-Brock, 1995; Klütsch and Savolainen, 2011) ในปัจจุบันนักโบราณคดีและนักพันธุศาสตร์ได้เสนอข้อสรุปร่วมกันว่าสุนัขบ้านสืบเชื้อสายมาจากสุนัขป่า (Olsen and Olsen, 1977; Wayne, 1993; Vilà *et al*., 1997; Leonard *et al*., 2002; Lindblad-Toh *et al*., 2005) อย่างไรก็ตามสมมุติฐานเกี่ยวกับเวลาและสถานที่ของการเริ่มเลี้ยงสุนัขยังคงหาข้อสรุปไม่ได้จากนักโบราณคดี เนื่องจากข้อจำกัดหลายประการ (จะกล่าวในหัวข้อถัดไป) และในกลุ่มของนักวิทยาศาสตร์เองก็ยังมีข้อโต้เถียงกันอยู่ แต่จากหลักฐานทางวิทยาศาสตร์ที่ปรากฏในปัจจุบันสามารถเสนอสมมุติฐานของต้นกำเนิดสุนัขบ้านได้ 2 ข้อ คือสุนัขบ้านถือกำเนิดขึ้นเพียงครั้งเดียวและในพื้นที่เดียว (single origin) ในเอเชียตะวันออกตอนใต้ จากนั้นจึงค่อยมีการแพร่กระจายไปทั่วโลก (Savolainen *et at*., 2002; Pang *et al*., 2009) และต้นกำเนิดของสุนัขบ้านมีมากกว่า 1 ครั้งและเกิดขึ้นในหลายพื้นที่ (Vilà *et al*., 1997; Boyko *et al*., 2009; von-Holdt *et al*., 2010) ดังนั้นบทความนี้จะกล่าวถึงการศึกษาต้นกำเนิดของสุนัขบ้าน ด้วยหลักฐานทางโบราณคดีและพันธุศาสตร์

หลักฐานทางโบราณคดี

การศึกษาหลักฐานทางโบราณคดี เช่น กระดูกโบราณของสุนัขบ้านที่พบในแหล่งโบราณคดีในพื้นที่ต่างๆ อาจช่วยให้สามารถทราบถึงประวัติศาสตร์ของการเลี้ยงสุนัข และตอบคำถามว่าการเลี้ยงสุนัขเกิดขึ้นเมื่อไรและสถานที่ใด แต่ข้อจำกัดที่สำคัญมากของการศึกษาด้านโบราณคดี คือการพบหลักฐานทางโบราณคดีที่จำกัดเฉพาะบริเวณที่มีการขุดค้นอย่างมากในพื้นที่แถบทวีปยุโรปและเอเชียตะวันออกกลาง ส่งผลให้พบซากโบราณของสุนัขจำนวนมากในบริเวณดังกล่าว ทำให้นักโบราณคดีบางกลุ่มเชื่อว่าต้นกำเนิดของสุนัขบ้านอยู่ในบริเวณยุโรปและเอเชียตะวันออกกลาง แม้ว่าจะมี

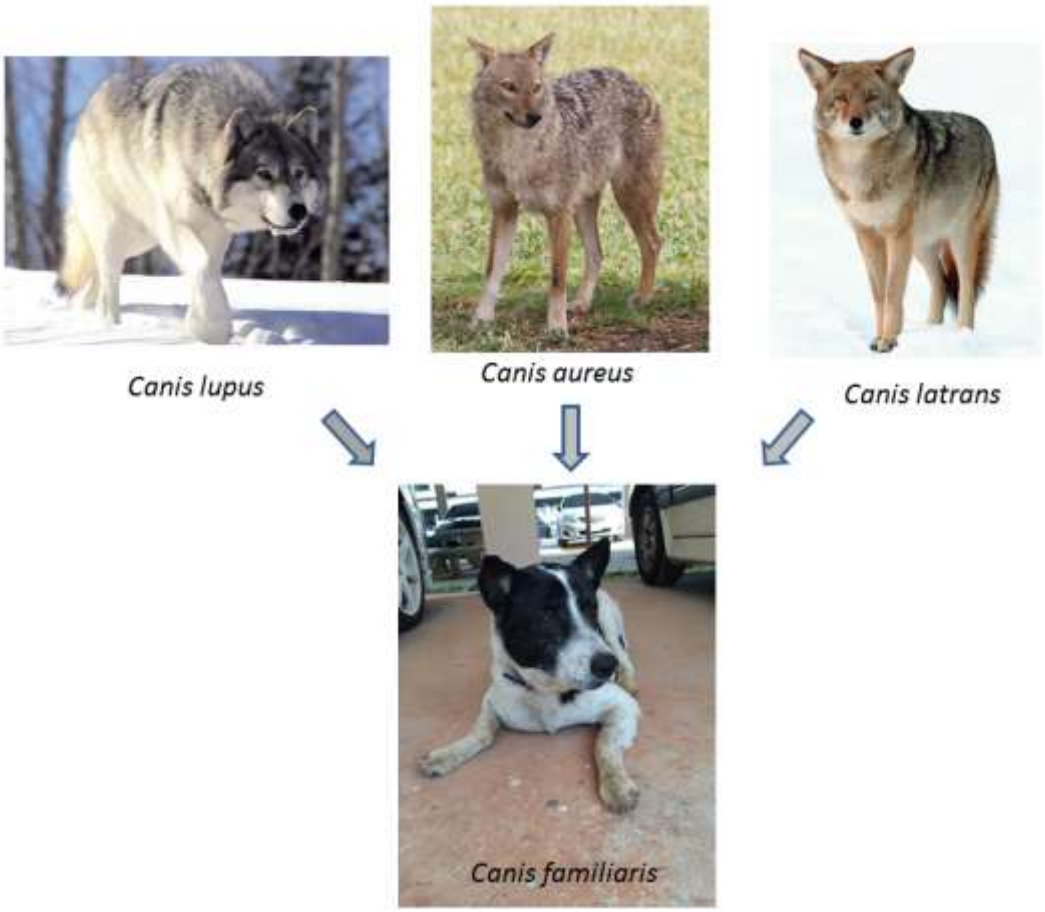

Figure 1 The images of wolf (*Canis lupus*) (http://es.wikipedia.org/wiki/Canis_lupus), jackal (*Canis aureus*) (http://en.wikipedia.org/wiki/Golden_jackal), coyote (*Canis latrans*) (http://en.wikipedia.org/wiki/Coyote#mediaviewer/File:2009-Coyote-Yosemite.jpg) and domestic dog (*Canis familiaris*) (Image courtesy of Wibhu Kutanan).

หลักฐานคัดค้านว่าสุนัขป่า ซึ่งเป็นต้นกำเนิดของสุนัขบ้านเคยอาศัยกระจายอยู่ในบริเวณทวีปอเมริกาเหนือและยูเรเซียมาก่อน (Nowak, 2003; Napierala and Uerpmann, 2010) นอกจากนี้ความไม่สมบูรณ์ของซากโบราณที่พบยังเป็นข้อจำกัดอีกประการหนึ่ง เช่น พบเฉพาะส่วนของกระดูกเครเนียม (cranium) (Sablin and Khlopachev, 2002) หรือพบเพียงบางชิ้นส่วนของกะโหลกได้แก่ส่วนของแมคซิลลา (maxilla) ไซโกมาติกัม (zygomaticum) และพาลาทินัม (palatinum) (Napierala and Uerpmann, 2010) ทำให้การระบุว่าซากโบราณที่พบว่าเป็นของสุนัขบ้านหรือสุนัขป่าโบราณอาจเกิดความสับสนได้ (Wang and Tedford, 2008) โดยเฉพาะสุนัขป่าที่อาศัยอยู่ในบริเวณโลกเก่า (old World) ซึ่งมีขนาดตัวใกล้เคียงกันกับสุนัขบ้าน เนื่องจากมีการลดขนาดของสุนัขป่าและสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมอื่นๆ อีกหลายชนิด ในสมัยไพลส์โตซีน (Pleistocene) ราว 10,000 ถึง 12,000 ปีที่ผ่านมา เพื่อปรับตัวให้เข้ากับสภาพภูมิอากาศของโลกที่มีอุณหภูมิสูงขึ้นหลังจากยุคน้ำแข็งยุคสุดท้าย (Davis, 1981) นอกจากนี้การเลี้ยงสุนัขป่าของมนุษย์โบราณจะมีการคัดเลือกสุนัขป่าที่มีขนาดตัวเล็กไว้ขยายพันธุ์ เนื่องจากสามารถขนย้ายได้สะดวก และจำนวนมากในพื้นที่จำกัด ทั้งยังสิ้นเปลืองอาหารน้อยกว่าสุนัขป่าที่มีขนาดตัวใหญ่ ดังนั้นปัจจัยการคัดเลือกตามธรรมชาติและการคัดเลือกโดยมนุษย์จึงเป็นสาเหตุทำให้สุนัขบ้านในปัจจุบันมีขนาดตัวเล็กลง (Davis, 1981) ในปี ค.ศ. 2000 ทฤษฎีการลดขนาดตัวของสุนัขได้มีการทดลองยืนยัน โดย Musil (2000) ซึ่งแสดงให้เห็นว่าโครงสร้างร่างกายของสุนัขป่าที่ถูกกักขัง เช่น ขนาดตัว ความยาวของปาก ส่วนของกะโหลกด้านหน้า ฟัน และขนาดของสมอง จะมีขนาดเล็กลงภายในระยะเวลาไม่กี่ชั่วรุ่น จึงยืนยันได้ว่าการลดขนาดของสุนัขป่าสามารถเกิดขึ้นได้จริง

Olsen and Olsen (1977) เสนอว่าสุนัขป่าในประเทศจีน (Chinese wolves) มีลักษณะทางสัณฐานวิทยาบางอย่าง เช่น ส่วนของขากรรไกรล่าง คล้ายกับสุนัขบ้าน ดังนั้นจึงคาดว่าสุนัขบ้านสืบเชื้อสายมาจากสุนัขป่าในประเทศจีน ต่อมาได้มีการประมาณอายุของกระดูกสุนัขโบราณที่พบทางตอนเหนือของประเทศจีน พบว่ามีอายุประมาณ 10,000 ปี (Underhill, 1997; Jing, 2008) อย่างไรก็ตามเนื่องจากสภาพทางกายภาพของดินในประเทศจีนส่วนใหญ่มีสภาวะเป็นกรด ส่งผลให้ซากสิ่งมีชีวิตสลายตัวเร็วกว่าดินในพื้นที่อื่น ดังนั้นหลักฐานทางโบราณคดีที่พบในแหล่งโบราณคดี ประเทศจีน จะพบเครื่องปั้นดินเผาและเครื่องมือหินเป็นส่วนใหญ่ แต่พบกระดูกของสัตว์จำนวนน้อย และแม้ว่าจะพบซากโบราณของสุนัขในประเทศจีนจำนวนหนึ่ง แต่ตัวอย่างเหล่านี้เป็นของสุนัขป่าไม่ใช่สุนัขบ้าน (Klütsch and Savolainen, 2011) ดังนั้นจากหลักฐานกระดูกสุนัขโบราณที่พบในประเทศจีนจึงไม่เพียงพอที่จะระบุว่าสุนัขบ้านมีต้นกำเนิดอยู่ในพื้นที่บริเวณประเทศจีนปัจจุบัน แต่กระดูกโบราณที่พบในหลุมฝังศพ สามารถประมาณอายุได้ประมาณ 10,000 ปี (Morey, 2006) จึงสรุปได้เพียงว่าสุนัขและมนุษย์มีความสัมพันธ์มาอย่างน้อย 10,000 ปี

หลักฐานทางพันธุศาสตร์

เครื่องหมายทางพันธุกรรมที่ใช้ศึกษาประวัติการสืบเชื้อสายของสุนัขบ้านมีหลายชนิดทั้งดีเอ็นเอบนออโตโซม โครโมโซมวาย และดีเอ็นเอไมโทคอนเดรีย แต่ชนิดที่ได้รับความนิยมมากที่สุดคือดีเอ็นเอไมโทคอนเดรีย เนื่องจากมีคุณสมบัติที่เหมาะสมหลายประการ เช่น มีจำนวนชุดมากในเซลล์ จึงสามารถเพิ่มปริมาณดีเอ็นเอได้สำเร็จทั้งในตัวอย่างจากสุนัขปัจจุบัน และจากตัวอย่างกระดูกโบราณ และมีความผันแปรสูงสามารถแยกแยะสุนัขแต่ละตัวได้ นอกจากนั้นดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียไม่เกิดรีคอมบิเนชั่น และถ่ายทอดผ่านทางเพศเมียเท่านั้น ทำให้การแปลผลไม่ยุ่งยาก ดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของสุนัขบ้าน มีขนาด 16,727 คู่เบส ประกอบด้วยบริเวณควบคุม (control region, CR) หรือ D-loop ขนาด 1,270 คู่เบส (ตำแหน่ง 15,458 ถึง 16,127) ซึ่งภายในบริเวณควบคุมประกอบด้วยบริเวณที่มีความหลากหลายสูง (hypervariable region, HV) อยู่ 2 บริเวณ (HVI และ HVII) และมีบริเวณ Variable Number of Tandem Repeats (VNTR) ขั้นอยู่ระหว่างกลาง (Figure 2) (Verscheure *et al*., 2013)

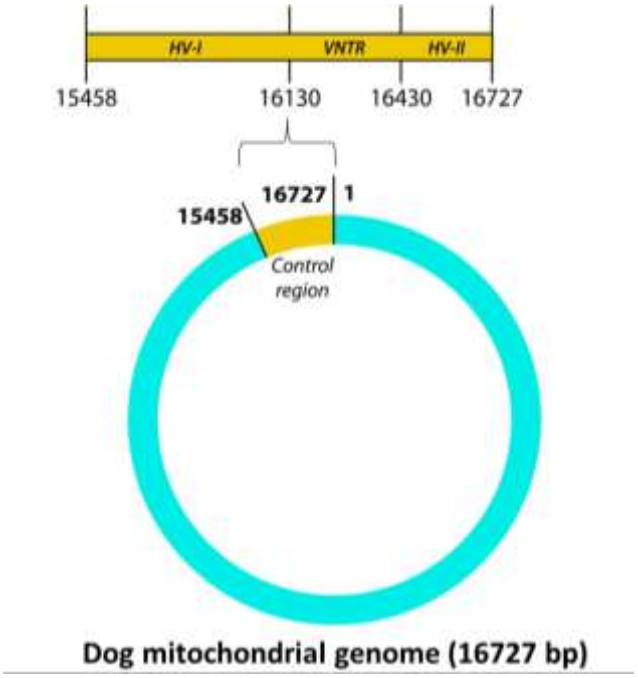

Figure 2 Mitochondrial DNA of domestic dog and its 1,200 bp non-coding control region comprising of two hypervariable regions (HV-I and HV-II) separated by a Variable Number of Tandem Repeats (VNTR) region (Modified from Verscheure *et al*., 2013).

เนื่องจากดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียไม่เกิดรีคอมบิเนชัน และถ่ายทอดไปด้วยกันจากรุ่นสู่รุ่นผ่านทางเพศเมีย ในรูปแบบของแฮโพลไทป์ (haplotype) ดังนั้นการศึกษาต้นกำเนิดของสุนัขจึงอาศัยหลักการเปรียบเทียบลำดับนิวคลีโอไทด์ของดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียระหว่างสุนัขบ้านจากทั่วโลก และ/หรือสุนัขป่า ถ้ารูปแบบของแฮโพลไทป์ที่ศึกษาทั้งหมดมีความคล้ายคลึงกัน อาจสันนิษฐานได้ว่าสุนัขบ้านทั่วโลกมีต้นกำเนิดร่วมกัน แต่ถ้าหากรูปแบบแฮโพลไทป์ที่ศึกษามีความแตกต่างกันมาก แสดงว่าสุนัขบ้านในแต่ละพื้นที่ก็น่าจะมีต้นกำเนิดที่ต่างกัน (Klütsch and Savolainen, 2011) การศึกษาดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของสุนัขบ้านเริ่มตั้งแต่ปี ค.ศ. 1997 โดย Vilà *et al.* ซึ่งเสนอว่าสุนัขบ้านมีต้นกำเนิดหลายครั้ง (multiple origin) จากหลายพื้นที่ทั่วโลก ราว 100,000 ปีที่ผ่านมา โดยสมมุติฐานนี้ได้รับการสนับสนุนจากผลงานวิจัยมากมาย (Lindblad-Toh *et al*., 2005; Ostrander and Wayne, 2005; Vilà *et al*., 2005; Morey, 2006; Zeder *et al*., 2006; Boyko *et al*., 2009) แต่ก็มีการคัดค้านสมมุติฐานดังกล่าว โดย Savolainen *et al*. (2002) เสนอว่าต้นกำเนิดของสุนัขน่าจะเกิดขึ้นเพียงครั้งเดียวเมื่อประมาณ 15,000 ปีก่อนในแถบเอเชียตะวันออกเพราะเป็นบริเวณที่สุนัขบ้านมีความหลากหลายของดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียสูงที่สุด อย่างไรก็ตามสมมุติฐานทั้งสองยังไม่สามารถระบุพื้นที่จำเพาะซึ่งเป็นต้นกำเนิดของสุนัขบ้านได้ เนื่องจากมีข้อจำกัดทั้งจำนวนตัวอย่างของสุนัขที่ศึกษา และความยาวของลำดับนิวคลีโอไทด์ดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียซึ่งใช้เพียงบริเวณควบคุมเท่านั้น ในปี ค.ศ. 2009 Pang *et al*. ได้ศึกษาดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของสุนัขบ้านที่ครอบคลุมมากที่สุด โดยสุนัขบ้านจากทั่วทั้งยูเรเซียและแอฟริกา จำนวน 1,543 ตัว และสุนัขบ้านจากอเมริกา จำนวน 33 ตัว รวมทั้งสุนัขป่าอีกจำนวน 40 ตัว ด้วยการหาลำดับนิวคลีโอไทด์ดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียทั้งบริเวณควบคุม (ความยาว 582 คู่เบส) และเกือบทั่วทั้งจีโนม (ความยาว 16,195 คู่เบส) ผลการศึกษาพบว่าสามารถแบ่งดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของสุนัขออกเป็น 6 เคลดหลัก (clade) คือ A ถึง F (Figure 3) โดยสุนัขบ้านเกือบทั้งหมด ถูกจัดอยู่ในเคลด A B และ C ซึ่งภายในเคลดดังกล่าวมีแฮโพลไทป์จำนวนทั้งหมด 14 แฮโพลไทป์ ซึ่งจะเป็นแฮโพลไทป์ที่พบร่วมกันในเกือบทุกประชากรที่ศึกษา จึงเรียกแฮโพลไทป์เหล่านี้ว่า universally occurring haplotype (UT) การที่พบแฮโพลไทป์เพียงไม่กี่ชนิดและมีค่าความถี่คล้ายกันในตัวอย่างของสุนัขบ้านทั่วโลก จึงอาจอนุมานว่าต้นกำเนิดของสุนัขบ้านเกิดขึ้นเพียงครั้งเดียว

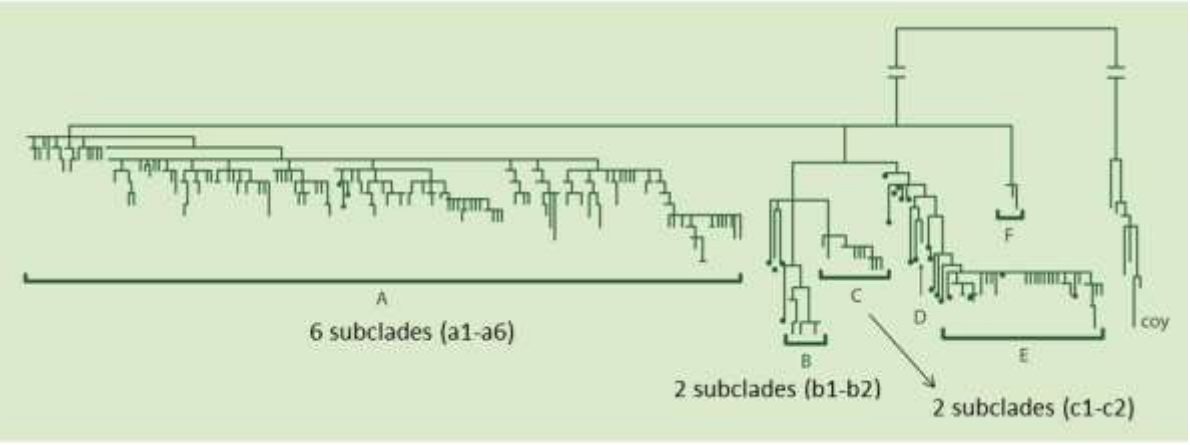

Figure 3 The neighbor-joining tree based on maximum likelihood showing genetic relatedness among dog (unlabeled) and wolf (filled circle) haplotypes, rooted by coyote (coy) sequences. There are six main phylogenetic clades (A–F) of dog haplotypes. Within clade A, B and C, total ten subclades based on minimum spanning network were identified, including six subclades (a1 to a6) of A, 2 subclades (b1 and b2) of B and 2 subclades (c1 and c2) of C (Modified from Pang *et al*., 2009).

เมื่อพิจารณาลำดับนิวคลีโอไทด์ของดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียทั้งจีโนม พบว่าภายในเคลดหลัก A B และ C ประกอบด้วยเคลดย่อยอีก จำนวน 10 เคลดย่อย คือ 6 2 และ 2 เคลดย่อย ในเคลด A B และ C ตามลำดับ เมื่อเปรียบเทียบความถี่ของ UT และจำนวนเคลดย่อยที่พบภายในแต่ประชากรพบว่า ประชากรสุนัขบ้านทางตอนใต้ของแม่น้ำแยงซีเกียง (Yangtze River) ในประเทศจีน มีความถี่ของ UT ต่ำที่สุดและมีจำนวนเคลดย่อยสูงที่สุด แสดงถึงความหลากหลายทางพันธุกรรมสูงสุด ดังนั้น Pang *et al*. (2009) จึงเสนอว่าสุนัขบ้านมีถิ่นกำเนิดบริเวณตอนใต้ของแม่น้ำแยงซีเกียง (Yangtze River) ในประเทศจีน (Figure 4) จากนั้นความหลากหลายทางพันธุกรรมจะค่อยๆ ลดลง เมื่อเข้าสู่บริเวณเอเชียตะวันตก ยุโรป และแอฟริกา เมื่อเปรียบเทียบรูปแบบของความหลากหลายทางพันธุกรรมของสุนัขบ้านกับมนุษย์มีลักษณะคล้ายคลึงกัน แต่มนุษย์จะมีค่าหลากหลายทางพันธุกรรมสูงที่สุดในแอฟริกา จึงมีการเสนอทฤษฎีอพยพออกจากแอฟริกา (Out of Africa) ของมนุษย์ นอกจากนี้การศึกษาลำดับนิวคลีโอไทด์ของดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียทั้งจีโนม ทำให้สามารถประมาณได้ว่าสุนัขบ้านมีต้นกำเนิดมาจากสุนัขป่า เมื่อประมาณ 5,400 ถึง 16,300 ปีที่แล้ว โดยมีจำนวนสุนัขป่าที่เป็นต้นกำเนิดอย่างน้อย 51 ตัว

การอพยพของสุนัขบ้านจากถิ่นกำเนิดในเอเชียตะวันออกตอนใต้เข้าสู่ทวีปอื่น ได้มีรายงานจากผลการศึกษาของ Savolainen *et al*. (2004) พบว่าดินโก้ (dingo) (Figure 5) สุนัขจรจัดที่พบในทวีปออสเตรเลีย มีเชื้อสายทางเพศเมียร่วมกับสุนัขในเอเชียตะวันออกตอนใต้ จากการศึกษาดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของสุนัขดินโก้จำนวน 211 ตัว ในทวีปออสเตรเลีย และเปรียบเทียบกับดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของสุนัขบ้านทั่วทุกทวีปและสุนัขป่า พบแฮโพลไทป์ที่ตั้งชื่อว่า A29 เป็นแฮโพลไทป์หลักที่พบในดินโก้และสุนัขบ้านในเอเชียตะวันออก หมู่เกาะเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ และอเมริกา ส่วนแฮโพลไทป์ที่พบเฉพาะในดินโก้ อีกจำนวน 19 แฮโพลไทป์ จะเป็นแฮโพลไทป์ที่สืบสาย (derived haplotype) มาจาก A29 จากการประมาณอายุของแฮโพลไทป์พบว่าดินโก้อพยพเข้าสู่ทวีปออสเตรเลียเมื่อประมาณ 5,000 ปีที่ผ่านมา สอดคล้องกับการอพยพของมนุษย์กลุ่มที่พูดภาษาตระกูลออสโตรนีเซียนจากทางประเทศจีนตอนใต้เข้าสู่หมู่เกาะในเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ (Austronesian expansion) โดยอพยพ

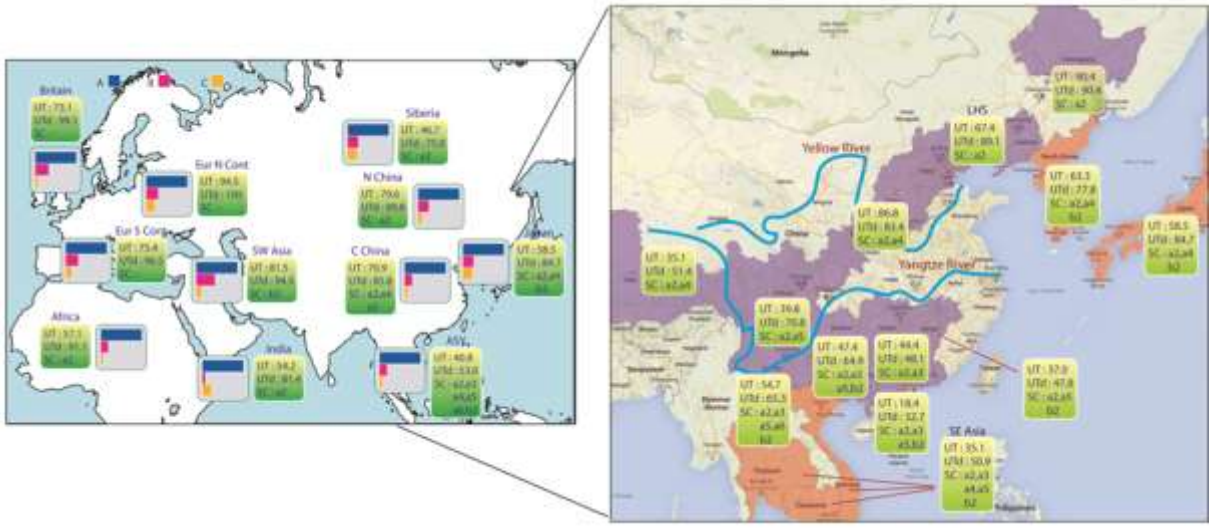

Figure 4 mtDNA haplogroup distribution of dogs across the Old World. The proportion of individuals in bar chart having clades A, B, and C exhibit by blue pink and yellow, respectively. UT is the proportion of individuals having one of the 14 universally occurring haplotypes. UTd refers to the proportion having a UT-derived haplotype, that is, a haplotype that is either a UT or differs by a single substitution from a UT. SC means the representation of the 6 nonuniversal (of the totally 10) subclades of clades A, B, and C (Modified from Pang *et al*., 2009).

ผ่านเกาะไต้หวัน ฟิลิปปินส์ อินโดนีเซีย ติมอร์ และเข้าสู่ทวีปออสเตรเลียในที่สุด นอกจากสุนัขบ้านแล้ว ไก่ และหมู ยังมีรูปแบบของการอพยพเข้าสู่ทวีปออสเตรเลียเช่นเดียวกับสุนัข ซึ่งเป็นผลมาจากการอพยพของมนุษย์นั่นเอง Savolainen *et al*. (2004) พบว่าในช่วงเวลาการอพยพ ดินโก้มีการแยกตัวจากสุนัขประชากรอื่นเป็นระยะเวลากว่าหลายพันปี ทำให้มีการสะสมแฮโพลไทป์ที่จำเพาะจำนวนมาก การศึกษาครั้งนี้ยังพบประเด็นสำคัญคือสุนัขนิวกินี (the new Guinea Singing dog) ซึ่งอาศัยอยู่ในป่าบนที่ราบสูงนิวกินีมีดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียที่อยู่ในแฮโพลไทป์ A29 ร่วมกับดินโก้และสุนัขบ้านจากเอเชียตะวันออกตอนใต้ ซึ่งผลดังกล่าวสอดคล้องกับการศึกษาทางด้านพฤติกรรม (Koler-Matznick *et al*., 2003) ดังนั้นทั้งดินโก้และสุนัขนิวกินีน่าจะมีต้นกำเนิดมาจากสุนัขในเอเชียตะวันออกตอนใต้

สำหรับในบริเวณเอเชียตะวันตก Ardalan *et al.* (2011) ศึกษาดีเอ็นเอไมโทเดรียของสุนัขบ้านในเอเชียตะวันตกเฉียงใต้ จำนวน 345 ตัวและเปรียบเทียบกับดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของสุนัขบ้านทั่วโลก จำนวน 1,556 ตัว ผลการศึกษายังยืนยันต้นกำเนิดของสุนัขบ้านว่าอยู่ในบริเวณทางตอนใต้ของประเทศจีน นอกจากนี้ยังมีประเด็นที่สำคัญ คือการปรากฏของแฮโพลกรุ๊ป d2 จำนวน 4 แฮโพลไทป์ (ร้อยละ 2.6) ซึ่งจำเพาะต่อสุนัขบ้านแถบเอเชียตะวันตกตอนใต้ คือ working mastiffs (Kangal และ Torkaman) และ sighthound (Persian Greyhouse) และพบในสุนัขที่แอฟริกาตอนเหนือ คือ sighthound (Azawakh) (Figure 5) การปรากฏของแฮโพลกรุ๊ป d2 นี้ไม่น่าจะเกิดจากการแยกตัวของประชากรสุนัขในเอเชียตะวันตก เพราะถ้าเกิดเหตุการณ์ดังกล่าวจะทำให้ค่าความถี่ของแฮโพลกรุ๊ป d2 มีค่าสูง ดังนั้นการพบแฮโพลกรุ๊ป d2 จำนวนน้อย จึงคาดว่าเกิดจากการผสมผสานระหว่างสุนัขบ้านกับสุนัขป่า (dog-wolf hybridization)

การศึกษาดีเอ็นเอโบราณ

ประวัติการสืบเชื้อสายและการอพยพของสุนัขบ้านจากถิ่นกำเนิดในเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ จะมีความสมบูรณ์มากยิ่งขึ้นถ้ามีการเปรียบเทียบดีเอ็นเอโบราณที่ได้จากโครงกระดูกที่ขุดค้นพบ และดีเอ็นเอปัจจุบันของสุนัขบ้านและสุนัขป่า เพราะการเปรียบเทียบดีเอ็นเอโบราณและดีเอ็นเอปัจจุบันของสุนัขบ้านอาจทำให้ทราบข้อมูลพันธุกรรมว่าสุนัขบ้านในอดีตมีแฮโพลกรุ๊ป A, B และ C ดังที่ปรากฏในสุนัขปัจจุบันหรือไม่ นอกจากนี้ยังอาจทำให้ทราบถึงพันธุกรรมของสุนัขป่าในอดีตว่าเป็นอย่างไร เหมือนกับสุนัขป่าและสุนัขบ้านในปัจจุบันหรือไม่ จากสมมุติฐานที่กล่าวว่าสุนัขป่าปัจจุบันมีการผสมผสานกับสุนัขบ้าน (Wronski and Macasero, 2008; Anderson *et al*., 2009; Iacolina *et al*., 2010) และการปรากฏของแฮโพลกรุ๊ป d2 ในสุนัขแถบเอเชียตะวันตกตอนใต้ (Ardalan *et al*., 2011) ตะวันออกกลาง และทะเลเมดิเตอร์เรเนียน (Klütsch *et al*., 2011) ซึ่งคาดว่าเกิดจากการผสมผสานระหว่างสุนัขบ้านกับสุนัขป่า สมมุติฐานดังกล่าวจะสามารถพิสูจน์ได้เมื่อมีการศึกษาดีเอ็นเอโบราณของสุนัขบ้านและสุนัขป่า แต่จนกระทั่งปัจจุบัน ยังไม่พบการศึกษาใดที่ระบุว่าสุนัขป่าปัจจุบัน สุนัขป่าโบราณ และสุนัขบ้านโบราณมีแฮโพลกรุ๊ป d2 ดังนั้นการศึกษาดีเอ็นเอโบราณจากโครงกระดูกสุนัขให้มากขึ้นในอนาคต จะช่วยยืนยันและชี้ให้เห็นภาพการผสมผสานระหว่างสุนัขบ้านกับสุนัขป่าในอดีตได้ดียิ่งขึ้น (Flagstad *et al*., 2003; Malmström *et al*., 2008)

การศึกษาต้นกำเนิดของสุนัขบ้านปัจจุบันในทวีปอเมริกาเหนือมีความยากลำบาก เนื่องจากยีนพูลได้รับการผสมจากสุนัขบ้านในทวีปยุโรป ซึ่งเกิดจากอิทธิพลของการอพยพของมนุษย์จากยุโรปเข้าสู่อเมริกา ดังนั้นการวิเคราะห์ดีเอ็นเอของสุนัขโบราณในอเมริกาจะทำให้ศึกษาต้นกำเนิดของสุนัขบ้านในอเมริกาได้น่าเชื่อถือมากยิ่งขึ้น (Klütsch and Savolainen, 2011)

Leonard *et al*. (2002) วิเคราะห์ดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของชิ้นส่วนสุนัขบ้านโบราณ จำนวน 23 ชิ้น ที่ขุดค้นพบในแหล่งโบราณคดี ที่อะลาสก้า แมคซิโก เปรู และโบลิเวีย โดยเปรียบเทียบข้อมูลกับดีเอ็นเอของสุนัขป่าและสุนัขบ้านในปัจจุบัน พบว่าตัวอย่างสุนัขบ้านโบราณในอเมริกา (โลกใหม่) มีต้นกำเนิดมาจากสุนัขที่อาศัยอยู่ในโลกเก่า เนื่องจากมีแฮโพลกรุ๊ป A, B และ C นอกจากนี้ Deguilloux *et al*., (2009) ศึกษาดีเอ็นเอของสุนัขบ้านโบราณและสุนัขป่าโบราณ ที่พบใน Villeneuve-Tolosane ทางตะวันออกเฉียงใต้ของยุโรป ซึ่งมีอายุอยู่ในสมัยยุคหินใหม่ตอนกลาง (อายุราว 6,000 ถึง 5,800 ปีที่

ผ่านมา) ผลการศึกษาพบว่ามีแฮโพลไทป์ที่ถูกจัดอยู่ในแฮโพลกรุ๊ป C นอกจากนี้ Malmström *et al*. (2008) ยังรายงานการศึกษาตัวอย่างของสุนัขโบราณในแหล่งโบราณคดีที่อยู่ในสมัยหินใหม่ (อายุราว 5,300 ถึง 4,500 ปีที่ผ่านมา) และสมัยกลาง (Medieval) (อายุราว 1,000 ถึง 500 ปีที่ผ่านมา) ที่พบในประเทศสวีเดน พบว่าดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของตัวอย่างทั้งหมดจัดในแฮโพลกรุ๊ป A และ C

Verginelli *et al*., (2005) ได้วิเคราะห์ตัวอย่างโบราณของสัตว์พวกเคนิด (canid) ที่พบในประเทศอิตาลี จำนวน 5 ตัวอย่าง พบว่ามีจำนวน 2 ตัวอย่าง ระบุว่าเป็นของสุนัขโบราณที่มีอายุระหว่าง 4,110 ถึง 3,040 ปีที่ผ่านมา จากการวิเคราะห์ดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียพบว่าถูกจัดให้อยู่ในแฮโพลไทป์ A และ C ตามลำดับ ส่วนที่เหลืออีก 3 ตัวอย่าง ไม่สามารถระบุได้ว่าเป็นของสุนัขบ้านหรือสุนัขป่า โดย 2 ตัวอย่างสามารถประมาณอายุได้ 10,000 ปี และตัวอย่างสุดท้ายมีอายุราว 15,000 ปี โดยดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของ 2 ตัวอย่างแรก จัดอยู่ในแฮโพลกรุ๊ป A และ B และตัวอย่างสุดท้ายอยู่ในกลุ่ม C จากการศึกษาดีเอ็นเอโบราณที่ผ่านมาพบว่าแฮโพลกรุ๊ป A, B และ C ถือกำเนิดขึ้นในสุนัขบ้านโบราณแถบทวีปยุโรปและอเมริกาเหนือเหมือนกับแฮโพลกรุ๊ปของสุนัขบ้านในปัจจุบัน ดังนั้นสุนัขในปัจจุบันและสุนัขบ้านโบราณน่าจะมีเชื้อสายเดียวกัน

การศึกษาดีเอ็นเอของสุนัขบ้านในประเทศไทย

จากผลการศึกษาของ Savolainen *et al*. (2004) ที่ระบุเส้นทางการอพยพของสุนัขบ้านจากทางตอนใต้ของเอเชียตะวันออกเข้าสู่ทวีปออสเตรเลียว่าสอดคล้องกับวัฒนธรรมของประชากรที่พูดภาษาตระกูลออสโตรนีเซียน โดยมีการอพยพผ่านทางเกาะไต้หวัน ฟิลิปปินส์ และอินโดนีเซีย อย่างไรก็ตามการศึกษาดังกล่าวมีข้อด้อยคือไม่มีตัวอย่างสุนัขบ้านในประเทศไทย ซึ่งเป็นหนึ่งในหลายประเทศที่ตั้งอยู่บนแผ่นดินหลักของเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ (mainland Southeast Asia) เปรียบเสมือนสะพานเชื่อมระหว่างประเทศจีนทางตอนใต้และหมู่เกาะในประเทศอินโดนีเซีย ดังนั้นจึงอาจเป็นไปได้ว่าการอพยพของสุนัขอาจจะผ่านเส้นทางที่เป็นแผ่นดินหลักของเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ด้วยกลุ่มคนอีกกลุ่มที่ไม่ใช่พวกออสโตรนีเซีย จากหลักฐานทางโบราณคดีพบว่าดินแดนที่เป็นประเทศไทยในปัจจุบัน มีกลุ่มคนเก่าแก่ที่มีวัฒนธรรม อาศัยอยู่ตั้งแต่สมัยก่อนประวัติศาสตร์ โดยเฉพาะในช่วงเวลาสมัยหินใหม่ (อายุราว 7,000 ถึง 5,000 ปีที่ผ่านมา) ซึ่งเป็นช่วงเวลาที่สุนัขบ้านได้แพร่กระจายจากทางตอนใต้ของประเทศจีนไปยังพื้นที่อื่นของโลก จากการขุดค้นแหล่งโบราณคดีในประเทศไทย พบกระดูกของสุนัข ที่แหล่งขุดค้นบ้านเชียง อำเภอหนองหาน จังหวัดอุดรธานี (พลาดิสัย, 2547) แสดงถึงการปรากฏของสุนัขในช่วงเวลาและสถานที่ที่อาจเป็นทางผ่านของสุนัขเหล่านั้นได้ ดังนั้นการศึกษาเพิ่มเติมดีเอ็นเอของสุนัขบ้านในประเทศไทย ซึ่งมีหลากหลายสายพันธุ์ เช่น พันธุ์หลังอาน และพันธุ์บางแก้ว (Figure 5) จะสามารถช่วยให้การสืบประวัติทางเชื้อสายและการอพยพของสุนัขมีความสมบูรณ์มากยิ่งขึ้น

บทสรุป

จากการศึกษาดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของสุนัขบ้าน พบว่าสุนัขบ้านมีถิ่นกำเนิดในแถบเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ เมื่อประมาณ 10,000 ถึง 16,000 ปีที่ผ่านมา ผลการศึกษาดีเอ็นเอไมโทคอนเดรียของสุนัขโบราณพบแฮโพลกรุ๊ปทั้ง A, B และ C เหมือนกับที่พบในสุนัขบ้านปัจจุบัน แสดงถึงการมีเชื้อสายเดียวกัน นอกจากนี้ยังพบว่าจำนวนสุนัขป่าที่เป็นต้นกำเนิดของสุนัขบ้าน มีอย่างน้อย 50 ตัวอย่างไรก็ตามผลการศึกษาจากนักโบราณคดีและนักวิทยาศาสตร์อีกกลุ่ม ระบุว่าถิ่นกำเนิดของสุนัขบ้านอาจอยู่บริเวณตะวันออกกลาง และ ยุโรป แต่การศึกษาเหล่านี้ยังไม่สมบูรณ์ เนื่องจากไม่มีตัวอย่างของสุนัขจากบริเวณเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ และปัญหาการระบุซากฟอสซิลของสุนัขโบราณ แม้ว่าการศึกษาจากพหุสาขาวิชาเพื่อติดตามต้นกำเนิดของสุนัขบ้านยังคงไม่ชัดเจน แต่การศึกษาล่าสุดโดยอาศัยดีเอ็นเอไมโทคอน เดรีย สามารถอนุมานว่าสุนัขบ้านมีถิ่นกำเนิดอยู่ในเบริเวณเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ การศึกษาพันธุกรรมของสุนัขบ้านจากตัวอย่างสุนัขที่มากขึ้นจากทุกพื้นที่ทั่วโลกและทุกสายพันธุ์ด้วยเครื่องหมายทางพันธุกรรมหลากหลายรูปแบบ ทั้งที่มีการถ่ายทอดผ่านทางเพศผู้ เช่น ลำดับเบสบนโครโมโซมวาย และที่มีการถ่ายทอดผ่านทางเพศผู้และเพศเมีย เช่น สนิปบนออโตโซม จะช่วยทำให้เข้าใจต้นกำเนิดและการอพยพของสุนัขบ้านจะมีความสมบูรณ์มากยิ่งขึ้นต่อไป

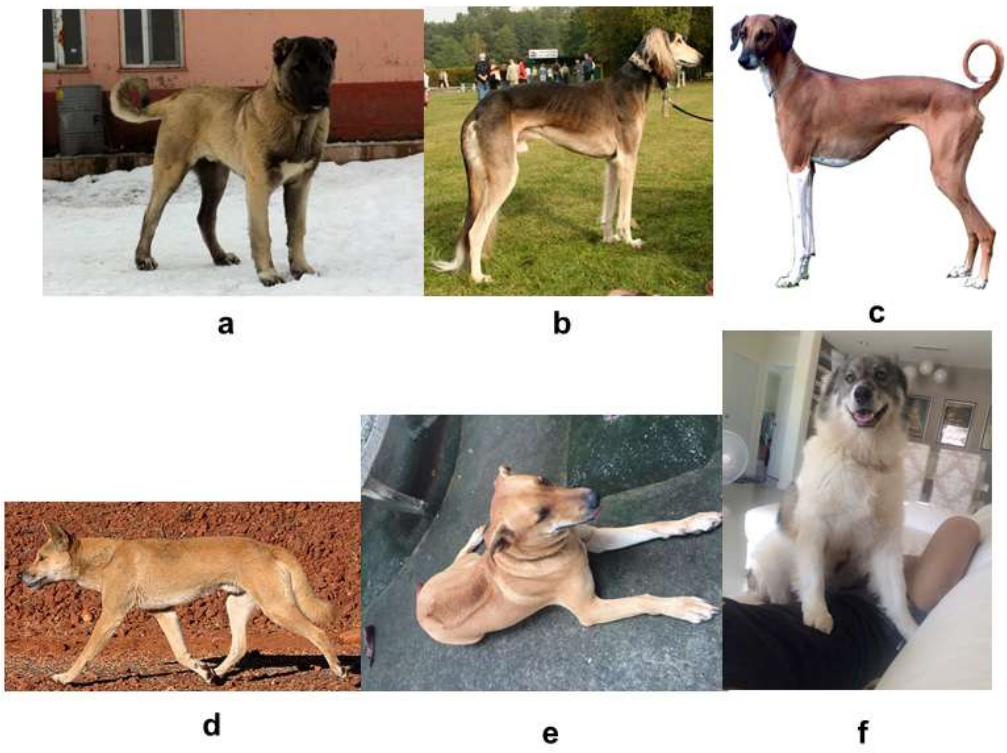

Figure 5 The domestic dogs (*Canis familiaris*). (a) the working mastiffs (Kangal) (http://en.wikipedia.org/wiki/Kangal_dog#mediaviewer/File:Kral_jrrrrrrrrrrrrrrrrr.jpg) (b) the sighthound (Persian Greyhouse) (http://en.wikipedia.org/wiki/Saluki#mediaviewer/File:Chart_perski_f444.jpg) (c) the sightound (Azawakh) (http://en.wikipedia.org/wiki/Azawakh#mediaviewer/File:Azawakh_bitch_Shira-tb.jpg) (d) the dingo (http://en.wikipedia.org/wiki/Dingo#mediaviewer/File:Dingo_walking.jpg) (e) the Thai Ridgeback (Image courtesy of Wibhu Kutanan) (f) the Thai Bangkaew (Image courtesy of Wibhu Kutanan).

เอกสารอ้างอิง

ธนิก เลิศชาญฤทธิ์ (2551) รากเหง้าเผ่าพันธุ์มนุษย์ วิวัฒนาการทางชีววิทยาและวัฒนธรรม สำนักพิมพ์แห่งจุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย กรุงเทพฯ

พลาดิสัย สิทธิธัญกิจ (2547) ประวัติศาสตร์ไทย บริษัท ตถาตา พับลิเคชั่น จำกัด กรุงเทพฯ

Anderson TM, vonHoldt BM, Candille SI, Musiani M, Greco C, Stahler DR, Smith DW, Padhukasahasram B, Randi E, Leonard JA *et al*. (2009) Molecular and evolutionary history of melanism in North American gray wolves. Science 323: 1339–1343.

Ardalan A, Kluetsch C, Zhang A, Erdogan M, Uhlén M, Houshmand M, Tepeli C, Ashtiani SRM, Savolainen P (2011) Comprehensive study of mtDNA among Southwest Asian dogs contradicts independent domestication of wolf, but implies dog–wolf hybridization. Ecol Evol 1: 373–385.

Boyko AR, Boyko RH, Boyko CM, Parker HG, Castelhano M, Corey L, Degenhardt J, Auton A, Hedimbi M, Kityo R (2009) Complex population structure in African village dogs and its implications for inferring dog domestication history. Proc Natl Acad Sci USA 106: 13903–13908.

Bruford MW, Bradley DG, Luikart G (2003) DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. Nat Rev Genet 4: 900–910.

Clutton-Brock TH, Parker GA (1995) Punishment in animal societies. Nature 373: 209–216.

Davis SJM (1981) The effects of temperature change and domestication on the body size of

Late Pleistocene to Holocene mammals of Israel. Paleobiology 7: 101–114.

Deguilloux MF, Moquel J, Pemonge MH, Colombeau G (2009) Ancient DNA supports lineage replacement in European dog gene pool: insight into Neolithic southeast France. J Archaeol Sci 36: 513–519.

Diamond J (2002) Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. Nature 418: 700–707.

Flagstad Ø, Walker CW, Vilà C, Sundqvist AK, Fernholm B, Hufthammer AK, Wiig Ø, Koyola I, Ellegren H (2003) Two centuries of the Scandinavian wolf population: patterns of genetic variability and migration during an era of dramatic decline. Mol Ecol 12: 869–880.

Iacolina L, Scandura M, Gazzola A, Cappai N, Capitani C, Mattioli L, Vercillo F, Apollonio M (2010) Y-chromosome microsatellite variation in Italian wolves: a contribution to the study of wolf-dog hybridization patterns. Mamm Biol 75: 341–347.

Jing Y (2008) The origins and development of animal domestication in China. Chinese Archaeol 8: 1–7.

Klütsch FC, Savolainen P (2011) Geographical origin of the domestic dog. In: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.

Koler-Matznick J, Brisbin IL Jr, Feinstein M, Bulmer S (2003) An updated description of the New Guinea singing dog (*Canis hallstromi*, Troughton 1957). J Zool 261: 109–118.

Leonard JA, Wayne RK, Wheeler J, Valadez R, Guillén S, Vilà C. (2002) Ancient DNA evidence for old world origin of New world dogs. Science 298: 1613–1616.

Lindblad-Toh K, Wade CM, Mikkelsen TS, Karlsson EK, Jaffe DB, Kamal M, Clamp M, Chang JL, Kulbokas EJ 3rd, Zody MC *et al*. (2005) Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. Nature 438: 803–819.

Malmstro¨m H, Vilà C, Gilbert MT, Storå J, Willerslev E, Holmlund G, Götherström A (2008) Barking up the wrong tree: modern northern european dogs fail to explain their origin. BMC Evol Biol 8: 71.

Morey DF (2006) Burying key evidence: the social bond between dogs and people. J Archaeol Sci 33: 158–175.

Musil R (2000) Evidence for the domestication of wolves in central European Magdalenian sites. In: Susan J. Crockford (ed) Dogs through Time: An Archaeological Perspective. BAR International series 889: pp. 21–28.

Napierala H, Uerpmann H-P (2010) A 'new' palaeolithic dog from central Europe. Int J Osteoarchaeol 22: 127–137.

Nowak RM (2003) Wolf evolution and taxonomy. In: Mech LD, Boitani L (eds) Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 239–258.

Ostrander EA, Wayne RK (2005) The Canine genome. Genome Res 15: 1706–1716.

Olsen SJ, Olsen JW (1977) The Chinese wolf, ancestor of New world dogs. Science 197: 533–535.

Pang JF, Kluetsch C, Zou XJ, Zhang AB, Luo LY, Angleby H, Ardalan A, Ekström C, Sköllermo A, Lundeberg J, *et al*. (2009) mtDNA data indicate a single origin for dogs South of Yangtze River, less than 16,300 years ago, from numerous wolves. Mol Biol Evol 26: 2849–2864.

Sablin MV, Khlopachev GA (2002) The earliest ice age dogs: evidence from Eliseevichi I. Curr Anthropol 43: 795–799.

Savolainen P, Zhang YP, Luo J, Lundeberg J, Leitner T (2002) Genetic evidence of an East Asian origin of dogs. Science 298: 1610–1613.

Savolainen P, Leitner T, Wilton AN, Matisoo-Smith E, Lundeberg J (2004) A detailed picture of the

origin of the Australian dingo, obtained from the study of mitochondrial DNA. Proc Natl Acad Sci USA 101: 12387–12390.

Sutter NB, Ostrander EA (2004) Dog star rising: the canine genetic system. Nat Rev Genet 5: 900–910.

Underhill AP (1997) Current issues in Chinese Neolithic Archaeology. J World Prehist 11: 103–160.

Verginelli F, Capelli C, Coia V, Musiani M, Falchetti M, Ottini L, Palmirotta R, Tagliacozzo A, De Grossi Mazzorin I, Mariani-Costantini R (2005) Mitochondrial DNA from prehistoric Canids highlights relationships between dogs and Southeast European wolves. Mol Biol Evol 22: 2541–2551.

Verscheure S, Backeljau T, Desmyter S (2013) Reviewing population studies for forensic purposes: Dog mitochondrial DNA. In: Nagy ZT, Backeljau T, De Meyer M, Jordaens K (Eds) DNA Barcoding: A Practical Tool For Fundamental And Applied Biodiversity Research. ZooKeys 365: pp. 381–411.

Vilà C, Savolainen P, Maldonado JE, Amorim IR, Rice JE, Honeycutt RL, Crandall KA, Lundeberg J, Wayne RK (1997) Multiple and ancient origins of the domestic dog. Science 276: 1687–1689.

von-Holdt BM, Pollinger JP, Lohmueller KE, Han E, Parker HG, Quignon P, Degenhardt JD, Boyko AR, Earl DA, Auton A, *et al*. (2010) Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. Nature 464: 898–902.

Wang X, Tedford RH (2008) Dogs, their fossil relatives and evolutionary history. Columbia University Press, New York.

Wayne RK (1993) Molecular evolution of the dog family. Trends in Genet 9: 218–224.

Wronski T, Macasero W (2008) Evidence for the persistence of Arabian Wolf (*Canis lupus pallipes*) in the Ibex Reserve, Saudi Arabia and its preferred prey species. Zool Middle East 45: 11–18.

Zeder MA, Emshwiller E, Smith BD, Bradley DG (2006) Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. Trends in Genet 22: 139–155.