

# 羊的驯化之路

当你看到这篇文章的时候，我国传统的羊年（农历乙未年）马上就要到来了。说到羊这种动物，我们都不陌生。不过，如果从起源、进化和基因的角度来看的话，关于羊的知识可能会让你耳目一新呢。

撰文/姜雨 王文（中国科学院昆明动物研究所）

对人类来说，羊是一种很重要的家畜，比如羊和羊皮，在我国古代贸易中就有着重要的地位。春秋时代秦国的著名宰相百里奚，从前就是用5张羊皮换回来的。西汉时期，贤人卜式在养羊致富后，愿捐出一半家财，支援对匈奴的征伐。类似的记载还有很多，都说明“羊”还是比较贵重的。

从结构上看，汉字的“羊”字其实是个象形字，它高度概括了羊的形状：一“点”一“撇”是它的两只大角，“王”是它毛绒绒的身子，垂下来的“丨”则是它的那条大尾巴。那么，就让我们按照这个顺序，分别从羊角、羊肉、羊尾巴来聊聊这种可爱的动物吧。

## 羊角：还不如没有

家羊分为两种，即山羊和绵羊。在1万多年前，人类的农业文明开始从西南亚兴起时，当地的野山羊（*Capra aegagrus*）和野绵羊（*Ovis orientalis*）分别被驯化，然后随着人类的迁徙被传播到了世界各地，这就是山羊和绵羊的起源。从动物分类学上看，西南亚的野山羊和野绵羊分别属于牛科的山羊属和绵羊属，从化石记录和基因分子钟计算可知，在进化之路上，两者约在400万年前即已“分道扬镳”（分歧）。从外观上看，它们最大的差别就是头顶的那对角：如果是尖刀状弯角，就是山羊；如果是螺旋状弯角，就是绵羊。

羊角的大小像孔雀尾巴一样，受到从性遗传的控制，是重要的雄性第二性征，所以公羊的角要比母羊的角粗大得多。羊角由骨质的心和表皮角质鞘组成，会终身生长，有记载的最大雄性野绵羊角重达35千克。在发情期间，雄羊争偶激烈，甚至在山的一侧也能听到雄羊巨角撞击时发出的巨大声响。角越大，越能吸引更多配偶，在与其他公羊的竞争中更容易获胜。照此说，在野生状态下，经过长期的性选择，公羊角应该变得越来越大。但是事情并不那么简单，因为在生殖和生存之间，还存在着某些取舍。英国研究人员就发现，在圣科达岛上，长着大角的野生公羊在生殖方面很成功，但同时也有很多公羊的角却非常小。原来，大角的公羊能吸引到更多配偶，而小角公羊则更长寿。特别是当控制角大小的基因RXFP2处于杂合状态时，公羊就既有大角又长寿，从而具有了杂合优势。这样一来，在整个群体中，控制角大小的基因就不得不维持一定的多态性，从而使得羊群中一直存在角大小不同的公羊。这项



野山羊 图/维基百科

研究已发表在了《自然》杂志上。

在家养状态下，羊角的大小和有无，基本取决于人类的认知和喜好。在很长的一段时间里，美观对称的羊角被当作“公羊雄性特征明显、适宜留作种羊”的标准，有些民族甚至还将羊角当作本族的图腾。这就使得不同地域的人们根据自己的审美，陆续选育出了长有不同形状羊角的绵羊或山羊品种。而到了近代，西方育种专家普遍认识到，羊的大角既耗费营养，又为羊群管理带来安全隐患。人们偶然发现，由于基因突变导致某些绵羊表现为无角性状，便利用这些绵羊与已有品种进行杂交，然后进行长期选育，使得绝大多数的现代绵羊品种都是无角品种。现在我们知道，所有的无角绵羊品种都是在RXFP2这个基因上发生了突变。相对于绵羊，西方国家对山羊的关注度较低，所以并没有选育出无角的山羊品种。不过，我国有几个偶然选育形成的无角山羊的地方品种，但产肉或者产绒的性能还比较差，有着很大的选育潜力。未来，将我国的良种山羊改造为无角山羊品种，将是山羊育种产业发展的一个重要方向。



野绵羊 图/维基百科

## 羊毛：细才是好东西

俗话说“羊毛出在羊身上”，这些羊毛可以被捻成毛线，织成毛衣。那么，羊毛和羊绒有什么区别，又分别来自于什么羊呢？

在野羊身上有两种类型的毛，一种是粗毛，直径一般在60微米以上，和人类头发的粗细差不多；另一种是绒毛，贴着皮肤生长，直径一般在20微米以下。绒毛专门用于冬季保暖，所以每年入春后，羊身上的绒毛就会脱落下来，新的绒毛会在夏末重新生长出来。

为了获得更多的羊毛产品，我们的祖先对某些家养绵羊品种进行了长期选育，形成了新品种的绵羊。它所产的毛已经不再区分粗毛和绒毛，其粗细介于二者之间。而且，它还不会在春天脱落，而是像人类的头发一样，一直保持生长。这么一来，不仅羊毛的均匀度很好，而且产量也大大提高了。最有代表性的品种，就是英国的长毛种绵羊（如林肯羊和边区莱斯特羊）。

随着纺织技术和人们生活水平的提高，用更细的羊毛可以纺织成质量更好的面料，于是提高羊毛的细度和产量就成为了育种的主要目标。在16~17世纪，西班牙得到了美利奴羊，它是一种能够提供20微米直径细毛的绵羊品种。当时，西班牙严禁美利奴羊输出，违者会被处以死刑。这使得它一直到18世纪以后才被传播到世界其他国家。在现在的各个细毛羊品种中，其实都含有美利奴羊的血统。随后，澳大利亚通过一百多年时间对美利奴羊进行了持续改良，获得了密度更高、细度更均匀的澳洲美利奴品种，随后立法严禁该羊种质资源出口，而从它身上获得的“澳毛”，更是享誉世界。有趣的是，最有名的美利奴羊却不是它们，而是一只被叫做“史莱克”的新西兰绵羊。它为了逃避剪毛，独自在农场附近的山

洞中躲了7年，被人们发现时，身上的羊毛已经有27千克重了。

羊绒是山羊在每年春季脱落的绒毛，细度一般在16微米以下，比美利奴羊毛更细，而且表面鳞片边缘更薄，所以质感更光滑。但是，它的产量要远低于经过长期选育的细毛羊，平均每只羊的产绒量只有几百克，所以价格昂贵，俗称“软黄金”。因为亚洲的克什米尔地区曾是向欧洲出口羊绒的集散地，所以在西方语言中，往往直称羊绒为“克什米尔”。现如今，70%以上的羊绒是由我国的白绒山羊生产的，而白绒山羊也是我国唯一严禁出口的家畜。但是，由于杂交和盲目追求产量，其细度由上世纪80年代初的13微米增加到目前的16微米，羊绒的价格则相应降到当年的约1/10。毛囊的发育生长，是由多个基因控制的复杂数量性状遗传所决定的，因此要



中国白绒山羊 图/姜雨

找到控制羊毛和羊绒细度的基因是非常困难的。我们最近完整解析了山羊的基因组，成果发表在了《自然·生物技术》杂志。在此基础上，我国科学家正在利用山羊基因组和新一代的基因育种技术进行研究，努力将白绒山羊的羊绒细度恢复到14微米以下。

在过去的一千年中，羊毛和棉花曾经分别是西方和东方的主要衣料来源。随着近代化纤工业的兴起和棉花机械化种植的发展，价格相对昂贵的羊毛所占的全球衣料的市场份额，已经逐步从30%左右下降到现在的不足1.5%；至于羊绒面料的份额，更是仅维持在市场份额万分之二的程度。市场份额下降并不一定意味着衰亡，在某种程度上反而反映了它的稀缺程度。事实上，高品质的羊绒和羊毛产品也一直是衣料中的奢侈品，所以这也可能是未来绒毛羊培育和产业化的一个重要机会。

## 羊尾：不能再肥下去了

在我国是先秦时代以前，牛羊是祭祀品。如《礼记·王制》中就有记载，“诸侯无故不杀牛，大夫无故不杀羊”。秦汉以后，作为农耕主力的牛一直被立法保护，在禁杀之列，所以羊成为了最主要的贵族化肉食。不过到了现代，羊肉早已被端上了寻常百姓家的餐桌。

很多人都记得，用火锅涮羊肉时绵羊油脂的那种特殊味道，而到过内蒙古和新疆的人，也往往会对蒙古羊的大尾巴和哈萨克羊的肥臀



(现代肉羊) 德克赛尔羊，无角、大臀、瘦尾。

印象深刻。这充满脂肪的尾巴和臀部，可以帮助绵羊度过寒冷而缺乏草料的冬季；更主要的，则是过去人们经常缺乏油脂摄入，所以对能在尾部大量储存油脂的肥尾羊情有独钟。事实上，善于奔跑的野绵羊的尾巴十分短小，而另外很多绵羊品种的尾巴也很短小，所以毫无疑问，肥尾羊的大尾巴正是由人类在驯养过程中选育出来的。通过比较肥尾巴和瘦尾巴绵羊品种的基因组，科学家已经找到一些与脂肪囤积相关的基因变异，如激素受体基因（AR）突变等。

那么，肥羊的脂肪是从哪里合成的呢？研究发现，牛羊等草食类反刍动物，通过瘤胃内的细菌发酵，先将纤维素转化为挥发性脂肪酸（如乙酸和丁酸），然后以之为碳源，再进行糖异生和脂类合成。最近，我们的一项研究发现，除了肝脏和脂肪组织以外，绵羊的皮肤居然也是重要的脂类合成器官。绵羊皮肤的脂质代谢，涉及了在皮肤高表达的MOGAT2和MOGAT3基因。这两种基因属于酰基转移酶家族（即DGAT2/MOGAT），涉及二酰基甘油酯和甘油三酯的合成。在人体中，小肠黏膜细胞通过甘油一酯途径合成脂肪，而MOGAT3酶正是这个途径的关键限速酶，过去从未发现它



肥臀型阿勒泰羊羔



肥尾巴品种小尾寒羊，短肥尾。

会在皮肤中表达。此外，在几乎所有有数据记录的哺乳动物中，MOGAT2/3都是单拷贝基因。但是，在绵羊体内，MOGAT2/3基因进化出了大量的新拷贝，并在绵羊皮肤中高度表达。这就提示我们，甘油三酯分解生成羊毛脂时产生的甘油一酯，可在绵羊皮肤中直接被回收，并重新生成甘油三酯，这就大大增加了皮肤脂类合成的效率。这项研究已经发表在《科学》杂志上。

在现代社会，人类健康饮食要求低脂肪、高蛋白，这也成为未来的畜牧品种选育方向。一方面，我们要抑制上述脂类合成和囤积的基因表达，另一方面，还要寻找那些增加瘦肉率的基因。在这方面，最有名的基因就是肌肉生长抑素基因（MSTN）了。在特克赛尔羊中，这个基因发生了突变，它抑制肌肉生长的功能也就难以发挥，从而促进了肌肉在绵羊臀部的生长，结果产生了双臀肌的效果。现在在其他肉羊品种中，也使这个基因进行了类似突变，这已经成为了绵羊品种改良的一个有效手段。

随着人们生活水平的提高和育种知识的增加，以及农业研究的基因组时代的到来，研究人员将有更好的分子育种工具来促进更优秀的肉羊、绒毛用羊和奶山羊新品种的选育。另一方面，羊的无角化、少毛化和瘦尾化也将成为新的育种方向。这使得“羊”字的字形和意思不再严格对应，但却更能满足当代人的需要。<sup>[9]</sup>

本文得到国家科技部“973”项目“我国重要家养动植物在人工选择下进化的遗传和基因组机制”（编号：2013CB835200）的支持。

责任编辑/赵燕枫 版式设计/李晴

# 不是哪种动物都能被驯化

农业文明兴起后，我们的先祖就开始尝试对多种野生动物进行驯化，目的是从它们身上获得比野生同类更多的畜产品。在距今约10000~4000年前，农业文明尚处早期，“马、牛、羊、猪、狗、鸡”这6种广布性家畜都已经先后被驯化（因为文化差异原因，西方不认为狗是家畜），另外还有一些只分布于局部区域的大型动物也被驯化，如阿拉伯单峰骆驼、中亚双峰骆驼、美洲羊驼，还有东非的驴、南亚的水牛以及青藏高原的牦牛等。

世界上的哺乳动物有五千多种，为什么只有少数的十几种被人类驯化了呢？而且，最近4000年来科技一直在发展，但这个数字并没有随之增加多少，这又是为什么呢？

为了回答这些问题，美国生物地理学家贾雷德·戴蒙德（Jared Diamond）曾在2002年的《自然》杂志上发表论文《动植物驯化的演化、后果与未来》。在论文中，戴蒙德提出了动物驯化的“安娜·卡列尼娜原则”，即“可驯化的动物是可以驯化的，不可驯化的动物各有各的不可驯化之处”。戴蒙德认为，驯化不仅仅是将野生动物驯服饲养，而且必须经过选育，使其成为能长期稳定饲养的家养动物。因此，能被驯化的目标动物必须要满足6个条件，即“能为人类提供足够的食物或其他价值”、“生长速度快”、“繁殖周期短”、“性情温顺”、“不易受惊”和“能在驯养条件下交配繁殖”。于是，肉食动物和新陈代谢率高的小型啮齿动物，因为饲养回报率低被淘汰了；吃草的大象和大猩猩，由于生长周期长达15年以上，至今也无人愿意从小开始饲养选育；脾气暴躁而颇具威胁性的灰熊、犀牛、河马和斑马，则没有人敢饲养选育；至于缺乏跟从头领的等级制习性的羚羊和鹿，在被圈养时容易惊慌、难以繁殖，所以也从名单上剔除了。

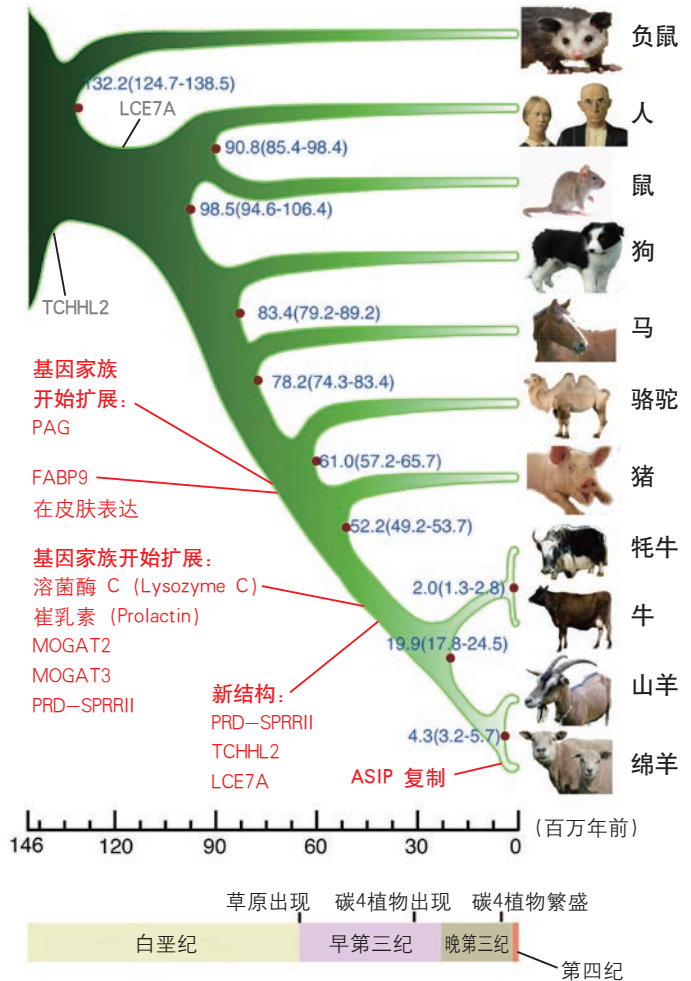
但我们必须指出，这6个条件并不是绝对的。比如，狗最先被人类驯化，而狗的野生祖先灰狼，则是不折不扣的肉食性动物。

《自然》杂志上刊登的一篇论文显示，科学家们比较了狗和灰狼的基因组，发现在驯化过程中，灰狼的淀粉消化酶基因（AMY2B、MGAM）以及糖类转运基因（SGLT1）在表达量和蛋白活性上都产生了显著的提高，从而大大增强了狗消化淀粉类粮食的能力；同时，还有一系列与脑发育有关的基因受到了人工选择的改良，使得狗的性情和行为变得温顺乖巧。

因此从理论上讲，即便所有条件都不符合，我们也可以通过人工选育，甚至通过基因工程来强行实现驯化。只不过，由于驯化代价和获得收益的不同，会使我们做出不同的选择。

比如，因为驯化初期总是困难重重，所以一般不会新驯化那些已具有相同或类似功能家畜的野生动物。当人类带着驯化好的牛、羊迁徙到青藏高原的时候，一定会发现习惯平原环境的黄牛根本无法适应高原环境，而习惯山区生活的家养绵羊和山羊，在极高寒地区也会出现生存能力下降的问题。于是藏族祖先决定去驯化青藏高原当地的野生牦牛，却不去驯化西亚野羊的近亲（如青藏高原当地的野盘羊、北山羊和岩羊等），而是继续选育家养的绵羊和山羊，使其逐步适应高原生态环境。这样，通过驯化野生牦牛和选育绵羊及山羊，就实现了以最小投入获得最大产出的最佳效果。

## 人与家畜的进化关系



上图是采用11种哺乳动物的4850个同源基因比较计算生成的进化树，时间尺度为百万年前。在节点上的蓝色数字，是物种的分歧时间及其置信区间。本图还标记出了一些反刍动物的重要功能基因的起源时间（灰色）和扩增时间（红色），及草原进化的重大事件和地质年代。

绵羊和山羊被公认为是最早驯化的家畜，也是重要的畜牧动物。它们拥有反刍动物的共同特征，使用四室的胃部结构来消化植物饲料，其中最大的隔室是瘤胃。瘤胃可以培养微生物菌群进行发酵，将难以消化的、低营养价值的植物木质——纤维素转化为动物蛋白。人们认为，反刍动物的共同祖先和瘤胃结构，都是在距今4000万~3500万年前进化产生的。巧合的是，在那个地质时期，气温变得凉爽，由此导致了草原的出现。我们注意到，包括绵羊和山羊分歧在内的牛科动物多样化分期，集中发生在第三纪晚期，这也正是反刍动物的重要食物（碳4植物）的扩张期。到了现代，反刍动物已经成为占统治地位的陆地食草动物。

图/姜雨