

The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses

The **Heck horse** is a horse breed that is claimed to resemble the tarpan (*Equus ferus*), an extinct wild equine.

The breed was created by the German zoologist brothers Heinz Heck and Lutz Heck in an attempt to breed back the tarpan. Although unsuccessful at creating a genetic copy of the extinct species, they developed a breed with grullo coloration (grigio) and primitive markings. They were introduced to the Białowieża Forest during World War II, where a small herd still survives.



The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses

RESEARCH ARTICLE | ANTHROPOLOGY | 



Genotypes of predomestic horses match phenotypes painted in Paleolithic works of cave art

Melanie Pruvost, Rebecca Bellone, Norbert Benecke, +7, and Arne Ludwig  [Authors Info & Affiliations](#)

Edited by Richard G. Klein, Stanford University, Stanford, CA, and approved October 5, 2011 (received for review June 6, 2011)

November 7, 2011 | 108 (46) 18626-18630 | <https://doi.org/10.1073/pnas.1108982108>

 27.999 | 68



PNAS

Vol. 108 | No. 46

Abstract

Acknowledgments

Supporting Information

References

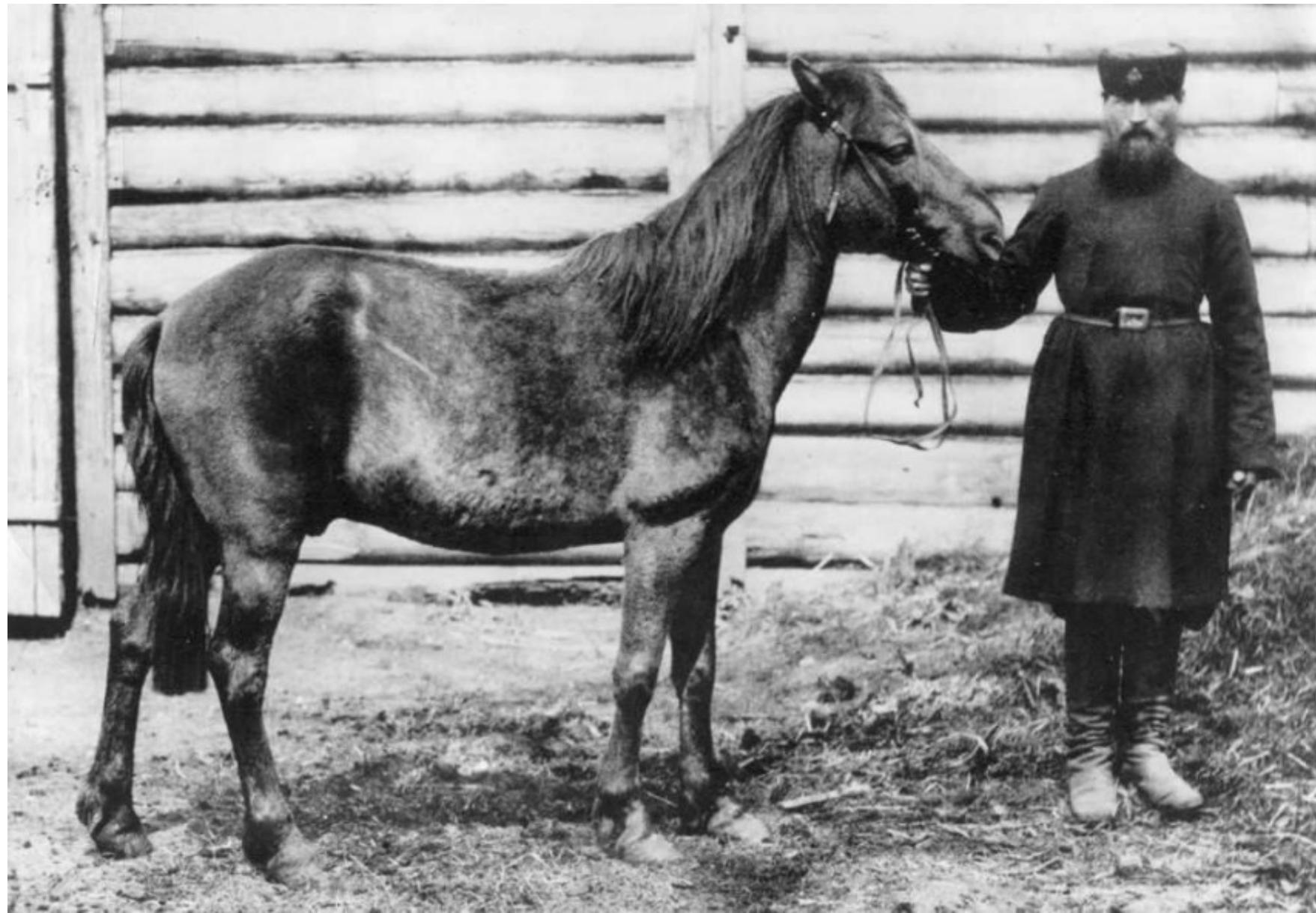
Abstract

Archaeologists often argue whether Paleolithic works of art, cave paintings in particular, constitute reflections of the natural environment of humans at the time. They also debate the extent to which these paintings actually contain creative artistic expression, reflect the phenotypic variation of the surrounding environment, or focus on rare phenotypes. The famous paintings "The Dappled Horses of Pech-Merle," depicting spotted horses on the walls of a cave in Pech-Merle, France, date back ~25,000 y, but the coat pattern



The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses

Tarpan at the Moscow zoo. This male tarpan was then 18 years old, dark grey with white spot on front left tibia. Mane was very long; the tail was cut by keepers. The tarpan was caught in 1866 on Zagradovsk steppe and lived until 1880 in Novovorontsovka, until it reached Moscow zoo on May 29th 1884. He was castrated from 3 years of age, and possibly not a pure specimen. His height at withers was 133 cm.



The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses

Archaeologists often argue whether Paleolithic works of art, cave paintings in particular, constitute reflections of the natural environment of humans at the time. They also debate the extent to which these paintings actually contain creative artistic expression, reflect the phenotypic variation of the surrounding environment, or focus on rare phenotypes.

The famous paintings “The Dappled Horses of Pech-Merle,” depicting spotted horses on the walls of a cave in Pech-Merle, France, date back ~25,000 y, but the coat pattern portrayed in these paintings is remarkably similar to a pattern known as “leopard” in modern horses.

The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses

I famosi cavalli dipinti su di una parete all'interno della grotta di Pech-Merle: situata nella valle del Célé, nel comune francese di Cabrerets, nella regione Midi-Pirenei, questa grotta nota per i suoi disegni rupestri risalenti al 25.000÷20.000 a.C. circa ed ascrivibili all'uomo di Cro-Magnon.



The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses

Nine coat-color loci in 31 predomestic horses from Siberia, Eastern and Western Europe, and the Iberian Peninsula **have been genotyped**.

Eighteen horses had bay coat color, seven were black, and six shared an allele associated with the leopard complex spotting (LP), representing the only spotted phenotype that has been discovered in wild, predomestic horses thus far.

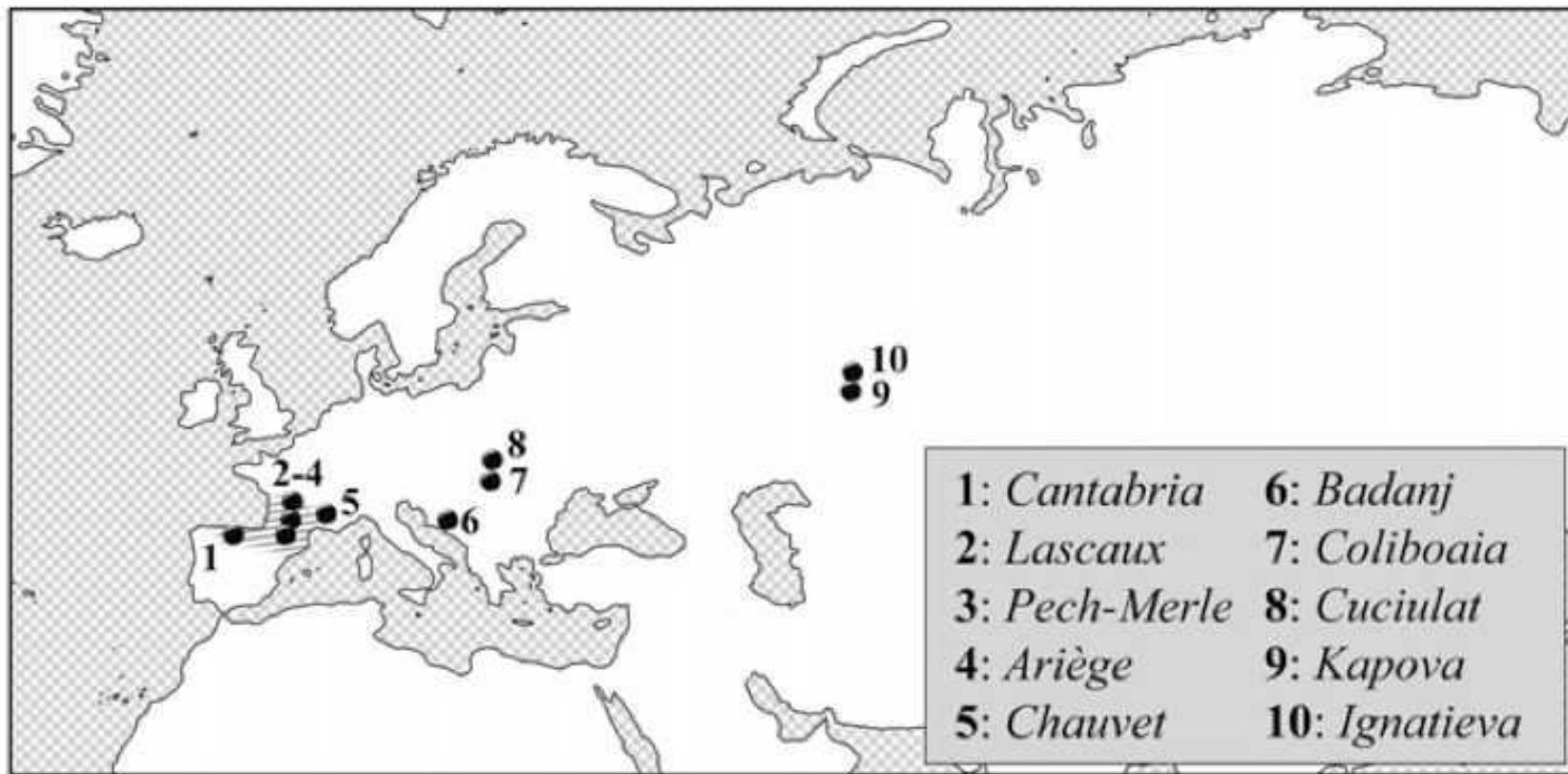
LP was detected in four Pleistocene and two Copper Age samples from Western and Eastern Europe, respectively. In contrast, this phenotype was absent from predomestic Siberian horses.

The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses

Thus, all horse color phenotypes that seem to be distinguishable in cave paintings have now been found to exist in prehistoric horse populations, suggesting that **cave paintings of this species represent remarkably realistic depictions of the animals shown.**

This finding lends support to hypotheses arguing that cave paintings might have contained less of a symbolic or transcendental connotation than often assumed.

The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses



Map of key locations of Paleolithic cave art containing horse paintings. The Franco-Cantabrian region containing most of the Paleolithic cave paintings is highlighted.

The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses



Horse phenotypes found in Paleolithic artwork from caves in Lascaux (bay); Chauvet (black), and Pech-Merle (“leopard” spotted). (Left to Right) Bay-dun Przewalski’s horse (genotype: AA/- EE/- CC/CC CHch/CHch DD/-LPIp/LPIp Zz/Zz); black-dun Konik with winter coat (genotype: Aa/Aa EE/-CC/CC CHch/CHch DD/-LPIp/LPIp Zz/Zz); black-dun Konik with summer coat (same genotype); leopard complex spotted Knabstrupper (genotype: Aa/Aa EE/- CC/CC CHch/CHch Dd/Dd LPLP/LPIp Zz/Zz).

The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses

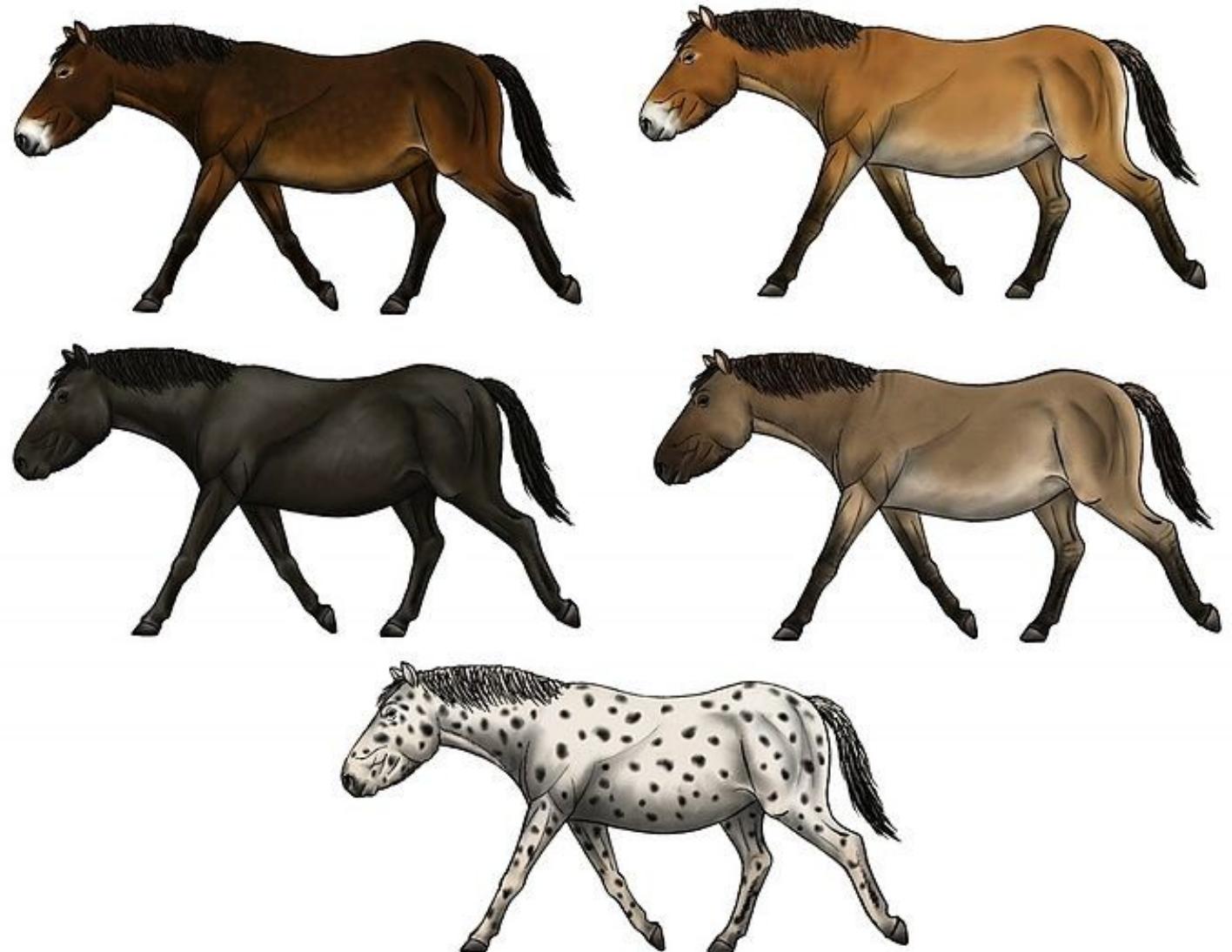


The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses



Esemplare di *Equus ferus przewalskii*.

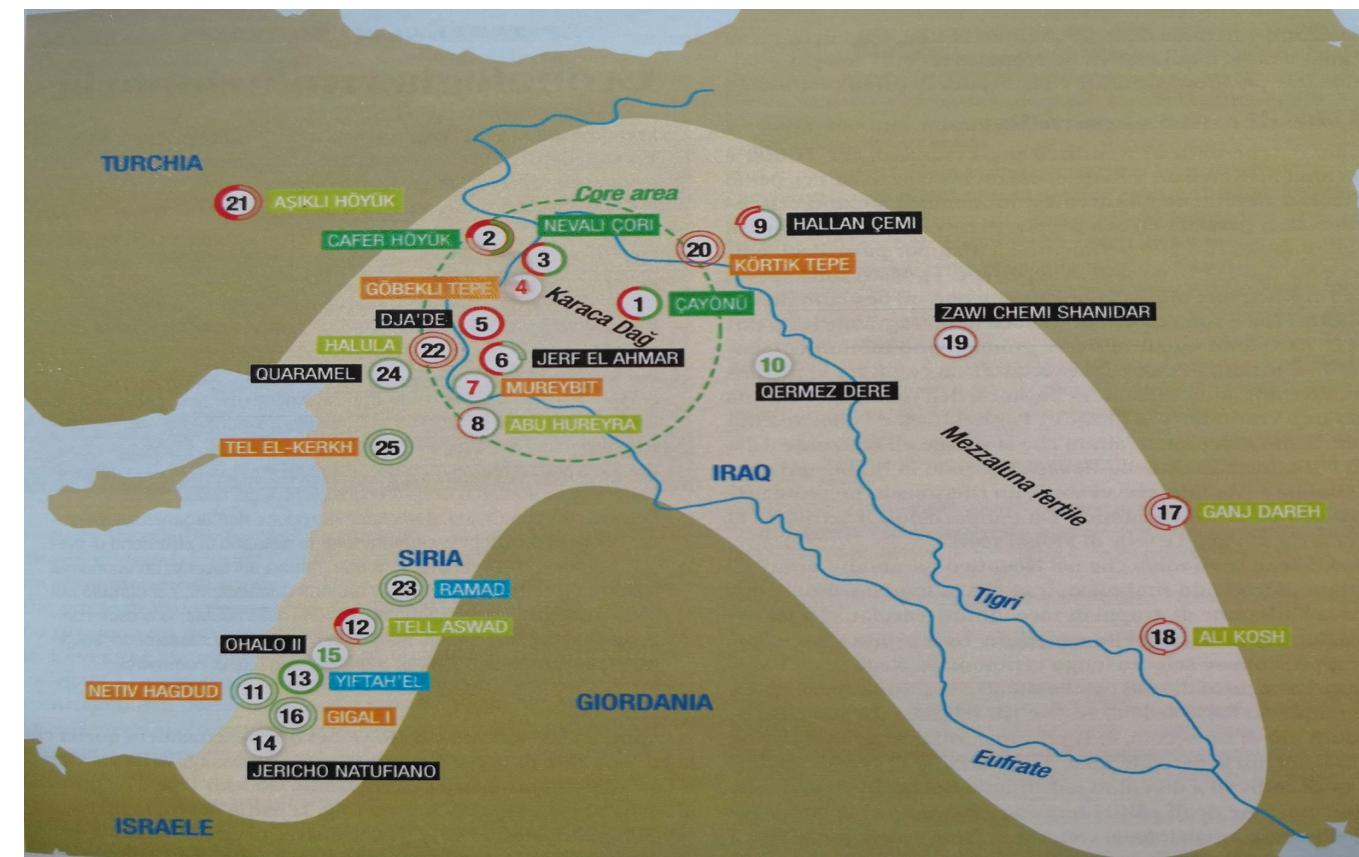
The genetic bottleneck: the phenotypes of wild horses



La rivoluzione neolitica

La core area mappa la regione associata all'Eden (il Paradiso terrestre) nei testi antichi. Forse, agli occhi dei cacciatori-raccoglitori che vivevano nelle zone limitrofe, i campi dei primi agricoltori, ordinati e sufficienti a garantire un approvvigionamento (quasi) costante di cereali, frutta ed ortaggi, rappresentavano risorse invidiabili, poichè esse rendevano possibile un miglioramento della qualità della vita dei contadini, non più costretti a continui spostamenti alla ricerca di selvaggina, molluschi, crostacei, pesci, miele selvatico, piante spontanee commestibili.

Il paradiso, insomma. Ma fu proprio così?



LEGENDA

CORE AREA

REGIONE CONSIDERATA

MEZZALUNA FERTILE

RESTI NEI SITI SCAVATI

- Specie vegetale domestica
- In via di domesticazione
- Selvatici coltivati
- numero Semi selvatici raccolti

DATAZIONI DEI SITI SCAVATI

> 11.000

11.000 - 10.500

- Animali domestici
- Popolazioni animali selvatiche allevate
- Popolazioni animali selvatiche e caccia selettiva
- numero Animali selvatici cacciati

10.500 - 10.000

10.000 - 9.000

9.000 - 8.000



Vita sul Nilo



Conteggio dei cereali

Esistevano due tipi di granai, di forma rotonda o rettangolare. In questo modello rettangolare, i funzionari (scribi) registrano la quantità di granaglie portata dagli agricoltori.

Piccionala

Piccioni e colombi erano fonte di carne e venivano tenuti in queste torri di fango.

Shaduf

Si attingeva l'acqua con lo shaduf, un palo oscillante dotato di contrappeso.

Animali da tiro

Il bestiame trascinava l'aratro, oltre a fornire carne, latte e pelli.

Vita sul Nilo

I villaggi occupavano una piccola striscia di terra fra il Nilo e il deserto, con i campi che costeggiavano il fiume. Le case erano piccole, con due o tre stanze, e gli arredi scarsi: le persone sedevano per terra o su piccoli sgabelli, e dormivano su materassi di paglia. Gli edifici più importanti erano i granai, dove si conservavano i cereali dopo il raccolto.

Materiale edile

La pietra veniva adoperata per tombe e templi, mentre le case comuni erano costruite con mattoni di fango. Questi erano fatti di un amalgama di fango umido e paglia pressati in stampi di legno, che venivano poi lasciati essiccare al Sole.

La pesca

Gli Egizi pescavano con le reti, ma si servivano anche di arpioni e di lenze con ami.

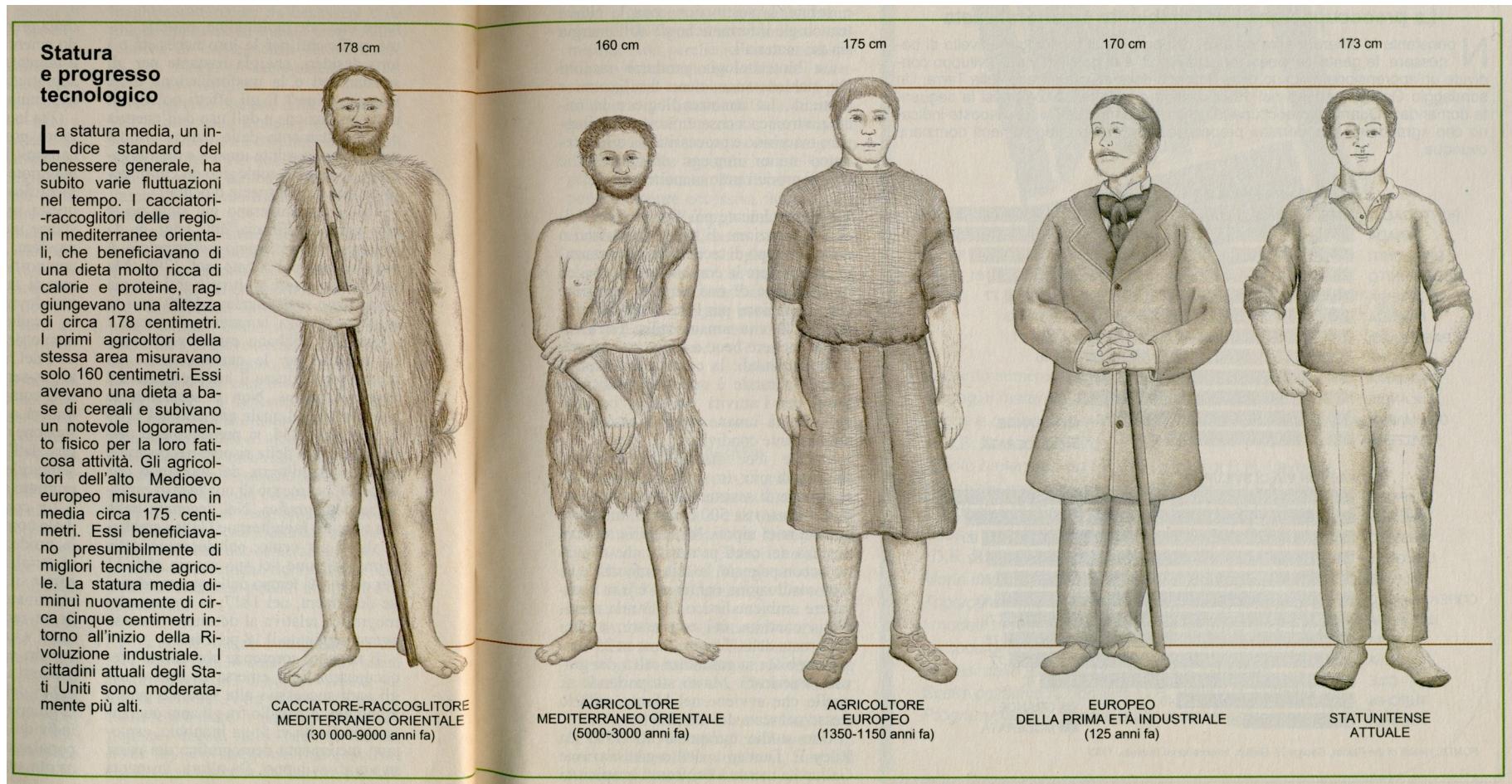
Barche di canne

Le piccole barche erano costruite con canne di papiro legate fra loro.



Alimentazione e statura umana

La statura umana (o l'altezza al garrese di una animale) è un indicatore di benessere poichè dipende dall'apporto proteico della dieta



Alimentazione e statura umana

I cacciatori-raccoglitori nomadi...

- vivevano in gruppi di poche decine di individui: bassa densità di popolazione ($0,01 \text{ ab/Km}^2$)
- dieta ricca di proteine
- elevato benessere
- statura media: 178 cm (le proteine sono i mattoni di quasi tutti i tessuti animali – “**funzione plastica**”)

L'espansione dell'agricoltura

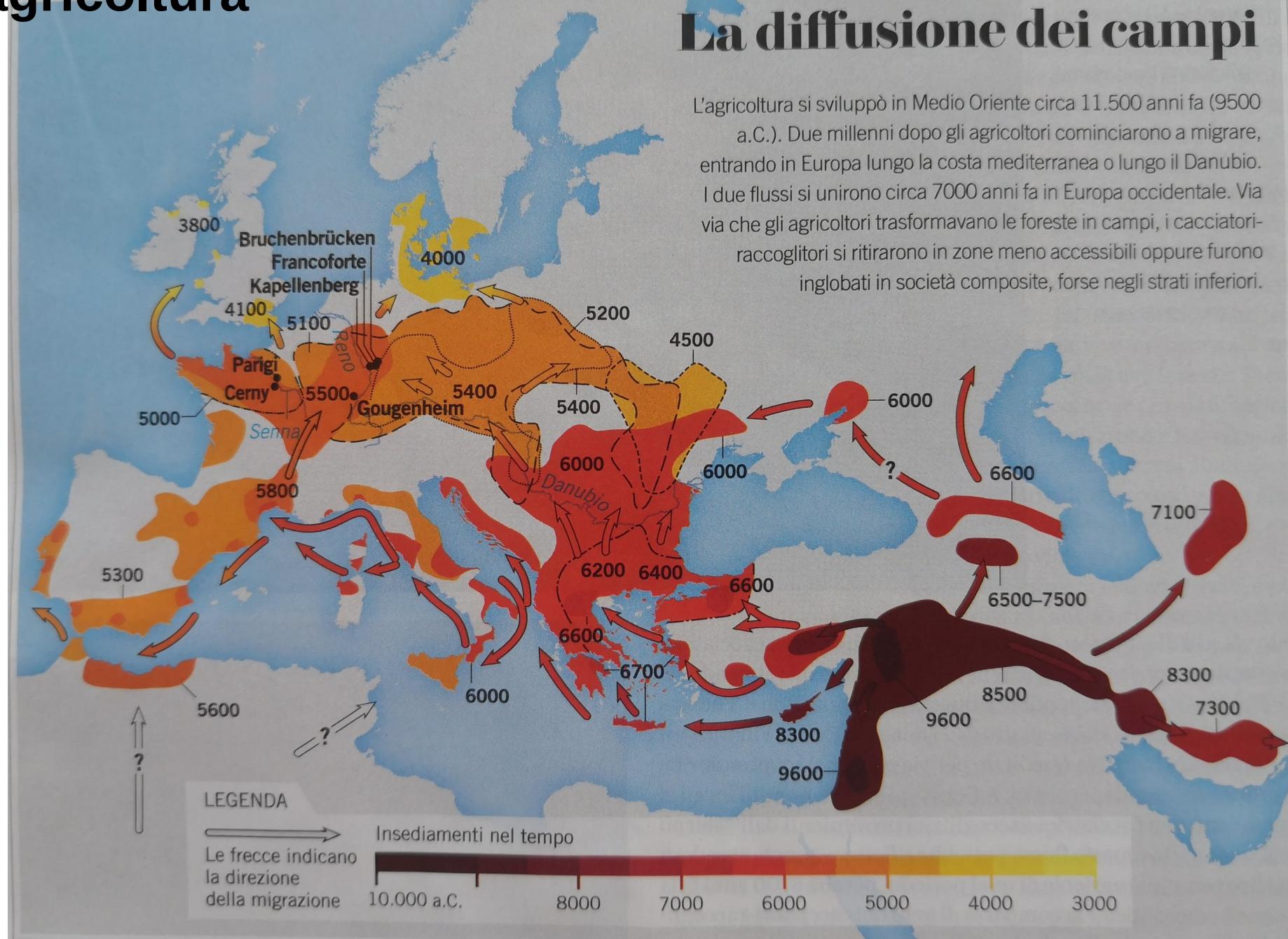
The expansion of early farming was very slow, gradual and regular, and therefore more easily compatible with an expansion of people than of a technique. Figure shows the times of expansion to Europe of agriculture, as measured by the **initial appearance of wheat**, which was first cultivated in the Fertile Crescent and was not available as a wild plant outside West Asia.

L'espansione dell'agricoltura

DUE PERCORSI DA EST

La diffusione dei campi

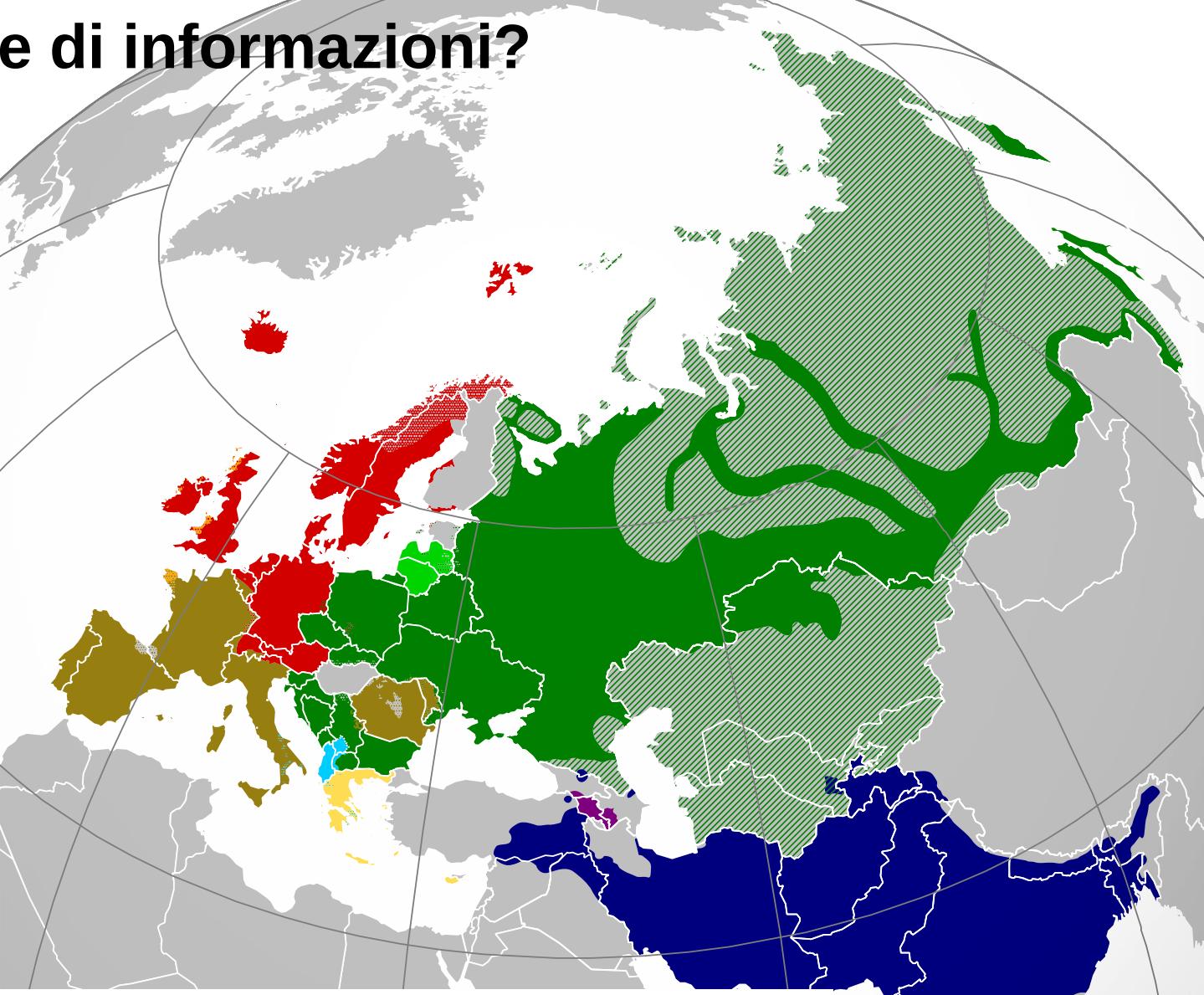
L'agricoltura si sviluppò in Medio Oriente circa 11.500 anni fa (9500 a.C.). Due millenni dopo gli agricoltori cominciarono a migrare, entrando in Europa lungo la costa mediterranea o lungo il Danubio. I due flussi si unirono circa 7000 anni fa in Europa occidentale. Via via che gli agricoltori trasformavano le foreste in campi, i cacciatori-raccoglitori si ritirarono in zone meno accessibili oppure furono inglobati in società composite, forse negli strati inferiori.



Espansione demica o diffusione di informazioni?

The rate of spread of wheat farming is very slow, on the average (about 1 Km per year), and relatively uniform, with a slightly higher rate along the coasts, especially in the western Mediterranean, and in the eastern plains of Central Europe, where the diffusion took place along rivers.

Espansione demica o diffusione di informazioni?



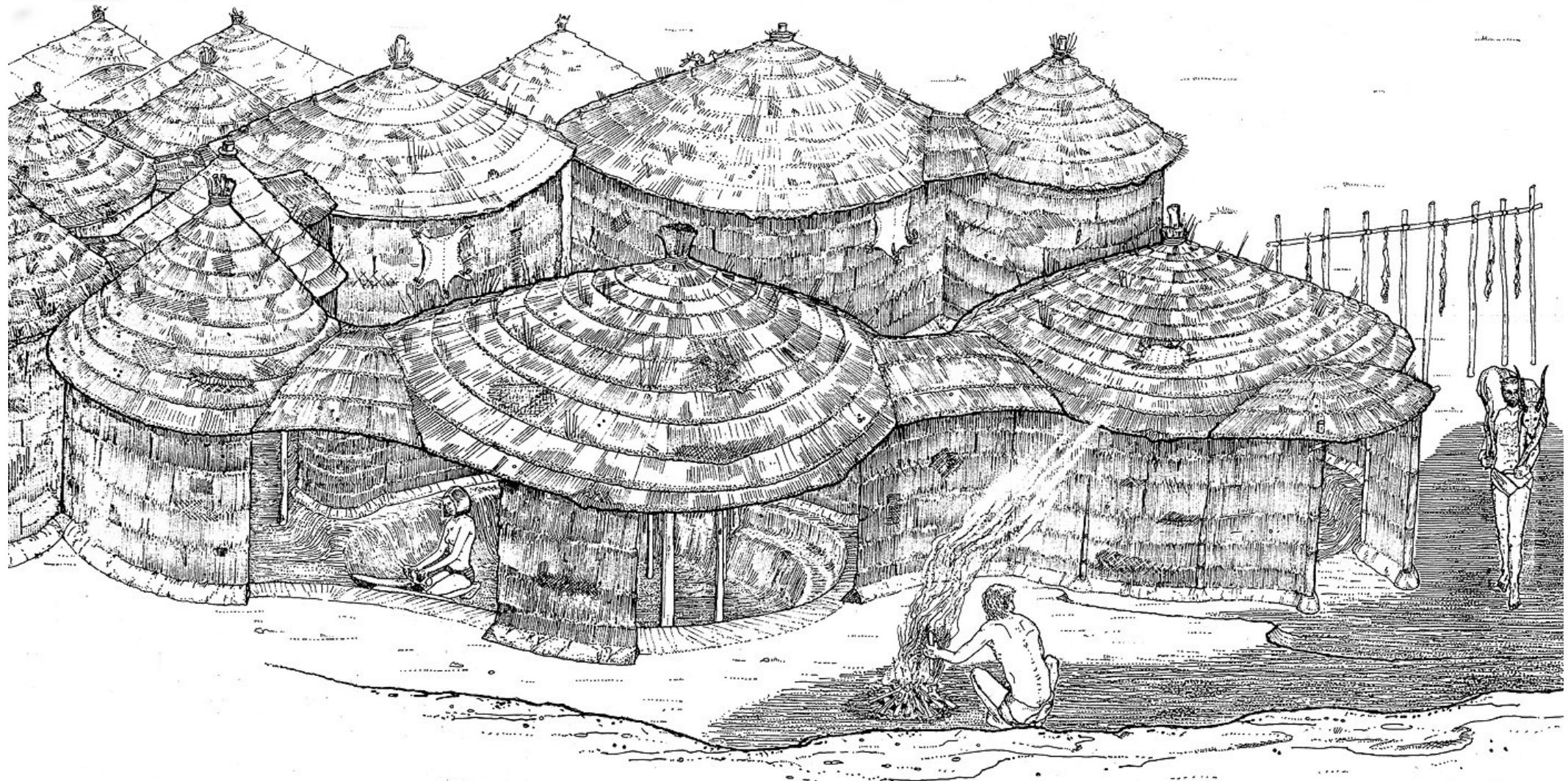
A map showing the approximate present-day distribution of the Indo-European branches within their homelands of Europe and Asia. The following legend is given in the chronological order of the earliest surviving written attestations of each branch:

[Yellow]	Hellenic (Greek) [1]
[Dark Blue]	Indo-Iranian [2]
[Brown]	Italic (includes Romance) [3]
[Orange]	Celtic [4]
[Red]	Germanic [5]
[Purple]	Armenian [6]
[Green]	Balto-Slavic (Baltic) [7]
[Dark Green]	Balto-Slavic (Slavic) [8]
[Cyan]	Albanian [9]
[Light Gray]	Non-Indo-European

languages. Dotted/striped areas indicate where multilingualism is common (more visible upon full enlargement of the map).

L'insediamento pre-neolitico di Abu Hureyra

(Siria settentrionale, 11500 ÷ 10000 anni fa)

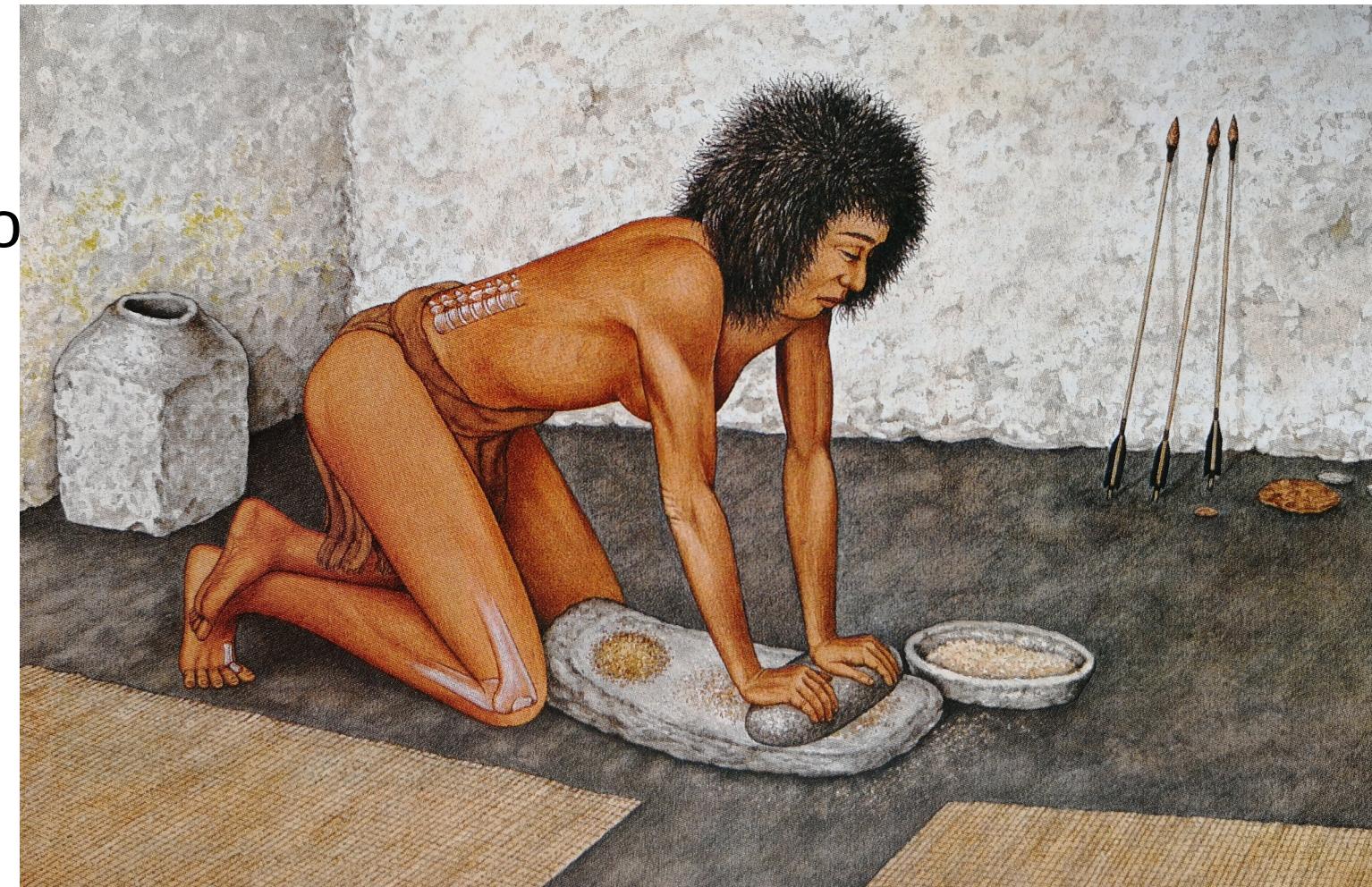


L'insediamento pre-neolitico di Abu Hureyra

(Siria settentrionale, 11500 ÷ 10000 anni fa)

Gli abitanti raccoglievano lenticchie, ceci, piccolo farro, segale, orzo, drupe di bagolaro e pistacchi selvatici, oltre a cacciare le gazzelle che in primavera migravano verso l'Eufrate.

Successivamente iniziarono a coltivare alcune di quelle piante.



L'insediamento pre-neolitico di Abu Hureyra

(Siria settentrionale, 11500 ÷ 10000 anni fa)



L'insediamento pre-neolitico di Abu Hureyra

(Siria settentrionale, 11500 ÷ 10000 anni fa)

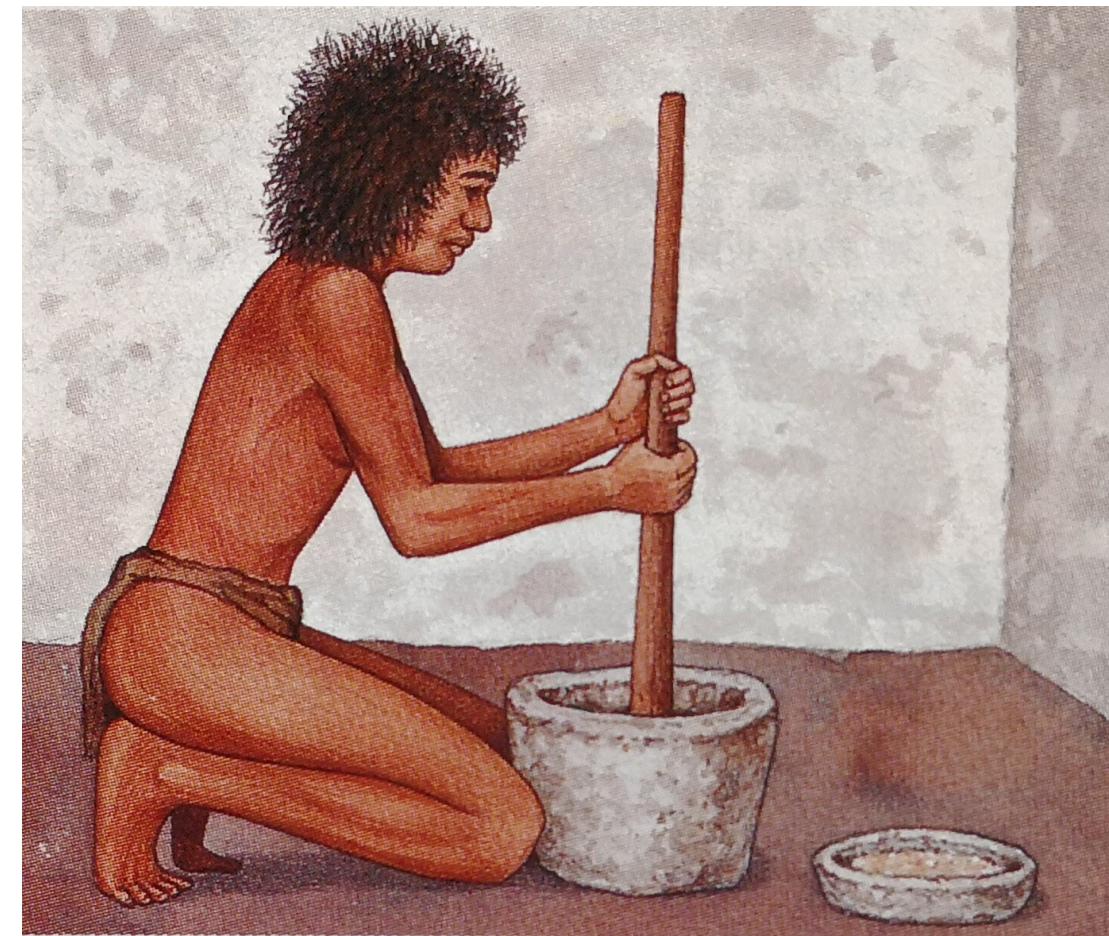


La tritazione dei cereali su di una pietra da macina, un compito quotidiano per le donne di Abu Hureyra, sottoponeva varie giunture ad intense sollecitazioni. Stando in ginocchio, le donne spingevano ripetutamente in avanti la pietra mobile per poi riportarla in posizione di partenza. Tale attività le occupava per parecchie ore al giorno, provocando alterazioni all'alluce (iperesteso e interessato da lesioni riconducibili ad artrite) ed alle vertebre, le quali presentano rilievi ossei così come il femore e la tibia (a destra).

La gracilizzazione neolitica

Condizione degli agricoltori neolitici che, rispetto ai cacciatori-raccoglitori, erano soggetti a malattie e deformazioni ossee dovute all'**aumento del carico di lavoro**

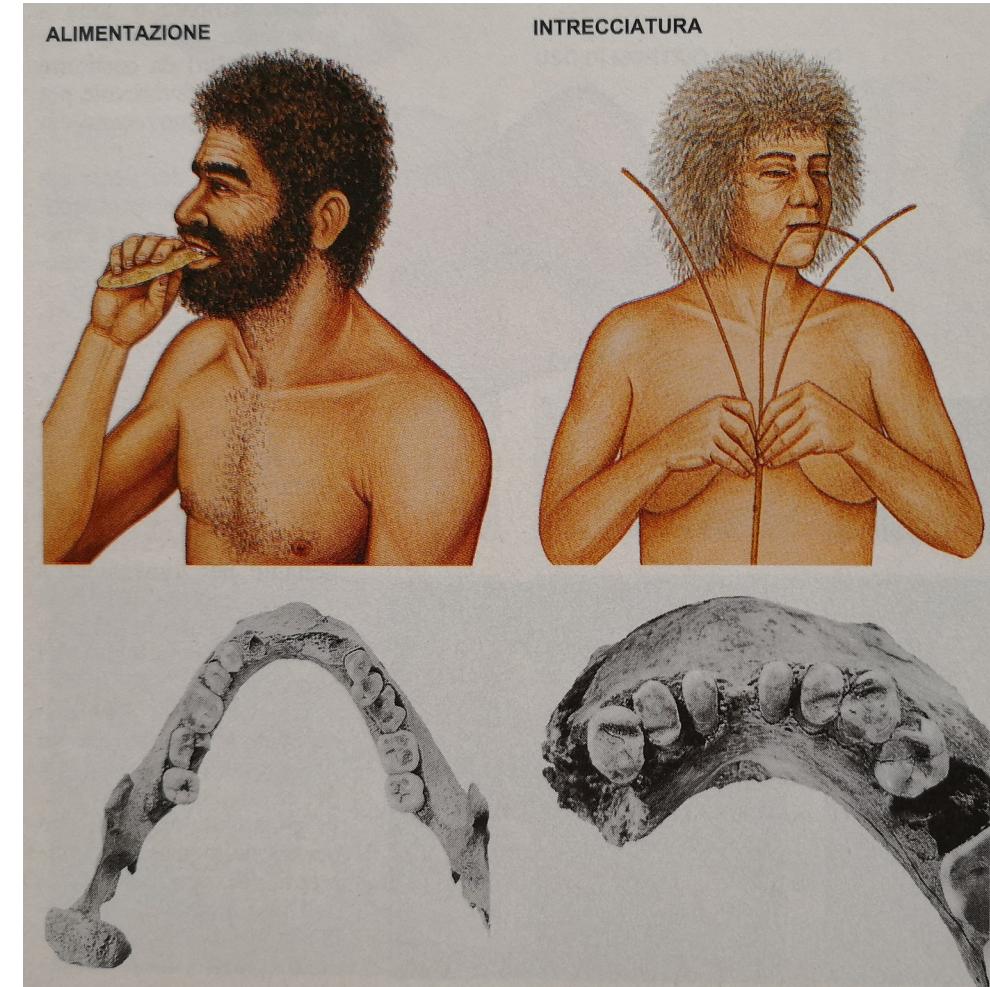
Anche la rimozione degli involucri esterni delle cariossidi con un pestello in un mortaio doveva essere svolta stando in ginocchio piuttosto spesso, dal momento che i cereali decorticati non si conservano molto a lungo



La gracilizzazione neolitica

Un altro problema era rappresentato dalla **precoce usura dei denti**, provocata dalla abrasività della farina, contenente sia frammenti del pericarpo sia polvere che si staccava dal mortaio.

Inoltre anche l'intrecciatura delle stuioie che veniva effettuata trattenendo tra i denti steli masticati di giunco produceva solchi profondi fra un dente e l'altro.



L'inizio della domesticazione degli animali

The roots of animal domestication included the ubiquitous tendency of all peoples to try to tame or manage wild animals (including such unlikely candidates as ospreys, hyenas and grizzly bears).

Although humans had been manipulating wild animals for a long time, hunter-gatherer behavior began to change at the end of the Pleistocene because of increasingly unpredictable climate, **decreases in big-game species that were hunters' first-choice prey**, and **increasing human occupation of available habitats**.

L'inizio della domesticazione degli animali

To decrease the risk of unpredictable variation in food supply, people broadened their diets (the so-called ***broad-spectrum revolution***) to second- and third-choice foods, which included **smaller game**.

L'inizio della domesticazione degli animali

The wild animal species that most plausibly could have yielded valuable domesticates were **large terrestrial mammalian herbivores and omnivores**, of which the world holds 148 species weighing 45 kg or more. Yet only 14 of those 148 species were actually domesticated, prompting us to ask what prevented domestication of the other 134 species?

Especially surprising are the many cases in which **only one of a closely related group of species became domesticated**. For example, horses and donkeys were domesticated, but **none of the four zebra species**.

L'inizio della domesticazione degli animali

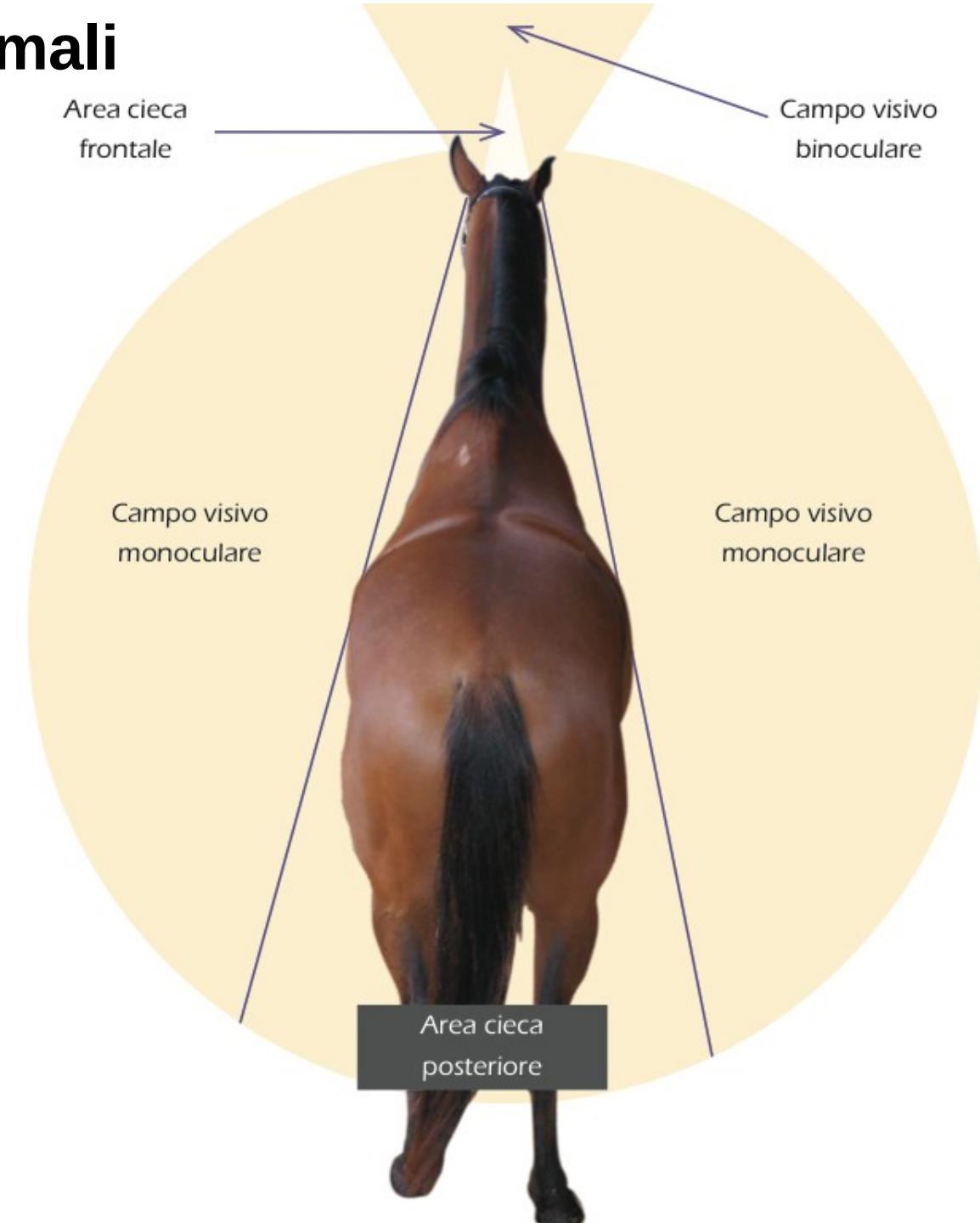
Although both the European horse breeders who settled in South Africa in the 1600s and the African herders for previous millennia tried to domesticate zebras, all of them gave up after several centuries for two reasons.

- First, **zebras are incurably vicious**, have the bad habit of biting a handler and not letting go until the handler is dead, and thereby injure more zoo-keepers each year than do tigers.
- Second, zebras have better peripheral vision than horses, making them impossible even for professional rodeo cowboys to lasso (they see the rope coming and flick away their head).

L'inizio della domesticazione degli animali



L'inizio della domesticazione degli animali

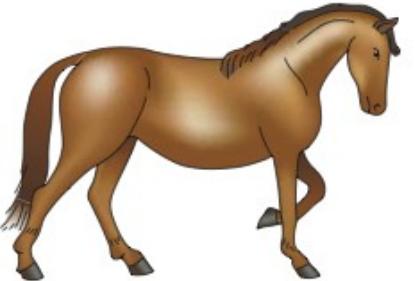


L'inizio della domesticazione degli animali

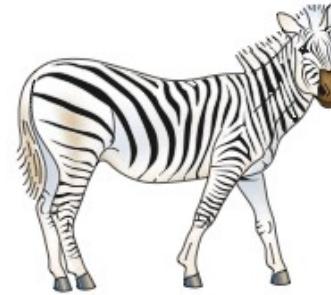
Among wild mammal species that were never domesticated, the six main obstacles proved to be:

- a diet not easily supplied by humans (hence no domestic anteaters)
- slow growth rate and long birth spacing (for example, elephants and gorillas)
- nasty disposition (grizzly bears and rhinoceroses)
- reluctance to breed in captivity (pandas and cheetahs)
- lack of follow-the-leader dominance hierarchies (bighorn sheep and antelope)
- tendency to panic in enclosures or when faced with predators (gazelles and deer, except reindeer)

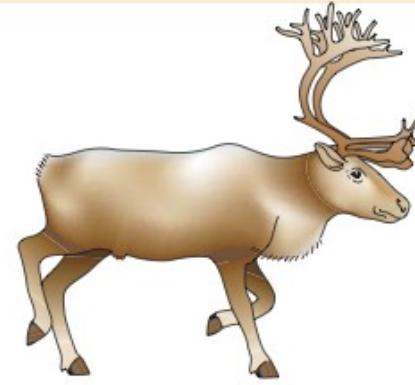
L'inizio della domesticazione degli animali



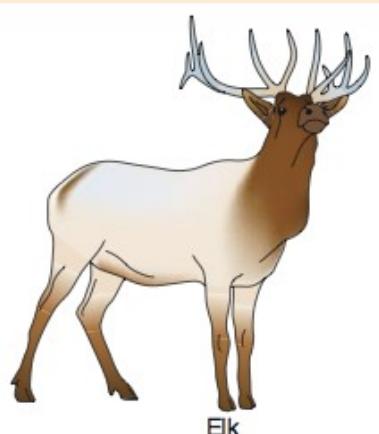
Horse



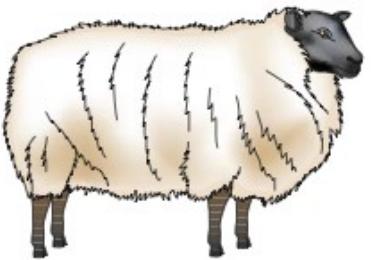
Zebra



Reindeer



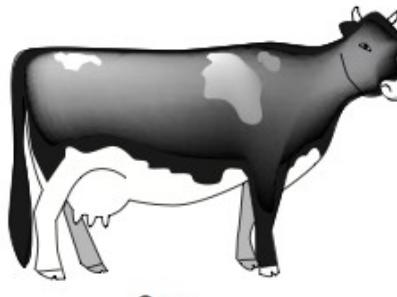
Elk



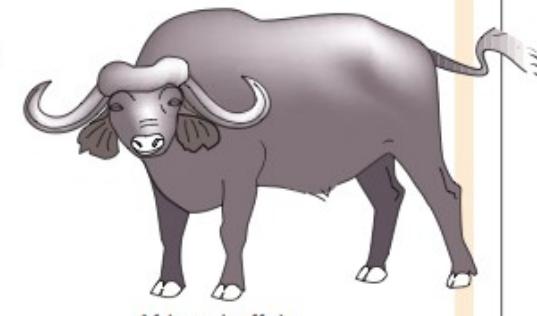
Sheep



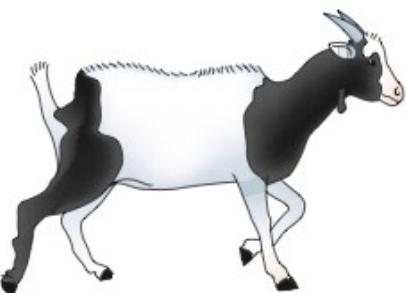
North American
bighorn sheep



Cow



African buffalo



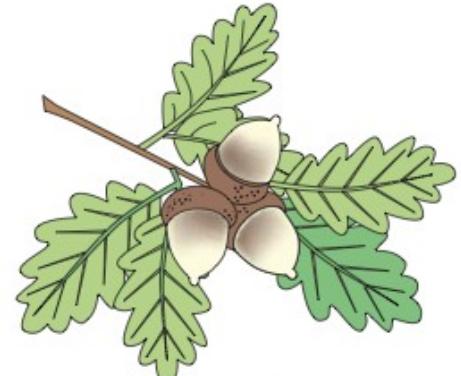
Goat



Rocky Mountain goat



Almond



Oak

L'inizio della domesticazione degli animali



Bighorn (*Ovis canadensis*)

L'inizio della domesticazione degli animali



Bufalo africano (*Syncerus caffer*)

L'inizio della domesticazione degli animali

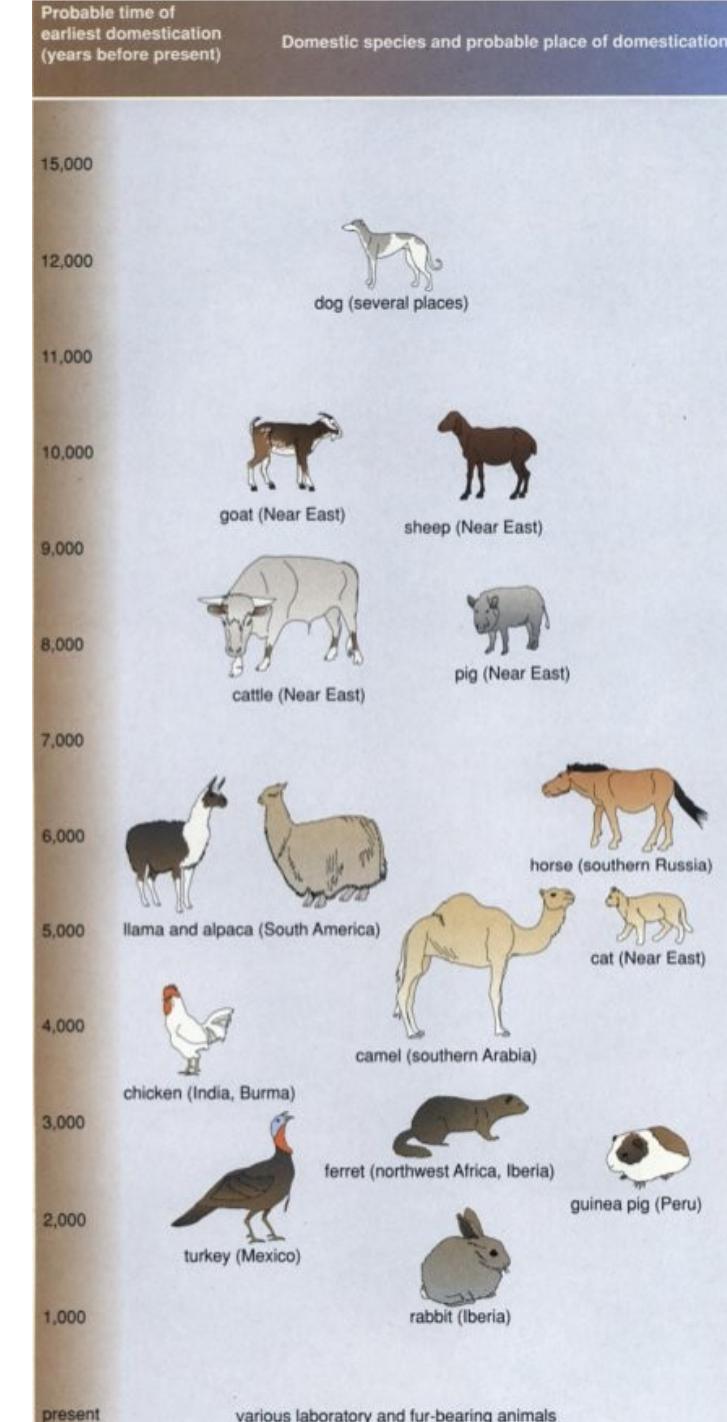


Capra delle Montagne Rocciose
(*Oreamnos americanus*)

L'inizio della domesticazione degli animali

La prima specie animale ad essere stata domesticaata fu il lupo, l'antenato di tutte le razze canine. Si pensa che già nel Paleolitico Superiore alcuni lupi si avvicinassero agli insediamenti umani per rubare qualche avanzo di cibo e che seguissero le bande di cacciatori per accaparrarsi i resti delle prede.

All'inizio, probabilmente, gli uomini urlavano e li prendevano a sassate per cercare di scacciarli; nonostante ciò, i lupi non si lasciarono intimidire: evidentemente, la possibilità di ottenere un pasto «facile» era troppo allettante.



La domesticazione del lupo

«*The range of sizes among dogs extends beyond that of wolves, giving dogs the distinction of being the most morphologically diverse terrestrial mammalian species known.*»

Da Stockard, 1941
(cit. in Schoenebeck et al., 2013).

La domesticazione del lupo

Il cane rappresenta un esperimento unico nella storia umana. Nessun'altra specie di mammifero ha sperimentato una così intima associazione con gli esseri umani per così tanti secoli né è stata plasmata in modo così incisivo mediante la selezione artificiale.



Darwin e gli animali domestici

«Darwin speculated about the origins of several domestic animals and suggested that, given the vast morphological variation across numerous breeds, dogs must have had more than one wild ancestor.

*Recent genetic studies, however, support the notion that dogs are descended exclusively from the gray wolf (*Canis lupus*).*

THE VARIATION

OF

ANIMALS AND PLANTS

UNDER DOMESTICATION.

BY CHARLES DARWIN, M.A., F.R.S., &c.

IN TWO VOLUMES.—VOL. I.

WITH ILLUSTRATIONS.

LONDON:

JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.

1868.

The right of Translation is reserved.

La domesticazione del lupo

Beyond questions regarding wild ancestry, geneticists and generations of archeologists have investigated not only how and why dogs were domesticated, but also when, where, and how many times it may have occurred.

Unique among all domestic animals, the first unambiguous domestic dogs precede the appearance of settled agriculture in the archeological record by several thousand years.»
(Larson et al., 2012).

La domesticazione del lupo

Successivamente ci si accorse che i lupi, inseguendo i cacciatori durante le battute di caccia, stavano semplicemente manifestando il proprio innato comportamento di caccia in branco... integrandosi nel gruppo umano, avrebbero presto imparato che il capobrancò, il maschio alfa, è l'uomo (in particolare, il cacciatore più esperto del gruppo).



La domesticazione del lupo

Egli sarà anche il primo ad avere accesso alla preda e, con lui, gli altri membri dominanti del gruppo, ossia gli altri esseri umani, mentre i lupi-cani (lupi in corso di domesticazione), dovranno accontentarsi degli avanzi. I lupi-cani che non rispettavano questo rigido ordine gerarchico venivano probabilmente scacciati o uccisi, mentre la presenza di quelli che, riconoscendo lo status dominante dell'uomo, avevano imparato a non avventarsi sulla preda per divorarla, fu tollerata. Spesso, infatti, l'animale colpito da una lancia veniva soltanto ferito ed erano i lupi ad ucciderlo, dando un contributo determinante al successo della battuta di caccia.

Circa 12000 anni fa, infatti, sia in Europa sia in Asia le lance iniziarono ad essere armate con piccole schegge di pietra dette *microliti*: diventarono, così, armi ancora più micidiali in grado di provocare gravi ferite alle prede anche quando venivano lanciate da distanze notevoli.

La domesticazione del lupo



La domesticazione del lupo

In 1914 stone quarry (cava) workers in Bonn-Oberkassel discovered two human skeletons, bones from a dog, and two works of art made of bones and antlers (palchi di cervidi).



La domesticazione del lupo

The habitat of the 'people from Upper Kassel': the Rhine Valley 14,000 years ago graphically reconstructed
(<http://donsmaps.com/oberkassel.html>).



La domesticazione del lupo

The combination of a double burial for humans and art and one of the oldest domestic dogs in the world, unique in Central Europe of around 14,000 years ago, makes this ensemble of findings one of the most important sources for the late Ice Age.

Female skeleton
at top, male
skeleton middle,
bones of the dog
bottom, *Canis*
lupus familiaris.
The individual
skeletons were
radiocarbon dated
to $11,570 \pm 100$
and $12,180 \pm 100$
BC.

