

MUSEO DI STORIA DELL'AGRICOLTURA



FONDAZIONE MORANDO BOLOGNINI



SOCIETÀ AGRARIA DI LOMBARDIA

Atti del seminario

11 ottobre 2024

Castello Morando Bolognini - Sant'Angelo Lodigiano

I RUMINANTI

**domesticazione, evoluzione e
coevoluzione con le popolazioni umane**

a cura di

Anna Sandrucci e Osvaldo Failla

CON IL PATROCINIO DI



ASSOCIAZIONE MILANESE LAUREATI IN
SCIENZE AGRARIE E IN SCIENZE FORESTALI



Province di Milano, Lodi, Monza e Brianza, Pavia
Ministero della Giustizia

CON IL CONTRIBUTO DI



Vuol dire fiducia.[®]



Carla Zanardi
(1956 - 2024)

Questo volume è dedicato alla dottoressa Carla Zanardi, appassionata socia e benefattrice del Museo di Storia dell'Agricoltura. Laureata in Scienze e Tecnologie Agrarie, Carla è stata un'assidua presenza alle iniziative del Museo, della Società Agraria di Lombardia e dell'Associazione milanese laureati in Scienze agrarie e forestali, partecipando alle attività sociali e culturali sempre con vivacità e interesse, anche quando le sue condizioni di salute, sempre più precarie, le rendevano la vita impegnativa e dolorosa.

I CURATORI

Anna Sandrucci

Consigliera del Museo di Storia dell'Agricoltura

Professoressa ordinaria di Zootecnia speciale - Università degli Studi di Milano

Oswaldo Failla

Presidente del Museo di Storia dell'Agricoltura

Professore ordinario di Arboricoltura generale e Coltivazioni arboree - Università degli Studi di Milano

14 febbraio 2025

© Museo di Storia dell'Agricoltura

www.mulsa.it

ISBN 978-88-947927-7-5

DOMESTICAZIONE E BIODIVERSITÀ DELLA CAPRA

Paola Crepaldi¹

Dipartimento di Scienze Agrarie e Ambientali - Università degli Studi di Milano



Riassunto

L'origine della capra domestica (*Capra hircus*) è legata al bezoar (*Capra aegagrus*), addomesticato circa 10.000 anni fa nella Mezzaluna Fertile. Inizialmente cacciate, le capre furono gradualmente addomesticate grazie alla loro struttura sociale, dieta variata e resistenza. Il processo di domesticazione, influenzato dalla selezione naturale e artificiale, portò alla riduzione delle dimensioni corporee e ad adattamenti morfologici. Studi molecolari mostrano che diversi gruppi di bezoar contribuirono alla genetica delle capre domestiche, arricchita anche da ibridazioni con specie selvatiche, che introdussero varianti genetiche vantaggiose. La capra è stata cruciale durante la transizione agricola neolitica per la sua adattabilità a climi difficili e la capacità di fornire latte, carne e fibre. La selezione artificiale ha prodotto razze specializzate, come la Saanen per il latte e l'Angora per le fibre. Tecniche genomiche recenti hanno identificato geni legati all'adattamento a climi estremi e alla produttività. Le capre tibetane, ad esempio, si sono adattate all'ipossia delle alte altitudini, mentre le capre Cashmere eccellono nei climi freddi. Oggi, le capre sono allevate in tutto il mondo, specialmente in Asia e Africa, dove sono essenziali per la sicurezza alimentare e l'economia rurale. In Italia, oltre 30 razze autoctone contribuiscono alla tutela del territorio e alla produzione di eccellenze alimentari, prevenendo incendi e degrado ambientale. Tuttavia, i cambiamenti climatici rappresentano una sfida crescente, rendendo fondamentale preservare la biodiversità caprina e adottare strategie di allevamento sostenibile per garantire la sopravvivenza di questa risorsa fondamentale per l'umanità.

Abstract

Domestication and biodiversity of the goat

The origin of the domestic goat (*Capra hircus*) is related to the bezoar (*Capra aegagrus*), domesticated about 10,000 years ago in the Fertile Crescent. Initially hunted, goats were gradually domesticated due to their social structure, varied diet and their resilience. The domestication process, influenced by natural and artificial selection, led to a reduction in body size and morphological adaptations. Molecular studies show that different groups of bezoars contributed to the genetics of domestic goats, also enriched by hybridizations with wild species, which introduced advantageous genetic variants. The goat was crucial during the Neolithic agricultural transition because of its adaptability to harsh climates and ability to provide milk, meat and fiber. Artificial selection produced specialized breeds, such as the Saanen for milk and the Angora for fiber. Recent genomic techniques have identified genes related to adaptation to extreme climates

¹ Professoressa associata di Miglioramento genetico animale

and productivity. Tibetan goats, for example, have adapted to the hypoxia of high altitudes, while Cashmere goats excel in cold climates. Today, goats are bred all over the world, especially in Asia and Africa, where they are essential to food security and rural economies. In Italy, more than 30 native breeds contribute to land protection and the production of food excellence, preventing fires and environmental degradation. However, climate change poses a growing challenge, making it critical to preserve goat biodiversity and adopt sustainable breeding strategies to ensure the survival of this critical resource for humankind.

ORIGINE DELLA CAPRA DOMESTICA (*Capra hircus*)

La Mezzaluna Fertile, nell'arco che va dal Levante meridionale attraverso la Turchia sudorientale dominata dalla catena del Tauro e la Siria settentrionale, fino agli alti pascoli dei monti Zagros e alle pianure dell'Iraq e dell'Iran, è stata il centro di domesticazione di capre e pecore oltre che di molte specie vegetali di interesse agrario che utilizziamo ancora oggi. La capra domestica (*Capra hircus*) origina dalla domesticazione della *Capra aegagrus* o bezoar sui monti Zagros circa 10.000 anni fa (Zeder e Hesse, 2000; Crepaldi, et al. 2024).

Nella storia della domesticazione delle capre, grande importanza rivestono le catene montuose che costituiscono ancora oggi l'habitat ideale e principale delle numerose specie selvatiche del genere *Capra*. Ancora oggi sulle montagne degli Zagros e del Tauro sono presenti la *Capra aegagrus* (Fig. 1) e l'*Ovis musimon orientalis*, i progenitori selvatici delle rispettive specie domestiche *Capra hircus* (capra domestica) e *Ovis aries* (pecora domestica).



Figura 1 - L'areale di distribuzione della *Capra aegagrus* o bezoar, progenitore selvatico della capra domestica *Capra hircus* (Fonte: International Union for Conservation of Nature, 2020)

LE CAPRE SELVATICHE MODERNE

L'antenato selvatico della capra domestica, la *Capra aegagrus* o bezoar è una specie classificata a basso rischio di estinzione dalla Red List dell'International Union for Conservation of Nature, e attualmente vanta un ampio areale che si estende dalla catena del Tauro nella Turchia meridionale (che si estende lungo una curva che va dal lago Eğirdir a ovest fino al corso superiore dei fiumi Eufrate e Tigri a est), e dall'Azerbaijan lungo i monti Zagros (che con una lunghezza di circa 1.600 km si estendono dall'Iran nord-

occidentale e seguendo approssimativamente il confine occidentale dell'Iran, coprono gran parte della Turchia sud-orientale e dell'Iraq nord-orientale), fino al Pakistan.

In Pakistan l'animale bandiera è la *Capra falconeri* o markhor, una magnifica capra selvatica dalle lunghe corna a cavaturaccioli, anch'essa classificata a basso rischio di estinzione ma che ha un areale più ristretto sulla catena Himalaiana fra il Pakistan, l'Afghanistan, il Tagikistan e l'Uzbekistan.

Più a nord sulla Catena del Caucaso che si estende tra l'Europa orientale e l'Asia occidentale sono presenti la *Capra caucasica* o Tur del Caucaso occidentale, annoverata fra le specie a rischio di estinzione, in un ristretto areale fra la Georgia e la Russia Europea, e la *Capra cylindricornis* o Tur del Caucaso orientale con un areale più ampio fra Azerbaigian, Georgia e Russia Europea considerata a basso rischio di estinzione.

Oltre a queste specie fra i selvatici del genere *Capra* troviamo diverse specie di stambecchi che prendono il nome dai loro areali di origine: lo stambecco delle Alpi (*Alpine ibex*) che ha superato un forte collo di bottiglia legato ad una intensa attività venatoria nel secolo scorso, grazie ad azioni mirate di conservazione e salvaguardia, lo stambecco spagnolo (*Iberian ibex*), del quale si contano numerose sottospecie di cui alcune estinte, lo stambecco siberiano (*Siberian ibex*) che vanta l'areale più esteso fra gli stambecchi esistenti, dai monti Altai, dell'Asia centrale, all'Himalaya fino alla Mongolia ed è la specie più diffusa del genere *Capra*. Queste tre specie di stambecchi sono considerate attualmente non a rischio di estinzione mentre altre due specie di stambecchi quello della Libia (*Nubian Ibex*) e quello dell'Etiopia (*Walia Ibex*) a causa dei loro areali ristretti e della forte competizione con le capre domestiche sono considerati a rischio di estinzione. Per maggiori dettagli sugli areali e lo stato di conservazione delle diverse specie selvatiche si può consultare il sito della International Union for Conservation of Nature Red List of Threatened Species (<https://www.iucnredlist.org/>)

LA DOMESTICAZIONE: DALLE PROVE ARCHEOLOGICHE ALLA PALEO-GENOMICA

Prove archeologiche della domesticazione della capra

Si ritiene che gli Zagros siano e siano stati l'habitat ideale per capre e pecore selvatiche. Le testimonianze archeologiche riportano la presenza dell'uomo di Neanderthal 40.000 anni fa sugli altopiani di queste montagne. Capre e pecore selvatiche erano gli animali predominanti cacciati dall'uomo sia nelle regioni di altopiano che in quelle di pianura (sopra/sotto i 1000 m di altitudine) tra 40.000 e 20.000 anni fa. La caccia di capre e pecore selvatiche è testimoniata dal fatto che nei siti archeologici della regione dei monti Zagros sia nei siti di montagna sopra i 1000 m sia nei siti di pianura (sotto i 1000 m) più lontani dai monti, esiste una netta prevalenza di ossa di capre e di pecore rispetto agli altri animali selvatici (Marean, 2000)

Si ritiene che vi sia stato un lungo periodo dai 40.000 ai 20.000 anni fa in cui la caccia era prevalente come testimoniato dal preponderante ritrovamento di ossa di animali adulti, seguita da un periodo nel quale le attività di caccia e gestione degli animali hanno convissuto e nel quale le capre gestite dall'uomo avevano ancora la possibilità di incrociarsi con le capre selvatiche intorno ai 10.000 anni fa, fino ad arrivare alla domesticazione vera e propria e quindi alla separazione dai selvatici e la comparsa di una morfologia più ridotta tipica delle specie domestiche.

A Ganj Dareh, un insediamento a 1000 m risalente a 10.000 anni fa negli altopiani settentrionali degli Zagros, dove ancora vagano le moderne capre selvatiche, gli archeologi non hanno trovato prove della domesticazione, ossia cambiamenti nelle caratteristiche anatomiche dei resti archeologici di capra, ma un inizio di gestione delle greggi. In questo sito le capre gestite potevano ancora incrociarsi con le popolazioni selvatiche e l'addomesticamento non era ancora progredito. La prevalenza di ossa di

maschi adulti, ma anche la presenza di due serie di ossa di dimensioni diverse testimoniano la coesistenza della caccia ed un inizio di gestione delle greggi. La riduzione delle dimensioni degli animali si ritiene avvenga dopo un certo periodo di separazione ed isolamento dai selvatici, quindi è esistito un periodo di passaggio in cui hanno convissuto entrambe le realtà. La separazione delle popolazioni gestite da quelle selvatiche e l'allevamento selettivo sono avvenuti circa 1000 anni dopo nelle aree pianeggianti ai piedi degli Zagros centro-meridionali come testimoniato dai ritrovamenti, nel sito di Ali Kosh, di ossa di dimensioni più ridotte tipiche degli animali domestici e da una prevalenza di femmine adulte insieme a maschi giovani (Zeder e Hesse, 2000, Marean, 2000; Fig. 2). Quando è stato possibile distinguere le ossa fuse o non fuse dei crani di animali giovani o vecchi, femmine o maschi, si è potuta apprezzare nei siti degli Zagros settentrionali una maggior presenza di ossa fuse di femmine adulte, ma anche di maschi adulti insieme a quelle non fuse di giovani maschi e femmine. Mentre nei siti degli Zagros meridionali di pianura più recenti si è osservata una netta riduzione dei maschi adulti e un netto aumento dei maschi giovani e delle femmine adulte. Si è rilevata dunque una netta riduzione dell'età dei maschi ed un aumento dell'età delle femmine compatibile con l'inizio della gestione degli animali, mentre la prevalenza di ossa di maschi adulti nei siti più antichi e più vicini alle aree montane sarebbe legata ad una maggiore attività di caccia di animali più grandi per soddisfare le esigenze alimentari.

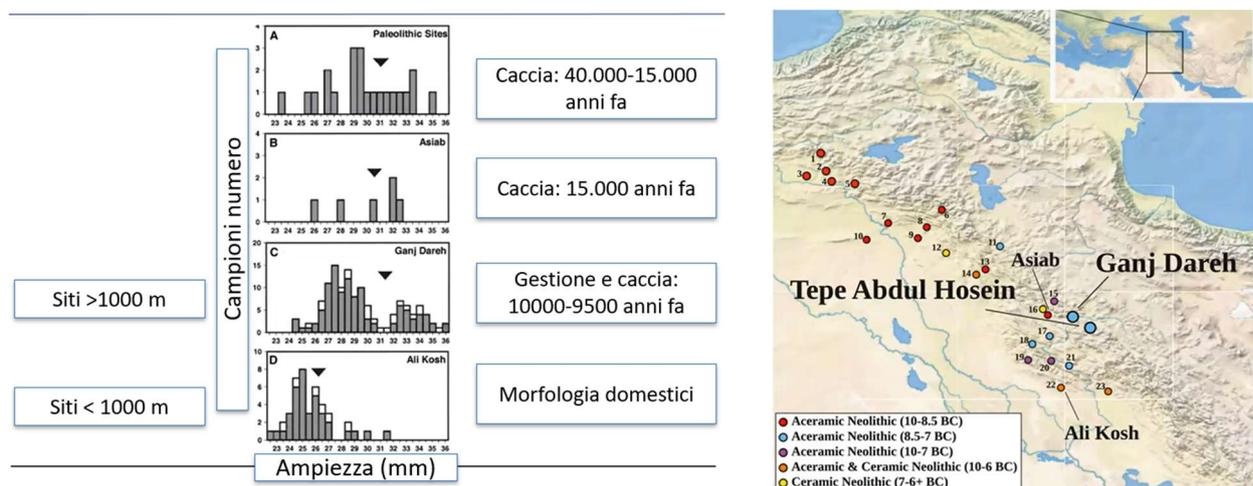


Figura 2 - A sinistra: evoluzione della dimensione delle ossa di capra ritrovate nei siti archeologici della regione dei monti Zagros dal Paleolitico al Neolitico in relazione all'epoca e all'altitudine dei siti (modificata da Zeder e Hesse, 2000); a destra: siti neolitici che documentano il processo di domesticazione della capra (modificata da Daly et al., 2022)

Gli strumenti genomici per la ricostruzione della storia della domesticazione delle capre: dal DNA mitocondriale alla paleo-genomica

La storia della domesticazione della capra è stata indagata anche con strumenti genomici a partire dal DNA mitocondriale ereditato per via materna, ai polimorfismi di singolo nucleotide (SNP) che distribuiti lungo tutto il genoma hanno permesso di indagare le relazioni filogenetiche fra le diverse specie selvatiche e l'ampio panorama di biodiversità presente nelle razze/popolazioni moderne allevate in Italia e nel mondo, al cromosoma Y che permette di ricostruire la linea e la storia maschile delle popolazioni studiate ed infine, più recentemente, alla paleo-genomica che consente di studiare il DNA dei reperti archeo-zoologici offrendo ulteriori elementi alla ricostruzione della storia della domesticazione.

Studiando il DNA mitocondriale di capre domestiche e selvatiche moderne si è vista la presenza di diversi aplogruppi con una netta prevalenza dell'aplogruppo A nelle capre domestiche moderne (Colli et al., 2015) ma non nei selvatici (Naderi et al., 2008).

Gli studi di Kevin Daly e collaboratori (2018, 2022a, 2022b) sui genomi antichi dei reperti archeo-zoologici hanno contribuito a chiarire queste differenze e la storia della domesticazione della capra. Questi ricercatori hanno studiato il DNA mitocondriale e nucleare estratto dalla parte petrosa dell'osso temporale di una serie di reperti archeo-zoologici, provenienti da siti di un vasto areale che comprende la mezzaluna fertile, partendo dall'Europa meridionale, fino al Caucaso e dal levante fino ai monti Zagros. Essi hanno osservato che l'aplogruppo A nei reperti del periodo pre-neolitico e neolitico è concentrato nella Turchia più occidentale e nel sud dell'Europa, mentre nella zona degli Zagros non è presente. Analizzando invece i reperti del post-neolitico l'aplogruppo A risulta diffuso dappertutto anche nei reperti degli Zagros. Questo indicherebbe una influenza del bezoar turco selvatico nella capra neolitica dell'Eurasia occidentale. In altre parole molteplici popolazioni selvatiche avrebbero contribuito all'origine delle capre moderne durante il Neolitico, come dettagliato anche di seguito (Fig. 3).

Nel corso del tempo, un tipo mitocondriale (aplogruppo A) si è diffuso ed è diventato dominante in tutto il mondo. Tuttavia, a livello dell'intero genoma, le moderne popolazioni di capre sono un mix di capre provenienti da popolazioni selvatiche diverse e forniscono la prova di un processo di addomesticamento multi-localizzato nel Vicino Oriente e insieme agli studi sul DNA delle razze moderne e dei selvatici moderni (Colli et al., 2018) supportano l'idea di percorsi multipli di dispersione degli animali addomesticati e delle loro controparti umane a partire dalla regione della Mezzaluna Fertile. Le capre domestiche si sono dimostrate estremamente adattabili a una vasta gamma di ambienti, grazie alla loro rusticità e capacità di sopravvivere in condizioni climatiche avverse, e ciò ha permesso alla specie di diventare una risorsa preziosa per l'uomo durante la transizione agricola del Neolitico.

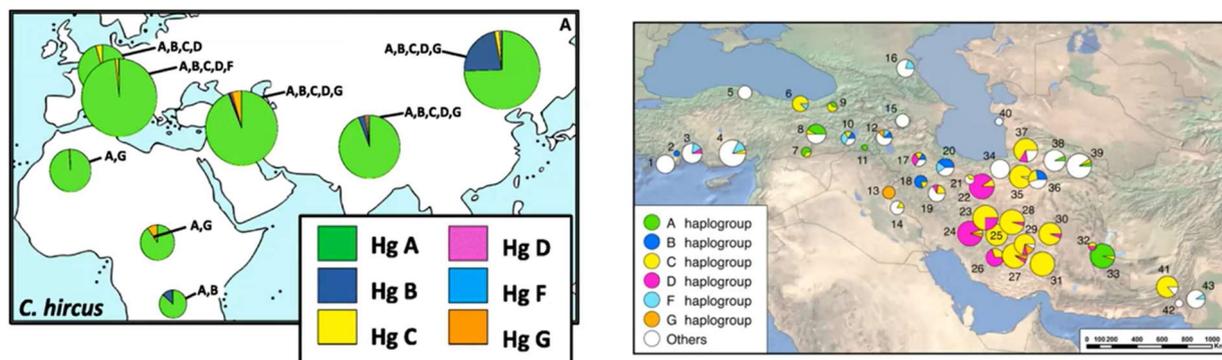


Figura 3 - Distribuzione geografica degli aplogruppi di DNA mitocondriale nella capra domestica (a sinistra) e selvatica (a destra): l'aplogruppo A in verde è il più diffuso nelle capre domestiche moderne (modificata da Colli et al., 2015) non in quelle selvatiche (modificata da Naderi et al., 2008)

Con la domesticazione scompare l'omocromia tipica dei selvatici che consente loro di mimetizzarsi nell'ambiente naturale e cominciano a comparire pezzature bianche e molteplici modelli di pigmentazione grazie alla protezione contro la predazione offerta dall'uomo. Questa perdita di omocromia tipica delle specie selvatiche si è osservata in tutte le specie domestiche come descritto da Cieslak e dai suoi collaboratori (2011) in un lavoro intitolato "I colori della domesticazione". Non soltanto il colore, ma anche la struttura della testa degli animali è cambiata con la domesticazione le orecchie da erette

diventano pendenti come nelle capre Maltesi e nelle capre del Pakistan che hanno lunghe orecchie pendenti (Fig. 4). Si osservano inoltre variazioni nella forma e nella struttura delle corna e nelle loro dimensioni, un carattere molto importante perché associato al successo riproduttivo dei maschi che si contendono le femmine a colpi di corna, soprattutto nei selvatici (Fig. 5).



Figura 4 - Variabilità nella forma facciale delle capre domestiche



Figura 5 - Variabilità nella forma delle corna delle capre domestiche

Si assiste inoltre a cambiamenti nel vello con ampia varietà di lunghezza e struttura del pelo dalle capre Angora a quelle del Kashmir, con caratteristiche molto differenti.

Infine si assiste ad una variazione delle dimensioni degli animali con una riduzione passando dai selvatici ai domestici ad una ampia variabilità nelle razze domestiche dalle capre pigmee, alle West African Dwarf fino alla razza gigante Comore del Pakistan.

LA SINDROME DELLA DOMESTICAZIONE

Tutte le variazioni descritte sarebbero inizialmente legate alla sindrome della domesticazione che è stata studiata e riportata in molte specie di mammiferi (Wilkins et al., 2014) e che comporta tutta una serie di cambiamenti dall'accorciamento del muso, alla riduzione del numero dei denti, alle orecchie pendenti, alla riduzione della dimensione del cervello fino alla comparsa dei diversi colori e modelli di pigmentazione presenti nelle razze domestiche. Questa sindrome sarebbe legata alla selezione per la docilità operata dall'uomo e allo sviluppo delle cellule della cresta neurale che danno origine ad una molteplicità di cellule implicate nei diversi meccanismi che abbiamo visto e che sono legate in prima battuta a una riduzione dell'ormone dello stress ma anche alla trasmissione degli stimoli attraverso il sistema neurologico.

Nel 2014 e nel 2021, Wilkins et al. hanno stabilito che la vasta gamma di fenotipi della sindrome da addomesticamento animale rispecchia quelli delle neurocristopatie umane lievi, la cui patologia deriva da differenziazione, divisione, sopravvivenza e migrazione aberrante delle cellule della cresta neurale (NCC). Queste cellule sono cellule staminali embrionali multipotenti e transitorie che si trovano inizialmente sulla cresta del tubo neurale e che in seguito a migrazione si differenziano ulteriormente come precursori di molti tessuti nell'embrione in via di sviluppo. La selezione antropica durante la domesticazione potrebbe aver agito su geni essenziali per l'iniziazione della cresta neurale e la definizione delle rotte migratorie delle NCC. La maggior parte della testa, ad esempio, deriva da NCC, comprese le ossa cranio-facciali, la cartilagine e i denti e la diminuzione del numero di NCC nei primordi facciali è direttamente correlata alla riduzione delle dimensioni della parte centrale del viso e della mascella. L'insufficienza di cartilagine, un tessuto di derivazione NCC costituito da condrociti e collagene, può aver contribuito al fenotipo orecchie pendenti. Risultano legati alle NCC anche numerosi geni associati alla segnalazione neurologica, ai ritmi circadiani e al comportamento, come le cellule precursori della midollare surrenale, che produce ormoni associati alla risposta "combatti o fuggi": l'ipofunzionalità delle NCC può portare a cambiamenti nella mansuetudine degli animali. Nel famoso esperimento di Belyaev (1979) sulle volpi argentate selezionate solo per la mansuetudine dopo 20 generazioni sono comparse numerose caratteristiche fisiologiche e morfologiche associate alla sindrome da addomesticamento (orecchie flosce, proporzioni cranio-facciali alterate e tempi di accoppiamento non stagionali). Il legame tra la mansuetudine e la cresta neurale suggerisce che i cambiamenti nello sviluppo della cresta neurale potrebbero essersi verificati attraverso la selezione diretta da parte dell'uomo per i comportamenti mansueti. Numerosi loci candidati contengono geni che influenzano la funzione neurologica e le risposte comportamentali, tra cui geni delle vie di neurotrasmissione della dopamina, della serotonina, del glutammato e del GABA, nonché geni che contribuiscono alla connettività e allo sviluppo di sinapsi e dendriti. Oltre ai cambiamenti nel comportamento, è probabile che anche le alterazioni dei modelli di sonno si siano verificate all'inizio del processo di addomesticamento, come avvenuto anche nei lupi con il passaggio dallo stato notturno ancestrale a quello diurno, esibito anche dagli esseri umani. Ne è prova il fatto che i livelli di melatonina e serotonina, determinanti del ritmo circadiano sono stati significativamente alterati nelle volpi argentate addomesticate selezionate per la mansuetudine rispetto alle volpi selvatiche (Wilkins et al., 2021)

Daly e coautori (2022) che hanno studiato e comparato i dati genomici di selvatici moderni e di capre del Neolitico della zona orientale e occidentale dei monti Zagros, hanno osservato forti differenze per quanto riguarda i geni del colore, i geni legati all'accrescimento, alla fertilità, all'intervallo interparto e alla produzione del latte fra selvatici e capre del neolitico. Hanno inoltre osservato che nei genomi degli animali ritrovati a Gani Daresh le regioni di omozigosi (ROH) erano maggiori, una chiara indicazione di aumento della consanguineità legata all'inizio della gestione delle popolazioni caprine. Hanno infine osservato una alta diversità del DNA mitocondriale ed una ridotta diversità del cromosoma Y. Tutte queste osservazioni genomiche confermano le osservazioni archeo- zoologiche sulla numerosità, sul sesso e sull'età dei reperti ossei analizzati nei siti studiati. Recentemente un lavoro su reperti museali di capre selvatiche rispetto alle domestiche ha messo in evidenza che esistono delle differenze significative nella forma del cranio degli animali domestici rispetto ai selvatici, con una riduzione del calvario del tetto cranico che comporta una riduzione del volume cranico del 15%, compatibile con una riduzione della dimensione del cervello, una riduzione del rostro ed un appiattimento e allargamento dell'area della mandibola e quindi meno denti, minor lunghezza dei denti e una variazione dell'angolo tra palato e cranio. Caratteristiche che si osservano in numerosi altri mammiferi domesticati (Balcarcel et al 2024).

L'INFLUENZA DEL TUR

In un recente lavoro di Zheng et al. (2020) che ha studiato i genomi di capre domestiche provenienti da tutto il mondo, di diverse specie di capre selvatiche (*C. aegagrus*, *sybirica*, *caucasica*, *falconeri*) e di reperti archeozoologici sono stati identificati numerosi geni coinvolti nella domesticazione, in particolare il gene MUC6 legato alla modulazione della composizione del muco intestinale coinvolto nella resistenza alle infezioni causate da parassiti gastrointestinali e STIM1-RRM1 legati al comportamento e alla suscettibilità allo stress negli animali. La variante adattativa di MUC6 che conferisce resistenza alle infezioni è presente nella capra domestica a seguito di introgressione dalla *Capra caucasica* o Tur del Caucaso occidentale ed è quasi fissata nelle capre domestiche (Fig. 6).

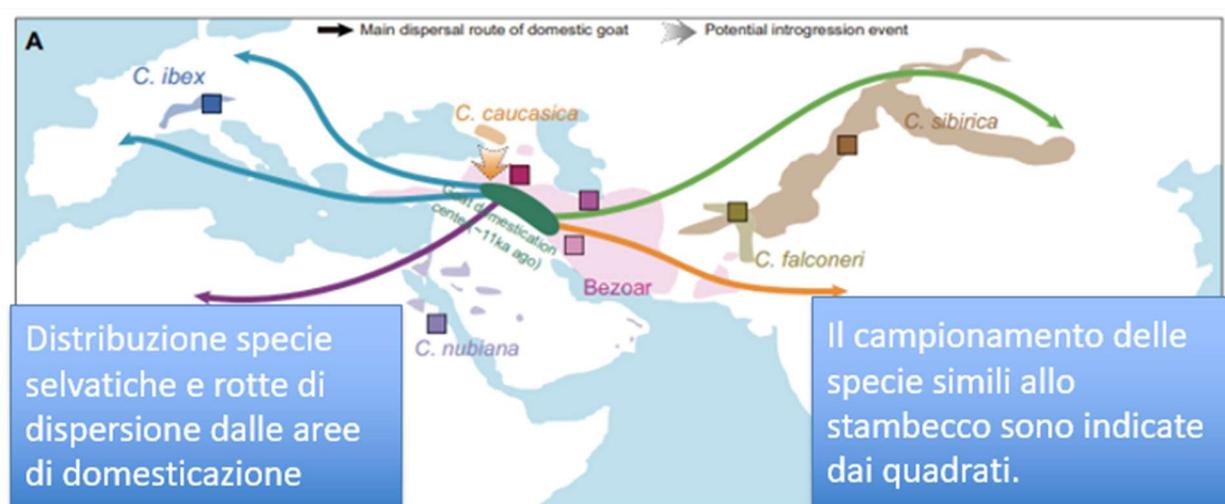


Figura 6 - Flusso genico durante la fase iniziale della domesticazione e della diffusione della capra (modificato da Zheng et al., 2020)

Gli alleli domestici di MUC6 e di STIM1-RRM1 sono emersi nelle capre domestiche rispettivamente almeno 7200 e 8100 anni fa e si sarebbero diffusi fino a raggiungere le alte frequenze osservate nelle capre domestiche in contemporanea con l'espansione dell'aplotipo A del DNA mitocondriale. La ricerca di queste trasformazioni evolutive

archeologicamente criptiche fornisce nuovi spunti di riflessione sui meccanismi di addomesticamento degli animali.

L'influenza del Tur è stata recentemente identificata anche da nuovi studi di paleogenomica del gruppo di Daly (2022b), il quale però ha identificato fra i reperti dei monti Tauri una linea gemella della *C. caucasica* e della *C. cylindricornis*, una nuova specie di tur tauro-asiatico che ha chiamato *Capra taurensis* che si sarebbe differenziata dalle altre circa 130-120.000 anni fa (stime di coalescenza del DNA mitocondriale) e che sarebbe vissuta nel tardo Pleistocene e fino al 12.000 a.C., per poi estinguersi. Questa popolazione di tur tauro-asiatico è a sua volta un possibile candidato per la fonte dell'ascendenza tur-like presente nelle capre domestiche, compreso l'allele MUC6 introgresso e fissato nelle popolazioni moderne che aumenta la resistenza ai parassiti gastrointestinali (Zheng et al., 2020).

Secondo Daly et al. (2022b) gli antenati della *Capra caucasica* si estendevano probabilmente su un areale più ampio in Eurasia durante il tardo Pleistocene, scarsamente catturato dalla documentazione fossile ora rivelata dalla paleogenomica. Data la relativa scarsità di dati genomici del genere *Capra* disponibili rispetto ad altri gruppi di mammiferi, ulteriori genomi potranno contribuire a perfezionare le conoscenze evolutive di questo genere.

LE RAZZE CAPRINE MODERNE E LA BIODIVERSITÀ

Numerosi lavori, che hanno studiato il genoma delle razze caprine moderne, hanno evidenziato che dopo l'addomesticamento nella Mezzaluna Fertile all'inizio del Neolitico, le capre domestiche, che già presentavano pool genetici differenziati, si sono diffuse in Europa, Africa e Asia e si sono adattate ad una molteplicità di ambienti e condizioni differenti (Colli et al., 2018; Stella et al., 2018; Bertolini et al., 2018). La diffusione di queste popolazioni ha determinato il principale background genomico delle popolazioni continentali, che attualmente presentano una suddivisione più marcata rispetto a quella osservata in altre specie di ruminanti. (Colli et al., 2018). Successivamente, si è verificata un'ulteriore diversificazione a livello regionale dovuta all'isolamento geografico e riproduttivo, accompagnata da ulteriori migrazioni e/o importazioni, le cui tracce sono ancora oggi rilevabili (Bertolini et al., 2018). Dopo la domesticazione, la selezione artificiale ha iniziato ad influenzare i tratti morfologici e produttivi delle capre, portando alla formazione di razze distinte, ciascuna adattata a scopi produttivi specifici e a diversi ambienti (Crepaldi et al., 2024). Negli ultimi 200 anni a partire dai pionieri della zootecnia in Inghilterra si è diffusa soprattutto in Europa la moda delle razze standardizzate.

Gli effetti della formazione delle razze sono stati chiaramente rilevati dagli studi genomici in particolare nell'Europa centrale e settentrionale, come anche l'influenza sulle razze cosmopolite e viceversa delle popolazioni autoctone (Colli et al., 2018; Stella et al., 2018; Crepaldi et al., 2024)

Attualmente si contano più di 1 miliardo di capre domestiche appartenenti a più di 300 razze caprine nel mondo, costituite per la grande maggioranza da razze e popolazioni autoctone e da alcune razze cosmopolite specializzate per la produzione di latte e carne, come la Saanen e la Boera allevate in numerosi paesi nel mondo (FAO, 2007 e 2015, Crepaldi et al., 2024) Questi animali oltre ad essere adattati a condizioni ambientali e di allevamento molto differenti, costituiscono una risorsa fondamentale per il pastoralismo e la sicurezza alimentare soprattutto nei paesi più poveri data la loro grande frugalità e capacità di adattamento a condizioni alimentari e climatiche anche estreme (Crepaldi et al., 2024).

Numerosi progetti internazionali, basati sulla condivisione di dati genomici e la cooperazione nella analisi dei dati hanno studiato e stanno studiando razze e popolazioni

razze, come la capra d'Angora o la capra Cashmere, sono state selezionate per la produzione di fibre e, ancora, la capra Boere per la produzione di carne.

In Italia abbiamo un ricchissimo panorama di biodiversità delle capre con più di 35 razze caprine gestite dall'Associazione Nazionale della Pastorizia (Asso.Na.Pa.) attraverso programmi di conservazione della biodiversità e programmi di miglioramento genetico. Gli studi condotti con strumenti genomici dall'Italian Goat Consortium (Nicoloso et al., 2015; Cortellari et al., 2021a) hanno messo in evidenza che le razze/popolazioni caprine italiane rappresentano un'ampia riserva di variabilità genetica, di resilienza e adattabilità e che contribuiscono al mantenimento delle aree interne e alla valorizzazione culturale dei territori.

Le capre sono spesso allevate in zone dell'Italia che hanno valore naturalistico culturale estremamente importante e nelle aree interne e montane sono utili, se ben gestite, per prevenire il degrado ambientale. Possono contribuire a ridurre il rischio di incendi, limitando la crescita eccessiva della vegetazione, garantendo così una gestione sostenibile del territorio. Queste razze sono in parte a rischio di estinzione su breve o lungo periodo e a fronte di un ampio ricorso all'allevamento estensivo sono particolarmente esposte alle forti variazioni climatiche di questi ultimi anni (Bionda et al., 2024). Risulta quindi fondamentale approfondire lo studio della variabilità di queste popolazioni anche in relazione alla loro capacità di resistenza al cambiamento climatico (Bertolini et al., 2018; Cortellari et al., 2021a; Peng et al., 2024).

Con la genomica è possibile migliorare la gestione della consanguineità nelle popolazioni allevate, identificare il background genomico dei singoli animali permettendone un riconoscimento di razza ed identificare le differenze e le peculiarità delle diverse razze (Cortellari et al., 2021b). Si stanno potenziando, grazie a recenti progetti nazionali in collaborazione fra Asso.Na.Pa. e diverse università e centri di ricerca, programmi di allevamento che valorizzano la diversità genetica, ma anche la redditività degli allevamenti, utilizzando l'innovazione tecnologica e le informazioni ricavate dalla genomica (Negro et al., 2024), oltre all'incoraggiamento di politiche attive di conservazione e di valorizzazione.

Le nuove conoscenze che si ottengono dagli studi genomici oltre ad evidenziare nuovi contributi sull'evoluzione di questa specie e ad aver messo in evidenza l'ampia diversità a livello locale e globale presente in questa specie, ci devono far riflettere sull'importanza dell'applicazione di queste conoscenze alla conservazione sostenibile a lungo termine della diversità caprina soprattutto per il ruolo fondamentale che svolge per l'economia locale, la sicurezza alimentare, la gestione del territorio e le eccellenze alimentari in Italia e nel mondo e perché come ricordato dalla volpe del romanzo il "Piccolo principe" di Antoine de Saint-Exupéry, siamo responsabili per sempre degli animali che abbiamo addomesticato.

BIBLIOGRAFIA

- Balcarcel, A.M., Geiger, M. & Sánchez-Villagra, M.R. Cranial form differences in goats by breed and domestic status. *Sci Rep* 14, 917 (2024). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-50357-0>
- Belyaev DK. 1979. Destabilizing selection as a factor in domestication. *J Hered.* 70:301-308.
- Bertolini, F., Servin, B., Talenti, A. et al. Signatures of selection and environmental adaptation across the goat genome post-domestication. *Genet Sel Evol* 50, 57 (2018). <https://doi.org/10.1186/s12711-018-0421-y>
- Bionda A., Cortellari M., Negro A., Crepaldi P., 70 years of heat waves and summer climate change affecting Italian small ruminant populations 2024 *Pastor. Res. Policy Pract.* 14:12848. doi: 10.3389/past.2024.12848
- Cieslak M. et al., 2011 - Colour of domestication, *Biol. Rev.* (2011), 86, pp. 885-899 PMID: 21443614 DOI: 10.1111/j.1469-185X.2011.00177.x

- Colli L, Lancioni H, Cardinali I, Olivieri A, Capodiferro MR, Pellicchia M, Rzepus M, Zamani W, Naderi S, Gandini F, Vahidi SM, Agha S, Randi E, Battaglia V, Sardina MT, Portolano B, Rezaei HR, Lymberakis P, Boyer F, Coissac E, Pompanon F, Taberlet P, AjmoneMarsan P, Achilli A. Whole mitochondrial genomes unveil the impact of domestication on goat matrilineal variability. *BMC Genomics*. 2015 Dec 29;16:1115. doi: 10.1186/s12864-015-2342-2. PMID: 26714643; PMCID: PMC4696231.
- Colli L, Milanese M, Talenti A, Bertolini F, Chen M, Crisà A, Daly KG, Del Corvo M, Guldbbrandtsen B, Lenstra JA, Rosen BD, Vajana E, Catillo G, Joost S, Nicolazzi EL, Rochat E, Rothschild MF, Servin B, Sonstegard TS, Steri R, Van Tassell CP, Ajmone-Marsan P, Crepaldi P, Stella A; AdaptMap Consortium. Genome-wide SNP profiling of worldwide goat populations reveals strong partitioning of diversity and highlights post-domestication migration routes. *Genet Sel Evol*. 2018 Nov 19;50(1):58. doi: 10.1186/s12711-018-0422-x. PMID: 30449284; PMCID: PMC6240949.
- Cortellari, M., Barbato, M., Talenti, A. et al. The climatic and genetic heritage of Italian goat breeds with genomic SNP data. *Sci Rep* 11, 10986 (2021a). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89900-2>
- Cortellari, M., Bionda, A., Negro, A. et al. Runs of homozygosity in the Italian goat breeds: impact of management practices in low-input systems. *Genet Sel Evol* 53, 92 (2021b). <https://doi.org/10.1186/s12711-021-00685-4>
- Crepaldi P., Bionda A., Colli L., 2024 Where do goats come from? In *The welfare of goats*, editors Mattiello S. and Battini M., Elsevier pp. 1-20
- Daly K.G. et al., 2018 -Ancient goat genomes reveal mosaic domestication in the Fertile Crescent, *SCIENCE* , Vol. 361, Issue 6397, pp. 85-88DOI: 10.1126/science.aas941
- Daly K.G. et al., 2022b A novel lineage of the *Capra* genus discovered in the Taurus Mountains of Turkey using ancient genomics *eLife* 11:e82984.
- Daly K.G., et al. 2022a Herded and hunted goat genomes from the dawn of domestication in the Zagros mountains. *PNAS* 118 (25) e2100901118 <https://doi.org/10.1073/pnas.2100901118>
- Denoyelle, L., Talouarn, E., Bardou, P. et al. VarGoats project: a dataset of 1159 whole-genome sequences to dissect *Capra hircus* global diversity. *Genet Sel Evol* 53, 86 (2021). <https://doi.org/10.1186/s12711-021-00659-6>
- FAO - The State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture, edited by edited by Barbara Rischkowsky & Dafydd Pilling. Rome 2007.
- FAO - The Second Report on the State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture, edited by B.D. Scherf & D. Pilling. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments. Rome 2015 (available at <http://www.fao.org/3/a-i4787e/index.html>).
- Marean C.W. (2000) - Age, sex and old goats. *Science* Mar 24: 287(5461):2174-5. Doi:10.1126/science.287.5461.2174.
- Negro A., Cesarani A, Cortellari M., Bionda A., Fresi P, Macciotta N.P.P., Grande S., Biffani S., Crepaldi P., 2024 - A comparison of genetic and genomic breeding values in Saanen and Alpine goats, *Animal*, Volume 18, Issue 4,101118, doi.org/10.1016/j.animal.2024.101118.
- Nicoloso L, Bomba L, Colli L, Negrini R, Milanese M, Mazza R, Sechi T, Frattini S, Talenti A, Coizet B, Chessa S, Marletta D, D'Andrea M, Bordonaro S, Ptak G, Carta A, Pagnacco G, Valentini A, Pilla F, Ajmone-Marsan P, Crepaldi P; Italian Goat Consortium. Genetic diversity of Italian goat breeds assessed with a medium-density SNP chip. *Genet Sel Evol*. 2015 Aug 4;47(1):62. doi: 10.1186/s12711-015-0140-6. PMID: 26239391; PMCID: PMC4523021.
- Peng W, Zhang Y, Gao L, Shi W, Liu Z, Guo X, Zhang Y, Li B, Li G, Cao J, Yang M. Selection signatures and landscape genomics analysis to reveal climate adaptation of goat breeds. *BMC Genomics*. 2024 Apr 29;25(1):420. doi: 10.1186/s12864-024-10334-x. PMID: 38684985; PMCID: PMC11057119.
- Naderi S, Rezaei HR, Pompanon F, Blum MG, Negrini R, Naghash HR, Balkiz O, Mashkour M, Gaggiotti OE, Ajmone-Marsan P, Kence A, Vigne JD, Taberlet P. The goat domestication process inferred from large-scale mitochondrial DNA analysis of wild and domestic individuals. *Proc Natl*

Acad Sci U S A. 2008 Nov 18;105(46):17659-64. doi: 10.1073/pnas.0804782105. 10.1073/pnas.0804782105

Stella A, Nicolazzi E.L., Van Tassell C.P, Rothschild M.F., Colli L, Rosen B.D., Sonstegard T.S, Crepaldi P., Tosser-Klopp G., Joost S. & the AdaptMap Consortium - AdaptMap: exploring goat diversity and adaptation. *Genetics Selection Evolution* volume 50, Article number: 61 (2018)

Wilkins A.S., Wrangham R., Fitch W.T 2021The neural crest/domestication syndrome hypothesis, explained: reply to Johnsson, Henriksen, and Wright *Genetics* 2021 Jul 19;219(1):iyab098. doi: 10.1093/genetics/iyab098

Wilkins A.S., Wrangham R., Tecumseh Fitch W. (2014) The “Domestication Syndrome” in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics. *Genetics*, Vol. 197, 795-808 doi: 10.1534/genetics.114.165423

Zeder M., Hesse B., (2000) The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros mountains 10,000 years ago. *Science*

Zheng Z, Wang X, Li M, Li Y, Yang Z, Wang X, Pan X, Gong M, Zhang Y, Guo Y, Wang Y, Liu J, Cai Y, Chen Q, Okpeku M, Colli L, Cai D, Wang K, Huang S, Sonstegard TS, Esmailizadeh A, Zhang W, Zhang T, Xu Y, Xu N, Yang Y, Han J, Chen L, Lesur J, Daly KG, Bradley DG, Heller R, Zhang G, Wang W, Chen Y, Jiang Y. The origin of domestication genes in goats. *Sci Adv.* 2020 May 20;6(21):eaaz5216. doi: 10.1126/sciadv.aaz5216.

