

La domesticación animal

RAFAEL ANDRÉS DAVID FERNÁNDEZ, MANUEL IGNACIO SAN ANDRÉS LARREA, VÍCTOR BRIONES DIESTE

La domesticación animal

La domesticación es un proceso que ha recibido numerosas definiciones. Por ejemplo, Manin (2021) indicó que la definición de animal doméstico se encuentra fuertemente ligada a la historia etimológica de la propia palabra. El término “doméstico” procede del latín “domesticus”, “pertene-ciente al hogar”. Se ha utilizado para designar a un grupo de ani-males concreto, considerado parte del hogar, desde el siglo XIV en lengua francesa y desde el siglo XV en lengua inglesa. El Diccionario Histórico de la Lengua Española (Diccionario de Autoridades. Tomo III. 1732) indica que sobre el término “doméstico” “Vale tam-bién lo que se cría en casa, que con el trato de la gente se hace manso y apacible; a diferencia de lo que se cría en el campo”. Ade-más, señala que ya se incluye el término para los animales en el diccionario *Tesoro de la lengua castellana o española* (1611) de Sebastián de Covarrubias: “dice que no solo se llama así al animal, sino también al hombre que está sujeto al padre o al señor”.

Desde la segunda mitad del siglo XX, sin embargo, la definición de domesticación animal ha supuesto un reto para diversos autores que han buscado ampliarla inclu-yendo aspectos antropológicos, ecológicos y evolutivos.

A continuación, se muestran algu-nas de las muchas definiciones del proceso de domesticación con el propósito de mostrar las

diferencias y similitudes que ro-dean a este proceso:

– “La habilidad de los animales para tener contacto directo con el hombre, no temerle, obedecerle y reproducirse bajo las condiciones creadas por él, lo que supone las condiciones necesarias para la uti-lización económica de los anima-les” (Belyaev, 1979).

– “Proceso mediante el cual una población de animales se adapta al hombre y al ambiente cautivo mediante cambios genéticos origi-nados a lo largo de generaciones y procesos de desarrollo induci-dos por el medio ambiente que se repiten durante cada generación” (Price, 1984).

– “Proceso de atracción de los animales hacia un nexo de interés humano donde seres humanos y animales se acostumbran mutua-mente a las condiciones y térmi-nos establecidos por los huma-nos” (Anderson, 1997).

– “La domesticación es una rela-ción sostenida multigeneracional y mutualista donde un organismo adopta un grado significativo de influencia sobre la reproducción y cuidado de otro para asegurarse un suministro más predecible res-pecto a una fuente de interés y, a través de la cual, el organismo tie-ne ventaja sobre aquellos que per-manecen fuera de dicha relación, de este modo se benefician y, con frecuencia, se incrementa, la efica-cia de tanto el domesticador como del domesticado” (Zeder, 2012c).

Este tipo característico de mu-tualismo no se limita a los se-res humanos y a los animales

domésticos, sino que está bien documentado en especies no hu-manas, especialmente en ciertos insectos y sus plantas (Rindos, 1984; Schultz et al, 2005). Sin em-bargo, el ser humano es capaz de crear y modificar comportamien-tos que ayudan a obtener mejo-res resultados de las relaciones establecidas con otras especies con las que evoluciona a su lado (Boyd y Richerdson, 1985).

Además de la domesticación cabe destacar que, pese a que Brunson y Lander (2023) dieron por sentado que el ganado domesticado era el animal más importante, no debe olvidarse el papel que desempe-ñaron los animales salvajes. El hombre modificó los paisajes para aumentar la productividad de cier-tas especies silvestres, llegando a gestionarse de forma directa. Aun-que la expansión de la agricultura tendió a reducir las poblaciones de grandes animales silvestres, al-gunos se trasladaron cerca de los asentamientos humanos, lo que suponía una fuente de recursos como carne, pieles, huesos, incluso sus excrementos como elemento de combustión para calentarse.

Existen estudios antropológicos que subrayan la ausencia de una división estricta entre el ser huma-no y animales en muchas culturas (Descola, 2012), donde la domesti-cación es sólo una de las muchas formas de integración de elemen-tos no humanos en la estructura so-cial. Puede resumirse que el objeti-vo del proceso de domesticación no es otro que amansar una amplia variedad de especies en beneficio de la humanidad (Diamond, 2002).

Historia de la domesticación

La domesticación es un proceso que se ha investigado a través de numerosas disciplinas como arqueología, anatomía o genética, mostrando hallazgos de enorme relevancia para poder entender el origen de las especies domésticas y su impacto en la cultura del ser humano. A pesar de ello, sigue habiendo varios interrogantes sobre el momento, la ubicación y el proceso evolutivo de domesticación (Larson y Fuller, 2014; Frantz et al. 2020).

Esta falta de precisión sobre el momento de domesticación de las especies se debe en buena medida a la falta de contundencia de los registros arqueológicos a la hora de describir este proceso (Sapir-Hen et al. (2016); Weitzel y Coddling (2016)). Sin embargo, Ahmad et al. (2020) reconocieron avances en estudios recientes que arrojan luz sobre la línea temporal de la domesticación.

Lo que parece evidente es que la domesticación animal comienza con el perro (*Canis lupus familiaris*). Una especie que muestra una historia más compleja que otras especies debido a que su domesticación fue muy anterior y en diversas zonas del planeta, lo que dificulta aún más establecer un orden cronológico y filogenético.

En esta línea, Frantz et al. (2020) indicaron avances en la determinación del origen del perro, que se han visto obstaculizados por la falta de datos de referencia de cánidos salvajes extintos del Pleistoceno, los sutiles cambios morfológicos entre las poblaciones salvajes y domésticas durante las primeras fases de domesticación y la ausencia de una cultura material inequívoca que acompañe las primeras etapas de la domesticación. A pesar de estas limitacio-

“ Llegar a entender el proceso de domesticación supone conocer uno de los procesos más significativos de la historia del hombre. Las circunstancias que lo propiciaron originaron un camino para la evolución de las especies domésticas y provocaron cambios sociales sin precedentes que en la actualidad continúan desarrollándose ”

nes, se considera que la domesticación del perro comenzó en el Paleolítico superior (hace unos 35.000 años) convirtiéndose en la primera especie en domesticarse, aunque la domesticación definitiva se habría producido aproximadamente hace 14.000 años Galibert et al (2011). Niego y Benítez- Burraco (2022) documentaron el descubrimiento de los primeros restos fósiles identificados como proto-perros, con una antigüedad de aproximadamente 30.000 años, algo después de lo señalado por Galibert.

Por tanto, existe una diferencia de unos 20.000 años respecto a la domesticación del ganado, que fue la siguiente en producirse. Una enorme brecha temporal en términos de domesticación. Entre la domesticación del ganado y las últimas especies domesticadas (ya en el siglo XX) se calcula que pasaron alrededor de 8.500 años. El hecho de que el perro sea la especie doméstica que más tiempo lleva al lado del hombre y su papel de servicio (guardia, protección (guerra), caza, rescate... aunque sirva de alimento en ciertas culturas) hacen del vínculo hombre-perro un fenómeno realmente inigualable en la domesticación.

En cuanto al origen geográfico del perro existe debate. Rosengren et al. (2021) argumentaron que, en lo referente al origen geográfico del perro, se considera su origen en Europa, aunque existen otras

propuestas como Asia central, el Sudeste asiático u Oriente medio. Frantz et al. (2020) sugieren Eurasia occidental y oriental y se han encontrado fósiles incluso en el Ártico siberiano, pudiendo ser precisamente Siberia el origen del perro en Norteamérica, hace más de 10.000 años. Lo que parece indudable es el acompañamiento del perro a lo largo de los movimientos que efectuó el hombre (Ahmad et al. 2020) colonizando Eurasia occidental, África y América.

El ancestro del perro parece algo más claro tras los últimos avances científicos. Los análisis genómicos modernos y los análisis de ADN antiguo de restos fósiles han demostrado que los perros fueron domesticados a partir de una especie de lobo ya extinta y que no pertenecen al mismo linaje que los lobos modernos. Los análisis de ADN antiguo y los estudios multidisciplinarios sugieren su origen en el Pleistoceno tardío para el ancestro común más reciente de perros y lobos. Durante mucho tiempo se pensó que el antepasado del perro doméstico era el lobo gris moderno. El lobo gris es el pariente más cercano que existe de los perros y hay pruebas de flujo genético post-domesticación entre perros y lobos (Rosengren et al. 2021).

El proceso de domesticación antigua cambió la historia del hombre debido a su implicación en el inicio de la agricultura y la ga-



EVOLUCIÓN ANIMAL

nadería Probablemente por las circunstancias climáticas que se sucedieron en la transición desde el Último Máximo Glacial (UMG), hace aproximadamente 21.000 años, hasta el actual periodo interglacial del Holoceno. Mientras el Pleistoceno superior ofrecía una climatología adversa a la hora de obtener alimentos, el Holoceno supuso un clima más amable para poder obtenerlos (McHugo et al.

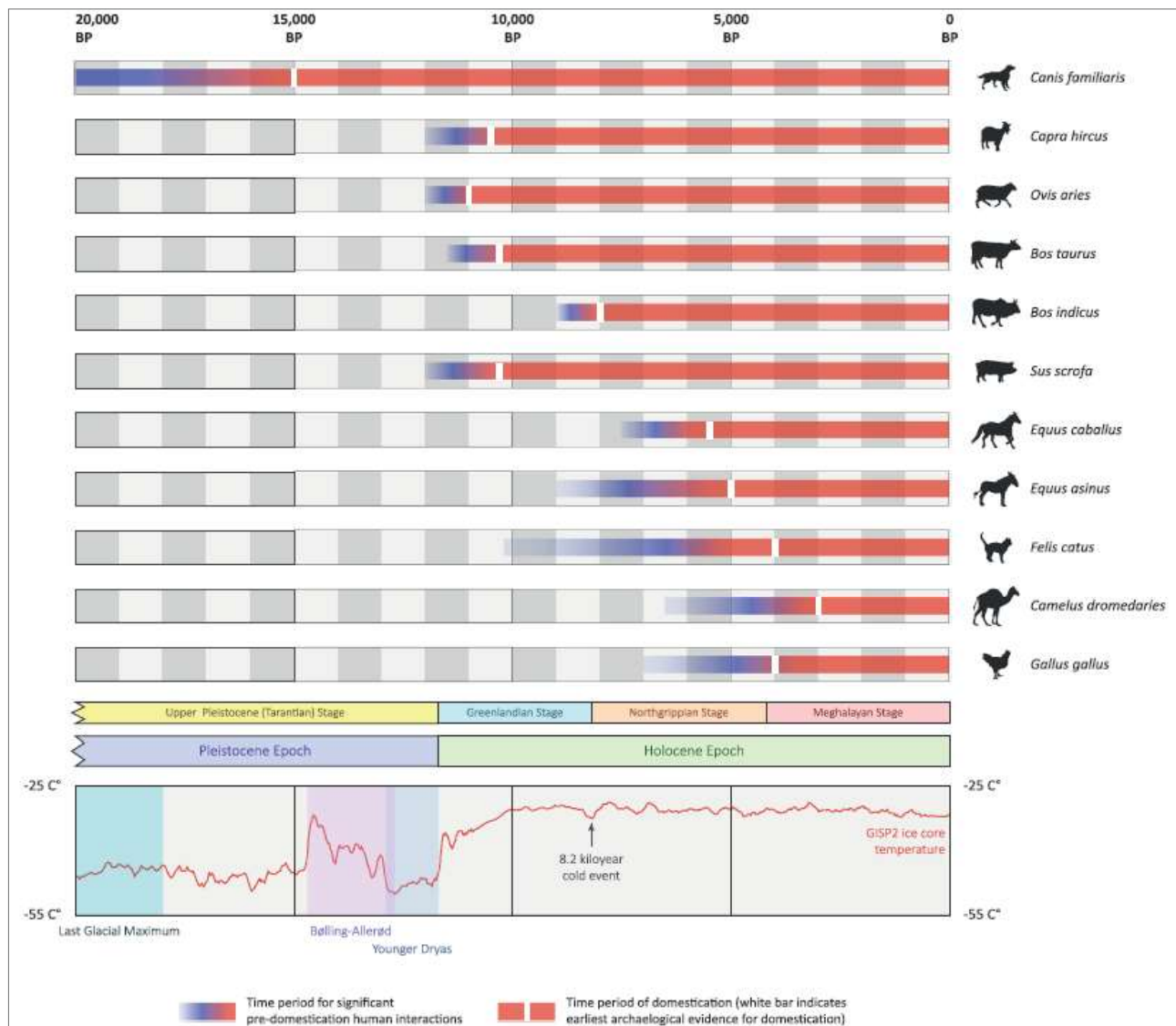
2019). La presencia de esta nueva climatología pudo afectar favorablemente a la domesticación de ciertas especies al producirse en ellos cambios fenotípicos y comportamentales que favorecieron su adaptación al proceso (Rosen-gren et al. 2021).

El Neolítico aparece en Oriente Próximo entre el tránsito del Pleistoceno superior al Holoceno

entre 12.000-11.700 años atrás (Marcos, 2006, 2016).

Periodo Cuaternario	
Pleistoceno Superior (129.000-11.700 años)	Holoceno (11.700 años-actualidad)

Basada y traducida de la tabla crono estratigráfica internacional relativa al sistema/periodo Cuaternario. (Unidad temporal: millones de años, Ma). Fuente: Cohen et al, 2013.



Datos sobre la cronología de la domesticación (Larson et al, 2014; Larson y Fuller, 2014). La información estratigráfica obtenida de la página web de la Comisión Internacional de Estratigrafía (Cohen et al. 2013; International Commission on Stratigraphy, 2018;). El gráfico de temperaturas del Cuaternario se generó a partir de los datos de temperatura y acumulación de núcleos de hielo de GISP2 datos de temperatura y acumulación de núcleos de hielo (Cuffey y Clow, 1997; Alley, 2000; Alley, 2004;). Fuente: McHugo (2019).

El Neolítico supuso un periodo clave en la historia de la humanidad con profundos cambios en la vida de los hombres. Tanto es así que McDonald (2016) señaló el hito que supuso que en 1936 V.G. Childe acuñara el término “Revolución Neolítica”. Por lo general, se consideran varias dimensiones para la Revolución Neolítica como son cambios en la economía, tecnología, patrones de asentamiento e ideología, encontrándose en el centro de esta revolución la producción de alimentos y la domesticación de plantas y animales. Villalba-Mouco et al. (2018) también describieron como parte de esta revolución a la cultura, a través de la aparición de las primeras obras de artesanía y el comienzo del pulimiento de la piedra. Incluso Meier (2017) señala que algunos investigadores defienden que el comienzo de la domesticación de animales pudo tener que ver con causas rituales.

Price y Bar-Yosef (2011) indicaron: “Existen un número de variables con potencial importancia en el cambio que supuso pasar de buscar alimento a la agricultura. Entre otros el sedentarismo, almacenamiento, densidad y presión de la población, abundancia de recursos y su disponibilidad, construcción de nichos, tecnologías de procesado y cosecha, cambios climáticos y ambientales, capacidad de producir y recursos locales, especies potencialmente domesticadas, competencia, desigualdad, reducción de riesgos, necesidades nutricionales, oportunidades, opciones y un contexto social y cultural receptivo”.

Este periodo transitorio entre el Pleistoceno y el Holoceno finalizó con la aparición de diferentes centros de domesticación por todo el mundo (al menos diez) según Price y Bar-Yosef (2011). Russel (2022) consideró “tres regiones clave en la transición a la agricultura: el Creciente Fértil

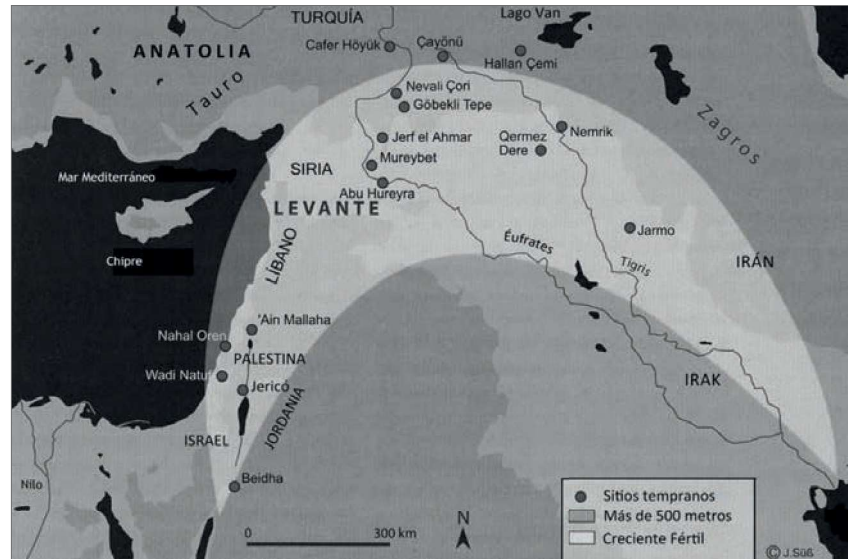


Figura 1. Regiones clave en la transición a la agricultura: el Creciente Fértil, Anatolia central y Chipre, durante el Neolítico Precerámico y Cerámico.

Fuente: <https://lampuzo.wordpress.com/category/mesopotamia/page/2/>

(Zagros, cuencas media y alta del Tigris y el Éufrates -Alta Mesopotamia-, y el Levante), Anatolia central y Chipre, durante el Neolítico Precerámico y Cerámico” (Mapa 1). Según Sapir-Hen et al. (2016) la opinión actual para el Levante meridional es que la caza salvaje fue sustituida por la gestión de rebaños en el transcurso del Neolítico precerámico, periodo B (entre 10500-8250 años atrás).

McDonald (2016), Manin (2021) y Rosengren et al. (2021) coincidieron en señalar que las primeras especies en domesticarse en esta época en el Asia occidental fueron jabalíes (*Sus scrofa*), uros (*Bos primigenius*), muflones asiáticos (*Ovis orientalis*) y cabras montesas (*Capra aegagrus*).

Existe cierta controversia en determinar qué especie fue la primera en domesticarse tras el perro. Según indicaron Meier et al. (2017) dentro de las colinas mediterráneas del Levante meridional, las cabras fueron el primer taxón de ungulados gestionado por los humanos. La gestión de las cabras comenzó en el Levante meridional hacia el Neolítico precerámico B (10.000-9.200 años a.C.) Sin em-

bargo, Rosengren et al. (2021) indica que la domesticación inicial de las ovejas tuvo lugar hace aproximadamente 11.000 años en el Creciente Fértil, a partir de varias poblaciones mufloniformes. Se diseminaron por Europa siguiendo tres rutas distintas: la danu-

Place and species	Date of appearance (cal BP)
Southwest Asia:	
Plants	11,500
Animals	10,500
China:	
Millet	10,000
Rice	>7000
Mexico:	
Corn	9000
South America:	
Plants	10,000
Animals	6000
New Guinea:	
Plants	>7000
South Asia:	
Plants	5000
Animals	8000
Africa:	
Plants	5000
Animals	9000
Eastern North America:	
Plants	5000

Fechas aproximadas de la aparición de especies domésticas en diferentes partes del mundo. Fuente: Price y Bar-Yosef (2011).



biana, la del norte de Europa y la mediterránea. Otros análisis de las expansiones de linajes a partir de muestras modernas indican dos oleadas principales de dispersión asiática, con la región de la meseta de Mongolia actuando como centro secundario de migración hacia China y el subcontinente indio. La antigua ruta marítima, que conectaba Oriente Medio con la India, sirvió como otra vía de dispersión ovina. Otros indicaron la domesticación de ambas especies a la vez, aproximadamente hace en torno a 10.000 años (Zeller y Göttert, 2019) o hace alrededor de 11.000 años (Arenas y Negro, 2023).

La domesticación del cerdo presenta material arqueológico y genético suficiente para establecerlo espacial y temporalmente. Los cerdos se domesticaron a partir del jabalí (*Sus scrofa*) en Anatolia oriental y China hace unos 10.000-9.000 años a partir de dos poblaciones divergentes de jabalíes. Es altamente probable que siguiesen una vía comensal al verse atraídos por la comida de los asentamientos humanos (Rosengren et al. 2021).

En relación con el gato (*Felis silvestris catus*), se considera que su domesticación tuvo lugar hace alrededor de 10.000 años en el Creciente Fértil y Egipto, donde habitaban dos poblaciones de gato montés de Oriente Próximo (*Felis silvestris lybica*), una subespecie del gato montés (*Felis silvestris*). Posteriormente romanos, griegos y fenicios propagaron la especie por Europa. Se han encontrado restos prerromanos en Europa occidental y central (Rosengren et al. 2021).

El ganado bovino supuso una de las piezas claves de la revolución neolítica. El paso de la caza a la cría se erigió como un cambio de paradigma para entender el abastecimiento en la humanidad. Como supuso con otras especies domesticadas, existen todavía

ciertas reservas sobre la localización de ciertos centros de domesticación, aunque el papel del Creciente Fértil, como sucede con otras especies, resultó clave.

El uro (*Bos primigenius*), antecesor del ganado bovino europeo y africano, se distribuyó por Europa, Asia y el norte de África entre el final del Pleistoceno y el comienzo del Holoceno. Ya en el Neolítico en Oriente Próximo comenzó a domesticarse su subespecie (*Bos primigenius primigenius*) hace unos 10.500 años (procedente de Eurasia occidental) y 2000 años después una segunda subespecie (*Bos primigenius nomadicus*) (procedente del sur de Asia) en el Valle del Indo. La domesticación de estas subespecies del uro supuso finalmente la aparición del ganado bovino (*Bos taurus*) y cebú (*Bos indicus*). Se ha sugerido un tercer centro de domesticación independiente en China hace, aproximadamente, unos 10.600 años, aunque existen dudas sobre el mismo (Rosengren et al. 2021).

Sin embargo, Zeller et al. (2017) junto a Zeller y Göttert (2021) establecieron al Creciente Fértil como la zona donde la especie se domesticó el uro por primera vez entre 8.800 y 8.400 años atrás originando el ganado bovino (*Bos primigenius f. taurus*). Las poblaciones de ganado bovino se extendieron por Europa (a través del río Danubio y del Mediterráneo). Una segunda especie fue domesticada en el Valle del Indo hace 7000 años aproximadamente (*Bos primigenius f. indicus*) (Zeller et al. 2017), para posteriormente llegar a África en diferentes introducciones entre 4.000 y 1300 años atrás. Además, existen expertos que señalan otro centro de domesticación del uro en África el cual originó el ganado Sanga (*Bos taurus africanus*) (Zeller y Göttert, 2021).

En relación con la domesticación de las aves, Manin (2021)

señaló que fue compleja debido a las circunstancias que rodean a los restos arqueológicos, ya que su conservación no suele ser adecuada respecto a cómo se encuentran los de los grandes mamíferos y porque los rasgos de domesticación morfológicos no son tan marcados como en los mamíferos. Si bien los análisis genéticos y filogeográficos han permitido identificar posibles lugares de domesticación del gallo selvático (*Gallus gallus*, antepasado de la gallina), el pavo silvestre (*Meleagris gallopavo*) y el ánser común (*Anser anser*), aún se desconocen en gran medida el momento y las primeras etapas del proceso. Según Hill y Kirkpatrick (2010) hace aproximadamente 6.000 años las aves de la selva del sudeste asiático se domesticaron para originar diferentes especies domésticas de aves de corral (sin especificar).

Existe consenso científico en atestiguar el origen del caballo en Asia Central en torno a 5.500 años atrás (Rosengren et al. 2021; Frantz et al. 2020). Sin embargo, no parece que su aporte genético haya ido más allá de originar el caballo de Przewalski (*Equus przewalski*) (Rosengren et al. 2021) por lo que se entiende que existió un elevado flujo genético entre diversas poblaciones. Según Frantz et al. (2020) las poblaciones sufrían múltiples sustituciones, de este modo la población de Asia Central experimentó un cambio hace entre 5.000 y 4.000 años causada por linajes posteriores. La Península Ibérica se reconoce como una región con una elevada diversidad genética con linajes extintos presentes hace unos 4.000 años (Rosengren et al. 2021).

Se necesitan más pruebas arqueológicas y genéticas para comprobar las hipótesis relacionadas con los orígenes independientes de las poblaciones regionales (Frantz et al. 2020). Sin

plicados en la selección debido a que en el momento de argumentar la teoría de la evolución no se contaba con los avances genéticos de los que se dispuso varias décadas después. Como indica Skinner (2015) *"El concepto primario actual de la base molecular de la evolución tiene que ver con la genética y las mutaciones, de manera que la secuencia aleatoria del ADN y las alteraciones cromosómicas crean una variación genética que repercute directamente en el fenotipo y la variación fenotípica"*.

La segunda argumentación por parte de Lewontin, denominada "teoría macroevolutiva", considera a los organismos como conjuntos integrados que no se adaptan simplemente a los cambios de su entorno, sino que pueden, a través de procesos más jerárquicos e interactivos, dar forma a su entorno (O'Brien y Laland, 2012).

Dentro del neodarwinismo se encuentra la "teoría de la búsqueda óptima de alimento" la cual parte de la premisa de que los comportamientos optimizadores confieren una ventaja selectiva a los individuos que los practican (Zeder, 2015). De los diversos modelos que de esta teoría se han desarrollado, sólo el modelo de amplitud de la dieta se ha utilizado para explicar la domesticación inicial (Gremillon et al, 2014). Este mo-

delo predice que los buscadores de alimento siempre elegirán los recursos con mayor rendimiento energético neto sobre los de menor rendimiento, estrechándose el rango de dieta si los recursos son abundantes y ampliándose cuando son escasos ya que se contemplarían los recursos menos energéticos para compensar la escasez de los que ofrecen mayor rendimiento (Zeder, 2015). Por tanto, este modelo parece más coherente en momentos en los que exista un desequilibrio entre población y recursos obligando a una presión más intensa sobre los recursos existentes para adquirir de forma eficiente más alimentos del entorno (Weitzel y Coddington, 2016).

Manin (2021) indicó que en contrapeso a la amplitud de la dieta se encuentra el proceso de "construcción del nicho" como teoría procedente del pensamiento macroevolutivo. El proceso de "construcción de nicho" describe a la domesticación como una relación mutualista entre especies. El principio básico de construcción de nicho es la mejora deliberada de los ecosistemas. La construcción de nichos se produce cuando un organismo modifica la relación entre sí mismo y su entorno. Esta modificación puede proporcionar a individuos y poblaciones una ventaja evolutiva. Se considera

uno de los principales impulsores de la evolución (Zeder, 2015).

La "construcción de nicho", a diferencia de la teoría del "modelo de amplitud de dieta", se considera más probable en situaciones de estabilidad respecto al acceso a recursos, ya que las comunidades se estabilizan en la zona y aprenden más sobre el medio que les rodea (y viceversa) permitiendo traspasar este conocimiento (Zeder, 2012b).

Pudiendo apoyar la teoría de nicho, los animales silvestres próximos a entornos humanos adquieren nuevos rasgos que los diferencian de los que no se encuentran en estas zonas. Ejemplo de ello son los coyotes (*Canis latrans*), los cuales muestran comportamientos más audaces y exploratorios, además existen otros cambios en otras especies como disminución de la actividad diurna de grandes carnívoros, modificación de la distancia de vuelo para evitar colisiones en aves, diferencias en el éxito reproductivo y en la elección de la pareja (Beckman et al. 2022). Los zorros (*Vulpes vulpes*) en entornos urbanos han incorporado rasgos de domesticación sin intervención humana directa (Spengler, 2022). Sí existe intervención humana directa en la selección de animales pertenecientes a especies silvestres cinegéticas, fomentando características fenotípicas apetecibles para los cazadores, como el tamaño de la cornamenta (Beckman et al. 2022).

Por su parte, Odling-Smee et al. (2003) sostuvieron una vía conjunta *"De hecho, hay dos rutas lógicamente distintas para la adaptación evolutiva entre los organismos y sus entornos: o bien el organismo cambia para adaptarse al entorno, o bien el entorno cambia para adaptarse al organismo"*.

Una vez comentados los dos modelos evolutivos (modelo de amplitud de dieta y la construcción



de nicho) existen metodologías que muestran cómo se desarrolló la domesticación desde la acción del hombre sobre los animales. Así, Göttert y Perry (2023) indicaron que Young (1985) coincidió con Zeuener (1963) en relación con el desarrollo de una tipología de cinco pasos para la domesticación animal:

- El proceso comienza con contactos esporádicos y la reproducción salvaje en curso (paso 1).
- Continúa con el confinamiento en entornos humanos (paso 2).
- Comienzo de la cría selectiva (paso 3).
- Planificación de la obtención de razas (paso 4).
- Finalmente, el exterminio de las formas silvestres (paso 5, no en todos los casos).

La acción del hombre sobre los animales con el objetivo de domesticarlos se ha descrito también por parte de Zeder (2012a) quien describió que existen tres vías descritas para la domesticación: la vía comensal, la vía de presa y la vía directa. En la vía comensal, los animales salvajes fueron atraídos a hábitats antropogénicos buscando alimento (perros, gatos o gallinas son algunos ejemplos). En la vía de las presas, los seres humanos empiezan a criar aquellas especies que inicialmente fueron objeto de caza (como el cerdo y el ganado bovino). En la vía directa, los seres humanos capturaron ciertos animales (caballos, burros y camélidos) para obtener control sobre sus movimientos, su nutrición y reproducción.

En relación con la vía comensal, Young (2016) señaló que los animales domesticados presentan rasgos de evolución conjunta con el hombre respecto al comportamiento, aprendizaje y comunicación, incluso permitiéndoles converger en aspectos digestivos que

les permiten compartir ciertos elementos de la dieta humana. Esto refleja cómo la domesticación va más allá de la idea primaria de obtener un beneficio de los animales bajo una gestión por parte del hombre, existiendo interesantes efectos no intencionados (al menos en primera instancia) que desencadenan una relación entre el hombre y el animal doméstico cercana desde puntos de vista no productivos.

El proceso de domesticación es un proceso complejo en el que probablemente la acción del hombre y los efectos de una evolución natural se vean reflejados. La alteración sufrida en el fenotipo posee un reflejo previo en el genoma de las especies domésticas ocasionado por múltiples mecanismos.

Fenotipo de los animales domésticos

En las últimas décadas se han multiplicado los estudios desarrollados en este sentido (como en otros ámbitos de la domesticación). Sin embargo, la observación de las diferencias fenotípicas entre especies domésticas y sus ancestros o especies silvestres próximas a los mismos (del mismo género) se produjeron ya en el siglo XIX. Zeller y Göttert (2019) indicaron que los cambios morfológicos, fisiológicos y comportamentales que se originan durante la domesticación son una referencia importante para conocer la historia de la domesticación, ya que sus ancestros silvestres siguen existiendo en muchos casos y es posible establecer una comparación entre ellos.

Gering et al. (2019) mostraron la importancia de los trabajos de Darwin sobre la domesticación y los cambios fenotípicos que provoca. Darwin observó la diferencia entre los rasgos de los mamí-

feros domésticos y sus ancestros (McHugo et al. 2019).

Según Valadez et al. (2021) la relación entre el ser humano y los animales domésticos se determina por los siguientes aspectos:

- 1) la antigüedad, que en algunos casos se remonta al mismo Pleistoceno (en el caso del perro, hace alrededor de 30.000 años).
- 2) tolerancia al ser humano por el descenso en la actividad endocrina, así como modificaciones fisiológicas y morfológicas.
- 3) vida social.
- 4) relación de tipo simbiótico.
- 5) la capacidad para vivir dentro de territorios ocupados por el Homo sapiens y cubrir su ciclo de vida completo en ellos, aun en condiciones 100% artificiales.

Por tanto, es preciso conocer las premisas que permiten domesticar a una especie. Diamond (2002) identificó seis criterios, todos los cuales deben cumplirse para que una especie sea domesticable:

- Adaptación a la dieta humana.
- Jerarquía de dominación social.
- Rápida tasa de crecimiento y corto espaciamiento entre nacimientos.
- No suponer una amenaza para el ser humano.
- Capacidad para poder criarse en entornos alterados por el hombre.
- Tendencia a no asustarse en los recintos.

Manin (2021) destacó técnicas como la morfología geométrica, que permite detectar cambios en la forma de los huesos, y otras técnicas zooarqueológicas para conocer mejor el proceso de domesticación en términos anatómicos y fisiológicos. Los isótopos estables a la luz y los isótopos radiogénicos se utilizan cada vez más en los restos arqueológicos de animales y han permitido la de-



tección de aspectos ligados a la alimentación, la trashumancia y la estacionalidad del parto en múltiples especies.

Niego y Benítez-Burraco (2022) señalaron una serie de rasgos propios de los animales domésticos en comparativa con sus ancestros silvestres:

- Uno de los rasgos de domesticación más citados es el acortamiento general de la nariz/hocico, que se observa en perros, ratones, gatos, zorros, cerdos, ovejas, cabras y ganado vacuno, por ejemplo.
- Un rasgo común en los domesticados son las orejas caídas, sobre todo en perros, conejos, zorros y ganado.
- Los cambios en el tamaño y la morfología de los dientes (la morfología geométrica es una técnica utilizada para distinguir entre los dientes de cerdos salvajes y domésticos).
- Los animales domésticos suelen presentar una coloración que los diferencia de sus congéneres salvajes.
- La disminución de la respuesta a los depredadores.
- El aumento de la fecundidad (no sucede así con los silvestres sometidos a cautividad (Beckman et al. 2022)).
- La reducción del tamaño del cerebro es una característica bien documentada de la domesticación, aunque esta reducción no es en absoluto uniforme en todas las especies, ni siquiera dentro del propio cerebro.

Benítez-Burraco et al. (2023) añadió otros rasgos como un dimorfismo sexual reducido, maduración sexual más temprana y presencia de rasgos neoténicos. Es relevante destacar que algunos animales silvestres que viven en cautividad también sufren cambios en su morfología (Beckman et al, 2022).

En relación con los aspectos comportamentales, Zeder (2015) los

señaló como los impactos fenotípicos más tempranos y universales. Fam et al. (2018) señalaron a la mansedumbre y a la reducción del estrés innato, la agresividad, el miedo y la ansiedad, como rasgos fundamentales para la coexistencia con el hombre. Herbeck y Gulevich (2019) apuntaron la mansedumbre como el cambio más significativo que causa el proceso de domesticación, el cuál actuaría sobre sistemas neuroendocrinos y neurotransmisores. Estudios posteriores han revelado la existencia de una interrelación entre el comportamiento social, los sistemas de respuesta al estrés, el sistema oxiótico central y el sistema vasopresinérgico

El origen de esta mansedumbre puede deberse a una reducción de la respuesta a la depredación más que a la pérdida de miedo al hombre. Sin embargo, la falta de miedo al hombre puede ocasionarse por el denominado “instinto de aprender” que muestran algunas especies (Marler, 1991) y predisponer la domesticación de ciertas especies (Beckman et al. 2022).

Respecto al estrés, el hecho de alejar a un animal de su hábitat natural para estar en contacto con el hombre implica que haya que buscar maneras que reduzcan el estrés que esta circunstancia desencadena, entre ellas el seleccionar a individuos cuyo fenotipo sea menos proclive al estrés Zadubrovskiy et al. (2021). En este sentido, Benítez-Burraco et al. (2023) además, destacaron comportamientos más predisponentes a la socialización en especies silvestres. Este conjunto de cambios fenotípicos descubiertos por múltiples investigadores ha contribuido a crear un concepto mediante el cual todas las especies domésticas comparten ciertos rasgos causados por el proceso de domesticación. Esta hipótesis se denomina “síndrome de domesticación” apuntando a un proceso unificador, como se

ñaló Spengler (2022). Glazko et al (2021) definieron el “síndrome de domesticación”: “un complejo de rasgos fenotípicos, genotípicos, moleculares y de comportamiento, se comparte por todas las especies domesticadas”. Niego y Benítez-Burraco (2022) señalaron que los tres criterios para ser considerado un rasgo como parte del síndrome son:

- Debe aparecer junto con la selección para la mansedumbre.
- Debe ser significativamente más frecuente en la población seleccionada.
- Debe estar asociado con la mansedumbre en el animal individual, y no sólo en la población en general

Gering et al. (2019) apuntaron a la selección artificial y a la pleiotropía, indicando a las células procedentes de la cresta neural como el lugar donde la domesticación se ve reflejada. Las células de la cresta neural son células madre implicadas en la formación de órganos vitales en el desarrollo embrionario.

La reducción del miedo es un rasgo distintivo en muchos animales domésticos, lo que apoya su selección por parte del hombre (Niego y Benítez-Burraco, 2022). La selección hacia la tolerancia al hombre resultó en los rasgos descritos en el “síndrome de domesticación” (Lansverk (2017); Ghazanfar et al. 2020). La hipótesis del “síndrome de domesticación” afirma que selección de la docilidad originó la migración de las células de la cresta neural (Brandon et al. 2023).

Se plantea que durante la domesticación la socialización provoca señales moleculares asociadas al miedo y estas señales condicionan la migración de las células de la cresta neural (Benítez-Burraco et al. 2023). Las células de la cresta neural también participan en el desarrollo de las glándulas suprarrenales, que producen hormonas

adrenocorticotropas que inician la respuesta de “lucha o huida”. La hipótesis de la cresta neural propone que los cambios en el funcionamiento de las células de la cresta neural durante el desarrollo temprano, en particular su migración, han producido el conjunto de rasgos del “síndrome de domesticación” como subproducto (Wilson et al. 2021).

El “síndrome de domesticación” se manifiesta de forma diferente, aunque son muchos los rasgos implicados, pero no en el mismo grado de expresividad e incluso puede llegar a no expresarse alguno de ellos (Glazko et al, 2021; Niego y Benítez-Burraco, 2022). Desde el punto de vista evolutivo según Beckman et al. (2022) el “síndrome de domesticación” podría surgir de una convergencia de rasgos causada por su selección, de una evolución paralela de un conjunto de rasgos y del propio efecto de la carga genética y la selección relajada.

El hecho de que la domesticación buscase la docilidad en las especies seleccionadas para obtener un beneficio de ellas señala a la socialización como un aspecto clave en el proceso de domesticación, pese a que la domesticación es un proceso desarrollado en diferentes lugares del planeta, en diferentes momentos y su evolución es difícil de descifrar (Benítez-Burraco et al. 2023). Por lo tanto, la hipótesis de la cresta neural es motivo de debate (Glazko et al, 2021; Wilson et al. 2021; Beckman et al. 2022; Brandon et al. 2023). Sin embargo, Wilson et al. (2021) también destacaron el papel clave de las células de la cresta neural a la hora de mostrar la diversidad morfológica.

El origen de estos rasgos podría originarse de la ecología de la domesticación temprana (Spengler, 2022), mientras que Wilson et al. (2021) señalaron a patrones ma-

croevolutivos de diversificación. Por tanto, es necesario seguir investigando para conocer mejor la causa que origina la aparición de rasgos comunes entre especies domésticas.

La domesticación tuvo un impacto indiscutible en el comportamiento. Éste pudo ser de tal magnitud que influyese en la comunicación entre animales domésticos y hombres debido a su coevolución. De este modo los animales domésticos podrían haber influido en el comportamiento humano hasta tal punto que incluso podrían haber interpretado las vocalizaciones humanas. Otra posibilidad es que la similitud emocional con los humanos haya sido un factor a tener en cuenta para seleccionar a los individuos a domesticar. Si esto fuese así la domesticación hubiese influido en la comunicación de las emociones entre animales y hombres (Greenall et al. 2022). Leroux et al (2018) destacaron la capacidad de distinción de personas a partir de señales visuales o acústicas. Esta capacidad también se presenta en algunas especies silvestres incluso sin señales visuales. Sin embargo, apoya la hipótesis que indica que la domesticación es la impulsora de la selección de capacidades cognitivas avanzadas y sensibilidad multimodal para interactuar con los humanos o bien un efecto por la proximidad al hombre.

En este sentido, la domesticación ofrece ciertos rasgos a los animales que pueden añadir valor a su posesión. El perro es quizá el ejemplo por excelencia de animal doméstico, debido a ser el primero en sufrir el proceso de domesticación. Como resultado de este proceso de domesticación, algunos aspectos de las capacidades sociocognitivas de los perros han convergido, dentro de las limitaciones filogenéticas de la especie, con las de los humanos mediante un proceso filogenético de incultu-

ración (Tomasello y Call, 1997).

Los perros sufren este proceso de forma pronunciada, ya que suelen vivir en familias humanas y han sido criados selectivamente por su capacidad para relacionarse socialmente con los humanos (Hare et al. 1998).

Dado que la capacidad de los perros para utilizar las señales sociales humanas se originó durante el proceso de domesticación, es probable que los perros individuales que fueran capaces de utilizar las señales sociales para predecir el comportamiento de los humanos de forma más flexible que el lobo, su último ancestro común (que sólo era capaz de utilizar las señales sociales humanas a niveles bajos, como los primates) tuvieran una ventaja selectiva (Hare et al. 2002).

Las habilidades sociocognitivas de los mamíferos domésticos se han revisado por parte de Jardat y Lansade (2022)

- discriminar y reconocer a humanos individuales
- percibir emociones humanas
- interpretar nuestros estados atencionales y objetivos
- utilizar la comunicación referencial -percibir señales humanas o enviar señales a humanos
- y participar en el aprendizaje social con humanos -por ejemplo, mejora local, demostración y referenciación social-, aunque no todas han sido descritas en todas las especies

Cabe señalar que actualmente también se han descrito capacidades cognitivas hacia los humanos en aves domésticas (Kelly et al, 1998).

Además, se ha observado que los cachorros de zorro domesticados experimentalmente (seleccionados para ser mansos durante más de 45 años) son más adeptos a seguir gestos humanos de dirección que los cachorros de zorro



de una población de control (Hare et al. 2005). Estos resultados indican que, en consonancia con los hallazgos anteriores sobre los perros, la domesticación como proceso evolutivo especial conduce a una mayor susceptibilidad a la comunicación humana (Hernádi et al, 2012).

Cabe destacar que la domesticación no ha sido posible en todas las especies ya que no todas poseen las cualidades adecuadas para hacerlo. Este fue el caso de la gacela (*Gazella spp.*) durante el Neolítico temprano en el Levante meridional. Su marcado reflejo de huida y su resistencia a la cría en cautividad hicieron desistir de su domesticación. Una estructura social jerárquica de la especie, escasa reactividad al humano y una respuesta positiva a la selección son elementos que favorecen la domesticación (Zeder, 2015). La cebra (se desconoce la especie concreta a la que se refiere el autor) o el guepardo (*Acinonyx jubatus*) son otros ejemplos de domesticación fallida. El elefante asiático (*Elephas maximus*) estuvo y está muy cerca de su domesticación, pero no se ha criado selectivamente, aunque existen poblaciones cercanas a aldeas cuyo comportamiento difiere del que se encuentra en hábitats naturales (Manin, 2021).

Aunque exista domesticación de ciertos elefantes, como sucede con otros individuos pertenecientes a otras especies silvestres, es preciso indicar que *esto no significa que todos los animales criados bajo control humano estén domesticados*. Por tanto, la percepción que se desarrolla por parte del hombre en la relación que mantiene con los animales domésticos es clave para poder definirlos (Ammerman, 2023). En esta línea, Cram et al. (2022) recogieron que la cautividad de elefantes, orcas y delfines podría poner en peligro el proceso de su domesticación.

Al igual que los elefantes, los halcones han sido utilizados por el hombre desde tiempos antiguos, pese a ello no existen variedades domesticadas de manera clara, posiblemente debido a que culturalmente la fuente de obtención de halcones ha sido la propia naturaleza; además es preciso añadir el papel que juegan las condiciones del cautiverio a la que se someten (Wilcox et al. (2019)).

Otro de los mecanismos que influyen en los rasgos de comportamiento podrían ser los cambios en el microbioma animal, causados por la cohabitación con el hombre. El microbioma intestinal determina la evolución adaptativa a la dieta, la plasticidad fenotípica, la morfología intestinal y la inmunidad. Existe una fuerte co-

nexión entre el comportamiento socializador en las especies de mamíferos y el eje cerebro-microbioma. Existe interconexión del microbioma y el viroma, de modo que los cambios en uno conducen con necesidad a cambios en otro. Los restos de viomas acumulados en genomas de especies de mamíferos provocan cambios significativos en la estructura genómica (Glazko et al. 2021).

En definitiva, otros campos ligados a la domesticación precisan un incremento en la investigación sobre los rasgos de las especies domesticadas, tanto en su origen como en su transmisión. Un mejor conocimiento del proceso de domesticación supone una mejor comprensión de la fauna en sí y de su servicio a nuestra civilización, permitiendo reflexionar sobre la naturaleza que el proceso ocasiona sobre las nuevas especies generadas y su vínculo con nosotros. No se trata de equiparar los animales a los seres humanos, pero sí de conocer la relación del hombre con los animales para evaluar nuestro comportamiento hacia ellos. Sin duda, es un campo multidisciplinar donde la veterinaria debe jugar un papel relevante abriendo líneas de investigación y aplicando conocimiento dentro de programas sociales que contemplen la relación entre las personas y los animales.

Referencias

1. Ahmad, H. I., Ahmad, M. J., Jabbar, F., Ahmar, S., Ahmad, N., Elokil, A. A., & Chen, J. (2020). The domestication makeup: Evolution, survival, and challenges. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 103. <https://dx.doi.org/10.3389/fevo.2020.00103>
2. Alley RB. (2000). The Younger Dryas cold interval as viewed from central Greenland. *Quat Sci Rev.*19(1–5):213–26. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(99\)00062-1](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(99)00062-1)
3. Alley, R.B. (2004). GISP2 Ice Core Temperature and Accumulation Data. IGBP PAGES/World Data Center for Paleoclimatology Data Contribution Series #2004-013. NOAA/NGDC Paleoclimatology Program, Boulder CO, USA. <https://rdr.io/github/EarthSystemDiagnostics/clim-proxyrecords/man/alley.temperature.html>
4. Ammerman, S. (2023). Animal agents in the human environment. *The Power of Nature: Agency and the Archaeology of Human-Environmental Dynamics*.
5. Anderson, K. (1997). A walk on the wild side: A critical geography of domestication. *Progress in Human Geography*, 21(4), 463-485. <https://doi.org/10.1191/03091329767399021>
6. Beckman, A. K., Richey, B. M., & Rosenthal, G. G. (2022). Behavioral responses of wild animals to anthropogenic change: insights from domestication. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 76(7), 105. https://ui.adsabs.harvard.edu/link_gateway/2022Oikos2022E9549S/doi:10.1111/oik.09549
7. Belyaev, D. K. (1979). Destabilizing selection as a factor in domestication. *Journal of Heredity*, 70(5), 301–308. <https://www.sciencegate.app/app/redirect#aHR0cHM6Ly9keC5kb2kub3JnLzEwLjEwOTMvb3hmb3Jkam91cm5hbHMuamhlcmVklmExMDkyNjM=>
8. Benítez-Burraco, A., Uriageraka, J., & Nataf, S. (2023). The genomic landscape of mammal domestication might be orchestrated by selected transcription factors regulating brain and craniofacial development. *Development Genes and Evolution*, 233(2), 123-135. <https://doi.org/10.1007/s00427-023-00709-7>

9. Boyd R, Richerson PJ (1985) Culture and Evolutionary Process (Univ of Chicago Press, Chicago).
10. Brandon, A. A., Almeida, D., & Powder, K. E. (2023, August). Neural crest cells as a source of microevolutionary variation. In *Seminars in cell & developmental biology* (Vol. 145, pp. 42-51). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2022.06.001>
11. Brunson, K., & Lander, B. (2023). Deer and humans in the early farming communities of the Yellow River Valley: a symbiotic relationship. *Human Ecology*, 51(4), 609-625. <https://doi.org/10.1007/s10745-023-00432-x>
12. Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. (2013; actualizada). Traducción al castellano de J.C. Gutiérrez-Marco en colaboración con: The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36: 199-204. <https://stratigraphy.org/ICSChart/ChronostratChart2024-12.pdf>
13. Cram, D. L., van der Wal, J. E., Uomini, N., Cantor, M., Afan, A. I., Attwood, M. C., ... & Spottiswoode, C. N. (2022). The ecology and evolution of human-wildlife cooperation. *People and Nature*, 4(4), 841-855. <https://doi.org/10.1002/pan3.10369>
14. Cuffey KM, Clow GD. (1997). Temperature, accumulation, and ice sheet elevation in central Greenland through the last deglacial transition. *J Geophys Res.* 1997; 102(C12):26383-96. <http://dx.doi.org/10.1029/96JC03981>
15. de Arenas, V. M. D. N., & Negro, J. J. (2023). Oveja negra, cordero blanco. La creación de lana para teñir por selección artificial de la oveja doméstica. *Arbor*, 199(807), a696-a696. <https://doi.org/10.3989/arbor.2023.807010>
16. Descola, P. (2012). Beyond nature and culture. *HAU J Ethnogr Theory*, 2(473), 10-14318. <http://dx.doi.org/10.14318/hau2.1.021>
17. Diamond, J. (2002). Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418, 700-707. https://ui.adsabs.harvard.edu/link_gateway/2002Natur.418..700D/doi:10.1038/nature01019
18. Diccionario Histórico de la Lengua Española (Diccionario de Autoridades. Tomo III. 1732) <https://apps2.rae.es/DA.html>
19. Dong, G., Du, L., & Wei, W. (2020). The impact of early trans-Eurasian exchange on animal utilization in northern China during 5000-2500 BP. *The Holocene*, 31(2), 294-301 <https://doi.org/10.1177/0959683620941169>
20. Fam, B. S., Paré, P., Felkl, A. B., Vargas-Pinilla, P., Paixão-Córtés, V. R., Viscardi, L. H., & Bortolini, M. C. (2018). Oxytocin and arginine vasopressin systems in the domestication process. *Genetics and Molecular Biology*, 41, 235-242. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2017-0069>
21. Frantz, L. A., Bradley, D. G., Larson, G., & Orlando, L. (2020). Animal domestication in the era of ancient genomics. *Nature Reviews Genetics*, 21(8), 449-460. <https://doi.org/10.1038/s41576-020-0225-0>
22. Galibert F, Quignon P, Hitte C, et al. (2011). Toward understanding dog evolutionary and domestication history. *Comptes Rendus Biologies* 334: 190-196. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2010.12.011>
23. Gering, E., Incorvaia, D., Henriksen, R., Wright, D. and Getty, T. (2019) Maladaptation in feral and domesticated animals. *Evolutionary applications*, 12(7), 1274-1286. <https://doi.org/10.1111/eva.12784>
24. Ghazanfar, A. A., Kelly, L. M., Takahashi, D. Y., Winters, S., Terrett, R., & Higham, J. P. (2020). Domestication phenotype linked to vocal behavior in marmoset monkeys. *Current Biology*, 30(24), 5026-5032. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.09.049>
25. Glazko, V. I., Zybailov, B. L., Kosovsky, Y. G., Glazko, G. V., & Glazko, T. T. (2021). Domestication and microbiome. *The Holocene*, 31(10), 1635-1645. <http://dx.doi.org/10.1177/09596836211025975>
26. Göttert, T., & Perry, G. (2023). Going wild in the city—Animal feralization and its impacts on biodiversity in urban environments. *Animals*, 13(4), 747. <https://doi.org/10.3390/ani13040747>
27. Greenall, J. S., Cornu, L., Maigrot, A. L., De La Torre, M. P., & Briefer, E. F. (2022). Age, empathy, familiarity, domestication and call features enhance human perception of animal emotion expressions. *Royal Society Open Science*, 9(12), 221138. <https://doi.org/10.1098/rsos.221138>
28. Gremillion, K. J., Barton, L., & Piperno, D. R. (2014). Particularism and the retreat from theory in the archaeology of agricultural origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(17), 6171-6177. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308938110>
29. Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (1998). Communication of food location between human and dog (*Canis familiaris*). *Evolution of communication*, 2(1), 137-159. <https://doi.org/10.1075/eoc.2.1.06har>
30. Hare, B., Brown, M., Williamson, C., & Tomasello, M. (2002). The domestication of social cognition in dogs. *Science*, 298(5598), 1634-1636. <https://doi.org/10.1126/science.1072702>
31. Hare, B., Plyusina, I., Ignacio, N., Schepina, O., Stepika, A., Wrangham, R., & Trut, L. (2005). Social cognitive evolution in captive foxes is a correlated by-product of experimental domestication. *Current biology*, 15(3), 226-230. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.01.040>
32. Herbeck, Y. E., & Gulevich, R. G. (2019). Neuropeptides as facilitators of domestication. *Cell and Tissue Research*, 375(1), 295-307. <https://doi.org/10.1007/s00441-018-2939-2>
33. Hernádi, A., Kis, A., Turcsán, B., & Topál, J. (2012). Man's underground best friend: domestic ferrets, unlike the wild forms, show evidence of dog-like social-cognitive skills. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043267>
34. Hill, W. G., & Kirkpatrick, M. (2010). What animal breeding has taught us about evolution. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 41(1), 1-19. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144728>
35. International Commission on Stratigraphy (2018). International Chronostratigraphic Chart. 2018. <https://stratigraphy.org/ICSChart/ChronostratChart2018-08.pdf>
36. Jardat, P., & Lansade, L. (2022). Cognition and the human-animal relationship: a review of the sociocognitive skills of domestic mammals toward humans. *Animal Cognition*, 25(2), 369-384. <https://doi.org/10.1007/s10071-021-01557-6>
37. Kelly, D. M., Spetch, M. L., & Heth, C. D. (1998). Pigeons' (*Columba livia*) encoding of geometric and featural properties of a spatial environment. *Journal of Comparative Psychology*, 112(3), 259-7036.112.3.259 <http://dx.doi.org/10.1037/0735-7036.112.3.259>
38. Lahti, D. C., Johnson, N. A., Ajie, B. C., Otto, S. P., Hendry, A. P., Blumstein, D. T., ... & Foster, S. A. (2009). Relaxed selection in the wild. *Trends in ecology & evolution*, 24(9), 487-496. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.010>
39. Laland K, Odling-Smee J, Hoppitt W, Uller T (2012) More on how and why: cause and effect in biology revisited. *Biol Philos*. doi:10.1007/s10539-012-9335-1 <http://doi.org/10.1007/s10539-012-9335-1>
40. Lansverk, A. L. (2017). Behavioral and genetic divergence among wild and domesticated populations of the zebra finch (*Taeniopygia guttata*) (Doctoral dissertation, East Carolina University). <https://doi.org/10.1111/mec.14002>
41. Larson, G., and Fuller, D. Q. (2014). The evolution of animal domestication. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 115-136. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091620>
42. Larson, G., Piperno, D. R., Allaby, R. G., Purugganan, M. D., Andersson, L., Arroyo-Kalin, M., ... & Fuller, D. Q. (2014). Current perspectives and the future of domestication studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(17), 6139-6146. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323964111>
43. Leroux, M., Hetem, R. S., Hausberger, M., & Lemasson, A. (2018). Cheetahs discriminate familiar and unfamiliar human voices. *Sci. Rep.* 8: 15516. doi: 10.1038. s4 1598-018-33971-1. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33971-1>
44. Lewontin R. (1983). Gene, organism, and environment. In: Bendall DS (ed) *Evolution from molecules to men*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 273-285
45. Manin, A. (2021). The domestication of animals. *The International Encyclopedia of Anthropology*. University of Oxford, 1-7. <https://doi.org/10.1002/9781118924396.wbiea2497>
46. Marcos Saiz, F. Javier (2006). La Sierra de Atapuerca y el Valle del Arlanzón. Patrones de asentamiento prehistóricos. Editorial Dossoles. Burgos. ISBN 9788496606289.
47. Marcos Saiz, F. Javier (2016). La Prehistoria Reciente del entorno de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). Editorial British Archaeological Reports (Oxford, U.K.), BAR International Series 2798. ISBN 9781407315195.

48. Marler P (1991) The instinct to learn. In: Carey S, Gelman R (eds) The epigenesis of mind: essays on biology and cognition. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, pp 37–66. ISBN9781315807805
49. Maynard, C.; Ipinza, R. Glosario de Genética Forestal. <http://www.genfys.slu.se/staff/dagl/Glossaries/Glosario.doc>
50. McDonald, M. M. (2016). The pattern of neolithization in Dakhleh Oasis in the Eastern Sahara. *Quaternary International*, 410, 181–197. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.100>
51. McHugo, G. P., Dover, M. J., & MacHugh, D. E. (2019). Unlocking the origins and biology of domestic animals using ancient DNA and paleogenomics. *BMC biology*, 17, 1–20. <https://doi.org/10.1186/s12915-019-0724-7>
52. Meier, J. S., Goring-Morris, A. N., & Munro, N. D. (2016). Provisioning the ritual Neolithic site of Kfar HaHoresh, Israel at the dawn of animal management. *Plos One*, 11(11), e0166573. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166573>
53. Meier, J. S. (2017). Tracing Economic, Ritual, and Social Pathways to Neolithization in the Southern Levant through Human-Animal Relationships at Kfar HaHoresh. University of Connecticut.
54. Mitteroecker, P., & Gunz, P. (2009). Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary biology*, 36, 235–247. <http://dx.doi.org/10.1007/s11692-009-9055-x>
55. Niego, A., & Benítez-Burraco, A. (2022). Are feralization and domestication truly mirror processes?. *Ethology Ecology & Evolution*, 34(5), 557–590. <https://doi.org/10.13234/osf.io/px9hg>
56. O'Brien M, Laland K (2012) Genes, culture, and agriculture: An example of human niche construction. *Curr Anthropol* 53(4):434–470. <http://dx.doi.org/10.1086/666585>
57. Odling-Smee J, Laland K, Feldman W (2003) Niche construction. Monographs in population biology, vol 37. Princeton University Press, Princeton. <http://dx.doi.org/10.1515/9781400847266>
58. Price, E. O. (1984). Behavioral aspects of animal domestication. *Quarterly Review of Biology* 59, 1–32, <https://doi.org/10.1086/413673>
59. Price, T. D., & Bar-Yosef, O. (2011). The origins of agriculture: new data, new ideas: an introduction to supplement 4. *Current Anthropology*, 52(S4), S163–S174. <https://doi.org/10.1086/659964>
60. Rindos, D. (1984). The Origins of Agriculture. An Evolutionary Perspective. Orlando, FL (Academic Press) 1984. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-11379-7>
61. Rodríguez-Rodríguez, E. J., Gil-Morión, J., & Negro, J. J. (2022). Feral animal populations: separating threats from opportunities. *Land* 11: 1370. <https://doi.org/10.3390/land11081370>
62. Rosengren, E., Acatrinei, A., Cruceru, N., Dehasque, M., Haliuc, A., Lord, E., ... & Meleg, I. N. (2021). Ancient faunal history revealed by interdisciplinary biomolecular approaches. *Diversity*, 13(8), 370. <https://doi.org/10.3390/d13080370>
63. Russell, N. (2022). Wild meets domestic in the near Eastern Neolithic. *Animals*, 12(18), 2335. <https://doi.org/10.3390/ani12182335>
64. Sapir-Hen, L., Dayan, T., Khalaily, H., & Munro, N. D. (2016). Human hunting and nascent animal management at Middle Pre-Pottery Neolithic Yiftah'el, Israel. *PloS one*, 11(7), e0156964. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156964>
65. Schultz T, Mueller U, Currie C, Rehner S (2005) Reciprocal illumination: a comparison of agriculture in humans and in fungus-growing ants. *Ecological and Evolutionary Advances in Insect-Fungal Associations*, eds Vega F, Balckwell M (Oxford Univ Press, New York), pp 149–190. <http://dx.doi.org/10.1093/oso/9780195166521.003.0007>
66. Skinner, M. K. (2015). Environmental epigenetics and a unified theory of the molecular aspects of evolution: a neo-Lamarckian concept that facilitates neo-Darwinian evolution. *Genome biology and evolution*, 7(5), 1296–1302. <https://doi.org/10.1093/gbe/evv073>
67. Smith, J. M., & Haigh, J. (1974). The hitch-hiking effect of a favourable gene. *Genetics Research*, 23(1), 23–35. <https://doi.org/10.1017/S0016672300014634>
68. Spengler III, R. N. (2022). Insularity and early domestication: anthropogenic ecosystems as habitat islands. *Oikos*, 2022(12), e09549. <https://doi.org/10.1111/oik.09549>
69. Tomasello, M., & Call, J. (1997). Primate cognition. Oxford University Press. <http://dx.doi.org/10.1111/j.17568765.2010.01099.x>
70. Treaty on the Functioning of the European Union (30 March 2010)
71. Valadez Azúa, R., Rodríguez Galicia, B., & Pérez Roldán, G. (2021). Origen y dispersión del guajolote doméstico en Mesoamérica. Una conjunción de factores ambientales y culturales. *Cuicuilco. Revista de ciencias antropológicas*, 28(80), 105–134.
72. Villalba-Mouco, V., Utrilla, P., Laborda, R., Lorenzo, J. I., Martínez-Labarga, C., & Salazar-García, D. C. (2018). Reconstruction of human subsistence and husbandry strategies from the Iberian Early Neolithic: A stable isotope approach. *American Journal of Physical Anthropology*, 167(2), 257–271. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23622>
73. Weitzel, E. M., & Codding, B. F. (2016). Population growth as a driver of initial domestication in Eastern North America. *Royal Society open science*, 3(8), 160319. <https://doi.org/10.1098/rsos.160319>
74. Wilcox, J. J., Boissinot, S., & Idaghdour, Y. (2019). Falcon genomics in the context of conservation, speciation, and human culture. *Ecology and Evolution*, 9(24), 14523–14537. <https://doi.org/10.1002/ece3.5864>
75. Wilson, L. A., Balcarcel, A., Geiger, M., Heck, L., & Sánchez-Villagra, M. R. (2021). Modularity patterns in mammalian domestication: Assessing developmental hypotheses for diversification. *Evolution letters*, 5(4), 385–396. <https://doi.org/10.1002/evl3.231>
76. Young, M. S. (1985). The evolution of domestic pets and companion animals. *The Veterinary Clinics of North America. Small Animal Practice*, 15(2), 297–309. [https://doi.org/10.1016/s0195-5616\(85\)50302-2](https://doi.org/10.1016/s0195-5616(85)50302-2)
77. Young, K. R. (2016). Biogeography of the anthropocene: domestication. *Progress in Physical Geography*, 40(1), 161–174. <http://dx.doi.org/10.1177/0309133315598724>
78. Zadubrovskiy, P. A., Vasina, A. V., Novikova, E. V., Kondratyuk, E. Y., Matskalo, L. L., & Novikov, E. A. (2021). Effect of anthropogenic factors on the ability of narrow-skulled voles (*Lasiopodomys gregalis*) to adapt to captive conditions. *Russian Journal of Ecology*, 52, 283–289. <http://dx.doi.org/10.1134/S1067413621040123>
79. Zeder, M. A. (2012a). Pathways to Animal Domestication. Cambridge: Cambridge University Press. <http://dx.doi.org/10.1017/B09781139019514.013>
80. Zeuner, F.E. (1963). A History of Domesticated Animals; Hutchinson: London, UK.
81. Zeder MA. (2012b) The broad spectrum revolution at 40: resource diversity, intensification, and an alternative to optimal foraging explanations. *J. Anthropol. Archaeol.* 31, 241–264. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jphytochem.2014.09.007>
82. Zeder, M. A. (2015). Core questions in domestication research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(11), 3191–3198. <https://doi.org/10.1073/pnas.1501711112>
83. Zeller, U., Starik, N., & Göttert, T. (2017). Biodiversity, land use and ecosystem services—An organismic and comparative approach to different geographical regions. *Global Ecology and Conservation*, 10, 114–125. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.03.001>
84. Zeller, U., & Göttert, T. (2019). The relations between evolution and domestication reconsidered—implications for systematics, ecology, and nature conservation. *Global Ecology and Conservation*, 20, e00756. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00756>
85. Zeller, U., & Göttert, T. (2021). Humans, megafauna and landscape structure—Rock engravings from Namibia encourage a comparative approach to central Europe and southern Africa. *Vertebrate Zoology*, 71, 631–643. <http://dx.doi.org/10.3897/vz.71.e72811>
86. Zeuner, F.E. (1963). A History of Domesticated Animals; Hutchinson: London, UK.