

RICHARD C. FRANCIS



EN MANOS HUMANAS

EL PAPEL DE LA DOMESTICACIÓN
EN LA EVOLUCIÓN DE LAS ESPECIES

RBA

Título original: *Domesticated: Evolution in a Man-Made World*

© Richard C. Francis, 2015.

© de la traducción: Jorge Rizzo, 2019.

© de esta edición digital: RBA Libros, S.A., 2019.

Diagonal, 189 - 08018 Barcelona.

www.rbalibros.com

REF: ODBO572

ISBN: 9788491875154

Composición digital: Newcomlab, S.L.L.

Queda rigurosamente prohibida sin autorización por escrito del editor cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública o transformación de esta obra, que será sometida a las sanciones establecidas por la ley. Todos los derechos reservados.

Índice

Prefacio

1. El zorro doméstico
2. Perros
3. Gatos
4. Otros depredadores
5. Interludio evolutivo
6. Cerdos
7. Reses
8. Ovejas y cabras
9. Renos
10. Camellos y dromedarios
11. Caballos
12. Roedores

Epílogo

Apéndice 5A. ¿De la síntesis moderna a una síntesis ampliada?

Apéndice 5B. La genómica y el árbol de la vida

Apéndice 7. De las razas naturales a las razas modernas

Apéndice 10. Los secretos de la andadura

Apéndice 11A. La evolución de los caballos

Apéndice 11B. Genealogía de las razas de caballos

Apéndice 12. La dimensión epigenética

Bibliografía

Agradecimientos

Créditos fotográficos

Notas

PARA ANDREW

PREFACIO

Sin nuestros animales domésticos y sin nuestras plantas, la civilización humana tal como la conocemos no existiría. Aún viviríamos simplemente subsistiendo como cazadores-recolectores. Fue el inusitado excedente de calorías resultante de la domesticación lo que daría pie a la denominada Revolución neolítica, que creó las condiciones necesarias no solo para una economía agrícola, sino también para la vida urbana y, en último extremo, la serie de innovaciones que identificamos como cultura moderna. No es mera coincidencia que, en el nacimiento de la civilización, aparecieran también el centeno, el trigo, las ovejas, las cabras, los cerdos, las reses y los gatos, en una incipiente pero decisiva asociación con los humanos.

Se calcula que cuando arrancó la Revolución neolítica vivían en la Tierra unos diez millones de seres humanos; ahora somos más de siete mil millones. El auge repentino de la población humana tuvo efectos negativos para la mayoría de los seres vivos, pero no para los que tuvieron la suerte de ser aptos para la domesticación, que han prosperado casi tanto como nosotros. Desde el Neolítico, se han registrado unos índices de extinción de cien a mil veces superiores a los de los sesenta millones de años anteriores. Entre las especies desaparecidas se cuentan los ancestros de algunas domesticadas, como el tarpán (caballo) o el uro euroasiático (res), pero ninguna especie domesticada se ha llegado a extinguir. Los ancestros salvajes de perros, gatos, ovejas y cabras han quedado prácticamente olvidados, pero sus descendientes domesticados se cuentan entre los grandes mamíferos con mayor presencia en la Tierra. Desde el punto de vista evolutivo, la domesticación sale a cuenta.

El éxito de la domesticación, no obstante, se cobra un precio en forma de una sumisión evolutiva cada vez mayor. Los humanos hemos conseguido en gran medida liberarnos del control de la naturaleza y del destino evolutivo, lo que a su vez hace que las criaturas domesticadas se conviertan en un elemento informativo de primer orden para quien pretenda comprender el proceso evolutivo. Porque, efectivamente, los animales domesticados son uno de los ejemplos más patentes de la evolución en el mundo de hoy. Incluso los creacionistas reconocen en cierto modo que la transición de lobo a perro es un proceso evolutivo. Ese es el motivo por el que la selección «artificial» de determinados rasgos en las especies de animales domésticos —de los perros a las palomas— ocupaba un lugar tan destacado en la argumentación que hacía Darwin del proceso análogo que él denominaba selección «natural».

El hecho de que los lobos —que competían con los humanos del Paleolítico e incluso los

cazaban en ocasiones— fueran los primeros animales domesticados es una prueba del poder de los humanos como fuerza evolutiva, tanto consciente como inconscientemente. Y, a lo largo de la mayor parte del proceso de domesticación de perros y otros mamíferos, el papel de los humanos como fuerza evolutiva inconsciente ha sido primordial. Por ese motivo, la distinción entre selección natural y selección artificial resulta algo confusa. Tal como veremos, en muchos casos el proceso de domesticación solían iniciarlo los propios animales domesticados, al buscar la proximidad del ser humano por diversos motivos. Este proceso de autodomesticación se producía sobre todo a través de una simple selección natural. Esa selección consciente que llamamos «selección artificial» se producía mucho más tarde, en el proceso de domesticación. Hay una gran zona gris de transición entre la selección natural y la selección artificial, en la que los humanos iban adquiriendo un papel cada vez más importante aunque solo fueran conscientes en parte del régimen de selección.

La combinación de la selección natural y artificial ha demostrado tener una gran fuerza. El rango de tamaños de los perros domésticos —de los chihuahuas a los alanos— excede con mucho no solo el de los lobos salvajes, sino también el de toda la familia de los cánidos (lobos, coyotes, chacales, zorros, etc.), tanto vivos como extintos, que nació en el Oligoceno, hace casi cuarenta millones de años. En solo 15.000-30.000 años, la selección impuesta a los perros durante su asociación con los humanos ha causado alteraciones evolutivas que la familia de los cánidos no experimentó en ningún momento a lo largo de los cuarenta millones de años anteriores.

Las modificaciones realizadas a los perros por parte de los seres humanos se extienden también a muchos otros rasgos, entre ellos el color del manto o algunas modificaciones del esqueleto. La forma craneal de los perros domésticos no solo presenta una mayor variedad que la de todos los demás cánidos juntos, sino también que la del conjunto de los demás carnívoros (grupo taxonómico de familias que incluye a los cánidos, los felinos, los osos, las comadrejas, los mapaches, las hienas, las ginetas, las focas y los leones marinos).

Tanto o más impresionantes son los efectos de la selección humana en la conducta de los perros. Lo más destacable es cómo han evolucionado los perros domésticos para desarrollar esa capacidad de «leer» las intenciones de los seres humanos. Por ejemplo, pueden interpretar nuestros gestos, como el señalar, para localizar alimentos distantes. Eso los lobos salvajes no pueden hacerlo. De hecho, leer las intenciones de los humanos es algo que se les da mucho mejor a los perros que a nuestros parientes más próximos, los chimpancés y los gorilas: la cognición social de los perros queda más cerca de la nuestra que la de los grandes primates.

La influencia del ser humano en la evolución de otros animales domésticos no es menos impresionante. La plácida vaca holstein, con sus enormes ubres, no se parece mucho a su ancestro salvaje, el noble y fiero uro euroasiático; tampoco la oveja merina se parece al muflón, su ancestro salvaje, aunque en ambos casos las formas domésticas y salvajes comparten un ancestro

común en un rango de tiempo de apenas diez mil años. Eso supone una gran evolución en un periodo de tiempo muy corto.

Dado que la domesticación es una forma de evolución acelerada, es un terreno ideal para fomentar las intuiciones y para que el público sin conocimientos de biología comprenda cómo funciona la evolución. La evolución es un proceso histórico, pero en gran parte se mueve en una escala temporal tan grande que resulta difícil de asimilar —y mucho menos de intuir— para los no iniciados, dadas las limitaciones de la mente humana. La domesticación, no obstante, se produce en un rango de tiempo mucho más comprensible. Razas de perro como el bulldog inglés, por ejemplo, han evolucionado mucho en apenas cien años. Así pues, es posible relacionar la historia humana, la Prehistoria (30000-5000 AP) y la historia evolutiva de un modo más o menos continuo. Esto es algo que en ocasiones se denomina «historia a gran escala», aunque a mí me gusta más el término «historia profunda». Esta dimensión «grande» o «profunda» de la historia es la que nos da el trasfondo necesario para los grandes temas que afrontaré en esta obra.

La historia de la predomesticación —la parte más «profunda» de la historia profunda— se sitúa en el terreno de la biología evolutiva, concretamente, en la rama que trata la reconstrucción de las relaciones genealógicas en el árbol de la vida, lo que se llama «filogenética». Gran parte de lo que sabemos sobre el periodo que relaciona la historia de la predomesticación y la historia escrita procede del campo de la zooarqueología, ahora en plena expansión, que combina los conocimientos sobre antiguas culturas humanas con la biología animal y la historia natural. La historia más reciente de la domesticación, de la que tenemos registros escritos, se corresponde con la fase en la que los seres humanos adquirimos un control más consciente. Esta fase, que aún prosigue, es —para bien y para mal— una época de cambios sin precedentes.

Este trasfondo histórico es —espero— interesante en sí y por sí mismo, pero a la vez es esencial si queremos comprender cómo funciona la evolución, porque los animales domesticados nos resultan familiares a todos, lo cual hace que sus transformaciones resulten más fáciles de percibir y de apreciar, requisito indispensable para mi objetivo principal en este libro: examinar determinados desarrollos en el campo de la biología evolutiva a través de la lente de la domesticación.

Podemos plantearnos cada caso de domesticación como una especie de experimento natural sobre evolución. Al decir «experimento natural» me refiero a un caso que resulte ideal para el estudio de la evolución, pero que no haya sido planeado como tal. También tenemos experimentos naturales en domesticación inversa, o «salvajización». Uno de ellos es el del dingo: hace unos cinco mil años, los protopolinesios transportaron estos animales domésticos a Australia y los convirtieron en el mayor depredador del *outback*. Al mismo tiempo, evolucionaron, adoptando unos rasgos más propios de un lobo; de hecho, los dingos ofrecen interesantes elementos de comparación tanto con los lobos como con los perros domésticos.

Además de estos experimentos naturales sobre casos de domesticación y salvajización en el

pasado, actualmente contamos con experimentos científicos en curso sobre domesticación; es decir, intentos de replicación experimental del proceso de domesticación con el único objetivo de comprender mejor los procesos evolutivos implicados.

Aunque cada caso de domesticación tiene sus peculiaridades, interesantes y únicas, se nos plantean cuestiones comunes igualmente apasionantes y significativas para el pensamiento evolutivo. Entre las más interesantes y reveladoras está la de que la domesticación tiene consecuencias no buscadas. Parece ser que, al seleccionar un rasgo en particular, es inevitable que el ser humano altere otros que aparentemente no tienen nada que ver. Y resulta que esos efectos secundarios son un rasgo evolutivo creado por la selección natural. Pueden actuar como freno en la evolución de un rasgo seleccionado y/o crear nuevas oportunidades evolutivas.

Otra cuestión es que la dimensión del cambio en el fenotipo (el conjunto de rasgos de comportamiento, fisiológicos y morfológicos) no presenta una correlación directa con los cambios en el genoma (la composición genética). Así pues, en los animales domésticos, muchas veces se registran enormes cambios fenotípicos con una cantidad sorprendentemente reducida de alteraciones genéticas. La distancia genética entre perros y lobos es minúscula en comparación con su distancia fenotípica. Lo mismo ocurre con cerdos, pollos o caballos, lo cual nos lleva a la tercera cuestión: el entorno humano ejerce unos efectos evolutivos muy consistentes sobre los animales que encontramos en el enorme rango genómico (y, por tanto, evolutivo) que hay entre caballos y perros.

Sin embargo, el tema más destacado de este libro es la tendencia conservadora del proceso evolutivo, incluso cuando se produce de la manera más rápida, como con la domesticación. En las explicaciones más populares de la evolución, lo que más nos llama la atención es su aspecto creativo, que es parte integral del programa adaptacionista, cuyo objetivo es demostrar las diferentes –y aparentemente infinitas– respuestas de adaptación que tienen los organismos ante los desafíos medioambientales que se les presentan. Pero los cambios adaptativos distan mucho de ser ilimitados; en realidad, quedan bastante restringidos, limitados por la historia evolutiva previa de un organismo. De hecho, el cambio adaptativo queda reducido a variaciones dentro de los márgenes de la evolución previa. El pequinés es un lobo con variaciones, no un producto completamente rediseñado a partir de sus ancestros lobos.

Hay dos avances recientes en la biología evolutiva, en particular, que han puesto de actualidad el aspecto conservador de la evolución: la genómica y la biología evolutiva del desarrollo (*evo-devo*). Ambas ocuparán un lugar destacado en este libro.

LA ESTRUCTURA DEL LIBRO

Cada capítulo se centrará en la domesticación de una especie (p. ej. perros, gatos, cerdos) o de

dos o más especies relacionadas (p. ej. ovejas y cabras), empezando por la historia de su domesticación y su peso cultural, para pasar después a un breve repaso a la historia evolutiva de la especie y de la familia de la que deriva —incluida su posición en el árbol de la vida—, para dar algo de contexto en el que situar los cambios evolutivos propiciados por los humanos. El grueso de cada capítulo trata de lo que revelan estas alteraciones inducidas por los seres humanos sobre el proceso evolutivo, tanto en su aspecto creativo como conservativo.

EL ZORRO DOMÉSTICO

¿Qué adjetivos nos vienen a la mente cuando oímos la palabra «perro»? Lo más probable es que en la lista aparezcan «leal», «amistoso», «cariñoso» y «fiel». ¿Y si pensamos en «zorro»? Esa palabra trae a la mente toda una serie de adjetivos con connotaciones diferentes, como «taimado», «artero», «astuto», «escurridizo», «ladino» o «engañoso». Gran parte de los adjetivos que asociamos con los zorros tienen un componente despectivo o, como mucho, un respeto precavido.

Como la mayoría de nosotros no hemos tenido una gran interacción con los zorros, estas asociaciones de ideas nos vienen de otras fuentes, a menudo a través de fábulas como las de Esopo. Una típica es *El cuervo y la zorra*.¹ El cuervo, al descubrir un buen pedazo de queso, se retira a la rama de un árbol para comer tranquilamente. La zorra observa al cuervo con su botín y se relame. Pero como los zorros no pueden trepar a los árboles, tiene que aplicar un acercamiento indirecto. Primero adula al cuervo, alabando su plumaje satinado y sus elegantes patas. Luego le pregunta si tiene una voz igual de bella. Cuando el cuervo abre la boca para graznar, deja caer el pedazo de queso, y la taimada zorra obtiene su premio. El cuervo se queda con un palmo de narices.

La fotógrafa y artista de instalaciones Sandy Skoagland usa estas asociaciones con gran acierto en su obra *Fox Games*.² La imagen muestra un restaurante, con sus mesas, sillas, cubiertos, copas, jarrones y paneras..., pero sin personas. En su lugar, hay zorros de tamaño natural dispersos por el cuadro, en diversas posturas y actitudes que sugieren que se lo están pasando muy bien. Varios están saltando; uno de los que salta está a punto de caer sobre otro zorro tendido boca arriba, como un gato. De hecho, la mayoría de estos zorros tienen una actitud gatuna, sobre todo el que está en primer plano, mirando de frente al observador con despreocupación.

Como en todo arte surrealista de calidad, la escena tiene algo que desorienta emocionalmente. En parte, la respuesta está en la monocromía, ese estridente rojo burdel que, combinado con la peculiar iluminación, crea una atmósfera alucinógena que no parece ni de día ni de noche. Otro elemento desconcertante son los propios zorros, que están pintados en gris, en claro contraste con el fondo, lo que hace que destaquen aún más. (Un zorro, no obstante, es del color del fondo: esta mutación aporta un elemento más de desorientación). Es imposible no fijarse en los matices de las posturas y en las acciones de los zorros, que a primera vista son entrañables, atractivos y despiertan una sonrisa. Pero también hay algo siniestro. Al fin y al cabo, son zorros, con todas las

connotaciones que eso tiene: taimados, arteros, engañosos, etc. No son animales en los que se pueda confiar; no son animales que uno quisiera acariciar; ese animal juguetero sobre la mesa podría morder a cualquiera que lo intentara.

Lo más desconcertante es el hecho de que estos zorros están en un interior, cómodamente instalados bajo techo. Los zorros son animales salvajes, y los animales salvajes viven al aire libre. Los animales salvajes se encuentran en un lugar cerrado solo cuando algo ha ido mal. En esta escena algo debe de haber ido muy mal. En conjunto, puede parecer una escena posapocalíptica.



Figura 1.1. *Fox Games*, instalación de 1989.

No obstante, quizá no haga falta un apocalipsis para que los zorros entren en casa. Quizás, en un futuro no tan distante, *Fox Games* se vea de un modo muy diferente; quizá desconcierte menos, quizá sea más natural. El color y la iluminación seguirán ejerciendo su efecto, pero los zorros simplemente se verán como unos animales monos, raros en este contexto solo por su gran número, como las casas de esos locos que viven rodeados de decenas de gatos. Los zorros, como los gatos y los perros, podrían llegar a convertirse en animales de compañía. Ese fue el objetivo de un científico ruso singular, Dmitry Beliáyev, que se propuso descubrir cómo creamos a los gatos y a los perros: el proceso de domesticación.

UN TIPO LISTO Y VALIENTE

En la década de 1940, Beliáyev había alcanzado una posición de prestigio como genetista en Moscú, pero entonces se puso en contra a las autoridades soviéticas. El problema fue su negativa

a rebatir el marco de trabajo de la genética establecido a mediados del siglo XIX por el monje moravo Gregor Mendel, y que aún se considera la base de la genética moderna. Desde luego, el mendelismo, como se dio en llamar, no era una teoría problemática o controvertida para el mundo de aquel tiempo; de hecho, era un planteamiento ortodoxo. Pero en la Unión Soviética, debido a una combinación particular de circunstancias, Mendel se asoció con una visión del mundo burguesa y reaccionaria. Y los que lo defendían corrían un peligro evidente. Analizándolo con la perspectiva del tiempo, de este estado de cosas se hizo responsable a un agrónomo advenedizo, Teofrim Lysenko, pero lo cierto es que el caso era más complicado.³

Quizás el mayor problema interno al que se enfrentó Josef Stalin durante aquel periodo fue la escasez de alimentos, en particular de trigo (hambruna que había creado él mismo, a través de la obligada colectivización de los agricultores). Stalin necesitaba encontrar desesperadamente un modo de mejorar las provisiones de alimentos, y le pareció que Lysenko se lo ofrecía. Según la teoría mendeliana estándar, para que el trigo mejorara hacían falta unas mutaciones muy improbables, que podían potenciarse de forma gradual mediante el cultivo selectivo. Pero Lysenko sostenía que el trigo se podía mejorar genéticamente mucho más rápido mediante la manipulación de determinados factores medioambientales. Básicamente, proponía que había ciertas alteraciones medioambientales que podían provocar la modificación genética del trigo, y que estas podían manipularse para obtener características deseables.⁴

(La teoría de Lysenko se correspondía con una visión de la evolución derivada en parte del gran evolucionista francés Jean-Baptiste Lamarck, y sigue empañando el nombre de Lamarck hasta el día de hoy, aunque este formulara la primera teoría de la evolución y fuera muy admirado por el propio Darwin).⁵

Una vez que Stalin se decidió a favor de Lysenko, los que plantearon objeciones se encontraron en una posición arriesgada. Los más afortunados se vieron despojados de sus puestos académicos y como investigadores; los menos afortunados fueron encarcelados.

El hermano mayor de Beliáyev, Nikolái, que también era genetista, fue de los menos afortunados. Murió en un campo de trabajo. Lo mismo le ocurrió a Nikolái Ivanóvich Vavilov, uno de los genetistas más importantes de su generación.⁶ Otro biólogo evolucionista de fama internacional, y padrino de la *evo-devo*, Iván Ivanóvich Schmalhausen, tuvo que asistir personalmente a la destrucción de sus obras en público, entre ellas su clásico *Factors in Evolution*.⁷

El propio Beliáyev tuvo algo más de suerte. Pero no salió indemne: en 1948, le quitaron su cargo como director del Departamento de Cría de Animales en Moscú. Consiguió seguir realizando investigaciones mendelianas a escondidas durante la década siguiente, disfrazándolas de estudios sobre la fisiología animal, hasta que en 1959 dio un cambio a su trayectoria que le cambiaría la vida.

Aunque la mayoría (sobre todo los rusos) no considerarían que trasladarse a Siberia pudiera

potenciar su carrera, fue eso precisamente lo que consiguió Beliáyev. En Novosibirsk, lejos del alcance de las miradas de los burócratas de Moscú, contribuyó a la creación del Departamento Siberiano de la Academia Soviética de las Ciencias; también se convirtió en director del Instituto de Citología y Genética de dicho departamento. Bajo su liderazgo, la institución se convertiría en uno de los centros de investigación punteros en el estudio de la genética clásica y molecular.

DOMESTICACIÓN

Beliáyev no solo era partidario de la genética mendeliana; también era un gran defensor de Darwin y de la síntesis moderna, y tenía algunas ideas muy originales sobre el funcionamiento de la evolución. Le interesaba particularmente la evolución en condiciones de tensión, como en el caso de alteraciones rápidas del medioambiente o en el de la colonización de un nuevo hábitat. Para Beliáyev, el proceso de domesticación era una evolución de este tipo. El nuevo hábitat era el creado por el hombre.

Beliáyev tenía unas cuantas ideas interesantes sobre cómo se producía la domesticación, y en un principio se centró en la domesticación del lobo. ¿Cómo puedes obtener un perro pequinés a partir de un lobo? Antes de examinar las hipótesis específicas de Beliáyev, consideremos los diferentes aspectos en que las modernas razas de perros se han ido apartando de sus ancestros.

El tamaño es el más obvio. Los chihuahuas tienen un tamaño que es una fracción del de los lobos, mientras que los alanos, los loberos y los bullmastiff son considerablemente más grandes que estos.

Algo menos evidente, pero no menos marcadas, son las alteraciones esqueléticas creadas por los seres humanos, más allá de las relacionadas con la talla. La pelvis y los hombros se han modificado de diversos modos. Se les ha acortado o alargado la columna de diferentes maneras. Una parte de la columna, el rabo, ha demostrado ser especialmente fácil de manipular. Incluso las razas más parecidas a los lobos, como los huskies, los cazadores de alces noruegos o los malamutes, tienen el rabo rizado, algo que nunca se encuentra en los lobos salvajes. En otras razas, como el pastor alemán, el rabo cae hacia abajo de un modo antinatural; los rabos de los lobos salen rectos hacia fuera. En muchas razas, el rabo se ha reducido considerablemente.

El cráneo del lobo se ha modificado hasta casi resultar irreconocible. En un extremo del espectro están los pequinés y los carlinos, en los que el cráneo se ha acortado hasta el punto de dificultar la respiración normal; en el otro extremo están los collies y los afganos, con un cráneo bastante alargado y estrecho. La forma del cráneo también se ha alterado de muchos otros modos. De hecho, la diferencia en cuanto a forma craneal es más pronunciada aún que la diferencia en tamaño. Supera no solo a la de todos los demás cánidos juntos, sino también a la del resto de los carnívoros, grupo de familias que incluye, además de los cánidos, a los felinos, las hienas, las

familias de comadreas y civetas, las de osos, pandas y mapaches, así como las de focas, morsas y leones marinos.⁸ Dicho de otro modo, los seres humanos han logrado en solo 15.000-30.000 años más de lo que consiguió la evolución prehumana en los cincuenta millones de años anteriores.

El pelaje de los perros también se ha vuelto muy diferente. El pelo rizado o tieso de los caniches y de algunos terriers no tiene precedente en los lobos, ni tampoco el pelo largo y de aspecto enmarañado de los pequineses o de los perros ovejeros. En muchos perros, el color también dista mucho del de los lobos. En realidad, los lobos lucen colores muy variados, que van del blanco al gris oscuro. Pero los perros han ampliado considerablemente su paleta cromática, sobre todo en el espectro amarillo-rojo-marrón. Aún más notables son las combinaciones de color halladas en diversas razas de perro, especialmente los mantos blancos con manchas o los moteados. Por lo que nosotros sabemos, nunca ha existido un lobo salvaje moteado.

Las orejas caídas son otro rasgo característico de la domesticación. En algunas razas, como los pinschers o dóbermans, en los que se busca un aspecto «salvaje», se les cortan las orejas mediante intervención quirúrgica, para dejárselas puntiagudas, cosa que les da un aspecto más parecido a las del lobo.

Las diferencias de conducta entre los lobos y los pequineses son al menos tan pronunciadas como sus diferencias físicas. Los lobos no ladran. Un lobo no se sentaría en el regazo de nadie si pudiera, ni buscaría la aprobación de su amo, ni siquiera agitaría el rabo al verle. Agitar el rabo es una conducta característica de la domesticación. Y, sobre todo, los lobos no leen las intenciones de las personas como los perros. Si señalamos hacia un objeto, un lobo nos «entenderá» lo mismo que nos entendería un gato, o sea, nada en absoluto. Ni tampoco seguirá la mirada de nadie ni detectará las sutiles fluctuaciones en las emociones o la atención, y desde luego no buscará nuestra aprobación, aunque lo criemos desde el nacimiento. Nuestra habilidad para entrenar a los perros para que hagan cualquier cosa depende en gran medida del hecho de que reconozcan nuestro dominio. Un lobo, aun cuando fuera criado por el hombre, no vería las cosas así. Y no vale la pena perder el tiempo enseñando a un lobo a atrapar algo al vuelo. No es que saltar en busca de no sé qué suponga una ofensa a la dignidad del lobo (aunque quizá pudiera serlo): es que un lobo no «lo pillaría», ni literalmente ni en sentido figurado.

¿Fueron alterándose todos estos rasgos físicos y de comportamiento de forma independiente? ¿O será que algunos de ellos son consecuencia involuntaria de la alteración de otros rasgos? Beliáyev se inclinaba decididamente hacia la segunda posibilidad, por un fenómeno conocido como «pleiotropía»: que un mismo gen pueda afectar a rasgos múltiples. La pleiotropía supone que la selección —sea natural o artificial— de un único rasgo puede afectar a muchos otros. Por eso los biólogos evolutivos distinguen entre la selección *para* y la selección *de*.⁹

El rasgo *para* el que se hace la selección es el objetivo de la selección; los cambios correlacionados en otros rasgos reflejan la selección *de*. Por ejemplo: la selección *para* obtener un cabello pelirrojo en los humanos resultará también en la selección *de* un tono de piel claro,

pecas y ojos azules. Es un paquete. Del mismo modo, Beliáyev estaba convencido de que muchos rasgos de los perros se presentan en forma de paquete de efectos secundarios provocados por la selección de otra cosa. Es más, propuso que el objetivo de la selección, el rasgo *para* el que se había hecho la selección, no era un rasgo físico, sino conductual: el de la docilidad.¹⁰

Para poner a prueba esta idea, Beliáyev decidió replicar experimentalmente el proceso de domesticación. Eligió como sujeto de estudio a otro miembro de la familia de los cánidos, el zorro plateado, variedad del clásico zorro rojo (*Vulpes vulpes*), nativo de América del Norte y el norte de Eurasia, elegida por Skoagland para su obra de arte.

Obtuvo los zorros necesarios para el experimento de una fábrica de pieles de Estonia.¹¹ Treinta machos y cien hembras tuvieron la suerte de escapar de la fábrica de pieles con el pelaje intacto. No fueron elegidos al azar, sino que se escogió a los más dóciles de los miles de zorros del criadero. Beliáyev y Liudmila Trut, su colega y colaboradora desde el inicio de este proyecto, quisieron seleccionar un rasgo. Solo uno: la capacidad de tolerar la proximidad humana sin mostrar miedo ni una actitud agresiva. Únicamente se permitió criar en cada generación al 5% de los machos más dóciles y al 20% de las hembras más dóciles.¹²

A la cuarta generación, alguno de los cachorros empezó a menear el rabo cuando sus cuidadores se acercaban, conducta sin precedentes en los zorros. A la sexta generación, algunos de los cachorros buscaban el contacto humano; no solo meneaban el rabo, sino que también gimoteaban; también les lamían la cara de un modo que cualquier dueño de un perro reconocería. Lo más notable de esta conducta es pensar que estos cachorros se criaron como lo habrían hecho en la granja de zorros, con el mínimo contacto humano.¹³

A los cachorros que meneaban el rabo y daban lametazos se les situó en la categoría de «élite». La proporción de cachorros de élite aumentó a cada generación sucesiva; hacia la trigésima generación, era del 49%. En 2005, todos los cachorros estaban en la categoría de élite y eran aptos para ser adoptados como mascotas.¹⁴ Por su comportamiento, se dice que los zorros domésticos ocupan un lugar entre el perro y el gato: son más independientes que los perros, pero responden mejor a las instrucciones del ser humano que un gato. Quizá lo más notable sea que estos zorros domésticos también pueden leer las intenciones del ser humano a través de gestos y miradas.¹⁵ Eso supone haber pasado, en solo unos cincuenta años, de un zorro salvaje que si alguna vez se encontrara dentro de un restaurante, se sentiría extremadamente incómodo, a un zorro domesticado que podría sentirse bastante cómodo en ese entorno. Eso sí, puede que a los humanos nos lleve más tiempo cambiar nuestras tan arraigadas actitudes para aceptar estas nuevas incorporaciones a la oferta de mascotas.

Tan notables o más que las alteraciones en conducta fueron los cambios físicos que acompañaron esta transformación. En primer lugar, empezaron a pasar cosas extrañas en el pelo de los zorros. Algunos presentaban manchas marrones sobre su color plateado típico; otros salieron moteados, con manchas blancas de diferente tamaño sobre un fondo negro. El mechón

blanco de la frente, tan característico en los caballos, reses y cabras domesticados, entre otros, empezó a aparecer con una frecuencia cada vez mayor. En algunos zorros, la longitud del pelo también aumentó.¹⁶

Hubo otros cambios físicos significativos, que hicieron que los zorros domesticados adoptaran un aspecto parecido al de los perros. Empezaron a aparecer orejas caídas y rabos rizados. En fases posteriores también cambió el esqueleto; los huesos de las patas se acortaron, al igual que el rabo; también se acortó el hocico, mientras que el cráneo —y por tanto el rostro— se ensanchaba, al estilo de los perros.¹⁷

La fisiología reproductiva de los zorros domesticados también se alteró. Tanto en la naturaleza como en las granjas de zorros para peletería, los zorros plateados crían una vez al año, cuando los días empiezan a alargarse (enero-febrero). En los zorros domésticos, la temporada de cría se alargó; algunos se apareaban dos veces en un mismo año.¹⁸

No hay que olvidar que todos estos cambios conductuales, fisiológicos y anatómicos se produjeron como resultado de una selección que buscaba la docilidad, lo que justifica ampliamente la opinión de Beliáyev de que los rasgos propios de la domesticación vienen en paquetes. Si los rasgos están asociados con el desarrollo, no es necesaria una mutación diferente para cada uno. Pero en este caso puede que no hubiera siquiera mutaciones.

DESTRUCCIÓN CREATIVA

Recordemos que Beliáyev consideraba la domesticación como un ejemplo de evolución bajo circunstancias extremas que supusieran un desafío. Nosotros podríamos llamar a esas circunstancias «tensión evolutiva». Beliáyev propuso que bajo esas circunstancias de tensión se producía una especie de destrucción creativa a causa de lo que él llamó «selección desestabilizadora».¹⁹ Como ocurre con muchas otras ideas relacionadas con la evolución, podemos encontrar los orígenes de la idea de la selección desestabilizadora en Darwin: en este caso, en su famoso principio de la selección natural, que ocurre inexorablemente cuando:

1. Los individuos de una población varían con respecto a uno o más de los rasgos que componen su fenotipo: el principio de variación.
2. Los individuos con los fenotipos más afortunados, en las condiciones en que viven, dejan más descendientes: principio de la supervivencia del más apto.
3. Las diferencias en idoneidad de los fenotipos son hereditarias: principio de la herencia.

Se den o no estas tres condiciones, la selección natural se produce siempre, inevitablemente.

El concepto de selección natural se ha refinado mucho desde Darwin. Actualmente, se reconocen diversas formas de selección natural. Para lo que nos concierne en este caso, vale la

pena mencionar dos de ellas: la selección purificadora (o normalizadora) y la selección direccional.

La selección purificadora es simplemente la eliminación de mutantes con un bajo índice de idoneidad: un lobo albino, por ejemplo. La selección direccional es más interesante: se produce cuando las condiciones medioambientales promueven la alteración sostenida de un rasgo en una dirección particular; hacia una talla mayor o menor, por ejemplo. Cuando formuló su principio de selección natural, Darwin tenía *in mente* sobre todo la selección purificadora y direccional.

Schmalhausen, el desafortunado compañero de Beliáyev, formuló una especie de principio metaseleccionista, al que denominó «selección estabilizadora».²⁰ Para entender esta idea, lo más fácil es hacerlo a través de un concepto conocido como «norma de reacción».²¹ En la población hipotética representada en la figura 1.2A, la variable medioambiental es la temperatura del ambiente y la variable fenotípica es el tamaño corporal adulto. La inclinación de la línea es de 45 grados. La selección estabilizadora altera esta inclinación, como se ve en la figura 1.2B, de modo que la norma de reacción es plana; es decir, cualquiera que sea la temperatura ambiental, el tamaño corporal se mantiene estable.

Conrad Waddington, pionero de la *evo-devo*, llegó por su cuenta a un principio similar, que llamó «canalización».²² Tanto la selección estabilizadora como la canalización protegen el desarrollo no solo del efecto de las perturbaciones medioambientales, sino también de las alteraciones (mutaciones) genéticas. Estas mutaciones quedan libres del efecto de la selección porque no afectan al fenotipo; por tanto, se pueden ir acumulando como variaciones genéticas crípticas que, llegado el momento en que cambien las condiciones, podrían quedar expuestas y participar en la posterior selección. Eso es lo que ocurre durante las primeras fases de la domesticación.

Según Beliáyev, los fenotipos de los zorros salvajes se han ido canalizando a lo largo de miles de años de selección estabilizadora. El nuevo régimen de selección que él impuso resultó en una selección desestabilizadora, y uno de sus efectos fue el de sacar a la luz la variación genética críptica acumulada en el pasado a través de la selección estabilizadora. Esta variación genética, ahora al descubierto, fue lo que provocó una respuesta tan rápida en la selección en busca de la docilidad.

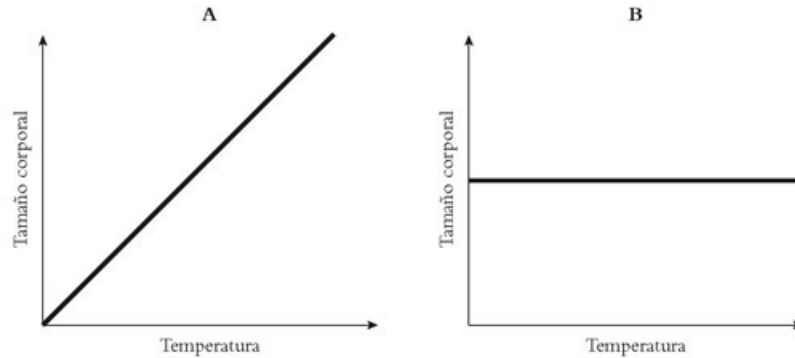


Figura 1.2. Norma de reacción antes (A) y después (B) de la selección estabilizadora.

DEVO ENCUENTRA A EVO

Aún tenemos que hablar de por qué la docilidad trajo consigo todos aquellos cambios no buscados. ¿Qué conexión puede haber entre docilidad y orejas caídas? La pleiotropía no basta como respuesta; habrá que explicar esta forma particular de pleiotropía. Para entender mejor esta conexión, tenemos que examinar cómo están vinculadas la docilidad y las orejas caídas en el proceso de desarrollo.

Vale la pena señalar que muchas de estas alteraciones, como la de las orejas caídas y el rabo rizado, son rasgos típicos de los cachorros de zorro (y también de lobo). Lo mismo podría decirse de muchas de las alteraciones de conducta. Es más fácil que busquen la compañía de los humanos los cachorros de zorro salvaje que los zorros adultos, y no solo por la ausencia de condicionamiento o de aprendizaje. Parte de las diferencias entre los zorros cachorros y los adultos se pueden atribuir a la maduración fisiológica del eje hipotalámico-hipofisario-adrenal (HHA), que regula la respuesta al estrés (figura 1.3). Una vez que se desarrolla la respuesta al estrés, los zorros reaccionan ante los humanos —y ante otros zorros— con más miedo y agresividad. El desarrollo de la respuesta del miedo en particular marca el cierre de la ventana de la socialización.²³ Lo mismo ocurre en otros cánidos.

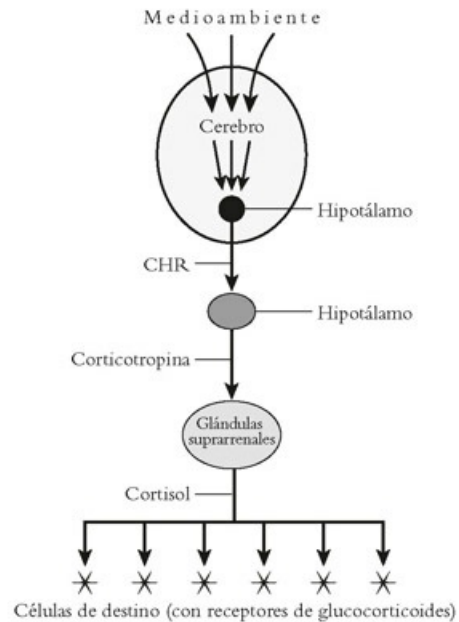


Figura 1.3. El eje hipotálamico-hipofisario-adrenal (HHA), con sus principales hormonas y bucles de retroalimentación.

En la respuesta al estrés participan varias hormonas; los niveles de muchas de estas se vio alterado por la selección para la docilidad de un modo que hace pensar en una suavización general de la respuesta al estrés en los zorros domésticos, en comparación con los zorros de granja.²⁴ Un tipo particular de hormonas del estrés, los glucocorticoides —familia de hormonas que incluye el cortisol— se alteraron especialmente con la selección para la docilidad. Los zorros dóciles presentaban unos niveles de cortisol sustancialmente menores que los zorros de granja.²⁵

Así pues, muchos de los rasgos adultos de los zorros domésticos y de los perros pueden provocar cambios en la aparición temporal de ciertos procesos clave del desarrollo, en un fenómeno conocido como heterocronía (*hetero* = «diferente», *cronía*, como en «cronológico» = «tiempo»²⁶). Existen dos formas básicas de heterocronía; la forma observada en el experimento con los lobos de granja —que resulta en la retención en la edad adulta de rasgos característicos de fases de desarrollo más tempranas— se llama «pedomorfosis» («forma infantil»). Tal como muestra la figura 1.4, existen tres vías diferenciadas que llevan a la pedomorfosis:

1. Posdesplazamiento: cuando se retrasa el arranque del desarrollo del rasgo.
2. Neotenia: cuando se ralentiza el ritmo de desarrollo del rasgo.
3. Progénesis: cuando se acelera la maduración sexual que lleva al desarrollo del rasgo.

En el experimento de la granja de zorros pudieron darse los tres casos. Los zorros dóciles alcanzaban la madurez sexual más o menos un mes antes que los zorros del criadero (progénesis).

Al mismo tiempo, el desarrollo del eje HHA en los zorros dóciles se retrasó o se deceleró en comparación con los zorros del criadero (neotenia y/o posdesplazamiento).²⁷ Un retraso similar se dio en el desarrollo de orejas, rabo y esqueleto. Incluso la aparentemente improbable capacidad de leer las intenciones humanas puede manifestar simplemente la conservación de otro rasgo juvenil: la atención que prestan los cachorros de zorro al comportamiento de su madre.

Parece ser, pues, que con la selección para buscar la docilidad de los zorros plateados se ralentizó significativamente su desarrollo somático general, al tiempo que se aceleraba su desarrollo reproductivo. El resultado fue que los zorros dóciles adultos acabaron teniendo un estado de desarrollo parecido al de la juventud de sus ancestros no domesticados. Quizá los cambios genéticos no afectaran más que a unos pocos genes, los que regulaban unas cuantas hormonas clave que afectan al ritmo de desarrollo.

Vías para la:	
Pedomorfosis (rasgos de ancestro juvenil)	Peramorfosis (nuevo rasgo no presente en ancestro)
Progénesis (inicio temprano)	Hipermorfosis (retraso del inicio)
Neotenia (ralentización)	Aceleración
Posdesplazamiento (retraso del arranque)	Pre-desplazamiento (adelantamiento del arranque)

Figura 1.4. Pedomorfosis y peramorfosis.

La búsqueda de genes candidatos no empezó hasta hace poco.²⁸ Serán de especial interés los genes y las secuencias de ADN no génico que influyen en la regulación de las hormonas relacionadas con el estrés. Los glucocorticoides, por ejemplo, influyen en todos los sistemas fisiológicos del cuerpo, desde la sangre a los huesos. El péptido hipofisario precursor de la corticotropina, que regula la producción de cortisol en las glándulas suprarrenales, también afecta a muchos tipos de células durante el desarrollo, entre ellos los melanocitos, responsables de la pigmentación oscura.²⁹ Aquí, pues, podemos establecer un vínculo entre la docilidad y el color del pelo. Liudmila Trut, que se hizo cargo de la supervisión del proyecto de los zorros tras la muerte de Beliáyev, propuso que los niveles de glucocorticoide influyen también en el desarrollo de muchos otros rasgos, a través de sus efectos de coordinación temporal de los múltiples procesos de desarrollo.³⁰

Beliáyev tuvo la prevención de crear otra línea complementaria de zorros seleccionados para buscar la intolerancia a la proximidad humana, lo contrario a la docilidad. Con los años, estos zorros se volvieron cada vez más hostiles a los humanos, gruñendo, mostrando los dientes y saltándoles encima a las personas que se les acercaban. Básicamente, se volvieron más salvajes que los propios zorros salvajes. Pero los zorros más salvajes que los salvajes no mostraron

ninguno de los cambios asociados de comportamiento, fisiología y anatomía que se atribuyen a la selección en busca de la docilidad.³¹

Vale la pena subrayar que todo este cambio evolutivo probablemente ocurrió en ausencia de nuevas mutaciones. Es más, la selección para la docilidad se consiguió únicamente con lo que los evolucionistas llaman «variación genética preexistente» (la que ya existía en la población de zorros al inicio del experimento). Pero, antes de la selección, gran parte de esta variación genética era críptica, invisible a los ojos de la selección natural. Para Beliáyev, esta variación genética críptica, acumulada gracias a la selección natural estabilizadora previa, se vio expuesta posteriormente a una selección artificial desestabilizadora. Por tal variación genética se obtuvo el rasgo de la docilidad en ausencia de mutaciones.

CÉLULAS DE LA CRESTA NEURAL

Existe una nueva y sugerente hipótesis sobre el «paquete completo» que es el fenotipo domesticado.³² Aunque reconoce el papel de la heterocronía, esta hipótesis hace hincapié en una importante población de células madre llamadas «células de la cresta neural» (CCN), que aparecen en una fase muy temprana del desarrollo. Se desarrollan en la cresta de tubo neural, hacia el extremo de la cola. Migran a diversas partes del cuerpo, donde se diferencian, y se convierten en precursoras de muchos tipos de células, incluidas las implicadas en el desarrollo de muchos rasgos que constituyen el fenotipo domesticado, como el cartílago del rabo, el de las orejas, el tejido de las mandíbulas y de los dientes, las células pigmentarias (melanocitos) y la glándula adrenal. Desde este punto de vista, la domesticación, a través de una selección dirigida a la docilidad, induce defectos en el desarrollo, la proliferación y/o la migración de las CCN, lo que provoca muchos cambios correlacionados, como las orejas más pequeñas y caídas, el rabo más corto, el achatamiento del morro, los dientes más pequeños, la despigmentación y la reducción de las glándulas adrenales y de la producción de corticoides. Los autores también ven relación entre la migración anormal de las CCN y el apareamiento durante todo el año, pero a mí su demostración de este extremo me resulta mucho menos convincente. No se hace ninguna mención a la maduración sexual temprana.

Lo más importante es que cualquiera de los muchos genes que afectan al desarrollo de las CCN y a su migración, por sí solo o en diversas combinaciones, puede ser responsable del fenotipo domesticado; de ahí que las alteraciones genéticas deban variar de una especie a otra. Al igual que la hipótesis pedomórfica, esta nueva hipótesis subraya el papel de la pleiotropía debida a procesos de desarrollo compartidos. Pero va mucho más lejos en la descripción del posible mecanismo. Es más, nos ayuda a estrecharles el cerco a los genes que constituyen la variación genética críptica expuesta por la selección disruptiva. Y además, la hipótesis de las células de la

cresta neural es compatible y quizá complemente la hipótesis de la heterocronía, aunque le quite importancia al papel de la heterocronía.

DE ZORROS-PERROS A LOBOS-PERROS

Los zorros y los lobos proceden de dos lados diferentes del árbol familiar de los cánidos (figura 1.5). Presentan una diferencia marcada en lo referente a la domesticación: los zorros adultos son eminentemente solitarios, mientras que los lobos son muy sociales. Suele presuponerse que los mamíferos sociales son los más fáciles de domesticar porque tienen una tendencia innata a las interacciones jerárquicas, que permite que los agentes humanos se sitúen en lo más alto.³³ Por tanto, la domesticación de los zorros podría parecer mucho más improbable que la de los lobos, lo que hace aún más notable el éxito de Beliáyev y sus colegas al crear un zorro-mascota.

También es digno de mención el paralelismo entre la transición zorro → zorro-perro y la transición lobo → lobo-perro, especialmente en los efectos secundarios a la adquisición de la docilidad, desde las orejas caídas al morro más corto. En el fondo, esta respuesta paralela refleja homologías esperables en el desarrollo del zorro y del lobo, dada su proximidad genealógica en el árbol de la vida. Pero muchas de estas respuestas correlacionadas también se dan en otros mamíferos domesticados, algunos de ellos situados bastante lejos de los cánidos. Algunas incluso se encuentran en las aves y los peces domesticados. De hecho, tan constante es esta serie de cambios que tiene nombre propio: «fenotipo de la domesticación». Y no es exclusivo de los animales domesticados; los humanos también presentamos rasgos de este fenotipo de la domesticación. La idea de que los humanos somos seres «autodomeesticados» se está volviendo cada vez más popular.³⁴ Pero esta autodomeesticación no es exclusiva de los humanos, sino que es un aspecto importante de la domesticación de la mayoría de los mamíferos, especialmente en sus fases tempranas.

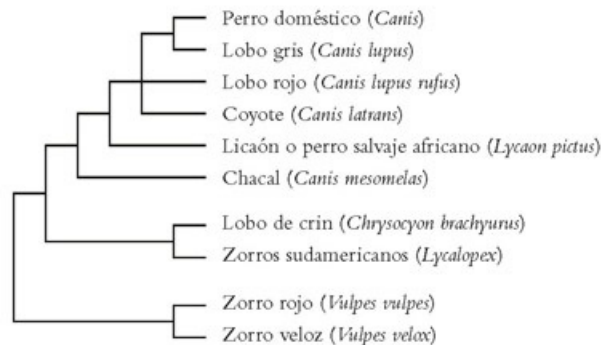


Figura 1.5. Filogenia de los cánidos.

Seguiremos explorando el fenotipo de la domesticación y la autodomesticación en los capítulos siguientes. De momento, centrémonos en qué papel ocupan específicamente en la evolución de los perros.

PERROS

Puede que esto sorprenda a alguien, pero en realidad la idea era que el pequinés pareciera un león. (En realidad, su apodo es el de «perro león»). No obstante, el parecido no resulta evidente, lo que hace pensar que los chinos adquirieron el concepto de lo que es un león a partir de una imagen alejada de los actuales. Durante la dinastía Han (206 a. C. - 220 d. C.), cuando empezaron a aparecer figuras de los guardianes *shishi* esculpidas, aún había leones por gran parte del sur y del centro de Asia, regiones a las que se tenía acceso gracias a la recién trazada Ruta de la Seda. Pero pocos chinos habían visto un león de verdad (o quizá ninguno). Eso explicaría, en parte, los estilizados rasgos de estas representaciones leoninas. En cualquier caso, fueron esos *shishi*, no los leones de verdad, los que sirvieron de modelo para todas las representaciones de leones que se harían posteriormente en China —incluida la imagen del pequinés—, mucho después incluso de que importaran leones de verdad a las cortes imperiales.

El rasgo más leonino del *shishi* es la melena. El más diferente es el rostro claramente aplastado y cuadrado. Tanto la melena como el rostro chato son elementos muy visibles en el pequinés. Y en la cultura tradicional china eso bastó como imagen del león. Otros rasgos del pequinés no recuerdan al león ni al *shishi*: sus patas cortas y arqueadas, por ejemplo, diseñadas para que no se vaya muy lejos, y el rostro negro.

La raza pequinesa, que tiene una antigüedad al menos de dos mil años, es la primera de la que hay registros escritos, solo que en forma poética. Se le atribuyen a Cixí, princesa manchú y soberana *de facto* de todo el país entre 1861 y 1908, y dejan entrever un estatus real. Según Cixí, un pequinés debería ser refinado, exquisito y digno. Entre los alimentos que recomienda darle están la aleta de tiburón y el hígado de zarapito. En caso de enfermedad, prescribe «una cáscara de huevo de zorzal llena con jugo de chirimoya en el que se hayan disuelto tres pellizcos de cuerno de rinoceronte en polvo». Estos no eran ingredientes que tuvieran a mano los campesinos. Ni tampoco las «sanguijuelas moteadas» que ella consideraba idóneas para las sangrías.¹



Figura 2.1. Escultura de un *shishi*.

Por distante que sea el parecido de los pequineses con los leones, el que pueden tener con los lobos resulta aún menos evidente. Sin embargo la distancia genética entre un lobo y un pequinés es minúscula, mucho menor que la que hay entre un lobo y un coyote, que se parecen mucho más entre sí.

¿Cómo se obtiene un pequinés a partir de un lobo? Lleva tiempo, por supuesto, pero no tanto como cabría pensar. Menos, de hecho, del que sospechaba el mismo Darwin. Comparado con la escala evolutiva, la transición lobo → pequinés duró un abrir y cerrar de ojos. Y el pequinés no representa más que un extremo de lo que los humanos hemos sido capaces de hacer con los lobos actuando como agentes de la evolución. Los alanos, los dachshunds, los caniches, los galgos, los chihuahuas y los carlinos son algunas de las muchas novedades evolutivas que hemos creado a partir de los lobos, todas ellas tan apartadas de su ancestro canino como lo está el pequinés.

Lo que hace esta sorprendente historia evolutiva aún más notable es que, durante miles de años, todas las interacciones lobo-humano fueron decididamente hostiles. Competíamos con ferocidad por las mismas presas y es probable que nos matáramos los unos a los otros a la menor oportunidad. En este aspecto, los perros son unos animales domesticados únicos. Su evolución mediante la domesticación representa, en muchos sentidos, una inversión de la evolución anterior por medio de la selección natural. Aun así, sorprendentemente, y a pesar de las tremendas diferencias entre pequineses y alanos, la evolución anterior de los lobos ha determinado en gran medida lo que los humanos han sido capaces de hacer con los perros. Los lobos no estaban en absoluto en las manos del alfarero evolutivo que es la humanidad; en muchos aspectos, los perros ya habían hecho su evolución. Por este motivo, la historia de la domesticación de los perros empieza mucho antes de que los lobos empezaran a rondar los campamentos de los cazadores-recolectores humanos durante el Pleistoceno.

ANTES DEL PRINCIPIO

El lobo, como el zorro, pertenece a la familia evolutiva de los cánidos. Dentro de los carnívoros, que aparecieron hace unos treinta y cinco millones de años, los cánidos se distinguen por su movilidad.² Están hechos para viajar largas distancias en cortos periodos de tiempo. Los lobos tienen una gran movilidad, en comparación incluso con otros cánidos. Por lo general, se lanzan sobre sus presas después de perseguirlas durante kilómetros. Y son una de las únicas tres especies de cánidos que cazan en manadas.³ Su capacidad de cooperación social y de coordinación explican en gran medida por qué en otro tiempo se contaban entre los depredadores más efectivos de la Tierra. Un lobo a solas es impresionante, incluso imponente, pero desde luego no tanto como un oso pardo o un tigre. Pero son capaces de abatir presas del tamaño de alces, bisontes o bueyes almizcleros únicamente por el hecho de que cazan en grupo.

Los lobeznos permanecen con sus padres mucho más de lo que es habitual en la mayoría de los cánidos. Los zorros, por ejemplo, dejan a sus padres —lo quieran o no— en cuanto dejan de mamar. Los lobeznos se quedan con sus padres y a menudo con los hermanos de sus padres durante mucho tiempo, lo que ayuda a la formación de la manada. Este largo periodo de dependencia desempeñó un papel significativo en la domesticación del lobo.

Antes de la domesticación, los lobos se encontraban entre los mamíferos más extendidos por la Tierra, desde latitudes árticas a zonas subtropicales de todo el hemisferio norte (América del Norte y Eurasia) (figura 2.2). También ocupaban hábitats muy diversos, desde la tundra ártica a los densos bosques y las zonas semidesérticas. Como especie, los lobos mostraban una gran adaptabilidad. En estos hábitats tan amplios y variados había diversas poblaciones de lobos genéticamente diferenciadas, pero dada su movilidad y adaptabilidad el flujo genético entre poblaciones era suficiente como para evitar la diferenciación de las especies.⁴

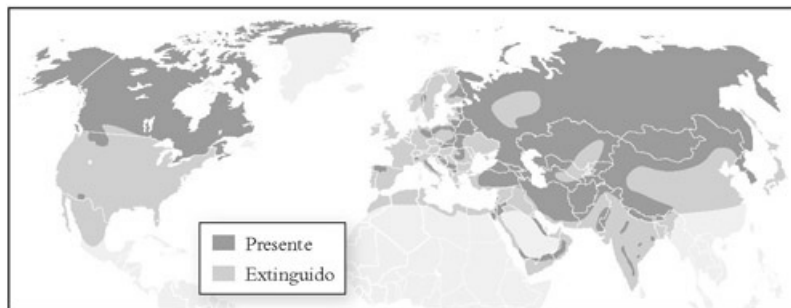


Figura 2.2. Distribución geográfica del lobo gris antes de la domesticación.

AL PRINCIPIO

El lobo es la única especie que fue domesticada antes de la revolución agrícola. Lo que no está nada claro es cuándo y dónde empezó el proceso. Hay algunas pruebas arqueológicas —basadas en el descubrimiento de unos cráneos en la cueva Goyet, en Bélgica— de que algunos lobos asociados a los seres humanos empezaron a diferenciarse y a adoptar rasgos de perro ya en el año 31700 AP,⁵ pero no hay acuerdo general sobre si estos y otros restos hallados en grutas europeas pertenecen realmente a animales domesticados.⁶

Las pruebas genéticas realizadas para demostrar dónde y cuándo se domesticaron perros por primera vez también son equívocas. Hasta hace muy poco, las dos regiones que se postulaban con más fuerza eran el Extremo Oriente y Oriente Medio. En 2002, un grupo de investigadores encabezado por Peter Savolainen proclamó el este de China como la región en la que se domesticaron perros por primera vez, señalando una zona al sur del río Yangtsé.⁷ En 2013, esta vez usando genomas nucleares enteros, el equipo de Savolainen aportó nuevas pruebas que señalaban el sur de China como lugar de origen y una fecha cercana al año 32000 AP.⁸ Pero un grupo rival dirigido por Robert Wayne propuso un origen mucho más tardío, en Oriente Próximo, basándose en la mayor afinidad genética de la mayoría de las razas domésticas con los lobos nativos de aquella región.⁹ Luego, también en 2013, Europa se sumó a la lista, como resultado de las pruebas realizadas con ADN mitocondrial antiguo obtenido de huesos de perros datados entre los años 30000 y 18000 AP.¹⁰

Probablemente valga la pena mantener una mentalidad abierta al respecto; es muy posible que los perros tengan múltiples orígenes.¹¹ A nosotros lo que nos interesa del tema es saber cómo se produjo la domesticación del lobo. Los que debaten sobre cuándo se produjo por primera vez la domesticación del lobo parecen estar de acuerdo en que tuvo lugar cuando los lobos empezaron a seguir a las partidas de caza humanas para alimentarse de los restos.¹² Con el tiempo, algunos empezaron a pasearse por los campamentos humanos (no junto a la hoguera, sino a cierta distancia, en la oscuridad, esperando al equivalente paleolítico de los restos de la cena). No hay duda de que al principio no serían bienvenidos; les lanzarían piedras y más tarde lanzas, si no conseguían ahuyentarlos a gritos. Pero esos decididos pioneros persistieron. La domesticación de los lobos la iniciaron los propios lobos, e hizo necesario que se superara una barrera psicológica evolucionada, o que al menos se suavizara, de modo que toleraran una mayor proximidad humana.

Este proceso de autodomesticación se consiguió mediante una selección natural estándar. Entre los lobos que merodeaban por los campamentos humanos, los que mejor toleraran la proximidad humana conseguirían más restos de comida y, por tanto, producían más cachorros que sus homólogos «más salvajes». Esta docilidad adquirida por selección natural fue el primer paso hacia la esencia del perro, y puede que llevara miles de años.

En algún momento, la actitud de los seres humanos hacia los lobos-perros cambiaría; empezaron a verlos como algo beneficioso. En un primer momento, los lobos-perros probablemente resultarían útiles como centinelas. Su olfato y su oído más desarrollados

funcionarían como primitivos sistemas de alarma. Es significativo que los perros no necesiten estar muy domesticados para cumplir esta función. De hecho, los perros salvajes o vagabundos siguen siendo útiles para dar la voz de alarma en muchos lugares del mundo incluso hoy en día.¹³ Entre los años 15000 y 12000 AP, algunas sociedades humanas se volvieron más sedentarias, lo que probablemente aceleró el proceso de domesticación y marca el inicio de la transición lobo-perro → perro.¹⁴

La primera prueba arqueológica definitiva de una relación más íntima entre humanos y lobos domesticados procede de varios yacimientos europeos de finales del Paleolítico, en forma de tumbas de perros. Uno de estos yacimientos fúnebres se encontró en BonnOberkassel, en Alemania, y se fechó en el año 14000 AP.¹⁵ Es significativo que este perro estuviera enterrado, pero también que estuviera enterrado con un ser humano: es una señal de una relación perro-humano más íntima. También se han encontrado tumbas de perros de este periodo aproximado, o anteriores en el oeste de Rusia y en Bélgica.¹⁶ Otras tumbas de perros del año 12000 AP aproximadamente aparecieron en el oeste de Asia.¹⁷ Son yacimientos pertenecientes a la cultura natufiense, cuando los casquetes polares del Pleistoceno empezaron a fundirse, y coincidió con un cambio en la tecnología usada por los humanos para la caza.

Hasta entonces, los cazadores paleolíticos mataban a sus presas sobre todo con hachas y lanzas, lo que por supuesto requería una gran proximidad entre el cazador y la presa. Hacia el 12000 AP se registró un gran avance tecnológico en Europa y Asia. Se fijaron a las lanzas unas esquirlas de roca afiladas llamadas microlitos («rocas minúsculas»), con lo que las lanzas se podían arrojar desde lejos, cosa que reducía en gran medida el riesgo para los cazadores humanos. Se ha sugerido que los perros domesticados pudieran resultar especialmente útiles tras este cambio en la tecnología y en la estrategia de caza, para rastrear y quizá para hostigar a las presas heridas.¹⁸ Esta nueva estrategia de caza en cooperación podría explicar en parte la rápida incorporación posterior de los perros a las culturas humanas de una gran área geográfica. Pero un factor más importante en la dispersión geográfica de los perros fue la extensión de la agricultura.¹⁹

Hacia el año 8000 AP, había perros en todas las zonas pobladas por lobos en Eurasia²⁰ y en partes de América del Norte.²¹ Entonces empezaron a aparecer en sociedades agrícolas al sur de la zona poblada por los lobos: en México, hacia el 5200 AP;²² en el África Subsahariana, hacia el 5600 AP;²³ en la zona continental del sureste asiático, hacia el 4200 AP; y en las islas del sureste asiático, hacia el 3500 AP. Los perros domésticos llegaron al sur de África mucho más tarde, hacia el 1400 AP, cuando ya había reses, ovejas y cabras.²⁴ América del Sur acogió perros domésticos por primera vez hacia el 1000 AP.²⁵ Cualquiera que fuera su papel como colaboradores en la caza o como mascotas durante esta expansión, la mayoría de los perros siguieron actuando como centinelas, si es que cumplían alguna función. Se buscaban ellos mismos la comida, sobre todo entre la basura de los humanos. El que se alimentaran en los vertederos propició, por selección natural, nuevas alteraciones en conducta y anatomía. Una de las primeras

alteraciones físicas durante las primeras fases de la domesticación de los perros fue una reducción del tamaño. En un principio, esta reducción se produjo a partir de un cambio en el régimen de selección natural provocado por la asociación con los humanos.

Fuera de los asentamientos humanos, un lobo pequeño tiene desventaja, en particular a la hora de enfrentarse con otros lobos. El medio humano altera las cosas de forma que un tamaño menor resulta menos perjudicial, y quizás hasta ventajoso. Los perros pequeños requieren menos energía, por ejemplo. Estos tendrían un incentivo para permanecer más cerca de los seres humanos y, por tanto, desarrollarían una mayor docilidad en comparación con sus hermanos de mayor tamaño, hasta el punto de que quizás hubiera una divergencia genética basada en el tamaño. Al adquirir cierto nivel de docilidad, los perros más pequeños atraerían también más la atención de los seres humanos. En los primeros asentamientos agrícolas del oeste de Asia, las interacciones entre perros y seres humanos llegaron al punto de una selección artificial en función de un tamaño pequeño. El legado genético de esta selección artificial es una secuencia de ADN (llamada haplotipo del perro pequeño) presente en todos los perros de menos de veintidós kilogramos, desde los schnauzers a los chihuahuas.²⁶ El entorno humano también causó alteraciones fisiológicas en los perros en comparación con los lobos; las más notables fueron las alteraciones en la digestión, al adoptar una dieta más alta en fécula.²⁷ Con la llegada de la agricultura, la dieta humana integró alimentos con más fécula, lo que significaba más restos con fécula. Al adaptarse a esta dieta alta en almidones, los perros de los poblados se fueron diferenciando cada vez más de los lobos y acercándose a los humanos.

DEL VERTEDERO A LAS TUMBAS Y VICEVERSA

Dada la tensa relación entre el hombre y el lobo antes de la domesticación de este último, no es de extrañar que los humanos mostraran una actitud algo esquizoide ante los perros. Aunque fueran cogiéndoles cariño a los lobos-perros, los lobos seguían siendo objeto de repulsa, al igual que los lobos-perros menos dóciles. Pero incluso tras la transformación de estos últimos en perros, los seres humanos adoptaron actitudes muy diversas hacia las criaturas que ellos mismos habían creado. Por ejemplo, hasta hace bastante poco, el mejor amigo del hombre ha servido tanto de mascota como de comida. Durante gran parte de la evolución de los perros, su función como alimento ha tenido una gran importancia.

Los cazadores-recolectores del Paleolítico, como los natufienses o los magdalenienses, probablemente comieran perros cuando lo necesitaban, incluso mientras usaban otros perros como compañeros de caza. Su piel también resultaba bastante útil. Pero tal como indican las primeras tumbas de perro, los seres humanos del Paleolítico también podían adoptar una visión no utilitaria de los perros. Esta relación puede entenderse mejor fijándose en cazadores-recolectores más

actuales, como los aborígenes australianos o los kungs. Ellos también usan a los perros como compañeros de caza y como alimento.²⁸ No obstante, parece que distinguen entre los perros que se comen y los que no se comen. (Hablo de «perros que no se comen» porque, al menos entre los aborígenes, los perros no son considerados mascotas. No les dan de comer, por ejemplo, sino que tienen que buscarse ellos mismos la comida, como los perros vagabundos). Una forma que tienen los aborígenes de distinguir a los perros que se comen de los que no se comen es dándoles nombres a los segundos. Una vez tiene nombre, el perro deja de ser un alimento en potencia. Que ponerle nombre a un perro lo elimine de la lista de la despensa es algo que podría resultar interesante para los psicólogos.

Una vez que los humanos empezaron a ocupar asentamientos permanentes tras la revolución agrícola (9000 AP), la visión no utilitaria de los perros se intensificó. En Egipto, hacia el 4100 AP (Imperio Medio), los perros empezaron a aparecer representados en las tumbas junto a sus compañeros humanos; también tenían nombre, presumiblemente para asegurar que seguirían siendo compañeros del humano en la otra vida.²⁹ Más adelante se les momificó junto con sus compañeros humanos. Un famoso perro momificado, llamado Hapipuppy, tenía el tamaño de un Jack Russell terrier.³⁰ En la antigua Grecia, se alababa la lealtad de los perros. Penélope tiene fama por su paciencia y fidelidad a Odiseo, su ególatra marido viajero. Pero la historia de su perro, Argos, es aún más conmovedora. Cuando Odiseo por fin regresó tras veinte años de buscaduras y sufridas aventuras, Argos estaba allí para darle la bienvenida, aunque no por mucho tiempo. Solo pudo agitar el rabo una vez antes de morir, después de aguantar hasta aquel momento por pura devoción perruna.³¹

Los romanos apreciaban a sus perros al menos tanto como sus predecesores griegos. En la Cartago romana, una perra llamada Yasmina fue enterrada a los pies de su compañero humano, con un cuenco de cristal colocado cuidadosamente junto a su hombro. Yasmina era bastante vieja y decrépita al morir. La artritis, una cadera dislocada y los problemas de columna le habrían limitado mucho la movilidad. Y no le quedaban muchos dientes, así que probablemente seguiría una dieta blanda.³² Estaba claro que Yasmina recibía muchos cuidados. También es significativo el hecho de que fuera de una raza «toy». Las razas *toy* no tienen muchas más utilidades que la de recibir cariño.

Sin embargo, en la Bretaña romana, existían perros *toy* junto con otros mucho menos afortunados. En Calleva Atrebatum, los perros de tamaños que iban desde el de un terrier al de un labrador acababan en los vertederos, no en los cementerios.³³ A juzgar por el número de huesos, debían de consumirlos sin escrúpulos, aunque sus primos de talla diminuta fueran tratados con gran afecto, en parte, parece, porque se les relacionaba con la riqueza y un alto estatus social.³⁴ (La asociación de los perros *toy* con el estatus sigue presente hoy en día, motivo por el que ver a alguien que lleva a un perro dentro de un bolso puede sorprender como un esnobismo). La distinción entre perros mascota y perros comestibles se prolongó en Europa hasta la Edad Media.

En el resto del mundo, la balanza se inclinaba decididamente hacia la segunda opción, especialmente en América del Norte.

Se ha apuntado que la afición por comer perros en el Nuevo Mundo se debía en parte a la escasez de proteínas provocada por la relativa escasez de grandes mamíferos.³⁵ (Los grandes mamíferos —incluidos mamuts, perezosos terrestres, caballos, camellos y varias especies de bisontes— habían desaparecido durante una extinción masiva sufrida en el Pleistoceno, que sospechosamente coincidió con la llegada de los seres humanos al Nuevo Mundo). Cualquiera que fuera el motivo, los primeros americanos, desde Groenlandia a América Central, comían muchos perros.³⁶

El consumo de perros empezó pronto en el Nuevo Mundo. Los huesos más antiguos que se han encontrado de un perro domesticado del Nuevo Mundo aparecieron en un yacimiento de un vertedero de Texas.³⁷ Los huesos mostraban claros síntomas de haber pasado a través del aparato digestivo humano. Los antiguos indios probablemente comieran perros cuando les convenía, pero, una vez que empezaron a aparecer ciudades-estado en México, empezaron a criarlos de manera más o menos organizada. En el importante yacimiento olmeca de San Lorenzo (3400-2400 AP), parte del impuesto anual que tenían que entregar los granjeros a la élite gobernante se pagaba en perros que habían engordado dándoles de comer exclusivamente maíz.³⁸ Evidentemente, estos perros mexicanos tenían la capacidad de digerir fécula de la que hemos hablado antes.

Los perros eran un componente importante de la dieta maya.³⁹ A los chichimecas del centro de México, ancestros de los aztecas, se les llamaba «pueblo de los perros», no porque tuvieran predilección por ellos como mascotas, sino por lo mucho que les gustaba su carne. Los propios aztecas crearon una raza sin pelo para su consumo en los banquetes reales.⁴⁰ Se supone que el que no tuvieran pelo hacía que fueran más fáciles de asar. Al noroeste, en los estados de Nayarit, Colima y Jalisco, se criaron perros con este fin durante mucho tiempo, tal y como inmortalizaron algunas cerámicas naturalistas y de gran sensibilidad que muestran a estos perros adorables, aparentemente pequeños y regordetes en varios estados de reposo y actividad. Evidentemente, los modelos de estas esculturas cerámicas habían sido engordados. Esos perros gordos tan monos habrían correteado por la casa hasta que se requirieran sus servicios en la cocina. Así es como se criaban muchos cerdos antiguamente, aunque ahora nos parezca impensable. Quizás algunos, los más monos, escaparían a aquel destino para convertirse en fundadores de una casta de mascotas. Puede que en ese sentido fueran bastante flexibles.

En Cuauhtémoc (Chiapas), que está en la costa pacífica de México, en la misma latitud aproximadamente que San Lorenzo, vivía un pueblo contemporáneo de los olmecas que trataba a sus perros de un modo bastante diferente, tal como indican sus tumbas, en algunas de las cuales había también humanos.⁴¹ Pero cuando establecieron lazos comerciales con los olmecas las cosas cambiaron tremendamente. Empezaron a aparecer perros en los vertederos de basura junto a otros

restos de alimentos. En el México precolombino, ni siquiera un perro que fuera mascota podía estar muy tranquilo. La línea que separaba las mascotas de la comida no estaba muy clara.



Figura 2.3. Escultura de perro de arcilla de México.

Pero eso quizá fuera lo que pasaba en la mayor parte del Nuevo Mundo. El mayor asentamiento al norte de México estaba en Cahokia, cerca de San Luis. Esta cultura del Misisipi destacó por sus excavaciones y enormes túmulos. En Cahokia también se encontró mucha cerámica y abundantes pruebas de perros sacrificados.⁴² Para cuando Hernando de Soto llegó a aquel lugar, en 1540, esta cultura del Misisipi había desaparecido, pero sus descendientes agasajaron al conquistador español —equivocadamente, por lo que se veía— con perro a la parrilla. Según Rodrigo Rangel, un miembro de la expedición, los perros los criaban en las propias casas de los nativos, igual que habían hecho siglos atrás en el oeste de México.⁴³ Evidentemente, De Soto encontró deliciosa la carne, aunque quizá si hubiera pensado en los perros que le habían acompañado durante el viaje habría tenido más reparos. O quizá no.

En Europa, como en otros lugares fuera de América, hace mucho tiempo que los perros ya no están en el menú.⁴⁴ En el este y el sureste de Asia, la carne de perro ha sido durante mucho tiempo un bocado muy apreciado, al igual que en algunas regiones de África y en muchas islas del Pacífico. Hasta la fecha, aún se crían perros con este fin en Corea, Filipinas y África Occidental. El consumo de perro va en aumento en Vietnam, donde actualmente se consumen más de un millón de animales al año, muchos de ellos importados de granjas tailandesas.⁴⁵

PERROS SILVESTRES

Durante gran parte de nuestra historia compartida, la mayoría de los perros no han sido ni

alimento ni mascotas, ni tampoco compañeros de caza; han llevado una vida muy parecida a los que antaño seguían los campamentos, solo que en asentamientos más permanentes. Hoy en día, en gran parte del mundo desarrollado, encontramos perros como la mayoría de los que existían hace ocho mil años. Son perros silvestres que, al igual que sus antepasados, siguen viviendo fuera de las viviendas humanas, se buscan la comida por su cuenta y, sobre todo, crían con quien ellos decidan.

Cuando en la Tailandia rural un perro silvestre es atropellado por un coche o un camión —algo que ocurre con frecuencia, puesto que les encanta dormir en las carreteras o cerca de ellas—, nadie llora su pérdida. Simplemente dejan allí el cadáver para los carroñeros, entre los que se cuentan otros perros silvestres. Ningún tailandés se plantearía dejar entrar a un perro silvestre en su casa. De hecho, parece que no los toleran mucho. Lo mismo ocurre con los perros silvestres de otros rincones de Asia, al igual que con los de África, América del Sur y, anteriormente, América del Norte (los perros silvestres americanos acabaron aún peor que los nativos humanos y quedaron prácticamente extinguidos, reemplazados por razas europeas).⁴⁶ Los perros silvestres son animales duros que han sobrevivido por sus propios medios, no gracias al afecto de los humanos.⁴⁷

Todos los perros silvestres, de cualquier continente, comparten características comunes de las que podemos inferir cómo eran y cómo se comportaban los protoperros silvestres del 8000 AP. La mayoría tenían un tamaño medio (con respecto a las razas de perro modernas) y un manto de pelo regular de color variable, en algún caso moteado. Tenían las patas más cortas que los lobos y unos dientes proporcionalmente más pequeños, el rabo orientado hacia arriba y el morro algo más corto que el de los lobos. En cuanto a comportamiento, eran astutos y algo desconfiados, salvo por los relativamente pocos alimentados y criados por los humanos.

Quizá lo más significativo sea que no tenían tendencia a formar mandas; si se formaba algún grupo de perros silvestres, tendía a ser no jerárquico; es decir, que habían perdido en parte la socialidad de los lobos y sus normas de conducta en grupo, como la que marca una clara jerarquía de dominio. Esta alteración de su comportamiento en sociedad tuvo enormes consecuencias.⁴⁸ En una sociedad de lobos, solo crían el macho y la hembra dominantes; en una sociedad de perros silvestres, lo hacen todos. De ahí que los perros silvestres tengan una capacidad de multiplicación mucho mayor que los lobos. Es más, con la relativa facilidad que tienen para criar, la selección natural y la selección sexual son mucho más laxas entre los perros silvestres, como se refleja, por ejemplo, en la variedad de su coloración.

Hace cinco mil años, los perros silvestres eran la raza de mamíferos más extendidos por toda la Tierra, aparte de los humanos. Cualquier especie con una distribución tan amplia tiende a diferenciarse siguiendo líneas geográficas, dando origen a subpoblaciones diferenciadas. El grado de diferenciación genética en cuanto a subpoblación depende de diferentes factores, como la movilidad y las barreras geográficas (como océanos, desiertos y montañas). Los lobos salvajes,

como hemos visto, ya mostraban esa variación genética entre subpoblaciones antes de la domesticación. El proceso se aceleró en los protoperros silvestres, aún más extendidos, tal como reflejan las diferencias genéticas entre las diferentes poblaciones de perros silvestres de hoy en día. Los perros silvestres del sureste asiático son bastante diferentes genéticamente a los de Oriente Próximo.⁴⁹ Y tanto los del sureste asiático como los de Oriente Próximo son muy diferentes a los perros silvestres africanos.⁵⁰

A una escala geográfica más reducida —fijándonos en las tierras altas de Turquía, la tundra rusa o los bosques de caducifolias de Carolina—, vemos que las poblaciones de perros silvestres desarrollaron adaptaciones a cada medio particular. Estos perros silvestres específicamente adaptados se llaman «razas naturales», y son un eslabón crucial entre los primeros perros silvestres y las razas de perros modernas.

Las razas naturales se adaptan no solo a su entorno físico —clima, altitud, etc.—, sino también a su entorno humano. Las razas naturales en las que el entorno cultural humano resulta especialmente imponente, en el que la selección artificial se orienta sobre todo a funciones consideradas deseables en un contexto cultural particular, proporcionaron la materia prima para las razas actuales.

Algunas de las razas naturales más antiguas que aún sobreviven pertenecen al grupo del dingo. Los dingos surgieron en el este de Asia, junto con los pueblos austronesios, a los que acompañaron en su migración hacia el sur a través del sureste asiático peninsular e insular.⁵¹ Por esta ruta fueron quedando diferentes poblaciones de dingo, desde el norte de Tailandia a Papúa Nueva Guinea, entre cuyos descendientes se cuentan ahora los dingos tailandeses (perros silvestres), los perros kinatamis de Bali y el perro cantor de Nueva Guinea. Hace unos 3.500 años, los austronesios llegaron a las orillas del norte de Australia,⁵² pero no se quedaron allí mucho tiempo: enseguida se embarcaron de nuevo hacia lugares más al este, quizá por la insistencia de los aborígenes de la zona. No obstante unos cuantos de sus dingos domesticados sí desembarcaron, y se las arreglaron bastante bien. Los descendientes de estos pocos dingos aventureros colonizaron todo el continente —desde pluviselvas a bosques de eucaliptos, montañas y praderas—, con excepción del árido desierto interior.

Los aborígenes australianos —al igual que los de Nueva Guinea—, que habían llegado cuarenta mil o cincuenta mil años antes, no tenían experiencia previa con ningún animal parecido al perro. Probablemente, no les encontraron una utilidad particular a los recién llegados, salvo quizá como fuente de alimento. En cualquier caso, no hicieron gran cosa por domesticarlos; de hecho, los dingos australianos se volvieron no solo silvestres, sino verdaderos equivalentes del lobo salvaje, y llegaron a ser el depredador por excelencia del continente-isla. Las cosas empezaron a cambiar en el siglo XVIII con la llegada de los europeos y sus perros. Estos perros, naturalmente, se cruzaron con los dingos hasta el punto que, en 1995, el 80% de los dingos de Australia eran de linaje mixto.⁵³

A pesar de la hibridación, los dingos presentan algunas diferencias interesantes con respecto a perros y lobos. En cuanto a conducta y anatomía, los dingos están a medio camino entre los perros domesticados y los lobos. Por ejemplo, los dientes caninos de los dingos son más grandes que los de cualquier raza doméstica, pero más pequeños que los de los lobos.⁵⁴ Conservan el rabo levantado de sus antepasados domésticos, al igual que su coloración, pero tienden a formar manadas en las que solo se reproducen el macho y la hembra dominantes; y crían de forma estacional, al haber perdido la capacidad de criar todo el año. Los dingos aúllan mucho y ladran muy poco. Leer las intenciones de los humanos se les da mejor que a los lobos, pero peor que a los perros.⁵⁵



Figura 2.4. Dingo puro. Obsérvese la anchura del morro, a medio camino entre los lobos y los perros domésticos.

En todos estos aspectos, los dingos de fuera de Australia y de Nueva Guinea, como los dingos tailandeses, tienden más hacia los perros domesticados, lo que refleja su relación más cercana y duradera con los humanos. Se considera que los dingos tailandeses son los que más se aproximan a los que existían cuando los austronesios tomaron tierra —aunque por breve tiempo— en el norte de Australia. Los dingos australianos representan una inversión del proceso de domesticación. Es importante recordar que esta inversión se produjo en una fase relativamente temprana del proceso de domesticación del perro; los ancestros domesticados del dingo lo estaban mucho menos que las razas modernas, como el pequinés.⁵⁶

«RAZAS ANTIGUAS»

La transición de las razas naturales a las protorrazas depende de la intervención activa de los

humanos, de la selección artificial a través del descarte y/o el control del apareamiento. Empieza con los perros de razas naturales que se adaptan especialmente bien al entorno humano (no solo al entorno en general, sino a determinados entornos culturales del ser humano). Esta transición se produjo por primera vez en tres entornos culturales geográficamente diferenciados. El primero comprendía los agricultores y los pastores descendientes de los natufienses del oeste de Asia, desde Palestina a Afganistán. Otro caso fue el de Extremo Oriente, especialmente en China y Japón; y luego en el norte de Asia, entre las culturas subárticas. En conjunto, las razas producidas en estos primeros centros de domesticación se denominan generalmente «razas antiguas».⁵⁷ Pero este término es problemático, ya que el concepto de raza, aplicado a los perros, fue un invento del siglo XIX. Es más, unas cuantas de las denominadas razas antiguas no son más que reconstrucciones recientes;⁵⁸ en otros casos, su aparente antigüedad es un efecto derivado de su aislamiento genético de las razas europeas.⁵⁹

Durante mucho tiempo, el basenji ha sido considerado la raza más antigua.⁶⁰ Aunque actualmente se relaciona a los basenjis con la cuenca del Congo y zonas de África Occidental, en último término derivan de perros del sureste asiático parecidos a los dingos.⁶¹ En un principio, los basenjis fueron criados por cazadores con arco para levantar la caza y seguirle el rastro por la densa vegetación (tareas para las que la forma física era más importante que la obediencia). Y hasta la fecha siguen en el último puesto de la escala de obediencia (que, entre los aficionados a los perros, a menudo se equipara erróneamente con inteligencia), pero son de una de las razas más atléticas que existen. Por algún motivo, se les da especialmente bien aguantarse sobre sus dos patas traseras.

En cuestión de conducta, lo más característico de los basenjis es su canto a la tirolesa, que consiguen gracias a una laringe poco habitual.⁶² Los basenjis no ladran en absoluto. Su canto recuerda al del perro cantor de Nueva Guinea, un aullido de dingo. Entre los otros rasgos parecidos a los de estos animales, cabe decir que los basenjis tienen un ciclo estrogénico muy marcado, una vez al año.⁶³

Hay otras dos «razas antiguas» procedentes del oeste de Asia: el saluki y el galgo afgano. El saluki, que actualmente se asocia sobre todo con las tribus nómadas del norte de África, es un lebel criado por su velocidad y su resistencia —como el galgo inglés—, sobre todo para perseguir y dar caza a las gacelas y a las liebres a campo abierto. El afgano también es un lebel apto para cazar presas similares, pero en un terreno más rocoso y montañoso. Recientemente se ha cuestionado el estatus del afgano como raza antigua.⁶⁴

Mucho más al norte se desarrollaron tres razas de perro de tipo *spitz* con fines muy diferentes. Se denomina de tipo *spitz* cualquier raza que haya conservado o readquirido rasgos de lobo. La mayoría de razas *spitz* se originaron en las regiones del norte de Asia, América del Norte o Europa. Algunas razas *spitz*, como el cazador de alces noruego o el pastor alemán, son de origen reciente, y su parecido con los lobos responde a la acción del hombre. Otros, en cambio, como el

husky siberiano, el alaskan malamute o el samoyedo, se parecen a los lobos por tener una mayor proximidad genética con sus ancestros salvajes. Las tres razas se desarrollaron para transportar a los humanos y sus mercancías por hábitats árticos que no eran aptos para otras bestias de carga como los caballos. El samoyedo quizá sirviera, además, como perro pastor con los rebaños de renos.

Suele darse por sentado que la semejanza genética de estas tres razas y los lobos viene de lejos; en ese caso, tales razas serían realmente antiguas. Pero es posible que la semejanza genética refleje una introducción más reciente de ADN de lobo. Esta última vía para recuperar características de lobo complica cualquier intento por trazar un árbol genealógico de los perros, porque allá donde perros y lobos hayan coexistido durante el transcurso de la domesticación se habrá producido, sin duda, algún cruce de razas, sobre todo entre lobos macho y perras hembra.⁶⁵ Esto habría ocurrido especialmente en razas de latitudes más septentrionales, donde los lobos siguen siendo relativamente abundantes.

La mayoría de las denominadas razas antiguas derivan del Extremo Oriente. De Japón proceden dos perros de tipo *spitz*: el shiba inu y el akita, mucho más grande. Ambos se desarrollaron para la caza, en el caso del akita del jabalí y del oso.⁶⁶ El lhasa apso, que no es de tipo *spitz*, procede del Tíbet, donde servía como centinela de la realeza tibetana. Todas las demás razas presuntamente antiguas del Extremo Oriente nacieron en China, como es el caso de los shar pei, los shih tzu, los chow chow o los pequineses. Lo que quizá sea más notable de estas razas chinas es que —con la excepción quizá del chow chow, un perro de tipo *spitz* y talla media— se criaron sobre todo como perros para interior.

Muchas de estas razas comparten ciertos rasgos de personalidad que las distinguen de otras razas de perros, entre ellos su carácter independiente y distante. El basenji a veces se describe como un perro con carácter de gato (atributo no muy apreciado en la comunidad cinofílica). Estas razas antiguas no suelen necesitar tanto a la sociedad humana como otras razas; además, en general son más difíciles de adiestrar. En algunos casos (como el del akita), tales rasgos de personalidad pueden reflejar una mayor proximidad genética con los lobos. Sin embargo, en otros, la distancia y la independencia simplemente dejan ver diferentes procesos de selección en los perros del Extremo Oriente, en comparación con las razas europeas más comunes.

DE LAS RAZAS NATURALES A LAS RAZAS MODERNAS DE PERRO

La mayoría de las razas de perro que existen hoy en día no derivaron de sus ancestros de razas. En realidad, ya habían sido sometidas a una selección artificial con diversos fines. Es decir, estaban más domesticadas que los basenjis o los antepasados de los dingos. Estas transiciones más recientes raza natural → raza moderna se produjeron solo a partir del nacimiento de clubes

caninos, el primero de los cuales se fundó en Inglaterra en 1873.⁶⁷ Estos clubes caninos tendrían un impacto enorme en la reciente evolución de los perros.

Los clubes caninos se crearon basándose en los registros preexistentes de razas de caballos de carreras y ganado, originalmente con la idea de preservar los linajes de razas genéticamente diferenciadas. Pero estas instituciones victorianas enseguida se apartaron del modelo establecido, impulsadas en gran parte por el estatus social que se atribuía a determinados rasgos de los perros en aquella época, muchos de los cuales guardaban ya poca relación con la función original para la que se habían creado las razas naturales. Los caniches, por ejemplo, derivan de una raza natural que evolucionó como perro de agua para facilitar el cobro de presas en entornos acuáticos, tarea para la que su pelo rizado resultaba especialmente práctico. Las humillaciones a las que les sometieron posteriormente los peluqueros caninos tenían una motivación puramente social.

Muchas razas europeas modernas se pueden asociar claramente con una serie de funciones, como las de los perros pastor, los lebreles, los sabuesos, los cobradores, los perros de guardia, etc., según las actividades para las que se crearon originalmente. Hasta el siglo XIX, estos perros de trabajo eran mascotas solo como efecto secundario, por así decirlo. Es posible que los perros criados para una función particular, como la de seguir el rastro a la caza con la vista o el olfato, surgieran independiente en diferentes entornos y culturas, en lo que los biólogos evolutivos llaman «evolución convergente». Por otra parte, es posible que los lebreles deriven de un antepasado común y que los sabuesos provengan de otro. En un estudio reciente se demostró que, con excepción de las razas antiguas, los perros europeos de una categoría funcional particular tienden a mantener una relación más próxima con otras razas de esa categoría que con las de otros grupos funcionales.⁶⁸ Así pues, parece que estas categorías funcionales surgieron no tanto por convergencia, sino por un linaje común. (Las razas *toy*, que no tienen una categoría funcional, muestran una mayor convergencia que las razas utilitarias).

Eso significa que, al menos en principio, deberíamos poder seguir el rastro de las razas de perros desde una determinada categoría funcional, en una región geográfica particular, a una raza natural en concreto. En la práctica, esta inferencia es bastante difícil, pues la radiación en las razas de perros se produjo muy rápidamente en términos de tiempo evolutivo, así que los rastros genéticos son relativamente tenues. Por fortuna, en algunos casos, como las razas de pastores de las islas británicas, tenemos un registro histórico decente que respalda la genética.

El border collie fue una raza natural de perro pastor de ovejas desarrollada en la región fronteriza entre el norte de Inglaterra y el sur de Escocia. Otras razas naturales similares del norte, como el collie escocés, y del sur, como el pastor inglés, evolucionaron más o menos a la vez. Todas ellas tenían un ancestro común relativamente reciente.⁶⁹ El British Kennel Club hizo de estas razas naturales diversas razas modernas, entre ellas el border collie, el collie escocés, el pastor inglés, el collie barbudo, el bobtail, el pastor de las Shetland, el collie de pelo corto y el

collie de pelo largo. (El collie barbudo y el bobtail pueden representar cruces entre razas de pastor británicas y razas naturales de pastores de otros lugares de Europa).

A las razas de pastor descritas hasta ahora se las llama «cabeceros» porque se sitúan delante del rebaño y los dominan con la mirada. Otros pastores son «taloneros» porque mueven al rebaño mordisqueando las patas al ganado. En Gales se desarrolló una raza natural particular de taloneros para la guía de los rebaños. Esta dio origen a dos razas modernas: el corgi galés de Cardigan y el corgi galés de Pembroke. Ambas tienen el cuerpo claramente alargado y patas algo cortas que facilitan su labor como taloneros. A pesar de estas diferencias, los corgis muestran una afinidad genética mayor con otros perros de pastor de las islas británicas que con razas de otros grupos funcionales.⁷⁰

Sin embargo, está claro que las razas de pastor desarrolladas en otras regiones de Europa, como el caso del puli húngaro o el pastor de los Pirineos del sur de Francia, evolucionaron de forma independiente de razas naturales genéticamente diferentes de las razas de las islas británicas. Así pues, si consideramos la conducta del perro pastor en un contexto global, influyen tanto la ascendencia común como la evolución convergente. Eso también se puede decir no solo de otros rasgos del perro, sino también de la evolución de muchos rasgos de cualquier especie. La convergencia complica la tarea de reconstruir cualquier parte del árbol de la vida, sobre todo si se trata de una porción tan pequeña como la ramita de los perros.

RECONSTRUYENDO EL ÁRBOL DE LOS PERROS

Los métodos para reconstruir la historia evolutiva constituyen una subdisciplina importante, pero a menudo infravalorada de la biología evolutiva llamada «sistemática». Su objetivo es doble: determinar las relaciones genealógicas de especies existentes (y a veces extintas) y calcular el tiempo que ha pasado desde que las especies o los grupos de especies empezaron a diferenciarse unas de otras. Tradicionalmente, la sistemática se ha basado en los rasgos físicos, sobre todo en los físicos estables, como los huesos o los dientes, procedentes tanto de fósiles como de especies existentes. Más recientemente, el ADN se ha convertido en la principal materia prima para la reconstrucción del árbol genealógico.

En los últimos años se ha hecho posible comparar genomas nucleares completos de diversas razas de perros para determinar sus relaciones genealógicas. La reconstrucción genealógica descrita a continuación se basa en comparaciones de todo el genoma.

Podemos considerar el lobo como la raíz del árbol del perro. De las razas naturales que sobreviven, las primeras que emergieron de la raíz del lobo fueron las de los dingos, entre ellos los ancestros de los dingos australianos, que se fueron apartando del tronco hace más de cuatro mil años. El basenji fue el siguiente en separarse, probablemente a partir de una raza natural del

oeste de Asia parecida al dingo, como el perro de Canaán. En la figura 2.5 se muestra un intento de reconstrucción de las relaciones genealógicas entre el basenji y otras razas antiguas.

A partir de este punto de la evolución del perro el árbol empieza a ocupar ramificaciones más densas, en parte debido a la explosión de nuevas razas de perro en el siglo XIX y con la consiguiente escasez de divergencia genética, incluso en las secuencias genómicas de evolución más rápida. Aunque podemos distinguir diferentes ramas o conglomerados distintivos de razas. Por ejemplo, los perros de pastor forman un conglomerado. Otro es el de los de tipo mastín, que solían hacer funciones de vigilancia, fuera para el ganado o para los seres humanos. Entre ellos están el rottweiler, el san bernardo y el bulldog. Los perros de avistamiento —llamados así porque eran criados para la caza mediante avistamiento—, como el borzói, el lobero irlandés o el whippet, forman otro conglomerado, al igual que los perros de caza por olfato (por ejemplo el beagle, el basset hound o el bloodhound).

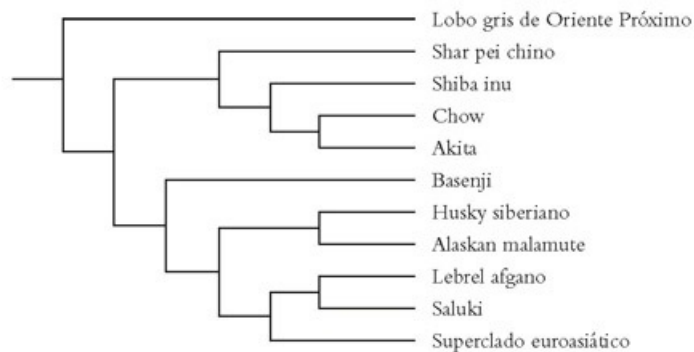


Figura 2.5. Relaciones genealógicas entre las razas naturales más antiguas de perros. (Adaptado de VonHoldt *et al.*, 2010).

Existen algunas relaciones curiosas entre los conglomerados de razas. Por ejemplo, los spaniels y los perros de caza por olfato parecen estar más relacionados entre sí que ningún otro grupo de razas; lo mismo sucede con los perros de avistamiento y los de pastor. También es sorprendente la falta de proximidad genealógica entre algunos de los perros pequeños, lo que indica que el tamaño pequeño se desarrolló de forma independiente en diferentes grupos funcionales (y razas antiguas). Algunos de los perros más pequeños sí componen, no obstante, un conglomerado de razas *toy*, entre ellos el chihuahua y el papillón, pero el caniche *toy* no forma parte de este conglomerado genealógico, ni tampoco los diferentes terriers *toy*.

En realidad, resulta sorprendente que los estudiosos de la sistemática puedan trazar cualquier tipo de árbol genealógico a partir de las razas de perro. Para dibujar árboles genealógicos se requieren relaciones verticales ancestros-descendientes, en las que un ancestro común da origen a una rama del árbol, en la que otro ancestro común origina otra más pequeña, etcétera. No es

peligroso establecer relaciones verticales a la hora de trazar árboles de especies de mamíferos; pero el riesgo es mucho mayor a la hora de reconstruir la genealogía de razas de perros. Sabemos que muchas razas de perros son producto de la hibridación de razas modernas o de razas naturales, en ocasiones procedentes de puntos distantes del árbol genealógico. El terranova, por ejemplo, se creó mediante la hibridación del extinto perro de aguas de San Juan y de una raza de mastín. El golden retriever es el resultado de múltiples hibridaciones, incluidos cruces del cobrador de pelo liso, del extinto tweed water spaniel y del setter irlandés. Muchas razas *toy* también nacieron de esta manera. El labradoodle (del labrador retriever y el caniche o *poodle*) y otras «razas de diseño» no son más que los ejemplos más recientes de un proceso que lleva produciéndose a lo largo de la historia de la construcción de las razas de perros.

La hibridación hace que las relaciones genealógicas sean más reticulares o, para seguir con la metáfora botánica, rizomáticas. Con la hibridación, una rama se fusiona con otra, al igual que los rizomas de la planta de la fresa. Los evolucionistas llaman «horizontales» a esas relaciones genealógicas no verticales. Las relaciones genealógicas horizontales causadas por la hibridación complican mucho la reconstrucción del árbol del perro; se vuelve mucho menos consistente que los árboles de otras especies.⁷¹

LA GENÓMICA Y LA EVOLUCIÓN DE LOS RASGOS DE LOS PERROS

Las comparaciones de genomas completos de razas de perros proporcionan mucho más que información genealógica. Con estas comparaciones también podemos aprender sobre algunas de las alteraciones genéticas que han contribuido a la evolución del perro más allá de los rasgos que se pueden explicar por pedomorfosis y por el fenotipo de la domesticación. Será útil distinguir cinco tipos de alteraciones genéticas («mutaciones») que hacen referencia no solo a los perros, sino a todas las especies consideradas en este libro.

Las mutaciones más fáciles de aislar (y, con mucho, las más estudiadas) son los cambios de una sola base, llamados «mutaciones puntuales» o «polimorfismos de nucleótido simple» (SNP por sus siglas en inglés). Implica la sustitución de una base (C, G, A o T) por otra.⁷² El segundo tipo de mutación se produce cuando una gran secuencia de bases se inserta o se borra de una secuencia existente; estas mutaciones se denominan *indels*. El tercer tipo de mutación supone la duplicación y/o redistribución cromosómica («transposición») de un gen o de una gran secuencia no génica. Estos tres tipos de mutaciones son los más estudiados en todas las especies, de las bacterias a los seres humanos, y serán el centro de la siguiente exposición.

Existen otros dos tipos de mutaciones cada vez más estudiadas y a las que me referiré en capítulos posteriores: son las repeticiones en tándem y las variaciones en el número de copias (CNV). Las repeticiones en tándem son la acumulación, a menudo a lo largo de varias

generaciones, de secuencias de unas cuantas bases (por ejemplo CCG).⁷³ En seres humanos, este tipo de mutación se asocia con una serie de enfermedades como la corea de Huntington.⁷⁴ En los perros, las expansiones y las contracciones se producen a lo largo de todo el genoma y con mucha mayor frecuencia que las mutaciones puntuales. Las repeticiones en tándem, por tanto, son un mecanismo que puede ser potente para una rápida evolución morfológica.⁷⁵ La quinta y última categoría de mutación, la variación del número de copias (CNV), también es un mecanismo propuesto para la evolución rápida en los perros.⁷⁶ Al igual que las repeticiones en tándem, las CNV suponen la expansión o eliminación de secuencias de bases particulares, pero en el caso de las CNV se trata de secuencias mucho más largas.

Hasta la fecha, la identificación de mutaciones de rasgos fenotípicos en perros se ha restringido sobre todo a mutaciones puntuales, *indels* y duplicaciones/redistribuciones de genes. Una mutación puntual, que se halla en todos los perros de menos de 11,5 kilos, afecta a un gen que codifica un factor de crecimiento conocido como IGF1.⁷⁷ Esta mutación no altera la proteína IGF1 en sí misma, pero sí la velocidad a la que se sintetiza. Lo más interesante sobre esta mutación es que se sitúa en uno de los elementos transponibles (no codificantes) del ADN. En los últimos años se ha hecho cada vez más evidente que tales alteraciones funcionales del ADN no codificante desempeñan un papel crucial en la evolución de todas las especies. Otra mutación de un elemento transponible se asocia con el acortamiento proporcional de los miembros de los basset hounds, los dachshunds y otras razas de patas cortas.⁷⁸ Otra mutación se asocia con un rasgo de los «flecos» (zonas de pelo largo en puntos del rostro, como en las cejas, la boca —bigote— y la barbilla que, en algunas razas, recuerdan el aspecto de un caballero maduro del siglo XIX.⁷⁹ Entre las razas con flecos abundantes están el bichon frisé y el collie barbudo.

Hay otras características del manto que se pueden atribuir al ADN codificante. Estas mutaciones alteran las proteínas que participan en el desarrollo del pelo. Una de estas mutaciones del ADN codificante es la causa del pelo largo en razas como el golden retriever. Otra de estas mutaciones es la que se encuentra en las razas de pelo rizado, como el caniche o el perro de agua portugués. Estas tres mutaciones de atributos del manto —los flecos, el pelo largo y el pelo rizado— son inexistentes en los lobos, que tienen el pelo corto —lo que se llama «manto liso»—, por lo que debieron de ocurrir durante la domesticación del perro. Las diferentes combinaciones de estas tres mutaciones son la causa de la gran mayoría de las calidades de manto o de los fenotipos de «pelaje» de todas las razas de perro analizadas. Interesantes excepciones —entre las razas que se han examinado— son el saluki y el afgano, dos razas antiguas. Estas excepciones sugieren que, en algunas o en todas las «razas antiguas», algunos rasgos que afectan al manto como el pelo largo pudieron evolucionar independientemente de las razas modernas europeas.

Las características cromáticas del pelo poseen una arquitectura genética más complicada. Las formas alternativas (o alelos) de siete *locus* genéticos se combinan, a veces de forma muy complicada, para producir patrones de colores particulares en el manto, desde el blanco a la

coloración pinta.⁸⁰ Los experimentos con zorros en granjas hacen pensar que algunos de estos alelos alternativos ya existían en los lobos salvajes y que estaban asociados al desarrollo de la docilidad. No obstante, muchas de estas variantes surgieron nuevamente durante el transcurso de la evolución de los perros y se hicieron más comunes a través de la selección artificial. Cabe señalar especialmente la mutación que da la coloración negra, que surgió durante la domesticación y que luego se transfirió a los lobos salvajes a través de los cruces con perros domésticos.⁸¹ Antes de la domesticación no existían lobos negros; ahora son bastante comunes, especialmente en América del Norte (otro indicador de la importancia de la hibridación en la evolución de los perros). Efectivamente, las combinaciones de rasgos particulares como la calidad o el color del pelo características de las razas modernas se generaron mediante las hibridaciones provocadas por el hombre para crear razas personalizadas. Todas las razas modernas con el pelo rizado, por ejemplo, derivan de un ancestro común con el pelo rizado, y las razas con el pelo largo y rizado y con flecos, como el collie barbudo, nacieron a través de una serie de hibridaciones entre razas con esas características.⁸²

Mediante los estudios de genomas completos también se han identificado los sustratos genéticos de muchos otros rasgos físicos, como el tamaño de las orejas (enormes en el podenco faraónico y en el basset hound),⁸³ el peso corporal o la longitud del morro (largo en el collie, corto en el bulldog).⁸⁴ Todos estos rasgos han sido objeto de una selección artificial⁸⁵ que se intensificó en gran manera con la aparición de los clubes caninos, hasta el punto de que, en algunos casos, se pervirtió el proceso de la evolución de los perros. Cuando los seres humanos asumimos completamente el papel que antes ocupaba la selección natural, suele producirse consecuencias no buscadas y en ocasiones nada deseables.

LOS CLUBES CANINOS Y LA EVOLUCIÓN RECIENTE DE LOS PERROS

En 1988, en una visita al Museo de Historia Natural de Londres, me encontré con una fascinante muestra sobre perros que documentaba los cambios registrados en diversas razas durante el siglo anterior. Me sorprendió la magnitud de la evolución en un periodo tan corto. En 1888, todas las razas exhibían un aspecto más genérico. Por lo general, las razas *toy* eran más grandes, y las razas grandes eran más pequeñas. En general, las diferencias en complexión y estructura esquelética se habían exagerado más en 1988. Pero lo más sorprendente eran las alteraciones en las razas de morro chato, como el bulldog. El rostro de la versión del siglo XIX era chata, pero (a mi modo de ver) no de forma tan grotesca. Sospecho que, si comparáramos la versión del bulldog de 2012 con la de 1888, observaríamos un achatamiento aún mayor.

La rapidez de los cambios físicos documentados en la exposición de 1988 era algo sin precedentes en la historia de la evolución del perro. Se puede atribuir a un único acontecimiento

histórico: la fundación, en 1874, del primer club canino en Londres. La vocación del club canino era «mantener» los estándares de las razas a través de registros. En eso fracasaron estrepitosamente. Al contrario, el club canino logró exacerbar tremendamente la divergencia entre razas, mediante las muestras y las competiciones caninas, en las que se premiaban los casos más extremos de una raza determinada; con ello, se potenciaba su cría selectiva.

Sin embargo, la selección de la cría selectiva fue más allá de lo que nunca habían conseguido los humanos. Un solo macho campeón podía engendrar cientos de descendientes, por ejemplo. Es más, aquellos sementales ganadores se emparejaban de forma rutinaria con sus propias hijas. Esta forma de incesto rutinario, incluso en perros, provoca cierta repulsa en la mayoría de la gente. Quizá los aristócratas victorianos responsables de esta situación no eran tan sensibles a las relaciones incestuosas por su propio pedigrí.

Este tipo de selección artificial enseguida provoca grandes cambios fenotípicos, pero tiene un precio. En primer lugar, el de la endogamia y la inevitable acumulación de mutaciones dañinas. Prácticamente, todos los perros de razas puras sufren una serie de enfermedades de origen genético, desde la narcolepsia a defectos esqueléticos.⁸⁶ El cáncer también abunda entre los perros de pura raza; en seres humanos, su frecuencia se consideraría epidémica. Cualquier relación de las características de una raza incluye los defectos, incluido el tipo particular de cáncer al que es susceptible. Por eso los perros de pura raza viven mucho menos que los que no lo son (mestizos) en condiciones similares.

Este lastre genético también puede ayudar a explicar por qué las razas de perro son una excepción a lo que suele ser la norma entre mamíferos: que las especies más grandes viven más que las más pequeñas. Los elefantes viven más que los gatos, que viven más que los ratones, etcétera. Entre los perros, en cambio, las razas más grandes viven menos.⁸⁷ Los lebreses irlandeses, los alanos y los terranova viven solo 6-8 años, mientras que los perros de unos veinticinco kilos suelen vivir 10-12 años, y algunas razas *toy* entre 15-20 años.⁸⁸

En parte, esta inversión de la tendencia entre los mamíferos se puede explicar por la regla del ritmo de vida: vive rápido, muere joven.⁸⁹ Las razas de perros más grandes son más grandes porque crecen más rápido; por tanto, gastan más energía por célula y minuto que las razas más pequeñas. En la mayoría de los mamíferos, las especies más grandes en realidad crecen más lentamente que las pequeñas; son más grandes porque siguen creciendo durante más tiempo. Las especies más grandes también gastan energía más despacio que las pequeñas. Esta tendencia se ha invertido en las razas de perros debido a la selección artificial en busca del tamaño a través del crecimiento acelerado.⁹⁰ Así pues, esta tendencia en cuanto a esperanza de vida puede deberse a que los defectos heredados, como los cardíacos u óseos, tienen efectos más pronunciados en razas que crecen más rápido que en las que crecen más despacio. Los casos de cáncer también son más frecuentes cuando el crecimiento (y, por tanto, la división celular) es más rápido.

Sin embargo, las enfermedades genéticas son solo una parte de los problemas de salud de razas

como el bulldog. Ese rostro chato, por ejemplo, conlleva en sí mismo un alto precio. Empieza con los problemas de respiración. Al tener el morro más corto, el velo del paladar queda apretado frente a la tráquea, cosa que obstaculiza el paso del aire. Dado que jadear es la forma más efectiva que tienen los perros para refrescarse, los bulldogs también son vulnerables a la muerte por golpe de calor. Asimismo, la boca de un bulldog es demasiado pequeña para que quepan los dientes, por lo que se amontonan y crecen torcidos, reteniendo restos de alimentos. La gingivitis es muy frecuente. Los ojos de un bulldog no están perfectamente alojados en el cráneo y pueden salirse, incluso con un tirón de la correa. En muchos casos no pueden cerrar los párpados del todo, lo que provoca irritación e infecciones; a veces las pestañas rozan el ojo. El exceso de pliegues cutáneos hace que se infecten a menudo. Quizá lo más revelador sea que la cabeza del bulldog se ha vuelto tan grande que ya no cabe por el canal del parto; la mayoría de los partos requieren una cesárea. Esas son solo algunas de las consecuencias de la obsesión por el pedigrí.

Pero los problemas de los bulldogs no son los más graves. Con el beneplácito del club canino, el Cavalier King Charles spaniel ha desarrollado un cerebro demasiado grande para su cráneo, afección conocida como siringomielia. Los efectos son variables, pero en muchos casos suponen un dolor insoportable y, en último término, la parálisis y la muerte. Cabría pensar que a los perros con esta afección se les aparta de la cría, pero no es así. El problema es que, en muchos casos, los síntomas no se manifiestan hasta los tres o cuatro años de edad, y los criadores no esperan tanto. Muchos campeones de exposiciones caninas que han muerto de esta enfermedad han tenido una descendencia numerosa, a veces apareándose con sus propias hijas. Es algo realmente perverso, tanto evolutiva como moralmente.

UNA CREATIVIDAD CONSERVADORA

No obstante, lo que los clubes caninos pueden hacer con los perros tiene límites, y no solo éticos. Son los límites impuestos por la historia evolutiva previa de los lobos, el aspecto conservador de la evolución. Puede parecer un contrasentido hablar de conservadurismo evolutivo en relación con la selección artificial de los perros, dada la tremenda variación de razas que existen, pero la limitación existe.

Consideremos el cráneo, el complejo de rasgos más variable en las razas de perros. El cráneo se compone de una serie de huesos en los que los cambios evolutivos están estrechamente relacionados. Estas relaciones no se pueden atribuir solo a la pleiotropía; reflejan más bien una profunda integración evolutiva que afecta a las interacciones de muchas secuencias de ADN codificante y no codificante⁹¹ que evolucionaron mucho antes de que lo hiciera el lobo. De hecho, este particular patrón de integración del cráneo es característico de toda la familia de los cánidos, incluidos los zorros.⁹² Estos mecanismos de desarrollo conservados explicarían en parte los

cambios paralelos registrados en el cráneo de los zorros domesticados y de los lobos domesticados.

La integración evolutiva es un concepto clave en la *evo-devo*. Otro es la modularidad.⁹³ El desarrollo global de cualquier criatura es un proceso estrechamente engranado. Pero el mecanismo global de interacciones que constituye el desarrollo se puede parcelar en submecanismos que operan con relativa independencia. El corazón, por ejemplo, se desarrolla de forma relativamente independiente al páncreas. Estos submecanismos relativamente independientes se llaman «módulos». En realidad, el cráneo del lobo se compone de dos módulos: el neurocráneo (o caja cerebral) y el rostro, que incluye el morro. Nosotros nos centraremos en el módulo facial. El índice cefálico es la proporción entre la anchura del cráneo y la longitud. Los perros se clasifican como braquicefálicos («de cabeza corta») cuando la anchura del cráneo es al menos el 80% de la longitud. Entre las razas braquicefálicas se cuentan, además del bulldog, el pequinés, el bóxer y el carlino. Lo contrario a la braquicefalia es la dolicocefalia («cabeza larga»). Entre las razas dolicocefálicas más notables están el afgano, el saluki, el galgo inglés y el borzói. La diferencia en la proporción cefálica de una raza braquicefálica como el bulldog y una raza dolicocefálica como el borzói supera cualquier diferencia de este tipo entre dos razas de la familia canina. De hecho, muchas de las formas de cráneo de las razas de perro existentes representan creaciones recientes que van más allá de cualquier evolución que haya podido experimentar un carnívoro. Parece, pues, que la selección artificial ha conseguido abrir una brecha en la integración evolutiva del cráneo y el módulo facial, reestructurando el mecanismo genético subyacente desarrollado anteriormente en el lobo y otros cánidos. Aun así, y a pesar de la enorme diversidad de formas que presenta el cráneo de los perros, los mecanismos genéticos que determinan la integración del desarrollo del cráneo en el lobo y en otros caninos se mantienen intactos.⁹⁴ Los criadores solo han conseguido jugar de forma superficial con los mecanismos genéticos perfectamente engranados heredados de los lobos. Han explorado los límites de ese jugueteo, pero los módulos siguen manteniéndose. Sería necesaria una acción mucho más profunda —un módulo reorganizado, de hecho— para conseguir algo como dotar a un perro del cráneo de un felino. Pero cualquier alteración del desarrollo a ese nivel tan profundo queda fuera del alcance hasta de los criadores más ambiciosos.

Y lo mismo puede decirse del resto de los rasgos morfológicos y de conducta con los que han jugado los criadores. Pese a las tremendas intervenciones de los clubes caninos, los perros —desde los pequinés a los bulldogs y desde los whippets a los chihuahuas— conservan en gran medida el legado no solo de los lobos, sino de su historia evolutiva como miembros de la familia de los cánidos y del orden de los carnívoros. En la evolución, todo desarrollo creativo resulta de jugar con lo que ya existía. A pesar de toda esta creatividad, la evolución —sometida incluso a la selección artificial extrema promovida por los clubes caninos— sigue siendo fundamentalmente conservadora.

GATOS

Prácticamente, siento el mismo afecto por gatos que por perros. Eso me sitúa entre una rara minoría, al menos entre mis conocidos: la mayoría siente una atracción muy marcada hacia uno u otro animal. Pero actualmente vivo con una persona amante de los gatos, así que mientras escribo esto tengo uno sentado en el regazo. Se llama Sylvester porque se parece mucho al desdichado Silvestre de *Looney Tunes*, atormentado constantemente por un pajarillo extremadamente neoténico llamado Piolín. Sylvester también comparte con el personaje de los dibujos animados su mala pata: es poco elegante, por no decir patoso; una vez, estando profundamente dormido, cayó de lo alto del sofá sobre mi pecho y, aterrorizado, dio un salto hacia el sofá contiguo, pero calculó mal y cayó ignominiosamente contra el suelo de madera, del que intentó levantarse enseguida, agitando las patas desesperadamente para salir de allí; cuando por fin ganó tracción, fue a dar contra una cómoda de madera de cedro. (Dejándome, de paso, dos juegos de heridas superficiales en el pecho y un subidón de adrenalina). Sylvester tiene otros problemas, entre ellos un miedo atroz a los timbres y a la gente que aparece después. Cuando suena el timbre, va corriendo a esconderse bajo nuestra cama.

La hermana de Sylvester, Smoke —blanca y gris—, en cambio, es la criatura más elegante y atlética que he conocido nunca. Cuando tenía seis meses, podía dar un salto mortal completo, y se aguanta sobre las patas traseras como un suricato. Cuando va tras la marca de un puntero láser, es una exhalación que sube y baja las escaleras. Sylvester solo puede quedarse mirando hasta que su hermana se agota. Smoke está mucho más «adaptada». Le encantan los extraños, se acerca a ellos con el rabo levantado y seduciéndolos con un temblor o poniéndose panza arriba para que la acaricien.

El día que los trajimos a casa, cuando aún eran cachorros, Smoke salió de la jaula inmediatamente y se puso a explorar; Sylvester no se movía. Al cabo de una hora, tuvimos que sacarlo de allí. Cuando nos mudamos, Smoke lo aceptó sin problemas; Sylvester se pasó semanas descolocado. De no haber sido por la influencia de su hermana, que lo tranquiliza, habría tardado mucho más. Porque Sylvester le tiene un cariño enorme a su hermana. Y Smoke le corresponde. Cuando los llevamos a que los esterilizaran y los castraran, los colocaron en la misma jaula de recuperación, sobre todo por Sylvester. Cuando hubo que operar a Smoke de emergencia para extraerle una bola de lana del intestino, Sylvester estuvo muy agitado durante ausencia, llamándola

constantemente. A menudo duermen hechos un ovillo tan apretado que es difícil distinguir dónde acaba uno y empieza el otro. Su relación ha alterado en gran medida las nociones que tenía sobre la socialidad de los gatos. La gente exagera mucho sobre su carácter solitario.

Sylvester y Smoke también me han servido para aprender sobre el síndrome conductual que tan importante papel desempeña en el proceso de domesticación, una dimensión de la personalidad de los gatos, los seres humanos y muchos otros vertebrados, desde los peces de pecera a los cerdos, llamado continuo timidez-atrevimiento. Sylvester está en el extremo tímido, y Smoke en el atrevido. Dado que compartieron útero y que se han pasado toda su vida salvo un día bajo techo, resulta tentador atribuir todas sus diferencias de personalidad a los genes. Sin embargo, pese a su juventud, Smoke y Sylvester habían tenido una existencia rica y formativa antes de que los adoptáramos a las diez semanas de edad, que sin duda influiría en su personalidad.¹

Sin duda, las experiencias compartidas de Smoke y Sylvester —primero como cachorros muy manipulados por los humanos, y luego como consentidos gatos de compañía— han contribuido en gran medida a su temperamento, y en particular a su forma de reaccionar ante los humanos. Si Smoke hubiera vivido en estado silvestre, no sería tan afectuosa con los humanos como lo es ahora. Y lo mismo sucedería con Sylvester; en el fondo, no es tan tímido.

Tenemos una vecina que forma parte de un innovador programa —llamado *trap-neuter-release* («atrapar-castrar-liberar»)— que intenta tratar con los gatos silvestres y semisilvestres, que abundan en esta ciudad y por todo el mundo. A estos gatos los atrapan, los esterilizan o los castran, y luego los devuelven a los solares o a los edificios abandonados donde los encontraron. En realidad, si se quiere controlar la población de gatos callejeros este método es mejor —y más humano— que la simple eliminación de animales.



Figura 3.1. Os presento a Sylvester.

Antes de mudarse a Nueva York, nuestra vecina trabajó con gatos silvestres en la isla caribeña de Santa Lucía. Adoptó tres. Aunque ellos también son diferentes entre sí en cuanto a timidez, comparado con ellos, nuestro Sylvester es bastante atrevido. Uno de ellos, también bicolor, se llama Baby..., y yo apenas lo he visto. La diferencia entre Sylvester y Baby radica sobre todo en la diferencia de ambiente en el que se han criado. Al verse rodeado de humanos, el gato silvestre más atrevido se vuelve más tímido que el gato doméstico más tímido, aunque al silvestre se le adopte después del destete. Al igual que ocurre con los cánidos, existe una ventana de socialización, y en los felinos parece cerrarse antes y más firmemente que en el caso de los perros.

Estos tres gatos silvestres presentan una interesante tendencia relacionada con la edad a la que los adoptaron. A uno de ellos, Pablo, lo abandonaron cuando tenía entre cuatro y seis semanas de edad, antes de que acabara el tiempo que suele prolongarse la lactancia. Aunque es más tímido que Sylvester, es, con mucho, el más atrevido de los tres gatos silvestres adoptados. Lucy, que fue adoptada cuando tenía unas doce semanas (de dos a cuatro semanas después del destete), es mucho más tímida; y Baby, adoptada cuando era algo mayor, es aún más tímida. La interacción con los humanos a una edad temprana, especialmente mientras dura la lactancia, resulta determinante para la reacción que tendrán posteriormente con las personas.

En este caso, uso el término «silvestre» de un modo muy laxo, porque los gatos «callejeros» de Santa Lucía y Nueva York probablemente sean en su mayoría recién llegados a la calle; muchos son descendientes de segunda o tercera generación de gatos abandonados, y reciben alimentos en mayor o menor medida. Los verdaderos gatos silvestres son los que consiguen todas sus calorías sin ayuda (consciente) de algún humano benevolente y que se han reproducido durante muchas generaciones en tales condiciones. Es difícil determinar cuántos verdaderos gatos silvestres hay en Nueva York; quizá sean relativamente pocos. Es mucho más probable encontrarlos en entornos rurales. Cabría esperar que un gato verdaderamente silvestre adoptado a la misma edad que Baby tuviera una interacción aún menor con los humanos. Pero incluso estos gatos silvestres de verdad parecerían «amistosos» comparados con los ancestros salvajes de todos los gatos silvestres de verdad, con los semisilvestres como Baby o con los gatos caseros y mimados como Smoke y Sylvester. Con las alteraciones psicológicas de origen genético que supone el proceso de domesticación, hasta los gatos más silvestres son más amistosos con los humanos que los verdaderamente silvestres criados en las mismas condiciones.

No obstante, la domesticación de gatos ha sido mucho menos pronunciada que la de los perros. Incluso Sylvester se parece mucho más a sus ancestros salvajes, tanto física como psicológicamente, que las razas de perro más parecidas al lobo. En general, podemos decir que los gatos domésticos tienen más de gato salvaje que los perros tienen de lobo, porque los gatos siguieron una ruta de domesticación algo diferente a la de los perros. Sin embargo, comparten importantes rasgos comunes. Las diferencias y los parecidos entre la domesticación de los perros

y la de los gatos tienen mucho que ver con la historia evolutiva previa de los lobos y de los gatos salvajes, respectivamente. Exploramos la historia evolutiva (la genealogía) de los lobos en el capítulo 1; consideremos ahora la historia evolutiva de los gatos salvajes.

LA FAMILIA DE LOS FÉLIDOS

Aunque los gatos y los perros pertenecen al mismo orden dentro de los mamíferos, el de los carnívoros, proceden de dos ramas bastante diferentes (figura 3.2). La rama del perro incluye —además de otros cánidos— a los osos, los mapaches, las mofetas, las focas y los leones marinos. La rama de los gatos incluye —además de otros félidos— a las hienas, las mangostas y las civetas. Quizá lo que más distingue a la rama de los gatos de la de los perros es que los miembros de la rama de los gatos son más exclusivamente carnívoros; su dieta incluye muy poco material vegetal. La especialización relativa de la rama de los gatos es más pronunciada en la familia de los gatos, los félidos. Los félidos están considerados carnívoros obligados, ya que solo pueden metabolizar proteínas animales.

Hay varios rasgos característicos de los félidos que reflejan su dependencia de la carne; el más evidente es el de sus dientes. Recordemos que todos los carnívoros tienen los premolares y los primeros molares modificados, especializados para cortar como tijeras (muelas carniceras). El tamaño de las muelas carniceras en relación con los molares es un buen indicador de hasta qué punto la dieta de un carnívoro se basa en las proteínas de la carne. En los osos (familia de los úrsidos), las muelas carniceras son pequeñas y los molares grandes, en consonancia con su dieta, en gran parte vegetariana. El tamaño de los molares alcanza su máximo en los pandas gigantes, que se alimentan exclusivamente de bambú. En los cánidos (familia *Canidae*), tanto las muelas carniceras como los molares son grandes, lo que refleja una dieta relativamente equilibrada entre las proteínas cárnicas y los hidratos de carbono vegetales. En los félidos, las muelas carniceras son aún más grandes que las de los perros, y los molares son vestigiales. Los caninos de los félidos son aún más grandes que los de los cánidos, y sus incisivos más afilados. Su dentición está tan especializada para cortar que no son capaces de masticar.²

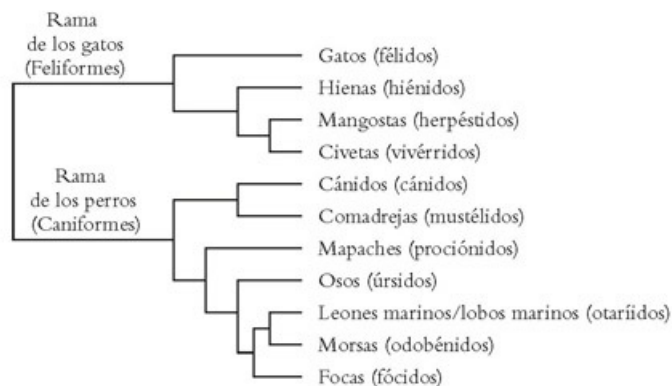


Figura 3.2. Filogenia de los carnívoros y relación entre las familias.

Quizá la mayor innovación evolutiva de los félidos está en sus uñas. Mientras que los perros y los osos caminan sobre las plantas de los pies, los felinos caminan sobre los dedos, lo que les proporciona una ventaja mecánica para caminar y correr, al alargar la zancada. Esta ventaja mecánica de los félidos es el motivo de que el saluki o el lebel más rápido no puedan ganar a un guepardo en una carrera de cien metros. Pero caminar sobre los dedos plantea un problema de erosión, que podría desgastar las garras. Ese problema se solucionó con la evolución de las garras retráctiles. Cada garra está controlada por un músculo situado por encima que, al contraerse, retrae la garra; hay otro por debajo que, al contraerse, suelta la garra. Cuando un felino camina, las garras están retraídas, lo que las mantiene afiladas para los casos en que se hacen necesarias.

A diferencia de los cánidos, los félidos cazan casi siempre lanzándose por sorpresa, con un solo mordisco al cráneo, a la yugular o a la columna, dependiendo del tamaño de la presa. Los músculos de las mandíbulas de los félidos son proporcionalmente mayores que los de los cánidos, por lo que pueden generar una fuerza de mordida mayor, lo que también los convierte en asesinos más eficientes.³ Si el lector fuera un ñu, preferiría morir a manos de los leones que de los perros salvajes africanos, porque la muerte a manos de los leones es mucho más rápida y menos dolorosa. Los perros salvajes tardan muchísimo en matar una presa grande, que al final perece a causa de miles de pequeños mordiscos; en muchos casos, empiezan a consumir a su atormentada presa antes incluso de que haya muerto. Hasta los leones menos hábiles ejecutan la tarea de un modo mucho más «humano».

Solo existe un felino, el león (*Panthera leo*) que sea verdaderamente social y cace en cooperación, aunque los guepardos (*Acinonyx jubatus*) pueden cazar juntos ocasionalmente.⁴ Las otras treinta y cinco especies de félidos, incluidos los ancestros de los gatos domésticos, son cazadores solitarios y viven mayoritariamente en soledad.

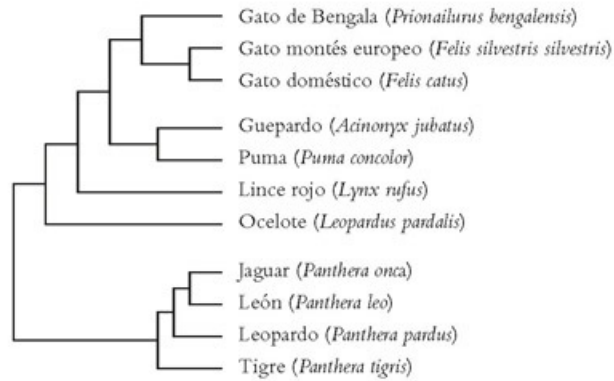


Figura 3.3. Filogenia de los félidos (Adaptado de Johnson *et al.*, 2006).

La familia de los félidos inició su fase evolutiva hace unos treinta y cinco millones de años (en adelante abreviado «Ma»), al final del Eoceno (en la era cenozoica). El último ancestro común de todos los félidos modernos vivió en Eurasia hace once Ma (Mioceno), y de él evolucionaron ocho linajes distintos (figura 3.3).⁵ La primera rama de especies que se separó (hace unos 10,8 Ma) incluía los grandes felinos del género *Panthera* (tigre, león, leopardo, leopardo de las nieves y jaguar), más dos especies de pantera nebulosa (*Neofelis*). La rama que incluye al gato doméstico (género *Felis*) se originó hace unos 6,2 Ma (a finales del Mioceno).

Hace unos dos Ma, el gato montés, *Felis silvestris*, se separó de otros miembros del género *Felis*. Este es el ancestro salvaje del gato doméstico. Al igual que el lobo, el gato montés está muy extendido por gran parte de Eurasia y África; de norte a sur se extiende desde Escocia hasta la región del Cabo, en Sudáfrica; de oeste a este se extiende desde la península Ibérica a Mongolia. En esta amplia región, evolucionaron cinco subespecies distintas: el gato montés europeo (*Felis silvestris silvestris*), el gato salvaje asiático (*Felis silvestris ornata*), el gato salvaje africano (*Felis silvestris lybica*), el gato chino del desierto (*Felis silvestris bieti*) y el gato salvaje del África austral (*Felis silvestris cafra*).⁶ (Figura 3.4). El debate sobre cuál de estas subespecies es el ancestro del gato doméstico duró mucho, pero acabó decidiéndose recientemente a favor del gato salvaje africano (*F. silvestris lybica*).⁷

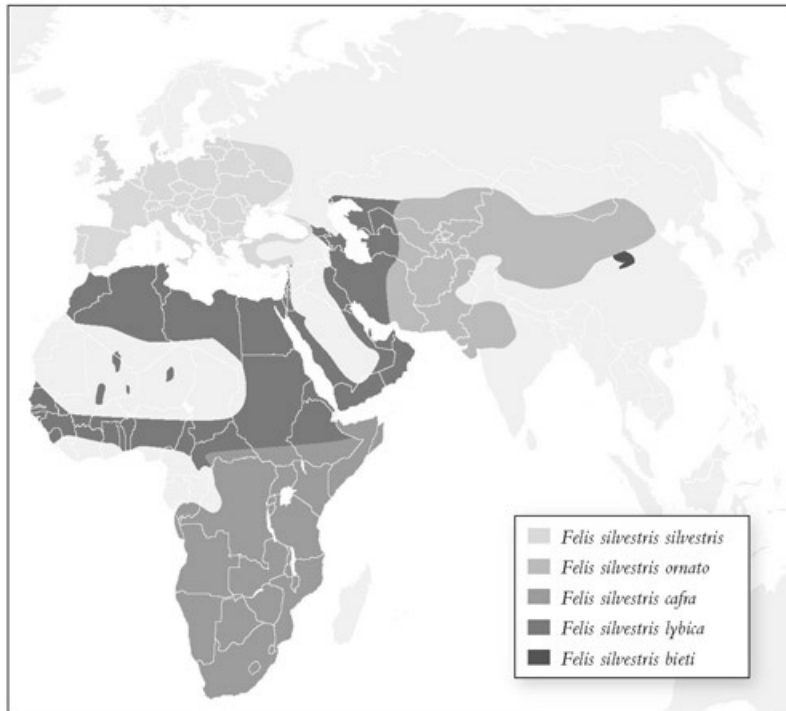


Figura 3.4. Difusión geográfica de las subespecies de gatos salvajes.

El gato salvaje africano es un felido típico en cuanto a estructura corporal, dieta carnívora, vida solitaria y defensa de su territorio exclusivo, factores en los que difiere del lobo. Estos rasgos también hace que los felinos se presten poco a la domesticación, y explican en gran parte el camino divergente que tomó este proceso, ya que los gatos prácticamente se han domesticado solos a través del proceso de selección natural. Hasta hace muy poco no se había sometido a una porción muy pequeña de los seiscientos millones de gatos que hay en el mundo a la selección artificial para beneficio de los humanos.

De las cinco subespecies de gatos salvajes, el africano es uno de los que mejor tolera a la gente, pero eso probablemente no fue un factor determinante que decidió por qué solo esta subespecie acabó siendo domesticada. En este proceso y en su interacción con los humanos, influyeron factores históricos mucho más importantes.⁸

CONEXIÓN RATÓN

Durante mucho tiempo se ha pensado que los primeros gatos silvestres africanos domesticados aparecieron en Egipto,⁹ pero los recientes hallazgos arqueológicos y genéticos dicen lo contrario. Los resultados genéticos, basados en el ADN mitocondrial recogido en individuos de todo el rango de subespecies, indica que los primeros gatos salvajes africanos domesticados aparecieron

en el Creciente Fértil, la cuna de la agricultura, hacia el 10000 AP.¹⁰ Fue aquí donde los seres humanos empezaron a almacenar cereales. Estas reservas de grano se mostraron vulnerables al ataque de un reciente invasor del norte de la India, llamado ratón común (*Mus musculus*). Para los gatos salvajes de la zona, esos ratones domésticos eran una nueva fuente de alimento segura, así que algunos gatos salvajes empezaron a rondar por los asentamientos humanos. Estos pioneros en el proceso de domesticación no necesitaron que los humanos los incentivaran, pero tenían que superar una gran barrera psicológica. La barrera era el miedo que tenían a los humanos y a otros grandes depredadores, incluidos los perros callejeros. Solo los gatos salvajes que conseguían superar ese miedo podían explotar de un modo efectivo esta nueva fuente de alimento.

En esencia, los entornos agrícolas humanos proporcionaron a los gatos salvajes de la zona un nuevo nicho, que requería una serie de conductas diferentes a las que habían necesitado antes, en su hábitat relativamente libre de humanos. A través de la selección natural de la docilidad, un subgrupo de los gatos salvajes consiguió prosperar en este nuevo nicho. Sin embargo, a diferencia de los perros, que también explotaban ese nicho, hasta los gatos salvajes más dóciles conservaban su habilidad y sus herramientas de cazadores adquiridas a través de la evolución previa. Por ejemplo, sus caninos no disminuían de tamaño, como sí ocurría con los perros callejeros.¹¹ Estos gatos relativamente dóciles también podían defenderse contra los gatos salvajes menos dóciles del territorio en cualquier disputa. Y probablemente eso seguiría siendo así mucho tiempo después de que empezara el proceso de domesticación.

La primera prueba de que la relación gatos-humanos había progresado más allá de una conveniencia mutua es una tumba de un gato del año 9000 AP, hallada en Chipre.¹² Este gato fue enterrado junto a la tumba de un ser humano, y estaba orientado en la misma dirección. Los gatos no son nativos de Chipre, así que debieron de llegar allí de la mano de los hombres. Y dado que los gatos no son buenos polizones, como los ratones o las ratas, se supone que los llevaron deliberadamente. Es más, la tumba del gato hace pensar que ya no estaban confinados a los graneros, sino que tenían una relación más íntima con la casa. Los gatos caseros requieren un grado mucho mayor de docilidad y una respuesta más activa del ser humano.

Tras el momento de la tumba de Chipre, hay un gran vacío en cuanto a registros arqueológicos, salvo por un par de dientes hallados en yacimientos israelíes. Una pequeña estatua de marfil de Israel, datada en el 3700 AP, indica que la relación gato-humano se había vuelto cada vez más íntima durante los años intermedios. Los gatos no hacen su aparición en Egipto hasta el año 3600 AP, al inicio del Imperio Nuevo.¹³ Pero los gatos domésticos no se originaron en Egipto; allí fue donde se llevó la domesticación al siguiente nivel.¹⁴

Durante esta «Edad Dorada» egipcia, los gatos aparecían cada vez más en pinturas. En algunas se los ve con collares, a veces comiendo en cuencos; así que algunos gatos egipcios —y sin duda la mayoría de los de la realeza— pasaban mucho tiempo bajo techo.¹⁵ Con el tiempo, esta conexión real llevó a la veneración por los gatos, hacia el 2900 AP, y luego a su deificación, en

forma de la diosa Bastet.¹⁶ Cuando Herodoto visitó la ciudad sagrada de Bastet, Bubastis (2525 AP), los templos de Bastet estaban llenos de gatos mimados.¹⁷

Aunque la deificación tiene sus ventajas, también se cobró su precio. Los gatos sagrados eran sacrificados en gran número durante los rituales, momificados al estilo egipcio y enterrados en enormes cementerios para gatos, que llegaron a contener toneladas de restos.¹⁸ Dada la enorme dimensión de los enterramientos de gatos, se supone que en esa época los egipcios debían de estar criando activamente gatos domésticos. No está claro que esa cría fuera selectiva —es decir, selección artificial propiamente dicha—, aunque Patrick Bateson y Dennis Turner sugieren que la gran población de gatos en el norte de Egipto bien podía haber sido seleccionada para que fueran más sociables.¹⁹

Aunque Egipto había prohibido la exportación, en la Grecia antigua ya se encontraban gatos hacia el 2500 AP.²⁰ Los romanos se hicieron con el control del delta del Nilo y del resto del norte de Egipto en el 2030 AP. Desde el puerto de Alejandría se transportaron gatos domésticos a todo el imperio en barcos contenedores de grano. Egipto fue durante mucho tiempo el granero del Imperio romano. Para proteger de los ratones el grano que salía de Alejandría, se metieron gatos domésticos en los barcos; probablemente, estos, fieles a su espíritu independiente, abandonaban el barco en puertos lejanos.²¹

En cualquier caso, muy pronto se crearían colonias de gatos en muchas ciudades portuarias, desde donde se abrirían camino al interior. Probablemente, este movimiento hacia el interior contara con la ayuda de los humanos, ya que los gatos por sí solos no suelen apartarse mucho del lugar donde nacen. Hacia el año 1000 AP, los gatos domésticos ya eran comunes en Europa.²² A América no llegaron hasta mucho más tarde —quizá ya con los viajes de Cristóbal Colón (1492-1496), o quizá no fuera hasta el viaje del Mayflower (1620)—; se supone que llegaron a Australia con los exploradores europeos en el siglo XVII.²³

El avance de los gatos domésticos hacia Oriente también empezó durante el Imperio romano, por las rutas comerciales entre Roma y China. Hacia el 2000 AP, ya había gatos en China y en la India.²⁴ Desde China, el gato doméstico se abrió paso por el sureste asiático continental, y luego por muchas islas de la región. Aunque el movimiento hacia el oeste de los gatos domésticos por el mediterráneo hasta el norte de Europa atravesó zonas con poblaciones de gatos salvajes indígenas, no fue así en gran parte de la ruta oriental (por ejemplo, en gran parte de la India o China o en todo el sureste asiático). Así pues, mientras los gatos domésticos occidentales siguieron cruzándose en diferentes grados con los gatos salvajes indígenas, los gatos domésticos del Extremo Oriente evolucionaron aislados. El resultado fue la aparición de varias razas naturales distintivas, reconocibles sobre todo por su pelaje característico, como es el caso de los siameses, los korats o los birmanos.

Igual que los perros domésticos fueron diferenciándose en razas naturales, también lo hicieron los gatos domésticos, solo que en un grado mucho menor. En la diferenciación de estas razas naturales del sureste asiático, el otro gran proceso evolutivo, la deriva genética, desempeñó un papel más destacado que la selección natural.

Con la deriva genética, las poblaciones divergen a causa de alteraciones genéticas al azar que son selectivamente neutras. Eso significa que no afectan al estado físico. Es el caso, por ejemplo, de los genes responsables de las variaciones de color de las razas naturales de los siameses, los korats y los birmanos. La deriva genética es un proceso omnipresente, pero varía según el tamaño de la población. Cuanto menor sea la población, más deriva genética hay, sencillamente porque las influencias aleatorias de cualquier tipo son más pronunciadas en las poblaciones pequeñas; eso es lo que los estadísticos llaman «error muestral».

Los biólogos evolutivos hablan de «tamaño de población efectiva», que corresponde, aproximadamente, con el número de individuos con capacidad de cruzarse con otras razas. La comunicación genética de una población con otra, llamada «flujo genético», aumenta el tamaño de población efectiva, hasta alcanzar el de las poblaciones combinadas. Así pues, las poblaciones aisladas genéticamente, en las que no se produce ese flujo genético, son más susceptibles de registrar esa deriva genética. En el caso de las razas naturales domésticas es importante tener en cuenta no solo el flujo genético entre razas naturales, sino también entre poblaciones salvajes y razas naturales. Mientras haya flujo genético entre poblaciones salvajes y razas naturales domésticas, la deriva genética será limitada. Pero en ausencia de poblaciones salvajes, como era el caso de los gatos del sureste asiático, se dan las condiciones ideales para la deriva genética. Las variaciones de color entre las razas naturales siamesa, korat y birmana son, muy probablemente, el resultado de una deriva genética reforzada posteriormente mediante la selección artificial.

Sin embargo, la selección natural también operaba en las razas naturales del sureste asiático como en cualquier otra parte. Por ejemplo, el pelo corto típico de las razas de esa y otras zonas, como la abisinia, muy probablemente sea el resultado de la selección natural, para reducir la retención del calor en un clima cálido.

Quizá sucediera lo mismo con su cuerpo, típicamente largo y esbelto, que elimina calor de forma más rápida que el tipo robusto llamado *cobb*. Y el pelo largo y la constitución *cobb* característicos de las razas naturales del norte, como los del coon de Maine, el Bosque de Noruega y el siberiano, son al menos en parte resultado de la adaptación a climas más fríos.

Todas las razas modernas derivadas de las razas naturales mencionadas en los párrafos anteriores se consideran «naturales» en el sentido de que se desarrollaron con la mínima intervención del ser humano en forma de selección natural e hibridación.²⁵ Tal como ocurría con

el término «razas antiguas» entre los perros, el de «razas naturales» resulta igual de problemático. El abisinio, el mau egipcio y el Chartreux, por ejemplo, son considerados razas naturales, pero, de hecho, son recientes reconstrucciones (fenotípicas) de razas naturales indígenas.²⁶ El bobtail japonés y el americano de pelo corto, por otra parte, son candidatos a la denominación de «raza natural».

Algunas de las razas naturales tienen siglos de antigüedad, pero la mayoría de las razas de gato doméstico son mucho más recientes (de la segunda mitad del siglo XX). Fue entonces cuando los amantes de los gatos se pusieron manos a la obra. Las exposiciones felinas —hechas a imagen de las caninas— no estaban limitadas al entorno de los aristócratas.²⁷ En la década de los sesenta, se creó una serie de razas «sofisticadas», como el fold escocés, el gato esfinge y el ocicat.²⁸ En los años setenta, aparecieron el singapura y el Australian Mist; los años ochenta nos trajeron el York Chocolate, el California Spangled, el burmilla, el nebelung y el donskoy, entre otras creaciones. El ragamuffin nació en la década de 1990, mientras que el inquietante levkoy ya es una creación del siglo XXI.²⁹ A mediados de este siglo, el número de razas de gato (actualmente más de sesenta) podría duplicarse.

CÓMO SE CREARON LAS RAZAS MODERNAS

Una serie de razas modernas nacieron con una mutación —en muchos casos limitada a un individuo de una camada— que tenía un efecto evidente en el fenotipo. El fold escocés, por ejemplo, nació a partir de un gato de granero de Perthshire, en Escocia, que tenía unas curiosas orejas inclinadas hacia delante.³⁰ Alguien decidió que sería divertido perpetuar esta mutación. El manx, de la isla de Man, presenta una mutación esquelética que hace que no tenga rabo, entre otras cosas. En eso se parece un poco al bobtail japonés, raza natural con una mutación bastante diferente.³¹ Los gatos munchkins presentan una mutación que provoca un acortamiento de los miembros similar al de los dachshunds.³²

Los gatos polidáctilos tienen dedos de más y constituyen una raza reconocida en Estados Unidos, llamada «polidáctilo americano».³³ Parece que aparecieron en el suroeste de Inglaterra, desde donde cruzaron el Atlántico en barco hasta Nueva Inglaterra; allí son especialmente abundantes. Un motivo importante de su éxito inmediato fue la creencia extendida entre los marineros de que traían buena suerte (otro ejemplo del papel desempeñado por el capricho humano en el proceso de domesticación). El récord de polidactilia lo estableció un gato canadiense de veintisiete dedos.³⁴ Eso suponiendo que no lo hayan superado ya.

Existe otra mutación, llamada hipoplasia radial (HR) o «patas de hamburguesa», que resulta en una forma diferente de polidactilia en que los dedos se curvan en espiral.³⁵ Un creativo criador tejano quiso usar esta deformidad para crear una nueva raza de gato, el «twisty», en el que la

curvatura se extendiera a los huesos de las patas anteriores. Los twisty tienen las patas anteriores extremadamente cortas y las traseras relativamente largas, lo que hace que se sienten como una ardilla —de ahí su nombre alternativo, «squitten», de *squirrel* (ardilla) y *kitten* (gatito)—. Los gatos twisty están prohibidos en Europa por motivos éticos, pero no en Estados Unidos; lo mismo ocurre con los munchkins. Es hora de que Estados Unidos se ponga a la altura de Europa en este sentido. La cría deliberada de razas con deformidades esqueléticas es inadmisibles.

Algunas de las razas de aspecto más raro son las resultado de una mutación que provoca la ausencia de pelo. De hecho, esos gatos no tienen una falta total de pelo; simplemente lo parece. La primera de estas razas nació en 1966, a partir de una única cría desnuda, a la que llamaron Prune.³⁶ A mí me resulta incomprensible por qué alguien querría perpetuar esta condición; sospecho que es simple neofilia. Teniendo en cuenta el clima de su lugar de origen, es especialmente perverso que el gato esfinge sea una creación canadiense. Pero también es cierto que otras dos razas de gatos desnudos destacadas, el donskoy y el levkoy, nacieron en Rusia y Ucrania, respectivamente. Esperemos que sean gatos de interior. También se han creado otras razas de gato con mutaciones del manto menos drásticas, como el Cornish Rex (pelo aterciopelado), el Devon Rex (pelo corto ondulado), el Iowa Rex (con rastas), y el American wirehair (pelo duro y denso).³⁷

El otro método para generar nuevas razas de gatos es la hibridación con razas existentes. El siamés es la que más se usa para el cruce. Por ejemplo, el Havana Brown fue el resultado de cruzar el siamés con el americano de pelo corto, y el himalayo representa un cruce de siamés con persa. Otras hibridaciones de segundo, tercer y cuarto orden se iniciaron con híbridos del siamés, y entre las otras razas usadas están el ragamuffin, el ocicat y el California Spangled. Algunos híbridos notables que no han recurrido al componente siamés son el Australian Mist (del abisinio), el nebelung (del Russian Blue) y el burmilla (del birmano). El levkoy es conocido no solo por su aspecto desagradable, sino por que se creó a partir del cruce de dos razas mutantes (el fold escocés, con sus orejas defectuosas, y el donskoy, con su carencia de pelo). Y no está claro que la producción de mutantes haya cesado.

Algunos criadores realmente creativos han decidido salirse del espectro del gato doméstico a la hora de buscar especímenes para la hibridación. El chausie es un cruce de abisinio y gato de la jungla (*Felis chaus*). Como el gato de la jungla es del mismo género (*Felis*) que el montés y el doméstico, no es extraño que el cruce funcionara. Pero otros cruces con especies ajenas al género *Felis* son más ambiciosas. El Bengala es un cruce entre gato doméstico y gato leopardo (*Prionailurus bengalensis*). Por lo menos, el gato leopardo tiene un tamaño similar al del gato doméstico; no pasa lo mismo con otros dos cruces de géneros diferentes: el caracal es un cruce entre gato abisinio y caracal (*Caracal caracal*); y el Savannah es un cruce entre un gato doméstico y un serval (*Caracal serval*).³⁸ Tanto los caracales como los servales son considerablemente mayores que los gatos salvajes.

Cuando se inicia una raza con un único mutante, se parte de una población de origen de dos: el mutante y el individuo con el que se aparea. Para mantener la mutación con garantías, hay que cruzar a parientes cercanos (por ejemplo, hermanos, o madres y padres con hijos e hijas). En cualquier caso, el resultado es una intensa endogamia, y la acumulación de mutaciones recesivas dañinas, fenómeno conocido como «depresión endogámica». Efectivamente, la endogamia en algunas razas de gatos iniciadas de este modo es tan grave como en las razas de perros, y eso se refleja en las patologías características de la raza.

Lo contrario ocurre cuando se cruzan razas de diferentes especies, como es el caso del Savannah o el caracat. En este caso, el problema son los diversos desajustes entre los genomas (circunstancia conocida como «depresión exogámica»)³⁹ Los servales y los gatos domésticos, por ejemplo, no tienen el mismo número de cromosomas, lo cual crea problemas fundamentales en la partición durante la creación de espermatozoides y óvulos. En particular, algunas sucesiones de genes que funcionan especialmente bien entre sí suelen heredarse más o menos como una unidad. Esos «complejos genéticos coadaptados» se descomponen al aumentar la exogamia aún más.

La situación óptima se encuentra en un punto intermedio entre estos polos, cuando la sopa no está ni demasiado fría ni demasiado caliente. La sopa «perfecta» se llama vigor híbrido. Es lo que se obtiene en los mestizos. (Sylvester y Smoke son gatos americanos de pelo corto, pero su madre era mestiza). Cabría esperar que el vigor híbrido se consiguiera cruzando dos razas de gato diferentes, como se hizo para crear el himalayo (siamés y persa). E inicialmente así es. El problema es que solo un número relativamente reducido de las crías obtenidas de estos cruces, con las características deseables, se usan como progenitores para la próxima generación. Muy pronto la intensa selección artificial de estas características provoca nuevamente la depresión endogámica.

Las denominadas «razas naturales» se mantuvieron en el punto «exacto» del vigor híbrido hasta que los amantes de los gatos empezaron a controlar su reproducción, en el siglo XX. Los efectos de esta acción son especialmente evidentes en el siamés, que durante mucho tiempo ha sido la raza natural más popular. Los siameses de Europa y de América del Norte son asombrosamente diferentes de los de Tailandia, tal como he podido comprobar personalmente.⁴⁰ El siamés de Tailandia es más grande y tiene las patas más largas. Aunque tiene el típico cuerpo esbelto «oriental», es más musculoso y no tan flaco como los siameses occidentales. Además, tiene el cráneo más grande y notablemente más redondeado. Estas diferencias reflejan los efectos de la selección artificial en Occidente.

El primer siamés que llegó a Occidente —y que en un alarde de imaginación recibió el nombre de Siam— fue un regalo que le hicieron en 1878 al presidente Rutherford B. Hayes.⁴¹ Seis años más tarde, se importó la primera pareja para la cría del Reino Unido, y más adelante se

importaron otros más, siempre en números reducidos. Es posible que la mayoría de los siameses que, hoy en día, hay en el Reino Unido descendan de solo once siameses importados. Esta limitada población de origen, con su inherente error muestral con respecto a los genes del siamés de Tailandia, presentaba mayor posibilidad, por lo reducido de sus dimensiones y su aislamiento, de ir aumentando la divergencia de forma aleatoria a través de la deriva genética.

Los nuevos siameses enseguida causaron sensación en las exposiciones felinas, así que se les sometió de nuevo a la selección artificial, lo que aumentó aún más la divergencia con respecto al tipo original. Esta evolución divergente se aceleró en la primera mitad del siglo XX porque los jueces preferían a los gatos más largos y finos, con la cabeza proporcionalmente más pequeña y triangular, con grandes orejas bien separadas para destacar aún más su forma triangular (con lo que el morro se volvía más fino y los ojos adquirían más forma de almendra). Unas décadas más tarde, los siameses habían desaparecido de las exposiciones felinas (figura 3.5). Algunos criadores se organizaron para conservar el estilo «tradicional» del siamés, actualmente reconocido por la TICA (Asociación Felina Internacional) como nueva raza, llamada Thai. Paradojas del insólito mundo de los criadores de gatos.

La endogamia ha tenido efectos nefastos. Los siameses presentan índices de cáncer que rivalizan con lo de los boyeros de Berna y otras razas de perro susceptibles de sufrir esta enfermedad. Son especialmente vulnerables al cáncer de mama. La esperanza de vida del siamés, por supuesto, es considerablemente menor (de 10-12 años de media, según un estudio) que la del gato doméstico medio (15-20 años). Otras «razas naturales», como el abisinio, también presentan una esperanza de vida menor a por culpa de la endogamia. Los que viven más tienden a desarrollar ceguera a causa de una atrofia progresiva de la retina y otros defectos propios del envejecimiento prematuro.



Figura 3.5. Siamés tailandés (izquierda) y siamés europeo (derecha). Obsérvense las diferencias en el cráneo y el

rostro.

Aparte del siamés, el persa y el himalayo han sido las razas más modificadas por la selección artificial continuada. Además de su espléndido pelo largo, estas dos razas son famosas por su rostro braquicéfalo (chato), desarrollado primero en el persa y luego heredado en el himalayo, cuando se creó mediante cruces de siameses y persas. Desde la creación del himalayo, la braquicefalia se ha exagerado en ambas razas, con resultados predecibles. Aunque ninguna de las razas llega al nivel grotesco del bulldog, con todas las enfermedades asociadas, sí sufren de problemas de respiración, infecciones nasales crónicas y, en general, viven menos años.

En cambio, el gato americano de pelo corto, del que Smoke y Sylvester son un buen ejemplo (bueno, solo Smoke), es una raza natural que se ha mantenido natural. Lo que significa que los americanos de pelo corto han criado con quien les ha parecido —y las hembras a menudo deciden aparearse con más de un macho—. Han evolucionado a partir de una amplia población de origen mediante la selección natural. Se han convertido en el gato doméstico perfecto (robusto, atlético y fácil de cuidar). Si socializan correctamente, son unos gatos domésticos ideales. Además cuentan con la ventaja de ser de los mejores en la caza de ratones, como los mau egipcios.

Existe un proyecto en curso destinado a crear un cazador de ratones aún mejor, lo que supondría la primera raza de gato pensada con un fin práctico, en lugar de por su aspecto. La raza se llama keuda, acrónimo de *Kitten Evaluation Under Direct Assessment* («evaluación de gatos bajo control directo»).⁴² Esta raza está naciendo a partir de gatos americanos de pelo corto de granja. El único criterio para el programa de cría es la habilidad excepcional para la caza de ratones. Para ello se reduce al mínimo la endogamia, que inevitablemente reduce esta habilidad, tal como demuestra la enorme gama de colores que presentan en el manto. Curiosamente, algunos keudas han acabado pareciéndose mucho al mau egipcio, la raza de gato que posiblemente se parezca más al ancestral *Felis silvestris lybica* del que descienden todos los gatos domésticos.

LA GENÓMICA DE LOS GATOS

La genómica de los gatos no está tan avanzada como la de los perros; aún se encuentra en sus primeros pasos. La primera secuencia completa del genoma de los gatos fue la de un abisinio llamado Cinnamon.⁴³ Posteriormente se han secuenciado de forma parcial otras diez razas. Los parecidos genéticos entre razas de gatos reflejan claros factores geográficos. Las razas del sureste asiático, por ejemplo, forman un grupo distintivo en la parte baja; las razas europeas y norteamericanas componen un grupo menos distintivo en la parte alta; y las razas centroasiáticas, del oeste de Asia y del norte de África, tienden a situarse en el centro. Las excepciones, como el ragdoll, el American Curl, el ocicat, el esfinge, el Devon Rex, el Cornish Rex y el de Bengala, son

normalmente razas occidentales creadas recientemente a través de la hibridación o de grandes mutaciones.

Muchas de las grandes mutaciones que afectan a la constitución y a la coloración del manto de los gatos domésticos se identificaron en tiempos pregenómicos mediante análisis de ligamiento convencionales.⁴⁴ Aquí consideraremos unos cuantos descubrimientos recientes interesantes relacionados con las características del manto.

Recordemos que una mutación (en un gen llamado *Fgf5*) era la responsable del pelo largo en muchas razas de perros. La mutación en ese mismo gen también parece ser la causa del pelo largo en los gatos.⁴⁵ En realidad, cuatro mutaciones diferentes en este gen pueden propiciar el pelo largo en los gatos, todas ellas diferentes de la mutación de ese gen que causa la aparición del pelo largo en los perros. Este fenómeno —mismo gen, diferente mutación, fenotipo similar— es en realidad bastante común. Se produce cuando diferentes mutaciones, que provocan diferentes sustituciones de aminoácidos en la proteína codificada, alteran la actividad biológica de formas similares. Como cada variante de un gen se llama «alelo», podemos decir más precisamente que, en este caso, diferentes alelos dan como resultado el mismo fenotipo.

Sin embargo, es más habitual que distintas mutaciones en el mismo gen tengan efectos de desarrollo diferentes; es decir, que diversos alelos resulten en diferentes fenotipos. Pensemos en el gen tirosina (*TYR*), que desempeña un importante papel en la pigmentación del manto. Una mutación en este gen es la principal responsable de la coloración característica del siamés: oscura en las extremidades y clara en el cuerpo.⁴⁶ Este patrón de color responde a que el alelo mutante es sensible a la temperatura. Durante el desarrollo, las extremidades están más frías que el resto del gato, y el gen *TYR* está más activo; en las zonas más centrales del cuerpo, donde está más caliente, el gen *TYR* es menos activo debido a su mutación. Una mutación diferente de este gen da como consecuencia un alelo menos sensible a la temperatura.⁴⁷ El resultado es el patrón de color del birmano, que tiene el tronco más pigmentado que el siamés. Diferentes mutaciones —por tanto, alelos de un gen relacionado, llamado *TYRPI*— pueden crear el color chocolate o el albinismo.⁴⁸

Al igual que el resto de los genes, los *Fgf5*, *TYR* y *TYRPI* son secuencias codificantes del ADN, puesto que codifican proteínas. Pero tal como hemos visto en el capítulo anterior, gran parte de la acción evolutiva radica en las secuencias no codificantes que regulan la actividad de los genes. Una de esas mutaciones no codificantes es la responsable de la polidactilia. El gen que la regula es uno de los más notorios de toda la biología del desarrollo: el *sonic hedgehog* (*shh*).⁴⁹ El *sonic hedgehog* es un gen regulador del desarrollo básico que produce una proteína de tipo «morfógeno», que crea un gradiente de concentración por difusión.⁵⁰ Los efectos de este morfógeno sobre las células del embrión en desarrollo dependen de su concentración. De este modo, el *sonic hedgehog* desempeña un papel importante en el desarrollo de órganos, del cerebro y de los miembros. Su actividad se encuentra regulada por elementos no codificantes próximos al gen llamados «elementos cis-regulatorios». El elemento cis-regulatorio específico de los

miembros se llama ZRS. Una mutación en el ZRS que provoque una actividad excesiva del *sonic hedgehog* provocaría la polidactilia.⁵¹

La mutación no codificante de la polidactilia es un ejemplo de un mecanismo genético también presente en diversas anomalías de desarrollo humanas. Y este no es más que uno de los muchos casos en que las miserias sufridas por los gatos por acción directa de los criadores han servido para que la medicina humana avance, puesto que muchas de las enfermedades de los gatos (y perros) de pura raza también se encuentran en los humanos, legado de nuestra historia evolutiva compartida como mamíferos. De hecho, la aplicación médica de estos descubrimientos fue en muchos casos el motivo que impulsó la elaboración de los genomas de perros y gatos.⁵²

Más de doscientas cincuenta enfermedades hereditarias de los gatos domésticos son homólogas a las enfermedades humanas. El objetivo es identificar el sustrato genético de estas enfermedades en los gatos, y luego buscar el correspondiente en los humanos. Los modelos con gatos son especialmente prometedores en el campo de la degeneración retiniana progresiva, la cardiomiopatía y la neuropatía motora hereditaria.⁵³ El gato también puede ser un modelo útil para la esclerosis lateral amiotrófica (ELA).⁵⁴ Ya se usa como modelo en diversas enfermedades víricas graves, incluido el sida, que es prevalente en los gatos callejeros, al igual que la leucemia felina y el equivalente felino del SARS.⁵⁵ Hay investigaciones en curso para determinar las variantes del ADN que hacen que algunos gatos sean más vulnerables a estas infecciones.

Hasta que no se complete el genoma del gato salvaje, la genómica de los gatos no puede aportar demasiada información sobre las alteraciones genéticas que facilitaron la domesticación. Podemos predecir, eso sí, que esas alteraciones genéticas tuvieron más que ver con la conducta que con la anatomía y la fisiología, porque es en su conducta en lo que más se diferencian los gatos domésticos de sus antepasados salvajes.

NADA DE SOLITARIOS

La gran mayoría de gatos se han librado de la selección artificial. Se han domesticado solos. Y salvo por los cambios superficiales en el manto, los gatos domésticos se parecen mucho físicamente a los gatos salvajes. Tanto es el parecido que no hacen diferencias en lo relativo al apareamiento. Allá donde hay gatos salvajes (de cualquier subespecie) viviendo en proximidad a gatos domésticos callejeros, ambas especies se aparean la una con la otra, mucho más de lo que puede pasar entre lobos y perros domésticos. Estos cruces, y la hibridación consiguiente, amenazan con extinguir muchas poblaciones de gatos monteses europeos (*Felis silvestris silvestris*), en particular el gato montés escocés y el gato montés ibérico.

Hay un modo de distinguir los gatos salvajes de los gatos domésticos sin tener que recurrir a pruebas genéticas: por su conducta. Hasta los gatos domésticos más ariscos son mucho más

sociales que los gatos salvajes. Los gatos salvajes son criaturas solitarias, con territorios propios exclusivos. Los gatos domésticos son criaturas sociales que, en libertad, a menudo forman colonias cuando la comida es relativamente abundante y está localizada.⁵⁶ Incluso cuando la comida es menos abundante y más dispersa, los gatos callejeros interactúan mucho más que los salvajes.⁵⁷ Cuando viven en colonias, las hembras de gato callejero comparten los cuidados de los pequeños, a menudo dando de mamar y protegiendo a los cachorros de otras hembras de la colonia, como hacen las leonas —la especie más social de todos los felinos—. Los miembros de una colonia también defienden el territorio común de los extraños, como los leones.⁵⁸

Además, los gatos domésticos han desarrollado una señal de conducta nueva llamada «rabo arriba», que usan para indicar sus intenciones amistosas.⁵⁹ Esta conducta no se da entre los gatos salvajes, mucho menos sociales. Los leones, en cambio, sí usan la señal de «rabo arriba» del mismo modo que los gatos domésticos.⁶⁰ Este es un caso de evolución convergente, facilitada seguramente por el hecho de que leones y gatos domésticos compartan ancestros, un elemento del repertorio de conducta de los félidos al que solo las especies más sociales tienen acceso evolutivo. Dicho de otro modo, la alteración genética requerida para la señal de «rabo arriba» quizá sea mínima (otro ejemplo de la creatividad conservadora de la evolución).

Se ha propuesto la idea de que la neotenia haya tenido que ver con la sociabilidad de los gatos domésticos.⁶¹ Maullar, ronronear y acariciar con la pata son rasgos típicos de cachorros que los gatos domésticos adultos conservan, pero no así los gatos salvajes. Aunque las caricias pueden ser un efecto secundario no adaptativo (selectivamente neutro) de la infantilización, los ronroneos y los maullidos son importantes señales sociales. También hay pruebas de que las propiedades acústicas del maullido de los gatos se han ido alterando para que resulte más audible al oído humano.⁶² (Si es así, Sylvester, que tiene un maullido bastante estentóreo y ronco, está mucho mejor adaptado que Smoke, cuyo maullido sigue teniendo el volumen y la suavidad del de un cachorro). Podríamos decir incluso que Sylvester está a la vanguardia de la evolución de los gatos.⁶³

Sin duda, el gato doméstico refuerza la hipótesis de Beliáyev de que en el proceso de domesticación las modificaciones de conducta en pos de la docilidad llegan primero, y los cambios físicos después, puesto que los gatos domésticos solo presentan diferencias superficiales con respecto a sus antepasados salvajes. En el experimento de los zorros, la docilidad se consiguió a través de una intensa selección artificial; en el caso del lobo y, sobre todo, en el del gato salvaje, la docilidad llegó con la selección natural y la adaptación a un entorno creado por el ser humano. Los gatos salvajes, a diferencia de los lobos, tuvieron que superar una barrera psicológica: la proximidad de otros gatos salvajes, que se congregaban en torno a los graneros. Solo estos gatos salvajes más sociales, los que se angustiaban menos por la proximidad de otros gatos salvajes, podían explotar a fondo esta nueva fuente de alimento.

Estos gatos salvajes sociales, tras la selección para tolerar a los humanos, fueron capaces de

incluirmos en su círculo social. Pese a lo independientes que se dice que son, no es cierto que los gatos simplemente nos toleren; disfrutan de nuestra compañía. Smoke está durmiendo sobre mi impresora; Sylvester ha vuelto a subirse a mi regazo.

GATOS EN UN MUNDO DE PERROS

Las actitudes de las personas hacia los animales domésticos varían mucho a lo largo del tiempo y de las culturas. Eso lo hemos visto con los perros, a los que hemos mimado, ignorado o usado como alimento, según la época y la cultura. De hecho, aunque hoy en día el perro es un alimento tabú en gran parte del mundo, sigue siendo plato habitual en China, Corea, Vietnam y la Polinesia. Pero con la notable excepción de las culturas islámicas, los perros no son considerados animales sucios, infames o dignos de oprobio. En general, a lo largo de la historia humana y en sus diferentes culturas, los perros evocan respuestas emotivas entre neutras y positivas. En el nivel de consideración que les tenemos a los animales, se sitúan justo por debajo de los caballos.

A pesar de su deificación en el antiguo Egipto, los gatos se perciben de un modo mucho más ambivalente, aunque también se registren grandes variaciones en el tiempo y el espacio. En el oeste de Asia, el gato se asoció durante mucho tiempo con la sexualidad y la fertilidad femeninas, actitud hallada también en gran parte de la Europa pagana. La difusión del cristianismo fue mala para los gatos, quizás al asociárselos con las religiones paganas; se los consideraba agentes del diablo y se los relacionaba estrechamente con la brujería. Durante la Edad Media, los días de fiesta eran especialmente peligrosos para los gatos domésticos; se los torturaba de un modo espantoso: hervidos o quemados vivos, asados lentamente sobre la hoguera, despellejados o mutilados. Había una fuerte corriente de misoginia en este odio hacia los gatos, como en la persecución de presuntas brujas. Afortunadamente, las cosas han mejorado desde entonces para los gatos. En nuestra época, de mayor lucidez, los gatos callejeros suelen recibir cuidados o ser adoptados. Y actualmente el gato es la mascota más popular en todo el mundo.

Aun así, aún tienen una imagen más negativa que los perros, según un reciente estudio realizado en Estados Unidos. A la gente que no soporta a los gatos les molesta su independencia felina. Sin duda, a algunos aún les inquieta las asociaciones de antaño con la brujería y el paganismo en general. Y algunos simplemente ven a los perros como el animal de compañía ideal y creen que los gatos no están a la altura. Los perros son una referencia inapropiada con la que medir a los gatos, y aun así muchos persisten en el error. Hace poco, alguien me explicó, para demostrar la superioridad de los perros, que «un gato no te sacará de un edificio en llamas», como si eso respondiera a una falta de motivación, más que a la manifiesta imposibilidad física de hacerlo. Un gato no se jugará la vida como un perro.

Quizás. O quizá no. Existe un vídeo muy popular en Internet que hace pensar lo contrario. En él,

un niño de cuatro años está sufriendo el ataque de un perro de tamaño medio y de pedigrí incierto cuando, desde fuera del plano, un gato atigrado atraviesa la pantalla y se lanza contra el perro, mucho más grande que él. El perro, al no tener ni idea de lo que le ha golpeado, sale huyendo a gran velocidad. Por lo que parece, los gatos pueden ser tan heroicos como los perros.

OTROS DEPREDADORES

Una noche, cuando vivía en San Ramón (California), me desperté hacia las dos de la mañana con sed y me acerqué a la cocina a buscar agua. Cuando encendí el interruptor de la luz, me quedé de piedra al ver un enorme mapache comiendo del cuenco de Misty, nuestra vieja gata. Él —supuse que el mapache sería macho por su tamaño, no porque lo inspeccionara profundamente— levantó la vista un momento al encenderse la luz, pero enseguida se puso a comer de nuevo. Me quedé estupefacto y muy extrañado, no solo por su despreocupación, sino también por la de Misty, que estaba sentada sobre sus cuartos traseros a unos tres metros del invasor, mirándolo con cierta curiosidad, pero no especialmente preocupada. Evidentemente era algo que ya había visto antes. En retrospectiva, ahora me doy cuenta de que su actitud «mi casa es su casa» coincidía mucho con su carácter pacífico —podía matar una mosca, pero poco más—, que seguramente le ayudó mucho durante su larga vida: veintidós años. Si no se metía con las ardillas, desde luego no iba a meterse con aquella bestia.

Yo, en cambio, me sentí obligado a hacer algo. En primer lugar, grité y pateé el suelo. Eso hizo que Misty saliera corriendo a buscar refugio, pero el mapache solo se giró hacia mí, retrocedió un poco y emitió un sonido amenazador, una combinación de gruñido y silbido. Luego volvió a su comida. Entonces, cogí una escoba y la agité en dirección al mapache amenazadoramente; esta actitud sí pareció impresionarle algo más: al final conseguí hacerle salir por la puerta corrediza de cristal que daba al patio trasero, aunque a paso ligero, más que a la carrera.

Solo entonces se me ocurrió preguntarme cómo había entrado. Debió de ser por la gatera. Pero al principio rechacé la posibilidad, porque aquel animal era enorme. Un par de semanas más tarde, no obstante, lo vi. Con la tele puesta, entrada la noche, el mapache asomó la cabeza a través de la gatera. Se echó atrás cuando vio que lo había visto, pero entonces, quizás animado por su éxito en nuestro encuentro anterior, volvió a meter la cabeza. Luego fue pasando el resto del cuerpo, lentamente, retorciéndose y con un gran esfuerzo. En un momento dado, tuvo que apoyarse en las patas delanteras, mientras curvaba el lomo en una posición extraña. Era algo realmente hipnótico. Pero su descaró resultaba irritante.

Hasta aquel entonces, yo había mantenido una actitud flemática ante los mapaches que visitaban nuestra casa, comparable con la actitud que mostraba hacia los vecinos. Incluso toleraba que una madre y sus cachorros pasaran una semana cada mes bajo la casa, aunque montaban bastante jaleo

por la noche. Y aunque me estropearan la pérgola de la parra, me arrancaran algunas de las más preciadas y se pusieran las botas con los caquis, no me veía con ánimo de llamar al servicio de control de plagas, lo que seguro que supondría su condena a muerte. La línea roja fue la puerta de la casa, por donde acabaría entrando el resto de la familia de los mapaches. Entonces, supe que teníamos un problema de transmisión social y, por tanto, potencialmente perpetuo.

En aquel momento, no caí en ello, pero nuestros invasores mapaches, con su descaro, estaban a la vanguardia de un nuevo proceso de domesticación, probablemente parecido a las primeras fases de la domesticación del gato y del perro. Los primeros movimientos hacia la domesticación de gatos y perros los dieron los propios gatos salvajes y lobos al empezar a explotar los recursos humanos. Este tipo de relación se llama «comensalismo». Hay muchos comensales humanos, desde las palomas y los gorriones a las ratas y los ratones. Para la mayoría, el proceso de domesticación nunca va más allá. Pero hay motivos para creer que en el caso de los mapaches sí podría seguir. El motivo principal es que los mapaches, a diferencia de los gorriones, han sufrido cambios de conducta significativos.

La mayoría de los mapaches, los que viven en un medio más natural, nunca se acercarían a un humano, ni siquiera los que se cazan activamente. Pero cuando nosotros invadimos su hábitat natural, aprenden rápidamente a explotar a los humanos. Los mapaches me han exasperado durante años cuando he ido de acampada, desde la costa de la Reserva Nacional de Point Reyes, en California, a los bosques de Belleplain, en Nueva Jersey. Estas astutas criaturas roban cualquier alimento no vigilado (o insuficientemente vigilado) a la primera ocasión.

Los osos negros americanos (y, en menor medida, los grises) también son omnívoros que pueden llegar a explotar a los humanos de este modo. Sin embargo, con la invención de los recipientes a prueba de osos, he observado que es mucho más fácil tratar con ellos en este sentido. El único recipiente a prueba de mapaches que he descubierto es el coche, y solo cuando las puertas y ventanas están bloqueadas.

Los mapaches, no obstante, han pasado de explotar ocasionalmente a los humanos en sus entornos naturales a introducirse en medios alterados por el ser humano, como mi antigua casa suburbana de California. A juzgar por la densidad de sus poblaciones, a los mapaches en realidad les va mejor en estos medios alterados por el hombre que en hábitats más vírgenes. Una vez vi más de treinta mapaches en un gran contenedor de basuras tras un bloque de apartamentos de San Ramón. Estaban merodeando por la basura como las ratas. Lo que nos lleva al segundo comportamiento de los mapaches que se ha visto alterado en los entornos humanos: la capacidad de tolerarse unos a otros.

La domesticación de los gatos resulta muy instructiva en este aspecto. Recordemos que, en el caso de los gatos salvajes, como en el de los lobos, el primer cambio de comportamiento fue tolerar la proximidad humana, o la docilidad, tal como demostró experimentalmente Beliáyev con sus zorros. Pero en el caso de los gatos salvajes, a diferencia de los lobos, había un segundo

cambio de conducta muy importante: tolerar la proximidad de sus congéneres. Los mapaches se parecen más a los gatos salvajes que a los lobos en lo referente a su socialidad. Y, al igual que los gatos, parecen estar en proceso de desarrollar una tolerancia entre sí, para poder explotar mejor el entorno humano.

UN OMNÍVORO ENTRE OMNÍVOROS

El mapache, al igual que el lobo y el gato salvaje, pertenece al orden de los carnívoros. Recordemos que este se divide en dos subórdenes, el de los perros (caniformes) y el de los gatos (feliformes) (figura 4.1). Los mapaches pertenecen a la familia de los prociónidos, que con los leones marinos (otaríidos), las morsas (mustélidos) y los osos (úrsidos) se encuentran en el lado de los perros. Otros miembros de la familia de los prociónidos son los coatíes, los kinkajús, los cacomixtles y los olingos, todos ellos habitantes del Nuevo Mundo, la mayoría de Centroamérica y Sudamérica. Los mapaches y otros miembros de la familia son los más próximos a los osos, con los que comparten muchas cosas, entre ellas la dentición y, por tanto, la dieta omnívora. De hecho, los mapaches quizá sean el mamífero de América del Norte con la dieta más variada. Uno de ellos se tragó el frasco entero de mostaza picante que me robó mientras estaba de acampada.

Los miembros de la familia del mapache varían tanto sustancial como socialmente. Los cacomixtles y los kinkajus son muy solitarios, y también lo son los coatíes macho; sin embargo, las hembras de coatí son muy sociales. Durante mucho tiempo, se pensó que los mapaches eran animales solitarios, pero ahora sabemos que su conducta social es más compleja, con muchos matices. Depende en gran medida de la provisión de alimentos. Por gran parte de su territorio, tanto machos como hembras son más bien solitarios, aunque no parece que defiendan activamente ningún territorio.¹ Cuando la comida abunda y la densidad de la población es más alta, los territorios de las hembras suelen solaparse, y las hembras a veces se reúnen en puntos de descanso comunitario; en los puntos en que la población es más densa, es fácil que algunos machos no emparentados formen coaliciones temporales para protegerse de otros machos.²

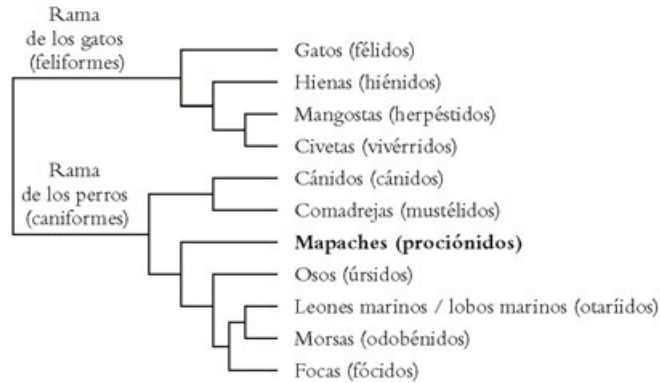


Figura 4.1. Filogenia de los carnívoros y relación entre las familias, con la familia del mapache destacada.

Cuando los europeos llegaron a Norteamérica, los mapaches estaban confinados en los ricos bosques a orillas de cursos fluviales en el sureste de Estados Unidos y hacia el sur, hasta Panamá.³ Los exploradores y los pioneros que se dirigieron al norte y al oeste no les prestaron atención. Pero la expansión de su territorio se hizo evidente hacia finales del siglo XIX, potenciada en gran medida por su capacidad de explotar a la creciente población humana. No obstante, los mapaches eran relativamente escasos hasta los años 1940, cuando su población se disparó y su territorio se expandió considerablemente, invadiendo no solo los estados del oeste de Estados Unidos, sino también las provincias canadienses de Columbia Británica, Alberta, Saskatchewan y Manitoba, así como Ontario y Quebec. Mientras tanto, aprendieron a explotar nuevos hábitats, como las praderas, las marismas y las montañas.

Probablemente empezarían por las granjas, pero enseguida progresaron por asentamientos humanos mayores hasta invadir grandes ciudades como Washington y Chicago. Pero es en Toronto donde los mapaches urbanos han alcanzado el mayor apogeo en la explotación de los humanos, superando con mucho cualquier cosa que yo pudiera ver en San Ramón. En Toronto viven hasta 155 mapaches por kilómetro cuadrado de terreno urbanizado.⁴ En entornos más naturales, la densidad de mapaches oscila entre 0,4 y 2 mapaches por kilómetro cuadrado.⁵ Es evidente que los mapaches han ido desarrollando una predilección por la vida urbana.

Al tiempo que los mapaches fueron urbanizándose, algún insensato los introducía en Europa (sobre todo en Alemania), al igual que en Japón. La introducción en este último país en realidad se vio potenciada por un popular dibujo animado (1977) llamado *Rascal el mapache*, que indujo a los impresionables niños a implorar a sus padres que les compraran mapaches como mascota. Los que accedieron enseguida descubrieron que, pese a lo monos que son los cachorros de mapache, con el tiempo se convierten en ariscos adultos que no sirven como mascota. Los mapaches japoneses se han convertido en una plaga tal que los monjes budistas, normalmente tan pacíficos,

se han visto obligados a declararles la guerra para defender sus templos.⁶ En Kessel (Alemania), la densidad de la población de mapaches es comparable a la de Toronto.⁷

No hay duda de que la ciudad atrae a los mapaches por la abundancia de alimento que encuentran en jardines, bidones de basura y cuencos de comida de mascotas. Los centros urbanos también les proporcionan un nivel de protección sin precedentes frente a sus depredadores naturales. Pero antes de que los mapaches pudieran disponer a su gusto de tales recursos tuvieron que hacer algunas modificaciones de conducta. En principio, en cierta medida, perdieron el miedo que les daban los humanos, al igual que había pasado con los gatos salvajes que invadían los primeros graneros en busca de ratones. Esos gatos salvajes tuvieron que afrontar posteriormente la proximidad sin precedentes de sus congéneres, y el estrés que eso conlleva. Los que menos se estresaban (la élite de los tranquilos) contaban con una ventaja en este medio, no solo por evitar el desgaste que supone el estrés crónico, sino también porque podían dedicar más tiempo a atrapar ratones y menos a preocuparse los unos de los otros.

Con el tiempo, los gatos de los graneros se diferenciaron genéticamente de sus congéneres, ganando tolerancia a la proximidad humana y un aumento de socialidad. ¿Ha ocurrido lo mismo con los mapaches urbanos? De momento no podemos suponerlo, porque los mapaches han demostrado una flexibilidad innata de la que carecen los gatos salvajes, lo que puede hacer innecesarias las alteraciones genéticas, por lo menos en esta fase temprana de explotación de los humanos.

PLASTICIDAD FENOTÍPICA

La «plasticidad fenotípica», concepto clave en la *evo-devo*, hace referencia a la capacidad de responder de forma adaptativa al entorno sin ningún cambio genético.⁸ En referencia a un rasgo determinado, la plasticidad fenotípica puede variar entre los individuos, entre poblaciones de individuos o entre especies. En este caso, la analizaremos en relación con la especie. La cantidad de plasticidad fenotípica para un rasgo determinado (en cuanto especie) es en sí mismo una propiedad evolucionada, sea por selección directa o como efecto secundario de otros procesos evolutivos. Por ejemplo, los omnívoros, como osos, cerdos y mapaches, tienen una mayor plasticidad fenotípica con respecto a la dieta que los carnívoros (como los gatos monteses) o los herbívoros (como las reses y las ovejas).

Los rasgos de comportamiento social también presentan una plasticidad fenotípica mayor o menor. La conducta social del gato montés se mantiene bastante inalterable en comparación con la de los mapaches, que pueden ser solitarios o semisociales, en función de la densidad de población. Es más, la respuesta de los mapaches a los humanos es más variable que la de muchos carnívoros salvajes. Los que se han criado en proximidad a los humanos suelen mostrarse más

atrevidos que los criados en entornos naturales. Por tanto, no podemos suponer que el aumento de su atrevimiento para con los humanos en entornos urbanos o su mayor socialidad requieran de ninguna alteración genética. Ambos casos de alejamiento de la conducta típica en un entorno natural pueden ser simplemente expresiones de plasticidad fenotípica.

Probablemente sea lo que pasó en las primeras fases de domesticación de cualquiera de los carnívoros de los que hemos hablado. Al igual que ocurre, en general, en la evolución de los mamíferos, el comportamiento fenotípicamente plástico suele ser el origen del proceso de domesticación, y los cambios genéticos vienen después. Pero hasta que no se han producido alteraciones genéticas no podemos decir que un animal está realmente domesticado. En el punto en que nos encontramos, no hay pruebas de que el proceso de domesticación de los mapaches haya ido más allá de lo que se puede alcanzar mediante plasticidad fenotípica. Y las relaciones de comensalidad entre mapaches y humanos quizá nunca vayan más allá. Esta comensalidad, no obstante, sí hace vulnerables a los mapaches a una mayor domesticación, como hemos visto con los gatos y los perros. Es más, hay otro carnívoro, de una familia muy relacionada con los mapaches, que ilustra muy bien la transición de una docilidad puramente restringida a la plasticidad fenotípica, a una decidida predisposición genética hacia la docilidad. Y ese animal es el hurón.

LOS HURONES ANTES DE LA DOMESTICACIÓN

Los hurones pertenecen a la familia de los mustélidos (que también incluyen a los turones, armiños, visones, comadreja, martas, tejones y glotones), que, al igual que la familia del mapache, se encuentra en el lado de los perros (caniformes) del árbol de los carnívoros. Los mustélidos son los miembros más carnívoros de este lado del árbol y, en proporción a su peso, de los carnívoros más fieros de la Tierra.⁹ El género *Mustela*, al que pertenecen los hurones, también incluye a los turones, los armiños, las comadreas, las martas cibelinas y los visones europeos; todos ellos explotados desde hace mucho tiempo por los humanos, debido a sus pieles. Los hurones son miembros típicos del género por su habilidad para alimentarse de una gran variedad de pequeños animales, como insectos, peces, anfibios, aves, una gran variedad de roedores y conejos. De hecho, se los domesticó por su gran habilidad para matar roedores y conejos.

El antepasado salvaje del hurón es el turón europeo (*Mustela putorius*).¹⁰ El turón europeo tiene un cuerpo más corto y compacto que otros mustélidos, como comadreas y visones. Debido a su forma, los turones no son tan ágiles como sus congéneres, pero tienen unas mandíbulas y unos dientes formidables.¹¹ Presentan cierta variación en el pelaje, pero la mayoría son de color marrón oscuro, con el vientre más claro y una máscara en el rostro que recuerda a la de los mapaches. Los turones suelen ser solitarios, pero hay pruebas de que son algo más sociales que

otros miembros del género *Mustela*, ya que individuos del mismo sexo a veces comparten territorio.¹² Los turones también son algo más tolerantes con los humanos que los armiños y las comadrejas; por ejemplo, los turones salvajes atrapados no tienen problema en criar en cautividad, a diferencia de los armiños, las comadrejas y los visones europeos salvajes.¹³

Quizá fuera su relativa tolerancia a sus congéneres y a los humanos la que hiciera de los turones mejores candidatos para la domesticación que los armiños o las comadrejas, que también son magníficos cazadores de ratas y conejos. (Tanto comadrejas como armiños y turones/hurones son superiores a los gatos y a los terriers en su habilidad para sacar a los roedores y a los conejos de sus madrigueras y matarlos, por su mayor agilidad, flexibilidad y capacidad para cavar).

No se sabe con precisión dónde y cuándo se domesticaron los primeros turones. Sí sabemos que probablemente fuera en la región mediterránea.¹⁴ En cuanto a la época, parece que fue entre el 2500 y el 2000 AP.¹⁵ Hay referencias putativas a hurones en los textos de Aristófanes (2550 AP), y de Aristóteles unos cien años más tarde; pero en ambos casos podía tratarse de turones no domesticados.¹⁶ Hay pruebas más claras de su domesticación procedentes de la época romana, cuando, por ejemplo, Plinio el Viejo describió cazas de conejos coordinadas con hurones,¹⁷ y Estrabón contaba que los hurones habían sido introducidos deliberadamente en las islas Baleares, que en aquella época estaba invadidas por los conejos domésticos, introducidos anteriormente.¹⁸

De que los conejos ocupan un papel destacado en la domesticación de los hurones no hay ninguna duda. El conejo fue domesticado más o menos al mismo tiempo que el hurón, y en la misma parte del mundo. Probablemente, empezaron a convertir turones en hurones cuando consideraron que era más útil su habilidad para cazar conejos que su piel. Para la caza, los hurones solían llevar bozales, por si mataban a los conejos bajo tierra y decidían zampárselos allí mismo. Al salir de sus madrigueras, los conejos eran atrapados con redes, o se los mataba de un mazazo o un disparo. Cuando las poblaciones de conejos en estado salvaje llegaban a niveles de plaga, podían soltar a los hurones sin bozal para controlar a los conejos. Esta última función adquirió gran importancia cuando las poblaciones de conejos silvestres se dispararon en el norte de Europa.¹⁹

Probablemente, los hurones fueran avanzando hacia el norte con los asentamientos romanos, hasta llegar a Alemania e Inglaterra hace unos novecientos años.²⁰ En Inglaterra, estos exóticos cazadores de conejos se asociaban con la aristocracia, hasta el punto de que en 1281 había un cargo de «huronero» oficial en la corte real.²¹ Durante el apogeo del Imperio británico se introdujeron hurones deliberadamente en Australia y Nueva Zelanda para poner remedio a la invasión de conejos provocada por una perniciosa nostalgia de animales familiares europeos en esas tierras de criaturas extrañas. Desgraciadamente, los hurones introducidos centraron su atención en la fauna nativa, que ofrecía presas más fáciles, dado que por motivos evolutivos se mostraban más cándidos ante algo con aspecto de hurón. Afortunadamente, las poblaciones de hurones salvajes nunca llegaron a asentarse en Australia, posiblemente a causa de la caza que les

daban los dingos, pero en Nueva Zelanda los hurones salvajes se multiplicaron, con desastrosas consecuencias para las aves nativas, sobre todo las que habían perdido la capacidad de volar con la evolución por la ausencia de depredadores terrestres.²²

Los hurones debieron de llegar a Estados Unidos con los barcos de vela del siglo XVIII, donde eran útiles —al igual que los gatos— para el control de plagas. Hacia el siglo XX ya se habían liberado miles de ellos por las granjas para tener controlados a los roedores y los conejos (práctica que cesó con la llegada de venenos químicos más efectivos). Al igual que en Australia, parece ser que la presencia de otros depredadores (y quizá la competencia con los mustélidos nativos) evitó en gran medida la propagación de los hurones salvajes por Estados Unidos.²³

DE TURÓN A HURÓN

Probablemente, las primeras fases de la domesticación de los turones fueran similares a las de los gatos, con alteraciones de comportamiento parecidas en su respuesta a los humanos y entre ellos. Al igual que en el caso de los gatos y de los mapaches urbanos, el primer paso fue alterar su respuesta a las personas, al introducirse en nuevos hábitats de construcción humana. Y al igual que ocurrió con gatos y mapaches, para explotar mejor el entorno humano, con su concentración de recursos, los turones tenían que volverse más sociables que sus compañeros del bosque. En este aspecto, hay pruebas sólidas de que los hurones han ido más allá de la mera plasticidad fenotípica de los mapaches, pasando a algo más parecido a los cambios evolutivos que hemos visto en los gatos.

Nadie querría meter el dedo en la jaula de un turón salvaje, ni siquiera en la de uno criado por humanos desde su nacimiento. Ni es probable que los híbridos de turón y hurón superaran esta prueba.²⁴ Los hurones puros, en cambio, permitirán la introducción de ese dedo y es más que probable que se froten contra él. Los hurones también tienden a reaccionar entre ellos de un modo más amistoso que los turones. Se les considera más sociales; se encuentran cómodos en compañía de otros y, por tanto, se les puede mantener en grupos sociales relativamente grandes.²⁵ Si se tuviera a los turones en esas condiciones, se produciría una carnicería.

Los cambios de conducta en la domesticación de los turones recuerdan mucho a lo sucedido durante la domesticación del gato salvaje, otro depredador solitario. Pero en una alteración de conducta particular —su capacidad para leer las intenciones humanas— los hurones superan ampliamente a los gatos domésticos y se acercan más a los perros. En un estudio, los hurones obtuvieron resultados igual de buenos que los perros en la interpretación de los gestos humanos para encontrar comida escondida. En cambio, los híbridos de turón y hurón criados en las mismas condiciones no consiguieron aprender a usar esas pistas.²⁶

Un factor clave para leer las intenciones humanas, tanto en perros como en hurones, es la

tolerancia a la mirada humana. El contacto ocular es el primer paso en este tipo de comunicación interespecífica. Pero este también se considera un comportamiento agresivo en muchos mamíferos. Nuestra gata, Smoke, usa la mirada para controlar la conducta de su hermano Sylvester, que es más grande que ella, especialmente cuando él juega con demasiada dureza, pero también cuando le ocupa su rincón favorito para dormir. Yo también puedo someter a Sylvester con la mirada, o al menos hacerle sentir muy incómodo. Y esa incomodidad es una reacción típica a la mirada entre muchos animales, desde los primates a los turones. Evidentemente, el proceso de domesticación ha mejorado esa sensación de incomodidad en los perros, hasta el punto de que buscan activamente el contacto ocular de sus compañeros humanos. Curiosamente, lo mismo parece haber ocurrido con los hurones; toleran el contacto ocular mucho mejor que los turones o los híbridos de turón y hurón.²⁷ Es más, los hurones domésticos toleran mucho mejor el contacto ocular de sus compañeros humanos que de un extraño.

Resulta tentador especular con que esta particular convergencia sociocognitiva en perros y hurones tenga algo que ver con que ambos fueron criados para trabajar de forma coordinada con sus cuidadores humanos, a diferencia de los gatos. Pero recordemos que los zorros domésticos, que no fueron criados para estas actividades, también desarrollaron cierta capacidad de leer las intenciones humanas, como efecto secundario de la selección para la docilidad. Así que quizá no deberíamos pensar en la docilidad y en la capacidad de leer las intenciones humanas como rasgos independientes. La tolerancia al contacto ocular podría reflejar simplemente un alto grado de docilidad, que a su vez podría explotarse para la comunicación interespecífica cuando es beneficiosa para los humanos. Simplemente, los gatos no resultaron útiles de ese modo en ningún momento.

Es más, quizá deberíamos considerar la docilidad como una forma de socialidad interespecífica, que podría estar asociada evolutivamente de cierta manera con la mayor socialidad intraespecífica que observamos en gatos, mapaches y hurones. Es decir, la docilidad (como forma tanto de socialidad interespecífica e intraespecífica) podría ser un paquete. Una vez más, la respuesta al estrés podría ser el denominador común.

Aunque los hurones recuerdan físicamente a sus antepasados salvajes más que ninguna otra especie domesticada, también muestran otros elementos del fenotipo de la domesticación. Son significativamente más pequeños que los turones, por ejemplo. Pero la alteración física más marcada es el cráneo, que es más ancho y más corto que el de los turones. Como hemos visto, este tipo de cambio en la forma del cráneo, sumado a los cambios de comportamiento, es un indicador de pedomorfosis, la conservación de los rasgos juveniles en los adultos sexualmente maduros. De hecho, el hurón es en muchos aspectos un turón neoténico.²⁸

No obstante, tal como ocurre con muchos otros animales domésticos, los hurones también presentan el otro lado de la moneda pedomórfica: la progénesis, o el desarrollo sexual acelerado. Los hurones alcanzan la madurez sexual antes que los turones.²⁹

Al igual que el zorro plateado, el visón americano (*Neovison vison*) —que no hay que confundir con el visón europeo (*Mustela lutreola*)— ha sido criado durante mucho tiempo por su piel. Los visones de granja se crían de un modo muy parecido a los zorros: en jaulas individuales. El Departamento de Agricultura de Estados Unidos considera estos visones de granja animales domesticados, algo razonable, dadas las numerosas generaciones de selección artificial que han pasado para obtener un pelaje con características determinadas. Aunque están en una fase de domesticación bastante temprana, los visones ofrecen interesantes contrastes con los otros carnívoros domesticados que hemos considerado hasta ahora, porque en la selección nunca se ha buscado la docilidad.

El visón americano, en cambio, ha experimentado una especie de selección indirecta para la docilidad, ya que los ejemplares que se estresan menos en cautividad tienen más posibilidades de reproducirse en tales condiciones. (Lo mismo pasaba con los zorros plateados con los que empezó sus experimentos Beliáyev. Aquellos zorros originales quizás estuvieran genéticamente alterados por las muchas generaciones de existencia en cautividad).

Así pues, en el caso de los visones de granja, como en el de los zorros de granja, puede que los ancestros salvajes ya presentaran alteraciones genéticas. Sin duda, tal teoría facilitaría interpretar las diferencias entre visones de granja y visones salvajes. Pero desgraciadamente no podemos suponerlo. La plasticidad fenotípica complica las cosas. Es más que plausible que todas esas diferencias simplemente sean el resultado de los diferentes entornos en los que se desarrollaron los zorros de granja y los zorros salvajes. Hay numerosas pruebas, tanto en mamíferos domesticados como no domesticados, de que los fenotipos se alteran muchísimo en condiciones de cautividad simplemente a través de la plasticidad fenotípica.³⁰ Las alteraciones de conducta son el más evidente de esos cambios fenotípicos. Un lobo, un turón o un visón salvaje criado por los humanos desde su nacimiento se comporta de un modo muy diferente a un lobo salvaje criado en libertad. Esa plasticidad fenotípica no se limita a los rasgos de conducta. Se ha observado que muchos rasgos físicos, desde el tamaño total a la longitud de los miembros, también cambian en condiciones de cautividad.³¹

Así que no podemos suponer que cualquier diferencia física o de comportamiento entre los visones de granja y los salvajes reflejen nada más que la plasticidad fenotípica. Entre estas diferencias están el tamaño del corazón y del bazo, considerablemente más pequeños en los visones de granja que en los salvajes, a pesar de que los de granja suelen tener el cuerpo más grande.³² La reducción del tamaño del bazo y del corazón en los visones de granja podría ser resultado directo de su cría en jaulas, en lugar de poder moverse en libertad. La dieta diferente de los visones de granja también podría influir.

Asimismo, los visones de granja tienen el cerebro más pequeño que los salvajes, algo típico,

como hemos visto, de los carnívoros domesticados. Pero la diferencia en el tamaño del cerebro también parece existir en poblaciones tradicionales de visones asilvestrados.³³ Estas poblaciones suelen componerse de individuos escapados de granjas de visones, algo que desgraciadamente no es infrecuente, y que afecta negativamente a la fauna nativa de Europa, donde el visón americano no es endémico. Curiosamente, parece ser que los visones huidos también afectan de forma adversa a las poblaciones de visones salvajes de América del Norte.³⁴ Este efecto del visón asilvestrado sobre el visón salvaje no se debe a la ventaja que les pueda proporcionar su tamaño. Al contrario: los visones salvajes se imponen a los visones de granja y a los asilvestrados en situaciones de competencia. El problema parece ser una especie de contaminación genética de las poblaciones salvajes con los genes de los visones de granja, similar a la que se ha demostrado en los salmones de vivero.³⁵

En el visón de granja, la selección natural de muchos rasgos se ha relajado mucho, de modo que a lo largo de los años mutaciones que se habrían eliminado en estado salvaje persisten e incluso se vuelven más frecuentes con la deriva genética. Si, de pronto, un puñado de visones de granja escaparan, esas mutaciones serían una carga para cualquier población de visones salvajes de la región.

Tales efectos genéticos adversos prueban que los visones de granja han dejado atrás la fase de domesticación de la plasticidad fenotípica. A través de una relajación de la selección natural de muchos rasgos fenotípicos, se han ido convirtiendo en criaturas genéticamente diferentes. Pero tal como hemos visto hace falta algo más que alteraciones genéticas resultantes de la relajación de la selección natural para crear algo como un hurón, un gato o un perro. También hace falta una selección estricta de determinadas alteraciones fenotípicas, más allá de las que se puedan obtener únicamente mediante la plasticidad fenotípica.

DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA A LA DOMESTICACIÓN EVOLUTIVA

Durante las primeras décadas del siglo XX, se propusieron diversas ideas sobre formas posibles en que la plasticidad fenotípica se sitúa a la vanguardia del cambio evolutivo. Mencioné dos de ellas en el capítulo 1: la de Schmalhausen y la de Waddington. Pero antes incluso que Schmalhausen o Waddington, el psicólogo estadounidense James Mark Baldwin hizo su propuesta, denominada posteriormente «efecto Baldwin», que es la que nos proporciona un enfoque más fácil para esta cuestión.³⁶ (Es importante tener en cuenta que en la explicación siguiente simplificaré las cosas, pasando por alto en gran medida las diferencias sutiles entre esta y otras propuestas similares,³⁷ aunque en realidad esas diferencias son bastante considerables).³⁸

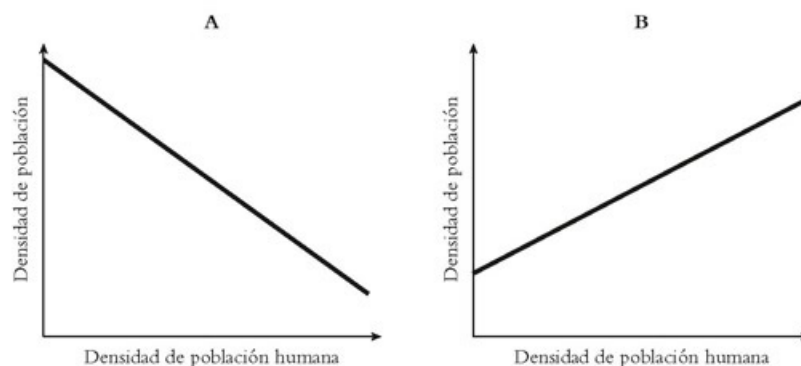


Figura 4.2. (A) Norma de reacción antes de la selección. (B) Norma de reacción después de la selección.

Para muchos, el «efecto Baldwin» hace referencia a la transformación evolutiva de una conducta aprendida hasta convertirla en un instinto,³⁹ pero esta simplificación, pese a no ser completamente incorrecta, pasa por alto la idea general de Baldwin sobre el papel de la plasticidad del comportamiento o fenotípica de cualquier otro tipo en la evolución.⁴⁰

Baldwin parte de la premisa de que la plasticidad fenotípica es un modo que tienen los individuos de adaptarse a un nuevo entorno en una generación. Pongamos que el nuevo entorno es el creado por la colonización humana. Nuestra especie hipotética tiene una norma de reacción como en la figura 4.2A, que representa su capacidad para sobrevivir en una variedad de ambientes, desde la ausencia completa de humanos a la presencia moderada de humanos. Aunque la supervivencia en un entorno humano es una respuesta que está dentro de la norma de reacción, está en un extremo. Es decir, que, aunque al menos algunos de los miembros de la especie pueden sobrevivir a la presencia humana, queda lejos de ser una situación óptima para la especie. La segunda parte de la tesis de Baldwin tiene que ver con lo que pasa después, que es un cambio en la norma de reacción, de modo que el entorno humano se acerca más a lo óptimo (figura 4.2B). Este cambio se consigue mediante la selección natural de la docilidad y la mayor socialidad, y quizá con un cambio en la dieta. Por efecto de esta selección, se produce un cambio en esta especie con respecto a esos rasgos, lo que la hace más apta para sobrevivir e incluso para prosperar en ese nuevo entorno.

El efecto Baldwin suele entenderse mal, interpretando que la norma de reacción se vuelve más llana (es decir, que la cantidad de plasticidad fenotípica disminuye como resultado de la selección natural de la tolerancia humana). En eso se basan las interpretaciones reductivas más habituales del efecto Baldwin como transición evolutiva del aprendizaje al instinto o, en este caso hipotético, como transición de una tolerancia facultativa a los humanos a una dependencia de ellos. No obstante, esta reducción de la plasticidad no es más que un resultado posible del efecto Baldwin. Aunque, esta reducción de plasticidad sí se da inevitablemente en la noción relacionada de

canalización a través de la asimilación genética de Waddington (y también en la de la selección estabilizadora de Schmalhausen).

En una serie de experimentos con moscas de la fruta, Waddington consiguió inducir varios cambios morfológicos ambientalmente. Por ejemplo, algunas larvas de moscas expuestas a un golpe de calor desarrollaron una estructura de alas alterada —estado llamado «ausencia de vena cruzada»— al llegar a la edad adulta.⁴¹ Waddington después seleccionó artificialmente moscas sin vena cruzada durante varias generaciones. A la decimocuarta generación, ya había conseguido moscas que no presentaran la vena cruzada sin el golpe de calor. El inductor ambiental original ya no era necesario; la norma de reacción es lo que Waddington llamó «canalización». Al mecanismo mediante el cual se produce la canalización, a través del cual se había canalizado la condición de la ausencia de vena cruzada, lo llamó «asimilación genética».⁴²

El efecto Baldwin y la asimilación genética pueden ocupar un papel destacado en el proceso de domesticación —a veces por separado, a veces conjuntamente—. En ambos casos, la plasticidad fenotípica canaliza la consiguiente evolución mediante selección natural. No obstante, probablemente el efecto Baldwin sea el puente más habitual desde la plasticidad fenotípica al cambio genético en el proceso de domesticación, aunque solo sea porque es aplicable de un modo más amplio a la evolución en general.⁴³

EL CAMINO HACIA LA DOMESTICACIÓN

En mapaches, gatos, turones y perros observamos diversas referencias en el camino hacia la domesticación. Los mapaches podrían representar la primera escala, la distancia a la que se puede llegar simplemente con plasticidad fenotípica, un punto por el que todos los animales domésticos deben pasar. Pero muchos animales que llegan a este punto de comensalismo humano nunca lo rebasan. Que los mapaches vayan más allá dependerá en gran medida de si los humanos los llegamos a considerar como algo más que una plaga. Tal como veremos en el capítulo 12, hasta hace poco ratas y ratones no habían superado este umbral.

Sin duda, los gatos, los turones y los perros han superado el punto de la plasticidad fenotípica, tal como demuestran las alteraciones de comportamiento con un gran componente genético. El efecto Baldwin y la canalización son dos mecanismos evolutivos implicados en las primeras fases de esta transición y, quizás, en otras posteriores. A menudo resulta difícil distinguir una de la otra, pero el efecto Baldwin por sí mismo parece explicar el aumento de socialidad (para con los humanos y con sus congéneres) en gatos y turones. Para hacer un examen concienzudo sería necesario comparar las normas de reacción de los hurones y los turones, y de los gatos domésticos y salvajes, respectivamente. La domesticación de los perros quizá también implique asimilación genética, dado que su dependencia de los humanos es más aguda. Pero incluso la socialidad de los

perros podría manifestar únicamente una variación en los valores medios y no un cambio en la inclinación de la norma de reacción.

La selección disruptiva y la variación genética críptica consiguiente (tal como se ha observado en los zorros de granja) facilitan los cambios genéticos resultantes del efecto Baldwin y de la asimilación genética. Los hurones y los gatos parecen haberse sometido a una nueva fase de selección estabilizadora de sus normas de reacción en estado domesticado. En el caso de los perros, parece que lo que ha prevalecido hasta ahora es la selección direccional, no la estabilizadora. No obstante, en el seno de cada raza, quizá la conducta social —y desde luego no los rasgos físicos— haya alcanzado un nuevo equilibrio a través de la selección estabilizadora.

Aquí concluye la sección sobre la domesticación de los carnívoros. A continuación, pasaré a animales de otra parte del árbol de los mamíferos, llamados en conjunto «ungulados». Este grupo incluye la mayoría de los mamíferos de granja más familiares. Los ungulados siguieron un camino hacia la domesticación algo diferente que los carnívoros, en parte porque servían para objetivos humanos diferentes, y en parte por sus historias evolutivas distintas previas a la domesticación. En realidad, ambos factores están relacionados. Las diferencias entre carnívoros domesticados y ungulados domesticados son instructivas, pero también lo son los parecidos, como el papel de la docilidad.

Pero antes de pasar a los ungulados, llega la hora de hacer un interludio evolutivo.

INTERLUDIO EVOLUTIVO

Al hablar de la evolución, es habitual subrayar su vertiente creativa, la miríada de formas en que los seres vivos consiguen afrontar los desafíos medioambientales con los que se encuentran. Y para una proporción cada vez mayor de animales de la Tierra, los desafíos medioambientales más acuciantes son los que plantea el hombre. Nuestros animales domésticos siempre han estado en la vanguardia en este aspecto. A primera vista, los animales domésticos pueden parecer arcilla en manos de los seres humanos, algo a lo que podemos dar la forma que queremos (la de un pequinés a partir de un lobo, o la de una vaca holstein a partir de un uro euroasiático). Pero la evolución también tiene un lado conservador que resulta imprescindible tener en cuenta para comprender la domesticación o cualquier otro proceso evolutivo. Pese a todas las diferencias evidentes, un pequinés conserva evidentes muestras de la herencia recogida de los lobos. En términos más generales, la historia evolutiva (o la genealogía) de una especie supone el trasfondo esencial sobre el que debería considerarse cualquier cambio introducido por la selección, sea esta natural o artificial.

A modo de ejemplo, consideremos la evolución de un animal no doméstico que queda fuera de la esfera taxonómica de este libro, centrado en los mamíferos. Se trata de un pez bastante singular, el dragón de mar foliáceo (*Phycodurus eques*), animal que presenta uno de los camuflajes más espectaculares de la Tierra. Los dragones de mar pertenecen a la misma familia que los caballitos de mar (signátidos), y se les parecen mucho. Presentan una forma corporal muy parecida, salvo por la cola no retorcida y el morro, más largo. Los dragones de mar también han perdido la mayor parte de sus aletas (incluida la de la cola, que es la que más ayuda a la mayoría de los peces a impulsarse, de modo que no son buenos nadadores). Para que estas pequeñas criaturas inmóviles puedan evitar ser devoradas por los numerosos peces de mayor tamaño con los que comparten hábitat, el camuflaje es esencial. Para los dragones de mar eso significa parecerse a las algas laminariales, ya que se pasan la vida flotando entre las algas frente a las costas del sur de Australia. Y el parecido de los dragones de mar con las algas laminariales es realmente notable. Su coloración se adapta a la perfección a las algas de la zona; también tiene unas elaboradas protrusiones que sobresalen de su cuerpo en diversos puntos y que imitan de forma asombrosa las hojas de las algas. Cualquiera que viera un dragón de mar solo, en un acuario desnudo, podría pensar que se trata de un trozo de alga.

Un camuflaje así supone una prueba evidente del poder de la selección natural. En este caso, queda absolutamente clara la finalidad de la selección —el parecido a las algas— y la eficacia de la selección resulta bastante clara. Richard Dawkins, en *El cuento del antepasado*, habla extensamente del caso del dragón de mar foliáceo.¹ Pero yo aquí quiero plantear otros factores que contribuyen al extraordinario camuflaje del dragón de mar, relacionados con su historia evolutiva, su genealogía, que se remontan a tiempos muy anteriores incluso a la aparición de los dragones de mar como especie. Resulta que estos factores genealógicos explican muy bien cómo llegaron a desarrollar un camuflaje tan bueno los dragones de mar foliáceos.



Figura 5.1. Dragón de mar (*Phycodurus eques*).

Tal como lo explica Dawkins, parece como si este animal surgiera *de novo*, a partir de un pez genérico ancestral, pero no es así, en absoluto. La selección que llevó al parecido con las algas de los dragones de mar foliáceos empezó a partir de un pez que ya se parecía más a las algas laminariales que el 99,9% de las más de veintisiete mil especies de peces existentes. El trabajo evolutivo que tuvo que hacer la selección natural para obtener ese parecido con las algas es mucho menor del que Dawkins hace pensar.

El enfoque de Dawkins, como suele suceder en los tratados de evolución más populares, se centra en el poder de la selección natural para transformar a los organismos convenientemente para determinados entornos. Sin duda, eso explica en gran parte por qué los dragones marinos acabaron pareciéndose tanto a las algas laminariales, pero la historia no acaba ahí. Lo que aporta un ser vivo a su entorno con su historia evolutiva previa también resulta crucial a la hora de determinar si responderá adaptándose a su entorno actual, y cómo lo hará. A esta dimensión interna de la evolución se la ha llamado «condicionamiento del desarrollo» o «condicionamiento

fitogenético», lo cual da a entender no solo opciones evolutivas que resultan más improbables a causa de factores genealógicos, sino también, como en el caso del dragón de mar foliáceo, adaptaciones evolutivas que se vuelven más probables. La inercia es, simplemente, la tendencia a moverse en la misma dirección. La inercia filogenética hace algo más que condicionar la evolución: la canaliza activamente. Y en el caso de los dragones de mar foliáceos, tal canalización por la inercia filogenética conducía hacia el camuflaje durante millones de años, antes de que existieran siquiera los dragones de mar.

Empecemos por el hecho de que los dragones de mar y los caballitos de mar, al igual que los peces pipa, pertenecen a la familia de los signátidos, que evolucionaron hace más de cincuenta millones de años. Al compartir ancestros comunes, los signátidos comparten también algunos rasgos. Uno de los más interesantes no tiene nada que ver con el camuflaje: se trata del cuidado de los huevos por parte de los machos. Durante la fertilización, las hembras les pasan los huevos a los machos, que los tienen en una bolsa especializada, donde se desarrollan de seis a ocho semanas. Este rasgo no se observa en ninguna otra familia de peces teleósteos, pero sí en todas las especies de peces pipa, caballitos de mar y dragones de mar.

Lo que sí guarda más relación con el camuflaje del dragón de mar es la forma de su cuerpo. Tal como señala Dawkins, la de los peces teleósteos en general varía muchísimo. Pero familiarmente suele mantenerse. Todos los signátidos tienen cuerpos muy finos y alargados, lo que hace que sean difíciles de ver incluso sin camuflaje cromático.

Quizá las herramientas de camuflaje más espectaculares de los dragones de mar sean sus excrescencias foliáceas, hechas de colágeno. En todos los signátidos resulta particularmente significativa la ausencia de escamas. La pérdida de las escamas es característica de los peces que se han vuelto sedentarios y que ya no precisan de la ventaja hidrodinámica que proporcionan las escamas.² El hueso dérmico y las escamas comparten algunos procesos de desarrollo, pero divergen en aspectos concernientes a la formación de los accesorios foliáceos de los dragones de mar.³ Tanto las escamas como los huesos dérmicos parten de núcleos de osificación (de desarrollo del hueso) en la dermis, pero en las escamas también se registra una contribución epidérmica de otras capas que más tienen que ver con la dentina y el esmalte de los dientes. Este último es una sustancia particularmente dura y muy mineralizada. Lo más significativo, con respecto al parecido a las algas, es que el esmalte no se presta a la formación de las protuberancias de colágeno en forma de hojas tan características de los dragones de mar. El desarrollo del hueso dérmico, en cambio, empieza con la formación de colágeno, que se conserva y se elabora de forma selectiva, no solo en los dragones de mar, sino también en muchos caballitos de mar (especialmente, en la región de la cabeza), al igual que en otras especies próximas con hueso dérmico, como los peces pipa fantasma o los caballitos de mar pigmeos.

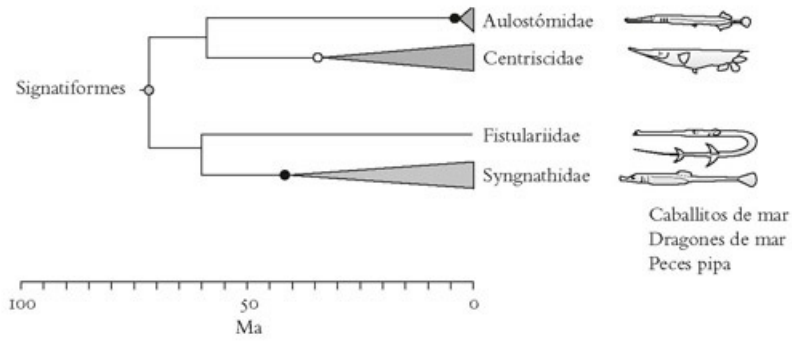


Figura 5.2. Árbol evolutivo de los signátidos y familias relacionadas. La forma alargada del cuerpo evolucionó en torno a los 70 Ma y se ha conservado desde entonces.

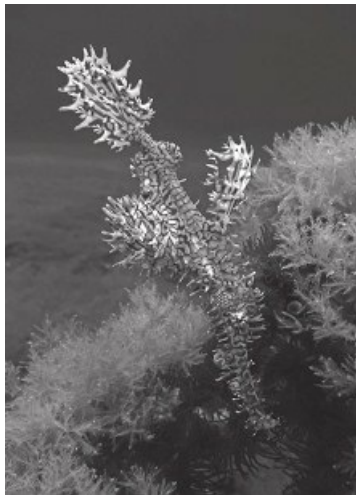


Figura 5.3. Pez pipa fantasma.



Figura 5.4. Caballito de mar pigmeo.

Aunque los peces con escamas nunca han desarrollado estructuras de colágeno de este tipo, sí

aparecen repetidamente en peces con hueso dérmico externo, sobre todo con funciones de camuflaje.⁴ La evolución de rasgos como estos adornos filamentosos es un ejemplo de lo que los evolucionistas llaman una evolución «convergente» o «paralela».⁵ La convergencia se suele atribuir a parecidos medioambientales que resultan en la selección natural de los mismos rasgos. No obstante, una vez más, esta explicación externalista es solo parte de la historia. Tal como hemos visto, las excrescencias filamentosas de los dragones de mar y otros signátidos, al igual que en otras familias de peces relacionadas se explican en gran medida partiendo de un rasgo común: la pérdida de escamas. Es más, este rasgo lo comparten gracias a que descienden de un ancestro común. Este tipo de rasgos se denominan «homólogos». Homologías como esta pueden provocar que especies aparentemente distantes respondan de un modo parecido a un entorno particular.⁶

A lo largo de este libro hablaremos de homologías que predisponen a todos los mamíferos, desde perros a renos, a desarrollar rasgos similares durante el proceso de domesticación. Este conjunto de rasgos, conocidos como «fenotipo de los domesticados» o «síndrome de la domesticación», incluye la docilidad, una mayor sociabilidad, una coloración variable (especialmente el color blanco), un tamaño más reducido, unos miembros y un rostro más cortos, orejas caídas y menores diferencias de género. El fenotipo de la domesticación es una forma de evolución convergente que se da en el entorno humano y solo en él. Aunque el entorno humano es necesario para la evolución del fenotipo de la domesticación, este no evolucionaría en especies tan diversas de no ser por determinadas homologías clave compartidas por todos estos animales por descender de un ancestro común. Aunque la homología siempre ha sido un concepto importante en la biología evolutiva, últimamente ha tomado especial protagonismo, con una renovada apreciación de la vertiente conservadora de la evolución.⁷

Esta vertiente conservadora de la evolución ha adquirido especial relevancia en el pensamiento evolutivo gracias a los avances en dos de los campos más dinámicos de la investigación de la evolución: por un lado, la biología evolutiva del desarrollo, más conocida como *evodevo*, por la contracción de su nombre en inglés; por el otro, la genómica. Ambas áreas de estudio plantean desafíos a la visión tradicional de la evolución, conocida como síntesis evolutiva moderna (véase el apéndice 5A en la pág. 277).

LA «EVO-DEVO»

La *evo-devo* se basa en la premisa de que todo cambio evolutivo en los organismos multicelulares es consecuencia de alteraciones de los procesos de desarrollo existentes. Gran parte de las investigaciones en este campo están relacionadas con los procesos de desarrollo que evolucionaron hace cientos de millones de años y que se han conservado en gran medida hasta la actualidad. Las diferencias entre estos procesos de desarrollo tan estables son la base de las

diferencias en las estructuras corporales básicas de los grandes grupos de animales existentes hoy en día, llamados «filo» o «tipo» —como el de los moluscos (caracoles, almejas, etc.), los artrópodos (insectos, crustáceos, arañas, etc.) o el de los cordados, el filo al que pertenecen los peces, las aves y los mamíferos—. Los famosos genes homeobox (Hox) tienen un protagonismo destacado en estas diferencias entre estructuras corporales.⁸

Los procesos de desarrollo que evolucionaron hace tiempo, como los que hacen que un cordado sea un cordado, se conservan mucho; son bastante inalterables, sencillamente porque toda evolución posterior de los cordados se basa en su existencia. Uno no se pone a cambiar los cimientos de una casa después de construir las paredes. Como regla general, cuanto más reciente es la evolución de un proceso de desarrollo, más vulnerable es este a la alteración de la evolución. Este libro trata sobre todo de procesos de desarrollo muy fácilmente alterables, como los que permiten que un lobo evolucione hasta convertirse en un pequinés. François Jacob llamó a estas alteraciones superficiales «jugueteo evolutivo». Para obtener un pequinés a partir de un lobo solo hay que jugar con los tiempos de un par de fases de desarrollo tardías. Los procesos de desarrollo básicos —como la maduración y la estructuración de las células, la formación de los miembros o la aparición de garras en los dedos— no cambian en absoluto durante la transición de lobo a pequinés.

En general, las alteraciones del desarrollo evolutivo nunca se hacen a lo grande; más bien suelen ser jugueteos de este tipo. Es una consecuencia natural de la increíble complejidad del desarrollo de los organismos y de su gran nivel de integración, por lo que cualquier alteración profunda muy probablemente podría resultar destructiva.

GENÓMICA

El campo de la genómica nació gracias a los recientes avances tecnológicos que posibilitaron secuenciar genomas completos en un periodo de tiempo relativamente corto. Por «genoma completo» entiendo la secuencia completa de ADN de un organismo, que consiste en miles de millones de pares de bases. Esta secuencia de bases suele denominarse «código genético», término que se acuñó cuando se creía que la mayor parte del ADN se componía de genes (es decir, secuencias que especifican la construcción de las proteínas). Ahora sabemos que ese planteamiento es bastante erróneo; la gran mayoría de ADN no codifica, en sentido estricto. Dicho de otro modo, la mayor parte del genoma no es «génico».

A la mayoría de los lectores les sonará el Proyecto del Genoma Humano, pero también se han secuenciado los genomas de muchos otros seres vivos, desde levaduras a peces globo. Dada su importancia económica y las posibilidades que ofrecían para el estudio de las enfermedades humanas, muchos de los mamíferos domésticos fueron de las primeras especies cuyos genomas se

secuenciaron. Esta información ha demostrado ser valiosísima por dos motivos: el primero, para determinar qué partes del genoma responden a la selección natural y artificial con la domesticación, y cómo lo hacen; y el segundo, para reconstruir la genealogía de las razas domésticas y las razas naturales (variedades autóctonas de especies domesticadas), tal como se describe en el apéndice 5B (pág. 281).

La importancia de la genómica en el estudio de la evolución ha sido enorme. Antes de la llegada de la genómica, los evolucionistas podían trazar el curso de la evolución únicamente observando cambios en genes determinados, que es como seguirle el rastro a la evolución de las lenguas humanas a través de palabras sueltas. Esta práctica tenía un valor informativo, pero era limitada, sobre todo porque la mayor parte de las palabras biológicas que se rastreaban eran nombres, cuando gran parte de la acción evolutiva se desarrollaba en los verbos. Los «verbos» serían las secuencias de ADN que controlan la actividad de los genes.⁹ Algunos de estos verbos son a su vez genes,¹⁰ pero muchos no lo son. Esta es una lección importante que nos da la genómica.

De esto nos dimos cuenta gradualmente, a medida que los biólogos evolutivos iban asimilando los datos genómicos. La primera sorpresa fue lo reducido del número de genes. Mucha gente esperaba que hubiera una correlación entre el número de genes y la complejidad, de modo que los seres humanos tendrían más genes que nadie; otros mamíferos unos menos, los peces menos aún, y los invertebrados todavía menos. Pero no fue así en absoluto. Los seres humanos tenemos más o menos la misma cantidad de genes que los peces globo, y no muchos más que los nematodos (lombrices). Aún peor, nuestros genes son más o menos los mismos que los de los peces globo, por no mencionar a perros y gatos. Que los genes (las secuencias de ADN que codifican las proteínas) se mantuvieran tan inalterados fue otra revelación.

Así pues, ¿por qué son tan diferentes los seres humanos y los peces globo? En la *evo-devo*, los genes se representan como una caja de herramientas.¹¹ La caja de herramientas genética básica de los vertebrados evolucionó hace mucho tiempo. Hay formas de hacerla mayor, como la duplicación de los genes, y aumentar el número de herramientas sin duda es importante. Pero la evolución es en gran medida la suma de mecanismos con que se usan las herramientas genéticas, determinados en gran parte por las partes del genoma sin codificación, considerado anteriormente en su conjunto como «ADN basura». Ahora sabemos que parte de esta «basura» desempeña un papel importante en la regulación de la actividad de los genes. El que nos diéramos cuenta de que parte de esa basura no es tal representa un cambio enorme en el pensamiento evolutivo.¹² Pero yo diría que el mensaje más importante que nos da la genómica, al igual que la *evodevo*, es el gran conservadurismo de la evolución, lo que explica que la genealogía nos aporte tantos datos.

Aunque Darwin es conocido sobre todo por el concepto de la selección natural, no es menos importante su metáfora del árbol de la vida, un modo muy útil de representar las genealogías ramificadas de los seres vivos.¹³ Del mismo modo que nosotros construimos árboles genealógicos para representar el parentesco de nuestros familiares, también lo hacen los biólogos evolutivos, pero a una escala mucho mayor. Podemos pensar en las especies existentes como hojas del árbol de la vida, relacionadas por la proximidad que hay entre ellas. La distancia entre las hojas también representa su historia evolutiva, que se puede trazar retrocediendo hacia el tronco del árbol.

La sistemática es el estudio de estas relaciones genealógicas, o filogenias, que a menudo se representan, más formalmente, como diagramas ramificados llamados «cladogramas» (clados = rama). Los clados se distribuyen jerárquicamente; cada nivel —en el cladograma, no en el árbol de la vida— representa una categoría taxonómica diferente, que va de especies a dominios. Las especies son la más natural (la menos arbitraria) de estas categorías taxonómicas, pero a los biólogos evolutivos les resultan útiles para reconocer a otras muchas. Actualmente, estas categorías taxonómicas están siendo objeto de análisis y revisión, sobre todo en lo respectivo a los niveles más basales. Pero llegados a este punto debemos considerar solo las categorías más tradicionales para llegar a la conclusión que buscamos: un «género» es un grupo de especies relacionadas; una «familia» es un grupo de géneros relacionados; un «orden» es un grupo de familias relacionadas; una «clase» es un grupo de órdenes relacionados. Y lo mismo ocurre con «filo», «reino» y «dominio», en ese orden.

Pero ¿qué sabemos, *a priori*, sobre los ancestros de nuestros mamíferos domesticados? Todos ellos pertenecen al mismo reino (animales), filo (cordados) y clase (mamíferos). Es decir, todos comparten, como descendientes de un ancestro común, unos rasgos evolucionados accidentalmente que son comunes a todos los animales (a diferencia de las plantas, etc.); y, más específicamente, a todos los cordados (a diferencia de artrópodos, moluscos, etc.); y, aún más específicamente, a todos los vertebrados (a diferencia de los tunicados, etc.); y, aún más específicamente, a todos los mamíferos (a diferencia de las aves, los peces, etc.).

Consideremos algunas de las homologías que distinguen a los mamíferos de otras ramas del árbol de la vida. Los mamíferos, que pisaron la arena evolutiva por primera vez hace unos doscientos treinta millones de años (mediados del Triásico, en la Era Mesozoica), se distinguen del resto de los seres vivos por un par de innovaciones evolutivas. Una es el pelo, elemento crucial para las altas temperaturas corporales y el consiguiente aumento de actividad, que a su vez propició modos de vida fuera del alcance de anfibios y reptiles. La alta temperatura corporal también era un requisito previo para el desarrollo de un cerebro grande, característico de los mamíferos.¹⁴ La segunda innovación clave fue la leche, que resultó en una mayor dedicación materna a cada cría y, por tanto, a un número menor de ellas. Un aspecto de esta mayor dedicación materna fue la dilatación de los cuidados maternos, más allá del tiempo que dedicaban los

reptiles, lo que creó unas oportunidades sin precedentes para la transmisión social de la conducta, especialmente de los comportamientos aprendidos.

Algo más relevante en relación con su domesticación es que todos los mamíferos no solo comparten las mismas hormonas, sino todo el sistema endocrino, desde los tipos de célula a los receptores o las respuestas. Uno de estos sistemas endocrinos ocupa un lugar destacado en el proceso de domesticación: el eje hipotalámico-hipofisario-adrenal (HHA), que regula la respuesta al estrés.

Los mamíferos también comparten algunas homologías cerebrales clave, entre ellas el sistema límbico, una serie de núcleos subcorticales interconectados que constituyen el sustrato neuronal de nuestras emociones. El miedo y la agresión son dos emociones cruciales para la domesticación: suavizarlas es la clave para lo que llamamos «docilidad».

CERDOS

Los cerdos son muy poco respetados en nuestra cultura, aunque posiblemente sean los más inteligentes de nuestros animales domesticados. Durante mucho tiempo, se les ha relacionado con la suciedad, la codicia y la glotonería. No obstante, la repulsa que suscitan no es universal. En gran parte de Asia, los cerdos siempre han sido criaturas bien consideradas. Y antiguamente también se tenía una visión mucho más positiva de ellos.¹ Odiseo fue un orgulloso criador de cerdos, algo que no le provocó demérito ninguno a ojos de sus contemporáneos. De hecho, en la Grecia micénica (Edad del Bronce griega: 1600-1100 a. C.), los cerdos se relacionaban con la fertilidad, la Luna y lo femenino, tal como simbolizaban las diosas Demetra y Perséfone, y posteriormente la diosa romana Ceres. Tras la transición masculina a las deidades del Olimpo, centradas en el Sol, durante el periodo dórico arcaico (760-490 a. C.), los cerdos siguieron siendo sagrados para Artemisa y Afrodita, y los jabalíes eran admirados como adversarios salvajes y feroces con los que los cazadores demostraban su valía, como en la famosa caza al jabalí de Calidón.

Los cerdos también eran admirados en el resto de la Europa pagana; ocupaban un lugar destacado en las religiones celtas, teutonas y nórdicas. El dios nórdico Frey, que encarnaba la fertilidad fálica, montaba en un jabalí; su hermana, Freya, iba en un carruaje tirado por jabalíes. Desde este punto álgido, la imagen del cerdo ha ido cayendo considerablemente por toda Europa. Quizás, al igual que ocurrió con los gatos, esa caída refleja su asociación con el paganismo en una Europa cristianizada. Quizá también tenga que ver con unas prácticas de aprovechamiento del cerdo más intensas, en las que los cerdos comían basura y vivían en condiciones miserables.

Sin embargo, en el resto del mundo, la imagen de los cerdos nunca sufrió, por mucha basura que pudieran consumir. Los cerdos están muy bien considerados en gran parte de Asia. La tercera encarnación de Visnú fue el jabalí Varaha, al que hay dedicados numerosos templos por todo el subcontinente. Varaha superó con creces a Noé, pues rescató a toda la Tierra de las inundaciones, no solo a sus habitantes; la recogió del fondo del océano cósmico con sus colmillos y la sacó a la superficie.

Los chinos, que reconocen la importancia del cerdo en el desarrollo de su civilización, se atribuyen la primacía en la domesticación del cerdo. El ideograma de «casa» se compone del

carácter del «cerdo» con el carácter del «tejado» encima.² El cerdo tiene un valor similar en el sureste asiático, con las notables excepciones de las poblaciones islámicas.

Es en las islas del Pacífico tropical, no obstante, donde la apreciación del cerdo alcanza su apogeo. Por gran parte de la Polinesia, los cerdos son considerados alimentos para los dioses, a quienes se les ofrecen en grandes cantidades. Los cerdos, y en particular los colmillos de los jabalíes, se asocian con la fertilidad y con otras cosas positivas, como la valentía. En el resto del Pacífico Sur, la formidable fuerza y agresividad del jabalí encuentran reflejo en las artes decorativas. El pueblo latmul, en la región del Sepik medio, en Nueva Guinea, crea unas máscaras espléndidas, de un tipo llamado *mai*, en las que ocupan un lugar destacado los colmillos de jabalí.³ (Véase figura 6.1). Y para la mayoría de los habitantes de Nueva Guinea, la riqueza se juzga sobre todo por el número de cerdos que se poseen.⁴ Cuando fui a investigar sobre el terreno a la provincia de Madang, en Papúa Nueva Guinea, me dijeron que tuviera especial cuidado de no atropellar a ninguno de los cerdos que campan a sus anchas y que cruzan la carretera constantemente; es mucho mejor matar al perro de alguien.

El nadir geográfico de los cerdos es Oriente Medio, donde el cerdo es tabú. Allí, una vez más, el problema parece radicar en la asociación de los cerdos con la basura y la impureza. Esta actitud nació en el Antiguo Egipto, pero no siempre fue así. En el Egipto predinástico se consumía mucho cerdo; en el norte, los cerdos se llegaron a asociar con el dios Seth. Parece que el consumo de cerdo se redujo progresivamente, hasta que hacia el Imperio Nuevo (1567-1085 a. C.) los cerdos pasaron a considerarse sucios, incluso al tacto.⁵ Mientras adoraban a los gatos, rehuían a los cerdos.

Hay quien achaca el cambio de actitud a la conquista de los adoradores de Osiris, del sur, que dominaron a los comedores de cerdo y adoradores de Seth.⁶ De hecho, tras la conquista, Seth se transformó en el malvado asesino de Osiris, cuya muerte vengaría Horus, en una historia crucial de la mitología egipcia.⁷ Hay quien cree que el tabú judío deriva del egipcio, al que Moisés estuvo expuesto durante su vida en la corte de Ramsés II.⁸ El hecho de que los judíos fueran pastores nómadas, lo que no permitía la cría de cerdos, también podría haber influido.⁹



Figura 6.1. Máscara mai.

El motivo esgrimido para el tabú del cerdo procede del Levítico —escrito hacia el año 450 a. C. (2460 AP)—, y de hecho parece bastante arbitrario. El problema de los cerdos, según el autor del Levítico, es este: los cerdos tienen las pezuñas hendidas, como las vacas, las ovejas y las cabras, pero no rumian como las vacas, las ovejas o las cabras.¹⁰ Según esta taxonomía religiosa, esa combinación de rasgos es evidentemente antinatural, incluso siniestra. Efectivamente, los cerdos se parecen en ciertas cosas a las vacas, las ovejas y las cabras, pero son muy diferentes en otras. Ocupan una posición taxonómica interesante, pero que, desde una perspectiva evolutiva, es perfectamente natural.

LA EVOLUCIÓN DE LOS CERDOS

Con los cerdos entramos en un nuevo orden de mamíferos, el de los artiodáctilos (*artio* = «par»; *dactil* = «dedos»), porque tienen un número par de dígitos en las patas (dos o cuatro). Hay varias familias de artiodáctilos (figura 6.2). Los cerdos y otros suidos salvajes, como los jabalíes, pertenecen a la familia de los suidos. Otras familias de artiodáctilos importantes son los bóvidos (vacas, ovejas, cabras y antílopes), los camélidos (camellos, llamas), los cérvidos (ciervos) y los jiráfidos (jirafas).

Los primeros artiodáctilos que aparecieron en el panorama evolutivo (hace unos 55 Ma) eran bastante pequeños, del tamaño de una liebre.¹¹ Se distinguían de los otros mamíferos en que tenían un número par de dedos (dos o cuatro), con un eje de simetría que pasa por entre los dos dígitos del centro. La innovación evolutiva clave de los artiodáctilos es un sistema de doble polea en los tendones de las patas, que limita en gran medida la rotación, pero que hace que el

movimiento hacia delante sea más eficiente, por lo que facilita los viajes largos. Todos los artiodáctilos —con la excepción de los camellos— tienen pezuñas queratinizadas (como las uñas) que les cubren los dedos.

Los cerdos y otros miembros de la familia de los suidos conservan muchas de las características primitivas de los primeros artiodáctilos. Por ejemplo, los cerdos tienen toda la serie de dientes de los mamíferos (incisivos, caninos, premolares y molares); en la mayoría de los artiodáctilos, los incisivos y los caninos están muy reducidos o han desaparecido. La alteración de la dentición refleja el hecho de que la mayoría de los artiodáctilos son estrictamente vegetarianos, lo cual se ve también en la especialización de sus estómagos para la rumia del bolo alimenticio. Los cerdos, no obstante, son perfectamente omnívoros; su dieta incluye —además de hojas y hierbas— frutas, verduras, insectos, hongos e incluso pequeños mamíferos, serpientes y lagartos. De ahí que no presenten la especialización dental y gastrointestinal de la mayoría de los artiodáctilos, que hace que, tal como observaron los primeros rabinos, no rumien. Pero los cerdos convierten el alimento en masa muscular de un modo mucho más eficiente que otros artiodáctilos más especializados, como las vacas, las ovejas o las cabras. Y este rasgo desempeñó un papel clave en su domesticación.

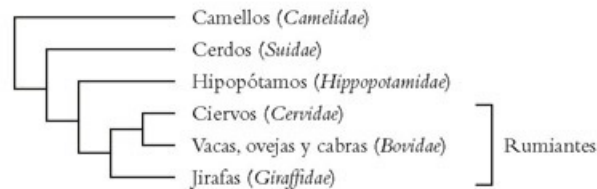


Figura 6.2. Filogenia de los artiodáctilos.

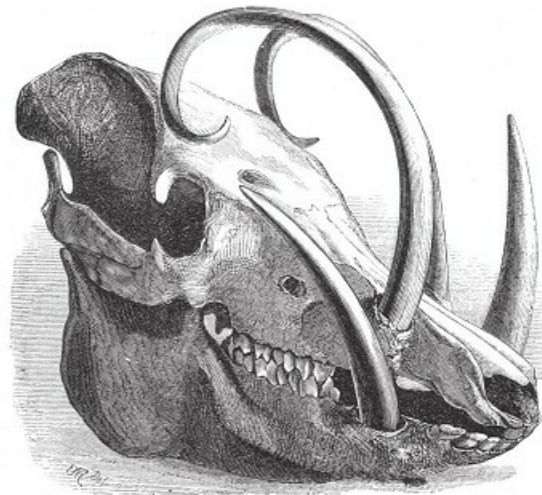


Figura 6.3. Cráneo de babirusa.

Otro rasgo clave de los suidos, que los distingue de la mayoría de los artiodáctilos, es la presencia de colmillos que crecen de forma continuada a lo largo de la vida.¹² Los colmillos inferiores tienen un papel especialmente importante en la defensa de los predadores: el lanzamiento de la cabeza hacia arriba a toda velocidad aumenta en gran medida el daño corporal que pueden infligir estos colmillos. Los colmillos inferiores también se usan en los combates entre machos por el dominio y el acceso a las hembras. Los colmillos superiores sirven como adornos sexuales para atraer a las hembras. El ejemplo más llamativo es el del babirusa (*Babirusa babirusa*) de Sulawesi. (Véase figura 6.3).

El género *Sus*, al que pertenecen los cerdos, nació en el sureste asiático hace unos 3,5 Ma.¹³ Los ancestros salvajes de los cerdos domésticos (los jabalíes salvajes) pertenecen a la especie *Sus scrofa*, que se originó en las islas del sureste asiático,¹⁴ de donde migraron desde el norte hacia el territorio continental por el istmo de Kra cuando el nivel del mar estaba mucho más bajo; de ahí colonizaron el sureste asiático, el subcontinente indio, el oeste y el noreste de Asia. Y, finalmente, Europa. En el transcurso de esta expansión territorial, los cerdos salvajes se diferenciaron en unas veinticinco subespecies. Estas subespecies se pueden dividir en dos grupos genealógicos, uno al este del territorio del *Sus scrofa* y otro al oeste.

LA DOMESTICACIÓN DEL CERDO

Probablemente, la domesticación del cerdo siguió dos rutas diferenciadas. La primera se parece a la de los perros y los gatos, ya que los cerdos se sintieron atraídos por los asentamientos humanos y sus basuras, e iniciaron el proceso de domesticación a través de la autodomesticación. Melinda Zeder define este proceso como la ruta «comensal».¹⁵ La segunda ruta hacia la domesticación del cerdo fue a través de la gestión humana de las poblaciones salvajes, con algo parecido al pastoreo al principio; luego, con el tiempo, llegó la cautividad completa. Con este proceso se domesticaron las vacas, las ovejas, las cabras y los caballos, y el ser humano tuvo más que ver con su iniciación.¹⁶ Las dos rutas hacia la domesticación no son exclusivas entre sí. Puede que se desarrollara cierto grado de comensalismo antes del pastoreo.

El *Sus scrofa* es único entre los grandes mamíferos domesticados en que, hasta la fecha, aún quedan grandes poblaciones en estado salvaje en buena parte de su territorio original. De ahí que, a través del proceso de domesticación, haya sido frecuente la introgresión de genes salvajes entre la población domesticada. Una de las consecuencias es que, en muchas partes del mundo, aún existe cierta relación genética entre poblaciones de cerdos domésticos, silvestres y salvajes.

Aunque la introgresión a veces dificulta la diferenciación de los cerdos salvajes, silvestres y domésticos, la existencia continuada de poblaciones salvajes ofrece una gran ventaja para los que

intentan trazar la genealogía de los cerdos domésticos en todo el mundo. Así pues, sabemos mucho más de los detalles de la domesticación del cerdo y de su consiguiente dispersión que de la historia de la domesticación de perros y gatos.

Con las pruebas arqueológicas de que disponemos, hace mucho que se sospecha que el cerdo se domesticó de forma independiente en el oeste de Asia y en China.¹⁷ Las pruebas genómicas apoyan los hallazgos arqueológicos, pero también señalan muchos otros puntos donde posiblemente se produjera una domesticación de forma independiente.¹⁸ Puede que la domesticación en China tuviera lugar dos veces, una entre los cultivadores de mijo del centro de China (el río Amarillo) y otra entre los cultivadores de arroz del sur (río Yangtsé), hacia el año 8000 AP.¹⁹ Paradójicamente, fue en el oeste de Asia, donde los cerdos son más despreciados, donde se dieron los primeros pasos hacia su domesticación, a partir quizá de hace unos once mil años.²⁰ Los cerdos domésticos del oeste de Asia se dispersaron al tiempo que lo hacía la agricultura, hacia el norte y luego hacia el oeste: Europa. Aunque los primeros cerdos domésticos del Viejo Continente procedían de Oriente Próximo, su legado genético ha quedado ensombrecido con el mestizaje con los jabalíes salvajes de la zona o, quizá, con cerdos domesticados de forma independiente procedentes de Europa central.²¹ Parece que los cerdos italianos derivan de los jabalíes de la región, lo que sugiere otro proceso de domesticación independiente en esa parte del sur de Europa. Se ha sugerido la posibilidad de otro proceso de domesticación independiente en la península Ibérica, dada las afinidades genéticas de las razas ibéricas y de los jabalíes de la región.²²

POSTERIOR DISPERSIÓN

El territorio del jabalí salvaje, ya extendido, se amplió mucho tras la domesticación. En realidad, esa dispersión humana quizás empezara antes de la domesticación. Jean-Denis Vigne, que descubrió los gatos enterrados en Chipre, también encontró huesos de cerdo en Akrotiri, que fue uno de los primeros asentamientos humanos en la isla.²³ Los cerdos no son nativos de Chipre, así que debieron de llegar transportados por los humanos, probablemente desde Turquía. Vigne data esos huesos en los años 11400-11000 AP, unos mil años antes de los primeros cambios morfológicos asociados con la domesticación. Además, afirma que los cerdos de Chipre indican un largo periodo de gestión humana de las poblaciones salvajes a partir del final del Pleistoceno (14000 AP). Cualquiera que sea la valoración que se quiera hacer de la interpretación de Vigne, está claro que la mayor parte de la dispersión de los cerdos por mano de los hombres más allá de su territorio original se produjo tras la domesticación.

Quizá la más interesante de estas dispersiones sea la que se produjo por Oceanía, por las islas del vasto Pacífico tropical, desde las Filipinas y Nueva Guinea, al oeste, hasta Hawái y la

Polinesia francesa, al este, donde mejor consideración recibieron los cerdos. La opinión más consensuada es que esta dispersión se produjo por acción de los mismos pueblos austronesios —y la cultura lapita— que llevaron a los dingos a Nueva Guinea y Australia. La colonización humana de Polinesia, en particular, fue la última fase de la épica migración humana iniciada en África hace sesenta mil años. No obstante, no todos se ponen de acuerdo en cuanto al camino tomado por los austronesios de Asia a Polinesia. La hipótesis más popular es la del «expreso de Taiwán a Polinesia», según el cual los austronesios se originaron en Taiwán hace unos tres mil años, migraron hacia el sur, a las Filipinas y Nueva Guinea; luego (tras descargar los dingos en el norte de Australia) se dirigieron hacia el este hasta llegar a Hawái y Rapa Nui (la isla de Pascua).²⁴ Los cerdos, no obstante, plantean un problema a esta teoría.

Y es que los cerdos de Polinesia, al igual que los de Filipinas y Nueva Guinea, no están relacionados genéticamente con los cerdos de Taiwán, ni con los modernos ni con los antiguos.²⁵ En cambio, todos estos cerdos domesticados tan dispersos descienden de una población de cerdos del sureste asiático, la «rama del Pacífico».²⁶ En los territorios de Nueva Guinea y hacia el este, nunca ha habido cerdos salvajes; los únicos son los domesticados de la rama del Pacífico. Los denominados «cerdos salvajes de Nueva Guinea», que ocupan un lugar muy destacado entre las culturas tribales de la región, en realidad son descendientes silvestres de cerdos domésticos transportados (junto con los dingos) por los granjeros lapita hace unos tres mil años. Dado que muchos de los grupos étnicos de Nueva Guinea llevan en la isla entre treinta y cuarenta mil años, los cerdos fueron una adquisición cultural relativamente tardía. En Polinesia, no obstante, eran una parte importante del bagaje cultural de los lapitas desde el principio, presumiblemente presentes ya —junto con perros y pollos— a bordo de los barcos de los primeros colonos austronesios.

Sin embargo, si efectivamente fueron los pueblos lapita los que distribuyeron los cerdos por esta parte del Pacífico, el tren que salió de Taiwán sería más bien un tranvía, no un expreso, con paradas en el sureste asiático (Java, Sumatra, Nueva Guinea y las islas Salomón), donde llegaron primero los cerdos de la rama del Pacífico (y quizá también los dingos), antes de alcanzar sus destinos en la Polinesia. También vale la pena destacar que los cerdos domésticos que se encuentran en Taiwán, al igual que los de las Filipinas, llegaron por China, obviamente con ayuda del ser humano.²⁷ Luego transportaron a estos cerdos derivados de los chinos a Micronesia, en el noroeste del Pacífico tropical. Esta segunda dispersión se ajusta más a la idea del expreso de Taiwán, pero con un alcance mucho más limitado.

La polémica sobre el origen y las migraciones de la cultura austronesia lapita sigue abierta. Aunque desde luego los cerdos no aportan la prueba definitiva sobre el asunto, sus peregrinaciones por mediación de los hombres, reconstruidas recientemente a partir de los análisis genómicos, sin duda deberían aportar datos al debate.

Dada la gran cantidad de centros de domesticación a partir de subespecies muy distintas, los cerdos domésticos se diferenciaron mucho de sus antepasados, mucho más que los perros o cualquier otro animal doméstico. Es probable que los cerdos se diferenciaron aún más genéticamente por efecto de la domesticación, al irse adaptando a los diferentes hábitats y culturas, y a través de la deriva genética. De ahí que, desde los primeros días, se crearan muchas razas naturales de cerdos distintas en el territorio natural de los jabalíes salvajes. Otras muchas razas naturales aparecieron cuando los humanos transportaron a los cerdos a lugares donde los jabalíes no habían estado nunca, como las islas del Mediterráneo, Nueva Guinea, el noreste de Australia y muchas islas del Pacífico, más tarde África y más tarde aún América y Nueva Zelanda. Aunque muchos de estos cerdos dispersados por el ser humano se volvieron silvestres, otros sirvieron como base para la aparición de razas naturales domésticas.

Al ir tomando cada vez más los humanos el control del proceso de cría y llegar a construir lo que ahora consideramos diferentes razas de estas razas naturales, la diferenciación genética de los cerdos se hizo aún más pronunciada, porque hasta hace relativamente poco la construcción de razas de cerdo era un proceso extremadamente localizado.²⁸ Históricamente, se produjeron pocos cruces entre cerdos silvestres separados por más de ciento cincuenta kilómetros.

Una poderosa fuerza contrarrestó esta tendencia hacia la diferenciación genética: la introgresión genética de poblaciones salvajes adyacentes.²⁹ En Europa, en cambio, los cerdos domésticos tenían más libertad para moverse a sus anchas, y la introgresión con las poblaciones salvajes fue más pronunciada. Eso, como ya hemos mencionado, acabó provocando la eliminación total del legado genético de Oriente Próximo. En poblaciones que se habían dispersado a lugares sin cerdos salvajes, no existía esa fuerza compensatoria.

Probablemente, fuera en China donde se dieron los primeros pasos hacia la transición de las razas naturales a las protorrazas. Y fue en China donde se registraron algunas de las alteraciones más marcadas en los cerdos, como la evolución de formas chatas (braquicéfalas) análogas a la del bulldog. Hacia finales del siglo XIX, cuando se desarrolló el concepto de «raza doméstica», China había producido más de un centenar de razas de cerdo diferenciadas.³⁰

En China, la cría de cerdos se mantuvo limitada al nivel local durante la mayor parte del siglo XX,³¹ tal como se refleja en las diferencias genéticas entre las razas Chinas de diferente localización geográfica que aún existen.³² En Europa se registró una mayor fluidez geográfica desde principios del siglo XVII, especialmente en el norte. Luego, a finales del siglo XVIII, la mezcla genética alcanzó un nuevo nivel, cuando se importaron a Europa cerdos del norte de China que se cruzaron con los del lugar, creando nuevas razas «mejoradas».³³ La mayoría de las razas europeas existentes reflejan cierto grado de ascendencia china, aunque eso varía. Las razas más comunes, como el Large White, el Hampshire y el Berkshire, tienen mucho ADN chino. De las

razas comunes, se considera que el Duroc, de pelaje rojo, es el que menos influencia china tiene, pero se originó en Estados Unidos.³⁴

Muchas de las razas europeas más antiguas que derivan de razas naturales locales sin ninguna influencia china están ya extinguidas o tienen poblaciones reducidas. Comprenden una gran porción de las «razas clásicas» que tanto han llamado la atención últimamente entre la comunidad culinaria. Entre ellas están la Gloucester Old Spot y la tamworth del Reino Unido, la mangalista de Hungría (originalmente de la península Balcánica), el cerdo vasco (también conocido como «limusina de culo negro») de Francia, la casertana y la calabrese de Italia, y el cerdo negro ibérico de España. Las razas clásicas, con o sin «sangre» china, están amenazadas sobre todo porque no son aptas para las prácticas de explotación superintensivas que predominan hoy en día en Occidente. En general, no crecen lo suficientemente rápido para la cría intensiva, o requieren demasiado espacio y recursos. El cerdo ibérico, por ejemplo, necesita aproximadamente media hectárea de bosque de dehesa por cerdo para que disponga de las bellotas necesarias para que después se puede extraer su célebre jamón.³⁵

Otro motivo para que ciertas razas mantengan el estatus de razas clásicas es un cambio en el modo en que se usa la carne del cerdo. Los cerdos son los únicos de los artiodáctilos domesticados de los que solo usamos la carne; pero en Europa muchas razas se especializaron por el tipo de carne que proporcionan. Las razas para tocino, como la mangalista, la Guinea Hog, o la large black, suelen tener cuerpos compactos y una gran proporción de grasa; los cerdos para beicon, como el Yorkshire o el tamworth, tienen el cuerpo largo y menos grasa. Otras razas intermedias, como el chester white, el Hampshire o el large white, a veces se llaman «de carne», porque se usan sobre todo para el jamón, el lomo y otros cortes. Pero, originalmente, eran más multiuso.

En principio, la Berkshire era una raza de cerdo para tocino que se fue haciendo más magra genéticamente tras la Segunda Guerra Mundial. Eso fue algo bueno para los Berkshire, porque otras razas para tocino fueron perdiendo popularidad a medida que el tocino fue sustituido en la cocina por la manteca. La mayoría de los cerdos para tocino se consideran cerdos de razas clásicas.³⁶

En realidad, otras razas denominadas clásicas son razas naturales, a menudo de poblaciones silvestres. Entre ellas están la kunekune de Nueva Zelanda, originalmente traída por los marinos europeos durante el siglo XVIII.³⁷ En Estados Unidos, hay varias de estas «razas» clásicas. Los exploradores españoles que llegaron a la costa del golfo introdujeron el mulefoot («pies de mula», llamado así por sus dedos unidos) en el siglo XVI. El Ossabaw Island Hog de Georgia (Estados Unidos) también llegó con los exploradores españoles, mientras que el red wattle, originalmente de Nueva Caledonia (Melanesia), fue un regalo de los franceses al estado de Luisiana.³⁸ Todas estas «razas» americanas se han convertido en estrellas de la cocina, igual que algunas de las antiguas razas europeas y americanas de cerdo para tocino, como la mangalista, la Guinea Hog, el

negro ibérico o el large black: su alto contenido en grasa hace que la carne sea más sabrosa. Además, que, hoy en día, los *foodies* prefieran el tocino a la manteca mejora las perspectivas para las razas de cerdo para tocino.³⁹

RASGOS DISTINTIVOS DE LA DOMESTICACIÓN

Quizás el primer cambio estructural de los cerdos domesticados fue el acortamiento del morro. Es especialmente pronunciado en algunas razas chinas del grupo taihu, como el meishan, que es el equivalente porcino del bulldog. También, como en el caso de los perros, se produjo un acortamiento general de los miembros y el rabo se rizó. De hecho, los jabalíes salvajes en realidad tienen el rabo bastante recto, mientras que el de cerdo doméstico tiende a rizarse, en algunos casos hasta crear un efecto de tirabuzón. Los cerdos silvestres suelen ocupar un lugar intermedio en este aspecto.⁴⁰

Luego está la cuestión del cerebro (o de la relativa falta de este). Los mamíferos domesticados, de los perros a los yaks, suelen tener un cerebro más pequeño que sus ancestros salvajes. Y los cerdos no suponen la excepción.⁴¹ Vale la pena destacar que las poblaciones silvestres, incluso las que lo son desde hace siglos, recuerdan más a los cerdos domésticos que a los jabalíes salvajes.⁴² El rasgo característico de la domesticación parece más indeleble que otras alteraciones estructurales. No obstante, no está nada claro que se traduzca en una disminución de la inteligencia. Gran parte de la reducción parece producirse en partes del cerebro relacionadas con el control motor y procesos sensoriales (visuales, acústicos y olfativos).⁴³ Las partes del cerebro relacionadas con el olfato se ven especialmente afectadas con la domesticación de los cerdos. Las poblaciones de cerdos silvestres conservan el déficit olfatorio de los cerdos domésticos.⁴⁴

Otros componentes del fenotipo de la domesticación, como las orejas caídas, también están bien representados entre los cerdos domésticos.⁴⁵ Pero el rasgo de la domesticación más evidente y universal en los cerdos es el color del pelo. Los jabalíes salvajes tienen el color de pelo más común entre los mamíferos: un marrón rojizo en su mayor parte, negro en la punta y en la raíz. Este patrón de coloración se llama «del agutí», y permite camuflarse en una muchos entornos.⁴⁶ Los cerdos domésticos, no obstante, presentan una amplia gama de colores, del negro al blanco, con varios tonos de amarillo, marrón y rojo. Y la coloración se ha convertido en un rasgo importante en la definición de las razas.

El color blanco es el que más se aparta del tipo salvaje y el más característico de la domesticación de los mamíferos.⁴⁷ Entre las razas de cerdos completamente blancos se cuentan la chester white (Reino Unido), la large white (Reino Unido), la British Lop (Reino Unido), la Yorkshire (Reino Unido), y la landrace (Dinamarca).⁴⁸ El pietrain (Francia) es mayormente

blanco, mientras que el Hampshire (Estados Unidos), el Essex (Reino Unido) y el Berkshire (Reino Unido) tienen una gran franja blanca en la cintura, mientras el resto del cuerpo es marrón-negro. Otras razas, como la Hereford (Estados Unidos) o la Poland China (Estados Unidos) tienen pequeñas zonas blancas.

En general, la coloración blanca es más común en las razas europeas que en las chinas. El color característico de las razas chinas es el negro. Casi todas las razas chinas tienen algo de negro, y muchas, como la meishan, la tibetana y la xiang, son completamente negras.⁴⁹ La única raza europea completamente negra, la large black (Reino Unido), deriva de un cruce con razas chinas.⁵⁰ Los cerdos silvestres, pese a que tienden a regresar hacia una coloración propia de los cerdos salvajes, lo hacen muy lentamente. En lo referente a coloración, muchas poblaciones silvestres existentes siguen mostrando influencias de la población doméstica de la que derivaron.⁵¹

SELECCIÓN NATURAL, ARTIFICIAL Y SEXUAL

El rasgo en el que los cerdos silvestres más se parecen a los jabalíes salvajes y en el que más divergen de las razas domésticas son los colmillos de los machos. Estos colmillos evolucionaron originalmente en el contexto de una fuerte selección sexual, en la que los jabalíes competían con fiereza por dominar a otros machos (selección intrasexual) y por atraer a las hembras (selección intersexual). Un rasgo distintivo de la domesticación de los cerdos es la reducción de estos colmillos.⁵² Probablemente participaron en ello diversos factores. En primer lugar, y sobre todo, no hay duda de que los humanos que manipulaban a los cerdos considerarían que los colmillos eran algo indeseable. En segundo lugar, cuando los humanos se hicieron con el control del proceso de cría, eliminaron en gran medida la competición entre machos, y escogieron a los machos siguiendo criterios muy diferentes a los que usaría una cerda hembra. El resultado global es una reducción de la selección sexual, y también de las diferencias por sexo.

Esta reducción de las diferencias por sexo no se limita a los colmillos; con la domesticación el tamaño corporal de machos y hembras también tiende a converger.⁵³ Cuando los cerdos se vuelven silvestres, recuperan el antiguo régimen de selección sexual, y estas diferencias sexuales vuelven a aparecer. Los famosos jabalíes «razorback» del sureste de Estados Unidos son un buen ejemplo de este proceso. Los razorbacks son los descendientes silvestres de los cerdos domésticos traídos por los exploradores españoles a partir de la llegada de De Soto.⁵⁴ El nombre «razorback» hace referencia a una cresta de pelo rígido que les cubre la espina dorsal; cuando lo ponen tieso, es una señal de su disposición agresiva para con los otros machos. Si eso no basta, los razorbacks machos tienen unos colmillos que impondrían respeto a cualquier jabalí salvaje.

La neotenia originada a partir de la selección en busca de la docilidad también puede influir en

la reducción de los colmillos y otras diferencias sexuales entre las razas domésticas. Los colmillos son un carácter de desarrollo tardío, así que, si el desarrollo se ralentiza o se trunca, serán más pequeños o estarán ausentes.⁵⁵ La recuperación de los colmillos en los cerdos silvestres puede explicarse en parte por la reversión hacia una trayectoria de desarrollo típica del cerdo salvaje.

El acortamiento del morro, así como las orejas caídas típicas de muchas razas, también hacen pensar en la neotenia. Si es así, podríamos esperar encontrar cierta correlación entre la longitud del morro, la caída de las orejas y quizás el tamaño de los colmillos en las razas domésticas. Por lo que yo sé, estas correlaciones no han sido estudiadas.

No obstante, es posible que algunos cambios en el color del pelo reflejen una selección específica de los rasgos. En primer lugar, se produjo una reducción de la selección purificadora de la coloración críptica durante las primeras fases de la domesticación.⁵⁶ Como resultado, variantes genéticas que se dan con poca frecuencia en poblaciones salvajes se volvieron más frecuentes en las poblaciones domésticas. Es más, entre los cerdos domésticos algunas mutaciones cromáticas nuevas no se eliminaron, como ocurriría entre los cerdos salvajes. Una vez que esta variación cromática se hizo manifiesta, entraron en juego dos procesos, la deriva genética y la selección artificial. Las variantes de color locales podrían aumentar a través de la deriva en poblaciones relativamente aisladas (esto es, poblaciones aisladas de otros cerdos domésticos, cerdos silvestres y jabalíes salvajes). Y, lo que es más importante, los criadores humanos podrían seleccionar de entre las diferentes variantes cromáticas.

Uno de los aspectos más interesantes de la evolución del cerdo durante la domesticación es la influencia cultural en esta selección artificial, especialmente en lo referente a la coloración negra característica de las razas chinas. El color negro de los cerdos chinos parece reflejar una preferencia cultural que podría datar de los primeros días de la domesticación de los cerdos. Sin duda, estaba presente a principios de la dinastía Shang (Edad del Bronce china; 3000-1500 a. C.). Los cerdos ocupaba un lugar destacado en los sacrificios, tan importantes en la religión predominante; y el negro era el color que preferían los dioses. Dado que había que satisfacer a los dioses, en China hubo una intensa selección artificial del color negro.⁵⁷ El legado genético de los sacrificios de cerdos en la época Shang sigue siendo evidente en la coloración de los cerdos chinos de hoy en día.

Otros ejemplos universales de selección artificial específica de algún rasgo han tenido un papel determinante para el aumento de la productividad en la cría de cerdos. Es el caso de la maduración precoz, la cría en cualquier época del año, la aceleración del crecimiento y las camadas más numerosas.⁵⁸ Tal como vimos con el caso de los zorros domésticos, la maduración precoz y la pérdida de la estacionalidad en la cría pueden ser, en cierta medida al menos, efectos secundarios de la selección de la docilidad. Pero la selección artificial por parte de los criadores de cerdos sin duda acentuó ambos rasgos. El crecimiento acelerado de los cerdos domésticos en

comparación con los silvestres y los salvajes sin duda se debe a una selección artificial cada vez más intensa.⁵⁹ (Un motivo de que las razas clásicas hayan perdido terreno en el mercado del cerdo es que no crecen tan rápidamente como las razas «mejoradas». Su precaria existencia depende de las papilas gustativas de los *gourmands* más sofisticados). Por último, la selección artificial del tamaño de la camada ha aumentado el número de crías, de unas seis entre los cerdos salvajes a doce o más en las razas domesticadas.⁶⁰ Hemos conseguido crear cerdas que paren más crías de las que pueden amamantar.

LA DOMESTICACIÓN Y EL GENOMA DE LOS CERDOS

La genómica del cerdo está en una fase más temprana que la del gato (y mucho más temprana que la del perro). Algunos hallazgos preliminares destacados desvelan el rastro de la selección artificial. Pensemos en primer lugar en el color del pelo. Varios *loci* genéticos determinan el color del pelo, en cada caso con múltiples variantes o alelos. De los *loci* que contribuyen al color del pelo en los cerdos, el más conocido es el *MC1R*, que codifica un receptor de la melanocortina, el MC1R. La melanocortina desempeña un papel esencial en la pigmentación, y el receptor MC1R media en los efectos de la melanocortina. Cuando el MC1R está presente, los melanocitos (las células de color del pelo) se vuelven marrones o negros; cuando no está presente, adoptan un color entre amarillo y rojo. Diversas mutaciones han producido variantes de alelos del *MC1R* con una actividad diversa y que se asocian con colores de manto específicos en perros y gatos. En el caso de los cerdos hay seis alelos diferentes, cada uno asociado con un color diferente.⁶¹ Una de estas mutaciones se asocia con el color negro de los cerdos chinos. Un reciente estudio genómico demostró que la alta frecuencia con que se presenta este alelo en los cerdos domésticos chinos era el resultado de la selección artificial en busca de la coloración negra.⁶² Así que ahora ya podemos asociar una antigua práctica cultural china —los sacrificios de los cerdos— con una alteración genética específica que no tiene ninguna influencia en la productividad del cerdo.

Las mutaciones en un gen (llamado *KIT*) que codifica un receptor de un factor de crecimiento celular se asocian con la coloración blanca de las razas europeas.⁶³ Curiosamente, la rongchang, una de las pocas razas blancas chinas, no presenta esta mutación; por tanto, desarrolló su color blanco a través de una ruta genética diferente.⁶⁴ También cabe destacar que esta raza tiene la misma mutación del *MC1R* hallada en las razas negras, que de algún modo debió de ser contrarrestada. Ambas mutaciones, la del *MC1R* y la del *KIT*, indican que las razas chinas evolucionaron independientemente de las europeas.

Otras mutaciones se han asociado al crecimiento muscular,⁶⁵ al almacenamiento de grasa,⁶⁶ al desarrollo del cerebro, el olfato y la inmunidad,⁶⁷ entre otros rasgos. La mayor parte de estas mutaciones no se han podido relacionar con genes específicos y muchas, sin duda, se han

producido en secuencias de ADN no codificante. En el almacenamiento de grasa, por ejemplo, influyen varias mutaciones de ADN no codificante.⁶⁸ En este sentido hay que recordar especialmente un estudio realizado por los científicos del Instituto de Citología y Genética de Beliáyev, en Novosibirsk, sobre retrovirus endógenos porcinos, conocidos en inglés con un curioso acrónimo: PERV.⁶⁹

Los retrovirus endógenos son elementos genómicos que derivan en última instancia de infecciones víricas, tras las cuales los virus se incorporan al genoma. Con el tiempo, pueden acabar «domesticándose»; es decir, su capacidad de multiplicarse y moverse se ve restringida por las alteraciones en el resto del genoma. Una vez domesticados, pueden convertirse en elementos regulatorios que afecten a la expresión de los genes cercanos. Generalmente, los ERV tienen efectos adversos, al alterar redes regulatorias finamente equilibradas; pero al igual que las mutaciones, de vez en cuando provocan a su portador una ventaja selectiva. En los animales domésticos, la ventaja selectiva es el rasgo deseado por los criadores humanos. Por supuesto, cuando los ERV aportan una ventaja selectiva, su frecuencia aumenta.

Los investigadores rusos consiguieron distinguir cuatro grupos distintos de cerdos europeos, según la frecuencia con que aparecían diversos PERV: el grupo 1 era el de los jabalíes salvajes; en el grupo 2 estaban los cerdos productores de beicon; en el grupo 3, los productores de tocino y de usos múltiples; y en el grupo 4, los cerdos miniatura. Los jabalíes salvajes son los que menos PERV tienen, mientras que los cerdos miniatura son, con mucho, los que más. En los cerdos que se emplean para la producción de tocino, los investigadores rusos encontraron PERV asociados con genes implicados en el almacenamiento de grasa, y en los productores de beicon hallaron PERV que influía en el desarrollo muscular.

Los estudios genómicos también resultan útiles para determinar las relaciones genealógicas en la rama que ocupan los cerdos en el árbol de la vida. Las razas chinas ocupan una localización geográfica concentrada en el árbol genealógico.⁷⁰ Es lo que cabría esperar, dado que hasta hace bastante poco cada raza estaba confinada en la región en la que había evolucionado, gracias a la histórica tradición de los controles gubernamentales sobre el transporte de cerdos. En cambio, las prácticas de cría más liberales de Europa han complicado sobremanera las asociaciones geográficas-genealógicas en la región.

El cruce deliberado de poblaciones locales con cerdos chinos a partir del siglo XVIII complicó las cosas aún más desde el punto de vista geográfico. El ejemplo más reciente es una línea denominada «sintética» llamada «tia meslan».⁷¹ Esta raza se creó mediante cruces de jabalíes chinos (meishan × jiaxing) con cerdas europeas. Como era de esperar, el resultado se sitúa en el centro del árbol genealógico, a medio camino entre las razas europeas y chinas.

No obstante, el grado de introgresión genética de las razas chinas en las europeas varía mucho, y suele ser mucho menor que el de los cerdos tia meslan. El duroc presenta muy poca influencia china, al igual que numerosas razas clásicas. En general, en las razas europeas se observa una

tendencia norte-sur en relación con la influencia china: más en el norte que en el sur. Las razas del sur de Europa, especialmente las de Italia y de la península Ibérica, sí suelen formar grupos localizados en el árbol del cerdo, al igual que algunas razas del norte, pero mucho menos que las chinas. Todos estos resultados que muestran relaciones genealógicas deberían considerarse como algo muy preliminar, ya que se basan solo en partes muy reducidas del genoma.

EL CONSERVADURISMO DEL CERDO: UNA BUENA COSA

A pesar de los grandes esfuerzos de los diseñadores de cerdos, el cerdo doméstico se ha mantenido notablemente fiel a la herencia de sus ancestros salvajes. Es más dócil, por supuesto. Y los machos han sacrificado en parte sus colmillos. Pero, en su mayoría, las alteraciones estructurales son modestas o superficiales. Entre las modestas están el acortamiento del morro y de las patas; entre las superficiales, el color del pelo y la obesidad. En cuanto a conducta, el cerdo doméstico conserva el carácter adaptable y la capacidad de improvisación de los antepasados salvajes omnívoros de los que ha evolucionado. El comportamiento materno no ha cambiado, ni tampoco la lucha por el dominio y por la primacía en el mamar entre los cochinitos, con sus consiguientes efectos sobre el desarrollo posterior.⁷² Si acaso, la competencia entre los cochinitos es aún más intensa entre los cerdos domésticos, dado el aumento del tamaño de las camadas. Y, en algunos casos, la disminución del número de mamas. Hasta hace muy poco no hemos conseguido crear cerdos que no serían capaces de sobrevivir en estado silvestre. A lo largo de casi toda la historia de la domesticación del cerdo —al menos en Europa, sin duda—, los que se escapaban podían arreglárselas bien sin la ayuda del hombre. Y si los humanos desapareciéramos de la faz de la Tierra, a los cerdos no les iría mal (de hecho, les iría mucho mejor que a la mayoría de sus homólogos artiodáctilos más «avanzados»). En parte, esta capacidad de supervivencia sin los humanos es una prueba de su considerable inteligencia.⁷³ Pero también refleja el éxito de una estructura corporal básica que evolucionó en una fase muy temprana de la historia de los artiodáctilos y que se mantuvo viable incluso mucho después de que aparecieran en escena los rumiantes. El cerdo, tanto salvaje como doméstico, es un éxito evolutivo notable. Sin duda, merece mucha más admiración de la que suele despertar.

Un antídoto para cualquiera que aún tenga prejuicios contra los cerdos es una magnífica pintura de Jamie Wyeth que se encuentra en el museo Brandywine de Chadds Ford, en Pensilvania. Se titula, cómo no, *Retrato de un cerdo*. Y Wyeth le brindó a su modelo —una cerda rosada adulta— el respeto y la observación de los detalles característicos de los retratos humanos más realistas. La cerda —a la que llamaré Emily— aparece de costado, a nivel de los ojos, para dar su imagen más completa, desde el morro, algo arrugado; se ven sus robustas orejas, que apuntan hacia delante, y su rabo graciosamente rizado. Sus prominentes mamas denotan su feminidad. Quizás

Emily no sea noble, pero sin duda es una presencia cautivadora, con una potente personalidad. Y tiene una extraña belleza. He visitado el museo tres veces. Lo cierto es que, con cada visita, Emily me seduce aún más (véase figura 6.4).

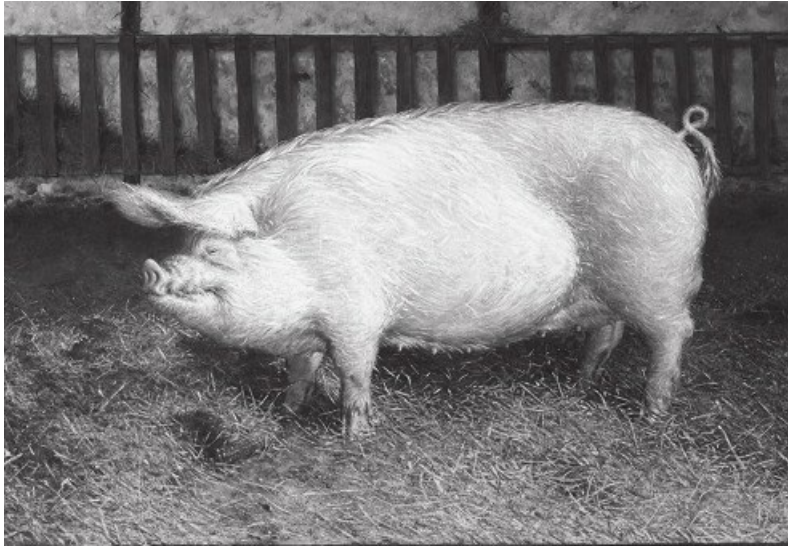


Figura 6.4. *Retrato de un cerdo*, por Jamie Wyeth.

Espero que la siguiente anécdota no socave mi intento por rehabilitar la percepción pública de los cerdos. Mientras pintaba a Emily, el dueño de la marrana le pidió a Wyeth que lo ayudara con una tarea. Durante la ausencia de Wyeth, Emily se zampó diecisiete tubos de pintura al óleo, altamente tóxica. Cuando volvieron, el pintor se la encontró cubierta de azul cerúleo... y se temió lo peor. Afortunadamente, el único efecto que tuvo el gusto tan poco selectivo de Emily fue una paleta cromática de excrementos sin precedentes. La resistencia es otro admirable rasgo de los cerdos.

RESES

Para la mayoría de los urbanitas, la imagen de las vacas lecheras pastando plácidamente en un entorno bucólico evoca una agradable nostalgia por los sencillos placeres de la vida rural. Artistas como Cuyp, Constable o Katz han desarrollado este motivo para crear un estado de ánimo o una emoción particulares, agradable pero no eufórica, cálida pero no ardiente: una sensación de reconfortante belleza. Esa, al menos, es la reacción que me provoca a mí. Pero la idea de ordeñar una de esas bestias a las cinco de la mañana en pleno invierno basta para sacarme de mi ensoñación de golpe. Esos simples placeres nos los hemos ganado a pulso con un duro trabajo.

Efectivamente, cuando pensamos en su origen, las vacas lecheras han sido un premio que nos ha costado ganar. Sus ancestros, los uros euroasiáticos, fueron no solo las criaturas más grandes que hemos conseguido domesticar los humanos, sino también las más formidables. En retrospectiva, esas plácidas vacas lecheras son una creación extraña (no tan extraña, quizá, como los perros pequineses, pero tampoco es algo que un extraterrestre inteligente hubiera podido predecir hace dieciocho mil años, cuando los humanos empezaron a dibujar a los uros en las paredes de las cavernas).

Esas pinturas tenían más de religioso que de creación puramente estética, eran la expresión de algo parecido a la reverencia. Y esa no es una emoción que solamos asociar con las vacas lecheras. Pero es que los uros hembra se parecían muy poco a las vacas; eran unas presas poderosas y peligrosas, pero aun así tentadoras.

El uro euroasiático está extinguido, así que para empezar a entender lo que inspiró esas pinturas de las cavernas, tenemos que considerar a algunos de sus parientes vivos: el búfalo africano, el gaur y el búfalo de agua de Asia, y el bisonte de Europa y América del Norte. Todas ellas son criaturas formidables. Un gaur adulto, por ejemplo, ahuyentaría hasta al tigre más grande, y lo mismo sucedería con un búfalo de agua. A los tigres generalmente no les vale la pena correr el riesgo de atacar a un gaur. Solo una nutrida manada de leonas bien coordinadas puede abatir a un búfalo africano macho, y no son pocas las que mueren intentándolo. En caso de éxito, la recompensa es grande, pero el riesgo es enorme. Lo mismo les pasaba a los humanos del Paleolítico que cazaban uros. Esa combinación de peligro o temor y de atracción magnética recuerda la célebre definición que hace de lo sublime Edmund Burke.¹

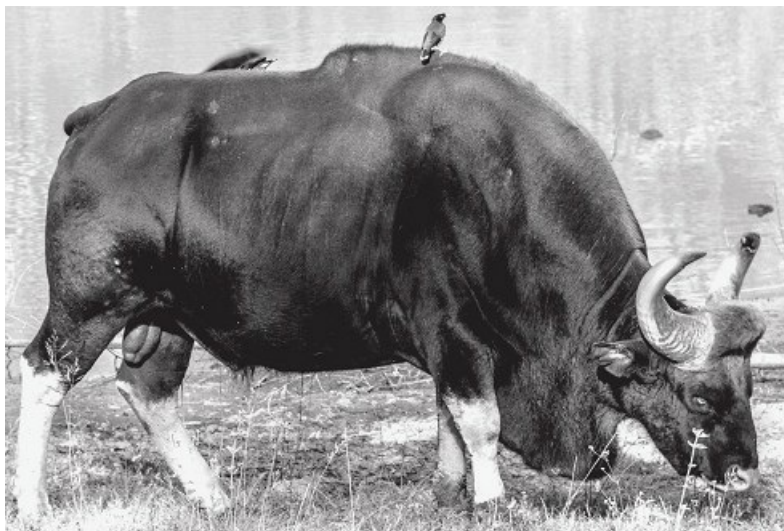


Figura 7.1. Gaur salvaje.

Lo sublime desaparece con la domesticación de cualquier criatura, y no solo porque la familiaridad da paso a lo mundano. El factor del temor que evocan criaturas tan diversas como tigres, lobos, tiburones blancos o uros también se esfuma con la llegada de la docilidad. Y las reses, al igual que las ovejas, son de los animales domesticados más dóciles. Este rasgo, no obstante, se presenta en una amplia gama de matices entre las diferentes reses. Las vacas lecheras están en el extremo más dócil del espectro; las reses criadas para carne tienden a serlo menos, y las razas que pastan libremente, como los toros longhorn de Texas, mucho menos.

En algunos casos, los seres humanos han detenido o han revertido la pérdida de este carácter sublime. Los vaqueros de rodeo se las ven con unas reses muy poco dóciles que al mismo tiempo son extremadamente atléticas y poderosas. Pero lo que más se acerca hoy en día a un cazador de uros es ese anacronismo conocido como el matador de toros.

Mi primera aproximación a las corridas fue a través de una divertidísima película de dibujos animados de Bugs Bunny llamada *Bully for Bugs*, en la que, de camino al valle de Coachella y la fiesta de la zanahoria que allí se celebra, Bugs acaba por error en Albuquerque y aparece en una plaza de toros. Allí tiene que ocupar el lugar de un torero cobarde que acaba de huir al encontrarse con un toro imponente delante. El tira y afloja en el conflicto entre Bugs y el toro es uno de los mejores trabajos de Chuck Jones. Aunque más tarde leí *Muerte en la tarde*, los dibujos de Looney Tunes siguieron siendo mi referencia sobre el toreo, más que Hemingway. Luego, un día de septiembre de 1993, me encontré en Sevilla, con un poco de tiempo libre; sin pensármelo mucho, me dirigí a la plaza de toros de la Real Maestranza, la más antigua de España.

A pesar de mi escepticismo, me contagié del entusiasmo de la multitud mucho antes de que apareciera el primer toro; era algo parecido a la excitación previa a un gran evento deportivo. Aunque, eso sí, los aficionados a los toros rechazan enérgicamente la etiqueta de «deporte» para

definir el toreo; algunos lo ven más bien como un «arte». Pero ese término también me pareció inapropiado, a pesar de algunos elementos propios del teatro y del ballet. Cada acto estaba ritualizado con mayor precisión que en una misa católica, pero el ambiente era el de un rito de la iglesia pentecostal. En muchos aspectos, la corrida me pareció una extraña combinación de las dos formas de culto. Para cuando el acicalado torero se lanzó contra el debilitado y ensangrentado toro, tuve la misma sensación de desapego que siento en cualquier iglesia. Igual que cuando me sentaba en el banco de madera de niño, sufriendo aquella sarta de necedades que me lanzaban desde el púlpito, desconecté y dejé volar la mente.

En retrospectiva, creo que esta reacción de alguien tan desconectado del ritual religioso es una de las claves del origen de la corrida: el culto al uro, por contraintuitivo que pueda parecer, ya que en gran medida podemos situar el origen del espíritu de la corrida en la espiritualidad de los cazadores del Paleolítico, para quienes los uros eran, además de una fuente de carne, un objeto de veneración.

Los humanos tenemos cierta tendencia a ritualizar nuestras sensaciones de admiración (quizás a dominarlas, tal vez a canalizarlas hacia otro fin). En cualquier caso, los uros salvajes sin duda eran imponentes, y serían objeto de una conducta religiosa ritualizada. Las pinturas rupestres de Lascaux (17300 AP aprox.) no se hicieron solo por amor al arte, ni reflejaban simplemente un pensamiento mágico sobre la caza. (Cabe señalar que la fuente de carne más importante de aquella época, el reno, no aparecía representado en absoluto). Estas pinturas son, más bien, una expresión de veneración. Algunas de las más impresionantes, y las más grandes, son de uros.²

Una vez que se inició el proceso de domesticación, la veneración de las reses se vio limitada cada vez más a los toros. De Çatalhöyük, en Turquía, cerca del lugar donde se domesticaron los uros por primera vez, nos llegan unas representaciones muy fieles de toros domesticados. Datan del 9400-8000 a. C. aproximadamente, hacia el inicio del proceso de domesticación.³ Este interés especial por la masculinidad del uro, representada en el cráneo y sobre todo en los cuernos, se hizo más pronunciado con el tiempo en las deidades del oeste de Asia y Egipto, como es el caso de Apis (intermediario divino entre los humanos y Ptah, y más tarde Osiris), Moloch y Baal de Canaán, y el Minotauro de Creta. Los israelíes, que tanto odiaban a Baal y Moloch, inicialmente representaron a Yahvé como un toro.⁴ Tal como suele ocurrir en el terreno de lo sacro, los objetos de culto se convirtieron en objetos de sacrificio. Al ir evolucionando las deidades, los animales con que eran representados en muchos casos se convertían en la especie elegida para los sacrificios, y se sacrificaron muchos toros en honor de Yahvé, Zeus/Júpiter y Mitra, en Persia.

Más tarde, otros rituales simbólicos reemplazaron al sacrificio. Uno de los más curiosos de estos rituales fue el «salto del toro», que desarrollaron especialmente en la Creta minoica. El salto del toro, impresionante gesta atlética, también era un rito religioso.⁵ El atleta —o acróbata— agarraba literalmente al toro por los cuernos; cuando, como reacción natural, el toro levantaba la cabeza, el acróbata salía disparado dando una voltereta, y el objetivo era aterrizar con los pies

detrás del toro o sobre su grupa. Si no ejecutaba bien el movimiento, la consecuencia podía ser una cornada, probablemente mortal. El arqueólogo Arthur Evans, que fue el primero en descubrir pruebas de esta actividad al desenterrar el denominado *Fresco del toreador* en Knossos, fue el hombre que puso a esta cultura el nombre de «minoica», en recuerdo del mítico rey Minos, que pidió a Dédalo que construyera el famoso laberinto donde confinó al Minotauro (mitad toro, mitad humano) adorado en la isla.

Sin embargo, el salto del toro no era exclusivo de Creta; también se practicó por gran parte del oeste de Asia y quizás en Egipto. También se han registrado variantes dignas de mención en la India, que sobreviven hasta la actualidad en las regiones del sur del subcontinente. En la versión india, llamada Jallikattu, el objetivo es quedarse colgado de la joroba o de los cuernos todo el tiempo posible.⁶ Al igual que los toros de lidia, los del Jallikattu se crían especialmente para esta actividad; a diferencia de los de lidia, salen ilesos. No se puede decir lo mismo de los jinetes que participan en el Jallikattu.

Otra variante contemporánea del salto del toro se practica en regiones del sur de Francia, aunque con vacas, mucho menos peligrosas.⁷ Las corridas son una degeneración del salto al toro, igual que lo es el salto a la vaca; posiblemente, todos estos extraños rituales deriven de la admiración que experimentaban los cazadores del Paleolítico al contemplar una de las creaciones más espectaculares de la creación.

LA EVOLUCIÓN DEL URO

Al igual que los jabalíes, los uros son mamíferos pertenecientes al orden de los artiodáctilos, por lo que poseen un número par de dedos y tendones de doble patea en las patas. Los uros, no obstante, pertenecen a una rama muy diferente del árbol de los artiodáctilos, que incluye otros tipos de reses salvajes, como yaks, bisontes, búfalos de agua, bantengs y gaur, así como ovejas y cabras. Todos ellos son miembros de la familia de los bóvidos (figura 7.2). A los bóvidos, junto con las especies de otras familias de esta rama, como los ciervos (cérvidos) y las jirafas (jiráfidos), se les llama en conjunto «rumiantes».

Los rumiantes están mucho más especializados que los suidos en sus hábitos alimenticios (muy restringidos, de hecho, a vegetales de hoja). Esta especialización en una dieta tan baja en nutrientes se refleja en el sistema digestivo de los rumiantes, empezando por sus dientes. Mientras que los cerdos tienen toda la gama de dientes de los mamíferos, la mayoría de los bóvidos y otros rumiantes han perdido todos o casi todos los caninos y los incisivos, mientras que han desarrollado unos molares más elaborados.

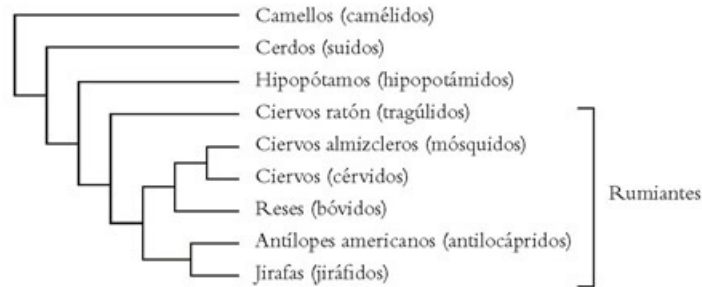


Figura 7.2. Filogenia de los artiodáctilos, mostrando las relaciones genealógicas de las familias principales, incluidos los bóvidos.

La adaptación clave de los rumiantes, no obstante, es un complejo proceso digestivo llamado «rumia» (literalmente «masticar de nuevo», de donde deriva también la acepción de repasar mentalmente algo, en una analogía figurativa). En el sistema digestivo de los rumiantes, el estómago se compone de entre una y cuatro cámaras: el rumen, el retículo, el omaso y el abomaso (figura 7.3).

Tras el masticado inicial, el alimento entra en la primera cámara (rumen), donde se mezcla con la saliva. En este punto, el material ingerido empieza a separarse en líquido y sólido (el bolo). El procesado continúa en la segunda cámara (retículo), tras lo cual el bolo es regurgitado para una segunda masticación. El bolo vuelve a entrar en el rumen (primera cámara) y prosigue la digestión, allí y en el retículo (segunda cámara), momento en que ya se ha vuelto muy líquido. Luego entra en la tercera cámara (omaso), donde el agua y los minerales son absorbidos y pasan a la sangre. El alimento pasa por fin a la cuarta cámara (abomaso), que es el equivalente del estómago humano, y allí es procesado tanto como lo sería en nuestro estómago, antes de pasar al intestino delgado, donde se absorbe la mayor parte de los nutrientes. Todo el proceso depende de una compleja fauna bacteriana, sin la que ni siquiera con cuatro cámaras se conseguiría digerir la celulosa, una de las sustancias bioquímicas más indestructibles de la naturaleza.⁸

La celulosa es uno de los principales componentes de las hojas y las hierbas. Los ecosistemas de pradera fueron expandiéndose en gran medida hasta hace unos 25-30 Ma.⁹ La prueba de que la rumia es un modo particularmente exitoso de gestionar la celulosa es que, en esa época, los bóvidos y otros rumiantes reemplazaron en gran medida a otros mamíferos herbívoros de gran tamaño que empleaban diferentes métodos digestivos (como caballos, titanotéridos, rinocerontes y tapires).¹⁰

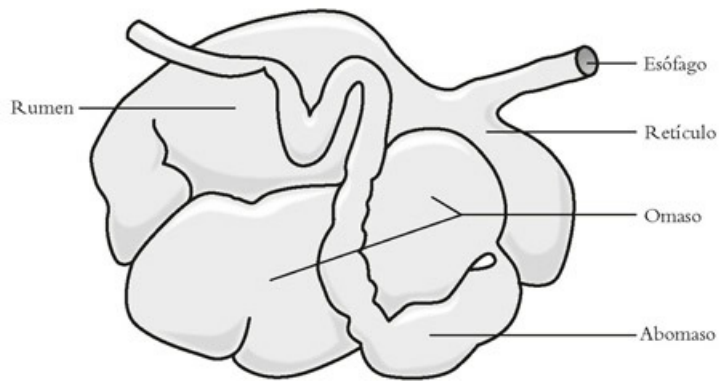


Figura 7.3. Estómago de la vaca, con sus cuatro cámaras.

El rasgo particular que distingue a los miembros de la familia de los bóvidos de las otras especies de artiodáctilos (incluidos los otros rumiantes) son los cuernos, en particular unos cuernos huecos permanentes. Sirven no solo para defenderse de los predadores, sino también en las competiciones entre machos por el estatus social o por las hembras, con combates ritualizados, pero a veces mortales. Como consecuencia de esta selección sexual, los cuernos de los bóvidos macho son mucho más grandes que los de las hembras.

Los bóvidos (figura 7.4) aparecieron en escena hace unos veinte Ma, aunque los cálculos basados en datos moleculares varían mucho.¹¹ Los primeros fósiles de un bóvido, el *Eotragus*, datan de hace unos 18,3 Ma.¹² Los bóvidos experimentaron una explosión de la especialización durante los siguientes cinco millones de años y siguen siendo los herbívoros dominantes hasta la fecha. (Más de la mitad de todos los artiodáctilos pertenecen a esta familia). Debido en parte a su rápida especialización, es difícil establecer con precisión la estructura exacta (puntos de divergencia entre géneros y especies) de la rama de los bóvidos.¹³ No obstante, las ramas principales no son motivo de discusión.

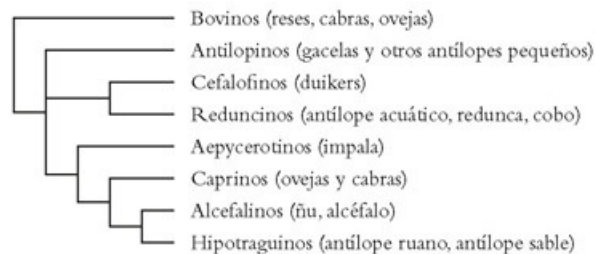


Figura 7.4. Filogenia de los bóvidos, con las dos ramas (tribus) principales. (Adaptado de Hernández-Fernández y Vrba, 2005).

Existen dos ramas principales dentro de los bóvidos: una que incluye a las ovejas, las cabras, algunos antílopes y los llamados antílopes cabra;¹⁴ y otra que incluye a los bóvidos salvajes, entre ellos los uros, los gaurs, los búfalos de agua, los yaks y los bisontes, así como grandes antílopes de cuernos en espiral como los kudúes y los elands. En la rama a la que pertenecen las reses salvajes (figura 7.5), los primeros que se separaron fueron los ancestros de los kudúes y los elands (género *Tragelaphus* y *Taurotragus*, respectivamente). El siguiente en separarse fue el búfalo de agua (*Bubalus*), seguido del bisonte (*Bison*). El resto de los bóvidos pertenecen al género *Bos*, que incluye el uro (*Bos primigenius*), el gaur (*Bos gaurus*), y el yak (*Bos grunniens*).¹⁵

El uro apareció por primera vez en la India hace 1,5-2 Ma, durante el Pleistoceno (la Edad de Hielo).¹⁶ De allí se extendió hacia el oeste de Asia. Del oeste de Asia, algunas poblaciones se extendieron al sur, hacia el norte de África, por Egipto. Otras poblaciones fueron hacia el norte y el oeste por la orilla norte del Mediterráneo, para llegar a España hace unos setecientos mil años. Las poblaciones del sur de Europa se extendieron hacia el noreste, durante los periodos templados, tras la retirada del hielo, y llegaron a Alemania hace unos doscientos setenta y cinco mil años. Siguió extendiéndose hacia el este, hasta ocupar gran parte de los bosques templados de Eurasia. Para cuando se inició su domesticación, los uros se habían diferenciado en tres subespecies (figura 7.6): una en el sur de Asia (*Bos primigenius namadicus*), una en el norte de África (*Bos primigenius africanus*) y una que ocupaba todo el norte de Eurasia (*Bos primigenius primigenius*).¹⁷

Desde el primer contacto del uro con los humanos, su entorno empezó a deteriorarse, por la caza y, en última instancia, por la pérdida de los bosques que componían su hábitat, lo que se aceleró con la llegada de la agricultura. El patrón histórico de la desaparición del uro está estrechamente correlacionado con la densidad de la población humana. Los uros se extinguieron primero en Oriente Próximo, luego en la India y más tarde en el sur de Europa. Paradójicamente, persistieron más en los últimos lugares a los que llegaron, que precisamente eran los que presentaban una densidad de población humana menor. Durante la época romana, los uros aún eran comunes en Francia (Galia) y otras partes de Europa Occidental y Central (aunque ya se habían extinguido en Italia). Julio César vio uros salvajes por primera vez durante su invasión de la Galia, y quedó fascinado. Algo exageradamente, exclamó: «En tamaño son algo menores que los elefantes [...] su fuerza y su velocidad son extraordinarias. No perdonan a hombre o bestia en que pongan el ojo. Es imposible obligarlos a soportar la visión de un hombre, o domesticarlos, ni siquiera si se los captura jóvenes».¹⁸

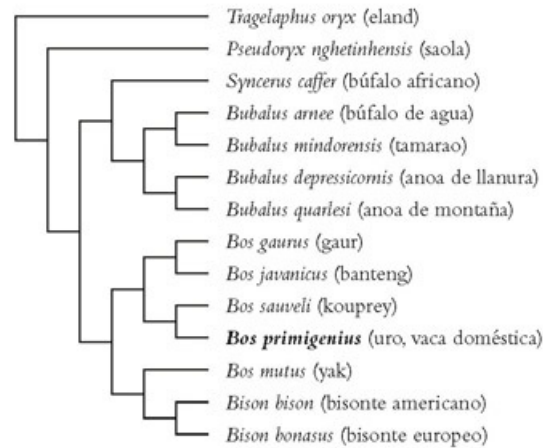


Figura 7.5. Árbol filogenético de la tribu bovini, a la que pertenecen todas las especies de reses salvajes (género *Bos*), junto al bisonte, el búfalo de agua, el búfalo africano y el yak. (Adaptado de Fernández y Vrba, 2005; 286, fig. 4).

Pero los uros franceses, como los del resto de Europa, se vieron condenados por la caza intensiva y la destrucción de los bosques en interés de la agricultura. Los últimos ejemplares de esta especie vivieron en los bosques del este de Polonia en la Edad Media. El último ejemplar de esta raza fue una hembra que murió en 1627.

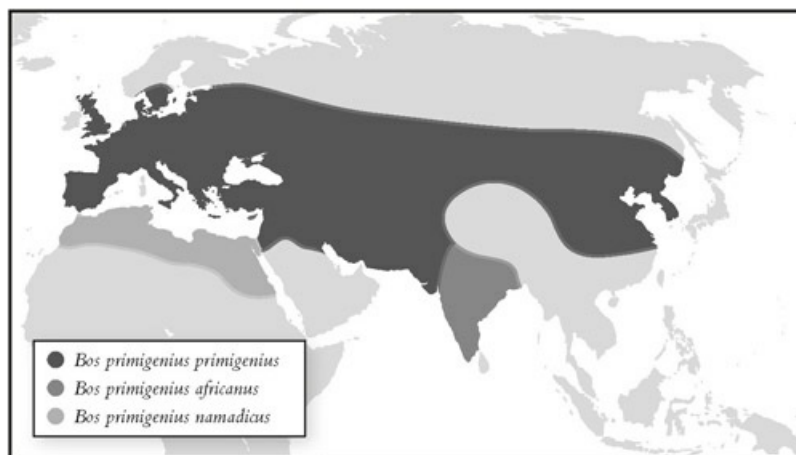


Figura 7.6. Mapa de la distribución de las tres subespecies de uro salvaje (*Bos primigenius*) antes de la domesticación. Adaptado de C. Van Vuure, 2005.

EL AUGE DEL URO DOMESTICADO

Evidentemente, a pesar de su veneración, los seres humanos eran una presencia negativa para los

uros salvajes. La única excepción (notable) eran los uros que conseguían demostrar su utilidad. Y a medida que los uros salvajes iban a menos, sus descendientes domesticados proliferaron; para cuando se extinguieron los salvajes, los domesticados se habían convertido ya en los grandes mamíferos más numerosos de la Tierra.

El trascendental proceso de domesticación se inició en dos lugares de forma independiente: en el Creciente Fértil de Oriente Próximo, y en los valles altos del Indo,¹⁹ y con dos subespecies diferentes: el *Bos primigenius primigenius* y el *B. p. indicus*. Los descendientes domesticados del *B. p. indicus* son las reses de tipo «cebú»; los descendientes domesticados del *B. p. primigenius* son conocidas como reses «taurinas». Hay quien cree que se registró otro proceso de domesticación en el norte de África con una tercera subespecie, el *B. p. africanus*,²⁰ pero la opinión generalizada es que las primeras reses domésticas del norte de África eran reses taurinas procedentes de Oriente Próximo.²¹

La domesticación se produjo antes en Oriente Próximo, probablemente en la región del alto Tigris, al norte de Irak, y en el sureste de Turquía.²² Desde allí, las reses taurinas domesticadas se expandieron en todas direcciones, pero sobre todo hacia el oeste, y luego hacia el sur y el norte, llegando así a Europa y al norte de África. Las reses domésticas aparecieron en Europa hacia el 9000 AP, cuando los granjeros del oeste de Asia migraron atravesando Grecia y los Balcanes.²³ Luego siguieron dos rutas diferentes hacia el resto de Europa: la del Danubio (al norte) y la del Mediterráneo (al sur).²⁴

El movimiento de las reses por la ruta del norte, desde los Balcanes al centro de Europa y por fin al norte del Viejo Continente, se vio facilitado por la migración de los pueblos agrícolas a regiones antes habitadas por cazadores-recolectores, que se vieron desplazados gradualmente.²⁵ Las razas descendientes de las pioneras del norte son distintas genéticamente de las razas descendientes de las que llegaron por la ruta del Mediterráneo, que predominan en el sur de Europa y llegaron principalmente por mar.²⁶

Las reses de tipo cebú presentan diferencias evidentes con respecto a las taurinas; tienen una gran joroba tras el cuello, y una amplia papada que les cuelga de la garganta. Los cebúes también tienen adaptaciones fisiológicas para el calor y las sequías, ausentes en las razas taurinas.

La domesticación de los cebúes siguió un camino algo diferente al de las reses taurinas. Es especialmente significativo que presenten una mayor diversidad genética que las reses taurinas.²⁷ Probablemente haya dos motivos que expliquen esta diferencia. En primer lugar, el *Bos primigenius primigenius*, subespecie de uro del que derivaron las reses taurinas, experimentó una reducción significativa de la población debido a la glaciación del Pleistoceno; el *B. p. indicus*, que vivía en regiones más meridionales no heladas, no tuvo este problema. En segundo lugar, los cruces con uros salvajes sucedieron mucho tiempo después del inicio de la domesticación, especialmente en el sur de la India, donde los uros cebú sobrevivieron más tiempo.²⁸ Por tanto, el

efecto «cuello de botella» asociado típicamente a la domesticación de todas las especies quedó algo amortiguado.

La domesticación de los cebúes se inició hacia el 8000 AP en lo que ahora es Pakistán;²⁹ también hay indicios de una domesticación secundaria en el sur de la India.³⁰ El cebú doméstico se dispersó enseguida por el subcontinente, y luego hacia el este, por el sureste asiático y el sur de China. Algunos llegaron bastante al norte, hasta el sur de Siberia y a Corea.³¹ Otros se dispersaron hacia el oeste, y llegaron a desplazar a las razas taurinas de gran parte de sus regiones de origen en dirección al oeste de Asia, probablemente favorecidas por el cambio climático hacia unas condiciones más áridas. El cebú llegó al continente africano hacia el 5000 AP, probablemente por mar. Parece que el primer desembarco fue en el Cuerno de África, desde donde se dispersaron al norte, al sur y al oeste, en compañía de pastores nómadas.³² En algún momento, quizás en Egipto, se cruzaron con reses taurinas y las cosas dieron un nuevo giro en el aspecto genético.

En las tumbas egipcias del 6000-5000 AP ya aparecían representadas reses taurinas de largos cuernos,³³ que actualmente sobreviven sobre todo en África Occidental.³⁴ Las reses taurinas de cuernos cortos, que reflejan una domesticación mucho más intensa, empezaron a representarse hacia el 4500 AP; aún predominan en el África mediterránea.³⁵ Las primeras representaciones egipcias de cebúes de cuernos largos proceden de la 12.^a Dinastía (hacia el 4000-3800 AP).³⁶ Estas reses empezaron a cruzarse con las taurinas de cuernos largos y de cuernos cortos desde el momento en que los miembros de las dos subespecies tuvieron ocasión de olisquearse, lo que creó un tipo de res africana particular llamada Sanga. Una última complicación genética fue la introducción, hacia el 1400 AP (670 a. C), de un nuevo tipo de cebú de cuernos cortos, gracias a la intervención de los mercantes árabes.³⁷ Estos cebúes también se incorporaron al puchero del Sanga.³⁸

No es de extrañar que los Sanga presenten una gran diversidad, no solo por las proporciones variables de genes taurinos y de cebú, sino también por las condiciones culturales y ecológicas extremadamente variables que influyeron en su selección.³⁹ Las reses Sanga suelen tener joroba sobre la nuca, pero es mucho más pequeña que la de la mayoría de los cebúes; sus cuernos varían mucho en tamaño, desde los mashonas de Zimbabue, sin cuernos, a los espectaculares cuernos de los ankole-watusi, orgullo de los pueblos tutsi de Ruanda-Burundi. (Véase figura 7.7).

DE LO SUBLIME A LO DOMESTICADO

La primera utilidad que se les encontró a los uros fue como fuente de carne. Llegó un punto, quizá coincidiendo con el momento en que los cazadores humanos iban volviéndose cada vez más sedentarios, en que adoptaron algo parecido a una táctica de conservación para asegurarse una

fuentes continuadas de carne de uro. Eso suponía cierto control sobre los uros salvajes, quizá creando determinadas condiciones para que los uros sintieran la predisposición para mantenerse cerca.

En esta fase no era necesaria una gran intervención humana, salvo quizá la de limitar de algún modo los movimientos del ganado por el bosque. Este periodo de gestión laxa quizá se prolongara durante mil años o más.⁴⁰ Cualquier cambio en estos animales salvajes protodomeesticados serían sutiles. No obstante, con el tiempo, los seres humanos adoptaron un mayor papel de gestión, confinando cada vez más y/o dirigiendo los movimientos de estas grandes y aún peligrosas criaturas. Hasta que no se alcanzó un nivel de control humano significativo, esta fuente de carne no pudo usarse de otros modos, como fuente de leche, para tirar carros o para arar los campos. ¿Cuánto se tardó?



Figura 7.7. Toro ankole.

Desde el punto de vista del enfoque tradicional, propuesto en principio por Andrew Sherratt, estos usos adicionales no evolucionaron hasta el final del Neolítico, hacia el 5000 AP, en Oriente Próximo, en lo que se ha dado a conocer como la «revolución de los productos secundarios».⁴¹ Esta hipótesis se ha visto amenazada recientemente con el hallazgo de residuos de leche en vasos cerámicos ya en el 10000 AP, época muy próxima al tiempo en que se cree que empezó la domesticación de las reses.⁴² No obstante, esa fecha parece imposible, porque por muy dóciles que fueran esos primeros animales domesticados, teniendo en cuenta que eran uros, sería necesario tener más valor que un saltador de toros para abrirles las patas y tirarles de las tetas. Es más, el escaso beneficio obtenido de aquellas tetas no justificaría el esfuerzo o el riesgo, salvo, quizá, por su valor simbólico.⁴³

No obstante, la producción láctica adquirió efectivamente importancia en algunas regiones

mucho antes del año 5000 AP. Hay pruebas sólidas de que en el noroeste de Turquía ya se procesaba y se almacenaba leche hacia el 8000 AP.⁴⁴ Quinientos años más tarde también se producía leche en el sureste de Europa.⁴⁵ Desde allí, esta práctica se fue extendiendo por la ruta del Danubio hasta llegar al noroeste de Europa, donde más tarde se desarrollaría hasta unos niveles sin precedentes.⁴⁶ El uso temprano de los lácteos es digno de mención, porque la producción de leche requiere una intensa gestión humana, así como un grado de docilidad superior al que se requiere para el ganado de carne.

Y tal como se observa en todos los mamíferos domésticos, fue la docilidad —la capacidad de tolerar la proximidad humana— el objetivo inicial de la primera selección natural y, posteriormente, artificial. Quizá la primera alteración física fuera la reducción del tamaño general. Los uros salvajes eran aún más grandes que los magníficos gaur (la especie de res salvaje más grande que queda). Los machos podían pesar más de mil quinientos kilos (tres veces el tamaño de un toro de lidia español); el tamaño de las hembras era de tres cuartas partes el de los machos, lo que sigue siendo mucho más que los toros domésticos más grandes que existen en la actualidad. Los uros también tenían las patas mucho más largas que sus descendientes domésticos, de una longitud casi como la altura del tronco. Tenían unos músculos particularmente fuertes en el cuello y en los hombros, especialmente los machos; el cráneo era mucho más grande y largo que el de las reses domésticas. Además, cargaban con unos cuernos mucho mayores.

Los cuernos de los uros también tenían una forma compleja, con tres curvas (figura 7.8); desde la base crecían hacia arriba y hacia el exterior, luego hacia delante y hacia el interior, y luego hacia arriba. Solo unas cuantas razas conservan una forma de cuernos parecida; una de ellas es el toro de lidia español. Pero el tamaño de cornamenta de los toros de lidia españoles es mucho menor que la de los uros, incluso después de que disminuyera. La máxima reducción de la cornamenta se consiguió en las razas sin cuernos.

En los mamíferos en general, de los zorros a los cerdos, uno de los primeros cambios que produce la domesticación es la pérdida de la coloración característica del animal salvaje, sobre todo a causa de una relajación de la selección natural. Y el uro no iba a ser una excepción. Quizás este rasgo sirviera a los primeros ganaderos para separar a las reses de los individuos salvajes. Dadas las circunstancias, tuvieron bastante éxito en evitar la introgresión genética, incluso en los lugares donde los uros salvajes eran comunes y el ganado doméstico pastaba con relativa libertad.⁴⁷ El principal peligro, en ese aspecto, serían los machos salvajes. Las hembras de uro salvaje sin duda preferirían a los machos salvajes en lugar de los toros domésticos, relativamente flacuchos, pero los machos salvajes, al igual que los jabalíes salvajes, no serían tan selectivos. Era especialmente importante evitar que esos toros salvajes introdujeran sus genes entre la población doméstica, lo que quizá supusiera muchos sacrificios en las primeras fases de domesticación.

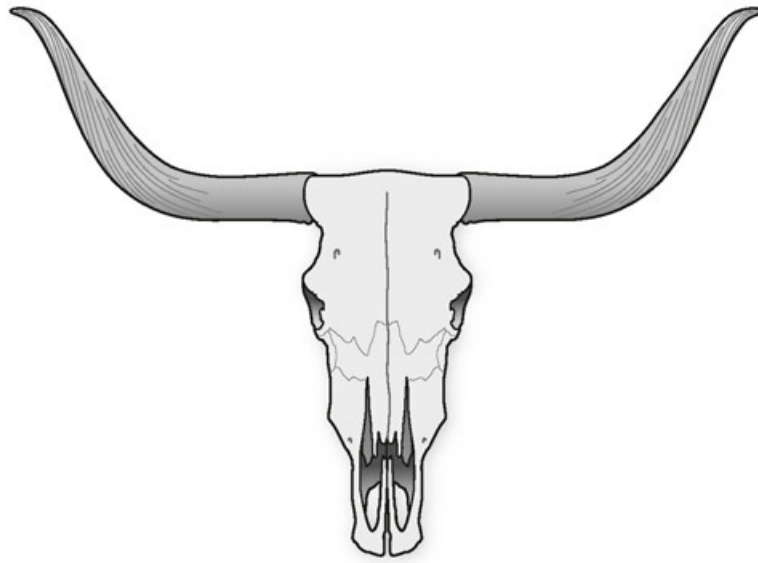


Figura 7.8. Los cuernos de uro tienen tres curvas características.

Los uros tenían una coloración característica parecida a la de los gaurs. Las hembras y los machos jóvenes eran de un marrón rojizo intenso; los machos adultos se volvían mucho más oscuros, casi negros, con una franja brillante sobre la columna. Una vez más, es un patrón de colores que raramente presenta el ganado doméstico. Muchas razas, como la holstein, tienen manchas; otras como la white park o la chianina, son casi completamente blancas. Y el blanco, tal como hemos visto, es el color más característico de la domesticación.

El dimorfismo sexual de la coloración también se ha perdido en casi todas las razas parecidas al uro, y otras diferencias sexuales fueron a menos durante el proceso de domesticación. El tamaño corporal de machos y hembras fue convergiendo, por ejemplo, al tiempo que ambos se volvían más pequeños.⁴⁸ Lo mismo ocurrió con el tamaño de la cornamenta. Los machos también adoptaron una conducta más parecida a la de las hembras, mucho menos agresiva que la de sus ancestros salvajes y, por tanto, más sociable. Al igual que en los cerdos, toda esta convergencia sexual se alcanzó a través de una selección sexual relajada en el entorno humano. No hay duda de que, en algunos casos, esta tendencia aumentó mediante la selección consciente en busca de toros más mansos.

La reducción de las diferencias sexuales también puede ser un efecto secundario de la selección en busca de la docilidad, lo que, tal como hemos visto, suele producirse mediante alteraciones neoténicas en el desarrollo. Los machos se desarrollan más lentamente que las hembras, y maduran de dos a tres años más tarde que ellas; de ahí que la neotenia debiera afectarles más, especialmente en los rasgos de desarrollo más tardío, como los cuernos. La reducción general del tamaño de cuernos en ambos sexos también puede ser un rasgo neoténico, al igual que el

acortamiento del morro y las patas, que forma parte del paquete del fenotipo doméstico. La evolución de razas de cuernos cortos o sin cuernos puede reflejar una alteración heterocronica más específica en el desarrollo de los cuernos.

Sin embargo, muchos rasgos del ganado doméstico son un resultado evidente de la selección artificial en busca de rasgos específicos, sobre todo el de la producción de leche. Pensemos que las ubres de un uro salvaje hembra no se veían a cierta distancia, lo que contrasta claramente con las grotescas mamas tumescentes de una holstein moderna. Gran parte de la selección artificial se destinó al aumento del tamaño de esas ubres y al consiguiente aumento de producción de leche.

La leche beneficiaba la dieta humana en diversos aspectos. Es una fuente de alimento completa, tal como puede confirmar cualquier cría de mamífero. También es rica en calcio, especialmente importante para las poblaciones septentrionales con poco sol, donde los bajos niveles de luz ultravioleta provocaban deficiencias de vitamina D y, por tanto, bajos niveles de calcio.⁴⁹ El agua de la leche también puede ser importante durante tiempos de sequía.⁵⁰ Estas tres ventajas pudieron influir en diferente medida en el desarrollo de la industria láctea, no solo en Europa, sino también en el norte de la India y en el África oriental, así como en Oriente Próximo.⁵¹

No obstante había un problema que superar antes de que los lácteos puedan convertirse en un importante componente de la dieta: la lactosa, el azúcar más presente en la leche. La lactosa no es un problema cuando somos jóvenes, porque por naturaleza tenemos altos niveles de lactasa, enzima que la descompone. No obstante, al madurar, los niveles de lactasa disminuyen en la mayoría de seres humanos, y aparece la intolerancia a la lactosa, que presenta síntomas como los trastornos gástricos. Así pues, para que la producción de leche pudiera avanzar más allá de una fase rudimentaria, se necesitaba una alteración biológica en las poblaciones humanas que criaban vacas; algo que hiciera que la lactasa persistiera hasta la edad adulta. La supuesta mutación que provocaba la persistencia de la lactasa se identificó por primera vez entre los europeos del norte.⁵² La frecuencia de este alelo declina hacia el sur de Europa, donde la leche de vaca es mucho menos importante en la dieta.

Vale la pena destacar que la misma mutación que provoca la persistencia de la lactasa entre los europeos del norte se ha identificado también en poblaciones productoras de leche del norte de la India.⁵³ Es poco probable que esta mutación se originara independientemente; es probable que hubiera una población ancestral común, pero no está claro dónde estaría localizada. Quizá fuera en el noroeste de Turquía, donde se desarrolló por primera vez la producción de leche, pero no necesariamente.⁵⁴ Los primeros consumidores de leche probablemente fueran intolerantes a la lactosa.⁵⁵ Independientemente de dónde apareciera y se extendiera originalmente la mutación causante de la persistencia a la lactasa, de allí parte de la población debió de migrar hacia el sureste, mientras que otros se dirigirían al noroeste.⁵⁶ En la India, como en Europa, se observa una disminución de esta mutación hacia el sur, donde el consumo de leche es mucho menos importante.⁵⁷

No obstante, actualmente, esta mutación no está presente entre los pueblos productores de leche de África Oriental.⁵⁸ Ni tampoco entre los pastores beduinos de Arabia Saudí y el Sinaí, que también obtienen muchas de sus calorías de los lácteos. En lugar de eso, presentan otras mutaciones con las que han obtenido el mismo efecto de conservar la lactasa. Los pastores africanos son un ejemplo especialmente ilustrativo, ya que suelen vivir junto a tribus que no consumen leche, o que consumen muy poca, y no presentan esas mutaciones.⁵⁹ Del mismo modo, poblaciones árabes urbanas como las de los palestinos presentan niveles bajos de la mutación que tan común es entre los pastores beduinos que viven cerca de ellos.⁶⁰ La persistencia de la lactasa en Europa y África es un caso de evolución convergente en los humanos provocada por condiciones ambientales similares; en este caso, unas prácticas culturales desarrolladas individualmente.

Por supuesto, las prácticas culturales humanas y su difusión mediante las migraciones humanas también fueron un factor crucial en el desarrollo de las razas de reses modernas. (Véase el apéndice 7 en la página 283).

GENÓMICA DE LAS RESES

Hemos aprendido mucho sobre la historia genética de la domesticación de reses, usando secuencias de ADN notablemente cortas, entre ellas microsatélites, ADN mitocondrial y ADN del cromosoma Y. Pero ahora hemos entrado en la nueva era de la genómica. El genoma completo de la vaca se secuenció por primera vez en 2009; se hizo con una raza taurina, la Hereford.⁶¹ Desde entonces se han secuenciado otras razas.⁶² Al igual que en el caso de los perros y los cerdos, los genomas de las vacas fueron examinados en busca de mutaciones que hubieran podido tener una importancia funcional.⁶³ Como siempre, al principio, el interés se centró en las mutaciones puntuales (los denominados polimorfismos de nucleótido simple, o SNP por sus siglas en inglés), con las que se puede seguir el rastro de la selección natural y artificial tanto en el ADN codificante como en el no codificante.⁶⁴ Entre los rasgos que revelan una intensa selección, cabe destacar la producción de leche⁶⁵ y la velocidad de crecimiento,⁶⁶ lo cual no es de extrañar, pero también la respuesta inmune,⁶⁷ que es algo menos esperable.

Hay mutaciones de otro tipo que también influyen de forma destacada en los rasgos funcionales y las diferencias entre razas. Las variaciones en el número de copias (CNV) son un fenómeno especialmente bien estudiado entre las reses.⁶⁸ Un estudio destacado buscó las diferencias de CNV entre la holstein (una raza lechera) y la angus (una raza de carne).⁶⁹ La holstein presentaba una riqueza especial de CNV relacionada con la lactación, lo que sugería que los resultados positivos de la intensa selección en busca de una mayor producción de leche se deben en parte a la amplificación del ADN, no solo a mutaciones puntuales. De hecho, hay motivos para pensar que

el genoma puede responder más rápidamente a una selección intensa de cualquier tipo a través de las variaciones en el número de copias que mediante mutaciones puntuales.⁷⁰

¿DEL URO A LA HOLSTEIN Y VUELTA?

En diez mil años —un abrir y cerrar de ojos desde el punto de vista evolutivo—, los seres humanos hemos creado más de setecientas razas de reses a partir de los uros salvajes.⁷¹ En el proceso, los propios uros salvajes se dejaron la piel. Ahora muchas de estas razas van a convertirse en víctimas del avance continuado del proceso de domesticación: sobre todo con la creciente mecanización y la globalización de la agricultura, que exigen determinadas formas de eficiencia, para las que las razas desarrolladas en condiciones más localizadas y menos mecanizadas no están muy adaptadas.

Cuando era un chaval y vivía en el Central Valley de California, en los años sesenta y setenta, cada rebaño de vacas se componía al menos de tres razas diferentes: holstein, Jersey y Guernsey. Tampoco eran infrecuentes las pardas suizas y las Ayrshire. Ahora solo hay holsteins, que producen más; las otras razas parecen haber desaparecido. De hecho, para mis sorpresa, durante la investigación para este libro, me enteré de que las vacas Guernsey actualmente están consideradas una raza clásica, lo cual significa que corren cierto peligro de extinción. Ahora su característica leche dorada, tan rica en betacarotenos, es casi imposible de encontrar.⁷² También hay que buscar mucho para encontrar leche de vacas Jersey, tan rica en grasas.

Esta pérdida de diversidad genética es también extensiva a las razas individuales, y resulta especialmente dramática entre las holstein. A través de la inseminación artificial, actualmente la mayoría de las vacas se preñan con el espermatozoides de unos pocos toros. Dos toros, padre e hijo, son responsables del 7% de los genomas de toda la población de holsteins de Estados Unidos: es una condena de muerte para la diversidad genética.⁷³

En el campo de la carne de buey, las cosas no cambian mucho: hoy en día, en Estados Unidos, más del 85% de los terneros para carne son angus, Hereford o simmental, o una combinación de estas razas. Y aunque da la impresión, como siempre, de que Estados Unidos está a la cabeza de la pérdida de diversidad, la misma tendencia se observa en todo el mundo, desde Inglaterra a Brasil. Al igual que ocurre con los cerdos, la gran esperanza de algunas razas clásicas de bueyes (la belted galloway, la dexter, la white park o la lincoln red) radica en lo atractivas que puedan ser para los paladares exigentes y para los gustos de los *foodies*, siempre en busca de algo nuevo. El movimiento *slow food* también parece beneficiar tanto a las razas de bueyes como a las de vacas lecheras.

Algunas razas amenazadas que antes se empleaban sobre todo como animales de tiro han resultado beneficiadas por la comunidad culinaria, entre ellas dos razas bastante parecidas al uro:

la maremmana y la pajuna. Otra raza de tiro, la sayaguesa (o zamorana), pese a no ser conocida por su sabor, quizá tenga un futuro por su parecido con el extinto uro, al que ahora los científicos están intentando resucitar genéticamente.

En las primeras décadas del siglo pasado, algunos europeos sintieron remordimientos por la extinción de los uros salvajes, y se buscaron remedios. En Alemania, Hermann Goering promovió una campaña nazi por recuperar los uros; se la encargó a los hermanos Heinz y Lutz Heck. Heinz, en Múnich, cruzaron vacas grises húngaras y otras razas de aspecto primitivo de las estepas de Podolia, con ejemplares Scottish Highland y vacas frisonas, entre otras. Lutz, en Berlín, siguió un camino completamente diferente: se centró en razas del sur de Europa, como las vacas de la Camarga y los toros de lidia españoles. Ambos aseguraron haber tenido éxito en la creación de «neo-uros» en un número de generaciones mínimo. Era falso.

Esos «neo-uros» eran mucho más pequeños que los uros de verdad; además, conservaban las particiones estomacales de las vacas domésticas. Sus cuernos, aunque más largos que los de la res media, no tenían la forma de los cuernos de los uros. Algunos de ellos sí tenían la coloración de los uros, incluida la franja dorsal. Pero en el grupo que vi hace poco en el zoo de Edimburgo, solo había uno con ese aspecto; la mayoría de ellos parecían vacas Scottish Highland con su pelo largo y todo. Por lo que vemos ahora, esos experimentos fallidos se basaron en rasgos superficiales y en la chapucera manipulación genética típica de los nazis.

Recientemente se inició un intento más sofisticado de recuperación del uro en los Países Bajos; este es más prometedor. El programa TaurOs (así se llama) combina la genómica más avanzada con la zooarqueología, la historia y la ecología. Este equipo ha decidido usar como razas de partida reses parecidas al uro procedentes sobre todo del sur de Europa, como la sayaguesa, la pajuna, la maronesa, la tudanca y el toro de lidia ibérico. El objetivo es intentar repoblar lo que queda de territorio virgen en Europa con una especie cada vez más próxima al uro. Es muy pronto para valorar los resultados; de hecho, si las cosas se hacen bien, el proceso debería llevar cientos de años (con una selección hecha en su mayor parte por las propias reses, no por los humanos) antes de conseguir algo que recuerde a los espléndidos uros salvajes. Y desde luego hará falta un matador muy valiente para enfrentarse en una plaza a esos toros.

OVEJAS Y CABRAS

El gran parecido entre ovejas y cabras refleja su proximidad en el árbol de la vida: son dos ramas adyacentes cuyas hojas se rozan con la mínima brisa. Debido a su historia evolutiva, es posible tener a ovejas y cabras en rebaños mixtos, lo cual ha demostrado ser un modo eficiente de aprovechamiento del territorio durante gran parte de la historia humana. Sin embargo, en la cultura occidental hemos decidido subrayar las diferencias. Generalmente eso va en detrimento de las cabras, que han ido adquiriendo todo tipo de connotaciones negativas, incluida la pura maldad. Satán suele representarse como un híbrido de hombre y chivo.

Quizá sean las asociaciones satánicas las que hacen que las cabras sean consideradas modelo de hipersexualidad. De hecho, los machos cabríos no son más calientes, en sentido metafórico, que los carneros. Ambos son muy promiscuos, siempre dispuestos a montar a cualquier hembra mínimamente receptiva. Y, sin embargo, nadie se mete con los carneros. En inglés se usa la expresión «ir caliente como una cabra». De hecho, sería más correcto hablar de «ir caliente como un macho cabrío»; sin embargo, criticamos a las cabras en general —machos y hembras— por su conducta sexual. Hacemos de las cabras nuestro «chivo expiatorio».

El término «chivo expiatorio» deriva de la mitología judía. Cada año, en el Día de la Expiación (Yom Kippur), el sacerdote seleccionaba un toro y dos cabras para el sacrificio.¹ El toro se sacrificaba por los pecados del alto sacerdote (hijos de Aarón); una de las cabras se sacrificaba por los pecados de la comunidad. La segunda cabra era el chivo expiatorio, y sufría un destino mucho peor —desde el punto de vista judío— que el de la cabra sacrificada. La mandaban al exilio, a campo abierto, para que expiara los pecados de la comunidad. Para que no volviera —como ocurriría, inevitablemente— y trajera de nuevo los pecados, solían enviar a alguien para que empujara discretamente al chivo expiatorio por un precipicio o para que se asegurara de algún otro modo de que no volverían a verlo.²

Pero los judíos no sentían ninguna animosidad especial contra las cabras. De hecho, su uso como animales sacrificiales indica más bien lo contrario. Fue en la tradición cristiana donde la reputación de las cabras cayó en picado, quizá para distinguir a los cristianos de los judíos, como en un famoso pasaje del Evangelio de san Mateo en que Cristo proclama que en el día del Juicio Final se separarán las ovejas de las cabras:³ las ovejas se unirán al rebaño celestial y se sentarán a la derecha de Jesús, y las cabras, a la izquierda, se convertirán para siempre en propiedad de

Satán, el malvado pastor de cabras (cabe señalar que la alta incidencia de homosexualidad entre los carneros, de más del 8%,⁴ no se les toma en cuenta en el día del Juicio Final, y que las cabras no se benefician de su convencionalidad sexual).

Solo con una lectura superficial del Nuevo Testamento, queda claro que todo buen cristiano aspira a ser como las ovejas (salvo en lo sexual, supuestamente) y a que el Señor —que fue el cordero, no el cabrito de Dios— sea su pastor. Esta dicotomía oveja-cabra tiene cierta lógica que cualquier pastoralista reconocerá. Las ovejas y los corderos son mucho más dóciles que las cabras. Un solo perro ovejero bien entrenado (talonero o cabecero) puede mantener a cientos de ovejas en fila. Para las cabras hacen falta más perros. Las cabras son animales sociales, pero no siguen por naturaleza. Son mucho más individualistas que las ovejas.

Quizá sea porque soy zurdo, pero a mí me caen más simpáticas las cabras. Hay otras razones más objetivas por las que las admiro: son mucho más curiosas y juguetonas que las ovejas. Es más, aunque las ovejas no son tan tontas como parecen,⁵ las cabras tienen mucha más inteligencia práctica. Las cabras, a diferencia de las ovejas, controlan la mirada de sus congéneres, por si se han perdido algo importante.⁶ Y se les da mucho mejor localizar cualquier punto débil en una valla. Cuando el tiempo empeora, las cabras se dirigen al refugio más cercano. Las ovejas, por su parte, simplemente se amontonan, a menudo en las zonas donde más nieve hay; y, a veces, mueren todas juntas.

Las cabras no solo son superiores a las ovejas en lo mental; también son superiores físicamente. Pensemos en el caso de una cabra nacida sin las patas delanteras —llamémosle «Pan»— que acabó en manos de un veterinario holandés llamado Otto Slijper a los pocos meses de edad.⁷ Curiosamente, Pan se defendió bastante bien con solo sus patas traseras, manteniendo el tipo con sus compañeras de cuatro patas. Podía pastar por sí misma sin ninguna ayuda humana, y mantuvo un buen estado de salud hasta que un desgraciado accidente acabó con ella. Slijper no hizo pública la naturaleza del accidente, lo que levanta sospechas de que la muerte de Pan quizá fuera asistida, como la de los chivos expiatorios de antaño. Por supuesto, el buen doctor aprovechó la ocasión para diseccionar a la resuelta criatura, y lo que encontró fue notable. Los huesos y la musculatura de la región de la cadera de Pan se habían modificado con su existencia bípeda, hasta el punto de que recordaban los de los canguros o los humanos, bípedos por naturaleza.

La cabra bípeda es un llamativo ejemplo de plasticidad fenotípica (en este caso, de cómo los sistemas musculoesquelético y nervioso se desarrollan e interactúan para adaptarse a lo que podría parecer una perturbación insalvable). Aquí quiero subrayar una diferencia potencial entre cabras y ovejas en esta forma particular de plasticidad fenotípica y en este desafío evolutivo particular. Las cabras pueden afrontar estos desafíos mejor que las ovejas, a causa de la selección que han sufrido anteriormente en busca de una mejor forma atlética. Para entenderlo tendremos que repasar la historia evolutiva de las ovejas y cabras que iniciaron su divergencia antes de la

domesticación. Antes, no obstante, retrocedamos más aún en su evolución para explicar sus considerables puntos en común.

LA EVOLUCIÓN DE LAS CABRAS Y LAS OVEJAS SALVAJES

Las cabras y las ovejas pertenecen a la misma familia que las reses (bóvidos), que es la gran rama de rumiantes de los artiodáctilos (figura 8.1). Por tanto, presentan las mismas adaptaciones generales a una dieta alta en celulosa, entre ellas el estómago dividido en cuatro cámaras. Al igual que el resto de los bóvidos, las ovejas y las cabras también tienen cuernos óseos permanentes. La familia de los bóvidos se compone de ocho subfamilias (figura 8.2), una de las cuales es la de los caprinos, a la que pertenecen ovejas y cabras. Esta subfamilia se diferenció de los otros bóvidos durante el Mioceno, hace unos 15 Ma, y posteriormente ocupó los hábitats montañosos del hemisferio norte, sobre todo en Asia.⁸

Los caprinos se subdividen a su vez en cuatro ramas o tribus (figura 8.3). Y cabras y ovejas pertenecen a una de ellas. La tribu de los caprinis se diferenció de las otras tribus caprinas hace unos 7,1 Ma. Hasta que no llegamos a nivel de género, el nivel taxonómico justo por encima del de la especie, no empezamos a distinguir a las ovejas de las cabras. Las ovejas pertenecen al género *Ovis*, mientras que las cabras pertenecen al género *Capra*; ambos se diferenciaron hace unos 5,7 Ma.⁹ Entre las especies salvajes del género *Ovis* están el argalí (*Ovis ammon*), el muflón (*Ovis orientalis*) y el carnero de las Rocosas (*Ovis canadensis*). Entre las especies salvajes del género *Capra* están la cabra de Bezoar (*Capra aegragus*), el marjor (*Capra falconeri*) y el íbice de los Alpes (*Capra ibex*).¹⁰

Aunque las especies salvajes tanto de ovejas como de cabras habitan en zonas montañosas, prefieren hábitats diferentes. Las ovejas salvajes suelen dirigirse a zonas de praderas y cotas más bajas. Las cabras salvajes prefieren zonas más rocosas, a mayor altura, por lo que necesitan ser más ágiles que las ovejas para poder moverse por un terreno mucho más escarpado. La capacidad de las cabras para atravesar las paredes verticales que tanto atraen a los alpinistas es realmente espectacular.

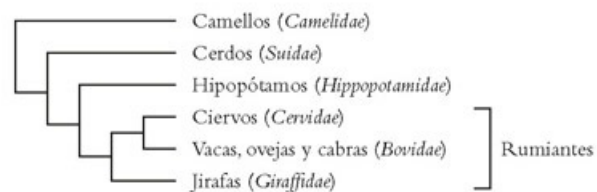


Figura 8.1. Filogenia de los artiodáctilos.

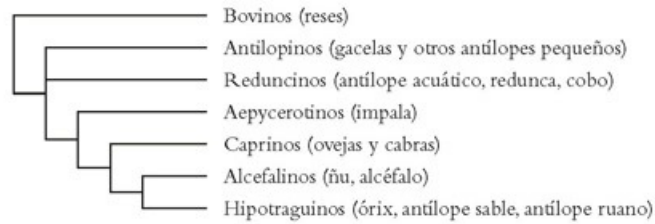


Figure 8.2. Principales ramas de los bóvidos. (Adaptado de Bibi *et al.*; 2009, 3, fig. 1).

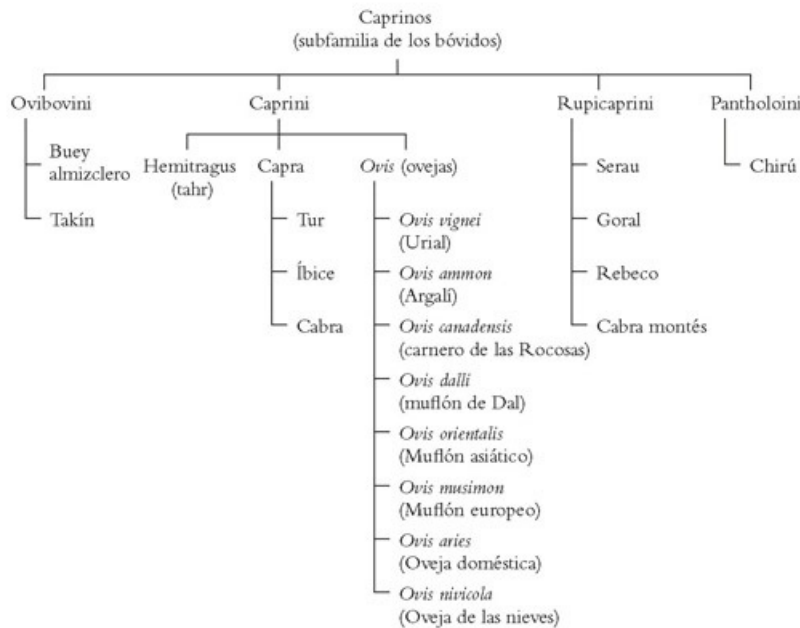


Figura 8.3. Principales ramas de la subfamilia de los caprinos.

Las ovejas son incondicionales de los pastos; las cabras también pastan, pero asimismo mordisquean arbustos y árboles. Para hacerlo, suelen apoyarse en sus patas traseras durante largos ratos para llegar a las hojas más tiernas. Esta propensión de las cabras salvajes al bipedismo ocasional —a diferencia de las ovejas, que necesitan tener las cuatro patas en el suelo— explica en gran medida cómo pudo sobrevivir Pan sin sus patas delanteras. Simplemente, perfeccionó la capacidad bipedálica parcial presente en todas las cabras. Esta capacidad para el bipedismo sin duda contribuyó a la concepción griega de los sátiros, los promiscuos compañeros del libertino dios Dioniso. Puede que los sátiros griegos contribuyeran a la concepción cristiana de Satán.

Entre los candidatos a ancestros salvajes de las ovejas domésticas, las pruebas genéticas señalan al muflón (*Ovis orientalis*), que vive en zonas montañosas desde el Cáucaso hacia el sur, hasta el sureste de Europa y el sureste de Asia (figura 8.4).¹¹ Hoy en día, la mayoría de los muflones están confinados al Cáucaso, al norte de Irak y al noroeste de Irán. El ancestro salvaje de

la cabra doméstica, basándonos también en este caso en las pruebas genéticas, es la cabra de Bezoar (*Capra aegragus*), que antiguamente poblaba un territorio muy similar al del muflón: desde el Cáucaso hasta el suroeste de Asia (figura 8.5). Hoy en día, las cabras de Bezoar ocupan un territorio algo mayor que el muflón, pero ambas especies se dirigen rápidamente hacia la extinción.



Figura 8.4. Distribución geográfica actual del muflón. (Por cortesía de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN).



Figura 8.5. Distribución geográfica actual de la cabra de Bezoar. (Por cortesía de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN).

LA DOMESTICACIÓN DEL MUFLÓN

Las hembras de muflón —al igual que las de todas las razas de oveja salvaje y de muchos otros bóvidos— viven en grupos formados por hembras y ejemplares inmaduros de ambos sexos. Los

machos adultos suelen vivir en rebaños de machos, e interactúan con las hembras solo durante la temporada de cría, y únicamente después de mostrar sus credenciales a través de competiciones muy ritualizadas, pero muy exigentes físicamente. En realidad, la mayoría de los enfrentamientos se resuelven mediante la comprobación visual de la constitución del individuo y del tamaño de sus cuernos. Si posando no se consigue amedrentar al contrario, hacen uso de los cuernos, entrechocándolos con unos golpes violentos que se pueden oír a kilómetros de distancia, transportados por el eco de los valles de montaña. Los animales se lanzan el uno contra el otro desde una distancia suficiente como para alcanzar una velocidad considerable antes del impacto, como arietes. Comprensiblemente, en muchos casos los combatientes parecen algo mareados después del encontronazo, pero enseguida se reponen y vuelven a lanzarse una y otra vez, hasta que uno de ellos se rinde y se retira. Los ganadores de estas competiciones consiguen la gran mayoría de las interacciones íntimas con las hembras, aunque los perdedores a veces logran unas cuantas cópulas cuando las condiciones lo permiten, es decir, cuando el macho dominante está distraído y encuentran alguna hembra complaciente. (Véase figura 8.6).

Las pruebas arqueológicas señalan hacia dos regiones diferentes de Turquía como lugares de inicio de la domesticación de las ovejas: la región del Alto Éufrates, en el este de Turquía; y el centro del país, la región donde también se domesticaron las primeras reses.¹² Las pruebas genéticas, sobre todo procedentes del ADN mitocondrial, indican otros tres lugares posibles donde podía haberse iniciado de forma independiente la domesticación en el oeste de Asia, probablemente en los montes Tauro y Zagros.¹³

Está claro que las ovejas se domesticaron en primer lugar como fuente de carne y que su domesticación se produjo por la vía de la depredación, como en el caso de las reses, no del comensalismo, como en el caso de perros y gatos.¹⁴ En un principio, este proceso supuso un largo periodo en que las poblaciones salvajes eran manipuladas en diferentes medidas. Al igual que en el caso de los cerdos y las reses, los machos solían descartarse, ya que solo eran necesarios unos cuantos para la reproducción.¹⁵ Las primeras ovejas de carne se parecían mucho al muflón, pero eran algo más pequeñas.¹⁶ Probablemente se dispersaron con los movimientos humanos por las rutas comerciales a África, Pakistán, la India y China, así como a Europa.¹⁷ Al igual que ocurrió con las reses, la migración europea se produjo por dos rutas diferenciadas: la mediterránea (sobre todo por barco) y el corredor del Danubio, de los Balcanes hacia el norte.¹⁸

La mayoría de las razas naturales de ovejas de carne primitivas se han extinguido; las que sobreviven son poblaciones sobre todo silvestres, algunas de las cuales durante mucho tiempo se han tomado por ovejas o carneros salvajes autóctonos. Entre ellas están el «muflón» de Chipre y de Cerdeña, que de hecho son descendientes silvestres de las ovejas de carne primitivas que escaparon del control humano durante las primeras fases del proceso de domesticación.¹⁹ Otras poblaciones silvestres derivadas de las primeras ovejas de carne son las ovejas de Orkney, Soay y de las Feroes, en el Atlántico Norte, así como la raza natural islandesa y las de otros países

nórdicos. Antes de asilvestrarse, estas razas naturales primitivas septentrionales habían vivido mucho más tiempo bajo control humano que las de las islas del Mediterráneo, por lo que no se parecen tanto al muflón. No obstante, conservan rasgos primitivos del muflón como los cuernos en ambos sexos, la muda estacional, el color oscuro y el pelo áspero.²⁰



Figura 8.6. Muflón.

Hasta miles de años después del inicio de la domesticación como fuente de carne los hombres no empezaron a desarrollar el potencial de las ovejas como fuente de lana. Las pruebas arqueológicas de este cambio de tendencia son algo escasas,²¹ pero parece que empezó en el sureste asiático hace unos cinco mil años.²² Tras la aparición de estas ovejas de lana se produjo una segunda ola de migraciones. Una ruta las llevó al norte de África; otra, a China por Pakistán.²³ Las ovejas de lana aparecieron en el sur de Europa hacia el 4000 AP, probablemente de la mano de los comerciantes fenicios que seguían la ruta mediterránea. Las ovejas de lana del norte de Europa probablemente aparecieran más tarde, por la ruta del Danubio.²⁴ Posteriormente, los vikingos dispersaron estas ovejas de lana del norte por toda Escandinavia, Islandia y las islas Feroe.²⁵ Parece que las ovejas de lana británicas llegaron sobre todo por la ruta septentrional.²⁶

Una vez que llegaron a Europa las ovejas de lana —o, más exactamente, de lana y carne—, muy pronto desplazaron a las razas naturales de carne más primitivas, como la Soay o la Orkney, que actualmente sobreviven solo en poblaciones silvestres en algunos reductos de Europa donde no hay una gran presencia de la ganadería ovina. Las ovejas de lana y carne se fueron diferenciando en razas naturales por Europa, al igual que en el resto del mundo, y acabaron siendo el origen de la mayoría de los cientos de razas de oveja existentes actualmente.²⁷

LA DOMESTICACIÓN DE LA CABRA DE BEZOAR

La cabra de Bezoar vive en unos hábitats de montaña más imponentes que los del muflón. Sus dimensiones son prácticamente las mismas que las de su pariente ovina, pero tiene las patas más largas. La coloración de la cabra de Bezoar varía según las poblaciones, pero suele ser gris o marrón con zonas más oscuras a veces negras, en el hocico, el pecho y las patas. Al igual que ocurre con la mayoría de las cabras salvajes, ambos sexos tienen una barba de pelos largos bajo la barbilla. Aparte del pelo de la barba, la diferencia física más evidente entre la cabra de Bezoar y el muflón son los cuernos (figura 8.8). Los de la cabra de Bezoar son mucho más finos y largos, y están ligeramente curvados hacia atrás en forma de cimitarra. Presentan unas crestas a intervalos regulares y tienen un característico perfil frontal afilado, algo único entre las cabras salvajes.

La estructura social de la cabra de Bezoar, así como su conducta social y sexual, recuerdan mucho las del muflón. Al igual que sus primos muflones, los machos de Bezoar se enfrentan en combates ritualizados para disputarse el dominio o el acceso a las hembras. Tras una fase de comprobación en la que comparan atributos, los machos que no se intimidan se enfrascan en un combate a cabezazos parecido al de los muflones. La principal diferencia es que, en lugar de correr desde lejos uno contra otro, los de Bezoar usan su capacidad para el bipedismo y se levantan sobre sus patas traseras, entrechocando los cuernos al caer. Aunque parezca menos probable que así se puedan quedar conmocionados, los golpes que se dan son muy contundentes; los músculos del cuello de las cabras de Bezoar son impresionantes. Al igual que en el caso de los muflones, los machos de Bezoar viven apartados de las hembras y de los jóvenes la mayor parte del año.

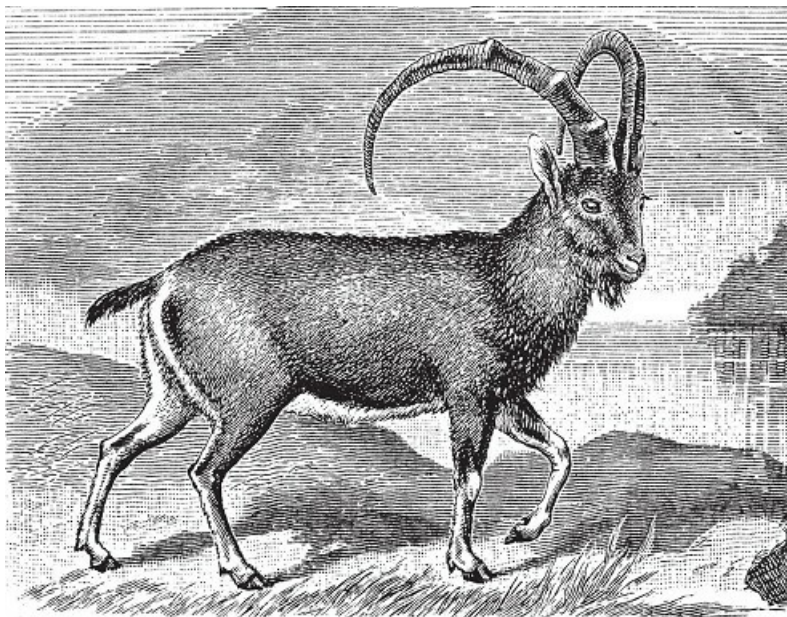


Figura 8.7. Ilustración de una cabra de Bezoar.

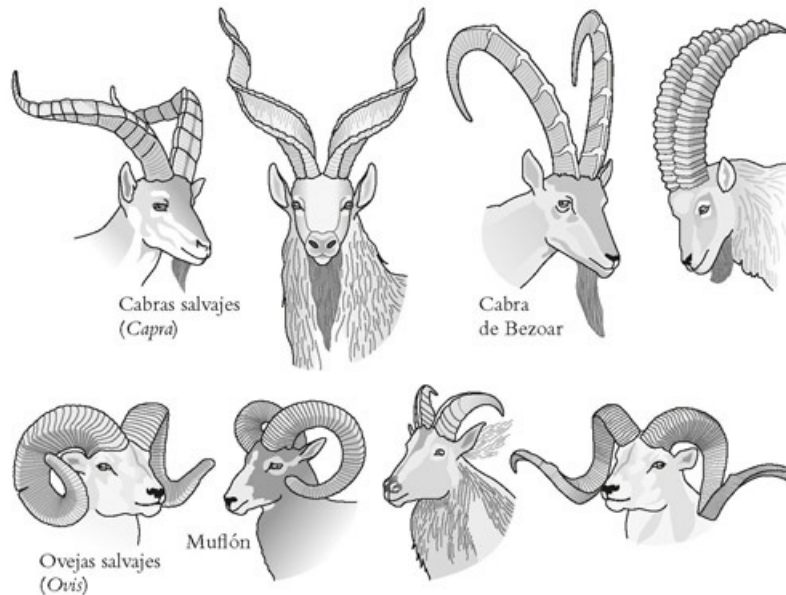


Figura 8.8. Diferentes formas de cuernos entre las cabras salvajes, incluidas las de Bezoar. (Adaptado de la figura 5 del artículo 8.1.11 de *Palaeontologia Electronica*, © Society of Vertebrate Paleontology; mayo 2005).

El lugar más antiguo donde se sabe de la domesticación de cabras, a partir de las pruebas arqueológicas, es el sur de los montes Zagros, en el oeste de Irán, hace unos diez mil años.²⁸ Las pruebas genéticas, basadas también en este caso en el ADN mitocondrial, señalan hacia otros orígenes posiblemente independientes en otras regiones elevadas del oeste de Asia, una de ellas en el este de Turquía.²⁹ Las pruebas genéticas sugieren que la gran mayoría de las cabras domésticas de la actualidad son descendientes de las de cabras de Bezoar salvajes que vivían en el este de Turquía, no en el sur de los Zagros.³⁰

Hasta el año 9500-9000 AP, las cabras de Bezoar no empezaron a aparecer fuera de su territorio habitual,³¹ en cotas más bajas del oeste de Asia, de donde los humanos las dispersaron en todas direcciones: al norte y al este hasta Asia Central, al norte y al oeste hasta Europa, al este hasta la India y al sur hasta África.³² Al igual que las ovejas, las cabras son mucho más fáciles de transportar que las reses, así que su difusión fue más rápida, especialmente durante las primeras fases de domesticación. Quizás, en parte como consecuencia de ello, la dispersión de la cabra doméstica está peor documentada arqueológicamente. Las pruebas de la difusión temprana por Europa siguiendo la ruta del Mediterráneo proceden de las cabras de las islas —como las de Chipre, Creta y el Jónico—, que se parecen tanto a las de Bezoar salvajes que durante mucho tiempo se pensó que formaban parte de la fauna nativa.³³ De hecho, son descendientes asilvestradas de las cabras de Bezoar que escaparon del hombre por la ruta del Mediterráneo.

Al igual que en el caso de las ovejas, el pelaje de las cabras siempre ha sido un elemento importante en su domesticación. No obstante, a diferencia de las ovejas, en el caso de las cabras las fibras del animal no provocaron una revolución de los productos secundarios. En cambio, las cabras siempre han sido valoradas sobre todo por su carne. Quizá sea este el motivo de que no se hayan diferenciado más de sus ancestros salvajes que las ovejas (o las vacas), y de que hayan conservado más sus atributos físicos y de comportamiento.

EL PROCESO DE DOMESTICACIÓN INICIAL

Las primeras fases de domesticación de las ovejas y las cabras fueron bastante similares, pero están mejor documentadas en las cabras, así que nos centraremos en ellas. Las de los montes Zagros habían sido cazadas por los humanos durante milenios, primero por los neandertales y luego por humanos anatómicamente modernos.³⁴ Esta caza de subsistencia no hacía diferencias con respecto a la edad o al sexo de las cabras. Eso empezó a cambiar hace unos diez mil años, cuando empezaron a buscarse preferentemente los machos jóvenes.³⁵ La caza selectiva por sí misma, sin ningún otro tipo de gestión de los rebaños, representa el inicio del proceso de domesticación; la selección de presas supone una alteración considerable del primer régimen de selección natural, ya que los machos eran cazados independientemente de su estado físico. En esta fase no cabría esperar grandes cambios anatómicos, salvo la reducción de las diferencias en tamaño corporal y dimensiones de la cornamenta entre géneros.

La convergencia de machos y hembras con respecto al tamaño corporal y de la cornamenta en estas condiciones se debe por completo a la caza de machos. La matanza de machos jóvenes reduce la competición entre los adultos; el resultado es una selección sexual menos intensa, lo que a su vez resulta en la reducción del tamaño corporal y del volumen de la cornamenta en los machos. La reducción del dimorfismo sexual suele ser una de las primeras señales de la domesticación en cualquier especie con sistemas de apareamiento como los de las ovejas y las cabras, como sucede con los cerdos, las reses o los caballos.³⁶

Las cabras (y las ovejas) domesticadas probablemente permanecieran en ese estado durante cientos de años. Sin embargo, entre el 9500 y el 900 AP, las cabras empezaron a aparecer fuera de su territorio habitual, en poblaciones en cotas más elevadas.³⁷ Este cambio provocó el corte de la comunicación genética entre las cabras de Bezoar salvajes y domésticas, lo que aceleró en gran medida el proceso de domesticación. Por motivos obvios, fueron las cabras más dóciles de la población nativa las que se transportaron, y la docilidad, a su vez, se convirtió en una ventaja cada vez mayor —para las cabras domesticadas—, porque en este nuevo ambiente las cabras dependían cada vez más de las provisiones humanas.

Estos animales transportados empezaron a presentar cuernos con formas diferentes, un

acortamiento de las patas y un tamaño menor, además de una progresiva reducción del dimorfismo sexual.³⁸ Podemos inferir —pero no lo observamos— que la coloración empezó a divergir de la de las cabras salvajes y se volvía más variable al reducirse la selección natural de la coloración típica de la raza salvaje en el nuevo hábitat dominado por los humanos. Las orejas caídas y otros elementos del fenotipo domesticado probablemente empezaron a aparecer en algunos individuos, en parte debido a la relajación de la selección natural del fenotipo salvaje, y en parte por su asociación evolutiva con la docilidad, que era objeto de una intensa selección positiva. La deriva genética también influiría, por ejemplo, fijando algunas variantes de color en estas poblaciones pequeñas.

LAS POBLACIONES SILVESTRES DE RAZAS NATURALES PRIMITIVAS

Durante la dispersión de ovejas y cabras por Eurasia y el norte de África, una serie de poblaciones silvestres quedaron atrás, algunas muy difíciles de distinguir de sus ancestros salvajes. Esta semejanza podría reflejar el hecho de que los animales domesticados de los que descendieron estas poblaciones asilvestradas no habían divergido mucho de sus ancestros salvajes; es decir, se habían vuelto silvestres en una fase muy temprana del proceso de domesticación. Otra opción es que el parecido pudiera representar una reversión al fenotipo salvaje de las ovejas y cabras domesticadas sometidas a una nueva selección natural y sexual. Probablemente, sea una combinación de ambas cosas. No obstante, cuanto más larga es la historia de domesticación, menos probable es el regreso total al tipo salvaje, porque algunas alteraciones introducidas por la domesticación son de difícil reversión. En este aspecto, resulta instructivo comparar al «muflón» silvestre de Chipre con la oveja de Soay. Ambos son descendientes de razas domésticas de carne, pero, a pesar de sus características primitivas, nadie confundiría a una oveja de Soay con un muflón salvaje.

Resulta que la oveja de Soay ha sido objeto de un excelente estudio a largo plazo cuyos resultados tienen importantes implicaciones con respecto a la ecología y la evolución en general, y a la domesticación en particular.³⁹

Pensemos en los cuernos. Los muflones, tanto machos como hembras, tienen cuernos. Aunque los cuernos de las hembras son considerablemente más pequeños, siguen teniendo su función en la determinación del dominio de los recursos alimenticios.⁴⁰ Los cuernos del macho de la oveja de Chipre se aproximan bastante a los del muflón; también los de las hembras. Pero la situación es algo diferente en la isla de Hirta (en el archipiélago de San Kilda), donde se estudian las ovejas de Soay. Los carneros de Soay suelen tener cuernos mucho más largos que los de las razas de lana y carne, y los cuernos tienen la forma curvada típica de las razas salvajes, pero son mucho más pequeños que los del muflón. Es más, algunos machos solo tienen cuernos vestigiales, llamados

«escarpas», mientras que muchas hembras carecen de cuernos por completo.⁴¹ ¿Cómo es que, después de miles de años sin interferencia humana, no han recuperado las ovejas de Soay los cuernos típicos de las razas salvajes?

La explicación que dan los investigadores es que, aunque los individuos de cuernos más grandes (tanto machos como hembras) tienen más descendencia, hay una complicación genética llamada «ventaja heterocigótica» que mantiene la característica de los cuernos pequeños.⁴² Coloquialmente podemos llamar a la ventaja heterocigótica «principio de Ricitos de Oro». En esencia se trata de que los carneros con los cuernos más grandes (genotipo *LL*) tienen mucho éxito reproductivo, pero una vida corta; los carneros con cuernos vestigiales (*ll*) no atraen a muchas compañeras sexuales, pero viven mucho tiempo. Los carneros con cuernos de tamaño intermedio (*Ll*) tienen la sopa a la temperatura justa: una vida larga y satisfactoria con mucho sexo.

Esto está muy bien, pero sugiere la pregunta de por qué se da esta ventaja heterocigótica en las poblaciones asilvestradas y no en las poblaciones salvajes. Para entenderlo, tenemos que considerar la historia de las poblaciones asilvestradas antes de que lo llegaron a ser. Las ovejas de Soay descienden de ovejas domesticadas. Como tales, experimentaron un proceso genético común a todos los animales domésticos conocido como el «efecto cuello de botella», que hace referencia al hecho de que cualquier población domesticada no tiene más que una fracción de la variación genética hallada en las poblaciones salvajes. Es más, esta variación genética reducida suele corresponder a una muestra sesgada (es decir, no representativa de la población salvaje). Por tanto, las poblaciones domesticadas parten de una arquitectura genética atípica en las poblaciones salvajes. Y eso se refleja tanto en las ovejas de Soay como en los muflones de Chipre.

Esta arquitectura genética atípica, que parte de un error de muestreo, se altera aún más durante el proceso de domesticación con la deriva genética y una selección alterada, especialmente una selección sexual como la que hemos descrito antes. El «muflón» de Chipre escapó del proceso de domesticación en una fase más temprana que la oveja de Soay; por tanto, experimentó menos alteraciones relacionadas con la domesticación. Es su larga historia como animales domésticos la que hace que las ovejas de Soay tengan tantas dificultades para volver a desarrollar los clásicos cuernos de las especies salvajes.

También la historia —y no solo los factores ecológicos del momento— influye en cualquier proceso evolutivo, incluida la domesticación, porque la historia es muy aleatoria y, por tanto, no es fácil de revertir. Su historia como mamíferos tuvo importancia en la canalización de su evolución como artiodáctilos; su historia como artiodáctilos tuvo importancia en la canalización de su evolución como bóvidos; su historia como bóvidos tuvo importancia en la canalización de la evolución de las ovejas y las cabras salvajes; su historia como ovejas y cabras tuvo importancia en la canalización de la evolución como ovejas y cabras domésticas; y su historia como ovejas domésticas tuvo importancia en la canalización de la evolución de las ovejas silvestres de Soay y

los muflones de Chipre. El peso de la historia es un aspecto del lado más conservador de la evolución.

Las ovejas y las cabras silvestres que derivan de razas naturales o razas muy alteradas por la domesticación tienen aún menos posibilidades de revertir hacia el fenotipo salvaje. Ese es un motivo por el que hay muchas más poblaciones de cabras silvestres que de ovejas silvestres: con la domesticación, las cabras domésticas no han sufrido tantas modificaciones como las ovejas, porque no han vivido la revolución de los productos secundarios. Pero las cabras también son, en general, más adaptables que las ovejas, tal como nos demuestra el caso de Pan. Esta diferencia de adaptabilidad entre ovejas y cabras es el legado de sus ancestros salvajes.

Se pueden encontrar cabras silvestres en algunas de las islas más remotas y agrestes, como Santa Helena (donde sufrió su exilio Napoleón), las Galápagos o las islas Juan Fernández (hogar de Robinson Crusoe). Los marineros de los siglos XVII y XVIII crearon muchas de estas poblaciones de cabras silvestres como provisión de alimento para futuros viajes. (En muchos casos, también dejaron ovejas, pero las ovejas asilvestradas solo sobrevivieron en islas relativamente frondosas, con mucha hierba). Estas cabras silvestres representan un enorme problema medioambiental: son la causa de la extinción de muchas aves y mamíferos isleños, y su exterminación se ha convertido en una emergencia para proteger otro tipo de fauna. Pero para eliminar las cabras hasta de las islas más pequeñas es necesario un esfuerzo concertado, con helicópteros, tiradores, perros y venenos.⁴³ El hecho de que la erradicación de las cabras silvestres de territorios tan reducidos requiera tanto esfuerzo nos da una idea de la gran presión que suponen los seres humanos para sus homólogas salvajes.

DE RAZAS NATURALES A RAZAS MODERNAS

Como en el caso de todos los mamíferos domesticados, de los perros a las reses, las ovejas y las cabras domésticas se fueron diferenciando y convirtiéndose en razas naturales adaptadas a medida que se dispersaron por el mundo. Las cabras aún siguen en esa fase de raza natural. Son pocas las razas de cabra sometidas a una selección artificial intensa.⁴⁴ La mayoría de ellas, como la saanen, la alpina o la enana nigeriana, fueron seleccionadas por su producción de leche; algunas, como la rove francesa, son creaciones bastante recientes. Unas cuantas razas se seleccionaron por su lana, en particular la angora turca (originalmente del Tíbet) y las razas de cachemir chinas. La llamada cabra boer, ahora muy extendida, fue originalmente una raza natural seleccionada por los pueblos joisán de Sudáfrica por su carne.⁴⁵ Otra raza natural, la baladí, se seleccionó debido a su leche y a su carne en Oriente Próximo.

De las otras razas naturales, la mayoría, incluso las que conocemos como razas, tienen diversas aplicaciones (leche, fibra y, sobre todo, carne) y no están sometidas a una selección sistemática.

En muchos casos pastan libremente y son libres de escoger a sus parejas sexuales. Estas «cabras callejeras» comprenden la inmensa mayoría de la población de cabras del mundo, en rápida expansión. Se las puede ver allá por donde se viaje por el mundo desarrollado. Son casi tan frecuentes como los perros callejeros.

La domesticación de las ovejas las ha llevado mucho más allá del estado de raza natural; la mayoría de las ovejas de hoy en día se pueden clasificar en razas o combinaciones de razas. Aunque originalmente fueran domesticadas por su carne, hace mucho tiempo que las ovejas domésticas son una importante fuente de fibras y, en menor grado, de leche. Tras la revolución de los productos secundarios, la mayoría de las ovejas domésticas adquirieron al menos una doble utilidad, como productoras de carne y de lana, y ocasionalmente de leche. Antes del desarrollo de las razas modernas se produjo cierta especialización, aún en el estado de raza natural; y aunque la tendencia todavía dura, la mayoría de las razas de oveja mantuvieron su doble objetivo hasta poco tiempo atrás, y muchas aún lo tienen. Así pues, las relaciones genealógicas entre razas no se corresponden con su función.⁴⁶

El árbol familiar de las razas de ovejas tiene un tronco donde está el muflón; luego una única rama de razas naturales primitivas de ovejas de carne, como la de Soay. Aunque es gruesa, esta rama es bastante corta, como si la hubiera alcanzado un rayo. Pero antes de que eso ocurriera dio origen a otra rama más larga de la que nacieron la gran mayoría de los brotes correspondientes a las razas de oveja actuales. La estructura ramificada que da origen a estos brotes es difícil de resolver, en parte porque esta parte del árbol ha crecido muy rápidamente, pero también porque las ovejas, como las cabras, son fáciles de transportar cubriendo largas distancias; por tanto, el desarrollo de razas naturales y de razas modernas es extremadamente sensible a las vicisitudes de la historia humana.⁴⁷

Las razas merinas son un ejemplo de esto. La raza merina, raza natural originalmente española, se criaba por su lana de calidad ya en el siglo XII.⁴⁸ Hasta el siglo XVIII estaba prohibida su exportación por decreto real, pero empezaron a difundirse lentamente en forma de regalos de una familia real cada vez más globalizada, hasta extenderse por toda Europa. El goteo de ovejas se convirtió en un aluvión, y al final las razas merinas se dispersaron por América del Norte (p. ej. la Rambouillet), Nueva Zelanda y Australia.

Debido a su portabilidad, además de la hibridación, las razas de ovejas no presentan asociaciones geográfico-genealógicas claras: estas son mucho más débiles que las de las reses, las cabras y, especialmente, que las de los cerdos. No obstante, existe una señal filogeográfica detectable. Por ejemplo, los estudios preliminares indican una bifurcación bastante profunda que separa las ovejas europeas de las ovejas asiáticas y africanas,⁴⁹ y luego una bifurcación entre las ovejas asiáticas y las africanas.⁵⁰ Entre las ovejas europeas hay un eje genealógico que se extiende del sureste al noroeste del Viejo Continente.⁵¹ Tal como es de esperar, las razas del sureste de Europa presentan una mayor afinidad genealógica con las razas del Oriente Próximo.⁵²

Las razas del sureste también evidencian una mayor diversidad genética, algo lógico, dada su proximidad con la región donde se inició la domesticación.⁵³ Analizándolo con más detalle, las razas alpinas tienden a formar un grupo diferenciado, al igual que las razas ibéricas.⁵⁴

La raza Jacob, inglesa, representa quizá la ruptura más misteriosa de las asociaciones genealógico-geográficas. Las ovejas de Jacob están más relacionadas con las razas del oeste de Asia que con otras inglesas, o incluso europeas.⁵⁵ Pero esa no es más que una de sus peculiaridades. También tienen el vellón a manchas, algo poco frecuente en las ovejas, y más de dos cuernos (policerismo). Sus cuernos, que recuerdan tentáculos, a menudo crecen en direcciones aparentemente aleatorias, en lo que a mí personalmente me parece una imagen mucho más satánica que la de cualquier cabra. Me resulta paradójico, pues, que el nombre de esta raza derive de Jacob, personaje bíblico que hizo un trato con su suegro, Laban, por el que este tenía que darle todas las ovejas «manchadas» de su rebaño. Otra paradoja más —esta vez con respecto a la interpretación literal de la Biblia— es que, al crear ese rebaño de una única raza de ovejas manchadas, Jacob se convirtió en el primer ejemplo histórico de darwinismo aplicado. (Véase figura 8.9).



Figura 8.9. Oveja de Jacob.

Se observa cierta concentración genealógica siguiendo líneas fenotípicas (es decir, entre razas muy próximas que comparten un rasgo particular). Quizás el más destacado de estos grupos de razas sea el de las «de rabo gordo», así llamadas porque acumulan grasa en la grupa⁵⁶ (sería más correcto llamarlas «de culo gordo»). Estas razas, entre las que están la karakul de Asia Central, la awassi del oeste de Asia o la afrikaner de Sudáfrica, son particularmente resistentes en entornos áridos, donde se las valora mucho por su carne.

Otro grupo fenotípicamente diferenciado es el que componen las ovejas zackel, que incluyen la raza húngara racka, con sus característicos cuernos en espiral. Las ovejas zackel se parecen mucho a las cabras, no solo por sus cuernos, sino también por su estructura. Actualmente, los miembros de este grupo de razas están distribuidos por todo el mundo, pero siguen siendo más abundantes cerca de su lugar de origen, en el sureste de Europa.⁵⁷ (Véase figura 8.10).



Figura 8.10. Oveja racka.

Pese a la existencia de grupos de razas merinas, de rabo gordo o Zackel, las clasificaciones fenotípicas de razas de ovejas actuales no se relacionan en absoluto con la genealogía. Las ovejas suelen clasificarse en seis o siete grupos de razas según su función —por ejemplo, razas de carne (como la cheviot, la dorset, la dorper, la Suffolk, la texel o la southdown); razas de lana larga (coopworth, cotswold, blackface escocesa o romney); razas de lana media o de doble función (como la corriedale, la frisona del este o la finnsheep); razas de doble vellón (navajas-churras y romanov); y razas de pelo (katahdin, blackbelly de Barbados, wiltshire horn y St. Croix). Pero esta clasificación guarda muy poca relación con la genealogía de estas razas.

GENÓMICA DE LAS OVEJAS Y LAS CABRAS

Últimamente, se han registrado grandes progresos en la genómica de las ovejas, y progresos

considerables en la de las cabras. En ovejas, se han identificado mutaciones en regiones del ADN codificante y no codificante relacionadas con el color del pelaje, el tamaño y la forma del cuerpo, rasgos reproductivos y velocidad de crecimiento.⁵⁸ El rastro más claro dejado por la selección es un gen que elimina los cuernos.⁵⁹

El proyecto del genoma de la cabra también ha proporcionado una información extremadamente útil. De los cuarenta y cuatro genes que más rápido evolucionan con la selección direccional, siete tienen una función inmune y tres están relacionados con las hormonas de la pituitaria.⁶⁰ Teniendo en cuenta la tesis de Beliáev, estos últimos, en particular, merecen una investigación más a fondo.

Además de la evolución mediante mutaciones puntuales (polimorfismos de nucleótidos simples, o SNP), tanto ovejas como cabras muestran también una evolución por variación de número de copias (CNV). Al igual que ocurre con las reses, algunas CNV están asociadas con rasgos de importancia funcional como la coloración o el tamaño.⁶¹ Las ovejas, por ejemplo, presentan una o varias copias del gen de la hormona del crecimiento, y existe una relación entre el número de copias de este gen y la velocidad de crecimiento.⁶² Aún queda por determinar cómo han influido la selección artificial o la deriva genética en la CNV de este gen.

En las ovejas y las cabras, la CNV también parece influir en la coloración blanca tan característica del fenotipo doméstico.⁶³ Antiguamente se suponía que la coloración blanca era el resultado de una mutación puntual dominante en el *locus del aguti*.⁶⁴ No obstante, hace poco se ha descubierto que algunas razas completamente blancas, como la saanen, también presentan CNV en este *locus*, lo que explicaría por qué esa mutación no actúa como un simple rasgo mendeliano.⁶⁵

Los elementos transportables (TE, por sus siglas en inglés) son otro importante componente genómico (véase el apéndice 5B en la página 281). Estos «genes saltarines» cuentan con la capacidad no solo de moverse por el genoma, sino también de aumentar en número (repeticiones) explotando la maquinaria de reparación y duplicación del genoma. El grado de expansión de determinadas repeticiones de TE aclara algunos rasgos interesantes de la evolución de las cabras, antes y después de la domesticación. La expansión de un tipo de TE es algo que comparten vacas, ovejas y el resto de los rumiantes.⁶⁶ Pero otro tipo de TE se ha expandido de una forma específica en las cabras.⁶⁷ Puede llegar a ser útil conocer el grado de expansión de este TE para reconstruir la historia de la domesticación de las cabras, así como las genealogías de las razas naturales y razas domésticas.

Otro elemento genómico al que he aludido en el capítulo de los cerdos es el resultante de antiguas infecciones víricas, en particular de infecciones retrovirales. Los retrovirus, entre los que se cuenta el VIH, entre otros muchos patógenos, tienen la capacidad de incorporarse a los genomas de las células huésped a través de un proceso llamado «transcripción inversa».⁶⁸ Si se incorporan al espermatozoides o a los óvulos del huésped, se transmiten a las futuras generaciones, y con el tiempo pueden convertirse en un componente genómico de toda la especie llamado retrovirus endógeno (ERV). Eso puede resultar especialmente problemático, desde el punto de vista

evolutivo, cuando los ERV se incorporan a los elementos reguladores o están cerca, con lo que pueden alterar la regulación de los genes. A lo largo de la evolución, los genomas de éxito consiguen superar el problema de los ERV —y en muchos casos convertirlos en nuevos elementos reguladores— a través de un proceso que suele llamarse «domesticación genómica».

Los ERV se han convertido en una herramienta importante para la construcción de árboles genealógicos, porque cada ERV del genoma tiene una fecha de incorporación relativa única. Así pues, los ERV pueden usarse como marcadores para distinguir diferentes linajes. El análisis de los ERV es lo que ha permitido a los investigadores distinguir el linaje de razas de ovejas de carne primitivas, como la Soay, del linaje que incluye todas las razas modernas y razas naturales que evolucionaron tras la revolución de los productos secundarios.⁶⁹ Con el tiempo, los marcadores de los ERV demostrarán ser útiles para la construcción de genealogías más detalladas de las razas existentes.

DESTINOS DIVERGENTES PARA ESPECIES SIMILARES

Ovejas y cabras tienen una relación muy próxima; son similares en tamaño, morfología y comportamiento; y fueron domesticadas originalmente en la misma región geográfica y de un modo muy parecido. Sin embargo, por motivos que más tienen que ver con las prácticas culturales humanas y con las vicisitudes de la historia humana, sus trayectorias evolutivas se separaron considerablemente con la domesticación. De hecho, sería justo decir que las ovejas y las cabras domésticas se diferencian más unas de otras que sus antepasados salvajes, al menos superficialmente.

La principal diferencia entre ovejas y cabras (tanto salvajes como domésticas) es que las últimas tienen una plasticidad fenotípica mucho mayor; las cabras son, pues, mucho más adaptables que las ovejas y pueden vivir en hábitats mucho más variados, tal como resulta evidente al ver las poblaciones silvestres. Sin embargo, hoy en día, hay muchísimas más ovejas que cabras en el mundo, especialmente en la parte del planeta más dominada por las tradiciones culturales de Europa Occidental. En otras palabras, las cabras son un recurso infrautilizado: quizá sea el animal peor aprovechado de todos los de nuestro corral.

La leche de cabra, especialmente, es un recurso poco explotado. Se parece mucho más a la leche humana que la de las vacas,⁷⁰ por lo que es más nutritiva para los humanos que la leche de vaca. Además, es mucho más baja en lactosa.⁷¹ Muchas de las personas intolerantes a la lactosa toleran bien la leche de cabra y sus derivados; por tanto, podrían disfrutar de las considerables ventajas que aporta la leche a la dieta. La leche de cabra podría ser de gran ayuda para la salud en países en desarrollo.

Los programas de selección artificial en busca de rasgos relacionados con la productividad de

las cabras —sea para explotar su pelo, su leche o su carne— van muy por detrás de los de las ovejas. Tal como he señalado anteriormente, gran parte de las cabras que existen hoy en día no pueden clasificarse en razas diferenciadas. Con una modesta inversión en una selección artificial sistemática para potenciar la producción de leche o de carne se podrían obtener enormes dividendos. Al mismo tiempo, todas las poblaciones de cabras, domésticas y silvestres, requieren una cuidada gestión, dada su adaptabilidad y su resistencia. El pastoreo intensivo de cabras podría tener un precio sustancial sobre los pastos, y podría llegar a provocar el colapso del ecosistema, tal como ha ocurrido en algunas islas oceánicas y en grandes territorios de las regiones donde se empezaron a domesticar. Las cabras salvajes (como las de Bezoar), al igual que las ovejas salvajes (muflores) requieren una gestión muy atenta por un motivo muy diferente: están a punto de desaparecer para siempre.

RENOS

La Navidad, tal como se celebra en Estados Unidos, es una amalgama de tradiciones, como corresponde a un país de inmigrantes. Un grupo destacado de la comunidad cristiana querría convertirlo en algo más parecido a la celebración del nacimiento de Jesús, sin más, eliminando los elementos paganos, los símbolos y los rituales ajenos a la tradición, como los árboles de Navidad, los Papás Noel y los regalos. Ellos suelen decir que «Jesús es el único motivo de la Navidad». Pero esta actitud es bastante provinciana. El motivo de la Navidad es el sol, más específicamente el que llegue al nadir anual en el hemisferio norte, punto a partir del cual las cosas empiezan a pintar mejor para los humanos y para otros seres vivos. Esta transición se lleva celebrando en altas latitudes desde que los humanos fueron capaces de trazar con cierta precisión la trayectoria anual del sol.

No fue hasta siglos después de la muerte de Jesús cuando, por decreto, la Iglesia católica estableció la fecha del nacimiento de Jesús, de la que el Nuevo Testamento curiosamente no dice nada. La elección del 25 de diciembre por parte del papa tenía algún precedente en las exégesis de algunos intelectuales eclesiásticos de los primeros tiempos, pero también fue un hábil recurso para apelar a la sensibilidad pagana de los europeos del norte, para los que los primeros días del calendario solar estaban designados desde siempre a unas celebraciones desenfrenadas. Y la Iglesia católica, en un alarde de inteligencia, no quiso atacar estas antiguas formas de celebración mientras iba cristianizando a los paganos. Simplemente, relacionó el nacimiento de Jesús con la fiesta; de ahí la extraña combinación de pesebres y árboles de Navidad.

Pero ¿qué lugar ocupan los renos en esta extraña mezcla? ¿Y su capacidad de volar? En su obra *Gotham*, excelente historia de la ciudad de Nueva York, Edwin Burrows y Mike Wallace afirman que la Navidad tal como la conocemos los estadounidenses se creó en realidad en la Gran Manzana.¹ Es decir, la particular mezcla de leyendas y rituales que tanto gustan a los niños norteamericanos (incluido el árbol decorado, los calcetines colgados y el alegre gordinflón de barba blanca que trae los regalos, cuya eficiente distribución facilitan enormemente unos renos con el don de volar) fue una creación de los neoyorquinos en el siglo XIX. Hasta entonces, la Navidad en Estados Unidos no era gran cosa; desde luego era una celebración mucho menos importante que la del Año Nuevo. De hecho, la celebración de la Navidad había sido prohibida por los puritanos, que la veían como una trama del papa para difundir ritos paganos.

Parece ser que Washington Irving, siempre chistoso y travieso, inició el cambio de tendencia con su *Knickerbocker's History of New York*,² sátira sobre la aristocracia local, en particular la de origen holandés. Según Irving, san Nicolás era el patrón de Nueva Ámsterdam, el primer asentamiento holandés de la isla de Manhattan. Tradicionalmente, san Nicolás tenía fama de dar regalos en secreto, pero Irving lo convirtió en el alegre viejo que se cuelga por las chimeneas para dejarles regalos en los calcetines a los niños que duermen. (Los regalos bajo el árbol aún no existían; los árboles de Navidad no llegaron a la tradición norteamericana hasta 1830 aproximadamente, de la mano de los alemanes que poblaron Brooklyn). Y fue Irving quien le colocó el apodo de «Sancte Claus», probablemente una adaptación chapucera de la contracción holandesa del nombre del santo, Sinterklaas. Pero en el relato de Irving sobre Sancte Claus no hay mención alguna a los renos.

Fue otro neoyorquino, Clement Clark Moore, quien introdujo los renos en el puchero de la Navidad en su poesía de 1822, *The Night before Christmas* (originalmente, *A Visit from St. Nicholas*), escrita para sus propios hijos.³ El hecho de que estos renos pudieran volar sin duda hacía que el trabajo de Papá Noel resultara más fácil y explicaba que pudiera acceder a los tejados, pero ¿de qué parte del éter cultural sacó la imaginación de Moore los renos, fueran voladores o no?

Los renos («caribúes» en América del Norte) se asociaban, entonces como ahora, con los climas septentrionales. Los renos presentan lo que se conoce como una distribución circumpolar, desde Alaska, pasando por gran parte de Canadá, hacia el este, por Groenlandia, Escandinavia y Siberia hasta la península de Kamchatka (figura 9.1). En aquella época, solo los de Escandinavia y Siberia habían tirado alguna vez de un trineo. Es dudoso, no obstante, que alguien que hubiera montado alguna vez en un trineo tirado por renos hubiera emigrado a Estados Unidos en 1822; quizás un escandinavo o dos. La fuente más probable del motivo del trineo sería la comunidad escandinava.

Las explicaciones de cómo los renos de Santa Claus adquirieron la capacidad de volar son variopintas. Una hipótesis se basa en el dios nórdico Thor, algo que provocaría escalofríos entre los puristas cristianos. Las pruebas (si es que se pueden llamar así) que refuerzan la hipótesis de Thor son dos. En primer lugar, están los nombres de dos de los renos de Santa: Donner (Donder) y Blitzen. Donner (que significa «trueno») y Blitzen (que significa «relámpago») son dos atributos fundamentales de Thor. En segundo lugar, es sabido que Thor era muy dado a volar, aunque no fuera un dios volador en sí mismo. Se hacía transportar por el cielo con su carruaje especial tirado por machos cabríos voladores. Si cambiamos renos por machos cabríos, el trineo por un carruaje, y a Santa Claus por Thor, ahí lo tenemos. Pero eso es mucho cambiar, y la sustitución de los renos por machos cabríos resulta especialmente sospechosa. Thor era un dios de los campesinos, para quienes las cabras eran importantes, tanto en lo práctico como en lo mitológico. Los adoradores de Thor no eran gente de renos. La gente de renos eran los pastores que vivían

mucho más al norte, y sus religiones animistas no incluían un dios de los cielos al estilo de Zeus como era Thor, sino simplemente una serie de espíritus locales y de chamanes que los ayudaban a comunicar con ellos.



Figura 9.1. Distribución geográfica del caribú y el reno. (© 2015 Defenders of Wildlife).

Los chamanes ocupan un lugar destacado en otra teoría sobre el vuelo de los renos, pero el principal protagonista es el hongo *Amanita muscaria*, que contiene psilocibina, un alucinógeno.⁴ A grandes rasgos, la idea es que los chamanes siberianos, que usan esta seta mágica para comunicar con el mundo de los espíritus, tuvieron visiones de renos voladores. Las precisas descripciones de renos voladores se transmitieron oralmente a lo largo de generaciones.

Algunos defensores de la «teoría de la seta» van más lejos, hasta proclamar que el propio Papá Noel era un chamán.⁵ Se apoyan en su nariz roja que, a su modo de ver, recuerda la seta, roja con puntos blancos, que curiosamente son los colores exactos del atuendo de Santa. Yo aquí no puedo hacer justicia a la teoría de la seta, muy desarrollada. A mi modo de ver, no obstante, lo de la seta resulta creíble solo si se consumen setas alucinógenas.

Por último, tenemos los megalitos de la Edad del Bronce de Mongolia y del sur de Siberia, llamados «piedras de ciervos» por sus características representaciones estilizadas.⁶ Resulta evidente que los ciervos de las piedras están volando, con las patas extendidas hacia delante y hacia atrás en horizontal. También tienen unos cuernos extremadamente elaborados, como alas (incluso con alas) y algunos llevan pájaros en ellos. Los motivos de los pájaros y de las plumas son especialmente visibles en algunas momias humanas de ese periodo.⁷ Sus tatuajes, en un estado de conservación excelente, demuestran con mucho más detalle los mismos renos representados en las erosionadas piedras. Es significativo que la región de los megalitos se considere el lugar

donde empezaron a domesticarse los renos. ¿Podría ser este el lugar de origen de los renos voladores de Papá Noel? Hay quien así lo piensa.⁸ Pero existe una distancia cultural considerable, tanto espacial como temporal, entre la Mongolia de la Edad de Bronce y la Nueva York del siglo XIX.

Lo más seguro es concluir que no existen explicaciones convincentes sobre los renos voladores de Santa. Está claro que Moore tuvo acceso a algunos relatos germánicos (en el sentido lingüístico más amplio) que corrían por Nueva York en aquel tiempo, pero el origen de estos relatos sigue siendo un misterio. Y, dado que la evolución cultural tiene cierta habilidad para oscurecer su pasado, quizás el misterio se mantenga para siempre. Por suerte, gracias a su conservadurismo, la evolución biológica deja más rastros, a los que podemos acceder para comprender cómo llegamos a domesticar renos hasta el punto de que pudieran tirar de los trineos.

LOS RENOS ANTES DE LOS TRINEOS

Los renos pertenecen a la familia de los cérvidos, que incluyen la mayoría de los mamíferos que conocemos como ciervos, entre ellos el ciervo común y el corzo europeo; el uapití (alce americano), el venado de cola blanca y el ciervo mulo de América del Norte; el chital, el sambar, el muntíaco (ciervo ladrador), el tamín y el barasinga de Asia; y el pudú y el mazama de América del Sur. El alce (*Alces alces*) también es miembro de esta familia, el mayor de todos. Las diversas especies de ciervo almizclero (género *Moschus*) no forman parte de la familia de los ciervos, ni tampoco los denominados «ciervos ratones» (género *Tragulid*).

Los cérvidos, como los bóvidos (reses, ovejas y cabras) son ungulados de dos dedos (orden artiodáctilos) que pertenecen al suborden de los rumiantes, cuyos miembros tienen cuatro estómagos y rumian el bolo alimenticio. Los cérvidos y los bóvidos empezaron a diferenciarse a finales del Oligoceno (hace 20-24 Ma). (Figura 9.2). El fósil de ciervo más antiguo que se conoce, el *Dicrocerus*, es de hace 19 Ma; recuerda un muntíaco.⁹

La diferencia más evidente entre los cérvidos y los bóvidos es la cornamenta. Recordemos que los bóvidos —reses, ovejas y cabras— tienen cuernos, consistentes en un núcleo óseo hueco forrado de queratina. Los cérvidos, en cambio, tienen estructuras ramificadas más elaboradas compuestas por completo de material óseo. Los cuernos de los bóvidos son estructuras permanentes; los de los cérvidos se caen y crecen de nuevo cada año, lo que tiene un considerable coste energético. Los renos cuentan con la particularidad de que tanto machos como hembras lucen cornamenta. Los cuernos de los renos hembra son significativamente más pequeños que los de los machos, y se caen más tarde.¹⁰ A finales de diciembre, solo las hembras conservan sus cuernos, así que Donner y Blitzen, al igual que el resto de los renos de Santa, deben de ser hembras.

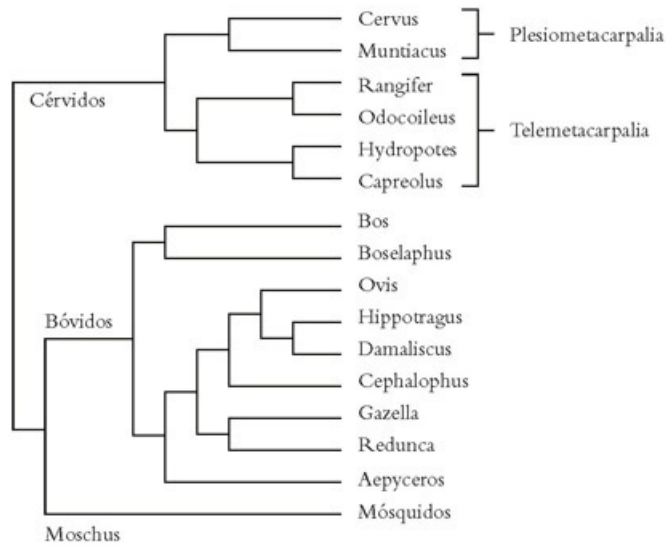


Figura 9.2. Filogenia de los artiodáctilos, mostrando la división bóvidos-cérvidos (Adaptado de Hassanin y Douzery, 2003, 216, fig. 3).

Existen otras dos ramas de la familia de los ciervos: una que evolucionó sobre todo en el Viejo Mundo (Plesiometacarpalia) y otra que evolucionó sobre todo en el Nuevo Mundo (Telemetacarpalia). El principal rasgo que distingue a los ciervos del Nuevo Mundo y del Viejo Mundo es la disposición de dos de los huesos (metacarpianos) que son homólogos a los de la mano y el pie del hombre.¹¹ Durante la Edad del Hielo del Pleistoceno, algunas especies del Viejo Mundo, como el alce americano, migraron al Nuevo Mundo a través del istmo formado en el estrecho de Bering. Los renos se cuentan entre las especies del Nuevo Mundo —incluidos alces y corzos— que hicieron la migración inversa durante este periodo.¹²

Además de los cuernos de las hembras, los renos tienen otros rasgos que los distinguen de otros miembros de la familia de los ciervos. Al igual que otros cérvidos, los renos consumen una vegetación variada, pero son los únicos mamíferos que consumen grandes cantidades de líquenes, especialmente del género *Cladonia*, conocido como «musgo de los renos».¹³ Son capaces de digerir los líquenes gracias a la enzima liquenasa, que convierte la liquenina, polisacárido de los líquenes, en glucosa. Esta enzima es un factor importante en la capacidad del reno de explotar los entornos árticos y subárticos. Los pueblos árticos a veces aprovechan esta extraordinaria adaptación digestiva de los renos —en lo que quizás es la demostración definitiva de que «nada se tira»— comiéndose los líquenes parcialmente digeridos de los estómagos de los renos que matan por su carne.¹⁴ Solo así, los humanos pueden sacar alguna energía de los líquenes, de otro modo indigeribles.

Otra adaptación notable de los renos son sus pezuñas, que cambian según la estación. En verano, las pezuñas son esponjosas, lo que les da mejor tracción en la tundra, blanda y húmeda; en

invierno se encogen y se endurecen, especialmente por el borde, que corta el hielo, evitando que resbalen.¹⁵ Los renos también están bien equipados para el frío del Ártico gracias a su pelaje, que tiene dos capas: una exterior de pelos huecos llenos de aire —como los osos polares— que reducen la circulación del calor del cuerpo hacia la atmósfera; y una capa interna de pelo denso, el típico de los mamíferos.¹⁶ Estas dos capas aíslan tan bien que los renos se sobrecalientan con temperaturas que nosotros consideraríamos lo suficientemente frías como para ponernos chaqueta.

El frío no es la única característica de las altas latitudes. También lo es la falta de luz solar durante gran parte del año. Los renos se mueven bastante bien en la oscuridad porque pueden ver en el rango ultravioleta de las luces de baja longitud de onda, invisibles para los humanos y para la mayoría de los otros mamíferos.¹⁷ Cuando el sol está bajo, solo la luz con longitudes de onda más cortas —tonos del azul al ultravioleta— llegan a la superficie de la Tierra. El 90% de esta radiación se refleja en la nieve y, por tanto, llega a la retina de los renos. La orina y las heces son particularmente visibles a la luz UV, lo que podría ayudar a los renos a mantener controlados a los depredadores, así como a seguirse el rastro unos a otros.¹⁸ Los líquenes de los que se alimentan los renos también brillan con la luz UV.¹⁹ Sería interesante saber si los renos que viven en el sur del territorio poblado por renos son tan sensibles a la luz UV como los de la zona más al norte.

La distribución geográfica de los renos fluctuó en gran medida durante el Pleistoceno con el avance y el retroceso de los glaciares. Los renos fueron de los primeros en ocupar, al menos estacionalmente, las regiones de las que se retiraban los glaciares. Entonces, como ahora, pasaban los meses más fríos en bosques de taiga al sur, desde donde migraban cada año a la tundra del norte.²⁰ Durante gran parte del final de la Edad de Hielo, los renos fueron una de las fuentes de carne más importante para los neandertales y, más tarde, para los humanos.²¹ Al final de la última glaciación (17000-12000 AP), los europeos se habían vuelto tan dependientes de los renos que ese periodo es conocido como la «Edad de los Renos». El consumo de renos durante este tiempo se vio potenciado en gran medida por cierta innovación tecnológica, la de los propulsores o atlatls, que permitían arrojar las lanzas con precisión a distancias mucho mayores.²²

La Edad de los Renos se corresponde con el Magdaleniense Europeo, en el que se registró un uso cada vez mayor de huesos, cornamentas y marfil en la fabricación de herramientas y armas.²³ Estos materiales se usaban no solo como objetos de uso directo, sino también para crear pequeñas piezas de piedra llamadas microlitos. Algunas de las pinturas rupestres más famosas se crearon durante este periodo, incluidas las de Lascaux y Altamira. Pese a su gran importancia, los renos no aparecen con frecuencia en estas pinturas, en comparación con los uros, los caballos y los bisontes, lo que quizá refleje una visión relativamente utilitaria de los renos.

Existen algunas pinturas de renos en pequeñas cuevas de la región de Dordoña, en el suroeste de Francia, pero la representación de renos más famosa, y una de las obras de arte más maravillosas del Paleolítico, es una pieza de marfil de mamut tallada (de un propulsor de hace unos trece mil años) que actualmente se encuentra en el Museo Británico. Representa una hembra

de reno —algo evidente por sus mamas— seguida de cerca por un macho, cruzando un río a nado, que es lo que los renos suelen hacer durante una migración. La hembra presenta una especial profusión de detalles, con pestañas y todo, y la composición en conjunto se adapta hábilmente a la curva y la inclinación de la punta del colmillo de mamut sobre el que se talló.

A juzgar por la gran cornamenta del macho, estos renos nadando debían de estar en plena migración de otoño. Los cazadores humanos se apostarían estratégicamente en lugares de paso de los renos por los valles fluviales, desde donde se lanzarían contra el rebaño, matando todos los ejemplares que pudieran, indiscriminadamente.²⁴ A veces conducían a los renos hacia corrales o lagos, donde podían lancearlos desde un bote o ahogarlos. También se usaban fosas, al igual que atlats. Debían de ser escenas sangrientas y de una actividad frenética, porque tenían que despellejar y despiezar los cuerpos antes de que se echaran a perder o atrajeran a lobos y osos. Quizás algunos de los lobos en cuestión serían de los que seguían a los campamentos, ya en proceso de domesticación. Antes de la llegada de los humanos, los lobos eran los principales depredadores de los renos.

LA DOMESTICACIÓN DE LOS RENOS

Al irse retirando los glaciares hacia el norte, tras el último máximo glacial (hacia el 20000 AP), los renos también lo hicieron. Hacia el año 12000 AP, los renos ya habían desaparecido de Francia²⁵ y de gran parte de Europa Occidental. Un patrón temporal similar se dio en Siberia y en América del Norte. Durante esta retirada hacia el norte, algunas poblaciones se mantuvieron en latitudes relativamente meridionales (p. ej. Idaho, los Grandes Lagos, Nueva Inglaterra y el sur de Siberia), en bosques perennes. Estas poblaciones de los bosques eran menos migratorias que los renos de la tundra, y menos gregarias, ya que vivían en grupos sociales más pequeños.²⁶

Como es lógico en una especie con un territorio tan extenso, se reconocen diversas subespecies de renos, aunque su organización taxonómica aún no está completamente definida. Los últimos estudios genéticos (con ADN mitocondrial) indican que es necesaria una revisión a fondo.²⁷ Es más, estos estudios demuestran que las especies de la tundra y de los bosques no forman grupos compactos como se esperaba. Los ancestros de los renos domésticos pertenecían a la subespecie *Rangifer tarandus tarandus*, que aún puebla la tundra de Escandinavia y Finlandia (conocida en conjunto como Fenoscandia), así como Siberia.

Los renos aún están en una fase temprana de domesticación,²⁸ y son un caso único entre los ungulados, ya que los rebaños salvajes y domésticos suelen coexistir cerca los unos de los otros. Por estos motivos, la domesticación de los renos, aún en curso, puede aportarnos información sobre las fases iniciales de la domesticación de caballos, reses, ovejas y cabras, cuando la separación entre las poblaciones salvajes y los ejemplares protodomesticados era poco clara.

Parece ser que la domesticación de los renos se inició cuando algunos cazadores-recolectores que se habían especializado en la caza del reno buscaron el modo de ejercer cierto control sobre los rebaños salvajes. Algunas de las técnicas usadas en la caza del reno, como los vallados en embudo, también podían emplearse para una gestión más activa de los rebaños, pero se hacían necesarias innovaciones como los cercados. Las pruebas que tenemos de la creación de este tipo de cercados para renos se remontan al menos al 3000 AP.²⁹ Pero los movimientos de los renos, incluidas sus migraciones, seguían siendo dictados por los propios renos. Por tanto, los especialistas en renos tuvieron que convertirse también en nómadas, y seguir a los rebaños.

Gradualmente, a lo largo de los milenios, fue separándose a los miembros más manipulables de los rebaños de los más «salvajes», pero este proceso aún no se ha completado del todo. Durante la historia de la domesticación de los renos, fueron introduciéndose deliberadamente animales salvajes en los rebaños domésticos, quizá para aportarles más resistencia al duro entorno.³⁰ Al mismo tiempo se fueron asilvestrando renos con diversos niveles de domesticación, al cruzarse con renos salvajes. Probablemente, esta fluidez genética se dio también en la mayor parte de ganado doméstico durante las primeras fases de su domesticación, hasta su introducción en regiones sin animales salvajes o hasta la exterminación de las poblaciones salvajes.

Los renos más dóciles no solo eran una fuente de carne, cuernos y pieles más segura, sino que también podían usarse como camuflaje para la caza de sus homólogos salvajes. De hecho, es probable que la mayor parte de la carne de reno consumida por los primeros pastores de renos procediera de renos salvajes. Domesticar renos suponía un esfuerzo demasiado grande como para matarlos después con ese fin,³¹ salvo en circunstancias extremas. La reticencia a matar renos sigue presente entre los pueblos modernos que viven en contacto con estos animales, y que más han conseguido evitar la economía de mercado impuesta por los Estados modernos.

No se sabe en qué momento empezaron a usarse los renos como bestias de carga o para tirar de los trineos. Ambas actividades implican un mayor grado de domesticación que el requerido para la simple gestión de los rebaños. Los machos, en particular, suponen un riesgo cuando tienen cuernos, así que probablemente fue en esta época cuando se extendió la práctica de recortárselos.³² Mucho después de que el transporte en trineo se convirtiera en algo habitual, algunos pueblos con renos, en particular los tunguses del este de Siberia, como los evenkis, empezaron a montar en reno.³³ Para ello crearon ingeniosas sillas de montar sin estribos adaptadas a partir de las sillas para caballos con las que ya estaban familiarizados a través del contacto con los jinetes mongoles y túrquicos.³⁴ Se usan unas varas especiales, en lugar de los estribos, para subirse al reno y para mantener el equilibrio. Por el bien de los jinetes, es fundamental recortar los cuernos del reno orientados hacia atrás. Papá Noel no tiene este problema.

La leche de reno es muy grasa y espesa; los pastores de renos han aprovechado este recurso en diferentes medidas durante mucho tiempo.³⁵ Ordeñar a las hembras de reno es un proceso mucho

más arduo que ordeñar vacas, y consume mucho más tiempo. Es más, da un rendimiento escaso. Aun así, el mayor o menor consumo de leche de reno es una indicación de un grado bastante elevado de domesticación del reno.

A lo largo de la historia, los «pueblos de renos» han vivido en tribus nómadas, y aún lo hacen, pero comprenden una amplia gama de etnias y prácticas culturales. En el hemisferio occidental, las interacciones entre humanos y renos se limitaban a la caza de renos salvajes hasta la introducción de los renos domésticos en Alaska hace un siglo.³⁶ Pero en el hemisferio oriental, donde los renos se domesticaban, los pueblos de renos presentan interesantes diferencias en sus prácticas particulares.

Los samis (antes llamados lapones, con una lengua ugrofinesa) son los que tienen los rebaños más numerosos, a veces de miles de ejemplares. Y usan sus renos sobre todo para el transporte (en trineo) y como bestias de carga.³⁷ Los rebaños de los samis están dispersos —es decir, extendidos—, lo que los hace más vulnerables a los depredadores que los de muchos otros pueblos de renos. Tradicionalmente, los samis usan muchas partes del reno, como la carne, la piel y los tendones, pero no la leche.

Los nenezos suelen tener pequeños rebaños familiares más protegidos. Pero los nenezos (y sus renos) fueron sometidos a la colectivización durante el periodo soviético y ahora suelen tener grandes rebaños comunitarios.³⁸ Tradicionalmente, los nenezos cazaban renos salvajes al tiempo que criaban rebaños domésticos. Para gestionar mejor los rebaños de renos domésticos, los nenezos usaban perros samoyedos, raza creada por ellos mismos y otros pueblos samoyedos para guiar los rebaños y quizá protegerlos de los depredadores.³⁹ Los nenezos usan los renos sobre todo como fuente de carne y como transporte. Al igual que los samis, siguen a sus rebaños en sus largos viajes por la tundra, buscando pastos fértiles.

A diferencia de los samis y los nenezos, los evenkis son un pueblo de taiga, y sus renos están adaptados a unas temperaturas más templadas y a vivir en el bosque. Los evenkis tienen pequeños rebaños (de sesenta cabezas o menos) y solo comen carne de reno cuando no disponen de otros alimentos.⁴⁰ También montan en reno —han perfeccionado las sillas blandas sin estribos—, y usan la leche de reno mucho más que los samis o los nenezos.

Los evens guardan una estrecha relación con los evenkis, pero viven mucho más al norte, en la tundra. Ellos también montan en reno, y tradicionalmente mantenían pequeños rebaños familiares. A diferencia de los evenkis, los evens usaban perros para transportar mercancías en trineo.⁴¹ Las lenguas even y evenki son de la familia de las tunguses. Por su parte, las prácticas de uso del reno suelen denominarse tunguses, lo cual parece denotar el máximo grado de domesticación. De todos los pueblos de renos, los tunguses son los que mejor montan en reno.⁴²

¿Reflejan estas prácticas culturales tan diversos procesos de domesticación independientes, o los caprichos de la difusión cultural de un único proceso de domesticación?

Una hipótesis plantea que la domesticación de los renos se produjo una sola vez, en la región de

las «piedras de ciervos» de la taiga del sur de Siberia, quizás en la región de los montes Altái.⁴³ Desde aquí se supone que el uso del reno doméstico se extendió hacia el norte, a los pueblos de la tundra de Fenoscandia y el norte de Siberia. Es lo que se conoce como «hipótesis monocéntrica».

Los contrarios a la hipótesis monocéntrica afirmaban que la domesticación del reno se produjo de forma independiente en varios puntos de Eurasia.⁴⁴ Es lo que se conoce como «hipótesis policéntrica». Los últimos estudios genéticos sustentan una hipótesis policéntrica modificada, con un mínimo de dos procesos de domesticación del reno independientes: uno en Fenoscandia y el otro en Rusia.⁴⁵ En Fenoscandia, los domesticadores fueron los samis, y sus prácticas relacionadas con el reno se desarrollaron independientemente de las de Rusia.⁴⁶ En Rusia, no obstante, encontramos «pueblos de renos» con diferentes prácticas y etnias, desde los nenezos a los evenkis. Cabe destacar, en este aspecto, que hay indicios (aún inconcluyentes) de domesticaciones independientes en el oeste y el este de Siberia,⁴⁷ que explicarían en parte las diferencias entre el uso que hacen de los renos los nenezos y otras tribus samoyédicas, por una parte, y los evenkis, los evens y otras tribus tunguses, por otra.

EL RENO DOMÉSTICO Y EL RENO SALVAJE

Los renos están en una fase de domesticación muy temprana. Y la mayoría de las poblaciones domésticas están sujetas a cierto flujo de genes de las poblaciones salvajes, lo que mitiga el efecto de la selección natural de los rasgos propios del reno doméstico y, por supuesto, también de la selección artificial. ¿Hasta qué punto podemos ver en los renos una imagen de lo que fue la evolución temprana de cerdos, reses, ovejas y cabras, todos ellos en contacto próximo con homólogos salvajes durante las primeras fases de la domesticación? Hay motivos para creer que la domesticación de los renos tiene algún aspecto particular —el más destacado, el duro entorno en el que viven—, que podría limitar determinadas alteraciones relacionadas con la domesticación.

Aun así, la domesticación del reno tiene aspectos en común con las primeras fases de domesticación de todos los ungulados salvajes, cuando empezaban a verse sometidos al control humano. Tal como hemos visto, este periodo de gestión incipiente de las poblaciones salvajes pudo haberse alargado. Durante esta fase se produce una notable introgresión genética entre poblaciones salvajes y semidomesticadas, hasta que las segundas se trasladan más allá de las fronteras naturales de las especies. Sin embargo, aunque los renos en proceso de domesticación siguen manteniéndose muy próximos a sus homólogos salvajes, se ha producido alguna divergencia. En lo relativo a la mayoría de los rasgos, aún está por determinar hasta qué punto esta divergencia puede reflejar simplemente una plasticidad fenotípica —relacionada especialmente con cambios en la dieta— o una diferenciación genética.

Hasta hace poco, los renos no han sido objeto de una selección artificial significativa. Es más, los regímenes de selección artificial varían, no solo de una región a otra, sino también entre tribus. Por ejemplo, tradicionalmente muchas poblaciones samis ejercían muy poco control sobre los apareamientos.⁴⁸ Aun así, los renos domésticos muestran ciertos rasgos del fenotipo doméstico, como la reducción de tamaño corporal, el acortamiento del morro y quizá también de las patas.⁴⁹ Y los pastores de renos no parecen tener problemas para distinguir los individuos salvajes de los domésticos. Tradicionalmente, cuando entraban individuos salvajes en un rebaño doméstico, era con la bendición de los criadores.

Probablemente, la coloración del pelaje es el rasgo al que más ha afectado el proceso de domesticación de los renos. La coloración de los renos salvajes varía, según poblaciones, de un color casi negro a casi blanco. El vientre, la grupa y a menudo el cuello suelen ser más claros, mientras que las patas son típicamente más oscuras. (Solo he visto personalmente en estado salvaje renos del Nuevo Mundo —caribúes—, pero la diferencia de coloración entre los renos de la tundra de Alaska —bastante claros— y los de los bosques de montaña de Terranova y, especialmente, de la península de Gaspé, en Quebec —bastante oscuros—, era impresionante). No obstante, en el seno de una población de renos determinada se observa una variación cromática muy limitada.

En los renos domésticos hay variaciones de color mucho mayores dentro del mismo rebaño, con pelajes de muchos colores; ocasionalmente, algún reno moteado, algo nunca visto en estado salvaje.⁵⁰ Tal como hemos visto antes, esta gran variabilidad es un indicador de una selección natural relajada. En general, en lo relacionado con la coloración del pelaje de los mamíferos, una selección relajada implica una selección reducida de los rasgos para el camuflaje o crípsis. En el caso de los renos domésticos, la selección relajada puede ser un reflejo de la disminución de depredadores.

Una de las ventajas de ser un reno doméstico es que la protección del hombre te hace menos vulnerable a los depredadores.⁵¹ De ahí que las mutaciones de color que te hacen más visible no sean una desventaja tan grande entre los renos domésticos como lo es entre los salvajes. Pero el grado de protección humana varía mucho. Los rebaños de los samis se mueven por terrenos amplios y son más difíciles de proteger que los rebaños de los evenkis, controlados más de cerca, y los rebaños de renos de los samis sufren un ataque considerable por parte de los depredadores. Aun así, los renos de los samis presentan el mismo grado de variedad cromática, a diferencia de sus homólogos salvajes. Así que, en este caso —y quizás en otros— debe de haber otras fuerzas selectivas, cuya eliminación explicaría la variación cromática.

Una fuente importante de selección de la coloración de los renos son parásitos como las moscas negras, los mosquitos y, en Fenoscandia especialmente, los reznos.⁵² En pleno verano, los mosquitos suelen atormentar a los renos, que no pueden comer, ya que buscan refugio en los pocos parches de nieve que quedan. Estos molestos insectos han provocado incluso estampidas de

caribúes. Pero los reznos (género *Hypoderma*) son aún peores. Ponen los huevos en las patas de los renos. Al lamerse el pelo, los renos lamen los huevos y los ingieren. Las larvas migran hasta la piel, abriéndose paso por el músculo y otros tejidos. Las heridas que provocan en la piel a veces se infectan y se llenan de pus; cuando la mosca eclosiona, deja un agujero en la piel. Como los reznos dañan la carne y la piel, además de afectar al crecimiento, los rebaños domésticos son tratados con antiparasitarios de amplio espectro como la ivermectina.⁵³

Por algún motivo, los reznos prefieren atacar a los renos de color claro, lo cual podría explicar por qué los renos salvajes de Fenoscandia suelen ser oscuros.⁵⁴ Pero los rebaños domésticos tratados están protegidos del ataque de los reznos, así que el pelaje de color claro ya no supone una desventaja selectiva. La relajación de la selección para evitar a los reznos podría explicar en parte por qué los renos samis presentan una gran variedad cromática, a pesar de la actividad depredadora.⁵⁵

Este nivel relajado de selección, sea para reducir la depredación o el parasitismo, explica solo en parte la variación cromática de los renos domésticos. En ciertas culturas, se consideran más atractivos algunos ejemplares con mutaciones de color que los renos salvajes. Entre los samis, por ejemplo, se valoran las pieles blancas.⁵⁶ Los efectos de cuello de botella genético, comunes en poblaciones domésticas pequeñas, también pueden magnificar la variación cromática al aumentar las probabilidades de que se den una o más mutaciones cromáticas.

DOMESTICACIÓN Y SELECCIÓN SEXUAL EN LOS RENOS

La reducción de la selección sexual, y por tanto la disminución de las diferencias sexuales, también forma parte del proceso de domesticación. La cornamenta y el tamaño corporal son las diferencias sexuales más obvias en la familia de los ciervos. En las especies de ciervos, el tamaño de la cornamenta de los machos se relaciona con el grado de competencia entre ellos para conseguir compañera sexual. En especies como el corzo o el muntíaco, en que hasta los machos de más éxito se aparean con un número relativamente reducido de hembras, los cuernos son pequeños. Entre los uapitíes y los ciervos comunes, la competencia entre machos es mucho más dura; un número relativamente pequeño de machos monopolizan la mayoría de los apareamientos. En estas especies, en las que el apareamiento está más competido, los machos tienen cornamentas mayores. Yo tengo una foto de mi hijo, que entonces tenía dieciocho años, junto a una cornamenta de uapití (alce americano) que encontramos en el valle Lamar, en Yellowstone. Mi hijo medía alrededor de metro ochenta y cinco pero la cornamenta, con la base clavada en el suelo, era casi igual de alta, y más pesada. De hecho, en proporción con el tamaño corporal, los cuernos de los caribúes macho son los más grandes de todas las especies de ciervos. De ello podemos deducir que los machos de caribú afrontan una dura competencia para poder aparearse con las hembras.⁵⁷

Así las cosas, cabe pensar que deberíamos observar una disminución evidente del tamaño de los cuernos entre los renos domesticados. He buscado con empeño algún indicio de que tal cosa ocurra, pero no lo he encontrado. Parece ser que no había ningún estudio sobre el asunto, así que he examinado todas las fotos que he podido encontrar. Entre los cientos de imágenes que he visto, no he observado ninguna diferencia obvia, salvo quizás algunas puntas con ángulos y formas extrañas entre los domesticados. En este punto de la historia evolutiva de los renos domésticos, parece que la selección sexual aún no se ha reducido mucho. Quizá fuera de esperar, teniendo en cuenta que están en una fase temprana de la domesticación. La reducción de la selección sexual suele empezar con la caza a los machos jóvenes, y se vuelve más pronunciada cuando los humanos se hacen cargo del proceso de elección de los apareamientos; esto último solo ocurre cuando el proceso de domesticación está bastante avanzado. Da la impresión de que, en términos generales, la domesticación del reno aún no ha llegado a ese punto.⁵⁸

Hay que hacer una precisión evolutiva de carácter más amplio con respecto a la selección sexual y al dimorfismo sexual, de lo que los renos son un ejemplo particularmente interesante. El dimorfismo sexual surge cuando la selección lleva a los fenotipos macho y hembra en diferentes direcciones. El dimorfismo puede resultar de una selección natural con una divergencia sexual estándar o de una categoría especial de selección natural llamada «selección sexual». En este caso, solo consideraré esta última.

Para crear el dimorfismo sexual no basta con que solo un sexo se beneficie de un rasgo particular como la cornamenta. El rasgo que beneficia a uno de los sexos tiene que afectar negativamente al otro. En otras palabras, lo que es bueno para el ganso debe ser malo para la gansa, o al revés. Eso se llama «selección sexual antagonica». Es poco frecuente, si consideramos los rasgos de todos los organismos. Estamos ante un caso especial. Es mucho más habitual que, cuando un sexo experimenta la selección de un rasgo, los fenotipos de ambos sexos cambien porque pertenecen a la misma especie; de ahí que cualquier cambio fenotípico en un sexo provoque que el otro sexo se apunte a ese cambio fenotípico debido a las correlaciones genéticas y de desarrollo.⁵⁹ Desgraciadamente, este importante factor se pasa por alto en muchas explicaciones populares de la evolución, especialmente en la de la humana.

Aquí plantearé situaciones en las que la selección sexual sí implica al menos algún tipo de selección sexual antagonica. Los diferentes grados de antagonismo sexual son evidentes cuando comparamos los cuernos de los bóvidos (reses) con los de los cérvidos (familia de los ciervos), implicados ambos en la competencia entre machos para aparearse con las hembras (selección intrasexual). Recordemos que los cuernos de los bóvidos son estructuras permanentes que no requieren mucha energía para su crecimiento. Las cornamentas de los ciervos, en cambio, se caen cada año y deben crecer de nuevo, con un coste energético considerable. Como los cuernos de las reses cuestan menos, existe un antagonismo sexual evolutivo menor entre los cuernos de los bóvidos. No es casualidad que muchas hembras de bóvidos —vacas, ovejas, cabras y antílopes—

tengan cuernos, aunque más pequeños. Hay indicios de que los cuernos de las hembras de bóvido pueden ser adaptativos en ciertos casos,⁶⁰ pero no se ha prestado demasiada atención a la adopción de este rasgo fenotípico entre las hembras de los bóvidos y a la baja incidencia de los cuernos entre las hembras de los cérvidos.

El antagonismo sexual en la cornamenta de los cérvidos es mucho mayor porque es algo que cuesta un gran esfuerzo. De aquí que sea de esperar una menor adaptación al fenotipo del otro sexo. El reno es el único miembro de la familia en que las hembras tienen cornamenta. La presencia de cornamenta en las hembras de reno resulta intrigante. Los más partidarios del adaptacionismo buscarán pruebas de que la cornamenta les aporta alguna ventaja. Por ejemplo, se ha sugerido que pueda servir para establecer jerarquías de dominio.⁶¹ Pero otros cérvidos sociales tienen jerarquías de dominio y no tienen cornamentas; y en algunas poblaciones de renos, la mayoría de las hembras carecen de cuernos.⁶² Estas hembras parecen ser capaces de gestionar las relaciones de dominio sin necesidad de cuernos. Así que quizá valga la pena plantearse si la cornamenta de las hembras de reno no es más que un efecto secundario, por correlación genética, de la intensa selección de machos con cornamenta y de una insuficiente selección de hembras sin ella. El tamaño de la cornamenta varía mucho entre diferentes poblaciones de renos en todo el mundo, de modo que se podría poner a prueba la hipótesis de la adopción de rasgos fenotípicos del sexo opuesto. Si así fuera, en las poblaciones cuyos machos tienen las cornamentas más grandes, las hembras también deberían lucirlas; y en las que las hembras no tienen cuernos, cabría esperar que los machos tuvieran las cornamentas más pequeñas.

DOMESTICACIÓN Y CONDUCTA DE LOS RENOS

Recordemos que, según Beliáyev, la domesticación parte de un cambio de conducta hacia la docilidad, no de cambios en ningún rasgo físico en particular. Así pues, aunque los renos estén en una fase tan temprana de domesticación, deberíamos poder encontrar pruebas de que los renos domésticos son más dóciles que los salvajes, y no solo porque crezcan en presencia de los humanos y por ello se hayan habituado a ellos. Es decir, necesitamos pruebas de una alteración genética —no solo de cierta plasticidad fenotípica— que los aleje del estado salvaje. Desgraciadamente, los renos no se prestan a los experimentos controlados necesarios para demostrarlo, o al menos no de forma directa. Eso sí, hay métodos indirectos para comprobar el impacto de la domesticación sobre la docilidad.

Por toda Europa se han registrado intentos de reintroducir poblaciones de renos en algunas zonas de su antiguo territorio de donde desaparecieron o resultaron diezmadas. La forma más rápida de realizar la reintroducción es trasladar allí renos domésticos. El resultado son unas poblaciones con una proporción variable de ancestros salvajes y domésticos, lo cual se puede

determinar porque los individuos domésticos son genéticamente diferentes de los individuos salvajes restantes. Cabe señalar, pues, que en las poblaciones de renos noruegos, la «distancia de huida» —la distancia hasta la que se puede acercarse un humano a un reno antes de que este salga huyendo— está estrechamente relacionada con el porcentaje de ascendencia doméstica. Los individuos de poblaciones completamente salvajes presentan una mucho mayor que los que tienen un alto porcentaje de ancestros domésticos.⁶³

Así pues, los renos silvestres siguen siendo más dóciles que los verdaderamente salvajes, al conservar los rasgos de conducta de la domesticación. Eso a pesar de que estos rebaños sean objeto de una caza extensiva, en algunos casos desde hace casi un siglo. Así que en esta fase temprana, el proceso de domesticación, como cualquier otro proceso evolutivo, sufre de una gran inercia y no resulta fácilmente reversible.

UN ANIMAL POCO VALORADO

A quienes no tenemos mucha experiencia con renos, más allá de lo que sabemos de Rudolph, nos cuesta entender el lugar destacado que ocupa este animal en la vida de un buen número de pueblos nórdicos. Muchos de ellos simplemente no podrían sobrevivir en el duro ambiente en el que habitan sin estas criaturas, salvajes y domésticas, y espectacularmente adaptadas al frío. En muchas zonas de Fenoscandia y Siberia, los renos continúan siendo el único medio de transporte.

Durante gran parte del Paleolítico tardío, los renos constituyeron una fuente de alimento esencial para los euroasiáticos; sin embargo, por lo poco que aparecen en las pinturas rupestres, no gozaban del mismo prestigio que los uros, los caballos o los bisontes. No parece que los consideraran sagrados. Cuando empezó la domesticación, esa actitud ya había cambiado, tal como demuestran los megalitos de la Edad del Bronce que representan renos voladores (motivo que sigue ocupando un lugar destacado en la religión de tribus siberianas de hoy en día como los evenkis y los evens).⁶⁴ Hay quien cree que los renos voladores de Papá Noel provienen en última instancia de estos mitos. Yo no lo creo, pero ya me han acusado de aguar las fiestas navideñas más de una vez.

Los renos son de los últimos animales que han llegado a la domesticación, y sin duda los últimos de los artiodáctilos. Al estar en una fase tan temprana del proceso, los renos domésticos ofrecen una perspectiva única de cómo acabaron bajo el dominio humano reses, ovejas, cabras y caballos. También aportan valiosa información sobre el tiempo que tardan en aparecer algunos rasgos del fenotipo doméstico. En primer lugar, confirman una vez más la hipótesis de Beliáyev, que postulaba que lo primero que aparece es un cambio de conducta, específicamente, la docilidad. Entre los renos reintroducidos al estado silvestre, la docilidad también es el último rasgo del fenotipo doméstico que desaparece. Los primeros cambios físicos del fenotipo

doméstico de los renos son una ligera reducción de tamaño y un sustancial aumento de la variación cromática. La reducción del tamaño corporal concuerda con los registros arqueológicos que tenemos de otras especies domesticadas, desde los perros a las reses. El aumento de variación cromática también concuerda con lo ocurrido en otras especies y en el experimento de los zorros. Otros rasgos del fenotipo doméstico, como la reducción del dimorfismo sexual, son como mucho incipientes, pero eso debería cambiar pronto, ya que la cría de renos se va industrializando, como no podía ser de otro modo, y las decisiones sobre su apareamiento cada vez las toman menos los propios animales. La primera hembra inseminada artificialmente podría marcar el inicio de una vida adaptada a la cultura humana, un momento decisivo que debería valorarse por lo que significa.

CAMELLOS Y DROMEDARIOS

Los camellos (dos jorobas) y los dromedarios (una) pueden parecer unos candidatos muy improbables para la domesticación. Los dromedarios (o camellos árabes) son famosos por su irascibilidad, que suelen expresar lanzando mordiscos con unos dientes enormes o, en caso de sentirse molestos, expulsando un chorro de flema asquerosa con una puntería envidiable. Además son muy grandes; el segundo animal domesticado en tamaño después de los uros. Las patas de un dromedario son más largas que las de cualquier caballo, y soportan un cuerpo enorme que puede pesar hasta seiscientos kilos. Los camellos son aún más enormes, aunque de patas más cortas. En retrospectiva, la domesticación de estas imponentes criaturas parece un logro notable.

Hasta hace poco, mi experiencia con los camellos se limitaba a los zoológicos, donde observé que solían exhibirlos con los animales salvajes, no en el «zoo de mascotas» donde suelen encontrarse sus primas sudamericanas, llamas y alpacas, junto con ovejas, cabras y otros animales domésticos. Y parece que así deba ser, dado la formidable constitución de los camellos y su indecoroso temperamento. Camellos y dromedarios conservan un punto salvaje, pese a estar domesticados. Por ese motivo, nunca tuve la tentación de montar en uno. Sin embargo, un día de abril de 2011 me encontré sentado sobre un dromedario.

Tal como esperaba, no fue una experiencia agradable. El safari de submarinismo con transporte en camello me había parecido una buena idea en el momento de apuntarme: daba la posibilidad de visitar zonas de la península del Sinaí, en Egipto, bañadas por el mar Rojo, donde poca gente se sumerge por lo remotas e inaccesibles que son (o eso pensaba yo, hasta que un todoterreno se plantó en nuestro campamento al segundo día). A los pocos minutos, lamenté mi decisión. Mis primeras dudas surgieron en cuanto me subí al dromedario. Aunque el animal estaba arrodillado en el suelo, yo ya me encontraba mucho más lejos del suelo de lo que me habría gustado. Y tenía las piernas abiertas en una postura extraña e incómoda, colgando a los lados del enorme pecho del dromedario. Sentía que los músculos de mis ingles, en particular, corrían peligro inminente. La silla de montar (de madera, cubierta con una fina capa de tela áspera) no era nada cómoda. (Véase figura 10.1).

Nunca he disfrutado especialmente montando a caballo, en mulas o burros, pero aquello tenía mucho peor pinta. Cuando la bestia se puso en pie, estirando primero las patas de atrás, caí hacia delante y a punto estuve de darme de narices con su cuello. Me salvó de ese indigno fin el cuerno

de la silla, alojado contra mi entrepierna: seguro, pero nada agradable. Al jefe de la expedición, un beduino del lugar, le pareció divertido, lo cual me molestó. Aun así me recomendó que en el futuro apoyara ambas manos en el cuerno de la silla cuando el dromedario fuera a levantarse. Y así lo hice. También me aconsejó que me relajara y disfrutara de la experiencia. Eso no lo hice.

Cuando mi dromedario se puso en pie, tuve la impresión de estar a dos pisos de altura. Ese efecto se multiplicaba por mil cada vez que el dromedario trepaba por alguna de las numerosas escarpaduras que parecían elevarse directamente por encima del mar Rojo. La ascensión resultó ser una sorpresa especialmente desagradable, ya que yo siempre había supuesto que camellos y dromedarios estaban hechos para superficies llanas y arenosas, no para la roca, dura y resbaladiza. Y resultó que tenía razón, a juzgar por el comportamiento de mi dromedario.

Cada vez que llegábamos a una escarpadura rocosa, mi montura y todas las demás se paraban, nada dispuestas a afrontar aquel desafío. Pero nos acompañaban guías con palos, que usaban para animar a los dromedarios a que subieran, y estos lo hacían a regañadientes. No les gustaba trepar por entre las rocas, pero es que odiaban bajar. De hecho, al final deduje que si no estaban muy convencidos de ascender, era *porque* odiaban descender. Suponiendo que el único motivo por el que un dromedario podía mostrarse reacio a bajar por una escarpadura rocosa era el miedo a resbalar y a caerse, yo también acabé desconfiando de la bajada de las escarpaduras.

En un momento dado, me planteé seriamente desmontar, por muy innoble que quedara aquello a los ojos de los beduinos, pero no se podía: los dromedarios no iban a arrodillarse sobre la dura roca, y no hay un modo seguro de desmontar de un camello que no se arrodille. Así que después de que los guías de los camellos atizaran suficientemente con sus palos a nuestras monturas en los flancos, descendimos como pudimos (yo y mi dromedario, con el que me identificaba ya plenamente), con los previsibles resbalones. Apreté los dientes, buscando un lugar donde aterrizar, preferiblemente en dirección contraria a la de la trayectoria del dromedario. El plan era que el animal cayera al mar que se extendía muy por debajo, y que yo lo hiciera hacia la ladera de la montaña.



Figura 10.1. Dromedarios con una carga poco convencional (equipo de inmersión) cerca de Dahab, en la península del Sinaí.

Los tramos llanos de arena eran mucho mejores, aunque aun así nada cómodos. El jefe de la expedición me había dicho que el movimiento del dromedario era como el de una mecedora, pero esa analogía no me parecía correcta. Si el dromedario era una mecedora, era una defectuosa, con un movimiento lateral —lo que los marineros llaman «alabeo»—, así como un movimiento hacia delante y hacia atrás. Hasta que no me puse a investigar para escribir este libro, no descubrí que el origen de esta dimensión añadida del movimiento de un camello es su paso característico, llamado «andadura» (véase el apéndice 10 en la página 289).

La gran mayoría de ungulados (mamíferos con pezuñas) usan un paso llamado «trote» a velocidades que van entre el paso y el galope. En el trote las patas se mueven emparejadas en diagonal: la trasera derecha con la delantera izquierda, y luego la trasera izquierda con la

delantera derecha, etcétera. Como se requieren dos de esos movimientos para completar el ciclo, se dice que el trote es un paso en dos tiempos. La andadura también lo es, pero en este caso las patas de un lado se mueven al mismo tiempo: la trasera izquierda con la delantera izquierda, y la trasera derecha con la delantera derecha. Los camellos son los únicos que usan la andadura a cualquier velocidad, de un paso lento a lo que en la mayoría de los ungulados sería un galope. Inevitablemente, los andadores se balancean hacia los lados. Y cuanto más rápida sea la velocidad de la andadura, más peligroso es para los jinetes, tal como descubrí cada vez que el dromedario de detrás empujaba al mío, que era a menudo. La andadura y el consiguiente balanceo le dieron un nuevo significado al conocido apodo de los camellos, «barco del desierto», ya que provocaba los mismos mareos que un barco.

Una idea recurrente que me venía a la cabeza era el viejo dicho de que los camellos son caballos diseñados por un comité de expertos. Pero eso es una actitud occidental provinciana. Los camellos no son caballos con defectos; en muchos sentidos son superiores. Pueden cargar mucho más, y pueden llevar su carga a lugares a los que ningún caballo podría llegar, a algunos de los lugares más inhóspitos de la Tierra. Tan efectivos son en este sentido que los beduinos de hecho abandonaron el transporte rodado, al considerarlo un medio de transporte inferior en los desiertos de arena en los que viven.¹ Eso no cambió hasta la introducción de los todoterrenos, durante la Segunda Guerra Mundial.

En cuanto a su aspecto físico, los camellos salen mal parados al compararlos con los caballos. Con esa mueca en la cara y los labios caídos tienen un aspecto algo desastrado; y la joroba puede parecer una deformidad, especialmente cuando la llevan ladeada hacia un lado. Esas «rodillas» nudosas tampoco contribuyen a mejorar su aspecto, ni tampoco el cuello, largo como el de una cigüeña. En conjunto, los camellos tienen un físico que bien podría corresponder al de un animal fantástico de algún libro infantil. Pero yo he llegado a ver algo regio en los camellos. Tienen una actitud segura, de confianza en sí mismos, con ese modo de levantar la cabeza. Y su forma de caminar cuando no van cargados es bastante señorial. Su andadura, a mi modo de ver, es más elegante que un trote, al menos vista desde el suelo.

No obstante, el atributo más impresionante del camello, teniendo en cuenta su tamaño y su fuerza —y a pesar de ocasionales mordiscos o escupitajos— es su docilidad. ¿Cómo pudieron ejercer un control suficiente los humanos sobre sus ancestros salvajes, presumiblemente mucho menos tratables, para convertirlos en bestias de carga y —lo que aún es más impresionante— en una fuente de leche? Y el caso es que lo consiguieron, hasta el punto de que actualmente no existen dromedarios en estado salvaje.

El dromedario (*Camelus dromedarius*) es uno de los pocos miembros que sobreviven de la familia de los camélidos. Antiguamente, esta era mucho más próspera, especialmente en América del Norte, su lugar de origen. Desde el Mioceno al Pleistoceno (hace 20-2 Ma), los camélidos estaban entre los herbívoros más comunes y variados del continente. La actual ausencia de camélidos en América del Norte es una circunstancia evolutiva bastante reciente, al igual que su presencia en América del Sur, Asia y África. El dromedario (el que tiene una joroba) suele ser el camélido en el que pensamos inmediatamente cuando alguien dice «camello». Esta especie vive en las regiones cálidas y áridas del norte de África, Arabia y el oeste de Asia (Figura 10.2). El camello bactriano (*Camelus bactrianus*), de dos jorobas, se encuentra en el frío y árido desierto del Gobi, en Mongolia, el norte de China y en las regiones próximas. Estas dos especies del Viejo Mundo —el dromedario y el camello bactriano— suelen ser denominadas «camellos auténticos». Sus ancestros migraron desde América del Norte hace menos de 3 Ma, por el istmo de Bering hacia el noreste de Asia y posteriormente hacia el sur y el oeste.

La otra rama de la familia del camello, los del estilo de la llama, abandonaron América del Norte para dirigirse al sur, por el istmo de Panamá, hasta llegar a regiones frías y áridas de América del Sur como los Andes o la Patagonia, donde prosperaron. Existen dos especies salvajes de camélidos de tipo llama (el guanaco, *Lama guanicoe*; y la vicuña, *Vicugna vicugna*), y dos especies domesticadas (la alpaca y, por supuesto, la llama). Son todo lo que queda de la familia de los camélidos.

Todos los camélidos, salvajes o domésticos, tienen los típicos pies de dos dedos y los tobillos con doble plega de los artiodáctilos. En muchos otros aspectos, en cambio, los camellos son unos artiodáctilos atípicos (no tan atípicos como los cerdos, quizá, pero atípicos igualmente). Sus dientes, por ejemplo, son muy diferentes de los dientes de los rumiantes descritos en capítulos anteriores: bóvidos (reses, ovejas, cabras, etc.) y cérvidos (ciervos y renos). Los camélidos conservan los dientes caninos de los artiodáctilos primitivos, que han desaparecido en el resto de los artiodáctilos, salvo los cerdos. Eso explica en parte por qué es tan doloroso el mordisco de un camello. Otro motivo es que los incisivos y uno de los premolares se han convertido en colmillos en miniatura, como los caninos. Siguiendo el canal digestivo, encontramos un estómago de tres cámaras, en lugar del de cuatro que tienen los rumiantes. La evolución de los camélidos los llevó a la rumia por una vía diferente a la de los rumiantes.



Figura 10.2. Actual distribución geográfica del dromedario.

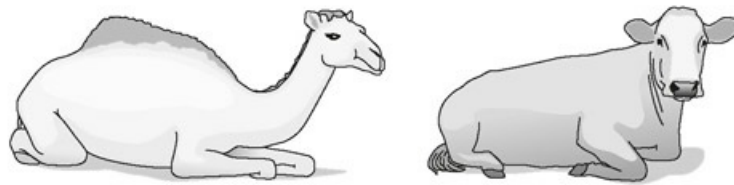


Figura 10.3. Postura de descanso de las vacas y de los camellos.

También es atípico en los camélidos el modo en que se inserta la pierna en la cadera, lo que provoca esa forma particular que tienen de descansar sobre las rodillas delanteras y traseras. Los otros artiodáctilos descansan apoyándose en las rodillas delanteras y en la cadera (figura 10.3). Los camélidos, además, son los únicos ungulados que carecen de pezuñas. En su lugar, los dos dedos acaban en unas almohadillas suaves de piel dura con las que pueden cubrir mucho más terreno que los artiodáctilos con cascos, incluido el caribú. Eso, evolutivamente, es un efecto secundario. En realidad, los primeros camélidos tenían pezuñas.² La sustitución de las pezuñas por unas almohadillas más anchas supuestamente debía servir para ganar estabilidad en la andadura.³ Por mi experiencia, yo diría que la almohadilla del camello es una adaptación imperfecta a este fin.

HISTORIA DE LOS CAMÉLIDOS

Los camélidos aparecieron en el panorama evolutivo en el Eoceno, hace unos 45 Ma.⁴ Al igual que las reses (bóvidos), empezaron a diversificarse sobre todo a principios del Mioceno, hace

unos 20 Ma, cuando las sabanas fueron reemplazando a los bosques en América del Norte. Los camélidos, muy variados, siguieron proliferando por todo el Mioceno, entre ellos algunos notables como el enorme *Titanotylopus*, con sus gigantescos colmillos, o el *Megatylopus*, aún más grande y con joroba, que pesaba casi dos toneladas, y el mayor de todos, el *Megacamelus*. En el otro extremo del espectro de tamaños estaba el *Stenomylus*, del tamaño de una gacela. Entre los camélidos más raros estaba el *Floridatragulus*, que tenía un morro extremadamente largo. También había especies de cuello muy largo, habitualmente conocidas como «camellos jirafa».

Las dos ramas restantes de la familia de los camélidos aparecieron a mediados del Mioceno (hace unos 11 Ma).⁵ El ancestro de todos los mamíferos de tipo llama, el *Hemiauchenia*, emigró a América del Sur hace unos 3 Ma (la frontera entre el Plioceno y el Pleistoceno); los ancestros de todos los camellos del Viejo Mundo emigraron de América del Norte a Asia prácticamente al mismo tiempo, a través del istmo de Bering. La división entre camellos bactrianos y dromedarios debió de producirse en América del Norte, antes de su migración a Asia.⁶

DOMESTICACIÓN DEL DROMEDARIO

Son muy pocos los rastros que quedan de la domesticación del dromedario, lo cual no es de extrañar, dado lo inhóspito de las regiones en las que viven. Parece que hay consenso en que la domesticación se inició en la península Arábiga, pero no todo el mundo se pone de acuerdo en cuanto a las fechas, que oscilan desde el 5000 AP hasta el 3000 AP.⁷ A partir de ahí se extendieron gradualmente hacia el norte de África y el oeste de Asia, y con el tiempo hasta el norte de la India y Pakistán.

Parece probable que los camellos fueran domesticados originalmente por su carne, aunque también se ha postulado que su función original fuera como bestias de carga.⁸ Del camello se utilizaba casi todo: la piel, en particular, era un producto secundario importante, usado para hacer ropa, mantas y viviendas. El estiércol de camello también era un recurso importante (como combustible), al igual que la leche de camella. Pero los camellos adquirieron importancia y su uso se hizo extensivo cuando empezó a explotarse su capacidad para el transporte. Un dromedario puede cubrir largas distancias cargado con hasta trescientos kilos. Eso es mucho peso. Para que un camello acepte cualquier carga tiene que ser dócil, porque es necesario un mínimo de cooperación por su parte (empezando porque debe mantenerse de rodillas durante el proceso de carga). Los primeros camellos usados para el transporte probablemente mordieran y escupieran menos. Una vez cargada, hay que conseguir que la bestia se ponga en pie. Permanecer de rodillas es una forma muy efectiva que el camello utiliza a modo de protesta.

Fueron estos camellos de carga los que abrieron las rutas comerciales, para el transporte primero del mineral de cobre y del cobre fundido, luego del incienso del sur de la península

Arábigo a Egipto y al Levante, y más tarde sal y esclavos a través del Sáhara.⁹ Quizá la ruta de mayor importancia histórica fuera la que partía de Arabia y cruzaba el oeste de Asia hasta Persia (el actual Irán), donde los dromedarios intercambiaban mercancías con sus primos bactrianos llegados de la parte este de lo que se dio a conocer como Ruta de la Seda, una red de rutas comerciales que se extendían desde China a Arabia y, en último término, Roma.

La Ruta de la Seda no era apta para el transporte rodado, y no lo fue en ningún momento de su existencia (150 a. C. - 1450 d. C. aprox.). Era más bien una red de pistas para camellos. Y la potencia de los camellos fue un factor crucial en el periodo de globalización sin precedentes que resultó de esta red comercial.

En algún momento, algún valiente decidió montarse a un camello. O quizá fuera un esclavo prescindible, coaccionado. Los camellos, convertidos en caballería, llegaron a tener una gran importancia militar. Imaginemos el primer enfrentamiento entre una caballería a camello y otra a caballo. La imprescindible ventaja psicológica estaría sin duda de parte de la caballería a camello, y no solo por los jinetes. Los caballos no debían de estar muy dispuestos a enfrentarse a unos enemigos mucho más grandes. El rey persa Ciro el Grande fue de los primeros en explotar esta ventaja psicológica en sus batallas con Creso de Lidia (547 a. C.). Durante una campaña, algo desesperado por su inferioridad numérica, convirtió algunos camellos de la caravana de aprovisionamiento en caballería, y los situó delante de la infantería. Tal como esperaba, los caballos lidios cayeron presa del pánico y huyeron.¹⁰

Los europeos no pasaron por alto el éxito de las tropas árabes con camellos durante las conquistas musulmanas y las cruzadas. Napoleón recurrió a la caballería con camellos durante su conquista de Egipto, y más tarde la caballería con camellos se demostró valiosísima durante la «pacificación» de Argelia. Los británicos también consiguieron crear una caballería con camellos, que resultó crucial en sus conquistas por el norte de África, en particular en la batalla de Omdurmán, durante el alzamiento mahdista.

No obstante, el intento de crear un cuerpo de caballería a camello en Estados Unidos a mediados del siglo XIX fue un fracaso.¹¹ Al inicio de la guerra civil, estos camellos fueron liberados en el suroeste de Estados Unidos para que vivieran por su cuenta en estado silvestre. Curiosamente —dada la sorprendente capacidad de adaptación de los dromedarios al entorno árido—, acabaron muriendo. En Australia, en cambio, los camellos silvestres siguen prosperando, hasta el punto de que están acabando con parte de la flora nativa.¹² Hoy en día, los dromedarios más salvajes son los que viven en el *outback* australiano.

Fueron los beduinos los que domesticaron el dromedario, que ocupa un papel central en su cultura, aunque actualmente sea en gran medida simbólico. No obstante, en el pasado, los camellos desempeñaron un papel esencial en el desarrollo de la cultura beduina, empezando por la adquisición del comercio del incienso, antes en poder de comunidades de mercaderes establecidos. El periodo beduino culminó con la construcción de las maravillosas ciudades del

desierto de Petra y Palmira. Los beduinos, constituidos en tribus de pastores, nunca crearon nada parecido a un reino o un estado, sino que se enfrentaban unos con otros, con lo que llegaron a perder el control del comercio del incienso.

Al haber abandonado la rueda poco después de la domesticación del dromedario, los beduinos mantuvieron su rechazo al transporte rodado hasta finales de la Segunda Guerra Mundial, cuando el acceso a los todoterrenos se generalizó. Los dromedarios quedaron obsoletos en gran parte de su antiguo hábitat, incluido el territorio de los beduinos. Sin embargo, pese a verse reducida su utilidad, los camellos mantuvieron su importancia simbólica. Los beduinos continúan denominándose a sí mismos «el pueblo del camello».

Las ferias de camellos tienen una larga tradición, pero recientemente han adoptado la imagen de los concursos caninos, en que los jueces examinan atentamente cada detalle de los camellos. No obstante, en una feria de camellos hay mucho más dinero en juego que en un concurso canino. Y aún más dinero se juega en las carreras de camellos, que son un invento reciente, y no una actividad tradicional beduina¹³ (aunque actualmente sirvan como importante fuente de simbolismo para la identidad beduina). Si las carreras de caballos son un deporte de reyes, las carreras de camellos son un deporte de jeques. Algunos de ellos poseen, además, premiados caballos de carreras. El actual soberano de Dubái, el jeque Mohammed bin Rashid Al Maktoum, dirige el Godolphin Racing (llamado así en honor de uno de los tres sementales que fundaron la raza de caballos purasangre), en Newmarket (Inglaterra). El jeque también está implicado en las carreras de camellos, y ha creado un vanguardista centro de cría de camellos, el Dubai Camel Reproduction Centre, donde se usa de forma rutinaria la fertilización *in vitro* y donde se ha conseguido la clonación de camellos.¹⁴

Los camellos pueden alcanzar velocidades de hasta 72 km/h, comparables a las de un caballo. Pero teniendo en cuenta su andadura, montar un camello a esa velocidad es mucho más difícil que montar en caballo con las mismas condiciones. Es más, los camellos tienen mucha más resistencia. Un camello puede correr a 40 km/h una hora seguida, algo que mataría a cualquier caballo. Así pues, las carreras de camellos son más largas y, por tanto, mucho más peligrosas para los jinetes. Los jinetes de camellos se «reclutan» tradicionalmente de las poblaciones pobres de Pakistán, Bangladés, Sudán y Mauritania. Al igual que en las carreras de caballos, se prefiere a los jinetes de menor tamaño. Eso supone que los candidatos suelen ser jóvenes, muy jóvenes: de hecho, niños. A finales de los años noventa, la muerte de niños jinete (algo nada infrecuente) se convirtió en un enorme problema de relaciones públicas para los Emiratos Árabes Unidos, que respondieron introduciendo jinetes-robot.¹⁵

Al igual que en el caso de los renos, fueron los cazadores-recolectores y pastores nómadas —no los campesinos sedentarios— los que domesticaron los dromedarios.¹⁶ Es más, al igual que los renos, los camellos viven en entornos duros, en los que deben ser autosuficientes y no depender de la ayuda de los humanos. Hasta la fecha, la mayoría de los dromedarios domésticos pastan por su cuenta como antes de la domesticación. Una vez liberados de su carga, los dromedarios de nuestra pequeña caravana se dispersaban en busca de la poca vegetación que pudieran encontrar, sin ningún control humano. En un momento dado, los busqué, pero solo conseguí localizar a uno de los doce con mis binoculares de diez aumentos, a pesar de que no había obstáculos en el paisaje, e incluso este estaba bastante lejos. Tenerlos dispersos y sin supervisión al principio me ponía algo nervioso, porque, pese a lo poco que me gustaba montar en ellos, la idea de volver a pie resultaba aún menos atractiva. El tipo que los controlaba me aseguró que volverían cuando los necesitáramos, pero, dada su autonomía, no podía imaginarme por qué iban a hacerlo. Viendo la situación desde un punto de vista más amplio, me resultaba difícil imaginar por qué habría acabado bajo el yugo de los humanos un animal aparentemente tan autosuficiente. Tenía que haber sido algo voluntario, iniciado por los dromedarios.

Pero ¿qué podía haber atraído a los dromedarios tanto como para superar su presumiblemente ancestral motivación para evitar a los cazadores humanos? Porque, igual que los domesticadores de renos eran cazadores de renos, los domesticadores de dromedarios también eran cazadores de dromedarios. Quizá las reservas de agua, controladas por los humanos, les tentaran, o quizá sus provisiones de alimentos durante las épocas de escasez, o quizá fuera la sal o algún otro mineral esencial. Cualquiera que fuera el cebo, los dromedarios acabaron cayendo en manos del hombre, hasta el punto de que hoy en día ya no quedan dromedarios salvajes. Cualquier dromedario que se pueda encontrar en Arabia, el norte de África o el oeste de Asia, por muy libre que parezca, es un animal doméstico.

Podemos inferir que los dromedarios domésticos probablemente se parezcan mucho físicamente a sus ancestros salvajes, porque siguen viviendo en gran medida como ellos; aún están sujetos en gran parte al mismo régimen de selección natural. Tenemos motivos para creer que la selección artificial sigue ejerciendo muy poca presión sobre el físico de los camellos. La excepción son los camellos de carreras, que últimamente se han visto sometidos a una intensa selección artificial.¹⁷

Incluso el color de los dromedarios domésticos, que va del beis claro al marrón oscuro, parece haberse mantenido próximo al de sus ancestros salvajes. Los camellos blancos, aunque muy valorados en algunas regiones, siguen siendo raros.¹⁸ Uno que descubrieron en el Rajastán (la India) fue el primero que se recordaba en la región. En la península Arábiga, donde se hace una cría selectiva en busca de camellos blancos, son más comunes, pero, aun así, raros.¹⁹ En Arabia también se valoran los camellos negros (melanísticos), pero siguen siendo relativamente escasos.²⁰ En Estados Unidos se han obtenido camellos pintos —blancos y negros, como los caballos pintos—, pero son prácticamente inexistentes en Arabia y el norte de África.

El ancestro salvaje del dromedario era el camello de Thomas (*Camelus thomasi*),²¹ que por lo que parece debía de ser bastante más grande que sus descendientes domesticados.²² El grado de disminución varía entre las razas naturales de dromedario, según el hábitat (selección natural) y, más recientemente, por selección artificial.²³ El desarrollo de razas modernas en África y Asia aún está en sus fases iniciales, pero en algunas zonas ha surgido una impresionante diferenciación fenotípica. En Arabia, por ejemplo, los camellos de la costa del mar Rojo suelen ser considerablemente más pequeños que los del interior. (Yo estoy muy agradecido de que mi camello no fuera del interior). Los camellos de la raza asail, de carreras, poseen un cuello y unas patas muy finos y unas ubres muy poco desarrolladas.²⁴ Este último rasgo ha resultado problemático para el desarrollo de las razas de carreras.

Los primeros intentos de clasificación de las razas de dromedarios se basaban en su hábitat (llanuras, colinas, costa, etc.).²⁵ Los posteriores intentos para clasificar las protorrazas se han centrado en atributos funcionales (para los humanos), como la leche, la carne el transporte o las carreras.²⁶ En una clasificación reciente se reconocieron cuatro grupos de razas: de carne, de leche, de doble utilidad y de carreras.²⁷ Algunas razas, como la magaheem árabe, están en proceso de diferenciación en subtipos y, con el tiempo, en razas modernas diferenciadas.²⁸ El desarrollo de razas de camellos ofrece una ventana a través de la cual estudiar el desarrollo de razas de otros ungulados en el pasado.

EL CAMELLO BACTRIANO

Las caravanas de camellos que salían de China hacia occidente por la Ruta de la Seda solían hacerlo en invierno, afrontando las temperaturas bajo cero de las altas estepas, el desierto del Gobi y las altas montañas del interior de Asia.²⁹ Ningún dromedario podría soportar esas condiciones. En ese tramo, y para gran parte de la Ruta de la Seda, eran los camellos bactrianos (*Camelus bactrianus*) los que cargaban la mercancía.³⁰

Tanto los dromedarios como los camellos pueden vivir en condiciones extremadamente duras, en las que pocos mamíferos —y sin duda muy pocos de este tamaño— podrían sobrevivir mucho tiempo. Con este fin desarrollaron algunos atributos anatómicos y fisiológicos especiales. La joroba, por supuesto, es el más característico. Es una reserva de energía llena de grasa con la que los camellos pueden subsistir durante semanas sin alimento cuando las condiciones son especialmente adversas. Menos evidentes externamente son algunos rasgos fisiológicos especiales. A diferencia de la mayoría de los mamíferos, los camellos pueden modificar su temperatura corporal (de 34 a 41 °C) durante el transcurso del día, reduciendo así considerablemente el gasto energético que supone calentar y enfriar el cuerpo.³¹ Los camellos pueden tolerar una cantidad mucho mayor de sal en el agua y en la comida que cualquier otro

artiodáctilo (ocho veces la que soportarían ovejas o vacas).³² Es más, sus niveles de glucosa en sangre duplican los de otros ungulados. Esta combinación de alta ingesta de sal y altos niveles de glucosa provocarían a la mayoría de mamíferos —incluidos nosotros— un estado de hipertensión y diabetes extremos. Los camellos, en cambio, parecen inmunes a estos trastornos.

Estas son adaptaciones que comparten camellos y dromedarios, pero los camellos, además, presentan otras adaptaciones para el frío. Porque aunque los camellos, a diferencia de los dromedarios, aguantan calores y sequías extremos, también deben soportar largos periodos de temperaturas bajo cero, expuestos a los vientos y la nieve. Para ello, sus densos pelajes invernales resultan muy beneficiosos, al igual que su capacidad para liberarse de ellos en grandes mechones de pelo cuando las condiciones lo requieren. En el hábitat de los camellos, no hay agua en invierno. El ambiente es tan frío y seco que la nieve no se funde; se convierte directamente en vapor, en un proceso llamado sublimación. Así pues, los camellos bactrianos deben sacar toda el agua de la nieve, que comen en una cantidad que podría causar hipotermia a cualquier otro animal.

En realidad, el término «bactriano» no es apropiado: lo adoptó Aristóteles³³ al suponer que los camellos de dos jorobas procedían de una región al norte del actual Afganistán, bordeada por los montes Pamir al norte, el Hindu Kush al sur y el río Amu Darya (Oxus) al oeste, conocida en la Grecia antigua como «Bactria». Sin duda, en tiempos de Aristóteles (siglo IV a. C.), habría camellos bactrianos en Bactria, pero no eran nativos de esta región. La domesticación probablemente se iniciara en una zona más al este, entre el sur de Mongolia y el norte de China y el este de Kazajistán.³⁴

DOMESTICACIÓN DEL CAMELLO BACTRIANO

Es poco lo que sabemos con seguridad sobre la época y el lugar donde se inició la domesticación de los camellos. Pero hace unos seis mil años (4000 a. C.), empezaron a aparecer camellos fuera de su hábitat original, notablemente en Turkmenistán.³⁵ Su avance hacia el oeste (y hacia el sur) continuó gradualmente, y los camellos domésticos llegaron a Afganistán en algún momento del tercer milenio a. C., y a Pakistán hacia el 2000 a. C.³⁶ A Irán, considerado por algunos su lugar de origen,³⁷ no llegaron hasta más tarde. Hacia el año 1000 a. C., los camellos ya estaban presentes en Asiria; probablemente llegaron desde Irán como tributo a una sucesión de poderosos soberanos asirios como Shalmanasar III.

Según Daniel Potts, tanto en Irán como en Asiria, los camellos se usaron sobre todo para cruzarlos con dromedarios, que habían llegado antes a aquellas zonas.³⁸ Normalmente se cruzaban machos de camello con hembras de dromedario. El resultado fue un supercamello de una joroba, más grande y poderoso que ambas especies de progenitores. Estos híbridos eran codiciados por su fuerza y su gran capacidad de carga (de más de quinientos kilos). Los camellos híbridos quizá

tuvieran también rasgos fisiológicos intermedios que les daban ventaja en ambientes externos al hábitat normal de dromedarios y camellos. Con el tiempo, la práctica de la hibridación se extendió desde Siria y Anatolia hasta Afganistán.

Al este de esta zona de hibridación, prácticamente todos los camellos son bactrianos; la gran mayoría de ellos, domesticados. Los camellos bactrianos salvajes se cuentan entre los grandes mamíferos más amenazados del mundo. Hay menos camellos bactrianos que pandas gigantes, menos de mil, confinados en algunos de los lugares más remotos de la Tierra.³⁹ (Figura 10.4).

La diferencia más llamativa entre los camellos salvajes y domésticos es su estatura. Los camellos salvajes son bastante esbeltos y tienen las patas largas, como los dromedarios; los camellos domesticados tienen los miembros más cortos y son considerablemente más robustos que los salvajes.⁴⁰ El acortamiento de los miembros, tal como hemos visto, es algo característico de los animales domesticados. Suele registrarse también una reducción de tamaño general, pero durante la domesticación de los camellos parece haber ocurrido lo contrario. Puede que sea consecuencia de una selección orientada a aumentar su capacidad de carga. Durante la domesticación, también pasó algo con las jorobas. Las de los camellos salvajes son bastante cónicas, anchas por la base y puntiagudas hacia arriba. Las jorobas de los camellos domesticados son más cilíndricas.⁴¹



Figura 10.4. Actual distribución geográfica de los camellos salvajes. (Cortesía de Oona Räisänen y de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN, 2010).

En cuanto a conducta, los camellos domésticos son sin duda mucho más dóciles que los camellos salvajes, que son extremadamente desconfiados ante los seres humanos, reflejo de muchos siglos de depredación intensiva por parte de los humanos. Esta diferencia de conducta es mucho más llamativa que cualquier diferencia física. Al igual que en el caso de los dromedarios,

los cambios fenotípicos relacionados con la domesticación en la anatomía y la fisiología de los camellos se han visto limitados por el entorno al que deben enfrentarse, como hacían sus ancestros salvajes.

EL SINO DE LOS CAMELLOS

Como los renos, los dromedarios y los camellos han hecho habitables para los humanos unas regiones de la Tierra que de otro modo no lo serían. Los camellos, además, fueron importantes agentes globalizadores. La red de redes comerciales entre Yemen y China dependía en gran medida de las excepcionales capacidades fisiológicas de estas dos especies, que hicieron posible el viaje por tierra atravesando vastos desiertos, estepas heladas e imponentes montañas.

Parece ser que ambas especies fueron domesticadas en torno a la misma época, en un tiempo bastante reciente en comparación con otros animales domésticos. Solo los renos, que según algunos es una especie semidomesticada, han llegado más tarde al arca de los animales domésticos. Y, al igual que ha ocurrido antes con otras especies que los han precedido, solo el dromedario doméstico y los camellos bactrianos perpetuarán la especie. El dromedario salvaje se extinguió hace mucho; el camello bactriano salvaje se encuentra al borde del mismo destino. Sus parientes domesticados, en cambio, siguen multiplicándose. En 2010, el número de dromedarios domésticos era de unos quince millones, y el de camellos domésticos, de unos dos millones⁴² (frente a los menos de mil camellos salvajes). En un mundo hecho a medida del hombre, vale la pena estar domesticado: el estado salvaje es un lujo que cada vez menos mamíferos se pueden permitir.

CABALLOS

El caballo es el animal doméstico más carismático, y el más valorado. Los perros, por supuesto, tienen fervientes defensores, al igual que los gatos. Pero los gatos, tal como hemos visto, también cuentan con sus detractores. Aunque hay mucha menos gente que no tolere los perros, la gran mayoría de la humanidad es indiferente ante los cánidos domesticados. Cuando menos, los caballos provocan admiración entre los que interactúan con ellos, por poco que sea. Pero generalmente es más que eso: suele ser algo cercano a la veneración.

Aunque, por supuesto, yo también admiro a los caballos por su elegancia y su belleza, me sitúo en la parte baja de la escala de gente que aprecia al caballo, probablemente debido a una experiencia adversa en una fase formativa de mi vida, cuando intentaba impresionar a mi primera novia.¹ Por tanto, mi posición me permite ver con un desapego poco habitual y con no poco escepticismo algunas de las afirmaciones más extravagantes sobre el significado de los caballos, como las de quien dice que son responsables de la civilización tal como la conocemos. Hipérboles como esa aparte, no hay duda de su considerable influencia en la historia de la humanidad.

Sin los caballos, los nómadas no habrían supuesto una gran amenaza para las culturas urbanizadas desde China a Camboya, y desde Austria a Roma, lo que culminó en la destrucción sembrada por Gengis Kan y sus descendientes. La difusión inicial del islam se hizo más a caballo que a camello. Es más, esta conquista islámica y la difusión concomitante del idioma árabe al final se encontraron cara a cara con los avances de culturas del caballo aún más masivas procedentes del norte. Y con ellas se encontraron con la familia de idiomas conocidos como indoeuropeos, que incluye prácticamente todos los europeos, así como algunos hablados desde Irán a la India. La difusión geográfica de esta familia de lenguas, así como de muchos otros elementos culturales (como la rueda) desde su lugar de origen, en las estepas de Asia central, debe mucho a los caballos.²

Más adelante se produjo la conquista europea del Nuevo Mundo. Los nativos americanos, que no tenían ninguna experiencia con los caballos, al principio se sintieron intimidados por aquellas bestias. El elemento psicológico fue un factor importante en el éxito de los conquistadores frente a los aztecas y los incas, a pesar de la enorme superioridad numérica de estos. Pero más importante fue, a largo plazo, la ventaja práctica que proporcionaban los caballos para la guerra. Los nativos

americanos no tardaron mucho en integrar los caballos a sus culturas, con profundas consecuencias. Las tribus que disponían de jinetes se trasladaron a las grandes llanuras, las estepas americanas antes deshabitadas, y se convirtieron en los emblemáticos nómadas de los siglos XVIII y XIX que vivían en tiendas y cazaban búfalos. También se convirtieron en unos guerreros a caballo excelentes, y unos pocos de ellos consiguieron defenderse heroicamente de la matanza europea, a pesar de los estragos que hacían la viruela y otras enfermedades exóticas europeas.

La influencia de los caballos en la historia humana se puede atribuir a la movilidad sin precedentes que proporcionaban. Distancias que antes suponían semanas de viaje podían cubrirse en días, y distancias que antes llevaban días podían recorrerse en horas. La capacidad física de los caballos marcó los límites al transporte humano por tierra durante miles de años, hasta la llegada de los viajes en ferrocarril, en el siglo XIX. Y hasta la difusión de los automóviles durante el siglo XX, los caballos conservaron esa función. Hoy en día, el legado del caballo se mantiene en muchas carreteras, que siguen el trazado de antiguas rutas ecuestres. Y el término «caballo de potencia» se ha conservado como medida para los motores de los automóviles.

Con el aumento de la movilidad llegó la ampliación de las redes de intercambio cultural, el transporte de mercancías y las interdependencias económicas: en una palabra, la «globalización». Como siempre, con esta llegaron oportunidades sin precedentes para que unos pocos controlaran a los que estaban relativamente sin recursos, a menudo a través de la fuerza, una fuerza que se expresaba a lomos de un caballo. Porque estos animales revolucionaron las prácticas de la guerra.

El importante papel que ha tenido el caballo en el transporte y en la guerra sorprendería a sus primeros domesticadores. En esos primeros días, se consideraba a los caballos como otros ungulados domesticados, simple ganado. Los caballos —como los cerdos, las reses, las ovejas y las cabras— se domesticaron originalmente por su carne.³ Los domesticadores de caballos eran cazadores de caballos.

La caza del caballo se remonta a tiempo de los neandertales, al menos hace sesenta mil años, pero se tornó más intensa cuando los primeros humanos modernos reemplazaron a los neandertales, hace cuarenta mil años.⁴ En los campamentos de cromañones del sur de Europa, de los restos de grandes animales hallados, solo los de renos superan en cantidad a los de caballos salvajes. Los caballos salvajes han sido objeto de homenajes en pinturas rupestres desde Pech Merle (31000 AP), durante el periodo auriñaciense, hasta Altamira (18000-14500 AP), durante los periodos solutrense y magdalenense.⁵ (Véase figura 11.1). Pero el consumo de caballos en Europa Occidental se redujo a partir de entonces, ya que las poblaciones de caballos disminuyeron. El último de los cazadores de caballos vivió en las estepas de Eurasia, al este.



Figura 11.1. Pintura rupestre de un caballo en Altamira.

Antes de su domesticación, los caballos salvajes habían sido durante mucho tiempo una de las fuentes de proteína más importantes de las estepas euroasiáticas.⁶ La domesticación hizo que esta fuente de alimento fuera más fiable. Pero en una fase bastante temprana del proceso de domesticación la actitud cambió. A diferencia de otros animales de corral, los caballos domésticos pasaron bastante rápidamente de ser una fuente de carne a desempeñar otras funciones más prestigiosas. Hoy en día, la mayoría de la población occidental pondría tantos reparos al consumo de carne de caballo como al de carne de perro.⁷ ¿Cómo es que los caballos escaparon tan rápidamente de la despensa?

En parte es una cuestión de tiempo. El proceso de domesticación de los caballos fue relativamente tardío. Hasta miles de años después de que cerdos, reses, ovejas y cabras hubieran llegado a los corrales no se hicieron los primeros intentos de domesticación de los caballos salvajes —o tarpanes⁸ (*Equus ferus*)— de las estepas asiáticas. Para entonces, la necesidad de obtener una provisión de carne ya se había cubierto en gran parte de los lugares a los que llegó el caballo doméstico. Pero otro factor, sin duda, fue el hecho de que los caballos demostraron ser más útiles para el transporte, tanto enganchándolos a vehículos con ruedas como a través del contacto directo con los jinetes. Este fue el inicio del ascenso del caballo hasta alcanzar un estatus de prestigio que excedía con mucho no solo el de otros animales de corral, sino también el de los perros.

El siguiente paso fue su incorporación a la guerra, algo tan decisivo como la invención de las armas de fuego. Desde las batallas de carros de la Edad de Bronce, pasando por las justas de los caballeros medievales, hasta los conflictos mucho más masivos del siglo XIX, como la guerra de

Crimea, el resultado del enfrentamiento dependía mucho de la calidad del caballo. Y los que no tenían caballos —la infantería— se encontraban en una gran desventaja con respecto a cualquier enemigo a caballo. Inevitablemente, la distinción entre caballería e infantería era también una cuestión de estatus. Cuanto mayor era el estatus del soldado, más probable era que se encontrara montado a caballo. La nobleza iba a la batalla montada a caballo; los campesinos, a pie. Cuando la nobleza dejó de participar en la batalla, sus comandantes y unos cuantos caballeros selectos se hicieron con ese privilegio. Y mucho después de que la caballería dejara de desempeñar un papel significativo en la batalla, aún se immortalizaba a los comandantes de alto rango en estatuas ecuestres de bronce, para realzar su grandeza.

Las estatuas ecuestres ya no son tan populares como antes, pero el valor de los caballos como símbolos de estatus sigue vigente, por anacrónico que sea. Aunque la caza del zorro resulta algo más que desagradable para casi todos los británicos (salvo para los aristócratas más nostálgicos), la doma y, en especial, las carreras de purasangres siguen siendo una celebración del elitismo. El propio término «purasangre» refleja la ideología aristocrática que rodea el «deporte de los reyes». Tal como veremos, esta ideología va en contra de la sabiduría evolutiva. Porque los criadores de purasangres han conseguido crear una singular excepción en los anales de la selección natural y artificial. En marcado contraste, por ejemplo, con el reciente éxito de los criadores de reses, que han realizado una selección de vacas lecheras, y los de perros, que han seleccionado un tamaño, un pelaje, una forma de cráneo u otros rasgos, hace décadas que los criadores de purasangres no consiguen producir caballos más rápidos. Parece ser que los purasangres han llegado a un punto muerto evolutivo.

Sin embargo, el trayecto hasta este punto ha sido espléndido. El recorrido evolutivo de los caballos es uno de los mejor documentados de todas las especies animales. Y es largo. Empieza cuando los dinosaurios aún rondaban por la Tierra.

LA EVOLUCIÓN DE LOS CABALLOS

Los caballos son uno de los pocos miembros no solo de la familia de los équidos, sino de todo un orden de mamíferos, los perisodáctilos (que significa «un número impar de dedos»), que en otro tiempo ocupaban un lugar destacado entre los animales terrestres. Los primeros restos fósiles que tenemos de perisodáctilos datan de hace 55 Ma (principios del Eoceno),⁹ pero para entonces ya existían varias familias de perisodáctilos diferentes (entre ellas la de los caballos y los burros), lo que indica que los primeros perisodáctilos debieron de evolucionar millones de años antes. Las pruebas moleculares indican que los primeros miembros de esta orden de mamíferos aparecieron antes de la extinción masiva de los dinosaurios, hace 65 Ma.¹⁰ Pero hubo que esperar a la

desaparición de los dinosaurios para que los perisodáctilos y otros muchos grupos de mamíferos adquirieran una mayor entidad y proliferaran exponencialmente.

Los perisodáctilos llenaron en parte el gran vacío de herbívoros que quedó tras la extinción de los dinosaurios. Algunos grupos, como los titanotéridos (brontotéridos), calicotéridos e indricotéridos, dieron algunas de las especies de mamíferos más grandes que han vivido nunca. Pero entre los primeros perisodáctilos los había de todos los tamaños, y poblaban numerosos hábitats; fueron los herbívoros dominantes durante millones de años. No obstante, las cosas empezaron a cambiar hace unos 25 Ma. Desde entonces se ha registrado una reducción constante de las especies de perisodáctilos hasta las relativamente pocas que sobreviven hoy en día. Entre ellas están los miembros de la familia de los caballos y los burros (équidos), cuatro especies de tapires (tapíridos) y cinco especies de rinocerontes (rinoceróntidos), casi todas diezmadas por los seres humanos hasta su casi total aniquilación. De hecho, salvo por el caballo doméstico y la cebra, todos los miembros restantes de esta rama de mamíferos, antaño tan grande, está a punto de quedar completamente borrada del árbol (figura 11.2).

Los perisodáctilos y los artiodáctilos componen el superorden de los «ungulados», que significa «con pezuñas». Los dos órdenes de ungulados se distinguen por un rasgo primordial: el eje de la simetría de las patas (que soporta la mayor parte del peso). En los artiodáctilos, como hemos visto, el eje de simetría pasa por entre los dedos tercero y cuarto, mientras que en el de los perisodáctilos recae en el tercer dedo. Que una diferencia aparentemente tan simple e intrascendente sea el rasgo definitorio de estos dos grandes grupos de herbívoros pone de manifiesto, una vez más, el carácter conservador de la evolución. Una vez establecido el eje de apoyo, la evolución de los ungulados siguió dos caminos diferentes, que divergieron con el paso del tiempo debido a la naturaleza acumulativa de la evolución, que se desarrolla sobre lo preexistente, hasta el punto de que estos dos linajes llegaron a constituir dos órdenes (grupos de familias) diferenciados.

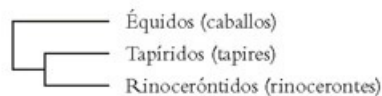


Figura 11.2. Filogenia de los perisodáctilos, con las familias existentes en la actualidad.

Los perisodáctilos carecen de dos de los rasgos más avanzados de los artiodáctilos: el sistema de doble polea para mover los dedos y el complejo estómago presente en todas las familias, salvo la de los cerdos. La familia de los caballos (équidos) es el único grupo de perisodáctilos con la movilidad y la velocidad de los artiodáctilos, y quizás este fuera uno de los motivos por los que

prosperaron mucho después de que otros grupos de perisodáctilos fueran desapareciendo con el aumento de las praderas.

Las cebras son tan móviles como los ñus, pero solo debido a sus patas, relativamente más largas. Este alargamiento de las patas es un aspecto importante en la evolución de los caballos modernos.

Las cebras, que pastan en las mismas praderas que los ñus, digieren la hierba de un modo completamente diferente. Los ñus, al igual que todos los artiodáctilos bóvidos, tienen estómagos complejos, donde se produce la mayor parte de la digestión. Las cebras, como el resto de los perisodáctilos, tienen estómagos simples. Su principal adaptación a una dieta vegetariana está en el intestino caudal, donde una fauna particularmente densa compuesta por protozoos y bacterias descompone la celulosa.¹¹ No obstante, esta adaptación no es tan eficiente como la del estómago de los rumiantes, como se puede ver con un examen de las heces. Las de los ñus (y de las reses) son casi líquidas cuando son recientes, y apenas quedan rastros de la fuente de alimento; las heces de la cebra (o del caballo o el burro) forman un bolo mezclado con hierba sin digerir. Para compensarlo, las cebras y el resto de los équidos consumen mayores volúmenes de forraje, a lo que se suma un masticado eficiente y una digestión más rápida. De hecho, los équidos pueden subsistir bastante bien con hierbas de bajo poder nutritivo que harían morir de hambre a una vaca o a cualquier otro rumiante.

La evolución de los caballos, como la humana, se ha considerado durante mucho tiempo como algo progresivo, lineal, desde los omnívoros del tamaño de un zorro que habitaban los bosques tropicales del Eoceno a los grandes herbívoros que pastaban en las llanuras del Pleistoceno.¹²

Incluso los biólogos evolutivos tardaron mucho en adoptar la estructura de árbol de la evolución a la de los caballos, en verla como un proceso de división en ramas, en los que caballos y asnos no son más que las hojas que hay al final de una rama de mamíferos que antiguamente era mucho más frondosa y poblada de hojas (véase apéndice 11A en página 291).

Los caballos, como los conocemos, vivieron su impulso final al inicio del Pleistoceno (hace unos 2 Ma). Algunos calculan que había hasta cincuenta especies de ellos solo en América del Norte; otros condensan radicalmente las cosas, dejándolo en unas pocas especies.¹³ Cualquiera que fuera el número de especies existentes a principios del Pleistoceno, los caballos eran una parte notablemente diversa y abundante de la fauna vertebrada en América del Norte. No obstante, a finales del Pleistoceno (12000 AP), las cosas ya habían cambiado considerablemente.¹⁴ El último caballo norteamericano murió hace unos diez mil años, al igual que muchos otros grandes mamíferos como los mamuts, los camellos y los perezosos terrestres.¹⁵

Así pues, durante estos últimos diez mil años, los únicos caballos salvajes —de hecho, los únicos équidos salvajes que quedaban— han vivido en el hemisferio oriental. Esto es una gran paradoja porque, al igual que ocurrió con los camellos, el lugar donde más diversidad y abundancia de équidos ha habido siempre (durante unos cincuenta y cinco millones de años) ha

sido América del Norte.¹⁶ En una época relativamente reciente —en los últimos cinco millones de años—, algunas especies pasaron al Viejo Mundo a través del istmo de Bering cuando el nivel del mar estaba bajo. Una de esas migraciones dio lugar a las cebras modernas, así como a los asnos salvajes asiáticos y africanos.¹⁷ Una migración posterior de los ancestros salvajes del caballo doméstico, el *Equus ferus*, expandió aún más el territorio de esta especie por gran parte del hemisferio norte, con lo que se alargó su historia otros diez mil años.¹⁸ Porque solo en el Viejo Mundo consiguieron sobrevivir lo suficiente los caballos como para que pudieran llegar a ser domesticados. Los caballos volvieron al Nuevo Mundo por cortesía de Colón y de los conquistadores españoles. Algunos se escaparon, y a sus descendientes, llamados mustangs, a menudo se les llama «caballos salvajes». Pero los mustangs no son caballos salvajes; son caballos asilvestrados.

No hay consenso sobre lo que se puede incluir en la especie *Equus ferus*. Algunos expertos incluyen no solo los ancestros directos de los caballos domésticos (tarpanes), sino también el caballo salvaje mongol, a menudo denominado «caballo de Przewalski», que es considerado una subespecie (*Equus ferus przewalskii*), mientras que el caballo salvaje euroasiático se clasifica como *Equus ferus ferus*. Otros dan al caballo salvaje mongol estatus de especie (*Equus przewalski*), en cuyo caso sobrevivirían dos miembros del género *Equus*.¹⁹ Comoquiera que sea, todos los caballos domésticos derivan del caballo salvaje euroasiático (tarpán), no del caballo salvaje mongol. Este último, no obstante, permite realizar útiles comparaciones con las que juzgar los efectos de la domesticación.

LA DOMESTICACIÓN DEL CABALLO

La propia caza del caballo sería probablemente lo que daría a conocer aspectos de su comportamiento que determinarían la domesticación. No obstante, la caza del caballo no estaba tan extendida en aquella época como la de las reses o los cerdos, porque los caballos salvajes preferían hábitats que la mayoría de los humanos consideraban inhóspitos la mayor parte del año: las frías estepas de Eurasia. Es más, estas estepas —y, por tanto, los caballos— iban en progresiva decadencia desde el final de la última gran glaciación, hace unos veinte mil años. A lo largo de gran parte del hemisferio norte, las estepas se vieron reemplazadas progresivamente por un denso bosque no apto para el tarpán, que prefería las praderas.

Aunque fuera de las estepas persistieron algunas poblaciones de caballos salvajes, la mayoría de ellos se vieron confinados a bolsas de pastos bastante pequeñas, a menudo aisladas —como los prados alpinos o las marismas— en Europa, Turquía y el Cáucaso.²⁰ Hacia el año 8000 AP, las únicas grandes poblaciones de caballos que quedaban estaban en las estepas euroasiáticas, aún extensas. Estos caballos de las estepas habían sido presa de los cazadores de diversos pueblos

esteparios durante mucho tiempo.²¹ Para algunas poblaciones de la estepa, la carne de caballo era la principal fuente de proteína animal.²²

Hacia el 7800 AP, desde el bajo valle del Danubio, en el oeste, se introdujeron en las estepas reses y ovejas domésticas, que se extendieron rápidamente hacia la región de estepa del Volga y el Ural.²³ Esto provocó cambios culturales significativos para los pueblos de las estepas occidentales, ya que los animales domésticos empezaron a relacionarse con el poder y la riqueza. Si los primeros domesticadores de caballos ya tenían reses y ovejas, ¿por qué sintieron la necesidad de incorporar caballos a sus establos? Según David W. Anthony, el motivo fue que los caballos estaban mejor adaptados a estas praderas, y podían soportar mejor los inviernos sin la necesidad de suministrarles alimentos suplementarios.²⁴ En invierno, los caballos eran, pues, una fuente de carne más fiable que las ovejas y las reses. ¿Quiénes fueron los primeros consumidores de carne de caballo que consiguieron sacar partido a los caballos salvajes? Hay diversas opiniones,²⁵ pero algunos hallazgos recientes apuntan a los botais del norte de Kazajistán,²⁶ aunque puede que hubiera focos independientes de domesticación en otros puntos de la vasta estepa.²⁷

La primera fase de la domesticación del caballo fue una simple gestión de los caballos salvajes a pequeña escala. Puede que lo hicieran diversas poblaciones de la estepa durante miles de años. Los botais fueron la primera cultura de la estepa que perfeccionó y explotó la monta a caballo, hacia el 5500 AP.²⁸ Al tiempo que los primeros pueblos de renos empezaban a usar renos domésticos para cazar renos salvajes, los botais usaron su habilidad para montar a caballo sobre todo para cazar caballos salvajes.²⁹ Al territorio de los botais no habían llegado las ovejas y las reses domésticas, por lo que dependían de la carne de caballo. Sus caballos domésticos eran más valiosos como medio para conseguir carne de caballo que como carne en sí mismos. También los valoraban por la leche que les proporcionaban, especialmente en forma fermentada, el kumis.³⁰ Al extenderse hacia occidente la monta a caballo, se le dio diferentes usos. En las estepas del Volga y el Ural, los caballos se usaban sobre todo para el pastoreo de ovejas y reses, que con ello se volvió mucho más eficiente.³¹ El uso de los caballos como montura, lejos de convertirse en el principal modo de transporte o en «deporte de reyes», fue algo que la élite evitó durante más de dos mil años. Las clases altas preferían el carruaje como expresión de su estatus.³² El viaje en carruaje se hizo posible con la invención de la rueda de radios, gran mejora con respecto a las ruedas sólidas que se habían usado hasta entonces para los carros de batalla, hasta el 4000 AP aproximadamente.³³ Las carretas, más ligeras y rápidas, demostraron su eficiencia en la guerra, no solo en las estepas, sino también al sur, entre las culturas de Oriente Próximo.³⁴ Los carruajes tirados por caballos fueron el origen de los carros de combate, que formarían cuerpos de élite decisivos en las guerras en Oriente Próximo durante siglos. Después de que se los asociara con el estatus y la riqueza, los carros, con o sin caballos, fueron convirtiéndose en objetos fúnebres cada

vez más frecuentes en las tumbas de individuos de alto estatus a lo largo de toda la Edad de Bronce, desde Escocia hasta China.³⁵

Hasta el año 3000 AP, más o menos, no apareció en las guerras una caballería organizada, a diferencia de los jinetes que atacaban de forma espontánea hasta entonces.³⁶ Un desarrollo clave en esta transición fue la invención de arcos cortos que hacía posible disparar con precisión desde un caballo en movimiento.³⁷ La tecnología anterior había producido arcos mucho más grandes más aptos para los arqueros que iban en carros. Con la llegada de la caballería, el arte de la guerra dio un giro decisivo, con efectos incalculables sobre el transcurso de la historia del mundo. Los caballos experimentaron un enorme salto de prestigio, y la equitación iniciaba así su camino para acabar convirtiéndose realmente en deporte de reyes.

PECULIARIDADES DE LA DOMESTICACIÓN DE LOS CABALLOS

El proceso de domesticación de los caballos presenta algunos rasgos distintivos. Al igual que en el caso de los renos, se introdujeron animales salvajes en los rebaños de animales domésticos hasta acabar con la población salvaje, lo cual ocurrió hace relativamente poco.³⁸ Parece que desde los primeros días de la domesticación de los caballos, sus criadores buscaban potenciar determinadas cualidades —como la velocidad, la fuerza y la inteligencia— manteniendo el flujo de sangre salvaje.³⁹

El inconveniente evidente de esta práctica es una menor docilidad. Los antiguos criadores de caballos consiguieron reducir este problema en cierta medida introduciendo únicamente hembras salvajes en sus rebaños domésticos.⁴⁰ En muchos casos, entre los progenitores salvajes de los animales domésticos, los machos son mucho más agresivos y menos tratables que las hembras. Por este motivo suelen usarse relativamente pocos machos salvajes para crear rebaños de reses, cerdos, ovejas o cabras domésticos. Pero la exclusión de los machos salvajes se llevó a extremo durante la domesticación del caballo (hasta el punto de reducir la contribución genética de los caballos macho salvajes a unos pocos individuos en un momento inicial).⁴¹

Un efecto de la introducción más que ocasional de hembras salvajes en los rebaños de caballos domésticos fue que los primeros ejemplares domesticados quizá se diferenciaron relativamente poco de sus ancestros salvajes. Eso complica las cosas a los investigadores que los estudian, pero los arqueólogos son gente ingeniosa y a través de pistas no óseas —como las tumbas, los montones de estiércol o el desgaste de los dientes— han conseguido determinar la relación temporal entre eventos clave en el proceso de domesticación. Al igual que con las ovejas y las cabras, uno de los indicadores clave de la domesticación del caballo es la aparición de restos de caballos fuera de su territorio habitual, o en zonas donde nunca se cazaron.⁴²

Hace unos cinco mil años empezaron a aparecer huesos de caballos —junto a asentamientos

humanos— en el bajo valle del Danubio,⁴³ así como en regiones del Cáucaso, en las actuales Georgia, Armenia y Azerbaiyán.⁴⁴ Es significativo que esta expansión territorial se diera en tiempos de la cultura botai, cuando empezó a montarse a caballo. Poco después, comenzaron a aparecer huesos de caballo por toda Europa, Turquía (Anatolia), Irán, India y Mesopotamia.⁴⁵ Los caballos domesticados llegaron a Egipto antes del 3500 AP (1675 a. C., Segundo Período Intermedio)⁴⁶ y de ahí se extendieron a Nubia durante el Imperio Nuevo, y hacia el oeste, por gran parte del norte de África.

Mientras tanto, los caballos domésticos también se extendieron hacia el este, por las estepas, hacia el noroeste de China.⁴⁷ Para cuando los caballos domésticos llegaron a China —hace unos cuatro mil años— probablemente ya tiraran de carros.⁴⁸ Durante la expansión hacia el este (y hacia el norte), en particular, siguieron cruzándose mucho con yeguas salvajes.⁴⁹

RASGOS PROPIOS DE LA DOMESTICACIÓN

Al igual que el caballo salvaje mongol, el caballo salvaje euroasiático era robusto y tenía las patas relativamente cortas en comparación con sus descendientes domésticos.⁵⁰ También tenían la cabeza más grande y el cuello más grueso. La coloración del tarpán probablemente sería variable, tal como se deduce de las pinturas rupestres,⁵¹ de consideraciones biogeográficas generales y de las reconstrucciones genéticas.⁵² Por todo su hábitat estepario, los caballos salvajes euroasiáticos probablemente recordarían al caballo salvaje mongol: de color pardo o marrón con motas grises, lo que se define como color grullo. Tenía una tira oscura que le recorría la columna hasta la base de la cola. Los caballos salvajes también presentaban rayas sobre los hombros y las patas más oscuras. Cabe destacar que todos los caballos salvajes tenían una tupida crin compuesta de pelos cortos y tiesos, a diferencia de las crines largas y lacias de los caballos domésticos.⁵³

Podemos inferir la conducta social de los ancestros de los caballos domésticos a partir de los caballos salvajes mongoles y los caballos asilvestrados. Vivían en pequeños rebaños compuestos por un macho dominante, varias hembras y sus potros. La vida de un macho dominante era muy ajetreada. Además de evitar a los depredadores, desde los lobos a los humanos, eran objeto de una presión constante por parte de los machos libres que buscaban ocupar su puesto. En ahuyentar a esos rivales empleaban una cantidad de tiempo y de energías considerable, y corrían el riesgo de sufrir mordiscos y coces en las batallas, brutales y sangrientas. A veces, los sementales tenían que contener el desafío de los propios machos que maduraban en el seno del rebaño. No obstante, esos machos solían ser expulsados en cuanto se mostraban demasiado retozones con las hembras o cuando no mostraban el suficiente respeto al semental. Los sementales también tenían que mantener controladas a las hembras, que no se mostraban indiferentes a los avances de los caballos sueltos en busca de un encuentro amoroso. Para tener éxito, el semental debía ser

diligente y beligerante. No es de extrañar que los domesticadores de caballos quisieran limitar el acceso de los sementales salvajes a sus rebaños.



Figura 11.3. Caballo salvaje mongol.

Las hembras de tarpán eran mucho más sociables y sumisas que los sementales, y más fáciles de controlar. Las hembras más predispuestas a la docilidad, las menos agresivas y las más tolerantes con la proximidad humana eran, por supuesto, las más aptas para vivir en el entorno humano, y eran las escogidas por la selección natural y la selección artificial. En un momento dado, la selección de animales dóciles resultó en caballos cada vez más sensibles a las indicaciones de los humanos, lo que culminó en Clever Hans, el caballo que parecía ser capaz de resolver problemas aritméticos básicos, pero solo en presencia de su propietario, a cuyas sutiles —e inconscientes— indicaciones respondía.⁵⁴ La sensibilidad de los caballos a las indicaciones de los humanos nunca ha llegado al nivel de los perros, pero supera la de los gatos, cerdos, reses, ovejas e incluso cabras.⁵⁵ Es probable que, mucho después de que empezara el proceso de domesticación, el único modo de distinguir a los caballos domésticos de los salvajes fuera por su conducta: los dóciles eran los domesticados. Cuando empezó a montarse a caballo, la paleta de colores se había ampliado considerable. A menudo se mezclaban diversos rasgos en un único individuo. La coloración grulla tradicional dio paso al marrón, el castaño, el negro, el blanco y a diversas combinaciones de estos colores, como el ruano, el pinto o el tobiano.⁵⁶ Ello dependía de los factores habituales: una relajación de la selección natural de la coloración del tipo salvaje, y la deriva genética, que aumentaba la frecuencia de mutaciones raras.⁵⁷ Pero la selección artificial también influyó en la nueva paleta. Incluso en estos días relativamente tempranos, los criadores de caballos buscaban aumentar la frecuencia de colores de manto y patrones de color antes infrecuentes. Sin duda, la estética tenía algo que ver. Y también habría motivos prácticos de

carácter pecuniario: los caballos de un color diferente probablemente valieran más que los del color típico.

Al igual que con los perros, esta selección artificial debió de ser lo suficientemente intensa como para anular la selección natural dirigida a evitar algunos de los nuevos patrones de color asociados con rasgos negativos como la sordera, la ceguera nocturna o los defectos del colon.⁵⁸ Estas asociaciones de rasgos, llamadas «pleiotropía negativa», reflejan el hecho de que los genes implicados no son específicamente determinantes del color del manto en un sentido evolutivo, sino más bien actores fisiológicos más generales que influyen en el desarrollo de diversos rasgos. Una vez más, un «paquete completo».⁵⁹

Una de las alteraciones más destacadas en los caballos domésticos fue la crin. Los caballos salvajes —al igual que todos los équidos salvajes— tenían una crin tupida y tiesa, pero con la domesticación los pelos fueron alargándose hasta convertirse en la suave cabellera que vemos hoy en día. Se ha especulado que la crin tiesa de los équidos salvajes los protege en cierta medida de las letales mordeduras en el cuello que les pueden asestar los grandes depredadores. Si fuera así, la larga crin de los caballos domésticos sería el resultado de una relajación de la selección natural. No obstante, parece probable que la estética humana desempeñara un papel más decisivo en el desarrollo de la crin, ya que la mayoría de los asnos domésticos han conservado la crin de tipo salvaje.⁶⁰

RAZAS NATURALES Y RAZAS MODERNAS

Los caballos domésticos se diferenciaron en razas naturales a medida que su hábitat se iba ampliando, y estas fueron la base de las que fueron apareciendo a principios del siglo XIX. Una serie de lo que llamamos «razas primitivas» son en realidad razas naturales que se conservan hasta la actualidad, entre ellas la del poni de Exmoor, el islandés, el fjord noruego, el Welsh Mountain o el de la Camarga. Sus nombres reflejan las regiones geográficas donde evolucionaron. En el Nuevo Mundo, los mustangs, el poni chincoteague y varios tipos criollos de Centroamérica y Sudamérica también deberían considerarse razas naturales, así como el brumby australiano. La mayoría de estas razas naturales se volvieron silvestres en diferentes momentos de su historia y continúan siendo silvestres o semisilvestres actualmente.

Algunas razas naturales silvestres, como el poni de Exmoor, tienen la coloración y la constitución de sus ancestros salvajes en diferentes grados. Dos razas naturales que recuerdan especialmente el tipo salvaje son las del poni hucul de los Cárpatos (Rumanía, Polonia) y el caballo sorraia portugués. Se ha apuntado la posibilidad de que este último sea un descendiente directo del tarpán y que no llegara a domesticarse nunca.⁶¹ Su crin, no obstante, desmiente esa

afirmación, porque el sorraia, como todas las razas «primitivas», tiene una larga crin, legado de su antigua domesticación.⁶² (Véase la figura 11.4).

Probablemente, el caballo salvaje euroasiático quedara efectivamente extinto hacia el siglo XVIII, debido en parte a la caza extensiva y a los cruces con caballos domésticos. Sin embargo, hay quien afirma que sobrevivió hasta mucho más tarde. Existe la creencia generalizada de que el último murió en un zoo de Moscú a finales del siglo XIX.⁶³ Pero ese individuo tenía una crin larga. Los últimos caballos salvajes putativos (aparte de los sorraia) que sobrevivieron en estado salvaje —en el bosque de Bialowieża, en Polonia— fueron capturados y entregados a los granjeros de la zona en 1806. Pero aunque presentaban el color pardo y la raya oscura de los caballos salvajes, probablemente ya se habían cruzado con caballos domésticos de la zona antes de dispersarse; y tras su dispersión fueron hibridizados deliberadamente. (Véase figura 11.5).



Figura 11.4. Caballo sorraia.

Los caballos de Bialowież llamaron la atención del biólogo Tadeusz Vetulani, que se propuso reconstruir genéticamente los caballos salvajes a partir de ellos. El resultado de su iniciativa fue el caballo konik, que, aunque se parecía al caballo salvaje en coloración y tamaño, no es un caballo salvaje.⁶⁴ Una vez más, le traiciona la crin. Posteriormente, los hermanos Heck —cuyos esfuerzos por resucitar el uro han quedado documentados en el capítulo 7— aplicaron sus dudosos métodos genéticos para recuperar el caballo salvaje, usando el konik y otras «razas primitivas».⁶⁵ Los Heck no consiguieron recuperar el caballo salvaje más de lo que habían conseguido acercarse al uro euroasiático. El caballo es otro caso más en que la domesticación crea su propia inercia, difícilmente reversible. (Véanse figuras 11.6 y 11.7).

Aparte de la coloración, el rasgo en el que más evidente es el impacto de los criadores es el tamaño. Los caballos salvajes euroasiáticos probablemente presentaban una considerable

variedad de tamaños en diferentes puntos de su vasto territorio, pero de media debían de ocupar el extremo inferior de la escala de alturas de los caballos modernos.⁶⁶ En un principio, parece ser que la domesticación creó tamaños aún más pequeños, de modo que, si los primeros jinetes hubieran tenido el tamaño medio de un varón holandés adulto, irían arrastrando los pies.⁶⁷ Pero las cosas han cambiado mucho desde entonces. Algunas razas modernas, como la belga, la clydesdale o la shire, son gigantes, con un peso de más de una tonelada y una gran altura. Se dice que el percherón, otra raza de tiro grande, descende de caballos de guerra y de justas medievales.⁶⁸ En el otro extremo de la escala están el poni de Shetland, el de Dartmoor y el Haflinger, entre otras razas que se consideran menores que los caballos salvajes. Recientemente, se han creado caballos verdaderamente enanos y de miniatura, el equivalente a los perros *toy*, como animales de compañía o para la investigación biomédica.⁶⁹ (Véase figura 11.8).



Figura 11.5. El «último» tarpán. Obsérvese la larga crin.



Figura 11.6. Caballo konik.



Figura 11.7. Caballo de Heck.

El tamaño de cada raza en particular refleja las funciones para las que se desarrollaron. Los caballos de tiro suelen ser los más grandes. Las tallas medianas —por ejemplo, el lusitano (usado para las corridas), el lipizzaner, el árabe, el cuarto de milla, el standardbred, el morgan o el appaloosa— se crearon para montar o para tirar de carruajes pequeños. Las razas más pequeñas (ponis) en muchos casos se pensaron para trabajar en el interior de las minas (una existencia

horrible). Émile Zola, en su obra maestra *Germinal*, hace un vívido retrato del sufrimiento de uno de estos caballos mineros, que no volvió a ver la luz del día una vez entró en la mina.

En el mundo anglohablante, las razas suelen distinguirse por su temperamento, que en muchos casos se atribuye, erróneamente, al origen geográfico. Las razas de tiro se llaman «de sangre fría» porque son dóciles. Los caballos para montar, como los que hemos mencionado antes, son «de sangre templada», porque tienen algo más de carácter. La tercera categoría en este esquema es la de los «de sangre caliente», que incluye los árabes, los bereberes (de la costa de Berbería, en el norte de África) y los famosos akhal-teke, de Turkmenistán. Los de sangre caliente, como su nombre indica, son más nerviosos y difíciles. Suelen proceder de climas meridionales más cálidos.

Es a partir de estas razas de sangre caliente, más esbeltas y de patas más largas (especialmente, la árabe), de donde han partido muchos de los rasgos más destacados de los purasangres. Se ha sugerido que el temperamento explosivo de las razas de purasangre, junto con sus patas largas y su cabeza pequeña, es un rasgo típico juvenil que estas razas mantienen hasta la vida adulta.⁷⁰ Planteado así, los purasangres deberían mucho al proceso de la pedomorfosis. En términos más generales, valdría la pena investigar el papel de la heterocronía en las diferentes fases de la domesticación del caballo y de la diferenciación de razas.

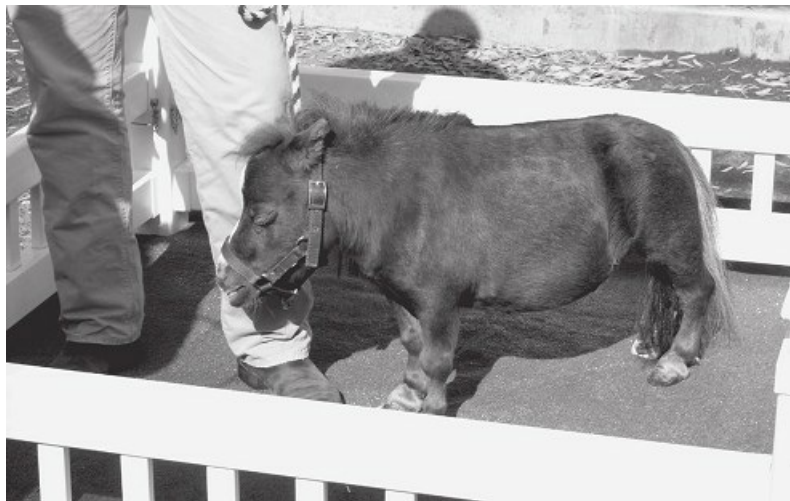


Figura 11.8. Caballo *Tōy*.

EL EXTRAÑO CASO DEL PURASANGRE

Para muchos, el purasangre representa la culminación de la evolución del caballo. Sin duda, refleja el cénit de la contribución humana a la evolución del caballo; que se considere el cénit o no dependerá de la perspectiva. Porque el purasangre, más quizá que cualquier otra raza de animal

doméstico no canino, refleja una ideología problemática y arcaica: la pureza genética. Esta ideología es problemática desde una perspectiva biológica y, por tanto, evolutiva, porque la variación genética es condición imprescindible para una población sana. Y es arcaica porque refleja una visión del legado de la raza abandonado por todo el mundo, salvo por la aristocracia: la de fusionar rasgos parentales. Esta visión del legado como proceso de fusión implica que los cruces con otras líneas fuera de la del propio linaje solo difuminaría los rasgos positivos característicos de la raza (o de la familia real, si es el caso). Sin embargo, desde una visión moderna que contemple la herencia mezclada de los rasgos genéticos, la hibridación suele ser algo muy bueno, que crea combinaciones genéticas sin precedentes, algunas de las cuales podrían ganar el premio gordo de la lotería genética.

Otra ventaja, en este sentido, un fenómeno estadístico llamado «regresión a la media», según el cual unos progenitores excepcionales suelen producir descendientes más próximos a la media. El motivo de esta tendencia es que un rasgo aparentemente simple, como la velocidad, es en realidad la combinación de una serie de rasgos fisiológicos, cada uno determinado por numerosos genes, en muchos casos de forma no acumulativa.⁷¹ Así pues, los caballos de carreras ganadores representan una combinación fortuita e improbable de muchos genes, cada uno de los cuales se hereda de forma independiente. Y la cría de animales en busca de rasgos complejos —a diferencia de cuando se buscan rasgos simples como la coloración— es una especie de lotería. Se pueden aumentar las probabilidades en esta lotería limitando los apareamientos a ejemplares con rasgos deseables. Este enfoque funcionó especialmente bien en las primeras fases de la cría de purasangres, pero con el tiempo se llega a un punto en que los resultados positivos empiezan a serlo menos. Una vez que se alcanza este punto, el mejor modo de mejorar la raza es expandir la lotería introduciendo «sangre nueva». Así, el cruce aleatorio con caballos no de purasangre —quizás árabes, bereberes o akhal-tekés, por nombrar algunas razas— sería el mejor modo de mejorar el rendimiento a largo plazo.

Hay numerosas pruebas que indican que la raza purasangre ha alcanzado este punto. Los tiempos de carrera no han mejorado desde hace cincuenta años, a pesar de la mejora en los métodos de entrenamiento y de todo tipo de asistencia farmacéutica.⁷² E incluso en esta lotería de alcance tan restringido, la regresión a la media sigue presente. Los caballos con mejores marcas, entre ellos ganadores de la Triple Corona, en muchos casos resultan ser sementales de mucha peor calidad;⁷³ unos cuantos de ellos, de hecho, ni siquiera contribuyen a la lotería, porque presentan diversos tipos de infertilidad.⁷⁴ Son lo que, sarcásticamente, se llama «sementales fiasco» (en inglés, *stud duds*).⁷⁵ Es más, hasta el 20% de las concepciones no llegan al parto; muchas preñeces que sí llegan acaban en el nacimiento de potros muertos, y un número exorbitante de los potrillos que nacen no pasan del primer año.⁷⁶ Los sementales fiasco, los abortos y los nacimientos de potros muertos son una señal de una endogamia excesiva, con la que la lotería

genética se ha visto tan restringida que amenaza la salud de las crías: otro motivo para abrir el abanico genético.

Sin embargo, la falta de mejoras en el rendimiento en competición refleja algo más que una genética pobre. En estudios recientes, se ha detectado una considerable variación genética en ejemplares con buen rendimiento en competiciones.⁷⁷ También debemos observar en cuanto al fenotipo, y específicamente el fenómeno llamado «integración fenotípica».⁷⁸ Los organismos no son simples conglomerados de partes; son sistemas de componentes integrados. Como tales, un cambio en una parte puede afectar a muchas otras. Los purasangres han desarrollado unos corazones y unos pulmones extraordinariamente grandes, que aumentan su capacidad aeróbica. Pero estos órganos descomunales requieren una cavidad torácica enorme. No obstante, esta es demasiado grande para el estómago y el intestino, que se pueden mover de un modo peligroso. Es más, el cuerpo de los purasangres es demasiado grande para sus finas patas y sus pezuñas relativamente pequeñas, que han conservado las dimensiones de un caballo árabe típico. Su cuerpo pesa mucho para esas patas, lo que explica en gran medida la alta incidencia de lesiones en las patas, a menudo con resultados catastróficos.⁷⁹ Este defecto de configuración puede marcar los límites de su rendimiento, especialmente al ir en aumento la preocupación por el bienestar del animal. Estamos en un punto en que tocaría replantearse el futuro de la evolución del purasangre.

GENÓMICA DEL CABALLO

En 2009 se consiguió trazar un genoma de caballo más o menos completo. Correspondía a una yegua purasangre llamada Twilight.⁸⁰ Al igual que ocurre con lo genomas de todos los animales domésticos, esta iniciativa se lanzó por el potencial que tenía como fuente de información de las enfermedades humanas, pero el resultado inmediato fue una carrera para identificar los componentes del «equinoma» —aunque quizá fuera más correcto decir «purasangrenoma»— relevantes para el rendimiento en carrera, para aumentar la eficiencia en la cría de caballos ganadores.⁸¹ Básicamente, la idea era hacer un estudio genómico. Pero dado el gran número de genes potencialmente implicados en la fisiología del movimiento del caballo y su compleja interacción,⁸² y teniendo en cuenta nuestra ignorancia con respecto a esos genes, las expectativas generadas resultaron ser algo prematuras. Aun así, el primero de los miles de genes potencialmente candidatos fue etiquetado, como no podía ser de otro modo, como «gen de la velocidad».⁸³ Una descripción más precisa sería «un gen cuya una de sus variantes potencia la velocidad en distancias cortas, pero que no es en absoluto beneficioso en distancias largas, dado el entorno genético (configuraciones de alelos de otros genes relevantes) de la mayoría de los purasangres». Este gen codifica la miostatina, importante actor en el desarrollo muscular.⁸⁴

Los purasangres presentan dos posibles alelos del gen miostatina: un alelo, al que llamaré de

tipo salvaje, potencia la resistencia; el segundo alelo, una mutación del anterior, potencia la velocidad en distancias cortas. Al alelo asociado con la resistencia lo llamaré «alelo *r*»; mientras que al alelo mutante asociado con la velocidad al esprint lo llamaré el «alelo *s*». Los caballos que reciben el alelo *r* de ambos progenitores (*rr*) suelen tener más éxito en las carreras largas; los que reciben el alelo *s* de ambos progenitores (*ss*) suelen ser mejores en carreras cortas; y los heterocigóticos, que acaban con uno de cada (*rs*) suelen hacerlo mejor en las distancias medias.⁸⁵ (Se han obtenido resultados similares con otro gen, implicado en el desarrollo muscular en los atletas humanos).⁸⁶

Al alelo *r* lo llamo «de tipo salvaje» porque es el alelo hallado en otras especies de équidos, y hasta hace poco la gran mayoría de los purasangres eran *rr*.⁸⁷ Esa era una combinación ganadora en el siglo XIX, cuando las carreras de caballos eran mucho más largas —al estilo de las de camellos—, de hasta dieciséis kilómetros. Las carreras se han acortado progresivamente, hasta el punto de que hoy en día la mayor distancia que podría correr cualquier purasangre americano (en el Belmont Stakes de Nueva York) es de dos kilómetros y medio; la mayoría de las carreras se acercan más al kilómetro y medio. Evidentemente, un purasangre del siglo XIX querría ser *rr*. Pero una de las yeguas fundadoras de la raza purasangre presentaba la mutación *s*, que tuvo una presencia baja en la población hasta los años cincuenta del pasado siglo, cuando el semental Nearctic lo heredó de sus dos progenitores. Lo cruzaron con una yegua con la mutación, y el resultado fue Northern Dancer (nacido en 1961), que se convirtió en uno de los sementales mejor considerados de los últimos tiempos.⁸⁸ A continuación, se produjo lo que se denomina un «barrido selectivo», en el que la frecuencia del alelo *s* aumentó rápidamente como resultado de los cambios en el entorno de las carreras.

Desde 2009 se ha secuenciado el genoma de otros caballos, lo que nos ha proporcionado información para explorar la base genética de las diferencias funcionales entre razas. Se han identificado miles de mutaciones puntuales (SNP), así como numerosas inserciones y eliminaciones de bases (*indels*). Son especialmente importantes una serie de SNP asociados con la coloración, y otros con el modo de caminar (al trote en lugar de al paso, por ejemplo) y el tamaño corporal.⁸⁹

Al igual que en el caso de otros animales domésticos explorados en este libro, también se han observado variaciones en el número de copias (CNV, por sus siglas en inglés).⁹⁰ Las CNV son especialmente comunes en genes relacionados con la percepción sensorial y el metabolismo. Se ha especulado que las CNV asociadas con la percepción sensorial podrían estar relacionadas con diferencias de temperamento entre razas, pero a mí no me parece tan evidente esa conexión.

En 2012 se publicó el genoma del cuarto de milla.⁹¹ Este es el caballo de trabajo por excelencia de los ranchos americanos, y el típico de rodeo. Hay unos tres millones registrados en Estados Unidos, más que de ninguna otra raza. El cuarto de milla fue seleccionado para recorrer distancias cortas a gran velocidad, incorporando contribuciones genéticas de los purasangres.

Pero sobre todo los cuarto de milla fueron creados para trabajar con reses y para otras actividades de los ranchos, que requieren un carácter tranquilo y una gran disposición para cooperar con sus jinetes de un modo intuitivo y en muchos casos improvisado.

Dada su selección divergente, la comparación entre los genomas del purasangre y del cuarto de milla podría resultar interesante. En el momento de redactar esta obra, solo disponemos de resultados preliminares, que indican, como era de esperar, que el cuarto de milla es mucho menos endogámico que el purasangre. En un futuro próximo, no obstante, la comparación de los genomas de estos caballos debería resultar útil para determinar cómo han influido la selección artificial, los efectos fundadores, la deriva genética y la hibridación en el desarrollo no solo de los purasangres y de los cuarto de milla, sino también en muchas otras razas de caballos. La nueva información genómica también contribuye en gran medida a aumentar la información de la que disponíamos, a partir del ADN mitocondrial y del cromosoma Y, para documentar la historia de la domesticación del caballo. (Véase el apéndice 11B en la página 295).

QUERIDOS CABALLOS

En el momento en que estoy escribiendo este texto, hay una polémica en la ciudad de Nueva York sobre los famosos coches de caballos de Central Park. Se discute si las condiciones en que trabajan estos grandes caballos de tiro (el duro asfalto, la polución del aire, el tráfico, etcétera) son crueles. El nuevo alcalde ha prometido eliminar los coches de caballos de Central Park. Por mi parte, me pregunto si, de ser tirados por asnos, la oposición sería tan intensa o si existiría. Pero los burros no son tan carismáticos como los caballos.

En parte, el carisma de los caballos radica simplemente en su magnífica presencia física y en su elegancia. El proceso de domesticación no ha hecho más que potenciar estos rasgos, algo único entre nuestros mamíferos domesticados. Para la mayoría de los ojos occidentales, los caballos mongoles, robustos, de patas cortas y crin escasa, que se parecen más a los ancestros salvajes de los caballos domésticos, quedarían mal en una comparativa con los caballos de tiro de Central Park, y mucho más aún con un moderno purasangre. En cambio ocurriría lo contrario si comparáramos un uro con cualquier res existente en la actualidad, incluido el toro de lidia español.

Sin embargo, parte del carisma del caballo procede también de asociaciones históricas relacionadas con el estatus social, partiendo de los aurigas de la Edad del Bronce hasta llegar a la caballería aristocrática y, más allá, hasta la caza del zorro y la doma y el «deporte de reyes». En cuanto a estatus, los caballos de Central Park —y sus coches—, enjaezados con adornos victorianos, se sitúan en el extremo inferior de tales anacronismos.

Aunque en el fondo fue su utilidad como transporte para los humanos lo que impulsó a los

caballos a un lugar destacado entre los animales domésticos que más valoramos. Y aunque ese uso ha ido reduciéndose a gran velocidad, los caballos han conseguido mantener una alta consideración en nuestra conciencia cultural. De hecho, el cariño por los caballos parece haber aumentado a medida que ha ido desapareciendo su utilidad. Solo por ese motivo, los caballos domésticos sobrevivirán mucho tiempo después de que rinocerontes, tapires, asnos y caballos salvajes, últimos representantes del otrora glorioso grupo de criaturas llamadas «perisodáctilos», hayan desaparecido por completo.

ROEDORES

Poco después de la conquista del reino de los incas por parte de Pizarro, en 1532, empezaron a aparecer unos extraños roedores en las casas europeas, primero en España, luego en Bélgica (en manos españolas en aquella época) y más tarde en Inglaterra, en Francia y en el resto de Europa Occidental.¹ Eran unos roedores tan raros que ni siquiera se les consideraba como tal. Desde luego, no eran como los típicos roedores europeos, ratas y ratones. El rabo, por ejemplo, no era en absoluto de rata. De hecho, apenas era visible. Y la forma de estas criaturas no recordaba ni remotamente la de los ratones. Pero aparte de estas diferencias particulares, probablemente lo más importante fuera que estas criaturas no eran..., bueno, repulsivas. Eran demasiado monas y mulliditas como para ser roedores, motivo por el que estos seres del Nuevo Mundo se introdujeron en las casas europeas, de donde sus parientes nativos eran excluidos enérgicamente.

La incapacidad de los europeos de ese tiempo para darse cuenta de que los recién llegados del Nuevo Mundo eran roedores hizo que buscaran otros animales familiares con los que hacer analogías y darles un nombre común. Ninguno de los que resultaban familiares en Europa se prestaban a esta comparación; lo mejor que se les ocurrió a alemanes, franceses e ingleses fue el cerdo; pensaron que eran como cerditos en miniatura.

Desde luego, tenían algo que recordaba a los cerdos. Sus rabos se parecían más a los rabos cortos y peludos de los porcinos que a los largos rabos desnudos de las ratas. También tenían unas proporciones que recordaban vagamente las de los cerdos: gruesos, de patas cortas y con la cabeza algo grande. Algunos incluso pensarían que sus gruñidos sonaban como los de los cerdos. En cualquier caso, franceses, alemanes e ingleses se quedaron con esta idea y usaron «cerdo» en el nombre común para estos roedores del Nuevo Mundo. Los franceses lo llamaron *cochon d'Inde* («cerdo de Indias»); los alemanes *Meerschweinchen* («cerdito del mar»); y los ingleses, *Guinea pig* («cerdo de Guinea»). Los españoles, en cambio, tuvieron otra idea: llamaron a esta criatura «conejillo de Indias». En este caso, estoy de acuerdo con los españoles: el conejillo de Indias se parece mucho más a un conejo que a un cerdo. Y la conexión genealógica también es mucho más próxima.

El gran pionero de la taxonomía Carolus Linnaeus (Carl von Linné), en cambio, se puso del lado de ingleses, alemanes y holandeses: vio algo en los conejillos de Indias que le recordaba claramente a los cerdos, tal como se refleja en el nombre que le dio a la especie, *porcellus*, que

significa «cerdito» en latín. Pero al ojo experto de Linnaeus resultaba evidente que los conejillos de Indias eran roedores. Incluso los puso en el mismo género que el ratón común (*Mus*), lo cual era llevar las cosas a extremo. A los conejillos de Indias posteriormente se les asignó el género *Cavia*. Aun así, el nombre de especie que Linnaeus les puso arraigó. De ahí el nombre científico completo de los conejillos de Indias o cobayas, *Cavia porcellus*.

Lo que realmente resulta sorprendente es el «Guinea» del nombre de este animal inglés. Se han propuesto numerosas «teorías», pero no hay consenso.² No las repasaré aquí; para lo que nos atañe basta señalar que los conejillos de Indias no son de Guinea, que está en África Occidental; son de la tierra de los incas, en los Andes.

Los conejillos de Indias que llegaron al Viejo Mundo estaban acostumbrados a vivir bajo techo en su tierra nativa. A menudo se les asignaban incluso habitaciones especiales; algunos se movían libremente por las viviendas humanas..., hasta que llegaba la hora de cocinarlos. Porque en Perú los conejillos de Indias no eran mascotas; sino comida. Ya se les había domesticado con ese fin cinco mil años antes de su llegada a Europa. Pero antes de explorar su domesticación, examinemos su historia evolutiva previa a la domesticación, para comprender por qué fueron los primeros roedores en ser domesticados.

LOS ROEDORES: UNA HISTORIA DE ÉXITO ENTRE LOS MAMÍFEROS

En los años noventa del pasado siglo, unos cuantos taxónomos inconformistas intentaron expulsar a los conejillos de Indias del orden de los roedores,³ pero no tuvieron mucho éxito. Las cobayas siguen firmemente instaladas bajo el paraguas de los roedores.⁴ Pero es un paraguas inmenso. El 40% de todos los mamíferos y la mitad de todos los mamíferos placentarios son roedores. Además de ratones y ratas (roedores por excelencia), hay ratones de campo, lemmings, hámsteres, gerbillos, tuzas y ratas almizcleras. Las ardillas rojas y las ardillas listadas también son roedores, al igual que las marmotas, los perrillos de las praderas y los lirones. También lo son los puercoespines, los castores, las chinchillas, los agutíes, las nutrias, los capibaras y, por supuesto, los conejillos de Indias. Esos no son más que unos cuantos tipos de roedores, cuyos nombres pueden resultar familiares para cualquier lector. Menos conocidos, pero no menos roedores, son los zokores, los aplodóntidos (castores de montaña), las ratas del bambú, las ratas crestadas, los ratones rupícolas, las pacas, las vizcachas, las jutías, las ratas espinosas africanas, las ratas topo, las ratas canguro, los jerbos, los gundis, los degúes y las liebres saltadoras, por nombrar unos cuantos. Todas estas especies se distribuyen en más de treinta familias, más que ningún otro orden de mamíferos.

Además, los roedores son los mamíferos más numerosos. El secreto de su éxito es su tendencia a vivir rápido, morir jóvenes y dejar mucha descendencia. Un Matusalén de los ratones comunes

consiguió vivir más de cuatro años en cautividad; en estado salvaje, la mayoría no viven más de un año. Pero aprovechan mucho su corto tiempo de vida, al menos en el aspecto reproductivo. Un ratón de un año probablemente sea bistatarabuelo y aún estará procreando. Si no se controla, es la receta infalible para un crecimiento explosivo de la población.

Pero los ratones, como la mayoría de los roedores, suelen tener quien los controle. Están en el extremo inferior de la cadena alimenticia; proporcionan alimento para una amplia gama de animales, desde serpientes a halcones, comadrejas o zorros, que controlan efectivamente la población de estos. En estado salvaje, los ratones no suelen llegar a la vejez.

Los conejillos de Indias (o cobayas, o cuis) y sus parientes cercanos tienden a violar las reglas de los roedores, o al menos a alterarlas considerablemente. Viven más despacio, mueren más viejos y tienen menos descendencia, por lo que se parecen más a los típicos mamíferos no roedores. Una consecuencia de esas diferencias es que los roedores relacionados con los ratones tienen un potencial evolutivo mucho mayor que los relacionados con los conejillos de Indias. Es decir, que los roedores de tipo ratón han experimentado un cambio genético mucho mayor que los de tipo conejillo de Indias.⁵ El efecto que haya tenido eso en la evolución fenotípica es harina de otro costal. No parece que los roedores de tipo ratón presenten más diversidad fenotípica que los de tipo conejillo de Indias; más bien al contrario. La diferencia entre sus ritmos de evolución genética explica en parte por qué hay muchas más especies de roedores parecidos a los ratones que parecidos a las cobayas.⁶

Resulta evidente que los roedores de tipo ratón y los de tipo conejillo representan dos extremos contrarios del espectro de los roedores, dos ramas diferentes del árbol genealógico de los roedores que han seguido una evolución separada desde hace mucho tiempo. A pesar de esta larga separación, los ratones, los conejillos de Indias y otros roedores, desde tuzas a castores, tienen algunas características clave en común, entre las que destacan sus asombrosos incisivos, dos en la mandíbula superior y dos en la inferior. Estos dientes crecen constantemente durante toda la vida, por lo que requieren un desgaste constante royendo materias duras, sin lo cual los de abajo seguirían creciendo a través del paladar y atravesarían el cerebro. Otro rasgo distintivo de los incisivos de los roedores es que están esmaltados solo por delante; la parte trasera está compuesta solo de dentina, más blanda. Cuando los roedores roen, la dentina se erosiona, cosa que crea una superficie esmaltada cincelada en la punta de cada incisivo. Así que los incisivos de los roedores no solo crecen constantemente, sino que van afilándose sin parar.

No es de extrañar que la taxonomía de los roedores sea más complicada que la de los carnívoros o los artiodáctilos, por ejemplo; por tanto, las disputas al respecto son más numerosas. Los taxónomos que se dedican a los roedores siempre están enfrentados, no porque el campo atraiga a gente polémica, sino porque hay mucho de lo que discutir. Actualmente, las cosas no están en absoluto decididas, aunque empieza a emerger un acuerdo con respecto a las ramas

principales de la genealogía de los roedores. En esta obra, nos regiremos por la genealogía de Dorothee Huchon y sus colaboradores.⁷

Las pruebas fósiles y de reloj molecular arrojan fechas contradictorias para la aparición de los primeros roedores. Los restos fósiles indican un origen hacia la época de la desaparición de los dinosaurios, o poco después (hace 65-55 Ma).⁸ Pero los primeros cálculos basados en la divergencia de ADN sugieren un origen muy anterior, en cuyo caso los roedores ya existirían mientras los dinosaurios campaban por la Tierra.⁹ Los cálculos más recientes, basados en secuencias de ADN más numerosas y más largas, concuerdan más con las pruebas fósiles,¹⁰ lo cual da una mayor confianza. Estas son algunas fechas clave (aproximadas) de la evolución de los roedores y, en particular, de los conejillos de Indias.

Hacia el final del reinado de los dinosaurios en la Tierra, hace unos 70-65 Ma, apareció un nuevo clado de mamíferos que engloba los roedores y los lagomorfos (conejos), denominados en conjunto «glires».¹¹ La separación entre roedores y conejos se produjo poco después, hace unos 63 Ma, y los roedores empezaron a diversificarse (figura 12.1). Hace unos 55 Ma ya existían tres clados principales de roedores: el de las ardillas (que fue el primero en separarse), el de los ratones y el de los roedores del tipo del conejillo de Indias. Este último también incluye puercoespines y ratas topo del Viejo Mundo, llamados en conjunto histriocognatos (por la particular disposición de los músculos de la mandíbula).¹²

Los histriocognatos, al igual que el resto de los roedores, empezaron a evolucionar en África. Hace unos 43 Ma, los histriocognatos parecidos a los conejillos de Indias se distanciaron de los puercoespines y las ratas topo del Viejo Mundo y emigraron —probablemente saltando de isla en isla— de África a Sudamérica.¹³ Sudamérica, en aquella época, estaba casi tan aislada del resto de los continentes como Australia, y tenía su fauna de mamíferos particular. Al igual que en Australia, muchos eran marsupiales. Cuando los roedores de tipo conejillo de Indias llegaron, no había carnívoros (felinos, perros, osos, etc.) ni artiodáctilos (cerdos, reses, ciervos o camellos) ni perisodáctilos (caballos, rinocerontes o tapires). (Los primates llegaron más o menos al mismo tiempo, y siguiendo la misma ruta).¹⁴

En este nuevo mundo había un gran espacio ecológico para los pequeños mamíferos, así que los roedores de tipo conejillo de Indias podían evolucionar desarrollando modos de vida inviábiles en África. Y lo hicieron. Tras la colonización de Sudamérica, estos roedores alcanzaron un grado de divergencia fenotípica muy superior al de los roedores del estilo del ratón, pese a contar con más especies y una evolución genética más rápida. Algunos se volvieron enormes. Una especie, el *Josephoartigasia*, el mayor roedor que ha habido nunca, tenía el tamaño de un uro; otra, el *Phoberomys*, tenía el tamaño de un bisonte. Algunos se echaron al agua (capibaras, pacas y nutrias); otros, a los árboles (puercoespín norteamericano).¹⁵

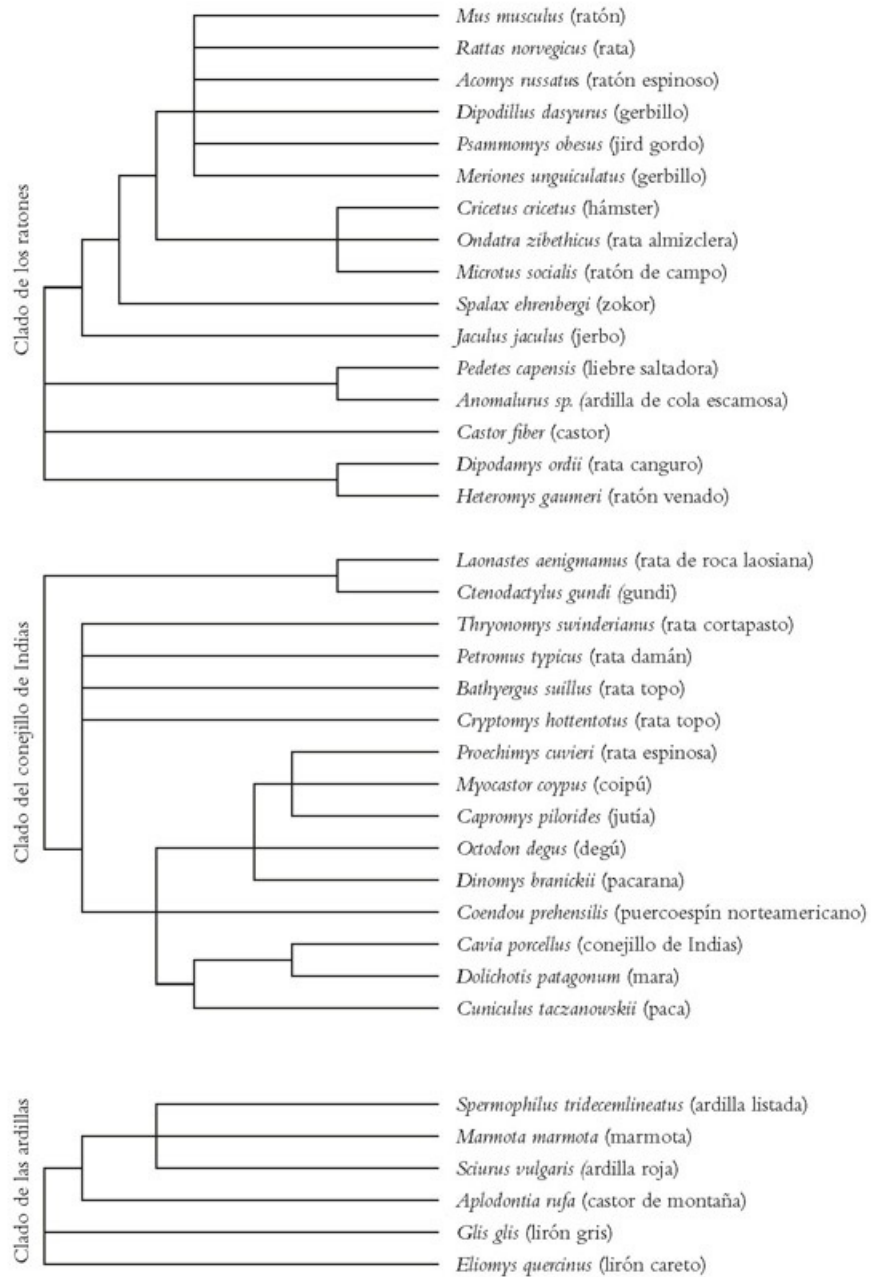


Figura 12.1. Filogenia de los roedores (De Blanga-Kanfi *et al.*, 2009, 3).

Los que permanecieron anclados al suelo también consiguieron diversificarse más allá de lo que lo había hecho ningún roedor anteriormente. Las pacas y los agutíes, de patas largas, se especializaron en frutas caídas del espeso bosque; las maras se adaptaron a las praderas y acabaron convirtiéndose en enormes liebres; las chinchillas, para adaptarse a las frías mesetas de los Andes, desarrollaron un denso pelaje (de hasta sesenta pelos por folículo), lo que les acabó costando caro, cuando los europeos empezaron a cazarlas por sus pieles tras la conquista de

Pizarro.¹⁶ La figura 12.2 traza las relaciones genealógicas de estos variados roedores del estilo del conejillo de Indias.

La familia del conejillo de Indias (*Caviidae*) incluye las maras (género *Dolichotis*), los capibaras (*Hydrochoerus hydrochoerus*) —el mayor roedor existente— y una serie de especies de cobaya (género *Cavia*). Las diversas especies de *Cavia* están dispersas por Sudamérica —salvo por la cuenca del Amazonas—, en ecosistemas con praderas. Son sobre todo herbívoros, el equivalente ecológico de las reses en el Nuevo Mundo.¹⁷ (Figura 12.3).

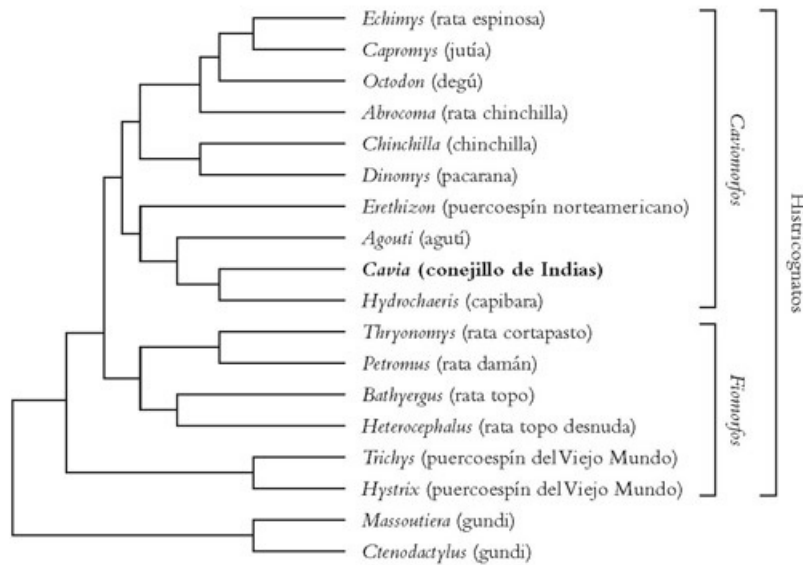


Figure 12.2. Filogenia de los hystriognathos. (Adaptado de Blanga-Kanfi et al., 2009).

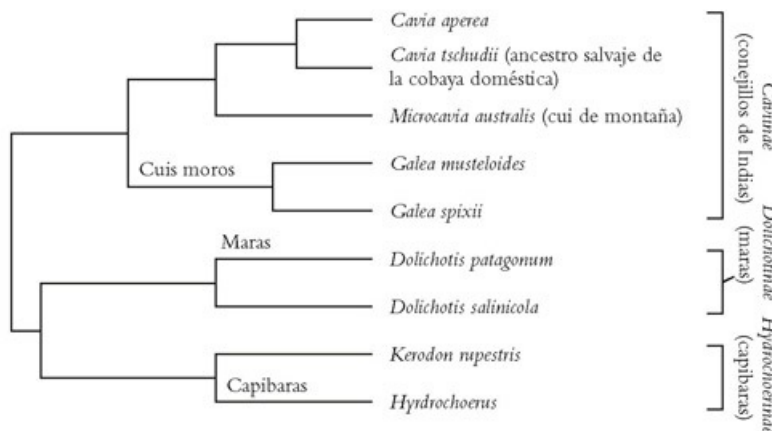


Figure 12.3. Filogenia del conejillo de Indias. (Cortesía de la Biblioteca Nacional de Medicina de Estados Unidos).

Qué especie de *Cavia* es el ancestro salvaje de los conejillos de Indias domésticos es algo que ha despertado dudas desde hace tiempo. Las muestras genéticas que se han encontrado últimamente indican que fue el *Cavia tschudii*, el cui de la montaña, que aún vive en el centro-oeste de los Andes, desde el norte de Chile a Colombia, a cotas de entre tres mil y cuatro mil metros.¹⁸ Las cobayas salvajes son bastante sociales: suelen vivir en grupos de un macho y varias hembras con su prole. Estos grupos tienen territorios bien definidos en los que se alimentan, con amplios sistemas de túneles bajo la espesa hierba, a los que se retiran para dormir o para huir de los depredadores.¹⁹

Parece que la domesticación tuvo lugar solo una vez, en algún punto del sur del Perú. El proceso quizá comenzara ya hacia el 9000-6000 AP.²⁰ Durante ese periodo, los cuis salvajes se convirtieron en una importante fuente de carne para los pueblos de los Andes centrales, y algunos se los llevarían a casa para guardarlos y usarlos en comidas futuras. O quizá, como en el caso de los perros, los gatos y los cerdos, fueran los propios conejillos de Indias los que iniciaron el proceso de domesticación cuando observaron que las zonas próximas a los asentamientos humanos resultaban especialmente acogedoras, por contar con mayores recursos alimenticios (restos) o por la protección que les ofrecían de los depredadores.

Ángel Spotorno propuso un proceso en tres fases de gestión activa de las cobayas.²¹ La primera y más larga duró hasta la conquista europea y generó varias razas naturales locales, al extenderse las cobayas domésticas desde el lugar inicial de domesticación. Entre estas razas se cuentan el cui criollo de Colombia, el nativo de Bolivia y el andino de Chile y Perú; a menudo se las conoce como «razas criollas». Como resultado de la selección artificial para la producción de carne, las razas criollas son considerablemente mayores que sus ancestros salvajes.²² En comparación con los cuis salvajes, las razas criollas tienen el cráneo algo más pequeño y una mayor variedad de colores.²³

La segunda fase de la domesticación de la cobaya tuvo lugar cuando empezó a exportarse a Europa, donde se convirtió en mascota y, con el tiempo, en animal de laboratorio. En su papel como mascotas, las cobayas domésticas experimentaron una selección bastante diferente a cuando eran fuente de carne. El nuevo régimen de selección se centró sobre todo en el aumento de la docilidad y el aspecto del pelaje. Con la aparición de las asociaciones de criadores de cobayas —parecidas a sus homólogas caninas y felinas—, en el siglo XIX, los conejillos de Indias llegaron a todo el mundo, y adoptaron muy diversos colores de pelo y otras características. A partir de esta variación fenotípica, los criadores empezaron a seleccionarlos sistemáticamente para obtener una amplia variedad de patrones cromáticos y longitud de pelo.²⁴

Con la evolución convergente a través de la selección artificial, las características del pelaje de la mayoría de las razas modernas de conejillo de Indias recuerda la de las razas modernas de

perros, gatos, conejos e incluso ovejas y cabras. Por ejemplo, ahora hay cobayas dálmatas, cobayas carey y a manchas marrones y negras, así como merinas (con el pelo rizado) una raza rex (casi sin pelo) y dos razas completamente desnudas, por no mencionar una raza del Himalaya del color de los gatos siameses, una raza abisinia e incluso una raza crestada con la misma cresta de cabello sobre el lomo que la raza de perro Rhodesian Ridgeback.²⁵ (Véase la figura 12.4).

Esta evolución convergente era de esperar, dado que en los mamíferos los canales moleculares implicados en el desarrollo del pelo se conservan mucho.²⁶ Es otro ejemplo de convergencia impulsada por homología. A principios del siglo XX, algunos genetistas pioneros como William Castle y Sewall Wright aprovecharon este conservadurismo. Wright usó las cobayas como organismos modelo para estudiar la complicada genética del color del pelaje en los mamíferos.²⁷



Figura 12.4. Cobaya.

Los científicos han empleado conejillos de Indias para muchos otros fines, hasta el punto de que la palabra «cobaya» ha adoptado la connotación de sujeto experimental inconsciente. Las cobayas continúan siendo útiles como animales de laboratorio para determinadas formas de investigación médica.²⁸ Sin embargo, para los genetistas, el rol de las cobayas como sujeto experimental predilecto quedó descartado muy pronto al imponerse el uso de sus parientes lejanos, las ratas y especialmente los ratones, que tienen la ventaja de procrear mucho más rápido.

Mientras tanto, en su Sudamérica nativa, se iban creando nuevas razas de cobayas mejoradas con fines diversos. Estas nuevas razas sudamericanas se mejoraron para obtener más cantidad de carne y, por tanto, un mayor tamaño.²⁹ (Esta es la tercera fase de domesticación de Spotorno). Las razas de carne mejoradas, como la tamborada de Perú o la auqui de Ecuador, pueden tener el

doble de tamaño que las razas criollas o europeas. Cada vez son más las iniciativas destinadas a aumentar la producción de carne de este modo.

EFFECTOS DE LA DOMESTICACIÓN EN EL CEREBRO Y LA CONDUCTA DE LA COBAYA

Tal como hemos visto, los mamíferos domesticados suelen tener cerebros más pequeños que sus ancestros salvajes. Y parece que con las cobayas pasa lo mismo.³⁰ En un estudio se descubrió que, a pesar de tener un cerebro más pequeño, la cobaya doméstica daba resultados igual de buenos en ciertas pruebas estandarizadas de aprendizaje para roedores.³¹ Eso no debería sorprender, ya que la reducción del tamaño del cerebro en los animales domésticos no afecta a las regiones cognitivas. De hecho, suele incidir más en regiones del cerebro relacionadas con capacidades sensoriales y habilidades motoras.

La domesticación, como hemos visto, genera no solo docilidad con respecto a los humanos, sino también una mayor tolerancia social, así como una mayor socialidad en general. El aumento de la tolerancia social ha sido especialmente visible en animales antes solitarios, como los gatos o los turones, pero los animales que ya eran sociales anteriormente, como los perros, se volvían más sociales que sus ancestros salvajes. Al igual que los perros, las cobayas ya eran sociales antes de la domesticación, pero su socialidad puede haber aumentado más aún durante el proceso de domesticación. Las cobayas domésticas son menos agresivas que las salvajes, y su respuesta de estrés es más baja durante las interacciones sociales.³² Es más, aunque los machos adultos de cobaya salvaje no toleran a otros machos, hasta el punto de que pueden llegar a matar a sus propios hijos al madurar, los grupos de varios machos no suponen un problema entre las cobayas domésticas.³³

Pasemos ahora a los estudios realizados con roedores de tipo ratón, que siguieron caminos muy diferentes hacia la domesticación.

EL RATÓN COMÚN

El ratón común, *Mus musculus*, es el modelo clásico del lema evolutivo «vive rápido, muere joven y ten un montón de crías». Su capacidad para reproducirse explosivamente es un elemento clave de su éxito, pero también lo es su extraordinaria plasticidad conductual fenotípica.³⁴ Esta combinación de rasgos hace de los ratones unos grandes oportunistas evolutivos, el equivalente a las malas hierbas entre los mamíferos. Y, al igual que las malas hierbas, los ratones se han extendido mucho más allá de su amplio territorio original en Asia, hasta ocupar todos los continentes salvo la Antártida, y la mayoría de islas del mundo. Al igual que ocurrió con las malas hierbas, la difusión de los ratones contó con la ayuda inconsciente de los humanos. Porque los

ratones fueron los primeros mamíferos que explotaron a fondo el nuevo nicho creado por los asentamientos humanos.

Los hábitos de comensalismo desarrollados por los ratones domésticos fueron una expresión de su plasticidad fenotípica. Estos antiguos moradores de rocas y cuevas descubrieron que las casas y los graneros de los seres humanos resultaban más acogedores y no volvieron nunca a sus viejas madrigueras. Su destino iba a quedar ligado al de los humanos. Y, por lo menos hasta el momento, les ha funcionado bastante bien, a pesar de la oposición frontal de sus socios humanos, nada predispuestos a tolerar su presencia. Actualmente, consideramos que la gran mayoría de los ratones domésticos son una plaga. Y nos hemos esforzado mucho en exterminarlos, aunque hemos fracasado estrepitosamente.

Tal como hemos visto, muchos de nuestros mamíferos domésticos han atravesado una fase de comensalismo (por ejemplo, perros, gatos y cerdos). No obstante, solo una minoría de comensales han acabado domesticados. Tenemos muchos comensales, desde cucarachas a gorriones o mapaches, que siguen siendo salvajes. No obstante, los animales comensales son vulnerables a la domesticación si surge la ocasión, simplemente por proximidad y accesibilidad. En el caso del ratón común, esa oportunidad surgió hace bastante poco.

DE LOS ROEDORES DE TIPO RATÓN AL RATÓN DOMÉSTICO

El ratón común o doméstico, *Mus musculus*, y los otros «ratones genuinos» pertenecen a la familia de los múridos, que incluye a las ratas, los gerbillos y muchos más. De hecho, la de los múridos no solo es la mayor familia de roedores, sino también la familia más numerosa de los mamíferos, con más de mil cien especies.³⁵ Los múridos se diferenciaron de otros roedores parecidos al ratón en algún punto del Mioceno (hace 20-25 Ma); los ratones y las ratas emprendieron su camino hace 10-15 Ma; y el género *Mus* evolucionó hace 6 Ma.³⁶ (figura 12.5).

Los *Mus* evolucionaron en el subcontinente indio, que sigue siendo el centro de distribución de muchos miembros de este género, incluido el ratón doméstico.³⁷ A principios del Neolítico, hacia el 12000-10000 AP, había cuatro subespecies distintas de ratones comunes: el *Mus musculus domesticus* en las estepas occidentales de Pakistán; el *Mus musculus musculus* en el norte de la India; el *Mus musculus castaneus* en el noreste de la India (la actual Bangladés); y el *Mus musculus bactrianus* en el centro y sur de la India. Estas cuatro subespecies se convirtieron en comensales del ser humano, pero en diferentes partes del mundo. El *M. m. domesticus* se expandió por el Creciente Fértil con el desarrollo de la agricultura; el *M. m. musculus* invadió Asia Central y China, segunda cuna de la civilización; el *M. m. castaneus* se expandió por el sureste asiático; el *M. m. bactrianus* permaneció en gran medida en el subcontinente.³⁸

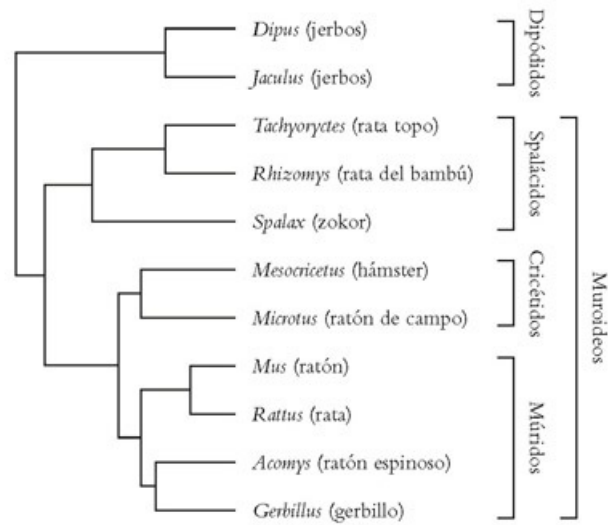


Figura 12.5. Filogenia de los múridos. (Adaptado de Blanga-Kanfi *et al.*, 2009).

Hacia el 4000 AP, tanto la subespecie *domesticus* como la *musculus* habían llegado a Europa, pero por rutas separadas:³⁹ el *domesticus* con la difusión de la agricultura desde Oriente Próximo, y el *musculus* con los carros de caballos que viajaban por las estepas del centro y del oeste de Asia. La frontera oriental de Alemania marca aproximadamente la división entre el *domesticus*, extendido por Europa Occidental, y el *musculus* centroeuropeo. En los últimos quinientos años, el *domesticus* —pero no el *musculus*— se ha extendido por América, Australia, Nueva Zelanda, el África subsahariana y las islas del Indopacífico a bordo de los barcos de Europa Occidental, durante la exploración y la conquista de esas regiones.

La asociación entre humanos y ratones comunes ha beneficiado sobre todo a los intereses de los ratones. Dado su legendario estatus como plaga, es asombroso que alguien haya podido verlos como potenciales mascotas. Pero alguien lo hizo, probablemente aristócratas que tenían poca experiencia con las plagas de ratones y que, por tanto, podían superar fácilmente la aversión a estos animales, y así se inició el proceso de la domesticación de los ratones. Empezó en China, donde ya hacia el 3000 AP se encuentran referencias a ratones moteados propiedad de una princesa.⁴⁰ Hacia el 2100 AP (dinastía Han), los criadores de ratones chinos habían conseguido crear no solo un ratón amarillo, sino también el «ratón bailarín», llamado así por sus extraños movimientos sinuosos, producto de una deficiencia en el oído interno.⁴¹

Hacia el siglo XVIII, los japoneses se habían puesto a la cabeza en el desarrollo de los ratones mascota, algunos de los cuales llegaron a Europa; se hicieron especialmente populares en la Inglaterra victoriana. En Japón, el *musculus* del este de Asia se cruzó en cierta medida con la subespecie *castaneus* del sureste asiático, dando lugar a variadas cepas de ratones mascota. Fueron estos híbridos de *musculus-castaneus* los que se importaron a Inglaterra. La subespecie

domesticus nativa contribuyó poco o nada a las cepas de ratones mascota. Pero una vez que estos ratones mascota adquirieron otra utilidad, la del uso científico, la subespecie *domesticus* se añadió a la mezcla. De hecho, la mayoría del genoma del ratón de laboratorio procede del *domesticus*, una parte mucho menor del *musculus* y solo un poco del *castaneus*.⁴² La mezcla varía ligeramente entre diferentes cepas de laboratorio.

Pese a que los ratones de laboratorio nacieron con un genoma híbrido genéticamente diverso, su variación genética muy pronto se concentró en cepas muy endogámicas, como suele ocurrir con la mayoría de los animales domésticos. Pero en los ratones este proceso se llevó mucho más lejos — con frecuentes apareamientos entre hermanos—, hasta el punto de que en muchas cepas se ha eliminado por completo la variación genética. Estas cepas tan endogámicas han resultado ser muy útiles para la investigación biomédica, sobre todo en el aislamiento de sustratos genéticos para enfermedades.

Aunque existe poca variación genética en el seno de cada cepa, entre cepas sí hay mucha variación genética, y también una gran variación fenotípica. La docilidad, por ejemplo, varía mucho entre diferentes cepas de laboratorio.⁴³ Aun así, hasta la cepa de laboratorio menos dócil lo es mucho más que el *domesticus*. Los ratones mascota son los más dóciles de todos.

La diferencia física más evidente entre los ratones salvajes y de laboratorio (y los ratones mascota) es el tamaño corporal. Hasta las cepas más pequeñas de ratones de laboratorio pesan el doble que los ratones salvajes. Los de laboratorio también son unos vagos. Si tienen acceso a una rueda de ejercicio, los salvajes corren mucho más que los de laboratorio, y lo hacen más rápido. La mayor fortaleza de los ratones salvajes se refleja en los ventrículos del corazón, que son más grandes.⁴⁴

Otro indicador de su constitución atlética es su fuerza muscular, medida según el tiempo que aguanta colgado un ratón de un cordel. Los ratones de laboratorio pueden aguantar entre treinta y cuarenta segundos. Los ratones salvajes no se contentan con quedarse colgados; trepan hasta lo alto y acaban con el asunto.⁴⁵ Además tienen una espectacular capacidad de salto, que Steven Austad equiparaba con cómo saltan las palomitas en la sartén.⁴⁶ Esta capacidad se ha eliminado en los ratones de laboratorio. Para seguir con la analogía de las palomitas, los ratones de laboratorio son los granos de maíz que quedan sin reventar en el fondo de la bolsa de palomitas para microondas. Tanto científicos como amantes de los ratones los prefieren así. En cualquier caso, los ratones-palomita esquivaron la selección para la domesticación saltando de la sartén a tiempo.

La pérdida de la fortaleza física es típica en los mamíferos domesticados, pero solo en los ratones ha alcanzado este nivel. Otro rasgo del fenotipo doméstico que se encontró en los ratones de laboratorio es la reducción del tamaño del cerebro.⁴⁷ Los ratones de laboratorio también tienen los ojos considerablemente más pequeños que sus ancestros salvajes, lo que refrenda la

noción de que la reducción del cerebro en los animales domésticos se produce sobre todo en las regiones sensoriales, no en las cognitivas.

En lo relativo a la reproducción, los ratones de laboratorio también son mamíferos domésticos típicos, al madurar muy pronto y tener crías de un tamaño más grande que sus antepasados salvajes.⁴⁸ También envejecen más rápidamente.⁴⁹ De modo que los ratones de laboratorio han llevado el lema de «vive rápido, muere joven y deja un montón de crías» a un extremo mayor que los ratones salvajes, lo cual es mucho decir.

VARIACIÓN FENOTÍPICA SIN VARIACIÓN GENÉTICA

Las cepas más endogámicas de ratón, en las que todos los individuos son prácticamente clones, se llaman «isogénicas». Cabría esperar que las cepas de ratones isogénicos fueran fenotípicamente uniformes, sobre todo porque se crían de un modo muy estandarizado para eliminar cualquier variación ambiental. Sin embargo, sorprendentemente, estos ratones de laboratorio genética y ambientalmente uniformes muestran una gran variedad fenotípica.⁵⁰ Por ejemplo, en el peso corporal. Los ratones isogénicos criados en condiciones muy estandarizadas siguen presentando grandes variaciones en este rasgo. Esta variación es un gran inconveniente para quienes buscan aislar los efectos de los genes o del ambiente sobre los rasgos fenotípicos.

Debe de haber un tercer factor responsable de esta variación, además de los genes y el entorno. Tradicionalmente, se le ha llamado «ruido de desarrollo» debido a su naturaleza aleatoria. Pero recientemente se han descubierto los mecanismos que se esconden tras este ruido. Una pista importante es que este tercer factor suele entrar en acción antes del nacimiento. ¿Qué factor de desarrollo hay que sea congénito y que ejerza efectos permanentes sin ser genético? (Véase la respuesta en el apéndice 12, en la página 299).

RATAS

Si se pudiera medir el nivel de repulsión producida, las ratas superan con mucho a los ratones. No solo son mucho más grandes, sino que desde siempre se han relacionado con enfermedades y pestilencias; es el caso de la peste negra. Sin embargo, la especie que consideramos en este apartado, la *Rattus norvegicus*, llamada comúnmente rata parda, rata gris, rata noruega o rata de alcantarilla, no se merece esa fama. Las ratas pardas han prestado un servicio muy poco reconocido, al ocupar el espacio de las ratas negras, más pequeñas, en el antiguo territorio que ocupaban en Europa y Estados Unidos, donde las habían precedido como comensales de los seres humanos.

En comparación con los ratones comunes, las ratas son unas recién llegadas a las viviendas de

los seres humanos. Y, a diferencia de los ratones, siguen viviendo de forma independiente en sus hábitats nativos: las llanuras de Mongolia y del norte de China.⁵¹ Las ratas negras proceden de zonas boscosas más al sur, en el sur de China y el sureste asiático.⁵² Las ratas pardas viven en madrigueras; las ratas negras son arborícolas y buenas trepadoras. Si encontramos una rata en el sótano, probablemente sea una rata parda; si la encontramos en el desván, probablemente sea una rata negra (que en California denominan «ratas de tejado»). Si se encuentra una rata extremadamente pequeña en uno de los dos sitios, probablemente sea un ratón.

Aunque algunas ratas siguieron con su vida de antes, en «estado natural», otras, al igual que hicieron los ratones antes que ellas, observaron que la vida entre los humanos resultaba más fácil. Las que escogieron la vida de comensales muy pronto se extendieron siguiendo las rutas migratorias y comerciales de los seres humanos: primero por tierra y luego por mar. Las ratas negras fueron las primeras en llegar a Europa, quizás hace ya 2400 años.⁵³ Llegaron a Inglaterra durante la época romana (hace unos mil ochocientos años: 200-300 d. C.). Las ratas pardas no invadieron Europa hasta siglos después, durante la Edad Media tardía. Luego empezaron a desplazar gradualmente a sus predecesoras en Europa y, más tarde, en gran parte de América del Norte.

DE PLAGA A MASCOTA Y MÁS ALLÁ

El nombre científico de la rata parda, *norvegicus*, refleja la creencia errónea —extendida en otro tiempo— de que las ratas pardas procedían de Noruega,⁵⁴ algo de lo que estaba convencido el naturalista inglés que la bautizó. En el mundo anglófono aún hay quien a la rata parda la llama «rata noruega», pero yo evitaré hacerlo en esta obra.

Tal como cabría esperar de un miembro de la familia del ratón (múridos), las ratas —pardas y negras— también siguen el lema de «vive rápido, muere joven y deja mucha descendencia», lo cual las convierte en una plaga formidable. Desde el momento en que aparecieron, la mayoría de los europeos recurrieron a los gatos y los perros para mantenerlas a raya, pero sin mucho éxito. Los aristócratas podían permitirse medidas de control más efectivas, y muchos tenían empleados a cazadores de ratas. Los cazadores de ratas, que no debían de ser muy escrupulosos, a veces ganaban un dinero extra vendiendo las que capturaban con vida para un deporte sanguinario llamado «caza de ratas». Metían a las ratas en un foso con un solo perro, normalmente un terrier, y se hacían apuestas sobre el tiempo que tardaría el perro en matar hasta la última rata.

El cazador de ratas oficial de la reina Victoria era un hombre llamado Jack Black, que solía vender las que cazaba vivas al gran empresario de cazas de ratas Jimmy Shaw. Pero el tal Black era un hombre de recursos, y encontró otro medio de hacer dinero: domesticaba a algunas de las ratas de colores más atípicos y se las vendía como mascota, ataviadas con cintas e incluso con su

correa, a las mujeres de la aristocracia victoriana.⁵⁵ Durante un tiempo, las ratas falderas adornadas con cintas se convirtieron en un símbolo de estatus. Muy pronto, entre los diversos colores de pelaje existentes, se consiguió una rata blanca con capucha negra; los amantes de los ratones empezaron a aceptar a las ratas mascota en sus exposiciones. En los años setenta del pasado siglo, se creó incluso la English National Fancy Rat Society, dedicada exclusivamente a la cría de ratas. Para entonces las ratas también se habían convertido en populares animales de laboratorio, en particular para experimentos psicológicos (conductistas) sobre aprendizaje.

En menos de doscientos años, las descendientes de esos cebos que echaba Jack Black a los terriers se han apartado considerablemente de sus pestilentes ancestros. La coloración del pelaje, por ejemplo, es mucho más variable en las ratas domésticas. Lo más destacado es la presencia de zonas blancas (despigmentadas) cada vez mayores y más frecuentes, asociadas en muchos casos a la domesticación. En las ratas de laboratorio se ha fomentado especialmente esta pigmentación blanca.

Al igual que en el caso de los ratones comunes, el corazón y demás órganos de las ratas domesticadas son más pequeños.⁵⁶ Como ocurre con los ratones y las cobayas domesticadas, las ratas domesticadas también alcanzan la madurez sexual antes que sus ancestros salvajes.⁵⁷ Es más, las ratas domésticas ya no están sometidas a los patrones estacionales de sus homólogas salvajes; crían todo el año.

Las diferencias de conducta resultan aún más sorprendentes. Como es de esperar, las ratas domésticas son notablemente más dóciles que las ratas salvajes comensales; además, toleran mucho más la proximidad de otros congéneres.⁵⁸ También se muestran menos nerviosas o asustadizas, tanto en contextos sociales como en entornos no sociales nuevos.⁵⁹ Tienden a explorar más y rinden mejor que sus homólogas salvajes en ejercicios de aprendizaje estandarizados.⁶⁰

LA DOMESTICACIÓN EXPERIMENTAL DE LA RATA

Aunque de los estudios que hizo Beliáyev en los laboratorios de Novosibirsk el más famoso es el de los zorros de granja, de igual importancia fue su domesticación experimental de la rata parda.⁶¹ Al tener generaciones más rápidas y, por tanto, un mayor potencial evolutivo, las ratas cuentan con una gran ventaja en este sentido con respecto a los zorros. Y aunque los experimentos con ratas empezaron décadas más tarde, actualmente hay muchas más generaciones de ratas obtenidas por selección que de zorros seleccionados.

En este caso, la selección también tuvo como fin buscar la docilidad.⁶²

Se fijaron dos líneas de selección: una en la que se buscaba una reducción de las agresiones defensivas, a la que me referiré a partir de ahora como «línea doméstica»; y una en la que se hizo

una selección en busca de una mayor agresión defensiva, a la que llamaré «línea salvaje». Las líneas doméstica y salvaje muy pronto divergieron dramáticamente en lo relativo a la respuesta hacia los humanos. Las ratas domésticas enseguida empezaron a mostrar un menor nivel de agresión hacia los seres humanos. Al llegar a las generaciones 71-72, estas ratas podían ser manipuladas fácilmente.⁶³ También se comprobó el nivel de agresividad de las ratas macho de esta generación en comparación con las ratas de laboratorio de la popular línea Wistar. Las ratas de la línea doméstica también mostraban una agresividad menor hacia las ratas Wistar, aunque las diferencias entre las ratas salvajes y las domésticas en este contexto eran menores.⁶⁴

Una de las cuestiones más significativas de los experimentos con zorros de granja fue la correlación de alteraciones conductuales y fisiológicas causadas con la selección artificial en busca de la docilidad. Durante la domesticación experimental de las ratas se observaron cambios similares. Algunos de los cambios de conducta correlacionados en las ratas sometidas a selección artificial replican en gran medida lo ocurrido durante la domesticación de las ratas de laboratorio. Por ejemplo, las sometidas a selección artificial para buscar la docilidad también se mostraban menos ansiosas en un entorno nuevo que las ratas de la línea salvaje; las ratas dóciles también exploraban más y tenían una mayor capacidad de aprendizaje espacial que sus homólogas salvajes.⁶⁵

Las ratas de la línea doméstica también muestran los cambios en el desarrollo reproductivo típicos de la domesticación. Alcanzan la madurez sexual a una edad más temprana que las ratas de la línea salvaje. Además, sexualmente son activas todo el año, a diferencia de las ratas salvajes, que tienen temporadas de cría fijas.⁶⁶

Las respuestas correlacionadas más notables tanto en zorros como en ratas son las hormonales, porque son los cambios hormonales (especialmente los relacionados con el eje de estrés) los responsables, según Beliáyev, de muchas de las demás respuestas correlacionadas de la selección de la docilidad. Y, efectivamente, en las ratas seleccionadas en busca de la docilidad, los niveles de estas hormonas del estrés son menores, igual que ocurre con los zorros.⁶⁷ Todos los niveles del eje hipotálamico-hipofisario-adrenal se ven afectados, al igual que los mecanismos de retroalimentación hormonal que los estabilizan. Es más, las glándulas adrenales, que segregan cortisol (hormona del estrés), son incluso menores en las ratas de la línea domesticada que en las ratas de la línea salvaje.⁶⁸

Unas cuantas alteraciones conductuales correlacionadas están claramente asociadas con estos cambios hormonales provocados con la selección de ejemplares menos agresivos. El aumento de la conducta exploratoria, por ejemplo, probablemente refleje una menor respuesta de estrés. Las ratas estresadas tienden a quedarse paralizadas o a salir huyendo ante una situación desconocida. Para explorar entornos nuevos necesitan cierta relajación emocional. La mayor capacidad de aprendizaje también puede ser un simple reflejo de esta pérdida del miedo y de la consiguiente concentración en la tarea aprendida. Es bien sabido que el rendimiento de las ratas y de los

ratones ansiosos o tensos respecto a las diversas tareas aprendidas es peor que el de las ratas relajadas.⁶⁹

TEMAS Y VARIACIONES

Los roedores domesticados muestran muchos rasgos del fenotipo domesticado presente en otros mamíferos, de perros a caballos, pero también algunas diferencias interesantes. Empecemos por las diferencias. La mayoría de los mamíferos domesticados acaban siendo más pequeños que sus ancestros salvajes, al menos en un principio, con la notable excepción del camello bactriano. (Con la selección artificial en fases tardías de la domesticación, también se han obtenido razas más grandes que sus ancestros salvajes en perros, caballos y cerdos). No obstante, las tres especies de roedores se hicieron más grandes durante las fases iniciales de la domesticación. Esta diferencia entre roedores por una parte y no roedores por otra indica que, en términos de evolución, el tamaño del cuerpo es un rasgo bastante maleable. En los animales domesticados, el tamaño corporal puede reflejar sobre todo las necesidades humanas. En el pasado, los humanos solían desear que sus animales domesticados de gran talla fueran más pequeños y, por tanto, más manejables, pero en cambio querían que los más pequeños, como las cobayas, fueran más grandes y, por tanto, más productivos. La explicación del aumento de tamaño en los ratones y las ratas domésticos, en cambio, no resulta evidente.

Mientras que cobayas, ratones y ratas muestran indicios de un desarrollo sexual acelerado (progénesis) —rasgo característico de los mamíferos domesticados—, no hay rastro de neotenia. (Quizás un examen más detallado de las cobayas la ponga de manifiesto). En esa falta de neotenia, los roedores se diferencian de otros mamíferos domesticados.

Las semejanzas entre los roedores domesticados y otros mamíferos domesticados son mucho más numerosas que las diferencias. Con respecto a la coloración del pelaje, los roedores salvajes —entre ellos ratones y ratas— presentan una gran variedad.⁷⁰ Pero los roedores domesticados muestran una variedad cromática mucho mayor, con resultados nunca vistos en la naturaleza. Es más, el blanco, color de la domesticación, es prevalente entre los roedores domesticados, al igual que ocurre en el resto de los mamíferos domesticados.

La convergencia conductual de los roedores domesticados con respecto a otros mamíferos resulta igualmente sorprendente. La condición conductual *sine qua non* de la domesticación es la docilidad; al igual que el resto de las criaturas de las que hemos hablado, las cobayas, los ratones y las ratas domesticados son más dóciles que sus ancestros salvajes en presencia de humanos. Las tres especies de roedores también muestran una menor agresividad para con sus congéneres. En las cobayas y en las ratas, esas alteraciones de conducta se asocian con una menor respuesta de estrés, igual que ocurre con los zorros domesticados.

El fenotipo convergente resultante de la domesticación de mamíferos tan distantes entre sí como ratas, zorros y camellos es digno de mención. En parte, refleja una selección similar en busca de la docilidad. Pero la selección de la docilidad por sí sola no puede justificar la prevalencia del blanco o la mayor sociabilidad de los animales domésticos. Esas convergencias reflejan homologías comunes a todos los mamíferos. La respuesta de estrés, por ejemplo, se conserva en muchos casos, al igual que los sustratos neuronales de emociones como el miedo o la agresividad, al igual que la necesidad de contacto social.⁷¹ Los humanos también compartimos esos sustratos neuronales de las emociones y algunos rasgos emocionales con los animales domesticados, lo que ha propiciado que algunos afirmaran que los también somos animales domesticados... o autodomesticados.

EPÍLOGO

La domesticación es un proceso evolutivo. Mirándola así, no es algo excepcional, salvo porque ha estado dirigida de forma consciente por los humanos. Pero tal como hemos visto, gran parte de la domesticación —quizá la mayor parte— se produjo mediante simple selección natural, cuando los individuos de algunas especies (el caso más evidente es el de los gatos y los perros) observaron que les resultaba más práctico vivir en el entorno humano. Al hacerlo, estos pioneros alteraron las condiciones de la selección natural y la deriva genética, a las que estaban sujetos ellos mismos y sus descendientes.

Tal como señaló Beliáyev, la clave para explotar los recursos humanos era la capacidad de tolerar la proximidad humana; en una palabra: la docilidad. Beliáyev condensó la evolución hacia la docilidad mediante la selección artificial con su experimento con zorros de granja, probando lo que ocurre de forma mucho más gradual mediante la selección natural.

En el caso de muchas de las especies de las que hablamos en este libro, hubo que pasar por un largo periodo de autodomesticación antes de que los humanos empezaran a ejercer su influencia a través de la selección artificial. La autodomesticación de los gatos probablemente empezara hace más de diez mil años, pero hasta los últimos cien no se ha iniciado una gran selección artificial sobre una pequeña minoría de ellos. Con la notable excepción de algunas razas monstruosas desarrolladas recientemente, como la levkoy o los últimos siameses, los gatos domésticos recuerdan mucho a sus progenitores salvajes, salvo por su coloración y su sociabilidad.

Los efectos de la selección artificial se observan sobre todo en los perros. Las reses, las ovejas y algunas razas de cerdos y caballos también reflejan una marcada actuación del hombre; no tanto las cabras. Los renos y los camellos siguen viviendo relativamente ajenos a la selección artificial, en parte por estar confinados a los duros hábitats de sus ancestros.

En el caso de las especies de ungulados —cerdos, reses, ovejas, cabras, camellos, renos y caballos—, probablemente, la selección artificial empezara con la caza selectiva de machos jóvenes, lo que redujo sin querer la selección sexual y, por tanto, las diferencias sexuales, al reducir la competencia entre machos. Y en una fase avanzada del proceso de domesticación, los humanos se hicieron cargo de la misión de decidir los apareamientos, reduciendo aún más la selección sexual. Cuando se llegó al punto en que la decisión de los apareamientos era exclusivamente prerrogativa de los humanos, se aceleró el ritmo evolutivo en gran medida. Así fue

como Beliáyev, Trut y sus colegas consiguieron obtener tan extraordinarias alteraciones de conducta en sus zorros en poco más de cuarenta generaciones.

Las alteraciones físicas correlacionadas, desde el acortamiento del morro a la alteración del color o las orejas caídas, han sido efectos secundarios de la selección en busca de la docilidad, fruto de la asociación evolutiva. El hecho de que muchas de las especies aquí descritas, de perros a cerdos, presenten la misma serie de características confirma el gran conservadurismo de la evolución. Algunos de los procesos de desarrollo conservados, como los que determina la selección de la docilidad, son comunes a todos los mamíferos; otros, como los que tienen que ver con la despigmentación, son comunes a todos los vertebrados; otros, como el desarrollo neurológico, son comunes a todos los animales.

Al hablar de una evolución convergente como la seguida por los mamíferos con la domesticación, es habitual subrayar el papel de las semejanzas ambientales (en estos casos, las del entorno humano). Pero en ausencia de procesos de desarrollo conservados —y por tanto compartidos—, esas convergencias son mucho menos probables. Dicho de otro modo, los procesos de desarrollo conservados significan que la selección natural tiene mucho menos trabajo que hacer para conseguir esas semejanzas.

Hemos observado que unos cuantos de los rasgos convergentes provocados por la domesticación son pedomórficos, a menudo una combinación de un ritmo general de desarrollo reducido (neotenia) y una maduración sexual acelerada (progénesis). Pero la neotenia no es un rasgo universal de la domesticación, tal como demuestra el que no esté presente en cobayas y otros roedores domesticados. El único rasgo universal de la domesticación es la docilidad. La neotenia es una vía hacia la docilidad, a través de la conservación de la conducta juvenil, reduciendo el desarrollo de la respuesta de estrés y quizás alterando algunos circuitos neuronales límbicos clave.

Eso nos lleva a la cuestión de la domesticación humana. ¿Estamos autodomesticados los humanos? En cierto sentido, ¿recrea la domesticación del perro, en particular, nuestra propia evolución desde que nos diferenciamos y nos alejamos de los chimpancés? Es una idea fascinante, a la que no podemos dar ninguna respuesta tajante de momento. Desde luego no basta con demostrar que los humanos y/o los bonobos son más prosociales que los chimpancés. Tampoco prueba de la pedomorfosis humana —que, en cualquier caso, es equívoca— cuenta como demostración de la hipótesis de la autodomesticación. Lo más contundente en apoyo de la hipótesis de la autodomesticación, desde una perspectiva *evo-devo*, sería la demostración de alteraciones evolutivas convergentes exclusivas de los mamíferos domésticos, en aspectos neuroendocrinos humanos compartidos por todos los mamíferos. A falta de eso, la autodomesticación humana no es más que una sugerente metáfora de la evolución humana reciente.

Cualquiera que sea su destino final, la hipótesis de la autodomesticación resulta válida para reorientar nuestra mirada y, en lugar de dirigirla a nuestra singular inteligencia, fijarnos en nuestra

constitución emocional, que es igual de singular. Nuestras tendencias emocionales prosociales son lo que han permitido que los grupos humanos adquieran una capacidad inigualable de acción coordinada y, en última instancia, la capacidad de desarrollar cultura. En este sentido, la inteligencia ocupa un segundo plano. Unas criaturas al estilo del comandante Spock, mucho más inteligentes que nosotros, nunca habrían conseguido lo que hemos conseguido nosotros, por falta de motivación.

El nacimiento de la cultura, que tuvo lugar mucho antes de la aparición de nuestra especie en África, fue un momento decisivo. Con la cultura llegó una nueva dinámica evolutiva, con algunos rasgos propios de la evolución mediante selección natural, pero con otras características propias, que contribuyeron a una evolución cultural más rápida que la evolución biológica. Nunca hemos dejado de evolucionar biológicamente, pero la dinámica de la evolución cultural nos ha convertido cada vez más en lo que somos, lo cual incluye nuestra capacidad sin precedentes — ahora a escala geológica— de modificar nuestro entorno según nuestras necesidades. La domesticación de plantas y animales fue un efecto de nuestra cada vez mayor supremacía, y una causa fundamental de lo que llamamos civilización.

APÉNDICE 5A

¿DE LA SÍNTESIS MODERNA A UNA SÍNTESIS AMPLIADA?

La biología evolutiva vive una época muy emocionante, un periodo de gran actividad. En las últimas dos décadas, han surgido numerosas áreas nuevas de estudio, aunque sus implicaciones siguen siendo objeto de debate. Lo que se discute es hasta qué punto hay que modificar los límites del consenso al que se llegó en los años treinta y cuarenta del pasado siglo, con lo que se llamó «síntesis moderna». Esta fue un enorme logro que realmente merece un gran respeto. En primer lugar —y sobre todo—, cubrió un enorme hueco dejado por el darwinismo, aportando una teoría de la herencia. Darwin nunca desarrolló una teoría adecuada que explicara cómo se heredan los rasgos, y era absolutamente ajeno a las investigaciones de su contemporáneo, el monje moravo Gregor Mendel, que sentó las bases de la genética moderna. En consecuencia, el darwinismo y el mendelismo se desarrollaron independientemente y en muchos casos se enfrentaron durante las primeras décadas del siglo xx. La síntesis moderna resolvió esa discrepancia a través de una fusión de ambas sin fisuras; no es de extrañar que se convirtiera en la versión comúnmente aceptada del darwinismo canónico.

La síntesis moderna también integró sin problemas otros campos de la biología, como la paleontología y la sistemática —el estudio de las relaciones genealógicas (filogenéticas) entre seres vivos—. Así pues, llamarla «síntesis» no resulta en absoluto hiperbólico. Pero se pasó por alto un área enorme de la biología: la del desarrollo, el estudio de cómo un óvulo fertilizado se convierte en un perro, en un caballo o en un ser humano, según el caso. Los motivos de esta omisión también son objeto de discusión. Ernst Mayr, que quizá fuera el más destacado —y sin duda el más ferviente— defensor de la síntesis moderna, afirmaba que los biólogos del desarrollo habían sido invitados a la discusión, pero que habían declinado la oferta. La mayoría de los que vivieron en aquel periodo tenían una versión diferente: se quejaban de que la invitación era poco entusiasta y llena de condicionantes. En cualquier caso, la biología del desarrollo y la biología evolutiva siguieron desarrollándose o evolucionando independientemente, a pesar de la insistencia de unos cuantos visionarios, entre ellos Conrad Waddington, de que la integración era esencial para ambas disciplinas.¹ Dado que la biología del desarrollo desempeñaba un papel importante en el darwinismo de Darwin, su omisión en la síntesis moderna tenía importantes implicaciones para la evolución de la biología evolutiva, tal como entendió perfectamente Waddington.

En los últimos tiempos, el objetivo de Waddington se cumplió con un programa de investigación sintética llamado biología evolutiva del desarrollo, más comúnmente conocida por su forma contraída, «*evo-devo*». Como he dicho antes, las implicaciones de la *evo-devo* hasta la fecha son motivo de polémica. Una reacción habitual es la de decir que la *evo-devo* está sobrevalorada y que no plantea ningún desafío especial a la síntesis moderna. Esa es la postura de algunos expertos en genética de poblaciones, que por lo general se reservan para sí mismos el título de «teóricos» en todo lo relacionado con la evolución. Jerry Coyne es uno de los más vehementes defensores de esta postura.²

En el extremo opuesto del espectro están los que, como Lindsey Craig, afirman que es necesario hacer una reforma completa de la síntesis moderna.³ En diversos puntos del espectro intermedio se sitúan diferentes evolucionistas, como Brian Hall, Gerd Muller, Sean Carroll o Massimo Pigliucci, que rechazan ambas posturas extremas y abogan por una «síntesis ampliada».⁴ Su objetivo es dar mayor elasticidad a lo que ven como un marco de trabajo acartonado, a la luz de la *evo-devo* y de los recientes avances en biología molecular, como la genómica y la epigenética. Para ser sincero, es la posición que más despierta mis simpatías. En cualquier caso, la *evo-devo* acabará demostrando su gran importancia a la hora de explicar el proceso de domesticación.⁵

GENES Y FENOTIPOS

Una sensación común entre los que abogan por una síntesis ampliada es que la teoría de la herencia —que, como hemos visto, apareció después de la biología evolutiva— ha invertido su papel. No hay duda de que, desde la síntesis moderna, el pensamiento evolutivo se ha vuelto cada vez más genocéntrico; actualmente es básico para definir la evolución como una serie de cambios en las frecuencias de los genes, no de cambios de forma. La apoteosis del genocentrismo es el planteamiento que hizo de la evolución George Williams y que popularizó Richard Dawkins, según los cuales la evolución es, en primera y última instancia, una competición entre genes.⁶ Es decir, que los genes —no los organismos individuales— son los únicos agentes evolutivos de verdad. Los organismos no son más que los vehículos con los que los genes libran sus batallas cada vez más enrevesadas mediante alianzas y confederaciones temporales.

Los críticos del enfoque genocéntrico, entre ellos algunos defensores de la *evo-devo*, se quejan de que deja de lado gran parte de lo propuesto no solo por Darwin, sino también por los arquitectos de la síntesis moderna, como Mayr. En particular, lo que causa los cambios en las formas de los organismos y en la complejidad de esas formas. Esta crítica se basa en la observación de que los genes (o el genotipo) de un individuo no señalan de ningún modo directo su fenotipo, la serie de rasgos físicos o conductuales sobre los que actúa directamente la selección natural. Los genes, en sí mismos, no suelen resultar visibles en el proceso de selección; al

contrario, lo que resulta visible en la evolución son los fenotipos. Mary Jane West-Eberhard llega incluso a afirmar: «Los fenotipos marcan el camino; los genes van detrás».⁷ Con ello lo que quiere decir es que la adaptación empieza con una plasticidad del desarrollo existente, que luego canaliza las consiguientes alteraciones genéticas fenotípicas mediante selección natural.

El planteamiento fenocéntrico se ve reforzado con dos hechos irrefutables que resultan problemáticos desde el punto de vista genético de la evolución. En primer lugar, es muy habitual observar grandes cambios en el fenotipo con solo pequeños cambios en el genoma. El pequinés se ha alejado considerablemente de sus ancestros lobos, pero con solo unas alteraciones genéticas mínimas. Por otra parte, gran parte de la evolución genética tiene una influencia mínima o nula en el fenotipo. Los cangrejos de herradura, por ejemplo, pertenecen a una rama evolutiva que ha cambiado muy poco a lo largo de cientos de millones de años, aunque sus genomas hayan seguido evolucionando al mismo ritmo que otros artrópodos.⁸

GENÓMICA

Dado que la biología del desarrollo nunca formó parte de la síntesis moderna, no es de sorprender que la *evo-devo* plantee desafíos a la visión que se suele tener de ella. La genómica, en cambio, parece encajar perfectamente, especialmente en sus recientes versiones genocéntricas. Pero los genes, tal como se conciben en la síntesis moderna, son unas entidades puramente abstractas; en aquel momento, nadie sabía que se componían de ADN. Y, pese a que la síntesis moderna se ha ido volviendo cada vez más genocéntrica, la visión que se tenía de los genes en los años treinta del pasado siglo no se ha actualizado: los genes siguen siendo en gran medida abstracciones incorpóreas, por ejemplo, en la genética de poblaciones. La síntesis moderna nunca ha tomado del todo en consideración el gen material tal como lo muestra la biología molecular. Pero el gen material, compuesto de ADN, sí ha encontrado lugar en la *evo-devo*, y los dos campos de estudio se complementan a la perfección.

APÉNDICE 5B

LA GENÓMICA Y EL ÁRBOL DE LA VIDA

Al comparar genomas completos se ha observado una tremenda heterogeneidad en el ritmo de evolución de diversos tipos de secuencias. Esta variabilidad se ha demostrado útil para la reconstrucción del árbol de la vida, incluidas las genealogías de las razas de animales domésticos. Algunos fragmentos genómicos particulares son muy estables, y, por tanto, evolucionan muy lentamente. Otros tipos de secuencias se conservan muy mal y, por tanto, lo hacen rápidamente. Las secuencias mejor conservadas del genoma son más idóneas para reconstruir ramas del árbol de la vida que abarcan decenas de millones de años de evolución; las peor conservadas son mejores para reconstruir las que representan decenas de miles de años de evolución.

Las partes mejor conservadas del genoma son los genes, los fragmentos que codifican las proteínas. Estas regiones están sujetas a altos niveles de selección «normalizadora» o «purificadora», en la que se elimina cualquier mutación que afecte a la proteína codificada.¹ En los mamíferos, los fragmentos del genoma que codifican las proteínas comprenden únicamente el 1 o 2% del total de ADN; el resto del genoma no codifica.²

Algunos fragmentos del genoma sin poder de codificación evolucionan aún más lentamente que los que sí codifican. Es lo que se llama «regiones ultraconservadas».³ No obstante, la mayoría de los fragmentos que no codifican se conservan mucho peor que los fragmentos codificantes, al experimentar una selección purificadora menor. Pero estas enormes regiones no codificantes, relativamente mal conservadas, tienen un ritmo de evolución muy variable. Algunos de los fragmentos no codificantes de evolución relativamente rápida se llaman transposones, y también tienen la capacidad de moverse por el genoma.⁴ Las secuencias genómicas más mutables se llaman microsátélites, y consisten en secuencias de bases muy repetitivas.⁵ Al evolucionar tan rápidamente, los microsátélites han resultado ser una de las herramientas más útiles para determinar la historia evolutiva de las razas de perros, por ejemplo.

La principal herramienta pregenómica basada en el ADN que tenemos para estos análisis es el ADN mitocondrial. En realidad, todos los animales tienen dos genomas: el genoma nuclear (que acabamos de describir) y el genoma mitocondrial. Las mitocondrias son unos componentes celulares externos al núcleo encargados de producir la mayor parte de la energía de la célula. Tienen un genoma propio, pero el tamaño de este es una fracción del nuclear. Además, este

genoma mitocondrial no se conserva tan bien como la mayor parte del nuclear, por lo que resulta útil para analizar la evolución en periodos de tiempo relativamente cortos, como el de la domesticación. De hecho, este ha sido el método pregenómico de elección para determinar el origen de los mamíferos domesticados.

La utilidad del ADN mitocondrial, no obstante, tiene una limitación significativa: a diferencia del ADN nuclear, el mitocondrial se transmite únicamente a través de la línea femenina, por lo que es insensible, por ejemplo, a los efectos genéticos del apareamiento de lobos macho con perros hembra, que quizá fuera algo común, especialmente durante las primeras fases de la domesticación. Y, de hecho, esos encuentros sexuales entre machos salvajes y hembras domesticadas era algo que ocurría con bastante frecuencia entre mamíferos domesticados.

Por suerte hay un mecanismo de corrección, aunque no ha podido explotarse a fondo hasta hace poco, con los recientes avances en genómica: el cromosoma Y. Es un cromosoma algo raro y muy pequeño, mucho más que el cromosoma que le sigue en tamaño. Lo que hace raro al cromosoma Y es que tiene muy pocos genes, incluso para ser tan diminuto. En su gran mayoría se compone de ADN basura de verdad. Esta puede mutar como sea, porque no afecta al fenotipo; para la selección natural es, en gran medida, invisible. Por tanto, las mutaciones en el cromosoma Y se acumulan a un ritmo rápido, similar al que lo hacen las mutaciones en el ADN mitocondrial.

Hemos aprendido mucho sobre la historia de los mamíferos domesticados combinando análisis basados en el ADN mitocondrial y análisis basados en el ADN del cromosoma Y. Pero el reciente flujo de información respecto de todo el genoma ha ampliado en gran medida nuestro conocimiento de la domesticación, tanto en lo relativo a las reconstrucciones históricas como a las modificaciones del ADN implicadas en el proceso.

APÉNDICE 7

DE LAS RAZAS NATURALES A LAS RAZAS MODERNAS

Con la expansión del territorio de las reses domésticas bajo la protección de los humanos, empezaron a diferenciarse genéticamente siguiendo líneas geográficas, de modo que hacia el 2000 AP ya había una serie de razas naturales diferenciadas de las subespecies del cebú y del toro. Parte de esta diferenciación se puede achacar a las mezclas con los pocos uros salvajes que quedaban, especialmente en el caso de las reses de tipo cebú. Pero en su mayor parte se debió a la deriva genética y a la adaptación al entorno cultural y físico. Esas razas naturales o protorrazas más tarde se convertirían en la materia prima a partir de las cuales se desarrollaron las razas modernas en el siglo XIX.

Dado que el concepto de raza se desarrolló en Europa, la transición de razas naturales a razas modernas se definió allí mejor que en cualquier otro lugar del mundo. Muchas reses de tipo cebú con claras diferencias geográficas permanecieron en fase de raza natural hasta bastante recientemente, al igual que las taurinas del este de Asia. También hay unas cuantas razas naturales taurinas de origen europeo que se han mantenido hasta la actualidad en otros lugares del mundo. Entre ellas están los toros criollos (llamados en Estados Unidos «corriente»), tan populares en los rodeos (de lazo y de monta), el Florida Cracker y el Pineywoods de la costa del golfo de México, el crioulo lageano brasileño y el longhorn de Texas. Todos son descendientes de toros de vega —sobre todo españoles— importados durante la conquista del Nuevo Mundo, a partir del siglo XV. Se adaptaron a sus nuevos hábitats, en muchos casos marginales, con diferentes niveles de control humano.

Las razas criollas tienen un gran componente europeo, como cabría esperar, sobre todo de las razas naturales que habían llegado a Europa por la ruta del Mediterráneo y que poblaban gran parte del sur de Europa.¹ En general, esas reses del sur de Europa estaban gestionadas de un modo menos intensivo que las que habían llegado por la ruta norte. Y había más «razas primitivas» en el sur de Europa, entre ellas algunas, como la tudanca, la sayaguesa y la pajuna españolas, o la maronesa de Portugal, que conservaban un gran parecido con los uros salvajes.

Cabe destacar también que el toro de lidia español, igual que el toro de la Camarga, que se cría con el mismo objetivo, se parece también bastante al uro en su cornamenta y su constitución, aunque es mucho más pequeño. Hay otras razas del sur Europa menos parecidas al uro pero más antiguas, como la chianina y la marchigiana de Italia. Ambas muestran rastros de la introgresión

del cebú, evidente en diferentes grados en las razas criollas derivadas de las reses ibéricas.² También hay pruebas de la influencia de razas taurinas africanas en las primeras importaciones que se hicieron al Nuevo Mundo;³ algunas razas criollas podrían tener también un componente genético derivado de las reses taurinas africanas importadas al Nuevo Mundo directamente desde África.⁴ Más recientemente, algunas razas criollas —entre ellas la longhorn de Texas— han experimentado una hibridación añadida con razas británicas.⁵

En el norte de Europa, la influencia humana se hace más evidente incluso en las razas más antiguas, especialmente en las vacas lecheras. Las vacas islandesas, por ejemplo, derivan de una raza natural importada en su día por los vikingos hace más de mil años, e incomunicada en la isla desde entonces.⁶ Sin embargo, aparte de su coloración característica, las reses islandesas se parecen a las típicas vacas lecheras. Las vacas de Jersey y Guernsey, de las islas que les dan nombre, también han estado aisladas, pero aun así son unas vacas lecheras bastante típicas. Las vacas lecheras suelen conservar menos vestigios del uro que las razas destinadas a la producción de carne, al tiro o a usos múltiples. Otros tipos de reses europeas del norte relativamente antiguas derivan de razas naturales adaptadas a hábitats marginales como las montañas. Entre ellas se cuentan la braunvieh de los Alpes suizos, la harz red alemana, la highland escocesa, la blonde d'Aquitaine de los Pirineos, y la irish mountain cattle/dexter de Irlanda.⁷

La mayoría de las razas de tipo cebú han derivado más recientemente de razas naturales locales; sus nombres suelen reflejar el origen geográfico (por ejemplo Gir, Guzerat, Red Sindhi, Ongole o Kankrej). En general, entre las razas de tipo cebú, la especialización entre razas lecheras, de tiro y —especialmente— de carne es menor.⁸ El porcentaje de razas de cebú de uso múltiple es mayor. La red sindhi y la sahiwal se cuentan entre las pocas razas de cebú especializadas sobre todo en la producción de leche; la mayoría de las razas lecheras se usan también como animales de tiro.⁹ El estiércol de todas las reses de tipo cebú que hay en la India es de fundamental importancia como combustible en las zonas deforestadas.¹⁰

El desarrollo de razas africanas híbridas siguió un camino diferente. Hasta hace bastante poco, la mayoría de las reses eran propiedad de pastores nómadas en lugar de granjeros sedentarios; de ahí que las razas suelen estar más relacionadas con las tribus que con la geografía, aunque ambos factores suelen coincidir. Para muchos pastores, las reses son también una especie de moneda de cambio. Y eso los disuade de comérselas. Pero en el caso de razas como la ankole, la función simbólica se impone incluso al ordeñado o a cualquier otro uso. Los toros, en particular, son sobre todo símbolos de estatus social.¹¹

Los estudios pregenómicos identificaron dos grupos de razas básicas: las taurinas y las de tipo cebú (figura 7A.1). En un estudio reciente se identificó una tercera gran rama de razas de reses africanas, identificadas como de tipo taurino africano.¹² Este tercer grupo puede reflejar una introgresión de los uros autóctonos del norte de África, o simplemente un prolongado aislamiento

de las razas taurinas euroasiáticas. Los híbridos de razas taurinas y de tipo cebú, como los sangas, también forman un grupo diferenciado.¹³

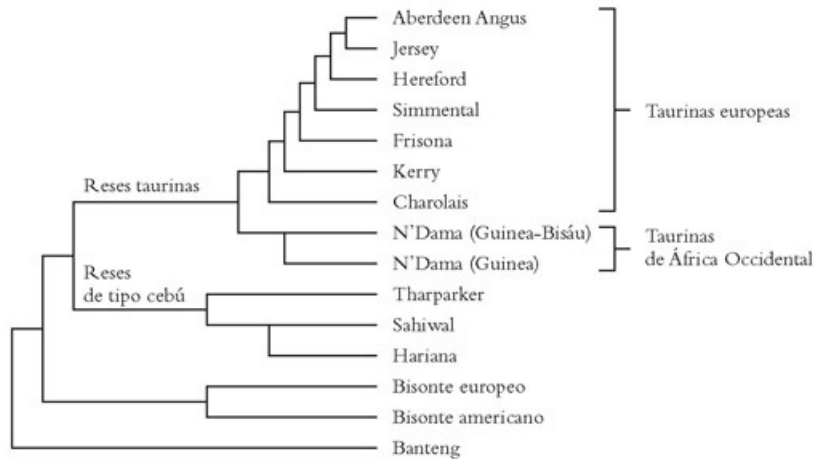


Figura 7A.1. Filogenia de las reses, mostrando la separación de razas taurinas y de tipo cebú y algunas razas representativas. (Adaptado de MacHugh *et al.*, 1997, 1079, fig. 3).



Figura 7A.2. Cinco grupos de razas de reses europeas: nórdicas, centroeuropeas, ibéricas, podolianas y balcánicas. (Adaptado de Felius *et al.*, 2011, 685).

Existe un claro componente geográfico en la genealogía de razas de cebú de la India.¹⁴ La marca geográfica no es tan fuerte como entre las razas taurinas europeas, debido a la dispersión provocada por el ser humano. Aun así, las razas del norte de Europa, de Europa Central y las ibéricas forman grupos diversos (figura 7A.2). Otro grupo de razas es el de las reses de la región

de las estepas de Podolia, en el este de Europa.¹⁵ Las reses de Podolia presentan afinidades genéticas con las reses de Oriente Próximo¹⁶ y Asia Central.¹⁷ Algunas razas podolianas, como la maremmana, llegaron a la Italia central quizá con la migración etrusca,¹⁸ o mediante el comercio durante la época romana.¹⁹

A una escala más detallada, en Francia viven en gran proximidad muchas razas del norte, del sur y alpinas, y muchas de ellas se han cruzado. Se puede trazar una línea que atraviese el centro de Francia y Alemania, por encima de la cual las razas del sur son poco comunes. Probablemente, no sea casualidad que esta línea represente el límite de la influencia romana en la Europa continental. Las razas de vacas lecheras y de carne francesas y del resto de Europa no forman grupos diferenciados (al menos no como las razas europeas de cerdos para beicon o para tocino). Eso supone que, incluso en Europa, las reses eran de uso múltiple hasta hace relativamente poco (p. ej., las Shorthorn lecheras). Aunque la diferenciación geográfica sea menos pronunciada que entre las razas de tipo cebú, es en cualquier caso más importante que la diferenciación funcional.²⁰

APÉNDICE 10

LOS SECRETOS DE LA ANDADURA

Los camellos son los únicos ungulados que no varían nunca su andadura. Usan este paso cuando van despacio, cuando trotan pero también cuando galopan a toda velocidad.¹ ¿Qué es lo que tiene la andadura, de todos los pasos posibles, que tanto beneficia a los camellos? ¿Hay algo en ellos que haga que la andadura resulte más eficiente energéticamente? Según una hipótesis, lo hay, y ese algo son sus largas patas.² Los defensores de esta hipótesis señalan que los guepardos también usan el mismo paso, al igual que las razas de perro de patas largas, como el afgano. Pero los guepardos y los afganos usan la andadura solo cuando caminan. También se ha afirmado, erróneamente, que las jirafas usan el paso de andadura.³ En realidad, las jirafas ni usan la andadura ni el paso de caballo; tienen uno propio. Parece que la andadura de los camellos no se debe solo a sus patas largas.

Los caballos, que también tienen patas largas, pueden ser una referencia interesante. Tienen diferentes pasos naturales para diversas velocidades: para ir al paso, al trote, a medio galope o al galope. Es más, los caballos pueden usar diferentes pasos para cualquier velocidad, salvo las más rápidas. Hay que señalar que algunos adoptan la andadura de los camellos cuando van al trote. Entre todos los caballos de todas las razas, la gran mayoría usan el trote clásico, pero en los ponis islandeses la andadura es el paso más habitual, lo que sugiere que la forma de caminar de los caballos puede tener un componente genético.⁴ (Pero tanto los caballos que usan el trote equino o la andadura pasan al galope para las velocidades más altas. Los caballos de carreras, tanto si usan el trote como la andadura, deben ser sometidos a un entrenamiento intensivo para no galopar en las competiciones). Y, de hecho, los caballos trotones tienden a engendrar trotones, y los andadores engendran andadores.⁵ Recientemente, se identificó una diferencia genética entre los trotones y los andadores, que afecta a los patrones de los impulsos neuronales desde la columna a las extremidades.⁶

La investigación de la heredabilidad de los diferentes pasos realizada en caballos sugiere una explicación alternativa para la andadura del camello: quizás el peculiar paso del camello refleje la conservación de un rasgo ancestral. Las huellas de camello fosilizadas resultan útiles en este aspecto: indican claramente que, millones de años antes de que evolucionaran los camellos bactrianos o dromedarios, sus ancestros usaban ya la andadura.⁷ Parece que la andadura es un rasgo conservativo de la evolución del camello. Si efectivamente las amplias pezuñas del camello

evolucionaron para estabilizar la andadura, no sería la primera vez que un rasgo conductual ha canalizado una evolución morfológica derivada.⁸ Y una vez que se produce el cambio morfológico, resulta más difícil alterar esa conducta. Si los humanos decidieran algún día hacer camellos miniatura o *toy*, seguramente seguirían usando la andadura propia de los camellos actuales.

APÉNDICE 11A

LA EVOLUCIÓN DE LOS CABALLOS

Los primeros équidos de los que tenemos pruebas fósiles tenían el tamaño de un zorro y la dentición típica de un omnívoro.¹ Los dientes, que incluían tres incisivos, un canino, cuatro premolares y tres molares en cada cuadrante mandibular, tenían todas coronas cortas, como los nuestros. Estos primeros équidos ya habían apartado la condición mamífera primitiva de los cinco dígitos, al haber perdido el primero. Eran criaturas modestas que vivían en el sotobosque de las junglas tropicales, donde se alimentaban de frutas y vegetación tierna, y quizá de insectos y otras criaturas pequeñas.

Hace unos 50 Ma, algunos de estos primeros équidos empezaron a especializarse en comer pastos más duros; en consecuencia, su dentición empezó a cambiar, en particular con la pérdida de un premolar y la transformación del premolar más retrasado en un molar.² Esta nueva generación de équidos mostraba adaptaciones para saltar. Y perdió otro dígito de las patas traseras.³ Hay que subrayar que esta nueva oleada de équidos no sustituyó a los primeros, que siguieron poblando la Tierra, con apenas alguna modificación, durante veinte millones de años.

En los catorce millones de años siguientes (Eoceno y Oligoceno), aparecieron muchas especies nuevas de équidos, algunas con otras modificaciones dentales mejor adaptadas a una vegetación más dura.⁴ Resulta significativa una tendencia general pero en absoluto universal hacia el desarrollo de dientes y molares más largos, o de coronas más largas, con más crestas y más superficie de triturado. También se registró una tendencia general pero no universal hacia el alargamiento de las patas.⁵ Hace unos 24 Ma (paso del Oligoceno al Mioceno), empezaron a predominar las praderas templadas en las zonas no boscosas por efecto del cambio climático.⁶ Este nuevo hábitat parece que desencadenó una rápida especialización en la familia de los caballos, al igual que en muchas familias de artiodáctilos. Algunas de las nuevas especies se fueron especializando cada vez más en esta nueva vegetación, aunque aún quedaban muchas en las zonas de bosques. Las que se especializaron en comer pastos presentaron un mayor aumento de la altura de la corona dental, de la longitud de las patas y del tamaño general.⁷ (Figura 11A.1).

De las especies que se trasladaron a las praderas, una al menos (*Parahippus*) alcanzó el tamaño de un poni.⁸ También tenía un cráneo alargado de caballo, con elaborados molares de coronas altas y premolares especializados para triturar hierba. Aunque aún tenía tres dedos, apoyaba la mayor parte del peso en el dedo central (el tercero), con modificaciones a modo de

casos. Con la expansión de las praderas a lo largo del Mioceno, varios linajes de especies de caballos mostraron cierta tendencia hacia unas patas más largas, hacia la reducción de todos los dígitos salvo el tercero y hacia una dentición cada vez más especializada para una dieta basada en la hierba.⁹ Hace unos 5 Ma (al inicio del Plioceno), había ya en América del Norte varias de esas especies de caballos, y hace 3,5 Ma ya algunos géneros habían adquirido el tamaño del caballo moderno.¹⁰

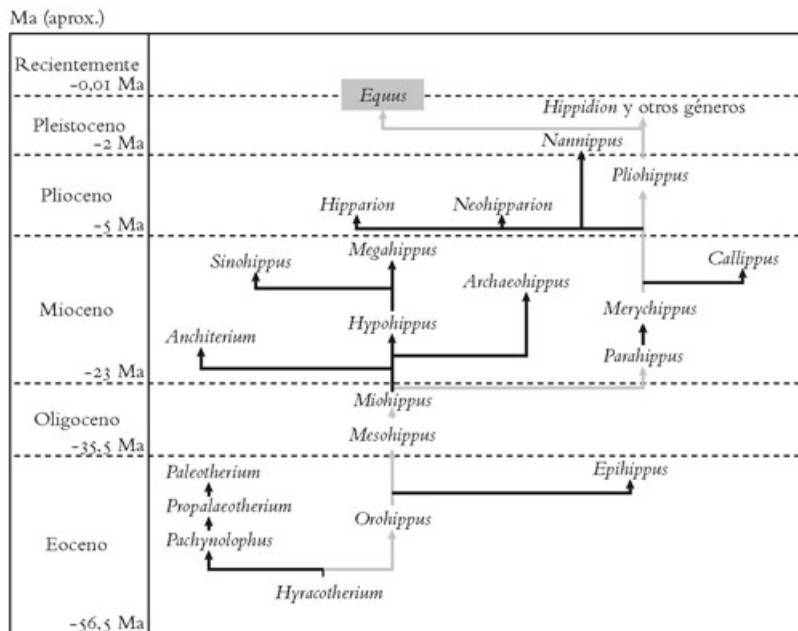


Figura 11A.1. Árbol genealógico de los équidos. Obsérvense las ramificaciones.

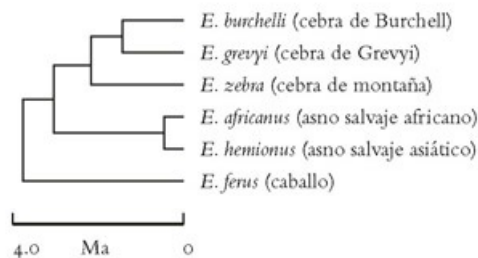


Figura 11A.2. Relación genealógica entre los miembros del género *Equus*. (Adaptado de MacFadden, 1988).

Uno de ellos fue el *Equus*, al que pertenecen caballos, asnos y cebras modernos. Las relaciones evolutivas de los equinos modernos son objeto de polémica.¹¹ Aquí usaré el árbol desarrollado por Steiner y sus colegas en 2012, pero no debería tomarse como la última palabra en la materia (figura 11A.2). Según su versión, la primera división separa las tres especies de cebra del resto

de los miembros del género. La última separa los caballos de los asnos africanos (nubio y somalí) y asiáticos (p. ej. onagras y kulanes).

APÉNDICE 11B

GENEALOGÍA DE LAS RAZAS DE CABALLOS

Como con todos los animales domésticos, el ADN mitocondrial (ADNmt) ha sido el caballo de batalla para establecer las relaciones genealógicas entre las razas naturales y las razas modernas de caballo. El cromosoma Y también ha resultado útil, pero de forma mucho más limitada. Fue el análisis del ADNmt el que permitió a los investigadores señalar el lugar de origen de los caballos domésticos y su posterior dispersión por Europa, China y Egipto, además del hecho de que durante esta expansión territorial se produjeron numerosos cruces con yeguas salvajes. El análisis de los cromosomas Y no demostró contribución alguna de los sementales salvajes durante la expansión territorial, y solo una contribución extremadamente restringida de los sementales salvajes a los primeros animales domesticados. No obstante, para la diferenciación de las razas, los científicos tienen que usar el ADN microsatelitario, de rápida evolución, repartido por todo el genoma nuclear, así como los datos del genoma completo.

Al igual que en otros animales domésticos, la hibridación complica la construcción de genealogías de las razas de caballos. Por ejemplo, los purasangres han contribuido a la construcción de varias razas de tiro y de monta. Sin embargo, esta dimensión horizontal no empaña la señal histórica, presente en grupos de razas y árboles genealógicos. Actualmente, lo más que podemos distinguir son grupos de razas, de las que en un reciente estudio se señalaron cuatro.¹ (Figura 11B.1).

Un grupo se componía de razas naturales nórdicas, e incluye el poni islandés, el caballo de los fiordos y el poni de las Shetland. Un segundo grupo se componía de razas de poni del resto de Europa, como el poni galés, el de Connemara, el New Forest o el poni francés de silla. La separación de estos dos grupos de caballos pequeños indica la importancia de la geografía. Un tercer grupo se componía de razas de tiro, como el ardennais, el bretón o el comtois. (Curiosamente, todas las razas de tiro indicadas eran francesas). El último grupo consistía sobre todo en las denominadas «razas de sangre templada», usadas sobre todo para montar y para el tiro de carruajes. Estas incluían el árabe, el cuarto de milla, el lusitano, el appaloosa y el trotón francés.

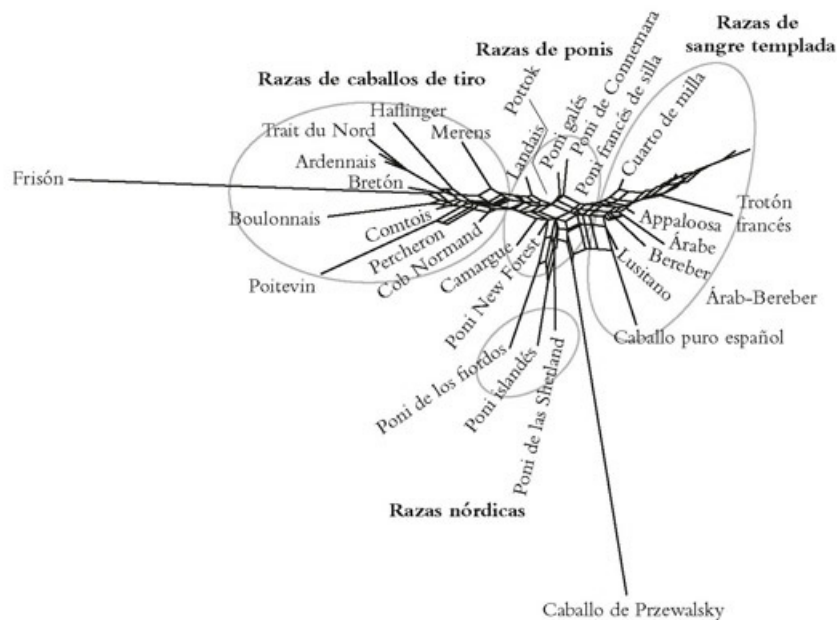


Figura 11B.1. Relaciones genealógicas entre algunas razas de caballos franceses, basadas en datos microsatelitares. (Adaptado de Leroy *et al.*, *Genetics Selection Evolution*, 2009, 6, fig. 1).

Más recientemente, se construyó un árbol de razas a partir de estudios de asociación del genoma completo (GWAS por sus siglas en inglés) de razas más diversas, a partir de los polimorfismos de nucleótido simple (SNP).² (Figura 11B.2). Entre los hallazgos más destacados encontramos un grupo que incluía dos razas de las estepas —caballos tuva y mongoles— consideradas las razas primitivas (basales), y varias razas nórdicas, entre ellas la de los fiordos, el caballo finlandés, el de las Shetland y el islandés, todos ellos con largas historias de aislamiento. Otro grupo de razas incluye dos razas ibéricas —el andaluz y el lusitano—, así como varias razas del Nuevo Mundo, pero no el Florida Cracker, raza natural criolla. Una vez más, también había un grupo de razas de Europa Occidental, entre ellas grandes razas de tiro —percherón, Shire y Clydesdale—, así como dos razas pequeñas, las de los ponis Exmoor y New Forest. Por último, un grupo de razas reflejaba la hibridación con los purasangres, con el maremmano italiano y el hanoverian (originalmente alemán), así como el morgan y el cuarto de milla de Estados Unidos.

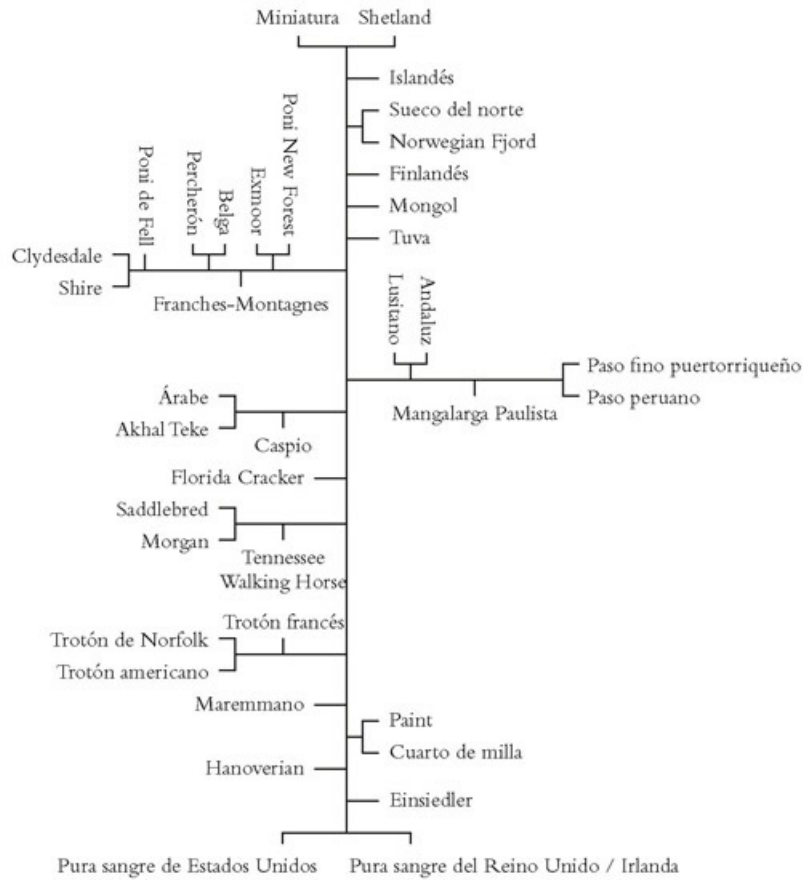


Figura 11B.2. Relaciones genealógicas entre diversas razas de caballos de todo el mundo, a partir de SNP, identificados mediante estudios de asociación de todo el genoma (GWAS). (Adaptado de Petersen *et al.*, 2013, 7, fig. 2).

Estos árboles de razas deberían considerarse un esbozo preliminar, una primera aproximación dirigida a la reconstrucción de las relaciones genealógicas entre los caballos. Parece evidente que la sombra de geografía es muy larga. También lo es la historia humana, especialmente en lo relativo a conquistas y comercio. Los atributos funcionales —reflejados, por ejemplo, en tamaño y complejión— parecen ser menos importantes, ya que es evidente que se han desarrollado alteraciones similares en determinados rasgos de forma independiente y en diferentes regiones a partir de razas naturales más genéricas o a partir de la hibridación.

APÉNDICE 12

LA DIMENSIÓN EPIGENÉTICA

La secuencia de bases que constituye el código genético es una dimensión del ADN, pero, al igual que cualquier otro elemento bioquímico, el ADN es tridimensional. Y las propiedades tridimensionales del ADN son lo que determina qué genes se «expresan» (es decir, qué genes participan activamente en la síntesis de proteínas). La epigenética es un campo de la biología relativamente nuevo cuyo objetivo es comprender el control de la expresión genética a largo plazo, en forma de vínculos químicos al ADN o las histonas, proteínas a las que está unido el ADN en las células.¹

En los mamíferos, gran parte de la acción epigenética se produce antes del nacimiento. Muchas alteraciones epigenéticas son inducidas por el medioambiente. Es decir, que algunas alteraciones epigenéticas específicas de determinados genes se producen de forma predecible en respuesta al entorno, tanto físico como social. Otras alteraciones epigenéticas, en cambio, son esencialmente aleatorias. Y es esta variación epigenética aleatoria lo que podría explicar la gran variedad fenotípica de los ratones isogénicos.²

La epigenética ha tenido un tremendo impacto en el estudio del desarrollo. Por ejemplo, aunque las células del cabello, las células sanguíneas, las neuronas y otras células del cuerpo sean idénticas genéticamente, fenotípicamente son bastante diferentes. Lo que las hace tan distintas en este sentido son sus diferencias epigenéticas. Pero ¿es relevante la epigenética para comprender la evolución? Eso es algo que cada vez despierta más interés, especialmente entre la comunidad *evodevo*. Marion Lamb y Eva Jablonka, pioneros en este intento de integrar la epigenética y la evolución, sostienen que la primera de ellas es esencial para la biología evolutiva.³ Algunos custodios de la ortodoxia darwiniana como Jerry Coyne muestran la misma vehemencia en manifestar que eso es una tontería.⁴ Pero la balanza va decantándose hacia Jablonka y Lamb.⁵

El principal punto de discusión se centra en la herencia epigenética: en lo común que es o no, y en si es relevante evolutivamente. La herencia epigenética es la herencia de los estados epigenéticos; por tanto, de los diferentes grados de expresión genética. Es bien sabido que los estados epigenéticos se heredan durante la división celular; una vez que se establece una marca epigenética en una célula, todas las células descendientes de esta (o células hijas) heredarán ese estado epigenético, motivo por el que las células precursoras de los glóbulos rojos no generan neuronas. A eso se lo llama «herencia epigenética somática». Pero ¿se puede extender la herencia

epigenética a través de generaciones, de padres a hijos, como las secuencias de bases unidimensionales de ADN? Para que eso ocurriera, la marca epigenética debería estar presente en las únicas células que pasan a la siguiente generación: el espermatozoide y el óvulo, o «células germinales». Es más, esta marca epigenética debe transmitirse al óvulo fertilizado. Es lo que se llama herencia epigenética de línea germinal o herencia epigenética transgeneracional.

Hay numerosas pruebas de la herencia epigenética transgeneracional en plantas y animales diversos, entre ellos los zorros de granja. La mancha blanca —llamada «estrella»— que suele aparecer en la frente de los zorros de granja, caballos y otros animales domésticos se hereda de un modo inexplicable mediante la genética mendeliana estándar. Las pruebas de que disponemos hoy señalan a la herencia epigenética.⁶

Sin embargo, para que la herencia epigenética tenga relevancia en la evolución deben cumplirse un par de condiciones. En primer lugar, ha de haber una amplia variación epigenética; en segundo lugar, esa variación epigenética tiene que producirse independientemente de cualquier variación genética. Los ratones isogénicos nos demuestran ambas cosas. Es más, se ha conseguido efectuar una selección sobre esa variación epigenética en ratones isogénicos para aumentar la frecuencia de determinadas variantes cromáticas del pelaje.⁷ En cualquier caso, se ha demostrado que, aunque la herencia epigenética es común en plantas y organismos simples, es mucho más infrecuente en mamíferos y otros vertebrados.⁸

BIBLIOGRAFÍA

- ABDALLAH, H., y FAYE, B., «Phenotypic classification of Saudi Arabian camel (*Camelus dromedarius*) by their body measurements», *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 24(3), 2012, págs. 272-280.
- ACHILLI, A., OLIVIERI, A., PELLECCIA, M., UBOLDI, C., COLLI, L., AL-ZAHERY, N.... y PEREGO, U., «Mitochondrial genomes of extinct aurochs survive in domestic cattle», *Current Biology*, CB 18, 2008, pág. R157-158.
- ACHILLI, A., BONFIGLIO, S., OLIVIERI, A., MALUSA, A., PALA, M., KASHANI, B.... y SEMINO, O., «The multifaceted origin of taurine cattle reflected by the mitochondrial genome», *PLoS One*, 4(6), 2009, pág. e5.753.
- ADKINS, R., GELKE, E., ROWE D. y HONEYCUTT, R., «Molecular phylogeny and divergence time estimates for major rodent groups: Evidence from multiple genes», *Molecular Biology and Evolution*, 18, 2001, págs. 777-791.
- AHMAD, M., BLUMENBERG B. y CHAUDHARY, M. F., «Mutant allele frequencies and genetic distance in cat populations of Pakistan and Asia», *Journal of Heredity*, 71(5), 1980, págs. 323-330.
- AIRAKSINEN, M. M., PEURA, P., ALA-FOSSI-SALOKANGAS, L., ANTERE, S., LUKKARINEN, J., SAIKKONEN, M. y STENBÄCK, F., «Toxicity of plant material used as emergency food during famines in Finland», *Journal of Ethnopharmacology*, 18(3), 1986, págs. 273-296.
- AJMONE-MARSAN, P., GARCIA, J. F. y LENSTRA, J. A., «On the origin of cattle: How aurochs became cattle and colonized the world», *Evolutionary Anthropology*, 19(4), 2010, págs. 148-157.
- AKAM, M., «Hox genes and the evolution of diverse body plans», *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 349(1329), 1995, págs. 313-319.
- AL-ALI, A., HUSAYNI, H. y POWER, D., «A comprehensive biochemical analysis of the blood of the camel (*Camelus dromedarius*)», *Comparative Biochemistry and Physiology. B, Comparative Biochemistry*, 89(1), 1988, págs. 35-37.
- AL-SWAILEM, A. M., AL-BUSADAH, K. A., SHEHATA, M. M., AL-ANAZI, I. O. y ASKARI, E., «Classification of Saudi Arabian camel (*Camelus dromedarius*) subtypes based on RAPD technique», *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 5(1), 2007, pág. 143.
- ALBARELLA, U., TAGLIACOZZO, A., DOBNEY, K. y ROWLEY-CONWY, P., «Pig hunting and husbandry in

- prehistoric Italy: A contribution to the domestication debate», *Proceedings of the Prehistoric Society*, 72, 2006, págs. 193-227.
- ALBERT, F. W., SHCHEPINA, O., WINTER, C., RÖMPLER, H., TEUPSER, D., PALME, R.... y PÄÄBO, S., «Phenotypic differences in behavior, physiology and neurochemistry between rats selected for tameness and for defensive aggression towards humans», *Hormones and Behavior*, 53(3), 2008, págs. 413-421.
- ALBERT, F. W., CARLBORG, Ö., PLYUSNINA, I., BESNIER, F., HEDWIG, D., LAUTENSCHLÄGER, S.... y PÄÄBO, S., «Genetic architecture of tameness in a rat model of animal domestication», *Genetics*, 182(2), 2009, págs. 541-554.
- ALBUISSON, J., ISIDOR, B., GIRAUD, M., PICHON, O., MARSAUD, T., DAVID, A.... y BEZIEAU, S., «Identification of two novel mutations in Shh long-range regulator associated with familial pre-axial polydactyly», *Clinical Genetics*, 79(4), 2011, págs. 371-377.
- ALLEN, W., «Shamanic Manipulation of Conspecifics: An Analysis of the Prehistory and Ethnohistory of Hallucinogens and Psychological Legerdemain», en *Foods of the Gods: Eating and the Eaten in Fantasy and Science Fiction*, G. Westfahl, G. Slusser y E. S. Rabkin (eds.), University of Georgia Press, Athens, Georgia, 1996, pág. 39.
- ALROY, J., «The fossil record of North American mammals: Evidence for a Paleocene evolutionary radiation», *Systematic Biology*, 48(1), 1999, págs. 107-118.
- ÁLVAREZ, C. E. y AKEY, J. M., «Copy number variation in the domestic dog», *Mammalian Genome*, 23(1-2), 2011, págs. 1-20.
- AMARAL, A. J., FERRETTI, L., MEGENS, H.-J., CROOIJMANS, R. P. M. A., NIE, H., RAMOSONSINS, S. E.... y GROENEN, M. A. M., «Genome-wide footprints of pig domestication and selection revealed through massive parallel sequencing of pooled DNA», *PLoS One*, 6(4), 2011, pág. e14.782.
- ANDERSSON, L. S., LARHAMMAR, M., MEMIC, F., WOOTZ, H., SCHWOCHOW, D., RUBIN, C.J.... y HJÄLM, G., «Mutations in DMRT3 affect locomotion in horses and spinal circuit function in mice», *Nature*, 488(7413), 2012, págs. 642-646.
- ANDRÉN, H., LINNELL, J. D., LIBERG, O., ANDERSEN, R., DANELL, A., KARLSSON, J.... y KVAM, T., «Survival rates and causes of mortality in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in multi-use landscapes», *Biological Conservation*, 131(1), 2006, págs. 23-32.
- ANTHONY, D. W., *The Horse, the Wheel, and Language: How Bronze-Age Riders from the Eurasian Steppes Shaped the Modern World*, Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, 2009.
- , «Horses, Ancient Near East and Pharaonic Egypt», en *The Encyclopedia of Ancient History*, R. S. Bagnall, K. Brodersen, C. B. Champion, A. Erskine y S. R. Huebner (eds.), Wiley-Blackwell, Malden, Massachusetts, 2013, págs. 3.311-3.314.
- y BROWN, D. R., «The secondary products revolution, horse-riding, and mounted warfare»,

- Journal of World Prehistory*, 24(2), 2011, págs. 131-160.
- ANTOINE, P.-O., MARIVAUX, L., CROFT, D. A., BILLET, G., GANERØD, M., JARAMILLO, C.... y ALTAMIRANO, A. J., «Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 279(1732), 2012, págs. 1.319-1.326.
- APLIN, K. P., CHESSER, T. y TEN HAVE, J., «Evolutionary biology of the genus *Rattus*: Profile of an archetypal rodent pest», *ACIAR Monograph Series*, 96, 2003, págs. 487-498.
- ARBUCKLE, B. S., «Revisiting Neolithic caprine exploitation at Suberde, Turkey», *Journal of Field Archaeology*, 33(2), 2008, págs. 219-236.
- y ATICI, L., «Initial diversity in sheep and goat management in Neolithic south-western Asia», *Levant*, 45(2), 2013, págs. 219-235.
- ARCHER, R., «Chariotry to Cavalry: Developments in the Early First Millennium», en *New Perspectives on Ancient Warfare, History of Warfare* 59, G. G. Fagan y M. Trundle (eds.), Brill, Leiden, 2010, pág. 57.
- ARNOLD, A. P., «The organizational-activational hypothesis as the foundation for a unified theory of sexual differentiation of all mammalian tissues», *Hormones and Behavior*, 55(5), 2009, págs. 570-578.
- ARONSSON, K.-A., *Forest Reindeer Herding AD 1-1800, Archaeology and Environment*, Umeå University, Umeå, 1991, pág. 10.
- ASHDOWN, R. R. y LEA, T., «The larynx of the Basenji dog», *Journal of Small Animal Practice*, 20(11), 1979, págs. 675-679.
- ASHER, M., DE OLIVEIRA, E. y SACHSER, N., «Social system and spatial organisation of wild guinea pigs (*Cavia aperea*) in a natural population», *Journal of Mammology*, 85(4), 2004, págs. 788-796.
- ASHER, R. J., MENG, J., WIBLE, J. R., MCKENNA, M. C., ROUGIER, G. W., DASHZEVEG, D. Y NOVACEK, M. J., «Stem Lagomorpha and the antiquity of Glires», *Science*, 307(5712), 2005, págs. 1.091-1.094.
- ASHMAN, T. L., «Constraints on the evolution of males and sexual dimorphism: Field estimates of genetic architecture of reproductive traits in three populations of gynodioecious *Fragaria virginiana*», *Evolution*, 57(9), 2003, págs. 2.012-2.025.
- AUSTAD, S., «A mouse's tale», *Natural History*, abril 2002.
- AZZAROLI, A., «Quaternary mammals and the “end-Villafranchian” dispersal event—A turning point in the history of Eurasia», *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 44(1), 1983, págs. 117-139.
- BAHN, P. G., «Seasonal migration in south-west France during the late glacial period», *Journal of Archaeological Science*, 4 (3), 1977, págs. 245-257.
- BAIG, M., BEJA-PEREIRA, A., MOHAMMAD, R., KULKARNI, K., FARAH, S. y LUIKART, G., «Phylogeography

- and origin of Indian domestic cattle», *Current Science*, 89(1), 2005, págs. 38-40.
- BALDWIN, J. M., «A new factor in evolution», *American Naturalist*, 30, 1896, págs. 441-451, 536-553.
- BALDWIN, J. M., OSBORN, H. F., MORGAN, C. L., POULTON, E. B., HEADLEY, F. W. y CONN, H. W., *Development and Evolution: Including Psychophysical Evolution, Evolution by Orthoplasia, and the Theory of Genetic Modes*, Macmillan, Nueva York, 1902.
- BANNASCH, D., YOUNG, A., MYERS, A., TRUVÉ, K., DICKINSON, P., GREGG, J.... y PEDERSEN, N., «Localization of canine brachycephaly using an across breed mapping approach», *PLoS One* 5(3), 2010, págs. e9.632.
- BASKIN, L. M., «Reindeer husbandry/hunting in Russia in the past, present and future», *Polar Research*, 19(1), 2000, págs. 23-29.
- , «Differences in the ecology and behaviour of reindeer populations in the USSR», *Rangifer*, 6(2), 2010, págs. 333-340.
- BATESON, P. P. G., «Behavioural Development in the Cat», en *The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour* (D. C. Turner y P. P. G. Bateson, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 2000, págs. 9-22.
- y TURNER, D. C., «Postscript: Questions and Some Answers», en *The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour* (3.^a ed., D. C. Turner y P. Bateson, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 2014, págs. 231-240.
- BAUM, D. A., SMITH, S. D. y DONOVAN, S. S., «The tree-thinking challenge», *Science*, 310(5750), 2005, págs. 979-980.
- BAXTER, E. M., RUTHERFORD, K. M. D., D'EATH, R. B., ARNOTT, G., TURNER, S. P., SANDØE, P.... y LAWRENCE, A. B., «The welfare implications of large litter size in the domestic pig II: Management factors», *Animal Welfare*, 22, 2013, págs. 219-238.
- BAYOUMI, R. A. L., FLATZ, S. D., KÜHNAU, W. y FLATZ, G., «Beja and Nilotes: Nomadic pastoralist groups in the Sudan with opposite distributions of the adult lactase phenotypes», *American Journal of Physical Anthropology*, 58(2), 1982, págs. 173-178.
- BEADLE, M., *Cat: A Complete Authoritative Compendium of Information about Domestic Cats*, Simon and Schuster, Nueva York, 1979.
- BECKER, A.-C., STOCK, K. y DISTL, O., «Genetic correlations between free movement and movement under rider in performance tests of German Warmblood horses», *Livestock Science*, 142(1), 2011, págs. 245-252.
- BEJA-PEREIRA, A., CARAMELLI, D., LALUEZA-FOX, C., VERNESI, C., FERRAND, N., CASOLI, A.... y LARI, M., «The origin of European cattle: Evidence from modern and ancient DNA», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103, 2006, págs. 8.113-8.118.
- BELLONE, R. R., «Pleiotropic effects of pigmentation genes in horses», *Animal Genetics*, 41, 2010,

págs. 100-110.

- BELIÁYEV, D. K., «Destabilizing selection as a factor in domestication», *Journal of Heredity*, 70(5), 1979, págs. 301-308.
- y BORODIN, P., «The influence of stress on variation and its role in evolution», *Biologisches Zentralblatt*, 101(6), 1982, págs. 705-714.
- BEN-YOSEF, E., SHAAR, R., TAUXE, L. y RON, H., «A new chronological framework for Iron Age copper production at Timna (Israel)», *Bulletin of the American Schools of Oriental Research*, 367, 2012, págs. 31-71.
- BENDREY, R., «Some like it hot: Environmental determinism and the pastoral economies of the later prehistoric Eurasian steppe», *Pastoralism*, 1(1), 2011, págs. 1-16.
- , «From wild horses to domestic horses: A European perspective», *World Archaeology*, 44(1), 2012, págs. 135-157.
- BENECKE, N., OLSEN, S., GRANT, S., CHOYKE, A. y BARTOSIEWICZ, L., «Late prehistoric exploitation of horses in central Germany and neighboring areas – the archaeozoological record», *BAR International Series*, 1560, 2006, pág. 195.
- BENER, A., AL-MULLA, F. H., AL-HUMOUD, S. M. y AZHAR, A., «Camel racing injuries among children», *Clinical Journal of Sport Medicine*, 15(5), 2005, págs. 290-293.
- BERGLUND, A., «Why are sexually selected weapons almost absent in females?», *Current Zoology*, 59(4), 2013, págs. 564-568.
- BERKENHOUT, J., *Synopsis of the Natural History of Great Britain and Ireland*, P. Elmsly, Londres, 1795.
- BIBI, F., «A multi-calibrated mitochondrial phylogeny of extant Bovidae (*Artiodactyla*, *Ruminantia*) and the importance of the fossil record to systematics», *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 2013, págs. 1-15.
- y VRBA, E., «Unraveling bovid phylogeny: Accomplishments and challenges», *BMC Biology*, 8(1), 2010, pág. 50.
- , BUKHSIANIDZE, M., GENTRY, A. W., GERAADS, D., KOSTOPOULOS, D. S. y VRBA, E., «The fossil record and the evolution of Bovidae: State of the field», *Palaeontologica Electronica*, 12(3), 2009, págs. 1-11.
- BIDANEL, J.-P., MILAN, D., IANNUCELLI, N., AMIGUES, Y., BOSCHER, M.-Y., BOURGEOIS, F... y LAGANT, H., «Detection of quantitative trait loci for growth and fatness in pigs», *Genetics, Selection, Evolution: GSE*, 33(3), 2001, págs. 289-310.
- BIÉMONT, C. y VIEIRA, C., «Genetics: Junk DNA as an evolutionary force», *Nature*, 443(7111), 2006, págs. 521-524.
- BINNS, M. M., BOEHLER, D. A. y LAMBERT, D. H., «Identification of the myostatin locus (MSTN) as

- having a major effect on optimum racing distance in the Thoroughbred horse in the USA», *Animal Genetics*, 41, 2010, págs. 154-158.
- BLACKBURN, H. D., PAIVA, S. R., WILDEUS, S., GETZ, W., WALDRON, D., STOBART, R.... y BROWN, M., «Genetic structure and diversity among sheep breeds in the United States: Identification of the major gene pools», *Journal of Animal Science*, 89(8), 2011, págs. 2.336-2.348.
- BLANCHARD, D. C., WILLIAMS, G., LEE, E. M. C. y BLANCHARD, R. J., «Taming of wild *Rattus norvegicus* by lesions of the mesencephalic central gray», *Physiological Psychology* 9(2), 1981, págs. 157-163.
- BLANCHARD, D. C., POPOVA, N. K., PLYUSNINA, I. Z., VELICHKO, I. L., CAMPBELL, D., BLANCHARD, R. J.... y NIKULINA E. M., «Defensive reactions of “wild-type” and “domesticated” wild rats to approach and contact by a threat stimulus», *Aggressive Behavior*, 20(5), 1994, págs. 387-397.
- BLANCHARD, R. J. y BLANCHARD, D. C., «Aggressive behavior in the rat», *Behavioral Biology*, 21(2), 1977, págs. 197-224.
- BLANCHARD, R. J., FLANNELLY, K. J. y BLANCHARD, D. C., «Defensive behaviors of laboratory and wild *Rattus norvegicus*», *Journal of Comparative Psychology* 100(2), 1986, pág. 101.
- BLANDFORD, P. R. S., «Biology of the polecat *Mustela putorius*: A literature review», *Mammal Review*, 17(4), 1987, págs. 155-198.
- BLANGA-KANFI, S., MIRANDA, H., PENN, O., PUPKO, T., DEBRY, R. y HUCHON, D., «Rodent phylogeny revised: Analysis of six nuclear genes from all major rodent clades», *BMC Evolutionary Biology*, 9, 2009, pág. 71.
- BLOTT, S. C., WILLIAMS, J. L. y HALEY, C. S., «Genetic relationships among European cattle breeds», *Animal Genetics*, 29(4), 1998, págs. 273-282.
- BOICE, R., «Behavioral comparability of wild and domesticated rats», *Behavior Genetics*, 11(5), 1981, págs. 545-553.
- BOITANI, L. y CIUCCI, P., «Comparative social ecology of feral dogs and wolves», *Ethology, Ecology & Evolution*, 7(1), 1995, págs. 49-72.
- , y ORTOLANI, A., «Behaviour and social ecology of free-ranging dogs», en *The Behavioural Biology of Dogs* (Per Jensen, ed.), CABI International, Wallingford, 2007, págs. 147-165.
- BÖKÖNYI, S., «The earliest waves of domestic horses in East Europe», *Journal of Indo-European Studies*, 6(1-2), 1978, págs. 17-76.
- , «History of horse domestication», *Animal Genetic Resources Information*, 6(1), 1987, págs. 29-34.
- , «Late Chalcolithic Horses in Anatolia», en *Equids of the Ancient World*, vol. 2, R. H. Meadow y H.-P. Uerpmann (eds.), Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients. Reihe A, Naturwissenschaften, 19/2, Reichert, Wiesbaden, 1991, págs. 123-131.
- BOLLONGINO, R., ELSNER, J., VIGNE, J. y BURGER, J., «Y-SNPs do not indicate hybridisation between

- European aurochs and domestic cattle», *PLoS One*, 3(10), 2008, pág. e3.418.
- BOLLONGINO, R., BURGER, J., POWELL, A., MASHKOUR, M., VIGNE, J.-D. y THOMAS, M. G., «Modern taurine cattle descended from small number of Near-Eastern founders», *Molecular Biology and Evolution*, 29(9), 2012, págs. 2.101-2.104.
- BOLLVÅG, A. Ø., «Mitochondrial Ewe – Application of Ancient DNA Typing to the Study of Domestic Sheep (*Ovis aries*) in Mediaeval Norway», Tesis de máster, Universidad de Oslo, 2010.
- BOLORMAA, S., HAYES, B., SAVIN, K., HAWKEN, R., BARENDSE, W., ARTHUR, P... y GODDARD, M., «Genome-wide association studies for feedlot and growth traits in cattle», *Journal of Animal Science*, 89(6), 2011, págs. 1.684-1.697.
- BONDURIANSKY, R. y DAY, T., «Nongenetic inheritance and its evolutionary implications», *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 2008, pág. 103.
- BONFIGLIO, S., ACHILLI, A., OLIVIERI, A., NEGRINI, R., COLLI, L., LIOTTA, L. y FERRETTI, L., «The enigmatic origin of bovine mtDNA haplogroup R: Sporadic interbreeding or an independent event of *Bos primigenius* domestication in Italy?», *PLoS One*, 5(12), 2010, pág. e15.760.
- BOTCHKAREV, V. A. y SHAROV, A. A., «BMP signaling in the control of skin development and hair follicle growth», *Differentiation*, 72(9-10), 2004, págs. 512-526.
- BOURSOT, P., AUFRAY, J., BRITTON-DAVIDIAN, J. y BONHOMME, F., «The evolution of house mice», *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 1993, págs. 119-152.
- BOWER, M. A., MCGIVNEY, B. A., CAMPANA, M. G., GU, J., ANDERSSON, L. S., BARRETT, E... y HILL, E. W., «The genetic origin and history of speed in the Thoroughbred racehorse», *Nature Communications*, 3, 2012.
- BOWMAN, J., KIDD, A. G., GORMAN, R. M. y SCHULTE-HOSTEDDE, A. I., «Assessing the potential for impacts by feral mink on wild mink in Canada», *Biological Conservation*, 139(1), 2007, págs. 12-18.
- BOYKO, A., BOYKO, R., BOYKO, C., PARKER, H., CASTELHANO, M., COREY, L... y BUSTAMANTE, C., «Complex population structure in African village dogs and its implications for inferring dog domestication history», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 39, 2009, págs. 13.903-13.908.
- BOYKO, A., QUIGNON, P., LI, L., SCHOENEBECK, J., DEGENHARDT, J., LOHMUELLER, K... y OSTRANDER, E., «A simple genetic architecture underlies morphological variation in dogs», *PLoS Biology*, 8, 2010, pág. e1000451.
- BRADLEY, D. G., MACHUGH, D. E., CUNNINGHAM, P. y LOFTUS, R. T., «Mitochondrial diversity and the origin of the African and European cattle», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 93, 1996, págs. 5.131-5.135.
- BRADLEY, D. G., LOFTUS, R. T., CUNNINGHAM, P. y MACHUGH, D. E., «Genetics and domestic cattle

- origins», *Evolutionary Anthropology*, 6(3), 1998, págs. 7986.
- BRADSHAW, J. W., HORSFIELD, G. F., ALLEN, J. A. y ROBINSON, I. H., «Feral cats: Their role in the population dynamics of *Felis catus*», *Applied Animal Behaviour Science*, 65(3), 1999, págs. 273-283.
- BRADSHAW, J. W. y CAMERON-BEAUMONT, C., «The Signalling Repertoire of the Domestic Cat and Its Undomesticated Relatives», en *The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour* (2.^a ed., D. C. Turner y P. Bateson, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 2000, págs. 67-93.
- BRADSHAW, J. W., CASEY, R. A. y BROWN, S. L., *The Behaviour of the Domestic Cat*, CABI, Wallingford, 2012.
- BRAMANTI, B., THOMAS, M. G., HAAK, W., UNTERLAENDER, M., JORES, P., TAMBETS, K... y BURGER, J., «Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers», *Science*, 326(5949), 2009, págs. 137-140.
- BRÄNNLUND, I. y AXELSSON, P., «Reindeer management during the colonization of Sami lands: A long-term perspective of vulnerability and adaptation strategies», *Global Environmental Change*, 21(3), 2011, págs. 1.095-1.105.
- BRICKER, H. M., MELLARS, P. y PETERKIN, G. L., «Introduction: The study of Palaeolithic and Mesolithic hunting», *Archeological Papers of the American Anthropological Association*, 4(1), 1993, págs. 1-9.
- BROOKS, S. A., MAKVANDI-NEJAD, S., CHU, E., ALLEN, J. J., STREETER, C., GU, E... y SUTTER, N. B., «Morphological variation in the horse: Defining complex traits of body size and shape», *Animal Genetics*, 41, 2010, págs. 159-165.
- BROWN, D. y ANTHONY, D., «Bit wear, horseback riding and the Botai site in Kazakhstan», *Journal of Archaeological Science*, 25(4), 1998, págs. 331-347.
- BROWN, S. K., PEDERSEN, N. C., JAFARISHORIJEH, S., BANNASCH, D. L., AHRENS, K. D., WU, J.-T... y SACKS, B. N., «Phylogenetic distinctiveness of Middle Eastern and Southeast Asian village dog Y chromosomes illuminates dog origins», *PLoS One*, 6(12), 2011, pág. e28.496.
- BRUFORD, M. W., BRADLEY, D. G. y LUIKART, G., «DNA markers reveal the complexity of livestock domestication», *Nature Reviews. Genetics*, 4(11), 2003, págs. 900-910.
- BRÜNE, M., «On human self-domestication, psychiatry, and eugenics», *Philosophy, Ethics, and Humanities in Medicine*, 2, 2007, pág. 21.
- BUCK, L. T. y STRINGER, C. B., «Forthcoming. Having the stomach for it: A contribution to Neanderthal diets?», *Quaternary Science Reviews*, 2013, págs. 1-7
- BULLIET, R. W., *The Camel and the Wheel*, Columbia University Press, Nueva York, 1990.
- BURGER, J., KIRCHNER, M., BRAMANTI, B., HAAK, W. y THOMAS, M. G., «Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104(10), 2007, págs. 3.736-3.741.

- BURKE, E., *A Philosophical Enquiry into the Origin of Our Ideas of the Sublime and Beautiful: And Other Pre-evolutionary Writings*, D. Womersley (ed.), Penguin, Londres, 1998. [Hay trad. cast.: *Indagación filosófica sobre el origen de nuestras ideas acerca de lo sublime y de lo bello*, Alianza Editorial, Madrid, 2018.]
- BURKHARDT, R. W., *The Spirit of System: Lamarck and Evolutionary Biology: Now with «Lamarck in 1995.»*, Harvard University Press, Cambridge (MA), 1995.
- BURROWS, E. G. y WALLACE, M., *Gotham: A History of New York City to 1898*, Oxford University Press, Nueva York, 1999.
- BURT, D., «The cattle genome reveals its secrets», *Journal of Biology*, 8(4), 2009, pág. 36.
- CADIEU, E., NEFF, M., QUIGNON, P., WALSH, K., CHASE, K., PARKER, H... y OSTRANDER, E., «Coat variation in the domestic dog is governed by variants in three genes», *Science*, 39(5949), 2009, págs. 150-153.
- CAFAZZO, S. y NATOLI, E., «The social function of tail up in the domestic cat (*Felis silvestris catus*)», *Behavioural Processes*, 80(1), 2009, págs. 60-66.
- CAI, D., TANG, Z., HAN, L., SPELLER, C. F., YANG, D. Y., MA, X... y ZHOU, H., «Ancient DNA provides new insights into the origin of the Chinese domestic horse», *Journal of Archaeological Science*, 36(3), 2009, págs. 835-842.
- CAI, D., TANG, Z., YU, H., HAN, L., REN, X., ZHAO, X... y ZHOU, H., «Early history of Chinese domestic sheep indicated by ancient DNA analysis of Bronze Age individuals», *Journal of Archaeological Science*, 38(4), 2011, págs. 896-902.
- CAINE, D. y CAINE, C., «Child camel jockeys: A present-day tragedy involving children and sport», *Clinical Journal of Sport Medicine*, 15(5), 2005, págs. 287-289.
- CAIRNS, R. B., GARIÉPY, J.-L. y HOOD, K. E., «Development, microevolution, and social behavior», *Psychological Review*, 97(1), 1990, págs. 49-65.
- CAMERON-BEAUMONT, C., LOWE, S. y BRADSHAW, J., «Evidence suggesting preadaptation to domestication throughout the small Felidae», *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, 2002, págs. 361-366.
- CAMPBELL, K. y DONLAN, C., «Feral goat eradications on islands», *Conservation Biology*, 19(5), 2005, págs. 1.362-1.374.
- CANAVEZ, F. C., LUCHE, D. D., STOTHARD, P., LEITE, K. R., SOUSA-CANAVEZ, J. M., PLASTOW, G... y MOORE, S. S., «Genome sequence and assembly of *Bos indicus*», *Journal of Heredity*, 103(3), 2012, págs. 342-348.
- CAREAU, V., RÉALE, D., HUMPHRIES, M. M. y THOMAS, D. W., «The pace of life under artificial selection: Personality, energy expenditure, and longevity are correlated in domestic dogs», *American Naturalist*, 175(6), 2010, págs. 753-758.
- CARO, T., «The adaptive significance of coloration in mammals», *BioScience*, 55(2), 2005, págs.

125-136.

- y COLLINS, D. A., «Male cheetah social organization and territoriality», *Ethology* 74(1), 1987, págs. 52-64.
- , GRAHAM, C., STONER, C. y FLORES, M., «Correlates of horn and antler shape in bovids and cervids», *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(1), 2003, págs. 32-41.
- CARROLL, S. B., *Endless Forms Most Beautiful: The New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom*, Norton, Nueva York, 2005a.
- , «Evolution at two levels: On genes and form», *PLoS Biology*, 3(7), 2005b, pág. e245.
- , «Evo-devo and an expanding evolutionary synthesis: A genetic theory of morphological evolution», *Cell*, 134(1), 2008, págs. 25-36.
- CARTER, S. y HUNTER, F., «An Iron Age chariot burial from Scotland», *Antiquity*, 77(297), 2003, págs. 531-535.
- CASTLE, W., «Coat color inheritance in horses and in other mammals», *Genetics*, 39(1), 1954, pág. 35.
- CATCHPOLE, E. A., MORGAN, B. J. T., COULSON, T. N., FREEMAN, S. N. y ALBON, S. D., «Factors influencing Soay sheep survival», *Journal of the Royal Statistical Society. Series C, Applied Statistics*, 49(4), 2000, págs. 453-472.
- CATZEFLIS, F. M., AGUILAR, J.-P. y JAEGER, J.-J., «Muroid rodents: Phylogeny and evolution», *Trends in Ecology & Evolution*, 7(4), 1992, págs. 122-126.
- CATZEFLIS, F. M., HÄNNI, C., SOURROUILLE, P. y DOUZERY, E., «Molecular systematics of hystricognath rodents: The contribution of sciurognath mitochondrial 12S rRNA sequences», *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 4, 1995, págs. 357-360.
- CEBALLOS, L. S., MORALES, E. R., DE LA TORRE ADARVE, G., CASTRO, J. D., MARTÍNEZ, L. P. y SAMPELAYO, M. R. S., «Composition of goat and cow milk produced under similar conditions and analyzed by identical methodology», *Journal of Food Composition and Analysis*, 22(4), 2009, págs. 322-329.
- CHECK, E., «Human evolution: How Africa learned to love the cow», *Nature*, 444(7122), 2006, págs. 994-996.
- CHEN, S., SU, Y. H., WU, S.-F., SHA, T. y ZHANG, Y.-P., «Mitochondrial diversity and phylogeographic structure of Chinese domestic goats», *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37(3), 2005, págs. 804-814.
- CHEN, S., LIN, B.-Z., BAIG, M., MITRA, B., LOPES, R. J., SANTOS, A. M... y BEJA-PEREIRA, A., «Zebu cattle are an exclusive legacy of the South Asia Neolithic», *Molecular Biology and Evolution*, 27(1), 2010, págs. 1-6.
- CHEN, K., HAWKEN, R., FLICKINGER, G. H., RODRIGUEZ-ZAS, S. L., RUND, L. A., WHEELER, M. B... y SCHOOK, L.

- B., «Association of the porcine transforming growth factor beta type I receptor (TGFBR1) gene with growth and carcass traits», *Animal Biotechnology*, 23(1), 2012, págs. 43-63.
- CHENOWETH, S. F., RUNDLE, H. D. y BLOWS, M. M., «Genetic constraints and the evolution of display trait sexual dimorphism by natural and sexual selection», *American Naturalist*, 171(1), 2008, págs. 22-34.
- CHEREL, P., PIRES, J., GLENISSON, J., MILAN, D., IANNUCELLI, N., FERAULT, F... y LE ROY, P., «Joint analysis of quantitative trait loci and major-effect causative mutations affecting meat quality and carcass composition traits in pigs», *BMC Genetics*, 12(1), 2011, pág. 76.
- CHESSA, B., PEREIRA, F., ARNAUD, F., AMORIM, A., GOYACHE, F., MAINLAND, I... y PALMARINI, M., «Revealing the history of sheep domestication using retrovirus integrations», *Science*, 324(5926), 2009, págs. 532-536.
- CHRÓSZCZ, A., JANEČEK, M., BIELICHOVÁ, Z., GRALAK, T. y ONAR, V., «Cynophagia in the Púchov (Celtic) Culture Settlement at Liptovská Mara, Northern Slovakia», *International Journal of Osteoarchaeology*, 26 de mayo 2013.
- CHURAKOV, G., SADASIVUNI, M. K., ROSENBLOOM, K. R., HUCHON, D., BROSIUS, J. y SCHMITZ, J., «Rodent evolution: Back to the root», *Molecular Biology and Evolution*, 27(6), 2010, págs. 1.315-1.326.
- CIESLAK, M., PRUVOST, M., BENECKE, N., HOFREITER, M., MORALES, A., REISSMANN, M. y LUDWIG, A., «Origin and history of mitochondrial DNA lineages in domestic horses», *PLoS One*, 5(12), 2010, pág. e15.311.
- CIESLAK, M., REISSMANN, M., HOFREITER, M. y LUDWIG, A., «Colours of domestication», *Biological Reviews*, 86(4), 2011, págs. 885-899.
- CLARK, B. R. y PRICE, E. O., «Sexual maturation and fecundity of wild and domestic Norway rats (*Rattus norvegicus*)», *Journal of Reproduction and Fertility*, 63(1), 1981, págs. 215-220.
- CLARK, C. M. H. y DZIECIOŁOWSKI, R. M., «Feral pigs in the northern South Island, New Zealand», *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 21(3), 1991, págs. 237-247.
- CLUTTON-BROCK, T., «The Buhen horse», *Journal of Archaeological Science*, 1(1), 1974, págs. 89-100.
- , «The functions of antlers», *Behavior*, 79, 1982, págs. 108-125.
- , «The process of domestication», *Mammal Review* 22(2), 1992a, págs. 79-85.
- , *Horse Power: A History of the Horse and the Donkey in Human Societies*, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1992b.
- , «Origins of the Domestic Dog: Domestication and Early History», en *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour, and Interactions with People* (J. Serpell, ed.), Cambridge University Press, Cambridge, 1995, págs. 7-20.
- , *A Natural History of Domesticated Mammals*, Cambridge University Press, Cambridge, 1999.

- , «Sexual selection in females», *Animal Behaviour*, 77(1), 2009, págs. 3-11.
- y HAMMOND, N., «Hot dogs: Comestible canids in Preclassic Maya culture at Cuello, Belize», *Journal of Archaeological Science*, 21(6), 1994, págs. 819-826.
- y SHELDON, B. C., «Individuals and populations: The role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology», *Trends in Ecology & Evolution*, 25(10), 2010, págs. 562-573.
- COLLIE, N., «Ritualising Encounters with Subterranean Places: An Investigation of Urban Depositional Practices of Roman Britain», *PhD diss.*, University of Tasmania, 2013.
- COLTMAN, D. W., PILKINGTON, J. G., SMITH, J. A. y PEMBERTON, J. M., «Parasite-mediated selection against inbred Soay sheep in a free-living, island population», *Evolution*, 53(4), 1999, págs. 1.259-1.267.
- COPPINGER, R. y COPPINGER, L., *Dogs: A Startling New Understanding of Canine Origin, Behavior and Evolution*, Scribner, Nueva York, 2001.
- COPPINGER, R., SPECTOR, L. y MILLER, L., «What, If Anything, Is a Wolf?», en *The World of Wolves: New Perspectives on Ecology, Behaviour, and Management* (M. Musiani, L. Boitani y P. C. Paquet, eds.), Serie Energy, Ecology, and the Environment 3, University of Calgary Press, Calgary, Alberta, 2010, págs. 1-52.
- CORBETT, L. K., *Dingo in Australia and Asia*, UNSW Press, Sídney, 1995.
- COULSON, T., CATCHPOLE, E., ALBON, S., MORGAN, B., PEMBERTON, J., CLUTTONBROCK, T... y GRENFELL, B., «Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep», *Science*, 292(5521), 2001, págs. 1.528-1.531.
- COURCHAMP, F., SAY, L. y PONTIER, D., «Transmission of feline immunodeficiency virus in a population of cats (*Felis catus*)», *Wildlife Research*, 27(6), 2000, págs. 603-611.
- COYNE, J. A., «Switching on evolution», *Nature*, 435(7045), 2005, págs. 1.0291.030.
- , «Evolution's challenge to genetics», *Nature*, 457(7228), 2009, págs. 382-383.
- CRAIG, L. R., «Defending evo-devo: A response to Hoekstra and Coyne», *Philosophy of Science*, 76(3), 2009, págs. 335-344.
- CRAIG, O. E., CHAPMAN, J., HERON, C., WILLIS, L. H., BARTOSIEWICZ, L., TAYLOR, G... y COLLINS, M., «Did the first farmers of central and eastern Europe produce dairy foods?», *Antiquity*, 79(306), 2005, págs. 882-894.
- CRISPO, E., «The Baldwin effect and genetic assimilation: Revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity», *Evolution*, 61(11), 2007, págs. 2.469-2.479.
- CROCKFORD, S. J., «A commentary on dog evolution: Regional variation, breed development and hybridization with wolves», *BAR International Series*, 889, 2000, págs. 295-312.
- CRONIN, M. A., RENECKER, L., PIERSON, B. J. y PATTON, J. C., «Genetic variation in domestic reindeer and

- wild caribou in Alaska», *Animal Genetics*, 26(6), 1995, págs. 427-434.
- CRONIN, M. A., HASKELL, S. P. y BALLARD, W. B., «The frequency of antlerless female caribou and reindeer in Alaska», *Rangifer*, 23(2), 2010, págs. 67-70.
- CROWELL-DAVIS, S., «Cat Behaviour: Social Organization, Communication and Development», en *The Welfare of Cats* (I. Rochlitz, ed.), *Animal Welfare*, 3, Springer, Dordrecht, 2005, págs. 1-22.
- CUI, P., JI, R., DING, F., QI, D., GAO, H., MENG, H.... y ZHANG, H., «A complete mitochondrial genome sequence of the wild two-humped camel (*Camelus bactrianus ferus*): An evolutionary history of Camelidae», *BMC Genomics*, 8, 2007, pág. 241.
- CYMBRON, T., LOFTUS, R. T., MALHEIRO, M. I. y BRADLEY, D. G., «Mitochondrial sequence variation suggests an African influence in Portuguese cattle», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 266(1419), 1999, págs. 597-603.
- CYMBRON, T., FREEMAN, A. R., MALHEIRO, M. I., VIGNE, J. D. y BRADLEY, D. G., «Microsatellite diversity suggests different histories for Mediterranean and Northern European cattle populations», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 272(1574), 2005, págs. 1.837-1.843.
- DAGG, A. I., «The locomotion of the camel (*Camelus dromedarius*)», *Journal of Zoology*, 174(1), 1974, págs. 67-78.
- DANCHIN, E., CHARMANTIER, A., CHAMPAGNE, F. A., MESOUDI, A., PUJOL, B. y BLANCHET, S., «Beyond DNA: Integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution», *Nature Reviews. Genetics*, 12(7), 2011, págs. 475-486.
- D'ANDREA, M., PARISET, L., MATASSINO, D., VALENTINI, A., LENSTRA, J. A., MAIORANO, G. y PILLA, F., «Genetic characterization and structure of the Italian Podolian cattle breed and its relationship with some major European breeds», *Italian Journal of Animal Science*, 10(4), 2011, págs. 237-243.
- DAVIDSON, E. H. y ERWIN, D. H., «Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans», *Science*, 311(5762), 2006, págs. 796-800.
- DAVIS, S. y VALLA, F., «Evidence for domestication of dog 12,000 years ago in Natufian of Israel», *Nature*, 276, 1978, págs. 608-610.
- DAVISON, A., BIRKS, J. D. S., GRIFFITHS, H. I., KITCHENER, A. C., BIGGINS, D. y BUTLIN, R. K., «Hybridization and the phylogenetic relationship between polecats and domestic ferrets in Britain», *Biological Conservation*, 87(2), 1999, págs. 155-161.
- DAWKINS, R., *The Selfish Gene*, Oxford University Press, Oxford, 1976. [Hay trad. cast.: *El gen egoísta*, Salvat Editores, Barcelona, 2018.]
- , *The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Evolution*, Houghton Mifflin, Boston,

2004. [Hay trad. cast.: *El cuento del antepasado: un viaje a los albores de la evolución*, Antoni Bosch Editor, Barcelona, 2008.]
- DAYAN, T., «Early domesticated dogs of the Near East», *Journal of Archaeological Science* 21(5), 1994, págs. 633-640.
- DE MARINIS, A. M. y ASPREA, A., «Hair identification key of wild and domestic ungulates from southern Europe», *Wildlife Biology*, 12(3), 2006, págs. 305-320.
- DECKER, J. E., MCKAY, S. D., ROLF, M. M., KIM, J., ALCALÁ, A. M., SONSTEGARD, T. S.... y PRAHARANI, L., «Worldwide patterns of ancestry, divergence, and admixture in domesticated cattle», *PLoS Genetics*, 27 de marzo de 2014.
- DEL BO, L., POLLI, M., LONGERI, M., CERIOTTI, G., LOOFT, C., BARRE-DIRIE, A.... y ZANOTTI, M., «Genetic diversity among some cattle breeds in the Alpine area», *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 118(5), 2001, págs. 317-325.
- DENNETT, D., «The Baldwin Effect: A Crane, Not a Skyhook», en *Evolution and Learning: The Baldwin Effect Reconsidered* (B. H. Weber y D. J. Depew, eds.), MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 2003, págs. 66-79.
- DENNY, M. W., «Limits to running speed in dogs, horses and humans. *Journal of Experimental Biology*», 211(24), 2008, págs. 3.836-3.849.
- DEPRIEST, P. T. y BEAUBIEN, H. F., «Case Study: Deer Stones of Mongolia after Three Millennia», en *Biocolonization of Stone: Control and Preventive Methods: Proceedings from the MCI Workshop Series*, A. E. Charola, C. McNamara y R. J. Koestler (eds.), Smithsonian Contributions to Museum Conservation 2, Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, DC, 2011, págs. 103-108.
- D'ERCHIA, A. M., GISSI, C., PESOLE, G., SACCONI, C. y ARNASON, U., «The guinea-pig is not a rodent», *Nature*, 381, 1996, págs. 597-600.
- DERGACHEV, V., «Neolithic and Bronze Age cultural communities of the steppe zone of the USSR», *Antiquity*, 63(241), 1989, págs. 793-802.
- DERMITZAKIS, E. T., REYMOND, A. y ANTONARAKIS, S. E., «Conserved non-genic sequences – An unexpected feature of mammalian genomes», *Nature Reviews. Genetics*, 6(2), 2005, págs. 151-157.
- DIAMOND, J., «Evolution, consequences and future of plant and animal domestication», *Nature*, 418, 2002, págs. 700-707.
- DIEZ-TASCÓN, C., LITTLEJOHN, R. P., ALMEIDA, P. A. R., y CRAWFORD, A. M., «Genetic variation within the Merino sheep breed: Analysis of closely related populations using microsatellites», *Animal Genetics*, 31(4), 2000, págs. 243-251.
- DOAN, R., COHEN, N., HARRINGTON, J., VEAZY, K., JURAS, R., COTHRAN, G.... y DINDOT, S. V., «Identification of copy number variants in horses», *Genome Research*, 22(5), 2012, págs. 899-907.

- DOAN, R., COHEN, N. D., SAWYER, J., GHAFARI, N., JOHNSON, C. D. y DINDOT, S. V., «Whole-genome sequencing and genetic variant analysis of a Quarter Horse mare», *BMC Genomics*, 13(1), 2012, pág. 78.
- DOBNEY, K., CUCCHI, T. y LARSON, G., «The pigs of Island Southeast Asia and the Pacific: New evidence for taxonomic status and human-mediated dispersal», *Asian Perspectives*, 47(1), 2008, págs. 59-74.
- DOHNER, J. V., *The Encyclopedia of Historic and Endangered Livestock and Poultry Breeds*, Yale University Press, New Haven, Connecticut, 2001.
- DONG, Y., XIE, M., JIANG, Y., XIAO, N., DU, X., ZHANG, W... YLIANG, J., «Sequencing and automated whole-genome optical mapping of the genome of a domestic goat (*Capra hircus*)», *Nature Biotechnology*, 31(2), 2013, págs. 135-141.
- DOUGLAS, R. y JEFFERY, G., «The spectral transmission of ocular media suggests ultraviolet sensitivity is widespread among mammals», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 281(1780), 2014, págs. 2.013-2.995.
- DRĂGĂNESCU, C., «A note on Balkan sheep breeds origin and their taxonomy», *Archiva Zootechnica*, 10, 2007, págs. 90-101.
- DRAKE, A., FRASER, D. y WEARY, D. M., «Parent-offspring resource allocation in domestic pigs», *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(3), 2008, págs. 309-319.
- DRAKE, A. y KLINGENBERG, C. P., «Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: Disparity and modularity», *American Naturalist*, 175(3), 2010, págs. 289-301.
- DRISCOLL, C. A., MENOTTI-RAYMOND, M., ROCA, A. L., HUPE, K., JOHNSON, W. E., GEFFEN, E... y MACDONALD, D. W., «The Near Eastern origin of cat domestication», *Science*, 317, 2007, págs. 519-523.
- DRISCOLL, C. A., CLUTTON-BROCK, J., KITCHENER, A. C. y O'BRIEN, S. J., «The taming of the cat: Genetic and archaeological findings hint that wildcats became house cats earlier —and in a different place— than previously thought», *Scientific American*, 300(6), 2009, págs. 68-75.
- DRISCOLL, C. A., MACDONALD, D. W. y O'BRIEN, S. J., «From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106(supl. 1), 2009, págs. 9.971-9.978.
- DRISCOLL, C. A. y MACDONALD, D., «Top dogs: Wolf domestication and wealth», *Journal of Biology*, 9(2), 2010, pág. 10.
- DRUCKER, A. G., EDWARDS, G. P. y SAALFELD, W. K., «Economics of camel control in central Australia», *Rangeland Journal*, 32(1), 2010, págs. 117-127.
- DUBEUF, J.-P. y BOYAZOGLU, J., «An international panorama of goat selection and breeds», *Livestock Science*, 120(3), 2009, págs. 225-231.
- DUGAN, F. M., «Fungi, folkways and fairy tales: Mushrooms and mildews in stories, remedies and

- rituals, from Oberon to the Internet», *North American Fungi*, 3, 2008, págs. 23-72.
- DUNNUM, J. L. y SALAZAR-BRAVO, J., «Molecular systematics, taxonomy and biogeography of the genus *Cavia* (Rodentia: Caviidae)», *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 48(4), 2010, págs. 376-388.
- EDWARDS, C., BOLLONGINO, R., SCHEU, A., CHAMBERLAIN, A., TRESSET, A., VIGNE, J.... y HEUPINK, T., «Mitochondrial DNA analysis shows a Near Eastern Neolithic origin for domestic cattle and no indication of domestication of European aurochs», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 274, 2007, págs. 1.377-1.385.
- EDWARDS, G. P., SAALFELD, K. y CLIFFORD, B., «Population trend of feral camels in the Northern Territory, Australia», *Wildlife Research*, 31(5), 2005, págs. 509-517.
- EKARIUS, C., *Storey's Illustrated Breed Guide to Sheep, Goats, Cattle and Pigs*, Storey, North Adams, Massachusetts, 2008.
- ELSIK, C. G., TELLAM, R. L. y WORLEY, K. C., «The genome sequence of taurine cattle: A window to ruminant biology and evolution», *Science*, 324(5926), 2009, págs. 522-528.
- ENLOE, J. G., «Acquisition and processing of reindeer in the Paris Basin», *BAR International Series*, 1.144, 2003, págs. 23-32.
- EPSTEIN, H., *The Origin of the Domestic Animals of Africa* 1, African Publishing Corporation, Nueva York, 1971, págs. 185-455.
- y MASON, I. L., «Cattle», en *Evolution of Domesticated Animals*, I. L. Mason (ed.), Longman, Londres, 1984, pág. 25.
- ERVYNCK, A., DOBNEY, K., HONGO, H. y MEADOW, R., «Born free? New evidence for the status of *Sus scrofa* at Neolithic Çayönü Tepesi (Southeastern Anatolia, Turkey)», *Paléorient*, 27(2), 2001, págs. 47-73.
- ESPMARK, Y., «Studies in dominance-subordination relationship in a group of semi-domestic reindeer (*Rangifer tarandus L.*)», *Animal Behaviour*, 12(4), 1964, págs. 420-426.
- ESTES, R. D., «The significance of horns and other male secondary sexual characters in female bovids», *Applied Animal Behaviour Science*, 29(1), 1991, págs. 403-451.
- EVANS, A., «On a Minoan bronze group of a galloping bull and acrobatic figure from Crete, with glyptic comparisons and a note on the Oxford relief showing the taurokathapsia», *Journal of Hellenic Studies*, 41(2), 1921, págs. 247-259.
- EVERSHED, R. P., PAYNE, S., SHERRATT, A. G., COPLEY, M. S., COOLIDGE, J., UREM-KOTSU, D.... y BURTON, M. M., «Earliest date for milk use in the Near East and southeastern Europe linked to cattle herding», *Nature*, 455(7212), 2008, págs. 528-531.
- EYNON, N., RUIZ, J. R., OLIVEIRA, J., DUARTE, J. A., BIRK, R. y LUCIA, A., «Genes and elite athletes: A roadmap for future research», *Journal of Physiology* 589(13), 2011, págs. 3.063-3.070.
- FADISTA, J., THOMSEN, B., HOLM, L. y BENDIXEN, C., «Copy number variation in the bovine genome»,

- BMC Genomics*, 11(1), 2010, pág. 284.
- FAN, B., ONTERU, S. K., DU, Z.-Q., GARRICK, D. J., STALDER, K. J., y ROTHSCHILD, M. F., «Genome-wide association study identifies loci for body composition and structural soundness traits in pigs», *PLoS One*, 6(2), 2011, pág. e14.726.
- FANG, M., HU, X., JIANG, T., BRAUNSCHWEIG, M., HU, L., DU, Z.... y LI, N., «The phylogeny of Chinese indigenous pig breeds inferred from microsatellite markers», *Animal Genetics*, 36(1), 2005, págs. 7-13.
- FANG, M., LARSON, G., RIBEIRO, H. S., LI, N. Y ANDERSSON, L., «Contrasting mode of evolution at a coat color locus in wild and domestic pigs», *PLoS Genetics*, 5(1), 2009, pág. e1000341.
- FARROKH, K., *Shadows in the Desert: Ancient Persia at War*, Osprey, Oxford, 2007.
- FAYE, B., «Classification, History and Distribution of the Camel», en *Camel Meat and Meat Products*, I. T. Kadim, O. Mahgoub, B. Faye y M. M. Farouk (eds.), CAB International, Oxford, 2013, págs. 1-6.
- FEINBERG, A. P. e IRIZARRY, R. A., «Stochastic epigenetic variation as a driving force of development, evolutionary adaptation, and disease», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107(supl. 1), 2010, págs. 1.757-1.764.
- FEINBERG, C. L., «The scapegoat of Leviticus Sixteen», *Bibliotheca Sacra*, 115(460), 1958, págs. 320-333.
- FELIUS, M., *Cattle Breeds: An Encyclopedia*, Trafalgar Square Books, Londres, 1995.
- , KOOLMEES, P. A., THEUNISSEN, B. y LENSTRA, J. A., «On the breeds of cattle – Historic and current classifications», *Diversity*, 3(4), 2011, págs. 660-692.
- FERENCAKOVIC, M., CURIK, I., PÉREZ-PARDAL, L., ROYO, L. J., CUBRIC-CURIK, V., FERNÁNDEZ, I.... y KRAPINEC, K., «Mitochondrial DNA and Y-chromosome diversity in East Adriatic sheep», *Animal Genetics*, 44(2), 2013, págs. 184-192.
- FERNÁNDEZ, H., HUGHES, S., VIGNE, J.-D., HELMER, D., HODGINS, G., MIQUEL, C.... y TABERLET, P., «Divergent mtDNA lineages of goats in an Early Neolithic site, far from the initial domestication areas», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103(42), 2006, págs. 15.375-15.379.
- FERNÁNDEZ, M. H. y VRBA, E. S., «A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: A dated species-level supertree of the extant ruminants», *Biological Reviews*, 80(2), 2005, págs. 269-302.
- FERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, A., MUÑOZ, M., FERNÁNDEZ, A., PENA, R. N., TOMÁS, A., NOGUERA, J. L.... y FERNÁNDEZ, A. I., «Differential gene expression in ovaries of pregnant pigs with high and low prolificacy levels and identification of candidate genes for litter size», *Biology of Reproduction*, 84(2), 2011, págs. 299-307.
- FITZGERALD, B. y KARL, B., «Home range of feral house cats (*Felis catus* L.) in forest of the

- Orongorongo Valley, Wellington, New Zealand», *New Zealand Journal of Ecology*, 9, 1986, págs. 71-82.
- FITZHUGH, W. W., «Stone shamans and flying deer of northern Mongolia: Deer goddess of Siberia or chimera of the steppe?», *Arctic Anthropology*, 46(12), 2009, págs. 72-88.
- FLAGSTAD, Ø. y RØED, K. H., «Refugial origins of reindeer (*Rangifer tarandus L.*) inferred from mitochondrial DNA sequences», *Evolution*, 57(3), 2003, págs. 658-670.
- FOLSTAD, I. y KARTER, A., «Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap», *American Naturalist*, 139, 1992, págs. 603-622.
- FONDON, J. W. III y GARNER, H. R., «Molecular origins of rapid and continuous morphological evolution», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 101(52), 2004, págs. 18.058-18.063.
- FONDON, J. W. III, HAMMOCK, E. A. D., HANNAN, A. J. y KING, D. G., «Simple sequence repeats: Genetic modulators of brain function and behavior», *Trends in Neurosciences*, 31(7), 2008, págs. 328-334.
- FONTANESI, L., BERETTI, F., RIGGIO, V., GÓMEZ GONZÁLES, E., DALL'OLIO, S., DAVIOLI, R... y PORTOLANO, B., «Copy number variation and missense mutations of the agouti signaling protein (ASIP) gene in goat breeds with different coat colors», *Cytogenetic and Genome Research*, 126(4), 2009, págs. 333-347.
- FONTANESI, L., MARTELLI, P., BERETTI, F., RIGGIO, V., DALL'OLIO, S., COLOMBO, M... y PORTOLANO, B., «An initial comparative map of copy number variations in the goat (*Capra hircus*) genome», *BMC Genomics*, 11, 2010, pág. 639.
- FONTANESI, L., BERETTI, F., MARTELLI, P., COLOMBO, M., DALL'OLIO, S., OCCIDENTE, M... y RUSSO, V., «A first comparative map of copy number variations in the sheep genome», *Genomics*, 97(3), 2011, págs. 158-165.
- FONTANESI, L., RUSTEMPAŠIĆ, A., BRKA, M. y RUSSO, V., «Analysis of polymorphisms in the agouti signalling protein (ASIP) and melanocortin 1 receptor (MC1R) genes and association with coat colours in two Pramenka sheep types», *Small Ruminant Research*, 105(1), 2012, págs. 89-96.
- FORBES, B. C. y KUMPULA, T., «The ecological role and geography of reindeer (*Rangifer tarandus*) in northern Eurasia», *Geography Compass*, 3(4), 2009, págs. 1.356-1.380.
- FORBES, B. C., STAMMLER, F., KUMPULA, T., MESCHTYB, N., PAJUNEN, A. y KAARLEJÄRVI, E., «High resilience in the Yamal-Nenets social-ecological system, West Siberian Arctic, Russia», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106(52), 2009, págs. 22.041-22.048.
- FRANCIS, R. C., *Why Men Won't Ask for Directions: The Seductions of Sociobiology*, Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, 2004.
- , *Epigenetics: How Environment Shapes Our Genes*, Norton, Nueva York, 2011.
- FRANTZ, L. A., SCHRAIBER, J. G., MADSEN, O., MEGENS, H.-J., BOSSE, M., PAUDEL, Y... y GROENEN, M. A. M.,

- «Genome sequencing reveals fine scale diversification and reticulation history during speciation in *Sus*», *Genome Biology*, 14(9), 2013, pág. R107.
- FRASER, D. y THOMPSON, B. K., «Armed sibling rivalry among suckling piglets», *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(1), 1991, págs. 9-15.
- FRASER, D. J., COOK, A. M., EDDINGTON, J. D., BENTZEN, P. y HUTCHINGS, J. A., «Mixed evidence for reduced local adaptation in wild salmon resulting from interbreeding with escaped farmed salmon: Complexities in hybrid fitness», *Evolutionary Applications*, 1(3), 2008, págs. 501-512.
- FREEMAN, A., MEGHEN, C., MACHUGH, D., LOFTUS, R., ACHUKWI, M., BADO, A.... y BRADLEY, D., «Admixture and diversity in West African cattle populations», *Molecular Ecology*, 13(11), 2004, págs. 3.477-3.487.
- FRIFELT, K., «A third millennium kiln from the Oman Peninsula», *Arabian Archaeology and Epigraphy*, 1(1), 1990, págs. 4-15.
- , *The Island of Umm an-Nar, vol. 1, Third Millenium Graves*, Jutland Archaeological Society Publications, Århus University Press, Århus, 1991.
- FROEHLICH, D. J., «Phylogenetic systematics of basal perissodactyls», *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(1), 1999, págs. 140-159.
- , «Quo vadis eohippus? The systematics and taxonomy of the early Eocene equids (Perissodactyla)», *Zoological Journal of the Linnean Society*, 134(2), 2002, págs. 141-256.
- FULLER, D. Q., «Agricultural origins and frontiers in South Asia: A working synthesis», *Journal of World Prehistory*, 20(1), 2006, págs. 1-86.
- FULLER, J. L., «Photoperiodic control of estrus in the Basenji», *Journal of Heredity*, 47(4), 1956, págs. 179-180.
- GALIBERT, F., QUIGNON, P., HITTE, C. y ANDRÉ, C., «Toward understanding dog evolutionary and domestication history», *Comptes Rendus Biologies*, 334(3), 2011, págs. 190-196.
- GALIS, F., VAN DER SLUIJS, I., VAN DOOREN, T. J. M., METZ, J. A. J., y NUSSBAUMER, M., «Do large dogs die young?», *Journal of Experimental Zoology. Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 308B(2), 2007, págs. 119-126.
- GANDOLFI, B., OUTERBRIDGE, C. A., BERESFORD, L. G., MYERS, J. A., PIMENTEL, M., ALHADDAD, H.... y LYONS, L. A., «The naked truth: Sphynx and Devon Rex cat breed mutations in KRT71», *Mammalian Genome*, 21(9-10), 2010, págs. 509-515.
- GARLAND, T., SCHUTZ, H., CHAPPELL, M. A., KEENEY, B. K., MEEK, T. H., COPES, L. E.... y VAN DIJK, G., «The biological control of voluntary exercise, spontaneous physical activity and daily energy expenditure in relation to obesity: Human and rodent perspectives», *Journal of Experimental Biology*, 214(2), 2011, págs. 206-229.
- GÄRTNER, K., «A third component causing random variability beside environment and genotype. A

- reason for the limited success of a 30 year long effort to standardize laboratory animals?» *Laboratory Animals* 24(1), 1990, págs. 71-77.
- , «A third component causing random variability beside environment and genotype. A reason for the limited success of a 30 year long effort to standardize laboratory animals?» *International Journal of Epidemiology* 41(2), 2012 págs. 335-41.
- GAUTIER, A., «The Evidence for the Earliest Livestock in North Africa: Or Adventures with Large Bovids, Ovicaprids, Dogs and Pigs», en *Droughts, Food and Culture: Ecological Change and Food Security in Africa's Later Prehistory* (F. A. Hassan, ed.), Kluwer Academic/Plenum, Nueva York, 2002, págs. 195-207.
- GAUTIER, M., LALOË, D. y MOAZAMI-GOUDARZI, K., «Insights into the genetic history of French cattle from dense SNP data on 47 worldwide breeds», *PLoS One*, 5(9), 2010, pág. e13.038.
- GAUTIER, M. y NAVES, M., «Footprints of selection in the ancestral admixture of a New World Creole cattle breed», *Molecular Ecology*, 20(15), 2011, págs. 3.128-3.143.
- GAUTHIER-PILTERS, H. y DAGG, A. I., *The Camel, Its Evolution, Ecology, Behavior, and Relationship to Man*, University of Chicago Press, Chicago, 1981.
- GEA-IZQUIERDO, G., CAÑELLAS, I. y MONTERO, G., «Acorn production in Spanish holm oak woodlands», *Forest Systems*, 15(3), 2008, págs. 339-354.
- GEHRT, S. D. y FRITZELL, E. K., «Resource distribution, female home range dispersion and male spatial interactions: Group structure in a solitary carnivore», *Animal Behaviour*, 55(5), 1998, págs. 1.211-1.227.
- GEIBEL, L. B., TRIPATHI, R. K., KING, R. A. y SPITZ, R. A., «A tyrosinase gene missense mutation in temperature-sensitive type I oculocutaneous albinism. A human homologue to the Siamese cat and the Himalayan mouse», *Journal of Clinical Investigation*, 87(3), 1991, pág. 1.119.
- GEORGE, M. y RYDER, O. A., «Mitochondrial DNA evolution in the genus Equus», *Molecular Biology and Evolution*, 3(6), 1986, págs. 535-546.
- GERBAULT, P., LIEBERT, A., ITAN, Y., POWELL, A., CURRAT, M., BURGER, J... y THOMAS, M. G., «Evolution of lactase persistence: An example of human niche construction», *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 366(1566), 2011, págs. 863-877.
- GERMONPRÉ, M., SABLIN, M. V., STEVENS, R. E., HEDGES, R. E. M., HOFREITER, M., STILLER, M. y DESPRÉS, V. R., «Fossil dogs and wolves from Palaeolithic sites in Belgium, the Ukraine and Russia: Osteometry, ancient DNA and stable isotopes», *Journal of Archaeological Science*, 36(2), 2009, págs. 473-490.
- GIBBS, L., *Aesop's Fables* [traducción al inglés], Oxford University Press, Oxford, 2002.
- GIBSON, T., *Lard: The Lost Art of Cooking with Your Grandmother's Secret Ingredient*, Andrews McMeel, Kansas City, Misuri, 2012.
- GILBERT, S. F., «The morphogenesis of evolutionary developmental biology», *International Journal*

- of Developmental Biology*, 47(7/8), 2003, págs. 467-478.
- GILLIAM, A. E., HEILBRON, I. M., FERGUSON, W. S. y WATSON, S. J., «Variations in the carotene and vitamin A values of the milk fat of cattle of typical English breeds», *Biochemical Journal*, 30(9), 1936, págs. 1.728-1.734.
- GIMBUTAS, M., «The Collision of Two Ideologies», en *When Worlds Collide: Indo-Europeans and Pre-Indo-Europeans*, J. A. C. Greppin y T. L. Markey (eds.), Karoma, Ann Arbor, Michigan, 1990, págs. 171-178.
- GINGERICH, P. D., «Systematics and evolution of early Eocene Perissodactyla (Mammalia) in the Clarks Fork Basin, Wyoming», *Contributions from the Museum of Paleontology*, 28(8), 1991, págs. 181-213.
- GINJA, C., PENEDO, M., MELUCCI, L., QUIROZ, J., MARTÍNEZ LÓPEZ, O., REVIDATTI, M... y GAMA, L., «Origins and genetic diversity of New World Creole cattle: Inferences from mitochondrial and Y chromosome polymorphisms», *Animal Genetics*, 41(2), 2010, págs. 128-141.
- GINSBURG, L., DELIBRIAS, G., MINAUT-GOUT, A., VALLADAS, H. y ZIVIE, A., «On the Egyptian origin of the domestic cat», *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle. Section C: Sciences de la Terre Paleontologie Geologie Mineralogie*, 13, 1991, págs. 107-114.
- GISOLFI, C. V. y MORA, M. T., *The Hot Brain: Survival, Temperature, and the Human Body*, MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 2000.
- GIUFFRA, E., KIJAS, J., AMARGER, V., CARLBORG, O., JEON, J. y ANDERSSON, L., «The origin of the domestic pig: Independent domestication and subsequent introgression», *Genetics*, 154, 2000, págs. 1.785-1.791.
- GODFREY-SMITH, P., *Darwinian Populations and Natural Selection*, Oxford University Press, Oxford, 2009.
- GOLDBERG, J., «Domestication and behaviour», *Domestication et Comportement*, 128(4), 2003, págs. 275-281.
- GOODWIN, D., LEVINE, M. y MCGREEVY, P. D., «Preliminary investigation of morphological differences between ten breeds of horses suggests selection for paedomorphosis», *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 11(3), 2008, págs. 204-212.
- GORDON, B., «Rangifer and man: An ancient relationship», *Rangifer*, 23(número especial 14), 2003.
- GÖTHERSTRÖM, A., ANDERUNG, C., HELLBORG, L., ELBURG, R., SMITH, C., BRADLEY, D. G. y ELLEGREN, H., «Cattle domestication in the Near East was followed by hybridization with aurochs bulls in Europe», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 272(1579), 2005, págs. 2.345-2.351.
- GOTO, T., TANAVE, A., MORIWAKI, K., SHIROISHI, T. y KOIDE, T., «Selection for reluctance to avoid humans during the domestication of mice», *Genes, Brain and Behavior*, 12(8), 2013, págs. 760-770.

- GOULD, R. A., «Subsistence behaviour among the Western Desert Aborigines of Australia», *Oceania*, 39, 1969, págs. 253-274.
- GOULD, S. J., *Ontogeny and Phylogeny*, Harvard University Press, Cambridge (MA), 1977.
- GRAY, M., SUTTER, M., OSTRANDER, E. y WAYNE, R., «The IGF1 small dog haplotype is derived from Middle Eastern grey wolves», *BMC Biology*, 8(1), 2010, pág. 16.
- GRAY, R. y JORDAN, F., «Language trees support the express-train sequence of Austronesian expansion», *Nature*, 405, 2000, págs. 1.052-1.054.
- GREENFIELD, H. J., «The secondary products revolution: The past, the present and the future», *World Archaeology*, 42(1), 2010, págs. 29-54.
- GRIGSON, C., «The earliest domestic horses in the Levant? – New finds from the fourth millennium of the Negev», *Journal of Archaeological Science*, 20(6), 1993, págs. 645-655.
- , «Camels, copper and donkeys in the early iron age of the Southern Levant: Timna revisited», *Levant*, 44(1), 2012, págs. 82-100.
- GROENEN, M. A., ARCHIBALD, A. L., UENISHI, H., TUGGLE, C. K., TAKEUCHI, Y., ROTHSCHILD, M. F... y MEGENS, H.-J., «Analyses of pig genomes provide insight into porcine demography and evolution», *Nature*, 491(7424), 2012, págs. 393-398.
- GRØN, O., «Reindeer antler trimming in modern large-scale reindeer pastoralism and parallels in an early type of hunter-gatherer reindeer herding system: Evenk ethnoarchaeology in Siberia», *Quaternary International*, 238(1-2), 2011, págs. 76-82.
- GROVES, C. P., «Morphology, Habitat, and Taxonomy», en *Przewalski's Horse: The History and Biology of an Endangered Species*, L. Boyd y K. A. Houpt (eds.), State University of New York Press, Albany, 1994, págs. 39-60.
- GRUND, B. S., SUROVELL, T. A. y LYONS, S. K., «Range sizes and shifts of North American Pleistocene mammals are not consistent with a climatic explanation for extinction», *World Archaeology*, 44(1), 2012, págs. 43-55.
- GUICHÓN, M. y CASSINI, M., «Role of diet selection in the use of habitat by pampas cavies *Cavia aperea pamparum* (Mammalia, Rodentia)», *Mammalia*, 62(1), 1998, págs. 23-36.
- GULEVICH, R., OSKINA, I., SHIKHEVICH, S., FEDOROVA, E. y TRUT, L., «Effect of selection for behavior on pituitary-adrenal axis and proopiomelanocortin gene expression in silver foxes (*Vulpes vulpes*)», *Physiology & Behavior*, 82, 2004, págs. 513-518.
- GUNN-MOORE, D., BESSANT, C. y MALIK, R., «Breed-related disorders of cats», *Journal of Small Animal Practice*, 49(4), 2008, págs. 167-168.
- GUSTAFSSON, M., JENSEN, P., DE JONGE, F. H. y SCHUURMAN, T., «Domestication effects on foraging strategies in pigs (*Sus scrofa*)», *Applied Animal Behaviour Science*, 62(4), 1999, págs. 305-317.
- GUTHRIE, R. D., «Paleoecology of the large-mammal community in interior Alaska during the late

- Pleistocene», *American Midland Naturalist*, 79(2), 1968, págs. 346-363.
- , *The Nature of Paleolithic Art*, University of Chicago Press, Chicago, 2005.
- HABER, A. y DAYAN, T., «Analyzing the process of domestication: Hagoshrim as a case study», *Journal of Archaeological Science*, 31(11), 2004, págs. 1.587-1.601.
- HAENLEIN, G. F. W., «Goat milk in human nutrition», *Small Ruminant Research*, 51(2), 2004, págs. 155-163.
- HALL, B. K., «Waddington's legacy in development and evolution», *American Zoologist*, 32(1), 1992, págs. 113-122.
- , «Organic selection: Proximate environmental effects on the evolution of morphology and behaviour», *Biology and Philosophy*, 16(2), 2001, págs. 215-237.
- , «Descent with modification: The unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution», *Biological Reviews*, 78(3), 2003, págs. 409-433.
- , «In search of evolutionary developmental mechanisms: The 30-year gap between 1944 and 1974», *Journal of Experimental Zoology. Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 302B(1), 2004, págs. 5-18.
- , ed., *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*, Academic Press, San Diego, California, 2012.
- HANDLEY, L. L., BYRNE, K., SANTUCCI, F., TOWNSEND, S., TAYLOR, M., BRUFORD, M. y HEWITT, G., «Genetic structure of European sheep breeds», *Heredity*, 99(6), 2007, págs. 620-631.
- HANOTTE, O., BRADLEY, D. G., OCHIENG, J. W., VERJEE, Y., HILL, E. W. y REGE, J. E. O., «African pastoralism: Genetic imprints of origins and migrations», *Science*, 296(5566), 2002, págs. 336-339.
- HANSEN, S. W. y DAMGAARD, B. M., «Running in a running wheel substitutes for stereotypies in mink (*Mustela vison*) but does it improve their welfare?», *Applied Animal Behaviour Science*, 118(1), 2009, págs. 76-83.
- HARE, B., PLYUSNINA, I., IGNACIO, N., SCHEPINA, O., STEPIKA, A., WRANGHAM, R. y TRUT, L., «Social cognitive evolution in captive foxes is a correlated byproduct of experimental domestication», *Current Biology*, CB 15(3), 2005, págs. 226-230.
- HARE, B. y TOMASELLO, M., «Human-like social skills in dogs?», *Trends in Cognitive Sciences*, 9(9), 2005, págs. 439-444.
- HARE, J., «The wild Bactrian camel *Camelus bactrianus ferus* in China: The need for urgent action», *Oryx*, 31(1), 1997, págs. 45-48.
- HARPER, J. M., DURKEE, S. J., DYSKO, R. C., AUSTAD, S. N. y MILLER, R. A., «Genetic modulation of hormone levels and life span in hybrids between laboratory and wild-derived mice», *Journals of Gerontology. Series A, Biological Sciences and Medical Sciences*, 61(10), 2006, págs. 1.019-1.029.
- HARRIS, M., *Cows, Pigs, Wars, & Witches: The Riddles of Culture*, Random House, Nueva York,

1989. [Hay trad. cast.: *Vacas, cerdos, guerras y brujas: los enigmas de la cultura*, Alianza Editorial, Madrid, 2014.]
- , «The cultural ecology of India's sacred cattle», *Current Anthropology*, 33(1), 1992, págs. 261-276.
- , «The Abominable Pig», en *Food and Culture: A Reader* (C. Counihan y P. Van Esterik, eds.), Routledge, Nueva York, 1997, págs. 67-79.
- , *Cultural Materialism: The Struggle for a Science of Culture* (ed. actualizada), AltaMira, Walnut Creek, California, 2001. [Hay trad. cast.: *El materialismo cultural*, Alianza Editorial, Madrid, 1994.]
- HARRIS, S. y YALDEN, D. W., *Mammals of the British Isles: Handbook*, Mammal Society, Southampton, 2008.
- HARVEY, C. B., HOLLOX, E. J., POULTER, M., WANG, Y., ROSSI, M., AURICCHIO, S.... y SWALLOW, D. M., «Lactase haplotype frequencies in Caucasians: Association with the lactase persistence/non-persistence polymorphism», *Annals of Human Genetics*, 62(3), 1998, págs. 215-223.
- HASSANIN, A. y DOUZERY, E. J., «Molecular and morphological phylogenies of Ruminantia and the alternative position of the Moschidae», *Systematic Biology*, 52(2), 2003, págs. 206-228.
- HASSANIN, A., DELSUC, F., ROPIQUET, A., HAMMER, C., JANSEN VAN VUUREN, B., MATTHEE, C.... y COULOUX, A., «Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (*Mammalia*, *Laurasiatheria*), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes», *Comptes Rendus Biologies*, 335(1), 2012, págs. 32-50.
- HASSANIN, A., AN, J., ROPIQUET, A., NGUYEN, T. T., y COULOUX, A., «Combining multiple autosomal introns for studying shallow phylogeny and taxonomy of Laurasiatherian mammals: Application to the tribe Bovini (*Cetartiodactyla*, *Bovidae*)», *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66(3), 2013, págs. 766-775.
- HATZIMINAOGLOU, Y. y BOYAZOGLU, J., «The goat in ancient civilisations: From the Fertile Crescent to the Aegean Sea», *Small Ruminant Research*, 51(2), 2004, págs. 123-129.
- HAUVER, S., HIRSCH, B. T., PRANGE, S., DUBACH, J. y GEHRT, S. D., «Age, but not sex or genetic relatedness, shapes raccoon dominance patterns», *Ethology*, 119(9), 2013, págs. 769-778.
- HAYDEN, B., BOWDLER, S., BUTZER, K. W., COHEN, M. N., DRUSS, M., DUNNELL, R. C.... y KAMMINGA, J., «Research and development in the Stone Age: Technological transitions among hunter-gatherers» [y comentarios y réplica], *Current Anthropology*, 22(5), 1981, págs. 519-548.
- HAYES, B. J., PRYCE, J., CHAMBERLAIN, A. J., BOWMAN, P. J. y GODDARD, M. E., «Genetic architecture of complex traits and accuracy of genomic prediction: Coat colour, milk-fat percentage, and type in Holstein cattle as contrasting model traits», *PLoS Genetics*, 6(9), 2010, pág. e1001139.
- HECK, H., «The breeding-back of the Tarpan», *Oryx*, 1(7), 1952, págs. 338-342.
- HECKER, H. M., «Domestication revisited: Its implications for faunal analysis», *Journal of Field*

- Archaeology* 9(2), 1982, págs. 217-236.
- HEDGES, S., PARKER, P., SIBLEY, C. y KUMAR, S., «Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals», *Nature*, 381, 1996, págs. 226-229.
- HEDIGER, H. K., «The Clever Hans phenomenon from an animal psychologist's point of view», *Annals of the New York Academy of Sciences*, 364(1), 1981, págs. 1-17.
- HEFFER, A. y PICK, L., «Conservation and variation in Hox genes: How insect models pioneered the evo-devo field», *Annual Review of Entomology*, 58, 2013, págs. 161-179.
- HEGGBERGET, T. M., GAARE, E. y BALL, J. P., «Reindeer (*Rangifer tarandus*) and climate change: Importance of winter forage», *Rangifer*, 22(1), 2010, págs. 13-31.
- HEINRICHS, S., STENZEL-POORE, M., GOLD, L., BATTENBERG, E., BLOOM, F., KOOB, G... y MERLO PICH, E., «Learning impairment in transgenic mice with central overexpression of corticotropin-releasing factor», *Neuroscience*, 74(2), 1996, págs. 303-311.
- HELD, S., COOPER, J. J. y MENDEL, M. T., «Advances in the Study of Cognition, Behavioural Priorities and Emotions», en *The Welfare of Pigs* (J. N. Marchant-Forde, eds.), Springer, Nueva York, 2008, págs. 47-94,
- HELFMAN, G., COLLETTE, B. B., FACEY, D. E. y BOWEN, B. W., *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology* (2.^a ed.), Wiley-Blackwell, Hoboken, Nueva Jersey, 2009.
- HELMER, D., GOURICHON, L., MONCHOT, H., PETERS, J. y SANA SEGUI, M., «Identifying Early Domestic Cattle from Pre-Pottery Neolithic Sites on the Middle Euphrates Using Sexual Dimorphism», en *The First Steps of Animal Domestication: New Archaeozoological Approaches*, J. D. Vigne, J. Peters y D. Helmer eds., Oxbow, Oxford, 2005, págs. 86-95.
- HEMMER, H., *Domestication: The Decline of Environmental Appreciation* (2.^a ed., traducido al inglés por Neil Beckhaus), Cambridge University Press, Cambridge, 1990.
- HENDRICKS, B. L., *International Encyclopedia of Horse Breeds*, University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, 2007.
- HEPTNER, V. y SLUDSKII, A., *Mammals of the Soviet Union*, vol. 2, parte 1b: *Carnivores (Mustelidae and Procyonidae)*, Smithsonian Institution Libraries and National Science Foundation, Washington DC, 2002.
- HERNÁDI, A., KIS, A., TURCSÁN, B. y TOPÁL, J., «Man's underground best friend: Domestic ferrets, unlike the wild forms, show evidence of dog-like social-cognitive skills», *PLoS One*, 7(8), 2012, pág. e43267.
- HIJAZI, S., ABULABAN, A., AMMARIN, Z. y FLATZ, G., «Distribution of adult lactase phenotypes in Bedouins and in urban and agricultural populations of Jordan», *Tropical and Geographical Medicine*, 35(2), 1983, págs. 157-161.
- HILL, E. W., FONSECA, R. G., MCGIVNEY, B. A., GU, J., MACHUGH, D. E. y KATZ, L. M., «MSTN genotype

- (g.66493737C/T) association with speed indices in Thoroughbred racehorses», *Journal of Applied Physiology*, 112(1), 2012, págs. 86-90.
- HILL, W. G. y BUNGER, L., «Inferences on the genetics of quantitative traits from long-term selection in laboratory and domestic animals», *Plant Breeding Reviews*, 24(2), 2004, págs. 169-210.
- HOEKSTRA, H., «Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates», *Heredity*, 97(3), 2006, págs. 222-234.
- y COYNE, J. A., «The locus of evolution: Evo devo and the genetics of adaptation», *Evolution*, 61(5), 2007, págs. 995-1.016.
- HOFREITER, M. y SCHÖNEBERG, T., «The genetic and evolutionary basis of colour variation in vertebrates», *Cellular and Molecular Life Sciences*, 67(15), 2010, págs. 2.591-2.603.
- HOGG, C., NEVEU, M., STOKKAN, K.-A., FOLKOW, L., COTTRILL, P., DOUGLAS, R.... y JEFFERY, G., «Arctic reindeer extend their visual range into the ultraviolet», *Journal of Experimental Biology*, 214(12), 2011, págs. 2.014-2.019.
- HOLAND, Ø., GJØSTEIN, H., LOSVAR, A., KUMPULA, J., SMITH, M., RØED, K.... y WELADJI, R., «Social rank in female reindeer (*Rangifer tarandus*): Effects of body mass, antler size and age», *Journal of Zoology*, 263(4), 2004, págs. 365-372.
- HOLDEN, C. y MACE, R., «Pastoralism and the Evolution of Lactase Persistence», *The Human Biology of Pastoral Populations*, W. R. Leonard y M. H. Crawford (eds.), Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology, 30, Cambridge University Press, Cambridge, 2002, págs. 280-307.
- HONGO, H., PEARSON, J., ÖKSÜZ, B. y ILGEZDI, G., «The process of ungulate domestication at Cayönü, southeastern Turkey: A multidisciplinary approach focusing on *Bos sp.* and *Cervus elaphus*», *Anthropozoologica*, 44(1), 2009, págs. 63-78.
- HORWITZ, L. K. y BAR-GAL, G. K., «The origin and genetic status of insular caprines in the eastern Mediterranean: A case study of free-ranging goats (*Capra aegagrus cretica*) on Crete», *Human Evolution*, 21(2), 2006, págs. 123-138.
- HOU, Y., LIU, G., BICKHART, D., CARDONE, M., WANG, K., KIM, E.-S.... y VAN TASSELL, C., «Genomic characteristics of cattle copy number variations», *BMC Genomics*, 12(1), 2011, págs. 127.
- HUCHON, D., MADSEN, O., SIBBALD, M., AMENT, K., STANHOPE, M., CATZEFLIS, F... y DOUZERY, E., «Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of Glires: Evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes», *Molecular Biology and Evolution*, 19, 2002, págs. 1.053-1.065.
- HULBERT, R. C. JR., «Phylogenetic Interrelationships and Evolution of North American Late Neogene Equinae», en *The Evolution of Perissodactyls*, D. R. Prothero y R. M. Schoch (eds.), Clarendon, Nueva York, 1989, págs. 176-193.
- HUNT, B. G., OMETTO, L., WURM, Y., SHOEMAKER, D., SOOJIN, V. Y., KELLER, L. y GOODISMAN, M. A.,

- «Relaxed selection is a precursor to the evolution of phenotypic plasticity», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108(38), 2011, págs. 15.936-15.941.
- IKEDA, T., ASANO, M., MATOBA, Y. y ABE, G., «Present status of invasive alien raccoon and its impact in Japan», *Global Environmental Research*, 8(2), 2004, págs. 125-131.
- IKRAM, S., *Choice Cuts: Meat Production in Ancient Egypt*, Orientalia Lovaniensia Analecta, 69, Peeters, Leuven (Bélgica), 1995.
- INGHAM, P. W. y PLACZEK, M., «Orchestrating ontogenesis: Variations on a theme by sonic hedgehog», *Nature Reviews. Genetics*, 7(11), 2006, págs. 841-850.
- INGOLD, T., *Hunters, Pastoralists, and Ranchers: Reindeer Economies and Their Transformation*, Cambridge University Press, Cambridge, 1980.
- , «Reindeer economies: And the origins of pastoralism», *Anthropology Today*, 2(4), 1986, págs. 5-10.
- INGRAM, C. J., ELAMIN, M. F., MULCARE, C. A., WEALE, M. E., TAREKEGN, A., RAGA, T. O... y SWALLOW, D. M., «A novel polymorphism associated with lactose tolerance in Africa: Multiple causes for lactase persistence?», *Human Genetics*, 120(6), 2007, págs. 779-788.
- INGRAM, C. J., MULCARE, C. A., ITAN, Y., THOMAS, M. G. y SWALLOW, D. M., «Lactose digestion and the evolutionary genetics of lactase persistence», *Human Genetics*, 124(6), 2009, págs. 579-591.
- INTERNATIONAL SHEEP GENOMICS CONSORTIUM, A. L. Archibald, N. E. Cockett, B. P. Dalrymple, T. Faraut, J. W. Kijas... y X. Xun, «The sheep genome reference sequence: A work in progress», *Animal Genetics*, 41(5), 2010, págs. 449-453.
- IRWIN, R., *Camel*, Reaktion, Londres, 2010.
- IRVING, W. y DE BONNIVILLE, W. L. E., *Knickerbocker History of New York*, Lovell, Nueva York, 1884.
- ITAN, Y., POWELL, A., BEAUMONT, M. A., BURGER, J. y THOMAS, M. G., «The origins of lactase persistence in Europe», *PLoS Computational Biology*, 5(8), 2009, págs. e1000491.
- JABLONKA, E. y LAMB, M. J., «Epigenetic inheritance in evolution», *Journal of Evolutionary Biology*, 11(2), 1998, págs. 159-183.
- , *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*, MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 2005.
- JABLONKA, E. y RAZ, G., «Transgenerational epigenetic inheritance: Prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution», *Quarterly Review of Biology*, 84(2), 2009, págs. 131-176.
- JACOBSEN, B. W., COLMAN, J. E. y REIMERS, E., «The frequency of antlerless females among Svalbard reindeer», *Rangifer*, 18(2), 2011, págs. 81-84.
- JANIS, C., «Artiodactyla Paleocology and Evolutionary Trends», en *The Evolution of Artiodactyls*,

- D. R. Prothero y S. E. Foss (eds.), Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2007, págs. 292-315.
- JANIS, C. M., THEODOR, J. M. y BOISVERT, B., «Locomotor evolution in camels revisited: A quantitative analysis of pedal anatomy and the acquisition of the pacing gait», *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(1) 2002, págs. 110-121.
- JANIS, C. M., DAMUTH, J. y THEODOR, J. M., «The origins and evolution of the North American grassland biome: The story from the hoofed mammals», *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177(1-2), 2002, págs. 183-198.
- JEFFCOTT, L., ROSSDALE, P., FREESTONE, J., FRANK, C. y TOWERS-CLARK, P., «An assessment of wastage in Thoroughbred racing from conception to 4 years of age», *Equine Veterinary Journal*, 14(3), 1982, págs. 185-198.
- JELLIFFE, D. B. y MADDOCKS, I., «Notes on ecologic malnutrition in the New Guinea Highlands», *Clinical Pediatrics*, 3(7), 1964, págs. 432-438.
- JEON, J.-T., CARLBORG, Ö., TÖRNSTEN, A., GIUFFRA, E., AMARGER, V., CHARDON, P... Y LUNDSTRÖM, K., «A paternally expressed QTL affecting skeletal and cardiac muscle mass in pigs maps to the IGF2 locus», *Nature Genetics*, 21(2), 1999, págs. 157-158.
- JOHANSSON, A., PIELBERG, G., ANDERSSON, L. y EDFORS-LILJA, I., «Polymorphism at the porcine dominant white/KIT locus influence coat colour and peripheral blood cell measures», *Animal Genetics*, 36(4), 2005, págs. 288-296.
- JOHNSON, W. E., EIZIRIK, E., PECON-SLATTERY, J., MURPHY, W. J., ANTUNES, A., TEELING, E. y O'BRIEN, S. J., «The late Miocene radiation of modern Felidae: A genetic assessment», *Science*, 311(5757), 2006, págs. 73-77.
- JOHNSTON, S. E., GRATTEN, J., BERENOS, C., PILKINGTON, J. G., CLUTTON-BROCK, T. H., PEMBERTON, J. M. y SLATE, J., «Life history trade-offs at a single locus maintain sexually selected genetic variation», *Nature*, 502, 2013, págs. 93-95.
- JONES, G., ROTHSCHILD, M. y RUVINSKY, A., «Genetic Aspects of Domestication, Common Breeds and Their Origin», en *The Genetics of the Pig* (M. F. Rothschild y A. Ruvinsky, eds.), CAB International, Wallingford, 1998, págs. 17-50.
- JOSHI, B., SINGH, A. y GANDHI, R., «Performance evaluation, conservation and improvement of Sahiwal cattle in India», *Animal Genetic Resources Information*, 31, 2001, págs. 43-54.
- JOSHI, N. R. y PHILLIPS, R. W., *Zebu Cattle of India and Pakistan*, FAO, Nueva York, 1953.
- KAMINSKI, J., RIEDEL, J., CALL, J. y TOMASELLO, M., «Domestic goats, *Capra hircus*, follow gaze direction and use social cues in an object choice task», *Animal Behaviour*, 69(1), 2005, págs. 11-18.
- KANTANEN, J., EDWARDS, C., BRADLEY, D., VIINALASS, H., THESSLER, S., IVANOVA, Z.... y STOJANOVIĆ, S.,

- «Maternal and paternal genealogy of Eurasian taurine cattle (*Bos taurus*)», *Heredity*, 103(5), 2009, págs. 404-415.
- KAVAR, T. y DOVČ, P., «Domestication of the horse: Genetic relationships between domestic and wild horses», *Livestock Science*, 116(1-3), 2008, págs. 1-14.
- KAYS, R., CURTIS, A. y KIRCHMAN, J. J., «Rapid adaptive evolution of northeastern coyotes via hybridization with wolves», *Biology Letters*, 6(1), 2010, págs. 89-93.
- KEANE, T. M., GOODSTADT, L., DANECHEK, P., WHITE, M. A., WONG, K., YALCIN, B.... y GOODSON, M., «Mouse genomic variation and its effect on phenotypes and gene regulation», *Nature*, 477(7364), 2011, págs. 289-294.
- KEHLER, J. S., DAVID, V. A., SCHÄFFER, A. A., BAJEMA, K., EIZIRIK, E., RYUGO, D. K.... y MENOTTI-RAYMOND, M., «Four independent mutations in the feline fibroblast growth factor 5 gene determine the long-haired phenotype in domestic cats», *Journal of Heredity*, 98(6), 2007, págs. 555-566.
- KELEKNA, P., *The Horse in Human History*, Cambridge University Press, Cambridge, 2009.
- KELLER, E. F., *A Feeling for the Organism: The Life and Work of Barbara McClintock* (ed. 10.º aniversario), Freeman, Nueva York, 1984.
- KENDALL, T., *Proceedings of the Ninth Conference of the International Society of Nubian Studies*, Northeastern University, Boston, 1998.
- KHALAF, S., «Camel racing in the Gulf: Notes on the evolution of a traditional cultural sport», *Anthropos*, 94(1-3), 1999, págs. 85-106.
- , «Poetics and politics and newly invented traditions in the Gulf: Camel racing in the United Arab Emirates», *Ethnology*, 39(3), 2000, págs. 243-261.
- KIDD, K. y CAVALLI-SFORZA, L., «The role of genetic drift in the differentiation of Icelandic and Norwegian cattle», *Evolution*, 28(3), 1974, pág. 381.
- KIJAS, J. W., LENSTRA, J. A., HAYES, B., BOITARD, S., PORTO NETO, L. R., SAN CRISTOBAL, M.... y otros miembros del International Sheep Genomics Consortium, «Genome-wide analysis of the world's sheep breeds reveals high levels of historic mixture and strong recent selection», *PLoS Biology*, 10(2), 2012, pág. e1001258.
- KIJAS, J. W., ORTIZ, J. S., MCCULLOCH, R., JAMES, A., BRICE, B., SWAIN, B.... y el International Goat Genome Consortium, «Genetic diversity and investigation of polledness in divergent goat populations using 52 088 SNPs», *Animal Genetics*, 44(3), 2013, págs. 325-335.
- KIM, H., LEE, T., PARK, W., LEE, J. W., KIM, J., LEE, B.-Y.... y KIM, H., «Peeling back the evolutionary layers of molecular mechanisms responsive to exercisestress in the skeletal muscle of the racing horse», *DNA Research*, 20(3), 2013, págs. 287-298.
- KIM, N., «Cultural Attitudes and Horse Technologies: A View on Chariots and Stirrups from the Eastern End of the Eurasian Continent», en *Science between Europe and Asia: Historical*

- Studies on the Transmission, Adoption and Adaptation of Knowledge*, F. Günergun y D. Raina (eds.), Springer, Nueva York, 2011, págs. 57-73.
- KIM, S.-O., ANTONACCIO, C. M., LEE, Y. K., NELSON, S. M., PARDOE, C., QUILTER, J. y ROSMAN, A., «Burials, pigs, and political prestige in Neolithic China [and comments and reply]», *Current Anthropology*, 35(2), 1994, págs. 119-141.
- KING, M.-C. y WILSON, A. C., «Evolution at two levels in humans and chimpanzees», *Science*, 188(4184), 1975, págs. 107-116.
- KIPLE, K. F. y ORNELAS, K. C., eds., *Cambridge World History of Food*, Cambridge University Press, Cambridge, 2000.
- KLINGENBERG, C. P., «Morphological integration and developmental modularity», *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 2008, págs. 115-132.
- KNIPPLE, A. y KNIPPLE, P., «Barbecue as Slow Food», en *The Slow and the Slow Cooked: Culture and Barbecue in the Mid-south* (J. R. Veteto y E. M. Maclin, eds), Vanderbilt University Press, Nashville, Tennessee, 2011, pág. 151.
- KOCH, P. L. y BARNOSKY, A. D., «Late quaternary extinctions: State of the debate», *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 2006, págs. 215-250.
- KÖHLER-ROLLEFSON, I., «About camel breeds: A reevaluation of current classification systems», *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 110(1-6), 1993, págs. 66-73.
- KRAUS, C., PAVARD, S. y PROMISLOW, D. E., «The size-life span trade-off decomposed: Why large dogs die young», *American Naturalist*, 181(4), 2013, págs. 492-505.
- KRINKE, G. J. (ed.), *The Laboratory Rat*, Academic Press, San Diego, California, 2000.
- KRUEGER, K., FLAUGER, B., FARMER, K. y MAROS, K., «Horses (*Equus caballus*) use human local enhancement cues and adjust to human attention», *Animal Cognition*, 14(2), 2011, págs. 187-201.
- KRUPNIK, I., «Reindeer pastoralism in modern Siberia: Research and survival during the time of crash», *Polar Research*, 19(1), 2000, págs. 49-56.
- KRUSKA, D., «Comparative cytoarchitectonic investigations in brains of wild and domestic pigs», *Vergleichend cytoarchitektonische Untersuchungen an Gehirnen von Wild-und Hausschweinen*, 131(4), 1970, págs. 291-324.
- , «A volumetric comparison of some visual centers in the brains of wild boars and domestic pigs», *Volumenvergleich optischer Hirnzentren bei Wild-und Hausschweinen*, 138(3), 1972, págs. 265-282.
- , «Effects of domestication on brain structure and behavior in mammals», *Human Evolution*, 3(6), 1988a, págs. 473-485.
- , «Mammalian Domestication and Its Effect on Brain Structure and Behavior», en *Intelligence*

- and Evolutionary Biology*, H. J. Jerison e I. Jerison, eds., Springer, Berlín, 1988b, págs. 211-250.
- , «The effect of domestication on brain size and composition in the mink (*Mustela vison*)», *Journal of Zoology*, 239(4), 1996, págs. 645-661.
- y RÖHRS, M., «Comparative-quantitative investigations on brains of feral pigs from the Galapagos Islands and of European domestic pigs», *Anatomy and Embryology*, 144(1), 1974, págs. 61-73.
- y STEPHAN, H., «Volumetric comparisons in allocortical brain centers of wild and domestic pigs», *Volumenvergleich allokortikaler Hirnzentren bei Wild-und Hausschweinen*, 84(3), 1973, págs. 387-415.
- KUKEKOVA, A. V., TRUT, L. N., OSKINA, I. N., KHARLAMOVA, A. V., SHIKHEVICH, S. G., KIRKNESS, E. F.... y ACLAND, G. M., «A marker set for construction of a genetic map of the silver fox (*Vulpes vulpes*)», *Journal of Heredity*, 95(3), 2004, págs. 185-194.
- KUKEKOVA, A. V., TRUT, L. N., OSKINA, I. N., JOHNSON, J. L., TEMNYKH, S. V., KHARLAMOVA, A. V.... y ACLAND, G. M., «A meiotic linkage map of the silver fox, aligned and compared to the canine genome», *Genome Research*, 17(3), 2007, págs. 387-399.
- KUKEKOVA, A. V., TRUT, L. N., CHASE, K., SHEPELEVA, D. V., VLADIMIROVA, A. V., KHARLAMOVA, A. V.... y ACLAND, G. M., «Measurement of segregating behaviors in experimental silver fox pedigrees», *Behavior Genetics*, 38(2), 2008, págs. 185-194.
- KUKEKOVA, A. V., TRUT, L. N., CHASE, K., KHARLAMOVA, A. V., JOHNSON, J. L., TEMNYKH, S. V.... y LARK, K., «Mapping loci for fox domestication: Deconstruction/ reconstruction of a behavioral phenotype», *Behavior Genetics*, 41(4), 2011, págs. 593-606.
- KUKEKOVA, A. V., TEMNYKH, S. V., JOHNSON, J. L., TRUT, L. N. y ACLAND, G. M., «Genetics of behavior in the silver fox», *Mammalian Genome*, 23(1-2), 2012, págs. 164-177.
- KUMAR, M. L. y NANKERVIS, G. A., «Experimental congenital infection with cytomegalovirus: A guinea pig model», *Journal of Infectious Diseases*, 138(5), 1978, págs. 650-654.
- KUNTZ, D. y COSTAMAGNO, S., «Relationships between reindeer and man in southwestern France during the Magdalenian», *Quaternary International*, 238(1-2), 2011, págs. 12-24.
- KÜNZL, C. y SACHSER, N., «The behavioral endocrinology of domestication: A comparison between the domestic guinea pig (*Cavia aperea f. porcellus*) and its wild ancestor, the cavy (*Cavia aperea*)», *Hormones and Behavior*, 35(1), 1999, págs. 28-37.
- KÜNZL, C., KAISER, S., MEIER, E. y SACHSER, N., «Is a wild mammal kept and reared in captivity still a wild animal?», *Hormones and Behavior*, 43(1), 2003, págs. 187-196.
- KURTÉN, B., *Pleistocene Mammals of North America*, Columbia University Press, Nueva York, 1980.
- KUSZA, S., NAGY, I., SASVÁRI, Z., STÁGEL, A., NÉMETH, T., MOLNÁR, A.... y KUKOVICS, S., «Genetic diversity

- and population structure of Tsigai and Zackel type of sheep breeds in the Central-, Eastern- and Southern-European regions», *Small Ruminant Research*, 78(1), 2008, págs. 13-23.
- KUZ'MINA, E. E., *The Prehistory of the Silk Road*, University of Pennsylvania Press, Filadelfia, 2008.
- KUZNETSOV, P., «The emergence of Bronze Age chariots in eastern Europe», *Antiquity*, 80(309), 2006, págs. 638-645.
- LAI, F., REN, J., AI, H., DING, N., MA, J., ZENG, D.... y HUANG, L., «Chinese white Rongchang pig does not have the dominant white allele of KIT but has the dominant black allele of MC1R», *Journal of Heredity*, 98(1), 2007, págs. 84-87.
- LAING, J. y LEECH, F., «The frequency of infertility in Thoroughbred mares», *Journal of Reproduction and Fertility*, Suplemento n.º 23, 1975, págs. 307310.
- LAMBERSON, W., JOHNSON, R., ZIMMERMAN, D. R. y LONG, T., «Direct responses to selection for increased litter size, decreased age at puberty, or random selection following selection for ovulation rate in swine», *Journal of Animal Science*, 69(8), 1991, págs. 3.129-3.143.
- LANGE, A., NEMESCHKAL, H. L. y MÜLLER, G. B., «Biased polyphenism in polydactylous cats carrying a single point mutation: The Hemingway model for digit novelty», *Evolutionary Biology*, 41, 2013, págs. 262-275.
- LANGLOIS, B., «Heritability of racing ability in Thoroughbreds – A review», *Livestock Production Science*, 7(6), 1980, págs. 591-605.
- LANGTON, J., *Rat: How the World's Most Notorious Rodent Clawed Its Way to the Top*, St. Martin's Press, Nueva York, 2007.
- LARSON, G. y BURGER, J., «A population genetics view of animal domestication», *Trends in Genetics*, 29(4), 2013, págs. 197-205.
- LARSON, G., DOBNEY, K., ALBARELLA, U., FANG, M., MATISOO-SMITH, E., ROBINS, J.... y WILLERSLEV, E., «Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication», *Science*, 307(5715), 2005, págs. 1.618-1.621.
- LARSON, G., CUCCHI, T., FUJITA, M., MATISOO-SMITH, E., ROBINS, J., ANDERSON, A.... y DOBNEY, K., «Phylogeny and ancient DNA of *Sus* provides insights into Neolithic expansion in Island Southeast Asia and Oceania», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104(12), 2007, págs. 4.834-4.839.
- LARSON, G., LIU, R., ZHAO, X., YUAN, J. y LI, N., «Patterns of East Asian pig domestication, migration, and turnover revealed by modern and ancient DNA», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107(17), 2010, págs. 7.686-7.691.
- LARSON, G., KARLSSON, E. K., PERRI, A., WEBSTER, M. T., HO, S. Y. W., PETERS, J.... y LINDBLAD-TOH, K., «Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109(23), 2012, págs. 8.878-8.883.

- LAUDER, G. V., «Homology, Form and Function», en *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*, B. K. Hall (ed.), Academic Press, San Diego, California, 2012, pág. 151.
- LAUFER, B., *The Reindeer and Its Domestication*, Corinthian Press, Lancaster, Pensilvania, 1917.
- LAVIOLA, G. y TERRANOVA, M. L., «The developmental psychobiology of behavioural plasticity in mice: The role of social experiences in the family unit», *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23(2), 1998, págs. 197-213.
- LAVOUÉ, S., MIYA, M., ARNEGARD, M. E., MCINTYRE, P. B., MAMONEKENE, V. y NISHIDA, M., «Remarkable morphological stasis in an extant vertebrate despite tens of millions of years of divergence», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, versión online previa a la impresión, 29 sept. 2010.
- LE DOUARIN, N. y KALACHEIM, C., *The Neural Crest*, Cambridge University Press, Cambridge, 1999.
- LEE, K. T., CHUNG, W. H., LEE, S. Y., CHOI, J. W., KIM, J., LIM, D... y KIM, T. H., «Whole-genome resequencing of Hanwoo (Korean cattle) and insight into regions of homozygosity», *BMC Genomics*, 14(1), 2013, pág. 519.
- LEESE, S. L., *A Treatise on the One-Humped Camel: In Health and Disease*, Haynes and Sons, Stamford (Inglaterra), 1927.
- LEI, C. Z., SU, R., BOWER, M. A., EDWARDS, C. J., WANG, X. B., WEINING, S... y CHEN, H., «Multiple maternal origins of native modern and ancient horse populations in China», *Animal Genetics*, 40(6), 2009, págs. 933-944.
- LEONARDI, M., GERBAULT, P., THOMAS, M. G. y BURGER, J., «The evolution of lactase persistence in Europe. A synthesis of archaeological and genetic evidence», *International Dairy Journal*, 22(2), 2012, págs. 88-97.
- LEROY, G., CALLÈDE, L., VERRIER, E., MÉRIAUX, J.-C., RICARD, A., DANCHIN-BURGE, C. y ROGNON, X., «Genetic diversity of a large set of horse breeds raised in France assessed by microsatellite polymorphism», *Genetics, Selection, Evolution: GSE*, 41(1), 2009, pág. 5.
- LETTICE, L. A., HILL, A. E., DEVENNEY, P. S. y HILL, R. E., «Point mutations in a distant sonic hedgehog *cis*-regulator generate a variable regulatory output responsible for preaxial polydactyly», *Human Molecular Genetics*, 17(7), 2008, págs. 978-985.
- LEVINA, E. S., YESAKOV, V. D. y KISSELEV, L. L., «Nikolai Vavilov: Life in the cause of science or science at a cost of life», *Comprehensive Biochemistry*, 44, 2005, págs. 345-410.
- LEVINE, M. A., «Eating horses: The evolutionary significance of hippophagy», *Antiquity*, 72, 1998, págs. 90-100.
- , «Botai and the origins of horse domestication», *Journal of Anthropological Archaeology*, 18(1), 1999, págs. 29-78.
- , «Domestication and Early History of the Horse», en *The Domestic Horse. The Evolution*,

- Development and Management of Its Behaviour*, D. S. Mills y S. M. McDonnell (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 2005, págs. 5-22.
- LEVINS, R. L. y LEWONTIN, S. R., *The Dialectical Biologist*, Harvard University Press, Cambridge (MA), 1985.
- LEWEJOHANN, L., PICKEL, T., SACHSER, N. y KAISER, S., «Wild genius – domestic fool? Spatial learning abilities of wild and domestic guinea pigs», *Frontiers in Zoology*, 7(1), 2010, pág. 9.
- LEWIN, H., «Genomic Footprints of Selection after 50 Years of Dairy Cattle Breeding», estudio presentado en la XXI Conferencia del Genoma de Plantas y Animales, 2013.
- LEWONTIN, R. y LEVINS, R., «The Problem of Lysenkoism», en H. Rose y S. Rose (eds.), *The Radicalisation of Science: Ideology of/in the Natural Sciences*, Macmillan, Londres, 1976, págs. 32-64.
- LI, J., YANG, H., LI, J. R., LI, H. P., NING, T., PAN, X. R., y ZHANG, Y. P., «Artificial selection of the melanocortin receptor 1 gene in Chinese domestic pigs during domestication», *Heredity*, 105(3), 2010, págs. 274-281.
- LINCOLN, G. A., «Biology of antlers», *Journal of Zoology*, 226(3), 1992, págs. 517-528.
- LINDEBERG, H., «Reproduction of the female ferret (*Mustela putorius furo*)», *Reproduction in Domestic Animals*, 43, 2008, págs. 150-156.
- LINDERHOLM, A. y LARSON, G., «The role of humans in facilitating and sustaining coat colour variation in domestic animals», *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 24(6-7), 2013, págs. 587-593.
- LINDGREN, G., BACKSTROM, N., SWINBURNE, J., HELLBORG, L., EINARSSON, A., SANDBERG, K.... y ELLEGREN, H., «Limited number of patriline in horse domestication», *Nature Genetics*, 36(4), 2004, págs. 335-336.
- LINDSAY, E. H., OPDYKE, N. D. y JOHNSON, N. M., «Pliocene dispersal of the horse *Equus* and late Cenozoic mammalian dispersal events», *Nature*, 287, 1980, págs. 135-138.
- LINSEELE, V., VAN NEER, W. y HENDRICKS, S., «Evidence for early cat taming in Egypt», *Journal of Archaeological Science*, 34(12), 2007, págs. 2.081-2.090.
- LIU, G. E., JENNEN, D. G., THOLEN, E., JUENGST, H., KLEINWÄCHTER, T., HÖLKER, M.... y WIMMERS, K., «A genome scan reveals QTL for growth, fatness, leanness and meat quality in a Duroc-Pietrain resource population», *Animal Genetics*, 38(3), 2007, págs. 241-252.
- LIU, G. E., HOU, Y., ZHU, B., CARDONE, M. F., JIANG, L., CELLAMARE, A.... y KEELE, J. W., «Analysis of copy number variations among diverse cattle breeds», *Genome Research*, 39, 2010, págs. 693-703.
- LIU, G. E. y BICKHART, D. M., «Copy number variation in the cattle genome», *Functional & Integrative Genomics*, 12(4), 2012, págs. 609-624.
- LOBBAN, R. A., «Pigs in ancient Egypt», *MASCA Research Papers in Science and Archaeology*, 15, 1998, págs. 137-147.

- LOBELL, J. A. y POWELL, E. A., «More than man's best friend», *Archaeology*, 63(5), 2010, págs. 26-35.
- LOCKARD, R. B., «The albino rat: A defensible choice or a bad habit?», *American Psychologist*, 23(10), 1968, pág. 734.
- LODÉ, T., «Conspecific tolerance and sexual segregation in the use of space and habitats in the European polecat», *Acta Theriologica*, 41(2), 1996, págs. 171-176.
- , «Kin recognition versus familiarity in a solitary mustelid, the European polecat (*Mustela putorius*)», *Comptes Rendus Biologies*, 331(3), 2008, págs. 248-254.
- LOFTUS, R., MACHUGH, D., BRADLEY, D., SHARP, P. y CUNNINGHAM, P., «Evidence for two independent domestications of cattle», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 91, 1994, págs. 2.757-2.761.
- LORD, K., FEINSTEIN, M., SMITH, B. y COPPINGER, R., «Variation in reproductive traits of members of the genus *Canis* with special attention to the domestic dog (*Canis familiaris*)», *Behavioural Processes*, 92, 2013, págs. 131-142.
- LORENZEN, E. D., NOGUÉS-BRAVO, D., ORLANDO, L., WEINSTOCK, J., BINLADEN, J., MARSKE, K. A... y NIELSEN, R., «Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans», *Nature*, 479 (7373), 2011, págs. 359-364.
- LOSEY, R. J., BAZALIISKII, V. I., GARVIE-LOK, S., GERMONPRÉ, M., LEONARD, J. A., ALLEN, A. L... y SABLIN, M. V., «Canids as persons: Early Neolithic dog and wolf burials, Cis-Baikal, Siberia», *Journal of Anthropological Archaeology*, 30(2), 2011, págs. 174-189.
- LUDWIG, A., PRUVOST, M., REISSMANN, M., BENECKE, N., BROCKMANN, G., CASTAÑOS, P... y HOFREITER, M., «Coat color variation at the beginning of horse domestication», *Science*, 324(5926), 2009, pág. 485.
- LUIKART, G., GIELLY, L., EXCOFFIER, L., VIGNE, J., BOUVET, J., y TABERLET, P., «Multiple maternal origins and weak phylogeographic structure in domestic goats», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98, 2001, págs. 5.927-5.932.
- LUIKART, G., FERNANDEZ, H., MASHKOUR, M., ENGLAND, P. R. y TABERLET, P., «Origins and diffusion of domestic goats inferred from DNA markers», en *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, M. A. Zeder, D. G. Bradley, E. Emshwiller y B. D. Smith (eds.), University of California Press, Berkeley, 2006, págs. 294-305.
- LYNCH, M., «The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression», *Evolution*, 45(3), 1991, págs. 622-629.
- LYONS, L. A., IMES, D. L., RAH, H. C. y GRAHN, R. A., «Tyrosinase mutations associated with Siamese and Burmese patterns in the domestic cat (*Felis catus*)», *Animal Genetics*, 36(2), 2005, págs. 119-126.
- MACCLINTOCK, D., *Natural History of Raccoons*, Scribner, Nueva York, 1981.

- MACDONALD, D. W., «The ecology of carnivore social behaviour», *Nature*, 301(5899), 1983, págs. 379-384.
- y CARR, G., «Variation in Dog Society: Between Resource Dispersion and Social Flux», en *The Domestic Dog, Its Evolution, Behaviour, and Interactions with People* (J. Serpell, ed.), Cambridge University Press, Cambridge, 1995, págs. 199-216.
- MACFADDEN, B. J., «Cladistic analysis of primitive equids, with notes on other perissodactyls», *Systematic Biology*, 25(1), 1976, págs. 1-14.
- , «Fossil horses – Evidence for evolution», *Science*, 307(5716), 2005, págs. 1.728-1.730.
- y HULBERT, R. C., «Explosive speciation at the base of the adaptive radiation of Miocene grazing horses», *Nature*, 336(6198), 1988, págs. 466-468.
- MACFADDEN, B. J., OVIEDO, L. H., SEYMOUR, G. M. y ELLIS, S., «Fossil horses, orthogenesis, and communicating evolution in museums», *Evolution: Education and Outreach*, 5(1), 2012, págs. 29-37.
- MACHUGH, D. E., SHRIVER, M. D., LOFTUS, R. T., CUNNINGHAM, P. y BRADLEY, D. G., «Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*)», *Genetics*, 146(3), 1997, págs. 1.071-1.086.
- MACKINNON, M., «Sick as a dog: Zooarchaeological evidence for pet dog health and welfare in the Roman world», *World Archaeology*, 42(2), 2010, págs. 290-309.
- MAGEE, D., MEGHEN, C., HARRISON, S., TROY, C., CYMBRON, T., GAILLARD, C... y BRADLEY, D., «A partial African ancestry for the Creole cattle populations of the Caribbean», *Journal of Heredity*, 93(6), 2002, págs. 429-432.
- MAKAREWICZ, C. y TUROSS, N., «Finding fodder and tracking transhumance: Isotopic detection of goat domestication processes in the Near East», *Current Anthropology*, 53(4), 2012, págs. 495-505.
- MÁLEK, J., *The Cat in Ancient Egypt*, University of Pennsylvania Press, Filadelfia, 1997.
- MANWELL, C. y BAKER, C., «Chemical classification of cattle. 2. Phylogenetic tree and specific status of the Zebu», *Animal Blood Groups and Biochemical Genetics*, 11(2), 1980, págs. 151-162.
- MAREAN, C. W., «A critique of the evidence for scavenging by Neandertals and early modern humans: New data from Kobeh Cave (Zagros Mountains, Iran) and Die Kelders Cave 1 Layer 10 (South Africa)», *Journal of Human Evolution*, 35(2), 1998, págs. 111-136.
- MARETTO, F., RAMLJAK, J., SBARRA, F., PENASA, M., MANTOVANI, R., IVANKOVIĆ, A. y BITTANTE, G., «Genetic relationships among Italian and Croatian Podolian cattle breeds assessed by microsatellite markers», *Livestock Science*, 150(1-3), 2012, págs. 256-264.
- MARKUSSON, E. y FOLSTAD, I., «Reindeer antlers: Visual indicators of individual quality?», *Oecologia*, 110(4), 1997, págs. 501-507.
- MASELLI, V., POLESE, G., LARSON, G., RAIA, P., FORTE, N., RIPPA, D. y FULGIONE, D., «A dysfunctional sense

- of smell: The irreversibility of olfactory evolution in free-living pigs», *Evolutionary Biology*, 41, 2014, págs. 229-239.
- MATTHEE, C. A. y DAVIS, S. K., «Molecular insights into the evolution of the family Bovidae: A nuclear DNA perspective», *Molecular Biology and Evolution*, 18(7), 2001, págs. 1.220-1.230.
- MAUDET, C., LUIKART, G. y TABERLET, P., «Genetic diversity and assignment tests among seven French cattle breeds based on microsatellite DNA analysis», *Journal of Animal Science*, 80(4), 2002, págs. 942-950.
- MAYER, J. J. y BRISBIN, I. L., *Wild Pigs in the United States: Their History, Comparative Morphology, and Current Status*, University of Georgia Press, Athens, Georgia, 2008.
- MAYR, E., «Lamarck revisited», *Journal of the History of Biology*, 5(1), 1972, págs. 55-94.
- MAZZULLO, N., «More than Meat on the Hoof? Social Significance of Reindeer among Finnish Saami in a Rationalized Pastoralist Economy», en *Good to Eat, Good to Live With: Nomads and Animals in Northern Eurasia and Africa*, F. Stammer y H. Takakura (eds.), Northeast Asian Study Series 11, Center for Northeast Asia Studies, Tohoku University, Sendai, 2010, págs. 101-122.
- MCCLINTOCK, B., *The Collected Papers of Barbara McClintock*, Garland, Nueva York, 1987.
- MCCORMICK, M., «Rats, communications, and plague: Toward an ecological history», *Journal of Interdisciplinary History*, 34(1), 2003, págs. 1-25.
- MCDOWELL, R., «Crossbreeding in tropical areas with emphasis on milk, health, and fitness», *Journal of Dairy Science*, 68(9), 1985, págs. 2.418-2.435.
- MCGINNITY, P., PRODÖHL, P., FERGUSON, A., HYNES, R., MAOILÉIDIGH, N. O., BAKER, N... y ROGAN, G., «Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon», *Proceedings of the Royal Society. Series B: Biological Sciences*, 270(1532), 2003, págs. 2.443-2.450.
- MCGIVNEY, B. A., BROWNE, J. A., FONSECA, R. G., KATZ, L. M., MACHUGH, D. E., WHISTON, R. y HILL, E. W., «MTSN genotypes in Thoroughbred horses influence skeletal muscle gene expression and racetrack performance», *Animal Genetics*, 43(6), 2012, págs. 810-812.
- MCMIKEN, D., «Ancient origins of horsemanship», *Equine Veterinary Journal*, 22(2), 1990, págs. 73-78.
- MEADOWS, J. R. S., LI, K., KANTANEN, J., TAPIO, M., SIPOS, W., PARDESHI, V... y KIJAS, J. W., «Mitochondrial sequence reveals high levels of gene flow between breeds of domestic sheep from Asia and Europe», *Journal of Heredity*, 96(5), 2005, págs. 494-501.
- MEADOWS, J. R. S., CEMAL, I., KARACA, O., GOOTWINE, E. y KIJAS, J. W., «Five ovine mitochondrial lineages identified from sheep breeds of the Near East», *Genetics*, 175(3), 2007, págs. 1.371-1.379.
- MEADOWS, J. R. S., HIENDLEDER, S. y KIJAS, J. W., «Haplogroup relationships between domestic and

- wild sheep resolved using a mitogenome panel», *Heredity*, 106(4), 2011, págs. 700-706.
- MEGENS, H.-J., CROOIJMANS, R., SAN CRISTOBAL, M., HUI, X., LI, N., y GROENEN, M., «Biodiversity of pig breeds from China and Europe estimated from pooled DNA samples: Differences in microsatellite variation between two areas of domestication», *Genetics, Selection, Evolution: GSE*, 40(1), 2008, págs. 103-128.
- MEGGITT, M. J., «“Pigs are our hearts” The Te exchange cycle among the Mae Enga of New Guinea», *Oceania*, 44(3), 1974, págs. 165-203.
- MEIRI, M., LISTER, A. M., COLLINS, M. J., TUROSS, N., GOEBEL, T., BLOCKLEY, S.... y BARNES, I., «Faunal record identifies Bering isthmus conditions as constraint to end-Pleistocene migration to the New World», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 281(1776), 2014, pág. 2.013-2.067.
- MENDL, M. y HARCOURT, R., «Individuality in the Domestic Cat: Origins, Development and Stability», en *The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour* (2.^a ed., D. C. Turner y P. Bateson, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 2000, págs. 47-64.
- MENOTTI-RAYMOND, M., DAVID, V. A., LYONS, L. A., SCHÄFFER, A. A., TOMLIN, J. F., HUTTON, M. K. y O'BRIEN, S. J., «A genetic linkage map of microsatellites in the domestic cat (*Felis catus*)», *Genomics*, 57(1), 1999, págs. 9-23.
- MENOTTI-RAYMOND, M., DAVID, V. A., SCHÄFFER, A. A., STEPHENS, R., WELLS, D., KUMAR-SINGH, R.... y NARFSTRÖM, K., «Mutation in *CEP290* discovered for cat model of human retinal degeneration», *Journal of Heredity*, 98(3), 2007, págs. 211-220.
- MENOTTI-RAYMOND, M., DAVID, V. A., SCHÄFFER, A. A., TOMLIN, J. F., EIZIRIK, E., PHILLIP, C.... y O'BRIEN, S. J., «An autosomal genetic linkage map of the domestic cat, *Felis silvestris catus*», *Genomics*, 93(4), 2009, págs. 305-313.
- MENOTTI-RAYMOND, M., DAVID, V. A., PFLUEGER, S., ROELKE, M. E., KEHLER, J., O'BRIEN, S. J. y NARFSTRÖM, K., «Widespread retinal degenerative disease mutation (rdAc) discovered among a large number of popular cat breeds», *Veterinary Journal*, 186(1), 2010, págs. 32-38.
- MEREDITH, R., JANECKA, J., GATESY, J., RYDER, O., FISHER, C., TEELING, E.... y MURPHY, W., «Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg extinction on mammal diversification», *Science*, 334(6055), 2011, págs. 521-524.
- MESS, A., «The guinea pig placenta: Model of placental growth dynamics», *Placenta*, 28(8), 2007, págs. 812-815.
- MICHLER, F. y HOHMANN, U., «Investigations on the Ethological Adaptations of the Raccoon (*Procyon lotor* L., 1758) in the Urban Habitat Using the Example of the City of Kassel, North Hessen (Germany), and the Resulting Conclusions for Conflict Management», estudio presentado en el XXVII CONGRESO DE LA IUGB en Hannover (Alemania), 2005.
- MIHLBACHLER, M. C., RIVALS, F., SOLOUNIAS, N. y SEMPREBON, G. M., «Dietary change and evolution of

- horses in North America», *Science*, 331(6021), 2011, págs. 1.178-1.181.
- MILLER, R. A., HARPER, J. M., DYSKO, R. C., DURKEE, S. J. y AUSTAD, S. N., «Longer lifespans and delayed maturation in wild-derived mice», *Experimental Biology and Medicine*, 227(7), 2002, págs. 500-508.
- MILNER, J., ELSTON, D. y ALBON, S., «Estimating the contributions of population density and climatic fluctuations to interannual variation in survival of Soay sheep», *Journal of Animal Ecology*, 68(6), 1999, págs. 1.235-1.247.
- MIRETTI, M., DUNNER, S., NAVES, M., CONTEL, E. y FERRO, J., «Predominant African-derived mtDNA in Caribbean and Brazilian Creole cattle is also found in Spanish cattle (*Bos taurus*)», *Journal of Heredity*, 95(5), 2004, págs. 450-453.
- MIROL, P., GIOVAMBATTISTA, G., LIRÓN, J. y DULOUT, F., «African and European mitochondrial haplotypes in South American Creole cattle», *Heredity*, 91(3), 2003, págs. 248-254.
- MIROV, N., «Notes on the domestication of reindeer», *American Anthropologist*, 47(3), 1945, págs. 393-408.
- MITTEROECKER, P. y BOOKSTEIN, F., «The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration», *Systematic Biology*, 56(5), 2007, págs. 818-836.
- MIZELLE, B., *Pig*, Reaktion Books, Londres, 2011.
- MONA, S., RANDI, E. y TOMMASEO-PONZETTA, M., «Evolutionary history of the genus *Sus* inferred from cytochrome b sequences», *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(2), 2007, págs. 757-762.
- MOORE, C. C., *The Night before Christmas: (A Visit from St. Nicholas)*, Courier Dover, Nueva York, 1934.
- MOOREY, P. R. S., «The emergence of the light, horse-drawn chariot in the Near East c. 2000-1500 BC», *World Archaeology*, 18(2), 1986, págs. 196-215.
- MORADI, M. H., NEJATI-JAVAREMI, A., MORADI-SHAHRBABAK, M., DODDS, K. G. y MCEWAN, J. C., «Genomic scan of selective sweeps in thin and fat tail sheep breeds for identifying of candidate regions associated with fat deposition», *BMC Genetics* 13(1), 2012, pág. 10.
- MORALES, E., *The Guinea Pig: Healing, Food, and Ritual in the Andes*, University of Arizona Press, Tucson, 1995.
- MOREY, D. F., «Size, shape and development in the evolution of the domestic dog», *Journal of Archaeological Science*, 19(2), 1992, págs. 181-204.
- , «The early evolution of the domestic dog», *American Scientist*, 82(4), 1994, págs. 336-347.
- , «Burying key evidence: The social bond between dogs and people», *Journal of Archaeological Science*, 33(2), 2006, págs. 158-175.
- MORGAN, C. L., *Habit and Instinct*, E. Arnold, Londres, 1896.
- MORRIS, D., *Cat Breeds of the World*, Viking, Nueva York, 1999.

- , *Dogs: The Ultimate Dictionary of Over 1,000 Dog Breeds*, Trafalgar Square, North Pomfret, Vermont, 2002.
- MORRIS, L. H. A. y ALLEN, W. R., «Reproductive efficiency of intensively managed Thoroughbred mares in Newmarket», *Equine Veterinary Journal*, 34(1), 2002, págs. 51-60.
- MORTON, A. J. y AVANZO, L., «Executive decision-making in the domestic sheep», *PLoS One*, 6(1), 2011, pág. e15752.
- MOSTARD, K., GOODWIN, D., MCGREEVY, P., LEVINE, M. y WENDELAAR BONGA, S. «Initial Evidence of Behavioural Paedomorphosis in Horses», en *Universities Federation for Animal Welfare (UFAW) International Symposium 2009: Darwinian Selection, Selective Breeding and the Welfare of Animals, Bristol, UK, 22–23 Jun 2009*, UFAW, Bristol, 2009.
- MUIGAI, A. W. T. y HANOTTE, O., «The origin of African sheep: Archaeological and genetic perspectives», *African Archaeological Review*, 30(1), 2013, págs. 39-50.
- MUKESH, M., SODHI, M., BHATIA, S. y MISHRA, B., «Genetic diversity of Indian native cattle breeds as analysed with 20 microsatellite loci», *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 121(6), 2004, págs. 416-424.
- MÜLLER-WILLE, L., HEINRICH, D., LEHTOLA, V.-P., AIKIO, P., KONSTANTINOV, Y. y VLADIMIROVA, V., «Dynamics in Human-Reindeer Relations: Reflections on Prehistoric, Historic and Contemporary Practices in Northernmost Europe», en *Reindeer Management in Northernmost Europe*, B. C. Forbes, M. Bølter, L. Müller-White, J. Hukkinen, F. Müller, N. Gunsley e Y. Konstantinov (eds.), Ecological Studies, 184, Springer, Berlín, 2006, págs. 27-45.
- MUNRO, N., «Zooarchaeological measures of hunting pressure and occupation intensity in the Natufian», *Current Anthropology*, 45(S4), 2004, pág. S5-34.
- MURRAY, C., HUERTA-SÁNCHEZ, E., CASEY, F. y BRADLEY, D. G., «Cattle demographic history modelled from autosomal sequence variation», *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 365(1552), 2010, págs. 2.531-2.539.
- NABHAN, G. P., «Camel whisperers: Desert nomads crossing paths», *Journal of Arizona History*, 49(2), 2008, págs. 95-118.
- NADERI, S., REZAEI, H.-R., TABERLET, P., ZUNDEL, S., RAFAT, S.-A., NAGHASH, H.-R. y para el Econogene Consortium, «Large-scale mitochondrial DNA analysis of the domestic goat reveals six haplogroups with high diversity», *PLoS One*, 2(10), 2007, pág. e1.012.
- NADERI, S., REZAEI, H.-R., POMPANON, F., BLUM, M. G. B., NEGRINI, R., NAGHASH, H.R... Y TABERLET, P., «The goat domestication process inferred from largescale mitochondrial DNA analysis of wild and domestic individuals», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105(46), 2008, págs. 17.659-17.664.
- NAGY, P., SKIDMORE, J. y JUHASZ, J., «Use of assisted reproduction for the improvement of milk

- production in dairy camels (*Camelus dromedarius*)», *Animal Reproduction Science*, 136(3), 2013, págs. 205-210.
- NATOLI, E. y DE VITO, E., «Agonistic behaviour, dominance rank and copulatory success in a large multi-male feral cat, *Felis catus* L., colony in central Rome», *Animal Behaviour*, 42(2), 1991, págs. 227-241.
- NAUMENKO, E. V., POPOVA, N. K., NIKULINA, E. M., DYGALO, N. N., SHISHKINA, G. T., BORODIN, P. M. y MARKEL, A. L., «Behavior, adrenocortical activity, and brain monoamines in Norway rats selected for reduced aggressiveness towards man», *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 33(1), 1989, págs. 85-91.
- NEGRINI, R., NIJMAN, I., MILANESI, E., MOAZAMI-GOUDARZI, K., WILLIAMS, J., ERHARDT, G... y BRADLEY, D., «Differentiation of European cattle by AFLP fingerprinting», *Animal Genetics*, 38(1), 2007, págs. 60-66.
- NEWSOME, A., CORBETT, L. y CARPENTER, S., «The identity of the dingo I. Morphological discriminants of dingo and dog skulls», *Australian Journal of Zoology*, 28(4), 1980, págs. 615-625.
- NICASTRO, N., «Perceptual and acoustic evidence for species-level differences in meow vocalizations by domestic cats (*Felis catus*) and African wild cats (*Felis silvestris lybica*)», *Journal of Comparative Psychology*, 118(3), 2004, págs. 287.
- NICHOLAS, T., BAKER, C., EICHLER, E. y AKEY, J., «A high-resolution integrated map of copy number polymorphisms within and between breeds of the modern domesticated dog», *BMC Genomics*, 12(1), 2011, págs. 414.
- NIKITIN, S. V., YUDIN, N. N., KNYAZEV, S. P., AITNAZAROV, R. B., BEKENEV, V. A., DEEVA, V. S... y ERMOLAEV, V. I., «Differentiation of wild boar and domestic pig populations based on the frequency of chromosomes carrying endogenous retroviruses», *Natural Science*, 2(6), 2010, págs. 527-534.
- NISKANEN, A. K., HAGSTROM, E., LOHI, H., RUOKONEN, M., ESPARZA-SALAS, R., ASPI, J. y SAVOLAINEN, P., «MHC variability supports dog domestication from a large number of wolves: High diversity in Asia», *Heredity*, 110(1), 2013, págs. 80-85.
- NOBIS, G., «Problems of the Early Husbandry of Domestic Animals in Northern Germany and Denmark», en *Proceedings of the 18th International Symposium on Archaeometry and Archaeological Prospection, Bonn, 14-17 March 1978*, Archaeo-Physika 10, Rheinland-Verlag, Colonia, 1979.
- NOLAN, P. M., SOLLARS, P. J., BOHNE, B. A., EWENS, W. J., PICKARD, G. E. y BUĆAN, M., «Heterozygosity mapping of partially congenic lines: Mapping of a semidominant neurological mutation, Wheels (Whl), on mouse chromosome 4», *Genetics*, 140(1), 1995, págs. 245-254.
- NOWAK, M. A., BOERLIJST, M. C., COOKE, J. y SMITH, J. M., «Evolution of genetic redundancy», *Nature*, 387, 1997, págs. 167-171.
- O'BRIEN, S. J. y NASH, W. G., «Genetic mapping in mammals: Chromosome map of domestic cat»,

- Science*, 216(4543), 1982, págs. 257-265.
- O'BRIEN, S. J., MENOTTI-RAYMOND, M., MURPHY, W. J., NASH, W. G., WIENBERG, J., STANYON, R... y GRAVES, J. A. M., «The promise of comparative genomics in mammals», 1999, *Science*, 286(5439), 1999, págs. 458-481.
- O'BRIEN, S. J. y JOHNSON, W. E., «The evolution of cats», *Scientific American*, 297(1), 2007, págs. 68-75.
- O'BRIEN, S. J., JOHNSON, W., DRISCOLL, C., PONTIUS, C., PECON-SLATTERY, J. y MENOTTI-RAYMOND, M., «State of cat genomics», *Trends in Genetics*, 24(6), 2008, págs. 268-279.
- OKSANEN, A., NIEMINEN, M., SOVERI, T. y KUMPULA, K., «Oral and parenteral administration of ivermectin to reindeer», *Veterinary Parasitology*, 41(3), 1992, págs. 241-427.
- OLSEN, S. L., «Early Horse Domestication on the Eurasian Steppe», en *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, M. A. Zeder, D. Bradley, E. Emshwiller y B. D. Smith (eds.), University of California Press, Berkeley, 2006, págs. 245-269.
- OPPENHEIMER, S., «The “Express Train from Taiwan to Polynesia”: On the congruence of proxy lines of evidence», *World Archaeology*, 36(4), 2004, págs. 591-600.
- y RICHARDS, M., «Fast trains, slow boats, and the ancestry of the Polynesian Islanders», *Science Progress*, 84(3), 2001, págs. 157-181.
- O'REGAN, H. J. y KITCHENER, A. C., «The effects of captivity on the morphology of captive, domesticated and feral mammals», *Mammal Review*, 35(3-4), 2005, págs. 215-230.
- ORLANDO, L., METCALF, J. L., ALBERDI, M. T., TELLES-ANTUNES, M., BONJEAN, D., OTTE, M... y MORELLO, F., «Revising the recent evolutionary history of equids using ancient DNA», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106(51), 2009, págs. 21.754-21.759.
- OSBORN, H. F., «A mode of evolution requiring neither natural selection nor the inheritance of acquired characters», *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 15, 1896, págs. 141-142.
- OSKARSSON, M. C. R., KLÜTSCH, C. F. C., BOONYAPRAKOB, U., WILTON, A., TANABE, Y. y SAVOLAINEN, P., «Mitochondrial DNA data indicate an introduction through Mainland Southeast Asia for Australian dingoes and Polynesian domestic dogs», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 279 (1730), 2012, págs. 967-974.
- OSKINA, I., PLYUSNINA, I. y SYSOLETINA, A. Y., «Effect of selection for behavior on the pituitary-adrenal function of norway rats *Rattus norvegicus* in postnatal ontogeny», *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 36(2), 2000, págs. 161-169.
- OSKINA, I., PRASOLOVA, L., PLYUSNINA, I. y TRUT, L., «Role of glucocorticoids in coat depigmentation in animals selected for behavior», *Cytology and Genetics*, 44(5), 2010, págs. 286-293.
- OTTE, M., BIGLARI, F., FLAS, D., SHIDRANG, S., ZWYNS, N., MASHKOUR, M... y RADU, V., «The Aurignacian

- in the Zagros region: New research at Yafteh Cave, Lorestan, Iran», *Antiquity*, 81(311), 2007, págs. 82-96.
- OTTONI, C., GIRDLAND FLINK, L., EVIN, A., GEÖRG, C., DE CUPERE, B., VAN NEER, W. Y LARSON, G., «Pig domestication and human-mediated dispersal in western Eurasia revealed through ancient DNA and geometric morphometrics», *Molecular Biology and Evolution*, 30(4), 2013, págs. 824-832.
- OUTRAM, A. K., STEAR, N. A., BENDREY, R., OLSEN, S., KASPAROV, A., ZAIBERT, V... Y EVERSHERD, R. P., «The earliest horse harnessing and milking», *Science*, 323(5919), 2009, págs. 1.332-1.335.
- OUTRAM, A. K., STEAR, N. A., KASPAROV, A., USMANOVA, E. Y EVERSHERD, R. P., «Horses for the dead: Funerary foodways in Bronze Age Kazakhstan», *Antiquity*, 85(327), 2011, págs. 116-128.
- PACKER, C., «Sexual dimorphism: The horns of African antelopes», *Science*, 221(4616), 1983, págs. 1.191-1.193.
- PANKSEPP, J., *Affective Neuroscience: The Foundations of Human and Animal Emotions*, Oxford University Press, Nueva York, 1998.
- PANTALACCI, S., CHAUMOT, A., BENOÎT, G., SADIÉ, A., DELSUC, F., DOUZERY, E. J. P. Y LAUDET, V., «Conserved features and evolutionary shifts of the EDA signaling pathway involved in vertebrate skin appendage development», *Molecular Biology and Evolution*, 25(5), 2008, págs. 912-928.
- PARÉS-CASANOVA, P. M., «Sexual size dimorphism in swine denies Rensch's rule», *Asian Journal of Agriculture and Food Sciences*, 1(4), 2013, págs. 112-118.
- PARISET, L., MARIOTTI, M., NARDONE, A., SOYSAL, M. I., OZKAN, E., WILLIAMS, J. L.... Y VALENTINI, A., «Relationships between Podolic cattle breeds assessed by single nucleotide polymorphisms (SNPs) genotyping», *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 127(6), 2010, págs. 481-488.
- PARKER, H. G., KIM, L. V., SUTTER, N. B., CARLSON, S., LORENTZEN, T. D., MALEK, T. B.... Y KRUGLYAK, L., «Genetic structure of the purebred domestic dog», *Science*, 304(5674), 2004, págs. 1.160-1.164.
- PARKER, H. G., VONHOLDT, B. M., QUIGNON, P., MARGULIES, E. H., SHAO, S., MOSHER, D. S.... Y OSTRANDER, E. A., «An expressed *Fgf4* retrogene is associated with breed-defining chondrodysplasia in domestic dogs», *Science*, 325(5943), 2009, págs. 995-998.
- PARKER, H. G., SHEARIN, A. L. Y OSTRANDER, E. A., «Man's best friend becomes biology's best in show: Genome analyses in the domestic dog», *Annual Review of Genetics*, 44(1), 2010, págs. 309-336.
- PATOU-MATHIS, M., «Neanderthal subsistence behaviours in Europe», *International Journal of Osteoarchaeology*, 10(5), 2000, págs. 379-395.
- PELLECCHIA, M., NEGRINI, R., COLLI, L., PATRINI, M., MILANESI, E., ACHILLI, A.... Y AJMONE-MARSAN, P., «The mystery of Etruscan origins: Novel clues from *Bos taurus* mitochondrial DNA»,

- Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 274(1614), 2007, págs. 1.175-1.179.
- PEMBERTON, J. M., SMITH, J. A., COULSON, T. N., MARSHALL, T. C., SLATE, J., PATERSON, S.... y SNEATH, P., «The maintenance of genetic polymorphism in small island populations: Large mammals in the Hebrides [and discussion]», *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 351 (1341), 1996, págs. 745-752.
- PEREIRA, F., DAVIS, S. J., PEREIRA, L., MCEVOY, B. y AMORIN, A., «Genetic signatures of a Mediterranean influence in Iberian Peninsula sheep husbandry», *Molecular Biology and Evolution*, 23(7), 2006, págs. 1.420-1.426.
- PÉREZ-PARDAL, L., ROYO, L. J., BEJA-PEREIRA, A., CHEN, S., CANTET, R. J., TRAORÉ, A.... y FERNÁNDEZ, I., «Multiple paternal origins of domestic cattle revealed by Y-specific interspersed multilocus microsatellites», *Heredity*, 105(6), 2010a, págs. 511-519.
- PÉREZ-PARDAL, L., ROYO, L. J., BEJA-PEREIRA, A., CURIK, I., TRAORÉ, A., FERNÁNDEZ, I.... y GOYACHE, F., «Y-specific microsatellites reveal an African subfamily in taurine (*Bos taurus*) cattle», *Animal Genetics*, 41(3), 2010b, págs. 232-241.
- PERKINS, A. y ROSELLI, C. E., «The ram as a model for behavioral neuroendocrinology», *Hormones and Behavior*, 52(1), 2007, págs. 70-77.
- PETER, C., BRUFORD, M., PEREZ, T., DALAMITRA, S., HEWITT, G., ERHARDT, G. y el Econogene Consortium, «Genetic diversity and subdivision of 57 European and Middle-Eastern sheep breeds», *Animal Genetics*, 38(1), 2007, págs. 37-44.
- PETERS, J., «The dromedary: Ancestry, history of domestication and medical treatment in early historic times», *Tierärztliche Praxis. Ausgabe G, Grosstiere/Nutztiere*, 25(6), 1997, págs. 559-565.
- y VON DEN DRIESCH, A., «The two-humped camel (*Camelus bactrianus*): New light on its distribution, management and medical treatment in the past», *Journal of Zoology*, 242(4), 1997, págs. 651-679.
- HELMER, D. y SAÑA SEGUI, M., «Early animal husbandry in the Northern Levant», *Paléorient*, 25(2), 1999, págs. 27-48.
- PETERSEN, J. L., MICKELSON, J. R., RENDAHL, A. K., VALBERG, S. J., ANDERSSON, L. S., AXELSSON, J.... y BORGES, A. S., «Genome-wide analysis reveals selection for important traits in domestic horse breeds», *PLoS Genetics*, 9(1), 2013, pág. e1003211.
- PFAU, T., HINTON, E., WHITEHEAD, C., WIKTOROWICZ-CONROY, A. y HUTCHINSON, J. R., «Temporal gait parameters in the alpaca and the evolution of pacing and trotting locomotion in the Camelidae», *Journal of Zoology*, 283(3) 2011, págs. 193-202.
- PIETERS, A., VAN MARLE-KÖSTER, E., VISSER, C. y KOTZE, A., «South African developed meat type goats:

- A forgotten animal genetic resource?», *Animal Genetic Resources Information*, 44, 2009, págs. 33-43.
- PIGIÈRE, F., VAN NEER, W., ANSIEAU, C. y DENIS, M., «New archaeozoological evidence for the introduction of the guinea pig to Europe», *Journal of Archaeological Science*, 39(4), 2012, págs. 1.020-1.024.
- PIGLIUCCI, M., *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2001.
- , «Evolution of phenotypic plasticity: Where are we going now?», *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9), 2005, págs. 481-486.
- , Do we need an extended evolutionary synthesis?, *Evolution*, 61(12), 2007, págs. 2.743-2.749.
- y PRESTON, K. (eds.), *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*, Oxford University Press, Oxford, 2004.
- y MULLER, G. B., *Evolution, the Extended Synthesis*, MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 2010.
- PINHASI, R., FORT, J. y AMMERMAN, A. J., «Tracing the origin and spread of agriculture in Europe», *PLoS Biology*, 3(12), 2005, pág. e410.
- PIRASTRU, M., MULTINEDDU, C., MEREU, P., SANNAI, M., EL SHERBINI, E. S., HADJISTERKOTIS, E... y MASALA, B., «The sequence and phylogenesis of the α -globin genes of Barbary sheep (*Ammotragus lervia*), goat (*Capra hircus*), European mouflon (*Ovis aries musimon*) and Cyprus mouflon (*Ovis aries ophion*)», *Comparative Biochemistry and Physiology. D, Genomics and Proteomics*, 4(3), 2009, págs. 168-173.
- PITRA, C., FICKEL, J., MEIJAARD, E. y GROVES, C., «Evolution and phylogeny of Old World deer», *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33(3), 2004, págs. 880-895.
- PLUMMER, D. B., *In Pursuit of Coney*, Coch-y-Bonddu Books, Machynlleth, Gales, 2001.
- PLYUSNINA, I. Z. y OSKINA, I. N., «Behavioral and adrenocortical responses to open-field test in rats selected for reduced aggressiveness toward humans», *Physiology & Behavior*, 61(3), 1997, págs. 381-385.
- PLYUSNINA, I. Z., SOLOV'EVA, M. Y. y OSKINA, I. N., «Effect of domestication on aggression in gray Norway rats», *Behavior Genetics*, 41(4), 2011, págs. 583-592.
- POLÁK, J. y FRYNTA, D., «Sexual size dimorphism in domestic goats, sheep, and their wild relatives», *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(4), 2009, págs. 872-883.
- , «Patterns of sexual size dimorphism in cattle breeds support Rensch's rule», *Evolutionary Ecology*, 24(5), 2010, págs. 1.255-1.266.
- PONTIUS, J. U., MULLIKIN, J. C., SMITH, D. R., LINDBLAD-TOH, K., GNERRE, S., CLAMP, M... y MCKERNAN, K., «Initial sequence and comparative analysis of the cat genome», *Genome Research*, 17(11), 2007, págs. 1.675-1.689.

- POOLE, T. B., «Some behavioural differences between the European polecat, *Mustela putorius*, the ferret, *M. furo*, and their hybrids», *Journal of Zoology*, 166(1), 1972, págs. 25-35.
- POTTS, D., «Camel hybridization and the role of *Camelus bactrianus* in the ancient Near East», *Journal of the Economic and Social History of the Orient*, 47(2), 2004, págs. 143-165.
- PORTER, V., *Pigs: A Handbook to the Breeds of the World*, Comstock, Ithaca, Nueva York, 1993.
- PORTO-NETO, L. R., SONSTEGARD, T. S., LIU, G. E., BICKHART, D. M., DA SILVA, M. V., MACHADO, M. A.... y VAN TASSELL, C. P., «Genomic divergence of zebu and taurine cattle identified through high-density SNP genotyping», *BMC Genomics*, 14(1), 2013, pág. 876.
- PRANGE, S., GEHRT, S. D. y WIGGERS, E. P., «Demographic factors contributing to high raccoon densities in urban landscapes», *Journal of Wildlife Management*, 67(2), 2003, págs. 324-333.
- PRATES, L., PREVOSTI, F. J. y BERÓN, M., «First records of prehispanic dogs in southern South America (Pampa-Patagonia, Argentina)», *Current Anthropology*, 51(2), 2010, págs. 273-280.
- PRESCOTT, G. W., WILLIAMS, D. R., BALMFORD, A., GREEN, R. E. y MANICA, A., «Quantitative global analysis of the role of climate and people in explaining late Quaternary megafaunal extinctions», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109(12), 2012, págs. 4.527-4.531.
- PROMEROVÁ, M., ANDERSSON, L. S., JURAS, R., PENEDO, M. C. T., REISSMANN, M., TOZAKI, T...y ANDERSSON, L., «Worldwide frequency distribution of the “Gait keeper” mutation in the DMRT3 gene», *Animal Genetics*, 45(2), 2014, págs. 274-282.
- PROOPS, L., WALTON, M. y MCCOMB, K., «The use of human-given cues by domestic horses, *Equus caballus*, during an object choice task», *Animal Behaviour*, 79(6), 2010, págs. 1.205-1.209.
- PROTHERO, D. R., «Ungulate Phylogeny: Molecular vs. Morphological Evidence», en *Mammal Phylogeny, vol. 2, Placentals*, F. S. Szalay, M. J. Novacek y M. C. McKenna (eds.), Springer, Nueva York, 1993, págs. 173-181.
- , «Evolutionary transitions in the fossil record of terrestrial hoofed mammals», *Evolution: Education and Outreach*, 2(2), 2009, págs. 289-302.
- , y SHUBIN, N., «The Evolution of Mid-Oligocene Horses», en *The Evolution of Perissodactyls*, D. R. Prothero y R. M. Schoch (eds.), Clarendon, Nueva York, 1989, págs. 142-175.
- PRUVOST, M., BELLONE, R., BENECKE, N., SANDOVAL-CASTELLANOS, E., CIESLAK, M., KUZNETSOVA, T.... y HOFREITER, M., «Genotypes of predomestic horses match phenotypes painted in Paleolithic works of cave art», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108(46), 2011, págs. 18.626-18.630.
- PUKITE, J., *A Field Guide to Pigs*, Falcon, Helena, Montana, 1999.
- PUPUTTI, A.-K. y NISKANEN, M., «Identification of semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*, Linnaeus 1758) and wild forest reindeer (*Rt fennicus*, Lönnberg 1909) from postcranial skeletal measurements», *Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde*, 74(1), 2009, págs. 49-58.

- QANBARI, S., PIMENTEL, E., TETENS, J., THALLER, G., LICHTNER, P., SHARIFI, A. y SIMIANER, H., «A genome-wide scan for signatures of recent selection in Holstein cattle», *Animal Genetics*, 41(4), 2010, págs. 377-389.
- RAFF, E. y RAFF, R., «Dissociability, modularity, evolvability», *Evolution and Development*, 2, 2000, págs. 235-237.
- RAICHLLEN, D. A. y GORDON, A. D., «Relationship between exercise capacity and brain size in mammals», *PLoS One*, 6(6), 2011, pág. e20601.
- RAKYAN, V. y WHITELAW, E., «Transgenerational epigenetic inheritance», *Current Biology*, 13, 2003, pág. R6.
- RAULWING, P. y CLUTTON-BROCK, J., «The Buhen horse: Fifty years after its discovery (1958-2008)», *Journal of Egyptian History*, 2(1-2), 2009, págs. 1-2.
- RAVEN, L.-A., COCKS, B. G. y HAYES, B. J., «Multibreed genome wide association can improve precision of mapping causative variants underlying milk production in dairy cattle», *BMC Genomics*, 15(1), 2014, pág. 62.
- RAZI, A. y YOUNAS, M., «White camels of Balochistan», *Science International (Lahore)*, 18(1), 2006, pág. 47.
- REGE, E. «Defining Livestock Breeds in the Context of Community-Based Management of Farm Animal Genetic Resources», en *Community-Based Management of Animal Genetic Resources: Proceedings of the Workshop Held in Mbabane, Swaziland, 7–11 May 2001*, FAO, Nueva York, 2003, págs. 27-36.
- REGE, J. E. O., «The state of African cattle genetic resources. Classification framework and identification of threatened and extinct breeds», *Animal Genetic Resources Information*, 25, 1999, págs. 1-25.
- REHFELDT, C., FIEDLER, I., DIETL, G. y ENDER, K., «Myogenesis and postnatal skeletal muscle cell growth as influenced by selection», *Livestock Production Science*, 66(2), 2000, págs. 177-188.
- REHFELDT, C., HENNING, M. y FIEDLER, I., «Consequences of pig domestication for skeletal muscle growth and cellularity», *Livestock Science*, 116(1-3), 2008, págs. 30-41.
- REILLY, B. J., «Revisiting Bedouin desert adaptations: Lactase persistence as a factor in Arabian Peninsula history», *Journal of Arabian Studies*, 2(2), 2012, págs. 93-107.
- REIMERS, E., «Antlerless females among reindeer and caribou», *Canadian Journal of Zoology*, 71(7), 2011, págs. 1.319-1.325.
- , RØED, K. H. y COLMAN, J. E., «Persistence of vigilance and flight response behaviour in wild reindeer with varying domestic ancestry», *Journal of Evolutionary Biology*, 25(8), 2012, págs. 1.543-1.554.
- RENFREW, C., «All the King's Horses», en *Creativity in Human Evolution and Prehistory*, S. Mithen (ed.), Routledge, Londres, 1998, pág. 192.

- REUVENI, E., «The genetic background effect on domesticated species: A mouse evolutionary perspective», *Scientific World Journal*, 11, 2011, págs. 429-436.
- REZAEI, H. R., NADERI, S., CHINTAUAN-MARQUIER, I. C., TABERLET, P., VIRK, A. T., NAGHASH, H. R... y POMPANON, F., «Evolution and taxonomy of the wild species of the genus *Ovis* (*Mammalia, Artiodactyla, Bovidae*)», *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(2), 2010, págs. 315-326.
- RICHARDS, C. L., BOSSDORF, O. y PIGLIUCCI, M., «What role does heritable epigenetic variation play in phenotypic evolution?», *BioScience*, 60(3), 2010, págs. 232-237.
- ROBINSON, M. R. y KRUK, L. E., «Function of weaponry in females: The use of horns in intrasexual competition for resources in female Soay sheep», *Biology Letters*, 3(6), 2007, págs. 651-654.
- RØDVEN, R., MÄNNIKKÖ, I., IMS, R. A., YOCCOZ, N. G. y FOLSTAD, I., «Parasite intensity and fur coloration in reindeer calves-Contrasting artificial and natural selection», *Journal of Animal Ecology*, 78(3), 2009, págs. 600-607.
- RØED, K. H., HOLAND, O., SMITH, M. E., GJØSTEIN, H., KUMPULA, J. y NIEMENEN, M., «Reproductive success in reindeer males in a herd with varying sex ratio», *Molecular Ecology*, 11(7), 2002, págs. 1.239-1.243.
- RØED, K. H., FLAGSTAD, Ø., NIEMINEN, M., HOLAND, Ø., DWYER, M. J., RØV, N. y VILÀ, C., «Genetic analyses reveal independent domestication origins of Eurasian reindeer», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 275(1645), 2008, págs. 1.849-1.855.
- RØED, K. H., FLAGSTAD, Ø., BJØRNSTAD, G. y HUFTHAMMER, A. K., «Elucidating the ancestry of domestic reindeer from ancient DNA approaches», *Quaternary International*, 238(1-2), 2011, págs. 83-88.
- RÖHRS, M. y EBINGER, P., «Verwildert ist nicht gleich wild: Die Hirngewichte verwilderter Haussäugetiere [Feral animals are not really wild: The brain weights of wild domestic mammals]», *Berliner und Münchener tierärztliche Wochenschrift*, 112(6-7), 1999, págs. 234-238.
- ROMERO, I. G., MALLICK, C. B., LIEBERT, A., CRIVELLARO, F., CHAUBEY, G., ITAN, Y... y VILLEMS, R., «Herders of Indian and European cattle share their predominant allele for lactase persistence», *Molecular Biology and Evolution*, 29(1), 2012, págs. 249-260.
- ROPIQUET, A. y HASSANIN, A., «Molecular phylogeny of caprines (*Bovidae, Antilopinae*): The question of their origin and diversification during the Miocene», *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 43(1), 2005, págs. 49-60.
- ROSE, K. D., «Skeleton of *Diacodexis*, oldest known artiodactyl», *Science*, 216(4546), 1982, págs. 621-623.
- ROSENWIG, R. M., «Sedentism and food production in early complex societies of the Soconusco, Mexico», *World Archaeology*, 38(2), 2006, págs. 330-355.
- ROTHSCHILD, M., JACOBSON, C., VASKE, D., TUGGLE, C., SHORT, T., SASAKI, S... y MCLAREN, D., «A Major

- Gene for Litter Size in Pigs», artículo presentado en el 5.º Congreso Mundial de Genética Aplicada a la Producción de Ganado, 1994.
- RUE, L. L., *The Encyclopedia of Deer: Your Guide to the World's Deer Species Including Whitetails, Mule Deer, Caribou, Elk, Moose and More*, Voyageur Press, Minneapolis, Minnesota, 2004.
- RUTHERFORD, K. M. D., BAXTER, E. M., D'EATH, R. B., TURNER, S. P., ARNOTT, G., ROEHE, R... y LAWRENCE, A. B., «The welfare implications of large litter size in the domestic pig I: biological factors», *Animal Welfare*, 22(2), 2013, págs. 199-218.
- RYDER, M. L., «The history of sheep breeds in Britain (continued)», *Agricultural History Review*, 12(2), 1964, págs. 65-82.
- , «A survey of European primitive breeds of sheep», *Annales de Génétique et de Sélection Animale*, 13, 1981, págs. 381-418.
- , «A re-assessment of Bronze-Age wool», *Journal of Archaeological Science*, 10(4), 1983, págs. 327-331.
- SACHSER, N., «Of domestic and wild guinea pigs: Studies in sociophysiology, domestication, and social evolution», *Naturwissenschaften*, 85(7), 1998, págs. 307-317.
- SANCHEZ BELDA, A. y TRUJILLANO, S., *Spanish Breeds of Sheep*, Publicaciones de Extensión Agraria, Madrid, 1979.
- SAPIR-HEN, L. y BEN-YOSEF, E., «The introduction of domestic camels to the Southern Levant: Evidence from the Aravah Valley», *Tel Aviv*, 40(2), 2013, págs. 277-285.
- SATO, J. J., HOSODA, T., WOLSAN, M., TSUCHIYA, K., YAMAMOTO, M. y SUZUKI, H., «Phylogenetic relationships and divergence times among mustelids (*Mammalia: Carnivora*) based on nucleotide sequences of the nuclear interphotoreceptor retinoid binding protein and mitochondrial cytochrome *b* genes», *Zoological Science*, 20(2), 2003, págs. 243-264.
- SAVOLAINEN, P., LEITNER, T., WILTON, A. N., MATISOO-SMITH, E. y LUNDEBERG, J., «A detailed picture of the origin of the Australian dingo, obtained from the study of mitochondrial DNA», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 101(33), 2004, págs. 12.387-12.390.
- SAVOLAINEN, P., ZHANG, Y., LUO, J., LUNDEBERG, J. y LEITNER, T., «Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs», *Science*, 298, 2002, págs. 1.610-1.613.
- SCHALLER, G. B., *Wildlife of the Tibetan Steppe*, University of Chicago Press, Chicago, 1998.
- SCHMALHAUSEN, I. I., *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection* [traducción al inglés de Isadore Dordick; editado por Theodosius Dobzhansky], Blakiston, Filadelfia, 1949.
- SCHMIDT-KÜNTZEL, EIZIRIK, A. E., O'BRIEN, S. J. y MENOTTI-RAYMOND, M., «Tyrosinase and tyrosinase related protein 1 alleles specify domestic cat coat color phenotypes of the albino and brown loci», *Journal of Heredity*, 96(4), 2005, págs. 289-301.
- SCHMIDT-NIELSEN, K., *Desert Animals: Physiological Problems of Heat and Water*, Clarendon,

- Oxford, 1964.
- SCOTT, J. P., *Genetics and the Social Behavior of the Dog*, University of Chicago Press, Chicago, 1965.
- SERPELL, J., ed., *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*, Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- , «Domestication and History of the Cat», en *The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour* (2.^a ed, D. C. Turner y P. Bateson, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 2000, pág. 179.
- , «Having our dogs and eating them too: Why animals are a social issue», *Journal of Social Issues*, 65(3), 2009, págs. 633-644.
- SHARP, N. C., «Animal athletes: A performance review», *Veterinary Record*, 171(4), 2012, págs. 87-94.
- SHAUGHNESSY, E. L., «Historical perspectives on the introduction of the chariot into China», *Harvard Journal of Asiatic Studies*, 48(1), 1988, págs. 189-237.
- SHEA, J. J., «Neandertal and early modern human behavioral variability: A regional-scale approach to lithic evidence for hunting in the Levantine Mousterian», *Current Anthropology*, 39(S1), 1998, págs. S45-78.
- SHERRATT, A., *Plough and Pastoralism: Aspects of the Secondary Products Revolution*, Cambridge University Press, Nueva York, 1981.
- , «The secondary exploitation of animals in the Old World», *World Archaeology*, 15(1), 1983, págs. 90-104.
- SHISHKINA, G. T., BORODIN, P. M. y NAUMENKO, E. V., «Sexual maturation and seasonal changes in plasma levels of sex steroids and fecundity of wild Norway rats selected for reduced aggressiveness toward humans», *Physiology & Behavior*, 53(2), 1993, págs. 389-393.
- SHOEMAKER, L. y CLAUSET, A., «Body mass evolution and diversification within horses (family Equidae)», *Ecology Letters*, 17(2), 2014, págs. 211-220.
- SHORROCKS, B., *The Biology of African Savannahs*, Oxford University Press, Oxford, 2007.
- SHUBIN, N., TABIN, C. y CARROLL, S., «Deep homology and the origins of evolutionary novelty», *Nature*, 457(7231), 2009, págs. 818-823.
- SIMOONS, F. J., *Eat Not This Flesh: Food Avoidances from Prehistory to the Present* (2.^a ed.), University of Wisconsin Press, Madison, 1994.
- SIMPSON, G. G., «The Baldwin effect», *Evolution*, 7(2), 1953, págs. 110-117.
- , *Horses*. Anchor, Garden City, Nueva York, 1961.
- SINGH, S., KUMAR JR., S., KOLTE, A. P. y KUMAR, S., «Extensive variation and substructuring in lineage A mtDNA in Indian sheep: Genetic evidence for domestication of sheep in India», *PLoS One*, 8(11), 2013, pág. e77858.

- SIRE, J.-Y. y HUYSEUNE, A. N. N., «Formation of dermal skeletal and dental tissues in fish: A comparative and evolutionary approach», *Biological Reviews*, 78(2), 2003, págs. 219-249.
- SIRE, J.-Y. YAKIMENKO, M.-A., «Scale development in fish: A review, with description of sonic hedgehog (*shh*) expression in the zebrafish (*Danio rerio*)», *International Journal of Developmental Biology*, 48, 2004, págs. 233-248.
- SKORKOWSKI, E., «Tarpans», *Wszecchiat*, n.º 7/8, 1970, págs. 207-208.
- SLIJPER, E., «Biologic-anatomical investigations on the bipedal gait and upright posture in mammals, with special reference to a little goat, born without forelegs», *Proceedings of the Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen*, 45, 1942, págs. 288-295.
- SMITH, B. y LITCHFIELD, C., «Dingoes (*Canis dingo*) can use human social cues to locate hidden food», *Animal Cognition*, 13(2), 2010, págs. 367-376.
- SMITH, K. K., «Heterochrony revisited: The evolution of developmental sequences», *Biological Journal of the Linnean Society*, 73(2), 2001, págs. 169-186.
- SMITH, L., BANNASCH, D., YOUNG, A., GROSSMAN, D., BELANGER, J., y OBERBAUER, A., «Canine fibroblast growth factor receptor 3 sequence is conserved across dogs of divergent skeletal size», *BMC Genetics*, 9(1), 2008, pág. 67.
- SMITH, P. y HORWITZ, L. K., «Radiographic evidence for changing patterns of animal exploitation in the Southern Levant», *Journal of Archaeological Science*, 11(6), 1984, págs. 467-475.
- SOBER, E., *The Nature of Selection*, MIT Press, Cambridge (MA), 1984.
- SOKAL, R. R., ODEN, N. L. y WILSON, C., «Genetic evidence for the spread of agriculture in Europe by demic diffusion», *Nature*, 351, 1991, págs. 143-145.
- SOLOUNIAS, N., BARRY, J. C., BERNOR, R. L., LINDSAY, E. H. y RAZA, S. M., «The oldest bovid from the Siwaliks, Pakistan», *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(4), 1995, págs. 806-814.
- SOMMER, R. S., BENECKE, N., LÖUGAS, L., NELLE, O. y SCHMÖLCKE, U., «Holocene survival of the wild horse in Europe: A matter of open landscape?», *Journal of Quaternary Science*, 26(8), 2011, págs. 805-812.
- SPETH, J. D. y TCHERNOV, E., «Neandertal Hunting and Meat-Processing in the Near East», en *Meat-Eating and Human Evolution*, C. B. Stanford y H. T. Bunn (eds.), Oxford University Press, Oxford, 2001, págs. 52-72.
- SPOTORNO, A., VALLADARES, J. P., MARÍN, J. C. y ZEBALLOS, H., «Molecular diversity among domestic guinea-pigs (*Cavia porcellus*) and their close phylogenetic relationship with the Andean wild species *Cavia tschudi*», *Revista Chilena de Historia Natural*, 77(2), 2004, págs. 243-250.
- SPOTORNO, A. E., MARÍN, J. C., MANRIQUEZ, G., VALLADARES, J. P., RICO, E. y RIVAS, C., «Ancient and modern steps during the domestication of guinea pigs (*Cavia porcellus* L.)», *Journal of Zoology*, 270(1), 2006, págs. 57-62.
- SPOTORNO, A. E., MANRIQUEZ, G., FERNÁNDEZ, A., MARÍN, J. C., GONZÁLEZ, F. y WHEELER, J.,

- «Domestication of Guinea Pigs from a Southern Peru-Northern Chile Wild Species and Their Middle Pre-Colombian Mummies», en *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson*, D. A. Kelt, E. P. Lessa, J. Salazar-Bravo y J. L. Patton (eds.), University of California Press, Berkeley, 2007, págs. 367-388.
- SPRINGER, M. S., «Molecular clocks and the timing of the placental and marsupial radiations in relation to the Cretaceous-Tertiary boundary», *Journal of Mammalian Evolution*, 4(4), 1997, págs. 285-302.
- STANKOWICH, T. y CARO, T., «Evolution of weaponry in female bovids», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 276(1677), 2009, págs. 4.329-4.334.
- STAPELY, J., REGER, J., FEULNER, P. G. D., SMAJDA, C., GALINDO, J., EKBLUM, R... y SLATE, J., «Adaptation genomics: The next generation», *Trends in Ecology and Evolution*, 25(12), 2010, págs. 705-712.
- STATHAM, M. J., TRUT, L. N., SACKS, B. N., KHARLAMOVA, A. V., OSKINA, I. N., GULEVICH, R. G... y KUKKOVA, A. V., «On the origin of a domesticated species: Identifying the parent population of Russian silver foxes (*Vulpes vulpes*)», *Biological Journal of the Linnean Society*, 103(1), 2011, págs. 168-175.
- STEARNS, S. C., «The evolutionary significance of phenotypic plasticity», *BioScience*, 39(7), 1989, págs. 436-445.
- STEINBERG, E. K., PATTON, J. L. y LACEY, E., «Genetic Structure and the Geography of Speciation in Subterranean Rodents: Opportunities and Constraints for Evolutionary Diversification», en *Life Underground: The Biology of Subterranean Rodents*, E. A. Lacey, J. L. Patton, y G. N. Cameron (eds.), University of Chicago Press, Chicago, 2000, págs. 301-331.
- STEINER, C. C. y RYDER, O. A., «Molecular phylogeny and evolution of the Perissodactyla», *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(4), 2011, págs. 1.289-1.303.
- STEINER, C. C., MITELBERG, A., TURSI, R. y RYDER, O. A., «Molecular phylogeny of extant equids and effects of ancestral polymorphism in resolving species-level phylogenies», *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65(2), 2012, págs. 573-581.
- STEPHENS, G., *Legacy of the Cat: The Ultimate Illustrated Guide* (2.^a ed.), Chronicle Books, San Francisco, 2001.
- STEBBING, S., ADKINSY, R. ANDERSON, J., «Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes», *Systematic Biology*, 53, 2004, págs. 533-553.
- STOKKAN, K.-A., FOLKOW, L., DUKES, J., NEVEU, M., HOGG, C., SIEFKEN, S... y JEFFERY, G., «Shifting mirrors: Adaptive changes in retinal reflections to winter darkness in Arctic reindeer», *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 280(1773), 2013, págs. 2.013-2.451.
- STORLI, I., «On the historiography of Sami reindeer pastoralism», *Acta Borealia*, 13(1), 1996, págs.

81-115.

- STOTHARD, P., CHOI, J.-W., BASU, U., SUMNER-THOMSON, J., MENG, Y., LIAO, X. y MOORE, S., «Whole genome resequencing of black Angus and Holstein cattle for SNP and CNV discovery», *BMC Genomics*, 12(1), 2011, pág. 559.
- STRAUS, L. G., «Hunting in Late Upper Paleolithic Western Europe», en *The Evolution of Human Hunting*, M. H. Nitecki y D. V. Nitecki (eds.), Plenum, Nueva York, 1987, págs. 147-176.
- , «The Archaeology of the Pleistocene-Holocene Transition in Southwest Europe», en *Humans at the End of the Ice Age: The Archaeology of the Pleistocene-Holocene Transition*, L. G. Strauss, B. V. Eriksen, J. M. Erlandson y D. R. Yesner (eds.), Plenum, Nueva York, 1996, págs. 83-99.
- STRÖMBERG, C. A. E., «Evolution of grasses and grassland ecosystems», *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 39(1), 2011, págs. 517-544.
- SUCKOW, M. A., STEVENS, K. A. y WILSON, R. P., *The Laboratory Rabbit, Guinea Pig, Hamster, and Other Rodents*, Academic Press, Londres, 2011.
- SULLIVAN, J. y SWOFFORD, D., «Are guinea pigs rodents? The importance of adequate models in molecular phylogenetics», *Journal of Mammalian Evolution*, 4(2), 1997, págs. 77-86.
- SUTTER, N. B., BUSTAMANTE, C. D., CHASE, K., GRAY, M. M., ZHAO, K., ZHU, L.... y OSTRANDER, E. A., «A single IGF1 allele is a major determinant of small size in dogs», *Science*, 316(5821), 2007, págs. 112-115.
- TANDON, R. K., JOSHI, Y. K., SINGH, D. S., NARENDRANATHAN, M., BALAKRISHNAN, V. y LAL, K., «Lactose intolerance in North and South Indians», *American Journal of Clinical Nutrition*, 34(5), 1981, págs. 943-946.
- TAPIO, M., OZEROV, M., TAPIO, I., TORO, M. A., MARZANOV, N., CINKULOV, M.... y KANTANEN, J., «Microsatellite-based genetic diversity and population structure of domestic sheep in northern Eurasia», *BMC Genetics*, 11, 2010, pág. 76.
- TAUBER, A. I., «Reframing developmental biology and building evolutionary theory's new synthesis», *Perspectives in Biology and Medicine*, 53(2), 2010, págs. 257-270.
- TAYLOR, D., *The Ultimate Cat Book*, Simon and Schuster, Nueva York, 1989. [Hay trad. cast.: *El gran libro de los gatos*, Aguilar, Barcelona, 1992.]
- TCHERNOV, E. y HORWITZ, L., «Body size diminution under domestication – Unconscious selection in primeval domesticates», *Journal of Anthropological Archaeology*, 10, 1991, págs. 54-75.
- TEASDALE, M. D. y BRADLEY, D. G., «The Origins of Cattle», en *Bovine Genomics*, J. Womack (ed.), Wiley-Blackwell, 1-10 Ames, Iowa, 2012.
- THALER, L., «Origin and Evolution of Mice: An Appraisal of Fossil Evidence and Morphological Traits», en *The Wild Mouse in Immunology*, M. Potter, J. H. Nadeau y M. P. Cancro (eds.), Springer, Berlín, 1986, págs. 3-11.

- THALMANN, O., SHAPIRO, B., CUI, P., SCHUENEMANN, V. J., SAWYER, S. K., GREENFIELD, D. L.... Y WAYNE. R. K., «Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a European origin of domestic dogs», *Science*, 342(6160), 2013, págs. 871-874.
- THIEME, H., «The Lower Palaeolithic Art of Hunting», en *The Hominid Individual in Context: Archaeological Investigations of Lower and Middle Palaeolithic Landscapes, Locales and Artefacts*, C. Gamble y M. Porr (eds.), Routledge, Londres, 2005, págs. 115-132.
- THOMSON, A. P., «A history of the ferret», *Journal of the History of Medicine and Allied Sciences*, 6(otoño), 1951, págs. 471-480.
- THOMSON, G. M., *The Naturalisation of Animals and Plants in New Zealand*, Cambridge University Press, Cambridge, 2011.
- TIMISJÄRVI, J., NIEMINEN, M. y SIPPOLA, A.-L., «The structure and insulation properties of the reindeer fur», *Comparative Biochemistry and Physiology. A, Physiology*, 79(4), 1984, págs. 601-609.
- TINSON, A., KUHAD, K., SAMBYAL, R., REHMAN, A. y AL-MASRI, J., «Evolution of Camel Racing in the United Arab Emirates, 1987-2007», en *Proceedings of the International Camel Conference «Recent Trends in Camelids Research and Future Strategies for Saving Camels»*, Rajasthan, India, 16–17 February 2007, T. Gahlot (ed.), 2007, págs. 144-150.
- TITO, R. Y., BELKNAP, S. L., SOBOLIK, K. D., INGRAHAM, R. C., CLEELAND, L. M. y LEWIS, C. M., «Brief communication: DNA from early Holocene American dog», *American Journal of Physical Anthropology*, 145(4), 2011, págs. 653-657.
- TODD, N. B., «Cats and commerce», *Scientific American*, 237(5), 1977, págs. 100-107.
- TOTH, A. L. y ROBINSON, G. E., «Evo-devo and the evolution of social behavior», *Trends in Genetics*, 23(7), 2007, págs. 334-341.
- TRESSET, A. y VIGNE, J.-D., «Last hunter-gatherers and first farmers of Europe», *Comptes Rendus Biologies*, 334(3), 2011, págs. 182-189.
- TRINKS, A., BURGER, P., BENECKE, N. y BURGER, J., *Bactrian camels (Camelus bactrianus): Ancient DNA reveals domestication process: The case of the twohumped camel. In Camels in Asia and North Africa*, E.-M. Knoll y P. Burger (eds.), Veröffentlichungen zur Sozialanthropologie 18, Austrian Academy of Sciences, Viena, 2012, págs. 79-86.
- TRUT, L. N., «The evolutionary concept of destabilizing selection: status quo In commemoration of D. K. Beliáyev», *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 115(6), 1998, págs. 415-431.
- , «Early canid domestication: The farm-fox experiment», *American Scientist*, 87, 1999, pp. 160-169.
- , «Experimental Studies of Early Canine Domestication», en *Genetics of the Dog* [editado por A. Ruvinsky y J. Sampson], págs. 15-43, CABI, Wallingford, 2001.
- , PLYUSNINA, I. Z. y OSKINA, I. N., «An experiment on fox domestication and debatable issues of evolution of the dog», *Russian Journal of Genetics*, 40(6), 2004, págs. 644-655.

- , OSKINA, I. y KHARLAMOVA, A., «Animal evolution during domestication: The domesticated fox as a model», *BioEssays*, 31(3), 2009, págs. 349-360.
- TSUDA, K., KAWAHARA-MIKI, R., SANO, S., IMAI, M., NOGUCHI, T., INAYOSHI, Y. y KONO, T., «Abundant sequence divergence in the native Japanese cattle Mishima-Ushi (*Bos taurus*) detected using whole-genome sequencing», *Genomics*, 102(4), 2013, págs. 372-378.
- TURNER, P., WHITELEY, D. y ANDERSON, R., *Evolutionary Computation, Evolution, Learning and Instinct: One Hundred Years of the Baldwin Effect*, MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 1996.
- TVERAA, T., FAUCHALD, P., HENAUG, C. y YOCCOZ, N. G., «An examination of a compensatory relationship between food limitation and predation in semi-domestic reindeer», *Oecologia*, 137(3), 2003, 370-376.
- TWISS, K. C. Y RUSSELL, N., «Taking the bull by the horns: Ideology, masculinity, and cattle horns at Çatalhöyük (Turkey)», *Paléorient*, 35(2), 2009, págs. 19-32.
- UERPMANN, H.-P., «Camel and horse skeletons from protohistoric graves at Mleiha in the Emirate of Sharjah (UAE)», *Arabian Archaeology and Epigraphy*, 10(1), 1999, págs. 102-118.
- UERPMANN, M. y UERPMANN, H.-P., «Archeozoology of Camels in South-Eastern Arabia», en *Camels in Asia and North Africa*, E.-M. Knoll y P. Burger (eds.), Veröffentlichungen zur Sozialanthropologie 18. Austrian Academy of Sciences Press, Viena, 2012, págs. 109-122.
- VALLADAS, H., CLOTTES, J., GENESTE, J.-M., GARCIA, M., ARNOLD, M., CACHIER, H. y TISNÉRAT-LABORDE, N., «Palaeolithic paintings: Evolution of prehistoric cave art», *Nature*, 413(6855), 2001, pág. 479.
- VAN NOORT, V., SNEL, B. y HUYNEN, M., «Predicting gene function by conserved co-expression», *Trends in Genetics*, 19, 2003, págs. 238-242.
- VAN VALKENBURGH, B. y RUFF, C. B., «Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores», *Journal of Zoology*, 212(3), 1987, págs. 379-397.
- VAN VUURE, C., *Retracing the Aurochs: History, Morphology and Ecology of an Extinct Wild Ox*, Pensoft, Sofía-Moscú, 2005.
- VAVILOV, N. I., «The law of homologous series in variation», *Journal of Genetics*, 12(1), 1922, págs. 47-89.
- , *Origin and Geography of Cultivated Plants*, Cambridge University Press, Cambridge, 1992.
- VAYSSE, A., RATNAKUMAR, A., DERRIEN, T., AXELSSON, E., PIELBERG, G. R., SIGURDSSON, S.... y LAWLEY, C. T., «Identification of genomic regions associated with phenotypic variation between dog breeds using selection mapping», *PLoS Genetics*, 7(10), 2011, pág. e1002316.
- VIGNE, J. D., «The origins of animal domestication and husbandry: A major change in the history of humanity and the biosphere», *Comptes Rendus Biologies*, 334(3), 2011, págs. 171-181.
- , GUILAINE, J., DEBUE, K., HAYE, L. y GÉRARD, P., «Early taming of the cat in Cyprus», *Science*, 304(5668), 2004, pág. 259.

- , PETERS, J. Y HELMER, D. (eds.), *The First Steps of Animal Domestication: New Archaeozoological Approaches*, Oxbow, Oxford, 2005.
- y HELMER, D., «Was milk a secondary product in the Old World Neolithisation process? Its role in the domestication of cattle, sheep and goats», *Anthropozoologica*, 42(2). 2007, págs. 9-40.
- , ZAZZO, A., SALIÈGE, J.-F., POPLIN, F., GUILAINE, J. y SIMMONS, A., «Pre-Neolithic wild boar management and introduction to Cyprus more than 11,400 years ago», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(38), 2009, págs. 16.135-16.138.
- , CARRÈRE, I., BRIOIS, F. y GUILAINE, J., «The early process of mammal domestication in the Near East: New evidence from the Pre-Neolithic and PrePottery Neolithic in Cyprus», *Current Anthropology*, 52(supl. 4), 2011, págs. S255-271.
- VILÀ, C., SAVOLAINEN, P., MALDONADO, J. E., AMORIM, I. R., RICE, J. E., HONEYCUTT, R. L.... y WAYNE, R. K., «Multiple and ancient origins of the domestic dog», *Science*, 276(5319), 1997, págs. 1.687-1.689.
- VILÀ, C., WALKER, C., SUNDQVIST, A. K., FLAGSTAD, Ø., ANDERSONE, Z., CASULLI, A.... Y ELLEGREN, H., «Combined use of maternal, paternal and bi-parental genetic markers for the identification of wolf-dog hybrids», *Heredity*, 90(1), 2003, págs. 17-24.
- VILÀ, C., SEDDON, J. y ELLEGREN, H., «Genes of domestic mammals augmented by backcrossing with wild ancestors», *Trends in Genetics*, 21(4), 2005, págs. 214-218.
- VITEBSKY, P., *The Reindeer People: Living with Animals and Spirits in Siberia*, Houghton Mifflin, Boston, 2005.
- VIVEKANANDAN, P. y ALAGUMALAI, V., *Community Conservation of Local Livestock Breeds*, SEVA (Tamil Nadu, India), 2013.
- VOLOCH, C. M., VILELA, J. F., LOSS-OLIVEIRA, L. y SCHRAGO, C. G., «Phylogeny and chronology of the major lineages of New World hystricognath rodents: Insights on the biogeography of the Eocene/Oligocene arrival of mammals in South America», *BMC Research Notes*, 6(1), 2013, pág. 160.
- VONHOLDT, B., POLLINGER, J., LOHMUELLER, K., HAN, E., PARKER, H., QUIGNON, P.... y HUANG, W., «Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication», *Nature*, 39, 2010, págs. 898-902.
- VONHOLDT, B., POLLINGER, J., EARL, D., PARKER, H., OSTRANDER, E. y WAYNE, R., «Identification of recent hybridization between gray wolves and domesticated dogs by SNP genotyping», *Mammalian Genome*, 24(1-2), 2013, págs. 80-88.
- WADE, C. M., GIULOTTO, E., SIGURDSSON, S., ZOLI, M., GNERRE, S., IMSLAND, F.... y LINDBLAD-TOH, K., «Genome sequence, comparative analysis, and population genetics of the domestic horse», *Science*, 326(5954), 2009, págs. 865-867.
- WADDELL, P. J., OKADA, N. y HASEGAWA, M., «Towards resolving the interordinal relationships of

- placental mammals», *Systematic Biology*, 1999, págs. 1-5.
- WADDINGTON, C. H., «Canalization of development and the inheritance of acquired characters», *Nature*, 150(3811), 1942, págs. 563-565.
- , «Genetic assimilation of an acquired character», *Evolution*, 7(2), 1953, págs. 118-126.
- , «Genetic assimilation of the bithorax phenotype», *Evolution*, 10(1), 1956, págs. 1-13.
- , «Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters», *Nature*, 183(4676), 1959, págs. 1.654-1.655.
- , «Genetic assimilation», *Advances in Genetics*, 1961(10), 1961, págs. 257-293.
- WAHLSTEN, D., METTEN, P. y CRABBE, J. C., «A rating scale for wildness and ease of handling laboratory mice: Results for 21 inbred strains tested in two laboratories», *Genes, Brain and Behavior*, 2(2), 2003, págs. 71-79.
- WANG, G. D., ZHAI, W., YANG, H.-C., FAN, R.-X., CAO, X., ZHONG, L.... y ZHANG, Y.-P., «The genomics of selection in dogs and the parallel evolution between dogs and humans», *Nature Communications*, 4, 2013, pág. 1.860.
- WANG, X., TEDFORD, R., VAN VALKENBURGH, B. y WAYNE, R., «Ancestry-Evolutionary History, Molecular Systematics, and Evolutionary Ecology of Canidae», en *The Biology and Conservation of Wild Canids* (D. W. Macdonald y C. Sillero-Zubiri, eds.), Oxford University Press, Oxford, 2004, págs. 38-54.
- WANI, N. A., WERNERY, U., HASSAN, F., WERNERY, R. y SKIDMORE, J., «Production of the first cloned camel by somatic cell nuclear transfer», *Biology of Reproduction*, 82(2), 2010, págs. 373-379.
- WARDEH, M., «Classification of the dromedary camels», *Journal of Camel Science*, 1, 2004, págs. 1-7.
- WARMUTH, V., ERIKSSON, A., BOWER, M. A., CAÑON, J., COTHRAN, G., DISTL, O.... y MANICA, A., «European domestic horses originated in two Holocene refugia», *PLoS One*, 6(3), 2011, pág. e18194.
- WARMUTH, V., ERIKSSON, A., BOWER, M. A., BARKER, G., BARRETT, E., HANKS, B. K.... y MANICA, A., «Reconstructing the origin and spread of horse domestication in the Eurasian steppe», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109(21), 2012, págs. 8.202-8.206.
- WASTLHUBER, J., «History of Domestic Cat and Cat Breeds», en *Feline Husbandry: Diseases and Management in the Multiple-Cat Environment* (N. C. Pedersen, eds.), American Veterinary Publications, Goleta, California, 1991, págs. 1-59.
- WAYNE, R. y VONHOLDT, B., «Evolutionary genomics of dog domestication», *Mammalian Genome*, 23(1), 2012, págs. 3-18.
- WEBB, S. D., «Locomotor evolution in camels», *Forma et Function*, 5, 1972, págs. 99-112.
- , «A history of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America», *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8(1), 1977, págs. 355-380.
- WEBER, B. H. y DEPEW, D. J., *Evolution and Learning: The Baldwin Effect Reconsidered*, MIT Press,

Cambridge, Massachusetts, 2003.

- WEINSTOCK, J., WILLERSLEV, E., SHER, A., TONG, W., HO, S. Y., RUBENSTEIN, D... y BRAVI, C., «Evolution, systematics, and phylogeography of Pleistocene horses in the New World: A molecular perspective», *PLoS Biology*, 3(8), 2005, pág. e241.
- WELADJI, R., HOLAND, Ø., STEINHEIM, G., COLMAN, J., GJØSTEIN, H. y KOSMO, A., «Sexual dimorphism and intercohort variation in reindeer calf antler length is associated with density and weather», *Oecologia* 145(4), 2005, págs. 549-555.
- WEST-EBERHARD, M. J., «Phenotypic plasticity and the origins of diversity», *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 1989, págs. 249-278.
- , *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford University Press, Nueva York, 2003.
- , «Developmental plasticity and the origin of species differences», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102(supl. 1), 2005, págs. 6.543-6.549.
- WHITE, C. D., POHL, M. E. D., SCHWARCZ, H. P. y LONGSTAFFE, F. J., «Isotopic evidence for Maya patterns of deer and dog use at preclassic Colha», *Journal of Archaeological Science*, 28(1), 2001, págs. 89-107.
- WILKINS, A. S., WRANGHAM, R. W. Y FITCH, W. T., «The “domestication syndrome” in mammals: a unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics», *Genetics*, 197(3), 2014, págs. 795-808.
- WILLIAMS, C., *Chinese Symbolism and Art Motifs: An Alphabetical Comprehensive Handbook on Symbolism in Chinese Art through the Ages* (4.^a rev. ed.), Tuttle, North Clarendon, Vermont, 1974.
- WILLIAMS, G., *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, 1966.
- WILLIAMSON, S. Y BEILHARZ, R., «The inheritance of speed, stamina and other racing performance characters in the Australian Thoroughbred», *Journal of Animal Breeding and Genetics* 115(1-6), 1998, págs. 1-16.
- WILSON, A. J. y RAMBAUT, A., «Breeding racehorses: What price good genes?», *Biology Letters*, 4(2), 2008, págs. 173-175.
- WING, E. S., «Domestication of Andean Animals», en *High Altitude Tropical Biogeography*, F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds.), Oxford University Press, Nueva York, 1986, págs. 246-264.
- WISHER, S., ALLEN, W. R. y WOOD, J. L. N., «Factors associated with failure of Thoroughbred horses to train and race», *Equine Veterinary Journal*, 38(2), 2006, págs. 113-118.
- WOLIN, M. J., «The Rumen Fermentation: A Model for Microbial Interactions in Anaerobic Ecosystems», en *Advances in Microbial Ecology*, M. Alexander (ed.), Springer, Nueva York, 1979, págs. 49-77.

- WOLTERECK, R., «Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterscheide bei Daphniden», *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 19, 1909, págs. 110-172.
- WONG, A. H. C., GOTTESMAN, I. I. y PETRONIS, A., «Phenotypic differences in genetically identical organisms: The epigenetic perspective», *Human Molecular Genetics*, 14(supl. 1), 2005, págs. R11-18.
- WOOD, J. D., ENSER, M., FISHER, A. V., NUTE, G. R., SHEARD, P. R., RICHARDSON, R. I... y WHITTINGTON, F. M., «Fat deposition, fatty acid composition and meat quality: A review», *Meat Science*, 78(4), 2008, págs. 343-358.
- WRIGHT, S., «Color inheritance in mammals: Results of experimental breeding can be linked up with chemical researches on pigments – Coat colors of all mammals classified as due to variations in action of two enzymes», *Journal of Heredity*, 8(5), 1917a, págs. 224-235.
- , «Color inheritance in mammals: V. The guinea pig – Great diversity in coat-pattern, due to interaction of many factors in development – Some factors hereditary, others of the nature of accidents in development», *Journal of Heredity*, 8(10), 1917b, págs. 476-480.
- WU, G.-S., YAO, Y.-G., QU, K.-X., DING, Z.-L., LI, H., PALANICHAMY, M. G... y ZHANG, Y.-P., «Population phylogenomic analysis of mitochondrial DNA in wild boars and domestic pigs revealed multiple domestication events in East Asia», *Genome Biology*, 8(11), 2007, pág. R245.
- WU, S., WU, W., ZHANG, F., YE, J., NI, X., SUN, J... y ORGAN, C. L., «Molecular and paleontological evidence for a post-Cretaceous origin of rodents», *PLoS One*, 7(10), 2012, pág. e46445.
- WURZINGER, M., NDUMU, D., BAUMUNG, R., DRUCKER, A., OKEYO, A., SEMAMBO, D... y SÖLKNER, J., «Comparison of production systems and selection criteria of Ankole cattle by breeders in Burundi, Rwanda, Tanzania and Uganda», *Tropical Animal Health and Production*, 38(7-8), 2006, págs. 571-581.
- YAMIN-PASTERNAK, S., «Shroom: A cultural history of the magic mushroom», *Ethnobiology Letters*, 1, 2010, págs. 26-27.
- YUAN, J. y FLAD, R., «New zooarchaeological evidence for changes in Shang Dynasty animal sacrifice», *Journal of Anthropological Archaeology*, 24(3), 2005, págs. 252-270.
- ZATTA, P. y FRANK, A., «Copper deficiency and neurological disorders in man and animals», *Brain Research Reviews*, 54(1), 2007, págs. 19-33.
- ZEDER, M. A., «The domestication of animals», *Reviews in Anthropology*, 9(4), 1982, págs. 321-327.
- , «Animal domestication in the Zagros: A review of past and current research», *Paléorient*, 25(2), 1999, págs. 11-25.
- , «Archaeological Approaches to Documenting Animal Domestication», en *Documenting*

- Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, M. A. Zeder, D. Bradley, E. Emshwiller y B. D. Smith (eds.) University of California Press, Berkeley, 2006, págs. 171-181.
- , «Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin: Origins, diffusion, and impact», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105(33), 2008, págs. 11.597-11.604.
- , «The origins of agriculture in the Near East», *Current Anthropology*, 52(S4), 2011, págs. S221-235.
- , «Pathways to Animal Domestication», en *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*, P. Gepts, T. R. Famula, R. L. Bettinger, S. B. Brush, A. B. Damania, P. E. McGuire y C. O. Qualset, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 2012, pág. 227.
- y HESSE, B., «The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros Mountains 10,000 years ago», *Science*, 287, 2000, págs. 2.254-2.257.
- , SMITH, B. D. y BRADLEY, D. G., «Documenting domestication: The intersection of genetics and archaeology», *Trends in Genetics*, 22(3), 2006, págs. 139-155.
- ZEUNER, F. E., «Dog and cat in the Neolithic of Jericho», *Palestine Exploration Quarterly*, 90(1), 1958, págs. 52-55.
- , *A History of Domesticated Animals*, Hutchinson, Londres, 1963.
- ZEVELOFF, S. I., *Raccoons: A Natural History*, Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 2002.
- ZHAN, B., FADISTA, J., THOMSEN, B., HEDEGAARD, J., PANITZ, F. Y BENDIXEN, C., «Global assessment of genomic variation in cattle by genome resequencing and high-throughput genotyping», *BMC Genomics* 12(1), 2011, pág. 557.
- ZHANG, H., PAIJMANS, J. L., CHANG, F., WU, X., CHEN, G., LEI, C.... y ORLANDO, L., «Morphological and genetic evidence for early Holocene cattle management in northeastern China», *Nature Communications*, 4, 2013, pág. 2.755.
- ZHANG, W. Q. y ZHANG, M. H., «Phylogeny and evolution of Cervidae based on complete mitochondrial genomes», *Genetics and Molecular Research: GMR*, 11(1), 2012, págs. 628-635.
- ZHIGACHEV, A. I. y VLADIMIROVA, M. V., «Analysis of the inheritance of taillessness in the Baikuzino population of cats from Udmurtia», *Russian Journal of Genetics*, 38(9), 2002, págs. 1.051-1.053.
- ZIMMERMAN, L., «Northern Plains Village», en *Encyclopedia of Prehistory* (P. Peregrine y M. Ember, eds.), Kluwer Academic/Plenum, Nueva York, 2001, págs. 377-388.
- ZOHARY, D., TCHERNOV, E. y HORWITZ, L., «The role of unconscious selection in the domestication of sheep and goats», *Journal of Zoology*, 245, 1998, págs. 129-135.
- ZWART, M., «The gene that gates horse gaits», *Journal of Experimental Biology*, 215(23), 2012,

págs. v-vi.

AGRADECIMIENTOS

Estoy muy agradecido a toda una serie de científicos y estudiosos por los comentarios y sugerencias que me han hecho: a Anna Kukekova por el capítulo 1, «El zorro doméstico», y el capítulo 2, «Perros»; a Raymond Coppinger por el capítulo 2, «Perros»; a Greger Larson por el capítulo 2, «Perros», y el capítulo 6, «Cerdos»; a Dennis A. Turner por el capítulo 3, «Gatos», y el capítulo 4, «Otros depredadores»; a Massimo Pigliucci por el capítulo 5, «Interludio evolutivo»; a David W. Burt por el capítulo 7, «Reses»; a James W. Kijas por el capítulo 8, «Ovejas y cabras»; a Knut H. Roed por el capítulo 9, «Renos»; a Robin Bendrey por el capítulo 10, «Camellos y dromedarios»; a David W. Anthony por el capítulo 11, «Caballos»; a Steven N. Austad por el capítulo 12, «Roedores»; y a Angel Spotorno por el capítulo 12, «Roedores». Su colaboración me ayudó considerablemente en la ejecución de este libro.

Quiero dar las gracias también a Jack Repcheck, mi editor en W. W. Norton, por el entusiasmo y el apoyo que ha dedicado a este proyecto desde el principio, así como por su sentido común, que nunca falla. La asistente de Jack, Theresa Kowara, es una joya de valor inestimable, diligente y siempre afable. También he disfrutado de la gran gestión de una revisora de textos excepcional, Stephanie Hiebert.

Quiero mencionar también el gran apoyo recibido de algunos amigos entrañables. Gracias a Lori Cannatella, irreductible *hippy chick*, por unas memorables noches de *Jeopardy!* y por tantas conversaciones estimulantes que no tenían nada que ver con este libro. Y gracias a Jeanne y Michael Williams, cuya hospitalidad ha superado con creces los límites de la generosidad. Su idílica casa de huéspedes en las montañas de Lafayette (California), fue mi hogar durante la última fase del libro, y además me beneficié la extraordinaria habilidad culinaria de Jeanne.

Por último, un agradecimiento especial a Pauline Burns, gran directora de escena que ha sabido mover todos los hilos: sin ella mi estancia en California no habría sido posible.

CRÉDITOS FOTOGRÁFICOS

Figura 1.1. *Fox Games*, instalación de 1989. (© 1989 Sandy Skoglund, cortesía del Museo de Arte de Denver).

Figura 2.1. Escultura de un shishi. (© iStock.com/ThanyaG7).

Figura 2.3. Escultura de perro de arcilla de México. (© Irafael/Shutterstock.com).

Figura 2.4. Dingo puro. Obsérvese la anchura del morro, a medio camino entre los lobos y los perros domésticos. (Fotografía del autor).

Figura 3.1. Os presento a Sylvester. (Fotografía del autor).

Figura 3.5. Siamés tailandés (izquierda) y siamés europeo (derecha). Obsérvense las diferencias en el cráneo y el rostro. (Siamés tailandés [izquierda]: © iStock. com/Lena Kozlova. Siamés europeo [derecha]: © iStock.com/IvonneW).

Figura 5.1. Dragón de mar (*Phycodurus eques*). (© iStock.com/kwiktor).

Figura 5.3. Pez pipa fantasma. (© iStock.com/Trueog).

Figura 5.4. Caballito de mar pigmeo. (© Ethan Daniels/Shutterstock.com).

Figura 6.1. Máscara mai. (Fotografía del autor).

Figura 6.3. Cráneo de babirusa. (Dibujo de E. W. Robinson).

Figura 6.4. *Retrato de un cerdo*, por Jamie Wyeth. (© Jamie Wyeth [n. 1946], *Retrato de un cerdo*, 1970, óleo sobre lienzo; colección Brandywine River Museum of Art, donación de la señora de Andrew Wyeth, 1984).

Figura 7.1. Gaur salvaje. (Fotografía del autor).

Figura 8.6. Muflón. (© iStock.com/LeitnerR).

Figura 8.7. Ilustración de una cabra de Bezoar. (© iStock.com/ilbusca).

Figura 8.9. Oveja de Jacob. (Fotografía del autor).

Figura 10.1. Dromedarios con una carga poco convencional (equipo de inmersión) cerca de Dahab, en la península del Sinaí. (Fotografías del autor).

Figura 11.1. Pintura rupestre de un caballo en Altamira. (© iStock.com/siloto).

Figura 11.6. Caballo konik. (© iStock.com/RuudMorijn).

Las fotografías y dibujos no referenciados en esta lista son de dominio público.

NOTAS

1. EL ZORRO DOMÉSTICO

1. Gibbs, 2002.
2. Había dos versiones de este cuadro. La primera, de 1989, exhibida en el Centro Pompidou de París, tenía el esquema cromático inverso (fondo gris, con zorros rojos), manteles blancos y unas personas en el fondo. Esta es la versión de Denver.
3. Lewontin y Levins, 1976; reimpresión: Levins y Lewontin, 1985.
4. La manipulación ambiental en cuestión fue llamada «vernalización».
5. Véase Burkhardt, 1995. La ancestral antipatía profesada por los evolucionistas angloparlantes hacia Lamarck —que, al fin y al cabo, fue el primero que propuso una teoría evolutiva fundamentada— es difícil de entender. Incluso a Ernst Mayr, tan ortodoxo y darwiniano, le resultaba asombrosa (Mayr, 1972). En parte esta antipatía parte del asunto Lysenko; en cierta medida una cuestión de nacionalismo cultural inglés. Pero ahí los historiadores de la ciencia tienen mucho campo de estudio.
6. Vavilov suele asociarse con su ley de la variación homóloga (véase Vavilov, 1922): el potencial de variabilidad genética de un genotipo es muy limitado y, por tanto, es muy predecible. Vavilov también hizo importantes contribuciones al estudio de la domesticación de las plantas (Vavilov, 1992, traducción al inglés del original ruso de 1956). Véase Levina, Yesakov y Kisselev, 2005, para más información.
7. Schmalhausen, 1949; véanse las contribuciones de Schmalhausen a la *evo-devo* en Hall, 2001 y Gilbert, 2003.
8. Drake y Klingenberg, 2010.
9. El primero en formular esta importante distinción fue el filósofo (científico) Eliot Sober (en Sober, 1984). Los adaptacionistas tienen muchas dificultades para distinguir estos dos conceptos.
10. Beliáyev, 1979; Trut, 1999; Trut, Plyusnina y Oskina, 2004; Trut, Oskina y Kharlamova, 2009.
11. Estos zorros de granja procedían en último extremo de los zorros plateados salvajes de la isla Prince Edward (Canadá) (Statham *et al.*, 2011).
12. Trut, 1999.
13. *Ibid.*
14. Trut, Oskina y Kharlamova, 2009.
15. Hare *et al.*, 2005; Trut, Oskina y Kharlamova, 2009.
16. Trut, 1999.
17. *Ibid.*
18. *Ibid.*
19. Beliáyev, 1979; Trut, 1998.
20. Schmalhausen, 1949; véase también una interesante exposición en Pigliucci, 2005.
21. El concepto de la norma de reacción nació en Woltereck, 1909.
22. Waddington, 1942, 1959.
23. Scott, 1965.

24. Trut, Plyusnina y Oskina, 2004. La hormona de la pituitaria es la hormona adrenocorticotropa (ACTH), también conocida como corticotropina.

25. *Ibid.*

26. El término «heterocronía» lo introdujo Ernst Haeckel y lo popularizó Stephen Jay Gould (1977). Véase una exposición actualizada en Smith, 2001.

27. Trut, Plyusnina y Oskina, 2004.

28. Véanse los resultados preliminares en Kukekova *et al.*, 2004, 2007, 2008, 2011, y 2012. Entre lo más destacado figura un gen que fomentaba la docilidad, situado en una región homóloga del genoma del perro, pero que interactúa de un modo complejo —epistático— con otros genes. Los zorros dóciles y agresivos presentan muchas (335) diferencias en la expresión genética en el córtex prefrontal.

29. El péptido precursor se llama pro-opiomelanocortina (POMC). Un motivo por el que el gen implicado es tan pleiotrópico es que la POMC se empalma alternativamente; es decir, dependiendo de dónde se expresa, puede convertirse en diferentes péptidos. Uno de ellos es la ACTH; otro es un opiáceo endógeno, y otro más participa en el metabolismo de la melanina en la epidermis. Véase Gulevich *et al.*, 2004.

30. Trut, Plyusnina y Oskina, 2004; Trut, Oskina y Kharlamova, 2009.

31. Trut, 1999, 2001.

32. Wilkins, A. S., Wrangham, R. W. y Fitch, W. T., 2014.

33. Diamond, 2002.

34. Hare y Tomasello, 2005; Brüne, 2007.

2. PERROS

1. Williams, 1974.

2. X. Wang *et al.*, 2004.

3. A diferencia de los perros asiáticos y africanos, que casi siempre viven en grupos sociales, los lobos pueden ser solitarios. En algunas regiones, como en la India, la mayoría de los lobos son solitarios gran parte del año.

4. El estatus de las diferentes especies del género *Canis* (coyote, lobo rojo, lobo gris) es motivo de polémica; véase, por ejemplo, Coppinger, Spector y Miller, 2010.

5. Germonpré *et al.*, 2009; Galibert *et al.*, 2011.

6. Greger Larson, e-mail, 12 de febrero de 2014.

7. Savolainen *et al.*, 2002.

8. Niskanen *et al.*, 2013.

9. VonHoldt *et al.*, 2010.

10. Thalmann *et al.*, 2013.

11. Vilà *et al.*, 1997; Crockford, 2000; Larson *et al.*, 2012.

12. Clutton-Brock, 1995; Coppinger y Coppinger, 2001.

13. Coppinger y Coppinger, 2001.

14. Pero véase Coppinger y Coppinger, 2001.

15. Nobis, 1979.

16. Morey, 2006; Losey *et al.*, 2011.

17. Davis y Valla, 1978.

18. Clutton-Brock, 1995.

19. Larson *et al.*, 2012.
20. *Ibid.*
21. Morey, 1992, 1994.
22. En la cueva de Coxcatlán.
23. Gautier, 2002.
24. Larson *et al.*, 2012.
25. Prates, Prevosti y Berón, 2010.
26. Sutter *et al.*, 2007; Gray *et al.*, 2010: mutación derivada de los lobos de Oriente Próximo.
27. G. D. Wang *et al.*, 2013.
28. Gould, 1969; Clutton-Brock, 1995.
29. Salima Ikram, Universidad Americana en El Cairo, citada en Lobell y Powell, 2010.
30. Esta momia se descubrió en 1920 en Abidos y se atribuyó al siglo IV a. C.; fue escaneada con TC en la Universidad de Pensilvania por Janet Monge.
31. Homero, *Odisea*, 17 (versión inglesa), cita que empieza por «As they were talking».
32. MacKinnon, 2010.
33. Collie, 2013.
34. MacKinnon, 2010; Driscoll y Macdonald, 2010.
35. Robert Rosenswig, citado en Lobell y Powell, 2010.
36. El consumo de perro no quedó limitado al Nuevo Mundo. En Francia, durante la Edad de Hierro, se comía perro. Hay pruebas incluso de la cría de perros como alimento en Levroux. Los restos del poblado celta de La Tene, en el norte de Eslovaquia, sugieren que el consumo de perro en Europa se prolongó al menos hasta la época romana (Chrószcz *et al.*, 2013).
37. Tito *et al.*, 2011. El descubrimiento lo hizo Samuel Belknap III, en aquel tiempo estudiante de la Universidad de Maine. Los huesos databan del 9400 AP.
38. Lobell y Powell, 2010.
39. Clutton-Brock y Hammond, 1994; White *et al.*, 2001.
40. La raza azteca es la xoloitzcuintlí, aún existente.
41. Rosenswig, 2006.
42. Zimmerman, 2001.
43. Rangel, que era el secretario personal de De Soto, escribió: «Los indios se acercaron en son de paz y les dieron maíz, aunque pequeño, y muchas gallinas, y unos cuantos perros pequeños, que son buen alimento. Son perros pequeños que no ladran, y los crían en las casas como alimento».
(«Rodrigo Rangel's Account, 2.^a parte», FloridaHistory.com, [http:// www.floridahistory.com/rangel-2.html](http://www.floridahistory.com/rangel-2.html).)
44. Serpell, 1995, 2009.
45. Craig Skehan, «Dog-Meat Mafia: Inside Thailand's Smuggling Trade», *Globe and Mail*, 20 de mayo, 2013.
La mayoría de los perros que se comen son silvestres.
46. El perro de Carolina puede ser una raza natural residual, pero en su forma actual es una raza reconstruida en gran medida.
47. Raymond Coppinger sostiene con vehemencia que la domesticación del perro se produjo en su totalidad a partir de los perros callejeros (Coppinger y Coppinger, 2001).
48. Macdonald y Carr, 1995; Boitani y Ciucci, 1995; Boitani, Ciucci y Ortolani, 2007; Lord *et al.*, 2013.
49. Brown *et al.*, 2011.
50. Boyko *et al.*, 2009.

51. Savolainen *et al.*, 2004; Oskarsson *et al.*, 2012.
52. Pero Savolainen *et al.*, 2004, calcula que los dingos llegaron a Australia hacia el 5000 AP.
53. Corbett, 1995.
54. Newsome, Corbett y Carpenter, 1980.
55. B. Smith y Litchfield, 2010.
56. En el Prospect Park Zoo de Brooklyn, por ejemplo, el cartel del dingo da a entender que los dingos son una especie de medio lobo, medio perro.
57. Parker *et al.*, 2004.
58. Véase en Morris, 2002, una reciente reconstrucción de las razas shiba inu y spitz finlandés.
59. Es decir, son un resultado accidental de los métodos usados para construir razas mediante selección del ADN (Larson *et al.*, 2012).
60. Parker *et al.*, 2004; VonHoldt *et al.*, 2010.
61. Larson *et al.*, 2012; pero véase en Dayan, 1994, una propuesta de procedencia del oeste de Asia.
62. Ashdown y Lea, 1979.
63. Fuller, 1956.
64. Véanse en Larson *et al.*, 2012 las pruebas de que el afgano quedó extinguido en Europa al finalizar la Segunda Guerra Mundial, tras lo cual se reintrodujo a través de tres perros importados.
65. Vilà *et al.*, 2003; VonHoldt *et al.*, 2013.
66. Según Larson *et al.*, 2012, solo el akita es autóctono.
67. John Henry Walsh, usando el pseudónimo de «Stonehenge», adaptó las bases de los clubes de colombofilia. El primer perro que sirvió como modelo de raza fue un pointer llamado «Major». Hay quien considera que Major es el primer perro moderno.
68. VonHoldt *et al.*, 2010. Esta correlación entre función y genealogía es válida solo para Europa Occidental, y en particular para Gran Bretaña (y sus antiguas excolonias). La geografía adquiere mayor importancia para las relaciones genealógicas en una escala geográfica mayor: a nivel de Eurasia, por ejemplo.
69. Gran parte del debate sobre las razas naturales de collie proceden de «The Collie Spectrum: Understanding the Scotch Landrace», *Old-Time Farm Shepherd*, <http://www.oldtimefarmshepherd.org/current-collie-articles/the-collie-spectrum-understanding-the-scotch-landrace>.
70. VonHoldt *et al.*, 2010.
71. Vilà, Seddon y Ellegren, 2005. En realidad, eso es aplicable en general para todos los miembros del género *Canis*. La hibridación es algo generalizado; de ahí la dificultad para definir las especies aplicando el concepto biológico de especie. Por ejemplo, durante la reciente expansión de los coyotes hacia el este, se produjo una gran hibridación con los lobos rojos canadienses. Como consecuencia, los coyotes del este son mucho más grandes y muestran una conducta mucho más parecida a la de los lobos que los coyotes del oeste (Kays, Curtis y Kirchman, 2010).
72. La inserción o eliminación de una base también cuenta como mutación puntual. C = citosina; G = guanina; A = adenina; T = timina.
73. Las repeticiones en tándem podrían considerarse una subcategoría de *indels*, pero este último término suele reservarse más para la inserción o eliminación de una secuencia de bases más larga que para la de bases sueltas.
74. Fondon *et al.*, 2008.
75. Fondon y Garner, 2004.
76. Nicholas *et al.*, 2011; Álvarez y Akey, 2011.
77. Sutter *et al.*, 2007; Gray *et al.*, 2010.

78. Parker *et al.*, 2009.
79. Cadieu *et al.*, 2009.
80. Revisado en Parker, Shearin y Ostrander, 2010.
81. Wayne y VonHoldt, 2012.
82. Cadieu *et al.*, 2009.
83. Boyko *et al.*, 2010.
84. L. Smith *et al.*, 2008; Bannasch *et al.*, 2010.
85. Véase Boyko *et al.*, 2010; Vaysse *et al.*, 2011.
86. Véase revisión en Parker, Shearin y Ostrander, 2010.
87. Kraus, Pavard y Promislow, 2013.
88. Mi querido mestizo de terrier *toy* y chihuahua, Gigi, vivió 18 dieciocho años.
89. Careau *et al.*, 2010.
90. Galis *et al.*, 2007.
91. Véase en Van Noort, Snel y Huynen, 2003, una exposición completa de su arquitectura genética.
92. Drake y Klingenberg, 2010.
93. Véase, por ejemplo, Raff y Raff, 2000; Mitteroecker y Bookstein, 2007; o Klingenberg, 2008.
94. Drake y Klingenberg, 2010.

3. GATOS

1. Por ejemplo, como Smoke era la única hembra de una camada de cuatro, recibió más atención. Sylvester era el más pequeño de los tres machos, lo cual no ayudó en su competición con sus hermanos, y era evidente que los otros lo dominaban. Ese fue el motivo principal por el que se convirtió en el gatito que menos querían conservar los dueños de la gata madre. Estaban mucho menos dispuestos a separarse de Smoke y de sus otros dos hermanos. Véanse relatos sobre el papel formativo de las primeras experiencias de la vida en Bateson (2000) y Mendl y Harcourt (2000).

2. Entre los carnívoros y otros órdenes de mamíferos, como los primates, cuanto más material vegetal hay en la dieta, más largo es el intestino, porque los vegetales requieren un esfuerzo digestivo mayor. Las especies de la familia de los gatos (félidos) son las que tienen el intestino más corto de todos los carnívoros terrestres. Su dieta alta en proteínas también tiene consecuencias sobre su sentido del gusto. Los félidos son casi insensibles al sabor de la sal, porque la consiguen como producto derivado de las proteínas animales; tampoco tienen sensibilidad al dulce.

3. Van Valkenburgh y Ruff, 1987.
4. Normalmente, en coaliciones de machos (Caro y Collins, 1987).
5. Johnson *et al.*, 2006; O'Brien y Johnson, 2007; O'Brien *et al.*, 2008.
6. O'Brien *et al.*, 2008.
7. Driscoll *et al.*, 2007, 2009.
8. Cameron-Beaumont, Lowe y Bradshaw, 2002; Goldberg, 2003.
9. Ginsburg *et al.*, 1991; Clutton-Brock, 1999.
10. Driscoll *et al.*, 2009.
11. Zeuner, 1958.
12. Vigne *et al.*, 2004.

13. Serpell 2000; Driscoll *et al.*, 2009.
14. Linseele, Van Neer y Hendrickx, 2007.
15. Clutton-Brock, 1992, 1999.
16. Málek, 1997.
17. Serpell, 2000.
18. Driscoll *et al.*, 2009.
19. Bateson y Turner, 2014. Especulan que es en ese momento cuando la señal de «rabo arriba» pudo evolucionar como consecuencia de la selección en favor de la sociabilidad.
20. Serpell, 2000. Citando Ahmad, Blumenberg y Chaudhary, 1980, Serpell describe lo que habría sido una exportación de gatos muy anterior desde Egipto a la cultura Harappa (4500-4100 AP), en el valle del Indo. Pero eso sería anterior al periodo de su prevalencia en Egipto; así que si esos «gatos urbanos» eran efectivamente domesticados, probablemente procederían del oeste de Asia.
21. Driscoll *et al.*, 2009. Serpell, 2000, en cambio, afirma que tanto griegos como romanos preferían a los turones y a los hurones como mecanismo de control de los roedores, así que algunos de los gatos que iban en los barcos quizá fueran polizones (véase también Beadle, 1979). En cualquier caso, los gatos se adaptan bien a la vida a bordo de los barcos, y el transporte en barco fue un motor importante de la dispersión global de los gatos (Todd, 1977). Por ejemplo, la mutación asociada al sexo que se encuentra en los machos atigrados naranjas, o la de las hembras multicolores o con manto carey parece haberse originado en el oeste de Turquía, desde donde se transportaría a Bretaña, Gran Bretaña y Escandinavia a bordo de barcos vikingos.
22. Zeuner 1963.
23. Driscoll *et al.*, 2009.
24. Driscoll *et al.*, 2007.
25. Wastlhuber, 1991.
26. Morris, 1999.
27. Morris, 1999.
28. Taylor, 1989.
29. A mi modo de ver, el levkoy es, estéticamente, el equivalente felino de ET.
30. Menotti-Reymond *et al.*, 2007; Stephens, 2001. G. Sutton, «Scottish Fold», *Cat Fanciers' Association*, <http://www.cfa.org/Breeds/BreedsSthruT/ScottishFold/SFArticle.aspx>. La deformación de las orejas en los fold escoceses no es más que uno de los muchos defectos relacionados con el cartílago, como la atrofia de las patas o la osteocondrodisplasia (Gunn-Moore, Bessant y Malik, 2008).
31. Zhigachev y Vladimirova, 2002.
32. Gunn-Moore, Bessant y Malik, 2008; Stephens, 2001.
33. Albuisson *et al.*, 2011.
34. Los polidáctilos no han sido reconocidos por la British Cat Fanciers' Association (Dennis Turner, *e-mail*, 5 de febrero de 2014), por suponer una crueldad contra los animales, lo cual es reconfortante.
35. Esta circunstancia es conocida técnicamente como hipoplasia radial.
36. Véase Gandolfi *et al.*, 2010, para más información sobre la mutación correspondiente.
37. O'Brien *et al.*, 2008. Véanse en Kehler *et al.*, 2007 la relación entre las mutaciones del *Fgf5* y la longitud del pelo.
38. No estoy seguro de cómo se consiguieron estos dos últimos cruces. Supongo que en ambos casos la hembra era de gato doméstico, porque ninguna hembra de serval o caracal que se precie dejaría que la montara un gato callejero, por muy descarado y fornido que fuera. Pero esos cruces de animales de géneros diversos presentan

problemas prácticos; los periodos de gestación son diferentes entre una y otra especie, y las hibridaciones entre especies producen una serie de defectos bien conocidos. Por tanto, muchos de los fetos acaban en abortos en diferentes fases del desarrollo, y se dan muchos casos de esterilidad, sobre todo entre machos. Estos impedimentos no han desanimado a algunos criadores ambiciosos de la Asociación Felina Internacional (TICA), que es la que da la aprobación a las nuevas razas. De hecho, existe ya una nueva raza, llamada toyger, creada a partir de un cruce de segundo orden entre el Bengala (gato de Bengala × gato doméstico) y un atigrado doméstico. El toyger se llama así porque tiene rayas como las de un tigre. Con la llegada de la inseminación artificial podríamos esperar incluso la creación de un gato doméstico con rayas de tigre a partir de cruces con tigres auténticos (*Panthera tigris*), pero no tengo claro que el resultado fuera una buena mascota: quizá sí fuera útil como «gato de guardia». En cualquier caso, más vale no dejar a los niños cerca de un Savannah o un caracat.

39. Véase, por ejemplo, Lynch, 1991.

40. En realidad, cada vez hay menos gatos thai en Tailandia. Los que yo observé estaban en pequeños «zoos» donde se exhibía la fauna local.

41. «Siam: America's First Siamese Cat», Rutherford B. Hayes Presidential Center, https://www.rbhayes.org/clientuploads/pdfs/Paper%20trails/Feb.2004_Siam%20Americas%20First%20Siamese%20Cat.pdf.

42. Jennifer Copley, «Naturally Occurring Cat Breeds, Cross-Breeds, and Recent Mutations», *Metaphorical Platypus* (blog), 13 de julio de 2010, <http://www.metaphoricalplatypus.com/articles/animals/cats/cat-facts/naturally-occurring-cat-breeds-cross-breeds-and-recent-mutations>.

43. Pontius *et al.*, 2007.

44. O'Brien y Nash, 1982; Menotti-Raymond *et al.*, 1999.

45. Kehler *et al.*, 2007.

46. Geibel *et al.*, 1991; Lyons *et al.*, 2005.

47. Schmidt-Küntzel *et al.*, 2005; Linderholm y Larson, 2013.

48. Schmidt-Küntzel *et al.*, 2005.

49. Albuissou *et al.*, 2011; Lange, Nemeschkal y Müller, 2013.

50. Véase, por ejemplo, Ingham y Placzek, 2006.

51. Este elemento cis-regulatorio es algo raro por su considerable distancia con respecto al gen que regula (*shh*) (Lettice *et al.*, 2008; Albuissou *et al.*, 2011).

52. O'Brien *et al.*, 1999; Menotti-Raymond *et al.*, 2009.

53. Por ejemplo, véase en Menotti-Raymond *et al.*, 2007, 2010 el gato como modelo de la degeneración retiniana progresiva.

54. Zatta y Frank, 2007.

55. Courchamp, Say y Pontier, 2000.

56. Macdonald, 1983; Natoli y de Vito, 1991.

57. Bradshaw *et al.*, 1999; Fitzgerald y Karl, 1986.

58. Macdonald, 1983; Crowell-Davis, 2005.

59. Bradshaw y Cameron-Beaumont, 2000; Cafazzo y Natoli, 2009.

60. Bradshaw y Cameron-Beaumont, 2000.

61. Bradshaw y Cameron-Beaumont, 2000; Bradshaw, Casey y Brown, 2012.

62. Nicastro, 2004.

63. El maullido de Sylvester es débil comparado con el de la difunta Misty, la que se mostraba tranquila ante los mapaches descritos en el capítulo 4. El maullido de Misty era sorprendentemente potente y rasposo, lo cual

resultaba especialmente molesto durante las conversaciones telefónicas. Y estas siempre la estimulaban en ese sentido, hasta provocar la exasperación a ambos extremos de la línea.

4. OTROS DEPREDADORES

1. Gehrt y Fritzell, 1998.
2. Hauver *et al.*, 2013.
3. Zeveloff, 2002.
4. Prange, Gehrt y Wiggers, 2003.
5. MacClintock, 1981.
6. Ikeda, 2004.
7. Michler y Hohmann, 2005.
8. West-Eberhard, 1989; Pigliucci, 2001; Stearns, 1989; Hunt, 2011.
9. Hay otros fieros depredadores en esta familia, como los glotones, los tejones americanos o los rateles.
10. Harris y Yalden, 2008, 485-487; Sato, 2003; Hernádi, 2012.
11. Blandford, 1987; Heptner y Sludskii, 2002.
12. Harris y Yalden, 2008.
13. Lodé, 1996, 2008.
14. Sato, 2003; Hemmer, 1990.
15. Hemmer, 1990.
16. A. P. Thomson, 1951.
17. S. Brown, «History of the Ferret», Serie Small Mammal Health, VeterinaryPartner.com, <http://www.veterinarypartner.com/Content.plx?P=A&A=496>.
18. A. P. Thomson, 1951.
19. Brown, «History of the Ferret», Plummer, 2001.
20. Davison, 1999.
21. Brown, «History of the Ferret».
22. G. M. Thomson, 2011.
23. Los hurones silvestres suelen arraigar donde no hay otros depredadores de tamaño similar.
24. Poole, 1972.
25. *Ibíd.*
26. Hernádi, 2012.
27. *Ibíd.*
28. Driscoll, Macdonald y O'Brien, 2009.
29. Lindeberg, 2008.
30. O'Regan y Kitchener, 2005.
31. *Ibíd.*
32. Hansen y Damgaard, 2009.
33. Kruska, 1996.
34. Bowman, 2007.
35. Véase, por ejemplo, McGinnity, 2003, y Fraser, 2008.
36. El término «efecto Baldwin» se lo debemos a George Gaylord Simpson (Simpson, 1953), que se mostró

crítico. La formulación original de la idea apareció en Baldwin, 1896.

37. Por ejemplo, Morgan, 1896; Osborn, 1896. Véase también Baldwin, 1902.

38. Gran parte de este planteamiento deriva en último extremo de Crispo, 2007.

39. Véase, por ejemplo, Turney, Whitely y Anderson, 1996; varias contribuciones en Weber y Depew, 2003; y Dennett, 2003. Baldwin era psicólogo, lo que quizás explique su interpretación tan restrictiva.

40. Véase una excelente exposición en Crispo, 2007.

41. Waddington, 1953.

42. Waddington, 1953, 1956, 1961.

43. El concepto de acomodación fenotípica de West-Eberhard (2005) subsumiría tanto la asimilación genética como el efecto Baldwin.

5. INTERLUDIO EVOLUTIVO

1. Dawkins, 2004.

2. Helfman *et al.*, 2009.

3. Sire y Huysseune, 2003; Sire y Akimenko, 2004.

4. Por ejemplo, los peces piedra (familia Synanceiidae) y los peces sapo (Antennariidae).

5. Véase, por ejemplo, Hall, 2003.

6. Shubin, Tabin y Carroll, 2009: La investigación *evo-devo* (del desarrollo evolutivo) ha revelado una homología mucho mayor de lo que se pensaba incluso entre taxones con una relación distante (p. ej. insectos y vertebrados).

7. Véase Lauder, 2012; Hall, 2012.

8. Aka, 1995; Davidson y Erwin, 2006; Heffer y Pick, 2013.

9. Alan Wilson fue un pionero en este aspecto; véase, por ejemplo, King y Wilson, 1975.

10. Algunos genes codifican factores de transcripción que, asociándose a elementos regulatorios, influyen en la expresión de los genes.

11. Carroll 2005a, 2005b, 2008.

12. Biémont y Vieira, 2006. Pero parte del ADN basura es efectivamente basura (es decir, no tiene un diseño inteligente que albergue significado funcional).

13. Godfrey-Smith, 2009 es una referencia especialmente válida. Véase también Baum, Smith y Donovan, 2005.

14. Gisolfi y Mora, 2000.

6. CERDOS

1. Los guerreros suecos previkings, por ejemplo, llevaban cascos con crestas de jabalí (Simoons, 1994).

2. Kiple y Ornelas, 2000.

3. Estas máscaras características se usan en ritos iniciáticos.

4. Véanse en Meggitt, 1974, los mae enga, una tribu de las tierras altas. En algunas tribus de las tierras altas, la función de los cerdos como símbolo de riqueza impide que se usen como alimento, a pesar de los problemas de malnutrición y falta de proteínas (Jelliffe y Maddocks, 1964).

5. Harris, 1989, 1997, 2001.

6. Lobban, 1998.
7. *Ibid.*
8. Zeuner, 1963; Lobban, 1998.
9. Zeuner, 1963.
10. «Y también el cerdo, porque tiene las pezuñas partidas, pero no es rumiante: a este deberán considerarlo impuro» (Levítico, 11:7).
11. El *diacodexis* es uno de los artiodáctilos fósiles más antiguos que se conocen (Rose, 1982).
12. Mizelle, 2011.
13. Frantz *et al.*, 2013, Mona, Randi, y Tommaseo-Ponzetta, 2007, con una muestra menor, calculan 5 Ma.
14. Larson *et al.*, 2005.
15. Zeder, 1982, 2011, 2012.
16. Zeder, 1982 (ruta comensal); Clutton-Brock, 1999 (ruta de la gestión humana).
17. Kim *et al.*, 1994 (China); Zeder, 2008 (Oriente Próximo); Peters *et al.*, 1999.
18. Groenen *et al.*, 2012; Giuffra *et al.*, 2000; Wu *et al.*, 2007; Larson *et al.*, 2005; Bruford, Bradley y Luikart, 2003; pero véase una visión deflacionaria en Larson y Burger, 2013.
19. Wu *et al.*, 2007.
20. Erynk *et al.*, 2001 (el tamaño de molares cambia en Çayönü Tepesi, sureste de Anatolia).
21. Giuffra *et al.*, 2000; Larson *et al.*, 2005; Ottoni *et al.*, 2013.
22. Larson *et al.*, 2005; véase en Larson y Burger, 2013, por qué estas afinidades genéticas son una prueba inconsistente y probablemente engañosa.
23. Vigne *et al.*, 2009.
24. Oppenheimer, 2004; Gray y Jordan, 2000; pero véase en Oppenheimer y Richards, 2001, la hipótesis del «tren tranvía».
25. Dobney, Cucchi y Larson, 2008.
26. Larson *et al.*, 2007.
27. Larson *et al.*, 2005.
28. Megens *et al.*, 2008.
29. Larson *et al.*, 2010.
30. Fang *et al.*, 2005.
31. Porter, 1993.
32. Fang *et al.*, 2005.
33. Giuffra *et al.*, 2000. Recientemente se ha producido el efecto contrario: ahora se importan razas europeas a China para mejorar las razas nativas chinas (Megens *et al.*, 2008).
34. Jones, Rothschild y Ruvinsky, 1998.
35. Gea-Izquierdo, Cañellas y Montero, 2008.
36. Dohner, 2001.
37. Clark y Dzieciolowski, 1991.
38. Ekarius, 2008.
39. Por ejemplo, Knipple y Knipple, 2011; Wood *et al.*, 2008 (análisis científico); Gibson, 2012 (mayor uso del tocino).
40. Mayer y Brisbin, 2008.
41. Kruska y Röhrs, 1974; Kruska, 1988*b*.
42. Röhrs y Ebinger, 1999.

43. Kruska, 1970, 1972; Kruska y Stephan, 1973; véase también en Raichlen y Gordon, 2011, la relación entre la capacidad física y el tamaño del cerebro.
44. Maselli *et al.*, 2014. Es un ejemplo de la ley de Dollo, según la cual la pérdida de rasgos complejos a menudo es irreversible.
45. Pukite, 1999.
46. Caro, 2005; Cieslak *et al.*, 2011.
47. Cieslak *et al.*, 2011.
48. «Raza natural» es un concepto algo confuso para denominar una raza. La mayoría de las razas modernas de cualquier animal doméstico derivan de razas naturales, pero en los cerdos hay una serie de razas modernas llamadas «razas naturales» (en inglés, *landrace*), por ejemplo, la American Landrace o la German Landrace. La primera «*landrace*» era danesa, y contribuyó en diferente grado al desarrollo de todas las demás.
49. En China, seis tipos tradicionales de cerdo presentan una mutación que provoca la coloración negra (Fang *et al.*, 2009).
50. Giuffra *et al.*, 2000.
51. Mayer y Brisbin 2008; De Marinis y Asprea, 2006. Esta conservación de la coloración doméstica es más pronunciada cuando no hay introgresión de los cerdos salvajes.
52. Parés-Casanova, 2013. Otro marcador del dimorfismo sexual es el tamaño del tercer molar (Albarella *et al.*, 2006).
53. El patrón de dimorfismo sexual en las razas de cerdo doméstico también viola la regla de Rensch, según la cual el grado de dimorfismo sexual debería aumentar con el aumento del tamaño corporal (Parés-Casanova, 2013).
54. Los cerdos quizá llegaron a Estados Unidos durante la expedición de De Soto en 1539-40 (Mayer y Brisbin, 2008).
55. Cabe destacar, en este aspecto, que otro rasgo sexualmente dimórfico de los cerdos (el tercer molar) también es de desarrollo tardío.
56. Fang *et al.*, 2009.
57. Li *et al.*, 2010; Yuan y Flad, 2005.
58. Rothschild *et al.*, 1994; Lamberson *et al.*, 1991; Drake, Fraser y Weary, 2008.
59. Jeon *et al.*, 1999; Fan *et al.*, 2011; Rehfeldt *et al.*, 2000; Rehfeldt, Henning y Fiedler, 2008; Chen *et al.*, 2012.
60. Rutherford *et al.*, 2013; Fernandez-Rodriguez *et al.*, 2011; Baxter *et al.*, 2013.
61. Giuffra *et al.*, 2000.
62. Li *et al.*, 2010; véase también Fang *et al.*, 2009.
63. Johansson *et al.*, 2005.
64. Lai *et al.*, 2007.
65. Amaral *et al.*, 2011; Cherel *et al.*, 2011.
66. Bidanel *et al.*, 2001.
67. Groenen *et al.*, 2012; Amaral *et al.*, 2011.
68. Liu *et al.*, 2007.
69. Nikitin *et al.*, 2010.
70. Megens *et al.*, 2008.
71. *Ibid.*
72. Gustafsson *et al.*, 1999 (conducta maternal); Fraser y Thompson, 1991 (cochinillos nacidos con colmillos).
73. Held, Cooper y Mendl, 2008.

7. RESES

1. Burke, 1998, publicado originalmente como «On the Sublime and Beautiful» (1798).
2. Guthrie, 2005 (cap. 5), trata varias teorías sobre los motivos de las pinturas rupestres en las que aparecen sobre todo grandes mamíferos, desde razones estéticas a ideas mágicas o rituales religiosos chamánicos.
3. Hacia el 10500 AP: Helmer *et al.*, 2005; Hongo *et al.*, 2009; Twiss y Russell, 2009 (cabezas de toro).
4. Números 24:8 (versión estándar revisada; «los cuernos de un toro salvaje»), citado en Richard L. Atkins, «The Worship of Yahweh as a Bull», *Atkins Light Quest* (blog), <http://www.atkinslightquest.com/Documents/Religion/Hebrew-Myths/Worship-of-Yahweh-as-a-Bull.htm>.
5. Evans, 1921.
6. Vivekanandan y Alagumalai, 2013.
7. En el sur de Francia esta forma de toreo se llama *course Landaise*.
8. Véase, por ejemplo, Wolin, 1979.
9. Strömberg, 2011.
10. Janis, 2007.
11. Bibi, 2013: 19,3-16,6 Ma; Hassanin *et al.*, 2012: 27,6-22,4 Ma; Meredith *et al.*, 2011: 19,1-16,4 Ma.
12. Solounias *et al.*, 1995.
13. Bibi y Vrba, 2010.
14. Por ejemplo, rebecos, cabras de las Rocosas, seraus y gorales.
15. Hassanin *et al.*, 2013.
16. Cis van Vuure, 2005.
17. «*Bos primigenius*», Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN, <https://www.iucnredlist.org/species/136721/4332142>. El ancestro salvaje del cebú en ocasiones recibe el nombre de *Bos primigenius nomadicus*.
18. Julio César, *Las guerras de las Galias*, 6.28.
19. Loftus *et al.*, 1994; Helmer *et al.*, 2005.
20. Bradley *et al.*, 1996, 1998; Hanotte *et al.*, 2002; Pérez-Pardal *et al.*, 2010.
21. Achilli *et al.*, 2008, pero con cierta mezcla de uros autóctonos africanos (Decker *et al.*, 2014).
22. Zeder, 2011; Bollongino *et al.*, 2012.
23. Pinhasi, Fort y Ammerman, 2005; Edwards *et al.*, 2007.
24. Teasdale y Bradley, 2012.
25. Bramanti *et al.*, 2009.
26. Cymbron *et al.*, 2005; Beja-Pereira *et al.*, 2006; Negrini *et al.*, 2007. Hay cierta polémica sobre hasta qué punto llegó el mestizaje con uros autóctonos durante la expansión europea (Edwards *et al.*, 2007; Bonfiglio *et al.*, 2010; Pérez-Pardal *et al.*, 2010; Götherström *et al.*, 2005; Bollongino *et al.*, 2008). Por lo que yo entiendo, se produjo una introgresión genética relativamente pequeña con los uros europeos autóctonos: tuvo lugar sobre todo con los toros, y, en especial, en el sur de Europa, donde el ganado doméstico pastaba más libremente (véase, por ejemplo, Teasdale y Bradley, 2012).
27. Murray *et al.*, 2010.
28. Fuller, 2006.
29. Chen *et al.*, 2010.
30. Baig *et al.*, 2005.
31. Hacia el 3500 AP, donde se encontraron con razas taurinas que habían llegado unos mil años antes (Zhang *et*

al., 2013).

32. Hanotte *et al.*, 2002.
33. Ikram, 1995.
34. Freeman *et al.*, 2004; Hanotte *et al.*, 2002.
35. Epstein y Mason, 1984.
36. Ikram, 1995; Kendall, 1998.
37. Epstein, 1971.
38. Las razas de sanga × zebu se llaman zenga; la mayoría se encuentran en África Oriental (J. E. O. Rege, 1999).
39. E. Rege, 2003.
40. Vigne, Peters y Helmer, 2005.
41. Sherratt, 1981, 1983.
42. Por ejemplo, véase en Vigne y Helmer, 2007 un repaso general a la hipótesis; véase Greenfield, 2010.
43. Los uros de Oriente Próximo probablemente fueran mucho más pequeños (más «gráciles») que los europeos (Edwards *et al.*, 2007), y, por tanto, más fáciles de controlar y de ordeñar. No obstante, haría falta la participación de varias personas para tener sujeto al animal y evitar que pudiera hacer daño.
44. Evershed *et al.*, 2008.
45. Véanse pruebas del ordeñado en la cuenca de los Cárpatos en Craig *et al.*, 2005.
46. Leonardi *et al.*, 2012.
47. Por ejemplo, Edwards *et al.*, 2007; Achilli *et al.*, 2008; Bollongino *et al.*, 2008.
48. Helmer *et al.*, 2005; Polák y Frynta, 2010, hallaron convergencia intersexual en lo referente a la altura a los hombros, pero no a la masa corporal.
49. Ingram *et al.*, 2009; Itan *et al.*, 2009.
50. Gerbault *et al.*, 2011.
51. Check, 2006; Holden y Mace, 2002; Reilly, 2012.
52. Harvey *et al.*, 1998.
53. Romero *et al.*, 2012.
54. Itan *et al.*, (2009) sugieren que el ordeñado nació al norte de los Balcanes; Gerbault *et al.*, (2011) sugieren que ya se hacía en Oriente Próximo.
55. Burger *et al.*, 2007.
56. Gerbault *et al.*, 2011.
57. Tandon *et al.*, 1981; Romero *et al.*, 2012.
58. Ingram *et al.*, 2007.
59. Bayoumi *et al.*, 1982.
60. Hijazi *et al.*, 1983.
61. Elsik, Tellam y Worley, 2009; el nombre de la vaca era «L1 Dominette 01449» (Burt, 2009).
62. Stothard *et al.*, 2011: Holstein black angus; Lee *et al.*, 2013: Hanwoo (coreana); Canavez, 2012: Nellore (cebú); Tsuda *et al.*, 2013: la amenazada raza japonesa Mishima-Ushi.
63. Estos estudios versaban sobre todo acerca de la asociación del genoma completo (GWAS, por sus siglas en inglés). Bolormaa *et al.*, (2011), hallaron mutaciones relacionadas con el crecimiento; Raven, Cocks y Hayes (2014), identificaron mutaciones relacionadas con la producción de leche; y Hayes *et al.*, (2010), identificaron mutaciones relacionadas con el color del pelaje y la grasa de la leche.
64. Véase en Gautier y Naves, 2011, las huellas de la selección en las reses criollas.
65. Lewin, 2013; Qanbari *et al.*, 2010.

66. Qanbari *et al.*, 2010.
67. Gautier y Naves, 2011; Porto-Neto *et al.*, 2013.
68. Véase, por ejemplo, Fadista *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2010; Hou *et al.*, 2011; Zhan *et al.*, 2011.
69. Stothard *et al.*, 2011.
70. Stapely *et al.*, 2010; Liu y Bickhart, 2012. Hay diversas razones para esto, como los cambios en la estructura de los genes inducidos por las CNV, los efectos de la dosis génica y la exposición de los alelos recesivos a la selección. Las CNV, además, pueden afectar a partes más amplias del genoma que las mutaciones puntuales.
71. Felius, 1995.
72. Véase en Gilliam *et al.*, 1936, la comparación de los niveles de betacaroteno en las vacas frisonas (Holstein) con las de Guernsey.
73. Lewin, 2013. El padre se llamaba Pawnee Farm Arlinda Chief («Chief»); y su hijo, Walkway Chief Mark («Mark»).

8. OVEJAS Y CABRAS

1. Los chivos expiatorios siempre eran machos y se seleccionaban juntos (Levítico 16:5-10; Feinberg, 1958).
2. El chivo se liberaba a diez millas de la comunidad para dificultar su regreso (David Guzik, «Leviticus 16. The Day of Atonement», *Enduring Word Media*, 2004, <https://enduringword.com/bible-commentary/leviticus-16/>).
3. Mateo 25:31-33.
4. Perkins y Roselli, 2007. Los carneros se han convertido en modelos para el estudio de la homosexualidad masculina.
5. Morton y Avanzo, 2011.
6. Kaminski *et al.*, 2005.
7. Slijper, 1942.
8. Bibi *et al.*, 2009; Bibi y Vrba, 2010; Ropiquet y Hassanin, 2005; Mathee y Davis, 2001.
9. Pirastru *et al.*, 2009.
10. Las denominadas «cabras de las Rocosas» no son realmente cabras, ni siquiera miembros de la tribu *Caprini*; pertenecen a la tribu *Rupicaprini*, junto con los rebecos, los seraus y los goraes; por tanto, están más alejados de las cabras que las ovejas.
11. Rezeai *et al.*, 2010.
12. Peters *et al.*, 1999.
13. Meadows *et al.*, 2007; Meadows, Hiendleder y Kijas, 2011.
14. Vigne *et al.*, 2011; Zeder, 2012.
15. Arbuckle, 2008.
16. Zeder, 2008, 2011.
17. Zeder, 2008. Sobre la llegada de la oveja doméstica a la India; léase Singh *et al.*, 2013; sobre su llegada a África, léase Muigai y Hanotte, 2013.
18. Zeder, 2008; Chessa *et al.*, 2009; Tresset y Vigne, 2011.
19. Chessa *et al.*, 2009.
20. *Ibid.*
21. Ryder, 1983; Sherratt, 1981.

22. Chessa *et al.*, 2009.
23. Cai *et al.*, 2011; Muigai y Hanotte, 2013; Chessa *et al.*, 2009.
24. Chessa *et al.*, 2009.
25. Chessa *et al.*, 2009; Bollvåg, 2010; Tapio *et al.*, 2010.
26. Ryder, 1964; Chessa *et al.*, 2009.
27. Chessa *et al.*, 2009.
28. Zeder, 1999, 2006; Zeder y Hesse, 2000.
29. Zeder, 2008, 1999, incluido el norte y el centro de los montes Zagros.
30. Naderi *et al.*, 2007, 2008.
31. Fernández *et al.*, 2006; Vigne, 2011.
32. Zeder, Smith y Bradley 2006; Luikart *et al.*, 2001. Sobre China, véase Chen *et al.*, 2005.
33. Horwitz y Bar-Gal, 2006; Zeder, 2008; Hatziminaoglou y Boyazoglu, 2004.
34. Véanse pruebas de la depredación de cabras por parte de los neandertales en Speth y Tchernov, 2001; de la depredación por parte de seres humanos anatómicamente modernos, véanse Marean, 1998; Shea, 1998; Otte *et al.*, 2007. Munro, 2004, describe la depredación de cabras por parte de los natufienses.
35. Hecker, 1982; Zeder, 1999; Zeder y Hesse, 2000; pero véase Arbuckle, 2008, y Arbuckle y Atici, 2013, que dan fechas posteriores de la caza selectiva.
36. El término común para este sistema de apareamiento es poliginia; véase Zeder, 2006, y Vigne *et al.*, 2011.
37. Fernández *et al.*, 2006; Luikart *et al.*, 2006.
38. Smith y Horwitz, 1984; Zeder, 2006; Zohary, Tchernov y Horwitz, 1998; pero véanse fechas posteriores en Haber y Dayan, 2004. Parte de la explicación para estas alteraciones fenotípicas es la plasticidad fenotípica, y en especial su relación con las provisiones de forraje (Makarewicz y Tuross, 2012). Véase en Polák y Frynta, 2009, un cálculo del dimorfismo sexual relacionado con el tamaño en las razas modernas.
39. Por ejemplo, Coltman *et al.*, 1999; Milner, Elston y Albon, 1999; Coulson *et al.*, 2001; Clutton-Brock y Sheldon, 2010; Catchpole *et al.*, 2000.
40. Clutton-Brock, 2009; Robinson y Kruuk, 2007.
41. Ryder, 1981; Catchpole *et al.*, 2000.
42. Pemberton *et al.*, 1996; Robinson y Kruuk, 2007; Johnston *et al.*, 2013.
43. Campbell y Donlan, 2005.
44. Dubeuf y Boyazoglu, 2009.
45. Pieters *et al.*, 2009.
46. International Sheep Genomics Consortium *et al.*, 2010; Chessa *et al.*, 2009; pero no en Estados Unidos (Blackburn *et al.*, 2011).
47. La señal filogeográfica de las razas de oveja es tenue (Meadows *et al.*, 2005); en el caso de las cabras, en cambio, la señal filogeográfica es más intensa, más incluso que la de las reses, que son más difíciles de transportar. En parte esa diferencia refleja el hecho de que las razas de cabra han derivado de las razas naturales locales más recientemente.
48. Sanchez Belda y Trujillano, 1979; Diez-Tascón *et al.*, 2000.
49. Chessa *et al.*, 2009.
50. Bruford, Bradley y Luikart, 2003. Kijas *et al.*, 2012; Muigai y Hanotte, 2013.
51. Handley *et al.*, 2007.
52. Chessa *et al.*, 2009.
53. Handley *et al.*, 2007.

54. Al igual que en el caso de las reses, las ovejas domésticas llegaron a Europa por dos rutas diferenciadas: la del Danubio y la del Mediterráneo. Véase Pereira *et al.*, 2006, para las razas ibéricas, y Peter *et al.*, 2007 para las razas alpinas.

55. Chessa *et al.*, 2009.

56. Peter *et al.*, 2007. Véase Fontanesi *et al.*, 2011 para las ovejas, y Fontanesi *et al.*, 2012 para las cabras.

57. Ryder, 1981; Ferencakovic *et al.*, 2013; Drăgănescu, 2007; Kusza *et al.*, 2008.

58. Kijas *et al.*, 2012; Moradi *et al.*, 2012.

59. International Sheep Genomics Consortium *et al.*, 2010. Kijas *et al.*, 2013, realizaron un estudio de los SNP en cabras.

60. Dong *et al.*, 2013 (pituitaria); International Sheep Genomics Consortium *et al.*, 2010.

61. Fontanesi *et al.*, 2010, 2011. Véase también el análisis de CNV en cabras en Fontanesi *et al.*, 2009.

62. Fontanesi *et al.*, 2011, 2012.

63. Fontanesi *et al.*, 2009 (cabras); Fontanesi *et al.*, 2010 (ovejas).

64. Fontanesi *et al.*, 2009.

65. *Ibid.*

66. Dong *et al.*, 2013.

67. *Ibid.*

68. La transcripción inversa es la construcción de ADN a partir del ARN.

69. Chessa *et al.*, 2009.

70. Haenlein, 2004.

71. Ceballos *et al.*, 2009.

9. RENOS

1. Burrows y Wallace, 1999.

2. Irving y de Bonnaville, 1884.

3. Moore, 1934.

4. Allen, 1996, revisado en Dugan, 2008.

5. Yamin-Pasternak, 2010.

6. Fitzhugh, 2009; véase revisión en DePriest y Beaubien, 2011.

7. Vitebsky, 2005.

8. Véase en Vitebsky, 2005, una buena exposición sobre los megalitos.

9. Estos ciervos antiguos tenían cornamenta (Pitra *et al.*, 2004).

10. Por ejemplo, Markusson y Folstad, 1997.

11. Zhang y Zhang, 2012.

12. Meiri *et al.*, 2014; Guthrie, 1968.

13. Los líquenes suelen ser tóxicos para los humanos; aunque para los renos no los son, no resultan muy nutritivos y generalmente los consumen en ausencia de un forraje mejor (Heggberget, Gaare y Ball, 2010; Airaksinen *et al.*, 1986).

14. Puede que esta práctica se remonte a los neandertales; Buck y Stringer (próxima publicación).

15. Rue, 2004.

16. Timisjärvi, Nieminen y Sippola, 1984.

17. Hogg *et al.*, 2011; pero según Douglas y Jeffery, 2014, la percepción de rayos UV no es tan infrecuente entre los mamíferos.
18. Hogg *et al.*, 2011, sobre los cambios en la sensibilidad retiniana a los rayos UV según la estación, véase Stokkan *et al.*, 2013.
19. Hogg *et al.*, 2011.
20. Bahn, 1977.
21. Véase el papel de la carne de reno en la dieta de los neandertales en Enloe, 2003; sobre el uso de los renos en la dieta de los humanos (cultura magdalenense), véase Patou-Mathis, 2000.
22. Straus, 1996. Véase en Bricker, Mellars y Peterkin, 1993, el uso del atlatl en la caza del reno.
23. Hayden *et al.*, 1981.
24. Straus, 1987.
25. Kuntz y Costamagno, 2011.
26. Baskin, 2010.
27. Flagstad y Røed, 2003.
28. Hay quien describe al reno como animal «semidomesticado», es decir, no domesticado del todo.
29. Mirov, 1945; Aronsson, 1991.
30. Røed *et al.*, 2008.
31. Ingold, 1980; Grøn, 2011.
32. Grøn, 2011.
33. Mirov, 1945; Vitebsky, 2005.
34. Mirov, 1945.
35. Mirov, 1945; Laufer, 1917.
36. Cronin *et al.*, 1995.
37. Brännlund y Axelsson, 2011.
38. Forbes *et al.*, 2009; Forbes y Kumpula, 2009; Krupnik, 2000.
39. Ingold, 1986; Müller-Willie *et al.*, 2006.
40. Baskin, 2000, 2010.
41. Vitebsky, 2005.
42. Mirov, 1945.
43. Laufer, 1917; véase también Mirov, 1945, y Gordon, 2003.
44. Revisado en Mirov, 1945; Storli, 1996.
45. Røed *et al.*, 2008.
46. *Ibid.*
47. Røed *et al.*, 2011.
48. Mazullo, 2010.
49. Puputti y Niskanen, 2009.
50. Rødven *et al.*, 2009; Baskin, 2010.
51. Andrén *et al.*, 2006; Tveraa *et al.*, 2003.
52. Folstad y Karter, 1992.
53. Oksanen *et al.*, 1992.
54. Rødven *et al.*, 2009.
55. *Ibid.*
56. R. Harris, «The Deer That Reigns», *Cultural Survival Quarterly*, 31.3 (otoño 2007),

<http://www.culturalsurvival.org/publications/cultural-survival-quarterly/finland/deer-reigns>.

57. Véase un análisis general de la relación entre selección sexual y tamaño de la cornamenta en Clutton-Brock, 1982, y Caro *et al.*, 2003; sobre la selección sexual en los renos, véase Røed *et al.*, 2002.

58. En este aspecto sería interesante comparar los renos de los evenkis, que son de los más domesticados, con los de los samis.

59. Ashman, 2003; Chenoweth, Rundle y Blows, 2008; Francis, 2004.

60. Berglund, 2013; Stankowich y Caro, 2009; Packer, 1983; Estes, 1991.

61. Lincoln, 1992. También se ha teorizado que la cornamenta de las hembras podría ser útil en la competencia con los jóvenes machos por el escaso forraje disponible en invierno (Espmark, 1964; Holand *et al.*, 2004.).

62. Jacobsen, Colman y Reimers (2011) sugieren que las poblaciones de hembras sin cornamenta evolucionaron mediante la deriva genética. Según Weladji *et al.*, 2005, la falta de cornamenta es una función derivada de las malas condiciones medioambientales. Véase también Cronin, Haskell y Ballard, 2010; Reimers, 2011.

63. Reimers, Røed y Colman, 2012.

64. Vitebsky, 2005.

10. CAMELLOS Y DROMEDARIOS

1. Bulliet, 1990.

2. Prothero, 2009.

3. Janis, Theodor y Boisvert, 2002.

4. Webb, 1977.

5. Pero véase Cui *et al.*, 2007.

6. *Ibid.*

7. Véanse fechas más antiguas de domesticación del camello en Frifelt, 1990, 1991. Para fechas posteriores, véase M. Uerpmann y Uerpmann, 2012; H. P. Uerpmann, 1999.

8. M. Uerpmann y Uerpmann, 2012, sostienen esto último; véase también en Bulliet, 1990, una teoría de la domesticación del camello basada en la leche.

9. Véase en Sapir-Hen y Ben-Yosef, 2013, el papel de los camellos como bestias de carga para el cobre; Grigson, 2012; Ben-Yosef *et al.*, 2012.

10. Farrokh, 2007.

11. Nabhan, 2008.

12. Drucker, Edwards y Saalfeld, 2010; véase también Edwards, Saalfeld y Clifford, 2005.

13. Khalaf, 1999, 2000.

14. Wani *et al.*, 2010.

15. Véase Bener *et al.*, 2005 en relación a las lesiones de los jockeys; véase también Caine y Caine, 2005; Tinson *et al.*, 2007.

16. Bulliet, 1990.

17. Sharp, 2012; véase también Nagy, Skidmore y Juhasz, 2013, sobre la leche de camella.

18. Raziq y Younas, 2006.

19. Al-Swailem *et al.*, 2007; también se crían camellos blancos en Estados Unidos («White Camel Breeding Program», Lost World Ranch, <http://lostworldranch.com/white-camel-breeding-program.php>).

20. Abdallah y Faye, 2012.

21. Peters, 1997; Gauthier-Pilters y Dagg, 1981.
22. Véase en Uerpmann y Uerpmann, 2012, una serie interesante de estudios sobre Timna (Israel); véase también Grigson, 2012; Ben-Yosef *et al.*, 2012.
23. Véase, por ejemplo, Wardeh, 2004.
24. Al-Swailem *et al.*, 2007.
25. Leese, 1927.
26. Köhler-Rollefson, 1993a.
27. Wardeh, 2004.
28. Al-Swailem *et al.*, 2007.
29. Kuz'mina, 2008.
30. *Ibid.*
31. Schmidt-Nielsen, 1964.
32. Al-Ali, Husayni y Power, 1988.
33. Aristóteles, *Historia Animalium*, 2.1.498b9.
34. Cui *et al.*, 2007; pero véase Trinks *et al.*, 2012 sobre un origen más occidental; Schaller, 1998.
35. Potts, 2004.
36. *Ibid.*
37. Véase Peters y von den Driesch, 1997.
38. Potts, 2004.
39. Se supone que quedan 400-500 camellos bactrianos en China (Hare, 1997).
40. Nowak *et al.*, 1997. Hay que tener en cuenta un detalle importante a la hora de comparar los camellos bactrianos domésticos con los camellos bactrianos salvajes que aún quedan. Ninguna de las dispersas poblaciones de camellos salvajes muestran una relación de parentesco reciente con los camellos domésticos. Hay una diferencia genómica bastante grande entre los camellos bactrianos salvajes y domésticos (de un 3% aproximadamente), lo que indica que los ancestros salvajes de los camellos domésticos quizá sean una subespecie diferente a la de los camellos salvajes de hoy en día. Así pues, los ancestros salvajes de los camellos domésticos posiblemente se parecerían más a los camellos domésticos actuales que a los salvajes.
41. Irwin, 2010
42. Faye, 2013.

11. CABALLOS

1. El caballo era un irascible semental negro «cuarto de milla» llamado Prince que, por diversión, insistió en que montara al revés, con resultados predecibles.
2. Anthony, 2009.
3. Levine, 1999; Olsen, 2006; Outram *et al.*, 2009.
4. Thieme, 2005.
5. Valladas *et al.*, 2001; Pruvost *et al.*, 2011.
6. Anthony, 2009.
7. Levine, 1998.
8. El término «tarpán» deriva de una palabra usada en túrquico para los caballos salvajes.
9. Froehlich, 1999; Gingerich, 1991; Prothero, 1993.

10. Steiner y Ryder, 2011.
11. Shorrocks, 2007. A la capacidad de los caballos de sobrevivir comiendo solo hierba también contribuye en gran medida un procesamiento predigestivo mayor en forma de masticado, que aumenta la digeribilidad de las hierbas. Para ello cuentan con importantes adaptaciones: sus grandes molares con altas coronas y sus potentes mandíbulas.
12. Véase en MacFadden *et al.*, 2012, una exposición sobre las presentaciones tradicionales de la evolución de los caballos en los museos.
13. Weinstock *et al.*, 2005.
14. Shoemaker y Clauset, 2014; Kurtén, 1980.
15. Al igual que en el caso de la extinción de otras especies de megafauna norteamericana, se mantiene la polémica sobre el papel relativo de la depredación humana y el cambio climático (Grund, Surovell y Lyons, 2012; Prescott *et al.*, 2012a; Lorenzen *et al.*, 2011; y Koch y Barnosky, 2006).
16. Mihlbachler *et al.*, 2011.
17. Orlando *et al.*, 2009; Weinstock *et al.*, 2005.
18. Azzaroli, 1983.
19. Clutton-Brock (1992) ve los dos tipos de caballos salvajes como subespecies; Groves, 1994, los considera dos especies diferentes. Los caballos salvajes mongoles y euroasiáticos divergieron hace más de setecientos mil años.
20. Benecke *et al.*, 2006; Sommer *et al.*, 2011; Bendrey, 2012. Warmuth *et al.*, 2011, presenta pruebas de otro refugio en la península Ibérica.
21. Estos pueblos de las estepas eran conocidos en conjunto como «Kurgan», nombre que deriva de los montículos que señalaban sus yacimientos fúnebres (Gimbutas, 1990). Pero este término ha caído en desuso al irse reconociendo cada vez más su diversidad cultural y étnica.
22. Levine, 1998; Olsen, 2006; Anthony, 2009.
23. Anthony, 2009; Dergachev, 1989.
24. Anthony, 2009; véase también Levine, 2005; Bendrey, 2011.
25. Bökönyi, 1978 (Ucrania); Anthony, 2009 (estepa Póntica); Levine, 1999, 2005; Olsen, 2006; Bendrey, 2012, ofrece una visión general.
26. Levine, 2005; Outram *et al.*, 2009.
27. Otra región candidata como precursora de la domesticación de los caballos es la que queda justo al norte de los mares Caspio y Negro, la estepa Póntica. Anthony (2009) considera que la gestión de los caballos en este lugar pudo haber empezado ya en el 7000 AP, tal como refleja su sacrificio y su entierro (junto con ovejas y reses) en las tumbas humanas. Warmuth propone una domesticación independiente en la península Ibérica a causa de la gran diversidad genética de las poblaciones de caballos de la región (Warmuth *et al.*, 2011). La diversidad genética, no obstante, puede ser consecuencia de diferentes procesos, incluso de una reciente hibridación o de grupos de animales con un parentesco distante; por tanto, no es un indicador fiable para localizar el origen de la domesticación.
28. Outram *et al.*, 2009.
29. Brown and Anthony, 1998; véase también Levine, 2005, sobre la caza de caballos.
30. Para esta época, la leche de yegua se había convertido en un alimento básico para muchas culturas esteparias.
31. Anthony and Brown, 2011.
32. Renfrew, 1998; Anthony, 2009; N. Kim, 2011.
33. Sherratt, 1983; Anthony, 2009.

34. Véase en Moorey, 1986, el uso antiguo de los carros por parte de los asirios; y en Shaughnessy, 1988, las pruebas de que los primeros caballos domésticos que llegaron a China tiraban de carros.

35. Véanse los entierros con carros en Escocia en Carter y Hunter, 2003; sobre entierros en el este de Europa, véase Kuznetsov, 2006; sobre entierros en China, véase Shaughnessy, 1988; y en la estepa, véase Outram *et al.*, 2011.

36. Kelekna, 2009; Anthony, 2009; Clutton-Brock, 1992.

37. McMiken, 1990; Archer, 2010; Anthony, 2009.

38. Warmuth *et al.*, 2012.

39. La introducción deliberada de yeguas salvajes en los rebaños domésticos contribuyó a mantener la resistencia de los caballos domésticos para el duro entorno de la estepa.

40. Cieslak *et al.*, 2010. Este fue un modo de afrontar el equilibrio entre docilidad y dureza.

41. Lindgren, 2004; Wade *et al.*, 2009; Kavar y Dovč, 2008.

42. Sherratt, 1983. Zeder, 2006, justifica el uso de este criterio.

43. Anthony y Brown, 2011.

44. Bökönyi, 1978, 1991.

45. Anthony, 2009; Bökönyi, 1987. Véase también Grigson, 1993, que presenta pruebas sobre el primer caballo doméstico en el Levante mediterráneo.

46. Anthony, 2013. El famoso caballo de Buhen ofrece algunas de las pruebas más antiguas de la existencia de caballos domésticos en Egipto (Clutton-Brock, 1974; Raulwing y Clutton-Brock, 2009).

47. Cai *et al.*, 2009.

48. Esto habría sucedido justo antes de la dinastía Shang.

49. Lei *et al.*, 2009; Warmuth *et al.*, 2012.

50. Groves, 1994; Olsen, 2006.

51. Pruvost *et al.*, 2011.

52. Hofreiter y Schöneberg, 2010.

53. Bökönyi, 1987; Groves, 1994.

54. Hediger, 1981.

55. Krueger *et al.*, 2011; Proops, Walton y McComb, 2010.

56. Ludwig, 2009.

57. Cieslak *et al.*, 2011.

58. Bellone, 2010.

59. En último extremo, este paquete completo deriva de unas profundas conexiones en las primeras fases de desarrollo. Por ejemplo, los melanocitos derivan de las células de la cresta neural del embrión que luego se diferencian convirtiéndose en hueso, cartílago y neuronas (Le Douarin y Kalcheim, 1999). Así que hay muchas probabilidades de que cualquier alteración en el desarrollo de la cresta neural afecte no solo a la coloración de la piel, sino también al desarrollo de estos otros tejidos.

60. A mí me parece más probable que una crin tupida tenga aplicación en la competición entre machos (selección intrasexual), dada la frecuencia de mordiscos en el cuello que se producen en estos enfrentamientos, y la longitud de los caninos de los machos. Si es así, las largas crines de los caballos domésticos podrían reflejar, en parte, una reducción de la selección sexual.

61. Hendricks, 2007.

62. Olsen, 2006.

63. Skorkowski, 1970.

64. P. H. J. Maas, «Recreating Extinct Animals by Selective Breeding», *The Sixth Extinction*, última modificación 2 de octubre de 2011, <http://extinct.petermaas.nl/extinct/articles/selectivebreeding.htm>.
65. Heck, 1952.
66. Olsen, 2006.
67. Tchernov y Horwitz, 1991.
68. Véase en Brooks *et al.*, 2010, un intento de cuantificar la variación de tamaño entre estas razas.
69. Petersen *et al.*, 2013.
70. Goodwin, Levine y McGreevy, 2008; Mostard *et al.*, 2009.
71. Véanse en W. G. Hill y Bunger, 2004, las implicaciones de la epistasis y otros efectos genéticos no aditivos en relación con la selección a largo plazo.
72. Los aficionados a los caballos enseguida aducen que los purasangres se crían por su capacidad para competir, no solo por la velocidad. Pero la velocidad es, obviamente, un componente clave de la capacidad de competir.
73. Cigar, considerado por muchos el segundo mejor caballo de carreras de la historia, era estéril.
74. Morris y Allen, 2002. Laing y Leech, 1975 (yeguas).
75. Del mismo modo, algunos de los mejores sementales no destacaban especialmente como corredores. Eso lleva al tema de los precios de la monta y de los potros (básicamente, el funcionamiento del mercado de los caballos de carreras), que están completamente desfasados. Es decir, la correlación entre los precios de los potrillos y las ganancias que pueden obtener en su vida es extremadamente baja, lo que indica la gran influencia del azar genético, que el mercado del caballo no ha conseguido incorporar (Wilson y Rambaut, 2008).
76. Wisher, Allen y Wood, 2006; Jeffcott *et al.*, 1982.
77. Langlois, 1980; Williamson y Beilharz, 1998.
78. Pigiucci y Preston, 2004; Denny, 2008.
79. Barbaro y Ruffian fueron dos de las víctimas más famosas.
80. Wade *et al.*, 2009.
81. E. W. Hill *et al.*, 2012.
82. H. Kim *et al.*, 2013.
83. E. W. Hill *et al.*, 2012.
84. Binns, Boehler y Lambert, 2010; E. W. Hill *et al.*, 2012; McGivney *et al.*, 2012.
85. Binns, Boehler y Lambert, 2010; E. W. Hill *et al.*, 2012.
86. Eynon *et al.*, 2011.
87. Bower *et al.*, 2012.
88. *Ibid.*
89. Wade *et al.*, 2009; Petersen *et al.*, 2013.
90. Doan, Cohen, Sawyer *et al.*, 2012.
91. Doan, Cohen, Harrington *et al.*, 2012.

12. ROEDORES

1. Pigière *et al.*, 2012; Morales, 1995.
2. Una idea es que el «guinea» (*guinea pig*) proceda de la costa de Guinea, de África Occidental, zona de aprovisionamiento para los barcos que cruzaban el Atlántico a/desde Sudamérica, y de donde, erróneamente,

habrían pensado los europeos que procedían las cobayas. Otra es que «guinea» sea una corrupción de «Guayana», de donde partían los barcos en dirección a Europa desde Sudamérica.

3. D'Erchia *et al.*, 1996; basándose para este movimiento en datos obtenidos del ADN mitocondrial.
4. Sullivan y Swofford, 1997.
5. Catzeflis, Aguilar y Jaeger, 1992; Stepan, Adkins y Anderson, 2004.
6. Adkins *et al.*, 2001. Otro factor es que los roedores son susceptibles a la especiación alopátrica por sus hábitos fosoriales y su tendencia a una distribución limitada (Steinberg, Patton y Lacey, 2000).
7. Huchon *et al.*, 2002; Blanga-Kanfi *et al.*, 2009; Churakov *et al.*, 2010.
8. Alroy, 1999.
9. Véase, por ejemplo, Hedges *et al.*, 1996; Springer, 1997; Waddell, Okada y Hasegawa, 1999.
10. Huchon *et al.*, 2002; Wu *et al.*, 2012.
11. Huchon *et al.*, 2002; Asher *et al.*, 2005.
12. Catzeflis *et al.*, 1995. En los histricognatos, el músculo masetero pasa a través del foramen infraorbital y conecta con el hueso por el otro lado. Esta disposición es única en todo el linaje, pero se desconoce su significado funcional, si es que lo tiene.
13. Antoine *et al.*, 2012; Voloch *et al.*, 2013.
14. Voloch *et al.*, 2013.
15. Tanto los puercoespines del Viejo Mundo como los del Nuevo Mundo son histricognatos, pero proceden de dos lados diferentes del árbol de los histricognatos. Por tanto, sus púas son un caso de evolución convergente favorecida por rasgos compartidos debidos a su ascendencia común.
16. Spotorno *et al.*, 2004.
17. Guichón y Cassini, 1998.
18. Spotorno *et al.*, 2006; Dunnun y Salazar-Bravo, 2010.
19. Asher, de Oliveira y Sachser, 2004.
20. Wing, 1986.
21. Spotorno *et al.*, 2006.
22. *Ibid.*
23. Spotorno *et al.*, 2007.
24. Suckow, Stevens y Wilson, 2012.
25. «Where the Ridgebacks Roam», TexCavy's Guinea Pig Pages.
26. Botchkarev y Sharov, 2004. Véase en Hoekstra, 2006, un tratado general sobre la pigmentación de los vertebrados. Véase también Pantalacci *et al.*, 2008.
27. Castle, 1954; Wright, 1917a, 1917b.
28. Las cobayas han desempeñado un gran papel en la investigación sobre el desarrollo sexual (Arnold, 2009) y las interacciones feto-placenta (Kumar y Nankervis, 1978; Mess, 2007). Otro campo de investigación médica en que tienen una gran presencia es la de los defectos del tubo neural. Un motivo por el que se prefieren las cobayas a los ratones y las ratas en este tipo de investigación es que tienen tiempos de gestación largos, como los humanos.
29. Spotorno *et al.*, 2006.
30. Kruska, 1988a.
31. Lewejohann *et al.*, 2010. Desgraciadamente, este estudio comparativo suponía que *C. aperea* es el ancestro de las cobayas domésticas, pero no lo es. *C. aperea* es una especie de las tierras bajas. El verdadero ancestro de las cobayas domésticas; *C. tschudii* es una especie de las tierras altas, como cabría esperar. Desde luego *C. aperea* y *C. tschudii* tienen una relación próxima, pero este estudio debería repetirse con *C. tschudii*.

32. Künzl y Sachser, 1999; Künzl *et al.*, 2003.
33. Sachser, 1998; Asher, de Oliveira y Sachser, 2004.
34. Laviola y Terranova, 1998; Cairns, Gariépy y Hood, 1990.
35. Stepan, Adkins y Anderson, 2004.
36. Thaler, 1986.
37. Boursot *et al.*, 1993.
38. *Ibid.*
39. Sokal, Oden y Wilson, 1991.
40. N. Royer, «The History of Fancy Mice», American Fancy Rat & Mouse Association, última modificación 5 de marzo de 2014, <http://www.afrma.org/historymse.htm>.
41. Nolan *et al.*, 1995.
42. Keane *et al.*, 2011; Reuveni, 2011.
43. Wahlsten, Metten y Crabbe, 2003; Goto *et al.*, 2013.
44. Garland *et al.*, 2011.
45. Austad, 2002.
46. *Ibid.*
47. Kruska, 1988a.
48. Miller *et al.*, 2002.
49. Miller *et al.*, 2002; Harper *et al.*, 2006.
50. Gärtner, 1990, 2012.
51. Krinke, 2000.
52. Aplin, Chesser y Ten Have, 2003.
53. McCormick, 2003.
54. John Berkenhout le dio el nombre científico en *Synopsis of the Natural History of Great Britain and Ireland* (1795).
55. Langton, 2007.
56. Lockard, 1968.
57. Clark y Price, 1981.
58. R. J. Blanchard, Flannelly y Blanchard 1986.
59. D. C. Blanchard *et al.*, 1981.
60. Boice, 1981.
61. Beliáev y Borodin, 1982.
62. Por necesidad, la forma de medir la docilidad de las ratas difirió en cierto modo de la aplicada con los zorros. Recordemos que, en el caso de estos, la docilidad era simplemente la capacidad de tolerar la proximidad humana sin que se desencadenara la respuesta de enfrentamiento o huida. En el caso de las ratas, los criterios de docilidad se centraron más en la agresión de un tipo determinado, llamada «agresión defensiva», medida en forma de respuesta a una mano enguantada en una jaula en la que no hay posibilidad de huida (Naumenko *et al.*, 1989; Plyusnina y Oskina, 1997). La agresión defensiva, tal como implica el nombre, se produce cuando un animal está amenazado, a diferencia de la agresión ofensiva, que va dirigida a la obtención de recursos como comida, pareja o territorio (R. J. Blanchard y Blanchard, 1977).
63. Plyusnina, Solov'eva y Oskina, 2011. Véase en D. C. Blanchard *et al.*, 1994, la situación en la trigésimo quinta generación, como comparación.
64. Plyusnina, Solov'eva y Oskina, 2011.

65. Oskina, Plyusnina y Sysoletina, 2000; Plyusnina y Oskina, 1997.
66. Shishkina, Borodin y Naumenko, 1993.
67. Plyusnina y Oskina, 1997; Oskina *et al.*, 2010; Albert *et al.*, 2008, 2009.
68. De un estudio de Albert *et al.*, 2008, completamente independiente de los llevados a cabo en Novosibirsk.
69. Los ratones transgénicos con una expresión mayor de la principal hormona del estrés, el factor liberador de corticotropina, tienen dificultades de aprendizaje (Heinrichs *et al.*, 1996).
70. Hoekstra, 2006.
71. Panksepp, 1998.

APÉNDICE 5A

1. Hall, 1992 incluye una buena historia sobre Waddington.
2. Por ejemplo, Coyne, 2005 (que es una revisión de Carroll, 2005a); Hoekstra y Coyne, 2007. Entre las otras ideas a las que se opone Coyne por violar la ortodoxia darwiniana están la selección de grupo, la especiación simpátrica, las macromutaciones, las alternativas al concepto de especie biológica, la herencia epigenética y la teoría de los equilibrios cambiantes de Wright (y cualquier otra desviación de la perspectiva de R. A. Fisher sobre la genética de poblaciones).
3. Craig, 2009.
4. Pigliucci, 2007; Pigliucci y Muller, 2010; Carroll, 2005b; Carroll, 2008; Hall, 2004; Tauber, 2010.
5. Más sobre la perspectiva *evo-devo* del comportamiento en Toth y Robinson, 2007.
6. Williams, 1966; Dawkins, 1976.
7. West-Eberhard, 2003, 2005.
8. Lavou. *et al.*, 2010.

APÉNDICE 5B

1. Es importante observar la diferencia entre las mutaciones de punto sinónimas y no sinónimas. A causa de la redundancia en el código genético, algunas mutaciones no provocan un cambio de aminoácido. Son las denominadas mutaciones sinónimas, en la gran mayoría de casos selectivamente neutras. Las mutaciones no sinónimas, en cambio, sí provocan alguna sustitución de aminoácido. Estas sustituciones de aminoácidos pueden ser selectivamente neutras o no.
2. Las secuencias no codificantes que se transcriben en los ARN funcionales suelen denominarse «genes ARN», pero este término supone una visión muy amplia del concepto de gen.
3. Dermitzakis, Raymond y Antonarakis, 2005.
4. Keller, 1984; McClintock, 1987.
5. Son repeticiones cortas en tándem de entre dos y seis pares de bases.

APÉNDICE 7

1. Ginja *et al.*, 2010; Magee *et al.*, 2002.

2. Sobre híbridos de cebú y reses portuguesas, véase también Cymbron *et al.*, 1999; sobre la influencia africana sobre las reses italianas antes de su transporte al Nuevo Mundo, véase Negrini *et al.*, 2007.
3. Miretti *et al.*, 2004.
4. Mirol *et al.*, 2003.
5. Ginja *et al.*, 2010.
6. Kidd y Cavalli-Sforza, 1974.
7. Ajmone-Marsan, Garcia y Lenstra, 2010; Del Bo *et al.*, 2001; Maudet, Luikart y Taberlet, 2002.
8. Mukesh *et al.*, 2004.
9. N. R. Joshi y Phillips, 1953; B. Joshi, Singh, y Gandhi, 2001. En la India se están creando razas de vacas más puramente lecheras a través de cruces con razas de vacas lecheras europeas (McDowell, 1985).
10. Harris, 1992.
11. Wurzinger *et al.*, 2006.
12. Gautier, Laloë y Moazami-Goudarzi, 2010.
13. También son frecuentes los híbridos en Oriente Próximo, en partes de Europa, Sudamérica e incluso Norteamérica.
14. Manwell y Baker, 1980.
15. Felius *et al.*, 2011. A estas razas podolianas en ocasiones se les denomina reses grises de la estepa.
16. Pellecchia *et al.*, 2007.
17. Entre los híbridos de cebú y ganado vacuno están las reses yakutianas, adaptadas a las condiciones de frío extremo de la región siberiana de Yakutia (Kantanen *et al.*, 2009).
18. Pellecchia *et al.*, 2007. Herodoto fue uno de los primeros que propuso la conexión etrusca.
19. Maretto *et al.*, 2012; Pariset *et al.*, 2010; véase también Negrini *et al.*, 2007 y D'Andrea *et al.*, 2011 para razas autóctonas toscanas; y en Achilli *et al.*, 2009, pruebas de que muchas razas italianas reflejan la contribución de los uros locales.
20. Blott, Williams y Haley, 1998.

APÉNDICE 10

1. Dagg, 1974.
2. Webb, 1972. Janis, Theodor, y Boisvert, (2002) argumentan que la andadura permite avanzar con zancadas más grandes y sin que interfieran las otras patas.
3. Janis, Theodor y Boisvert, 2002; Pfau *et al.*, 2011.
4. Promerová *et al.*, 2014.
5. Becker, Stock y Distl, 2011; Zwart, 2012.
6. Andersson *et al.*, 2012.
7. Webb, 1972.
8. El tórax relativamente estrecho de los camellos también podría ser una adaptación a su andadura.

APÉNDICE 11A

1. Froelich, 1999, 2002. Esta breve descripción de la evolución de los caballos se ha apoyado en gran medida en

un ensayo publicado por Kathleen Hunt en internet que recomiendo al lector interesado en el tema: «Horse Evolution», archivo en TalkOrigins, última modificación 5 enero de 1995, http://www.talkorigins.org/faqs/horses/horse_evol.html.

2. MacFadden, 2005.
3. MacFadden y Hulbert, 1988.
4. MacFadden y Hulbert, 1988; MacFadden, 1976.
5. Prothero y Shubin, 1989.
6. El *Parahippus* y el *Merychippus* son representativos de este período de la evolución de los caballos.
7. Estos rasgos se observan en el *Merychippus* y en una serie de especies que muy pronto derivaron de esta rama (Simpson, 1961).
8. MacFadden y Hulbert, 1988.
9. Resulta representativo el *Dinohippus*, uno de los équidos más comunes de América del Norte en esa época (Hulbert, 1989).
10. Janis, Damuth, y Theodor, 2002.
11. George y Ryder, 1986; Lindsay, Opdyke y Johnson, 1980; McFadden, 2005; Steiner y Ryder, 2011; Steiner *et al.*, 2012.

APÉNDICE 11B

1. Leroy *et al.*, 2009.
 2. Petersen *et al.*, 2013. APÉNDICE 12
1. Francis, 2011.
 2. Wong, Gottesman y Petronis, 2005; Feinberg e Irizarry, 2010.
 3. Jablonka y Lamb, 1998, 2005.
 4. Coyne, 2009. Véanse también las críticas *ad hominem* a Jablonka en el blog de Coyne: Why Evolution Is True, <http://whyevolutionistrue.wordpress.com>.
 5. Véase Danchin *et al.*, 2011; Richards, Bossdorf y Pigliucci, 2010; Bonduriansky y Day, 2008.
 6. Trut, Oskina y Kharlamova, 2009.
 7. Rakyan y Whitelaw, 2003.
 8. Jablonka y Raz, 2009.

CONSULTE OTROS TÍTULOS DEL CATÁLOGO EN:
www.rbalibros.com