

DOMESTICACIÓ EN ANIMALS I EVOLUCIÓ

MIGUEL PÉREZ-ENCISO

*Institut Català de Recerca i Estudis Avançats, Centre de Recerca en Agrogenòmica
i Facultat de Veterinària, Universitat Autònoma de Barcelona.*

Adreça per a la correspondència: Miguel Pérez-Enciso. Departament de Ciència Animal i dels Aliments, Universitat Autònoma de Barcelona. Campus de Bellaterra, edifici 5. 08193 Bellaterra. Adreça electrònica: miguel.perez@uab.cat.

RESUM

La domesticació és simplement evolució, encara que a una velocitat elevada produïda per la selecció artificial i l'adaptació de l'espècie al nou ambient en contacte amb l'home. Encara que alguns estudis tendeixen a enfocar la domesticació com una relació d'aprofitament, de parasitisme, la domesticació és sobretot simbiosi i ha produït un benefici mutu en els humans i en l'espècie domèstica. El procés de domesticació ha estat, en gairebé totes les espècies estudiades, molt més complex del que es pensava, i no solament ha ocorregut en múltiples ocasions i llocs, sinó que també ha estat un procés gradual i sovint d'anada i tornada. Com a conseqüència d'això, no sempre és fàcil interpretar els resultats experimentals sobre variabilitat genètica produïts a gran escala per les noves tècniques genòmiques. Si alguna cosa sembla certa és que la domesticació no ha fet desaparèixer la variació genètica, i sovint les races domèstiques són molt més variables del que podíem sospitar.

Paraules clau: domesticació, ramaderia, genòmica, variabilitat genètica.

ANIMAL DOMESTICATION AND EVOLUTION

SUMMARY

Domestication is but evolution, only at high pace as a result of artificial selection and adaptation to the new human mediated environment. Although domestication has been considered traditionally as animal exploitation, it has benefited both human and animals, it is symbiosis rather than parasitism. The domestication process is much more complex than anticipated, it has occurred in different locations at several times, it has been a gradual process rather than a clear cut event. As a result, it is not necessarily easy to interpret results that are being produced by large scale modern genomics. One thing is undisput-

ed: domestication has not wiped out genetic variability, domestic breeds seem to be much more variable than expected a priori.

Key words: domestication, livestock, genomics, genetic variability.

INTRODUCCIÓ

Charles Darwin va ser un agut observador, i no se li va escapar la similitud que hi ha entre la selecció artificial, és a dir, l'exercida per l'home per modificar les races d'animals o plantes domèstics, i la selecció natural, responsable de l'adaptació i evolució de les espècies. Si bé avui dia sabem que la selecció no és l'única força evolutiva important, Darwin va saber veure que els mecanismes responsables de l'adaptació al medi de les espècies naturals són els mateixos que actuen quan els humans manipulen, mitjançant una cria selectiva, les espècies domèstiques per al seu benefici propi. La majoria de les observacions de Darwin referents a això estan recollides en l'obra seva *La variació d'animals i plantes sota la domesticació*, publicada el 1868. Encara que aquesta obra va ser publicada nou anys després de *L'origen*, l'interès de Darwin per la cria d'animals i plantes domèstics es remunta molts anys enrere. Ja el 1839 havia enviat un qüestionari als ramaders perquè li informessin sobre aspectes relacionats amb el millorament i la creació de noves races. Es va interessar particularment per les diferents races de coloms. Sovint, una determinada raça o línia animal desapareix però, Darwin es pregunta, com va sorgir aquesta raça? Darwin era ben conscient que aquesta pregunta era la veritablement important per entendre l'origen de les espècies. La domesticació d'animals i plantes va suposar un pas de gegant en l'evolució humana en reduir la dependència de recursos naturals per a l'alimentació, que fins llavors depenia de la caça i la recollecció. Com a con-

seqüència, la grandària de la població humana va augmentar i va afavorir la creació d'assentaments més o menys estables en el que serien els embrions de les ciutats. Les ciutats, al seu torn, van permetre l'aparició de societats humanes cada vegada més complexes en la seva organització. Tot això va ocórrer durant el neolític i principalment en l'Orient Pròxim, des de fa aproximadament deu mil anys. És difícil, com veiem, exagerar l'impacte de la domesticació en la història de la nostra espècie. La domesticació és un fenomen històric estudiat tradicionalment per arqueozòlegs a través de l'anàlisi dels nombrosos jaciments arqueològics amb assentaments humans. Però, en ser també un procés que va actuar sobre éssers vius, va deixar una petjada indeleble en el genoma de les poblacions domèstiques que subsisteixen fins als nostres dies. Per tant, la domesticació es pot estudiar de manera complementària analitzant la variabilitat genòmica de les races domèstiques modernes. Si, a més, l'avantpassat no domesticat encara existeix, com en el cas del gos (llop) o del porc (senglar), la comparança genètica de les poblacions salvatges i domèstiques ens podrà informar sobre els efectes de la domesticació en el genoma amb major precisió. Una altra font d'informació és el DNA antic, és a dir, el DNA degradat present en minúscules proporcions en restes antigues, de fins a diversos milers d'anys. Ja que la domesticació és un fenomen recent en termes evolutius (uns pocs milers d'anys) encara es pot extreure DNA de les restes fòssils d'aquesta edat i es pot analitzar mitjançant tècniques especials. Aquestes tècniques, per exemple, han per-

mès determinar que els porcs domesticats a l'Orient Pròxim van influir genèticament en les poblacions domèstiques europees, és a dir, van ser transportats pels colonitzadors en les seves migracions des de l'Orient Pròxim. En aquest capítol ens centrarem en els aspectes genètics de la domesticació i no tant en els arqueològics. Lògicament, ambdós enfocaments són complementaris i útils, i és només la ignorància de l'autor el que fa que aquesta discussió sigui més restringida del que és desitjable.

DOMESTICA'M

El Petit Príncep, en el famós llibre d'Antoine de Saint Exupéry, diu a la guineu:

—Vine a jugar amb mi.

—No puc —replica aquest—, no estic domesticat.

El Petit Príncep està desconcertat:

—Què significa *domesticar*?

—Domesticar significa 'crear llaços', i per a mi no ets més que un nen semblant a cent mil nens, i no et necessito, i tu tampoc no em necessites. No sóc per a tu més que una guineu semblant a cent mil guineus. Però, si em domesticques, tindrem necessitat l'un de l'altre. Seràs per a mi únic en el món. Seré per a tu única en el món.

A més de resultar poètic, el Petit Príncep ens recorda —sense voler-ho i potser sense saber-ho— alguns aspectes clau de la domesticació. El primer és que la domesticació és una relació simbiòtica i no de parasitisme, de cooperació i no d'explotació. Els estudis tendeixen a enfocar la domesticació com un procés d'aprofitament per part dels humans de determinades espècies originalment salvatges. L'espècie humana s'ha beneficiat sens dubte de la domesticació, però també ha protegit les espècies domesticades, n'ha evitat l'extinció i els ha procurat un ambient favorable, protegint-

los de malalties i afavorint la seva multiplicació. Per recordar la teoria del gen egoista de Richard Dawkins, l'home ha facilitat la replicació dels gens dels animals i plantes domèstics. Molts dels avantpassats dels animals salvatges s'han extingit, com el cavall de Przewalski, antecessor del cavall, o el *Bos primigenius*, que va donar origen al boví, per citar diversos exemples. El gos està en perill d'extinció molt menor que el llop, sense cap dubte. Més encara, en el cas del gat, se suposa que aquest es va autodomesticar (Driscoll *et al.*, 2007), va trobar en l'hàbitat humà un bon entorn amb aliment i als humans els va beneficiar que el gat els protegís de determinades plagues, com els rosegadors. És fàcil pensar que en el cas del porc va poder passar una cosa similar.

Hi ha un altre aspecte més subtil en el discurs del Petit Príncep, i és que només uns pocs dels individus de l'espècie són domesticats. La domesticació necessàriament implica una reducció en el nombre d'animals domèstics en relació amb els salvatges. Aquest procés s'anomena *coll d'ampolla*, i té conseqüències importants. La primera és una pèrdua de variabilitat genètica, ja que aquesta és directament proporcional al nombre de reproductors en una població. La segona conseqüència és un augment del fenomen conegut com *deriva genètica*, és a dir, de l'atzar. L'atzar té una influència en els canvis genètics, que és major com més petit és el cens de la població. Hi ha dues forces evolutives principals que governen la destinació genètica de les poblacions: la selecció i la deriva genètica. La selecció permet que una determinada variant genètica s'implanti si té un efecte beneficiós. Per exemple, un gen que confereixi resistència a un paràsit s'estendrà en poblacions que sofreixen aquest paràsit. Però aquest procés és estocàstic, i pot ser que per atzar això no sempre ocorri. Per utilitzar un símil

popular, l'evolució és com un partit de futbol: s'espera que guanyi el millor equip però, a causa de circumstàncies alienes a la qualitat dels equips (els partits no duren indefinidament, l'àrbitre o les lesions dels jugadors), això no sempre ocorre. Igual que en el futbol, la salsa de l'evolució està en la deriva genètica: si sempre guanyés el millor equip, el futbol no seria ni la meitat de popular del que és. A la llarga, sí que és veritat, sol guanyar el millor. És per això que normalment les poblacions estan adaptades al mitjà. Si tornem al tema de la domesticació, les vaques lleteres produeixen molta més llet que les vaques de carn perquè han estat sotmeses a un intens procés de selecció durant molt temps perquè funcionin així. Potser l'experiment més interessant sobre domesticació és el que va realitzar l'investigador soviètic Dmitry Belyaev en plena guerra freda. Belyaev va seleccionar una població de guineu argentat *Vulpes vulpes* (espècie no domesticada) per disminuir-ne l'agressivitat. La hipòtesi de Belyaev era que els principals canvis que ocorren durant la domesticació estan relacionats amb el comportament, amb la docilitat, concretament. La resta de diferències entre animals salvatges i domèstics ocorrerien com a conseqüència indirecta dels canvis en comportament. Belyaev va començar el seu experiment el 1959 i el va continuar fins a la seva mort el 1985, quan la seva deixeble Trut va prendre el testimoni. Començant amb trenta mascles i cent femelles, cada generació es van seleccionar el 5 % dels mascles i el 20 % de les femelles més mansos, aproximadament. Al final de més de quaranta generacions de selecció, es van obtenir uns animals absolutament distints dels salvatges: eren dòcils, buscaven el contacte humà, llepaven les mans dels seus amos... Quan algun dels animals escapava de les gàbies, sempre hi tornava, segurament incapaç de sobreviure en el medi natural. A més, també es van

observar altres característiques, com orelles abaixades, cua curta, pèl arrißat o canvis de color en el pèl, a més d'un cicle reproductiu menys estacional. Tots aquests canvis s'han observat en moltes altres espècies domèstiques. Des d'un punt de vista fisiològic, la majoria d'aquests canvis es poden explicar per un procés de neotènia, és a dir, per un procés mitjançant el qual els adults conserven trets juvenils. Aquesta observació és molt rellevant, i implicaria que la domesticació ha produït canvis principalment en els gens que afecten el desenvolupament de l'animal. El lector interessat en més detalls sobre aquest fascinant experiment pot consultar l'article de Lyudmila Trut d'*American Scientist* (<http://reactor-core.org/taming-foxes.html>).

DE LA VACA A L'ABELLA, PASSANT PER L'OVELLA

Però, independentment dels canvis fisiològics i de comportament en les espècies domèstiques, ens interessa reconstruir la història de la domesticació a partir de la informació genètica. Aquesta àrea d'investigació és relativament recent i ens queda molt treball per fer encara, però ja comencem a tenir una idea relativament coherent dels diversos processos de domesticació. Una de les espècies que ha estat millor estudiada és la bovina. El bestiar boví actual consta de dues subespècies, *B. taurus taurus* (toro) i *B. taurus indicus* (zebú). Ambdues subespècies es devien originar a partir del *B. primigenius* (Bruford *et al.*, 2003). El zebú es localitza principalment en el subcontinent indi i l'est d'Àfrica, mentre que les races taurines es troben per tot Europa i el nord i oest d'Àfrica. A Amèrica trobem zebú a les zones tropicals (centre i nord del Brasil, Amèrica Central) i toros a les temperades (centre i nord dels EUA, sud del Brasil

i Argentina). A més, hi ha multitud de races híbrides entre zebú i toro que s'exploten al Brasil i la zona del golf de Mèxic. Encara que inicialment es pensava que va haver-hi un sol procés de domesticació que donaria origen a totes les races de boví actuals, tant de zebú com de toros, els primers estudis que es van fer de DNA mitocondrial van mostrar que les dues subespècies s'havien separat fa diversos centenars de milers d'anys, és a dir, molt abans de qualsevol domesticació. Per tant, les dues subespècies es van domesticar de manera independent. Diverses dades arqueològiques indiquen que el zebú es va domesticar a la regió de Balutxistán (avui Pakistan) fa uns deu mil anys, es va introduir posteriorment a l'Índia i, més recentment —fa tres mil anys, aproximadament—, a l'Àfrica. En canvi, el toro es va domesticar inicialment a l'Orient Pròxim, i es va expandir cap a Europa i Àfrica. Però aquest quadre es fa cada vegada més complex a mesura que s'amplia amb més dades. Per exemple, el zebú africà presenta predominantment DNA mitocondrial taurí, malgrat que es pensava que el seu origen era l'Índia. També, el seu cromosoma Y és el del zebú. Ja que el DNA mitocondrial s'hereta per via materna exclusivament, això indicaria que toros amb trets de zebú es devien creuar repetidament amb vaques africanes amb un origen taurí. A Europa, l'evidència inicial suggeria que va haver-hi dues migracions de bestiar boví taurí des de l'Orient Pròxim. Una ruta va seguir cap al nord d'Europa a través dels Balcans, l'anomenada *ruta del Danubi*. L'altra ruta va prendre el Mediterrani com a eix d'expansió, des de Grècia fins a Espanya, però també pel nord d'Àfrica. Segons aquesta hipòtesi inicial, l'únic procés de domesticació es va produir a l'Orient Pròxim. No obstant això, estudis més recents amb DNA antic han demostrat que va haver-hi diverses domesticacions locals a Europa i que els uros lo-

cals (*B. primigenius*) es van encreuar amb el bestiar provinent de l'Orient Pròxim. També se sap que el bestiar nord-africà va influir genèticament en el de la península Ibèrica. Així mateix, també va haver-hi una altra introgressió de zebús en el boví de l'Orient Pròxim. Aquesta zona va ser un centre principal de domesticació durant el neolític, encara que no l'únic, com hem vist. A més del boví, també es van domesticar en aquesta regió l'ovella, la cabra o el gat (Bruford *et al.*, 2003; Driscoll *et al.*, 2007; Fernandez *et al.*, 2006; Pedrosa *et al.*, 2005). En general, en totes les espècies analitzades se sap que va haver-hi més d'un esdeveniment de domesticació, ja que cap espècie domèstica actual és tan uniforme genèticament per pensar que tots els individus de l'espècie provenen d'una sola població. Lògicament, això complica enormement descobrir quina ha estat la història en cada cas. Normalment l'evidència arqueològica és molt escassa i la genètica és compatible amb diverses hipòtesis alternatives. Fins i tot una espècie domèstica pot tenir com a origen diverses espècies salvatges. Recentment científics suecs han demostrat que la gallina domèstica té en realitat un origen híbrid. Encara que fins llavors es pensava que l'avantpassat salvatge era el faisà vermell (*Gallus gallus*), diversos estudis amb els gens responsables de la coloració de la pell demostren que almenys algun d'aquests gens provenen de l'espècie propera *G. sonneratii* o faisà gris (Eriksson *et al.*, 2008).

No tots els animals domèstics són vertebrats superiors. L'abella, *Apis mellifera*, també va ser domesticada fa almenys set mil anys. Aquest insecte és útil per a la pol·linització de les plantes conreades, però també per obtenir mel i cera, productes molt importants des de l'antiguitat. El gènere *Apis* comprèn deu espècies, de les quals nou viuen només a l'Àsia. Per això es pensava que l'abella comuna s'havia domesticat

originalment a l'Àsia i que, des d'allà, s'ha via estès cap a Europa i a la resta del món, és a dir, Àfrica i Amèrica. No obstant això, la seqüenciació del genoma, publicat l'octubre de 2006 a la revista *Science*, i la identificació de polimorfismes, van permetre determinar que l'abella es va originar a l'Àfrica (Whitfield *et al.*, 2006). Des de l'Àfrica va haver-hi almenys dues migracions a Europa, una per l'oest (península Ibèrica, França), i altra més a l'est i el nord d'Europa. Curiosament, les dues estirps europees són de les més distintes que hi ha dins de l'espècie. Des d'Europa, es creu que l'espècie es va introduir a l'Àsia en una o més onades migratòries. Al seu torn, l'abella es va introduir des d'Europa a tot Amèrica seguint els colonitzadors. Ja en el segle xx, l'abella africana es va introduir al Brasil. Aquesta varietat, en ser més agressiva que les europees, està colonitzant la resta d'Amèrica, tant cap al sud (Argentina) com cap al nord (EUA). Un esquema d'aquest procés es pot veure a la figura 1. Com veiem, no es pot dir que la domesticació de l'abella hagi estat un procés senzill.

EL GOS, EL MILLOR AMIC DE LA GENÒMICA

El gos (*Canis familiaris*) mereix un capítol a part en la història de la domesticació. És amb seguretat el vertebrat amb major variabilitat. Hi ha més de vuit-centes races canines registrades, que són extremadament diverses: pensem per exemple en la diferència de grandària que hi ha entre un chihuahua i un gran danès, fet que il·lustra a la perfecció la plasticitat dels gens implicats en el desenvolupament. Això confirma d'altra banda que la domesticació ha incidit principalment en els gens del desenvolupament, tal com comentàvem més amunt. Però, a més, avui sabem que el gos va ser la primera es-

pècie a ser domesticada, fa uns catorze mil anys, tres mil abans que altres espècies com el boví. Es pensa que la domesticació del gos va ocórrer a l'Àsia però, de nou, no va ocórrer una sola vegada, sinó que els gossos actuals descendeixen de diverses poblacions de llops independents (Vila *et al.*, 1997; Wayne i Ostrander, 2007). Un dels aspectes més curiosos de la història del gos és que els pobladors originals d'Amèrica, que van entrar al Nou Món per l'estret de Bering procedents d'Àsia, no van domesticar el coiote o el llop americà, sinó que hi van dur els seus gossos ja domesticats. I això va ocórrer tant a l'Amèrica del Nord com a la del Sud, on estudis de mòmies de gos antigues trobades als Andes han mostrat que el DNA mitocondrial d'aquests gossos era el mateix que el dels gossos asiàtics, que és distint del dels coiots i llops americans. Per als humans primitius el gos va ser tan valuós que els va acompanyar en viatges de milers i milers de quilòmetres des de fa milers d'anys. El gos és l'espècie domèstica del genoma de la qual tenim un coneixement més profund. La seqüència completa es va publicar el 2005 a la revista *Nature* (Lindblad-Toh *et al.*, 2005). Hi ha diverses raons per estudiar el genoma del gos, i una és que el gos és un model excel·lent per a malalties humanes. El gos no solament pateix malalties que són etiològicament i fisiològicament les mateixes que les humanes (càncer, osteopaties, etc.) sinó que, a més, hi ha una gran variabilitat entre les diferents races. Hi ha races que sofreixen una determinada malaltia i races en les quals mai no apareix. Per tant, la comparança entre els genomes de diverses races sensibles i resistents permetrà descobrir quina és la base genètica de la malaltia en qüestió. Un segon avantatge del gos és la seva gran variabilitat fenotípica, preservada en les diferents races canines actuals. El coneixement del genoma del gos ens està proporcionant un coneixement detallat

TAULA 1. Alguns animals domesticats i el seu origen

Espècie	Primera prova arqueològica (any aC)	Zona
Gos	14.000	Europa, Àsia
Gat	7.000	Orient Pròxim
Ovella	10.000	Orient Pròxim
Cabra	10.000	Orient Pròxim
Vaca (<i>Bos taurus</i>)	9.000	Orient Pròxim
Zebú (<i>Bos indicus</i>)	3.000	Pakistan
Porc	9.000	Europa, Àsia
Cavall	8.000	Àsia central
Ase	6.000	NE d'Àfrica
Llama	6.000	Andes
Conill	Edat mitjana	N del Mediterrani
Gall	8.000	SE d'Àsia
Abella	7.000	Àfrica

del procés de domesticació, encara que no existeixi una interpretació senzilla per a totes les dades. Per exemple, estudis de DNA mitocondrial (transmès només via femella) indiquen que hi ha molts llinatges de llop que van ser domesticats, fet que indica que la domesticació va ser un procés gradual o va ocórrer moltes vegades. Els estudis del cromosoma Y indiquen que hi ha molt poca variabilitat dins de cada raça, però que aquesta és relativament elevada entre races. És a dir, cada raça estaria caracteritzada per un sol cromosoma Y, i això suggereix que no hi ha intercanvi de mascles entre races. En altres espècies, com el cavall, gairebé no hi ha variabilitat dins del cromosoma Y. A més, l'estructura en races molt tancades ha d'haver influït d'una manera particular el genoma del gos. Efectivament, el que comencem a conèixer ara és que el desequilibri de lligament, és a dir, l'associació entre allels de gens més o menys pròxims, és molt particular. Com més homogènia sigui una raça, com més consanguïnia i tancada, major serà el desequilibri de lligament. En una població absolutament consanguïnia el desequilibri seria total. El que observem en els gossos és que el desequilibri és molt ele-

vat dins de les races, i bastant més moderat entre races. A més, el desequilibri entre races és en part a causa de la domesticació, és una empremta causada pel fet que els gossos domèstics es van originar a partir d'un subconjunt d'animals salvatges, els llops.

MODELS EVOLUTIUS DE DOMESTICACIÓ

La ciència de l'evolució aspira a explicar com la variabilitat genètica de les espècies s'ha mantingut i modificat de manera que permet l'adaptació de les espècies al medi. En el nostre cas, entenem per adaptació l'adaptació en què intervenen els humans. Un aspecte clau per als estudis evolutius és el concepte de model. Un model és una simplificació de la realitat, una abstracció, que ens permet entendre què és el que ha ocorregut. En el cas de la domesticació podem plantejar diversos models. El model més senzill és el de coll d'ampolla (vegeu la figura 2a). Un coll d'ampolla és, en sentit evolutiu, una disminució del cens de la població. Considerem com a exemple el cas de la població inicial d'Amèrica, fa

diversos milers d'anys. Els primers pobladors humans d'Amèrica provenien d'Àsia. Lògicament, no tots els asiàtics es van mudar a Amèrica, sinó només un grup. Posteriorment, ja a Amèrica, els pobladors van colonitzar el conjunt del territori des del nord fins al sud, i va augmentar la població. Aquest és un fenomen de coll d'ampolla pel que fa a la població indígena americana. Quines conseqüències genètiques té un coll d'ampolla? Diverses, però la més rellevant és que es produeix una pèrdua de variabilitat, perquè la població actual és només una fracció de l'anterior. Clarament, les espècies domèstiques són el resultat d'un coll d'ampolla, ja que no tots els individus inicialment salvatges van ser domesticats. Per tant, inicialment, la domesticació va produir una pèrdua irreparable de la variació genètica total de l'espècie. Per exemple, tal com comentem, gairebé tots els cavalls actuals presenten el mateix cromosoma Y. Se sap que els cavalls de pura sang són descendents de molt poques parelles que van viure a l'edat mitjana. En el cas del gos, hem

vist com un coll d'ampolla produeix un increment en el desequilibri de lligament. El model de coll d'ampolla senzill pot aplicar-se a algunes plantes com el blat de moro, però no sembla realista per a la majoria d'espècies domèstiques d'animals. En efecte, el model del coll d'ampolla és massa simplista per poder explicar tot el que observem. Per exemple, sabem que la majoria de les espècies es van domesticar en diverses ocasions (Vila *et al.*, 2005): el porc es va domesticar a l'Àsia, Europa i l'Orient Pròxim, i el boví i el gos també en diverses zones asiàtiques. De la mateixa manera, en la colonització humana d'Amèrica no va haver-hi una, sinó diverses onades provinents d'Àsia que van travessar l'estret de Bering. Per tant, hem de modificar el nostre model inicial per acomodar els diversos esdeveniments de domesticació i proposar un model amb múltiples colls d'ampolla, tal com representem a la figura 2b. Aquest model, al seu torn, prediu que la variabilitat total serà molt major que en el model d'un sol coll d'ampolla, encara que la variabilitat dins de cada lli-

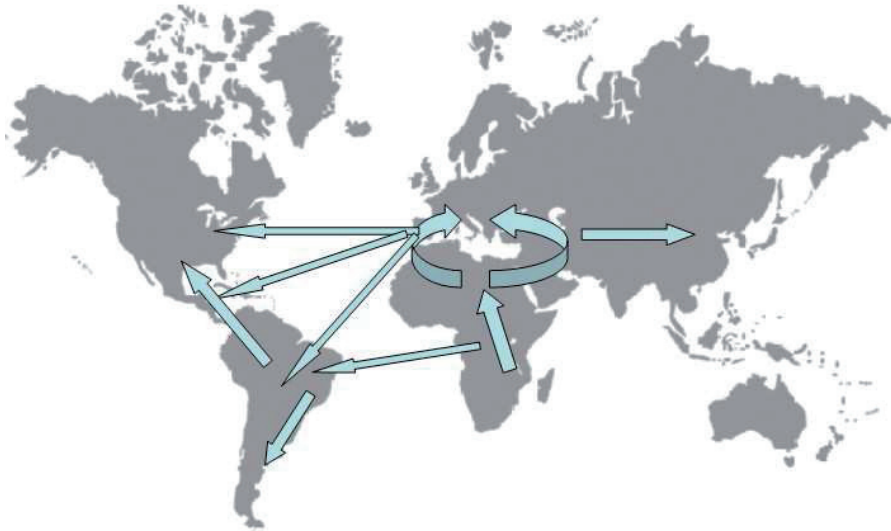


FIGURA 1. Reconstrucció de la domesticació i expansió de l'abella, segons dades de Whitfield *et al.* (2006).

natge, de cada raça, per exemple, serà bastant reduïda. Aquest model prediu, tal com ocorre amb els gossos, un desequilibri de lligament, elevat dins de races i molt més feble entre races. El model de la figura 2*b* suggereix que les diverses línies domesticades no intercanvien gens entre si, i evolucionen com si fossin espècies separades. De nou, aquest model sembla massa naïf. Sabem que hi ha hagut intercanvi genètic entre poblacions fins i tot molt distants. Per exemple, en el cas del porcí les races asiàtiques, domesticades independentment a l'Àsia, van ser importades i encreuades amb porcs europeus per millorar-ne la fecunditat, ja que les races xineses són conegudes per tenir molts descendents. I també es buscava augmentar la quantitat de greix dels animals, ja que els porcs xinesos són molt més grassos que els europeus. Avui dia no interessa el greix animal, per qüestions de salut, però sí que ens continua important tenir truges molt prolífiques, per millorar el rendiment econòmic de les granges. En resum, no és realista pensar que les poblacions domèstiques s'han mantingut aïllades unes d'altres. Si continuem amb el símil de la població d'Amèrica, es va produir a partir del segle XVI una nova colonització, aquesta vegada europea i africana (els esclaus). Per tant, els moderns habitants d'Amèrica tenen un origen no solament indígena, provinent d'Àsia, sinó també europeu i africà. La diversitat actual és molt major que la que hi havia abans dels viatges de Colom, malgrat el coll d'ampolla que es va produir com a conseqüència de la colonització europea d'Amèrica. Com els animals domèstics han seguit una història paral·lela a la humana, no hi ha cap raó per pensar que l'estructura demogràfica dels animals domèstics sigui més senzilla. Una manera de representar aquesta història és mitjançant un model reticulat (vegeu la figura 2*c*). Segons aquest model, hi ha diversos colls d'ampolla com a

conseqüència de la domesticació, però també hi ha migració entre les diferents poblacions. Una primera conseqüència d'aquest model és que la variabilitat genètica dins de les races augmenta pel que fa al model 3*b*. No obstant això, una conseqüència d'aquest model és que les races poden ser un calaix de sastre, molt heterogènies i difícils de caracteritzar. Tots tenim una idea més o

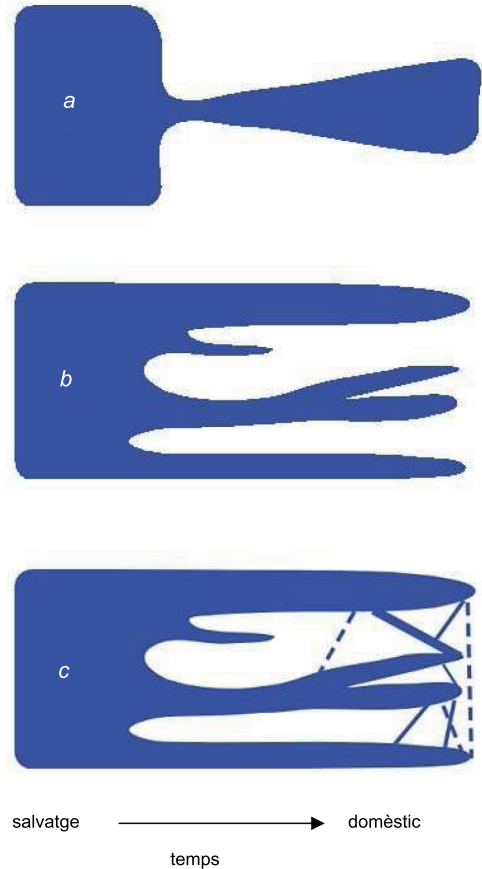


FIGURA 2. Models demogràfics de domesticació: *a*) en el coll d'ampolla, la població domèstica és un subconjunt petit de la salvatge, *b*) en el coll d'ampolla múltiple existeixen diversos processos de domesticació que resulten en poblacions discontinues, aïllades i *c*) en el model reticulat ocorre com en *b*, però amb poblacions que intercanvien material genètic de manera contínua o esporàdica (línies discontinues).

menys intuïtiva del que és una raça. És més, la simple existència de les races ens sembla d'allò més natural. Si entenem com a raça una població d'animals més o menys tancada, la raça animal més antiga és, probablement, la raça merina d'ovelles. Aquesta raça va produir una gran quantitat de divises a la Corona de Castella per l'alt valor de la llana. Cal recordar aquí que la seva exportació va estar prohibida durant molt temps, en el que és probablement el primer exemple de la història de protecció del patrimoni genètic. La major part de les races es van crear a partir de finals del segle XVIII a l'Anglaterra industrial. No va ser sempre l'interès econòmic el que va moure els criadors de l'època, sinó sovint l'objectiu estètic, per exemple en els coloms. Avui dia, no es pot assegurar que les races hagin estat aïllades, especialment en animals de granja, en els quals preval l'interès econòmic sobre l'estètic o el de conservació. Per tant, el model reticulat sembla una bona aproximació per explicar les conseqüències de la domesticació i la cria moderna d'animals sobre la variabilitat del genoma.

COLOFÓ

En resum, la domesticació no és res més que evolució. No necessitem invocar cap mecanisme genètic nou o distint per explicar els canvis esdevinguts durant la domesticació i després d'aquesta. Però atès l'èxit espectacular d'alguns d'aquests canvis, per exemple l'experiment de Belyaev en guineus, la domesticació ens recorda com cap altre procés que l'evolució pot ocórrer a gran velocitat. No hi ha dubte que la domesticació va ser un èxit, i va provocar canvis de gran repercussió en la història humana i de les espècies domesticades. Això va ser així perquè la domesticació és, des d'un punt de vista estrictament biolò-

gic, simbiosi, i no parasitisme. S'ha produït una coadaptació entre les espècies humanes i domèstiques (Beja-Pereira *et al.*, 2003). Per tant, no sembla raonable considerar la domesticació, utilitzant valors purament antropocèntrics, com una relació de subjugació. Finalment, el que caracteritza sobretot la domesticació és que va ser un procés molt complex. Per a la majoria de les espècies, les dades genètiques suggereixen que no va haver-hi un sol esdeveniment de domesticació, sinó múltiples, i que, a més, la domesticació no va ser un procés puntual, sinó gradual. Va haver-hi estadis intermedis i retorns a l'estat salvatge. A més, el procés de domesticació va ser diferent en cada espècie. En el cas del gos, els antics pobladors d'Amèrica van entrar al Nou Món procedents d'Àsia duent amb ells els seus gossos ja domesticats. El porc, en canvi, va ser domesticat en múltiples ocasions i en diverses regions d'Àsia, el Pròxim Orient i Europa a partir de les poblacions locals.

AGRAÏMENTS

Agraeixo a Julio Rozas la seva inestimable ajuda en múltiples converses sobre el tema, així com a Carmen Segarra i Arcadi Navarro haver tingut la gentilesa de pensar en mi per a aquest capítol. La major part del meu treball està finançat pel Ministeri d'Educació i Ciència, principalment els projectes AGL2007-65563-C02-01/GAN, les accions complementàries internacionals PCI2006-A7-0529 i PCI2006-A7-0523, el Projecte Consolider del Centre d'Investigació en Agro-genòmica CSIC-IRTA-UAB, i l'Agència Espanyola de Cooperació Internacional AECI A/9111/07.

BIBLIOGRAFIA

- BEJA-PEREIRA, A.; LUIKART, G.; ENGLAND, P. R. [et al.] (2003). «Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes». *Nat. Genet.*, 35: 311-313.
- BRUFORD, M. W.; BRADLEY, D. G.; LUIKART, G. (2003). «DNA markers reveal the complexity of livestock domestication». *Nat. Rev. Genet.*, 4: 900-910.
- DRISCOLL, C. A.; MENOTTI-RAYMOND, M.; ROCA, A. L. [et al.] (2007). «The Near Eastern origin of cat domestication». *Science*, 317: 519-523.
- ERIKSSON, J.; LARSON, G.; GUNNARSSON, U. [et al.] (2008). «Identification of the yellow skin gene reveals a hybrid origin of the domestic chicken». *PLoS Genet.*, 4: e1000010.
- FERNANDEZ, H.; HUGHES, S.; VIGNE, J. D. [et al.] (2006). «Divergent mtDNA lineages of goats in an Early Neolithic site, far from the initial domestication areas». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103: 15375-15379
- LINDBLAD-TOH, K.; WADE, C. M.; MIKKELSEN, T. S. [et al.] (2005). «Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog». *Nature*, 438: 803-819.
- PEDROSA, S.; UZUN, M.; ARRANZ, J. J. [et al.] (2005). «Evidence of three maternal lineages in Near Eastern sheep supporting multiple domestication events». *Proc. Biol. Sci.*, 272: 2211-2217.
- VILA, C.; SAVOLAINEN, P.; MALDONADO, J. E. [et al.] (1997). «Multiple and ancient origins of the domestic dog». *Science*, 276: 1687-1689.
- VILA, C.; SEDDON, J.; ELLEGREN, H. (2005). «Genes of domestic mammals augmented by backcrossing with wild ancestors». *Trends Genet.*, 21: 214-218.
- WAYNE, R. K.; OSTRANDER, E. A. (2007). «Lessons learned from the dog genome». *Trends Genet.*, 23: 557-567.
- WHITFIELD, C. W.; BEHURA, S. K.; BERLOCHER, S. H. [et al.] (2006). «Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera*». *Science*, 314: 642-645.