

1120

3

DM
CRES/A1

INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA
MESTRADO EM ETOLOGIA

Convergência Evolutiva em Vertebrados sob Domesticação

Ana Maria Azambuja Farinha da Conceição Pereira Crespo – Nº 13767

Lisboa
2008



ISPA | Instituto Superior de Psicologia Aplicada
Centro de Documentação

Reg. nº 137680
Data: 4/8/08

Tel: 21 881 17 50 - lib@ispa.pt

INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA
MESTRADO EM ETOLOGIA

Convergência Evolutiva em Vertebrados sob Domesticação

Dissertação apresentada ao Instituto Superior de Psicologia Aplicada, para a obtenção do grau de Mestre em Etologia.

Orientador: Professor Doutor Vitor Almada, Instituto Superior de Psicologia Aplicada.

Ana Maria Azambuja Farinha da Conceição Pereira Crespo

Lisboa
2008

Agradeço, em primeiro lugar, ao Professor Doutor Vitor Almada a orientação prestada sem, ao mesmo tempo, me retirar autonomia; os esclarecimentos e sugestões; finalmente, toda a paciência para aturar os inúmeros telefonemas de pedido de socorro na fase final, fazendo-me sentir muito apoiada nesta etapa.

Ao Director e aos serviços da Biblioteca do ISPA, que me facultaram o acesso remoto a bases de dados, dirijo igualmente o meu reconhecimento.

Agradeço, também de todo o coração, à Direcção do Curso de Mestrado a aceitação da minha candidatura, proporcionando-me uma segunda oportunidade na minha vida para conhecer mais.

Aos meus colegas de curso, agradeço o carinho com que me acolheram enquanto estivemos juntos, muito particularmente à Ana Gonçalves, com quem trabalhei mais e sempre se prontificou para qualquer ajuda, tendo sido uma colega extraordinária.

Por fim, agradeço à minha família e aos amigos, destes últimos em especial à Teresa Amaro, o apoio e a paciência para me aturarem, principalmente na recta final.

ÍNDICE

Resumo	7
Abstract	9
Introdução	11
Domesticação e Cativeiro: Abordagens conceptuais	12
Abordagens Metodológicas da Domesticação	16
<i>Documentação Histórica da Domesticação: Contributos da Biologia</i>	17
<i>Investigação das Alterações Genéticas Associadas à Domesticação</i>	18
Pré-adaptações à Domesticação	21
Aspectos Históricos da Domesticação de Animais	24
<i>Aspectos Gerais</i>	24
<i>Cão Doméstico (Canis lupus familiaris)</i>	26
<i>Espécie progenitora.</i>	26
<i>Centros de domesticação e sua localização.</i>	27
<i>Datas de domesticação.</i>	29
<i>Modos de domesticação e suas finalidades.</i>	32
<i>Boi Doméstico (Bos taurus)</i>	34
<i>Espécie progenitora.</i>	34
<i>Centros de domesticação e sua localização.</i>	34
<i>Datas de domesticação.</i>	36
<i>Modos de domesticação e suas finalidades.</i>	36
<i>Galo Doméstico (Gallus gallus domesticus)</i>	37
<i>Espécie progenitora.</i>	37

<i>Centros de domesticação e sua localização.</i>	38
<i>Datas de domesticação.</i>	39
<i>Finalidades da domesticação.</i>	40
Mecanismos Evolutivos	40
Alterações Fenotípicas Mais Comuns nos Animais Domésticos	44
<i>Alterações Morfológicas</i>	44
<i>Alterações na Eficiência Reprodutora</i>	45
<i>Alterações Fisiológicas</i>	46
<i>Alterações Comportamentais</i>	47
Domesticação e Heterocronia	48
Métodos	51
<i>Recolha dos Dados</i>	51
<i>Tratamento dos Dados</i>	53
Resultados	55
<i>Dados de Estudos Comparáveis</i>	55
<i>Variáveis testadas.</i>	55
<i>Comportamentos analisados adicionalmente.</i>	59
<i>Dados de Estudos não Comparáveis</i>	61
Discussão	65
Referências Bibliográficas	85

LISTA DE TABELAS E DE FIGURAS

TABELA I: Eficiência Reprodutora	56
TABELA II: Agressividade Intra-específica	57
TABELA III: Respostas de Medo	58
TABELA IV: Distância Interindividual	60
TABELA V: Comportamento Exploratório	60
TABELA VI: Posição na Coluna de Água	61
TABELA VII: Estudos de Valor Indicativo: Alterações nos Grupos Domésticos	62
TABELA VIII: Alterações nos Grupos Domésticos por Espécie	63
FIGURA 1: Frequências relativas das expressões fenotípicas evidenciadas pelos grupos domesticados	59

Resumo

A relevância do estudo da domesticação de animais prende-se não apenas com o bem-estar dos animais em cativeiro, como também com as consequências da libertação, voluntária ou involuntária, de animais domésticos que, deixando de estar sob o controlo humano, se juntam às populações selvagens conspecíficas, podendo causar nestas últimas impactos genéticos, cuja extensão não é inteiramente conhecida.

A maioria das abordagens contemporâneas admite que a domesticação envolve uma componente evolutiva (i.e., alterações genéticas ao longo das gerações) e, adicionalmente, a influência de factores ontogénicos, dependentes do ambiente, constituindo o primeiro aspecto o objecto de estudo da presente dissertação.

A assunção de que os animais sob domesticação terão sido submetidos a acções humanas comuns e a presença de alterações fenotípicas semelhantes em animais domésticos de diferentes espécies de vertebrados, levaram alguns autores a sugerir a presença de convergência evolutiva relativamente aos fenótipos referidos.

A dissertação em análise pretendeu concretamente testar a hipótese de, durante a domesticação ter ocorrido evolução convergente que levou ao aumento da eficiência reprodutora e à diminuição da agressividade intra-específica, bem como das respostas de medo.

Para o efeito, foi recolhida informação publicada disponível, proveniente de estudos que reportassem alterações nos aspectos mencionados e das quais se pudesse inferir uma base genética.

Os dados mostraram uma tendência no sentido do aumento da eficiência reprodutora, embora não significativa ($p = 0,125$). Não foi detectada qualquer tendência no sentido da alteração da agressividade intra-específica ($p = 0,754$). Ao contrário, foi encontrada uma redução significativa das respostas de medo nos grupos domesticados ($p = 0,001$).

O reduzido número de estudos disponíveis impossibilitou a generalização dos resultados, não tendo podido, por este motivo, nenhuma das hipóteses ser validada com segurança. Adicionalmente, as limitações relacionadas com o carácter transversal da maioria dos estudos terão sido largamente responsáveis, tanto pela existência de dados discrepantes na mesma espécie, como pela ocorrência de resultados inconclusivos, estes últimos constatados em estudos que utilizaram mais do que uma linhagem doméstica.

Apesar das limitações acima apresentadas, os dados mostraram-se, maioritariamente concordantes com a ocorrência de alterações explicáveis por mecanismos selectivos presentes na domesticação. Os dados sugeriram ainda que as alterações genéticas sofridas por diversos grupos domesticados, nomeadamente alterações comportamentais, revelar-se-iam maladaptativas no ambiente natural, pelo que se entendeu desejável a intensificação e sistematização dos estudos relativos à domesticação no sentido de se compreenderem melhor as implicações desta última na integridade das populações selvagens.

Em síntese, os dados sugeriram convergência na evolução das respostas de medo no decurso da domesticação em vertebrados, tal como forneceram indicações de que a referida convergência possa também ter incluído a eficiência reprodutora.

Palavras-chave: domesticação, eficiência reprodutora, agressividade intra-específica, respostas de medo, evolução convergente.

Abstract

The relevance of research on animal domestication concerns both the assessment of captive animals' welfare and the integrity of wild life. In fact, genetic impacts may result from intentional and unintentional releases of domestic animals in natural ecosystems. The extent to which wild populations may be affected is not entirely known.

Several definitions of domestication have been proposed along time. According to the majority of contemporary approaches, domestication results from the interplay of genetic and developmental factors environmentally induced. The present dissertation focuses on evolutionary features of domestication.

The assumption that animals undergoing domestication have been subjected to similar human actions combined with the presence of shared phenotypic traits in domestic animals from different vertebrate species, led several authors to suppose that the aforementioned traits suggest evolutionary convergence.

The present study pretended to test the main hypothesis that convergent evolution has accompanied domestication by increasing reproductive efficiency and reducing both intraspecies aggression and fear responses.

Datasets were collected from available published information reporting changes on these variables, from which a genetic basis could be inferred.

The data showed a non-significant trend towards an increase in reproductive efficiency in domesticated groups ($p = 0,125$). No tendency in the direction of change of intraspecies aggression was detected ($p = 0,754$). Conversely, a significant reduction of fear responses in domestic groups was found ($p = 0,001$).

The small amount of available data did not allow generalization of results; consequently, the hypothesis formulated could not be reliably validated. In addition, the limitations associated with transversal studies may have been mainly responsible for either dissimilar observations within the same species or inconclusive results; the latter occurred in studies that have used more than one domestic line.

Despite the aforementioned limitations, most observed alterations could be explained by selective mechanisms of domestication. Furthermore, the data suggested that several domestic groups have undergone genetic changes, namely behavioural changes, which would be maladaptive in the wild. Thus, a more exhaustive research on domestication is required, in order to evaluate the consequences of this process in wild populations' integrity.

In conclusion, the analysed data suggested that fear responses evolved through convergent evolution, which may also have included reproductive efficiency.

Keywords: domestication, reproductive efficiency, intraspecies aggression, fear responses, convergent evolution.

Introdução

Através do presente estudo pretende-se compreender alguns aspectos da evolução associada à domesticação de animais, através da pesquisa de semelhanças na evolução dos comportamentos e das histórias vitais em diferentes espécies de vertebrados, idealmente em espécies filogeneticamente pouco relacionadas.

A melhoria das condições de vida e do bem-estar humano encontra-se estreitamente dependente das espécies animais e vegetais domesticadas durante os últimos milénios, as quais foram sendo utilizadas com variados fins, como alimentação, vestuário, transporte de pessoas e de carga.

Actualmente, algumas das finalidades iniciais acima indicadas terão perdido relevância, tendo outras sido acrescentadas. Porém, é certo que a maioria das espécies animais domesticadas continua a constituir a principal fonte de proteínas na alimentação humana – carne, leite e ovos.

A pesquisa de convergência evolutiva justifica-se uma vez que algumas práticas humanas idênticas, conscientes e inconscientes, terão sido exercidas em diferentes espécies animais.

A compreensão da evolução dos comportamentos ocorrida no decurso da domesticação reveste-se de particular importância, permitindo conhecer o bem-estar dos animais domésticos no cativeiro e, conseqüentemente, o grau de adequação deste último à espécie em causa. Saliente-se que o bem-estar animal vem assumindo uma importância crescente nas preocupações humanas, designadamente na investigação, o que se justifica não apenas pelo apreço dirigido aos animais como também pela consciencialização acerca da necessidade do respeito pela natureza em geral, com vista a uma utilização racional dos seus recursos.

Adicionalmente, o conhecimento de alterações dos comportamentos e das histórias vitais de origem genética relacionadas com a domesticação poderá revelar-se útil na avaliação de possíveis impactos decorrentes da ocupação de ambientes selvagens por animais previamente sujeitos a cativeiro, merecendo especial atenção: (a) as espécies ameaçadas; (b) os animais domésticos que, tendo escapado ao controlo humano, se juntaram às populações selvagens.

No primeiro caso, a ocorrência das alterações genéticas acima referidas poderá pôr em causa o sucesso dos indivíduos no seu ambiente natural; já no segundo caso, mediante intercruzamentos, os animais domésticos, poderão alterar o fundo genético das populações selvagens, comprometendo a capacidade de sobrevivência destas últimas no seu ambiente.

Em síntese, o contributo fornecido pela compreensão de alguns aspectos da evolução dos animais sujeitos a domesticação ultrapassando o âmbito das espécies domesticadas, estende-se à integridade da vida selvagem.

Domesticação e Cativeiro: Abordagens conceptuais

Na presente secção são revistos alguns conceitos associados à domesticação de animais. Embora reconhecendo que o estabelecimento de uma definição universal é dificultado pela multiplicidade de variáveis intervenientes, considera-se, no entanto, conveniente a adopção de um conceito tão abrangente quanto possível, dada a temática da dissertação em análise.

As maioria das abordagens da domesticação pressupõe que esta seja produto de decisões humanas (Darwin, 1868; Diamond, 2002; Morey, 1994) que remontam à pré-história (Diamond, 2002; Morey, 1994), embora alguns autores (Diamond, 2002; Morey, 1994) questionem a intencionalidade das práticas iniciais de domesticação de

espécies, alegando a dificuldade de avaliação, por parte dos humanos pré-históricos, dos benefícios potenciais de um processo desconhecido.

Por sua vez, os diversos eventos de domesticação resultaram em relações de mutualismo entre as populações humanas e as populações alvo (Zeder, Emshwiller, Smith & Bradley, 2006), que envolveram alterações em ambas as partes envolvidas (Diamond, 2002), estreitando-se a interdependência entre estas (Zeder et al., 2006).

Globalmente, a domesticação de animais pode ser entendida como um processo de adaptação ao homem e ao ambiente por este proporcionado (e.g., Price, 1984), frequentemente referido como cativeiro. A formulação mencionada, embora aplicável à maioria das espécies, nada acrescenta acerca dos mecanismos de adaptação dos animais ao ambiente. De igual modo, considera-se adequada uma clarificação do conceito de cativeiro, uma vez que esta poderá revelar-se útil à compreensão da domesticação.

O cativeiro é usualmente caracterizado pela presença de interações com humanos, e pelo controlo, por parte destes, da alimentação e da reprodução dos animais (Clutton-Brock, 1977; Price, 1999). Boice (1981), definiu o cativeiro como um espaço confinado, onde ocorre a habituação aos humanos e que confere aos animais isolamento relativamente ao seu ambiente natural e protecção, incluindo-se neste item a alimentação, o abrigo, a protecção contra predadores e o controlo da reprodução.

Contudo, a diversidade de ambientes em que têm sido mantidas as espécies domesticadas ao longo do tempo, relacionada com diferentes histórias de domesticação (Dobney & Larson, 2006) e práticas de manejo (Boivin, Le Neindre, Chupin, Garel, & Trillat, 1992), permite constatar a variabilidade das intensidades de interacção dos animais com o homem (Dobney & Larson, 2006; Mignon-Grasteau et al., 2005), bem como do grau de confinamento a que os animais são submetidos,

sendo questionável a universalidade das características do cativoiro acima mencionadas, particularmente a formulação de Boice (1981).

Segundo uma perspectiva mais abrangente, será mais adequado referir que, na maioria das interacções estabelecidas, os animais ocupam um espaço com características variáveis em que os humanos controlam, pelo menos indirectamente, a sua alimentação e a sua reprodução.

A domesticação acarreta alterações morfológicas, fisiológicas e comportamentais (Künzl, Kaiser, Meier & Sachser, 2003) nos animais das populações alvo, comparativamente com os seus homólogos selvagens, sendo produzidos fenótipos diferentes daqueles existentes nas populações selvagens, os quais, adiante designados de fenótipos domésticos, possibilitam a adaptação ao cativoiro (Price, 1999).

A compreensão dos processos que conduzem às alterações acima referidas constitui um dos objectos de estudo das abordagens biológicas da domesticação.

Darwin (1868), à luz da sua teoria da selecção natural, interpretou a domesticação como um processo evolutivo mediante selecção artificial e selecção natural. Tendo considerado não sinónimos os termos “domar” e “domesticar”, defendeu que a verdadeira domesticação de animais depende não apenas da sua domabilidade como da sua capacidade de reprodução em cativoiro.

Particularmente após o surgimento da teoria da síntese evolutiva (evolucionismo moderno), a domesticação passou a ser perspectivada num contexto evolutivo, conforme mencionado por Lickliter & Ness (1990).

Os estudos de Richter, realizados entre 1949 e 1959 em ratazanas, *Rattus norvegicus* (citados por Clark & Galef, 1980), atribuíram as diferenças entre estirpes selvagens e domesticadas às diferentes pressões selectivas que actuam sobre cada

uma das referidas estirpes. Embora o trabalho de Richter remonte a uma época contemporânea da teoria da síntese evolutiva, não reflecte, contudo, no fragmento citado por Clark & Galef (1980), a teoria em causa, contrariamente a Price & King, 1968 (citados por Price, 1984, 1999), que definiram a domesticação como “um processo evolutivo envolvendo a adaptação genotípica de animais ao ambiente de cativeiro”.

Por outro lado, diferentes autores têm considerado os factores genéticos, no mínimo, insuficientes para explicar cabalmente a adaptação dos animais ao cativeiro, salientando-se duas concepções distintas: (a) uma concepção não genética, como a evidenciada por Ochieng'-Odero, 1994 (citado por Price, 1999), que atribui a ocorrência de fenótipos domésticos à habituação e condicionamento dos animais, face aos estímulos presentes no cativeiro; (b) uma concepção mista que, adicionalmente à base genética da domesticação, têm sugerido (e.g., Clark & Galef, 1980; Ratner & Boice, 1975) e salientado (e.g., Boivin et al., 1992; Clark & Galef, 1980) a influência de factores ontogénicos dependentes do ambiente. A maioria dos estudos contemporâneos posiciona-se nesta última concepção.

Price (1984), redefinindo a domesticação, explicou a adaptação dos animais ao homem e ao cativeiro como produto da conjugação de alterações genéticas ao longo das gerações e de eventos ontogénicos induzidos pelo ambiente em cada geração.

A possibilidade de ocorrência de especiação referida por Tchernov & Horwitz (1991) decorre, naturalmente, da abordagem da domesticação como processo evolutivo, embora raramente ocorra especiação completa (Tchernov & Horwitz, 1991).

Contrariamente à argumentação de Lickliter & Ness (1990), o conceito formulado por Price (1984) não se integra numa concepção aditiva, (i.e., não assume

a actuação independente dos genes e do ambiente na produção dos fenótipos); de facto, os diferentes autores, reconhecendo a existência de complexas interações entre genótipo e ambiente, têm-se mostrado cautelosos na interpretação de dados empíricos (e.g., Clark & Price, 1981).

Por outro lado, a vertente evolutiva da domesticação torna questionável o valor dicotómico frequentemente atribuído aos fenótipos selvagens e domésticos. Com efeito, as alterações genéticas sofridas pelas populações em cativeiro implicam a ocorrência de etapas intermédias, pelo que os fenótipos selvagens e domésticos devem ser preferencialmente entendidos como extremos de um gradiente (Dobney & Larson, 2006; Price, 1999). Acrescente-se que uma tal dicotomia, ignorando a existência de diferentes graus de domesticação, dificulta a compreensão deste processo (Dobney & Larson, 2006), designadamente dos mecanismos de divergência genética entre as populações selvagens e aquelas sob domesticação.

Do mesmo modo, o conceito em análise não contradiz a multiplicidade de relações entre humanos e populações domesticadas, traduzida pela diversidade dos ambientes de cativeiro, pelo que se mostra aplicável à maioria das interações estabelecidas.

A presente dissertação, adoptando a definição formulada por Price (1984), centra-se na análise da componente evolutiva da domesticação.

Abordagens Metodológicas da Domesticação

Podem delinear-se essencialmente duas abordagens da biologia ao estudo da domesticação, enquanto processo evolutivo.

Por um lado, assumindo-se a evolução como um processo histórico, a biologia apresenta potenciais contributos para a clarificação de aspectos históricos da

domesticação, como o estabelecimento de datas, locais e número de eventos de domesticação por espécie, além do conhecimento das espécies ancestrais.

Numa abordagem distinta, salientam-se as metodologias utilizadas na investigação das alterações genéticas produzidas pela domesticação.

Documentação Histórica da Domesticação: Contributos da Biologia

Tradicionalmente, os dados arqueológicos constituem importantes fontes de informação, relativas às histórias de domesticação. Com efeito, os utensílios encontrados nos sítios arqueológicos (e.g., freios para cavalos) têm sido considerados indicadores das relações entre os humanos e as espécies alvo (Zeder et al., 2006). Por outro lado, a análise radiométrica de esqueletos de diferentes espécies (Zeder et al., 2006) e a comparação com esqueletos actuais de espécies domésticas e dos presumíveis ancestrais selvagens (Davis & Valla, 1978), têm sido utilizadas no conhecimento da origem das espécies domésticas, bem como das datas e locais de domesticação.

Mais recentemente, a arqueologia, através das técnicas de recolha e de amplificação de DNA – designadamente DNA mitocondrial – de exemplares antigos, e sua comparação com indivíduos actuais, domésticos e selvagens, provenientes de diferentes regiões geográficas, tem proporcionado uma abordagem molecular da domesticação (Dobney & Larson, 2006; Zeder et al., 2006). Porém, a degradação do DNA, irreversível após a morte dos organismos devido à ausência de processos enzimáticos de reparação, reduz o sucesso das técnicas mencionadas (Pääbo et al., 2004).

Dadas as limitações indicadas, muitos estudos moleculares de domesticação em animais, não utilizando exemplares antigos, comparam porções de DNA

mitocondrial proveniente de populações selvagens e domesticadas (Dobney & Larson, 2006; Mignon-Grasteau et al., 2005).

A frequente utilização de DNA mitocondrial deve-se a uma taxa de evolução deste último superior à do DNA nuclear, nos animais (Zeder et al., 2006), revelando a divergência entre populações filogeneticamente próximas, inclusive dentro da mesma espécie (Bruford, Bradley & Luikart, 2003). Os estudos em causa permitem a construção de filogenias matrilineares (Vilà et al., 1997), a partir das quais se inferem os presumíveis ancestrais, o tempo de divergência, o número de eventos de domesticação e os locais onde estes terão ocorrido (Dobney & Larson, 2006), evidenciando, contudo, como principal limitação, a ancestralidade materna do DNA mitocondrial (Bruford et al., 2003; Vilà et al., 1997). De igual modo, as datações moleculares apresentam limitações, mais adiante discutidas.

O DNA nuclear, apesar da já referida taxa evolutiva inferior à do DNA mitocondrial, mostra-se útil no estabelecimento de filogenias patrilineares, mediante a análise comparativa de haplótipos do cromossoma Y de mamíferos, podendo complementar os dados provenientes da análise do DNA mitocondrial (Zeder et al., 2006).

Investigação das Alterações Genéticas Associadas à Domesticação

Na investigação das alterações genéticas produzidas pela domesticação, distinguem-se duas metodologias principais: os estudos transversais, isto é, a comparação de animais selvagens e domésticos da mesma espécie ou da espécie ancestral e da espécie doméstica por esta originada, e os estudos longitudinais, que consistem na observação das alterações fenotípicas em populações selvagens ao longo de gerações de cativeiro (Mignon-Grasteau et al., 2005; Price, 1984).

Na análise transversal, a fim de minimizar as diferenças fenotípicas atribuídas ao ambiente, os animais testados são criados em condições idênticas (Clark & Galef, 1980). Para o efeito, os animais selvagens amostrados não são aqueles capturados no ambiente natural, mas os seus descendentes, nascidos em cativeiro (e.g. Clark & Price, 1981). Adicionalmente à utilização de animais selvagens e domésticos nos estudos transversais, a inclusão de híbridos, nascidos e criados em cativeiro (e.g. Boreman & Price, 1972), permite evidenciar a influência dos genes nas alterações fenotípicas produzidas pela domesticação.

Contudo, a análise transversal apresenta limitações (Mignon-Grasteau et al., 2005; Price, 1984).

Em primeiro lugar, os ancestrais de parte das espécies domésticas já se encontram extintos (Mignon-Grasteau et al., 2005; Price, 1984). Neste caso, uma abordagem transversal alternativa consiste na análise comparativa de populações da mesma espécie doméstica com diferentes graus de domesticação (Mignon-Grasteau et al., 2005). Este tipo de comparação também pode ser efectuado quando a população ancestral existe (e.g., Lucas, Drew, Wheeler, Verrell & Thorgaard, 2004; Osure & Phelps, 2006).

Uma segunda objecção diz respeito à incerteza relativa à origem das espécies domésticas, referida por Zeuner, 1963 (citado por Price, 1984) e, posteriormente, por Dobney & Larson (2006). Estes últimos, apesar dos progressos da análise filogenética acima mencionada, argumentaram que a origem de diversas espécies domésticas continua mal esclarecida devido à ocorrência de inter cruzamentos, com produção de descendência fértil, entre diferentes espécies selvagens e entre espécies domesticadas e selvagens. Tal facto implica a possibilidade de uma ancestralidade múltipla para algumas populações domésticas, em detrimento de uma única espécie progenitora (Dobney & Larson, 2006).

Acrescente-se que, mesmo no caso de uma origem única e conhecida e de disponibilidade de indivíduos selvagens, estes provavelmente não serão representativos da população progenitora (Mignon-Grasteau et al., 2005; Price, 1984; Wessel, Smoker, Fagen & Joyce, 2006), condição necessária à fiabilidade dos referidos estudos (Price, 1984). Com efeito, é possível que após o início da domesticação, as populações selvagens tenham sofrido evolução, paralelamente àquelas em cativeiro (Price, 1984). Por outro lado, uma vez que a domesticação frequentemente envolve deriva genética (Price, 1984; Wessel et al., 2006), não se pode excluir a possibilidade de os indivíduos selvagens amostrados nos estudos transversais não serem representativos da população ancestral (Wessel et al., 2006).

Por último, os indivíduos domésticos testados podem também não representar a respectiva espécie, nomeadamente quando existe grande diversidade de raças (Price, 1984).

Pelos motivos citados, a análise transversal restringe-se à identificação de diferenças fenotípicas entre indivíduos selvagens e domésticos no momento em que estes são testados (Price, 1984), pelo que os dados recolhidos devem ser interpretados levando em conta as limitações apresentadas.

Ao contrário, os estudos longitudinais permitem uma melhor compreensão da evolução das populações selvagens (Price, 1984), sendo possível a quantificação das respectivas taxas evolutivas (Mignon-Grasteau et al., 2005); deste modo, atenua-se a relevância da não representatividade das populações selvagens (Mignon-Grasteau et al., 2005; Price, 1984).

Como exemplo, pode mencionar-se a domesticação de raposas *Vulpes vulpes* (Belyaev, 1979; Trut, 1999; Trut, Plyusnina & Oskina, 2004), iniciada por Dmitry Belyaev em 1959 (Belyaev, 1979; Trut, 1999; Trut et al., 2004) e que se estendeu por de mais de 40 anos e de 40 gerações (Trut et al., 2004), ao longo das quais os

indivíduos da população experimental foram sujeitos a uma selecção rigorosa e sistemática contra a agressividade dirigida a humanos (Belyaev, 1979; Trut, 1999; Trut et al., 2004), tendo sido analisadas as consequências da referida selecção.

Apesar da vantagem conferida pela análise longitudinal e das limitações associadas aos estudos transversais, estes últimos têm sido os mais utilizados (Price, 1984), inclusive na actualidade. A este respeito, referem-se os estudos em peixes (e.g., Osure & Phelps, 2006), cujas domesticações merecem atenção, no sentido de se avaliar as consequências decorrentes das frequentes interacções entre indivíduos domésticos e selvagens (Robison & Rowland, 2005; Wessel et al., 2006).

Outras abordagens combinam as componentes longitudinal e transversal (e.g., Shishkina, Borodin & Naumenko, 1993): os animais capturados de uma mesma população são separados em grupos, aos quais se aplicam diferentes pressões selectivas, efectuando-se a comparação dos diferentes grupos ao fim de um determinado número de gerações.

Mais recentemente, alguns estudos transversais, mediante a utilização de linhas parentais selvagens e domésticas e os respectivos híbridos de segunda geração, estendem-se à análise de *loci* de traços quantitativos (e.g., Schütz, Kerje, Carlborg, Jacobsson, Andersson & Jensen, 2002), dado que muitos fenótipos, incluindo comportamentos, apresentam uma distribuição contínua nas populações, obedecendo a um padrão de transmissão quantitativo (Jensen, 2006).

Pré-adaptações à Domesticação

Muito poucas espécies animais foram domesticadas (Cameron-Beaumont, Lowe & Bradshaw, 2002; Diamond, 2002; Mignon-Grasteau et al., 2005); dentro destas, assumem especial relevância as espécies de vertebrados pertencentes às

ordens *Artiodactyla* e *Galliformes* (Mignon-Grasteau et al., 2005; Price, 1984), de alimentação herbívora ou omnívora (Diamond, 2002; Mignon-Grasteau et al., 2005).

Por outro lado, os eventos de domesticação concentraram-se principalmente no continente euro-asiático (Bruford et al., 2003; Mignon-Grasteau et al., 2005). A título de exemplo, os únicos ungulados domesticados fora deste continente foram as lamas e alpacas, cuja domesticação teve lugar no continente sul-americano (Bruford et al., 2003).

Segundo um estudo de Brisbin, 1974 (citado por Price, 1984), nas regiões tropicais não ocorreram domesticações importantes para fins alimentares, o que o autor atribuiu à abundância de alimento disponível através de caça ou pesca. Contudo, Diamond (2002), referindo-se à África sub-equatorial, sustentou que o facto se deveu às espécies em si mesmas, argumentando que: (a) os africanos não desprezaram os animais domésticos levados pelos europeus; (b) após a chegada dos europeus, as espécies africanas não foram domesticadas.

Ainda as zebras, ao contrário dos cavalos e dos burros, todos pertencentes ao género *Equus*, nunca foram domesticadas (Diamond, 2002).

Os factos acima mencionados levam a supor a presença, nas populações ancestrais, de características facilitadoras das respectivas domesticações (Mignon-Grasteau et al., 2005), referidas como pré-adaptações (Price, 1984).

Hale, 1969 (citado por Price, 1984), definiu um conjunto de características comportamentais favoráveis à domesticação, a seguir discutidas, que facilitam quer a interacção com humanos, quer a sobrevivência e a reprodução em cativeiro.

Assim, uma estrutura social organizada em grandes grupos, com dominância hierárquica, favorece as relações com humanos, desempenhando estes últimos o papel de animal dominante (Clutton-Brock, 1977; Mignon-Grasteau et al., 2005).

Um sistema poliginoândrico, com dominância dos machos em relação às fêmeas facilita a reprodução em cativeiro (Mignon-Grasteau et al., 2005), controlada pelo homem. Também a existência de um período crítico para o desenvolvimento de laços entre a progenitora e as crias é vantajosa, possibilitando o direccionamento dos referidos laços para os humanos; do mesmo modo, a autonomia precoce dos juvenis diminui o tempo de permanência com a progenitora. Ainda, a baixa reactividade ao homem, traduzida por uma curta distância de fuga, bem como o baixo grau de agilidade, facilitam o manejo dos animais (Mignon-Grasteau et al., 2005).

Outras características, como uma dieta de fácil obtenção pelos humanos (Diamond, 2002; Mignon-Grasteau et al., 2005), geralmente omnívora (Diamond, 2002) ou herbívora (Diamond, 2002; Mignon-Grasteau et al., 2005), e a capacidade de adaptação a diferentes ambientes revelam-se favoráveis à domesticação.

As pré-adaptações comportamentais definidas por Hale, 1969 (citado por Price, 1984), permitem compreender a sobre-representação, acima mencionada, das ordens *Artiodactyla* e *Galliformes* entre os animais inicialmente domesticados, embora a domesticação de gazelas – género *Gazella*, ordem *Artiodactyla* – tenha sido posta de parte, conforme referido num estudo de Jarman, 1976 (citado por Hart, 1985), uma vez que estas facilmente entram em pânico em ambientes confinados (Diamond, 2002).

Convém salientar que algumas das pré-adaptações em análise, como aquelas respeitantes ao comportamento reprodutor, perderam relevância devido ao recurso a técnicas de inseminação e de incubação artificial, sendo de facto actualmente mais importantes os comportamentos que favorecem a adaptação às elevadas densidades populacionais a que os animais se encontram sujeitos (Siegel, 1975).

Contudo, nem todas as espécies domesticadas em épocas anteriores obedecem à totalidade dos critérios propostos por Hale, 1969 (citado por Price, 1984)

(Cameron-Beaumont et al., 2002; Mignon-Grasteau et al., 2005). Os pombos apresentam uma elevada distância de fuga dos humanos, além de serem territoriais e formarem pares monogâmicos (Mignon-Grasteau et al., 2005), características desfavoráveis à domesticação, segundo Hale, 1969 (citado por Price, 1984). Também os ancestrais dos gatos domésticos, territoriais, não formam grupos sociais permanentes, dependendo da distribuição de recursos (Braastad & Bakken, 2002), tal como são dotados de grande agilidade (Cameron-Beaumont et al., 2002).

Por outro lado, os comportamentos afiliativos com humanos, evidenciados pelos gatos domésticos, encontram-se igualmente presentes em outras espécies de pequenos felídeos nunca domesticadas (Cameron-Beaumont et al., 2002), o que leva a supor que, além da existência ou não de pré-adaptações nas populações ancestrais, outros factores, como as necessidades humanas e a disponibilidade de indivíduos, poderão ter condicionado a domesticação diferencial de espécies animais (Cameron-Beaumont et al., 2002).

Aspectos Históricos da Domesticação de Animais

Aspectos Gerais

As primeiras espécies domesticadas terão sido utilizadas como fonte de alimentação, vestuário, como animais de carga ou para fins religiosos (Hart, 1985).

Segundo Darwin (1868), as bases da domesticação assentam na tendência natural dos humanos para domar animais.

Zeuner, 1963 (citado por Hart, 1985), e Clutton-Brock, (1977) sustentaram igualmente que o comportamento humano, designadamente o hábito de manter crias selvagens, tornou a domesticação inevitável.

Com exceção do cão, as restantes domesticações apenas tiveram lugar após o surgimento da agricultura, tendo os campos cultivados atraído herbívoros (Hart, 1985).

De acordo com Zeuner, 1963 (citado por Hart, 1985), as domesticações iniciais desenrolaram-se em cinco etapas, a seguir descritas.

A primeira fase caracterizou-se por um controlo ténue sobre os animais, sendo frequentes os cruzamentos com as formas que permaneceram no ambiente natural, o que teve, como consequência, a retenção da grande maioria das características selvagens.

Na segunda etapa, face à necessidade de manejo dos animais, deu-se início à selecção dos indivíduos com menores dimensões corporais, maior tolerância aos humanos e ao cativeiro, pelo que os cruzamentos com as formas selvagens passaram a ser interditos.

Na terceira etapa, os humanos, pretendendo aumentar o tamanho do corpo dos seus animais, com vista a uma maior produção de carne, permitiram alguns cruzamentos com indivíduos selvagens, de maiores dimensões, embora com o cuidado de não reverter as características comportamentais anteriormente seleccionadas.

Na quarta fase, o homem, terá pretendido melhorar a produção dos seus animais, dando início à criação de raças; conseqüentemente, terão cessado de novo os intercruzamentos com formas selvagens.

Finalmente, na quinta etapa, de modo a não serem perdidas as características seleccionadas ao longo das gerações, os ancestrais selvagens terão sido perseguidos e caçados, muitos até à extinção.

Abordam-se, a seguir, três histórias de domesticação, das quais se procurou conhecer, sempre que possível: (a) a espécie progenitora; (b) a localização geográfica e temporal da domesticação; (c) o modo, ou modos, como as espécies foram domesticadas e as finalidades subjacentes à sua domesticação. Para o efeito, foram seleccionados os cães domésticos, os primeiros domesticados, o gado taurino e os galos domésticos, os dois últimos pertencentes respectivamente às ordens *Artiodactyla* e *Galliformes*, altamente representativas das espécies inicialmente domesticadas, conforme anteriormente mencionado.

Cão Doméstico (Canis lupus familiaris)

Espécie progenitora.

Durante muito tempo foi debatida a origem dos cães domésticos (Braastad & Bakken, 2002). A sua elevada variabilidade interindividual (Darwin, 1868), a presença do mesmo número de cromossomas em diferentes espécies do género *Canis* (Braastad & Bakken, 2002; Clutton-Brock, 1977; Wayne, 1993) e a ocorrência de cruzamentos férteis entre estas (Clutton-Brock, 1977; Dobney & Larson, 2006; Wayne, 1993) levaram a especular sobre a existência de mais do que uma espécie progenitora (Braastad & Bakken, 2002; Darwin, 1868).

Actualmente, porém, os dados morfológicos (Clutton-Brock, 1977; Morey, 1994), comportamentais (Morey, 1994) e moleculares (Vilà et al., 1997; Wayne, 1993), recolhidos nas últimas décadas, indicam os lobos *Canis lupus* como os ancestrais mais prováveis dos cães domésticos.

Durante o Pleistocénico Superior, os lobos foram uma espécie holárctica, distribuindo-se pela Europa, Ásia e América do Norte, tendo-se fragmentado as populações, principalmente no continente euro-asiático, devido às alterações

climáticas que caracterizaram a alternância entre períodos glaciares e interglaciares, bem como às perseguições humanas sistemáticas que tiveram lugar nos últimos séculos (Vilà et al., 1999).

Os lobos são animais sociais (Morey, 1994), que se organizam em grupos familiares com dominância hierárquica (Braastad & Bakken, 2002; Clutton-Brock, 1977; Morey, 1994), em que o par alfa é dominante e também geralmente o único que se reproduz; os restantes elementos descendem de ninhadas prévias (Braastad & Bakken, 2002).

Sendo predadores (Braastad & Bakken, 2002; Clutton-Brock, 1977; Morey, 1994), o número de indivíduos de cada grupo depende da disponibilidade de alimento e das dimensões das presas, sendo maiores os grupos quando as presas são também de maiores dimensões (Braastad & Bakken, 2002); neste caso os indivíduos caçam em grupo (Braastad & Bakken, 2002; Clutton-Brock, 1977). Além de predadores, os lobos são necrófagos (Morey, 1994).

Entre os lobos, os pares são monogâmicos (Braastad & Bakken, 2002), a reprodução ocorre uma vez por ano (Braastad & Bakken, 2002; Setchell, 1992), durante o Inverno (Setchell, 1992) e os progenitores dispensam cuidados parentais às suas crias (Braastad & Bakken, 2002).

Centros de domesticação e sua localização.

Apesar de ser conhecida a espécie progenitora, pouco se conhece acerca do número de populações fundadoras e, conseqüentemente, de domesticações independentes (Savolainen, Zhang, Luo, Lundeberg & Leitner, 2002; Vilà et al., 1997). A elevada diversidade fenotípica evidenciada pelos cães domésticos (Savolainen et al., 2002; Vilà et al., 1997) e a presença de espécimes em regiões geográficas distintas (Savolainen et al., 2002), correspondentes a estádios precoces

de domesticação (Benecke, 1987; Davis & Valla, 1978), constituem evidências indirectas favoráveis a eventos fundadores múltiplos (Savolainen et al., 2002; Vilà et al., 1997).

Deste modo, a localização dos exemplares mais antigos identificados como cães domésticos é compatível com a ocorrência de domesticações independentes na Europa e no Médio Oriente (Savolainen et al., 2002). Por outro lado, estudos comparativos dos maxilares em canídeos, incluindo diferentes subespécies de lobos, apoiam a hipótese de serem os lobos chineses, *Canis lupus chanco*, a subespécie ancestral mais provável dos cães domésticos (Olsen & Olsen, 1977), o que significará uma origem comum na Ásia oriental (Savolainen et al., 2002).

A análise comparativa de DNA mitocondrial em canídeos do género *Canis* revelou que os cães domésticos derivam de diferentes linhagens maternas de lobos, apoiando assim a ocorrência de eventos independentes de domesticação (Savolainen et al., 2002; Vilà et al., 1997).

Contudo, a dificuldade maior tem residido na localização dos centros de domesticação. Vilà et al. (1997) apenas conseguiram associar os clades menos diversificados a uma região geográfica, mais concretamente a Europa oriental. Savolainen et al. (2002), restringindo a análise dos dados aos clades mais representativos, presentes em cerca de 96% dos cães domésticos, e baseando-se na predominância de haplótipos exclusivos da Ásia oriental, relativamente aos das restantes regiões, sugeriram a origem dos cães domésticos num fundo genético comum, proveniente de diferentes linhagens de lobos, com origem na Ásia oriental, admitindo os mesmos autores a existência de várias domesticações nesta região.

Um outro estudo, conduzido por Leonard, Wayne, Wheeler, Valadez, Guillén & Vilà (2002), que comparou haplótipos da região controlo do DNA mitocondrial de exemplares antigos de cães provenientes da América do sul e do Alasca com as

sequências obtidas por Vilà et al. (1997) em cães e lobos, mostrou-se consistente com a hipótese de uma origem euro-asiática para os cães domésticos americanos e euro-asiáticos: várias linhagens de lobos euro-asiáticos, após a sua domesticação, terão colonizado o continente americano, acompanhando as migrações humanas.

Nos estudos em questão, os haplótipos presentes nos cães domésticos não apresentavam especificidade de raças, existindo sequências partilhadas por diferentes raças e, reciprocamente, haplótipos de clades distintos numa mesma raça, o que sugere a ocorrência de fluxo de genes entre cães domésticos e lobos (Vilà et al., 1997).

De igual modo, os haplótipos encontrados nos lobos evidenciavam pouca especificidade geográfica (Savolainen et al., 2002), o que pode dever-se à elevada mobilidade destes animais (Savolainen et al., 2002; Wayne, 1993), característica que possivelmente dificultará a localização dos processos de domesticação.

Datas de domesticação.

Os cães foram os primeiros, entre os animais domésticos (Braastad & Bakken, 2002; Hart, 1985; Morey, 1994).

A análise dos restos ósseos mais antigos de cães domésticos, depositados em diferentes sítios arqueológicos, situa o início da domesticação dos lobos no Pleistocénico Superior (Morey, 1994).

O exemplar mais antigo – parte de um maxilar – encontrado na Alemanha e com uma idade aproximada de 14 mil anos (Benecke, 1987) e outros espécimes, com cerca de 12 mil anos e provenientes de Israel (Davis & Valla, 1978), foram identificados como cães domésticos, apesar das limitações do registo arqueológico ao nível da distinção entre cães domésticos e lobos (Benecke, 1987; Davis & Valla,

1978). Um dos esqueletos encontrados em Israel, pertencente a um juvenil com uma idade compreendida entre 3 e 5 meses, tinha sido sepultado com um humano, tendo este último uma das mãos pousadas sobre o tórax do primeiro (Davis & Valla, 1978).

As datas de domesticação dos lobos inferidas a partir da análise molecular têm-se mostrado consideravelmente contraditórias com as datas estimadas pelo registo arqueológico molecular – 135 mil anos (Vilà et al., 1997), ou 40 mil anos para o clade mais antigo (Savolainen et al., 2002).

Ao contrário de Savolainen et al. (2002), que procuraram conciliar dados moleculares e arqueológicos, Vilà et al. (1997) assumiram que a divergência genética antecedeu a divergência morfológica, tendo-se iniciado a primeira a partir do isolamento dos animais sob domesticação relativamente aos conspecíficos selvagens (Ho & Larson, 2006).

Dado que as datações arqueológicas assentam nas diferenças morfológicas entre formas selvagens e domésticas (Ho & Larson, 2006), resultantes do aumento das pressões selectivas exercidas pelos humanos ao longo de gerações (Vilà et al., 1997), é compreensível que o registo arqueológico não permita datar o início da domesticação (Dobney & Larson, 2006; Ho & Larson, 2006), certamente anterior aos 14 mil anos propostos (Vilà et al., 1997).

Todavia, a disparidade de datas mencionada, além de excessiva, é comum em estudos de datação molecular, principalmente relativamente a eventos recentes, como a domesticação (Dobney & Larson, 2006; Ho & Larson, 2006).

Uma das explicações propostas é a de que as datações moleculares reflectem a separação de múltiplas linhagens selvagens e não apenas uma única dicotomia (Dobney & Larson, 2006; Ho & Larson, 2006). No entanto, a datação de um clade

incluindo apenas indivíduos domésticos resulta também numa idade muito inflacionada (Ho & Larson, 2006).

Alternativamente, tem sido sugerido que o erro associado aos relógios moleculares reside nos pontos de calibração que, nos estudos de domesticação, correspondem à taxa de divergência molecular entre os ancestrais selvagens e a espécie utilizada como “outgroup”, associada ao tempo de divergência das mesmas espécies inferido a partir do registo fóssil (Dobney & Larson, 2006).

No caso presente, foram utilizados os coiotes, *Canis latrans*, como outgroup, considerando-se um milhão de anos o tempo de divergência entre lobos e coiotes (Vilà et al., 1997). Todavia, as datas de separação entre espécies estimadas a partir do registo fóssil não são precisas, conferindo erro ao ponto de calibração (Ho & Larson, 2006).

Com efeito, o tempo de divergência entre espécies, assentando na diferenciação morfológica, é calculado com base na datação do exemplar mais antigo da espécie mais recente (Wayne, Van Valkenburgh & O'Brien, 1991). Conforme anteriormente mencionado em relação às datas de domesticação estimadas pelo registo arqueológico, é previsível que a verdadeira idade de divergência entre espécies seja anterior àquela inferida pelo registo fóssil (Ho, Phillips, Cooper & Drummond, 2005), dado que a divergência molecular terá precedido a diferenciação morfológica (Vilà et al., 1997).

Adicionalmente, Ho et al. (2005) mostraram que as taxas evolutivas inferidas por análise molecular variam consoante a escala temporal considerada, sendo significativamente superiores entre populações da mesma espécie do que entre espécies diferentes, o que foi atribuído principalmente à eliminação das mutações moderadamente prejudiciais, ao longo do tempo.

Consequentemente, as taxas de divergência molecular entre raças domésticas da mesma espécie e entre os ancestrais selvagens e o outgroup referem-se a escalas temporais diferentes (Ho & Larson 2006), pelo que, considerando o caso presente, as taxas de divergência molecular entre linhagens de cães domésticos, inferidas a partir das taxas de divergência entre lobos e coiotes, tomando como referência uma datação paleontológica, originam datas de domesticação fortemente inflacionadas (Dobney & Larson, 2006; Ho & Larson 2006), tornando-se necessária a utilização de um factor de correcção (Ho et al., 2005).

Face ao exposto e admitindo a hipótese da origem dos cães domésticos em diversas linhagens de lobos, o evento mais antigo de domesticação terá sido anterior à data de 12-14 mil anos proposta pelo registo arqueológico, mas claramente posterior às datas inferidas pela análise molecular.

Modos de domesticação e suas finalidades.

Alguns factores circunstanciais terão determinado os primeiros eventos de domesticação de lobos.

Embora não se dispondo de datas precisas, é conhecido que os humanos eram caçadores e recolectores (Braastad & Bakken, 2002; Morey, 1994).

De acordo com Clutton-Brock, 1995 (citada por Vilà et al., 1997), lobos e humanos coexistiram numa extensa área geográfica durante a maior parte do Pleistocénico Superior.

Ambas as espécies caçavam em grupo (Clutton-Brock, 1977), incluindo na sua dieta algumas presas comuns (Morey, 1994). Simultaneamente, os hábitos necrófagos dos lobos terão aproximado os lobos dos humanos (Hart, 1985; Morey, 1994; Strafford, 2006).

Poderão considerar-se duas hipóteses, não mutuamente exclusivas (Strafford, 2006), relativamente ao modo, ou modos, como os lobos foram domesticados.

Alguns lobos juvenis, aproximaram-se das instalações humanas, atraídos pelo desperdício, de que se alimentaram (Morey, 1994; Strafford, 2006), e parte destes reproduziram-se com sucesso no novo ambiente, que lhes conferia alguma segurança, passando posteriormente a seguir os humanos nas caçadas. Em competição com outros predadores, terá sido reconhecida pelo homem a utilidade dos lobos como animais de caça (Strafford, 2006).

De acordo com uma hipótese alternativa, a domesticação nasceu do hábito humano de capturar, manter e domar crias de animais selvagens, incluindo lobos (Clutton-Brock, 1977; Morey, 1994; Strafford, 2006). O homem terá seleccionado os animais que se revelaram úteis para a caça (Strafford, 2006), ou os que foram domados com sucesso (Clutton-Brock, 1977; Morey, 1994).

Naturalmente, a domesticação envolveu adaptação à dieta fornecida pelos humanos e capacidade de reprodução no novo ambiente (Morey, 1994).

A dominância hierárquica, comum aos grupos sociais de lobos e de humanos (Clutton-Brock, 1977; Morey, 1994), bem como a facilidade de o homem entender os modos de comunicação não verbal dos lobos foram cruciais para a domesticação destes últimos (Morey, 1994). Consequentemente, nas interações estabelecidas entre ambas as espécies, os humanos desempenharam o papel de animal dominante (Clutton-Brock, 1977).

Admite-se que os lobos tenham sido inicialmente domesticados com a finalidade de auxiliar o homem na caça (Clutton-Brock, 1977; Hart, 1985; Strafford, 2006), ou de avisar os humanos dos perigos circundantes (Braastad & Bakken,

2002). Adicionalmente, a presença de cães terá possibilitado a protecção das comunidades humanas contra outros predadores (Braastad & Bakken, 2002).

Boi Doméstico (Bos taurus)

Espécie progenitora.

É aceite que os auroques selvagens, *Bos primigenius*, originaram tanto os bois domésticos *Bos taurus* – gado taurino europeu – como os zebras *Bos indicus* – gado zebu (Beja-Pereira et al., 2006; Hall, 2002; Loftus, MacHugh, Bradley, Sharp & Cunningham, 1994). A divergência genética considerável entre *B. taurus* e *B. indicus*, revelada pela análise de DNA mitocondrial (Beja-Pereira et al., 2006; Loftus et al., 1994), levou a admitir que ambas as espécies tenham resultado de eventos independentes de domesticação (Beja-Pereira et al., 2006; Hall, 2002; Loftus et al., 1994).

A espécie progenitora, *Bos primigenius*, actualmente extinta (Isaac, 1962; Loftus et al., 1994), já teve ampla distribuição, compreendendo três subespécies: *Bos primigenius namadicus* na Ásia, *Bos primigenius opisthonomus* no Norte de África e *Bos primigenius primigenius* na Europa (Loftus et al., 1994). O último exemplar, presumivelmente *B. p. namadicus* (Loftus et al., 1994), morreu no século XVII (Isaac, 1962; Loftus et al., 1994).

Centros de domesticação e sua localização.

Tem sido aceite que as populações actuais de *B. taurus* resultaram de uma única domesticação na Ásia Ocidental (Beja-Pereira et al., 2006; Isaac, 1962; Perkins, 1969; Troy et al., 2001), não sendo porém excluída a possibilidade de um

evento independente em África [Wendorf, Schild & Close, 1987 (citados por Beja-Pereira et al., 2006)].

O registo arqueológico, *B. taurus* apoia a hipótese de uma única origem, na Ásia Ocidental (Isaac, 1962; Perkins, 1969).

Os dados provenientes da comparação de DNA mitocondrial de raças actuais de bois domésticos e de auroques conduziram a duas inferências distintas.

Troy et al. (2001), utilizando auroques britânicos, constataram elevada divergência entre ambas estas e os bois actuais. Por outro lado, a maior variabilidade de haplótipos presente nas raças provenientes do Médio Oriente levou os referidos autores a apoiar a hipótese de uma única origem no Médio Oriente, seguida de posteriores dispersões.

Beja-Pereira et al. (2006), utilizaram auroques italianos no mesmo tipo de comparação, a qual incluiu um elevado número de dados de estudos prévios. Os haplótipos das raças actuais de bois domésticos evidenciaram considerável afinidade genética com as sequências dos auroques italianos, constituindo os auroques britânicos um grupo com maior divergência dos restantes. Adicionalmente, as raças europeias de bois domésticos apresentaram maior proximidade genética dos auroques italianos do que das raças provenientes da Ásia Ocidental, nomeadamente do Fértil Crescente.

Os resultados do estudo levado a cabo por Beja-Pereira et al. (2006) mostraram-se assim consistentes com a hipótese da ocorrência de mais do que uma domesticação e compatíveis com a contribuição genética dos auroques europeus, se bem que inconclusivos quanto à possibilidade de um evento independente em África.

Datas de domesticação.

O estabelecimento de datas para a domesticação apresenta as limitações anteriormente discutidas. Por um lado, fez-se sentir a dificuldade de distinção entre bois e auroques na identificação dos restos dos espécimes antigos (Isaac, 1962) e, por outro, constatou-se a disparidade entre as datações arqueológica e molecular.

De acordo com o registo arqueológico, a domesticação dos auroques ocorreu há 7 mil anos (Isaac, 1962) ou 8 mil anos (Perkins, 1969).

Troy et al. (2001) obtiveram um tempo de divergência molecular compreendido entre 10 100 e 37 600 anos. No entanto, conforme acima mencionado, o estudo de Beja-Pereira et al. (2006) mostrou que os bois actuais apresentam maior divergência dos auroques britânicos do que dos auroques italianos, não tendo sido os primeiros os ancestrais mais directos dos bois actuais. Consequentemente, a divergência entre auroques e bois terá sido provavelmente posterior à datação proposta por Troy et al. (2001).

Adicionalmente, Troy et al. (2001) utilizaram como marcador a região controlo do DNA mitocondrial, a qual, segundo Bruford et al. (2003) não será o relógio molecular mais adequado, sendo preferível o gene do citocromo b, com uma taxa evolutiva mais constante do que a região controlo.

Modos de domesticação e suas finalidades.

As representações artísticas presentes nos sítios arqueológicos sugerem que a domesticação terá sido levada a cabo através da captura de auroques juvenis, tal como esta terá tido uma motivação religiosa, sendo os animais sacrificados (Isaac, 1962).

Isaac (1962) propôs que os juvenis capturados nos campos seriam mantidos em currais para posterior sacrifício, devido aos chifres em forma de Lua em fase crescente, tendo sido este o critério de selecção primeiramente usado pelos domesticadores para fins reprodutivos.

Outras funções dos bois terão surgido por acréscimo, a primeira da qual, a tracção de veículos utilizados em funerais religiosos, da qual terá derivado a tracção para fins de trabalho. Apenas posteriormente estes animais terão sido usados explicitamente por motivos económicos (Isaac, 1962).

Pelo contrário, Perkins (1969), analisando os restos ósseos de animais depositados no sítio arqueológico de Çatalhöyük, Turquia, defendeu que os bois sempre foram usados como fonte de carne, constituindo cerca de 90% da base da alimentação humana.

*Galo Doméstico (*Gallus gallus domesticus*)*

Espécie progenitora.

O registo arqueológico revela-se consistente com a origem dos galos domésticos actuais em galos selvagens *Gallus gallus* (West & Zhou, 1989), espécie que inclui diversas subespécies (Liu et al., 2006).

As populações selvagens de *G. gallus* vivem em matas de arbustos do sudeste asiático, embora dificilmente observáveis por fugirem dos humanos (Keeling, 2002).

Os membros do género *Gallus* são animais sociais (Queiroz & Cromberg, 2006) que, no ambiente natural, vivem em grupos de cinco a trinta indivíduos (Keeling, 2002), constituídos por um macho e várias fêmeas (Keeling, 2002; Queiroz & Cromberg, 2006), bem como juvenis (Keeling, 2002). O macho adulto é dominante relativamente às fêmeas (Queiroz & Cromberg, 2006) e aos machos

juvenis (Keeling, 2002). Estes últimos, quando atingem a maturação sexual, poderão mesmo ser expulsos do grupo pelo macho dominante (Keeling, 2002).

No ambiente selvagem, a agressividade desempenha uma função importante no estabelecimento e na manutenção da hierarquia social do grupo, a qual determina o acesso aos melhores poleiros e ao melhor alimento (Queiroz & Cromberg, 2006). Após a definição da referida hierarquia, os ataques agressivos explícitos diminuem, sendo substituídos por comportamentos de ameaça e submissão (Queiroz & Cromberg, 2006).

Centros de domesticação e sua localização.

Embora seja conhecida a espécie progenitora, tem permanecido desacordo relativamente ao número de subespécies envolvidas na origem dos galos domésticos, bem como ao número de eventos de domesticação (Liu et al., 2006).

A análise de parte do genoma mitocondrial de galos domésticos e selvagens, incluindo diferentes espécies do género *Gallus* e subespécies de *G. gallus*, conduzida por Fumihito, Miyake, Sumi, Takada, Ohno & Kondo (1994) mostrou uma maior afinidade genética entre os galos domésticos e os galos selvagens *G. g. gallus*, o que levou os mesmos autores a inferir que a subespécie designada terá sido ancestral a todos os galos domésticos.

Adicionalmente, Fumihito et al. (1996) constataram que todos os galos domésticos constituem um grupo monofilético, formando um único clade juntamente com os galos *G. g. gallus* continentais, habitantes da Tailândia e zonas circundantes, e os galos *G. g. spadiceus*. Fumihito et al. (1996), questionando o estatuto de *G. g. spadiceus* como uma subespécie distinta de *G. g. gallus*, defenderam uma única domesticação de *G. g. gallus* e posterior dispersão a partir do sudeste asiático, conforme sugerido por West & Zhou (1989).

Liu et al. (2006) procederam ao mesmo tipo de comparação efectuada por Fumihito et al. (1994, 1996), alargando porém a dimensão das amostras e incluindo dados adicionais provenientes do “GenBank”.

Foram encontrados nove clades distintos, sete dos quais partilhados por galos domésticos de diferentes raças e galos selvagens, *G. gallus* de diferentes subespécies. Os nove clades mencionados puderam ser agrupados em dois clades principais: (a) um, associado à porção continental da Ásia, envolvia todos os galos domésticos e três subespécies de *G. gallus* – *G. g. gallus*, *G. g. spadiceus* e *G. g. jabouillei*; (b) o outro clade, relativo à porção insular, incluía apenas *G. g. bankiva*. À excepção de três subgrupos do clade continental, os restantes apresentavam especificidade geográfica, sendo originários de diferentes regiões asiáticas (Liu et al., 2006).

Deste modo, Liu et al. (2006) obtiveram evidência de que: (a) as subespécies continentais de *G. gallus* – *G. g. gallus*, *G. g. spadiceus* e *G. g. jabouillei* – poderão estar envolvidas na génese das raças actuais de galos domésticos; (b) possivelmente ocorreram domesticações independentes no sul e sudoeste da China, Vietname e Tailândia, bem como no subcontinente indiano.

Datas de domesticação.

Era geralmente admitido que a domesticação teria ocorrido no Vale do Indo, há 4 mil anos (West & Zhou, 1989).

Porém, na China foram encontrados restos ósseos com perto de 8 mil anos, identificados como galos domésticos ou em domesticação, de dimensões intermédias entre as dos galos selvagens e as actuais dimensões dos galos domésticos, o que permitiu datar a domesticação em cerca de 8 mil anos (West & Zhou, 1989).

Finalidades da domesticação.

Admite-se que os galos foram primordialmente domesticados com fins religiosos e como animais de luta, para entretenimento humano (Keeling, 2002).

A criação de raças para combate diminuiu a partir de meados do século XIX, devido à proibição de lutas entre galos, passando-se à criação de raças, na Europa e nos Estados Unidos, para exposição (Al-Nasser et al., 2007).

Os romanos iniciaram e desenvolveram a selecção para produção de ovos, prática que cessou com a queda do Império Romano, tendo sido reiniciada a partir do século XIX, adicionalmente à selecção de raças para produção de carne (Keeling, 2002).

Actualmente, a maior parte das raças domésticas de galos destina-se à alimentação humana, constituindo os ovos e a carne destes animais a principal fonte de proteínas em todo o mundo (Al-Nasser et al., 2007).

Mecanismos Evolutivos

Sendo a domesticação um processo evolutivo, afigura-se importante referir os principais mecanismos que actuam ao longo das gerações, responsáveis pela evolução das populações domésticas, a partir dos seus ancestrais selvagens. São estes, segundo Ollivier, 1981 (citado por Mignon-Grasteau et al., 2005), e Price (1984), a deriva genética, os cruzamentos consanguíneos e a selecção.

A deriva genética relaciona-se com a dimensão reduzida das populações fundadoras (Price, 1984; Wessel et al., 2006), não representativas da população selvagem original (Wessel et al., 2006). A título de exemplo, citam-se os gerbilos da Mongólia domesticados, *Meriones unguiculatus*, todos descendentes de um pequeno

número de indivíduos selvagens capturados (Stuermer et al., 2003), sendo o mesmo frequente entre os peixes de viveiro (Wessel et al., 2006).

A consanguinidade decorre dos cruzamentos fechados em populações em cativeiro de reduzida dimensão (Price, 1984).

Tanto a deriva como a consanguinidade, relacionadas com um pequeno número de indivíduos entre os quais ocorrem cruzamentos, produzem alterações aleatórias das frequências de genes e resultam na redução da variabilidade genética, com aumento da homozigotia das populações domésticas (Price, 1984), comparativamente com os seus ancestrais.

Já as alterações originadas pela selecção, não aleatórias, são, pelo menos, parcialmente controladas pelos humanos (Mignon-Grasteau et al., 2005).

Segundo Darwin (1868), na domesticação actuam a selecção artificial, levada a cabo pelo homem, e a selecção natural.

Price & King, 1968 (citados por Price, 1984), consideraram três mecanismos selectivos principais: a selecção artificial, a selecção natural no cativeiro e o relaxamento dos constrangimentos selectivos.

A selecção artificial encontra-se presente apenas na domesticação (Price, 1984, 1999) e pode ser aplicada conscientemente – selecção directa ou metódica – ou de forma inadvertida – selecção inconsciente ou não intencional (Darwin, 1868; Price, 1984, 1999; Tchernov & Horwitz, 1991).

A selecção metódica refere-se às pressões selectivas directamente aplicadas pelo homem (Tchernov & Horwitz, 1991), sendo os animais seleccionados para a reprodução pela presença de características particulares (Darwin, 1868; Price, 1984), o que resulta na produção de alterações direccionais (Darwin, 1868; Price, 1984, 1999). Note-se que Darwin (1868), não utilizando as expressões “alterações

direccionais” ou “selecção direccional”, referiu que, no decurso da domesticação, a selecção actua na direcção dos extremos.

Já a selecção inconsciente, constituindo um efeito colateral da selecção metódica, manifesta-se em caracteres não conscientemente seleccionados (Tchernov & Horwitz, 1991), designadamente aqueles que acompanham as características sob selecção directa. A existência de genes em “linkage” ou de pleiotropia poderá explicar este tipo de selecção (Tchernov & Horwitz, 1991).

Nos perus, a selecção consciente no sentido do aumento do peito teve como consequência não intencional a impossibilidade de os machos copularem, sendo necessário o recurso à inseminação artificial (Price, 1999).

De acordo com Price & King, 1968 (citados por Price, 1984), a selecção natural no ambiente de cativeiro diz respeito aos mecanismos selectivos que não são atribuídos à selecção artificial, correspondendo, segundo Darwin (1868), à reprodução diferencial dos indivíduos melhor adaptados ao cativeiro.

Enquanto as pressões selectivas exercidas directamente pelo homem são elevadas (Mignon-Grasteau et al., 2005), a intensidade da selecção natural nas populações sob domesticação depende, de acordo com um estudo de Spurway, 1955 (citado por Price, 1984, 1999), das características do cativeiro, concretamente do grau em que este permite a expressão dos fenótipos típicos da espécie, e do número de gerações em cativeiro, sendo as pressões selectivas menos intensas com o aumento do número de gerações (Price, 1984, 1999), como resultado da reprodução diferencial dos indivíduos mais adaptados, nas gerações prévias.

Adicionalmente, durante a domesticação ocorre o relaxamento dos constrangimentos selectivos, ou seja, a diminuição da pressão selectiva para certos fenótipos que, sendo cruciais no ambiente natural, deixam de o ser no cativeiro,

como, por exemplo, a procura de alimento, os comportamentos anti-predatórios (Mignon-Grasteau et al., 2005; Price, 1984, 1999), a sazonalidade reprodutiva ou a cor do pêlo ou plumagem, sendo, neste caso, a cor branca mais frequente em populações domésticas (Mignon-Grasteau et al., 2005; Jensen, 2006).

De um modo geral, pode inferir-se a diminuição das pressões selectivas quando as taxas de sobrevivência de populações em cativeiro são superiores às das populações no ambiente selvagem (Price, 1999).

Enquanto a selecção artificial consciente é totalmente controlada pelos humanos, o controlo destes últimos na selecção inconsciente e no abrandamento das pressões selectivas é apenas indirecto, determinado pelas condições impostas pelo cativeiro (Mignon-Grasteau et al., 2005).

Contrariamente à deriva genética, aos cruzamentos consanguíneos, à selecção artificial e à selecção natural no cativeiro, o abrandamento das pressões selectivas conduz a um aumento da variabilidade genética das populações domésticas (Björnerfeldt, Webster & Vilà, 2006; Mignon-Grasteau et al., 2005; Price, 1984).

Björnerfeldt et al. (2006), encontraram no genoma mitocondrial de cães domésticos uma acumulação de mutações ligeiramente desvantajosas significativamente superior àquelas presentes em lobos, facto que foi atribuído ao relaxamento dos constrangimentos selectivos resultantes da domesticação. De facto, segundo Ohta & Kimura, 1971 (citados por Björnerfeldt et al., 2006), as mutações levemente prejudiciais constituem uma importante fonte de variabilidade genética, sendo a sua rápida acumulação frequentemente associada à diminuição das pressões selectivas (Björnerfeldt et al., 2006).

Face ao exposto, durante a domesticação, actuam mecanismos evolutivos conducentes quer à diminuição, quer ao aumento da variabilidade genética (Price,

1984); os efeitos da domesticação na variabilidade genética das populações em cativeiro resultarão da conjugação dos factores acima descritos.

Alterações Fenotípicas Mais Comuns nos Animais Domésticos

Conforme foi anteriormente mencionado, durante a domesticação ocorreram alterações morfológicas, fisiológicas e comportamentais.

A eficiência reprodutora dos indivíduos, não apenas transversal à fisiologia e ao comportamento, como também relacionada com os parâmetros temporais do desenvolvimento, foi igualmente alterada pela domesticação.

Não obstante as particularidades de cada caso de domesticação, observa-se em populações domesticadas de diferentes espécies de vertebrados um conjunto de alterações fenotípicas semelhantes (Dobney & Larson, 2006; Trut, 1999; Zeder et al., 2006), seguidamente abordadas, o que levou autores, como Herre, 1981 (citado por Künzli et al., 2003), ou Robison & Rowland (2005) a considerarem que a domesticação possa constituir um caso de convergência evolutiva.

Alterações Morfológicas

A domesticação frequentemente foi acompanhada da alteração das dimensões corporais dos indivíduos (Mignon-Grasteau et al., 2005).

Tchernov & Horwitz (1991) defenderam uma diminuição generalizada das dimensões corporais nos animais domésticos, correlacionada com a elevada fecundidade, a puberdade precoce e o menor investimento parental. Contudo, a correlação estabelecida torna-se questionável, dada a existência de raças domésticas

com aumento das dimensões corporais e puberdade precoce, bem como maior fecundidade, como *Rattus norvegicus* (Clark & Price, 1981). Deste modo, também a diminuição geral das dimensões corporais é questionável. Com efeito, diversas populações (e.g., aves de criação) foram directamente seleccionadas no sentido do aumento da massa corporal, para consumo humano (Jensen, 2006).

De acordo com Mignon-Grasteau et al. (2005), mediante selecção directa, o tamanho do corpo foi aumentado em espécies de pequenas dimensões, para aumento da produção de carne, tendo sido diminuído em espécies de grande porte, para maior facilidade de manipulação e controlo por parte do homem.

Outras alterações morfológicas são frequentes em diferentes espécies domésticas, salientando-se a presença de orelhas caídas, a redução das dimensões do cérebro e dos dentes, o encurtamento dos ossos faciais (Trut, 1999; Zeder et al., 2006) a cobertura parcialmente despigmentada (Dobney & Larson, 2006; Mignon-Grasteau et al., 2005; Trut, 1999; Zeder et al., 2006) ou mesmo completamente branca (Jensen, 2006; Mignon-Grasteau et al., 2005) e o encurtamento e / ou enrolamento da cauda (Dobney & Larson, 2006; Trut, 1999).

Alterações na Eficiência Reprodutora

A eficiência reprodutora integra diferentes componentes de que se destacam a idade do início da puberdade, a senescência reprodutiva, a taxa ovulatória, a taxa de mortalidade dos embriões e a sazonalidade reprodutiva (Setchell, 1992).

Tem sido descrito, relativamente aos animais domésticos, um aumento do eficiência reprodutora, caracterizado por uma reprodução mais duradoura e mais frequente (Darwin, 1883; Price, 1999; Ricker, Skoog & Hirsch, 1987; Setchell, 1992).

A puberdade inicia-se mais cedo, bem como a actividade reprodutora tende a perder o carácter sazonal presente nas populações selvagens (Mignon-Grasteau et al., 2005; Price, 1999; Ricker et al., 1987; Setchell, 1992; Trut, 1999). Como exemplo, entre os cães domésticos registam-se, regra geral, dois estros anuais, independentemente da estação do ano, enquanto nos lobos o estro apenas ocorre uma vez por ano, durante o Inverno (Price, 1999; Ricker et al., 1987; Setchell, 1992).

A redução ou perda de sazonalidade reprodutiva foi igualmente observada em ovelhas e gado bovino, podendo em algumas raças a reprodução ocorrer durante todo o ano (Setchell, 1992). Do mesmo modo, o porco doméstico reproduz-se durante todo o ano, ao contrário do javali europeu, cujas crias nascem entre o fim do Inverno e o princípio da Primavera (Setchell, 1992).

Também as populações domésticas, em geral, tendem a produzir ninhadas ou posturas de maior dimensão, comparativamente com os homólogos selvagens (Darwin, 1883; Jensen, 2006; Mignon-Grasteau et al., 2005; Setchell, 1992).

Alterações Fisiológicas

Alguns estudos reportaram em formas domesticadas, ou seleccionadas para a redução da agressividade contra humanos, uma redução da actividade hormonal ao nível do eixo hipotlâmico-pituitário-adrenal e consequente diminuição da produção de corticosteróides, um dos tipos de hormonas envolvidas nas respostas ao stress (e.g., Künzl et al., 2003; Trut, 1999).

Em algumas espécies, foi ainda observado, ao nível do mesencéfalo, o aumento da concentração de serotonina (e.g., Belyaev, 1979; Nikulina, Borodin & Popova, 1986), um neurotransmissor relacionado com a diminuição da agressividade (Belyaev, 1979; Trut, 1999).

Alterações Comportamentais

A baixa reactividade aos humanos e a novos ambientes, observada nos animais domésticos (Price, 1999), relaciona-se com um conjunto de aspectos comportamentais, frequentemente associados à domesticação, como o aumento da docilidade, a redução geral da agressividade (Jensen, 2006; Mignon-Grasteau et al., 2005; Price, 1999; Trut, 1999; Zeder et al., 2006) e a tolerância à aglomeração (Boice, 1973; Ratner & Boice, 1975; Zeder et al., 2006).

A redução da actividade de procura de alimento (Jensen, 2006), dos comportamentos anti-predatórios (Jensen, 2006; Mignon-Grasteau et al., 2005; Price, 1999) e da actividade exploratória (Künzli et al., 2003; Price, 1999) constituem igualmente alterações relacionadas com a domesticação.

Diversos autores, como Lorenz, 1940 (citado por Ricker et al., 1987), ou Lockard, 1968 (citado por Boice, 1973), entenderam a domesticação como um processo degenerativo (Boice, 1973; Ricker et al., 1987), considerando os animais domésticos comportamentalmente inferiores aos seus homólogos selvagens (Ratner & Boice, 1975), embora sem apoio empírico (Ricker et al., 1987).

Boice (1981) refutou a degenerescência comportamental dos animais domésticos, mostrando que formas domésticas de *Rattus norvegicus*, criadas em gaiolas com acesso a abrigos, a fim de simular o ambiente natural, evidenciam uma reactividade aos humanos semelhante à dos indivíduos selvagens. Saliente-se que muitas das observações comportamentais foram efectuadas em *R. norvegicus*, uma espécie utilizada em laboratório, cujos conspecíficos selvagens se encontram facilmente disponíveis.

Do mesmo modo, Blanchard, Fukunaga, Blanchard & Kelley (1975) mostraram que o repertório agonístico dos indivíduos selvagens *R. norvegicus* foi

retido pelas formas domésticas da mesma espécie, não tendo sido perdido o potencial agressivo com a domesticação, conforme se admitiu durante muito tempo (Price, 1984, 1999). O estudo mencionado, não tendo comparado simultaneamente indivíduos selvagens e domésticos, observou apenas estes últimos, tomando como base de comparação, estudos prévios do repertório agonístico das formas selvagens e domésticas da espécie em causa.

Contudo, tendo em conta as condições de aglomeração a que muitas populações domesticadas se encontram sujeitas (Ratner & Boice, 1975; Siegel, 1975), o conseqüente aumento da tolerância ao contacto com conspécíficos foi relacionado com uma diminuição da agressividade intra-específica nos animais domésticos (Boice, 1973).

Ratner & Boice (1975) admitiram que as alterações comportamentais ocorridas na domesticação seriam quantitativas, resultantes da alteração dos limiares de resposta e traduzindo-se no aumento ou na redução da sua expressão. Em virtude do confinamento e das elevadas densidades populacionais, a agressividade intra-específica teria sido reduzida através de um aumento do limiar de resposta.

Domesticação e Heterocronia

Segundo Gould, 1977 (citado por Price, 1999), ou Sheldon, 1993 (citado por Goodwin, Bradshaw & Wickens, 1997), a heterocronia refere-se às alterações ou desvios temporais na taxa de desenvolvimento dos indivíduos, comparativamente com os seus ancestrais.

A domesticação levou à aceleração do desenvolvimento reprodutor nos animais domésticos cuja maturação sexual é mais precoce do que nos conspécíficos selvagens (Price, 1999).

Por outro lado, a domesticação tem sido também associada com o abrandamento da taxa de desenvolvimento (i.e., neotenia) relativamente a outras características (Goodwin et al., 1997; Price, 1999). Mais concretamente, os animais atravessam menor número de fases ontogénicas (i.e., pedomorfose), sendo retidas nos animais domésticos adultos características juvenis dos seus ancestrais (Goodwin et al., 1997), como o encurtamento das maxilas e da região facial (Price, 1999).

A pedomorfose em cães domésticos é geralmente aceite (Goodwin et al., 1997; Morey, 1994; Price, 1999), existindo evidências de que tenha abrangido também aspectos comportamentais (Goodwin et al., 1997).

Belyaev (1979) e colaboradores (Trut, 1999) admitiram que a domesticação alterou alguns genes reguladores, relacionados com os parâmetros temporais dos eventos ontogénicos, tendo explicado assim o surgimento, numa população selvagem de raposas, *Vulpes vulpes* unicamente seleccionada para a redução da agressividade contra humanos, de fenótipos ausentes em raposas não seleccionadas, mas presentes em mamíferos domesticados de diferentes espécies, como a despigmentação parcial do pêlo ou a ocorrência de orelhas caídas (Trut, 1999).

Com o presente trabalho, pretendeu-se testar as seguintes hipóteses gerais:

1. A domesticação produziu alterações genéticas semelhantes em populações de vertebrados filogeneticamente distantes, pelo que as referidas populações apresentarão convergência evolutiva.
2. As alterações genéticas associadas à domesticação reflectiram-se na expressão de fenótipos comportamentais e nas histórias vitais das populações domesticadas.

Assumindo-se, como pressuposto, que foram seleccionados os animais menos reactivos aos humanos e a novos ambientes, bem como aqueles que conseguiam reproduzir-se em cativeiro, foram formuladas especificamente as hipóteses a seguir indicadas: (a) a domesticação aumentou a eficiência reprodutora dos animais; (b) o processo de domesticação levou a uma redução geral do medo; (c) igualmente a domesticação conduziu a uma redução da agressividade intra-específica; (d) as alterações relativas à eficiência reprodutora, à agressividade intra-específica e às respostas de medo terão sido preferencialmente quantitativas; (e) a manifestação dos fenótipos relacionados com a eficiência reprodutora, tal como a expressão do medo e dos comportamentos agonísticos, apresentam uma base genética.

Métodos

Recolha dos Dados

A fim de testar as hipóteses formuladas, pesquisou-se, através de consulta bibliográfica, a presença de alterações genéticas atribuíveis à domesticação, na eficiência reprodutora, na agressividade intra-específica e nas respostas de medo.

Os parâmetros de eficiência reprodutora analisados foram a fecundidade, idade de maturação sexual feminina e masculina, redução da sazonalidade reprodutiva e duração do estro.

Incluiu-se nas respostas de medo as reacções aos humanos, a resposta a estímulos desconhecidos e aspectos do comportamento anti-predatório, como a utilização de abrigos ou a redução da ingestão de alimento em situações de risco predatório. O grau de reactividade ao homem foi considerado um indicador do medo de humanos por parte dos animais, constituindo respostas de medo, a agressão defensiva (e.g., Trut, 1999) ou a fuga (e.g., Connor, 1975).

Os dados foram recolhidos a partir da informação publicada disponível proveniente de: (a) estudos longitudinais; (b) estudos comparativos de populações domésticas, ou populações com várias gerações de cativo, com populações selvagens; (c) estudos comparativos de dois grupos de uma população selvagem submetidos a selecções diferenciadas relativamente à agressividade com humanos; (d) estudos comparativos de populações com diferentes graus de domesticação.

A recolha de dados baseados em estudos transversais, apesar das limitações já apontadas, justificou-se pela escassez de estudos longitudinais. Entendeu-se também adequada a inclusão dos dados referidos no item (c), acima indicado, admitindo que

um dos critérios de selecção durante a domesticação terá sido a docilidade e a tolerância dos animais à presença de humanos.

Uma vez que se pretendia determinar se os genes tinham influência nas alterações presentes nas populações domésticas, foram seleccionados, dentro dos estudos transversais, aqueles em que se procurou minimizar os efeitos do ambiente, proporcionando dados comparáveis. Deste modo, na grande maioria dos estudos utilizados, os indivíduos dos grupos amostrados foram criados em condições idênticas desde o nascimento ou eclosão até à realização dos testes. Apenas em dois dos estudos seleccionados, os animais do grupo doméstico foram adquiridos com um dia de idade. Contudo, dado que os indivíduos do grupo selvagem foram criados desde o ovo pelos experimentadores e ambos os grupos foram testados fora do ambiente selvagem, considerou-se que os dados poderiam ser comparáveis.

Parte dos estudos seleccionados comparava diferentes aspectos comportamentais nos grupos amostrados. Deste modo, alguns comportamentos adicionais, como a distância interindividual, o comportamento exploratório, a actividade de procura de alimento e, em peixes, a posição na coluna de água, foram incluídos no presente trabalho, tendo-se entendido que poderiam contribuir para uma melhor compreensão do processo de domesticação.

Para a análise de uma dada característica, foi admitido mais do que um estudo por espécie, desde que tivessem sido satisfeitas as seguintes condições: (a) populações amostrais diferentes; (b) populações amostrais comuns, mas procedimentos diferentes. Os estudos incluídos no item (a) foram tratados como independentes, ao passo que aqueles contemplados no item (b) apenas foram considerados independentes no caso de os resultados serem diferentes.

Devido à reduzida disponibilidade de estudos, outros, respeitantes aos parâmetros em análise, foram acrescentados, meramente com valor indicativo, uma

vez que os grupos selvagens e domesticados: (a) nasceram, foram criados e amostrados nos respectivos ambientes; (b) foram testados no mesmo ambiente, mas os indivíduos selvagens não nasceram em cativeiro.

Tratamento dos Dados

Os dados foram organizados em tabelas e determinaram-se as frequências relativas das alterações fenotípicas apresentadas pelos grupos domesticados, em relação ao número total de estudos utilizados, para cada grupo de características em análise – eficiência reprodutora, agressividade intra-específica e respostas de medo.

Procurou-se pesquisar diferenças significativas entre o número de estudos indicativos do aumento e da redução da expressão dos fenótipos relacionados com as referidas características. Para o efeito, foi aplicado o teste binomial, incluído no programa SPSS, versão 14.0 (2005), tomando-se, como hipótese nula geral, que as alterações apresentadas pelos indivíduos domesticados foram independentes da domesticação, de acordo com a seguinte representação:

$$H_0: X \sim b(N; \pi),$$

em que X designa a variável testada, N o número de estudos e π , a probabilidade de alteração em cada estudo.

Relativamente aos parâmetros, para os quais a hipótese teórica predizia a redução da expressão fenotípica, assumiu-se, como hipótese nula, que a probabilidade de ocorrência de redução seria igual à probabilidade de ocorrência de não redução – aumento ou manutenção (i.e., $\pi = 0,5$ sob hipótese nula). Já em relação às características em que se predizia o aumento da expressão fenotípica, colocou-se a hipótese nula de que o aumento e o não aumento – redução ou manutenção – seriam acontecimentos equiprováveis, resultando na assunção do mesmo valor para o

parâmetro π . Consequentemente, foram apenas considerados os estudos que registaram aumento, manutenção ou redução da expressão dos fenótipos em questão.

Os restantes dados não foram sujeitos a qualquer quantificação, devido, por um lado, ao seu reduzido número e, por outro, ao facto de parte dos dados recolhidos não serem comparáveis, revestindo-se de um valor meramente indicativo.

Resultados

Dados de Estudos Comparáveis

Variáveis testadas.

Apenas relativamente à agressividade intra-específica foram analisados estudos que reportaram a ausência de alteração nos grupos domesticados.

Seis em oito estudos (75,00%) registaram o aumento da eficiência reprodutora (Tabela I, Figura 1), não tendo sido, contudo, este valor estatisticamente significativo ($X = 0,86$; $N = 7$; $p = 0,125$).

Quatro em doze estudos (33,33%) indicaram redução da agressividade intra-específica, contra seis (50,00%) que constatarem o seu aumento ou manutenção (Tabela II, Figura 1), não tendo sido detectadas diferenças significativas entre ambos os tipos de ocorrência ($X = 0,40$; $N = 10$; $p = 0,754$).

Onze em treze estudos (84,62%), reportaram redução das respostas de medo não tendo sido recolhido nenhum que relatasse o seu aumento (Tabela III, Figura 1), valor que se mostrou significativo ($X = 1,00$; $N = 11$; $p = 0,001$).

Nos estudos que se revelaram inconclusivos, foram utilizados dois grupos domesticados, tendo sido observados resultados diferentes em cada grupo. Assim, um dos grupos domésticos de salmões *Oncorhynchus tshawytscha* (Tabela I), mostrou redução da fecundidade, ao passo que o outro evidenciou manutenção da mesma característica, comparativamente com a população fundadora. Igualmente, de duas linhas domésticas de peixes-zebra *Danio rerio*, uma apresentou aumento de agressividade intra-específica e diminuição do medo de predadores, não tendo a

outra mostrando alterações significativas relativamente ao grupo selvagem nos dois aspectos comportamentais considerados (Tabelas II e III).

Tabela I

Eficiência Reprodutora

Espécie	Grupos Amostrais	Alteração ^(a)	Nº de Estudos	Referências
<i>Meriones unguiculatus</i>	Formas selvagens (incluindo descendentes até à 4ª geração) e 1 grupo doméstico	Aumento ^(b)	1	Stuermer, Tittmann, Schilling & Blotner (2006).
<i>Mus musculus</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo doméstico	Aumento ^(d)	1	Bronson (1984)
<i>Rattus norvegicus</i>	1 grupo selvagem e 2 linhas domésticas	Aumento ^(d) ^(f)	1	Clark & Price (1981)
	1 grupo selvagem: selecção para elevada e para baixa agressividade com humanos	Aumento ^(b) ^(d) ^(h)	1	Shishkina et al. (1993)
<i>Vulpes vulpes</i>	População selvagem seleccionada para baixa agressividade com humanos	Aumento ^(g) ^(h)	1	Belyaev (1979); Trut (1999)
<i>Gallus gallus</i>	1 grupo selvagem, 1 grupo doméstico (raça White Leghorn) e híbridos de 2ª geração	Aumento ^(d) ^(f)	1	Schütz et al. (2002)
<i>Salmo salar</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo em cativeiro (7 gerações)	Redução ^(c)	1	Fleming & Einum (1997)
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	2 populações fundadoras, 2 grupos domésticos derivados e híbridos de 1ª geração	Resultado inconclusivo ^(f)	1	Joyce, Wertheimer, Gray & Thrower (2004)

Nota: (a) Presente nos grupos domésticos ou nos grupos selvagens seleccionadas para a baixa agressividade com humanos; (b) maturação sexual masculina precoce; (c) maturação sexual masculina tardia; (d) maturação sexual feminina precoce; (e) maturação sexual feminina tardia; (f) fecundidade; (g) duração do estro; (h) actividade sexual extra-sazonal.

Tabela II

Agressividade Intra-específica

Espécie	Grupos Amostrais	Alteração ^(b)	Nº de Estudos	Referências
<i>Cavia porcellus</i>	<i>Cavia aperea</i> (1ª e 30ª gerações em cativeiro); <i>Cavia porcellus</i> .	Redução	1	Künzl et al. (2003)
<i>Mus musculus</i>	1 grupo selvagem e 3 linhas domésticas	Redução	1	Connor (1975)
<i>Rattus norvegicus</i>	1 grupo selvagem, 1 grupo doméstico e híbridos de 1ª geração	Aumento	1	Boreman & Price (1972)
	1 grupo selvagem: selecção para elevada e para baixa agressividade com humanos	Ausente ^(c)	1	Nikulina et al. (1986)
<i>Anas platyrhynchos</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo doméstico (raça Aylesbury)	Redução ^(d)	1	Desforges & Wood-Gush (1975b)
<i>Gallus gallus</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo doméstico (raça White Leghorn)	Aumento	2 ^(e)	Väisänen & Jensen (2004); Väisänen, Håkansson & Jensen (2005)
<i>Danio rerio</i>	1 grupo selvagem e 2 linhas domésticas	Resultado inconclusivo	1	Moretz, Martins & Robison (2007)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	4 grupos com diferentes graus de domesticação	Aumento	1	Lucas et al. (2004)
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	1 grupo selvagem, 1 grupo doméstico e híbridos de 2ª geração.	Aumento	1	Wessel et al. (2006)
<i>Salmo salar</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo com 7 gerações em cativeiro	Dependente do contexto	1	Fleming & Einum (1997)
<i>Salmo trutta</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo "sea-ranched" ^(a) com 6 gerações em cativeiro	Redução	1	Hedenskog, Petersson & Järvi (2002)
	1 grupo selvagem e 1 grupo sea-ranched	Ausente ^(c)	1	Johnsson, Petersson, Jönsson, Björnsson & Järvi (1996)

Notas: (a) Peixes nascidos em cativeiro, que são libertados e migram, sendo recapturados quando regressam e reproduzidos em cativeiro; (b) presente nos grupos domésticos, nos grupos com maior grau de domesticação, ou nos grupos selvagens seleccionados para baixa agressividade com humanos; (c) sem diferenças significativas entre grupos; (d) sem indicação do grau de significância estatística; (e) estudos não independentes.

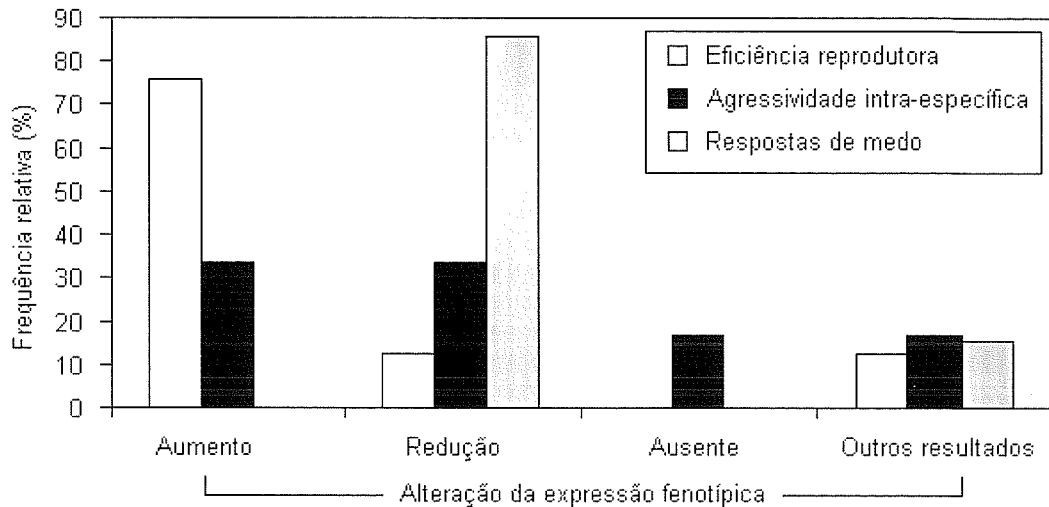
Tabela III

Respostas de Medo

Espécie	Grupos Amostrais	Alteração ^(a)	Nº de Estudos	Referências
<i>Mus musculus</i>	1 grupo selvagem e 3 linhas domésticas	Redução ^(b)	1	Connor (1975)
<i>Rattus norvegicus</i>	1 grupo selvagem capturado no campo; 1 grupo selvagem nascido em cativeiro; 1 grupo doméstico	Redução ^(b)	2	Blanchard, Flannelly & Blanchard (1986)
	1 grupo selvagem: selecção para elevada e para baixa agressividade com humanos			Nikulina et al. (1986)
<i>Vulpes vulpes</i>	População selvagem seleccionada para a baixa agressividade com humanos	Redução ^(b) ^(c)	1	Belyaev (1979); Trut (1999)
<i>Anas platyrhynchos</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo doméstico (raça Aylesbury)	Redução ^(b) ^(d)	1	Desforges & Wood-Gush (1975a)
<i>Gallus gallus</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo doméstico (raça White Leghorn)	Resposta passiva ^(d) ^(f)	1	Schütz, Forkman & Jensen (2001)
<i>Danio rerio</i>	1 grupo selvagem, 1 grupo doméstico e híbridos de 1ª geração	Redução ^(d)	1	Robison & Rowland (2005)
	1 grupo selvagem e 2 linhas domésticas	Resultado inconclusivo	1	Moretz et al. (2007)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	4 grupos com diferentes graus de domesticação	Redução ^(d)	1	Lucas et al. (2004)
	Formas selvagens e híbridos de 1ª geração (cruzamentos entre formas selvagens e domésticas)	Redução ^(e)	1	Johnsson & Abrahams (1991)
<i>Salmo salar</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo doméstico (7 gerações em cativeiro)	Redução ^(e)	1	Fleming & Einum (1997)
<i>Salmo trutta</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo sea-ranched	Redução ^(e)	1	Johnsson et al. (1996)
<i>Salvelinus fontinalis</i>	Formas selvagens, domésticas e ferais (1ª geração em cativeiro).	Redução ^(b) ^(d) ^(f)	1	Vincent (1960)

Notas: (a) Presente nos grupos domésticos, nos grupos com maior grau de domesticação, ou nos grupos selvagens seleccionados para baixa agressividade com humanos; (b) medo de humanos; (c) reacções positivas à presença de humanos; (d) medo de novos estímulos; (e) medo de predadores; (f) dados qualitativos, documentados fotograficamente.

Figura 1. Frequências relativas das expressões fenotípicas evidenciadas pelos grupos domesticados, comparativamente com os grupos selvagens, nos estudos analisados.



A manifestação da agressividade intra-específica em salmões *Salmo salar* foi dependente do contexto: nas condições usuais do viveiro foi mais agressivo o grupo em cativeiro, ao passo que num tanque simulando o ambiente natural, o grupo selvagem mostrou maior agressividade.

Comportamentos analisados adicionalmente.

As alterações evidenciadas pelos grupos domésticos ou com maior grau de domesticação, relativamente à distância interindividual, ao comportamento exploratório e à posição ocupada por peixes na coluna de água encontram-se nas Tabelas IV, V e VI, respectivamente.

Apenas um estudo indicou o aumento da distância interindividual nos grupos domésticos nas três espécies analisadas, tendo sido um em três estudos efectuados em galos *Gallus gallus*, com utilização das mesmas populações amostrais.

Tabela IV

Distância Interindividual

Espécie	Grupos Amostrais	Alteração ^(a)	Nº de Estudos	Referências
<i>Anas platyrhynchos</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo doméstico (raça Aylesbury)	Redução	1	Desforges & Wood-Gush (1975b)
<i>Gallus gallus</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo doméstico (raça White Leghorn)	Redução	2 ^(b)	Väisänen & Jensen (2003); Väisänen et al. (2005)
		Aumento	1	Väisänen & Jensen (2004)
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	1 grupo selvagem, 1 grupo doméstico e híbridos de 2ª geração.	Redução	1	Wessel et al. (2006)

Notas: (a) Presente nos grupos domésticos; (b) estudos não independentes.

Tabela V

Comportamento Exploratório

Espécie	Grupos Amostrais	Alteração ^(a)	Nº de Estudos	Referências
<i>Cavia porcellus</i>	<i>Cavia aperea</i> (1ª e 30ª gerações em cativeiro); <i>Cavia porcellus</i> .	Redução	1	Künzl et al. (2003)
<i>Gallus gallus</i>	1 grupo selvagem e 1 grupo doméstico (raça White Leghorn)	Redução	2 ^(b)	Schütz et al. (2001); Väisänen & Jensen (2003)

Notas: (a) Presente nos grupos domésticos; (b) estudos não independentes.

A raça doméstica de *G. gallus*, utilizada em todos os estudos recolhidos respeitantes a esta espécie, mostrou adicionalmente uma redução do comportamento de procura de alimento, preferindo o alimento de fácil obtenção, enquanto os indivíduos selvagens manifestaram preferência por alimentos misturados com aparas de madeira, cuja aquisição exigia maior dispêndio de energia (Schütz et al., 2001).

A Tabela VIII procurou sintetizar as alterações ocorridas por espécie.

Tabela VI

Posição na Coluna de Água

Espécie	Grupos Amostrais	Alteração ^(a)	Nº de Estudos	Referências
<i>Danio rerio</i>	1 grupo selvagem, 1 grupo doméstico e híbridos entre ambos (1ª geração).	Acima da linha média	1	Robison & Rowland (2005)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	4 grupos com diferentes graus de domesticação	Acima da linha média	1	Lucas et al. (2004)
<i>Salvelinus fontinalis</i>	Formas selvagens, domésticas e ferais (1ª geração em cativeiro)	Acima da linha média ^(b)	1	Vincent (1960)

Notas: (a) Presente nos grupos domésticos ou nos grupos com maior grau de domesticação; (b) dados qualitativos, documentados fotograficamente.

Dados de Estudos não Comparáveis

Os estudos recolhidos, um por espécie (Tabela VII), pretenderam comparar: (a) grupos domésticos e selvagens de cavalos machos (*Equus caballus* vs. *Equus przewalskii*) e populações selvagens, ferais e domésticas de renas, *Rangifer tarandus*, nos respectivos ambientes; (b) grupos domesticados e selvagens de coelhos, *Oryctolagus cuniculus*, peixes do paraíso, *Macropodus opercularis*, e salmões, *Oncorhynchus masou*, testados no mesmo espaço e nas mesmas condições, embora nascidos e criados em ambientes diferentes.

Os grupos domesticados mostraram redução do comportamento agonístico em três dos quatro casos analisados, bem como uma diminuição das respostas de medo.

Tabela VII

Estudos de Valor Indicativo: Alterações nos Grupos Domésticos

Espécie	Eficiência reprodutora	Agressividade intra-específica	Respostas de medo	Distância interindividual	Referências
<i>Equus caballus</i>		Redução		Aumento	Christensen, Zharkikh, Ladewig & Yasinetskaya (2002)
<i>Rangifer tarandus</i>			Redução ^(d)		Baskin & Hjältén (2001)
<i>Oryctolagus cuniculus</i>		Redução			Hoy & Schuh (2004)
<i>Macropodus opercularis</i>	Aumento ^(a) ^(b)	Redução			Ward (1967)
<i>Oncorhynchus masou</i>		Ausente ^(c)	Redução ^(e)		Yamamoto & Reinhardt (2003)

Notas: (a) Maturação sexual feminina precoce; (b) fecundidade; (c) sem diferenças significativas entre grupos; (d) medo de humanos; (e) medo de predadores.

Tabela VIII
Alterações nos Grupos Domésticos por Espécie

Espécies	Eficiência reprodutora	Agressividade intra-específica	Respostas de medo	Distância interindividual	Comportamento exploratório	Procura de alimento	Posição na coluna de água
<i>Cavia porcellus</i>		Redução			Redução		
<i>Meriones unguiculatus</i>	Aumento						
<i>Mus musculus</i>	Aumento	Redução	Redução				
<i>Rattus norvegicus</i>	Aumento	Aumento Manutenção	Redução				
<i>Vulpes vulpes</i>	Aumento		Redução				
<i>Anas platyrhynchos</i>		Redução	Redução	Redução			
<i>Gallus gallus</i>	Aumento	Aumento	Respostas passivas	Redução Aumento	Redução	Redução	
<i>Danio rerio</i>		Resultado inconclusivo	Redução Resultado inconclusivo				Acima da linha média

Tabela VIII (Continuação)

Espécies	Eficiência reprodutora	Agressividade intra-específica	Respostas de medo	Distância interindividual	Comportamento exploratório	Procura de alimento	Posição na coluna de água
<i>Oncorhynchus mykiss</i>		Aumento	Redução				Acima da linha média
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	Resultado inconclusivo	Aumento		Redução			
<i>Salmo salar</i>	Redução	Dependente do contexto	Redução				
<i>Salmo trutta</i>		Redução					
		Manutenção					
<i>Salvelinus fontinalis</i>			Redução				Acima da linha média

Discussão

Os estudos que assentaram numa abordagem longitudinal da domesticação permitiram evidenciar a influência dos genes nas alterações fenotípicas ocorridas. As populações selvagens de raposas, *Vulpes vulpes*, e de ratazanas, *Rattus norvegicus*, foram mantidas em cativeiro e privadas do cruzamento com quaisquer outras populações, tendo sido em ambos os casos a reprodução rigorosamente controlada pelos experimentadores. Adicionalmente, os mesmos estudos, tendo início nas populações fundadoras, forneceram dados fiáveis relativos à sua evolução ao longo das gerações. Pelos motivos citados, as pressões selectivas opostas exercidas sobre a população selvagem de *R. norvegicus*, possibilitaram, por um lado, a análise da evolução do subgrupo seleccionado para a baixa agressividade contra os humanos e, por outro, a comparação entre o referido subgrupo e o outro, seleccionado para a manutenção da elevada agressividade dirigida ao homem.

Nos estudos transversais que forneceram dados comparáveis, o facto de os indivíduos selvagens terem nascido em cativeiro possibilitou a atenuação dos efeitos do ambiente nas alterações fenotípicas ocorridas. Com excepção das observações efectuadas em patos, *Anas platyrhynchos*, os indivíduos selvagens e domésticos testados foram submetidos às mesmas condições ambientais, desde o nascimento ou eclosão, inclusive, o que permitiu inferir a natureza essencialmente genética das alterações analisadas. Porém, não pôde ser excluída a possibilidade de alguma interacção ambiental desconhecida, apesar de um controlo tão rigoroso quanto possível.

No caso de *A. platyrhynchos*, o grupo selvagem foi criado pelos experimentadores desde o ovo, tendo sido os indivíduos domésticos adquiridos com

um dia de idade, numa quinta comercial, e criados a partir de então em condições idênticas às dos seus conspecíficos selvagens. Embora, pelo motivo citado, o controlo ambiental tivesse sido menos rigoroso do que nos estudos relativos às restantes espécies, nenhum dos indivíduos possuía experiência do ambiente selvagem, pelo que puderam atribuir-se as alterações fenotípicas ocorridas preferencialmente aos genes.

Por outro lado, as alterações observadas foram essencialmente quantitativas. Com efeito, a análise dos fenótipos relativos à eficiência reprodutora mostrou o aumento ou a diminuição da sua expressão.

De igual modo, os repertórios comportamentais mantiveram-se nos grupos domésticos, tendo-se assistido antes a um aumento ou a uma diminuição da sua expressão. As formas domésticas de galos, *Gallus gallus*, exibiram diferentes respostas de medo, comparativamente com o grupo selvagem. Convém, no entanto, salientar que em ambos os grupos coexistiram respostas activas e respostas passivas de medo (i.e., imobilização), tendo sido as primeiras significativamente mais frequentes nos indivíduos selvagens e as últimas, nos indivíduos domésticos, pelo que as diferenças encontradas entre ambos os grupos também não terão sido qualitativas.

A única alteração qualitativa foi registada nas reacções aos humanos, por parte de raposas, *Vulpes vulpes*: a partir da sexta geração de selecção rigorosa contra a agressividade dirigida ao homem, nasceram indivíduos que, não apenas não tinham medo de humanos, como também reagiam positivamente à sua presença procurando captar a sua atenção.

Face ao exposto, foi possível inferir que as alterações ocorridas nos grupos domésticos foram preferencialmente quantitativas, sugerindo que a domesticação, nas espécies analisadas, não levou à perda dos fenótipos presentes nos grupos

selvagens e, com excepção das reacções de *V. vulpes* aos humanos, também não terá acrescentado novas características fenotípicas.

Os dados comparáveis indicaram uma diminuição significativa das respostas de medo nos grupos domesticados, mostrando-se consistentes com a hipótese formulada no presente trabalho.

Com efeito, a selecção dos animais menos reactivos teria facilitado o seu maneo por parte dos humanos. Baskin, 1970 (citado por Baskin & Hjältén, 2001) referiu que os pastores de renas, *Rangifer tarandus*, abatiam sistematicamente os animais mais nervosos, por perturbarem os restantes elementos, dificultando a tarefa de manter o rebanho reunido. Belyaev (1979) e Trut (1999) defenderam que a selecção contra o medo de humanos terá estado na base da domesticação de todos os animais. A diminuição do medo de humanos terá acarretado igualmente uma redução generalizada do medo, abrangendo outras vertentes, como o medo de novos estímulos e o medo de predadores.

Adicionalmente, a ausência de predadores no cativeiro possibilitou a diminuição de comportamentos anti-predatórios, como a utilização de abrigos ou a não ingestão de alimentos em risco predatório, observada em diferentes estudos, sendo provável a actuação do relaxamento das pressões selectivas.

A redução do medo encontra-se ainda associada à diminuição da actividade hormonal, ao nível do eixo hipotalâmico-pituitário-adrenal (Nikulina et al., 1986; Trut et al., 2004), tendo sido encontrada esta alteração em formas domesticadas – ou seleccionadas para a baixa agressividade com humanos – de espécies de vertebrados filogeneticamente distantes como ratazanas *Rattus norvegicus* (Nikulina et al., 1986), raposas *Vulpes vulpes* (Trut et al., 2004), porquinhos-da-índia *Cavia porcellus* (Künzl et al., 2003) e trutas *Salmo trutta* (Lepage, Øverli, Petersson, Järvi & Winberg, 2000). Este facto poderá, adicionalmente aos dados obtidos, sugerir uma

evolução convergente do medo em Vertebrados, como consequência da domesticação.

Os dados comparáveis indicaram também uma tendência para o aumento da eficiência reprodutora nos grupos domesticados, tendo seis estudos mostrado esta alteração, contra um que registou a alteração oposta. No entanto, possivelmente devido ao reduzido número de estudos, não foram encontradas diferenças significativas entre os dois tipos de ocorrência.

Em *Gallus gallus*, era esperado o aumento da eficiência reprodutora observado, já que, de acordo com Schütz et al. (2002), a raça doméstica utilizada – White Leghorn – resultou de selecção para a produção de ovos. As fêmeas White Leghorn, especializadas na ovoposição, raramente incubam os ovos, tendo este comportamento uma base genética (Romanov, Talbot, Wilson & Sharp, 2002).

Relativamente a *Salmo salar*, a maturação sexual tardia observada nos machos juvenis sob domesticação deveu-se provavelmente ao facto de estes indivíduos, embora apenas com sete gerações de cativeiro, se encontrarem abrangidos por um programa de domesticação, no qual era intencionalmente seleccionado o atraso na idade de maturação sexual, a fim de se obter um crescimento mais rápido, sendo o alimento preferencialmente convertido em massa corporal durante as fases juvenis (Fleming & Einum, 1997).

Osure & Phelps (2006), investigaram o desempenho reprodutor em tilápias, *Oreochromis niloticus*, através de sucessivas comparações entre um grupo selvagem e três grupos com diferentes histórias de domesticação, embora nunca envolvendo os quatro grupos simultaneamente. As fêmeas das duas linhas mais domesticadas, evidenciaram uma fecundidade significativamente superior à das fêmeas selvagens. Embora parecendo ter existido alguma influência da domesticação na fecundidade, o estabelecimento de uma relação consistente entre as duas variáveis não foi possível,

dada a presença de factores que variaram em cada observação, como a idade ou a experiência. Pelo motivo citado, o estudo em questão não foi incluído nos presentes dados.

Belyaev (1979) sustentou que o aumento da eficiência reprodutora terá resultado da selecção para a redução do medo, uma vez que as raposas, *V. vulpes*, unicamente seleccionadas para a baixa agressividade contra humanos, mostraram também um aumento na expressão de fenótipos relacionados com a eficiência reprodutora. Não foi possível, contudo, correlacionar as duas variáveis em questão no presente trabalho, visto que as respostas de medo tiveram um valor constante.

Satterlee, Marin & Jones (2002), trabalhando com codornizes, *Coturnix japonica*, constataram o início mais precoce da puberdade em machos seleccionados para a redução do nível de stress, comparativamente com um grupo controlo e com machos seleccionados para o elevado stress, o que se mostra concordante com os resultados obtidos em *V. vulpes* ou em *R. norvegicus*.

Os dados comparáveis não foram consistentes com a redução da agressividade intra-específica, como resultado da domesticação, não tendo sido detectadas diferenças significativas entre o número de estudos que registaram a diminuição da expressão deste comportamento e daqueles que reportaram o seu aumento ou manutenção, tal como não foi encontrada qualquer tendência em nenhum dos sentidos, tendo sido semelhante o número de estudos referentes a ambos os tipos de ocorrência.

Por um lado, cinco dos doze estudos relativos à análise da agressividade intra-específica incidiram em quatro espécies de salmonídeos, duas do género *Salmo* e duas do género *Oncorhynchus*, o que, dada a proximidade filogenética, poderia conduzir a resultados semelhantes, enviesando a proporção total das alterações ocorridas. De facto, em *Oncorhynchus mykiss* e *Oncorhynchus tshawytscha* registou-

se um aumento da agressividade intra-específica nos grupos domesticados ou com maior grau de domesticação; porém em *Salmo salar* e *Salmo trutta*, um total de três estudos conduziu a resultados diferentes entre si.

Por outro lado, será importante salientar que, relativamente às espécies em que os grupos domésticos revelaram o aumento da agressividade intra-específica, não existiu indicação de que estes tivessem resultado de selecção para o aumento da manifestação do comportamento em análise. Os galos, *G. gallus*, pertenciam a uma raça poedeira, as ratazanas, *R. norvegicus*, eram utilizados como animais de laboratório, servindo os salmonídeos para consumo humano.

A população doméstica de *G. gallus* utilizada nas observações registou um aumento da expressão do comportamento agonístico consistente em dois estudos.

Igualmente, apesar de durante muitos anos se ter considerado que a domesticação conduziu à redução da agressividade intra-específica em *R. norvegicus* (Price, 1984, 1999), nenhum dos estudos seleccionados mostrou esta alteração na espécie em análise.

Embora se encontrasse disponível um trabalho, conduzido por Galef (1970), que documentou a diminuição da agressividade de *R. norvegicus* dirigida a conspecíficos como resultado da domesticação, o referido estudo não foi incluído nos presentes dados, visto terem sido adoptados procedimentos substancialmente diferentes com cada um dos grupos testados.

As alterações discrepantes no domínio da agressividade intra-específica poderão ter tido como base uma possível independência dos mecanismos que a controlam, relativamente àqueles responsáveis pela agressividade dirigida aos humanos, conforme sugerido por Nikulina et al. (1986), tendo no primeiro caso a agressividade uma natureza ofensiva (Price, 1999) e no último, um carácter

essencialmente defensivo, associado ao medo (Blanchard et al., 1986; Price, 1999; Trut, 1999).

De facto, nos presentes dados pôde observar-se que a redução do medo nem sempre foi acompanhada da diminuição da agressividade intra-específica (Tabela VIII).

Adicionalmente, a redução do medo, levando à perda de inibições, poderia ter estado na base do aumento da agressividade ofensiva nos casos constatados. As populações selvagens e domésticas encontram-se adaptadas a ambientes distintos, e as observações decorreram em cativeiro, isto é, num ambiente mais familiar aos grupos domésticos, o que poderia ter inibido os indivíduos selvagens.

Tal poderia explicar as alterações dependentes do contexto observadas por Fleming & Einum (1997) em salmões juvenis *Salmo salar* (Tabela II). Num tanque idêntico aos dos viveiros e na ausência de competição interpopulacional, os juvenis domésticos foram mais agressivos, ao passo que num tanque com corrente, mais familiar ao grupo selvagem, em que foram colocados pares de peixes de grupos com diferente origem genética, os indivíduos selvagens mostraram maior agressividade, bem como maior sucesso na alimentação, ocupando posições mais próximas dos alimentos. Com efeito, no ambiente natural, os salmonídeos, logo após a emergência, começam a estabelecer e defender territórios para obtenção de alimento e de abrigos contra as correntes fortes e contra predadores (Gustafson-Greenwood & Moring, 1990), tendo assim a agressividade uma função crucial na sua sobrevivência.

Adicionalmente, o aumento da agressividade intra-específica evidenciado pelos grupos domésticos de algumas das espécies analisadas poderia estar associado ao relaxamento das pressões selectivas. Nos ambientes naturais, um nível de agressividade intra-específica muito elevado, poderá revelar-se maladaptativo, uma vez que a sobrevivência depende não apenas da agressividade, como também do

sucesso nas actividades de procura de alimento e de abrigo, e de comportamentos de vigilância e fuga de predadores, existindo um equilíbrio entre todos os aspectos comportamentais mencionados (Wessel et al., 2006).

Já em cativeiro, a ausência de predadores e o fornecimento de alimentos pelos humanos poderão ter abrandado a selecção natural favorável aos indivíduos com maior sucesso na expressão dos comportamentos básicos de sobrevivência essenciais nos ambientes selvagens, justificando-se porém a agressividade competitiva pelo alimento. Deste modo, ter-se-ia alterado o equilíbrio acima referido, com maior incidência da agressividade intra-específica.

Ao contrário do que possa ter sucedido com outras espécies, em *Gallus gallus*, o aumento de agressividade evidenciado pelo grupo doméstico não pareceu estar associado à diminuição do medo, tendo ocorrido sempre em contexto de novidade: alteração da constituição dos grupos (Väisänen et al., 2005) ou exposição a uma arena desconhecida (Väisänen, & Jensen, 2004).

A raça White Leghorn evidenciou, de modo consistente, dificuldades de adaptação a ambientes e a conspécificos desconhecidos, tendo os novos estímulos, sociais e ambientais, constituído factores de stress para a referida raça (Väisänen, & Jensen, 2003; Väisänen, & Jensen, 2004; Väisänen et al., 2005). De facto, em *G. gallus* não foi constatada redução de medo como resultado da domesticação, mas antes um desvio da resposta no sentido de uma maior imobilização do que aquela observada no grupo selvagem. Não foi, contudo, possível conhecer a variação da agressividade intra-específica na ausência de situações causadoras de stress.

De acordo com Schütz et al. (2001), a redução do comportamento exploratório e da actividade de procura de alimento, bem como a imobilização preferencial como resposta de medo, por parte dos indivíduos White Leghorn, comparativamente com o grupo selvagem, possibilitariam a conservação de energia,

levando à maximização da eficiência da conversão de alimento em massa corporal e ovos de grandes dimensões. Com efeito, Schütz et al. (2002) mostraram que o peso corporal médio de machos e fêmeas desta raça foi significativamente superior ao dos indivíduos selvagens, tal como os ovos produzidos foram significativamente maiores do que os das fêmeas selvagens. Neste contexto, os comportamentos agressivos, energeticamente dispendiosos, não seriam concordantes com o perfil comportamental da raça em análise.

Já a raça Bantam, não seleccionada para o crescimento ou para a produção de ovos, quando comparada com a raça White Leghorn e a mesma população selvagem, não evidenciou o perfil descrito, nomeadamente a redução da actividade de procura de alimento, mostrando um comportamento muito próximo do grupo selvagem (Schütz & Jensen, 2001).

As interacções agonísticas no grupo doméstico de *G. gallus*, pareceram relacionadas com uma maior distância interindividual. Efectivamente, quando pares com a mesma origem genética foram colocados numa arena desconhecida, o grupo doméstico registou maior agressividade intra-específica e maior distância entre indivíduos, tendo-se estes afastado após cada confronto (Väisänen & Jensen, 2004).

Porém, duas outras situações distintas mostraram uma redução da distância interindividual no grupo doméstico: (a) grupos estáveis, num ambiente familiar (Väisänen et al., 2005); (b) grupos estáveis colocados num ambiente desconhecido (Väisänen, & Jensen, 2003). No último caso, a raça White Leghorn evidenciou maior coesão e maior imobilização do que os indivíduos selvagens, os quais exploraram preferencialmente o novo ambiente. Face ao exposto, os dados mostraram que a redução da distância interindividual foi a alteração observada na ausência aparente de stress.

Ainda, a aparente susceptibilidade da raça White Leghorn ao stress perante conspecíficos desconhecidos levou a considerar desejável que o “design” do ambiente em que estes animais são mantidos tenha em linha de conta as dificuldades evidenciadas, com vista ao bem-estar da raça em questão.

Em patos, *Anas platyrhynchos*, a diminuição da distância interindividual, aliada à redução da agressividade intra-específica, sugeriu um aumento da tolerância ao contacto entre conspecíficos, no grupo doméstico, comparativamente com o grupo selvagem.

Já em *Oncorhynchus tshawytscha*, a redução da distância interindividual ocorrida nos indivíduos domésticos pareceu associada ao aumento da agressividade entre conspecíficos neste grupo, o qual efectuou significativamente mais exhibições do que os indivíduos selvagens.

A posição na coluna de água, preferencialmente acima da linha média, ocupada pelas linhas domesticadas das espécies de peixes analisadas traduziu a sua adaptação ao ambiente de cativeiro, sob dois aspectos distintos, não mutuamente exclusivos entre si. Possivelmente, as práticas utilizadas na cultura destas linhas incluíram a distribuição dos alimentos a partir da superfície do tanque ou aquário, tendo sido beneficiados pela selecção natural em cativeiro os indivíduos com um nível de natação mais superficial, que lhes possibilitaria maior acesso ao alimento.

Por outro lado, a redução do medo, incluindo o medo de predadores, poderá ter estado igualmente na base desta alteração comportamental, evidenciando os indivíduos uma natação preferencialmente em água aberta. Na verdade, os grupos domesticados das espécies em questão manifestaram paralelamente uma diminuição do medo.

Em *Cavia porcellus*, a redução do comportamento exploratório poderá ter contribuído para adaptar estes indivíduos ao cativeiro, através da actuação do relaxamento da selecção natural, visto que a actividade exploratória, fornecendo informações relativas ao habitat (Väisänen, & Jensen, 2003), em cativeiro perde relevância, relativamente ao ambiente selvagem. Apesar de anteriormente a redução do comportamento exploratório em *G. gallus*, ter sido integrada num perfil comportamental relacionado com a conservação de energia, será igualmente provável a actuação adicional do mesmo mecanismo evolutivo proposto para *C. porcellus*.

Adicionalmente, e uma vez que *C. porcellus* mostrou redução da agressividade intra-específica e das respostas de stress, comparativamente com o seu ancestral selvagem, *C. aperia*, poderão ter sido seleccionados os indivíduos menos reactivos, quer aos humanos, quer a alterações ambientais. De facto, os indivíduos *C. porcellus*, além de serem utilizados em laboratório, são também mantidos como animais de estimação.

A análise dos dados com valor indicativo mostrou, em primeiro lugar, que as alterações observadas foram também de carácter quantitativo. A este respeito, mereceu especial interesse a presença do mesmo repertório comportamental em cavalos domésticos, *Equus caballus*, e selvagens, *Equus przewalskii*, apesar de *E. przewalskii* não ser a espécie progenitora de *E. caballus*, a qual se encontra extinta (Goodwin, 2002). As semelhanças comportamentais entre os dois grupos em questão foram consistentes com a constatação de que o comportamento dos cavalos se alterou muito pouco ao longo de 6 mil anos de domesticação (Goodwin, 2002).

Em segundo lugar, os mesmos estudos testaram grupos selvagens e domésticos nascidos e desenvolvidos e, em dois casos, testados nos respectivos ambientes, pelo que as diferenças fenotípicas observadas foram atribuídas à interacção entre genótipo e ambiente, não tendo sido possível a separação dos efeitos

de cada uma das componentes em causa. Consequentemente, os dados fornecidos apenas tiveram um valor indicativo.

Por último, a análise dos dados de valor indicativo, apesar do reduzido número de estudos, revelou uma tendência no sentido da redução dos comportamentos agonísticos nos grupos domésticos, concordante com a hipótese formulada no presente trabalho e com a assunção, mantida durante muitos anos, de que a domesticação teria sido acompanhada de uma diminuição da agressividade intra-específica (Price, 1984), sustentada por autores como Hale, 1969 (citado por Boice, 1973).

Contudo, os dados provenientes dos estudos em que se procuraram minimizar os efeitos do ambiente, através da utilização de procedimentos idênticos nos grupos testados, incluindo o nascimento dos indivíduos em cativeiro, não mostraram existirem motivos para se admitir que a domesticação tenha levado a uma redução generalizada da expressão do comportamento agonístico, de origem genética.

Possivelmente, as práticas de manejo e as condições de manutenção dos animais domésticos poderão contribuir para o aumento dos limiares de respostas agressivas, resultando numa redução da manifestação deste aspecto comportamental.

A análise global dos dados comparáveis sugeriu que diversos grupos domesticados sofreram alterações genéticas que, traduzindo a sua adaptação ao cativeiro, se revelariam maladaptativas no ambiente selvagem (e.g., diminuição de comportamentos anti-predatórios).

O aspecto mencionado assume especial relevância no caso dos animais ferais que, deixando de estar sob o controlo humano (e.g., Price, 1999), provocam impactos genéticos nas populações selvagens, através da introgressão de genes nestas últimas,

cuja expressão poderá colocar em risco a sobrevivência no ambiente natural [Schramm & Piper, 1995 (citados por Einum & Fleming, 1997)].

Ainda, se a tendência para uma maior eficiência reprodutora nas populações domésticas, indicada pelos dados, se traduzir no seu aumento do sucesso reprodutor nos ambientes selvagens, o risco de introgressões nas populações selvagens será também maior.

A população doméstica de *Salmo salar*, utilizada no estudo de Einum & Fleming (1997), cujos machos evidenciaram maturação sexual tardia comparativamente com os machos selvagens, apresentou num ambiente semi-natural menor sucesso reprodutor em competição com a população selvagem (Fleming, Jonsson, Gross & Lamberg, 1996). O facto poderá ser explicado pela reprodução artificial em cativeiro, perdendo relevância o desempenho reprodutor, devido ao relaxamento da selecção natural.

Porém, relativamente às espécies domesticadas não reproduzidas artificialmente, será possível que uma maior eficiência reprodutora tenha sido acompanhada de um maior sucesso reprodutor.

Mesmo para as populações de espécies ameaçadas, mantidas em cativeiro para posterior libertação no ambiente natural, embora não submetidas a selecção artificial, não deverá ser excluída a possibilidade de actuação do relaxamento das pressões selectivas, o que poderá comprometer o seu futuro sucesso no ambiente selvagem, adicionalmente ao facto de estas populações apresentarem reduzida variabilidade genética, devido ao reduzido número de indivíduos quando foi iniciada a sua recuperação.

Apesar de os dados disponíveis terem indicado uma redução significativa do medo e uma tendência, embora não significativa, no sentido do aumento da eficiência reprodutora, bem como a ausência de qualquer tendência na direcção da alteração da agressividade intra-específica com a domesticação, o reduzido número de estudos não permitiu generalizações, pelo que nenhuma das hipóteses pôde ser validada com segurança. Em particular, a eficiência reprodutora abrangeu somente oito estudos, um dos quais excluído de análise estatística por ter sido inconclusivo.

Adicionalmente, os dados de estudos longitudinais foram especialmente escassos, pelo que foi necessário recorrer a estudos transversais, tendo-se acrescentado as limitações associadas a este tipo de estudos. Por um lado, na maioria dos estudos não foi efectuada a comparação entre indivíduos de uma população domesticada e da sua população fundadora, com excepção de algumas investigações em salmonídeos (Fleming & Einum; 1997; Hedenskog et al., 2002; Joyce et al., 2004; Wessel et al., 2006). Consequentemente, considerando as populações selvagens e domésticas das quais foram constituídos os diferentes grupos, a probabilidade de as últimas terem divergido das primeiras seria muito baixa.

Ainda, muito possivelmente, os grupos testados não representariam as respectivas populações de origem – uma limitação muito comum nas abordagens transversais. A falta de representatividade das populações domésticas revelou-se particularmente nos estudos relativos a espécies em que apenas foi utilizada uma única linha ou raça (e.g., *Gallus gallus*), não permitindo generalizações relativamente às consequências da domesticação nas espécies em causa.

A deficiente representatividade deverá ter estado igualmente presente nos estudos que utilizaram populações fundadoras e as respectivas populações derivadas na constituição dos grupos testados, tendo cada um destes sido originado de um

reduzido número de indivíduos. Deste modo, a possibilidade de ocorrência de deriva genética dificultou a separação dos efeitos decorrentes dos mecanismos selectivos e de alterações aleatórias na frequência dos genes.

As limitações referidas poderão ter estado na base de alguns resultados inconsistentes constatados, como alterações diferentes na mesma espécie, relativamente a um mesmo aspecto fenotípico e observações inconclusivas.

Em *Rattus norvegicus* foi observado quer um aumento (Boreman & Price, 1972), quer a manutenção (Nikulina et al., 1986) da agressividade intra-específica. Os grupos de animais utilizados por Nikulina et al. (1986) apresentavam a mesma origem e resultaram de selecção diferenciada relativamente à agressividade defensiva contra humanos, sendo o grupo controlo aquele seleccionado para a manutenção da agressividade defensiva. Pelo contrário, Boreman & Price (1972) levaram a cabo um estudo apenas transversal, que poderá ter reflectido os problemas anteriormente apresentados. Confrontando os dois estudos, pôde observar-se que numa situação mais próxima da divergência de um grupo de indivíduos a partir de um grupo selvagem controlo, a agressividade ofensiva não se alterou em vinte gerações estudadas.

Igualmente, em dois estudos transversais, as formas sea-ranched de *Salmo trutta* registaram a diminuição (Hedenskog et al., 2002) e a manutenção (Johnsson et al., 1996) da agressividade intra-específica, comparativamente com os indivíduos selvagens.

Contrariamente a Johnsson et al. (1996), Hedenskog et al. (2002) compararam indivíduos de uma população fundadora com aqueles da respectiva população derivada, tendo sido as diferenças entre grupos particularmente acentuadas em elevadas densidades populacionais.

As observações de Hedenskog et al. (2002) mostraram-se consistentes com a adaptação das trutas domésticas às condições de superpovoamento verificadas nos viveiros e com a redução significativa das respostas do stress em trutas sea-ranched desta espécie, comparativamente com indivíduos selvagens, observada por Lepage et al. (2000). De facto, em situações de elevada densidade populacional, ocorreu preferencialmente o aumento da agressividade no grupo selvagem, menos tolerante à aglomeração do que o grupo doméstico.

Por outro lado, não se esperaria um aumento da agressividade ofensiva associado ao relaxamento da selecção natural, uma vez que em ambos os estudos foram utilizados peixes sea-ranched como grupo domesticado, os quais, após serem libertados, efectuem a migração para o mar, encontrando-se sujeitos à selecção natural, além da selecção intencional para o crescimento rápido e, possivelmente inadvertida, para a redução do stress. Com efeito, nos dois estudos em análise, a agressividade no grupo sea-ranched não aumentou, não tendo sido, contudo, possível avaliar com precisão as consequências da domesticação na agressividade intra-específica em *S. trutta*.

Também, de dois estudos transversais que analisaram as respostas de medo em *Danio rerio*, um constatou a sua redução (Robison & Rowland, 2005), enquanto o outro se mostrou inconclusivo (Moretz et al., 2007). O número de linhas domésticas testadas diferiu entre estudos. Enquanto Robison & Rowland (2005) utilizaram apenas uma linha doméstica, Moretz et al. (2007) empregaram duas, tendo sido comuns a ambas as investigações a população selvagem e uma das linhas domésticas. Esta última evidenciou uma diminuição do medo consistente nos dois estudos considerados. Pelo contrário, a estirpe doméstica utilizada apenas no trabalho de Moretz et al. (2007) não mostrou alterações significativas comparativamente com

o grupo selvagem, o que tornou o resultado inconclusivo e esteve na base da discrepância constatada entre os dois estudos referidos.

Moretz et al. (2007) compararam também a agressividade intra-específica e, de novo, a linha exclusivamente empregada neste estudo não apresentou diferenças significativas relativamente ao grupo selvagem, pelo que o resultado foi igualmente inconclusivo.

Abordando conjuntamente os estudos referidos, uma das linhas domésticas de *D. rerio* não pareceu ter sido alterada pela domesticação relativamente à expressão do medo e do comportamento agonístico, ao contrário da outra, que exibiu alterações presentes em grupos domesticados de outras espécies – redução do medo e aumento da agressividade dirigida a conspecíficos.

Muito possivelmente ter-se-ão reflectido novamente nos resultados as limitações usualmente associados aos estudos transversais, não sendo nenhuma das linhas domésticas representativas da totalidade das populações domésticas. A estirpe selvagem, estabelecida nas instalações da Universidade de Oregon, a partir de cerca de dez indivíduos (Zebrafish Information Network [ZFIN], 1994-2007), não representaria certamente a população de origem.

Mais um resultado inconclusivo foi registado relativamente à alteração da eficiência reprodutora em *Oncorhynchus tshawytscha*. Joyce et al. (2004), observaram duas populações fundadoras, de diferentes rios, e os grupos domésticos derivados, tendo constatado que um dos grupos domesticados revelou tendência para a redução da fecundidade, enquanto o outro não mostrou alterações significativas, comparativamente com a respectiva população fundadora. Neste estudo, as observações respeitantes ao primeiro grupo citado tiveram baixo poder estatístico devido ao reduzido número de fêmeas selvagens e a uma mistura accidental entre grupos, anterior à marcação dos sujeitos.

O grupo domesticado que evidenciou tendência para a diminuição da fecundidade apresentava reduzida variabilidade genética, tendo sido formado a partir de um pequeno número de indivíduos. Ao contrário, o outro grupo doméstico tinha retido maior variação da população de origem (Joyce et al., 2004). A actuação da deriva genética no primeiro grupo considerado terá sido um acontecimento provavelmente explicativo da alteração ocorrida.

Apesar das limitações mencionadas e de alguns resultados inconsistentes, os dados mostraram-se maioritariamente concordantes com a ocorrência de alterações, geralmente quantitativas, explicáveis por mecanismos selectivos presentes na domesticação. Igualmente, os dados sugeriram uma convergência na evolução das respostas de medo no decurso da domesticação em vertebrados, tal como forneceram indicações no sentido de se admitir que a mesma convergência possa também ter incluído a eficiência reprodutora.

Com vista a uma melhor compreensão da componente evolutiva do processo de domesticação, alguns aspectos poderiam ser aprofundados.

Devido às limitações impostas pela análise transversal da domesticação, seria vantajosa uma abordagem preferencialmente longitudinal.

Constatou-se que a pesquisa de convergência evolutiva, associada à domesticação, foi limitada pela reduzida quantidade de informação disponível. Adicionalmente aos aspectos testados, o comportamento exploratório, a actividade de procura de alimento e a distância interindividual, mereceriam igualmente a exploração da hipótese de convergência evolutiva, com vista a uma melhor compreensão das consequências da domesticação. Porém, estes comportamentos tiveram uma representação ainda menor em termos de disponibilidade de estudos.

Consequentemente, seria desejável uma análise sistemática de todos os aspectos referidos num número de espécies tão alargado quanto possível.

Entre os estudos relativos à agressividade intra-específica, apenas um testou os indivíduos num ambiente semi-natural, adicionalmente ao ambiente de cativeiro, tendo sido a expressão deste comportamento diferente em cada ambiente. Consequentemente, não foi possível determinar se o comportamento das restantes espécies analisadas teria também um resultado dependente do contexto.

O alargamento do procedimento referido a outras espécies poderia ajudar a esclarecer a evolução do comportamento agonístico nos animais sujeitos a domesticação.

Adicionalmente, devido aos possíveis impactos genéticos em populações selvagens decorrentes da mistura com indivíduos de populações domesticadas, anteriormente referidos, afigurar-se-ia de crucial importância o estudo da correlação entre eficiência reprodutora e sucesso reprodutor, sendo igualmente desejável uma avaliação extensiva do sucesso reprodutor de populações domesticadas em competição com populações selvagens, conforme o estudo conduzido por Fleming et al. (1996).

Paralelamente, a intensificação da pesquisa dos factores ambientais na expressão de fenótipos domésticos, permitiria uma separação mais eficaz entre os efeitos do genótipo e os efeitos do ambiente.

Contudo, as investigações acima sugeridas, proporcionando uma abordagem preliminar da domesticação, não possibilitam em si mesmas uma compreensão cabal deste processo, tornando-se essencial o aprofundamento dos mecanismos subjacentes às alterações genéticas produzidas.

Deste modo, justificar-se-ia o prosseguimento do estudo dos mecanismos neurofisiológicos do medo e da agressividade relacionados com a domesticação, já em curso (e.g., Nikulina et al., 1986), estendendo-o a um número alargado de espécies, idealmente distantes do ponto de vista filogenético. Igualmente, o estudo da evolução da ontogenia do medo e da agressividade no decurso da domesticação, poderia contribuir para uma melhor compreensão desta última.

Finalmente, revestir-se-ia de importância crucial a análise genómica da domesticação, através da pesquisa da associação entre genes, comportamento e domesticação. A este respeito, o mapeamento de *loci* de traços quantitativos já foi iniciado em algumas espécies como *Gallus gallus* (Schütz et al., 2002), *Vulpes vulpes* [Kukekova et al. (citados por Trut et al., 2004)], ou *Danio rerio* [Lynch & Walsh, 1998 (citados por Robison & Rowland 2005)], devendo estender-se igualmente ao maior número possível de espécies em que ocorreu domesticação.

Uma vez que a pesquisa relacionada com a domesticação já se encontra em curso sob diferentes abordagens, o caminho mais adequado para uma melhor compreensão da mesma aponta no sentido da realização de um trabalho sistemático, para tal incidindo num número de espécies tão alargado quanto possível.

Referências Bibliográficas

- Al-Nasser, A., Al-Khalifa, H., Al-Safar, A., Khalil, F., Albahouh, M., Ragheb, C., Al-Haddad, A., & Mashaly, M. (2007). Overview of chicken taxonomy and domestication. *World's Poultry Science Journal*, *63*, 285-300.
- Baskin, L. M., & Hjältén, J. (2001). Fright and flight behavior of reindeer. *Alces*, *37*, 435-445.
- Beja-Pereira, A., Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Vernesi, C., Ferrand, N., Casoli, A., Goyache, F., Royo, L. J., Conti, S., Lari, M., Martini, A., Ouragh, L., Magid, A., Atash, A., Zsolnai, A., Boscato, P., Triantaphylidis, C., Ploumi, K., Sineo, L., Mallegni, F., Taberlet, P., Erhardt, G., Sampietro, L., Bertranpetit, J., Barbujani, G., Luikart, G., & Bertorelle, G. (2006). The origin of European cattle: Evidence from modern and ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *103*, 8113-8118.
- Belyaev, D. K. (1979). Destabilizing selection as a factor in domestication. *The Journal of Heredity*, *70*, 301-308.
- Benecke, N. (1987). Studies on early dog remains from Northern Europe. *Journal of Archaeological Science*, *14*, 31-49.
- Björnerfeldt, S., Webster, M. T., & Vilà, C. (2006). Relaxation of selective constraint on dog mitochondrial DNA following domestication. *Genome Research*, *16*, 990-994.
- Blanchard, R. J., Flannelly, K. J., & Blanchard, D. C. (1986). Defensive behaviors of laboratory and wild *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology*, *100*, 101-107.

- Blanchard, R. J., Fukunaga, K., Blanchard, D. C., Kelley, M. J. (1975). Conspecific aggression in the laboratory rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 89, 1204-1209.
- Boice, R. (1973). Domestication. *Psychological Bulletin*, 80 (3), 215–230.
- Boice, R. (1981). Captivity and feralization. *Psychological Bulletin*, 89, 407-421.
- Boivin, X., Le Neindre, P., Chupin, J. M., Garel, J. P., & Trillat, G. (1992). Influence of breed and early management on ease of handling and open-field behaviour of cattle. *Applied Animal Behaviour Science*, 32, 313-323.
- Boreman, J., & Price, E. (1972). Social dominance in wild and domestic Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Animal Behaviour*, 20, 534-542.
- Braastad, B. O., & Bakken, M. (2002). Behaviour of dogs and cats. In P. Jensen (Ed.), *The ethology of domestic animals: An introductory text* (pp. 173-192). Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Bronson, F. H. (1984). Energy allocation and reproductive development in wild and domestic house mice. *Biology of Reproduction*, 31, 83-88.
- Bruford, M. W., Bradley, D. G., & Luikart, G. (2003). DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. *Nature Reviews Genetics*, 4, 900-910.
- Cameron-Beaumont, C., Lowe, S., & Bradshaw, J. (2002). Evidence suggesting preadaptation to domestication throughout the small *Felidae*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, 361-366.
- Christensen, J. W., Zharkikh, T., Ladewig, J., & Yasinetskaya, N. (2002). Social behaviour in stallion groups (*Equus przewalskii* and *Equus caballus*) kept under natural and domestic conditions. *Applied Animal Behaviour Science*, 76, 11-20.

- Clark, M. M., & Galef, B. G., Jr. (1980). Effects of rearing environment on adrenal weights, sexual development, and behavior in gerbils: An examination of Richter's domestication hypothesis. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *94*, 857-863.
- Clark, B. R., & Price, E. O. (1981). Sexual maturation and fecundity of wild and domestic Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, *63*, 215-220.
- Clutton-Brock, J. (1977). Man-made dogs. *Science*, *197*, 1340-1342.
- Connor, J. L. (1975). Genetic mechanisms controlling the domestication of a wild house mouse population (*Mus musculus* L.). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *89*, 118-130.
- Darwin, C. (1868). *The variation of animals and plants under domestication*. (2 vols., 1st ed.). London: John Murray. Retrieved October 18, 2006, from http://darwin-online.org.uk/EditorialIntroductions/Freeman_VariationunderDomestication.html
- Davis, S. J. M., & Valla, F. R. (1978). Evidence for domestication of the dog 12,000 years ago in the Natufian of Israel. *Nature*, *276*, 608-610.
- Desforges, M. F., & Wood-Gush, D. G. M. (1975a). Behavioural comparison of domestic and mallard ducks: Habituation and flight reactions. *Animal Behaviour*, *23*, 692-697.
- Desforges, M. F., & Wood-Gush, D. G. M. (1975b). Behavioural comparison of domestic and mallard ducks: Spatial relationships in small flocks. *Animal Behaviour*, *23*, 698-705.

- Diamond, J. (2002). Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, *418*, 700-707.
- Dobney, K., & Larson, G. (2006). Genetics and animal domestication: New windows on an elusive process. *Journal of Zoology*, *269*, 261-271.
- Fleming, I. A., & Einum, S. (1997). Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication. *ICES Journal of Marine Science*, *54*, 1051-1063.
- Fleming, I. A., Jonsson, B., Gross, M. R., & Lamberg, A. (1996). An experimental study of the reproductive behavior and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Applied Ecology*, *33*, 893-905.
- Fumihito, A., Miyake, T., Sumi, S., Takada, M., Ohno, S., & Kondo, N. (1994). One subspecies of the red Junglefowl (*Gallus gallus gallus*) suffices as the matriarch ancestor of all domestic breeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *91*, 12505-12509.
- Fumihito, A., Miyake, T., Takada, M., Shingu, R., Endo, T., Gojobori, T., Kondo, N. & Ohno, S. (1996). Monophyletic origin and unique dispersal patterns of domestic fowls. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *93*, 6792-6795.
- Galef, B. G., Jr. (1970). Aggression and timidity: Responses to novelty in feral Norway rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *70*, 370-381.
- Goodwin, D. (2002). Horse behaviour: Evolution, domestication and feralisation. In N. Waran, (Ed.), *The welfare of horses*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. e-Book ISBN: 0-306-48215-0. Retrieved July 28, 2007, from <http://www.springerlink.com/content/p323h858223q4x41/fulltext.pdf>

- Goodwin, D., Bradshaw, J. W. S., & Wickens, S. M. (1997). Paedomorphosis affects agonistic visual signals of domestic dogs. *Animal Behaviour*, *53*, 297-304.
- Gustafson-Greenwood, K. I., & Moring, J. R. (1990). Territory size and distribution of newly-emerged Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Hydrobiologia*, *206*, 125-131.
- Hall, S. J. G. (2002). Behaviour of cattle. In P. Jensen (Ed.), *The ethology of domestic animals: An introductory text* (pp. 131-143). Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Hart, B. L. (1985). *The behavior of domestic animals*. New York: W. H. Freeman.
- Hedenskog, M., Petersson, E., & Järvi, T. (2002). Agonistic behavior and growth in newly emerged brown trout (*Salmo trutta* L) of sea-ranched and wild origin. *Aggressive Behavior*, *28*, 145-153.
- Ho, S. Y. W. & Larson, G. (2006). Molecular clocks: when times are a-changin'. *Trends in Genetics*, *22*, 79-83.
- Ho, S. Y. W., Phillips, M. J., Cooper, A. & Drummond, A. J. (2005). Time dependency of molecular rate estimates and systematic overestimation of recent divergence times. *Molecular Biology and Evolution*, *22*, 1561-1568.
- Hoy, St., & Schuh, D. (2004). Sociometric investigations in groups of wild and domestic rabbits with one buck and two or three does. In: *Proceedings of the 8th World Rabbit Congress* (pp. 1235-1240). Puebla, México: World Rabbit Science Association (WRSA).
- Isaac, E. (1962). On the domestication of cattle: Zoology and cultural history both illuminate the view that the original motive was religious, not economic. *Science*, *137*, 195-204.

- Jensen, P. (2006). Domestication – From behaviour to genes and back again. *Applied Animal Behaviour Science*, 97, 3-15.
- Johnsson, J. I., & Abrahams, M. V. (1991). Interbreeding with domestic strain increases foraging under threat of predation in juvenile steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*): An experimental study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 243- 247.
- Johnsson, J. I., Petersson, E., Jönsson, E., Björnsson B. Th., & Järvi, T. (1996). Domestication and growth hormone alter antipredator behavior and growth patterns in juvenile brown trout, *Salmo trutta*. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 53, 1546-1554.
- Joyce, J.E., Wertheimer, A.C., Gray, A., & Thrower, F. (2004). Domestication issues in Alaska Chinook salmon: Maturation timing, egg size and fecundity of hatchery Chinook salmon and wild donor stocks. *Alaska Fisheries Science Center Quarterly Report, July-September*, 1-7.
- Keeling, L. (2002). Behaviour of fowl and other domesticated birds. In P. Jensen (Ed.), *The ethology of domestic animals: An introductory text* (pp. 101-117). Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Künzl, C., Kaiser, S., Meier, E., & Sachser, N. (2003). Is a wild mammal kept and reared in captivity still a wild animal? *Hormones and Behavior*, 43, 187-196.
- Leonard, J. A., Wayne, R. K., Wheeler, J., Valadez, R., Guillén, S., & Vilà, C. (2002). Ancient DNA evidence for Old World origin of New World dogs. *Science*, 298, 1613-1616.
- Lepage, O., Øverli, Ø., Petersson, E., Järvi, T., & Winberg, S. (2000). Differential Stress Coping in Wild and Domesticated Sea Trout. *Brain, Behavior and Evolution*, 56, 259-268.

- Lickliter, R., & Ness, J. W. (1990). Domestication and comparative psychology: Status and strategy. *Journal of Comparative Psychology, 104*, 211-218.
- Liu, Y.-P., Wu, G.-S., Yao, Y.-G., Miao, Y.-W., Luikart, G., Baig, M., Beja-Pereira, A., Ding, Z.-L., Palanichamy, M. G., & Zhang, Y.-P. (2006). Multiple maternal origins of chickens: Out of the Asian jungles. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 38*, 12-19.
- Loftus, R. T., MacHugh, D. E., Bradley, D. G., Sharp, P. M., & Cunningham, P. (1994). Evidence for two independent domestications of cattle, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 91*, 2757-2761.
- Lucas, M. D., Drew, R. E., Wheeler, P. A., Verrell, P. A., & Thorgaard, G. H. (2004). Behavioral differences among rainbow trout clonal lines. *Behavior Genetics, 34*, 355-365.
- Mignon-Grasteau, S., Boissy, A., Bouix, J., Faure, J.-M., Fisher, A. D., Hinch, G. N., Jensen, P., Le Neindre, P., Mormède, P., Prunet, P., Vandeputte, M., & Beaumont, C. (2005). Genetics of adaptation and domestication in livestock. *Livestock Production Science, 93*, 3-14.
- Moretz, J. A., Martins, E. P., & Robison, B. D. (2007). Behavioral syndromes and the evolution of correlated behavior in zebrafish. *Behavioral Ecology, 18*, 556-562.
- Morey, D. F. (1994). The early evolution of the domestic dog. *American Scientist, 82*, 336-347.
- Nikulina, E. M., Borodin, P. M., & Popova, N. K. (1986). Change in certain forms of aggressive behavior and monoamine content in the brain during selection of wild rats for taming. *Neuroscience and Behavioral Physiology, 16*, 466-471.

- Olsen, S. J., & Olsen, J. W. (1977). The Chinese wolf, ancestor of New World dogs. *Science*, *197*, 533-535.
- Osure, G. O., & Phelps, R. P. (2006). Evaluation of reproductive performance and early growth of four strains of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*, L) with different histories of domestication. *Aquaculture*, *253*, 485-494.
- Pääbo, S., Poinar, H., Serre, D., Jaenicke-Després, V., Hebler, J., Rohland, N., Kuch, M., Krause, J., Vigilant, L., & Hofreiter, M. (2004). Genetic analyses from ancient DNA. *Annual Review of Genetics*, *38*, 645-679.
- Perkins, D., Jr. (1969). Evidence for Early Cattle Domestication in Anatolia. *Science*, *164*, 177-179.
- Price, E. O. (1984). Behavioral Aspects of Animal Domestication. *The Quarterly Review of Biology*, *59*, 1-32.
- Price, E. O. (1999). Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science*, *65*, 245-271.
- Queiroz, S. A., & Cromberg, V. U. (2006). Aggressive behavior in the genus *Gallus* sp. *Revista Brasileira de Ciência Avícola*, *8*, 1-14. Retrieved May 2, 2006, from <http://www.scielo.br/pdf/rbca/v8n1/29626.pdf>
- Ratner, S. C., & Boice, R. (1975). Effects of domestication on behaviour. In E. S. E. Hafez, (Ed.), *The behaviour of domestic animals* (pp. 3-19). (3rd ed.). Baltimore: Williams and Wilkins.
- Ricker, J. P., Skoog, L. A., & Hirsch, J. (1987). Domestication and the behavior-genetic analysis of captive populations. *Applied Animal Behaviour Science*, *18*, 91-103.

- Robison, B. D., & Rowland, W. (2005). A potential model system for studying the genetics of domestication: Behavioral variation among wild and domesticated strains of zebra danio (*Danio rerio*). *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, *62*, 2046-2054.
- Romanov, M. N., Talbot, R. T., Wilson, P. W., & Sharp, P. J. (2002). Genetic control of incubation behavior in the domestic hen. *Poultry Science*, *81*, 928 - 931.
- Satterlee, D. G., Marin, R. H., & Jones, R. B. (2002). Selection of Japanese quail for reduced adrenocortical responsiveness accelerates puberty in males. *Poultry Science*, *81*, 1071-1076.
- Savolainen, P., Zhang, Y., Luo, J., Lundeberg, J., & Leitner, T. (2002). Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science*, *298*, 1610-1613.
- Schütz, K., Forkman, B., & Jensen, P. (2001). Domestication effects on foraging strategy, social behaviour and different fear responses: A comparison between the red junglefowl (*Gallus gallus*) and a modern laying strain. *Applied Animal Behaviour Science*, *74*, 1-14.
- Schütz, K., Kerje, S., Carlborg, Ö., Jacobsson, L., Andersson, L., & Jensen, P. (2002). QTL analysis of a red jungle fowl X White Leghorn intercross reveals trade-off in resource allocation between behaviour and production traits. *Behavior Genetics*, *32*, 423-433.
- Setchell, B. P. (1992). Domestication and reproduction. *Animal Reproduction Science*, *28*, 195-202.
- Shishkina, G. T., Borodin, P. M., & Naumenko, E. V. (1993). 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*, 389-93.

- Siegel, P. B. (1975). Behavioural Genetics. In E. S. E. Hafez, (Ed.), *The behaviour of domestic animals* (pp. 20-42). (3rd ed.). Baltimore: Williams and Wilkins.
- Strafford, K. (2006). *The welfare of dogs*. Dordrecht, Netherlands: Springer. E-Book ISBN: 978-1-4020-4362-8. Retrieved July 29, 2007, from <http://www.springerlink.com/content/k5857020g311865h/fulltext.pdf>
- Stuermer, I. W., Tittmann, C., Schilling, C., & Blottner, S. (2006). Reproduction of wild Mongolian gerbils bred in the laboratory with respect to generation and season 1. Morphological changes and fertility lifespan. *Animal Science*, 82, 377-387.
- Stuermer, I. W., Plotz, K., Leybold, A., Zinke, O., Kalberlah, O., Samjaa, R. & Scheich, H. (2003). Intraspecific allometric comparison of laboratory gerbils with Mongolian gerbils trapped in the wild indicates domestication in *Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867) (*Rodentia: Gerbillinae*). *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology*, 242, 249-266.
- Tchernov, E., & Horwitz, L. K. (1991). Body size diminution under domestication: Unconscious selection in primeval domesticates. *Journal of Anthropological Archaeology*, 10, 54-75.
- Troy, C. S., MacHugh, D. E., Bailey, J. F., Magee, D. A., Loftus, R. T., Cunningham, P., Chamberlain, A. T., Sykes, B. C., & Bradley, D. G. (2001). Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature*, 410, 1088-1091.
- Trut, L. N. (1999). Early canid domestication: The farm-fox experiment. *American Scientist*, 87, 160-169.

- Trut, L. N., Plyusnina, I. Z., & Oskina, I. N. (2004). An experiment on fox domestication and debatable issues of evolution of the dog. *Russian Journal of Genetics*, 40, 794-807.
- Väisänen, J., & Jensen, P. (2003). Social versus exploration and foraging in young red junglefowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers. *Applied Animal Behaviour Science*, 84, 139-158.
- Väisänen, J., & Jensen, P. (2004). Responses of young red jungle fowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers to familiar and unfamiliar social stimuli. *Poultry Science*, 83, 335-343.
- Väisänen, J., Håkansson, J., & Jensen, P. (2005). Social interactions in Red Junglefowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers in stable groups and after re-grouping. *British Poultry Science*, 46, 156-168.
- Vilà, C., Savolainen, P., Maldonado, J. E., Amorim, I. R., Rice, J. E., Honeycutt, R. L., Crandall, K. A., Lundeberg, J., Wayne, R. K. (1997). Multiple and Ancient Origins of the Domestic Dog. *Science*, 276, 1687-1689.
- Vilà, C., Amorim, I. R., Leonard, J. A., Posada, D., Castroviejo, J., Petrucci-Fonseca, F., Crandall, K. A., Ellegren, H., & Wayne, R. K. (1999). Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus*. *Molecular Ecology*, 8, 2089-2103.
- Vincent, R. E. (1960). Some influences of domestication upon three stocks of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill). *Transactions of the American Fisheries Society*, 89, 35-52.
- Ward, R. W. (1967). Ethology of the paradise fish, *Macropodus opercularis* I. Differences between domestic and wild fish. *Copeia*, 1967, 809-813.

- Wayne, R. K. (1993). Molecular evolution of the dog family. *Trends in Genetics*, *9*, 218-224.
- Wayne, R. K., Van Valkenburgh, B., & O'Brien, S. J. (1991). Molecular distance and divergence time in carnivores and primates. *Molecular Biology and Evolution*, *8*, 297-319.
- Wessel, M. L., Smoker, W. W., Fagen, R. M., & Joyce, J. (2006). Variation of agonistic behavior among juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) of hatchery, hybrid, and wild origin. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, *63*, 438-447.
- West, B., & Zhou, B-X. (1989) Did chickens go north? New evidence for domestication. *World's Poultry Science Journal*, *45*, 205-218.
- Yamamoto, O., & Reinhardt, U. G. (2003). Dominance and predator avoidance in domesticated and wild masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Fisheries Science*, *69*, 88-94.
- Zebrafish Information Network (ZFIN). (1994-2007). University of Oregon, Eugene, OR 97403-5274. Retrieved December 28, 2007, from <http://zfin.org/cgi-bin/webdriver?MIval=aa-genotypeview.apg&OID=ZDB-GENO-030115-2>
- Zeder, M. A., Emshwiller, E., Smith, B. D., & Bradley, D. G. (2006). Documenting domestication: The intersection of genetics and archaeology *Trends in Genetics*, *22*, 139-155.