

Parte 1

SITUACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD EN EL SECTOR GANADERO





Introducción

Cada vez se otorga mayor importancia a la biodiversidad mundial, esto es, la variedad de plantas, animales y microorganismos así como de los ecosistemas de los que forman parte. La biodiversidad agrícola engloba la diversidad de animales domésticos y plantas de cultivo empleados por la especie humana para la producción de alimentos así como de otros productos y servicios. En términos más generales, comprende la diversidad de los ecosistemas agrícolas de los que depende dicha producción. La capacidad de los ecosistemas agrícolas de mantener y aumentar su productividad, así como de adaptarse a las circunstancias cambiantes, es de suma importancia para la seguridad alimentaria de la población mundial.

Las más de 40 especies ganaderas que contribuyen a la agricultura y la producción de alimentos actuales han sido modificadas por una larga historia de domesticación y evolución. La presión selectiva ejercida por los factores ambientales, junto con la reproducción controlada por la especie humana, han producido una gran variedad de razas con unas características genéticas diferenciadas¹. Esta diversidad, que ha evolucionado a lo largo de miles de años, es un valioso recurso para los criadores de animales de hoy en día. Las poblaciones de ganado genéticamente diversas amplían las alternativas para hacer frente a los retos que depara el futuro, ya sean relacionados con el cambio climático, la amenaza de nuevas enfermedades, el descubrimiento de nuevos requisitos nutricionales para las personas, las fluctuaciones del mercado o los cambios en las necesidades de la sociedad.

La Parte 1 del informe se abre con una descripción del origen de los recursos zoogenéticos actuales para la alimentación y la agricultura, la domesticación y la historia de las especies ganaderas. A continuación, se describe el estado actual de la diversidad de los recursos zoogenéticos a escala mundial y la medida en que se ve amenazada por la erosión genética. En el apartado siguiente se describen los patrones de intercambio de recursos zoogenéticos en el plano internacional y se hace hincapié en las funciones y valores de tales recursos así como en sus aportaciones directas e indirectas a los medios de vida y la producción económica de las diversas regiones del mundo. También se menciona la importancia de la resistencia genética a enfermedades como recurso aplicable en el ámbito zoonosanitario. Al final de la Parte 1 se analizan los peligros que acechan a la diversidad de los recursos zoogenéticos en el mundo.

¹ El concepto de raza es fundamental para describir la diversidad del ganado (véase Parte 4 – Sección A: 1 para profundizar en la definición del término «raza»).

Sección A

Origen e historia de la diversidad del ganado

1 Introducción

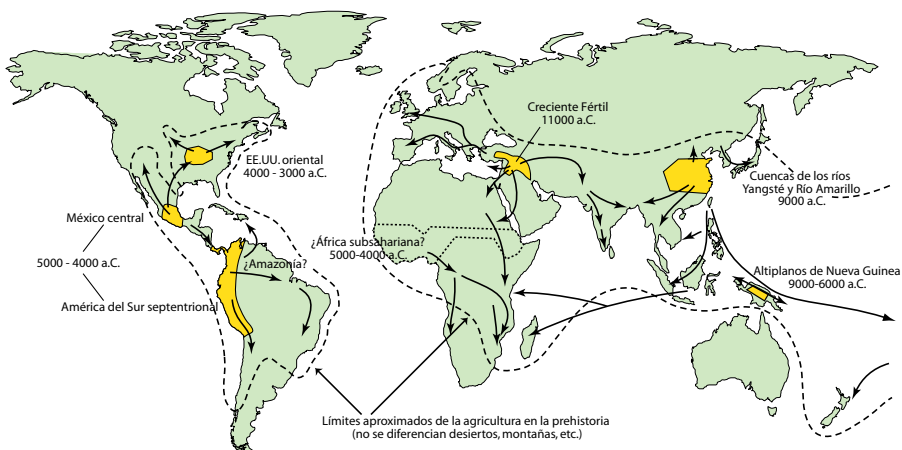
La historia de los recursos zoogenéticos comenzó hace entre 12 000 y 14 000 años, durante la revolución agrícola del Neolítico inicial, con la domesticación de las principales especies ganaderas y de cultivo. El control de la producción de alimentos conllevó cambios demográficos, tecnológicos, políticos y militares. Se considera que la domesticación de animales y plantas es uno de los avances más importantes de la historia y uno de los prerequisites para el surgimiento de las civilizaciones humanas (Diamond, 2002). Tras los primeros episodios de domesticación, la agricultura se expandió rápidamente a

casi todos los hábitats terrestres (Diamond y Bellwood, 2003. Figura 2). Posteriormente, miles de años de selección natural y humana, deriva genética, endogamia y cruzamientos han contribuido a aumentar la diversidad de los recursos zoogenéticos y han permitido que la ganadería se practique en ambientes diversos y mediante diferentes sistemas de producción.

La diversidad de los recursos zoogenéticos es fundamental para todos los sistemas de producción ya que proporciona la materia prima para la mejora genética y la adaptación a las circunstancias cambiantes. Según algunos

FIGURA 2

Mapa arqueológico de los territorios agrícolas y la expansión de las culturas del Neolítico y el Neolítico Pre-clásico, con dataciones aproximadas por carbono radiactivo



Mapa elaborado por Clive Hilliker y proporcionado por Peter Bellwood.

PARTE 1

estudios moleculares recientes, la diversidad actual de las poblaciones y razas de ganado autóctonas sobrepasa en mucho a la de sus equivalentes comerciales. Esclarecer el origen y la distribución de la diversidad del ganado es vital para su utilización actual y su conservación a largo plazo (Hanotte *et al.*, 2006).

2 El proceso de domesticación del ganado

Muy pocas especies animales han podido domesticarse con éxito. Este proceso complejo y gradual modificó el comportamiento y las características morfológicas de sus antepasados (Recuadro 1). Las circunstancias y presiones que desencadenaron la domesticación de animales no están claras y pueden ser diferentes en función de la zona geográfica o de la especie.

Es probable que los orígenes de la domesticación animal estén relacionados con la tendencia generalizada de los cazadores recolectores (compartida presumiblemente por los primeros humanos) a intentar domar o manejar animales salvajes (Diamond, 2002). Sin embargo, fue a finales del pleistoceno cuando tuvo inicio realmente el proceso de domesticación. Por aquel entonces, los cambios en el clima, que se tornó más impredecible, más cálido o más estacional en determinadas zonas, conllevaron una expansión

localizada de las poblaciones humanas. Estas circunstancias desencadenaron la adopción de sistemas de explotación agrícolas e influyeron en la distribución y densidad de las especies salvajes cazadas para el consumo. En este contexto, el principal motor de la domesticación animal puede haber sido el deseo de asegurar la disponibilidad de determinados alimentos «favoritos», si bien más adelante se apreciaría la posibilidad de servirse de la ayuda que proporcionaban algunas especies domesticadas a las tareas de cultivo (p.ej., arar con bueyes o búfalos), o como animales de monta o de carga (p.ej., llamas, dromedarios, camellos, caballos, asnos o incluso bovinos).

De las 148 especies no carnívoras del mundo que pesan más de 45 kg, solo se han domesticado 15, 13 de las cuales son originarias de Europa y Asia; y dos, de América del Sur. Además, sólo seis se han extendido por todos los continentes (bovino, ovino, cabra, cerdo, caballo y asno), mientras que las nueve restantes (dromedario, camello, llama, alpaca, reno, búfalo común, yak, bovino de Bali y gayal) son importantes en zonas más limitadas del planeta (adaptado de Diamond, 1999). La proporción es incluso menor en el caso de las aves. Actualmente tan solo se cuentan diez especies de aves domesticadas (gallina, pato doméstico, pato mudo, ganso común, pintada, avestruz, paloma, codorniz y pavo) de las 10 000 existentes (la lista excluye la gran cantidad de aves domesticadas con fines ornamentales o recreativos).

Recuadro 1 El proceso de domesticación

En la presente publicación se consideran animales domesticados los pertenecientes a especies mantenidas en cautividad y modificadas en relación con sus antepasados con el fin de aumentar su utilidad para los humanos, que controlan su reproducción (cría), sus cuidados (refugio y protección contra predadores) y les proporcionan alimento (Diamond, 2002; y Mignon-Grasteau, 2005). La domesticación comprende los siguientes pasos: asociación inicial con cría en libertad, confinamiento, confinamiento con cría en cautividad

y, por último, cría selectiva y mejoramiento genético (adaptado de Zeuner, 1963). Los arqueólogos y genetistas disponen de varias técnicas para descifrar la historia de la domesticación, entre ellas, el estudio de los cambios morfológicos de la dentición, el cráneo y el esqueleto, así como la construcción de curvas demográficas de sexo y edad que permiten la determinación de patrones indicativos de domesticación. (Zeder *et al.*, 2006)

CUADRO 4

Origen y domesticación de las especies de ganado

Especies domésticas	Antepasado salvaje	Clados de ADNmt	Episodios de domesticación*	Tiempo a.C.	Lugar
Bovino	Uros (3 subespecies, extintas)				
<i>Bos taurus taurus</i>	<i>B. primigenius primigenius</i>	4	1	~ 8000	Cercano y Medio Oriente (Asia occidental)
	<i>B. p. opisthonomus</i>	2	1	~ 9500	África nororiental
<i>Bos taurus indicus</i>	<i>B. p. nomadicus</i>	2	1	~ 7000	Subcontinente Indio septentrional
Yak	Yak salvaje				
<i>Poephagus grunniens</i>	<i>P. mutus</i>	3	1	~ 4500	Meseta Qinghai-Tibet
Cabra	Bezoar				
<i>Capra ferus</i>	<i>Capra aegragus</i> (3 subespecies)	5	2	~ 10000	Cercano y Medio Oriente y subcontinente Indio septentrional
Oveja	Musmón asiático				
<i>Ovis aries</i>	<i>Ovis orientalis</i>	4	2	~ 8500	Cercano y Medio Oriente/Turquía (Anatolia central)
Búfalo común	Búfalo salvaje asiático				
De río <i>B. bubalus bubalus</i>		SD	1	~ 5000	República Islámica del Irán/Iraq y subcontinente indio
De pantano <i>B. bubalus carabensis</i>		SD	1	~ 4000	Asia sudoriental y China
Cerdo	Jabalí salvaje				
<i>Sus scrofa domesticus</i>	<i>Sus scrofa</i> (16 subespecies)	6	6	~ 9000	Europa, Cercano y Medio Oriente y China
					Subcontinente indio y Asia sudoriental
Caballo	Extinguido				
<i>Equus caballus</i>		17	múltiples	~ 6500	Estepas eurasiáticas
Asno	Asno salvaje africano				
<i>Equus asinus</i>	<i>Equus africanus</i>			~ 6000	África nororiental
	Asno salvaje africano <i>E. a. africanus</i>	1	1		
	Asno salvaje de Somalia <i>E. a. somali</i>	1	1		

PARTE 1

CUADRO 4 - continuación

Origen y domesticación de las especies de ganado

Especies domésticas	Antepasado salvaje	Clados de ADNmt	Episodios de domesticación*	Tiempo a.C.	Lugar
Llama					
<i>Lama glama</i>	2 subespecies	SD	1	~ 6500	Andes
	<i>L. guanicoe guanicoe</i>				
	<i>L. guanicoe cacsiliensis</i>				
Alpaca					
<i>Vicugna pacos</i>	2 subespecies	SD	1	~ 6500	Andes
	<i>V. vicugna vicugna</i>				
	<i>V. vicugna mensalis</i>				
Camello bactriano					
	Extinto**				
<i>Camelus bactrianus</i> C. b. <i>ferus</i>		SD	1	~ 4500	Asia central (Parte oriental de la República Islámica del Irán)
Dromedario					
	Extinto				
<i>Camelus dromedarius</i>		SD	1	~ 5000	Península Arábiga oriental
Gallina doméstica					
	Gallo rojo				
<i>Gallus domesticus</i>	<i>Gallus gallus</i> (4 subespecies)	5	2	~ 5000	Subcontinente indio
	<i>G. g. spadiceus</i> , <i>G. g. jabouillei</i>			~ 7500	China – Asia sudoriental
	<i>G. g. murgishi</i> y <i>G. g. gallus</i>)				

Fuentes: adaptado y actualizado de Bruford et al. (2003).

*Número mínimo de episodios de domesticación.

**Los datos genéticos más recientes sugieren que la población salvaje en peligro no es la población de origen ancestral del camello bactriano actual (Jianlin et al., 1999).

SD = sin determinar.

A excepción del jabalí (*Sus scrofa*), las especies salvajes correspondientes a las principales especies ganaderas están extintas o en grave peligro de extinción como consecuencia de la caza, los cambios en sus hábitats y, en el caso del gallo rojo, el cruzamiento intensivo con su equivalente doméstico. En estas especies, los individuos domésticos son los únicos depositarios de la diversidad de sus antepasados salvajes,

ahora en gran parte desaparecida (Cuadro 4). Esto constituye una importante diferencia respecto a las especies agrícolas, ya que para muchas de ellas, los antepasados salvajes suelen encontrarse en los centros de origen y constituyen una importante fuente de variación y de características adaptativas para futuros programas de mejora genética.

El reducido número de especies animales domesticadas con éxito puede explicarse en gran medida por las características necesarias (o ventajosas) para la domesticación, que raramente coinciden en una misma especie. Todas las especies ganaderas importantes fueron domesticadas hace miles de años. No es probable que se domestiquen otras especies de mamíferos, por lo menos en un futuro próximo, tal como han

demostrado los fracasos, o éxitos parciales en el mejor de los casos, de los intentos de domesticar nuevas especies en el siglo XX (p. ej., oryx, cebra, búfalo africano y varias especies de ciervo). Sin embargo, en los próximos años se puede avanzar en el campo de las técnicas de cría en cautividad de especies de pequeño tamaño no convencionales (en ocasiones, denominadas microganado) para consumo humano, que pueden ser de importancia

Recuadro 2

Caracterización molecular: una herramienta para comprender el origen y la diversidad del ganado

Recientemente, algunos estudios importantes de genética molecular han proporcionado nuevas herramientas de gran eficacia, denominadas marcadores moleculares, para estudiar los orígenes de las especies de ganado y determinar la distribución geográfica de su diversidad.

Los polimorfismos proteicos fueron los primeros marcadores moleculares que se emplearon en el ganado. Un gran número de estudios, llevados a cabo sobre todo durante la década de los setenta, documentaron la caracterización de los grupos sanguíneos y los sistemas de aloenzimas. Sin embargo, el grado de polimorfismo observado en las proteínas suele ser bajo, lo cual reduce la aplicabilidad general del tipaje de proteínas en los estudios de diversidad. Hoy en día, los polimorfismos basados en el ADN son los marcadores de elección para realizar estudios moleculares sobre la diversidad genética.

Tiene gran importancia el hecho de que los marcadores de ADN polimórficos que muestran diferentes patrones de transmisión hereditaria mendeliana se puedan estudiar en la práctica totalidad de las especies de ganado. Entre ellos suelen contarse las secuencias de ADN mitocondrial (ADNmt) que contienen el código del citocromo B y el bucle D (transmisión hereditaria materna), los polimorfismos mononucleotídicos (SNP) específicos del cromosoma Y, los microsatélites (transmisión hereditaria paterna) y los microsatélites autosómicos (transmisión hereditaria biparental). Se han aislado

muchos microsatélites autosómicos en la mayor parte de las especies de ganado. La FAO y la ISAG (Sociedad Internacional de Genética Animal) han puesto a disposición del público listas recomendadas de marcadores de microsatélites autosómicos para estudios sobre diversidad genética <http://www.fao.org/dad-is>.

Los diferentes marcadores genéticos proporcionan grados de información distintos sobre diversidad genética. Los loci de los microsatélites autosómicos se utilizan habitualmente para estimar la diversidad de las poblaciones y su diferenciación, medir las distancias genéticas así como calcular las relaciones genéticas y la mezcla genética de las poblaciones. Las secuencias de ADNmt son los marcadores de elección para los estudios sobre domesticación, ya que la segregación de un linaje de ADNmt dentro de una población de ganado sólo se habrá producido mediante la domesticación de una hembra salvaje o a través de la incorporación de una hembra a la población doméstica. Más concretamente, las secuencias de ADNmt se emplean para identificar a los presuntos progenitores salvajes, el número de linajes maternos y sus orígenes geográficos. Por último, el estudio de un polimorfismo del cromosoma Y diagnóstico es un método simple y rápido para detectar y cuantificar la hibridación por vía paterna.

Fuente: reproducido y adaptado de la FAO (2005).

PARTE 1

por lo menos a escala local y regional (BOSTOD, 1991; Hanotte y Mensah, 2002).

Existen varias características etológicas importantes o esenciales para la domesticación exitosa como son: ausencia de agresividad contra las personas; fuerte instinto gregario, que incluye los modelos de jerarquía dominante de líder-seguidores, y que permite que un humano asuma la función de líder; tendencia a no asustarse cuando se les molesta; y capacidad para reproducirse en cautividad; así como ciertas características fisiológicas: consumo de una dieta que los humanos puedan proporcionar fácilmente (motivo por el que predomina la domesticación de herbívoros frente a carnívoros); rapidez de crecimiento elevada; intervalos breves entre nacimientos; y tamaño de camada elevado (Diamond, 2002).

Actualmente se han descrito las especies ancestrales de la mayoría de las especies ganaderas (Cuadro 4). También se sabe que muchas de las poblaciones y razas actuales de animales domésticos se originaron a partir de más de una población ancestral y que, en algunos casos, se ha producido mezcla genética o introgresión entre especies que generalmente no hibridarían en estado salvaje. Probablemente, estos episodios de mezcla genética e hibridación tuvieron lugar con posterioridad al inicio de la domesticación. A menudo estaban relacionados con la migración de las poblaciones humanas, el comercio o sencillamente con la necesidad de las sociedades agrícolas de encontrar nuevos fenotipos de ganado. Como ejemplos cabe citar la mezcla genética entre bovino taurino y cebú; la presencia de patrimonio genético de bovino en el yak y el bovino de Bali; la hibridación de cerdo asiático con razas europeas; el cruzamiento entre dromedario y camello; y (según revelan estudios genéticos recientes) el cruzamiento intensivo entre los dos camélidos domésticos de América del Sur: la llama y la alpaca (Kadwell *et al.*, 2001).

3 Antepasados y orígenes geográficos del ganado

Una de las tareas más estimulantes a medio camino entre la arqueología y la genética ha consistido en documentar los lugares donde ha tenido lugar la domesticación de ganado (Zeder *et al.*, 2006). La arqueología sirve de guía a la investigación genética, la cual respalda algunas teorías arqueológicas controvertidas y revela posibles nuevos orígenes geográficos de las especies de ganado y su diversidad. Más concretamente, en la actualidad se sabe que casi todas las especies de ganado importantes son el resultado de múltiples episodios de domesticación en áreas geográficas distintas (Cuadro 4 y Figura 3); seguidos a menudo por episodios de introgresión genética entre los individuos salvajes y domésticos de la misma especie.

Cabe destacar que los episodios de domesticación de ganado aparentemente independientes no tenían por qué serlo también desde el punto de vista cultural. En algunos episodios independientes de domesticación, la llegada de unos pocos individuos domesticados a una nueva zona ha provocado que la huella genética de los fundadores introducidos quedara oculta como consecuencia de la incorporación de animales salvajes locales (Zeder *et al.*, 2006). Otra posibilidad es que las antiguas huellas de los episodios locales de domesticación hayan podido quedar ocultas por llegadas más recientes de ganado proveniente de otros centros de origen. Para abordar estas cuestiones es importante la información osteométrica obtenida en los yacimientos arqueológicos y el estudio del ADN procedente del ganado antiguo.

Se cree que la domesticación del ganado tuvo lugar por lo menos en 12 zonas distintas del mundo (Figura 3). Es interesante observar que no todos los centros de domesticación están estrechamente relacionados con los territorios de nuestras especies de cultivo (véase la Figura 2). Si bien en determinados casos (p. ej., el Creciente Fértil), los centros de cultivo y los de domesticación de ganado coinciden, en otros (p. ej., el

continente africano) parece que ambos procesos se han producido de manera independiente. A pesar de que todavía existen dudas acerca de la existencia de algunos centros de domesticación de algunas especies, las áreas geográficas que indicamos a continuación son centros primarios de origen y, por tanto, de diversidad, de especies ganaderas: la cadena andina de América del Sur (llamas, alpacas y conejillos de Indias); América central (pavos y patos criollos); África nororiental (bovinos y asnos); Asia sudoccidental incluido el Creciente Fértil (ganado bovino, ovino, caprino y porcino); la región del valle del Indo (bovinos, ovejas, cabras, gallinas y búfalos de agua); Asia sudoriental (gallinas y bovino de Bali); China oriental (bovinos, gallinas y búfalos de pantano); la meseta del Himalaya (yaks); y el norte asiático (renos). Además, se cree que el dromedario tiene su origen en la zona meridional de la Península Arábiga; el camello, en la que actualmente corresponde a la República Islámica del Irán; y el caballo, en las estepas euroasiáticas.

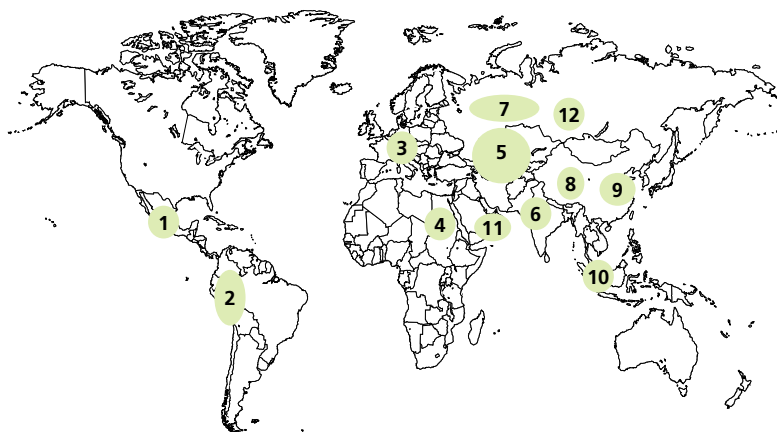
La domesticación no solo tuvo lugar en diversas zonas sino también en épocas diferentes. Sin embargo, la datación exacta de los episodios

de domesticación entraña grandes dificultades. Desde el punto de vista morfológico, los animales que participaron en el proceso de domesticación inicial no habrían sido particularmente diferentes de sus antepasados salvajes, de modo que las dataciones basadas en marcadores morfológicos sin duda subestimarán la antigüedad de los episodios de domesticación (Dobney y Larson, 2006). El proceso de datación molecular, si bien es independiente de los cambios morfológicos, se caracteriza por presentar elevadas tasas de error y suele basarse en puntos de calibración poco fiables. Métodos como las técnicas de obtención de perfiles demográficos que determinan los intentos iniciales de manejar el ganado por parte de la especie humana y la calibración de relojes moleculares mediante el empleo de información de ADN antiguo están ofreciendo nuevas vías para definir las épocas de la domesticación (Zeder *et al.*, 2006).

La nueva información aportada por la arqueología y la genética está mejorando constantemente nuestro conocimiento sobre el origen de las especies ganaderas. El primer animal en ser domesticado fue el perro. Probablemente,

FIGURA 3

Principales centros de domesticación de ganado: información basada en datos arqueológicos y de genética molecular



1) pavo; 2) conejillo de Indias, llama y alpaca; 3) cerdo y conejo; 4) bovino y asno; 5) bovino, cerdo, cabra, ovino y camello; 6) bovino, cabra, gallina y búfalo de río; 7) caballo; 8) yak; 9) cerdo, búfalo de pantano y gallina; 10) gallina, cerdo y bovino de Bali; 11) dromedario; 12) reno.

PARTE 1

este hecho tuvo lugar hace como mínimo 14 000 años (utilizado para la caza y como perro guardián). No está claro dónde tuvo lugar el inicio de la domesticación, aunque se han descrito muchos linajes maternos en los perros modernos, lo cual indica que han habido múltiples introgresiones en el Viejo Mundo de su antepasado salvaje, el lobo (*Canis lupus*). Según parece, los perros no se domesticaron de manera independiente en el Nuevo Mundo ya que los linajes mitocondriales descritos hasta la fecha en Las Américas proceden de Europa (Wayne *et al.*, 2006).

La cabra se domesticó tempranamente, hace unos 10 000 años en el monte Zagros del Creciente Fértil (Zeder y Hesse, 2000). La cabra bezoar (*Capra aegragus*) fue probablemente uno de los antepasados de la cabra doméstica, aunque es posible que otras especies como la *C. falconeri* contribuyeran al acervo genético de la especie doméstica. Actualmente, se han descrito cinco linajes mitocondriales maternos distintos en las cabras domésticas (Luikart *et al.*, 2004; Sultana *et al.*, 2003; y Joshi *et al.*, 2004), uno de los cuales predomina numéricamente y está presente en todo el mundo, mientras que otro parece tener un origen moderno. Probablemente, estos linajes reflejen el proceso primario de domesticación caprina en el Creciente Fértil, allí donde la información arqueológica sugiere la existencia de dos o tres zonas de domesticación (monte Zagros, monte Taurus y valle del Jordán). Los otros linajes presentan una distribución geográfica más restringida y pueden corresponder a otras domesticaciones o introgresiones producidas en otras regiones, entre ellas el valle del Indo (Fernández *et al.*, 2006).

Probablemente, el ovino también fue domesticado por primera vez en el Creciente Fértil, hace aproximadamente entre de 8 000 a 9 000 años. La información recopilada por la arqueología sugiere la existencia de dos regiones independientes de domesticación del ovino en Turquía: el valle del Éufrates superior y Anatolia central (Peters *et al.*, 1999). Se han propuesto tres especies de ovino salvaje (urial, *Ovis vignei*; argalí, *O. ammon*; y musmón eurasiático, *O. musimon*/

orientalis) como posibles antepasados del ovino doméstico (Ryder, 1984) o cuando menos como especies que han protagonizado episodios de introgresión en algunas razas locales. Sin embargo, algunos estudios genéticos recientes indican la ausencia de aportaciones por parte del urial o el argalí (Hiendleder *et al.*, 1998). Este hecho respalda la idea de que el musmón asiático (*O. orientalis*), cuyo amplio territorio abarca desde Turquía hasta por lo menos la República Islámica del Irán, es el único antepasado del ovino doméstico. Actualmente se considera que el muflón europeo (*O. musinom*) es un descendiente del ovino asilvestrado. Se han descrito cuatro linajes principales de ADN mitocondrial materno en el ovino doméstico (Hiendleder *et al.*, 1998; Pedrosa *et al.*, 2005; y Tapio *et al.*, 2006), uno o dos de los cuales corresponden a episodios de domesticación diferentes mientras que el resto, corresponden a episodios posteriores de introgresión. Hasta la fecha, no se han establecido asociaciones claras entre estos linajes de ADN mitocondrial y las variedades fenotípicas del ovino (p. ej., ovino de cola grasa, de cola fina y de grupa grasa).

El antepasado del cerdo doméstico es el jabalí (*Sus scrofa*). Algunos resultados zooarqueológicos detallados indican que el cerdo se domesticó hace unos 9 000 años en el Cercano Oriente. El material procedente de diversos yacimientos en Anatolia oriental muestra los cambios graduales relativos a la morfología y demografía del cerdo a lo largo de varios miles de años, lo que aporta indicios del proceso de domesticación y sus consecuencias morfológicas. Tanto las observaciones arqueológicas como las genéticas apuntan a un segundo centro de domesticación importante en el sudeste de Asia (China) (Guiffra *et al.*, 2000). Se han descrito al menos 16 subespecies distintas de jabalí en Eurasia y América del Norte y, como quizás cabía esperar, un estudio reciente sobre la diversidad del ADN mitocondrial del cerdo doméstico de Eurasia y el jabalí reveló un panorama complejo de domesticación del cerdo, con un mínimo de cinco o seis centros de domesticación diferentes

distribuidos por el territorio geográfico de la especie salvaje (Larson *et al.*, 2005).

La domesticación del bovino se ha documentado profusamente y existen datos claros que indican tres episodios bien definidos de domesticación inicial para tres uros (*Bos primigenius*) distintos: la subespecie *B. primigenius primigenius*, domesticada en el Creciente Fértil hace alrededor de 8 000 años; la subespecie *B. p. opisthonomus*, posiblemente domesticada antes, hace unos 9 000 años, en la región nororiental del continente africano (Wendorf y Schild, 1994); y los antepasados del bovino *B. taurus* sin giba del Cercano Oriente y África, respectivamente. Actualmente se cree que el cebú con giba (*Bos indicus*) se ha domesticado más tarde, hace unos 7 000 u 8 000 años, en la región del valle del Indo del actual Pakistán (Loftus *et al.*, 1994; Bradley *et al.*, y 1996; Bradley y Magee, 2006). Recientemente, se ha sugerido la existencia de un cuarto centro de domesticación en el este asiático (Mannen *et al.*, 2004), aunque no está claro si tuvo lugar de manera independiente o bien representa la introgresión de uros locales en los bovinos originarios del Cercano Oriente.

El antepasado del búfalo común doméstico (*Bubalus bubalus*) es sin duda, el búfalo salvaje de Asia. En función de los fenotipos, los cariotipos y los recientes estudios de ADN mitocondrial, se han descrito dos tipos principales (Tanaka *et al.*, 1996): el búfalo de río, que se encuentra en el subcontinente indio, el Cercano y Medio Oriente y Europa oriental; y el búfalo de pantano, en China y en los países de Asia sudoriental. Ambos tipos hibridan en la zona nororiental del subcontinente indio. Probablemente, se domesticaron por separado: los posibles centros de domesticación del búfalo de río se situaron en el valle del Indo o en los valles del Éufrates y del Tigris hace unos 5 000 años; mientras que los del búfalo de pantano se situaron en China, donde se domesticó hace como mínimo 4 000 años coincidiendo con la aparición del cultivo de arroz.

Hay un debate abierto sobre cuándo y dónde se domesticó al caballo (*Equus caballus*) ya que el antepasado del caballo doméstico está

extinguido. El tarpán (*E. ferus*) y el caballo de Przewalski (*E. przewalski*) se consideran sus presuntos antepasados salvajes. A pesar de estar estrechamente emparentado con su antepasado salvaje, probablemente el caballo de Przewalski no sea el progenitor directo de la especie doméstica (Olsen *et al.*, 2006; y Vilà *et al.*, 2006). Resulta difícil evaluar si los restos arqueológicos de un caballo pertenecen a una especie salvaje o doméstica. Existen numerosos indicios procedentes del Kazajstán (cultura botai) que apoyan la idea de que los caballos se domesticaron en esta región durante la Edad de Cobre alrededor de 3 700 a 3 100 años a.C. Algunos estudios moleculares recientes indican que la diversidad del caballo aportada por la línea materna probablemente se origina a partir de varias poblaciones de regiones geográficas diferentes. Sin embargo, los datos todavía no permiten concluir si se produjo un único episodio de domesticación con posterior introgresión, o bien hubo episodios de domesticación independientes (Vilà *et al.*, 2001; y Jansen *et al.*, 2002).

En cambio, la domesticación del asno (*Equus asinus*) parece haber seguido un proceso mucho más simple. Algunos estudios de ADN mitocondrial han confirmado el origen africano del asno doméstico y han descartado al asno salvaje asiático como posible progenitor (Beja-Pereira *et al.*, 2004). Dos linajes mitocondriales sugieren dos episodios de domesticación. Un linaje está estrechamente relacionado con el asno salvaje africano (*E. asinus africanus*), que todavía puede encontrarse en estado salvaje en el nordeste de Sudán, cercano al Mar Rojo. El otro linaje presenta ciertas semejanzas con el asno salvaje de Somalia (*E. asinus somaliensis*). Por lo tanto, también podría tener un origen africano, aunque no puede descartarse la domesticación en las regiones cercanas (Península Arábiga o Creciente Fértil). Los datos arqueológicos procedentes de Egipto apuntan la existencia de un centro de domesticación africano para el asno y sugieren que la domesticación tuvo lugar hace entre 6 000 y 6 500 años (Clutton-Brock, 1999).

PARTE 1

El yak doméstico (*Poephagus grunniens*) es endémico de Asia central y está bien adaptado a los ambientes fríos de gran altitud. El pastoreo del yak es una práctica extendida en los altiplanos de Asia central y su introducción fue crucial para el crecimiento de la ocupación sostenible de las zonas más altas de la Meseta Tibetana durante todo el año y puede haber tenido relación con el establecimiento de las poblaciones tibetano-birmanas en esta zona. En la actualidad, todavía pueden encontrarse algunos yaks salvajes (*P. mutus*) en la Meseta de Qinghai-Tíbet, aunque pueden haber sufrido una fuerte introgresión con el yak doméstico asilvestrado. Se han descrito tres linajes de ADN mitocondrial. Sin embargo, las distribuciones geográficas similares de la diversidad del ADN mitocondrial sugieren la existencia de un único episodio de domesticación en la región oriental de la Meseta de Qinghai-Tíbet en vez de múltiples episodios de domesticación (Qi, 2004; y Guo *et al.*, 2006). Algunos datos moleculares también apuntan que la dispersión del yak doméstico fue el resultado de la existencia de dos rutas migratorias separadas desde su centro de domesticación. El yak alcanzó el «nudo de Pamir» siguiendo la ruta hacia el oeste a través de la cordillera del Himalaya y las montañas Kunlun y llegó a Mongolia y lo que en la actualidad se conoce como Federación Rusia, siguiendo la ruta hacia el norte a través de las cordilleras de Gobi Altai y Gobi Meridional de Mongolia.

Al igual que en el caso del yak, la domesticación del reno (*Rangifer tarandus*) ha permitido que las comunidades pastoriles ocuparan hábitats que de otro modo habrían sido muy poco propicios para la ganadería. Se conoce muy poco acerca de la domesticación del reno. Posiblemente el reno salvaje sea la especie de mamífero grande que se haya domesticado de forma más tardía. El hallazgo arqueológico más antiguo bien definido respecto a la domesticación del reno se descubrió en el macizo de Altai en Siberia, y se ha datado de hace unos 2 500 años e indica que en aquella época ya se practicaba la monta del reno (Skjennberg,

1984). No se dispone de información fiable sobre la llegada a Europa de la domesticación de esta especie; podría haber aparecido en Escandinavia de manera independiente o podría haber sido adoptada por los Saami a través del contacto con otras comunidades pastoriles del norte de Eurasia. Se cree que la cría del reno se expandió entre los Saami en algún momento posterior al año 1.600 d.C. En América del Norte el reno salvaje se conoce como caribú y se cree que nunca se ha domesticado en este continente (Clutton-Brock, 1999).

La domesticación del camello (*Camelus bactrianus*) puede haber tenido lugar en la región que actualmente se conoce como República Islámica del Irán y Turkmenistán, o más al este, en el sur de Kazajstán, Mongolia noroccidental o el norte de China (Bulliet, 1975; y Peters y von den Driesch, 1997). El hallazgo de camello doméstico más antiguo procede del yacimiento de *Sahr-i Sokta* en la zona central de la República Islámica del Irán, donde se han recuperado huesos, excrementos y fibras que datan del 2600 a.C. aproximadamente (Compagnoni y Tosi, 1978).

Algunos estudios genéticos recientes indican que las poblaciones de camello salvaje (*C. ferus*) del desierto del Gobi, que hibridan con éxito con las especies domésticas, probablemente no son los antepasados maternos directos de los camellos salvajes y asilvestrados (Jianlin *et al.*, 1999). El antecesor salvaje del dromedario (*C. dromedarius*) es una especie extinta. Se cree que la domesticación de la especie tuvo inicio hace unos 5 000 años en la parte suroriental de la Península Arábiga.

El esclarecimiento del origen de los camélidos de América del Sur es muy reciente y se ha determinado que el guanaco (*Lama guanicoe*) y la vicuña (*Vicugna vicugna*) son, respectivamente, las especies ancestrales de la llama doméstica (*Lama glama*) y la alpaca (*Vicugna pacos*) (Kadwell *et al.*, 2001). Los datos arqueozoológicos apuntan a los Andes centrales de Perú como el centro de origen de la alpaca, hace entre 6 000 y 7 000 años. Probablemente la llama fue domesticada

Recuadro 3 La historia del pastoreo en África

Hasta hace poco, la historia del pastoreo en África era controvertida y poco conocida. Sin embargo, el análisis de los marcadores genéticos de las poblaciones de bovinos autóctonos de todo el continente ha esclarecido los principales acontecimientos de la historia del pastoreo en ese continente (Figura 4). Los primeros bovinos de África eran originarios del propio continente, posiblemente ya alrededor del 8 000 a.C. Todavía se desconoce el centro o centros de domesticación exactos, pero los datos arqueológicos sugieren que pueden haberse situado en la región nororiental del continente (Wendorf y Schild, 1994). Dichos bovinos primigenios de África eran animales sin giba de la especie *Bos taurus*. En un inicio se dispersaron hacia el norte y también hacia el sur hasta los límites de la pluviselva tropical. En la actualidad, los únicos descendientes de estos bovinos autóctonos de África son las razas tripanotolerantes de África occidental (p. ej., N dama y Baoulé), los Kuri y la raza Sheko de Etiopía. Además, todas estas poblaciones se están cruzando intensivamente con bovino Cebú (*Bos indicus*) y su constitución genética de características únicas está desapareciendo a causa de la hibridación desequilibrada.

El cebú llegó a África mucho más tarde. Los primeros indicios de la presencia de bovinos con giba proceden de las pinturas de las tumbas egipcias que datan de la Doceava Dinastía del segundo milenio a.C. Es probable que un número reducido de estos animales hubiera llegado a Egipto como trofeo de guerra y que, por tanto, no estén relacionados con la presencia posterior del cebú en África. No obstante, se

cree que el cebú estaba presente en pequeño número en la región oriental del continente quizás hace unos 2 000 años como consecuencia del contacto previo con los árabes o el comercio a largas distancias, y que esta llegada inicial produjera la primera introgresión de genes de cebú en el bovino taurino africano. Probablemente, la mayor oleada de la entrada de cebúes tuvo inicio en los asentamientos árabes a lo largo de la costa oriental de África a partir del siglo VII a.C. aproximadamente. Es probable que la mayor dispersión tierra adentro del cebú se produjera con el desplazamiento de los ganaderos (p. ej., el pueblo de los Fulani a través del Sahel), y se vio acelerada con toda seguridad por las epidemias de peste bovina que tuvieron lugar a finales del siglo XIX.

La región de África austral fue la última del continente en adoptar el pastoreo de bovino. Los datos genéticos de hoy en día excluyen la posibilidad de que el bovino se desplazara desde la región occidental del continente. Según parece, la ganadería se expandió hacia el sur desde la región de los Grandes Lagos, que hace 2 000 años era el territorio de los Bantú de la rama oriental. Al final, estos agricultores establecieron contacto con los cazadores-recolectores San que les compraban ganado. Hoy en día todavía encontramos influencias del centro de domesticación de bovino del Cercano Oriente en las regiones nororiental, noroccidental y austral del continente. Esta última es probablemente una consecuencia del asentamiento de ganaderos europeos en esta región del continente.

Fuente: adaptado de Hanotte et al. (2002).

en el mismo período en los Andes alrededor del lago Titicaca. Se han descubierto introgresiones a gran escala entre las dos especies domésticas (Wheeler et al., 2006): un proceso de hibridación que todavía se produce en la actualidad y cuyo inicio se sitúa probablemente en la conquista española, que destruyó las estructuras y la gestión tradicionales de las dos especies.

El antepasado del bovino de Bali es el banteng (*Bos javanicus*), del que se han descrito tres subespecies en peligro de extinción. La domesticación de la especie no tuvo lugar en realidad en la isla de Bali, donde no existen datos que indiquen la presencia del antepasado salvaje. La especie pudo haber sido domesticada en Java o en la península indochina. Se ha descrito

PARTE 1

introgresión de *B. taurus* y *B. indicus* en el bovino de Bali, y además se ha inferido la presencia de un rastro genético de este en varias razas vacunas del sureste asiático, lo que sugiere que en el pasado, las especies domésticas tuvieron una distribución más amplia que la actual (Felius, 1995).

El antepasado del gayal (*B. frontalis*) es el gaur (*B. gaurus*). Como en el caso del bovino de Bali, se desconoce el centro de domesticación de esta especie. La excavación del nordeste de Tailandia (Non Nok Tha) sugiere que ambas especies pueden haber sido domesticadas tempranamente, hace unos 7 000 años (Higham [1975] en Felius, 1995). La gallina doméstica (*Gallus domesticus*) desciende del gallo rojo (*Gallus gallus*) que tiene cinco subespecies de posibles progenitores. Si bien algunos estudios moleculares previos sugerían la existencia de un único centro de domesticación situado en el Asia suroriental (Tailandia) (Fumihito *et al.*, 1994; 1996), hoy en día se han descrito un mínimo de seis linajes genéticos maternos diferentes (Liu *et al.*, 2006), lo cual sugiere que ha habido más de un centro de domesticación. Los datos arqueológicos sugieren la existencia de un centro de domesticación de la gallina alrededor del valle del Indo hace unos 5 000 años y otro situado en China oriental quizás hace unos 7 500 u 8 000 años (West y Zhou, 1988).

4 Dispersión de los animales domesticados

Si el proceso de domesticación fue el suceso más trascendente para iniciar el desarrollo de la actual diversidad del ganado, la dispersión y migración posteriores de las especies domesticadas a lo largo y ancho de los cinco continentes fue igualmente importante. Este proceso desempeñó una función crucial en la configuración de la actual distribución geográfica de la diversidad del ganado. Las principales causas de la dispersión inicial de las especies pecuarias fueron la expansión de la agricultura, el comercio y las conquistas militares.

Todavía se debate acerca de los mecanismos exactos que rigieron la expansión agrícola,

aunque es probable que el proceso variara de una zona a otra (Diamond y Bellwood, 2003). Con toda seguridad, intervinieron tanto el desplazamiento de las poblaciones humanas como los intercambios culturales entre ellas, tal como pone de manifiesto el hecho de que muchas sociedades cazadoras-recolectoras adoptaran la agricultura. Un ejemplo relevante de la expansión agrícola es el Neolítico, con la introducción del ganado bovino, ovino y caprino en Europa, y que puede haber motivado la domesticación local del jabalí. El ganado domesticado siguió dos rutas principales bien diferenciadas hacia Europa: el Danubio y el Mediterráneo (Bogucki, 1996; y Cymbron *et al.*, 2005).

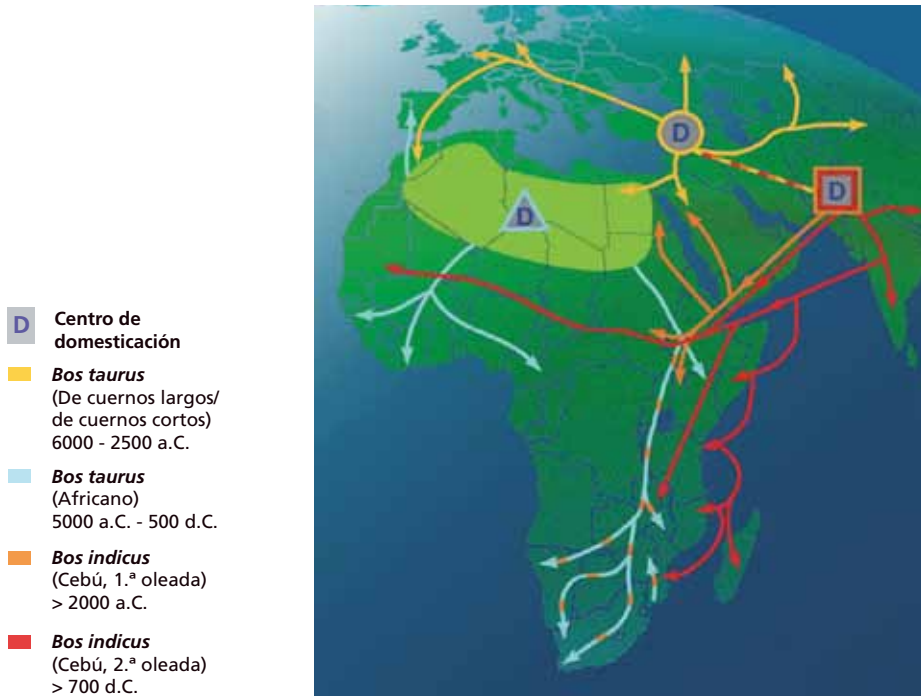
La expansión de los Bantú cuyo inicio se remonta al 2000 a.C., fue un acontecimiento de gran trascendencia en la historia de África y probablemente fuera la razón por la que las comunidades Khoisan del África Austral adoptaron el pastoreo (ganado bovino, ovino y caprino) hace alrededor de 2 000 años (Hanotte *et al.*, 2002) (Recuadro 3). El origen del cerdo y la gallina autóctonos del continente africano continúa estando en gran parte indocumentado.

La colonización de las Américas por parte de los europeos produjo la introducción de bovinos, ovinos, cabras, cerdos, caballos y gallinas en el Nuevo Mundo. En el caso de los bovinos, existen indicios genéticos de algunos ancestros africanos (Liron *et al.*, 2006), que pueden ser un legado del comercio de esclavos entre ambos continentes.

En Asia, la introducción de ganado doméstico en el archipiélago de Japón probablemente se produjo con posterioridad al establecimiento de los agricultores de origen coreano en el 400 a.C. aproximadamente, aunque también son probables otras influencias anteriores procedentes de zonas geográficas diferentes. En el Pacífico, el cerdo y la gallina se habían dispersado por toda la zona de la Polinesia occidental entre los años 900 y 700 a.C. y la posterior expansión de los polinesios transportó a estas especies a la remota Rapa Nui (Isla de Pascua) al llegar al año 900 d.C.

Además de las migraciones humanas, las antiguas redes comerciales terrestres desempeñaron

FIGURA 4
Origen y rutas migratorias del bovino doméstico en África



Fuente: Unidad Gráfica del IRLI (2006).

un papel importante en la dispersión de las especies de ganado. La domesticación de ganado permitió el comercio terrestre a gran escala entre civilizaciones y, además, el propio ganado solía ser producto de comercio. Las principales especies pecuarias utilizadas como animales de carga en el Viejo Mundo eran el asno, el caballo, el dromedario y el camello; y en América del Sur, la llama. Se piensa que la domesticación del caballo conllevó la expansión militar de los pastores nómadas por las estepas de Eurasia, que utilizaban este animal como medio de transporte, y la posterior dispersión de la especie a lo largo del Viejo Mundo. El camello bactriano también era utilizado hasta cierto punto para la guerra

(Clutton-Brock, 1999) y el dromedario desempeñó una función importante en la expansión de la civilización árabe.

Cada vez existen más datos que indican la importancia de las antiguas rutas comerciales marítimas en la dispersión del ganado. Por ejemplo, algunos estudios de genética molecular recientes sobre bovinos han revelado que los cebúes se introdujeron en África a través de un corredor del Océano Índico y no por tierra a través del istmo de Suez o la Península del Sinaí (Hanotte *et al.*, 2002; y Freeman *et al.*, 2006). De manera similar, tanto los datos arqueológicos como los genéticos sugieren que la dispersión del pastoreo en la cuenca del Mediterráneo no solo siguió las rutas

PARTE 1

costeras terrestres, sino también las marítimas (Zilhão, 2001; y Beja-Pereira *et al.*, 2006).

Sería de esperar que la diversidad disminuyera tras la dispersión y desplazamiento de las poblaciones de ganado desde sus centros de origen. Sin embargo, los marcadores moleculares han dejado al descubierto un panorama más complejo ya que algunos desplazamientos han ocasionado un aumento de la diversidad tras la hibridación entre poblaciones procedentes de centros de domesticación diferentes. Además, algunos estudios moleculares detallados no solo indican que el cruzamiento entre poblaciones de ganado era habitual, sino que también se producía introgresión genética desde las poblaciones salvajes con posterioridad a los episodios de domesticación iniciales. Cuando estos tenían lugar fuera de la zona geográfica de origen de las especies y después de su dispersión inicial, las introgresiones procedentes de las poblaciones salvajes podían dar lugar a poblaciones genéticas de ganado localizadas con un patrimonio genético único. Como ejemplos cabe citar la introgresión de los uros locales en los europeos (Götherström *et al.*, y 2005; Beja-Pereira *et al.*, 2006) y posiblemente también en los bovinos asiáticos (Mannen *et al.*, 2004).

Es esencial dilucidar el patrón geográfico y la historia de la dispersión del ganado para determinar cuáles son las áreas geográficas con niveles elevados de diversidad, que posiblemente serán prioritarias a la hora de invertir esfuerzos de conservación. Para ello, se requiere cartografiar de manera detallada la diversidad genética. Hasta la fecha, se han emprendido muy pocos estudios en este campo. Sin embargo, un estudio reciente sobre bovinos, que abarca Europa, África y Asia occidental, indica que el nivel máximo de diversidad se halla en las regiones donde se mezclan poblaciones procedentes de centros de domesticación diferentes (Freeman *et al.*, 2006). Se ha llevado a cabo un amplio estudio sobre la diversidad de la cabra en Europa y el Cercano y Medio Oriente que indica con claridad la existencia de una división geográfica respecto

a la diversidad de esta especie y que una gran proporción de la diversidad de razas se explica por sus orígenes geográficos (Cañón *et al.*, 2006).

En la actualidad, el desplazamiento local, regional y transcontinental de genotipos de ganado se está acelerando como resultado de la aparición y comercio de nuevas razas de alto rendimiento, nuevas tecnologías de mejora genética y el aumento de la demanda de productos ganaderos. Esta dispersión moderna, limitada principalmente a unas pocas razas, y que afecta casi exclusivamente a los desplazamientos desde países desarrollados hacia países en desarrollo, representa un gran desafío para la conservación y utilización de los recursos zoológicos autóctonos (véase Apartado C para más información sobre los flujos genéticos actuales).

5 Transformaciones en el ganado tras la domesticación

Las mutaciones, la cría selectiva y la adaptación han conformado la diversidad de las poblaciones de ganado. El proceso de domesticación ha producido muchos cambios, algunos de los cuales persisten hoy en día. Los cambios morfológicos han sido especialmente importantes. Por lo general, los animales domésticos son de menor tamaño que sus ancestros salvajes (con la excepción destacable de la gallina). Los animales más pequeños son más fácilmente manejables y manipulables y pueden alcanzar la pubertad a edades más tempranas. También resulta más fácil mantener rebaños o manadas más numerosas. El ovino, la cabra enana y el bovino de África occidental de pequeño tamaño son ejemplos extremos de reducción de tamaño, posiblemente producidos a consecuencia de los cuellos de botella genéticos que se producen con la adaptación al entorno húmedo tropical y a los problemas asociados a patologías parasitarias. En determinadas ocasiones, la selección humana ha producido deliberadamente diferencias de tamaño extremas, lo que queda manifiesto por el

pequeño tamaño del poni de las Shetland y el gran tamaño del caballo Shire (Clutton-Brock, 1999).

La conformación del cuerpo de los animales domésticos también puede presentar diferencias con la de sus antepasados salvajes, por ejemplo, para satisfacer la demanda de productos cárnicos (p. ej., razas de carne europeas) o para hacer frente a nuevas presiones ambientales (p. ej., cabra del Sahel). La selección destinada a obtener masa muscular a menudo produce un mayor desarrollo muscular de los cuartos traseros en comparación con los delanteros (Hall, 2004). Un ejemplo extremo de selección de masa muscular es la grupa doble observada en algunas razas de bovino europeas así como en algunas razas ovinas y porcinas. En el bovino, la característica es la consecuencia de la mutación de un único gen, el de la miostatina (Grobet *et al.*, 1998). En el ovino, el gen implicado es el gen Callipyge (Cockett *et al.*, 2005).

El patrón del depósito de grasa también puede presentar cambios tras la domesticación. Por ejemplo, la disminución de la depredación ha favorecido el depósito de grasa en las aves de corral domésticas. Como ejemplos de selección de depósito de grasa en mamíferos domesticados cabe citar la giba del cebú y la cola de los ovinos de tipo cola grasa y grupa grasa. Tal depósito exagerado de grasa puede ser bastante antiguo, ya que el ovino con cola ya era común en Asia occidental antes del año 3000 a.C. y el bovino con giba se ha encontrado representado sobre sellos cilíndricos de las civilizaciones antiguas de Moensho Daro y Harappa en el valle del Indo entre el 2500 y el 1500 a.C. (Clutton-Brock 1999). Existe una gran variación de la lana y el pelaje de la mayoría de las especies domésticas. Por ejemplo, las razas ovinas de zonas alpinas tienen pelajes lanosos muy gruesos, mientras que las razas procedentes del Sahel africano carecen de lana. Es probable que estos cambios se hayan producido como consecuencia de mutaciones seguidas de selección artificial, quizás ya por el año 6000 a.C., tal como ponen de manifiesto

una estatuilla de un ovino lanudo hallada en la República Islámica del Irán (Clutton-Brock, 1999).

La coloración del pelaje y el plumaje también fueron seleccionadas por el entorno, siendo los animales de colores claros los mejor adaptados a los ambientes más cálidos y los de colores oscuros, a ambientes más fríos (Hall, 2004). La selección cultural también ha influido en el color del pelaje, ya que los ganaderos del mundo desarrollado suelen favorecer la uniformidad del color del pelaje, mientras que en los trópicos, puede preferirse la diversidad de color para la celebración de ceremonias o simplemente para facilitar la identificación de los individuos. Un ejemplo de esto último es la gran diversidad de colores y patrones observados en el bovino de raza Nguni de la etnia Zulú (Poland *et al.*, 2003).

Es importante tener en cuenta que la adaptación local así como la selección humana y natural no siempre tienen como resultado una disminución de la variación genética o de la diversidad funcional en las poblaciones de ganado. Por ejemplo, la selección natural puede favorecer la diversidad adaptativa en los rebaños mantenidos en ambientes cambiantes (p. ej., como consecuencia de la variación climática). Un estudio reciente sobre la diversidad genética de las seis proteínas de la leche más importantes del bovino reveló una diversidad más elevada en un territorio geográfico del norte de Europa relativamente limitado, donde la presión selectiva ejercida por los primeros ganaderos (que consumían leche) es la explicación más plausible (Beja-Pereira *et al.*, 2003).

6 Conclusiones

Comprender el origen de la diversidad de los recursos zoogenéticos y su historia y evolución posteriores es crucial para la elaboración de estrategias de conservación y utilización sostenibles. La diversidad del ganado se originó a partir de sus antepasados salvajes y fue modelada posteriormente a través de los procesos de

PARTE 1

mutación, deriva genética y selección, tanto natural como humana. Solo una parte de la diversidad presente en las especies ancestrales se ve reflejada hoy en día en sus equivalentes domésticos. Sin embargo, la diversidad del ganado doméstico ha estado sometida a una evolución continua. La reorganización de los genes en cada generación, la mutación, el cruzamiento o la hibridación de acervos genéticos diferentes han ofrecido nuevas oportunidades para la intervención de la selección natural y humana. Esta ha sido la base de los enormes beneficios de producción obtenidos con las razas comerciales y de la adaptación del ganado autóctono a ambientes muy diversos y hostiles.

Sin embargo, en la actualidad la diversidad del ganado a escala mundial está menguando y, como consecuencia, se están perdiendo de forma rápida e incontrolada recursos zoogenéticos únicos y a menudo no caracterizados. La extinción de una raza o población implica la pérdida de sus atributos adaptativos únicos, que suelen estar regulados por la interacción de muchos genes y son el resultado de relaciones complejas entre el genotipo y el ambiente.

Referencias

- 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. y Bertorelle, G. 2006. The origin of European cattle: evidence from modern and ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103(21): 8113–8118.
- Beja-Pereira, A., England, P.R., Ferrand, N., Jordan, S., Bakhiet, A.O., Abdalla, M.A., Maskour, M., Jordana, J., Taberlet, P. y Luikart, G. 2004. African origin of the domestic donkey. *Science*, 304(5678): 1781.
- Beja-Pereira, A., Luikart, G., England, P.R., Bradley, D.G., Jann, O.C., Bertorelle, G., Chamberlain, A.T., Nunes, T.P., Metodiev, S., Ferrand, N. y Erhardt, G. 2003. Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes. *Nature Genetics*, 35(4): 311–313.
- Bogucki, P. 1996. The spread of early farming in Europe. *American Science*, 84: 242–253.
- BOSTID. 1991. *Microlivestock: little-known small animals with a promising economic future*. Washington DC. National Academic Press.
- Bradley, D.G., MacHugh, D.E., Cunningham, P. y Loftus, R.T. 1996. Mitochondrial DNA diversity and the origins of African and European cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 93(10): 5131–5135.
- Bradley, D.G. y Magee, D. 2006. Genetics and the origins of domestic cattle. En M.A. Zeder, E. Emshwiller, B.D. Smith y D.G. Bradley, eds. *Documenting domestication: new genetics and archaeological paradigm*, págs. 317–328. California, EE.UU. University of California Press.
- Bruford, M.W., Bradley, D.G. y Luikart, G. 2003. DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. *Nature Reviews Genetics*, 4(11): 900–909.
- Bulliet, R.W. 1975. *The Camel and the wheel*. Massachusetts, EE.UU. Harvard University Press.
- Cañón, J., Garcia, D., Garcia-Atance, M.A., Obexer-Ruff, G., Lenstra, J. A., Ajmone-Marsan, P., Dunner, S. y the ECONOGENE Consortium. 2006. Geographical partitioning of goat diversity in Europe and the Middle East. *Animal Genetics*, 37(4), 327–334.

- Clutton-Brock, J. 1999. *A natural history of domesticated mammals*. 2.ª edición. Cambridge, Reino Unido. Cambridge University Press.
- Cockett, N.E., Smit, M.A., Bidwell, C.A., Segers, K., Hadfield, T.L., Snowden, G.D., Georges, M. y Charlier, C. 2005. The callipyge mutation and other genes that affect muscle hypertrophy in sheep. *Genetic Selection and Evolution*, 37(Supl. 1): 65–81.
- Compagnoni, B. y Tosi, M. 1978. The camel: its distribution and state of domestication in the Middle East during the third millennium B.C. in light of finds from Shahr-i Sokhta. En R.H. Meadow y M.A. Zeder, eds. *Approaches to faunal analysis in the Middle East*. Peabody Museum Bulletin 2, págs. 91–103. Cambridge, MA, EE.UU. Peabody Museum.
- Cymbron, T., Freeman, A.R., Malheiro, M.I, Vigne, J.-D. y Bradley, D.G. 2005. Microsatellite diversity suggests different histories for Mediterranean and Northern European cattle populations. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272: 1837–1843.
- Diamond, J. 1999. *Guns, germs and steel: the fates of human societies*. Nueva York, EE.UU. Norton.
- Diamond, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, 418: 700–707.
- Diamond, J. y Bellwood, P. 2003. Farmers and their languages: the first expansions. *Science*, 300: 597–603.
- Dobney, K. y Larson, G. 2006. Genetics and animal domestication: new windows on an elusive process. *Journal of Zoology*, 269: 261–271.
- FAO. 2005. Genetic characterization of livestock populations and its use in conservation decision making, por O. Hanotte y H. Jianlin. En J. Ruane y A. Sonnino, eds. *The role of biotechnology in exploring and protecting agricultural genetic resources*, págs. 89–96. Roma (disponible en www.fao.org/docrep/009/a0399e/a0399e00.htm).
- Felius, M. 1995. *Cattle breeds – an encyclopedia*. Doetinchem, Países Bajos. Misset.
- Fernández, H., Hughes, S., Vigne, J.-D., Helmer, D., Hodgins, G., Miquel, C., Hänni, C., Luikart, G. y Taberlet, P. 2006. Divergent mtDNA lineages of goats in an early Neolithic site, far from the initial domestication areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103(42): 15375–15379.
- Freeman, A.R., Bradley, D.G., Nagda, S., Gibson, J.P. y Hanotte, O. 2006. Combination of multiple microsatellite datasets to investigate genetic diversity and admixture of domestic cattle. *Animal Genetics*, 37(1): 1–9.
- Fumihito, A., Miyake, T., Sumi, S., Takada, M., Ohno, S. y Kondo, N. 1994. One subspecies of the red junglefowl (*Gallus gallus gallus*) suffices as the matriarchic ancestor of all domestic breeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 91(26): 12505–12509.
- Fumihito, A., Miyake, T., Takada, M., Shingu, R., Endo, T., Gojobori, T., Kondo, N. y Ohno, S. 1996. Monophyletic origin and unique dispersal patterns of domestic fowls. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 93(13): 6792–6795.
- Götherström, A., Anderung, C., Hellborg, C., Elburg, R., Smith, C., Bradley, D.G. y Ellegren, H. 2005. Cattle hybridization in the Near East was followed by hybridization with auroch bulls in Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272: 2345–2350.
- Grobet, L., Poncelet, D., Royo, L.J., Brouwers, B., Pirottin, D., Michaux, C., Menissier, F., Zanotti, M., Dunner, S. y Georges, M. 1998. Molecular definition of an allelic series of mutations disrupting the myostatin function and causing double-muscling in cattle. *Mammalian Genome*, 9(3): 210–213.

PARTE 1

- Guiffra, E., Kijas, J.M.H., Amarger, V., Calborg, Ö., Jeon, J.T. y Andersson, L. 2000. The origin of the domestic pigs: independent domestication and subsequent introgression. *Genetics*, 154(4): 1785–1791.
- Guo, S., Savolainen, P., Su, J., Zhang, Q., Qi, D., Zhou, J., Zhong, Y., Zhao, X. y Liu, J. 2006. Origin of mitochondrial DNA diversity in domestic yak. *BMC Evolutionary Biology*, 6: 73.
- Hall, S.J.G. 2004. *Livestock biodiversity: genetic resources for the farming of the future*. Oxford, Reino Unido. Blackwell Science Ltd.
- Hanotte, O., Bradley, D.G., Ochieng, J., Verjee, Y., Hill, E.W. y Rege, J.E.O. 2002. African pastoralism: genetic imprints of origins and migrations. *Science*, 296(5566): 336–339.
- Hanotte, O. y Mensah, G.A. 2002. Biodiversity and domestication of 'non-conventional' species: a worldwide perspective. *Seventh World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, 19–23 de agosto de 2002. Montpellier, Francia. 30: 543–546.
- Hanotte, O., Toll J., Iniguez L. y Rege, J.E.O. 2006. Farm animal genetic resources: Why and what do we need to conserve. *Proceeding of the IPGRI–ILRI–FAO–CIRAD workshop: Option for in situ and ex situ conservation of AnGR*, 8–11 de noviembre de 2005. Montpellier, Francia.
- Hiendleder, S., Mainz, K., Plante, Y. y Lewalski, H. 1998. Analysis of mitochondrial DNA indicates that the domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources: no evidences for the contribution from urial and argali sheep. *Journal of Heredity*, 89: 113–120.
- Higham, C. 1975. *Non Nok Tha, the funeral remains from the 1966 and 1968 excavations at Non Nok Tha Northeastern Thailand*. Studies in Prehistoric Anthropology Volume 6. Otago, Nueva Zelandia. University of Otago.
- Jansen, T., Foster, P., Levine, M.A., Oelke, H., Hurles, M., Renfrew, C., Weber, J. y Olek, K. 2002. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 99(16): 10905–10910.
- Jianlin H., Quau J., Men Z., Zhang Y. y Wang W. 1999. Three unique restriction fragment length polymorphisms of *EcoR* I, *Pvu* II and *Sca* I digested mitochondrial DNA of wild Bactrian camel (*Camelus bactrianus ferus*) in China. *Journal of Animal Science*, 77: 2315–2316.
- Joshi, M.B., Rout, P.K., Mandal, A.K., Tyler-Smith, C., Singh, L. y Thangaraj, K. 2004. Phylogeography and origins of Indian domestic goats. *Molecular Biology and Evolution*, 21(3): 454–462.
- Kadwell, M., Fernández, M., Stanley, H.F., Baldi, R., Wheeler, J.C., Rosadio, R. y Bruford, M.W. 2001. Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and alpaca. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 2675–2584.
- Larson, G., Dobney, K., Albarella, U., Fang, M., Matisoo-Smith, E., Robins, J., Lowden, S., Finlayson, H., Brand, T., Willerslev, E., Rowley-Conwy, P., Andersson, L. y Cooper, A. 2005. Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. *Science*, 307(5715): 1618–1621.
- Liron, J.P., Bravi, C.M., Mirol, P.M., Peral-Garcia, P. y Giovambattista, G. 2006. African matrilineages in American Creole cattle: evidence of two independent continental sources. *Animals Genetics*, 37(4): 379–382.
- 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. y Zhang, Y.-P. 2006. Multiple maternal origins of chickens: out of the Asian jungles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(1): 12–19.

- Loftus, R.T., MacHugh, D.E., Bradley, D.G., Sharp, P.M. y Cunningham, P. 1994. Evidence for two independent domestication of cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 91(7): 2757–2761.
- Luikart, G.L., Gielly, L., Excoffier, L., Vigne, J-D., Bouvet, J. y Taberlet, P. 2001. Multiple maternal origins and weak phylogeographic structure in domestic goats. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98(10): 5927–5930.
- Mannen, H., Kohno, M., Nagata, Y., Tsuji, S., Bradley, D.G., Yeao, J.S., Nyamsamba, D., Zagdsuren, Y., Yokohama, M., Nomura, K. y Amano, T. 2004. Independent mitochondrial DNA origin and historectical genetic differentiation in North Eastern Asian cattle. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 32(2): 539–544.
- 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. y Beaumont, C. 2005. Genetics of adaptation and domestication in livestock. *Livestock Production Science*, 93(1): 3–14.
- Olsen, S.L. 2006. Early horse domestication on the Eurasian steppe. En M.A. Zeder, E. Emshwiller, B.D. Smith y D.G. Bradley, eds. *Documenting domestication: new genetics and archaeological paradigms*, págs. 245–269. California, EE.UU. University of California Press.
- Pedrosa, S., Uzun, M., Arranz, J.J., Gutiérrez-Gil, B., San Primitivo, F. y Bayon, Y. 2005. Evidence of three maternal lineages in Near Eastern sheep supporting multiple domestication events. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272(1577): 2211–2217.
- Peters, J., Helmer, D., von den Driesch, A. y Seguí, S. 1999. Animal husbandry in the northern Levant. *Paléorient*, 25: 27–48.
- Peters, J. y von den Driesch, A. 1997. The two-humped camel (*Camelus bactrianus*): new light on its distribution management and medical treatment in the in the past. *Journal of Zoology*, 242: 651–679.
- Poland, M., Hammond-Tooke, D. y Leigh, V. 2003. *The abundant herds: a celebration of the cattle of the Zulu people*. Vlaeberg, Sudáfrica. Fernwood Press.
- Qi, X. 2004. *Genetic diversity, differentiation and relationship of domestic yak populations: a microsatellite and mitochondrial DNA study*. China. Lanzhou University. (Tesis de doctorado.)
- Ryder, M.L. 1984. Sheep. En I.L. Mason, ed. *Evolution of domesticated animals*, págs. 63–65. Londres. Longman.
- Skjenneberg, S. 1984. Reindeer. En I.L. Mason, ed. *Evolution of domesticated animals*, págs. 128–138. Londres. Longman.
- Sultana, S., Mannen, H. y Tsuji, S. 2003. Mitochondrial DNA diversity of Pakistani goats. *Animal Genetics*, 34(6): 417–421.
- Tanaka, K., Solis, C.D., Masangkay, J.S., Maeda, K., Kawamoto, Y. y Namikawa, T. 1996. Phylogenetic relation among all living species of the genus *Bubalus* based on DNA sequences of the cytochrome B gene. *Biochemical Genetics*, 34(11–12): 443–452.
- Tapio, M., Marzanov, N., Ozerov, M., Činkulov, M., Gonzarenko, G., Kiselyova, T., Murawski, M., Viinalass, H. y Kantanen, J. 2006. Sheep mitochondrial DNA in European Caucasian and Central Asian areas. *Molecular Biology and Evolution*, 23(9): 1776–1783.
- Vilà, C., Leonard, J.A., Götherström, S., Marklund, S., Sanberg, K., Lindén, K., Wayne, R.K. y Ellegren, H. 2001. Widespread origins of domestic horse lineages. *Science*, 291(5503): 474–477.

PARTE 1

- Vilà, C., Leonard, J.A. y Beja-Pereira, A. 2006. Genetic documentation of horse and donkey domestication. *En* M.A. Zeder, E. Emshwiller, B.D. Smith y D.G. Bradley, eds. *Documenting domestication: new genetics and archaeological paradigms*, págs. 342–353. California, EE.UU. University of California Press.
- Wayne, R.K., Leonard, J.A. y Vilà, C. 2006. Genetic analysis of dog domestication. *En* M.A. Zeder, E. Emshwiller, B.D. Smith y D.G. Bradley, eds. *Documenting domestication: new genetics and archaeological paradigms*, págs. 279–293. California, EE.UU. University of California.
- Wendorf, F. y Schild, R. 1994. Are the early Holocene cattle in the Eastern Sahara domestic or wild? *Evolutionary Anthropology*, 3: 118–128.
- West, B. y Zhou, B-X. 1988. Did chickens go north? New evidence for domestication. *Journal of Archaeological Science*, 15: 515–533.
- Wheeler, J.C., Chikni, L. y Bruford, M.W. 2006. Genetic analysis of the origins of domestic South American Camelids. *En* M.A. Zeder, E. Emshwiller, B.D. Smith y D.G. Bradley, eds. *Documenting domestication: new genetics and archaeological paradigms*, págs. 279–293. California, EE.UU. University of California Press.
- Zeder, M.A., Emshwiller, E., Smith, B.D. y Bradley, D.G. 2006. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics*, 22(3): 139–155.
- Zeder, M.A. y Hesse, B. 2000. The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros mountains 10,000 years ago. *Science*, 287(5461): 2254–2257.
- Zeuner, F.E. 1963. *A history of domesticated animals*. Londres. Hutchinson.
- Zilhão, J. 2001. Radiocarbon evidences for maritime pioneer colonization at the origin of farming in West Mediterranean Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98(24): 14180–14185.