Gedomesticeerd?

Begripsomschrijving en beoordelingskader,
toegepast voor het rendier en de zeboe

Francesca Neijenhuis en Hans Hopster

Rapport 1102

WAGENINGEN
UNIVERSITY & RESEARCH

Gedomesticeerd?

Begripsomschrijving en beoordelingskader, toegepast voor het rendier en de zeboe

Francesca Neijenhuis en Hans Hopster

Wageningen Livestock Research

Dit onderzoek is uitgevoerd door Wageningen Livestock Research, in opdracht van en gefinancierd door het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, in het kader van het Beleidsondersteunend onderzoek thema Dierenwelzijn (projectnummer BO-43-013.02-005.)

Wageningen Livestock Research
Wageningen, mei 2018

Rapport 1102

Samenvatting NL

Een eenduidig onderscheid tussen wilde en gedomesticeerde diersoorten is voor de wetgever van groot belang om het gebruik van dieren in circussen en bij andere optredens al dan niet toe te staan. De studie in dit rapport beschrijft kort hoe domesticatie van dieren heeft plaatsgevonden en wat de kenmerkende elementen zijn voor de beschrijving van het begrip. Daarnaast wordt ingegaan op de gevolgen van domesticatie voor het gedrag, de fysiologie en de morfologie van dieren en op de wijze waarop veranderingen daarin van generatie op generatie worden doorgegeven. Vanwege een verzoek aan de minister van LNV om de zeboe (*Bos taurus indicus*) en het rendier (*Rangifer tarandus*) op bijlage IV bij het Besluit houders van dieren te plaatsen, is op basis van de literatuur tenslotte geëvalueerd in hoeverre beide soorten al dan niet als gedomesticeerd kunnen worden beschouwd en is ingeschat wat de gevolgen zijn voor het welzijn van exemplaren van deze soorten indien deze in circussen en bij andere optredens voor vermaak worden ingezet.

Summary UK

A clear distinction between wild and domesticated animal species is important for Dutch legislation for either permit or forbid the use of animals in circuses and other performances. The study in this report briefly describes how domestication of animals has taken place and what the characteristic elements are for the description of the concept. In addition, the consequences of domestication for behaviour, physiology and morphology of animals and the way in which changes are passed on from generation to generation are discussed. Due to a request to the Minister of Agriculture, Nature and Food Quality to place the zebu (*Bos taurus indicus*) and the reindeer (*Rangifer tarandus*) on Appendix IV to the Animal Owners Decree, based on the literature, the extent to which both species can be considered as domesticated is evaluated. Furthermore it has been estimated what the consequences are for the well-being of specimens of these species if they are used in circuses and in other entertainment performances.

Beeld cover: Shutterstock.com

Dit rapport is gratis te downloaden op <https://doi.org/10.18174/450689> of op www.wur.nl/livestock-research (onder Wageningen Livestock Research publicaties).

© 2018 Wageningen Livestock Research

Postbus 338, 6700 AH Wageningen, T 0317 48 39 53, E info.livestockresearch@wur.nl, www.wur.nl/livestock-research. Wageningen Livestock Research is onderdeel van Wageningen University & Research.

Wageningen Livestock Research aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar gemaakt worden door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke wijze dan ook zonder voorafgaande toestemming van de uitgever of auteur.

Wageningen Livestock Research is NEN-EN-ISO 9001:2015 gecertificeerd.

Op al onze onderzoeksopdrachten zijn de Algemene Voorwaarden van de Animal Sciences Group van toepassing. Deze zijn gedeponeerd bij de Arrondissementsrechtbank Zwolle.

Inhoud

	Voorwoord	5
	Managementsamenvatting	7
	Summary	10
1	Inleiding	13
	1.1 Leeswijzer	13
2	Het plooibare dier	14
3	Domesticatie	16
	3.1 Het begrip domesticatie	17
	3.2 Beoordelingskader	19
4	Zijn de zeboe en het rendier gedomesticeerd?	24
	4.1 Zeboe	24
	4.2 Rendier	26
5	Specifieke welzijnsrisico's	31
	5.1 Zeboe	31
	5.2 Rendier	31
	5.3 Habituatie en sensibilisatie	32
	Literatuur	34
	Bijlage 1 Caleidoscoop van begrippen	41
	Bijlage 2 Domesticatie in historisch perspectief	52
	Bijlage 3 Domesticatie als vorm van aanpassing	55
	Bijlage 4 Domesticatie en ontwikkeling	62
		63

Voorwoord

Kennis is van belang om beleidsbesluiten te onderbouwen. Kennis is echter altijd in ontwikkeling doordat nieuwe technieken beschikbaar komen om zaken te onderzoeken. Nieuwe resultaten kunnen dan tot bijgestelde inzichten leiden. Dit geldt ook voor kennis die ten grondslag ligt aan het begrip domesticatie van dieren. WUR is gevraagd om te beoordelen of het rendier en de zeboe als gedomesticeerde diersoorten kunnen worden beschouwd. Dit vroeg om een actualisatie van de biologische kennis over domesticatie met een literatuuronderzoek.

De onderzoekers beogen met dit rapport de ons gestelde vragen van het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit te beantwoorden. In de bijlagen wordt achtergrondkennis aangeboden over de wijze waarop domesticatie van diersoorten heeft plaatsgevonden en over de manier waarop domesticatie ingrijpt in de biologie van het dier. Daarmee is het een rapport geworden dat de geïnteresseerde lezer, beleidsmedewerker, dierenhouder of anderszins, op domesticatie van diersoorten wetenschappelijk houvast biedt.

Onze dank gaat uit naar prof. dr. Jaap Koolhaas en dr. Sietse de Boer die als co-referenten bijzonder behulpzaam zijn geweest om de kwaliteit van dit rapport verder aan te scherpen. Wij verwachten dat met dit rapport de ons door het ministerie van LNV gestelde vragen zijn beantwoord.

Dr. Annemarie Rebel,
Hoofd afdeling Diergezondheid en Dierenwelzijn.

Managementsamenvatting

In Nederland geldt een verbod voor het gebruik van wilde zoogdieren in circussen, tijdens feesten en evenementen of bij particulieren thuis, in commercials, films of televisie en in pretparken en optochten. Van dit verbod is een beperkt aantal zoogdiersoorten uitgezonderd. Ook dieren van andere dierklassen zoals vogels, reptielen, amfibieën en insecten mogen wel optreden in een circus. De minister van LNV is verzocht om de zeboue (*Bos taurus indicus*) en het rendier (*Rangifer tarandus*) aan bijlage IV bij het Besluit houders van dieren toe te voegen. Dit verzoek leidde tot de beleidsvraag naar een analyse van het al dan niet gedomesticeerd zijn van beide soorten en naar een inschatting van de gezondheids- en welzijnsrisico's voor exemplaren van genoemde twee diersoorten, voor zover deze in Nederland voor vermaak in reizende circussen en bij andere optredens worden gehouden. Alvorens deze vragen te kunnen beantwoorden en als basis voor een beoordelingskader is een omschrijving van het begrip domesticatie opgesteld, gebaseerd op internationale wetenschappelijke inzichten.

Wat is domesticatie?

Domesticatie is een proces waardoor een dierpopulatie over generaties heen door selectie en vermeerdering zodanig van eigenschappen en kenmerken verandert, dat dieren die deel uitmaken van deze populatie steeds meer aangepast raken aan het leven dichtbij de mens in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden die over generaties heen vergelijkbaar zijn.

Domesticatie betreft populaties van dieren en gaat dus niet over het al dan niet aangepast zijn van individuen. Domesticatie is tevens een proces en geen toestand. Een strikte tweedeling tussen wild en gedomesticeerd past dan ook niet goed bij de glijdende schaal waarop dierpopulaties minder of meer aangepast raken aan het leven dichtbij de mens in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden. Dat wil echter niet zeggen dat een praktisch bruikbaar onderscheid niet mogelijk is. Er zijn immers ook zoogdiersoorten die ten algemene als gedomesticeerd kunnen worden beschouwd.

Allereerst dient de vraag gesteld of van de te beoordelen diersoort ook oorspronkelijke soortgenoten in de vrije natuur voorkomen. Als dat zo is, dan dienen de volgende vijf vragen doorlopen te worden om te bepalen of van de soort gedomesticeerde populaties bestaan. Is de oorspronkelijke soort in het wild uitgestorven, dan is de soort per definitie meer of minder gedomesticeerd:

- 1) Worden populaties van de te beoordelen soort in een door de mens gecreëerde en gecontroleerde omgeving gehouden en gedurende generaties geselecteerd tegen angst?
- 2) Zijn dieren van de als gedomesticeerd te beoordelen populatie tammer, minder angstig, minder waakzaam en/of agressief, minder gevoelig voor omgevingsprikkels en minder exploratief en/of actief dan de wilde soortgenoten? En zo ja, zijn deze veranderingen in de betreffende populatie over generaties heen vergelijkbaar?
- 3) Vertonen dieren van de te beoordelen populatie met betrekking tot zowel sociaal gedrag als stressfysiologie als morfologie en reproductie één of meer overige kenmerken zoals vermeld voor gedomesticeerde dieren (tabel 1)?

Ondersteunend bewijs kan vervolgens met de volgende vragen worden aangeleverd:

- 4) Zijn er uit archeologisch onderzoek aanwijzingen dat exemplaren van de als gedomesticeerd te beoordelen diersoort dichtbij de mens leefden, in door de mens gecreëerde en/of gecontroleerde omstandigheden?
- 5) Beschikt de te beoordelen soort over kenmerken (tabel B.1, bijlage 2) die domesticatie van exemplaren van deze soort gunstig beïnvloed kunnen hebben?

Is de zeboue gedomesticeerd?

De zeboue (*Bos taurus indicus*) is een ondersoort van de soort *taurus* van het geslacht *Bos* waartoe ook het taurine rund (*Bos taurus taurus*) behoort. Als wetenschappelijke naam wordt voor de zeboue ook *Bos indicus* gehanteerd. Zeboes worden in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden gehouden en er is sprake van gerichte selectie op door de mens gewenste

eigenschappen. De zeboe stamt af van het uitgestorven Aziatische oerrund (*Bos namadicus*). Van de zeboe komen dan ook geen wilde, niet gedomesticeerde exemplaren voor. Het bestaan van talrijke rassen met een aanzienlijke variatie in gedrag, lichaamsbouw en vachtkleur onderstreept de domesticatie van de zeboe. Zelfs de dwergvorm komt voor.

De domesticatie van de zeboe voert terug naar ca. 8.000 jaar geleden in Azië. Archeologische vondsten wijzen erop dat de zeboe al sinds de oudheid in Azië en India gebruikt werd als lastdier en voor de productie van melk. De zeboe heeft als verwant van de *Bos taurus* diverse kenmerken die predisponeren voor domesticatie. Runderen leven in grote sociale groepen, onderhouden onderling hiërarchische relaties, kennen geen partnervoorkeur, stieren zijn dominant over koeien, tochtige koeien zijn te herkennen aan hun gedrag en houding, direct na de geboorte vindt tussen koe en kalf hechting plaats waarbij het kalf door de koe wordt geaccepteerd, de kalveren zijn zelfredzaam, het zijn generieke grazers die aan omgang met de mens gewend zijn en niet snel verstoord raken door omgevingsfactoren

Volgens het beoordelingskader kan de zeboe ten algemene als gedomesticeerd worden beschouwd, ongeacht welke wetenschappelijke naam correct is: *Bos indicus* of *Bos taurus indicus*.

Is het rendier gedomesticeerd?

Van het rendier (*Rangifer tarandus*) zijn 14 ondersoorten bekend; drie ervan komen in Europa in de vrije natuur voor: het bergrendier (*Rangifer tarandus tarandus*), het Svalbard rendier (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) en het bosrendier (*Rangifer tarandus fennicus*). Het in Scandinavische landen gehouden rendier stamt af van het bergrendier. Het houden van rendieren betreft daar een pastorale vorm van veehouderij. Het rendier werd door de nomaden gebruikt als trekdier voor de slee, voor de melk, het vlees en de huiden. Rendieren worden tegenwoordig voornamelijk gehouden in vrij levende kuddes op natuurlijke, niet omheinde weiden in bos- en toendragebieden. Voor het hoeden en bij elkaar drijven voor de slacht worden motorvoertuigen, honden en paarden ingezet. Gehouden rendieren worden over het algemeen beschouwd als een semi-gedomesticeerd.

Semi-gedomesticeerde rendieren zijn tammer, minder waakzaam en vertonen geen seizoensafhankelijk migratiegedrag. Ook hebben ze een grotere variatie in vachtkleur, inclusief dieren met wit gevlekte en geheel witte vachten. Verder bestaan er duidelijke verschillen in de vorm van het gewei en van de schedel. Bovendien hebben ze kortere poten en kleinere oren, meer onderhuids vetweefsel en de dieren zijn kleiner en eerder geslachtsrijp.

Volgens het beoordelingskader bestaat van het rendier in Europa binnen de soort (*Rangifer tarandus*) hooguit een semi-gedomesticeerde ondersoort (*Rangifer tarandus tarandus*). Ook komt niet elk rendier van deze ondersoort per definitie voort uit een semi-gedomesticeerde populatie. In de taiga en de toendra van Noord-Europa komen dieren met een semi-domesticatie- en een wilde achtergrond naast elkaar voor, evenals mengvormen tussen beide. Hoewel de mens een lange relatie heeft met rendieren (op basis van rotstekeningen, gevonden op de grens van Mongolië en Siberië, wordt uitgegaan van het gebruik van kuddes door de mens ca. 3.000 jaar geleden), worden rendieren in de regel niet in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden gehouden en vindt er geen gerichte selectie plaats. Hoewel van het rendier (*Rangifer tarandus*) een semi-gedomesticeerde ondersoort (*Rangifer tarandus tarandus*) bestaat, kan het rendier niet ten algemene als een gedomesticeerde soort worden beschouwd.

Soort als criterium om wilde van gedomesticeerde dieren te onderscheiden, is naar onze overtuiging tenslotte lastig bruikbaar. Nog afgezien van het feit dat een strikte tweedeling voorbij gaat aan de vele tussenvormen. Binnen diersoorten betreft het **populaties** die meer of minder gedomesticeerd zijn. Het door ons opgestelde beoordelingskader kan worden gebruikt om de mate waarin deze populaties een proces van domesticatie hebben ondergaan te beoordelen.

Specifieke welzijnsrisico's

Waar het nadelige gevolgen van inzet van dieren voor vermaak in reizende circussen en bij andere optreden betreft, zal de herkomst van dieren uit gedomesticeerde populaties deze nadelen substantieel verminderen. Een verminderde sensitiviteit en reactiviteit en een verhoogde stresstolerantie zorgt dat de zeboe ten algemene minder angstig is, beter kan omgaan met de

nabijheid van mensen, met onrust en geluid en met de prikkels van (transport naar) een nieuwe omgeving. De zeboue is fysiologisch aangepast aan een warm klimaat en heeft in vergelijking met Europese runderen en groter zweetvermogen. De thermoneutrale zone van de zeboue ligt tussen 10°C en 27°C. Runderen, mits voorzien van voldoende ruwvoer, produceren met de vertering daarvan relatief veel warmte en zijn daardoor koude tolerant. Voor het overige stelt een zeboue aan de houderij eisen die vergelijkbaar zijn met die voor het houden van gangbare melk- of vleesrunderen. Voor het rendier geldt niet dat de soort ten algemene minder angstig is, beter kan omgaan met de nabijheid van mensen, met onrust en geluid en met de prikkels van (transport naar) een nieuwe omgeving. Van het rendier bestaan binnen een bepaalde ondersoort immers hooguit semi-gedomesticeerde populaties. Anders dan de zeboue is het rendier juist aangepast aan een kouder klimaat. Desondanks kunnen ze met voldoende drinkwater goed tegen temperaturen tot 35°C. Rendieren zijn gevoelig voor parasitaire infecties en mineralentekorten.

Omdat het gebruik van zeboes of rendieren in reizende circussen en bij andere optredens in de regel zal plaatsvinden in afgesloten binnenruimtes met publiek, wordt de kans op respectievelijk hypo- dan wel hyperthermie niet groot geacht. Buiten optredens en tijdens transport is de stal- of buitentemperatuur een aandachtspunt.

Dat een dier uit een gedomesticeerde populatie komt, garandeert niet dat het individu volledig is gehabitueerd aan de omstandigheden waaraan deze tijdens het optreden wordt blootgesteld. Ook in gedomesticeerde populaties kunnen er tussen individuele dieren aanzienlijke verschillen bestaan in sensitiviteit, reactiviteit en stresstolerantie. De aard van het individu en de (positieve of negatieve) ervaring die deze heeft opgedaan met vergelijkbare situaties en prikkels bepalen mede of, en de mate waarin, het welzijn van het dier wordt aangetast. Naast de keuze voor gedomesticeerde dieren vergt de inzet van dieren in circussen en andere optredens dan ook altijd een weloverwogen selectie van geschikte individuen, naast een zorgvuldige voorbereiding op en gewenning aan situaties waar deze worden blootgesteld.

Summary

In the Netherlands there is a ban on the use of wild mammals for performances in circuses, during parties and events or at home, in commercials, films or television and in amusement parks and parades. A limited number of mammal species are exempt from this ban. Moreover, animals from other animal classes such as birds, reptiles, amphibians and insects may also perform in a circus environment. The Minister of Agriculture, Nature and Food Quality has been asked to add the zebu (*Bos taurus indicus*) and the reindeer (*Rangifer tarandus*) to the list of approved species (Appendix IV of the Animal Owners Decree). This request led to the question about the domesticated/wild status of both species as well as an assessment of the health and welfare risks for specimens of these two animal species, insofar as they are used in the Netherlands for entertainment in traveling circuses and other performance practices. Before these questions can be answered and as a basis for an assessment framework, a description of the concept of domestication has been drawn up, based on current international scientific insights.

What is domestication?

Domestication is a process through which an animal population changes in properties and characteristics over generations through selection and breeding in such a way that animals in this population become more and more adapted to life close to man in man-made and controlled husbandry conditions that are comparable over generations.

Domestication concerns populations of animals, not individuals that are adapted due to habituation and/or taming. Domestication is also a process and not a state. A strict dichotomy between wild and domesticated animal species therefore does not fit well with the quantitative scale on which animal populations become less or more adapted to life close to man in man-made and controlled conditions. This does not mean, however, that a suitable distinction between wild and domesticated is not possible. After all, there are also mammal species that include populations that can generally be regarded as domesticated.

First of all, the question is whether the original species of the population to be assessed, also lives in the wild. If so, then the following five questions should be asked to determine whether the population under study could be regarded as domesticated. If the original species is extinct in the wild, the species is by definition more or less domesticated:

- 1) Are populations of the species to be assessed kept in a man-made and controlled environment and selected against fear during generations?
- 2) Are animals of the population to be assessed tamer, less anxious, less vigilant and/or aggressive, less sensitive to environmental stimuli and less explorative and/or active than the wild ancestors? And if so, are these changes in the population to be assessed comparable across generations?
- 3) Do animals from the population to be assessed with regard to both social behavior, stress physiology, morphology and reproduction show one or more other characteristics as stated in for domesticated animals (table 1)?

Supporting evidence can then be submitted with the following questions:

- 4) Does archaeological research indicate that specimens of the animal species to be assessed lived close to humans in man-made and controlled environment?
- 5) Does the species to be assessed have characteristics that may have favorably influenced domestication of specimens of this species? (see table B.1, Appendix 2).

Is the zebu domesticated?

The zebu (*Bos taurus indicus*) is a subspecies of the species *taurus* of the genus *Bos*, which also includes taurine cattle (*Bos taurus taurus*). Zebu is also classified as *Bos indicus*. Zebras are kept in

man-made and controlled husbandry conditions and directed selection and breeding is applied to improve production characteristics. The extinct Asian auroch (*Bos namadicus*) is ancestral to zebu cattle. There are no wild, non-domesticated specimens of the zebu. The existence of numerous breeds with considerable variation in behaviour, physique and coat colour underlines the domestication of the zebu. Even the dwarf form occurs.

The domestication of the zebu goes back to about 8,000 years ago in Asia. Archaeological findings indicate that the zebu has been used in Asia and India since the ancient times as a beast of burden and for the production of milk. As a relative of the *Bos taurus*, the zebu has various characteristics that predispose the animals to domestication. Cattle are gregarious animals, maintain mutually hierarchical relationships, have no partner preference, bulls are dominant over cows and estrus is indicated by their behaviour and posture. Moreover cattle are precocial species. Directly after birth, cow and calf bond together and the calf is fed by its mother. Cattle are generic grazers who are used to dealing with humans and are not easily disturbed by environmental factors.

According to the assessment framework, the zebu can generally be considered as domesticated, regardless of which scientific classification is correct: *Bos indicus* or *Bos taurus indicus*.

Is the reindeer domesticated?

Within the species reindeer (*Rangifer tarandus*), 14 subspecies are known; three of them occur in the wild in Europe: the mountain reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*), the Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) and the forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus*). The mountain reindeer is ancestral to the reindeer kept in Scandinavian countries. In these countries, keeping reindeer is a pastoral form of animal husbandry. The reindeer was used by the nomads as a draft animal for the sleigh, for the milk, the meat and the skins. Reindeer are primarily nowadays kept in free-living herds on natural pastures without fencing in forest and tundra areas. Motor vehicles, dogs and horses are used for herding and collecting reindeer for slaughter. Reindeer kept by man are generally considered as being semi-domesticated.

Semi-domesticated reindeer are tamer, less vigilant and do not show season-dependent migration behavior. They also have a larger variation in coat color, including animals with white piebald and white coats. Furthermore, there are clear differences in the shape of the antlers and of the skull. In addition, they have shorter legs and smaller ears, more subcutaneous adipose tissue and the animals are smaller and earlier sexually mature.

According to the assessment framework, within the European reindeer species (*Rangifer tarandus*) at best a semi-domesticated subspecies (*Rangifer tarandus tarandus*) exists. Moreover, not every reindeer of this subspecies by definition originates from a semi-domesticated population. In the taiga and tundra of Northern Europe, animals with a semi-domestication and a wild background occur alongside each other, as well as mixed forms between the two. Although man has a long relationship with reindeer (on the basis of rock drawings, found on the border of Mongolia and Siberia, the use of herds by humans is assumed about 3,000 years ago), reindeer are generally not kept in man-made, controlled conditions and no directed selection and breeding takes place. Although the reindeer includes a semi-domesticated subspecies (*Rangifer tarandus tarandus*), the reindeer cannot generally be considered a domesticated species.

As a final remark, species as criterion to distinguish wild from domesticated animals is, in our opinion, difficult to use. Apart from the fact that a strict dichotomy goes beyond the many intermediate forms. Within animal species it primarily concerns **populations** that are more or less domesticated. The assessment framework we have developed can be used to assess the extent to which these populations have undergone a process of domestication.

Specific welfare risks

Where the adverse consequences of the use of animals for entertainment in traveling circuses and in other performances are concerned, the origin of animals from domesticated populations will substantially reduce these disadvantages. Reduced sensitivity and reactivity and increased stress tolerance ensure that the zebu is generally less anxious, better able to cope with the proximity of

people, with unrest and noise and with the stimuli of (transport to) a new environment. The zebu is physiologically adapted to a warm climate and has, compared with European cattle, better sweat abilities. The thermo-neutral zone of the zebu lies between 10 °C and 27 °C. Cattle, provided with sufficient roughage, produce relatively much heat by digestion and are therefore cold tolerant. For the rest, a zebu requires husbandry conditions comparable to those for keeping conventional dairy or beef cattle.

As the reindeer is concerned, in general the species cannot be regarded as being less anxious, better able to cope with the proximity of people, with unrest and noise and with the stimuli of (transport to) a new environment. After all, there are at best semi-domesticated populations of the reindeer within a certain subspecies. Unlike the zebu, the reindeer is adapted to a colder climate. Nevertheless, when sufficient drinking water is provided they can withstand temperatures up to 35 ° C. Reindeer are prone to parasitic infections and mineral deficiencies.

Because the use of zebras or reindeer in traveling circuses and in other performances will generally take place in enclosed indoor rooms with audience, the risk of hypo- or hyperthermia is not considered to be high. Outside performances and during transport, the housing or outdoor temperature is a point of attention.

The fact that an animal originates from a domesticated population does not guarantee that the individual is fully adapted to the circumstances to which it is exposed during the performance. In domesticated animal populations too, there may be considerable differences between individuals in sensitivity, reactivity and stress tolerance. The nature of the individual and what they learned from (positive or negative) experiences in comparable situations and from similar stimuli also determine whether, and the extent to which, the welfare of the animal is affected. In addition to the choice for domesticated animals, the use of animals in circuses and other performances therefore requires a well-considered selection of suitable individuals, in addition to careful preparation and habituation with situations they will encounter.

1 Inleiding

De Wet dieren, in Nederland de wettelijke basis voor het houden van dieren, kent als vertrekpunt 'Nee, tenzij'. Dit betekent dat je in ons land geen dieren mag houden, tenzij soorten door de bewindspersoon voor een bepaald doel zijn toegestaan. Sinds 15 september 2015 is het verboden om met wilde zoogdieren deel te nemen aan een circus of aan andere optredens, uitgezonderd optredens in dierentuinen en dolfinaria¹. Ook het vervoeren van deze dieren voor optredens mag niet. Het verbod geldt voor het gebruik van wilde zoogdieren in circussen, tijdens feesten en evenementen of bij particulieren thuis, in commercials, films of televisie en in pretparken en optochten. Van dit verbod zijn de volgende zoogdiersoorten uitgezonderd: ezel, paard, hond, kat, rund, schaap, geit, varken, lama, alpaca, kameel, dromedaris, konijn, bruine rat, tamme muis/huismuis, cavia, goudhamster en gerbil. Ook dieren van andere dierklassen zoals vogels, reptielen, amfibieën en insecten mogen wel optreden in een circus.

Inmiddels is een verzoek aan de minister van LNV gericht om de diersoorten *Bos taurus indicus* (zeboe) en de *Rangifer tarandus* (rendier) op bijlage IV bij het Besluit houders van dieren te plaatsen. Dit verzoek leidde tot de beleidsvraag die hieronder nader is uitgewerkt en die de basis vormde voor de studie die in het voorliggend rapport is beschreven. Met deze studie wordt als volgt antwoord gegeven op drie in dit kader relevante vragen:

1. Een uitgebreide wetenschappelijke omschrijving van het begrip domesticatie, gebaseerd op internationale wetenschappelijke inzichten;
2. Een analyse van het al dan niet gedomesticeerd zijn van de zeboe (*Bos taurus indicus*) en het rendier (*Rangifer tarandus*);
3. Een inschatting van de gezondheids- en welzijnsrisico's van exemplaren van genoemde twee diersoorten, voor zover deze in Nederland voor vermaak in reizende circussen en bij andere optredens worden gehouden.

1.1 Leeswijzer

Om de gevolgen van domesticatie te kunnen begrijpen, maar ook om een onderscheid te kunnen maken tussen 'wild' en 'gedomesticeerd' is begrip nodig van de diverse aanpassingsmechanismen en van hoe deze ingrijpen op het niveau van het individuele dier. In hoofdstuk 2 wordt allereerst een beeld geschetst van de aanpassingsmechanismen waarover dieren beschikken. Deze mechanismen spelen een rol in de evolutie van soorten, maar ook bij domesticatie. In hoofdstuk 3 wordt het begrip 'domesticatie' nader omschreven op basis van relevante literatuur. Ook wordt in dit hoofdstuk een kader ontwikkeld op basis waarvan kan worden beoordeeld of (in hoeverre) een diersoort is gedomesticeerd. Het beoordelingskader wordt in hoofdstuk 4 vervolgens aangewend om de vraag te beantwoorden of de zeboe en het rendier zijn gedomesticeerd. In hoofdstuk 5 wordt tenslotte kort ingegaan op eventuele consequenties van de specifieke 'performance' omgeving voor het welzijn van de zeboe en het rendier. Het onderwerp domesticatie kent vele invalshoeken en strekt zich uit over vakgebieden als paleontologie, archeozoölogie, evolutiebiologie, evolutionaire genetika en embryologie. Om dit rapport leesbaar te houden, en de geïnteresseerde lezer eveneens te bedienen met relevante achtergrondkennis, is in de bijlagen een toelichting gegeven op de wijze waarop domesticatie van diersoorten heeft plaatsgevonden (Bijlage 2) en op de manier waarop domesticatie via diverse aanpassingsmechanismen ingrijpt in de biologie van het individuele dier (Bijlage 3 en Bijlage 4).

¹ <https://www.rvo.nl/onderwerpen/agrarisch-ondernemen/dieren-houden/dierenwelzijn/circusdieren>

2 Het plooibare dier

Sinds Darwin in 1859 in de 'Origin of species' zijn evolutietheorie ontvouwde (Darwin 1859), is het alom bekend dat levensvormen (dieren, planten) zich voortdurend aanpassen aan de omstandigheden waar ze aan bloot gesteld worden. Het vermogen van dieren of dierpopulaties om zich aan veranderende omstandigheden aan te passen wordt aanpassings- of adaptatievermogen genoemd. Volgens de evolutietheorie brengen dieren die het best aan de heersende omstandigheden zijn aangepast, de meeste vruchtbare nakomelingen voort. Op die wijze worden voor die omstandigheden gunstige eigenschappen in toekomstige generaties versterkt. Dat kan zo ver gaan dat er nieuwe soorten of ondersoorten ontstaan waarbij exemplaren daarvan beschikken over nieuwverworven eigenschappen die hen in staat stellen om in specifieke omstandigheden te floreren. Een klassiek voorbeeld daarvan zijn de door Darwin op de Galapagoseilanden verzamelde vinken, waar vanuit gezamenlijke voorouders 13 vinkensoorten ontstonden die varieerden in voedselvoorkeur van dunsnavelige insectenetters tot diksnavelige zadeneters. Variatie binnen een populatie (genetisch, fenotypisch) en natuurlijke selectie van bevoorrechte gedragsmatige, morfologische of fysiologische kenmerken over generaties heen liggen aan de basis van aanpassing en van het ontstaan van soorten.

Waar de evolutietheorie wordt toegepast om aanpassingen van dieren aan specifieke elementen in de natuurlijke habitat van een diersoort te verklaren, zijn vergelijkbare aanpassingsmechanismen werkzaam bij het aangepast raken van dieren aan door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden. Een proces, vergelijkbaar met de evolutie (Zeder 2012b; Clutton-Brock 1992; Barre et al. 2001; Price 2002; Dobney & Larson 2006; Trut et al. 2009; Marom & Bar-Oz 2013; Carneiro et al. 2014). Evolutie is het biologische verschijnsel dat levensvormen in de loop van de tijd veranderen. Volgens Darwin is natuurlijke selectie het kardinale punt van de evolutietheorie en is domesticatie een selectieproces verricht door de mens (Darwin 1859).

Aanpassingen kunnen ook andersom verlopen: van 'gedomesticeerd' naar 'wild'. Dat bijvoorbeeld gedomesticeerde varkens bij terugplaatsing in een semi-natuurlijke leefomgeving een gedragsrepertoire ontwikkelen, vergelijkbaar met dat van het wilde zwijn (Stolba & Wood-Gush 1989; Newberry & Wood-Gush 1988) bevestigt dat ook gedomesticeerde dieren in staat zijn om zich aan andere, meer natuurlijke omstandigheden aan te passen. Terugplaatsing in een semi-natuurlijke habitat van sinds 200 generaties in het laboratorium gehouden witte Wistarratten toonde aan dat na vrijlating bij deze gedomesticeerde ratten het wilde rattengedrag vrijwel onmiddellijk in al zijn verscheidenheid terugkeerde (Peplow 2004). Dit omgekeerde domesticatieproces staat bekend als verwildering ('feralization'). Dat terugplaatsing echter niet altijd succesvol is, blijkt uit studies waarbij in gevangenschap gefokte hoenders uitgezet werden in de natuur. Het verlies van dieren tot soms wel 95% wordt bij deze in gevangenschap gekweekte dieren met name gerelateerd aan het minder op de hoede zijn voor predatoren en aan het niet gewend zijn aan natuurlijk voedselaanbod (Starling 1991; Moss 1983; Krzywinski et al. 2009). Aanpassing kost tijd en overleven is daarvoor een voorwaarde.

Figuur 1 Tijdschalen waarop en mechanismen waarmee dieren zich aanpassen aan de omstandigheden waarin zij leven (aangepast naar Beery & Francis 2011).

Aanpassingsvermogen is daarmee een doorsnijdend thema voor zowel evolutie (natuurlijke selectie) als domesticatie (artificiële selectie). Het behelst het geheel van aangeboren en tijdens het leven verworven eigenschappen en kenmerken waarmee een dier of een groep dieren adequaat kan reageren op veranderingen in de leefomgeving, zonder al te veel of al te lang minder goed te functioneren (RDA 2018).

Net als bij evolutie is ook bij domesticatie het aanpassingsvermogen van dieren de sleutel voor veranderingen in kenmerken en eigenschappen van dieren of dierpopulaties die zich in de tijd langs verschillende tijdschalen voltrekken. Illustratief hiervoor is figuur 1, ontleend aan Beery & Francis (2011), waarin de typen aanpassing en de onderliggende mechanismen zijn aangegeven. Aanpassing vindt enerzijds plaats via selectie van dieren met de voor een specifieke omgeving best passende eigenschappen die via de genen in volgende generaties worden verankerd. Tegelijkertijd zijn er binnen de individuele levensloop van een dier aanpassingen voor (tijdens de vroege embryonale ontwikkeling) en na (tijdens gevoelige periodes in de vroege jeugd) de geboorte. Tenslotte passen dieren zich gedurende hun leven aan doordat zij leren te reageren op prikkels en omgevingscondities die voor hen relevant zijn. Dergelijke aanpassingen kunnen via epigenetische mechanismen worden doorgegeven aan volgende generaties.

3 Domesticatie

Domesticatie komt van het latijn *domus* dat huis betekent. Domesticatie van planten en dieren wordt gezien als één van de belangrijkste ontwikkelingen in de menselijke geschiedenis (Fuller 2010; Smith 2015; Diamond 2012; Konarzewski 2014; Childe 1936) en luidde bij de mens de transitie in van jagers/verzamelaars naar landbouwers (Bocquet-Appel 2011). Gedomesticeerde dieren leverden voeding, kleding, meststoffen, trekkracht, gezelschap en amusement en hebben hiermee een fundamentele bijdrage geleverd aan het welzijn van de mens (Alves 2016).

Aan de basis van het domesticatieproces ligt de leefomgeving van een dier die verandert van de natuurlijke habitat naar een door de mens gecreëerde houderijomgeving. Met als startpunt dat mensen en dieren een relatie ontwikkelden waar exemplaren van beide soorten voordeel van ondervonden en waarbij de mens gaandeweg (meer) controle nam over de reproductie en de verzorging van de dieren (Zeder 2012b). De wijze waarop de relatie tussen mens en dier zich heeft ontwikkeld karakteriseert de intensivering ervan en is illustratief voor de selectiedruk op domesticatie eigenschappen. In dat verband wordt een drietal domesticatie-routes onderscheiden: 'commensal', 'prey' en 'directed' (Larson & Burger 2013, zie figuur 2). Indien de domesticatie route 'commensal' is, zoals bij de hond, de kip of de kat, is het aannemelijk dat de meest tamme *exemplaren* binnen een soort als eerste de nabijheid van de mens hebben opgezocht, daartoe aangetrokken door eetbaar afval (Larson & Fuller 2014). Dit geeft de uitgangspopulatie met betrekking tot domesticatie een ander startpunt dan bijvoorbeeld bij *groepen dieren* die door de mens meer of minder intensief werden gehoed ('prey' route; pastorale veehouderij) dan wel bewust voor menselijke doelen werden gehouden en gefokt ('directed' route). Bij de 'prey' route is het contact tussen mens en dier in het begin minder intens; bij de 'directed' route is er sprake van een grotere selectiedruk op door de mens gewenste kenmerken.

Figuur 2 De drie te onderscheiden routes van domesticatie (uit Larson & Burger 2013).

Natuurlijke selectie in het kader van evolutie en selectie door de mens in het kader van domesticatie werden door Darwin reeds beschouwd als twee kanten van eenzelfde medaille. Dit blijkt uit zijn boek 'The variation of Animals and Plants under domestication' (Darwin 1868). Volgens Boice (1973) en Bidau (2009) was Darwin van mening dat domesticatie, anders dan temmen (zie tekst box), gaat over (methodische dan wel onbewuste) selectie en vermeerdering van een populatie dieren in gevangenschap met vruchtbaarheid als randvoorwaarde, doelbewust en met als oogmerk menselijk voordeel. Allemaal gefaciliteerd door 'onderwerping' aan de mens en bij dieren resulterend in een

Temmen

Domesticatie gaat verder dan alleen het temmen van dieren (Diamond 2012; Darwin 1868). Temmen is het wennen van genetisch onveranderde exemplaren van het wildtype (Konarzewski 2014) aan de omgang met de mens, tam maken (Van Dale). Zodra tamheid, verkregen door temmen, wordt overgedragen op een volgende generatie is er sprake van een begin van domesticatie.

toename van de morfologische variatie, plasticiteit en leervermogen en een afname van de massa van bepaalde weefsels of organen.

Sinds Darwin's oorspronkelijke ideeën over domesticatie zijn deze door diverse wetenschappers verder uitgediept. Belangrijke bijdragen komen van Price (1984; 1999; 2002) en Clutton-Brock (1992; 1999; 2012). De voor domesticatie vaak gebruikte benaming 'evolutionair proces' (Price & King 1968; Barre et al. 2001; Marom & Bar-Oz 2013; Jensen & Wright 2014; Kaiser et al. 2015) benadrukt dat domesticatie over het algemeen beschouwd wordt als een proces dat berust op met evolutie vergelijkbare mechanismen en dat in sommige gevallen misschien wel 150 menselijke generaties heeft geduurd (Fuller 2010). Recentelijk voegden Alves (2016) en Dekel et al. (2017) daar 'accelerated' aan toe waarmee wordt benadrukt dat domesticatie zich qua snelheid onderscheidt van evolutie.

Bökönyi (1989) en meer recent Zeder (2006, 2012b, 2015) noemen het wederzijds belang van mens en dier als startpunt voor domesticatie. Het voordeel voor de mens dat deze op elk moment over het dier en de producten en diensten die deze levert kan beschikken, staat volgens Zeder naast het voordeel voor het dier van voedselzekerheid en veiligheid. Tegenover deze zienswijze vanuit de antropologie/archeologie, waarin de relatie tussen mens en dier wordt bestudeerd, bestaat vanuit de biologie de visie dat eigenschappen en kenmerken van dieren onderling sterk verweven kunnen zijn waardoor selectie op een voor de mens voordelig kenmerk, voor het dier ook geassocieerde nadelen kan inhouden. Los daarvan is het van groot belang om domesticatie te onderscheiden van gerichte fokkerij in het kader van efficiënte dierlijke productie en schoonheidsidealen. Larson & Fuller (2014) spreken in dat verband van een 'postdomestication improvement', waarbij zij verbetering éézijdig vanuit het perspectief van de mens definiëren. Gerichte (rassen)fokkerij op door de mens gewenste eigenschappen heeft, naast voordelen voor de mens, voor de betrokken dieren immers ook aantoonbare nadelen opgeleverd (Rauw et al. 1998; Summers et al. 2010a; Summers et al. 2010b; Sandøe et al. 2017).

De 'Scientific Committee on Animal Health and Animal Welfare' van de Europese Commissie (Barre et al. 2001) wijdde in haar rapport 'The welfare of animals kept for fur production' een apart hoofdstuk aan domesticatie. Daarin werd onder andere gesteld dat semantische of filosofische discussies over concepten voor domesticatie en hun oorsprong in het kader van dierenwelzijn weinig relevant zijn. Daarom kiezen wij er in dit rapport voor om de verschillende concepten zoals ze in de literatuur ontwikkeld en beschreven zijn op hun kernelementen te onderzoeken teneinde te komen tot een algemeen aanvaardbare begripsomschrijving (paragraaf 3.1). Dat laat onverlet dat dit conceptuele kader als het gaat om het maken van een onderscheid tussen wilde en gedomesticeerde diersoorten zal moeten worden geoperationaliseerd in praktisch bruikbare biologische criteria (paragraaf 3.2).

3.1 Het begrip domesticatie

In bijlage 1 zijn uit diverse publicaties over domesticatie uit de daarin gehanteerde begripsomschrijvingen de belangrijkste elementen weergegeven. Deze worden in de volgende tekst kort toegelicht.

Proces: Domesticatie wordt in het algemeen beschouwd als een proces dat via evolutionaire basisprincipes geleidelijk verloopt en in die zin als een evolutionair proces beschouwd kan worden (Price & King 1968; Clutton-Brock 2012; Jensen & Wright 2014). In het licht van de relatief korte bestaansgeschiedenis van de mens, is domesticatie volgens Fuller (2010) een allesbehalve kortdurend proces van misschien wel 150 menselijke generaties. Onderzoek van Belyaev en Trut (Dugatkin & Trut 2017) en Jensen (2010) heeft echter het inzicht versterkt dat het proces al na veel minder diergeneraties ingrijpende gevolgen kan hebben voor het gedrag, de fysiologie en de morfologie van dieren. Domesticatie wordt tegenwoordig daarom ook wel beschouwd als een *versneld* evolutionair proces (Alves 2016; Dekel et al. 2017).

Een dierpopulatie: Ondanks dat tamheid en hanteerbaarheid van dieren belangrijke elementen zijn van domesticatie, verschilt domesticatie wezenlijk van temmen (Darwin volgens Boice (1973) en Bidau (2009); Diamond 2012). Domesticatie betreft niet een enkel dier dat door intensieve training en

gewenning aan de mens tam gedrag vertoond, maar betreft een populatie dieren die meer of minder is afgezonderd van de in de vrije natuur levende soortgenoten en waarin (potentiële) tamheid en hanteerbaarheid van dieren van generatie op generatie worden doorgegeven (Clutton-Brock 1992; Barre et al. 2001; Price 2002; Vigne 2011; Zeder 2012a).

Selectie en vermeerdering: Variatie tussen dieren in kenmerken en eigenschappen vormt de basis voor elke vorm van selectie; natuurlijke selectie én selectie door de mens. Bij domesticatie neemt de fenotypische variatie tussen dieren toe als gevolg van het ontbreken van de belangrijkste determinanten van natuurlijke selectie: voedselschaarste en predatoren. Dit wordt 'relaxation of natural selection' (Jensen & Wright 2014; Brothwell 1975; Larson & Fuller 2014) of 'destabilizing selection' (Belyaev volgens Bidau 2009) genoemd. De toegenomen fenotypische variatie vergroot de mogelijkheden voor de mens om exemplaren met gewenste eigenschappen te herkennen en te selecteren. Dergelijke exemplaren worden vervolgens, aanvankelijk onbewust, geleidelijk aan bewust en methodisch (Trut et al. 2009; Wiener & Wilkinson 2011; Larson & Fuller 2014), ingezet voor het voortbrengen van een volgende generaties. Daarmee raken bepaalde eigenschappen en kenmerken in de genen van een dierpopulatie verankerd.

Eigenschappen en kenmerken: Selectie en vermeerdering (fokkerij) maakt het mogelijk om specifieke eigenschappen in een populatie dieren te versterken. Angst voor de mens staat domesticatie in de weg. Zoals overduidelijk bleek uit het onderzoek bij zilvervossen (Dugatkin & Trut 2017), maar ook uit andere studies naar voren komt, vormt bij domesticatie selectie tegen angst de rode draad. Selectie tegen angst heeft verstrekende gevolgen voor tal van andere eigenschappen en kenmerken. Omdat de natuurlijke selectiedruk op 'fitness-kenmerken' is gereduceerd kan dit voor het dier in kwestie ook nadelig uitpakken. Darwin typeerde dat volgens Boice (1973) en Bidau (2009) met de formulering: 'brings abnormalities which benefit man'.

Aangepast raken: Volgens de evolutionaire biologie worden dieren gevormd naar de specifieke omstandigheden waarin zij leven. Dieren die wat betreft hun kenmerken en eigenschappen hier het best aan zijn aangepast produceren de meeste fertiele nakomelingen waardoor hun kenmerken en eigenschappen in de populatie worden versterkt. Aanpassing wordt beschouwd als een wezenlijk aspect van domesticatie (Price 2002; Clutton-Brock 2012; Jensen 2014a). Als gevolg van selectie en de invloed van omgevingsfactoren komen er via (epi)genetische mechanismen fenotypische veranderingen tot stand waardoor het functioneren van dieren beter raakt toegesneden op de specifieke leefomstandigheden. Hoe deze mechanismen op elkaar ingrijpen en hoe omgevingsinvloeden de regulatie en expressie van genen precies beïnvloeden is sinds enkele decennia een intrigerend onderzoeksthema waar wereldwijd aan wordt gewerkt.

Dichtbij de mens in door de mens gecreëerde omstandigheden: De essentie van domesticatie is dat dieren gewend raken aan de (nabijheid van de) mens en populaties dieren aangepast raken aan de omstandigheden die door de mens worden gecreëerd en gecontroleerd (Darwin 1868; Clutton-Brock 2012; Price 2002; Brothwell 1975; Zeder 2012b). Onderzoek van Trut en Belyaev (Trut 1999) heeft selectie tegen angst voor de mens blootgelegd als mechanisme dat tijdens het domesticatieproces in een van de natuurlijke voorouders geïsoleerde populatie een waaier aan onderliggende gedragsmatige, morfologische, fysiologische en genetische veranderingen tot gevolg heeft. De daarmee toegenomen variatie in uiterlijke kenmerken heeft de mens in staat gesteld om daarop te selecteren waardoor deze en geassocieerde kenmerken in dier(sub)populaties zijn versterkt.

Over generaties heen vergelijkbaar: Ook al meldde Darwin (1868) reeds dat de organisatie van biologische wezens in beperkte mate plastisch is, is er de laatste decennia inzicht ontstaan hoe de aanpassing van dieren aan omgevingsaspecten via epigenetische mechanismen kan worden doorgegeven aan volgende generaties (Jensen 2014a; Vogt 2017; Bohacek & Mansuy 2015; Bělteký et al. 2018). Hoe dit precies in zijn werk gaat, is momenteel wereldwijd onderwerp van moleculair genetisch onderzoek. Het ligt echter in de rede om te veronderstellen dat dergelijke mechanismen vooral effectief zijn indien de omstandigheden waarin dieren leven over generaties heen gelijk blijven. Of op zijn minst belangrijke determinanten daarin. Omgeving geïnduceerde aanpassingen bij dieren die hun biologisch functioneren bevorderen zijn voor dieren van een volgende generatie immers alleen voordelig als deze nakomelingen met diezelfde leefomstandigheden worden geconfronteerd.

Zeder (2015) wijst op een verrassend gebrek aan consensus over de definitie van domesticatie. Gelet op het multidisciplinaire karakter van het onderzoeksterrein is dat onzes inziens helemaal geen verrassing. Wel zijn wij het eens met haar stelling dat domesticatie moet worden onderscheiden van verwante maar uiteindelijk verschillende processen van management en dierlijke productie. Rekening houdend met het multidisciplinaire karakter van domesticatie laat het begrip domesticatie zich op basis van bovenstaande elementen, ontleend aan de literatuur, als volgt beschrijven:

Domesticatie is een **proces** waardoor **een dierpopulatie** over generaties heen door **selectie en vermeerdering** zodanig van **eigenschappen en kenmerken verandert**, dat dieren die deel uitmaken van deze populatie steeds meer **aangepast raken** aan het leven **dichtbij de mens** in **door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden** die **over generaties heen vergelijkbaar** zijn.

De 'Scientific Committee on Animal Health and Animal Welfare' van de Europese Commissie (Barre et al. 2001) onderstreept dat, als domesticatie wordt gezien in de context van dierenwelzijn, er ook een invulling moet worden gegeven aan het begrip domesticatie die verduidelijkt hoe dierenwelzijn wordt beïnvloed door het proces waarmee gehouden dieren zich aanpassen aan de mens en aan de door de mens gecreëerde omgeving. Dit betreft het operationaliseren van voorgaande conceptuele definitie van domesticatie tot een praktisch bruikbaar beoordelingskader. Hoe domesticatie ingrijpt in de biologie van dieren en welke kenmerken hiervoor indicatief zijn wordt daarom in de volgende paragraaf uitgewerkt.

3.2 Beoordelingskader

Domesticatie is een proces. Op basis van de literatuur onderschrijven wij de opvattingen van Dobney & Larson (2006), Clutton-Brock (2012), Felius (1996), Price (2002) en Zeder (2015) dat een strikte tweedeling tussen wild en gedomesticeerd niet goed past bij de glijdende schaal waarop dierpopulaties meer of minder aangepast raken aan het leven dichtbij de mens in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden. Vigne (2011) beschouwt domesticatie als een continuüm dat verloopt van antropofiele en commensale relaties tussen dier en mens, naar pastorale vormen van veehouderij, naar het houden van dieren in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden, naar extensieve fokkerij, naar intensieve fokkerij en tenslotte naar het fokken en houden van huisdieren. Dit proces is echter niet per definitie een lineair, éénrichtingsproces vanwege uitwisseling tussen populaties met een verschillende domesticatieoorsprong (hybridizatie) en door vermenging tussen gedomesticeerde populaties en wilde soortgenoten (introgressie) (Larson & Fuller 2014). Dat een dergelijke uitwisseling tussen wilde en gedomesticeerde dieren veel langer kan hebben geduurd dan altijd werd aangenomen, blijkt uit het genetisch onderzoek aan Europese varkens en wilde zwijnen (Bosse 2015). Tot aan de negentiende eeuw vond er uitwisseling plaats tussen het Europese varken en het wilde zwijn. Het klassieke idee dat voor domesticatie een populatie geïsoleerd moet zijn van soortgenoten die in de vrije natuur leven behoeft dan ook bijstelling. Een strikte tweedeling gaat daarom ook voorbij aan de vele tussenvormen en is voor een beter begrip van domesticatie volgens Dobney & Larson (2006) contraproductief. Ook al is verschil tussen wild en gedomesticeerd eerder kwantitatief dan kwalitatief, dat wil niet zeggen dat een praktisch bruikbaar onderscheid niet mogelijk is. Er zijn immers ook zoogdiersoorten die ten algemene als gedomesticeerd kunnen worden beschouwd.

Hoe vossen tijdens experimentele domesticatie veranderden

Uniek onderzoek naar het verloop en de gevolgen van domesticatie is het Russische vossenonderzoek van Belyaev en Trut (Trut 1999). Dit onderzoek startte in 1959 met zilvervossen die al 50 jaar werden gehouden en gefokt voor hun pels. Onder vossen bestaat een variatie aan vachtkleuren en de zilverkleurige mutant van de rode, wilde vos (*Vulpes vulpes*) komt in het wild in kleine aantallen voor (Johnson et al. 2015). De gehouden zilvervossen waren qua vorm en bouw vergelijkbaar met de wilde vos, hadden eenzelfde seizoensgebonden voortplantingscyclus en vertoonden als reactie op de mens agressie en vluchtgedrag, vergelijkbaar met dat van wilde soortgenoten. Vanuit deze populatie werden enkele duizenden vossen getest op agressie naar mensen. Van deze vossen vertoonde 10% slechts een beperkte of helemaal geen agressieve reactie naar de mens. Deze selecte groep van 100 vrouwelijke en 30 mannelijke dieren diende als ouderpopulatie voor verdere selectie en fokkerij op het kenmerk 'tamheid'. Onderdeel van het onderzoek was dat de onderzoekers de welpen met de hand voerden en probeerden te aaien gedurende de eerste maanden van hun leven. Met de 10% tamste welpen werd steeds verder gefokt.

Binnen twee tot drie generaties verdwenen de meest agressieve dieren uit de selectiepopulatie. In de vierde generaties kwamen welpen voor die op de mens reageerden door als een hond te kwispelen met hun staart. In de zesde generaties kwamen welpen voor (1,8% van de welpen) die de mens uit zichzelf opzochten en naast kwispelen ook hondachtig gedrag als piepen, janken en likken vertoonden. Met deze dieren, de zogenaamde 'elite-welpen', werd verder gefokt. Na 8-10 generaties veranderde ook het uiterlijk; de vachtkleur veranderde en als gevolg van verlies aan pigment ontstonden er witte vlekken, inclusief een bles zoals deze ook bij andere gedomesticeerde dieren (paard, koe, geit, schaap) zichtbaar is (Trut 1999; Kukhekova et al. 2008). In de 10de generatie was het aantal 'elite-welpen' al 17,9%, in de 20ste generatie 35% en in de 30ste generatie 49%. Naast hondachtig gedrag en de andere vachtkleuren vertoonde de meer gedomesticeerde populatie vossen ook andere uiterlijke veranderingen als een kortere en krullende staart, hangende oren, kortere poten, staarten, snuiten en boven- of onderkaken (onder- en overbeet). Pasgeboren welpjes van tamme vossen reageerden twee dagen eerder op geluid en hadden hun ogen één dag eerder open dan hun niet geselecteerde soortgenoten (Trut 1999). Ook bleken deze vossen eerder geslachtsrijp, vertoonden ze een langer paarseizoen en hadden ze grotere worpen (Trut 1999). Bovendien hadden ze lagere plasmaspiegels voor cortisol en progesteron, tegen hogere niveaus van plasmaoestradiol en serotonine in de hersenen en bleek hun stressgevoeligheid verlaagd (Trut et al. 1972; Trut 1999). Deze kenmerken kwamen slechts sporadisch voor bij de niet geselecteerde vossen.

De bestaande wetenschappelijke naamgeving van soorten volgens de richtlijnen van de International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN), zoals gehanteerd door Wilson en Reeder (2005), biedt voor een onderscheid tussen wild en gedomesticeerd geen houvast. Het ICZN kent geen namen toe aan taxa onder het niveau van ondersoorten en hanteert evenmin toevoegingen die duiden op domesticatie. Om te bepalen in welke mate een te beoordelen populatie dieren van een bepaalde soort als gedomesticeerd kan worden beschouwd, stellen wij een beperkt aantal criteria voor die hieronder kort worden toegelicht.

Dieren die in een **door de mens gecreëerde en gecontroleerde omgeving gehouden** worden raken meer of minder aangepast aan de omstandigheden die door de mens worden opgelegd. Domesticatie wordt versneld als de mens **de minst angstige dieren selecteert** en deze gericht inzet voor het voortbrengen van volgende generaties. In hoeverre de aanpassing in de biologie van het dier heeft doorgewerkt blijkt uit **veranderingen in eigenschappen en kenmerken die indicatief zijn voor domesticatie** (zie tabel 1). Het betreft genetisch verankerde veranderingen die in het fenotype van exemplaren van gedomesticeerde dierpopulaties tot expressie komen. Niet bij alle diersoorten komen dezelfde kenmerken tot expressie en niet in alle gedomesticeerde populaties en bij alle dieren in diezelfde mate. Dat heeft te maken met de (genetische) variatie in kenmerken in de voorouderpopulatie i.c. met verschillen tussen individuele dieren in genetische code (DNA) en in genexpressie/genregulatie. Desalniettemin zijn er grote lijnen zichtbaar; algemeen geldende kenmerken die in veel gedomesticeerde populaties bij dieren worden waargenomen. Over soorten heen zijn dieren in gedomesticeerde populaties in het algemeen tammer, minder exploratief, socialer en stresstoleranter. Ook uiterlijk zijn ze anders, waarbij variatie in vachtkleur en depigmentatie het

meest in het oog springen. Tenslotte zijn gedomesticeerde dieren in de regel eerder geslachtsrijp, behouden ze langer hun jeugdvorm en zijn ze voor wat betreft hun voorplantingscyclus minder afhankelijk van het seizoen.

Archeologisch onderzoek dat aangeeft hoe lang geleden de domesticatie binnen een bepaalde soort is aangevangen, maakt het mogelijk om in te schatten in welk stadium het domesticatieproces inmiddels kan verkeren. De wolf werd ca. 20.000 jaar geleden als eerste diersoort gedomesticeerd, het rendier en het konijn kennen een relatief jonge domesticatiehistorie van respectievelijk ca. 3000 en ca. 1400 jaar. De snelheid waarmee het domesticatieproces zich voltrekt is mede afhankelijk van de eigenschappen van de startpopulatie en van de selectie-intensiteit op domesticatie-eigenschappen. Steeds vaker wordt archeologisch onderzoek ondersteund met DNA-analyses. Resultaten uit dergelijke studies kunnen bestaande denkbbeelden over de herkomst van gedomesticeerde populaties opnieuw ter discussie stellen. Niet altijd is gezegd dat domesticatie in een ver verleden per definitie bewijst dat populaties van deze soorten momenteel ten algemene als gedomesticeerd kunnen worden beschouwd. Het proces van aanpassing kan ook andersom werken waardoor bijvoorbeeld tot voor kort het Przewalskipaard alom werd beschouwd als de wilde voorouder van ons gedomesticeerde paard, terwijl het zeer waarschijnlijk een verwilderde vorm betreft van eerder in Noord Kazachstan gehouden paarden (Gaunitz et al. 2018).

Niet alle soorten lenen zich even goed voor domesticatie. Naarmate soorten bijvoorbeeld socialer zijn met een duidelijke hiërarchie, minder schuw en minder agressief zijn en snel wennen, zelfredzame jongen voortbrengen en minder selectief zijn in hun partner- en voedselkeuze neemt de kans toe dat populaties uit deze soorten gedomesticeerd raken (zie tabel B.1 in bijlage 2). Dit zijn **predisponerende factoren** die het domesticatieproces gunstig beïnvloeden.

Domesticatie vindt niet plaats op het niveau van soorten, maar op het niveau van **populaties** die in belangrijke mate geïsoleerd zijn van de in het wild levende soortgenoten. Van gedomesticeerde soorten is dan ook meestal geen sprake, tenzij de oorspronkelijke (wilde) soortgenoten in de vrije natuur zijn uitgestorven zoals bijvoorbeeld voor het rund (*Bos taurus primigenius*). Bij de meeste soorten komen oorspronkelijke soortgenoten eveneens voor als vrij levend wildtype in de natuur. Ook zijn er hybride vormen, die semi-gedomesticeerd worden genoemd. Het is van belang dat niet individuele dieren, maar de populaties waar zij uit voorkomen worden beoordeeld.

Figuur 3 Imprinting en moederloze opfok maakt van een elandkalf nog geen gedomesticeerd dier.

Het kan namelijk niet worden uitgesloten dat een getemd wild dier in haar of zijn gedrag niet of nauwelijks afwijkt van gedomesticeerde soortgenoten. Het verschil is dat bijvoorbeeld door moederloze opfok (zie figuur 3) gewenning en intensieve training verkregen 'tamheid' niet of minder effectief wordt doorgegeven aan de volgende generatie. De 'tamheid' is daarmee beperkt tot een individu en betreft niet een populatie dieren. In het kader van de beoordeling wild of gedomesticeerd zal dus altijd ook de populatie in ogenschouw genomen moeten worden en niet uitsluitend het individuele exemplaar.

Met de elementen die in voorgaande tekst vetgedrukt zijn aangegeven ontstaat een praktisch bruikbaar kader voor de beoordeling van de mate waarin populaties dieren van bepaalde soorten als gedomesticeerd beschouwd kunnen worden.

Allereerst dient de vraag gesteld of van de te beoordelen diersoort ook oorspronkelijke soortgenoten in de vrije natuur voorkomen. Als dat zo is, dan dienen de volgende vijf vragen doorlopen te worden om te bepalen of van de soort gedomesticeerde populaties bestaan. Is de oorspronkelijke soort in het

wild uitgestorven, dan is de soort per definitie meer of minder gedomesticeerd. Dieren in dierentuinen of in semi-natuurlijke omgevingen nemen hierbij een bijzondere positie in, afhankelijk van de intensiteit van het contact tussen mens en dier en de mate van selectie op tamme, voor bezoekers zichtbare en voor verzorgers hanteerbare exemplaren.

- 1) Worden populaties van de te beoordelen soort in een door de mens gecreëerde en gecontroleerde omgeving gehouden en gedurende generaties geselecteerd tegen angst?
- 2) Zijn dieren van de als gedomesticeerd te beoordelen populatie tammer, minder angstig, minder waakzaam en/of agressief, minder gevoelig voor omgevingsprikkels en minder exploratief en/of actief dan de wilde soortgenoten? En zo ja, zijn deze veranderingen in de betreffende populatie over generaties heen vergelijkbaar?
- 3) Vertonen dieren van de te beoordelen populatie met betrekking tot zowel sociaal gedrag als stressfysiologie als morfologie en reproductie één of meer overige kenmerken zoals vermeld voor gedomesticeerde dieren in tabel 1?

Ondersteunend bewijs kan vervolgens met de volgende vragen worden aangeleverd:

- 4) Zijn er uit archeologisch onderzoek aanwijzingen dat exemplaren van de als gedomesticeerd te beoordelen diersoort dichtbij de mens leefden, in door de mens gecreëerde en/of gecontroleerde omstandigheden?
- 5) Beschikt de te beoordelen soort over kenmerken (zie tabel B.1 in bijlage 2) die domesticatie van exemplaren van deze soort gunstig beïnvloed kunnen hebben?

Tabel 1 Overzicht van genetisch verankerde kenmerken in gedomesticeerde populaties die in het fenotype van individuele dieren tot expressie (kunnen) komen, geordend naar kenmerken binnen biologische systemen en met referenties naar publicaties waarin deze zijn vermeld.

Biologisch systeem	Kenmerk	Genetisch verankerde veranderingen in dierpopulaties die in het fenotype van individuele dieren tot expressie komen	refs (eigen uitspraak/onderzoek ² of algemene uitspraak eventueel met verwijzing naar andere auteurs ¹)
Gedrag	Tamheid	Tammer, minder angstig, minder agressief, minder gevoelig voor omgevingsprikkels, minder exploratie, minder motorische activiteit, minder waakzaam	Wright 2015 ¹ ; Wilkins et al. 2014 ¹ ; Leach 2003 ¹ ; Carneiro et al. 2014 ² ; Zeder 2006 ¹ ; Kaiser et al. 2015 ¹ ; Agnvall et al. 2017 ² ; Kaiser et al. 2015 ¹ ; Trut et al. 2009 ² ; Castle 1947 ¹
	Sociaal gedrag	Verlengde socialisatieperiode, speelser, verlengde jeugdfase, minder onderlinge agressie, beter in staat om met mensen te communiceren	Sánchez-Villagra et al. 2016 ¹ ; Leach 2003 ¹ ; Trut et al. 2009 ² ; Wilkins et al. 2014 ¹ ; Kaiser et al. 2015 ¹ ; Gogoleva et al., 2011 ²
Fysiologie	Stressrespons	Afgenomen reactiviteit van de HPA-as, minder krachtige respons maar langer aanhoudend, lagere basale cortisolspiegels, hogere serotonineniveaus in de hersenen.	Ericsson et al. 2014 ² ; Kaiser et al. 2015 ¹ ; Trut et al. 2009 ² ; Fallahsharoudi et al. 2017 ²
Morfologie	Lichaamsbouw en -vorm	Groter, zwaarder of kleiner, kortere poten, extra tenen, dwerggroei, minder robuust skelet, kleinere horens, afwijkend aantal wervels, toegenomen vetopslag (onderhuids en intramusculair), kortere snuit, kleinere tanden, bredere schedel, kleinere hersenen, anders van samenstelling, hangoren, kleinere oren, kortere staart met krul, meer huidplooiën, krullende vacht, bonte vacht, meer kleurvariaties, minder haar.	Wilkins et al. 2014 ¹ ; Leach 2003 ¹ ; Castle 1947 ² ; Agnvall et al. 2017 ² ; Sánchez-Villagra et al. 2016 ¹ ; Wright 2015 ¹ ; Trut et al. 2009 ² ; Zeder 2012b ¹ ; Kaiser et al. 2015 ² ; Clutton-Brock 1992 ¹ ; Zeder 2006 ¹ ; Zeder et al. 2006 ¹
Reproductie	Voortplantingsvermogen	Snellere groei, eerder geslachtsrijp, verhoogde vruchtbaarheid, frequentere voortplantingscyclus en minder seizoensafhankelijk, grotere worpen en vaker meerlinggeboorten, hogere melkproductie, afname seksueel dimorfisme, intenser seksueel gedrag.	Leach 2003 ¹ ; Agnvall et al. 2017 ² ; Castle 1947 ¹ ; Trut et al. 2009 ² ; Trut 1999 ² ; Wilkins et al. 2014 ¹ ; Sánchez-Villagra et al. 2016 ¹ ; Kaiser et al. 2015 ¹ ; Zeder 2006 ¹

Indien dieren niet in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden worden gehouden, maar in de vrije natuur bijvoorbeeld worden gehoed, dan is er hooguit sprake van een begin van domesticatie vergelijkbaar met het begin van de 'prey' route. In dergelijke pastorale vormen van houderij is veelal geen sprake van gerichte selectie tegen angst voor de mens maar eerder van habituatie. Het proces van domesticatie verloopt daarmee langzaam en zal de biologie van de dieren minder ingrijpend veranderen.

Domesticatie verandert de aanleg van dieren om te reageren op omgevingsprikkels (sensitiviteit, reactiviteit, stresstolerantie) als gevolg van fundamentele aanpassingen op het niveau van het centraal zenuwstelsel (zie bijlage 4 voor meer achtergrond). In de context van dierenwelzijn is het daarom opportuun om de tweede vraag van het beoordelingsproces als de belangrijke vraag te beschouwen. De minder reactieve hypothalamus-hypofyse-bijnier-as heeft bij gedomesticeerde dieren een stress reducerende werking waardoor zij aan de uitdagingen van houderij in het algemeen gemakkelijker het hoofd kunnen bieden. Uit oogpunt van dierenwelzijn heeft dat verstrekkende, positieve gevolgen. Price (2002) spreekt in dat verband van veranderde reactiedrempels die voor vlucht- en aanvalsgedrag (agonistisch gedrag) verhoogd zijn maar voor sociaal en seksueel gedrag verlaagd.

Secundair aan deze gedrags- en neurofysiologische veranderingen zijn de morfologische veranderingen en het toegenomen voortplantingsvermogen. Als zodanig niet noodzakelijkerwijs geassocieerd met het welzijn of de gezondheid van dieren, maar wel als indicatie dat domesticatie substantiële doorwerking heeft gehad op het niveau van het 'ontwerp' van het dier.

Als laatste kunnen de vragen 4 en 5 ondersteunend bewijs toevoegen dat is geënt op de domesticatiegeschiedenis van een diersoort en op de biologische kenmerken van de soort die domesticatie kunnen bevorderen of belemmeren (zie tabel B.1 in bijlage 2). Hierbij is het van belang om vooral ook de domesticatieroute in ogenschouw te nemen omdat deze licht werpt op de intensiteit van de relatie tussen mens en dier. Bovendien is er een relatie tussen de domesticatieroute en de factoren die een diersoort voor domesticatie predisponeren. Indien de domesticatie route 'commensaal' is, zoals bij de hond, de kip of de kat, is het aannemelijk dat de meest tamme *individuen* binnen een soort als eerste de nabijheid van de mens hebben opgezocht, daartoe aangetrokken door eetbaar afval (Larson & Fuller 2014). Dit geeft de uitgangspopulatie met betrekking tot domesticatie een ander startpunt dan bijvoorbeeld bij *groepen dieren* die door de mens meer of minder intensief werden gehoed ('prey' route; pastorale veehouderij) dan wel bewust voor menselijke doelen werden geselecteerd, vermeerderd en gehouden ('directed' route). Bij eerstgenoemde is het contact tussen mens en dier minder intens; bij laatstgenoemde is er waarschijnlijk sprake van een grotere selectiedruk op door de mens gewenste kenmerken.

4 Zijn de zeboe en het rendier gedomesticeerd?

In dit hoofdstuk volgt de analyse van het al dan niet gedomesticeerd zijn van de zeboe (*Bos taurus indicus*) en het rendier (*Rangifer tarandus*) aan de hand van het in paragraaf 3.2 beschreven beoordelingskader.

4.1 Zeboe

Voor de zeboe wordt in de literatuur als wetenschappelijke naam zowel *Bos taurus indicus* (Wilson & Reeder 2005) als *Bos indicus* (Felius et al. 2014) gehanteerd. Volgens Felius is met DNA-onderzoek aangetoond dat de voorouders van de zeboe en het Europese rund al 150-350 duizend jaar geleden van elkaar gescheiden zijn. Op grond hiervan zou het Aziatische oerrund als aparte soort (en niet als ondersoort) beschouwd kunnen worden. De zeboe stamt af van het (uitgestorven) Aziatische oerrund (*Bos namadicus*); het taurine rund stamt af van het (uitgestorven) Europese oerrund (*Bos primigenius*) (Clutton-Brock 2012; Felius 1996). Op basis van de variatie in bloedgroepen (Naik 1978), mitochondriaal DNA en het genoom (Clutton-Brock 2012; Bradley et al. 1998; Canavez et al. 2012) is vastgesteld dat de herkomst van het indicine en het taurine vee al lang geleden gesplitst en dat de twee ondersoorten sindsdien een verschillend evolutionair pad gevolgd hebben (Bradley et al. 1998).

Figuur 4 Distributie van de verschillende type gedomesticeerde runderen in Azië, Afrika en Europa (Bradley et al. 1998).

Als belangrijk uiterlijk verschil tussen het indicine en taurine vee wordt de aanwezigheid van de schoftbult genoemd. Uit een recent overzicht van de belangrijkste gedomesticeerde (gewervelde) dieren (zie tabel 2) komt de zeboe onder de term bultvee voor (MacHugh et al. 2017). De zeboe is ca. 8.000 jaar geleden in Azië gedomesticeerd (MacHugh et al. 2017; Larson et al. 2014; Felius 1996). De domesticatie van de zeboe is ook te vinden in figuur B.2 (bijlage 2).

Archeologische vondsten wijzen erop dat de zeboe al sinds de oudheid in Azië en India gebruikt werd als lastdier en voor de productie van melk (Clutton-Brock 2012, blz 86). Waarschijnlijk ging aan de domesticatie van de zeboe een millennium van predomesticatie vooraf (Larson et al. 2014). Ook is met genetisch onderzoek aangetoond dat er tussen de gedomesticeerde en de wilde populaties zeboe runderen gedurende lange tijd vermenging heeft plaatsgevonden. De zeboe is, net als de andere gedomesticeerde runderensoorten, volgens Zeder (2012a) gedomesticeerd volgens de 'prey'-route.

De zeboe komt voort uit het uitgestorven Aziatische oerrund (*Bos namadicus*). Zeboes en hun kruisingen zijn de meest voorkomende runderen in relatief droge gebieden zoals het Indiase subcontinent, het Nabije Oosten en het grootste deel van Afrika (Bradley et al. 1998, zie figuur 4)

Figuur 5 Stamboom van de rundachtigen. Genus *Bos* (Felius 1996, blz 15).

ongeveer even talrijk als het taurine vee (Felius et al. 2014).

De zeboe en het taurine vee verschillen weliswaar in morfologie, fysiologie en gedrag, maar het zijn geen verschillende soorten (zie figuur 5). Het zijn verschillende ondersoorten waaruit door onderlinge kruising verschillende rassen zijn ontwikkeld. Bovendien zijn deze rassen in de afgelopen tijd verder doorontwikkeld (Felius et al. 2011). Van de zeboe bestaan momenteel diverse rassen, ontstaan uit zuivere teelt en door kruising (Felius 1996).

Oorspronkelijke zeboerassen uit Azië zijn bijvoorbeeld Lohani (Pakistan), Gir (India), Heuvelzeboe (Nepal) en Burmaan (China). Voorbeelden van zeboerassen uit Afrika zijn Azouak en N'Gaundéré. Voor de zeboefokkerij wordt kunstmatige inseminatie ingezet² en is sprake van gerichte fokkerij (Rege et al. 2001).

Tabel 2 Tijdsbestek en de geografie van domesticatie voor belangrijke soorten van gewervelde dieren waaronder het taurine en indicine rund (MacHugh et al. 2017, aangepaste versie van (Larson et al. 2014).

Common name	Scientific name	Approximate time frame for domestication (years before present)	Geographical location
Dog	<i>Canis familiaris</i>	15,000	Eurasia
Goat	<i>Capra hircus</i>	10,500	Southwest Asia
Sheep	<i>Ovis aries</i>	11,000	Southwest Asia
Humpless cattle (taurine)	<i>Bos taurus</i>	10,300	Southwest Asia
Pig	<i>Sus scrofa</i>	10,300	Southwest Asia
Cat	<i>Felis catus</i>	9,500	Southwest Asia
Humped cattle (zebu)	<i>Bos indicus</i>	8,000	South Asia
Water buffalo	<i>Bubalus bubalis</i>	4,500	South Asia
Pig	<i>Sus scrofa</i>	8,000	East/Southeast Asia
Chicken	<i>Gallus gallus</i>	4,000	East/Southeast Asia
Duck	<i>Anas platyrhynchos</i>	1,000	East/Southeast Asia
Horse	<i>Equus caballus</i>	5,500	Central Asia
Bactrian camel	<i>Camelus bactrianus</i>	4,500	Central Asia
Dromedary camel	<i>Camelus dromedarius</i>	3,000	Arabian Peninsula
Donkey	<i>Equus asinus</i>	5,500	North Africa
Llama	<i>Lama glama</i>	6,000	South America
Alpaca	<i>Vicugna pacos</i>	5,000	South America

² <http://www.indiancattle.com/category/cattle/>

Op basis van bovenstaande bevindingen wordt bevestigd dat de zeboe een soort of een ondersoort is die zo'n 8000 jaar geleden is gedomesticeerd. De zeboe heeft als verwant van de *Bos taurus* diverse kenmerken die predisponeren voor domesticatie. Runderen leven in grote sociale groepen, onderhouden onderling hiërarchische relaties, kennen geen partnervoorkeur, stieren zijn dominant over koeien, tochtige koeien zijn te herkennen aan hun gedrag en houding, direct na de geboorte vindt tussen koe en kalf hechting plaats waarbij het kalf door de koe wordt geaccepteerd, de kalveren zijn zelfredzaam, het zijn generieke grazers die aan omgang met de mens gewend zijn en niet snel verstoord raken door omgevingsfactoren. Zeboes worden in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden gehouden en er is sprake van gerichte selectie op door de mens gewenste eigenschappen. Het bestaan van talrijke rassen met een aanzienlijke variatie in gedrag, lichaamsbouw en vachtkleur onderstreept de domesticatiestatus van de zeboe. Zelfs de dwergvorm komt voor.

Conclusie: De soort waaruit de zeboe oorspronkelijk is voortgekomen is uitgestorven. Van de zeboe komen dan ook geen wilde, niet gedomesticeerde exemplaren voor. De zeboe kan dan ook ten algemene als gedomesticeerd worden beschouwd, ongeacht welke wetenschappelijke naam correct is: *Bos indicus* of *Bos taurus indicus*.

4.2 Rendier

Het rendier is een zoogdier uit de familie der hertachtigen (*Cervidae*). De wetenschappelijke naam voor zowel wilde als gehouden rendieren is *Rangifer tarandus* (Clutton-Brock 1999). Wereldwijd komen er volgens het 'Schulbiologiezentrum Zooschule Hannover' (n.d.) 5 miljoen rendieren voor, waarvan er 3 miljoen worden gehouden. Twee miljoen van de 3 miljoen rendieren in Europa, Afrika en Azië zijn volgens Røed et al. (2014) gedomesticeerde rendieren. In Europa komen rendieren vooral voor in Noord-Europa. In Zweden worden door Sami 250.000 rendieren gehouden die vrij grazen op natuurlijke weiden (Kautto et al. 2017). Dit rendier komt in Noord-Europa ook voor in dierentuinen (Blomqvist 2011). Rendieren worden nog steeds gehouden voor melk (Gjøstein et al. 2005) en vlees (Helland & Stokstad 2005; Finstad et al. 2007) en worden, net als paarden, gebruikt om mee te racen (Leena et al. 2001). Gordon (2003) wijst op een oude traditie waarbij herders exemplaren uit hun kuddes temden voor gebruik als trek- of rijdier of voor de melk (figuur 6).

Figuur 6 Jonge Inuit met tamme rendieren voor de slee.

Voor een beoordeling van het al dan niet gedomesticeerd zijn van het rendier is een complicerende factor dat er 14 ondersoorten bekend zijn (Wilson en Reeder 2005), waarvan twee uitgestorven. Andere komen voor op de rode lijst van het UICN (Gunn 2016). Volgens Blomqvist (2011) zijn tussen de verschillende ondersoorten verschillen in morfologie van het gewei, lichaamsgrootte en vachtkleur. Clutton-Brock (1981) beweert daarentegen dat tussen de wilde en gehouden rendieren geen grote morfologische

verschillen bestaan. De kariboe (*Rangifer tarandus granti*) is een bekende ondersoort die in Noord-Amerika voorkomt (Ingold 1988). Blomqvist (2011) beschrijft dat er in Europa drie wilde ondersoorten van het rendier voorkomen: het bergrendier (*Rangifer tarandus tarandus*), het Svalbard rendier (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) en het bosrendier (*Rangifer tarandus fennicus*). Het gehouden rendier stamt volgens Blomqvist (2011) af van de bergrendieren. Dit is de meest talrijke ondersoort die op grote schaal verspreid over de toendra en naaldbosgebieden van Eurazië en Noord-Amerika voorkomt. Het in Scandinavische landen gehouden rendier stamt ook af van het bergrendier, ook al wordt beweerd dat deze in Noordwest Finland en in Noord Zweden is gehybridiseerd met het bosrendier (Siivonen 1972). Siivonen (1972) beweert op basis van diverse overtuigende taxonomische

studies dat het bergrendier en het bosrendier aanzienlijk van elkaar verschillen. Hij geeft aan dat het Noord-Finse gehouden rendier volledig vergelijkbaar is met het bergrendier zoals dat tegenwoordig voorkomt. De kenmerken van het bosrendier, als die al ooit aanwezig zijn geweest in de gehouden rendierrassen, zijn volgens Siivonen volledig geëlimineerd.

Vraag 1: houderijcondities en gerichte selectie

Het houden van rendieren betreft in het algemeen een pastorale vorm van veehouderij. In Zweden is het houden van rendieren wettelijk voorbehouden aan het Samen volk (Lappen), dat traditioneel als nomaden leefde en de rendieren volgden bij hun jaarlijkse voedseltrek. Het is niet uitgesloten dat de intensiteit van de relatie tussen het rendier en de mens destijds groter was dan tegenwoordig. Het rendier werd door de nomaden gebruikt als trekdier voor de slee, voor de melk, het vlees en de huiden. Rendieren worden tegenwoordig voornamelijk gehouden op natuurlijke, niet omheinde weiden in bos- en toendragebieden. Voor het hoeden en bij elkaar drijven voor de slacht worden nu sneeuwscooters, helikopters, motorfietsen, honden en paarden ingezet. Uit een review naar vluchtreacties concludeert Stankowich (2008) dat mensen te voet door wilde hoefdieren als meer bedreigend worden ervaren dan stimuli als voertuigen en geluid. De moderne wijze van hoeden zal daarmee de gewinning aan mensen niet bevorderen. Van gerichte selectie is geen sprake. De houderij is eerder extensiever geworden en met betrekking tot deze rendieren wordt er dan ook gesproken van een semi-gedomesticeerde vorm (Wiklund & Malmfors 2004; Laaksonen et al. 2017).

Vraag 2: Sensitiviteit, reactiviteit, stresstolerantie

Reimers et al. (2014) vergeleken in Noorwegen met GPS-tracking het gedrag van een populatie rendieren (*Rangifer tarandus tarandus*) met een wilde herkomst (19 op de kaart) met het gedrag van een populatie rendieren met een domesticatie achtergrond (8 op de kaart). In Noorwegen worden

kuddes vrij levende rendieren beheerd door middel van jagen. Er zijn verschillende afzonderlijke kuddes met verschillende voorouders, variërend van veronderstelde zuivere wilde kuddes tot kuddes met een mogelijk gedomesticeerde oorsprong (zie figuur 7). Ook komen tussenvormen (mixed) voor. Reimers et al. (2014) stelden vast dat rendieren met een eventuele domesticatie achtergrond minder actief waren en kleinere afstanden aflegden in vergelijking met hun wilde soortgenoten. Ook al leven deze dieren in de vrije natuur en ondanks dat ze worden bejaagd, zijn de verschillen in gedrag te herleiden naar een proces van domesticatie.

Voor het rendier zijn slechts enkele studies beschikbaar waaruit kan worden afgeleid dat gehouden rendieren sneller wennen aan verstoringen in het landschap (wegen, pijpleidingen) en zelfs als ze verwilderen eerder ten prooi vallen aan predatoren en jagers omdat ze minder oplettend zijn (Semenov-Tian-Shanskii 1972). In deze studie is vastgesteld dat rendieren die

voortkomen uit gehouden populaties door de mens dichter benaderbaar zijn dan de van oorsprong wilde dieren. Naarmate rendieren vaker met mensen worden geconfronteerd, wennen zij aan hun nabijheid.

Een studie van Mager (2012), gebaseerd op ervaringen van de Inuit, op interviews met lokale herders van gehouden rendieren (*Rangifer tarandus tarandus*) en met jagers van wilde kariboes (*Rangifer tarandus granti*) in het Barrow district in Alaska, biedt interessante inzichten in de gedrags- en

Figuur 7 Gebieden in Zuid-Noorwegen met in het wild levende rendieren van diverse herkomst (Reimers et al. 2014).

lichamelijke verschillen tussen beide ondersoorten. De houderij van rendieren in deze streken is een vorm van pastorale veehouderij (rondtrekkende kuddes) die niet gekenmerkt wordt door een intense relatie tussen mens en dier. Desondanks zijn er tussen de wilde en gehouden ondersoorten belangrijke verschillen in gedrag (zie tabel 3).

Ten opzichte van wilde kariboes hebben gehouden rendieren minder angst voor mensen, zij komen soms naar mensen toe of komen als ze door mensen worden geroepen (Mager 2012). Gehouden rendieren zijn minder alert en als ze al wegrennen houden ze halt en kijken ze om. Kariboes daarentegen zijn bang voor mensen; alleen de geur van mensen schrikt ze al af. Ook zijn ze eerder verstoord door wegen en pijpleidingen en zijn ze voortdurend alert. Omdat de kariboes worden bejaagd door mensen en de rendieren niet, is het niet uitgesloten dat de vastgestelde verschillen (deels) door bejaging zijn veroorzaakt. Bejaagde populaties vertonen aanzienlijk sterkere vluchtreacties dan niet bejaagde populaties (Stankowich 2008). Ook in Alaska is er sprake van vermenging tussen de wilde kariboe en het gehouden rendier. Opgemerkt wordt dat ondanks vermenging, de wilde kariboe overheerst. Misschien wel omdat de rendieren minder oplettend zijn en daardoor eerder ten prooi vallen aan predatoren en jagers zoals ook vermeld door Semenov-Tian-Shanskii (1972). Sulkava & Helle (1972) geven aan dat de Finse rendieren, anders dan rendieren in andere streken, geen seizoensafhankelijk migratiegedrag vertonen.

Tabel 3 Karakteristieken genoemd door geïnterviewden waarop de wilde kariboes (CB) verschillen van gedomesticeerde rendieren (RD) (Mager, 2012).

RD legs are shorter than CB	CB more scared of people than RD
RD are fatter, especially in the hindquarter	CB are really sensitive to roads, pipelines
RD sometimes have spotted or white fur; CB never do	CB run off just from the smell of people; RD and CB both investigate by smelling
CB have a white neck/belly; RD are black	CB know the sound of snow machines
CB have a more tapered nose than RD	CB are always looking around, RD aren't
RD antlers are longer and more curved, "almost sideways" v. "almost straight up" in CB	RD sometimes come to people or come when called; they recognize people they know
CB have longer ears than RD	RD stop and look back after running away
RD have earmarks	Winter feeding areas differ: CB eat from areas with less snow, RD dig deeper craters

Verschillen in gedrag tussen de van oorsprong wilde rendieren en de gehouden rendieren zijn herleidbaar naar een proces van domesticatie. De verschillen zijn waarschijnlijk beperkt door de extensieve wijze waarop rendieren in de Noordelijke streken worden gehouden.

Vraag 3: Verschillen in morfologie en voortplanting

Als derde stellen we de vraag of er aanwijzingen zijn dat er gehouden populaties rendieren zijn die morfologisch verschillen van de wilde soort.

Uit het onderzoek van Mager (2012) blijkt dat veel herders en jagers bij rendieren de grotere variatie in vachtkleur is opgevallen, inclusief dieren met wit gevlekte en geheel witte vachten. Dit wordt bevestigd door Siivonen (1972). Eén van de Inuit herinnerde zich dat alle witte kalveren een overbeet vertoonden, daardoor moeilijk konden drinken en meestal stierven. Bij de gevlekte dieren en de dieren met een normale vachtkleur kwam dit nauwelijks voor.

Tabel 4 Afmetingen (gemiddeld en spreiding in mm) van schedels van stieren van bos-, berg- en gehouden rendieren (ontleend aan Siivonen (1972); pagina 36).

Populaties	Aantal	Schedellengte	Neuslengte	Afstand tussen de oogkassen
Bosrendier (Oost Finland en Karelia)	13	359 (332-378)	128 (116-146)	166 (153-180)
Bergrendier (Noorwegen)	4	329 (320-337)	105 (102-109)	165 (159-176)
Gehouden rendier (Noord Finland)	60	307 (283-339)	104 (87-120)	156 (143-174)

Siivonen (1972) geeft aan dat er tussen het bosrendier enerzijds en het bergrendier en het daarmee vergelijkbare gehouden rendier duidelijke verschillen bestaan in de vorm en grootte van het gewei. Het gewei van het bosrendier is regelmatig, smal en heeft twee gelijkwaardige takken, terwijl het gewei van het gehouden bergrendier meestal breder uitwaaiert, met eenzijdige achterwaartse vertakkingen. Ook zijn er verschillen in de vorm van de schedel (zie tabel 4). Het gehouden rendier heeft een schedel die gemiddeld korter en smaller is met eveneens een kortere neus. Onderzoek van Mager (2012) leverde verder aanwijzingen op dat gehouden rendieren kortere poten en kleinere oren hebben, dat ze meer onderhuids vetweefsel hebben en een taps toelopende neus. Ook Siivonen (1972) geeft aan dat gehouden rendieren kleiner zijn, vroeger geslachtsrijp en minder neiging tot migratie vertonen.

Vraag 4: Archeologisch onderzoek

De mens heeft een lange relatie met rendieren (Bjørnstad et al. 2012). Deze relatie begon 20.000 jaar geleden met het bejagen van rendieren (Clutton-Brock 2012). Waarschijnlijk leefden tamme exemplaren al samen met de mens voor het einde van de laatste ijstijd, 17.000 jaar geleden (Clutton-Brock 2012; Suominen & Olofsson 2000). Volgens de 'Notes on the domestication of reindeer' (Mirov 1945) werd 'rendier domesticatie' pas in de 20^{ste} eeuw onderwerp van onderzoek. Mirov beschrijft onder andere de verschillende type rendierhouderijen die Maksimov (1928, in een Russisch tijdschrift) onderscheidt: rendieren worden al dan niet gemolken, als rijdier, trekdier of lastdier gebruikt of dicht bij huis gehouden. De eerste die volgens Mirov informatie over gehouden rendieren in vroege Chinese documenten uit 490 voor Christus onderzocht is Laufer (1917). Volgens Laufer (1917) beschrijft een Boeddhistische monnik dat rendieren werden gemolken en gebruikt als trekdier. Mirov (1945) beschrijft ook archeologische vondsten zoals een rotstekening in Mongolië uit het begin van onze jaartelling. Daarop is een rendier afgebeeld met op zijn rug een man met leidsels in zijn hand en een rendier dat een slee trekt (beschreven in Katanov (1890)). Van veel eerder (jonge steentijd) dateert de archeologische vondst van een graf in Siberië met daarin rendierbotten en delen van een rendierhoofdstel. Deze vondst, beschreven door Sosnovsky (1933) neemt Mirov echter minder serieus. Helskog (2011) concludeert dat het op basis van rotstekeningen in het Noorden van Noorwegen (ook gedateerd in de prehistorie) niet met zekerheid is vast te stellen of de in veekralen afgebeelde rendieren gedomesticeerde rendieren zijn. Clutton-Brock (2012) gaat op basis van rotstekeningen, gevonden op de grens van Mongolië en Siberië, uit van kuddes die 3.000 jaar geleden werden gehouden. Helland & Stokstad (2005) stellen dat in Noorwegen ieder geval al sinds het begin van de 18^{de} eeuw rendieren werden gehouden, wellicht al eerder. Datering van het gebruik van het rendier op basis van archeologische vondsten zou volgens Helskog & Indrelid (2011) eenduidiger kunnen op basis van DNA. DNA onderzoek aan gevonden rendierbotten in Noord Noorwegen levert echter geen bewijs dat lokale rendieren in dit gebied gebruikt zijn in een vorm van houderij (Bjørnstad et al. 2012). Wel ondersteunt dit onderzoek de overgang naar het hoeden van rendieren tijdens de late middeleeuwen.

Zeder (2012a) stelt dat het rendier gedomesticeerd is via de 'prey' route. Dat wordt ondersteund door Bjørklund (2013), die spreekt van een paradigmaverschuiving van jagen op, naar het houden van rendieren. Helskog (2011) geeft aan dat het rendier niet gemakkelijk te domesticeren is maar dat een symbiotische relatie tussen rendieren en mensen heeft geleid tot het houden van kleine kuddes. Volgens Clutton-Brock (2012) heeft het rendier juist wel de reputatie dat het één van de makkelijkst te domesticeren diersoorten is. Het is een sociaal, niet al te groot hoefdier met een vriendelijke aard dat aangetrokken werd door de mens vanwege de beschikbaarheid van zout en de aanwezigheid van

rook van de gestookte vuurtjes. Deze rook zou in de zomer helpen om de talrijke stekende insecten af te weren. Die verklaring lijkt plausibel. De Inuit in Mager (2012) geven aan dat zelfs de mensenschuwe kariboe soms de nabijheid van de mens verkiest boven de blootstelling aan stekende muggen. Het Europese rendier is op verschillende locaties, in de Sami-cultuur in Fennoscandiavië, maar ook in West-Rusland, onafhankelijk van elkaar gedomesticeerd (Roed et al. 2008). Dezelfde auteurs vonden eveneens aanwijzingen dat het niet ongebruikelijk was dat lokale rendierkuddes vermengden met wilde soortgenoten.

Vraag 5: Predisponerende factoren

Diamond (2002) noemt het rendier goed te domesticeren omdat deze voldoet aan de predisponerende kenmerken voor domesticatie (tabel 1). Het rendier is uit de familie der hertachtigen (*Cervidae*) de enige soort waarbinnen populaties een proces van domesticatie hebben ondergaan (Li et al. 2017). De dieren leven in grote sociale groepen, onderhouden onderling hiërarchische relaties, kennen geen partnervoorkeur, stieren zijn dominant over koeien totdat zij na de bronstperiode hun gewei hebben afgeworpen. Daarna zijn de koeien dominant tot het moment dat deze, nadat ze gekalfd hebben, eveneens hun gewei verliezen. Bronstige koeien zijn te herkennen aan hun gedrag en houding, direct na de geboorte vindt tussen koe en kalf hechting plaats waarbij het kalf door de koe wordt geaccepteerd, de kalveren zijn zelfredzaam, rendieren zijn generieke grazers en eten rendiermos, blad en paddenstoelen, ze zijn vriendelijk van aard, wennen gemakkelijk aan de omgang met de mens en raken niet snel verstoord door omgevingsfactoren.

Conclusie: Op basis van het bovenstaande concluderen wij dat in Europa van de soort rendier (*Rangifer tarandus*) een semi-gedomesticeerde ondersoort (*Rangifer tarandus tarandus*) bestaat, maar dat het rendier ten algemene geen gedomesticeerde soort is. Ook komt niet elk rendier van deze ondersoort per definitie voort uit een semi-gedomesticeerde populatie. In de taiga en toendra van Noord-Europa komen dieren met een domesticatie- en een wilde achtergrond naast elkaar voor, evenals mengvormen tussen beide. Bovendien worden rendieren in de regel niet in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden gehouden en vindt er geen gerichte selectie plaats.

Nemen we dus het rendier (*Rangifer tarandus*) als **soort** in ogenschouw, dan kan het rendier niet ten algemene als gedomesticeerd worden beschouwd. Evenwel kan niet worden uitgesloten dat er binnen de soort populaties zijn die wel een bepaalde mate van domesticatie hebben ondergaan. Uit voorgaande blijkt dat daar voldoende aanwijzingen voor zijn, maar ook dat de meeste rendierpopulaties niet aan de gestelde criteria voldoen en nooit gedomesticeerd zijn geweest.

We moeten ons realiseren dat dit ook bij andere soorten die genoemd worden in bijlage IV bij het Besluit houders van dieren het geval zal zijn, als bijvoorbeeld het konijn (*Oryctolagus cuniculus*), de bruine rat (*Rattus norvegicus*), het varken (*Sus scrofa*), de geit (*Capra hircus*) en het schaap (*Ovis aries*). Soort als criterium om wilde van gedomesticeerde dieren te onderscheiden, is naar onze overtuiging dan ook lastig bruikbaar. Niettemin is het evident dat er binnen de hierboven genoemde soorten, anders dan bij het rendier, talrijke populaties bestaan (o.a. rassen, stammen, foklijnen) die volgens het ontwikkelde beoordelingskader een sterke mate van domesticatie hebben ondergaan. Binnen diersoorten betreft het dus vooral **populaties** die meer of minder gedomesticeerd zijn. Wij geven daarom in overweging om binnen soorten onderscheid aan te brengen tussen gedomesticeerde (*forma domestica*) en niet-gedomesticeerde, wilde populaties die op basis van het door ons voorgestelde beoordelingskader van elkaar worden onderscheiden.

5 Specifieke welzijnsrisico's

Dierenwelzijn is de kwaliteit van leven zoals deze door het dier zelf wordt ervaren (Bracke et al. 1999). Het betreft het dier als individu dat een positieve staat van welzijn ervaart indien het de vrijheid heeft om normale, soorteigen gedragspatronen uit te voeren en het in staat is om adequaat te reageren op de uitdagingen die de heersende omstandigheden bieden (RDA 2018). In hoofdstuk 4 is geconcludeerd dat de zeboe is gedomesticeerd en dat van het rendier ondersoorten bestaan waarbinnen populaties semi-gedomesticeerd zijn.

Waar het nadelige gevolgen van inzet van dieren voor vermaak in reizende circussen en bij andere optredens betreft, zal de herkomst van dieren uit gedomesticeerde populaties deze nadelen substantieel verminderen. Een verminderde sensitiviteit en reactiviteit en een verhoogde stresstolerantie zorgen ervoor dat gedomesticeerde dieren ten algemene minder angstig zijn, beter kunnen omgaan met de nabijheid van mensen, met onrust en geluid en met de prikkels van (transport naar) een nieuwe omgeving. Daarmee zijn ze beter dan wilde dieren in staat om adequaat te reageren op de uitdagingen die de specifieke gebruiksccontext biedt. Naast een inschatting van de gevolgen voor beide diersoorten van ons zeeklimaat volgt in dit hoofdstuk een korte uitleg over habituatie en sensitivatie. Naast de omgang met prikkels in de specifieke omgeving lijkt klimaat voor deze diersoorten het meest relevant. Voor deze inschatting wordt gebruik gemaakt van informatie uit de verzamelde literatuur, er zijn in het kader van de opdracht geen gegevens verzameld aan gehouden zeboes of rendieren. Diergezondheidszorg, huisvesting en voeding zijn uiteraard eveneens van belang maar hebben een meer algemeen karakter en blijven hier daarom onbesproken.

5.1 Zeboe

De zeboe is fysiologisch aangepast aan een warm klimaat en wordt voornamelijk gehouden in regio's waar het klimaat vergelijkbaar is met het klimaat waar ze zijn gedomesticeerd (Feliuss et al. 2014; Turner 1980). In vergelijking met Europese runderen heeft de zeboe een groter zweetvermogen als gevolg van meer en grotere zweetklieren, een sneller transport van metabole warmte naar de huid als gevolg van betere weefselgeleiding en minder isolatie door de vacht (Behl et al. 2010). Howard et al. (2014) concludeert in een genoomstudie aan runderen dat warmte tolerante dieren daarentegen waarschijnlijk eerder last hebben van kou. Volgens Khounsy et al. (2012) ligt de thermo neutrale zone van *Bos taurus* tussen 2°C en 21°C en die van *Bos indicus* tussen 10°C en 27°C. Dit geeft het temperatuurbereik aan waarbij dieren geen extra energie besteden aan het op peil houden van de lichaamstemperatuur. Omgevingstemperatuur wordt bij rundvee door Kennedy et al. (2005) echter beschouwd als een slechte voorspeller van de energiebehoefte bij kou. Lengte en dichtheid van de beharing (isolatie) en luchtsnelheid en luchtvochtigheid spelen een belangrijke rol. Runderen, mits voorzien van voldoende ruwvoer, produceren met de vertering daarvan relatief veel warmte en zijn daardoor koude tolerant (Kennedy et al. 2005). Omdat het gebruik van de zeboe in reizende circussen en bij andere optredens in de regel zal plaatsvinden in afgesloten binnenruimtes met publiek, wordt de kans op hypothermie niet erg groot geacht. Met de huisvesting van zeboes buiten de optredens en tijdens transport is de stal- of buitentemperatuur een aandachtspunt. Voor het overige stelt een zeboe aan de houderij eisen die vergelijkbaar zijn met die voor het houden van gangbare melk- of vleesrunderen.

5.2 Rendier

Het rendier is fysiologisch aangepast aan een kouder klimaat, ondanks dat kunnen ze bij voldoende drinkwater goed tegen temperaturen tot 35°C (Soppela et al. 1986; Yousef & Luick 1972). Fletcher & Smith (2009) geven aan dat het sterftcijfer van geïmporteerde rendieren in zuid-Engeland erg hoog ligt. Zij wijten dit aan de 'highly gregarious migratory lifestyle in an arctic habitat' die voor rendieren

in Zuid-Engeland lastig valt te realiseren. Parasitaire infecties en mineralentekorten bleken vaak de oorzaak van chronische aandoeningen waarbij stress als belangrijke factor wordt genoemd. Ook de Farm Animal Welfare Committee (2013) waarschuwt in haar rapport tegen slecht management als oorzaak van welzijnsproblemen en benadrukt de speciale eisen die rendieren stellen aan de voeding en de houderijomgeving. Deze commissie stelt dat rendieren in Engeland vooral bedrijfsmatig worden gehouden, maar door onervaren houders. McSloy (2014) beweert dat door goed management veel aandoeningen bij rendieren in Engeland voorkomen kunnen worden. De geïmporteerde rendieren worden overigens als semi-gedomesticeerde dieren aangemerkt. Het is bekend dat bij het transport van semi-gedomesticeerde rendieren naar het slachthuis de nodige voorzichtigheid in acht moet worden genomen om te voorkomen dat dieren gestrest raken met als resultaat verwondingen, botbreuken en een slechte vleeskwiteit (Laaksonen et al. 2017; Rehbinden et al. 1982; Wiklund & Malmfors 2004).

5.3 Habituatie en sensitisatie

Of een gedomesticeerd dier is aangepast aan de omgeving wordt bepaald door de balans tussen habituatie en sensitisatie processen. Habituatie (gewenning) wordt als de eenvoudigste vorm van leren gezien. Habituatie wordt gedefinieerd als een afname van de gedragsreactie, anders dan door vermoeidheid, als gevolg van herhaalde blootstelling aan prikkels (Rankin et al. 2009). Het organisme leert daarmee om niet meer te reageren op prikkels omdat deze biologisch niet relevant zijn. De tegenhanger van habituatie is sensitisatie waarbij juist een versterking van de gedragsreactie op prikkels plaatsvindt.

Rankin et al. (2009) beschrijven tien karakteristieken van habituatie. In het kort wordt habituatie door hen als volgt gekenmerkt. Herhaalde toediening van een stimulus leidt tot een afname in gedragsreactie tot asymptotisch niveau; bij onthouding van de stimulus herstelt de gedragsreactie spontaan. Naarmate habituatie en herstel elkaar vaker afwisselen neemt de snelheid waarmee beide zich voltrekken toe. Ook bij verder gelijke omstandigheden neemt de snelheid waarmee de gedragsreactie verandert toe en wordt deze meer uitgesproken. Binnen een stimulusmodaliteit geldt: hoe minder intens de prikkel, des te sneller en/of meer uitgesproken de gedragsreactie afneemt. Zeer intense stimuli leveren niet altijd gedragsverandering op. Herhaalde stimulatie heeft een cumulatief effect, zelfs nadat de respons een asymptotisch niveau heeft bereikt. Dit kan daaropvolgend reacties veranderen, bijvoorbeeld door het begin van spontaan herstel te vertragen. Binnen dezelfde stimulusmodaliteit is de responsvermindering beperkt stimulus specifiek; blootstelling aan een andere stimulus resulteert in verdere verlaging van de respons op de oorspronkelijke stimulus. Tenslotte neemt bij herhaalde toediening van een contra-habituatie stimulus de effectiviteit ervan af. Rankin et al. (2009) benadrukken stimuluspecifiteit van gewenning en frequentie-afhankelijk spontaan herstel als twee manieren om gewenning te onderscheiden van aanpassing of vermoeidheid. Ook introduceren zij het begrip van langdurige gewenning, dat een duurzame herinnering aan gewenningstraining behelst.

Het zenuwstelsel evalueert voortdurend inkomende stimuli, filtert stimuli uit die niet belangrijk zijn en reageert op stimuli die signalen afgeven die relevant zijn voor de overleving van het organisme (Rankin et al. 2009). Habituatie en sensitisatie zijn fundamentele processen die de perceptie, de herinnering en het gedrag van dieren beïnvloeden, zeker in relatie met mensen en hun activiteiten (Reimers & Colman 2006). Price (1999) stelt dat habituatie één van de leervormen is waardoor dieren minder angstig worden voor mensen.

Door domesticatie worden dieren minder sensitief, minder reactief en minder actief. Habituatie aan nieuwe prikkels, zoals is aangetoond bij eenden (Desforgues & Wood-Gush 1975), zou (mede) hierdoor bij gedomesticeerde dieren sneller verlopen. Brubaker & Coss (2015) geven aan dat zebra's, anders dan paarden, niet volledig habitueren aan mensen waardoor ze niet te domesticeren zijn.

Dat een dier uit een gedomesticeerde populatie komt, garandeert dus niet dat het individu volledig is gehabitueerd aan de omstandigheden waaraan deze tijdens het optreden wordt blootgesteld. Ook in gedomesticeerde populaties kunnen er tussen individuele dieren aanzienlijke verschillen bestaan in sensitiviteit, reactiviteit en stresstolerantie (Koolhaas et al. 1999). Naast domesticatie van de populatie of soort, is habituatie voor het individuele dier van cruciaal belang om bij blootstelling aan

prikkels tijdens transport, in de circusomgeving, als gevolg van scheiden van soortgenoten of door de nabijheid van publiek te voorkomen dat het welzijn wordt aangetast. Of dit in voldoende mate is gebeurd is alleen af te lezen aan de gedrags- en stresssignalen die het dier in kwestie vertoont.

Literatuur

- Agnvall, B. et al., 2017. Is evolution of domestication driven by tameness? A selective review with focus on chickens. *Applied Animal Behaviour Science*. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168159117302563>.
- Ajmone-Marsan, P., Garcia, J.F. & Lenstra, J.A., 2010. On the origin of cattle: How aurochs became cattle and colonized the world. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 19(4), pp.148–157. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1002/evan.20267>.
- Albert, F.W. et al., 2012. A Comparison of Brain Gene Expression Levels in Domesticated and Wild Animals. *PLOS Genetics*, 8(9), p.e1002962. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002962>.
- Albiach-Serrano, A. et al., 2012. The effect of domestication and ontogeny in swine cognition (*Sus scrofa scrofa* and *S. s. domestica*). *Applied Animal Behaviour Science*, 141, pp.25–35.
- Alves, R.R.N., 2016. Domestication of Animals. In U. P. Albuquerque & R. R. N. Alves, eds. *Introduction to Ethnobiology*. Springer International Publishing Switzerland 2016, pp. 221–225.
- Barre, H. et al., 2001. *The welfare of animals kept for fur production.*, Available at: <http://www.cabdirect.org/abstracts/20083100866.html>.
- Beery, A.K. & Francis, D.D., 2011. Neuroscience and Biobehavioral Reviews Adaptive significance of natural variations in maternal care in rats : A translational perspective. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 35(7), pp.1552–1561. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.03.012>.
- Behl, R., Behl, J. & Joshi, B.K., 2010. Heat tolerance mechanisms in cattle - status in zebu cattle: a review. *Indian Journal of Animal Science*, 80(9), pp.1–12. Available at: <http://epubs.icar.org.in/ejournal/index.php/IJAnS/article/view/893>.
- Bélteky, J. et al., 2018. Epigenetics and early domestication: Differences in hypothalamic DNA methylation between red junglefowl divergently selected for high or low fear of humans. *Genetics Selection Evolution*, 50(1), pp.1–10. Available at: <https://doi.org/10.1186/s12711-018-0384-z>.
- Belyaev, D.K., 1979. Destabilizing selection as a factor in domestication. *J. Hered.*, 70, pp.301–308.
- Belyaev, D.K., Plyusnina, I.Z. & Trut, L.N., 1985. Domestication in the silver fox (*Vulpes fulvus* Desm): Changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization. *Applied Animal Behaviour Science*, 13(4), pp.359–370.
- Bidau, C.J., 2009. Domestication through the Centuries: Darwin's Ideas and Dmitry Belyaev's Long-Term Experiment in Silver Foxes. *Gayana (Concepción)*, 73(Suplemento), pp.55–72.
- Bjørklund, I., 2013. Domestication, Reindeer Husbandry and the Development of Sámi Pastoralism. *Acta Borealia*, 30(2), pp.174–189. Available at: <http://dx.doi.org/10.1080/08003831.2013.847676>.
- Bjørnstad, G. et al., 2012. Ancient DNA reveals a major genetic change during the transition from hunting economy to reindeer husbandry in northern Scandinavia. *Journal of Archaeological Science*, 39(1), pp.102–108. Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0305440311003244>.
- Blomqvist, L., 2011. *European Studbook for Forest Reindeer, Rangifer tarandus fennicus*, 2011 L. Blomqvist, ed., Nunnebostrand, Sweden: Nordens Ark. Available at: <http://www.nordensark.se>.
- Bocquet-Appel, J., 2011. When the World's Population Took Off: The Springboard of the Neolithic Demographic Transition. *Science*, 333(6042), p.560 LP-561. Available at: <http://science.sciencemag.org/content/333/6042/560.abstract>.
- Bohacek, J. & Mansuy, I.M., 2015. Molecular insights into transgenerational non-genetic inheritance of acquired behaviours. *Nature Reviews Genetics*, 16(11), pp.641–652. Available at: <http://dx.doi.org/10.1038/nrg3964>.
- Boice, R., 1973. Domestication. *Psychological Bulletin*, 80(3), pp.215–230. Available at: <http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=pdh&AN=1974-04764-001&site=ehost-live>.
- Bökönyi, S., 1989. Definitions of animal domestication. In J. Clutton-Brock, ed. *The Walking Larder. Patterns of Domestication, Pastoralism, and Predation*. London: Unwin Hyman, pp. 24–27. Available at: [https://books.google.nl/books?id=HRohBQAAQBAJ&pg=PA30&lpg=PA30&dq=Bökönyi,+S.+\(1989\).+Definitions+of+animal+domestication.&source=bl&ots=2nb2UZkYz0&sig=-JiQ6JdaCa-aoyJAQDN0x06NBeM&hl=nl&sa=X&ved=0ahUKEWjAq_L__p_ZAhUF1RQKHdh7AUMQ6AEINDAA#v=onepage&q=Bökönyi](https://books.google.nl/books?id=HRohBQAAQBAJ&pg=PA30&lpg=PA30&dq=Bökönyi,+S.+(1989).+Definitions+of+animal+domestication.&source=bl&ots=2nb2UZkYz0&sig=-JiQ6JdaCa-aoyJAQDN0x06NBeM&hl=nl&sa=X&ved=0ahUKEWjAq_L__p_ZAhUF1RQKHdh7AUMQ6AEINDAA#v=onepage&q=Bökönyi).
- Bosse, M., 2015. *The hybrid nature of pig genomes*, Wageningen: PhD thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.
- Bracke, M.B.M., Spruijt, B.M. & Metz, J.H.M., 1999. Overall animal welfare reviewed. Part 3: Welfare assessment based on needs and supported by expert opinion. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 47, pp.307–322.

- Bradley, D.G. et al., 1998. Genetics and domestic cattle origins. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 6(3), pp.79–86. Available at: [http://dx.doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1998\)6:3%3C79::AID-EVAN2%3E3.0.CO](http://dx.doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1998)6:3%3C79::AID-EVAN2%3E3.0.CO).
- Brothwell, D.R., 1975. Salvaging the term “domestication” for certain types of man-animal relationship: the possible value of an eight-point scoring system. *Journal of Archaeological Science*, 2(4), pp.397–400. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0305440375900126>.
- Brubaker, A.S. & Coss, R.G., 2015. Evolutionary constraints on equid domestication: Comparison of flight initiation distances of wild horses (*Equus caballus ferus*) and plains zebras (*Equus quagga*). *Journal of Comparative Psychology*, 129(4), pp.366–376. Available at: <http://doi.apa.org/getdoi.cfm?doi=10.1037/a0039677>.
- Canavez, F.C. et al., 2012. Genome Sequence and Assembly of *Bos indicus*. *Journal of Heredity*, 103(3), pp.342–348. Available at: <http://dx.doi.org/10.1093/jhered/esr153>.
- Carneiro, M. et al., 2014. Rabbit genome analysis reveals a polygenic basis for phenotypic change during domestication. *Science*, 345(6200), p.1074 LP-1079. Available at: <http://science.sciencemag.org/content/345/6200/1074.abstract>.
- Castle, W.E., 1947. The domestication of the rat. *Genetics*, 33(1935), pp.252–254.
- Childe, V.G., 1936. *Man makes himself* druk 2003., The new American library.
- Clinchy, M. et al., 2004. Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1556), pp.2473–2479. Available at: <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2004.2913>.
- Clutton-Brock, J., 1999. *A Natural History of Domesticated Mammals* second edi.,
- Clutton-Brock, J., 2012. *Animals as domesticates: a world view through history*, East Lansing, MI: Michigan State University Press.
- Clutton-Brock, J., 1981. *Domesticated Animals from Early Times.*,
- Clutton-Brock, J., 1992. The process of domestication. *Mammal Review*, 22(2), pp.79–85. Available at: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2907.1992.tb00122.x>.
- Creel, S. et al., 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science*, 315(5814), p.960.
- Darwin, C.M.A., 1868. *Animals and plants under domestication* 1st editio.,
- Darwin, C.M.A., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, New York: Philisophical Library.
- Dekel, Y. et al., 2017. Mammal domestication and the symbiotic spectrum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(27), p.E5280 LP-E5280. Available at: <http://www.pnas.org/content/114/27/E5280.abstract>.
- Desforges, M.F. & Wood-Gush, D.G.M., 1975. A behavioural comparison of domestic and mallard ducks. Habituation and flight reactions. *Animal Behaviour*, 23(PART 3), pp.692–697.
- Diamond, J., 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, 418, p.700. Available at: <http://dx.doi.org/10.1038/nature01019>.
- Diamond, J., 2012. The Local Origins of Domestication. In A. B. Damania et al., eds. *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 9–18. Available at: <https://www.cambridge.org/core/books/biodiversity-in-agriculture/local-origins-of-domestication/B91349F8F37E1DA442CC73D2B9424D83>.
- Dobney, K. & Larson, G., 2006. Genetics and animal domestication: new windows on an elusive process. *Journal of Zoology*, 269(2), pp.261–271. Available at: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00042.x>.
- Dugatkin, L.A. & Trut, L.N., 2017. *How to Tame a Fox (and Build a Dog): Visionary Scientists and a Siberian Tale of Jump-Started Evolution*, Available at: <http://www.press.uchicago.edu.ezproxy.library.wur.nl/ucp/books/book/chicago/H/bo25568406.html>.
- Ericsson, M. et al., 2014. Domestication effects on behavioural and hormonal responses to acute stress in chickens. *Physiology & Behavior*, 133, pp.161–169. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0031938414003011>.
- Fallahsharoudi, A. et al., 2017. QTL mapping of stress related gene expression in a cross between domesticated chickens and ancestral red junglefowl. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 446, pp.52–58. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0303720717300904>.
- Famula, T.R., 2014. Domestication of Animals. In *Encyclopedia of Agriculture and Food Systems*. Oxford: 2014 Elsevier Inc., pp. 462–473. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780444525123002308>.
- Farm Animal Welfare Committee, 2013. *Opinion on the welfare of farmed and park deer*, Londen, UK. Available at: www.defra.gov.uk/fawc.
- Faure, J.M. & Mills, A.D., 2014. Chapter 8 – Improving the Adaptability of Animals by Selection. In *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*. pp. 291–316.
- Felius, M. et al., 2011. On the Breeds of Cattle—Historic and Current Classifications. *Diversity*, 3(4), pp.660–

692. Available at: <http://www.mdpi.com/1424-2818/3/4/660>.
- Felius, M. et al., 2014. On the History of Cattle Genetic Resources. *Diversity*, 6(4).
- Felius, M., 1996. *Rundvee - Rassen van de wereld* tweede dru., Doetinchem: Misset Uitgeverij bv.
- Finstad, G. et al., 2007. Feeding soy or fish meal to Alaskan reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) – effects on animal performance and meat quality. *Rangifer*, 27(1), pp.59–76. Available at: <http://septentrio.uit.no/index.php/rangifer/article/view/190>.
- Fletcher, J. & Smith, T., 2009. Plight of imported reindeer discussed at Veterinary Deer Society conference. *Veterinary Record*, 164(20), p.609. Available at: <http://veterinaryrecord.bmj.com/cgi/doi/10.1136/vr.164.20.609>.
- Francis, R.C., 2015. *Domesticated : evolution in a man-made world*, New York: W.W. Norton & Company.
- Frantz, L.A.F. et al., 2015. Evidence of long-term gene flow and selection during domestication from analyses of Eurasian wild and domestic pig genomes. *Nature Genetics*, 47(10), pp.1141–1148. Available at: <http://dx.doi.org/10.1038/ng.3394>.
- Frid, A. & Dill, L.M., 2002. Human-caused disturbance as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6(1), p.11. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23966595> <http://www.jstor.org/stable/3802692> <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23569297>.
- Fuller, D.Q., 2010. An emerging paradigm shift in the origins of agriculture. *General Anthropology*, 17(2), pp.1–12. Available at: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1939-3466.2010.00010.x>.
- Galibert, F. et al., 2011. Toward understanding dog evolutionary and domestication history. *Comptes Rendus - Biologies*, 334(3), pp.190–196.
- Gaunitz, C. et al., 2018. Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses. *Science*. Available at: <http://science.sciencemag.org/content/early/2018/02/21/science.aao3297.abstract>.
- Gentry, A., Clutton-Brock, J. & Groves, C.P., 2004. The naming of wild animal species and their domestic derivatives. *Journal of Archaeological Science*, 31(5), pp.645–651. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0305440303001638>.
- Gjølstein, H. et al., 2005. Moderne melkereinndrift - utfordringer for næringen. *Rangifer Report*, 10, pp.59–68.
- Gogoleva, S.S. et al., 2011. Explosive vocal activity for attracting human attention is related to domestication in silver fox. *Behavioural Processes*, 86(2), pp.216–221. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0376635710002949>.
- Gordon, B., 2003. Rangifer and man: An ancient relationship. *Rangifer*, 23(5), p.15. Available at: <http://www.ub.uit.no/baser/septentrio/index.php/rangifer/article/view/1651>.
- Groeneveld, L.F. et al., 2010. Genetic diversity in farm animals – a review. *Animal Genetics*, 41, pp.6–31. Available at: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2052.2010.02038.x>.
- Gunn, A., 2016. Rangifer tarandus. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. Available at: <http://www.iucnredlist.org/details/29742/0> [Accessed March 22, 2018].
- Gupta, A.K., 2004. Origin of agriculture and domestication of plants and animals linked to early Holocene climate amelioration. *Current Science*, 87(1), pp.54–59.
- Hale, E.B., 1969. Domestication and the evolution of behaviour. In E. S. . Hafez, ed. *The Behaviour of Domestic Animals*. Londen: Baillière, Tindall and Cassell, pp. 22–42. Available at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19710101314>.
- Hekman, J.P. et al., 2018. Anterior Pituitary Transcriptome Suggests Differences in ACTH Release in Tame and Aggressive Foxes. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 8(3), pp.859–873. Available at: <http://www.g3journal.org/content/8/3/859> [Accessed March 14, 2018].
- Helland, G.E. & Stokstad, J., 2005. The reindeer companies of southern Norway: Natural resources, husbandry, prerogatives and challenges (Article in Norwegian and in English). , 10(10), pp.51–53.
- Helskog, K., 2011. Reindeer corrals 4700–4200 BC: Myth or reality? *Quaternary International TA* -, 238(1), pp.25–34.
- Helskog, K. & Indrelid, S., 2011. Humans and reindeer. *Quaternary International*, 238(1–2), pp.1–3.
- Howard, J.T. et al., 2014. Beef cattle body temperature during climatic stress: A genome-wide association study. *International Journal of Biometeorology*, 58(7), pp.1665–1672.
- Ingold, T., 1988. *Hunters pastoralists and ranchers: reindeer economies and their transformations* first publ. G. Goody, ed., Cambridge: Cambridge University Press.
- Iversen, E., 1995. The domestication of the African elephant. *Pachyderm*, (20), pp.65–68.
- Jablonska, E. & Raz, G., 2009. Transgenerational Epigenetic Inheritance: Prevalence, Mechanisms, and Implications for the Study of Heredity and Evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 84(2), pp.131–176. Available at: <http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/598822>.
- Jensen, P., 2014a. Behavior Genetics and the Domestication of Animals. *Annual Review of Animal Biosciences*, 2(1), pp.85–104. Available at: <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-022513-114135>.
- Jensen, P., 2014. Behaviour epigenetics - The connection between environment, stress and welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 157, pp.1–7. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.applanim.2014.02.009>.

- Jensen, P., 2010. Domestication, selection, behaviour and welfare of animals - genetic mechanisms for rapid responses. *Animal Welfare*, 19(S), pp.7–9.
- Jensen, P. & Wright, D., 2014. Chapter 2 – Behavioral Genetics and Animal Domestication. In *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*. pp. 41–79.
- Johnson, J.L. et al., 2015. Genotyping-by-sequencing (GBS) detects genetic structure and confirms behavioral QTL in tame and aggressive foxes (*Vulpes vulpes*). *PLoS ONE*, 10(6), pp.1–22.
- Kaiser, S., Hennessy, M.B. & Sachser, N., 2015. Domestication affects the structure, development and stability of biobehavioural profiles. *Frontiers in Zoology*, 12(1), p.S19. Available at: <https://doi.org/10.1186/1742-9994-12-S1-S19>.
- Katanov, N.T., 1890. A Journey to the Karagases in 1890 (In Russian). *Zapiski Imp. Russ. Ob. Otdel Etnogr.*, 17, pp.133–230.
- Kautto, A.H., Vågsholm, I. & Niskanen, R., 2017. Meat inspection of reindeer – a rich source of data for monitoring food safety and animal and environmental health in Sweden. *Infection Ecology & Epidemiology*, 7(1), p.1340695. Available at: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/20008686.2017.1340695>.
- Kennedy, A.D. et al., 2005. Effect of once daily 5-h or 10-h cold-exposures on body temperature and resting heat production of beef cattle. *Canadian Journal of Animal Science*, 85(2), pp.177–183. Available at: <https://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-24044461437&partnerID=40&md5=3bf628cd8af53650b582d8aff1eae900>.
- Khounsy, S. et al., 2012. Significant mortality of large ruminants due to hypothermia in northern and central Lao PDR. *Tropical Animal Health and Production*, 44(4), pp.835–842.
- Konarzewski, M., 2014. Meat Animals, Origin and Domestication. In M. Dikeman & C. B. T.-E. of M. S. (Second E. Devine, eds. *Encyclopedia of meat sciences*. Oxford: Academic Press, pp. 357–362. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123847317001847>.
- Koolhaas, J.M. et al., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23(7), pp.925–935. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0149763499000263>.
- Krzywinski, A., Keller, M. & Krzywinska, K., 2009. New methods for preservation of genetic diversity of black grouse, *Tetrao tetrix*: Preliminary results. *Folia Zoologica*, 58(2), pp.150–158.
- Kukekova, A.V. et al., 2008. Measurement of segregating behaviors in experimental silver fox pedigrees. *Behavior genetics*, 38(2), pp.185–194. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2374754/>.
- Laaksonen, S. et al., 2017. Is transport distance correlated with animal welfare and carcass quality of reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*)? *Acta Veterinaria Scandinavica*, 59(1), pp.1–8.
- Larson, G., Piperno, D.R., Allaby, R.G., Purugganan, M.D., Andersson, L., Arroyo-Kalin, M., Barton, L., Climer Vigueira, C., et al., 2014. Current perspectives and the future of domestication studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(17), p.6139 LP-6146. Available at: <http://www.jstor.org.ezproxy.library.wur.nl/stable/23772467>.
- Larson, G., Piperno, D.R., Allaby, R.G., Purugganan, M.D., Andersson, L., Arroyo-Kalin, M., Barton, L., Vigueira, C.C., et al., 2014. Current perspectives and the future of domestication studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(17), pp.6139–6146. Available at: <http://www.jstor.org.ezproxy.library.wur.nl/stable/23772467>.
- Larson, G. & Burger, J., 2013. A population genetics view of animal domestication. *Trends in Genetics*, 29(4), pp.197–205. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168952513000152>.
- Larson, G. & Fuller, D.Q., 2014. The Evolution of Animal Domestication. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), pp.115–136. Available at: <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135813>.
- Laufer, B., 1917. The Reindeer and its Domestication. *Anthrop. Assoc. Mem.*, 4, pp.91–147.
- Leach, H.M., 2003. Human Domestication Reconsidered. *Current Anthropology*, 44(3), pp.349–368. Available at: <http://www.jstor.org/stable/10.1086/368119>.
- Leena, K. et al., 2001. Lactate-transport activity in RBCs of trained and untrained individuals from four racing species. *Am J Physiol Regulatory Integrative Comp Physiol*, 281, pp.R19–R24.
- Li, Z. et al., 2017. Draft genome of the Reindeer (*Rangifer tarandus*). *GigaScience*, (March), pp.1–5. Available at: <http://academic.oup.com/gigascience/article/doi/10.1093/gigascience/gix102/4562806>.
- Lickliter, R. & Ness, J.W., 1990. Domestication and comparative psychology: Status and strategy. *Journal of Comparative Psychology*, 104(3), pp.211–218. Available at: <http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=pdh&AN=1991-00362-001&site=ehost-live>.
- MacHugh, D.E., Larson, G. & Orlando, L., 2017. Taming the Past: Ancient DNA and the Study of Animal Domestication. *Annual Review of Animal Biosciences*, 5(1), pp.329–351. Available at: <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-animal-022516-022747>.
- Mager, K.H., 2012. Population structure and hybridization of Alaskan caribou and reindeer: Integrating

- genetics and local knowledge. *ProQuest Dissertations and Theses*, p.215. Available at: http://sfx.scholarsportal.info/guelph/docview/1086328486?accountid=11233%250Ahttp://sfx.scholarsportal.info/guelph?url_ver=Z39.88-2004&rft_val_fmt=info:ofi/fmt:kev:mtx:dissertation&genre=dissertations+%2526+theses&sid=ProQ:ProQuest+Dissertations+%2526+Theses+A%25.
- Maksimov, A.N., 1928. Origin of Reindeer Husbandry (In Russian). *Inst. Istorii. Ucheniie Zapiski.*, 3, p.37.
- Marom, N. & Bar-Oz, G., 2013. The Prey Pathway: A Regional History of Cattle (*Bos taurus*) and Pig (*Sus scrofa*) Domestication in the Northern Jordan Valley, Israel M. D. Petraglia, ed. *PLoS ONE*, 8(2), p.e55958. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3566106/>.
- Marshall, F.B. et al., 2014. Evaluating the roles of directed breeding and gene flow in animal domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(17), pp.6153–6158. Available at: <http://www.jstor.org/stable/23772469>.
- McSloy, A., 2014. Basic veterinary management of reindeer. *In Practice*, 36(10), pp.495–500.
- Mirov, N.T., 1945. Notes on the Domestication of Reindeer. *American Anthropologist*, 47(3), pp.393–408. Available at: <http://www.jstor.org.ezproxy.library.wur.nl/stable/662759>.
- Moss, R., 1983. Gut Size , Body Weight , and Digestion of Winter Foods by Grouse and Ptarmigan. *The Condor*, 85(2), pp.185–193.
- Naik, S.N., 1978. Origin and domestication of Zebu cattle (*Bos indicus*). *Journal of Human Evolution*, 7(1), pp.23–30. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0047248478800323>.
- Naumenko, E.V. et al., 1989. Behavior, adrenocortical activity, and brain monoamines in Norway rats selected for reduced aggressiveness towards man. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 33(1), pp.85–91. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0091305789904346>.
- Newberry, R.C. & Wood-Gush, D.G.M., 1988. Development of some behavior patterns in piglets under semi-natural condition.pdf. *Anim. Prod.*, 46, pp.103–109.
- O'Regan, H.J. & Kitchener, A.C., 2005. The effects of captivity on the morphology of captive, domesticated and feral mammals. *Mammal Review*, 35(3–4), pp.215–230. Available at: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00070.x>.
- van Oortmerssen, G.A. & Bakker, T.C., 1981. Artificial selection for short and long attack latencies in wild *Mus musculus domesticus*. *Behavior Genetics*, 11(2), pp.115–126.
- Peplow, M., 2004. Lab rats go wild in Oxfordshire. *Nature News*. Available at: <https://www.nature.com/news/1998/040202/full/news040202-2.html> [Accessed March 26, 2018].
- Price, E.O., 2002. *Animal domestication and behavior* E. O. Price, ed., CABI publishing. Available at: <https://www.cabi.org/cabebooks/ebook/20023187189>.
- Price, E.O., 1984. Behavioral aspects of animal domestication. *The Quarterly Review of Biology*, 59(1), pp.1–32.
- Price, E.O., 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science*, 65(3), pp.245–271. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168159199000878>.
- Price, E.O. & King, J.A., 1968. Domestication and adaptation. In *Adaptation of domestic animals*. Philadelphia: Lea & Febiger, pp. 34–45.
- Rankin, C.H. et al., 2009. Habituation revisited: An updated and revised description of the behavioral characteristics of habituation. *Neurobiology of Learning and Memory*, 92(2), pp.135–138.
- Rauw, W.M. et al., 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livestock Production Science*, 56(1), p.15.
- RDA, 2018 (in press). *Denkkader Dierenwelzijn*, Raad voor Dierenaangelegenheden, Den Haag.
- Rege, J.E.O. et al., 2001. Breeding strategies for Kenyan zebu. In *Zebu cattle of Kenya: Uses, performance, farmer preferences, measures of genetic diversity and options for improved use*. Nairobi, Kenya: ILRI (International Livestock Research Institute), p. 103.
- Reh binder, C., Edqvist, L.E. & Lundström, K., 1982. A field study of management stress in reindeer (*Rangifer tarandus*). *Rangifer*, 2(2), pp.2–21.
- Reimers, E. et al., 2014. Activity patterns in reindeer with domestic vs. wild ancestry. *Applied Animal Behaviour Science*, 150, pp.74–84. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.applanim.2013.10.010>.
- Reimers, E. & Colman, J., 2006. Reindeer and caribou (*Rangifer tarandus*) response towards human activities. *Rangifer*, 26(2), pp.55–71.
- Renn, J., 2015. From the History of Science to the History of Knowledge – and Back. *Centaurus*, 57(1), pp.37–53. Available at: <http://dx.doi.org/10.1111/1600-0498.12075>.
- Roed, K.H. et al., 2008. Genetic Analyses Reveal Independent Domestication Origins of Eurasian Reindeer. *Proceedings: Biological Sciences*, 275(1645), pp.1849–1855. Available at: <http://www.jstor.org.ezproxy.library.wur.nl/stable/25249737>.
- Røed, K.H. et al., 2014. Ancient DNA reveals prehistoric habitat fragmentation and recent domestic introgression into native wild reindeer. *Conservation Genetics*, 15(5), pp.1137–1149. Available at: <http://www.iucnredlist.org/details/29742/0>.

- Sánchez-Villagra, M.R. et al., 2017. On the lack of a universal pattern associated with mammalian domestication: differences in skull growth trajectories across phylogeny. *Royal Society Open Science*, 4(10), p.170876. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5666271/>.
- Sánchez-Villagra, M.R., Geiger, M. & Schneider, R.A., 2016. The taming of the neural crest: a developmental perspective on the origins of morphological covariation in domesticated mammals. *Royal Society Open Science*, 3(6), p.160107. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4929905/>.
- Sandøe, P. et al., 2017. The burden of domestication: A representative study of welfare in privately owned cats in Denmark. *Animal Welfare*, 26(1), pp.1–10.
- Scheu, A., 2017. Neolithic animal domestication as seen from ancient DNA. *Quaternary International*. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1040618216306735>.
- Schulbiologiezentrum Zooschule Hannover, Rentier. *Tiere im Zoo Hannover*, pp.1–4. Available at: www.zooschule-hannover.de.
- Semenov-Tian-Shanskii, O.I., 1972. The status of wild reindeer in the USSR, especially the Kola Peninsula. In J. R. Luick et al., eds. *First international reindeer and caribou symposium*. Biological papers of the university of Alaska, pp. 155–161.
- Sheriff, M.J., Krebs, C.J. & Boonstra, R., 2009. The sensitive hare: Sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology*, 78(6), pp.1249–1258.
- Siivonen, L., 1972. New results on the history and taxonomy of the mountain, forest and domestic reindeer in Northern Europe. In J. R. Luick et al., eds. *First international reindeer and caribou symposium*. Biological papers of the university of Alaska, pp. 33–40.
- Simoës-Costa, M. & Bronner, M.E., 2015. Establishing neural crest identity: a gene regulatory recipe. *Development*, 142(2), pp.242–257. Available at: <http://dev.biologists.org/cgi/doi/10.1242/dev.105445>.
- Smith, B.D., 2015. A Comparison of Niche Construction Theory and Diet Breadth Models as Explanatory Frameworks for the Initial Domestication of Plants and Animals. *Journal of Archaeological Research*, 23(3), pp.215–262. Available at: <http://dx.doi.org/10.1007/s10814-015-9081-4>.
- Song, S. et al., 2017. Ancient European dog genomes reveal continuity since the Early Neolithic. *Nature Communications*, 8(16082), pp.1–11.
- Soppela, P., Nieminen, M. & Timisjärvi, J., 1986. Thermoregulation in reindeer. *Rangifer*, (1), pp.273–278. Available at: <http://septentrio.uit.no/index.php/rangifer/article/view/659>.
- Sosnovsky, G.P., 1933. Ancient Traces of Animal Husbandry in the Baikal region (In Russian). *Izv. Gosud. Akad. Istorii Mater. Cultur.*, 100.
- Stankowich, T., 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 141(9), pp.2159–2173.
- Starling, A.E., 1991. Captive breeding and release. *Ornis Scandinavia*, 22(3), pp.255–257.
- Stolba, A. & Wood-Gush, D.G.M., 1989. The behaviour of pigs in a semi-natural environment. *Animal Production*, 48(2), pp.419–425.
- Sulkava, S. & Helle, T., 1972. Range ecology of the domesticated reindeer in the finnish coniferous forest area ... In J. R. Luick et al., eds. *First international reindeer and caribou symposium*. Biological papers of the university of Alaska, pp. 308–315.
- Summers, J.F. et al., 2010a. Inherited defects in pedigree dogs. Part 2: Disorders that are not related to breed standards. *Veterinary Journal*, 183(1), pp.39–45. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tvjl.2009.08.033>.
- Summers, J.F. et al., 2010b. Inherited defects in pedigree dogs. Part 2: Disorders that are not related to breed standards. *Veterinary Journal*, 183(1), pp.39–45. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tvjl.2009.11.002>.
- Suominen, O. & Olofsson, J., 2000. Impacts of semi-domesticated reindeer on structure of tundra and forest communities in Fennoscandia: a review. *Annales Zoologici Fennici*, 37(4), pp.233–249. Available at: <http://www.jstor.org.ezproxy.library.wur.nl/stable/23735717>.
- Trut, L.N., 1999. Early Canid Domestication: The Farm-Fox Experiment. *American Scientist*, 87(2), p.160. Available at: <http://www.americanscientist.org/issues/feature/1999/2/early-canid-domestication-the-farm-fox-experiment>.
- Trut, L.N., 1998. The evolutionary concept of destabilizing selection: status quo In commemoration of D. K. Belyaev. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 115(1–6), pp.415–431. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1439-0388.1998.tb00364.x>.
- Trut, L.N., Naumenko, E.V. & Belyaev, D.K., 1972. Change in pituitary-adrenal function of silver foxes under selection for domestication. *Genetica (Russian)*, 5, pp.35–43.
- Trut, L.N., Oskina, I. & Kharlamova, A., 2009. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *BioEssays: news and reviews in molecular, cellular and developmental biology*, 31(3), pp.349–360. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2763232/>.
- Turner, J.W., 1980. Genetic and biological aspects of Zebu adaptability. *Journal of animal science*, 50(6), pp.1201–5. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7400061>.

- Uerpmann, H.P., 2008. Animal domestication. In D. M. B. T.-E. of A. Pearsall, ed. New York: Academic Press, pp. 434–445. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123739629000807>.
- Vigne, J., 2011. The origins of animal domestication and husbandry: A major change in the history of humanity and the biosphere. *Comptes Rendus Biologies*, 334(3), pp.171–181. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1631069110002982>.
- Vogt, G., 2017. Facilitation of environmental adaptation and evolution by epigenetic phenotype variation: insights from clonal, invasive, polyploid, and domesticated animals. *Environmental Epigenetics*, 3(1), p.dvx002-dvx002. Available at: <http://dx.doi.org/10.1093/eep/dvx002>.
- Weaver, I.C.G., 2007. Epigenetic programming by maternal behavior and pharmacological intervention - Nature versus nurture: Let's call the whole thing off. *Epigenetics*, 2(1), pp.22–28.
- Wiener, P. & Wilkinson, S., 2011. Deciphering the genetic basis of animal domestication. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1722), p.3161 LP-3170. Available at: <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/278/1722/3161.abstract>.
- Wiklund, E. & Malmfors, G., 2004. The effects of pre-slaughter handling on reindeer meat quality- a review. *Animal Breeding Abstracts*, 72(1), p.1N–6N.
- Wilkins, A.S., Wrangham, R.W. & Fitch, W.T., 2014. The “domestication syndrome” in mammals: A unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics. *Genetics*, 197(3), pp.795–808.
- Wilson, D. E. and Reeder, D.M., 2005. Mammal Species of the World. , p.2142. Available at: <http://www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/browse.asp?id=14200687>.
- Wright, D., 2015. The genetic architecture of domestication in animals. *Bioinformatics and Biology Insights*, 9(S4), pp.11–20.
- Yousef, M.K. & Luick, J.R., 1972. Responses of reindeer, Rangifer tarandus, to Heat Stress. In J. R. Luick et al., eds. *First international reindeer and caribou symposium*. Biological papers of the university of Alaska, pp. 360–367.
- Zanette, L.Y. et al., 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science*, 334(December), pp.1398–1401.
- Zeder, M.A., 2006. Central questions in the domestication of plants and animals. *Evolutionary Anthropology*, 15(3), pp.105–117.
- Zeder, M.A., 2015. Core questions in domestication research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(11), pp.3191–3198. Available at: <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1501711112>.
- Zeder, M.A., 2012a. Pathways to Animal Domestication. In A. B. Damania et al., eds. *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 227–259. Available at: <https://www.cambridge.org/core/books/biodiversity-in-agriculture/pathways-to-animal-domestication/AD7F1BCDA885407E5D224F86F0E07E5B>.
- Zeder, M.A., 2012b. The domestication of animals. *Journal of Anthropological Research*, 68(2), pp.161–190. Available at: <http://www.jstor.org.ezproxy.library.wur.nl/stable/23264664>.

Bijlage 1 Caleidoscoop van begrippen

Oorspronkelijk citaat	Kernelementen (in NL)	Bron
<p>I shall in this volume treat, as fully as my materials permit, the whole subject of variation under domestication. We may thus hope to obtain some light, little though it be, on the causes of variability, - on the laws which govern it, such as the direct action of climate and food, the effects of use and disuse, and of correlation of growth, - and on the amount of change to which domesticated organisms are liable. ..</p> <p>We can further understand how it is that domestic races of animals and cultivated races of plants often exhibit an abnormal character, as compared with natural species; for they have been modified not for their own benefit, but for that of man.... But it may be urged, granting that organic beings in a state of nature present some variaties, - that their organization is in some slight degree plastic; granting that many animals and plants have varied greatly under domestication, and that man by his power of selection has gone on accumulating such variations until he has made strongly marked and firmly inherited races; granting all this, how, it may be asked, have species races in a state of nature? ..</p> <p>. selection does nothing without variability, and this depends in some manner on the action of the surrounding circumstances on the organism.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • variatie aanwezig waarop selectie kan plaats vinden • selectie door de mens • selectie door klimaat, voedsel, gebruik • samenhang met groei • modificaties in het voordeel van de mens • organisatie van biologische wezens is in beperkte mate plastisch 	(Darwin 1868)
<p><u>Darwin</u> implies that domestication (a) is more than taming; it includes breeding in captivity (b) is goal oriented, probably for economic reasons by man; (c) is effected unconsciously for fecundity; (d) results in disuse of naturally adapted parts such as wings or long legs, and thus causes their atrophy or stunting; (e) brings abnormalities which benefit man; (f) is facilitated by subjugation to man the domesticator; (g) brings a greater variation of morphology,</p>	<ul style="list-style-type: none"> • meer dan temmen • fokken in gevangenschap • doelgericht, waarschijnlijk baatzuchtig • onbewust effect op vruchtbaarheid • resulteert in onbruik van natuurlijk aangepaste lichaamsdelen (vleugels, poten) waardoor atrofie of groeiachterstand ontstaat • brengt afwijkingen teweeg die de mens ten goede komen 	Darwin volgens (Boice 1973)

indeed a greater plasticity and educability of the organism.	<ul style="list-style-type: none"> • wordt vergemakkelijkt door onderwerping aan de mens • vergroot de morfologische variatie, de plasticiteit en het leervermogen 	
<p><u>Darwin</u> distinguished two processes within artificial selection: methodical and unconscious selection.</p> <p>Domestication is very a different thing than taming</p> <p>breeding in captivity and could occur without conscious effort, eventually producing an increase in fecundity fertility, the atrophy of certain organs or body parts and augmented plasticity, all facilitated by subjugation to man</p>	<ul style="list-style-type: none"> • methodische en onbewuste selectie • heel anders dan temmen • fokken in gevangenschap • toename van vruchtbaarheid • atrofie van bepaalde organen of lichaamsdelen • verhoogde plasticiteit • allemaal gefaciliteerd door onderwerping aan de mens 	Darwin volgens (Bidau 2009)
Domestication is an evolutionary process involving the genotypic adaptation of animals to the captive environment.	<ul style="list-style-type: none"> • evolutionair proces • genetische aanpassing aan houderijomstandigheden 	(Price & King 1968)
domestication is adaptive for conditions of captivity, so that some behaviors (e.g., learning) may increase in potential while others (e.g., sociality) are diminished via a raised threshold.	<ul style="list-style-type: none"> • adaptief voor omstandigheden van gevangenschap • bepaald gedrag (bijv. leren) neemt in potentie toe • ander gedrag (bijv. socialiteit) wordt verminderd via een verhoogde drempel 	(Boice 1973)
Basically, domestication can be viewed as meaning that a group of humans has had an effect on the gene pool composition of another animal species, as a result of some, form of relatively close association between them and with some degree of manipulation on the part of man. This could express itself purely in terms of genetic differences as indicated by variation at a biochemical level, or as changes in behavioural patterns, growth differences, more restricted or variable pigmentation, or even in the degree of so-called relaxed selection resulting in changes in the frequency of congenital abnormality or resistance to disease.	<ul style="list-style-type: none"> • een groep mensen heeft effect gehad op de samenstelling van de genenpool van een andere soort • relatief nauwe associatie tussen diersoort en mens • enige mate van manipulatie door de mens • blijkend uit genetische verschillen, geïllustreerd door variatie op biochemisch niveau, door veranderingen in gedragspatronen, groeiverschillen, meer beperkte of variabele pigmentatie, veranderingen in frequentie van aangeboren afwijkingen of in weerstand tegen ziekte. 	(Brothwell 1975)
Dmitry K. <u>Belyaev</u> , proposed that domestication was ruled by a process of	<ul style="list-style-type: none"> • proces van 'destabiliserende selectie' dat mechanismen van ontogenetische 	Belyaev volgens (Bidau 2009)

<p>'destabilizing selection' affecting mechanisms of ontogenetic neuroendocrine control, either directly or indirectly in response to the appearance of a factor of stress. He also suggested that the key factor of domestication producing striking similar results in many species is selection for tameness.</p>	<p>neuro-endocriene controle beïnvloedt, hetzij direct, hetzij indirect als reactie op stressor</p> <ul style="list-style-type: none"> • over soorten heen is de sleutel voor domesticatie selectie op tamheid 	
<p>Domestication concerns adaptation, which is usually to a captive environment and which is achieved by some combination of genetic changes occurring over generations, as well as by environmentally induced changes in development that recur during each generation.</p> <p>loss of certain behaviour patterns under domestication can usually be explained by a heightening of response thresholds</p> <p>Feralization is the domestication process in reverse</p>	<ul style="list-style-type: none"> • aanpassing, in de regel aan een houderijomgeving • bereikt door een combinatie van genetische veranderingen over generaties en door de omgeving geïnduceerde veranderingen in de ontwikkeling die zich over generaties herhalen • verlies van bepaalde gedragspatronen als gevolg van verhoging van reactiedrempel • verwildering is antoniem voor domesticatie 	(Price 1984)
<p>The essence of domestication is the capture and taming of animals of a species with particular behavioural characteristics, their removal from their natural living area and breeding community, and their maintenance under controlled breeding conditions for mutual benefits.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • vangen en temmen van dieren met bepaalde gedragskenmerken • verwijderen uit hun natuurlijke leefgebied en fokkerijgemeenschap • verzorging onder gecontroleerde fokomstandigheden • leidend tot wederzijdse voordelen 	(Bökönyi 1989)
<p>Domestic phenotypes are not transmitted in the genes nor contained in features of captive environments but are constructed by coaction of organic, organismic, and environmental factors during ontogeny. Thus, animals are similar or not in the expression of phenotypic traits, not because they share or lack similar genes, but because they share or lack similar developmental systems. This view of heredity and development directs attention to the animal-context transaction and includes many variables that have been omitted from analyses of domestication.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • gedomesticeerde fenotypen worden niet via de genen overgedragen, noch zijn ze vervat in eigenschappen van de houderijomstandigheden • ze zijn geconstrueerd tijdens de ontwikkeling uit een vroeg samenspel tussen biologische, organismale en omgevingsfactoren • fenotypisch vergelijkbaar door vergelijkbare ontwikkelingssystemen • visie gericht op dieren-context transactie • visie omvat veel variabelen die zijn weggelaten uit analyses van domesticatie 	(Lickliter & Ness 1990)
<p>Everyone agrees that domestication is both a cultural and a biological process. It begins when animals are incorporated into the social structure of a human community and</p>	<ul style="list-style-type: none"> • cultureel en biologisch proces • in sociale structuur van humane gemeenschap 	(Clutton-Brock 1992)

become objects of ownership, inheritance, purchase, and exchange. It is <u>complete</u> when the new population is permanently isolated from the wild species and its breeding, organization of territory, and food supply is under total human control.	<ul style="list-style-type: none"> • populatie geïsoleerd van natuurlijke populatie • selectie, vermeerdering, leefomgeving en voedselvoorziening volledig onder 'human control'. 	
Domestication is attained by some combination of genetic changes occurring over generations and developmental mechanisms e.g., physical maturation, learning triggered by recurring environmental events or management practices in captivity that influence specific biological traits.	<ul style="list-style-type: none"> • genetische veranderingen en ontwikkelingsmechanismen • beïnvloeden specifieke biologische eigenschappen 	(Price 1999)
Domestication has been defined as an evolutionary process by which a population of animals becomes adapted to man and to the captive environment by genetic changes occurring over generations including those predisposing to environmentally-induced developmental events recurring in each generation.... Important characteristics of domesticated animals include a capacity to live under constraints imposed by humans without problems such as reduced reproductive success or substantial fearfulness towards humans. Low fearfulness can be achieved by genetic selection, early handling and by rewarded contacts with humans.	<ul style="list-style-type: none"> • evolutionair proces waarbij een populatie dieren aangepast raakt aan de mens en aan de houderijomgeving • door genetische veranderingen over meerdere generaties en door de omgeving geïnduceerde ontwikkelingsgebeurtenissen die zich over generaties herhalen • gedomesticeerde dieren zijn in staat om te leven onder de beperkingen die de mens oplegt zonder reproductieproblemen of substantiële angst voor de mens • geringe angstigheid kan worden bereikt door genetische selectie en door positieve ervaringen met de mens in de vroege jeugd (hanteren, belonen) 	(Barre et al. 2001)
rather simplified definition: 'that process by which a population of animals becomes adapted to man and to the captive environment by some combination of genetic changes occurring over generations and environmentally induced developmental events recurring during each generation' complex interplay of organic, organismic and environmental factors during ontogeny.	<ul style="list-style-type: none"> • proces waardoor een populatie dieren door genetische veranderingen over meerdere generaties en door de omgeving geïnduceerde ontwikkelingsgebeurtenissen die zich over generaties herhalen aangepast raakt⁶ aan de mens en aan de houderijomgeving • complex samenspel tijdens de vroege ontwikkeling van biologische, organismale en omgevingsfactoren 	(Price 2002)
A domestic animal, in its most developed form, shows four main characteristics: (1) its breeding is under human control; (2) it provides a product or service useful to	<ul style="list-style-type: none"> • bepalende kenmerken van gedomesticeerde dieren: • selectie en vermeerdering is onder 'human control' 	(Gentry et al. 2004)

humans; (3) it is tame; (4) it has been selected away from the wild type.	<ul style="list-style-type: none"> • levert producten of diensten, bruikbaar voor mensen • tam • wijkt door selectie af van het wildtype 	
<p>A dichotomous perspective rules out long-term evolutionary change as an explanation for the process of domestication, it therefore (however unintentionally) both obscures the existence of transitional forms and prevents any real understanding of the domestication process.</p> <p>the results of domestication are potentially the expression of an increase in phenotypic, behavioural and physiologic variability, brought on by genetic mechanisms under the stress of a new environmental factor: living in close proximity to human beings.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • de resultaten van domesticatie zijn mogelijk het ontstaan van een toename in fenotypische, gedrags- en fysiologische variabiliteit, veroorzaakt door genetische mechanismen onder de invloed van een nieuwe omgevingsfactor: leven dichtbij mensen⁷ 	(Dobney & Larson 2006)
<p>Domestication is best viewed as an evolving of mutualism between humans and populations of plants or animals. The relationship can be characterized along various scales of investment by either the human or the plant or animal partners. All of these scales usually are involved in the process of domestication, though they often operate independently of one another. The degree of change along each scale is contingent on the biology of the species involved, as well as the ecological and cultural circumstances of the human partners. Attempting to distinguish just where and along what scale domestication occurs is not only difficult, but may not be very useful.</p> <p>To some extent, it remains a matter of personal preference to decide just when a domestic subsection of a plant or animal species has been created. Threshold criteria that require total genetic isolation and emergent speciation or complete dependence on humans for survival set a very high bar that many, if not most, widely accepted domesticates would fail to clear. The requirement that domesticates show evidence of morphological or even genetic change, however, is not universally accepted.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • proces waarmee tussen mensen en dierpopulaties een vorm van wederkerigheid ontwikkelde • de mens-dier relatie kan worden gekarakteriseerd naar de mate waarin mens en dier in de relatie hebben geïnvesteerd 	(Zeder 2006)

process of domestication is a process of adaptation to a man-made environment in which artificial selection, but also natural selection, play a fundamental role, which is reflected in the different definitions of domestication that have been proposed	<ul style="list-style-type: none"> • proces van aanpassing aan een door de mens gemaakte omgeving waarin kunstmatige en natuurlijke selectie een fundamentele rol spelen 	(Bidau 2009)
process of earliest domestication via unconscious and later conscious selection of human-defined behavioral traits may accelerate phenotypic variations that regulatory changes in gene activity may generate the remarkable level of diversity and its similar patterns among domestic animals. These regulatory changes were presumably caused by selection animals for specific behavior, tameability as a marker of tolerance and successful adaptation to the human social environment. selection is thought to be the causative and universal mechanism for evolutionary transformation of domestic animals.	<ul style="list-style-type: none"> • vroegste domesticatie via onbewuste en later bewuste selectie van door de mens gedefinieerde gedragskenmerken kan de variatie in fenotypen versnellen waarbij veranderingen in de regulatie van genactiviteit gezorgd hebben voor een opmerkelijk niveau van diversiteit en gerelateerde vergelijkbare patronen over gedomesticeerde dieren heen • deze veranderingen zijn waarschijnlijk ontstaan door de selectie van dieren met specifiek gedrag i.c. tamheid als indicator voor tolerantie en succesvolle aanpassing aan omgang met de mens • selectie wordt als causaal en universeel mechanisme beschouwd voor de geleidelijke ontwikkeling van gedomesticeerde dieren 	(Trut et al. 2009)
Domestication of livestock species and a long history of migrations, selection and adaptation have created an enormous variety of breeds. There is evidence of multiple domestication events for most species, often involving more than one ancestor species or subspecies and repeated introgression events of closely related ancestor species.	<ul style="list-style-type: none"> • domesticatie en de lange geschiedenis van migraties, selectie en aanpassing heeft geleid tot een enorme variëteit aan rassen • voor de meeste soorten zijn er aanwijzingen voor meervoudige domesticatie en de betrokkenheid van meer dan één voorouder of ondersoort en herhaalde introgressie van nauw verwante voorouder soorten 	(Groeneveld et al. 2010)
Domestication affects behavioral and vocal responses, involved in communication with humans; in particular, those that attract human attention. There is no consensus whether mechanisms of animal-human interactions are innate or developmental.	<ul style="list-style-type: none"> • bij vossen beïnvloedt domesticatie gedrags- en vocale reacties op de mens, met name de aandacht van de mens trekken • geen consensus of mechanismen van mens-dier interacties aangeboren zijn of aangeleerd 	(Gogoleva et al. 2011)

Domestication can be considered as an ultimate phase of intensification in the relationship between animal or plant sub-populations and human societies. It is comprised of several grades of intensification .. The control of wild animals is a form of domestication that does not entail any visible morphological modifications, at least from an archaeology point of view.	<ul style="list-style-type: none"> • ultieme intensivering van de relatie tussen subpopulaties van dieren en menselijke samenlevingen • gradaties in intensivering • een vorm van domesticatie is controle over wilde dieren die geen zichtbare morfologische wijzigingen met zich meebrengt (vanuit archeologisch oogpunt) 	(Vigne 2011)
It is now well accepted that the process of animal domestication has involved a combination of human-imposed selection and non-selective forces, the latter including various forms of interference with the demography and mating programme of these species. Both selective and non-selective forces have clearly played key roles in the history of most domesticated species, and it may be difficult to separate these factors.	<ul style="list-style-type: none"> • proces door combinatie van bewuste en onbewuste selectie • moeilijk om bewuste van onbewuste selectie te onderscheiden 	(Wiener & Wilkinson 2011)
important distinction between just taming (capturing a wild-born animal, and training it to obey humans) and actually domesticating (breeding animals in captivity, and selecting individuals to modify the animal from its wild ancestor so as to make it more useful to us humans) at least 7 criteria contribute to explaining why some wild animal species are potentially more suited to domestication (seize, diet, rapid growth, breed in captivity, predictable docile, social structure herd and follow-the-leader behaviour, no panic when fencing)	<ul style="list-style-type: none"> • fokken in gevangenschap • selectie individuen om dier te veranderen tov wilde voorouder • om het bruikbaar te maken voor ons mensen • niet gelijk aan temmen • minstens 7 criteria verklaren deels waarom sommige wilde diersoorten potentieel geschikter zijn voor domesticatie dan andere: <ul style="list-style-type: none"> ○ grootte ○ dieet ○ snelle groei ○ reproductie in gevangenschap ○ voorspelbaar ○ handelbaar ○ kudde met sociale structuur en volg-de-leider gedrag ○ geen paniek bij 'in/opsluiten' 	(Diamond 2012)
All considerations of domestication, whether focusing on crops or livestock, acknowledge that it involves a two-way relationship between humans and target plant or animal populations.	<ul style="list-style-type: none"> • wederkerige relatie tussen mensen en dierpopulaties • minder unaniem over of de nadruk op de menselijke of op de dierlijke kant van de relatie moet liggen 	(Zeder 2012a)

<p>.. involves a two-way relationship between humans and target plant or animal populations</p> <p>less unanimity in different conceptual approaches to domestication on whether emphasis should be placed on the human or the plant/animal side of the equation</p>		
<p>a sustained, multigenerational, mutualistic relationship in which humans assume some significant level of control over the reproduction and care of a plant/animal in order to secure a more predictable supply of a resource of interest and by which the plant/animal is able to increase its reproductive success over individuals not participating in this relationship, thereby enhancing the fitness of both humans and target domesticates.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • duurzame, over meerdere generaties, wederkerige relatie • mens de controle over reproductie en verzorging • toename van reproductie succes • verbeteren van de conditie van beide 	(Zeder 2012b)
<p>A greater theoretical appreciation for both different domestication pathways and the crucial role played by admixture once domestic populations arose will allow for more refined hypotheses to be generated.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • verschillende domesticatiepaden • cruciale rol van bijmenging 	(Larson & Burger 2013)
<p>emphasis here is on viewing domestication as an unfolding process—evolution, rather than sudden event.</p> <p>older approaches seeking clear cut-off points between domesticated livestock species and their wild progenitors in the region, approaches which are being replaced by more nuanced documentation of the selective pressures introduced in the process of domestication</p>	<ul style="list-style-type: none"> • evolutie-proces • geen plotselinge gebeurtenis • geen duidelijke grens wild naar gedomesticeerd • genuanceerde documentatie van de selectieve druk tijdens proces 	(Marom & Bar-Oz 2013)
<p>Domestication of animals (that is, the evolution of wild species into tame forms) has resulted in notable changes in behavior, morphology, physiology, and reproduction. We propose that because of a truly complex genetic background, tame behavior in rabbits and other domestic animals evolved by shifts in allele frequencies at many loci, rather than by critical changes at only a few domestication loci.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • het evolueren van wilde soorten in tamme vormen • gedragsveranderingen • morfologische veranderingen • fysiologische veranderingen • voortplanting verandert • complexe genetische achtergrond • tam gedrag evolueerde door verschuivingen in allelfrequenties op veel loci en niet door kritische veranderingen op slechts enkele loci 	(Carneiro et al. 2014)
<p>Across species, a similar suite of traits tends to develop in response to domestication, including modifications in behavior. Reduced fear and increased stress tolerance were</p>	<ul style="list-style-type: none"> • over diersoorten heen ontwikkelt eenzelfde reeks eigenschappen • centraal in vroege domesticatie: • minder angst 	(Jensen 2014a)

central in early domestication, and many domestication-related behaviors may have developed as traits correlated to reduced fear.	<ul style="list-style-type: none"> • verhoogde stresstolerantie • domesticatie gerelateerd gedrag dat is gecorreleerd met minder angst 	
<p>The basic principles underlying any evolutionary process incl phenotypes of animals undergoing domestication are few - the variation principle -the heritability principle -the principle of natural selection. focus on the effects, which transfer across generations</p> <p>Domestication is the process whereby populations of animals change genetically and phenotypically in response to the selection pressure associated with a life under human supervision. Hence, domestication is an evolutionary process, and it acts through three different pathways, in addition to natural selection, which of course continues also in captivity. Firstly, there is a relaxation of specific natural selection pressures, such as predation and starvation; secondly, there is an intensified human selection for preferred traits, for example, growth, appearance, and reproduction; thirdly, there is a development of traits which are genetically or functionally correlated to the ones selected, for example, increased relative gut length in fast-growing broilers</p>	<ul style="list-style-type: none"> • proces • populatie dieren verandert genetisch en fenotypisch • als reactie op selectiedruk geassocieerd met het leven onder menselijk toezicht • geen natuurlijke selectie als predatie • selectie door mens op gewenste eigenschappen • ontwikkeling van kenmerken die genetisch of functioneel gecorreleerd zijn met de geselecteerde kenmerken • evolutionair proces 	(Jensen & Wright 2014)
present a framework for understanding how unconscious selection characterized the earliest steps of animal domestication and the role of introgression and the importance of relaxed and positive selection in shaping modern domestic phenotypes and genomes.	<ul style="list-style-type: none"> • onbewuste selectie karakteriseert de vroegste stappen van domesticatie • vorming van huidige gedomesticeerde fenotype en genoom • introgressie • ontspannen en positieve selectie¹ 	(Larson & Fuller 2014)
Domestication is an evolutionary process during which the biobehavioural profile (comprising e.g. social and emotional behaviour, cognitive abilities, as well as hormonal stress responses) is substantially reshaped.	<ul style="list-style-type: none"> • evolutionair proces • veranderen biologische oorzaken van gedrag • sociaal en emotioneel gedrag • cognitieve vaardigheden • hormonale stressreacties 	(Kaiser, Hennessy and Sachser, 2015)
<p>Feralization is reversed domestication, feral wolves - dogs - dingoes</p> <p>Large physical changes in domesticated animals often involve remarkably few genetic alterations</p>	<ul style="list-style-type: none"> • weinig genetische veranderingen • grote fysieke veranderingen • feralization is het omgekeerde proces 	(Francis 2015)

<p>complexity of the domestication process reproductive isolation and strong domestication bottlenecks, are incompatible with the genetic data. In addition, our results show that, despite gene flow, the genomes of domestic pigs have strong signatures of selection at loci that affect behavior and morphology. We argue that recurrent selection for domestic traits likely counteracted the homogenizing effect of gene flow from wild boars and created 'islands of domestication' in the genome..</p>	<ul style="list-style-type: none"> • complex proces • geen genetische isolatie • continue gene flow van wilde zwijnen naar tamme • gene flow genoom tamme varkens sterke handtekeningen van selectie op loci die gedrag en morfologie beïnvloeden • terugkerende selectie voor kenmerken van domesticatie heeft waarschijnlijk het homogeniserende effect van de gene flow van wilde zwijnen tegengewerkt en 'eilanden van domesticatie' in het genoom gecreëerd 	<p>(Frantz et al. 2015)</p>
<p>We thus see how the niche constituted by predomestication cultivation under the conditions of sedentariness could act as part of a regulative system channeling human actions along trajectories eventually leading to domestication.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • niche: waarschijnlijk • predomesticatie cultuur • waarbij dieren op één plek bleven • werkt als een regulatief systeem dat menselijke acties langs bepaalde trajecten leidt • uiteindelijk leidend tot domesticatie 	<p>(Renn 2015)</p>
<p>There is a surprising lack of consensus on how to define domestication. Beyond agreeing that it involves a relationship between a domesticator and a domesticate, there is little agreement on what this relationship entails or how and when it results in the creation of a domesticated plant or animal.</p> <p>Definition offered: <i>Domestication is a sustained multigenerational, mutualistic relationship in which one organism assumes a significant degree of influence over the reproduction and care of another organism in order to secure a more predictable supply of a resource of interest, and through which the partner organism gains advantage over individuals that remain outside this relationship, thereby benefitting and often increasing the fitness of both the domesticator and the target domesticate.</i></p> <p>No one marker—genetic, phenotypic, plastic, or contextual—is sufficient to definitively document domestication.</p> <p>causal factors:</p>	<ul style="list-style-type: none"> • gebrek aan consensus: • wel consensus over bestaan relatie tussen domesticator en gedomesticeerde • niet wat relatie inhoud • niet hoe en wanneer het resulteert in domesticatie • definitie: • constante • over meerdere generaties • mutualistische relatie • één partij controle over reproductie en verzorging • met als doel een meer voorspelbaar aanbod van deze bron • waardoor het partnerorganisme voordeel haalt ten opzichte van de individuen die buiten deze relatie blijven • waardoor geschiktheid van zowel de domesticator als partnerorganisme ten goede komt en vaak toeneemt. • niet één marker (genetisch, fenotypisch, plastic of contextueel) is 	<p>(Zeder 2015)</p>

<p>push and pull scenarios</p> <p>optimal foraging theory (OFT)</p> <p>diet breadth model (DBM)</p> <p>cultural niche construction (CNC)</p>	<p>voldoende om domesticatie echt vast te leggen</p>	
<p>an accelerated evolutionary process, resulted from natural selection by a human-induced environment.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • versneld evolutionair proces • resultaat van natuurlijke selectie door mensen veroorzaakte omgeving 	<p>(Alves 2016)</p>
<p>Domestication, as an accelerated evolutionary process, resulted from natural selection by a human-induced environment.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • een versneld evolutionair proces • natuurlijke selectie door een door de mens veroorzaakte omgeving 	<p>(Dekel et al. 2017)</p>
<p>increasingly powerful DNA sequencing and ancillary genomics technologies have been particularly informative in revealing high-resolution patterns of artificial and natural selection and evidence for significant admixture between early domestic animal populations and their wild congeners.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • kunstmatige selectie • natuurlijke selectie • bijmengen van wilde verwanten in vroege domesticatie 	<p>(MacHugh et al. 2017)</p>
<p>animal domestication during which wild species became increasingly attached to and dependent on humans (and of course the other way around) are thought to have been long-lasting and complex.</p>	<ul style="list-style-type: none"> • langdurend proces • complex proces • wederzijdse hechting van dieren en mensen wordt steeds sterker 	<p>(Scheu 2017)</p>

Bijlage 2 Domesticatie in historisch perspectief

Tijdens de zogenaamde 'Neolithische Revolutie' (ongeveer 10.000 jaar geleden) vond bij de mens de transitie plaats van jagers/verzamelaars naar landbouwers (Bocquet-Appel 2011). Het domesticatieproces van planten en (landbouwhuis)dieren ligt ten grondslag aan deze transitie (Jensen & Wright 2014). Domesticatie van planten en dieren wordt gezien als één van de belangrijkste ontwikkelingen in de menselijke geschiedenis (Fuller 2010; Smith 2015; Diamond 2012; Konarzewski 2014; Childe 1936). Gedomesticeerde dieren leverden voeding, kleding, meststoffen, trekkracht, gezelschap en amusement en hebben hiermee een fundamentele bijdrage geleverd aan het welzijn van de mens (Alves 2016). De domesticatie van de hond stamt van ruim voor deze agrarische revolutie (Galibert et al. 2011; Song et al. 2017).

Predisponerende factoren

De mens selecteert (bewust of onbewust) tijdens het domesticatieproces individuen uit een populatie dieren op eigenschappen, als snelle groei en hanteerbaarheid, die het beter geschikt maakt voor het doel (voedsel, kledij, trekkracht, gezelschap, vermaak). Veelal is de mate van tamheid³ een eigenschap waarop geselecteerd werd (Wright 2015). De vereiste aan de kant van de te domesticeren dieren is dat deze fysiologisch en gedragsmatig in staat zijn om een symbiotische relatie aan te gaan met de mens (Uerpmann 2008). Zeder (2012a) heeft op basis van Hale (1969) en Price (1984; 2002) een lijst opgesteld met diersoortkenmerken die de mogelijkheden voor domesticatie bevorderen dan wel belemmeren (tabel B.1).

Tabel B.1 Predisponerende factoren voor domesticatie van diersoorten (naar Zeder, 2012).

Biologisch systeem	Gunstige kenmerken	Ongunstige kenmerken
<i>Sociale structuur</i>	Grote sociale groepen	Familiegroepen
	Hiërarchische groepsstructuur	Territoriaal
	Mannen verbonden met de sociale groep	Mannen in afzonderlijke groepen
<i>Seksueel gedrag</i>	Promiscue paringssysteem	Monogaam paringssysteem
	Mannen dominant over vrouwen	Vrouwen dominant over mannen
	Bronst wordt gekenmerkt door beweging of houding	Bronst wordt gekenmerkt door markeringen of uiterlijke
<i>Ouder-jong interacties</i>	Sociale banden gecreëerd door imprinting	Sociale banden ontstaan op basis van soortkenmerken
	Moeder accepteert jong direct na de geboorte	Moeder accepteert jong op basis van soortkenmerken
	Zelfredzame jongen, relatief weinig afhankelijk van	Jongen onbeholpen en sterk afhankelijk van moederzorg
<i>Reacties op mensen</i>	Korte vluchtafstand ten opzichte van mensen	Extreem waakzaam en grote vluchtafstand
	Niet snel verstoord door mensen of plotselinge	Snel verstoord door mensen of plotselinge
	Kan de mens om aandacht vragen	Onafhankelijk, ontwijkt mensen
	Snel gewend	Heeft moeite om te wennen
<i>Voeropnamegedrag & Habitatkeuze</i>	Generieke voedselkeuze of alleseter	Selectief in de keuze van voedsel en/of voedingsstoffen
	Tolerant voor omgevingsinvloeden	Intolerant voor omgevingsinvloeden
	Gebruikt geen schuilplaatsen	Gebruikt schuilplaatsen

³ Tamheid (tameness): minder angst voor of minder agressief naar de mens vaak gecombineerd met angst- en agressie vermindering in het algemeen

Niet alle diersoorten lijken even makkelijk gedomesticeerd te kunnen worden. Dit wordt moeilijker naarmate in de wilde uitgangspopulatie minder individuen voorkomen die voldoende mate van tamheid naar de mens laten zien (Diamond 2002; Famula 2014). Voorbeelden hiervan zijn de zebra, de eland en de Afrikaanse buffel. Ook komt het voor dat er binnen een diersoort zowel een wilde populatie als een gedomesticeerde populatie bestaat. Een bekend voorbeeld hiervan is het varken (*Sus scrofa*) dat als wild zwijn in de natuurlijke habitat voorkomt, maar ook in talrijke, gedomesticeerde en zeer uiteenlopende vormen (rassen en foklijnen)⁴. Tenslotte is de literatuur niet altijd eenduidig in het oordeel of er van een diersoort een gedomesticeerde vorm bestaat. Een voorbeeld hiervan betreft de olifant. Volgens Diamond (2002) en Zeder (2012a) zijn de gehouden olifanten hooguit getemd maar niet gedomesticeerd. Anderen beschouwen, in dit geval de Aziatische olifant, als gedomesticeerd (Gupta 2004) of gebruiken deze term voor het hanteerbaar maken van wilde Afrikaanse olifanten (Iversen 1995). Temmen is echter geen domesticeren, zolang de tamheid niet aan volgende generaties wordt doorgegeven. Dit onderstreept de noodzaak van een zorgvuldig gebruik van de term domesticatie en van een nauwkeuriger omschrijving van het begrip.

Domesticatie routes

Aan de basis voor het domesticatieproces ligt de leefomgeving van een dier die verandert van de natuurlijke habitat naar een door de mens gecreëerde houderijomgeving. Met als startpunt dat de mens en een populatie dieren een relatie ontwikkelen waarbij exemplaren van beide soorten voordeel hebben en de mens gaandeweg (meer) controle neemt over de reproductie en verzorging (Zeder 2012b). Op basis van de fases van intensivering van de relatie tussen subpopulaties van dieren en de mens wordt een drietal domesticatie-routes onderscheiden: commensaal (commensal), 'prey' (prey) en doelgericht (directed) (Song et al. 2017).

Met commensaal wordt in dit verband bedoeld dat dieren profiteren van de nabijheid van de mens zonder dat de mens daar profijt van heeft of nadeel van ondervindt. De hond is een voorbeeld van domesticatie via de commensale route waarbij het dier de nabijheid van mens heeft opgezocht. Domesticatie van de hond vond plaats voor de Neolithische Revolutie, 20.000 – 40.000 jaar geleden plaats (Song et al. 2017). De 'prey'-route begon waarschijnlijk toen mensen eerste vormen van wildbeheer ontwikkelden om de beschikbaarheid van voedsel te vergroten waarna dit zich verder ontwikkelde tot kuddemanagement en uiteindelijk tot het gecontroleerd fokken van deze dieren in gevangenschap. De meeste landbouwhuisdieren lijken via deze route geleidelijkaan te zijn gedomesticeerd. Bij de doelgerichte route is de intentie van de mens de drijvende factor waarschijnlijk vanuit de ervaring die opgedaan was met het houden van eerder gedomesticeerde dieren. Een voorbeeld van domesticatie via deze doelgerichte route is het paard. In figuur B.1 zijn de drie domesticatie-routes schematisch weergegeven met daarbij de diersoorten die via die verschillende routes zijn gedomesticeerd.

Figuur B.1 Overzicht van de timing van domesticatie en de toename van het aantal gedomesticeerde soorten in de loop van het holoceen tot 500 jaar geleden. Domesticatie is ingedeeld naar route en gegroepeerd naar taxa in de postdomesticatie verbeteringsfase. Pictogrammen van dieren geven de geschatte periode aan waarin dieren werden gedomesticeerd en de postdomesticatie verbeteringsfase ingingen (Larson en Fuller, 2014).

⁴ <http://www.ansi.okstate.edu/breeds/swine>

Domesticatie van de verschillende diersoorten vond plaats op verschillende plekken in de wereld (Diamond 2012; Zeder 2015; Tresset & Vigne 2011). Aan de hand van de drie hierboven besproken domesticatieroutes hebben (Larson & Fuller 2014) het waar en wanneer van de domesticatie weergegeven voor 35 diersoorten (zie figuur B.2).

Tijdschaal en domesticatieregio

Gezien op de tijdschaal van de mens, kan domesticatie worden beschouwd als een allesbehalve kort proces, van misschien wel 150 menselijke generaties in sommige gevallen, waarbij de start ligt tussen de 12.000 en 5.000 jaar geleden (Fuller 2010).

Figuur B.2 Aan de hand van de 3 domesticatieroutes is met de kennis van nu het waar en wanneer van de domesticatie weergegeven voor 35 diersoorten (Larson & Fuller 2014).

Onderzoek naar het proces van domesticatie is volop actueel mede door de toenemende mogelijkheden van genetisch en moleculair biologisch onderzoek. Dergelijk onderzoek werpt nieuw licht werpen op de sinds jaar en dag heersende opvattingen over 'wild' en 'gedomesticeerd'. Zo blijkt onder andere dat de genenpool van gedomesticeerde en wilde populaties veel minder lang strikt gescheiden zijn dan vaak werd aangenomen (Frantz et al. 2015; Marshall et al. 2014; Ajmone-Marsan et al. 2010). Ook werd recent bekend dat het Przewalskipaard, alom beschouwd als de wilde voorouder van ons gedomesticeerde paard, zeer waarschijnlijk een verwilderde vorm betreft van 5500 jaar geleden door de Neolithische Botai cultuur in Noord Kazachstan gehouden paarden (Gaunitz et al. 2018).

Bijlage 3 Domesticatie als vorm van aanpassing

Een uniek experiment

Empirisch onderzoek van Belyaev en Trut (Belyaev et al. 1985; Belyaev 1979; Belyaev et al. 1985; Trut 1998; Trut et al. 2009) naar de gevolgen van selectie tegen angst en agressie bij zilvervossen maakt duidelijk dat deze selectie verstrekkende gevolgen heeft (zie tekst box pagina 20: Hoe vossen tijdens experimentele domesticatie veranderden). Vossen verloren als gevolg van deze selectie niet alleen hun angst voor de mens. Gedragsveranderingen bleken namelijk gepaard te gaan met opmerkelijke morfologische en fysiologische veranderingen. Belyaev stelde dat voor domesticatie de selectie op gedrag primair is.

Dmitri Belyaev speelt op zijn instituut met één van zijn gedomesticeerde vossen (let op de witte staartpunt). Linksboven twee bonte welpen met het Star-gen. (Bidau, 2009)

Lyudmila Trut met een van haar geliefde gedomesticeerde vossen (@Vasily Kovaly; Dugatkin & Trut 2017)

Belyaev veronderstelde verder dat selectie op voor wilde dieren ongebruikelijk gedrag, als bijvoorbeeld minder angst voor de mens, bij de betreffende dieren van invloed kan zijn op vele fysiologische processen en leidt tot een toename van variatie in de morfologie, een gemeenschappelijk kenmerk van gedomesticeerde soorten (Belyaev 1979; Trut 1998). Hij beschouwde domesticatie daarom als een proces dat natuurlijke selectie destabiliseert en dat mechanismen van ontogenetische neuro-endocrine regulatie beïnvloedt, hetzij direct of indirect als reactie op een stressfactor. Daarnaast was Belyaev van mening dat de belangrijkste succesfactor voor domesticatie, met opvallend vergelijkbare resultaten over soorten, de selectie tegen angst is.

Hoewel het onderzoek van Belyaev en Trut qua omvang en diepgang ongeëvenaard is, bevestigen studies bij andere diersoorten hun resultaten. Bij selectie van de wilde voorouder van de kip, het rode kamhoen, op juist weinig dan wel veel angst voor mensen bleek al na 8 generaties een duidelijk verschil tussen de selectielijnen in onder andere gedrag, orgaangewichten en hersenvolume (Agnvall et al. 2017). Ook selectie van de wilde Noorse rat tegen agressie naar de mens leidde al na vier generaties tot niet alleen minder agressie naar de mens maar ook tot een drastische afname van neofobie (angst voor een nieuw voorwerp). Na 11 generaties waren er ook duidelijke hormonale en/of chemische veranderingen in de hersenen waarneembaar (Naumenko et al. 1989). Zonder informatie op te leveren over andere, gecorreleerde veranderingen blijkt ook uit experimenten met wilde huismuizen (van Oortmerssen & Bakker 1981), nertsen (Hansen 1996) en kwartels (Faure & Mills 2014) dat selectie tegen agressie en angst binnen 6-20 generaties effectief kan zijn.

Determinanten van natuurlijke selectie

Gedragsecologisch onderzoek naar de effecten van 'perceived predation risk' (angst voor predatoren) biedt mogelijk een interessante verklaring voor de verstrekende gevolgen van selectie tegen angst voor de mens, zoals hierboven in het kader van domesticatie zijn beschreven. Vanuit het perspectief van het wilde dier kunnen we de mens in zijn rol als jager beschouwen als een belangrijke predator. Onder natuurlijke omstandigheden heeft angst voor predatoren evolutionair gezien belangrijke voordelen voor de instandhouding van een soort. Als dieren op hun hoede zijn, vallen ze minder snel ten prooi. Daar blijken echter kosten tegenover te staan. De invloed van predatoren op de ontwikkeling van populaties blijkt namelijk niet uitsluitend via gedode prooien te verlopen, maar ook via de (biologische) kosten van antipredatorreacties en de indirecte doodsoorzaken die daar het gevolg van zijn (Zanette et al. 2011). Dergelijke antipredator reacties behelzen veranderingen in habitat gebruik, waakzaamheid en foeragegedrag en/of fysiologische veranderingen (Clinchy et al. 2004; Sheriff et al. 2009; Frid & Dill 2002). Zanggorzen (*Melospiza melodia*) bijvoorbeeld die gedurende het 130 dagenlang broedseizoen volgens een 4 dagen on/off cyclus gedurende 24 uur/dag met intervallen van enkele minuten verschillende predatorgeluiden (wasbeer, kraai, havik, uil, koevogel) te horen kregen hadden beduidend slechtere broedresultaten (zie figuur B.3) dan vergelijkbare vogels die geluiden te horen kregen van dieren die voor hen niet direct bedreigend waren (zeehond, gans, specht, duiker of kolibri) (Zanette et al. 2011).

Figuur B.3 Effecten van predatorgeluid op broedresultaat [bovenste rij: A=aantal nakomelingen per jaar; B=aantal gelegde eieren; C=aantal niet uitgekomen eieren; D= aantal in het nest overleden jongen] en broedzorg [onderste rij: A=(doorn)dichtheid van de nestomgeving; B=vluchtafstand; C=duur broedbouts; D= voederbezoeken per uur] van zanggorzen (*Melospiza melodia*) (Zanette et al., 2011).

De toegenomen waakzaamheid van de zanggorzen en de verstoring van broedzorg als gevolg van predatorgeluiden leidde tot minder uitgekomen broedeieren en via meer in het nest verstorven jongen tot een substantiële afname van het aantal uitgevlogen jongen. Soortgelijke effecten van predatorangst zijn beschreven voor elanden (Creel et al. 2007) en Amerikaanse hazen (Sheriff et al. 2009).

Volgens Sheriff et al. (2009) is de oorzaak van de gevonden effecten echter niet beperkt tot predatorangst, maar zijn deze ongeacht het exacte type stressor het gevolg van chronische activatie van de hypothalamus-hypofyse-bijnier-as, met andere woorden chronische stress. Clinchy et al. (2004) benadrukken de nooit eindigende spanning bij dieren in het wild tussen het vinden van voedsel en het vermijden van predatoren (eten of gegeten worden) als universeel mechanisme. Zij veronderstellen dan ook dat deze 'chronische stress hypothese' bij veel in het wild levende gewervelde diersoorten van toepassing is en verstrekende gevolgen kan hebben.

Gelet op het voorgaande, is het aannemelijk dat de bij domesticatie aan dieren geboden veiligheid en gewenning aan de mens (minders angst), samen met de door de mens gegarandeerde voedselvoorziening (meer energie) heeft geleid tot vergaande aanpassingen in de vorm, de bouw en in het functioneren van gedomesticeerde dieren. Het wegnemen van de natuurlijke selectiedruk ('relaxed natural selection' (Lahti et al. 2009; Hunt et al. 2011; Larson & Fuller 2014) of 'destabilisation of selection' (Bidau 2009; Belyaev 1979), met angst en honger als belangrijke determinanten, heeft het natuurlijk proces gedestabiliseerd en geleid tot de door Belyaev vastgestelde toename in

Bij sterk gerichte, disruptieve selectie, zijn stabiele veranderingen mogelijk binnen 3 of 4 generaties te bereiken (Agnvall et al. 2017). Specifieke studies hiernaar zijn schaars.

De waarneembare (fenotypische) eigenschappen die veranderen tijdens het domesticatieproces van een diersoort worden vaak samengevat als 'het domesticatie-syndroom' waaronder veranderingen als tammer, speelser, kleinere hersenen en juveniele uiterlijke kenmerken als hangoren (Sánchez-Villagra et al. 2017; Wilkins et al. 2014). Gedomesticeerde diersoorten vertonen meestal een subset van deze 'domesticatie-syndroom' eigenschappen. Verschillen tussen de gedomesticeerde diersoort en het dichtst bijstaande wilde familielid zijn volgens onderzoekers te vinden in eigenschappen zoals opgenomen in tabel B.2.

Domesticatie kan onbedoeld plaatsvinden bij wilde dieren die door mensen in gevangenschap worden gehouden. Deze dieren ondergaan veranderingen (na een aantal generaties) in morfologie en fysiologie (zoals omvang van de schedel, minder seksuele dimorfisme en levensduur) (O'Regan & Kitchener 2005). De redenen die de auteurs hiervoor geven zijn de isolatie van de betreffende populatie dieren en adaptatie aan gevangenschap (zoals veranderingen in voer, lagere activiteit en minder afleiding). De auteurs geven aan dat nog lang niet duidelijk is wat exact die veranderingen en wat de oorzaken zijn van die veranderingen die de diersoorten ondergaan in gevangenschap.

Sommige gedomesticeerde diersoorten laten slechts een enkele verandering (depigmentatie) in de morfologie zien zoals bij de buffel, de chinchilla en het rendier (Sánchez-Villagra et al. 2016). Voor enkele gedomesticeerde diersoorten is geen vergelijk meer mogelijk met levende wilde voorvaders. Uit bijvoorbeeld een zeer recent onderzoek van Gaunitz et al. (2018) blijkt dat het Przewalski paard, dat tot nu toe als wilde voorouder werd beschouwd, ook een gedomesticeerde voorouder heeft en derhalve geen levende wilde voorouders meer bestaan.

Betekenis zilvervossenexperiment

Samengevat is domesticatie van een diersoort een proces waarbij, afhankelijk van de diersoort, van de variatie in eigenschappen binnen de uitgangspopulatie en van de selectiedruk die wordt aangelegd, tientallen generaties nodig zijn om als diersoort volledig aangepast te raken aan de houderij en de mens. Tamheid is een fundamenteel kenmerk van en voorwaardelijk voor domesticatie. Empirisch onderzoek bij zilvervossen heeft aangetoond dat een domesticatieproces met een gerichte selectie tegen angst en agressie, relatief snel tot diepgaande veranderingen in gedrag, fysiologie en morfologie kan leiden. Hierbij moet wel bedacht worden dat de uitgangspopulatie in 1959 bestond uit zilvervossen die al ca. 50 jaar voor de productie van bont werden gehouden⁵. Het is daarmee niet uit te sluiten dat de voorouderpopulatie al enigermate was aangepast aan de omstandigheden in de pelsvossenhouderij. Desalniettemin gedroegen deze vossen zich in het algemeen naar mensen als 'fire-breathing dragons' (Dugatkin & Trut 2017). Vanuit een populatie van enkele duizenden vossen werd in 1960⁶ met de 10% tamste dieren gestart en over generaties steeds met de 10% tamste welpen verder gefokt. Daarmee werd er dus een forse selectiedruk op tamheid aangelegd. Interessant is ook dat de gedomesticeerde vossen die na 10 generaties tweemaal in plaats van eenmaal per jaar in oestrus kwamen, aanvankelijk veel misgeboortes hadden en slecht in staat bleken om hun jongen groot te brengen (Dugatkin & Trut (2017). Dit werd door de onderzoekers geweten aan het 'niet in lijn zijn' van de veranderingen in reproductie en lactatie.

Vermeldenswaard is ook het gedrag van het elite-vosje Pushinka. Pushinka was als welp zorgvuldig uitgekozen vanwege haar tamheid en haar 'powerful sense of connection with people'. Om te onderzoeken of het vosje, net als een hond, in staat was om te differentiëren tussen mensen en samen met een mens in huis kon wonen, werd zij door Lyudmila Trut in 1973 in huis genomen. Dit nadat ze door één van de diervverzorgers vanaf de leeftijd van één maand gedurende twee maanden thuis was grootgebracht. Pushinka raakte door de nieuwe omgeving zo van streek dat ze bijna een week niet wilde eten en ze leek 'at the edge of a nervous breakdown' (Dugatkin & Trut 2017, pagina 91). De aanpassing aan de nieuwe omgeving verliep, ondanks haar tamheid, dus zeker niet moeiteloos.

⁵ Eind 19^e eeuw startten twee Canadezen de eerste commerciële pelsvossenboerderij op Prince Edward Island. Al snel bleek de pels van de zilvervos een bijzonder gewild en waardevol artikel en werd de commerciële houderij dermate lucratief dat dit in het begin van de 20^{ste} eeuw ook in Rusland een grote vlucht nam (Dugatkin & Trut 2017).

⁶ Belyaev startte zijn onderzoek in Kohila (Estland) op een bedrijf met 1500 zilvervossen. Na de aanstelling van Lyudmila Trut werd in 1960 opgeschaald op een staatsbedrijf met duizenden dieren in Lesnoi (Siberië). In 1967 werden 140 tamme vossen, waaronder 5-10% elite dieren, overgebracht naar de nieuwgebouwde pelsvossenboerderij van het 'Institute of Cytology and Genetics' in Novosibirsk (Siberië) (Dugatkin & Trut 2017).

Het Russische vossenonderzoek toont overtuigend aan hoe snel strenge selectie tegen angst en agressie vergaande gevolgen kan hebben voor 'het ontwerp' van een dier, maar is vanwege de aangelegde selectiedruk minder representatief voor de snelheid van het domesticatieproces als zodanig. Een ander aspect dat aandacht behoeft is dat, anders dan bij de gedomesticeerde zilvervossen, niet bij alle gedomesticeerde diersoorten duidelijke morfologische veranderingen zijn te vinden die onder 'het domesticatie-syndroom' geschaard kunnen worden.

Het werk van Belyaev en Trut aan zilvervossen is wat ons betreft dan ook met name interessant vanwege de inzichten in de onderliggende mechanismen van domesticatie en de biologische consequenties die daar voor dieren uit voortvloeien. Niet alleen in het kader van dierenwelzijn uitermate relevant, maar ook bijzonder bruikbaar voor de identificatie van kenmerken en eigenschappen die duiden op domesticatie. Genoemd domesticatie-experiment is echter minder representatief voor de snelheid waarmee populaties dieren zich aan de gehouden situaties aanpassen.

Genetische veranderingen en vroege ontwikkeling

Domesticatie heeft verstrekende gevolgen voor het gedrag, de neuro-endocrinologie en het uiterlijk van dieren. Wat door Wilkins et al. (2014) het 'domestication syndrome' wordt genoemd omvat de voornamelijk door Belyaev en Trut aangedragen veranderingen als toegenomen volgzzaamheid en hanteerbaarheid. Met verwijzing naar het onderzoek van Belyaev en Trut concluderen Wilkins et al. (2014) dat het domesticatie syndroom bestaat uit een cluster aan kenmerken dat zich in onderlinge

Figuur B.4 Schematische voorstelling van het 'domesticatie-syndroom' volgens Wilkins et al. (2014). De blauwe lijn geeft de geschatte positie van de 'neural crest' in het vroege embryo aan. De blauwe pijlen geven de migratieroutes van de embryonale zenuwcellen weer.

een groot aantal genen verantwoordelijk is voor de veranderingen in deze migratie van embryonale zenuwcellen. Fenotypische veranderingen in gedomesticeerde dieren lijken namelijk kwantitatief van aard in plaats van kwalitatief. Dit laatste bracht eerder al Boice (1973) en Price (1984) tot de overtuiging dat domesticatie eerder leidt tot verhoogde drempelwaarden voor prikkels die bepaald gedrag uitlokken dan tot het verdwijnen van dit gedrag.

Dienovereenkomstig blijkt uit QTL-analyses waarbij gedomesticeerde vossen (Johnson et al. 2015), kippen (Fallahsharoudi et al. 2017) en konijnen (Carneiro et al. 2014) zijn vergeleken met hun respectievelijke wildtype voorouders dat de gevonden verschillen berusten op tientallen allelen. Op basis van verschillen in nucleotidenvolgorde tussen het genoom van gedomesticeerde konijnen en hun wilde voorouders bevestigen Carneiro et al. (2014) en Albert et al. (2012) dat domesticatie voornamelijk ingrijpt op de bestaande genetische variatie in regionen van het genoom die betrokken zijn bij regulatie van de ontwikkeling van de hersenen en het zenuwstelsel en berust op een complex samenspel van een veelheid aan genen. Ondanks dat domesticatie heeft geleid tot vergelijkbare veranderingen in morfologie en gedrag bij verschillende diersoorten, blijken gedomesticeerde en wilde soorten (honden en wolven, varkens en wilde zwijnen en gedomesticeerde en wilde konijnen) relatief weinig (30-75 genen; minder dan 1%) in genexpressie te verschillen. Tussen diersoorten werd nauwelijks overlap gevonden in de genen met differentiële expressie (Albert et al. 2012).

Figuur B.5 Schematische voorstelling van de 'domesticatie-syndroom' hypothese volgens Wilkins et al. (2014). Dit illustreert hoe selectie op tamheid, met verminderde input van embryonale zenuwcellen in de sympathische en adrenerge systemen tot gevolg, de overige waargenomen veranderingen zou kunnen veroorzaken als niet-geselecteerde bijproducten. Pijlen geven voorspelde richtingen van invloed op kenmerken aan, gescheiden door directe en indirecte ontwikkelings- (mechanistische) effecten.

Figuur B.6 Schematische voorstelling van genetische mechanismen die de uiteindelijke expressie van een bepaald gedrag beïnvloeden. Onomkeerbare mechanismen begeleiden de embryonale ontwikkeling van het zenuwstelsel, sensorische organen, spieren en gewrichten, en reversibele mechanismen controleren genexpressie als reactie op omgevingsinvloeden. Onomkeerbare mechanismen oefenen grote invloed uit in de embryonale toestand, terwijl omkeerbare mechanismen het belangrijkste zijn bij het ontwikkelde individu (Jensen, 2014).

Wilkins et al. (2014) illustreren de gevolgen van domesticatie in figuur B.5 waarbij de regierol van de embryonale zenuwcellen en de daar van afgeleide gevolgen zijn aangegeven. Voor meer inzicht in de ontwikkeling en regulatie van embryonale zenuwcellen en de invloed daarvan op andere cel- en weefseltypen verwijzen wij naar het reviewartikel van Simoes-Costa & Bronner (2015). Een samenvatting van de mogelijke invloeden is te vinden in bijlage 4.

Waar het de genetische veranderingen onder invloed van domesticatie betreft, is de schematische voorstelling van Jensen (2014a) verhelderend. Hij onderscheidt enerzijds irreversibele omgevingsinvloeden in de vorm van mutaties in de moleculaire structuur van het DNA (genotype) en veranderingen op het niveau van de embryonale ontwikkeling als gevolg van processen als migratie, mutatie, selectie en 'genetic drift'. Aan de andere kant zijn er omkeerbare omgevingsinvloeden die via epigenetische mechanismen ervoor kunnen zorgen dat genen meer of minder effectief zijn in de omzetting van de genetische code in RNA en eiwitten (genexpressie). Jensen (2014a) noemt dit de brug tussen 'nature' en 'nurture' waarmee volwassen dieren zich aanpassen aan omgevingscondities. Onderzoek toont aan dat de door omgevingsinvloeden geïnduceerde epigenetische modificaties gedurende het hele leven kunnen blijven bestaan, en bij gelijkblijvende omgevingscondities in volgende generaties opnieuw kunnen worden aangebracht.

In het licht van de gestelde vragen over domesticatie zou het te ver voeren om hier dieper op de epigenetische mechanismen in te gaan. Wij volstaan dan ook met de constatering dat epigenetische programmering en overerving een belangrijk nieuw mechanisme is waarlangs omgevingsinvloeden gerichte selectie en relatief snelle aanpassing mogelijk kan maken. Voor meer inzicht in epigenetische mechanismen verwijzen wij naar (Skinner 2014; Jensen 2015; Bohacek & Mansuy 2015; Nätt et al. 2012; Bélteky et al. 2018).

Het is bekend dat epigenetische modificaties via de kiemlijn kunnen worden overgedragen en fenotypische veranderingen veroorzaken in verschillende generaties (Jablonka & Raz 2009; Beery & Francis 2011). Jensen (2014) vindt het daarom erg waarschijnlijk dat epigenetische variatie belangrijk kan zijn bij veranderingen als gevolg van domesticatie. Weaver (2007) drukt zich waar het epigenetische effecten betreft die de stressreactie beïnvloeden sterker uit. Hij concludeert voor het effect van maternaal gedrag op hippocampusontwikkeling en HPA-reacties op stress bij het nageslacht, dat deze effecten gedurende het leven permanent zijn als gevolg van epigenetische programmering, maar dat herprogrammering op verschillende momenten tijdens het leven kan plaatsvinden onder invloed van omgevingscondities.

Samenvatting

Samenvattend kunnen we stellen dat er nog de nodige vragen zijn over hoe domesticatie aangrijpt op het genoom, met name waar het de epigenese betreft. Het onderscheid tussen aangeboren en tijdens het leven verworven eigenschappen die het dier helpen om zich aan de omstandigheden aan te passen, is duidelijk minder strikt dan lang is aangenomen. Een interessante hypothese is dat de uiteenlopende kenmerken die onder invloed van domesticatie veranderen geregisseerd worden vanuit de embryonale zenuwcellen. Domesticatie grijpt daarmee aan op 'het ontwerp' van het dier dat aanzienlijk en integraal kan worden bijgesteld door het wegnemen van natuurlijke stressfactoren als angst voor predatoren en voedselschaarste. Domesticatie voorziet als het ware de 'software' van het genoom van dieren van een meer of minder ingrijpende update die doorgegeven wordt aan de volgende generatie, zonder daarmee noodzakelijkerwijs de hardware (de basenvolgorde in het DNA) te veranderen. Deze update kan zorgen voor de overgang van wild naar gedomesticeerd, maar evenzo voor een overgang andersom. Als gevolg van een domesticatie-update worden dieren over het algemeen minder gevoelig voor sensorische prikkels en neemt hun stressgevoeligheid af. In het licht van dierenwelzijn is dat als een voordeel te beschouwen gelet op de omstandigheden waarin dieren worden gehouden en de blootstelling aan prikkels die daarmee samenhangt.

Bijlage 4 Domesticatie en ontwikkeling

(Naar Simões-Costa, M. and Bronner, M.E. Development 2015;142:242-257)

Van embryonale zenuwcellen afgeleide celtypen, inclusief celfuncties

	Celtypen	Functie
Mesenchymal cells	Osteoblasts/osteocytes	Reguleren de balans tussen opbouw en afbraak van botweefsel
	Fibroblasts	Reguleren de vorming van bindweefsel en kraakbeen
	Odontoblasts	Verantwoordelijk voor de vorming van tandbeen (dentine).
	Cardiac mesenchyme	beschikken over eigenschappen om beschadigd weefsel te herstellen.
	Myoblasts	Myoblasten zijn cellen die aan de randen van spiervezels zitten en te hulp schieten als er een stukje spier beschadigd is
	Adipocytes	Cellen die vet (energie) opslaan en het lichaam isoleren. Zij produceren hormonen zoals leptine, resistine en TNF- α .
Neuronal cells	Sensory neurons	Sensorische zenuwen die het zenuwstelsel verbinden met het organisme en de omgeving
	Cholinergic neurons	Zenuwen die aan de uiteinden acetylcholine afscheiden bij het overbrengen van een impuls. Cholinerge transmissie is een van de belangrijkste modulerende systemen in de hersenen.
	Adrenergic neurons	Zenuwen die aan de uiteinden noradrenaline afscheiden bij het overbrengen van een impuls bij het eindorgaan.
	Satellite cells	Satellietcellen zijn cellen die in spieren voorkomen en zich kunnen ontwikkelen tot skeletspiercellen. Kleine spierschade kan hersteld worden door satellietcellen.
	Schwann cells	Schwanncellen verzorgen de myelinisatie in het perifere zenuwstelsel en hebben als functie om de impulsgeleiding in het axon te versnellen.
	Glial cells	Cellen die in het zenuwstelsel voorkomen en de neuronen verzorgen.
Secretory cells	Chromaffin cells	Neuro-endocrine cellen, vooral aanwezig in de bijniermerg van zoogdieren. Deze cellen spelen een rol bij de stressrespons, bij het monitoren van kooldioxide en zuurstofconcentraties in het lichaam en bij het instandhouden van ademhaling en regulatie van bloeddruk.
	Parafollicular cells Calcitonin-producing cells	Neuro-endocrine cellen in de schildklier met als functie het afscheiden van calcitonine, een hormoon dat betrokken is bij de regulatie van het calcium metabolisme.
Pigmented cells	Melanocytes	Type huidcel dat pigment produceert en dit afgeeft aan de keratinocyten in de basale cellaag van de opperhuid. Onder invloed van UV- en zuurstof kleuren deze cellen donker.

To explore
the potential
of nature to
improve the
quality of life

Wageningen Livestock Research Postbus 338
6700 AH Wageningen
T 0317 48 39 53
E info.livestockresearch@wur.nl [www.wur.nl/
livestock-research](http://www.wur.nl/livestock-research)

Wageningen Livestock Research ontwikkelt kennis voor een zorgvuldige en renderende veehouderij, vertaalt deze naar praktijkgerichte oplossingen en innovaties, en zorgt voor doorstroming van deze kennis. Onze wetenschappelijke kennis op het gebied van veehouderijsystemen en van voeding, genetica, welzijn en milieu-impact van landbouwhuisdieren integreren we, samen met onze klanten, tot veehouderijconcepten voor de 21e eeuw.

De missie van Wageningen University & Research is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen University & Research bundelen 9 gespecialiseerde onderzoeksinstituten van Stichting Wageningen Research en Wageningen University hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 6.500 medewerkers en 10.000 studenten behoort Wageningen University & Research wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.