



Toetsingskader domesticatie

30 zoogdiersoorten beoordeeld

Hans Hopster, Dennis Lammertsma, Francesca Neijenhuis

Rapport 1153



WAGENINGEN
UNIVERSITY & RESEARCH

Toetsingskader domesticatie

Dertig zoogdiersoorten beoordeeld

Hans Hopster¹, Dennis Lammertsma², Francesca Neijenhuis¹

1 Wageningen Livestock Research

2 Wageningen Environmental 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 Landbouwhuisdieren' (projectnummer BO-43-013.02-009)

Wageningen Livestock Research

Wageningen, november 2022

Rapport 1153

Samenvatting NL

Een eenduidig onderscheid tussen wilde en gedomesticeerde zoogdiersoorten 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 mate van domesticatie bepaalt voor een belangrijk deel in hoeverre een dier in aanleg is opgewassen tegen een leven in gevangenschap in de nabijheid van de mens. De beperkingen in de circuspraktijk doen dan ook meer afbreuk aan het welzijn en de integriteit of eigenheid van niet-gedomesticeerde dieren in vergelijking met gedomesticeerde dieren. In dit rapport is beschreven hoe een wetenschappelijk gefundeerd, praktisch toetsingskader, geschikt om gedomesticeerde van wilde dierpopulaties te onderscheiden, eruit kan zien. Hierbij worden alleen diersoorten die *in hoge mate* als gedomesticeerd zijn te beschouwen, bestempeld als gedomesticeerd. Gedomesticeerde zoogdiersoorten komen in aanmerking voor aanwijzing in bijlage IV van het Besluit houders van dieren. Dat betekent dat het gebruik van exemplaren van deze soorten in circussen en andere optredens buiten het verbod vallen. Vanwege een verzoek aan de minister van LNV om een dertigtal zoogdiersoorten op bijlage IV bij het Besluit houders van dieren te plaatsen, is aan de hand van dit toetsingskader beoordeeld of genoemde diersoorten al dan niet als in hoge mate gedomesticeerd kunnen worden beschouwd. Van alle dertig beoordeelde soorten zijn er alleen van het edelhert (*Cervus elaphus*) en het damhert (*Dama dama*) populaties beschreven die een bepaalde mate van domesticatie hebben ondergaan. In het algemeen is er echter bij geen van de beoordeelde soorten sprake van populaties die in hoge mate zijn gedomesticeerd.

Summary UK

An unambiguous distinction between wild and domestic mammal species is of great importance to the legislator in deciding whether or not to allow the use of animals in circuses and other performances. The degree of domestication largely determines to what extent an animal is predisposed to living in captivity in the vicinity of humans. The restrictions in circus practice therefore detract more from the welfare and nature of non-domesticated animals compared to domesticated animals. This report describes what a scientifically based, practical assessment framework, suitable for distinguishing domesticated from wild animal populations, could look like. In this respect, only animal species that can be regarded as highly domesticated are labelled as domesticated. Domestic mammal species are eligible for designation in Appendix IV of the Animal Keepers Decree. This means that the use of specimens of these species in circuses and other performances is outside the ban. Due to a request to the Minister of LNV to place some thirty mammal species on Appendix IV to the Animal Keepers Decree, it was assessed on the basis of this assessment framework whether or not the aforementioned animal species can be regarded as highly domesticated. Of all thirty assessed species, only red deer (*Cervus elaphus*) and fallow deer (*Dama dama*) populations have been described that have undergone some degree of domestication. In general, however, none of the assessed species have populations that are highly domesticated.

Dit rapport is gratis te downloaden op <https://doi.org/10.18174/473906> of op www.wur.nl/livestock-research (onder Wageningen Livestock Research publicaties).

Omslagfoto: Shutterstock

© 2022 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
	Samenvatting	7
	Summary	9
1	Inleiding	11
	1.1 Aanleiding	11
	1.2 Vraagstelling	11
2	Domesticatie	12
	2.1 Domesticatie als gefaseerd proces	12
	2.2 Voorwaardelijke factoren	14
	2.3 Aanpassing aan de omgeving	15
	2.4 Verlies van angst voor de mens	15
	2.5 Genetisch bepaalde tamheid als spil van domesticatie	17
	2.6 Onderscheid tussen wild en gedomesticeerd	18
	2.7 In hoge mate gedomesticeerd	19
	2.8 Beoordelingskader	20
	2.8.1 Betrouwbare bronnen	21
	2.8.2 Zoekstrategie	21
3	Navolgbare herkomst	24
4	Beoordelingsresultaten	25
	Literatuur	26
	Bijlage 1 Toelichting op de beoordeling	39
	1. Afrikaanse olifant (<i>Loxodonta</i>)	39
	2. Aziatische olifant (<i>Elephas maximus</i>)	40
	3. Berber aap (<i>Macaca sylvanus</i>)	40
	4. Bergzebra (<i>Equus zebra</i>)	41
	5. Bizon (<i>Bison bison</i>)	42
	6. Bruine beer (<i>Ursus arctos</i>)	42
	7. Californische zeeleeuw (<i>Zalophus californianus</i>)	43
	8. Cheeta (<i>Acinonyx jubatus</i>)	44
	9. Chinese Muntjak (<i>Muntiacus reevesi</i>)	44
	10. Chimpansee (<i>Pan troglodytes</i>)	45
	11. Damhert (<i>Dama dama</i>)	45
	12. Dwergchimpansee of Bonobo (<i>Pan paniscus</i>)	46
	13. Dwergnijlpaard (<i>Hexaprotodon liberiensis</i>)	47
	14. Edelhert (<i>Cervus elaphus</i>)	48
	15. Eland (<i>Alces alces</i>)	48
	16. Europese bruine beer (<i>Ursus arctos arctos</i>)	49
	17. Gewone zeehond (<i>Phoca vitulina</i>)	50
	18. Giraffe (<i>Giraffa camelopardalis</i>)	50
	19. IJsbeer (<i>Ursus maritimus</i>)	51
	20. Jachtluipaard	51
	21. Jaguar (<i>Panthera onca</i>)	52
	22. Leeuw (<i>Panthera leo</i>)	52
	23. Luipaard (<i>Panthera pardus</i>)	53

24.	Neusaap (<i>Nasalis larvatus</i>)	54
25.	Nijlpaard (<i>Hippopotamus amphibius</i>)	54
26.	Poema (<i>Puma concolor</i>)	55
27.	Ree (<i>Capreolus capreolus</i>)	55
28.	Tijger (<i>Panthera tigris</i>)	56
29.	Patagonische zeeleeuw (<i>Otaria flavescens</i>)	57
30.	Steppezebra (<i>Equus quagga</i>)	57
Bijlage 2 Fenotypische kenmerken voor domesticatie		59

Voorwoord

Kennis is van groot belang om regelgeving goed te onderbouwen. Dat geldt ook voor kennis over het onderscheid tussen wilde en gedomesticeerde dieren. In een eerder rapport¹ van onze onderzoekers is het begrip domesticatie beschreven en zijn de gevolgen van domesticatie voor zoogdieren op basis van uitgebreid literatuuronderzoek in beeld gebracht. De vraag die het ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit ons vervolgens heeft voorgelegd, betreft de ontwikkeling van een toetsingskader voor domesticatie en de beoordeling van het al dan niet gedomesticeerd zijn van een dertigtal zoogdiersoorten.

Om de lezer van dit rapport van de nodige achtergrond te voorzien, zijn delen van het voorgaande rapport kort samengevat.

Wij waarderen de inzet van em. prof. dr. Jaap Koolhaas en dr. Sietse de Boer van de Rijksuniversiteit Groningen, die als co-referent hebben bijgedragen aan de kwaliteit van dit rapport. Dr. Okka Bangma, docent Wildlife Management aan de Hogeschool Van Hall Larenstein en dr. Josh Courteau, trainingsmanager bij Species360, bedanken we voor hun bereidheid ons in 2018 te voorzien van actuele gegevens uit Species360 Zoological Information Management System. Dr. Mirte Bosse, onderzoeker Wageningen UR, departement Dierwetenschappen onderdeel Fokkerij en Genomica, bedanken we voor haar hulp bij het duiden van de recente genetische studies op het gebied van domesticatie.

Wij verwachten dat met dit rapport de ons door het ministerie van LNV gestelde vragen afdoende zijn beantwoord.

Dr. ir. Yvette de Haas,
Hoofd afdeling Diergezondheid en Dierenwelzijn.

¹ Neijenhuis, F., Hopster H., 2018. Gedomesticeerd? Begripsomschrijving en beoordelingskader, toegepast voor het rendier en de zeboe. Wageningen Livestock Research, Rapport 1102.

Samenvatting

In Nederland geldt een verbod op deelname met andere dan aangewezen zoogdieren aan circussen of andere optredens en op het vervoer van die dieren ten behoeve van een circus of andere optredens. Het verbod geldt niet voor aangewezen diersoorten die worden vermeld in bijlage IV bij het Besluit houders van dieren en voor dieren van andere dierklassen zoals vogels, reptielen en amfibieën.

De minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit is verzocht om een dertigtal zoogdiersoorten aan bijlage IV bij het Besluit houders van dieren toe te voegen. Niet-gedomesticeerde (i.e. wilde²) dieren komen vanwege aanzienlijke beperkingen met betrekking tot het uitvoeren van natuurlijk gedrag en een significante inbreuk op de integriteit of eigenheid van het dier niet in aanmerking voor vermelding in bijlage IV (LNV 2015). Het verzoek aan de minister vergt daarom een toetsing van de betreffende diersoorten op het al dan niet gedomesticeerd zijn van deze soorten.

Domesticatie is echter een gefaseerd proces: het is geen statische toestand en het kan ook worden teruggedraaid. Gedomesticeerde dieren kunnen (soms) ook weer verwilderen tot een niveau waarin ze volledig zijn aangepast aan de vrije natuur. 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. Het is daarom niet mogelijk om wetenschappelijk gefundeerd te bepalen of diersoorten en dierpopulaties al dan niet zijn gedomesticeerd. Wel zijn er praktisch bruikbare criteria te vinden aan de hand waarvan gesteld kan worden dat een populatie in verregaande mate gedomesticeerd is.

In dit rapport wordt een praktisch, op wetenschappelijke inzichten gebaseerd toetsingskader beschreven waarmee kan worden vastgesteld of een zoogdiersoort als in hoge mate gedomesticeerd kan worden beschouwd, dan wel of er binnen de soort populaties bestaan die in hoge mate zijn gedomesticeerd. Daarbij is tevens aangegeven of en hoe in de praktijk kan worden vastgesteld of exemplaren van een diersoort tot een dergelijke soort of populatie behoren.

Aan de begripsomschrijving van domesticatie en de geactualiseerde inzichten in de gevolgen van domesticatie voor het dier (Neijenhuis en Hopster, 2018) zijn vragen (criteria) ontleend die het toetsingskader vormen. Deze achtereenvolgens te doorlopen vragen zijn:

- 1) Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden?
- 2) Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen?
- 3) Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype?

Op basis van het ontwikkelde toetsingskader zijn tenslotte de gevraagde 30 zoogdiersoorten beoordeeld. Van alle dertig beoordeelde soorten zijn er alleen van het edelhert (*Cervus elaphus*) en het damhert (*Dama dama*) populaties beschreven die een beperkte mate van domesticatie hebben ondergaan. Van stabiele veranderingen in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie, zoals aangegeven in bijlage 2 is echter geen sprake. In het algemeen is er bij geen van de beoordeelde dertig soorten dan ook sprake van populaties die in hoge mate als gedomesticeerd zijn te beschouwen.

² Dieren die behoren tot diersoorten waarvan de daartoe behorende dieren van nature in het wild leven, met uitzondering van de diersoorten die als gevolg van de aanwijzing in bijlage I bij het besluit voor productie mogen worden gehouden en honden, katten, kamelen, dromedarissen, lama's en alpaca's.

Summary

In the Netherlands there is a ban on the use of mammals other than designated mammals in circuses or other performances and on the transport of those animals for the benefit of a circus or other performances. The prohibition does not apply to designated animal species listed in Annex IV to the Animal Keepers Decree and to animals of other animal classes such as birds, reptiles and amphibians.

The Dutch Minister of Agriculture, Nature and Food Quality has been asked to add some thirty mammal species to Appendix IV to the Animal Keepers Decree. Non-domesticated (i.e. wild³) animals are not eligible for inclusion in Annex IV because of significant restrictions with regard to the performance of natural behavior and a significant infringement of the intrinsic value of the animal (LNV 2015). The request to the Minister therefore requires an assessment of the relevant animal species to determine whether or not these species are domesticated.

However, domestication is a phased process: it is not a static state and it can also be reversed. Domesticated animals can also run wild to a level where they are fully adapted to the wild. A strict dichotomy between wild and domesticated therefore does not fit well with the sliding scale on which animal populations become less or more adapted to life close to humans in man-made and controlled conditions. It is therefore not possible to determine scientifically whether animal species and animal populations are domesticated or not. There are, however, practically useful criteria that can be used to establish that a population is largely domesticated.

This report describes a practical, scientifically based assessment framework that can be used to determine whether a mammalian species can be regarded as highly domesticated, or whether there are populations within the species that are highly domesticated. It also states whether and how it can be established in practice whether specimens of an animal species belong to such a species or population.

Questions (criteria) that form the assessment framework are derived from the definition of domestication and the updated insights into the consequences of domestication for animals (Neijenhuis and Hopster, 2018). These consecutive questions are:

- 1) Do reliable sources indicate that specimens of the species in question are kept by humans?
- 2) In the circumstances described, is there targeted, consistent selection and intensive breeding of individuals with characteristics and traits useful to humans?
- 3) Has this breeding produced stable changes in behaviour, morphology, physiology and reproduction in the relevant animal species or population over generations that demonstrably distinguishes it from the original wild type?

Finally, the requested 30 mammal species were assessed on the basis of the developed assessment framework. Of all thirty assessed species, only red deer (*Cervus elaphus*) and fallow deer (*Dama dama*) populations have been described that have undergone a limited degree of domestication. However, there are no stable changes in behaviour, morphology, physiology and reproduction, as indicated in Appendix 2. In general, none of the thirty species assessed have populations that can be regarded as highly domesticated.

³ Specimen of animal species that naturally live in the wild, with the exception of animal species that may be kept for production as a result of the designation in Annex I to the Decree and dogs, cats, camels, dromedaries, llamas and alpacas.

1 Inleiding

In Nederland geldt een verbod voor het deelnemen met andere dan aangewezen zoogdieren aan circussen of andere optredens en op het vervoer van die dieren ten behoeve van een circus of ander optreden⁴. Het verbod geldt niet voor aangewezen diersoorten die worden vermeld in bijlage IV bij het Besluit houders van dieren en voor dieren van andere dierklassen zoals vogels, reptielen en amfibieën.

1.1 Aanleiding

De minister van LNV is verzocht om een 30-tal zoogdiersoorten⁵ aan bijlage IV bij het Besluit houders van dieren toe te voegen. Niet-gedomesticeerde (i.e. wilde) dieren komen vanwege aanzienlijke beperkingen in het uitvoeren van natuurlijk gedrag⁶ en een significante inbreuk op de integriteit of eigenheid van het dier niet in aanmerking voor vermelding in deze bijlage. De mate van domesticatie bepaalt in sterke mate in hoeverre de intrinsieke waarde van een dier in het geding is, omdat de beperkingen voor niet-gedomesticeerde dieren in de circuspraktijk ingrijpender zijn dan voor de gedomesticeerde dieren vanwege de mate waarin deze laatste zijn aangepast aan het leven in gevangenschap en in nabijheid van de mens (LNV 2015). Een eenduidig onderscheid tussen wilde en gedomesticeerde diersoorten is daarom noodzakelijk om te kunnen beoordelen of het deelnemen van dieren aan circussen en bij andere optredens kan worden toegestaan. Op dit moment ontbreekt daarvoor een bruikbaar toetsingskader. Het is niet bekend of en hoe eenvoudig kan worden vastgesteld dat een individueel exemplaar van een aangegeven soort al dan niet voortkomt uit een gedomesticeerde diersoort of dierpopulatie.

1.2 Vraagstelling

Dit verzoek leidde dan ook tot de vraag naar een toetsing van de betreffende diersoorten op het al dan niet gedomesticeerd zijn van deze soorten.

Om deze vraag te kunnen beantwoorden hebben we onderscheid aangebracht in de vorm van onderstaande drie onderdelen:

1. Een wetenschappelijk onderbouwd toetsingskader waarmee op eenvoudige, transparante en kostenefficiënte wijze kan worden vastgesteld of er sprake is van een gedomesticeerde diersoort of -categorie (populatie);
2. Een beoordeling van elk van de aangegeven dertig zoogdiersoorten, waarbij wordt aangegeven of er sprake is van domesticatie van de diersoort en zo ja, in welke mate en op basis van welke informatie;
3. Een aanwijzing hoe eenvoudig en navolgbaar kan worden vastgesteld dat een als vertegenwoordiger van een gedomesticeerde populatie aangemerkt dier, ook werkelijk uit de betreffende populatie voortkomt.

Deze drie onderdelen zijn in de respectievelijke hoofdstukken 2, 3 en 4 nader uitgewerkt.

⁴ Besluit houders van dieren, artikel 4.14

⁵ Zie bijlage 1 van dit rapport

⁶ De omstandigheden waarin gedomesticeerde dieren natuurlijk gedrag kunnen uitoefenen, kunnen veelal eenvoudiger worden geboden; de veiligheidsrisico's zijn beperkter, de behoefte aan ruimte is vaak beperkter en de behoefte aan een specifieke leefomgeving is afgenomen.

2 Domesticatie

Dit hoofdstuk is bedoeld om de lezer enig inzicht te geven in de verschillende factoren die bij domesticatie een rol spelen. Het dient dus vooral als achtergrond en als grondslag voor het toetsingskader. In dit hoofdstuk wordt geschetst hoe dieren zich aanpassen aan hun leefomgeving en wat de rol van de mens is bij domesticatie.

Het onderwerp domesticatie kent vele invalshoeken en strekt zich uit over diverse vakgebieden als de paleontologie, de archeozoölogie, de evolutiebiologie, de (evolutionaire) genetika en inmiddels ook de embryologie, de moleculaire biologie en de paleogenomics. De verschillende vertrekpunten die dat oplevert waren een belangrijke reden om, met het oog op de betekenis van domesticatie voor het welzijn van dieren, de literatuur over domesticatie samen te vatten en het begrip op basis van de internationale wetenschappelijke inzichten nader te beschrijven. Voor een uitgebreid inzicht in de achtergronden van domesticatie zie Neijenhuis en Hopster (2018). Sinds nieuwe moleculaire en genetische technieken beschikbaar zijn, is het inzicht in de gevolgen van domesticatie voor het dier sterk in ontwikkeling (Collarini et al. 2022; McHugo et al., 2019; Rubio and Summers 2022; Wilkins et al., 2021). De sterk toegenomen aandacht in de wetenschap kan niet los gezien worden van Wilkins et al. (2014) die de hypothese formuleerden dat genetische veranderingen bij zoogdieren die de ontwikkeling van embryonale neurale lijstcellen beïnvloeden, aan de basis liggen van het 'domesticatie syndroom'. Het "domesticatiesyndroom" refereert naar een ogenschijnlijk onsamenhangende reeks gedrags-, fysiologische en morfologische eigenschappen die gedomesticeerde soorten lijken te onderscheiden van hun wilde verwanten. Naast tamheid (verminderde reactieve agressie), omvatten deze eigenschappen andere gedragselementen (zoals verlenging van jeugdig gedrag), en aspecten van morfologie (hersenen- en tandgrootte, oor- en staartgrootte en vorm, craniofaciale structuur) en fysiologie (niveaus van adrenocorticotrope hormonen en neurotransmitters, frequentie van oestruscycli).

In het kader van de opdracht is het van belang om hier kort te recapituleren hoe het begrip domesticatie wordt gedefinieerd en hoe, vanuit de beschrijving van dit begrip, gekomen kan worden tot een praktisch bruikbaar toetsingskader. Neijenhuis en Hopster (2018) geven een omschrijving van het begrip domesticatie waarin een aantal essentiële elementen worden onderscheiden. Deze zijn hierna als volgt overgenomen, waarbij we ons met domesticatie beperken tot domesticatie van dieren.

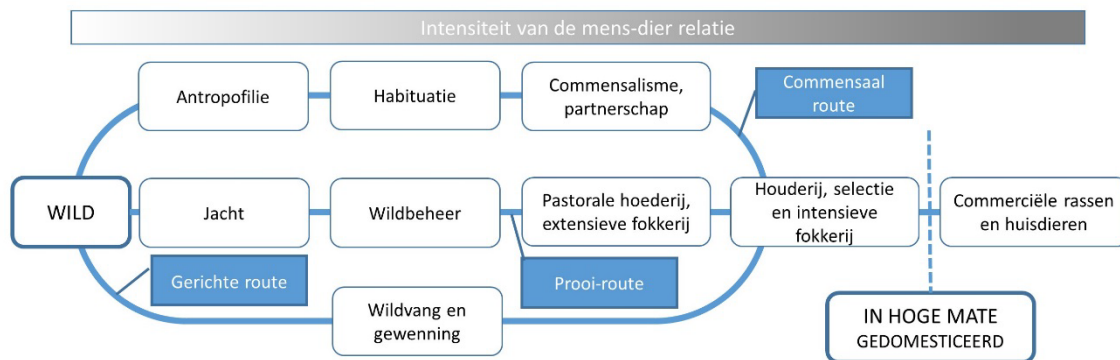
2.1 Domesticatie als gefaseerd proces

Domesticatie (van het Latijn *domus*, huis) wordt in het algemeen beschouwd als een *proces* dat volgens evolutionaire basisprincipes geleidelijk verloopt en kan in die zin als een evolutionair proces beschouwd worden (Price 2002; Price en King 1968; Zeder 2012a; Clutton-Brock 2012; Jensen en Wright 2014). Vergeleken met de evolutie van miljoenen jaren, is domesticatie te beschouwen als een ultrakort proces en ook wel gezien als een *versneld* evolutionair proces (Alves 2016; Dekel et al. 2017). Domesticatie is dus niet een statische toestand die uiteindelijk wordt bereikt, maar een ontwikkeling van dieren (soorten of populaties⁷ binnen soorten) die optimaal zijn aangepast aan de habitat-specifieke natuurlijke leefomstandigheden, naar dieren die zijn aangepast aan een leven samen met de mens in door de mens gecreëerde omstandigheden.

Domesticatie betreft populaties van dieren die door de mens worden gehouden en waarbij via selectie tegen angst en agressie, tamheid over generaties heen bij meer dieren en in sterkere mate tot expressie komt, veelal gepaard gaand met gedragsmatige, morfologische en/of fysiologische veranderingen. 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.

⁷ Onder populatie wordt in dit rapport verstaan: Een groep dieren van dezelfde soort die niet in tijd of plaats van elkaar gescheiden zijn en met elkaar voldoende nakomelingen voortbrengen om de groep over generaties heen in stand te houden (definitie vastgesteld in overleg met een populatiegeneticus van Wageningen Livestock Research).

Domesticatie wordt beschouwd als een gefaseerd proces dat langs drie verschillende routes kan verlopen (Lord et al. 2019; Larson en Burger 2013), geïllustreerd in onderstaande figuur.



Figuur 2 Verschillende routes en fasen in het proces van domesticatie in relatie tot de intensiteit van de mens-dier relatie (aangepast naar Larson en Burger, 2013).

In de commensaal route verloopt domesticatie van dieren langs een continuüm van stadia van antropofilie (neiging van dieren om de nabijheid van mensen te zoeken), habituatie en commensalisme (samenleven van dieren en mensen waar dieren voordeel en mensen geen last van ondervinden). In de prooi-route zijn deze stadia achtereenvolgens jacht, primitieve vormen van wildbeheer, pastorale houderij van dieren en extensieve, ongerichte fokkerij.

De commensaal en de prooi-route beschrijven een langzame, geleidelijk intensiverende relatie tussen mens en dier, volgens welke de minst angstige dieren zich aanvankelijk in de buurt van mensen wagen om zich te voeden met hun voedselresten (Larson en Fuller 2014). Deze relatief gemakkelijk beschikbare voedselbronnen bevoordelen dit type dier waardoor de natuurlijke selectiedruk onder die specifieke condities verschuift ten gunste van die individuen die minder bang voor mensen zijn. Aangenomen wordt dat de domesticatie van de wolf, maar ook van andere soorten, ooit op deze manier is begonnen, vergelijkbaar met vossen die tegenwoordig onze steden opzoeken.

In de gerichte route worden dieren uit het wild gevangen en raken deze exemplaren tot op zekere hoogte aan gevangenschap gewend. De gerichte route komt voort uit het besef dat niet alle dieren op dezelfde manier een nauwe relatie met mensen zijn aangegaan. Naast een commensaal route en een prooi route wordt volgens deze theorie ook een expliciet op domesticatie gerichte route onderscheiden. Het proces van wildvang en gewenning in de gerichte route onderscheidt zich vooral in snelheid (aantal generaties) van geleidelijke verandering in de commensaal route. In het domesticatie-experiment van Belyaev en Trut waarbij voor iedere volgende generatie de 10% minst angstige/agressieve ouderdieren werd geselecteerd, duurde het via de gerichte route ca. 25 generaties voordat het meest tamme (elite) vosje in staat bleek om zich in de directe omgeving van mensen te handhaven⁸. Dit nadat bij de start van dit domesticatie-experiment de minst agressieve exemplaren waren geselecteerd uit een populatie zilvervossen die reeds ca. 70 generaties in gevangenschap werd gehouden (Lord et al. 2019). Exemplaren van een wilde soort die door habituatie hanteerbaar en tam zijn geworden staan dus hooguit aan het begin van domesticatie.

Domesticatie komt vervolgens via alle drie de routes in een fase van houden van dieren in gevangenschap en intensieve, gerichte fokkerij en leidt tenslotte tot vorming van rassen en de ontwikkeling van huisdieren.

⁸ Het elite-vosje Pushinka, als welp zorgvuldig uitgekozen vanwege haar tamheid en haar 'powerful sense of connection with people', werd in 1973 door Lyudmilla Trut na zorgvuldige voorbereiding in huis genomen 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. Het vosje raakte door de nieuwe omgeving zo van streek dat ze bijna een week niet wilde eten. Ze leek 'at the edge of a nervous breakdown' (Dugatkin en Trut 2017, pagina 91). De aanpassing aan de nieuwe omgeving verliep, ondanks haar relatieve tamheid, dus zeker niet moeiteloos.

Een strikte tweedeling tussen wild en gedomesticeerd is arbitrair en past 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. Wild en gedomesticeerd markeren eerder twee punten in het proces van domesticatie die in de tijd (generaties) uit elkaar liggen. Dat wil echter niet zeggen dat een praktisch bruikbaar onderscheid tussen wild en gedomesticeerd niet mogelijk is. Er zijn immers zoogdiersoorten, en populaties binnen soorten, die een verregaande mate van domesticatie hebben ondergaan.

Wilkins et al (2021) refereren naar eerdere beschrijvingen van domesticatie als een proces dat uit meerdere fasen bestaat. Alle bekende gedomesticeerde dieren, waaronder honden en landbouwhuisdieren, begonnen dit proces duizenden jaren geleden (Francis 2015). Al deze soorten hebben vrijwel zeker twee, niet strikt te onderscheiden stadia doorlopen (Zeder 2012; Zeder 2017). In de eerste fase is vooral sprake van groeiende gewenning van de dieren aan de aanwezigheid van de mens. Deze fase verloopt volgens één van de eerder genoemde routes. Dieren worden allengs minder angstig en reageren minder agressief waardoor ze hanteerbaarder worden. Waarschijnlijk omvatte deze fase epi- en ontogenetische veranderingen, die uiteindelijk genetisch werden gefixeerd en waardoor de fenotypische variatie toenam. De tweede fase, een van "rasvorming" die eeuwen tot millenia duurde, wordt gekenmerkt door samenleven met mensen, vergezeld van selectie op uiterlijke en/of productiekenmerken, inclusief ongetwijfeld, een bepaalde mate van natuurlijke selectie in gevangenschap. Deze fase van gerichte selectie en fokkerij, waarbij de variatie in de genenpool wordt gereduceerd, lijkt van wezenlijk belang voor het domesticatieproces. Künzl et al. (2003) vergeleken bijvoorbeeld gedrags- en stressreacties tussen wilde cavia's, en verwanten van wilde cavia's die gedurende 30 generaties in gevangenschap werden gehouden en vonden geen verschillen. In tegenstelling tot significante verschillen die werden gevonden met gedomesticeerde cavia's. De auteurs verklaren dat uit het bewust vermijden van selectie bij de nafok van wilde cavia's met als doel de genetische diversiteit te behouden. Tijdens de tweede fase van 'rasvorming' kunnen als gevolg van selectie grote aantallen genetische veranderingen hebben plaatsgevonden, die de initiële genetische veranderingen overlappen. De fase van "rasvorming" zou voor veel gedomesticeerde soorten meerdere subfasen hebben gekend en de hanteerbaarheid van dieren verder hebben vergroot (Wilkins et al. 2021).

Domesticatie kent globaal dus twee belangrijke stadia: 1) een fase waarin dieren door mensen worden gehouden waardoor zijn geleidelijk minder angstig en minder agressief worden en 2) een fase waarin de mens min of meer controleert welke ouderdieren de volgende generaties voortbrengen. Deze beide elementen zijn van belang voor het toetsingskader en komen later terug.

2.2 Voorwaardelijke factoren

Als wezenlijk voor domesticatie van dieren worden de volgende factoren genoemd: dieetkeuze (kieskeurigheid en voederconversie-efficiëntie), groeisnelheid (opfokkosten, generatie-interval), reproductie in gevangenschap (populatieomvang, selectiemogelijkheden), sociale organisatie (leven in groepen, goed ontwikkelde dominantiehiërarchie, weinig of niet territoriaal) en karakter (agressie jegens de mens, in combinatie met aanvalsmiddelen, gewicht en neiging tot paniek) (Diamond 2005; 2012; Tennessen en Hudson 1981; Price 2002; 1984). Naarmate genoemde factoren minder gunstig zijn vertegenwoordigd in de natuurlijke aard van diersoorten, zijn populaties niet of minder gemakkelijk te domesticeren. Het past niet binnen het bestek van deze opdracht om op alle genoemde factoren uitgebreid in te gaan. Bovendien zijn ze in het kader van de vraagstelling niet allemaal even relevant. We lichten er daarom een enkele uit. Van belang is vooral de mate waarin dieren hun gedrag als gevolg van domesticatie op populatieniveau hebben aangepast aan de dichte nabijheid van mensen. Angst en agressie, of liever het ontbreken daarvan (tamheid), en stresstolerantie staan vanuit het dier gezien aan de basis van domesticatie en worden daarom in de navolgende paragraaf nader uitgelicht.

2.3 Aanpassing aan de omgeving

Bij domesticatie, net als bij evolutie, is het aanpassingsvermogen van dieren de sleutel voor veranderingen in eigenschappen die zich langs verschillende tijdschalen voltrekken (Beery & Francis, 2011). Aanpassing binnen een populatie dieren vindt enerzijds plaats via selectie van exemplaren met de voor een specifieke omgeving best passende eigenschappen welke via de genen aan volgende generaties worden doorgegeven. Hierbij kunnen spontane veranderingen in het erfelijk materiaal van individuen (mutaties) en veranderingen in gen-expressie (epigenese) een belangrijke rol spelen. Anderzijds zijn er binnen de levensloop van het individuele dier aanpassingen die verworven worden tijdens de vroege embryonale ontwikkeling en tijdens gevoelige periodes in de vroege jeugd. Tenslotte passen dieren zich gedurende hun leven aan doordat zij leren adequaat te reageren op prikkels en omgevingscondities die voor hen relevant zijn. Dergelijke aanpassingen kunnen dieren minder gevoelig maken voor specifieke prikkels (habituatie), maar ook gevoeliger (sensitisatie).

Het traditionele beeld dat aangeboren eigenschappen van een organisme vastliggen in het DNA, daarmee als het ware 'in beton zijn gegoten' en aanpassingen vooral ontstaan door spontane mutaties in het DNA die aan de volgende generatie worden doorgegeven, is de laatste decennia drastisch bijgesteld. Ook verworven aanpassingen blijken namelijk te kunnen worden doorgegeven aan volgende generaties. Dit vindt plaats via zogenaamde epigenetische mechanismen⁹. Dat is relevant omdat er naast de relatief trage aanpassing van de bouwstenen waaruit DNA- en RNA-moleculen zijn opgebouwd en die over generaties worden doorgegeven, er ook kortere aanpassingsroutes mogelijk zijn die verlopen via epigenetische mechanismen. Epigenetische aanpassingen als reactie op omgevingsfactoren verlopen relatief snel, zijn stabiel maar kunnen beide kanten op werken waardoor de invloed van omgevingsfactoren als zodanig omkeerbaar is. De laatste decennia is steeds meer inzicht ontstaan in hoe de aanpassing van dieren aan omgevingsaspecten via epigenetische mechanismen kan worden doorgegeven aan volgende generaties (Jensen 2014a; Vogt 2017; Meaney 2016; Sasaki 2009; Bohacek & Mansuy 2015; Bélteki et al. 2018). Er zijn steeds meer aanwijzingen dat epigenetische aanpassingen in de neuro-endocrinologische stressrespons van dieren bij domesticatie een belangrijke rol spelen (Pörtl en Jung 2017; Feeney et al. 2014). Hoe dit precies in zijn werk gaat, is momenteel wereldwijd onderwerp van moleculair genetisch onderzoek.

2.4 Verlies van angst voor de mens

De essentie van domesticatie is dat dieren gewend raken aan de (nabijheid van de) mens en populaties dieren aangepast raken aan omstandigheden die door de mens worden gecreëerd en gecontroleerd (Darwin 1868; Clutton-Brock 2012; Price 2002; Brothwell 1975; Zeder 2012b). In een omgeving waarin interacties met de mens onvermijdelijk zijn en soms zelfs van levensbelang, is afwezigheid van angst voor de mens een cruciale eigenschap voor dieren om in die omgeving goed te kunnen functioneren. Angst voor de mens belemmert domesticatie omdat angstige (flight) en agressieve (fight) reacties van dieren, noodzakelijke verzorging (hanteren, voeren, drenken) en beoogde interacties (melken, berijden, scheren) in de weg staan.

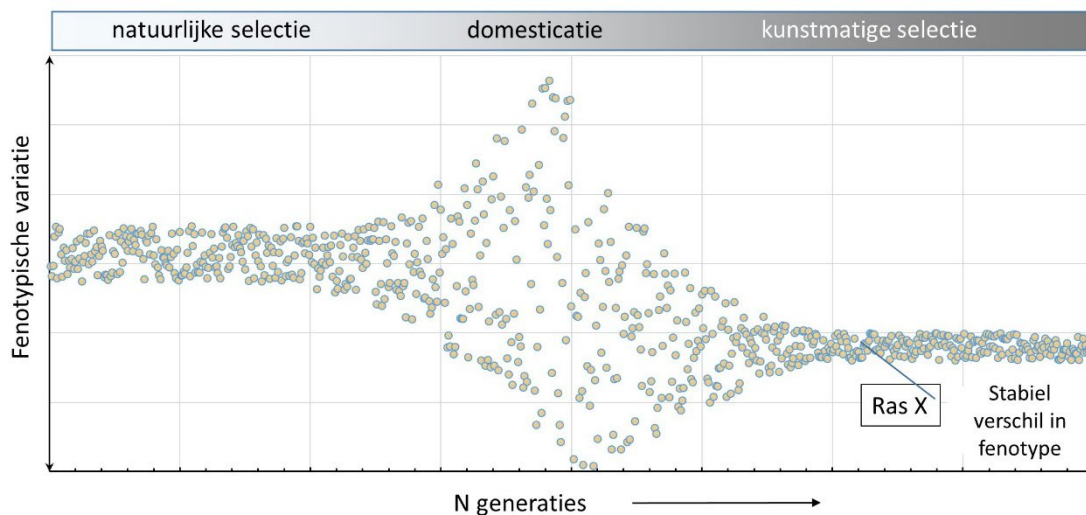
Door hun afhankelijkheid van de mens kunnen ook populaties wilde dieren die in dierentuinen worden gehouden onbewust een bepaalde mate van domesticatie ondergaan. Doordat minder temperamentvolle exemplaren in een dierentuinsituatie in het voordeel zijn (beter benaderbaar, minder getrest, beter zichtbaar voor bezoekers, betere reproductie), vindt er onbewust selectie plaats van dieren die minder temperamentvol, maar ook minder weerbaar zijn (Schulte-Hostedde en Mastromonaco 2015). Dat terugplaatsing van in gevangenschap gefokte dieren in de natuur niet altijd

⁹ DNA repliceert en archiveert genetische informatie en vormt zo een blauwdruk voor alle genetische informatie in een organisme. Bij de productie van biologische bouwstenen speelt RNA echter een vitale rol. RNA leest de genetische informatie in het DNA af en zet dit om in een recept dat wordt gebruikt om eiwitten te bouwen. Omgevingsfactoren kunnen lange termijn effecten induceren op de mate waarin het DNA wordt afgelezen en kunnen zo de hoeveelheden verschillende eiwitten die worden geproduceerd beïnvloeden, als ook de timing waarmee deze eiwitten beschikbaar komen. Mechanismen die invloed hebben op de mate waarin (delen van) het DNA wordt afgelezen worden epigenetische mechanismen genoemd. Via deze mechanismen kunnen eigenschappen, gewijzigd onder invloed van omgevingsfactoren, worden doorgegeven aan volgende generaties zonder dat de volgorde van de basenparen in het DNA in de celkern verandert.

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). Bij herintroductie van in gevangenschap gefokte exemplaren van bedreigde soorten wordt er daarom voor gepleit om evolutionaire principes in het management en in de fokkerij van gehouden dieren te integreren (McDougall et al. 2006; Schulte-Hostedde and Mastromonaco 2015). Dit om te bevorderen dat de oorspronkelijke variatie aan eigenschappen zoals deze in de wilde populatie aanwezig is, ook in de gehouden populatie behouden blijft, onder andere door terugkruising met wilde exemplaren.

Zoals overduidelijk is gebleken uit het onderzoek van Belyaev en Trut aan zilvervossen (Dugatkin & Trut 2017), maar ook uit andere studies, heeft selectie tegen angst voor de mens diepgaande gevolgen voor het "ontwerp" van het dier. Het baanbrekende werk van Trut en Belyaev (Trut 1999) startte in 1959 met zilvervossen uit een populatie die reeds ca. 70 jaar werden gehouden en gefokt voor de productie van bont (Lord et al. 2019). Dit onderzoek 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 geassocieerde gedragsmatige, morfologische, fysiologische en genetische veranderingen aan de oppervlakte bracht. Zo verdwenen bij deze zilvervossen in minder dan vier generaties de meest agressieve dieren uit de populatie. In de generaties daarna kwamen welpen voor die op de mens reageerden door als een hond te kwispelen met hun staart (4e generatie) en welpen (1,8%, 6e generatie) die de mens uit zichzelf opzochten en naast kwispelen ook hondachtig gedrag als piepen, janken en likken vertoonden. Na voortdurend selecteren op, en verder fokken met dit type dier veranderde in de 8e-10e generatie ook het uiterlijk. De vachtkleur veranderde, witte vlekken kwamen vaker voor, inclusief een bles zoals deze ook bij andere gedomesticeerde dieren (paard, koe, geit, schaap) zichtbaar is (Trut 1999; Kukekova et al. 2014). Geleidelijk aan verschenen er in de populatie steeds meer exemplaren (ca 50% in de 30ste generatie) die naast hondachtig gedrag en andere vachtkleuren, ook andere uiterlijke veranderingen vertoonden als een kortere en krullende staart, hangende oren, kortere poten, staarten, snuiten en boven- of onderkaken (onder- en overbeet). 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 (Popova et al. 1991; Trut 1999). Deze kenmerken kwamen slechts sporadisch voor bij de niet geselecteerde vossen.

De verschijning van kenmerken uit wat Wilkins et al. (2014) benoemden als het 'domesticatie syndroom' biedt daarmee een derde criterium op basis waarvan kan worden vastgesteld of dieren zijn gedomesticeerd.



Figuur 1 Fenotypische variatie in dierkenmerken in een populatie onder invloed van domesticatie en selectie.

Omdat de natuurlijke selectiedruk (voedselschaarste, predatie, barre weersomstandigheden) voor dieren die in de nabijheid van mensen leven afneemt, neemt de variatie in uiterlijke kenmerken toe (zie figuur 1). Dit vergroot vervolgens de mogelijkheden om exemplaren daarop te onderscheiden en te selecteren op door de mens gewenste eigenschappen. 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 volgende generaties. Door deze

kunstmatige selectie en gerichte fokkerij raken op termijn bepaalde eigenschappen en kenmerken in de genen van een dierpopulatie verankerd, met als resultaat een stabiel verschil in fenotype ten opzichte van de oorspronkelijke wilde soortgenoten (zie bijvoorbeeld Ras X in Figuur 1). In de gehouden situatie zijn de afwezigheid van angst voor de mens, als mogelijk onderdeel van het fokdoel, en de intensiteit en de aard van de interacties met de mens bepalend voor de mate waarin dieren tijdens de fase van gerichte fokkerij en kunstmatige selectie hun angst voor de mens verder kwijtraken.

2.5 Genetisch bepaalde tamheid als spil van domesticatie

Tamheid van dieren kan worden beschouwd als belangrijkste voorwaarde voor domesticatie, maar temmen en domesticatie worden als wezenlijk verschillend gezien (Darwin volgens Boice (1973) en Bidau (2009); Diamond 2012). Anders dan bij domesticatie gaat het bij temmen om genetisch onveranderde exemplaren van wilde soorten en het in gevangenschap houden ervan (Konarzewski 2014). Tamheid – Lord et al. (2019) spreken van tembaarheid¹⁰ – kent twee gedragscomponenten: de neiging om mensen niet te vermijden (passieve tamheid) en de aandrang om mensen te benaderen (actieve tamheid) (Nagayama et al. 2018). Temmen betreft een individueel dier dat door herhaalde blootstelling aan prikkels, eigen aan de mens en zijn leefomgeving, geleidelijk leert zijn angsten hiervoor te overwinnen (habituatie), daartoe veelal gestimuleerd door beloning. Een getemd dier wordt gekenmerkt door een (aangeleerde) verminderde sensitiviteit en reactiviteit en een (aangeleerde) verhoogde stresstolerantie.

Tussen temmen en domesticatie bestaat een duidelijk onderscheid. Waar temmen de relatie tussen een bepaalde persoon en een individueel dier betreft, gaat het bij domesticatie over een *populatie dieren* die over generaties heen gedragsmatig, morfologisch en fysiologisch door selectie van individuen op door de mens gewenste eigenschappen verandert ten opzichte van de oorspronkelijke soortgenoten. Domesticatie betreft niet een enkel dier dat door intensieve training en gewenning aan de mens tam gedrag vertoont, maar betreft altijd een *populatie dieren* die meer of minder is afgezonderd van hun vrij levende soortgenoten en waarin tamheid van generatie op generatie wordt doorgegeven (Clutton-Brock 1992; Barre et al. 2001; Price 2002; Vigne 2011; Zeder 2012a). Mensen temmen soms dieren als huisdier of lokvogel, maar dit leidt niet tot fundamentele biologische veranderingen in de populatie of soort, zolang het getemde dier geen nakomelingen voortbrengt die zich in gevangenschap kunnen handhaven en voortplanten. Het belangrijkste en universele kenmerk van elk gedomesticeerd dier is zijn genetisch bepaalde tamheid (Trut et al., 2020)

Ongeacht de omgeving waarin dieren zich bevinden, de vrije natuur of door de mens gecontroleerd, vindt (onbewust) altijd (natuurlijke) selectie plaats en variatie tussen dieren in kenmerken en eigenschappen is daarvoor een voorwaarde. Exemplaren die in een specifieke omgeving beter gedijen brengen namelijk meer vruchtbare jongen voort, waarmee hun eigenschappen in de populatie worden versterkt. Anders dan natuurlijke selectie betreft kunstmatige selectie in de regel een beperkt aantal door de mens geprevalende fenotypische kenmerken die door gerichte paringen vele malen sneller in een populatie worden versterkt. Eén van de theorieën is dat domesticatie start bij die exemplaren die binnen een natuurlijke populatie het minst angstig zijn voor de mens en in zijn omgeving het best gedijen. Door de afname van natuurlijke selectiedruk (predatie, voedselschaarste, barre weersomstandigheden) neemt bij domesticatie aanvankelijk de variatie in kenmerken tussen dieren toe. Voor dieren die hun leefwereld delen met mensen die hen voorzien van voldoende voedsel en water, waarbij de voortplanting door de mens wordt gecontroleerd en die hen veiligheid en beschutting bieden, komt er ruimte voor andere kenmerken. Eigenschappen die voor dieren in de natuur de kans op overleving vergroten zoals een passende schutkleur, zintuiglijke scherpte om roofdieren tijdig te ontdekken, kracht en snelheid om zich tegen hen te verweren of aanvalsdrift en kracht om toegang tot voedsel, schuilplaatsen of receptieve vrouwtjes veilig te stellen, zijn voor gehouden dieren en voor de mensen die hen houden immers minder van belang. Dit verschijnsel wordt 'relaxation of natural selection' (Jensen & Wright 2014; Brothwell 1975; Larson & Fuller 2014) of 'destabilizing selection' (Belyaev volgens Bidau 2009) genoemd.

Samengevat is domesticatie van een diersoort een gefaseerd proces waarbij, afhankelijk van de variatie in eigenschappen binnen de uitgangspopulatie en de selectiedruk die wordt aangelegd, tientallen generaties nodig zijn om als populatie fundamenteel aangepast te raken aan een leven in gevangenschap met de mens als belangrijke omgevingsfactor. In het voorbeeld van de zilvervossen verliepen in totaal ca. 100 generaties tussen de eerste vossen, waarvan nakomelingen gedurende ca. 70 jaar voor de productie van bont op Canadese pelsdierboerderijen werden gehouden (Lord et al. 2019), en de vanuit die populatie sterk tegen agressie en angst geselecteerde Siberische vossen, waarbij na 30 generaties 50% van de dieren diepgaande veranderingen in gedrag, fysiologie en morfologie vertoonde. De minimale inspanning die is vereist om een verregaande mate van domesticatie te bereiken lijkt daarmee aanzienlijk en vergt de nodige generaties. Vanwege de uitzonderlijk strenge en gerichte selectie tegen angst voor de mens is het onderzoek met de zilvervossen niet maatgevend voor de snelheid waarmee het domesticatieproces zich in de regel voltrekt.

Rekening houdend met het multidisciplinaire karakter van domesticatie laat het begrip domesticatie zich met betrekking tot dieren op basis van bovenstaande elementen als volgt beschrijven (Neijenhuis en Hopster 2018):

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.

2.6 Onderscheid tussen wild en gedomesticeerd

Het werk van Belyaev en Trut aan zilvervossen is met name interessant vanwege de inzichten die het heeft opgeleverd in de onderliggende mechanismen van domesticatie en de biologische consequenties die daar voor dieren uit voortvloeien. Het wetenschappelijk debat daaromtrent wordt volop gevoerd. In een recente analyse trekken Lord et al. (2019) het bestaan van een algemeen geldend 'domesticatie syndroom' in twijfel. Tegelijkertijd bevestigen ze de claim van Belyaev en Trut van het bestaan van een causaal verband tussen selectie op tamheid en fenotypische veranderingen. Trut et al. (2020), Wilkins et al. (2021) en Zeder (2020) weerleggen de kritiek van Lord et al. (2019) en handhaven de hypothese, dat de uiteenlopende kenmerken die onder invloed van domesticatie veranderen, een gezamenlijke basis hebben (Wilkins et al. 2014).

Domesticatie lijkt aan te grijpen op "het ontwerp" van het dier dat integraal lijkt te kunnen worden bijgesteld door selectie tegen angst voor de mens. Wilkins et al. (2014) hebben als hypothese dat selectie op tamheid specifiek inwerkt op genen die de vorming, differentiatie en migratiepatronen van neurale lijstcellen beïnvloeden. Dat betekent dat de effecten van domesticatie zich al manifesteren in de vroege ontwikkeling van het embryo. In een recente genetische studie van Rubio en Summers (2022) naar verschillen in neurale lijstcelgenen tussen 15 gedomesticeerde zoogdiersoorten en hun wilde verwanten, is de hypothese van Wilkins et al. (2014) bevestigd. De resultaten leverden significant bewijs voor selectie op varianten van neurale lijstcelgenen in vrijwel alle gedomesticeerde soorten. Specifiek in de neurale lijstcelgenen werden grote verschillen gevonden tussen gedomesticeerde en wilde verwanten, maar in de overige genen was dit verschil niet zichtbaar. Dit is het eerste onderzoek dat over soorten heen een duidelijk genetisch onderscheid aanbrengt tussen gedomesticeerde zoogdieren en hun wilde verwanten. Voor de toekomst biedt dit mogelijk nieuwe perspectieven om gedomesticeerde van niet-gedomesticeerde dieren te onderscheiden. Om dit instrumentarium te ontwikkelen is echter meer onderzoek nodig. Vooralsnog lijkt het praktisch om het toetsingskader te enten op twee te onderscheiden stadia in het proces, i.e. habituatie in gevangenschap en rassenvorming, aangevuld met gedrags-, fysiologische en morfologische kenmerken die het onderscheid tussen gedomesticeerde en niet-gedomesticeerde zoogdieren kunnen bevestigen.

2.7 In hoge mate gedomesticeerd

Voor de plaatsing op bijlage IV bij het Besluit houders van dieren, is het van belang dat diersoorten (of populaties) in aanleg hun angst voor de mens in belangrijke mate hebben overwonnen en in een houderij-omgeving goed kunnen gedijen. Dit betekent dat daarmee hun tamheid ten opzichte van het oorspronkelijke wildtype significant is toegenomen. Zonder dat is het waarschijnlijk dat het welzijn van een dier dat bij optredens wordt ingezet, door de aard van performancepraktijk (intensief contact met de mens, training, transport) en de blootstelling aan stressvolle, onbekende omgevingsprikkels (publiek, lawaai, transport) aanzienlijke schade ondervindt. Door op soort- of populatieniveau een verregaande mate van domesticatie als eis te stellen, wordt voorkomen dat wilde dieren ieder voor zich een stressvolle transitie moeten ondergaan van wild naar tam waarin zij geleidelijk, meer of minder succesvol, gehabitueerd raken aan de mens en aan de door de mens gecontroleerde houderij-omgeving.

De scheidslijn tussen wild en gedomesticeerd is daarom gelegd na de fase van houderij, selectie en intensieve fokkerij (zie figuur 2). Ongeacht de route van domesticatie, geeft dit voldoende garanties dat diersoorten of dierpopulaties twee belangrijke fasen hebben doorlopen: 1) de fase waarin dieren door mensen worden gehouden waardoor zijn geleidelijk minder angstig en minder agressief worden en 2) de fase waarin de mens min of meer controleert welke ouderdieren de volgende generaties voortbrengen i.e. de 'rasvormingsfase'. Met de juiste voorbereiding zijn exemplaren van soorten die beide fasen hebben doorlopen voldoende opgewassen tegen de prikkels en uitdagingen die de specifieke performancepraktijken kenmerken. Duidelijk is dat diersoorten of -populaties die de 'rasvormingsfase' hebben doorlopen zich door mensen laten benaderen. Angst voor de mens belemmert in deze fase immers de noodzakelijke verzorging (huisvesten, hanteren, voeren, drenken, selecteren etc.). Hoewel het op dit moment nog niet mogelijk is om op een wetenschappelijk verantwoorde wijze de mate van domesticatie precies vast te stellen, kunnen op deze wijze wel diersoorten en dierpopulaties worden onderscheiden waarin domesticatie in hoge mate is doorgevoerd. Het doorlopen van fase 1 en het doorlopen van fase 2 zijn dan ook twee belangrijke criteria voor het toetsingskader.

De hoge mate waarin diersoorten (of populaties) zijn gedomesticeerd komt in de eerste plaats tot uiting in verminderde angst voor de mens, maar ook in een afgenomen waakzaamheid en gevoeligheid voor omgevingsprikkels en een verminderde reactiviteit van fysiologische systemen die tijdens stress worden geactiveerd. Verder zijn de socialisatieperiode en de jeugdfase verlengd, zijn dieren speelser, onderling minder agressief, beter in staat om met mensen te communiceren en zoeken ze meer het gezelschap van de mens. Dit maakt ze naar verwachting in aanleg beter bestand tegen de blootstelling aan prikkels in de houderij, tijdens transport, bij optredens in een circusomgeving, als gevolg van scheiden van soortgenoten of door de nabijheid van publiek. Daarom stellen wij voor om bij de populatie waaruit dieren voor optredens voortkomen te checken in hoeverre er bewijs is voor de aanwezigheid van het 'domesticatie syndroom'. Daarmee kan de zekerheid worden vergroot dat belangrijke eigenschappen als verminderde angst, afgenomen gevoeligheid voor omgevingsprikkels en een toegenomen stresstolerantie bij het betreffende dier in voldoende mate in aanleg (genetisch) aanwezig zijn. Zonder exact te kunnen vaststellen wat de mate van domesticatie is, kan met deze drie criteria met een grote waarschijnlijkheid worden aangenomen dat de betreffende populatie in hoge mate is gedomesticeerd.

Door als eis te stellen dat diersoorten (of populaties) in hoge mate moeten zijn gedomesticeerd, wordt de lat uit voorzorg hoog gelegd en kunnen vertegenwoordigers van deze soorten of populaties, ondanks de glijdende schaal, worden onderscheiden van hun wilde voorouders. Zo wordt het risico verkleind dat matig gedomesticeerde dieren, die mogelijk schade ondervinden van leven in een circus, toch in een circus gehouden kunnen worden. Dat een dier uit een populatie komt die in hoge mate is gedomesticeerd, is daarmee een belangrijke voorwaarde voor het welzijn van dieren, ook al is het geen garantie. Ook in gedomesticeerde populaties kunnen er tussen individuele dieren aanzienlijke verschillen bestaan in sensitiviteit, reactiviteit en stresstolerantie (Koolhaas et al. 1999). Naast de verregaande mate van domesticatie van de populatie of soort, zijn een weloverwogen keuze van een geschikt individu en passende houderijomstandigheden, naast voldoende voorbereiding van het dier in kwestie van cruciaal belang om te voorkomen dat het welzijn van het dier wordt aangetast.

2.8 Beoordelingskader

Vraag 1. Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden?

Bij de beoordeling of een diersoort in hoge mate is gedomesticeerd, dient allereerst de vraag gesteld te worden of van de betreffende diersoort exemplaren in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden worden gehouden. Als dieren namelijk hoe dan ook niet worden gehouden, dan kan het nooit om diersoorten gaan die in hoge mate zijn gedomesticeerd. Om de fase te bereiken waarin het mogelijk is om dieren te kunnen selecteren en er intensief mee te kunnen fokken is het zonder meer noodzakelijk om ze onder gecontroleerde omstandigheden te houden waarin ze in nauw contact staan met de mens.

Vraag 2. Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen?

Vervolgens is van belang onder welke omstandigheden de dieren worden gehouden. Over generaties heen zijn in essentie vergelijkbare omstandigheden nodig omdat de aanpassing van dieren aan specifieke omstandigheden ook voor volgende generaties voordeel moet bieden. Los van variaties in voeding en huisvesting, is nauw contact met de mens voor het gehouden dier onlosmakelijk verbonden met de gehouden situatie en hier een cruciaal onderdeel van. Om dieren over generaties heen te kunnen selecteren op voor de mens nuttige kenmerken, dienen deze immers door de mens gevoerd, gehanteerd en verzorgd te worden en selecteert de mens de ouders voor de volgende generaties. Angst voor de mens en agressie bij dieren zijn hierbij contraproductief. Tamheid ligt daarom aan de basis omdat gehouden dieren die zich vanwege weinig angst en het ontbreken van agressie gemakkelijk door de mens laten benaderen, voeren, hanteren of verzorgen duidelijk beter zullen functioneren. Daarmee de kans vergrotend dat zij hun eigenschappen aan volgende generaties kunnen doorgeven. Wil een populatie een verregaande mate van domesticatie ondergaan, dan zal er gedurende tientallen generaties een consistentie, kunstmatige selectie moeten plaatsvinden op door de mens gewenste eigenschappen waardoor de populatie ten opzichte van de oorspronkelijke soort fundamenteel verandert.

Vraag 3. Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype?

Tenslotte dient beoordeeld te worden in hoeverre deze selectie op het niveau van de populatie tot uitdrukking komt in verschillen in gedrag, morfologie, fysiologie of reproductie tussen de dieren in de te beoordelen populatie en die van de oorspronkelijke wilde soort (zie bijlage 2). Deze verschillen wijzen op een fundamentele, stabiele aanpassing van de populatie dieren aan de gehouden situatie waarin de mens een allesbepalende rol vervult. Op basis van deze stapsgewijze beoordeling van de hiervoor beschreven essentiële elementen van verregaande domesticatie is het mogelijk om te bepalen op een diersoort of populatie binnen een soort als in hoge mate gedomesticeerd kan worden beschouwd.

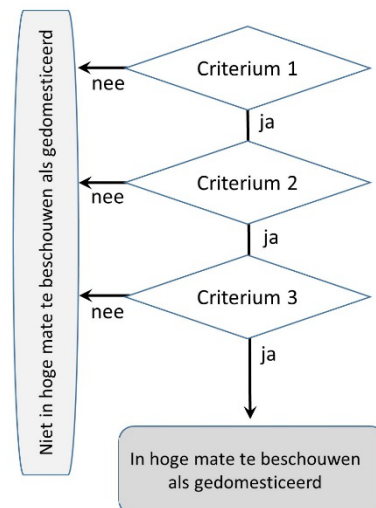
Samengevat dienen de volgende drie vragen doorlopen te worden:

Vraag 1. Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden?

Vraag 2. Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen?

Vraag 3. Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype?

Indien de drie bovenstaande vragen alle met 'Ja' kunnen worden beantwoord, dan wordt gesteld dat de betreffende soort of populatie een verregaande mate van domesticatie heeft ondergaan waardoor de betreffende diersoort of populatie (in hoge mate) als gedomesticeerd kan worden beschouwd. Indien er geen betrouwbare bronnen zijn op basis waarvan elk van deze drie bovenstaande vragen bevestigend kan worden beantwoord, dan ontbreekt de wetenschappelijke onderbouwing voor de stelling dat de diersoort of populatie een verregaande mate van domesticatie heeft ondergaan. Met als gevolg dat de betreffende diersoort of populatie als niet (in hoge mate) gedomesticeerd moet worden beschouwd. Het is voor die dieren namelijk waarschijnlijk dat het welzijn reële schade ondervindt door de aard van performancepraktijk (intensief contact met de mens, training, transport) en de blootstelling aan stressvolle, onbekende omgevingsprikkels (publiek, lawaai, transport). Deze cascade van vragen kan in de vorm van een stroomschema worden weergegeven (figuur 3).



Figuur 3 Stroomschema waarmee bepaald kan worden of een diersoort of dierpopulatie (in hoge mate) is te beschouwen als gedomesticeerd.

2.8.1 Betrouwbare bronnen

Voor de beantwoording van de drie voorgaande vragen worden betrouwbare bronnen geraadpleegd. In lijn met het advies toetsingskader positieflijst zoogdieren (Hellebrekers et al. 2019) definiëren we als betrouwbare bronnen publicaties die in 'peer-reviewed' (d.w.z. collegiaal getoetste) wetenschappelijke tijdschriften, de zogenaamde primaire literatuur, zijn gepubliceerd. Peer review wordt gedefinieerd als "een proces waarbij het wetenschappelijke werk, onderzoek of ideeën van een auteur, wordt onderworpen aan een kritische beschouwing van anderen die experts zijn in hetzelfde veld" (Kelly et al. 2014). Peer review fungeert ten eerste als een filter om ervoor te zorgen dat alleen onderzoek van voldoende wetenschappelijke kwaliteit wordt gepubliceerd door het bepalen van de geldigheid, betekenis en originaliteit van de studie. Ten tweede is peer review bedoeld om de kwaliteit van manuscripten die geschikt worden geacht voor publicatie te verbeteren en te waarborgen. Publicaties in 'peer-reviewed' tijdschriften volgens een systematische indeling waarbij onderzoeks- en analysemethoden inzichtelijk en navolgbaar zijn waardoor het onderzoek als zodanig reproduceerbaar is. Deze publicaties zijn beschikbaar via de bibliografische databases die in gebruik zijn bij bibliotheken van universiteiten. Als meest relevante noemen we Web of Science, CAB Abstracts, Biological Abstracts, Zoological Record en Google Scholar. Naast deze primaire literatuur, worden naslagwerken, vakbladartikelen en rapporten die referenties naar de primaire literatuur bevatten, en proefschriften als betrouwbare bronnen beschouwd. Voor deze tweede categorie van bronnen geldt als voorwaarde dat onafhankelijkheid gegarandeerd is (zoals geen enkele relatie van de auteurs met een bedrijf of financieel gewin).

2.8.2 Zoekstrategie

Voor elk van de te beoordelen soorten is voor de genoemde bibliografische databases de volgende zoekstrategie gehanteerd:

Vraag 1

Hierbij wordt gezocht naar publicaties met als zoekterm de te beoordelen diersoort (Engelstalige aanduiding, wetenschappelijke naam en eventuele alternatieve wetenschappelijke benamingen), aangevuld met zoektermen als 'husbandry', 'captive*', 'farm*', 'ranch*' en 'zoo'. Op deze wijze is gezocht naar wetenschappelijke bronnen waarin door de mens gehouden exemplaren of populaties van de betreffende soort zijn beschreven. Bovendien is via het Zoological Information Management System (ZIMS), met wereldwijd meer dan 1100 aangesloten dierentuinen, aquaria en overige wildlife-organisaties, een inventarisatie uitgevoerd (d.d. 3 september 2019).

Vraag 2

Aan de hand van de gevonden publicaties wordt nagegaan in hoeverre de omstandigheden waarin de betreffende exemplaren of populaties worden gehouden, worden gekenmerkt door nauw contact met de mens en gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen. Hiervoor wordt als zoekterm 'domesticat*' gebruikt. De wildcard staat hierbij voor 'domesticate', 'domesticated' of 'domestication'. Als de aangegeven zoekterm weinig oplevert, dan wordt tevens gezocht met andere zoektermen als 'tame*' en 'selective breed*'. Dit betreft een screening op publicaties die kunnen duiden op domesticatie van de betreffende soort. De gevonden publicaties worden vervolgens gescreend op relevantie. De zoekterm 'domesticat*' kan namelijk ook in een verband worden gebruikt, anders dan direct gerelateerd aan de te beoordelen diersoort (bv als een tijger in de vrije natuur gedomesticeerde dieren bejaagd).

Vraag 3

Tenslotte wordt nagegaan of er in de gevonden bronnen aanwijzingen zijn dat er als gevolg van nauw contact met en gerichte, consistente selectie door de mens, genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit de betreffende populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype (zie kenmerken in tabel 1).

Tabel 1 Overzicht van genetisch verankerde kenmerken in gedomesticeerde populaties die in het fenotype van individuele dieren tot expressie (kunnen) komen, geordend naar kenmerken met de wilde populatie in de natuurlijke habitat als referentiekader.

Biologisch systeem	Kenmerk	Genetisch verankerde veranderingen in dierpulaties die in het fenotype van individuele dieren tot expressie komen
Gedrag	<i>Tamheid</i>	Tammer, minder angstig, minder agressief naar mens en soortgenoten, minder gevoelig voor omgevingsprikkels, minder exploratief, minder motorische activiteit, minder waakzaam
	<i>Sociaal gedrag</i>	Verlengde socialisatieperiode, speelser, verlengde jeugdfase, minder onderlinge agressie, beter in staat om met mensen te communiceren, zoekt gezelschap van de mens
Fysiologie	<i>Stressrespons</i>	Afgenomen reactiviteit van de HPA-as, minder krachtige respons maar langer aanhoudend, lagere basale cortisolspiegels, hogere serotonineniveaus in de hersenen.
Morfologie	<i>Lichaamsbouw en -vorm</i>	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.
Reproductie	<i>Voortplantingsvermogen</i>	Snellere groei, eerder geslachtsrijp, verhoogde vruchtbaarheid, frequentere voortplantingscyclus en minder seizoensafhankelijk, grotere worpen en vaker meerlinggeboorten, hogere melkproductie, afname seksueel dimorfisme, intenser seksueel gedrag.

Volgens de beschreven aanpak is voor elk van de 30 te beoordelen zoogdiersoorten nagegaan in hoeverre er op basis van betrouwbare bronnen voldaan wordt aan de drie criteria van het toetsingskader. Telkens is het antwoord op iedere vraag tussen spekhaken achter de vraag geplaatst met daaronder de argumenten, ontleend aan de beschikbare bronnen. Waar betrouwbare bronnen ontbreken, is het antwoord op de vraag per definitie ontkennend omdat als uitgangspunt geldt dat een diersoort niet in hoge mate als gedomesticeerd is te beschouwen, indien daarvoor het wetenschappelijk bewijs ontbreekt. Waar als antwoord op één van de drie vragen **[NEE]** verschijnt, dus ook bij gebrek aan betrouwbare bronnen, wordt het stroomschema verlaten omdat de vragen die

volgen niet van toepassing zijn **[N.V.T.]**. In die gevallen volgt dan altijd als conclusie dat de betreffende diersoort of -populatie niet in hoge mate als gedomesticeerd kan worden beschouwd. Bij dergelijke soorten is het waarschijnlijk dat het welzijn van een dier dat als vertegenwoordiger van de soort bij optredens wordt ingezet, door de aard van performancepraktijk (intensief contact met de mens, training, transport) en de blootstelling aan stressvolle, onbekende omgevingsprikkels (publiek, lawaai, transport) reële schade ondervindt. Alleen als alle vragen met **[JA]** worden beantwoord, is er sprake van een diersoort of -populatie die in hoge mate als gedomesticeerd kan worden beschouwd. De resultaten van de beoordelingen zijn in de volgende paragrafen voor elk van de diersoorten weergegeven.

3 Nавolgbare herkomst

Als niet de soort als zodanig, maar een specifieke populatie binnen de soort (in hoge mate) als gedomesticeerd is te beschouwen, dan is het van belang dat de herkomst van een vertegenwoordiger van die gedomesticeerde populatie onweerlegbaar kan worden herleid naar die betreffende populatie. Een aantoonbaar navolgbare herkomst van dieren is goed mogelijk en wordt ook veelvuldig toegepast. Om eenvoudig en navolgbaar vast te kunnen stellen dat een individueel exemplaar van de aangegeven soort al dan niet voortkomt uit een gedomesticeerde dierpopulatie, zijn betrouwbare identificatie en registratie een vereiste. Identificatie van een dier kan door middel van een (naadloos gesloten poot)ring-, tatoeage-, oormerk- of microchipnummer of aan de hand van een omschrijving aan de hand van bijzondere uiterlijke kenmerken, bijvoorbeeld in een schets of paspoort.

Voor runderen, varkens, schapen, geiten, paardachtigen, pluimvee, maar ook honden geldt in ons land een wettelijke plicht om dieren te identificeren en te registreren (I&R). Runderen hebben daarvoor bijvoorbeeld twee oormerken in. Ook veranderingen in het aantal, de verblijfplaats en de verplaatsingen binnen of buiten Nederland worden in I&R bijgehouden. In dierentuinen is het gebruik van microchips standaard. Zeker bij de professionele dierentuinen, die zijn aangesloten bij de Europese Vereniging van Dierentuinen (EAZA), is het gebruik van microchips standaard, bij zoogdieren, vogels en ook bij veel reptielen. De leden van EAZA zijn verplicht hun dierencollectie te registreren in een centrale database voor dierentuinen; inmiddels doen er wereldwijd meer dan 1100 dierentuinen, aquaria en opvangcentra mee aan dit Zoological Information and Management System (ZIMS) dat valt onder de verantwoordelijkheid van Species360 (<https://www.species360.org/>). Het ligt voor de hand om voor het vaststellen van de herkomst van exemplaren van (in hoge mate) als gedomesticeerd beschouwde populaties, aansluiting te zoeken bij deze bestaande systemen. Met behulp van bestaande methoden is het dan ook goed mogelijk om de herkomst van individuele dieren te herleiden naar populaties die in hoge mate zijn gedomesticeerd.

4 Beoordelingsresultaten

In onderstaand overzicht zijn de resultaten van de beoordeling van de dertig diersoorten verkort weergegeven. Voor een nadere toelichting op de beoordeling per diersoort zie Bijlage 1.

<i>Diersoort (Nederlandse naam)</i>	<i>1: Door de mens gehouden?</i>	<i>2: Selectie en fokkerij op voor de mens nuttige kenmerken?</i>	<i>3: Zijn er stabiele veranderingen t.o.v. het wildtype?</i>	<i>In hoge mate gedomesticeerd?</i>
<i>Afrikaanse olifant</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Aziatische olifant</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Berber aap</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Bergzebra</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Bizon</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Bruine beer</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Californische zeeleeuw</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Cheeta</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Chinese Muntjak</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Chimpansee</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Damhert</i>	JA	JA	NEE	NEE
<i>Bonoboo</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Dwerg nijlpaard</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Edelhert</i>	JA	JA	NEE	NEE
<i>Eland</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Europese bruine beer</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Gewone zeehond</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Giraffe</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>IJsbeer</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Jachtluipaard</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Jaguar</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Leeuw</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Luipaard</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Neusaap</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Nijlpaard</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Poema</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Ree</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>Tijger</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>(Patagonische) Zeeleeuw</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE
<i>(Steppe) Zebra</i>	JA	NEE	N.V.T.	NEE

Literatuur

- Abbott, Brant, and G. Cornelis van Kooten. 2011. "Can Domestication of Wildlife Lead to Conservation? The Economics of Tiger Farming in China." *Ecological Economics* 70(4):721–28. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolecon.2010.11.006>.
- Adams, J., and J. K. Berg. 1980. "Behavior of Female African Elephants (*Loxodonta Africana*) in Captivity." *Applied Animal Ethology* 6(3):257–76.
- Agoramoorthy, G., C. Alagappasamy, and M. J. Hsu. 2004. "Can Proboscis Monkeys Be Successfully Maintained in Captivity? A Case of Swings and Roundabouts." *Zoo Biology* 23(6):533–44.
- Andel, Tomas. 2010. "The Harbour Seal (*Phoca Vitulina*) and Its Husbandry at Usti Nad Labem Zoo." *Tulen Obecný (Phoca Vitulina) a Jeho Chov v Zoo Usti Nad Labem*. 35:17–22.
- Andersen, Reidar, Jean Michel Gaillard, John D. C. Linnell, and Patrick Duncan. 2000. "Factors Affecting Maternal Care in an Income Breeder, the European Roe Deer." *Journal of Animal Ecology* 69(4):672–82. doi: 10.1046/j.1365-2656.2000.00425.x.
- Andrews, Christopher J., David G. Thomas, Jimena Yapura, and Murray A. Potter. 2019. "Reproductive Biology of the 38 Extant Felid Species: A Review." *Mammal Review* 49(1):16–30. doi: 10.1111/mam.12145.
- Anel-Lopez, L., C. Ortega-Ferrusola, M. Álvarez, S. Borragán, C. Chamorro, F. J. Peña, J. Morrell, L. Anel, and P. de Paz. 2017. "Improving Sperm Banking Efficiency in Endangered Species through the Use of a Sperm Selection Method in Brown Bear (*Ursus Arctos*) Thawed Sperm." *BMC Veterinary Research* 13(1):1–8. doi: 10.1186/s12917-017-1124-2.
- Arkwright, Thomas, Raphaëlle Malassis, Toby Carter, and Fabienne Delfour. 2016. "California Sea Lions (*Zalophus Californianus*) Can Follow Human Finger Points and Glances." *International Journal of Comparative Psychology* 29:12 p.
- Asher, G. W., M. W. Fisher, and P. F. Fennessy. 1996. "Environmental Constraints on Reproductive Performance of Farmed Deer." *Animal Reproduction Science* 42(1–4):35–44. doi: 10.1016/0378-4320(96)01501-1.
- Atkinson, Kirsty E., Andrew C. Kitchener, Shanan S. Tobe, and Paul O'Donoghue. 2018. "An Assessment of the Genetic Diversity of the Founders of the European Captive Population of Asian Lion (*Panthera Leo Leo*), Using Microsatellite Markers and Studbook Analysis." *Mammalian Biology* 88:138–43.
- Avanti, Mallapur, Qureshi Qamar, and Chellam Ravi. 2002. "Enclosure Design and Space Utilization by Indian Leopards (*Panthera Pardus*) in Four Zoos in Southern India." *Journal of Applied Animal Welfare Science* 5(2):111–24. doi: http://dx.doi.org/10.1207/S15327604JAWS0502_02.
- Baker, K. 2012. "Personality Assessment of Three Species of Captive Monkey *Macaca Nigra*, *Macaca Sylvanus*, and *Saimiri Sciureus*: Cross-Species Comparisons of Personality and Implications for Captive Management." university of Exeter.
- Baqir, S., N. Al-Zeheimi, A. B. Orabah, Y. Al-Shakaili, K. Al-Rasbi, C. J. Gartley, and G. F. Mastromonaco. 2015. "Semen Evaluation in an Aged Critically Endangered Captive Arabian Leopard (*Panthera Pardus Nimr*): A Case Study." *Revue de Medecine Veterinaire* 166(9–10):244–52.
- Barone, M. A., M. E. Roelke, J. Howard, J. L. Brown, A. E. Anderson, and D. E. Wildt. 1994. "Reproductive Characteristics of Male Florida Panthers: Comparative Studies from Florida, Texas, Colorado, Latin America, and North American Zoos. ." *Journal of Mammalogy* 75(1):150–62.
- Barre, H., B. Brasstad, G. de Jonge, R. Dantzer, G. Mason, and V. Pedersen. 2001. *The Welfare of Animals Kept for Fur Production*.
- Barrette, Cyrille. 1977a. "Scent-Marking in Captive Muntjacs, *Muntiacus Reevesi*." *Anim. Behav.* 25:536–41.
- Barrette, Cyrille. 1977b. "The Social Behaviour of Captive Muntjacs *Muntiacus Reevesi* (Ogilby 1839)." *Z. Tierpsychol.* 43:188–213.
- Bashaw, Meredith J. 2011. "Consistency of Captive Giraffe Behavior under Two Different Management Regimes." *Zoo Biology* 30(4):371–78. doi: 10.1002/zoo.20338.
- Bashaw, Meredith J., Lorraine R. Tarou, Todd S. Maki, and Terry L. Maple. 2001. "A Survey Assessment of Variables Related to Stereotypy in Captive Giraffe and Okapi." *Applied Animal Behaviour Science* 73(3):235–47. doi: 10.1016/S0168-1591(01)00137-X.
- Bata, I., and J. Stosic. 2012. "Three Examples of Hand Rearing of Infant Mammals at Zagreb Zoo; Ring-Tailed Lemur (*Lemur Catta*), Hanumanan Langur (*Semnopithecus Entellus*), and California Sea Lion (*Zalophus Californianus*): General Principles, Comparison of Differences in Replacement Form" edited by I. Harapin. *Tri Primjera Odhrane Mladunaca Sisavaca Na Ruku u Zagrebackom Zooloskom Vrtu: Prstenastorepi Lemur (Lemur Catta), Hanuman Langur (Semnopithecus Entellus) i Kalifornijski Morski Lav (Zalophus Californianus) - Generalni Principi, Komparativne Razlike Zamjen* 227–36.

- Baxter, E., and A. B. Plowman. 2001. "The Effect of Increasing Dietary Fibre on Feeding, Rumination and Oral Stereotypies in Captive Giraffes (*Giraffa Camelopardalis*).*" Animal Welfare* 10(3):281–90.
- Beery, A. K., and D. D. Francis. 2011. "Neuroscience and Biobehavioral Reviews Adaptive Significance of Natural Variations in Maternal Care in Rats: A Translational Perspective." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35(7):1552–61. doi: 10.1016/j.neubiorev.2011.03.012.
- Bélteki, Johan, Beatrix Agnvall, Lejla Bektic, Andrey Höglund, Per Jensen, and Carlos Guerrero-Bosagna. 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):1–10. doi: 10.1186/s12711-018-0384-z.
- Berezowski, J. A., G. D. Appleyard, T. B. Crawford, J. Haigh, H. Li, D. M. Middleton, B. P. O'Connor, K. West, and M. Woodbury. 2005. "An Outbreak of Sheep-Associated Malignant Catarrhal Fever in Bison (*Bison Bison*) after Exposure to Sheep at a Public Auction Sale." *J. Vet. Diagn. Invest.* 17:55–58.
- Bidau, C. J. 2009. "Domestication through the Centuries: Darwin's Ideas and Dmitry Belyaev's Long-Term Experiment in Silver Foxes." *Gayana (Conceptión)* 73(Suplemento):55–72. doi: 10.4067/S0717-65382009000300006.
- Bismark, M. 1995. "Food Consumption of the Proboscis Monkey (*Nasalis Larvatus*) in Breeding Captivity." *Buletin Penelitian Hutan* 0(589):27–38.
- Blaszkiewicz, Bernhard. 2010. "Keeping and breeding of Great apes in Berlin Zoo after 1945. 2. Bonobos or Pigmy chimpanzees (*Pan paniscus*).*" Zoologische Garten* 79(1):20–25.
- Blowers, Tracy E., Jane M. Waterman, Christopher W. Kuhar, and Tammie L. Bettinger. 2010. "Social Behaviors within a Group of Captive Female Hippopotamus *Amphibius*.*" Journal of Ethology* 28(2):287–94. doi: 10.1007/s10164-009-0184-6.
- Blowers, Tracy E., Jane M. Waterman, Christopher W. Kuhar, and Tammie L. Bettinger. 2012. "Female Nile Hippopotamus (*Hippopotamus Amphibius*) Space Use in a Naturalistic Exhibit." *Zoo Biology* 31(2):129–36. doi: 10.1002/zoo.20366.
- Boccacino, Debora, Caroline Marques Maia, Eliana Ferraz dos Santos, and Ricardo Tadeu Santori. 2018. "Effects of Environmental Enrichments on the Behaviors of Four Captive Jaguars: Individuality Matters." *Oecologia Australis* 22(1):63–73.
- Bogomolova, E. M., Y. A. Kurochkin, and A. N. Minaev. 2002. "The Study of Moose Behaviour on the Kostroma Moose Farm." *Alces Supplement* 2:37–40.
- Bohacek, Johannes, and Isabelle M. Mansuy. 2015. "Molecular Insights into Transgenerational Non-Genetic Inheritance of Acquired Behaviours." *Nature Reviews Genetics* 16(11):641–52. doi: 10.1038/nrg3964.
- Boice, R. 1973. "Domestication." *Psychological Bulletin* 80(3):215–30. doi: 10.1037/h0034893.
- Boice, R. 1973. "Domestication." *Psychological Bulletin* 80(3):215–30. doi: 10.1037/h0034893.
- Brand, C. M., and L. F. Marchant. 2018. "Prevalence and Characteristics of Hair Plucking in Captive Bonobos (*Pan Paniscus*) in North American Zoos." *American Journal of Primatology* 80(4).
- Brand, Colin M., J. Boose Klaree, C. Squires Erica, F. Marchant Linda, J. White Frances, Meinelt Audra, and J. Josh Snodgrass. 2016. "Hair Plucking, Stress, and Urinary Cortisol among Captive Bonobos (*Pan Paniscus*).*" Zoo Biology* 35(5):415–22.
- Brand, Colin M., and Linda F. Marchant. 2015. "Hair Plucking in Captive Bonobos (*Pan Paniscus*).*" Applied Animal Behaviour Science* 171:192–96. doi: http://dx.doi.org/10.1016/j.applanim.2015.08.002.
- Breen, Matthew, Zlata Irvin, Peter Downs, Ian Gill, Peter Bircher, Niki Hart, and Kevin Bell. 1995. "Parentage Verification of a Mountain Zebra (*Equus Zebra Hartmannae*) Using Polymorphic Microsatellite Markers." *Zoo Biology* 14(5):475–79. doi: 10.1002/zoo.1430140509.
- 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):397–400. doi: https://doi.org/10.1016/0305-4403(75)90012-6.
- Brown, C.E. 1936. "Rearing Wild Animals in Captivity, and Gestation Periods." *J. Mammalogy* 17(1):10–13.
- Brown, C.E. 1936. "Rearing Wild Animals in Captivity, and Gestation Periods." *Journal of Mammalogy* 17:10–13. doi: http://dx.doi.org/10.2307/1374541.
- Brubaker, Alexali S., and Richard G. Coss. 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):366–76. doi: 10.1037/a0039677.
- Buk, K. G., V. C. van der Merwe, K. Marnewick, and P. J. Funston. 2018. "Conservation of Severely Fragmented Populations: Lessons from the Transformation of Uncoordinated Reintroductions of Cheetahs (*Acinonyx Jubatus*) into a Managed Metapopulation with Self-Sustained Growth." *Biodiversity and Conservation* 27(13):3393–3423. doi: http://dx.doi.org/10.1007/s10531-018-1606-y.
- Canessa, Stefano, Gurutzeta Guillera-Aroita, Jose J. Lahoz-Monfort, Darren M. Southwell, Doug P. Armstrong, Iadine Chades, Robert C. Lacy, and Sarah J. Converse. 2016. "Adaptive Management for Improving Species Conservation across the Captive-Wild Spectrum." *Biological Conservation* 199:123–31.
- Carlstead, Kathy, John Seidensticker, and Robert Baldwin. 1991. "Environmental Enrichment for Zoo Bears."

- Zoo Biology* 10(1):3–16. doi: 10.1002/zoo.1430100103.
- Carragher, John F., John R. Ingram, and Lindsay R. Matthews. 1997. "Effects of Yarding and Handling Procedures on Stress Responses of Red Deer Stags (*Cervus Elaphus*)."
Applied Animal Behaviour Science 51(1–2):143–58. doi: 10.1016/S0168-1591(96)01090-8.
- Casamitjana, Jordi. 2019. *ENCLOSURE SIZE IN CAPTIVE WILD MAMMALS: A Comparison between UK Zoological Collections and the Wild*.
- Chaix, Louis, Anne Bridault, and Régis Picavet. 1997. "A Tamed Brown Bear (*Ursus Arctos* L.) of the Late Mesolithic from La Grande-Rivoire (Isère, France)?" *Journal of Archaeological Science* 24(12):1067–74. doi: 10.1006/jasc.1996.0186.
- Chapman, Norma G., M. Furlong, and S. Harris. 1997. "Reproductive Strategies and the Influence of Date of Birth on Growth and Sexual Development of an Aseasonally-Breeding Ungulate: Reeves' Muntjac (*Muntiacus Reevesi*)."
Journal of Zoology 241(3):551–70. doi: 10.1111/j.1469-7998.1997.tb04847.x.
- Ciardelli, Lillian E., Alexander Weiss, David M. Powell, and Diana Reiss. 2017. "Personality Dimensions of the Captive California Sea Lion (*Zalophus Californianus*)."
Journal of Comparative Psychology 131(1):50–58.
- Clauss, Marcus, Ellen Kienzle, and Henning Wiesner. 2002. "Importance of the Wasting Syndrome Complex in Captive Moose (*Alces Alces*)."
Zoo Biology 21(5):499–506. doi: 10.1002/zoo.10059.
- Clauss, Marcus, Gina Marie Kohlschein, Andreas Peemöller, Jürgen Hummel, and Jean Michel Hatt. 2013. "Short-Term Digestible Energy Intake in Captive Moose (*Alces Alces*) on Different Diets."
Zoo Biology 32(5):484–89. doi: 10.1002/zoo.21080.
- Clauss, Marcus, Karin Lason, Janin Gehrke, Matthias Lechner-Doll, Jörns Fickel, Tilman Grune, and W. Jürgen Streich. 2003. "Captive Roe Deer (*Capreolus Capreolus*) Select for Low Amounts of Tannic Acid but Not Quebracho: Fluctuation of Preferences and Potential Benefits."
Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology 136(2):369–82. doi: 10.1016/S1096-4959(03)00244-6.
- Clubb, Ros, and Georgia J. Mason. 2002. *A Review of the Welfare of Zoo Elephants in Europe*. edited by U. of Oxford.
- Clutton-Brock, J. 1992. "The Process of Domestication."
Mammal Review 22(2):79–85. doi: 10.1111/j.1365-2907.1992.tb00122.x.
- Clutton-Brock, J. 2012. *Animals as Domesticates: A World View through History*. East Lansing, MI: Michigan State University Press.
- Collarini, Edoardo, Marika Gioia, Giada Cordonì, and Ivan Norscia. 2022. "Does the Domestication Syndrome Apply to the Domestic Pig? Not Completely."
Animals 12(18). doi: 10.3390/ani12182458.
- Conforti, Valeria A., Ronaldo G. Morato, Anderson M. Augusto, Lucio de Oliveira e Sousa, David M. de Avila, Janine L. Brown, and Jerry J. Reeves. 2012. "Noninvasive Monitoring of Adrenocortical Function in Captive Jaguars (*Panthera Onca*)."
Zoo Biology 31(4):426–41.
- Costa, G. M. J., H. Chiarini-Garcia, R. G. Morato, R. L. L. S. Alvarenga, and L. R. Franca. 2008. "Duration of Spermatogenesis and Daily Sperm Production in the Jaguar (*Panthera Onca*)."
Theriogenology 70(7):1136–46. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.theriogenology.2008.06.035>.
- Cronin, M. A., L. A. Renecker, and J. C. Patton. 2009. "Genetic Variation in Domestic and Wild Elk (*Cervus Elaphus*)."
Journal of Animal Science 87(3):829–34. doi: 10.2527/jas.2008-1185.
- Cronin, Matthew A., Michael D. Macneil, Ninh Vu, Vicki Leesburg, Harvey D. Blackburn, and James N. Derr. 2013. "Genetic Variation and Differentiation of Bison (*Bison Bison*) Subspecies and Cattle (*Bos Taurus*) Breeds and Subspecies."
Journal of Heredity 104(4):500–509. doi: 10.1093/jhered/est030.
- Crooks, Kevin R., and Dirk Van Vuren. 1994. "Bisoniana 111. Supernumerary Teeth in a Captive Population of American Bison *Bison Bison*." *Acta Theriologica* 39(3):325–28. doi: 10.4098/at.arch.94-36.
- Crosbie, M. B. 1980. "Birth of a California Sealion *Zalophus Californianus* at Stoneham Zoo." *International Zoo Yearbook* 20:224–27.
- Crosier, Adrienne E., Laurie Marker, JoGayle Howard, Budhan S. Pukazhenthì, Josephine N. Henghali, and David E. Wildt. 2007. "Ejaculate Traits in the Namibian Cheetah (*Acinonyx Jubatus*): Influence of Age, Season and Captivity." *Reproduction Fertility & Development* 19(2):370–82. doi: <http://dx.doi.org/10.1071/RD06057>.
- Csuti, Blair. 2006. "Elephants in Captivity." Pp. 15–23 in *Biology, Medicine, and Surgery of Elephants*, edited by M. E. M. S. K. Fowler. Blackwell Publishing, Ames, Oxford & Carlton.
- Culver, M., W. E. Johnson, J. Pecon-Slaterry, and S. J. O'Brien. 2000. "Genomic Ancestry of the American Puma (*Puma Concolor*)."
The Journal of Heredity 2000:91(3) 91(3):186–97.
- Curry, E., S. Safayi, R. Meyerson, and T. L. Roth. 2015. "Reproductive Trends of Captive Polar Bears in North American Zoos: A Historical Analysis." *Journal of Zoo and Aquarium Research* 3(3):99–106.
- Curry, Erin, Jeff Wyatt, Lawrence J. Sorel, Katherine M. MacKinnon, and Terri L. Roth. 2014. "Ovulation Induction and Artificial Insemination of a Captive Polar Bear (*Ursus Maritimus*) Using Fresh Semen." *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 45(3):645–49. doi: 10.1638/2013-0055r1.1.
- Dahourou, Laibane Dieudonne, Oubri Bassa Gbati, Issaka Nacanabo, Chcikhoua Diatta, and Louis Joseph

- Pangui. 2017. "Gastrointestinal Parasitism in Wildlife at Hann Zoological Park (Senegal)." *Parasitisme Gastro-Intestinal Chez Les Animaux Du Parc Zoologique de Hann Au Senegal*. 70(1):25–28.
- Van Dam, Debby, and Peter Paul De Deyn. 2017. "Non Human Primate Models for Alzheimer's Disease-Related Research and Drug Discovery." *Expert Opinion on Drug Discovery* 12(2):187–200. doi: 10.1080/17460441.2017.1271320.
- Damasceno, Juliana, Gelson Genaro, Thomas Quirke, Shannen McCarthy, Sean McKeown, and Ruth O'Riordan. 2017. "The Effects of Intrinsic Enrichment on Captive Felids." *Zoo Biology* 36(3):186–92.
- Darwin, C. M. A. 1868. *Animals and Plants under Domestication*. 1st editio.
- Daszkiewicz, T., N. Hnatyk, D. Dabrowski, P. Janiszewski, A. Gugolek, D. Kubiak, K. Śmiecińska, R. Winarski, and M. Koba-Kowalczyk. 2015. "A Comparison of the Quality of the Longissimus Lumborum Muscle from Wild and Farm-Raised Fallow Deer (*Dama Dama* L.)." *Small Ruminant Research* 129:77–83. doi: 10.1016/j.smallrumres.2015.05.003.
- Deag, John M. 1977. "The Status of the Barbary Macaque *Macaca Sylvanus* in Captivity and Factors Influencing Its Distribution in the Wild." Pp. 267–87 in *Primate Conservation*, edited by P. R. I. of Monaco and G. H. Bourne. New York: Academic Press INC.
- Deco-Souza, T. de, T. A. R. de Paula, D. S. Costa, E. P. da Costa, J. B. G. de Barros, G. R. de Araujo, and M. Carreta Junior. 2013. "Comparison between Two Glycerol Concentrations to Cryopreservation of Semen of Mountain Lions (*Puma Concolor*)." *Comparacao Entre Duas Concentracoes de Glicerol Para a Criopreservacao de Semen de Sucuarana (Puma Concolor)*. 33(4):512–16. doi: http://dx.doi.org/10.1590/S0100-736X2013000400015.
- Dekel, Y., Y. Machluf, R. Brand, O. Noked Partouche, I. Ben-Shlomo, and D. Bercovich. 2017. "Mammal Domestication and the Symbiotic Spectrum." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(27):E5280 LP-E5280.
- Denninger-Snyder, Kristen. 2015. "The Common Hippopotamus in the Wild and in Captivity: Conservation for Less Charismatic Species." *Journal of International Wildlife Law and Policy* 18(4):337–54. doi: 10.1080/13880292.2015.1096162.
- Diamond, J. 2002. "Evolution, Consequences and Future of Plant and Animal Domestication." *Nature* 418:700.
- Diamond, J. 2005. *Guns, Germs and Steel; the Fates of Human Societies*. 1ste editi. W.W. Norton & Co.
- Diamond, J. 2012. "The Local Origins of Domestication." Pp. 9–18 in *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Diamond, Jared. 2002. "Diamond 2002 Domesticated Plants and Animals." 418(August).
- Dugatkin, L. A., and L. N. Trut. 2017. *How to Tame a Fox (and Build a Dog): Visionary Scientists and a Siberian Tale of Jump-Started Evolution*.
- Durant, S., N. Mitchell, A. Ipavec, and R. Groom. 2015. "Acinonyx Jubatus." *The IUCN Red. List of Threatened Species*.
- Dybowska, J., J. Gorecka, B. Grzegorzolka, M. Wieczorek, and A. Zlamal. 2008. "Analysis of the Influence of Environmental Enrichment on the Behaviour of Wild Cats Kept in Captivity." *Annals of Warsaw University of Life Sciences - SGGW, Animal Science* (45):3–17.
- Eich, E., H. Hemmer, and E. Reichert. 1979. "Studies on the Selection of Strains for Domestication of the Zebra of the Steppes *Equus-Quagga* Subgenus *Hippotigris*." *Saeugetierkundliche Mitteilungen* 27(2):147–56.
- Ekesbo, I., and S. Gunnarsson. 2018. "Deer: Fallow Deer (*Dama Dama*) and Red Deer (*Cervus Elaphus*)." Pp. 239–60 in *Farm animal behaviour; characteristics for assessment of health and welfare*. Wallingford: CABI.
- Van Elsacker, Linda, Hilde Vervaecke, and R. F. Verheyen. 1995. "Research into Bonobos (*Pan Paniscus*). The Integration of Basic and Applied Research in 'Zoo-Biology': A Symbiotic Relationship between Zoo Management and Research." Pp. 292–95 in *Keith; Kaumanns, Werner*, edited by U. Ganslosser and J. Hodges. Furth: Research and captive propagation. Filander Verlag.
- Evans, William Eugene. 2008. *A Short History of the Navy's Marine Mammal Program*.
- Feeney, Amanda, Eric Nilsson, and Michael K. Skinner. 2014. "Epigenetics and Transgenerational Inheritance in Domesticated Farm Animals." *Journal of Animal Science and Biotechnology* 5(1):1–7. doi: 10.1186/2049-1891-5-48.
- Fehlberg, U., H. A. Schoon, J. Kamphues, D. Kikovic, and G. Sodeikat. 1989. "Auswirkung Der Fütterung von Erucasäurefreiem Und Glukosinolatarmem Ölraps an Rehwild Im Gehege." *Zeitschrift Für Jagdwissenschaft* 35(1):50–63. doi: 10.1007/BF02244356.
- Felton, Annika M., Adam Felton, David Raubenheimer, Stephen J. Simpson, Sophie J. Krizsan, Per Ola Hedwall, and Caroline Stalter. 2016. "The Nutritional Balancing Act of a Large Herbivore: An Experiment with Captive Moose (*Alces Alces* L.)." *PloS One* 11(3):e0150870. doi: 10.1371/journal.pone.0150870.
- Fistarol, L., Barbara Regaiolli, Caterina Spiezio, and M. Vallisneri. 2011. *Visitor Impact on Macaques' Behaviour in Captivity: Implications for Welfare*.

- Flacke, Gabriella L., Brian K. Chambers, Graeme B. Martin, and Monique C. J. Paris. 2015. "The Pygmy Hippopotamus *Choeropsis liberiensis* (Morton, 1849): Bringing to Light Research Priorities for the Largely Forgotten, Smaller Hippo Species." *Zoologische Garten* 84(5-6):234-65. doi: 10.1016/j.zoolgart.2015.07.006.
- Flacke, Gabriella L., Franz Schwarzenberger, Linda M. Penfold, Susan L. Walker, Graeme B. Martin, Robert Peter Millar, and Monique C. J. Paris. 2017. "Characterizing the Reproductive Biology of the Female Pygmy Hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*) through Non-Invasive Endocrine Monitoring." *Theriogenology* 102:126-38. doi: 10.1016/j.theriogenology.2017.07.017.
- Flacke, Gabriella L., Suzana Tkalcic, Beatrice Steck, Kristin Warren, and Graeme B. Martin. 2016. "A Retrospective Analysis of Mortality in Captive Pygmy Hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*) from 1912 to 2014." *Zoo Biology* 35(6):556-69. doi: 10.1002/zoo.21336.
- Fletcher, T. J. 2001. "Farmed Deer: New Domestic Animals Defined by Controlled Breeding." *Reproduction, Fertility and Development* 13(7-8):511-16. doi: 10.1071/rd01094.
- Flueck, Werner T., and Jo Anne M. Smith-Flueck. 2012. "A Review of Introduced Cervids in Chile." *Animal Production Science* 52(8):681-84. doi: 10.1071/AN11343.
- van Foreest, A. W. 1978. "Experiences and Problems with California Sea Lion (*Zalophus Californianus*) - Reproduction in Ouwehand Zoo." *Aquatic Mammals* 6(1):29-32.
- Fowler, M. 2006. "Physical Restraint and Handling." Pp. 75-90 in *Biology, Medicine, and Surgery of Elephants*, edited by M. E. M. S. K. Fowler. Blackwell Publishing, Ames, Oxford & Carlton.
- Fowler, Murray E., and Susan K. Mikota. 2006. "Introduction." Pp. xiii-xiv in *Biology, Medicine, and Surgery of Elephants*, edited by M. E. M. S. K. Fowler. Blackwell Publishing, Ames, Oxford & Carlton.
- Francis, R. C. 2015. *Domesticated: Evolution in a Man-Made World*. New York: W.W. Norton & Company.
- Frölich, K. 1995. "Bovine Virus Diarrhea and Mucosal Disease in Free-Ranging and Captive Deer (Cervidae) in Germany." *Journal of Wildlife Diseases* 31(2):247-50. doi: 10.7589/0090-3558-31.2.247.
- Gartner, Marieke Cassia, David M. Powell, and Alexander Weiss. 2016. "Comparison of Subjective Well-Being and Personality Assessments in the Clouded Leopard (*Neofelis Nebulosa*), Snow Leopard (*Panthera Uncia*), and African Lion (*Panthera Leo*)." *Journal of Applied Animal Welfare Science* 19(3):294-302. doi: http://dx.doi.org/10.1080/10888705.2016.1141057.
- Gartner, Marieke Cassia, and Alexander Weiss. 2013. "Personality in Felids: A Review." *Applied Animal Behaviour Science* 144(1):1-13. doi: https://doi.org/10.1016/j.applanim.2012.11.010.
- Gates, Luke J., and Lisa K. M. Allen. 1999. "Hand Rearing a Californian Sealion (*Zalophus Californianus*) at Chessington World of Adventures Using Shared Custody." *Ratel* 26(1):24-30.
- Genaro, G., W. Moraes, J. C. R. Silva, C. H. Adania, and C. R. Franci. 2007. "Plasma Hormones in Neotropical and Domestic Cats Undergoing Routine Manipulations." *Research in Veterinary Science* 82(2):263-70. doi: http://dx.doi.org/10.1016/j.rvsc.2006.07.013.
- Georgescu, B., G. Predoi, P. M. Rosu, C. Belu, O. M. Ghimpeteanu, L. Purdoi, C. Visoiu, C. Petrescu, and P. B. Matei. 2016. "Comparative Study on Certain Parameters of the Skull of Some Cats Species Grown in Captivity in Romania." *Lucrari Stiintifice - Medicina Veterinara, Universitatea de Stiinte Agricole Si Medicina Veterinara "Ion Ionescu de La Brad" Iasi* 59(1):85-90.
- Ginrod, J. A. E., and J. A. Cleaver. 2001. "Environmental Enrichment Reduces the Performance of Stereotypic Circling Behaviour in Captive Common Seals (*Phoca Vitulina*)." *Animal Welfare* 10:53-63.
- Graham, Laura H., Kelly Reid, Tricia Webster, Mary Richards, and Sharon Joseph. 2002. "Endocrine Patterns Associated with Reproduction in the Nile Hippopotamus (*Hippopotamus Amphibius*) as Assessed by Fecal Progestagen Analysis." *General and Comparative Endocrinology* 128(1):74-81. doi: 10.1016/S0016-6480(02)00066-7.
- Grandia, P. A., J. J. Van Dijk, and P. Koene. 2001. "Stimulating Natural Behavior in Captive Bears." *Ursus* 12:199-202.
- Griede, T. 2000. "Results of the 1999 Elephant Survey." in *EAZA Conference*. Basel: EAZA Executive Office, Amsterdam.
- Gudex, B., D. Johnson, D. Ford, T. Benton, and J. Chardon. 2013. "Deer Improvement'- Genetic Selection in a Recently Domesticated Livestock Species." Pp. 336-39 in *Proc. Assoc. Advmt. Breed. Genet.*
- Gussek, I., C. Große-Brinkhaus, K. H. Südekum, and J. Hummel. 2018. "Influence of Ration Composition on Nutritive and Digestive Variables in Captive Giraffes (*Giraffa Camelopardalis*) Indicating the Appropriateness of Feeding Practice." *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition* 102(2):e513-24. doi: 10.1111/jpn.12790.
- Hare, Brian, Victoria Wobber, and Richard Wrangham. 2012. "The Self-Domestication Hypothesis: Evolution of Bonobo Psychology Is Due to Selection against Aggression." *Animal Behaviour* 83(3):573-85.
- Hare, Brian, and Vanessa Woods. 2017. "Cognitive Comparisons of Genus *Pan* Support Bonobo Self-Domestication." Pp. 214-32 in *Bonobos: unique in mind, brain and behavior*, edited by B. Hare and S. Yamamoto. Oxford: Oxford University Press.
- Hart, L., and Sundar. 2000. "Family Traditions for Mahouts of Asian Elephants." *Anthrozoos* 13(1):34-42. doi: http://dx.doi.org/10.2752/089279300787000055.

- Hartstone-Rose, Adam, Hannah Selvey, Joseph R. Villari, Madeline Atwell, and Tammy Schmidt. 2014. "The Three-Dimensional Morphological Effects of Captivity." *PLoS ONE* 9(11):e113437.
- Hedges, Simon. 2006. "Conservation." Pp. 475–89 in *Biology, Medicine, and Surgery of Elephants*, edited by M. E. Fowler and M. S. K. Blackwell Publishing, Ames, Oxford & Carlton.
- Hellebrekers, L., J. Staman, S. J. De Boer, R. Foppen, M. Kik, F. Van Knapen, J. M. Koolhaas, D. R. Lammertsma, and Y. R. A. Van Zeeland. 2019. *Advies Toetsingskader Positieflijst Zoogdieren*. Maarn.
- Hemmer, Helmut. 2006. "The 'Males Earlier than Females' Phenomenon in the Fawning Season of Fallow Deer (*Dama Dama*)."
European Journal of Wildlife Research 52(3):178–81. doi: 10.1007/s10344-006-0042-6.
- Herrelko, Elizabeth S., Sarah Jane Vick, and Hannah M. Buchanan-Smith. 2012. "Cognitive Research in Zoo-Housed Chimpanzees: Influence of Personality and Impact on Welfare." *American Journal of Primatology* 74(9):828–40. doi: 10.1002/ajp.22036.
- Hoenig, Dani, and Markus Gusset. 2010. "A Test of Multiple Hypotheses on the Occurrence of Stereotypic Behaviour in Big Cats at Leipzig Zoo T4 - Test Multipler Hypothesen Zum Auftreten von Stereotypen Verhaltensweisen Bei Grosskatzen Im Zoo Leipzig." *Zoologische Garten* 79(1):38–52.
- Hofmann, R. R., and B. Matern. 1988. "Changes in Gastrointestinal Morphology Related to Nutrition in Giraffes *Giraffa Camelopardalis*: A Comparison of Wild and Zoo Specimens." *International Zoo Yearbook* 27(1):168–76. doi: 10.1111/j.1748-1090.1988.tb03210.x.
- Hopster, H., and I. C. de Jong. 2014. *Welfare of Sea Lions in Travelling Circuses*. 1663, , : Wageningen UR Livestock Research.
- Hostetler, Jeffrey, David P Onorato, Benjamin Bolker, Warren Johnson, Stephen J O'Brien, Deborah Jansen, and Madan K Oli. 2011. *Does Genetic Introgression Improve Female Reproductive Performance? A Test on the Endangered Florida Panther*.
- Huber, D. 2010. "Rehabilitation and Reintroduction of Captive-Reared Bears: Feasibility and Methodology for European Brown Bears *Ursus Arctos*." *International Zoo Yearbook* 44(1):47–54. doi: 10.1111/j.1748-1090.2009.00089.x.
- Hunter, Sue A., Monika S. Bay, Michele L. Martin, and Jeff S. Hatfield. 2002. "Behavioral Effects of Environmental Enrichment on Harbor Seals (*Phoca Vitulina Concolor*) and Gray Seals (*Halichoerus Grypus*)." *Zoo Biology* 21(4):375–87.
- Iacolina, Laura, Luca Corlatti, Elena Buzan, Toni Safner, and Nikica Šprem. 2019. "Hybridisation in European Ungulates: An Overview of the Current Status, Causes, and Consequences." *Mammal Review* 49(1):45–59. doi: 10.1111/mam.12140.
- Ito, Hideyuki, Tanya Langenhorst, Rob Ogden, and Miho Inoue-Murayama. 2015. "Population Genetic Diversity and Hybrid Detection in Captive Zebras." *Scientific Reports* 5:1–8. doi: 10.1038/srep13171.
- Ito, Hideyuki, Rob Ogden, Tanya Langenhorst, and Miho Inoue-Murayama. 2017. "Contrasting Results from Molecular and Pedigree-Based Population Diversity Measures in Captive Zebra Highlight Challenges Facing Genetic Management of Zoo Populations." *Zoo Biology* 36(1):87–94. doi: 10.1002/zoo.21342.
- Jensen, P. 2014. "Behavior Genetics and the Domestication of Animals." *Annual Review of Animal Biosciences* 2(1):85–104. doi: 10.1146/annurev-animal-022513-114135.
- Jensen, P., and D. Wright. 2014. "Chapter 2 – Behavioral Genetics and Animal Domestication." Pp. 41–79 in *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*.
- Jimenez Gonzalez, Santiago, Jo Gayle Howard, Janine Brown, Henry Grajales, Jorge Pinzon, Haydy Monsalve, Maria Angelica Moreno, and Claudia Jimenez Escobar. 2017. "Reproductive Analysis of Male and Female Captive Jaguars (*Panthera Onca*) in a Colombian Zoological Park." *Theriogenology* 89:192–200.
- Johann, Achim. 2006. "New Enclosures for Harbour Seals and Penguins at NaturZoo Rheine." *Die Neuen Aniagen Fuer Seehunde Und Pinguine Im NaturZoo Rheine*. 76(2):73–92.
- Jurczynski, Kerstin, Konstantin P. Lyashchenko, Julia Scharpegge, Michael Fluegger, Geraldine Lacave, Irmgard Moser, Sonia Tortschanoff, and Rena Greenwald. 2012. "Use of Multiple Diagnostic Tests to Detect *Mycobacterium Pinnipedii* Infections in a Large Group of South American Sea Lions (*Otaria Flavescens*)." *Aquatic Mammals* 38(1):43–55.
- Kaiser, Thomas M., Juliane Brasch, Johanna C. Castell, Ellen Schulz, and Marcus Clauss. 2009. "Tooth Wear in Captive Wild Ruminant Species Differs from That of Free-Ranging Conspecifics." *Mammalian Biology* 74(6):425–37. doi: 10.1016/j.mambio.2008.09.003.
- Karamanlidis, Alexandros A., Stavri Pllaha, Lambros Krambokoukis, Andreas Zedrosser, Lambros Krambokoukis, Kristaq Shore, and Andreas Zedrosser. 2018. "Preliminary Brown Bear Survey in Southeastern Albania Published by : International Association for Bear Research and Management Stable URL : <https://www.jstor.org/stable/24643790> Preliminary Brown Bear Survey in Southeastern Albania Introduction." 25(1):1–7.
- Kelly, Jacalyn, Tara Sadeghieh, and Khosrow Adeli. 2014. "Peer Review in Scientific Publications: Benefits, Critiques, & A Survival Guide." *Ejifcc* 25(3):227–43.
- Kelly, Krista R., Michelle L. Harrison, Daniele D. Size, and Suzanne E. MacDonald. 2015. "Individual Effects of Seasonal Changes, Visitor Density, and Concurrent Bear Behavior on Stereotypical Behaviors in

- Captive Polar Bears (*Ursus Maritimus*).” *Journal of Applied Animal Welfare Science* 18(1):17–31. doi: 10.1080/10888705.2014.924832.
- Kirkpatrick, R. Craig, and Lucy Emerton. 2010. “Killing Tigers to Save Them: Fallacies of the Farming Argument.” *Conservation Biology* 24(3):655–59. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01468.x>.
- Koch, R. M., H. G. Jung, J. D. Crouse, V. H. Varel, and L. V. Cundiff. 1995. “Growth, Digestive Capability, Carcass, and Meat Characteristics of Bison Bison, *Bos Taurus* and Box x Bison.” *J. Anim. Sci.* 73:1271–81.
- Konarzewski, M. 2014. “Meat Animals, Origin and Domestication.” Pp. 357–62 in *Encyclopedia of meat sciences*, edited by M. Dikeman and C. B. T.-E. of M. S. (Second E. Devine. Oxford: Academic Press.
- Koolhaas, J. M., S. M. Korte, S. F. de Boer, B. J. van der Vegt, C. G. van Reenen, H. Hopster, I. C. de Jong, M. A. W. Ruis, and H. J. Blokhuis. 1999. “Coping Styles in Animals: Current Status in Behavior and Stress-Physiology.” *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 23(7):925–35. doi: [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00026-3](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00026-3).
- Kossak, Simona. 1981. “Hand-Rearing and Care of a Group of Roe-Deer.” *Acta Theriologica* 26:207–18. doi: 10.4098/at.arch.81-18.
- Kranendonk, Godelieve, and Eva P. Schippers. 2014. “A Pilot Study on the Effects of a Change in Behavioural Management on the Behaviour of Captive Chimpanzees (*Pan Troglodytes*).” *Applied Animal Behaviour Science* 160(1):127–37. doi: 10.1016/j.applanim.2014.09.008.
- Krzywinski, Andrzej, Marek Keller, and Krystyna Krzywinska. 2009. “New Methods for Preservation of Genetic Diversity of Black Grouse, *Tetrao Tetrix*: Preliminary Results.” *Folia Zoologica* 58(2):150–58.
- Kudrnáčová, Eva, Luděk Bartoň, Daniel Bureš, and Louwrens C. Hoffman. 2018. “Carcass and Meat Characteristics from Farm-Raised and Wild Fallow Deer (*Dama Dama*) and Red Deer (*Cervus Elaphus*): A Review.” *Meat Science* 141(March):9–27. doi: 10.1016/j.meatsci.2018.02.020.
- Kuester, J. 2006. “Living Conditions and Management of Barbary Macaques (*Macaca Sylvanus*) in European Zoos and Animal Parks - Status and Potential for Conservation of the Species.” Pp. 211–22 in *The Barbary Macaque: Biology, Management and Conservation*, edited by J. K. C. J. Hodges. Nottingham University Press, Nottingham.
- Kukekova, A. V., L. N. Trut, and G. M. Acland. 2014. “Chapter 10 – Genetics of Domesticated Behavior in Dogs and Foxes.” Pp. 361–96 in *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*.
- Künzl, Christine, Sylvia Kaiser, Edda Meier, and Norbert Sachser. 2003. “Is a Wild Mammal Kept and Reared in Captivity Still a Wild Animal?” *Hormones and Behavior* 43(1):187–96. doi: 10.1016/S0018-506X(02)00017-X.
- Larson, G., and J. Burger. 2013. “A Population Genetics View of Animal Domestication.” *Trends in Genetics* 29(4):197–205. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tig.2013.01.003>.
- Larson, G., and D. Q. Fuller. 2014. “The Evolution of Animal Domestication.” *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45(1):115–36. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135813.
- Larsson, M. H. M. A., A. S. Flores, J. D. L. Fedullo, R. H. F. Teixeira, R. M. S. Mirandola, F. H. Ito, R. B. Pessoa, and P. H. Itikawa. 2017. “Biochemical Parameters of Wild Felids (*Panthera Leo* and *Panthera Tigris Altaica*) Kept in Captivity.” *Semina: Ciencias Agrarias (Londrina)* 38(2):791–99. doi: <http://dx.doi.org/10.5433/1679-0359.2017v38n2p791>.
- Law, G., and A. Reid. 2010. “Enriching the Lives of Bears in Zoos.” *International Zoo Yearbook* 44(1):65–74. doi: 10.1111/j.1748-1090.2009.00096.x.
- Lindburg, D. G., B. S. Durrant, S. E. Millard, and J. E. Oosterhuis. 1993. “Fertility Assessment of Cheetah Males with Poor Quality Semen.” *Zoo Biology* 12(1):97–103.
- Lindsey, P., R. Alexander, G. Balme, N. Midlane, and J. Craig. 2012. “Possible Relationships between the South African Captive-Bred Lion Hunting Industry and the Hunting and Conservation of Lions Elsewhere in Africa.” *South African Journal of Wildlife Research* 42(1):11–22.
- Liu, Z., Z. Jiang, C. Li, H. Fang, X. Ping, Z. Luo, S. Tang, L. Li, Z. Meng, and Y. Zeng. 2015. “Public Attitude toward Tiger Farming and Tiger Conservation in Beijing, China.” *Animal Conservation* 18(4):367–76. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/acv.12181>.
- Llamazares-Martin, Clara, Chiara Scopa, Federico Guillen-Salazar, and Elisabetta Palagi. 2017. “Strong Competition Does Not Always Predict Play Asymmetry: The Case of South American Sea Lions (*Otaria Flavescens*).” *Ethology* 123(4):270–82.
- LNV. 2015. “Staatsblad van Het Koninkrijk Der Nederlanden. Nota van Toelichting.” *Staatsblad* 328:1–21.
- Loginov, Oleg, and Irina Loginova. 2017. “Reverse Side of Chinese Medicine.” *International Journal of Environmental Studies* 74(5):915–19. doi: 10.1080/00207233.2017.1341720.
- Lord, Kathryn A., Greger Larson, Raymond P. Coppinger, and Elinor K. Karlsson. 2019. “The History of Farm-Foxes Undermines the Animal Domestication Syndrome.” *Trends in Ecology and Evolution* 1–20. doi: 10.1016/j.tree.2019.10.011.
- Luther, I., U. Jakop, I. Lueders, A. Tordiffe, C. Franz, J. Schiller, A. Kotze, and K. Mueller. 2017. “Semen Cryopreservation and Radical Reduction Capacity of Seminal Fluid in Captive African Lion (*Panthera*

- Leo)." *Theriogenology* 89:295–304.
- Maia, Caroline M., Gilson L. Volpato, and Eliana F. Santos. 2012. "A Case Study: The Effect of Visitors on Two Captive Pumas With Respect to the Time of the Day." *Journal of Applied Animal Welfare Science* 15(3):222–35.
- Malassis, Raphaëlle, and Fabienne Delfour. 2015. "Sea Lions' (Zalophus Californianus) Use of Human Pointing Gestures as Referential Cues." *Learning & Behavior* 43(2):101–12. doi: <http://dx.doi.org/10.3758/s13420-014-0165-7>.
- Mallapur, Avanti, Qamar Qureshi, and Ravi Chellam. 2002. "Enclosure Design and Space Utilization by Indian Leopards (Panthera Pardus) in Four Zoos in Southern India." *Journal of Applied Animal Welfare Science* 5(2):111–24.
- Markowitz, Hal, Cheryl Aday, and Anita Gavazzi. 1995. "Effectiveness of Acoustic 'Prey': Environmental Enrichment for a Captive African Leopard (Panthera Pardus)." *Zoo Biology* 14(4):371–79.
- Matern, B. 1983. "Problems and Experiences in Performing Artificial Insemination in Bonobos (Pan Paniscus)." *Zoo Biology* 2(4):303–6.
- Matthews, Leanna P., Brittany Blades, and Susan E. Parks. 2018. "Female Harbor Seal (Phoca Vitulina) Behavioral Response to Playbacks of Underwater Male Acoustic Advertisement Displays." *PeerJ* 6:e4547.
- Mattiello, Silvana. 2009. "Welfare Issues of Modern Deer Farming." *Italian Journal of Animal Science* 8(sup1):205–17. doi: 10.4081/ijas.2009.s1.205.
- McHugo, Gillian P., Michael J. Dover, and David E. MacHugh. 2019. "Unlocking the Origins and Biology of Domestic Animals Using Ancient DNA and Paleogenomics." *BMC Biology* 17(1):1–20. doi: 10.1186/s12915-019-0724-7.
- McNulty, E., A. Selariu, K. Anderson, J. Hayes-Klug, RANtech, A. V. Nalls, J. G. Powers, E. A. Hoover, and C. K. Mathiason. 2016. "Aspects of the Husbandry and Management of Captive Cervids." *Lab Anim (NY)* 45(4):140–42. doi: 10.1016/j.physbeh.2017.03.040.
- Meaney, Michael J. 2016. "Epigenetics Programming in the HPA Axis." *J. Comprehensive Physiology* 6(1):87–110.
- Meijaard, E., and V. Nijman. 2000. "Distribution and Conservation of the Proboscis Monkey (Nasalis Larvatus) in Kalimantan, Indonesia." *Biological Conservation* 92(1):15–24. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00066-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00066-X).
- Meijaard, E., V. Nijman, and J. Supriatna. 2008. "Nasalis Larvatus." *The IUCN Red List of Threatened Species 2008: E.T14352A4434312* (March 11, 2019). Retrieved (<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T14352A4434312.en>).
- Meintjes, Marius, Cecile Bezuidenhout, Paul Bartels, David S. Visser, Naida M. Loskutoff, Francois Le R. Fourie, Danie M. Barry, Robert A. Godke, Marius Meintjes, B. V Sc, D. Ph, C Bezuidenhout, B. Sc, Paul Bartels, B. V Sc, S. David, B. Sc, Jane Meintjes, B. Sc, Naida M. Loskutoff, D. Ph, Francois Le R. Fourie, and D. Ph. 2019. "In Vitro Maturation and Fertilization of Oocytes Recovered from Free-Ranging Burchell ' s Zebra (Equus Burchelli) and Hartmann ' s Zebra (Equus Zebra Hartmannae) Published by : American Association of Zoo Veterinarians Stable URL : <https://www.jstor.org>." 28(3):251–59.
- Meyerson, Randi, Donald E. Moore, Sarah T. Long, and Judy Che-Castaldo. 2017. "Welfare of Captive Polar Bears and Their Value to in Situ Conservation Efforts." Pp. 489–502 in *Marine Mammal Welfare; human induced change in the marine environment and its impacts on marine mammal welfare*, edited by A. Butterworth. Springer International Publishing.
- Miller, A. M., M. Roelke, K. L. Goodrowe, J. G. Howard, and D. E. Wildt. 1990. "Oocyte Recovery, Maturation and Fertilization in Vitro in the Puma (Felis Concolor)." *Journal of Wildlife Management* 71(4):1257–60. doi: <http://dx.doi.org/10.2193/2006-015>.
- Millsaugh, Joshua J., Tarryne Burke, Gus Van Dyk, Rob Slotow, Brian E. Washburn, and Rami J. Woods. 2007. "Stress Response of Working African Elephants to Transportation and Safari Adventures." *Journal of Wildlife Management* 71(4):1257–60. doi: <http://dx.doi.org/10.2193/2006-015>.
- Monestier, Chloé, Nicolas Morellet, Hélène Verheyden, Jean Michel Gaillard, Eric Bideau, Anaïs Denailhac, Bruno Lourtet, Nicolas Cebe, Denis Picot, Jean Luc Rames, and A. J. Mar. Hewison. 2017. "Neophobia Is Linked to Behavioural and Haematological Indicators of Stress in Captive Roe Deer." *Animal Behaviour* 126:135–43. doi: 10.1016/j.anbehav.2017.01.019.
- Montanha, Julio Cesar, Sergio Leme Silva, and Vanner Boere. 2009. "Comparison of Salivary Cortisol Concentrations in Jaguars Kept in Captivity with Differences in Exposure to the Public." *Monitoramento Por Radiotelemetria Da Area de Uso de Onca Parda Reintroduzida No Entorno Do Parque Estadual Da Serra Do Brigadeiro - MG, Brasil*. 39(6):1745–51.
- Moody, Felicity. 2016. "Transforming Safari Park Lions into Zoo Lions: Training through Positive Reinforcement." *Ratel* 43(1):14–16.
- Moore, D. E. 1998. "Husbandry and Breeding of North American Ungulates at Burnet Park Zoo, Syracuse, and Thompson Park Conservancy, Watertown." *International Zoo Yearbook* 36(1):234–46. doi: 10.1111/j.1748-1090.1998.tb02907.x.
- Morales Mijahuanca, Cristian J., Roger Machaca M, Edgar Quispe Pena, Victor Cano Fuentes, Max H.

- Escobedo Enriquez, Flor A. Corredor, and Virgilio Machaca Machaca. 2017. "Behavior of Andean Puma Puma Concolor (Linnaeus, 1771) in Captivity under an Environmental Enrichment Programme in the Zoo 'taraccasa' (Apurimac, Peru)." *Conducta Del Puma Andino Puma Concolor (Linnaeus, 1771) En Cautiverio Bajo Un Programa de Enriquecimiento Ambiental En El Parque Zoológico "Taraccasa" (Apurimac, Peru)*. 28(4):1063–70.
- Morrow, C. J., G. W. Asher, D. K. Berg, H. R. Tervit, P. A. Pugh, W. H. McMillan, S. Beaumont, D. R. H. Hall, and A. C. S. Bell. 1994. "Embryo Transfer in Fallow Deer (*Dama dama*): Superovulation, Embryo Recovery and Laparoscopic Transfer of Fresh and Cryopreserved Embryos." *Theriogenology* 42(4):579–90. doi: 10.1016/0093-691X(94)90375-S.
- Moss, R. 1983. "Gut Size, Body Weight, and Digestion of Winter Foods by Grouse and Ptarmigan." *The Condor* 85(2):185–93.
- Müller, D. W. H., L. Bingeman-Lackey, W. J. Streech, J. Fickel, J. M. Hatt, and M. Clauss. 2011. "How to Measure Husbandry Success? The Life Expectancy of Zoo Ruminants." *WAZA Magazine*, 37–39.
- Müller, Dennis W. H., Jean Michel Gaillard, Laurie Bingaman Lackey, Jean Michel Hatt, and Marcus Clauss. 2010. "Comparing Life Expectancy of Three Deer Species between Captive and Wild Populations." *European Journal of Wildlife Research* 56(2):205–8. doi: 10.1007/s10344-009-0342-8.
- Nagayama, H., Y. Matsumoto, A. Tanave, M. Nihei, T. Goto, and T. Koide. 2018. "Measuring Active and Passive Tamelessness Separately in Mice." *J. Visualized Experiments* (138).
- Nalls, Amy V., Erin McNulty, Jenny Powers, Davis M. Seelig, Clare Hoover, Nicholas J. Haley, Jeanette Hayes-Klug, Kelly Anderson, Paula Stewart, Wilfred Goldmann, Edward A. Hoover, and Candace K. Mathiason. 2013. "Mother to Offspring Transmission of Chronic Wasting Disease in Reeves' Muntjac Deer." *PLoS ONE* 8(8). doi: 10.1371/journal.pone.0071844.
- Neal Webb, Sarah J., Jann Hau, and Steven J. Schapiro. 2018. "Captive Chimpanzee (*Pan troglodytes*) Behavior as a Function of Space per Animal and Enclosure Type." *American Journal of Primatology* 80(3):1–9. doi: 10.1002/ajp.22749.
- Neijenhuis, F., and H. Hopster. 2018. *Gedomesticeerd?; Begripsomschrijving En Beoordelingskader Toegepast Voor Het Rendier En de Zeeboe*. Vol. Rapport 11. edited by W. L. Research. Wageningen.
- Nevill, Christian H., Ted H. Friend, and Amy G. Windom. 2010. "An Evaluation of Exercise Pen Use by Circus Tigers (*Panthera [Panthera] tigris tigris*)." *Journal of Applied Animal Welfare Science* 13(2):164–73.
- O'Brien, Stephen J., Philip J. Nyhus, Laurie Marker, Lorraine K. Boast, and Anne Schmidt-Küntzel. 2018. "Foreword." Pp. xxi–xxii in *Cheetahs: Biology and Conservation*. Academic Press.
- O'Regan, H. J. 2001. "Morphological Effects of Captivity in Big Cat Skulls" edited by S. Wehnelt and C. Hudson. 18–22.
- O'Regan, H. J., and A. C. Kitchener. 2005. "The Effects of Captivity on the Morphology of Captive, Domesticated and Feral Mammals." *Mammal Review* 35(3–4):215–30. doi: 10.1111/j.1365-2907.2005.00070.x.
- Osinga, Nynke, Pieter t Hart, and Pieter C. van Voorst Vader. 2010. "Albinistic Common Seals (*Phoca vitulina*) and Melanistic Grey Seals (*Halichoerus grypus*) Rehabilitated in the Netherlands." *Animal Biology (Leiden)* 60(3):273–81.
- Owiny, O. D., D. M. Barry, M. Agaba, and R. A. Godke. 2009. "In Vitro Production of Cattle × Buffalo Hybrid Embryos Using Cattle Oocytes and African Buffalo (*Syncerus caffer caffer*) Epididymal Sperm." *Theriogenology* 71(6):884–94. doi: 10.1016/j.theriogenology.2008.10.016.
- Palomino, J. Manuel, Robert B. McCorkell, Murray R. Woodbury, Miriam P. Cervantes, and Gregg P. Adams. 2013. "Superstimulatory Response and Oocyte Collection in North American Bison during the Non-Breeding Season." *Animal Reproduction Science* 140(3–4):147–52. doi: 10.1016/j.anireprosci.2013.06.004.
- Pang, Benison, Blaire Van Valkenburgh, Kenneth F. Kitchell, Amy Dickman, Laurie Marker, Philip J. Nyhus, Laurie Marker, Lorraine K. Boast, and Anne Schmidt-Küntzel. 2018. "Chapter 2 - History of the Cheetah–Human Relationship." Pp. 17–24 in *Cheetahs: Biology and Conservation*. Academic Press.
- Pastorino, G. Q., A. Viau, G. Curone, P. Pearce-Kelly, M. Faustini, D. Vigo, S. M. Mazzola, and R. Preziosi. 2017. "Role of Personality in Behavioral Responses to New Environments in Captive Asiatic Lions (*Panthera leo persica*)." *Veterinary Medicine International* 2017:Article-6585380.
- Penel, M., and F. Delfour. 2014. "Are California Sea Lions (*Zalophus californianus*) Sensitive to the Attentional State of Their Caretakers?" *Animal Behavior and Cognition* 1(4):434–45.
- Penzhorn, B. L., and P. A. Novellie. 1991. "Some Behavioural Traits of Cape Mountain Zebras (*Equus zebra zebra*) and Their Implications for the Management of a Small Conservation Area." *Applied Animal Behaviour Science* 29(1–4):293–99. doi: 10.1016/0168-1591(91)90255-V.
- Pollard, J. C., and P. R. Wilson. 2002. "Welfare of Farmed Deer in New Zealand. 1. Management Practices." *New Zealand Veterinary Journal* 50(6):214–20. doi: 10.1080/00480169.2002.36316.
- Popova, N. K., N. N. Voitenko, A. V. Kulikov, and D. F. Avgustinovich. 1991. "Evidence for the Involvement of Central Serotonin in Mechanism of Domestication of Silver Foxes." *Pharmacology, Biochemistry and Behavior* 40(4):751–56. doi: 10.1016/0091-3057(91)90080-L.

- Pörtl, Daniela, and Christoph Jung. 2017. "Is Dog Domestication Due to Epigenetic Modulation in Brain?" *Dog Behavior* 3(2):21–32. doi: 10.4454/DB.V3I2.55.
- Price, E. O. 1984. "Behavioral Aspects of Animal Domestication." *The Quarterly Review of Biology* 59(1):1–32.
- Price, E. O. 2002. *Animal Domestication and Behavior*. CABI.
- Price, E.O. 2002. *Animal Domestication and Behavior*. edited by E. O. Price. CABI publishing.
- Price, E. O., and J. A. King. 1968. "Domestication and Adaptation." Pp. 34–45 in *Adaptation of domestic animals*. Philadelphia: Lea & Febiger.
- Prieto-Pablos, M. T., M. J. Sánchez-Calabuig, T. B. Hildebrandt, F. Göritz, S. Ortmann, S. Eder, J. Santiago-Moreno, R. Hermes, and J. Saragusty. 2016. "Cryopreservation of Captive Roe Deer (*Capreolus Capreolus*) Semen." *Theriogenology* 86(3):695–703. doi: 10.1016/j.theriogenology.2016.02.023.
- Pywell, Michelle. 1999. "Breeding Records on the South American Sealions (*Otaria Flavescens*) at Colchester Zoo." *Ratel* 26(6):219–21.
- Quintavalle Pastorino, Giovanni. 2017. "Personality and Sociality in Captive Animals: Implications for Management." i–151.
- Randi, Ettore, and Marco Apollonio. 1988. "Low Biochemical Variability in European Fallow Deer (*Dama Dama* L.): Natural Bottlenecks and the Effects of Domestication." *Heredity* 61(3):405–10. doi: 10.1038/hdy.1988.131.
- Rees, Paul A. 2009. "The Sizes of Elephant Groups in Zoos: Implications for Elephant Welfare." *Journal of Applied Animal Welfare Science* 12(1):44–60.
- Roberts, S. P., and D. P. DeMaster. 2001. "Pinniped Survival in Captivity: Annual Survival Rates of Six Species." *Marine Mammal Science* 17(2):381–87. doi: http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.2001.tb01280.x.
- Ronald, K., and C. A. Thomson. 1981. "Parturition and Postpartum Behaviour of a Captive Harbour Seal, *Phoca Vitulina*." *Aquatic Mammals* 8(3):79–90.
- Ross, Stephen R. 2006. "Issues of Choice and Control in the Behaviour of a Pair of Captive Polar Bears (*Ursus Maritimus*)." *Behavioural Processes* 73(1):117–20. doi: 10.1016/j.beproc.2006.04.003.
- Rubio, Andrew O., and Kyle Summers. 2022. "Neural Crest Cell Genes and the Domestication Syndrome: A Comparative Analysis of Selection." *PLoS ONE* 17(2 February 2022):1–11. doi: 10.1371/journal.pone.0263830.
- Russo, Isa Rita M., Sean Hoban, Paulette Bloomer, Antoinette Kotzé, Gernot Segelbacher, Ian Rushworth, Coral Birss, and Michael W. Bruford. 2018. "'Intentional Genetic Manipulation' as a Conservation Threat." *Conservation Genetics Resources* 1–11. doi: 10.1007/s12686-018-0983-6.
- Salzert, W. 1982. "Six Years' Experience with Barbary Ape Park." *Proceedings International Symposium Zoo Design* 3:84–86.
- Samuelson, M. M., L. K. Lauderdale, K. Pulis, M. Solangi, T. Hoffland, and H. Lyn. 2017. "Olfactory Enrichment in California Sea Lions (*Zalophus Californianus*): An Effective Tool for Captive Welfare?" *Journal of Applied Animal Welfare Science* 20(1):75–85. doi: http://dx.doi.org/10.1080/10888705.2016.1246362.
- Saragusty, J., T. B. Hildebrandt, T. Bouts, F. Göritz, and R. Hermes. 2010. "Collection and Preservation of Pygmy Hippopotamus (*Choeropsis Liberiensis*) Semen." *Theriogenology* 74(4):652–57. doi: 10.1016/j.theriogenology.2010.03.002.
- Saragusty, Joseph, Anat Shavit-Meyrav, Nobuyuki Yamaguchi, Rona Nadler, Tali Bdoiah-Abram, Laura Gibeon, Thomas B. Hildebrandt, and Merav H. Shamir. 2014. "Comparative Skull Analysis Suggests Species-Specific Captivity-Related Malformation in Lions (*Panthera Leo*)." *PLoS ONE* 9(4):e94527.
- Sasaki, Aya. 2009. "Epigenetic Regulation of the Glucocorticoid Receptor in Human Brain Associates with Childhood Abuse." *Nature Neuroscience* 12(3):342–48.
- Savage, Anne, James M. Rice, Jon M. Brangan, David P. Martini, James A. Pugh, and C. Daniel Miller. 1994. "Performance of African Elephants (*Loxodonta Africana*) and California Sea Lions (*Zalophus Californianus*) on a Two-Choice Object Discrimination Task." *Zoo Biology* 13:69–75.
- Schmidt-Küntzel, Anne, Desiré L. Dalton, Marilyn Menotti-Raymond, Ezequiel Fabiano, Pauline Charruau, Warren E. Johnson, Simone Sommer, Laurie Marker, Antoinette Kotzé, Stephen J. O'Brien, Philip J. Nyhus, Laurie Marker, Lorraine K. Boast, and Anne Schmidt-Küntzel. 2018. "Chapter 6 - Conservation Genetics of the Cheetah: Genetic History and Implications for Conservation." Pp. 71–92 in *Cheetahs: Biology and Conservation*. Academic Press.
- Schulte-Hostedde, Albrecht I., and Gabriela F. Mastromonaco. 2015. "Integrating Evolution in the Management of Captive Zoo Populations." *Evolutionary Applications* 8(5):413–22. doi: 10.1111/eva.12258.
- Shepherdson, David, Karen D. Lewis, Kathy Carlstead, Joan Bauman, and Nancy Perrin. 2013. "Individual and Environmental Factors Associated with Stereotypic Behavior and Fecal Glucocorticoid Metabolite Levels in Zoo Housed Polar Bears." *Applied Animal Behaviour Science* 147(3–4):268–77. doi: 10.1016/j.applanim.2013.01.001.

- Shochat, Einav, Charles T. Robbins, Steven M. Parish, Paul B. Young, Thomas R. Stephenson, and Alma Tamayo. 1997. "Nutritional Investigations and Management of Captive Moose." *Zoo Biology* 16(6):479–94. doi: 10.1002/(SICI)1098-2361(1997)16:6<479::AID-ZOO2>3.0.CO;2-7.
- Shoemaker, Alan H. 1983. "Population Dynamics of Pedigree Leopards, *Panthera Pardus Ssp*, in Captivity." *Zoo Biology* 2(2):79–91. doi: 10.1002/zoo.1430020202.
- Shusterman, R. J., C. R. Kastak, and D. Kastak. 2002. "The Cognitive Sea Lion: Meaning and Memory in the Laboratory and in Nature." Pp. 217–28 in *The cognitive animal: Empirical and theoretical perspectives on animal cognition*, edited by C. A. M. Bekoff & G. M. Burghardt. Cambridge, MA, US: MIT Press.
- Siciliano-Martina, Leila, and Jason P. Martina. 2018. "Stress and Social Behaviors of Maternally Deprived Captive Giraffes (*Giraffa Camelopardalis*)." *Zoo Biology* 37(2):80–89. doi: 10.1002/zoo.21405.
- Skibiell, Amy L., Heather S. Trevino, and Ken Naugher. 2007. "Comparison of Several Types of Enrichment for Captive Felids." *Zoo Biology* 26(5):371–81. doi: http://dx.doi.org/10.1002/zoo.20147.
- Small, Robert J., and Douglas P. DeMaster. 1995a. "Acclimation to Captivity: A Quantitative Estimate Based on Survival of Bottlenose Dolphins and California Sea Lions." *Marine Mammal Science* 11(4):510–19.
- Small, Robert J., and Douglas P. DeMaster. 1995b. "Survival of Five Species of Captive Marine Mammals." *Marine Mammal Science* 11(2):209–26.
- Snijdelaar, Mirjam, and Ed Van Klink. 2002. *Hertenhouderij: Een Verkenning*. Ede, The Netherlands.
- Soriano, A. I., R. Gonzalez, and C. Mate. 2009. "A Study into the Mother-Pup Relationship in Three California Sea Lion *Zalophus Californianus* Mothers and Pups at Barcelona Zoo." *International Zoo Yearbook* 43:176–88. doi: http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-1090.2008.00080.x.
- Spini, Lucilla, Stephanie Sanderson, and Niall Ormerod. 2001. "Chester Zoo Chimpanzee (*Pan Troglodytes*) Breeding Centre: A Brief Demographic Profile for 1989–2001." *Proceedings of the 3rd Annual Symposium on Zoo Research, Chester Zoo, Chester, UK, 9–10th July 2001*; (1):132–42.
- Starling, Anne E. 1991. "Captive Breeding and Release." *Ornis Scandinavia* 22(3):255–57.
- Swanson, W. F., and J. L. Brown. 2004. "International Training Programs in Reproductive Sciences for Conservation of Latin American Felids." *Animal Reproduction Science* 82–8(July):21–34.
- Swanson, W. F., W. E. Johnson, R. C. Cambre, S. B. Citino, K. B. Quigley, D. M. Brousset, R. N. Morais, N. Moreira, S. J. O'Brien, and D. E. Wildt. 2003. "Reproductive Status of Endemic Felid Species in Latin American Zoos and Implications for Ex Situ Conservation." *Zoo Biology* 22(5):421–41.
- Sykes, Naomi J., Karis H. Baker, Ruth F. Carden, Thomas F. G. Higham, A. Rus Hoelzel, and Rhiannon E. Stevens. 2011. "New Evidence for the Establishment and Management of the European Fallow Deer (*Dama Dama Dama*) in Roman Britain." *Journal of Archaeological Science* 38(1):156–65. doi: 10.1016/j.jas.2010.08.024.
- Temke, J. L. 1991. "Precise Birth Timing in Captive Harbor Seals (*Phoca Vitulina*) and California Sea Lions (*Zalophus Californianus*)." *Marine Mammal Science* 7(2):145–56.
- Temte, Jonathan L., and Erin Flynn. 2015. "Phenomenal Advanced Age of Pupping in a Captive Pacific Harbor Seal (*Phoca Vitulina Richardsi*)." *Zoo Biology* 34(6):522–24.
- Tennant, Kaylin S., Valerie D. Segura, Megan C. Morris, Kristen Denninger Snyder, David Bocian, Dan Maloney, and Terry L. Maple. 2018. "Achieving Optimal Welfare for the Nile Hippopotamus (*Hippopotamus Amphibius*) in North American Zoos and Aquariums." *Behavioural Processes* 156(October 2016):51–57. doi: 10.1016/j.beproc.2017.07.009.
- Tennessen, T., and R. J. Hudson. 1981. "Traits Relevant to the Domestication of Herbivores." *Applied Animal Ethology* 7(1):87–102. doi: https://doi.org/10.1016/0304-3762(81)90054-7.
- Terrell, Kimberly A., Adrienne E. Crosier, David E. Wildt, Stephen J. O'Brien, Nicola M. Anthony, Laurie Marker, and Warren E. Johnson. 2016. "Continued Decline in Genetic Diversity among Wild Cheetahs (*Acinonyx Jubatus*) without Further Loss of Semen Quality." *Biological Conservation* 200:192–99.
- Trut, L. N. 1999. "Early Canid Domestication: The Farm-Fox Experiment." *American Scientist* 87(2):160. doi: 10.1511/1999.20.813.
- Trut, L. N., I. Oskina, and A. Kharlamova. 2009. "Animal Evolution during Domestication: The Domesticated Fox as a Model." *BioEssays: News and Reviews in Molecular, Cellular and Developmental Biology* 31(3):349–60. doi: 10.1002/bies.200800070.
- Trut, Lyudmila N., Anastasiya V. Kharlamova, and Yury E. Herbeck. 2020. "Belyaev's and PEI's Foxes: A Far Cry." *Trends in Ecology and Evolution* 35(8):649–51. doi: 10.1016/j.tree.2020.03.010.
- van Uhm, Daan. 2016. "Monkey Business: The Illegal Trade in Barbary Macaques." *Journal of Trafficking, Organized Crime and Security* 2(1):36–49.
- Vaz, J., E. J. Narayan, R. D. Kumar, K. Thenmozhi, Thiyagesan Krishnamoorthy, and Baskaran Nagarajan. 2017. "Prevalence and Determinants of Stereotypic Behaviours and Physiological Stress among Tigers and Leopards in Indian Zoos." *PLoS ONE* 12(4):e0174711. doi: http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0174711.
- de Vere, Amber J. 2018. "Visitor Effects on a Zoo Population of California Sea Lions (*Zalophus Californianus*) and Harbor Seals (*Phoca Vitulina*)." *Zoo Biology* 37(3):162–70.
- Vernocchi, V., M. G. Morselli, M. Faustini, G. Gabai, L. da Dalt, and G. C. Luvoni. 2018. "One Year Daily

- Changes in Fecal Sexual Steroids of Two Captive Female Cheetahs (*Acinonyx Jubatus*) in Italy." *Animal Reproduction Science* 191:1–8. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anireprosci.2018.01.016>.
- Vervaecke, H. 2017. "Manipulation and Slaughter of American Bison (*Bison Bison*) in European Farms." in *Int. Conf. on the Assessment of Welfare of animals in Group and Farm level*, edited by I. C. de Jong and P. Koene. Ede, The Netherlands.
- 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):171–81. doi: <https://doi.org/10.1016/j.crv.2010.12.009>.
- 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):dvx002–dvx002.
- Vogt, Günter. 2017. "Facilitation of Environmental Adaptation and Evolution by Epigenetic Phenotype Variation: Insights from Clonal, Invasive, Polyploid, and Domesticated Animals." *Environmental Epigenetics* 3(1):1–17. doi: 10.1093/eep/dvx002.
- Wallach, A., M. Inbar, R. Lambert, S. Cohen, and U. Shanas. 2007. "Hand-Rearing Roe Deer *Capreolus Capreolus*: Practice and Research Potential." *International Zoo Yearbook* 41(1):183–93. doi: 10.1111/j.1748-1090.2007.00011.x.
- Warrick, D. M. 2010. "Inbreeding Depression in Captive White Tigers: Methods for Purifying Tiger Lineages." *Zoos' Print* 25(10):7–13.
- Webb, S. J. Nea., J. Hau, and S. J. Schapiro. 2018. "Refinements to Captive Chimpanzee (*Pan Troglodytes*) Care: A Selfmedication Paradigm." *Animal Welfare* 27(4):327–41. doi: 10.7120/09627286.27.4.327.
- Wehnelt, S., C. Hudson, Y. Feltner, and J. Pearson. 2003. "Environmental Enrichment for Large Felids at Chester Zoo" edited by S. Dow. 38–43.
- Wielebnowski, Nadja C. 1999. "Behavioral Differences as Predictors of Breeding Status in Captive Cheetahs." *Zoo Biology* 18(4):335–49.
- Wiener, P., and S. Wilkinson. 2011. "Deciphering the Genetic Basis of Animal Domestication." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278(1722):3161 LP – 3170.
- Wildt, D. E., and T. L. Roth. 1997. "Assisted Reproduction for Managing and Conserving Threatened Felids." *Int. Zoo Yb* 35:164–72.
- Wildt, D., W. Swanson, J. Brown, A. Sliwa, and A. Vargas. 2010. "Felids Ex Situ: Managed Programmes, Research, and Species Recovery." Pp. 217–62 in *Biology and conservation of wild felids*, edited by D. W. M. and A. J. Loveridge. Oxford: Oxford University Press.
- Wilkins, A. S., R. W. Wrangham, and W. T. Fitch. 2014. "The 'Domestication Syndrome' in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics." *Genetics* 197(3):795–808. doi: 10.1534/genetics.114.165423.
- Wilkins, Adam S., Richard Wrangham, and W. Tecumseh Fitch. 2021. "The Neural Crest/Domestication Syndrome Hypothesis, Explained: Reply to Johnsson, Henriksen, and Wright." *Genetics* 219(1). doi: 10.1093/genetics/iyab098.
- Williams, B. G., N. K. Waran, J. Carruthers, and R. J. Young. 1996. "The Effect of a Moving Bait on the Behaviour of Captive Cheetahs (*Acinonyx Jubatus*)." *Animal Welfare* 5(3):271–81.
- Wu, Dong Dong, Xiang Dong Ding, Sheng Wang, Jan M. Wójcik, Yi Zhang, Małgorzata Tokarska, Yan Li, Ming Shan Wang, Omar Faruque, Rasmus Nielsen, Qin Zhang, and Ya Ping Zhang. 2018. "Pervasive Introgression Facilitated Domestication and Adaptation in the Bos Species Complex." *Nature Ecology and Evolution* 2(7):1139–45. doi: 10.1038/s41559-018-0562-y.
- Xavier, Nicky K. 2008. "Justifying Tiger Farms - a Step Backward for Tiger Conservation? Response." *Current Science (Bangalore)* 95(9):1110.
- Xu, Y. C., S. G. Fang, and Z. K. Li. 2007. "Sustainability of the South China Tiger: Implications of Inbreeding Depression and Introgression." *Conservation Genetics* 8(5):1199–1207. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s10592-006-9276-9>.
- Yamaguchi, Nobuyuki, Andrew C. Kitchener, Emmanuel Gilissen, and David W. MacDonald. 2009. "Brain Size of the Lion (*Panthera Leo*) and the Tiger (*P-Tigris*): Implications for Intrageneric Phylogeny, Intraspecific Differences and the Effects of Captivity." *Biological Journal of the Linnean Society* 98(1):85–93.
- Yepez-Mulia, L., C. Arriaga, M. A. Pena, F. Gual, and G. Ortega-Pierres. 1996. "Serologic Survey of Trichinellosis in Wild Mammals Kept in a Mexico City Zoo." *Veterinary Parasitology* 67(3–4):237–46.
- Yunker, Mark B., Michael G. Ikonou, Paula J. Sather, Erin N. Friesen, Dave A. Higgs, and Cory Dubetz. 2011. "Development and Validation of Protocols To Differentiate PCB Patterns between Farmed and Wild Salmon." *Environmental Science & Technology* 45(6):2107–15. doi: <http://dx.doi.org/10.1021/es1038529>.
- Zeder, M.A. 2012a. "Pathways to Animal Domestication." Pp. 227–59 in *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*, edited by A. B. Damania, C. O. Qualset, P. E. McGuire, P. Gepts, R. L. Bettinger, S. B. Brush, and T. R. Famula. Cambridge: Cambridge University Press.

-
- Zeder, M A. 2012. "Pathways to Animal Domestication." Pp. 227–59 in *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Zeder, M.A. 2012b. "The Domestication of Animals." *Journal of Anthropological Research* 68(2):161–90.
- Zeder, M. A. 2017. "Domestication as a Model System for the Extended Evolutionary Synthesis." *Interface Focus* 7(5). doi: 10.1098/rsfs.2016.0133.
- Zeder, Melinda A. 2020. "Straw Foxes: Domestication Syndrome Evaluation Comes Up Short." *Trends in Ecology and Evolution* 35(8):647–49. doi: 10.1016/j.tree.2020.03.001.
- Żochowska-Kujawska, J., M. Kotowicz, M. Sobczak, K. Lachowicz, and J. Wójcik. 2019. "Age-Related Changes in the Carcass Composition and Meat Quality of Fallow Deer (DAMA DAMA L.)." *Meat Science* 147(January 2018):37–43. doi: 10.1016/j.meatsci.2018.08.014.
- Zuccarelli, Micah D. 2004. "Comparative Morphometric Analysis of Captive vs. Wild African Lion (Panthera Leo) Skulls." *BIOS (Ocean Grove)* 75(4):131–38.

Bijlage 1 Toelichting op de beoordeling

1. Afrikaanse olifant (*Loxodonta*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Afrikaanse olifanten (*Loxodonta africana*) worden al heel lang in gevangenschap gehouden, het Carthaagse leger gebruikte olifanten tegen de Romeinen in 218 B.C. (Adams en Berg 1980; Csuti 2006). Afrikaanse olifanten worden nu nog gebruikt als werkolifant, gehouden in circussen en in dierentuinen en leven in game parken (Millsaugh et al. 2007). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via het Zoological Information Management System (ZIMS), met wereldwijd meer dan 1100 aangesloten dierentuinen, aquaria en overige wildlife-organisaties, blijkt dat er in 102 dierentuinen in totaal 398 Afrikaanse olifanten worden gehouden. De groepen in dierentuinen zijn over het algemeen klein. Meer dan 80% van de groepen vrouwelijke Afrikaanse olifanten in dierentuinen bestond uit minder dan 4 exemplaren (Rees 2009).

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van exemplaren met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

De omgang van de mens met olifanten is door (Griede 2000) onderscheiden naar de mate van bescherming van de mens tijdens het contact in: 1) vrij contact (hands-on, de olifant en de geleider delen dezelfde onbeperkte ruimte en hebben fysiek contact); 2a) beschermd contact (de olifant beweegt vrij in de ruimte en heeft fysiek contact met de geleider door een beschermende barrière; 2b) de olifant is in een vangbox opgesloten en heeft fysiek contact met de geleider door de beschermende barrière van de vangbox; 4) geen fysiek contact zonder dat de olifant met een verdovingsmiddel is geïmmobiliseerd (hands-off). Voor Afrikaanse olifanten in dierentuinen is niet beschreven in welke mate de verschillende vormen van contact voorkomen (Clubb en Mason 2002). (Fowler 2006) geeft aan dat het hanteren van olifanten, beschermd én onbeschermd, training vergt teneinde bepaalde verzorgingstaken en veterinaire procedures op een veilige en doelmatige wijze te kunnen uitvoeren. Olifanten komen daarmee in nauw contact met de mens hetgeen nog in sterkere mate geldt voor werk- en circusolifanten, waarbij het contact tussen geleider en olifant na training veelal onbeschermd is.

Er zijn geen wetenschappelijke bronnen gevonden waarin bewijs te vinden is dat de Afrikaanse olifant gericht gefokt is op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen. Hedges (2006) geeft juist specifiek aan dat met olifanten niet selectief wordt gefokt zoals dat wel gebeurt met runderen of schapen. Ondanks de lange tijd dat mensen olifanten houden zijn olifanten nooit echt gedomesticeerd (Fowler en Mikota 2006), gehouden Afrikaanse olifanten zijn (getemde) wilde exemplaren (Csuti 2006).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Afrikaanse olifant (*Loxodonta africana*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

2. Aziatische olifant (*Elephas maximus*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Aziatische olifanten (*Elephas maximus*) worden al heel lang in gevangenschap gehouden. De rol van de Aziatische olifant in de houtindustrie neemt af (Fowler and Mikota 2006). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 167 dierentuinen in totaal 820 Aziatische olifanten worden gehouden. Csuti (2006) ziet de toekomst voor olifanten in dierentuinen somber in, olifanten in dierentuinen en circussen brengen onvoldoende nakomelingen voort om de populaties in stand te houden. In mindere mate geldt dit eveneens voor de werkolifanten in Aziatische landen, zelfs voor de grootste populatie in Myanmar. Reden voor de overheid aldaar om wildvang toe te staan van jaarlijks maximaal 50 dieren. Meer dan 69% van de groepen vrouwelijke Aziatische olifanten in dierentuinen bestond uit minder dan 4 exemplaren (Rees 2009).

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Zoals hiervoor bij de Afrikaanse olifant is beschreven, is de omgang met olifanten door (Griede 2000) geclassificeerd in: 1) vrij contact (hands-on); 2a,b) beschermd contact en 3) geen fysiek contact (hands-off). Een survey-onderzoek uit 1999 wijst uit dat voor de omgang met Aziatische olifanten er van de drie onderscheiden hanteringsmethoden in 79,7% van de Europese dierentuinen vrij contact wordt gebruikt, gevolgd door beschermd contact in 21,9% en geen contact in 32,8% van de dierentuinen. Omdat vrij contact door de American Zoo Association wordt uitgefaseerd ten gunste van beschermd contact, is de ontwikkeling in de Noord-Amerikaanse dierentuinen richting beschermd contact. Bij de werkolifanten (bosbouw, oorlog) in Aziatische landen is er een eeuwenoude traditie van nauw contact tussen olifant en mens (Hart en Sundar 2000). Deze traditie gaat waarschijnlijk 5000 jaar terug en wordt in de praktijk gebracht door het vak van olifantengeleider ("mahout"), een baan met een levenslange opleiding die van vader op zoon wordt doorgegeven. Aziatische olifanten worden in India meestal in het wild gevangen en daarna gedurende hun verdere leven in gevangenschap 24/7 en een-op-een onder de hoede gesteld van een mahout die de olifant temt, voert, traint, wast en verzorgt. Door dit intensieve contact ontstaat er een hechte relatie tussen de olifant en de geleider (Hart en Sundar 2000).

Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin bewijs te vinden is dat de Aziatische olifant gericht is gefokt op voor de mens interessante kenmerken. Hedges (2006) geeft juist specifiek aan dat met olifanten niet selectief wordt gefokt zoals dat wel gebeurt met runderen of schapen. Ondanks de lange tijd dat mensen olifanten houden zijn olifanten nooit echt gedomesticeerd (Fowler en Mikota 2006), gehouden olifanten zijn (getemde) wilde dieren (Csuti 2006).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Aziatische olifant (*Elephas maximus*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

3. Berber aap (*Macaca sylvanus*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Berberapen (*Macaca sylvanus*) zijn een bedreigde diersoort met een geschat aantal van 5000-6000 dieren, die al duizenden jaren geleden werden gevangen, verhandeld en als huisdier werden gehouden (van Uhm 2016). Berberapen werden ook in zeer beperkte mate gehouden voor

laboratoriumonderzoek (Deag 1977) en worden tegenwoordig gehouden in dierentuinen (Salzert 1982; Kuester 2006; Fistarol et al. 2011). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 67 dierentuinen in totaal 800 Berberapen worden gehouden, voornamelijk in Europa (781).

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

De berberaap is betrokken bij het 'European Endangered Species Programme (ESB)' waar het fokprogramma is gericht op behoud van de soort (Fistarol et al. 2011). Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waaruit blijkt dat er met de berberaap gericht gefokt is op voor de mens nuttige kenmerken of eigenschappen. Wel is een promotieonderzoek gevonden waarin gekeken is naar verschillen in persoonlijkheid tussen berberapen waaruit als één van de persoonlijkheidsdimensies 'human-animal sociability' kwam (Baker 2012). De achtergrond van dit werk was echter het kunnen inspelen op de (bestaande) persoonlijkheden tijdens het verzorgen van de apen en niet om via selectie angst voor de mens te verminderen.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Berber aap (*Macaca sylvanus*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

4. Bergzebra (*Equus zebra*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Bergzebra's (*Equus zebra*) worden gehouden in dierentuinen en in semi-natuurlijke omstandigheden als wild- en safari-parken (Penzhorn en Novellie 1991; Breen et al. 1995; Ito et al. 2015). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 51 dierentuinen in totaal 196 Bergzebra's worden gehouden

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Langdurige pogingen tot domesticatie van zebra's zijn niet gelukt (Jared Diamond 2002). Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven, waardoor genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit deze gehouden populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype. De soort wordt in dierentuinen gehouden t.b.v. natuureducatie en -bescherming, waarbij getracht wordt de genetische heterogeniteit zo hoog mogelijk te houden (Breen et al. 1995; Ito et al. 2015, 2017; Meintjes et al. 2019).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Bergzebra (*Equus zebra*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

5. Bizon (*Bison bison*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Bizons (*Bison bison*) worden gehouden in dierentuinen, in farms en semi-natuurlijke situaties als wild- en safariparken (Moore 1998; Crooks en Van Vuren 1994; Berezowski et al. 2005; Russo et al. 2018), onder meer voor de vleesproductie (Moore 1998; Vervaecke 2017). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 157 dierentuinen in totaal 1054 Bizons worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Bizons zijn nauw verwant aan andere rundachtigen (gedomesticeerde runderen, Tibetaanse Yak) en er zijn kruisingen bekend (Koch et al. 1995; Owiny et al. 2009; Cronin et al. 2013). Kruisingen van bizons met runderen ('Catalo') bleken echter problemen op te leveren m.b.t. de vruchtbaarheid van nakomelingen en het temperamentvolle gedrag (Koch et al. 1995). Van domesticatie zoals bij het genus *Bos* is voornamelijk geen sprake (Koch et al. 1995; Wu et al. 2018). Voor natuurbeschermingsdoeleinden is verkend of eicellen buiten het voortplantingsseizoen van de bizon kunnen worden verkregen door hormonale manipulatie van gehouden dieren (Palomino et al. 2013). Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven, waardoor genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit deze gehouden populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Bizon (*Bison bison*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

6. Bruine beer (*Ursus arctos*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Bruine beren (*Ursus arctos*) worden al vanaf de prehistorie getemd en gehouden (Chaix et al. 1997; Law en Reid 2010). Tegenwoordig worden ze gehouden in dierentuinen, in farms en door particuliere houders (Carlstead et al. Baldwin 1991; Grandia et al. 2001; Karamanlidis et al. 2018; Loginov en Loginova 2017). Houderij op boerderijen in China betreft veelal wildvang (Loginov and Loginova 2017). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 219 dierentuinen in totaal 808 Bruine beren worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Dierentuinen proberen zo goed mogelijk tegemoet te komen aan de wensen van beren, maar passen de bruine beer niet gericht genetisch aan de wensen van de houderij aan. Het houden van bruine beren is gericht op het handhaven van een populatie in gevangenschap t.b.v. educatie en natuurbeschermingsdoeleinden (Anel-Lopez et al. 2017) en niet op de selectie van eigenschappen die nuttig zijn voor de mens. Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven, waardoor genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit deze gehouden populatie zich in

gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Bruine beer (*Ursus arctos*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

7. Californische zeeleeuw (*Zalophus californianus*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Californische zeeleeuwen worden gehouden in dierentuinen, dolfinaria en circussen waarin ze ook ingezet worden bij optredens (Hopster and De Jong 2014; Van Foreest 1978; de Vere 2018; Casamitjana 2019; Arkwright et al. 2016). Een expert in het rapport van Hopster en De Jong (2014) gaf echter aan dat vooral Patagonische zeeleeuwen gebruikt worden voor optredens in Europese circussen (kalmere soort). Zeeleeuwen worden ook ingezet door de (Amerikaans) marine (Evans 2008). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 122 dierentuinen en aquaria in totaal 602 Californische zeeleeuwen worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

In dierentuin, dolfinarium en circus zijn de omstandigheden waarin de zeeleeuwen leven gecreëerd en gecontroleerd door de mens. In gevangenschap geboren pups hebben een hogere overlevingskans dan in het wild geboren pups (Small and DeMaster 1995). Soms worden de pups met de hand groot gebracht (Gates en Allen 1999; Bata en Stosic 2012; Penel en Delfour 2014). De Californische zeeleeuw acclimatiseert vrij vlot als ze vanuit het wild gevangen in gevangenschap worden gehouden (Small and DeMaster 1995).

Californische zeeleeuwen zijn cognitief vaardig en zijn in staat complexe taken op te lossen (Savage et al. 1994; Shusterman et al. 2002). Ze reageren op subtiele aanwijzingen van de mens (Arkwright et al. 2016; Malassis en Delfour 2015). Arkwright et al. (2016) geven hierbij aan dat dit gedrag van individuen van niet-gedomesticeerde soorten voortkomt uit socialisatie met de mens; ze ontwikkelen affiniteit voor het interpreteren van subtiele aanwijzingen. De Californische zeeleeuw kan echter ook stereotypieën vertonen in gevangenschap (Samuelson et al. 2017). Ze lijken niet gestoord door bezoekers (De Vere 2018).

Californische zeeleeuwen planten zich voort in gevangenschap (Crosbie 1980; Soriano et al. 2009). Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waaruit blijkt dat selectie van (ouder)dieren plaats vindt op nuttige eigenschappen / persoonlijkheid zoals trainbaarheid. Wel is onderzoek gedaan naar persoonlijkheidskenmerken waaronder 'bereidheid om te leren' en 'meegaandheid' (Ciardelli et al. 2017).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Californische zeeleeuw (*Zalophus californianus*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

8. Cheeta (*Acinonyx jubatus*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Cheeta's werden vroeger gebruikt voor de jacht tot in de 19^{de} eeuw (Pang et al. 2018). In sommige regio's zoals de Arabische staten in de Perzische Golf worden uit het wild gevangen cheeta's gehouden als exotisch huisdier (Pang et al. 2018). De cheeta staat nu op de IUCN red list als een kwetsbare soort, geschat wordt dat 6700 exemplaren in het wild, al of niet een reservaat waar soms ook wildlife toerisme plaats vindt, leven (Durant et al. 2015; Buk et al. 2018; O'Brien et al. 2018). Daarnaast worden cheeta's gehouden in dierentuinen en circussen (Skibiël et al. 2007; Damasceno et al. 2017). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 215 dierentuinen in totaal 1346 cheeta's worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Cheeta's worden in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden gehouden in dierentuinen. Het fokken van cheeta's in gevangenschap is niet gemakkelijk (Lindburg et al. 1993; Williams et al. 1996; Canessa et al. 2016; Crosier et al. 2007; Vernocchi et al. 2018). Reproductie van cheeta's in gevangenschap is gericht op het in stand houden van de populatie (Canessa et al. 2016). Het niveau van heterozygositeit is relatief stabiel bij in gevangenschap levende cheeta's terwijl de genetische variatie in wilde populatie laag is en afneemt (Terrell et al. 2016; Schmidt-Küntzel et al. 2018). Wielebnowski (1999) geeft aan dat individueel gedrag wel een indicatie kan geven of het betreffende individu zich zodanig kan aanpassen aan de houderij omstandigheden dat ze tot voortplanting komen. Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waaruit blijkt dat bewuste selectie op bijvoorbeeld rustig gedrag plaatsvindt om zo op den duur een populatie van rustigere dieren te verkrijgen. Op basis van een zeer klein aantal exemplaren, hebben Georgescu et al. (2016) wel gevonden dat in gevangenschap gefokte cheeta's een iets kleinere kop hebben dan hun wilde soortgenoten. Dit is echter geen (bij)product van selectie op voor de mens nuttige kenmerken of eigenschappen.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Cheeta (*Acinonyx jubatus*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

9. Chinese Muntjak (*Muntiacus reevesi*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Chinese muntjaks worden gehouden in dierentuinen, door particulieren, in semi-natuurlijke situaties als wildparken en in laboratoria (Barrette 1977b, 1977a; Chapman et al. 1997; Iacolina et al. 2019; Nalls et al. 2013; McNulty et al. 2016). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 143 dierentuinen in totaal 564 Chinese muntjaks worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Muntjaks worden gehouden in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden met uiteenlopende vormen van contact met de mens (Barrette 1977b; McNulty et al. 2016; Nalls et al. 2013). Ook komen muntjaks in Europa voor als verwilderde exoot nadat ze zijn uitgezet of ontsnapt

vanuit gevangenschap (Chapman et al. 1997), hetgeen erop duidt dat ze qua kenmerken en eigenschappen nog sterk lijken op het oorspronkelijke wildtype en goed in staat zijn om zich in de vrije natuur te handhaven. Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven. Daarom is niet te verwachten dat er genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit de gehouden populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Chinese muntjak (*Muntiacus reevesi*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

10. Chimpansee (*Pan troglodytes*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Chimpansees worden gehouden in dierentuinen, opvangcentra en als proefdier (Van Dam en De Deyn 2017; Herrelko et al. 2012; Kranendonk en Schippers 2014). Vanaf 2003 is het houden van chimpansees in Nederland als proefdier voor biomedische experimenten niet meer toegestaan (Kranendonk en Schippers 2014). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 193 dierentuinen in totaal 1641 chimpansees worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

De houderijcondities voor chimpansees in dierentuinen en proefdierfaciliteiten zijn door de mens ontworpen en gecontroleerd en zijn vooral gericht op het welzijn van de dieren, gezien hun complexe sociale organisatie en gedrag (Kranendonk en Schippers 2014; Webb et al. 2018a; Spini et al. 2001; Webb et al. 2018b)(Spini et al 2001; Kranendonk & Schippers 2014; Webb et al 2018a; Webb et al 2018b). Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven, waardoor genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit deze gehouden populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype.

Vraag 3: Heeft dit nauwe contact en deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Chimpansee (*Pan troglodytes*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

11. Damhert (*Dama dama*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Damherten zijn een in Europa veel gehouden soort (Snijdelaar en Van Klink 2002; Randi en Apollonio 1988). In Nederland worden damherten gehouden door particulieren, in dierentuinen, op kinderboerderijen en door gemeentes in hertenkampen (Snijdelaar and Van Klink 2002). Damherten worden in en buiten Europa tevens veel gehouden voor productiedoeleinden in hertenfarms (Asher et al. 1996; Daszkiewicz et al. 2015; Żochowska-Kujawska et al. 2019). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 164 dierentuinen in totaal 3320 damherten worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[JA]**

De huidige verspreiding van het damhert is veroorzaakt door introducties door de mens vanaf de prehistorie (Randi en Apollonio 1988; Sykes et al. 2011). De soort kenmerkt zich door een zeer geringe genetische variatie (Randi en Apollonio 1988). Deze is waarschijnlijk veroorzaakt door het prehistorische domesticatieproces met een kleine uitgangspopulatie, sterke selectie op tamheid en reproductieve capaciteit en mogelijk vachtkleur. Getemde dieren zijn gehouden in gecontroleerde omstandigheden en door de Feniciërs, Noormannen en Romeinen in Europa verspreid en geïntroduceerd in het wild. Fenotypische variatie (grootte, gewicht) en verschillen in vachtkleur en verschillen in reproductief gedrag tussen (wilde) populaties zijn een bekend fenomeen (Randi en Apollonio 1988; Sykes et al. 2011). De afgelopen decennia lopen gerichte domesticatie projecten van damherten, waarbij selectief wordt gefokt, kunstmatig wordt geïnsemineerd en embryo's worden getransplanteerd om genetische eigenschappen zoals groeisnelheid en geweight te verbeteren (Hemmer 2006; Morrow et al. 1994).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[NEE]**

In Nieuw-Zeeland gehouden damherten behouden de reproductieve cyclus van het noordelijk halfrond, waardoor er een mismatch is met het groeiseizoen van de vegetatie (Asher et al. 1996). Door selectief fokken wordt getracht de reproductiecyclus te synchroniseren met het groeiseizoen. Kruising van het Europese damhert (*Dama dama dama*) met het Mesopotamische damhert (*Dama dama mesopotamica*) resulteerde in een verschuiving van de reproductieve cyclus van 2-3 weken, naast een hogere groeisnelheid en een hoger gewicht (Asher et al. 1996). Asher et al. (1996) signaleren dat een genetische aanpassing door selectie in theorie mogelijk is bij damherten m.b.t. hun gedrag, morfologie en reproductie, maar dat er nog geen significante selectiedruk is geweest waardoor dieren nog nauwelijks zijn aangepast aan hun 'nieuwe' gehouden omgeving.

Conclusie: Het Damhert (*Dama dama*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen. Er zijn weliswaar binnen de soort populaties die een begin van domesticatie ondergaan, maar het selectief fokken van dieren met voor de mens gunstige eigenschappen is echter van recente datum en de aangelegde selectiedruk is dermate gering dat deze populaties niet (in hoge mate) als gedomesticeerd kunnen worden beschouwd.

12. Dwergchimpansee of Bonobo (*Pan paniscus*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

De Bonobo is als laatste van de vier mensapen voor het eerst in 1929 door Ernst Schwartz beschreven (Blaszkiwicz 2010). Het is daarmee een soort die relatief kort in gevangenschap wordt gehouden, vrijwel uitsluitend in dierentuinen (Brand et al. 2016; Brand en Marchant 2015, 2018; Van Elsacker et al. 1995). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 16 dierentuinen in totaal 206 bonobo's worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

De houderijcondities voor Bonobo's in dierentuinen zijn door de mens ontworpen en gecontroleerd, maar er zijn geen aanwijzingen gevonden voor kunstmatige selectie op voor de mens gunstige eigenschappen. Incidenteel gebruik van kunstmatige inseminatie was vooral bedoeld als kunstgreep bij niet succesvolle natuurlijke voortplanting en als methode om genetisch materiaal tussen dierentuinen uit te wisselen teneinde voldoende genetische variatie in de fokpopulatie te behouden (Matern 1983). In betrouwbare bronnen zijn geen aanwijzingen gevonden voor gerichte, kunstmatige selectie op voor de mens gunstige eigenschappen. Hare et al. (2012) en Hare en Woods (2017) stellen dat de Bonobo als gevolg van 'relaxed feeding competition' een bepaalde mate van zelfdomesticatie heeft ondergaan. Zij onderbouwen hun hypothese door te wijzen op de verschillen in agressie, fysiologie, morfologie, pro-sociaal gedrag, ontwikkelingstempo en cognitie ten opzichte van de Chimpanseë, vergelijkbaar met de verschillen tussen de hond en de wolf en tussen gedomesticeerde vossen, knaagdieren en cavia's en hun wilde varianten. Tussen beide primatensoorten zijn deze verschillen in de loop van de evolutie en langs de weg van natuurlijke selectie ontstaan.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Bonobo (*Pan paniscus*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

13. Dwergnijlpaard (*Hexaprotodon liberiensis*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Dwergnijlpaarden (*Hexaprotodon liberiensis* of *Choeropsis liberiensis*) worden al vanaf de 20^e eeuw gehouden in dierentuinen (C.E. Brown 1936; Flacke et al. 2015). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 110 dierentuinen in totaal 256 dwergnijlpaarden worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

De omstandigheden waarin de gehouden populatie wordt gehouden is door de mens gecreëerd en gecontroleerd, maar er is onvoldoende informatie over (wilde) dwergnijlpaarden beschikbaar om de houderijomstandigheden op af te stemmen (Flacke et al. 2015, 2016, 2017; Saragusty et al. 2010). De soort wordt in dierentuinen gehouden t.b.v. natuureducatie en -bescherming (Flacke et al. 2015; 2016; 2017; Saragusty et al. 2010). Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven, waardoor genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit deze gehouden populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype.

Vraag 3: Heeft dit nauwe contact en deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: Het Dwergnijlpaard (*Hexaprotodon liberiensis* of *Choeropsis liberiensis*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

14. Edelhert (*Cervus elaphus*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Edelherten worden sinds de jaren '70 van de 20^{ste} eeuw gehouden in farms, parken en dierentuinen (Carragher et al. 1997; Cronin et al. 2009; Fletcher 2001; Müller et al. 2010). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 105 dierentuinen in totaal 1418 edelherten worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[JA]**

Edelherten worden vanaf de jaren 1970 gehouden in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden (Fletcher 2001; Kudrnáčová et al. 2018; Ekesbo en Gunnarsson 2018). In het wild vindt al eeuwen lang selectief afschot plaats gericht op voor de mens nuttige kenmerken (geweigrootte), maar dit proces is niet gericht op domesticatie (Fletcher 2001). Sinds de jaren 1970 wordt de voortplanting gericht beïnvloed in de houderij, de laatste decennia ook door kunstmatige inseminatie en embryo transplantatie, waarbij selectie plaatsvindt op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen (vleesproductie)(Fletcher 2001; Gudex et al. 2013).

Vraag 3: Heeft dit nauwe contact en deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[NEE]**

Er is getracht om edelherten te hybridiseren met andere soorten (o.a. Pater Davidsherten), gericht op het vroeger afkalven, echter zonder groot succes (Fletcher 2001). Ook is gepoogd om door selectief fokken in gevangenschap de vluchtrespons te verminderen en het sociale gedrag te beïnvloeden, hetgeen in het algemeen nog niet is gelukt (Carragher et al. 1997; Mattiello 2009; Pollard en Wilson 2002), hoewel Fletcher (2001) het transport meldt van gefokte edelherten die over de openbare weg naar een markt in Nieuw-Zeeland worden gedreven. Ekesbo en Gunnarsson (2018) beschouwen de soort als niet gedomesticeerd.

Conclusie: Het Edelhert (*Cervus elaphus*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen. Er zijn weliswaar binnen de soort populaties die een begin van domesticatie ondergaan, maar het selectief fokken van dieren met voor de mens nuttige eigenschappen is van recente datum en de aangelegde selectiedruk dermate gering dat deze populaties niet (in hoge mate) als gedomesticeerd kunnen worden beschouwd.

15. Eland (*Alces alces*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Elanden worden gehouden in dierentuinen en in semi-natuurlijke omstandigheden als wildparken (Bogomolova et al., 2002; Clauss et al. 2013; Clauss et al., 2002; Felton et al. 2016). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 56 dierentuinen in totaal 188 elanden worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Elanden worden gehouden in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden in dierentuinen, maar zijn extreem moeilijk te houden in gevangenschap, waardoor de

levensverwachting laag is (Clauss et al. 2013, 2002; Felton et al. 2016; Shochat et al. 1997; Müller et al. 2011).

Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven, waardoor genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit deze gehouden populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype. Elanden worden wel getemd of gehabitueerd aan mensen (Bogomolova et al. 2002; Clauss et al. 2013).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Eland (*Alces alces*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

16. Europese bruine beer (*Ursus arctos arctos*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Bruine beren worden al vanaf de prehistorie getemd en gehouden (Chaix et al. 1997; Law en Reid 2010). Tegenwoordig worden ze gehouden in dierentuinen, in farms en door particuliere houders (Carlstead et al. 1991; Grandia et al. 2001; Karamanlidis et al. 2018; Loginov en Loginova 2017). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 47 dierentuinen in totaal 161 Europese bruine beren worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

De omstandigheden waarin bruine beren worden gehouden in dierentuinen worden door de mens gecreëerd en gecontroleerd, maar zijn tot op heden veelal onvoldoende geschikt hetgeen zich uit in stereotiep gedrag, zoals ijsberen (pacing), en morfologische problemen, zoals artrose en gebitsproblemen (Carlstead et al. 1991; Grandia et al. 2001; O'Regan en Kitchener 2005; Law and Reid 2010). Getracht wordt om de houderij omstandigheden in dierentuinen op een zo hoog mogelijk niveau te krijgen middels richtlijnen (Ursid Husbandry Manual 2007). Moderne faciliteiten in de houderij beslaan daarbij soms grotere oppervlakten van enkele hectares ('semi-wildernis') die de problemen kunnen verminderen (Huber 2010). Houderij van beren op boerderijen in China betreft veelal wildvang, waarbij beren onder slechte omstandigheden worden gehouden (Loginov and Loginova 2017).

Het houden van bruine beren in dierentuinen is gericht op het handhaven van een populatie in gevangenschap t.b.v. educatie en natuurbeschermingsdoeleinden. Voor natuurbeschermingsdoeleinden wordt momenteel gewerkt aan kunstmatige inseminatie, maar de techniek is nog niet ver genoeg gevorderd om toepasbaar te zijn bij bruine beren (Anel-Lopez et al. 2017). Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven, waardoor genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit deze gehouden populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Europese bruine beer (*Ursus arctos arctos*) is als ondersoort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

17. Gewone zeehond (*Phoca vitulina*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

De gewone zeehond wordt gehouden in dierentuinen, zeeaquaria en (meestal tijdelijk) in opvangcentra (Hunter et al. 2002; Johann 2006; Andel 2010; Osinga et al. 2010; Yunker et al. 2011). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 101 dierentuinen en aquaria in totaal 378 gewone zeehonden worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Over de gewone zeehond zijn geen wetenschappelijke referenties gevonden waarin aanwijzingen staan dat met deze soort gericht wordt gefokt op voor de mens nuttige eigenschappen. Wel is in betrouwbare bronnen te vinden over hoe de voortplanting verloopt in gevangenschap (Ronald en Thomson 1981; Temke 1991; Hunter et al. 2002; Temte en Flynn 2015; Matthews et al. 2018).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De gewone zeehond (*Phoca vitulina*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

18. Giraffe (*Giraffa camelopardalis*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Giraffes worden vanaf de 19^e eeuw gehouden in dierentuinen (Bashaw 2011; Bashaw et al. 2001; Gussek et al. 2018; Siciliano-Martina and Martina 2018). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 382 dierentuinen in totaal 1974 giraffes worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

De giraffes in dierentuinen worden gehouden in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden, maar giraffes zijn lastig te houden in gevangenschap vanwege hun dieet (Hofmann and Matern 1988; Bashaw et al. 2001; Baxter en Plowman 2001; Gussek et al. 2018; Kaiser et al. 2009). Stereotiep gedrag (orale stereotypieën) komt veelvuldig voor bij gehouden giraffes (Siciliano-Martina and Martina 2018).

Giraffes worden in dierentuinen gehouden t.b.v. natuureducatie en bescherming. Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven, waardoor genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit deze gehouden populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Giraffe (*Giraffa camelopardalis*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

19. IJsbeer (*Ursus maritimus*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

IJsberen worden al eeuwen gehouden in dierentuinen (Curry et al. 2014; Kelly et al. 2015; Law en Reid 2010). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 85 dierentuinen in totaal 211 ijsberen worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

De omstandigheden waarin ijsberen worden gehouden in dierentuinen worden door de mens gecreëerd en gecontroleerd, maar zijn tot op heden veelal onvoldoende geschikt, hetgeen zich uit in stereotiep gedrag zoals ijsberen (pacing) en circulair zwemgedrag (Kelly et al. 2015; Ross 2006; Shepherdson et al. 2013). Getracht wordt om de houderij omstandigheden in dierentuinen op een zo hoog mogelijk niveau te krijgen middels richtlijnen (Ursid Husbandry Manual 2007; Polar Bear Animal Care Manual 2009) waarbij de maatregelen enig succes lijken te hebben (Meyerson et al. 2017). Het reproductief succes is in gevangenschap inmiddels van dezelfde orde van grootte als in het wild, waarbij de mens de partnerkeuze, de leeftijd waarop aan de reproductie wordt deelgenomen of de wijze van voortplanting (kunstmatige inseminatie) bepaalt (Curry et al. 2014, 2015; Meyerson et al. 2017). De levensverwachting van ijsberen in dierentuinen is in de periode 2000-2015 toegenomen ten opzichte van de periode 1970-1999 (Meyerson et al. 2017).

Dierentuinen proberen zo goed mogelijk tegemoet te komen aan de wensen van ijsberen, maar passen de ijsbeer niet gericht genetisch aan de houderijomstandigheden aan. Het houden van ijsberen is gericht op het handhaven van een populatie in gevangenschap t.b.v. educatie en natuurbeschermingsdoeleinden (Meyerson et al. 2017).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De IJsbeer (*Ursus maritimus*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

20. Jachtluipaard

Zie 3.8 Cheeta.

21. Jaguar (*Panthera onca*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

De jaguar wordt in dierentuinen gehouden (Yepez-Mulia et al. 1996; Wehnelt et al. 2003; Skibiël et al. 2007; Boccacino et al. 2018). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 172 dierentuinen in totaal 396 jaguars worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Leefomstandigheden van jaguars in dierentuinen zijn in essentie over generaties gelijk gebleven, wel is meer aandacht voor het welzijn van de dieren waaronder het ter beschikking stellen van verrijking (Boccacino et al. 2018; Conforti et al. 2012; Skibiël et al. 2007).

Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin selectie van fokdieren op eigenschappen die voor de mens nuttig zijn is beschreven. Jaguars, van nature solitaire dieren die een teruggetrokken leven leiden, ondervinden in de dierentuin stress van toenemend aantal bezoekers (Montanha et al. 2009). Dit duidt niet op fokproducten die tammer zijn dan de niet gehouden jaguars. Onderzoek met betrekking tot de reproductie van jaguars is vooral gericht op het behoud van de soort (Swanson and Brown 2004; Genaro et al. 2007; Costa et al. 2008; Jimenez Gonzalez et al. 2017).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Jaguar (*Panthera onca*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

22. Leeuw (*Panthera leo*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

De leeuw wordt gehouden in dierentuinen, safariparken en in parken voor trofeejacht (Lindsey et al. 2012; Moody 2016; Dahourou et al. 2017). Van de leeuw worden twee ondersoorten onderkend; de Afrikaanse (*Panthera leo leo*) en de Perzische of Aziatische (*Panthera leo persica*) leeuw (Saragusty et al. 2014). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 457 dierentuinen in totaal 2474 leeuwen worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waaruit op te maken valt dat gerichte selectie op voor de mens nuttige kenmerken of eigenschappen plaats vindt. Wel is onderzoek gedaan naar persoonlijkheidskenmerken van leeuwen, met het doel om het management te optimaliseren (Gartner et al. 2016; Pastorino et al. 2017). In betrouwbare bronnen zijn verder studies te vinden waarin morfologische verschillen beschreven worden tussen wilde en gehouden leeuwen, vooral in de vorm van de kop. Deze morfologische verschillen lijken niet ontstaan door langdurige selectie. Zo geven Yamaguchi et al. (2009) aan dat leeuwen door het opgroeien in gevangenschap, na uit het wild te zijn gevangen, een kleiner hersenvolume ontwikkelen. Volgens Zuccarelli (2004) zijn bepaalde verschillen in schedels direct te verklaren uit verschillen in kracht die moet worden uitgeoefend tijdens het kauwen van een ander dieet. Ook Hartstone-Rose et al. (2014) veronderstellen dat het verschil in dieet tussen wilde en gevangen carnivoren een belangrijke invloed heeft op deze morfologische verschillen, maar dat ook andere factoren zoals inteelt moeten worden geëvalueerd. Zij brengen naar

voren dat de verschillen niet 'adaptief' zijn in evolutionaire zin, er is niet genoeg tijd geweest voor natuurlijke selectie.

Verder is te vinden dat de Aziatische leeuwen (*Panthera leo leo*) in Europese dierentuinen, die worden gebruikt voor het fokprogramma onder het European Endangered Species Programme (EEP), oorspronkelijk afkomstig zijn van negen leeuwen uit India begin jaren negentig (Atkinson et al. 2018). Eind 2009 bestond deze EEP populatie uit 93 individuen. Dit fokprogramma is gericht op het behoud van de soort, niet op selectie op voor de mens nuttige kenmerken. En ook andere betrouwbare bronnen betreffende voortplantingstechnieken zoals AI en ET hebben als drijfveer fokprogramma's om de soort in stand te houden (Luther et al. 2017).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Leeuw (*Panthera leo*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

23. Luipaard (*Panthera pardus*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Luipaarden worden gehouden in dierentuinen, door particulieren en onderzoeksinstituten (Baqir et al. 2015; Shoemaker 1983; Vaz et al. 2017; Hoenig en Gusset 2010; Avanti et al. 2002). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 270 dierentuinen in totaal 959 luipaarden worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

De omstandigheden waarin luipaarden worden gehouden in dierentuinen worden door de mens gecreëerd en gecontroleerd, maar zijn tot op heden veelal onvoldoende geschikt hetgeen zich uit in stereotiep gedrag (pacing) (Markowitz et al. 1995; Mallapur et al. 2002; Hoenig en Gusset 2010; Vaz et al. 2017).

Dierentuinen proberen zo goed mogelijk tegemoet te komen aan de wensen van luipaarden, maar passen de luipaard niet gericht genetisch aan de houderijomstandigheden of aan de wensen van houders aan. Het houden van luipaarden in gevangenschap kan wel leiden tot (onbedoelde) morfologische veranderingen van de schedel (O'Regan 2001). Het houden van luipaarden is gericht op het handhaven van een populatie in gevangenschap ten behoeve van educatie en natuurbeschermingsdoeleinden (Vaz et al. 2017). Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven, waardoor genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit deze gehouden populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: Het luipaard (*Panthera pardus*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

24. Neusaap (*Nasalis larvatus*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

De neusaap wordt op zeer kleine schaal gehouden in dierentuinen en is lastig te houden vooral door hun dieetwensen (Bismark 1995; Agoramoorthy et al. 2004). Meijaard en Nijman (2000) geven aan dat eind vorige eeuw helemaal geen neusapen meer werden gehouden in Europese dierentuinen, maar een drietal dieren in één dierentuin in Noord Amerika en in Indonesië ongeveer 70 dieren. In 2004 waren volgens Agoramoorthy et al. (2004) slechts twee in gevangenschap levende groepen buiten Indonesië: één in de Bronx-dierentuin en één in de Singapore Zoo. Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 12 dierentuinen in totaal 30 neusapen worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Het aantal dierentuinen waarin neusapen worden gehouden is gering, de enkele dierentuinen vooral aandacht voor management en dieet (Agoramoorthy et al. 2004). In betrouwbare bronnen zijn geen studies te vinden waarin sprake is van gerichte selectie van neusapen, fokkerij in de dierentuin is louter gericht op het voortbestaan van de soort (Bismark 1995). De neusaap staat op de rode lijst van de IUCN als een bedreigde diersoort (Meijaard et al. 2008).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De neusaap (*Nasalis larvatus*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

25. Nijlpaard (*Hippopotamus amphibius*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Nijlpaarden worden vanaf de 19^e eeuw gehouden in dierentuinen (Brown 1936; Blowers et al. 2010, 2012; Graham et al. 2002; Denninger-Snyder 2015). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 178 dierentuinen in totaal 598 nijlpaarden worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

De omstandigheden waarin de gehouden exemplaren worden gehouden zijn door de mens gecreëerd en gecontroleerd, maar de omstandigheden variëren aanzienlijk tussen dierentuinen en zijn deels inadequaet, waardoor het welzijn van de dieren niet optimaal geborgd is (Denninger-Snyder 2015; Graham et al. 2002; Tennant et al. 2018). De soort wordt in dierentuinen gehouden ten behoeve van natuureducatie en -beschermingsdoelen (Denninger-Snyder 2015). Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven, waardoor genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit deze gehouden populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: Het Nijlpaard (*Hippopotamus amphibius*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

26. Poema (*Puma concolor*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Poema's (ook wel *Felis concolor* genoemd), waaronder exemplaren van de bedreigde subspecies *Puma concolor coryi*, worden gehouden in dierentuinen (Barone et al. 1994; Dybowska et al. 2008; Wildt et al. 2010). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 192 dierentuinen in totaal 426 poema's worden gehouden

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

In dierentuinen gehouden poema's worden de omstandigheden door de mens gecreëerd en gecontroleerd (Maia et al. 2012; Morales Mijahuanca et al. 2017). Vroeger werden 32 subspecies van de poema onderscheiden op basis van morfologische kenmerken, maar met recentere DNA technieken is dit aantal terug gebracht tot 6 (Culver et al. 2000). Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden over gerichte selectie van poema's op de voor de mens nuttige eigenschappen. Reproductie van soorten in gevangenschap is gericht op behoud van de soort (Wildt et al. 2010; Hostetler et al. 2011). Ook zijn in betrouwbare bronnen studies gevonden over voortplantingstechnieken als kunstmatige inseminatie en winning van eicellen (Miller et al. 1990; Wildt en Roth 1997; Swanson et al. 2003; Deco-Souza et al. 2013; Andrews et al. 2019).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Poema (*Puma concolor*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

27. Ree (*Capreolus capreolus*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

Reeën worden gehouden in onderzoekcentra, door private eigenaren en dierentuinen (Andersen et al. 2000; Clauss et al. 2003; Fehlberg et al. 1989; Flueck en Smith-Flueck 2012; Frölich 1995; Prieto-Pablos et al. 2016). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 34 dierentuinen in totaal 99 reeën worden gehouden, voornamelijk in Europese dierentuinen (92).

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Reeën worden gehouden in door de mens gecreëerde en gecontroleerde omstandigheden maar de levensverwachting van reeën in dierentuinen is lager dan die van vrijlevende reeën, hetgeen samenhangt met een inadequaet dieet (Müller et al. 2010). Daarnaast worden ze gehouden in semi-wilde omstandigheden (Flueck en Smith-Flueck 2012). Er zijn geen betrouwbare bronnen gevonden waarin gerichte, consistente selectie op voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen is beschreven, waardoor genetisch verankerde veranderingen zijn ontstaan waarmee exemplaren uit deze gehouden populatie zich in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie aantoonbaar

onderscheiden van het oorspronkelijke niet gehouden wildtype. Reeën worden wel getemd of gehabitueerd aan mensen (Kossak 1981; Monestier et al. 2017; Wallach et al. 2007).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Ree (*Capreolus capreolus*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

28. Tijger (*Panthera tigris*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

De tijger wordt gehouden in dierentuinen, safariparken, circussen en in tijger boerderijen (Nevill et al. 2010; Abbott en Van Kooten 2011; Liu et al. 2015). In tijger boerderijen worden tijgers gefokt om de soort in stand te houden en als attractie voor toeristen (Kirkpatrick en Emerton 2010). Er zijn verschillende ondersoorten van de *Panthera tigris*, de talrijkste is de Bengaalse tijger (*Panthera tigris tigris*) (Larsson et al. 2017). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 469 dierentuinen in totaal 1867 tijgers worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Er zijn nieuwe inzichten in de omstandigheden waardoor welzijn en gezondheid van gehouden tijgers verbeteren zoals een groter verblijf, verrijking en voer (Skibiël et al. 2007; Hartstone-Rose et al. 2014; Vaz et al. 2017). In hoeverre deze nieuwe inzichten zijn ingezet in dierentuinen en safariparken is onbekend. In gevangenschap gefokte grote katten hebben over het algemeen een kleiner hersenvolume dan wilde soortgenoten, dit lijkt echter niet het gevolg van gerichte selectie maar van houderij omstandigheden (Yamaguchi et al. 2009). Er zijn wel een aantal wetenschappelijk bronnen die melding maken van gerichte selectie van tijgers, voornamelijk om voldoende genetische diversiteit te behouden. Bijvoorbeeld een populatie tijgers van de zeldzaamste ondersoort *Panthera tigris amoyensis* die al sinds de jaren '60 in stand wordt gehouden zonder aanvulling met wilde exemplaren waardoor het inteelt percentage erg hoog ligt (Xu et al. 2007). Een ander voorbeeld is het fokken van witte tijgers waar inteelt ook een probleem is. De witte tijgers die specifiek geselecteerd worden op hun witte vacht, zijn echter niet tammer dan hun oranje soortgenoten (Warrick 2010). Alhoewel sinds 1993 verboden, zou er sprake zijn van productie van tijger producten in China, vooral botten. In betrouwbare bronnen zijn publicaties te vinden die bediscussiëren of dergelijke boerderijen de stroperij van wilde exemplaren tegen zou kunnen gaan (Xavier 2008; Kirkpatrick en Emerton 2010; Abbott en Van Kooten 2011; Liu et al. 2015). Er zijn wel betrouwbare bronnen gevonden waaruit blijkt dat persoonlijkheidsonderzoek aan tijgers wordt gedaan maar niet zozeer om hierop gerichte selectie te verrichten maar vooral om daarop het management aan te passen (Gartner en Weiss 2013; Quintavalle Pastorino 2017).

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Tijger (*Panthera tigris*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

29. Patagonische zeeleeuw (*Otaria flavescens*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

De Patagonische zeeleeuw of manenrob, wordt gehouden in dierentuinen en zeeaquaria (Pywell 1999; Roberts en DeMaster 2001; Jurczynski et al. 2012; Llamazares-Martin et al. 2017). Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 34 dierentuinen en aquaria in totaal 142 Patagonische zeeleeuwen worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Deze zeeleeuw wordt vaak gehouden in harem verband (Llamazares-Martin et al. 2017; Pywell 1999). Er zijn geen wetenschappelijke referenties gevonden die duiden op het gericht fokken van Patagonische zeeleeuwen op voor de mens nuttige eigenschappen.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Patagonische zeeleeuw (*Otaria flavescens*), is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

30. Steppezebra (*Equus quagga*)

Vraag 1: Blijkt uit betrouwbare bronnen dat er exemplaren van de betreffende soort door de mens worden gehouden? **[JA]**

De steppezebra (voorheen *Equus burchelli*) is een diersoort die in dierentuinen en safariparken veelvuldig wordt gehouden. Uit een recente inventarisatie (3 september 2019) via ZIMS blijkt dat er in 301 dierentuinen in totaal 1645 steppezebra's worden gehouden.

Vraag 2: Is er in de beschreven omstandigheden sprake van gerichte, consistente selectie en intensieve fokkerij van individuen met voor de mens nuttige kenmerken en eigenschappen? **[NEE]**

Steppezebra's worden in dierentuinen en safariparken gehouden, in het algemeen in verblijven met een relatief beperkt oppervlak buitenuitloop met zandbodem of grotere oppervlaktes in zogenaamde eco-displays en safariparken.

Er zijn in de recente geschiedenis meerdere gedocumenteerde pogingen tot domesticatie geweest van verschillende soorten zebra's (Diamond 2002). Volgens dierenverzorgers en paardentrainers hebben zebra's de reputatie agressief en paniekerig te zijn; hun onvoorspelbaarheid maakt het moeilijk om met zebra's te werken (Brubaker en Coss 2015). Europese paardenfokkers, in de 17^e eeuw neergestreken in Zuid-Afrika, die de zebra wilden domesticeren gaven het na lange tijd op om twee redenen. Ten eerste hebben zebra's de slechte gewoonte om mensen die hen willen hanteren te bijten en te schoppen, totdat de dood er op volgt. Ten tweede hebben zebra's een beter perifeer zicht dan paarden, waardoor ze zelfs voor professionele rodeo cowboys met lasso's onmogelijk zijn te vangen. Ze zien het touw aankomen en duiken met hun hoofd weg. Niettemin zijn individuele zebra's incidenteel succesvol getemd en getraind (zie <https://www.youtube.com/watch?vDHP1nyWkqv0>). Eich et al. 1979) vergeleken het gedrag van gestreepte en 'witte' gehouden steppezebra's met het gedrag van paarden en ezels. Zij concludeerden dat de 'witte' mutant zich ten opzichte van zijn soortgenoten qua gedrag en reactiviteit het best leent voor een domesticatie-experiment. Brubaker en Coss (2015) stellen dat het duidelijk is dat de zebra niet is gedomesticeerd. Zebra's vertonen ten opzichte van wilde paarden duidelijk grotere vluchtafstanden die de auteurs verklaren uit een grotere alertheid en waakzaamheid als gevolg van bejaagd worden. Van gecontroleerde paringen en selectief fokken op

voor de mens gunstige eigenschappen is geen sprake. Evenmin zijn er aanwijzingen dat er populaties bestaan waarmee mensen relatief veilig om kunnen gaan.

Vraag 3: Heeft deze fokkerij over generaties heen in de betreffende diersoort of -populatie stabiele veranderingen doen ontstaan in gedrag, morfologie, fysiologie en reproductie (als aangegeven in bijlage 2) waarmee deze zich aantoonbaar onderscheidt van het oorspronkelijke wildtype? **[N.V.T.]**

Conclusie: De Steppezebra (*Equus quagga*) is als soort niet (in hoge mate) als gedomesticeerd te beschouwen, noch zijn er aanwijzingen dat er binnen de soort populaties bestaan die als zodanig kunnen worden beschouwd.

Bijlage 2 Fenotypische kenmerken voor domesticatie

Tabel 1 *Overzicht van genetisch verankerde kenmerken in gedomesticeerde populaties die in het fenotype van individuele dieren tot expressie (kunnen) komen, geordend naar kenmerken met de wilde populatie in de natuurlijke habitat als referentiekader.*

<i>Biologisch systeem</i>	<i>Kenmerk</i>	<i>Genetisch verankerde veranderingen in dierpopulaties die in het fenotype van individuele dieren tot expressie komen</i>
Gedrag	<i>Tamheid</i>	Tammer, minder angstig, minder agressief naar mens en soortgenoten, minder gevoelig voor omgevingsprikkels, minder exploratief, minder motorische activiteit, minder waakzaam
	<i>Sociaal gedrag</i>	Verlengde socialisatieperiode, speelser, verlengde jeugdfase, minder onderlinge agressie, beter in staat om met mensen te communiceren, zoekt gezelschap van de mens
Fysiologie	<i>Stressrespons</i>	Afgenomen reactiviteit van de HPA-as, minder krachtige respons maar langer aanhoudend, lagere basale cortisolspiegels, hogere serotonineniveaus in de hersenen.
Morfologie	<i>Lichaamsbouw en -vorm</i>	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 huidplooien, krullende vacht, bonte vacht, meer kleurvariaties, minder haar.
Reproductie	<i>Voortplantings-vermogen</i>	Snellere groei, eerder geslachtsrijp, verhoogde vruchtbaarheid, frequentere voortplantingscyclus en minder seizoensafhankelijk, grotere worpen en vaker meerlinggeboorten, hogere melkproductie, afname seksueel dimorfisme, intenser seksueel gedrag.

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

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.

