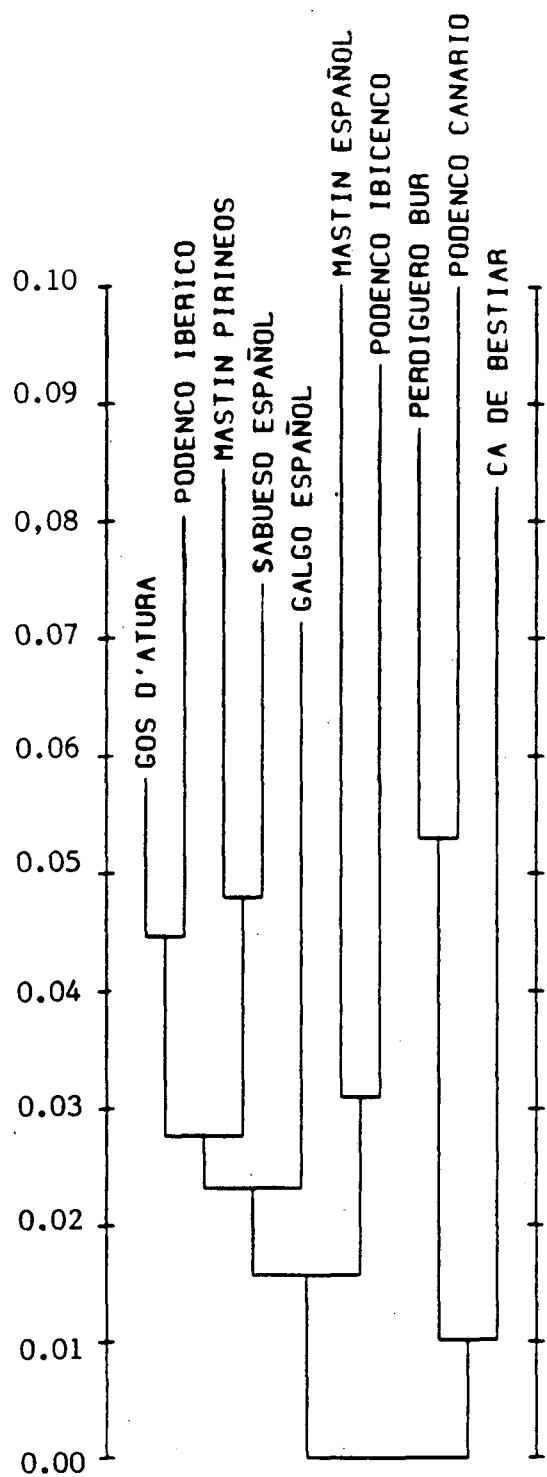


El número de loci (n) analizados en nuestro estudio es 21, y el número de OTUs incluidos (t) varía según a que nivel de jerarquía lo realicemos. Este cociente es inferior a 1 (0,46) cuando tomamos como OTUs a las subpoblaciones, y superior a 1 (1,235 y 3,0) cuando los OTUs son las razas y los troncos ancestrales respectivamente. Por ello, en el primer caso los fenogramas presentarían más estabilidad mientras que en el segundo y tercero serían más estables los cladogramas. La evidencia empírica en nuestro caso de la sensibilidad del método de Wagner a la presencia de numerosos OTUs -análisis de las subpoblaciones- confirma estas previsiones, siendo mucho más estables los árboles generados con el análisis de cluster.

En la Figura IV.20 se muestra el cladograma para las 10 razas caninas con los 21 loci analizados. Aquí se hace más patente la diferenciación de los dos grandes clusters. Por una parte el formado por Ca de Bestiar, Podenco Canario y Perdiguero de Burgos, y por otra, todas las demás razas. La topología del árbol no varía sustancialmente de la obtenida mediante el análisis de cluster. Se mantienen las estrechas relaciones entre Perdiguero de Burgos y Podenco Canario, entre Gos d'Atura y Podenco Ibérico así como entre Mastín del Pirineo y Sabueso Español. Estas cuatro últimas razas forman, conjuntamente con Galgo Español, un grupo idéntico al obtenido mediante el análisis de cluster. Se observa, al igual que en el fenograma obtenido utilizando el índice de Nei (1978), una cierta relación entre las razas Mastín Español y Podenco Ibicenco.

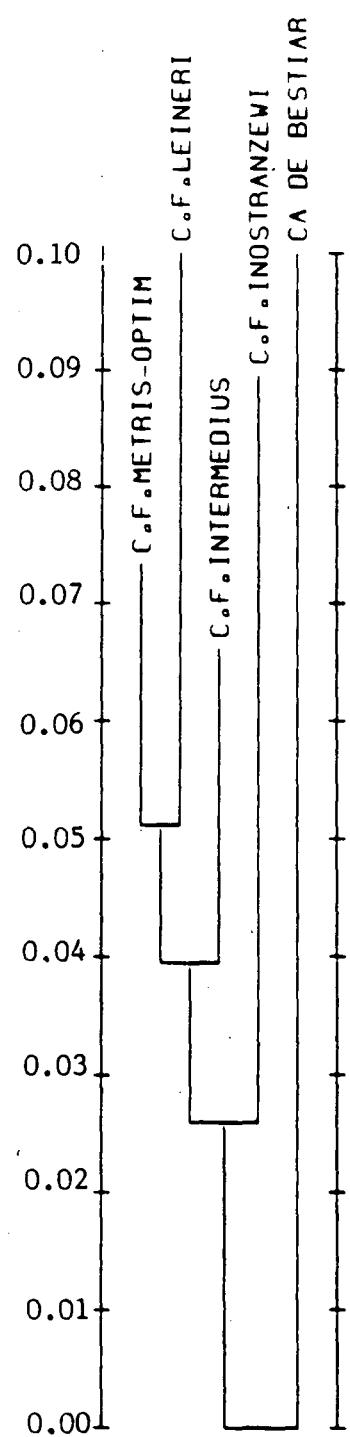
Los estadísticos de bondad de ajuste toman unos valores de 0,90 para la correlación cofenética, 0,60 para la F de Farris, 12,03 para la F de Prager y Wilson y un valor del 17,60% para el porcentaje de desviación estándar.

Figura IV.20.- Cladograma obtenido mediante el método de Wagner usando la distancia de cuerda de Cavalli-Sforza y Edwards (1967)



Cuando realizamos el análisis tomando como OTUs los troncos ancestrales, tal como muestra la Figura IV.21, observamos que la topología del árbol es completamente idéntica a la obtenida mediante el análisis de cluster, confirmándose las estrechas relaciones entre C.F.Metris - optimae y C.F.Leineri, al igual que el hecho de que Ca de Bestiar no se halla relacionado directamente con ninguno de los troncos. Los estadísticos de ajuste son de 0,98 para la correlación cofenética, 0,037 para la F de Farris, 4,16 para la F de Prager y Wilson y 11,02% de desviación estándar.

**Figura IV.21.-** Cladograma generado por el método de Wagner a partir de la distancia de cuerda de Cavalli-Sforza y Edwards (1967), tomando como OTUs a los propios troncos ancestrales



**V.- DISCUSSION**

## V.- DISCUSION

### V.1.- EL POLIMORFISMO ENZIMATICO

#### V.1.1.- NIVELES DE VARIABILIDAD GENETICA

La proporción media de loci polimórficos en la mayoría de los organismos está comprendida en el rango del 20% al 50%, siendo como promedio en el grupo de los mamíferos de un 20,6%, y la heterocigosidad promedio en el mismo grupo de un 5,1% (Ayala, 1982b).

Centrándonos en la variabilidad observada en la especie canina, Simonsen (1979), al revisar los trabajos realizados en diversas razas por Meera Khan y col. (1973), Weiden y col. (1974), Fisher y col. (1976) y Simonsen (1976) encuen- tra sólo doce loci polimórficos en un total de sesenta y siete loci analizados, lo que da un promedio de polimorfismo en dicha especie del 17,9%, siendo el nivel de heterocigosidad de tan sólo el 3,2%.

Por su parte Kobayashi y col. (1987) analizan muestras sanguíneas de 60 perros nativos de Bangladesh para un total de veintiséis loci génicos, hallando polimorfismo en doce de ellos, lo que representa un valor promedio de polimorfismo (P) del 46,2%, siendo la heterocigosidad media por locus del  $16,7\% \pm 4,4\%$ . Estos valores son similares a los descritos por Tanabe (1980, 1984) en otras razas de perros.

Los resultados obtenidos en nuestro trabajo se ajustan más a los descritos por Kobayashi y col. (1987) que a los obtenidos por Simonsen (1979). La tasa promedio de polimorfismo en las diez razas caninas españolas se sitúa en un  $39,06\% \pm 2,88\%$  y el valor de (P) en la población conjunta

(diez razas) toma un valor del  $42,90\% \pm 1,16\%$ . El promedio de heterocigosidad observada por individuo y raza es de un  $14,42\% \pm 1,74\%$ , y el valor de (H) en la población conjunta toma un valor muy similar:  $14,40\% \pm 4,0\%$ .

Resultados semejantes de (P) y (H) fueron obtenidos por Nei y Roychoudhury (1982) en un estudio sobre las tres grandes razas humanas: Caucasoídes, Negroídes y Mongoloídes. La proporción de loci polimórficos osciló entre el 45 y el 52%, y el promedio de heterocigosidad fue del 14,3% para Caucasoídes, 14,6% para Negroídes y del 11,6% para los Mongoloídes. El valor de (H) para la población conjunta (tres razas) fue del 14,8%.

La explicación a estas diferencias, sobre todo en lo relacionado a los cánidos, podemos hallarla en Ayala y Kiger (1984) cuando afirman que la electroforesis convencional subestima la variabilidad protéica, ya que detecta aproximadamente del 20% al 30% de la variabilidad genética, por lo que los valores estimados serían superiores con la aplicación de métodos electróforéticos que detectaran la variabilidad críptica.

Los estudios realizados por Simonsen (1979) se basaban en loci analizados por la técnica de electroforesis en gel de almidón, mientras que los análisis de Kobayashi y col. (1987) y los nuestros propios, utilizan además del gel de almidón, las técnicas de electroforesis en gel de poliacrilamida y las técnicas de electroforesis bidimensional, con lo cual la cantidad de polimorfismo detectado es sustancialmente mayor. Además, Simonsen (1979) estudió exclusivamente loci enzimáticos, y como ya hemos visto, las proteínas estructurales plasmáticas muestran un nivel de polimorfismo superior a los sistemas enzimáticos. En nuestro estudio explican el 83,33% del polimorfismo total.

Se sabe que existe una correlación significativa entre el polimorfismo de las proteínas y el peso de sus subunidades moleculares. Según la teoría neutralista ésto tiene fácil justificación, ya que cuanto mayor sea el tamaño de una subunidad, más alta será su tasa de mutación. Además los enzimas que poseen una única subunidad son más polimórficos que los que poseen múltiples; la precisa interacción entre subunidades requerida para formar tales enzimas, incrementaría el grado de limitación funcional y reduciría, por tanto, la posibilidad de que una mutación fuera inocua o neutra (Kimura, 1983).

También Juneja y col. (1981b) señalan que las proteínas plasmáticas exhiben considerablemente más polimorfismo que los enzimas tisulares estudiados en perros domésticos, estando de acuerdo con la hipótesis dada por Sarich (1977) de que las proteínas extracelulares tales como las encontradas en el plasma, saliva, clara de huevo, etc, experimentaban sustituciones detectables electroforéticamente diez veces más rápidamente que las proteínas o enzimas intracelulares.

Debemos reconocer también, que los datos obtenidos por Simonsen (1979) eran el resultado de un muestreo más aleatorio del genoma -aunque no incluía loci estructurales plasmáticos-, ya que durante la década de los setenta el polimorfismo de los sistemas enzimáticos, al menos en lo que respecta a la especie canina, estaba poco estudiado y la elección de los mismos se realizaba al azar, principalmente con la finalidad de descubrir nuevos polimorfismos.

En nuestro estudio y en el de Kobayashi y col. (1987) la finalidad primordial no es calcular los valores de ( $P$ ) y ( $H$ ) sino establecer el grado de divergencia genética existente entre diversas poblaciones y analizar, si es posible, las relaciones filogenéticas existentes entre ellas. Por esta razón, los loci utilizados no representan una muestra

totalmente aleatoria del genoma, ya que se escogieron deliberadamente algunos sistemas que se sabía eran polimórficos, pues eran éstos los que a priori podrían resaltar las diferencias existentes entre las razas. La consecuencia de ésto, es una posible sobreestimación de los valores de ( $P$ ) y ( $H$ ).

Los resultados obtenidos sobre niveles de variabilidad en las distintas razas caninas españolas que se dan en la Tabla IV.4, ponen de manifiesto una cierta pérdida de polimorfismo, no sólo en cuanto al número de loci polimórficos, sino también en los valores de heterocigosidad y número de alelos detectados por locus, en tres razas en concreto: Perdiguero de Burgos, Ca de Bestiar y Podenco Canario.

Se sabe que el efecto primario de una reducción en el tamaño de la población, implícito en los casos de efecto fundador importante y cuellos de botella prolongados, suele comportar la pérdida de alelos más que una reducción significativa en los niveles de heterocigosidad (Nei, 1987). La reducción en los valores de ( $H$ ) puede ser mínima, incluso en el caso de cuellos de botella extremos, si el tamaño de la población se incrementa rápidamente después del efecto fundador; no ocurre así con el número medio de alelos por locus que se ve reducido como consecuencia del efecto fundador.

Sin embargo, las conclusiones que podamos obtener de la observación de la Tabla IV.4 han de ser tomadas con precaución, ya que los errores estándar asociados a los diferentes estadísticos son de una magnitud considerable y además, como hemos visto, los valores de ( $n_a$ ) están muy influidos por el tamaño de muestra analizado.

Según los valores obtenidos de  $n_a$  (1,5) y  $H_o$  (0,117), los más bajos de todas las razas, Ca de Bestiar debió sufrir en algún momento de su historia un cuello de botella importante, lo que provocó una pérdida de variabilidad en la

raza. Esta hipótesis se ve corroborada por la historia reciente de la raza, ya que según Guasp (1982) en la década de los sesenta casi había desaparecido. Su recuperación empezó en los años setenta a partir de tan solo cuatro machos y dos hembras, con lo que nos hallamos ante la presencia de un efecto fundador de gran importancia.

En cuanto a Perdiguero de Burgos, el bajo nivel de heterocigosidad observado (0,125), nos hace sospechar que durante un periodo relativamente largo de tiempo el tamaño de la población no debió ser muy grande, aunque si lo suficiente para que no se produjera una pérdida significativa de alelos ( $n_a = 1,6$ ).

Este periodo de reducido tamaño de población, en el cual se produjo una pérdida de variabilidad en la raza, nos lo confirma Sanz Timón (1982b) cuando nos dice que el estudio de los pedigrees de los ejemplares inscritos entre los años 1911 y 1930 demostraban una gran consanguinidad. Además, durante el periodo de 1930 a 1934 tan solo se inscribieron cuatro ejemplares en el libro de registro genealógico de la raza.

Según Boivin y col. (1983) los soldados de la Legión Güelfa y posteriormente, según Sanz Timón (1982b), los soldados de la Legión Cónodor, se llevaron hacia Alemania numerosos ejemplares de Perdiguero de Burgos, siendo según dichos autores los antecesores de las razas Pointer y Braco Alemán. Después de la Guerra Civil, las líneas de sangre se habían perdido absolutamente, y hasta mediados de la década de los setenta no se empieza a recuperar la raza (Sanz Timón, 1982b).

Los valores de número de alelos por locus (1.5) y de heterocigosidad observada (0,130) en la raza Podenco Canario, nos indican que dicha población debió sufrir en algún

momento de su historia un cuello de botella del que se recuperó rápidamente, tal como nos indica el valor ( $H_o$ ) comparable, aunque algo bajo, con las demás razas. La consecuencia del mismo fue una pérdida de variabilidad genética en la raza. Al no disponer de datos históricos que puedan avalar esta hipótesis, las conclusiones sobre la estructura genética de la población que se deriven del estudio de dichos estadísticos, deben ser tomadas con precaución ya que como hemos visto dichos valores están muy influidos por el tamaño de muestra analizado, adquiriendo especial importancia en la población de Podenco Canario, donde el número de individuos muestreados no es superior a 15.

La raza Gos d'Atura muestra valores elevados de heterocigosidad (0,150) y número de alelos por locus (1,7), lo que nos indica que existe bastante variabilidad genética en la misma. Esta raza ha mantenido un número estable de individuos a lo largo del tiempo, como lo demuestra el hecho de que persistan alelos raros con frecuencias relativamente altas en la población.

Mastín de los Pirineos y Mastín Español presentan idénticos valores para el estadístico  $n_a$  (1,6). Los valores de ( $H$ ) observada para Mastín de los Pirineos (0,148) y para Mastín Español (0,169) nos indican que existe menor variabilidad genética en el Mastín de los Pirineos, quizá debido a que esta raza ha estado sometida a un proceso de selección más intenso con el consiguiente cambio en los valores de las frecuencias génicas. Otra hipótesis podría ser que hubiera existido un mayor flujo de genes de razas de molosos europeos más seleccionados hacia la población de Mastín de los Pirineos, con lo cual habrían aumentado la frecuencia de los alelos más comunes en detrimento, por un proceso aleatorio, de los más raros, con la consecuente pérdida de variabilidad.

La variabilidad genética existente en las seis subpoblaciones de Mastines es elevada (ver Tabla IV.5), a excepción de MP2.Benabarre que muestra unos valores inferiores de  $n_a$  (1,4) y  $H_o$  (0,135), aparentemente debidos a un proceso de deriva y a una ausencia de intercambio genético con las otras subpoblaciones de Mastín de los Pirineos, lo cual se confirma posteriormente con los altos valores obtenidos de distancia genética intrarracial.

La población de Galgo Español también posee un elevado grado de variabilidad genética, pues los valores de  $H_o$  (0,176) y  $n_a$  (1,6) en la raza son altos. Estos valores indicarían que el tamaño de la población no se ha visto reducido sustancialmente a lo largo de su historia. Aunque según Salamanca (1982), sólo un 0,8% de los 45.670 galgos censados en 1982 en España, guardaban el tipo estándar de Galgo Español, el resto eran ingleses y anglo-espáñoles. Según estos resultados habría existido un flujo constante de genes de Greyhound hacia la población de Galgo Español durante un largo y continuado periodo de tiempo.

Los valores  $n_a$  (1,6) y  $H_o$  (0,137) nos hacen pensar que el proceso de deriva ha jugado un papel importante en el devenir de la raza Sabueso Español. La pérdida relativa de heterocigosisidad -al ser comparada con otras razas- así nos lo demuestra.

El número de alelos por locus (1,6) no parece indicar que la raza pasara por ningún cuello de botella importante; sin embargo Sanz Timón (1982a) nos habla de la involución que ha sufrido el censo de Sabuesos durante este siglo, atribuyéndolo a la deforestación de los bosques con la consiguiente disminución de la caza y al gran mestizaje sufrido con otras razas europeas. Este cuello de botella podría tener una explicación en la subpoblación SE2.Asturias, donde el número de alelos por locus se ve reducido (1,5), pero

debido al valor similar que tiene ( $H_o$ ) comparada con la de SE1.Catalunya, la población de Asturias se debió recuperar rápidamente. El mismo autor continúa diciendo que a partir del año 1965 se inicia la recuperación de la raza en la zona Astur-Cántabra, inscribiendo la mayoría de Sabuesos Españoles en el periodo 1965-1980 dos afijos, el Monte Naranco y Roca-Mora, con lo que la población fundadora de la raza debió ser de tamaño bastante limitado.

Si este marcado cuello de botella es real, debemos buscar otra explicación para los valores 1,6 ( $n_a$ ) y 0,137 ( $H_o$ ). La podríamos hallar en que el gran mestizaje sufrido por la raza, del que nos hablan diferentes autores (Sanz Timón, 1982a; Delalix, 1986), no ha hecho perder variabilidad genética a la misma, ya que por un proceso aleatorio de las frecuencias génicas, el flujo migratorio de alelos raros o con bajas frecuencias ha sido importante, con lo cual se mantiene en un valor alto el número de alelos por locus en la población.

En la población de Podenco Ibérico, los valores de heterocigosidad observada (0,144) y número de alelos por locus (1,6), nos indican que existe bastante variabilidad genética en la raza.

A tenor de los valores observados de heterocigosidad (0,146) y número de alelos por locus (1,7), parece ser que la raza Podenco Ibicenco no ha sufrido reducciones drásticas en el tamaño de su población a lo largo del tiempo. Sin embargo, si analizamos los valores de ( $H_o$ ) y ( $n_a$ ) a nivel de subpoblaciones (ver Tabla IV.5), podremos interpretar mejor la estructura poblacional de esta raza.

La subpoblación PE1.Catalunya presenta unos valores para el estadístico ( $n_a$ ) de 1,7 y una ( $H$ ) observada del 16,7%, mientras que PE2.Baleares muestra un valor de 1,4

para el estadístico ( $n_a$ ) y un 11,7% de ( $H_o$ ). Estos resultados sugieren que los podencos de Baleares son genéticamente más homogéneos que sus contemporáneos de Catalunya, es decir, PE1 posee más variabilidad genética que PE2. Los bajos valores de ( $n_a$ ) y ( $H_o$ ) para la población de Baleares, sugieren que esta población ha pasado por algún cuello de botella importante, que el proceso de deriva genética ha sido intenso o bien que existe un alto grado de consanguinidad en esa población. Las dos últimas hipótesis, a tenor del valor  $F_{IS}$  hallado (-0,055) para las dos subpoblaciones, no parecen las más apropiadas, ya que dicho valor nos está indicando que, como promedio, las dos subpoblaciones poseen un 5,5% de exceso de heterocigotos; además, por otra parte, el índice de fijación de Wright (1965) para la subpoblación PE2 no es significativamente diferente de cero.

Cualquiera que sea la causa, queda claro la pérdida promedio de alelos en la subpoblación PE2, tal como queda reflejado en la Tabla IV.3 del Apéndice. PE2.Baleares ha perdido el alelo B del locus Sod, el alelo A del locus Tf, el alelo B del locus Pi-1, el alelo B del locus MPI, el alelo A del locus Prt-1 y el alelo B del locus Pep-D, que por otra parte se mantienen en la subpoblación PE1.

A tenor de estos resultados no parece existir migración de genes de la subpoblación PE1.Catalunya hacia la PE2.Baleares. Por el contrario existe la migración inversa, como lo demuestra el hecho de encontrar el alelo C del locus Lap -típico de las razas Podenco Ibicenco y Podenco Canario- también en la subpoblación de Catalunya. Esta hipótesis se ve apoyada por el hecho de que los cazadores de liebres y conejos de las comarcas catalanas han sido desde siempre potenciales compradores de los podencos mallorquines, existiendo luego un intercambio o flujo de genes entre los propios cazadores. En las islas quedarían los criadores de podenco por antonomasia, que mantendrían y mantienen

determinadas líneas de sangre que no han recibido el influjo de genes de la península.

#### V.1.2.- LA CONSTITUCION ALELICA DE LAS POBLACIONES

Ya se ha comentado en el capítulo de Resultados que la constitución alélica de las diez razas caninas españolas es muy similar, así como con el resto de razas del mundo (ver apartados II.8 y III.2.4.2) pues comparten, generalmente, los mismos alelos. Las diferencias entre las razas se deben principalmente a variaciones en los valores de las frecuencias génicas, más que a sustituciones completas de genes. Sin embargo, se ha reseñado la presencia de alelos raros o con muy bajas frecuencias en determinadas poblaciones pero no en otras, que pasaremos a comentar y discutir a continuación.

Según la teoría neutralista de la evolución molecular (Kimura, 1983) el polimorfismo es selectivamente neutro y se mantiene en una población mediante el aporte mutacional y la eliminación al azar; en cada generación aparece cierto número de mutantes neutros que, con el tiempo, o se fijan en la población, o se pierden; durante ese proceso contribuyen a la variabilidad genética a través del polimorfismo. Es decir, el polimorfismo sólo es una fase de la evolución molecular. Por lo cual, si en una determinada población se observa la presencia de alelos raros o con muy bajas frecuencias, podría ser debido a recientes mutaciones que ocurrieron después de la divergencia de las razas. Por el contrario, si observamos esos alelos en dos o más poblaciones, presuponemos que el antecesor común de ellas ya los poseía, aunque también podría ser el caso de que existiera una migración de genes de una población a otra.

Las razas Podenco Ibicenco y Podenco Canario comparten el alelo C del locus Lap, alelo no descrito hasta el momento

en ninguna otra raza canina, con unas frecuencias de 0,049 y 0,033 respectivamente. Es muy poco probable que haya existido migración de genes entre las poblaciones, ya que por sus características geográficas los apareamientos fortuitos entre individuos de ambas poblaciones quedan descartados, y debido a las características morfológicas y funcionales propias de cada una de las razas, también se pueden descartar los apareamientos selectivos entre ellas. Esto nos hace suponer que las dos razas descienden de un mismo tronco, y que el antecesor común de ambas ya poseía el alelo Lap<sup>C</sup>.

En el sistema Transferrina (Tf), del cual hay descritos cinco alelos, los alelos Tf<sup>B</sup> y Tf<sup>C</sup> son los más comunes, con frecuencias génicas intermedias en la mayoría de las razas (Juneja y col. 1981a). El alelo Tf<sup>A</sup> ha sido descrito con unas frecuencias muy bajas en las siguientes razas: Beagle, Cocker Spaniel, Pastor Alemán, Pointer, Poodle (Caniche), Golden Retriever, Pastor Inglés, varias razas de Terriers y en perros nativos de Bangladesh (Stevens y Townsley, 1970; Blirup-Jensen, 1976; Vriesendorp y col., 1976; Juneja y col., 1981a; Kobayashi y col., 1987). En nuestro estudio lo hemos descrito en las razas Gos d'Atura, Sabueso Español y Podenco Ibicenco, con unas frecuencias génicas que oscilan entre 0,005 y 0,029.

Stevens y Townsley (1970) sugirieron que la aparición del alelo Tf<sup>A</sup> en razas no emparentadas se podría explicar por mutaciones independientes. Sin embargo Juneja y col. (1981a) aventuran otra hipótesis para explicar la esporádica distribución de este alelo en las razas caninas, como sería su introducción por apareamientos fortuitos con otros miembros de la familia Canidae. El chacal parece ser un posible candidato ya que el patrón electroforético de Transferrina descrito por Clark y col. (1975) parece ser bastante similar al tipo Tf A de los perros. Esta intromisión de genes de otras especies del género *Canis*, en concreto coyotes y/o

chacales, en el "pool" genético del Canis familiaris, también fue sugerida por Richkind y Richkind (1978) para explicar la presencia del alelo raro GPI<sup>B</sup>, hallado en algunas razas de perros domésticos.

El alelo Tf<sup>D</sup> ha sido descrito en perros mestizos, Cocker Spaniel y Pointer Alemán (Vriesendorp y col., 1973; Clark y col., 1975; Reetz y col., 1980; Klaauw y Bouw, 1980; Juneja y col., 1981a) a frecuencias muy bajas. Juneja y col. (1981a) le asignan una frecuencia en la raza Cocker Spaniel del 0,019. En nuestro estudio se ha descrito la presencia del alelo Tf<sup>D</sup> en la raza Perdiguero de Burgos con una frecuencia de 0,012 y en la raza Mastín Español, con una frecuencia comparativamente alta del orden de 0,211. Una frecuencia elevada de este alelo (0,183) también se ha descrito en perros nativos de Bangladesh (Kobayashi y col., 1987).

Esta elevada frecuencia del alelo Tf<sup>D</sup> en la raza Mastín Español, sólo comparable a la de los perros nativos de Bangladesh, es poco probable que se haya mantenido en la población tan sólo por un proceso aleatorio de deriva genética, ya que las tres subpoblaciones en que hemos dividido a la población de Mastín Español, muestran dicho alelo con unas frecuencias génicas de 0,200, 0,250 y 0,179, para ME1, ME2 y ME3 respectivamente. Además el valor promedio F(IS) para las tres subpoblaciones (-0,011) nos indica que no existe déficit de heterocigotos, con lo cual la consanguinidad que pudiera existir no es importante. Por otra parte, el significado evolutivo de los polimorfismos bioquímicos no está del todo claro, la controversia entre seleccionistas y neutralistas continúa, por lo que no sería descabellado pensar que el alelo Tf<sup>D</sup> estuviera ligado a algún carácter que le proporcionara una mayor ventaja selectiva.

Sobre la hipotética formación del Pointer a partir de Perdiguero de Burgos (Sanz Timón, 1982b; Boivin y col.,

1983), debemos comentar que la existencia del alelo Tf<sup>D</sup> en razas de los troncos ancestrales C.F.Inostranzewi (Mastín Español) y C.F.Intermedius (Perdiguero de Burgos, Pointer y Cocker Spaniel) nos podría hacer pensar en un hipotético antecesor común o que hubiera sido introducido en la raza Perdiguero de Burgos y posteriormente en el Pointer a partir de apareamientos, espontáneos o no, entre las razas Mastín Español y Perdiguero.

El alelo Tf<sup>E</sup> sólo ha sido descrito en varias clases de Poodles (Juneja y col., 1981a) y en perros mestizos (Vriesendorp y col., 1973). En nuestro estudio se ha hallado en las razas Gos d'Atura (0,005) y Podenco Ibérico (0,030). La existencia de este alelo en las dos poblaciones puede ser interpretada bajo el punto de vista de que los dos descendan de un tronco común, que haya existido migración de genes de una población a la otra o que se haya producido por mutaciones independientes. Nuestros estudios apoyarían la primera hipótesis, ya que todos los análisis realizados, tanto morfológicos como bioquímicos, nos muestran una marcada relación entre la población de Gos d'Atura y las razas de lebreles, sobre todo con Podenco Ibérico. Sin embargo, no podemos descartar una posible migración génica entre ambas poblaciones, si tenemos en cuenta que la mayor parte de los individuos de la raza Podenco Ibérico han sido muestreados en la provincia de Lérida, así como una buena parte de los de Gos d'Atura.

Por último, comentaremos en lo que se refiere al sistema Transferrina la elevada frecuencia del alelo Tf<sup>C</sup> (0,933) en la población de Podenco Canario. Una frecuencia tan elevada de dicho alelo sólo ha sido descrita en las razas Pequeño Münsterländer y Basenji (Juneja y col., 1981a).

El sistema Pretransferrina-2 (Prt-2) descrito por Juneja y col. (1987c) está regido por dos alelos codominan-

tes de un locus autosómico, siendo Prt-2<sup>F</sup> el alelo más común y habiéndose descrito polimorfismo para este sistema tan sólo en las razas Cocker Spaniel y Springer Spaniel. En nuestro estudio se ha descrito polimorfismo para ocho de las diez razas analizadas, con la excepción de Ca de Bestiar y Podenco Canario, aunque la frecuencia observada del alelo Prt-2<sup>S</sup> ha sido muy baja, oscilando entre unos valores de 0,007 y 0,052. Una posible explicación de la incidencia del alelo Prt-2<sup>S</sup> en la mayoría de razas españolas, en contraposición a su ausencia en la mayoría de europeas, podría ser el hecho de que las veintiuna razas analizadas por Juneja y col. (1987c) estuvieran más seleccionadas, con lo cual la selección habría actuado indirectamente sobre el proceso de deriva genética aleatoria con el consiguiente cambio de las frecuencias génicas y la fijación por azar del alelo Prt-2<sup>F</sup>.

En cuanto al sistema Postalbúmina-1 (Pa-1) también descrito por Juneja y col. (1987c), debemos señalar la inversión de frecuencias que muestra la raza Ca de Bestiar con respecto a la tendencia general de todas las demás razas. La raza Ca de Bestiar tiende hacia la fijación del alelo Pa-1<sup>F</sup> (0,865), mientras que en todas las demás tiende hacia la fijación del alelo Pa-1<sup>S</sup> (0,636 - 0,800). Estos hechos pueden explicarse fácilmente si tenemos en cuenta, como hemos visto anteriormente, que dicha raza sufrió en un momento de su historia un cuello de botella extremo, que llegó incluso a ser un efecto fundador. Los pocos individuos que en su momento formaron el núcleo fundador, por un efecto aleatorio, habrían tenido el alelo F en unas proporciones mucho mayores que el S, pasando a ser el primero el alelo más común y el segundo el alelo raro.

## V.2.- LA DIFERENCIACION GENETICA ENTRE POBLACIONES

### V.2.1.- LOS INDICES DE DISTANCIA GENETICA

Cuando dos poblaciones son morfológicamente distintas, aunque no lo suficiente como para ser catalogadas como especies diferentes, se les asigna generalmente el rango de subespecie. En la especie canina se podría, en una primera aproximación, definir varias subespecies de acuerdo con características morfológicas y/o funcionales muy definidas. A efectos prácticos, podríamos asignar el rango taxonómico de subespecie a cada uno de los diferentes troncos ancestrales. Se esperaría que la distancia genética entre diferentes subespecies de la misma especie fuera mayor que la que existe entre razas locales de la misma subespecie. Sin embargo existen excepciones, y las distancias subespecíficas son en algunos casos tan pequeñas como las distancias interraciales, algo que no debe extrañar pues la definición de subespecie es bastante arbitraria (Nei, 1987).

En nuestro estudio, los valores promedio de distancia entre subpoblaciones (0,0206), entre razas (0,0197) y entre troncos ancestrales (0,0228), no difieren sustancialmente unos de otros, estando dichos valores comprendidos en el rango de distancias descrito por Nei (1987) que definen las razas locales. Podemos afirmar que no existe suficiente diferenciación genética entre los llamados troncos ancestrales para elevarlos al rango taxonómico de subespecie.

En este contexto es interesante señalar que las distancias genéticas entre las tres grandes razas humanas, Caucasoides, Negroides y Mongoloides, se sitúan entre unos valores de 0,01 y 0,03 (Nei y Roychoudhury, 1982), es decir, están en el rango de distancia que definen las razas locales, por lo que concluyen que no es apropiado asignarles el

rango de subespecie, en contra de la opinión de Coon (1965), quien con anterioridad había sugerido que estas tres grandes razas debían ser clasificadas como subespecies.

Una situación similar se ha observado en el Ciervo rojo europeo (*Cervus elaphus*). En el norte de Europa, existen cuatro subespecies diferenciadas, la Británica (*C.e.scoticus*), la Noruega (*C.e.atlanticus*), la Sueca (*C.e.elaphus*) y la Continental (*C.e.germanicus*), que son perfectamente distinguibles mediante caracteres morfológicos. A pesar de ello, Gyllensten y col. (1983) han mostrado que el promedio de distancia genética entre estas subespecies es de 0,0164, por lo que, sería más apropiado clasificarlas como razas locales.

Por su parte, Penedo y col. (1988) presentan un caso más extremo. Estimaron una distancia de Nei de  $0,069 \pm 0,04$  entre dos especies diferenciadas, la Llama (*Llama glama*) y la Alpaca (*Llama pacos*), concluyendo que los valores de distancia obtenidos eran más consistentes con la divergencia evolutiva que opera a nivel de razas locales o subespecies que al nivel de especie.

Otro ejemplo lo tenemos en el trabajo de King y Wilson (1975) los cuales hallan un valor de distancia de Nei de 0,620 entre las familias del hombre y chimpancé, correspondiendo este valor de distancia al rango taxonómico de especie. Sin embargo las sustanciales diferencias anatómicas y de comportamiento entre los hombres y chimpancés han hecho que se les haya clasificado en familias separadas.

Tal como se aprecia de la comparación de las Tablas IV.25, IV.26 y IV.27, en algunos casos existe más diferenciación genética entre subpoblaciones de la misma raza que entre razas diferentes. Este sería el caso de las poblaciones de Mastín de los Pirineos, Sabueso Español y Podenco

Ibicenco, que muestran un promedio de distancia genética intrarracial de 0,023, 0,019 y 0,015 respectivamente. Por poner tan sólo un ejemplo, la distancia genética de Nei entre las razas Mastín del Pirineo y Sabueso Español es tan sólo de 0,003.

Situaciones similares se han descrito en otras especies domésticas como las observadas por Vallejo y col. (1979) en ovinos de las razas Rasa Aragonesa y Merina, y por Ordás y San Primitivo (1986) en las razas ovinas Churra, Lacha y Manchega. De igual modo, Nei y Roychoudhury (1982) también señalan que la variación genética entre las tres grandes razas humanas, es a veces más pequeña que la que existe entre subpoblaciones de la misma raza. A modo de ejemplo, la distancia promedio entre las razas Caucasoide y Mongoloide es de 0,011 y entre las poblaciones de Lapones y Fineses -ambos Caucasioides- de 0,015 o entre Lapones y Alemanes de 0,023.

Es difícil determinar con precisión los posibles factores causantes de la diferenciación intrarracial observada en Mastín del Pirineo, Sabueso Español y Podenco Ibicenco. En teoría, la divergencia entre dos poblaciones puede ser el resultado de una o más causas: mutación, selección natural y/o artificial, aislamiento geográfico y reproductivo y deriva genética.

El efecto de la mutación en la diferenciación intra e interraccional podemos suponer que ha sido mínimo, ya que casi todas las razas estudiadas e incluso razas de otros países presuntamente no emparentadas, comparten los mismos alelos, a excepción del alelo Lap<sup>C</sup> del sistema Leucin aminopeptidasa, que sólo se ha hallado en Podenco Ibicenco y Podenco Canario.

Es difícil precisar la incidencia de la selección natural en el proceso de diferenciación en la especie canina. Existen pocas referencias en la bibliografía sobre una mayor aptitud o eficacia biológica asignada a un locus enzimático concreto, aunque aquí ya entraríamos en la controversia sobre el mantenimiento del polimorfismo existente entre Neutralistas y Seleccionistas. Sólo recordar, la elevada incidencia del alelo Tf<sup>D</sup> en la población de Mastín Español, aunque serían necesarios estudios adicionales para comprobar la hipotética asociación de este alelo con caracteres relacionados con la aptitud, morfológicos o productivos.

El mismo razonamiento se puede aplicar a la selección artificial, pues aunque a unas razas se las seleccione para unas determinadas características -buen olfato, agudeza de vista, ligereza de patas para la caza, rusticidad para el pastoreo, morfología y medidas ajustadas a un estándar-, se ha encontrado una nula o débil asociación entre estos caracteres y los loci polimórficos, aunque se han realizado algunos trabajos sobre el tema, como por ejemplo el de Christensen y col. (1985). Estos autores encuentran que existe una correlación positiva de 0,47 entre la altura y la frecuencia del alelo S del sistema Albúmina (Alb<sup>S</sup>), así como una correlación de 0,32 entre el mismo alelo con respecto al peso. Dichos autores concluyen que la distribución de frecuencias observadas para el locus Alb -en un total de 24 razas-, son debidas, además de a un proceso aleatorio de deriva genética, al desequilibrio de ligamiento existente entre los genes que causan los efectos reales y el gen en estudio.

A falta de estudios realizados en la especie canina, consideraremos a los genes estructurales estudiados como loci génicos independientes, por lo que, a pesar de que la selección artificial -principalmente sobre caracteres morfológicos- en esta especie tenga mucha importancia, el

cambio en las frecuencias génicas de los genes estructurales es puramente aleatorio, ya que la selección no se realiza sobre éstos y por tanto su fluctuación sólo es debida al azar.

Por esta razón, si tenemos dos subpoblaciones de una misma raza, en una de las cuales el proceso de selección artificial es más acusado y con una gran intensidad de selección, el resultado será una disminución del número efectivo de reproductores ( $N_e$ ) en dicha subpoblación, provocándole una pérdida de variabilidad genética con la consiguiente modificación de las frecuencias génicas de los genes estructurales, por un proceso puramente aleatorio. La reducción del número efectivo de reproductores ( $N_e$ ) comporta una aceleración del proceso de deriva, con el consiguiente incremento del grado de diferenciación génica con respecto a la otra subpoblación. El mismo razonamiento sería válido para la comparación interracial.

El aislamiento geográfico y reproductivo podría ser una causa muy tangible de diferenciación intrarracial, pues aunque en nuestros días no tengan ya mucho sentido las barreras geográficas -ya que si un señor posee una perra excelente que quiere aparear con un macho determinado, recorrerá la distancia necesaria para lograrlo-, continúan teniendo su importancia en el conjunto de la raza, pues es más fácil y económico aparear una hembra con un macho cercano que con otro que vive más distante.

Es lógico pensar que si los apareamientos se suceden entre individuos de unas determinadas zonas, con el tiempo se irá produciendo una diferenciación genética con respecto a otras subpoblaciones de la misma raza pero que habitan en lugares muy distantes. Este aislamiento geográfico podría explicar en parte las diferencias existentes entre las subpoblaciones de Sabueso Español, SE1.Catalunya y

SE2.Asturias, así como entre Podenco Ibicenco de Catalunya (PE1) y Baleares (PE2), tal como ya se ha comentado en el capítulo anterior.

Otro aspecto a tener en cuenta podría ser la introducción o migración de genes de otras razas muy próximas en una subpoblación pero no en la otra, con el fin de mejorar algunas características morfológicas o funcionales de esa subpoblación, -por ejemplo, flujo de genes de Montaña de los Pirineos en subpoblaciones de Mastín del Pirineo-. En este caso, los individuos cruzados ( $F_1$ ) podrían diferir en algunos rasgos morfológicos del prototipo de la raza, por lo cual ya no se habrían incluido en la toma de muestras como integrantes de la misma; pero si esos individuos vuelven a aparearse con integrantes de la raza durante algunas generaciones, el decidir si pertenecen o no a la misma es tarea extremadamente difícil. Como los loci estudiados son selectivamente neutros, el porcentaje de genes de cada uno de los loci migrados de una población a la otra vendrá dado por el azar, dependiendo de los valores de las frecuencias génicas que posea cada locus en la población donante. Esta migración genética, del mismo modo, podría explicar parte de las diferencias intrarraciales existentes.

También pueden aparecer diferencias intrarraciales si las subpoblaciones se han formado según pertenezcan o no al Club de la raza correspondiente, ya que puede darse -y en la realidad se da-, una actitud reacia a cruzar individuos "documentados" con otros "no legalizados".

En definitiva, todas las causas que hemos comentado y que pueden haber contribuido, en mayor o menor grado, a la diferenciación intrarracial, se resumen en una sola, el proceso de deriva genética. Si partimos de una población grande y, por las razones que fueran, ésta se subdivide, teniendo las subpoblaciones resultantes poca o nula interconexión, al

cabo de generaciones dichas subpoblaciones diferirán genéticamente. Además, en la gran mayoría de especies domésticas el proceso de deriva está acelerado, ya que los dos sexos no están igualmente representados, siempre existe un número superior de hembras que de machos, aunque en la especie canina no adquiere la importancia que pueda tener en los hatos de vacas, en las píaras de cerdos o en los rebaños de ovejas.

#### V.2.2.- LOS INDICES DE FIJACION O F-ESTADISTICOS

Otra forma de abordar el estudio de las diferencias interpoblacionales ha sido mediante los F-estadísticos de Wright (1965, 1978) y Nei (1977), los cuales nos dan una visión más ajustada de esas diferencias a nivel intrarracial, y nos permiten clarificar las posibles causas de diferenciación. Además, el análisis jerárquico de Wright (1978) nos permite comparar el grado de diferenciación existente entre cada nivel de jerarquía con respecto a los demás.

El grado de diferenciación génica ( $F_{ST}$ ) entre razas es de 0,099, valor muy similar al hallado entre las tres grandes razas humanas ( $F_{ST} = 0,088$ ) y entre razas locales de otros organismos (Nei y Roychoudhury, 1982). Es decir, la proporción de la variación génica atribuible a las diferencias raciales sería tan sólo de aproximadamente el 10%, correspondiendo el 90% restante a diferencias existentes entre los individuos, por lo que llegamos a la conclusión de que la proporción de variación genética existente entre las razas caninas españolas es pequeña, algo que ya habíamos observado con el estudio de los índices de distancia genética. Las diferencias raciales en los loci proteicos se deben esencialmente a cambios de las frecuencias génicas más que a sustituciones completas de genes.

Lewontin en 1972, citado por Nei y Roychoudhury (1982), en un estudio sobre la variación genética de diferentes loci de grupos sanguíneos, también llega a la conclusión de que la proporción de variación génica entre razas humanas es pequeña. A partir de este hallazgo concluye que no existen bases biológicas para la clasificación de las razas humanas. Nuestro estudio apoya el desacuerdo que manifiestan Nei y Roychoudhury (1982) con esta conclusión, ya que, aunque la variación génica interracial sea pequeña, es importante recalcar que esa diferenciación es real y generalmente muy significativa a nivel estadístico.

En las Tablas IV.17 y IV.18, podemos apreciar los valores  $F(ST)$  obtenidos cuando realizamos la comparación directa entre razas. Aunque la variación génica interracial -distancia genética- sea pequeña comparada con la variación intrarracial -valor medio de las heterocigosidades de las dos razas comparadas-, los valores  $F(ST)$  son generalmente muy significativos para todos los pares comparados, con las excepciones de Gos d'Atura - Podenco Ibérico y Perdiguero de Burgos - Podenco Canario.

El grado de diferenciación génica ( $F_{ST}$ ) entre las subpoblaciones de las diferentes razas es de un 14,1%; aunque  $F(ST)$  toma un valor de 0,04 cuando calculamos el promedio de diferenciación entre subpoblaciones dentro de una misma raza, este valor es muy similar al hallado en otros organismos (Chesser, 1983).

Si asumimos que en la hipotética población ancestral de los cánidos no existía diferenciación genética significativa entre los individuos, y que del total de diferenciación existente entre los mismos en la actualidad, se ha podido asignar un 14,1% al nivel jerárquico más bajo (subpoblaciones), podemos desglosar este porcentaje de diferenciación génica observada, a lo largo del tiempo evolutivo, de la

siguiente manera. Se podría explicar el 48,93% de dicha diferenciación teniendo en cuenta sólo las diferencias existentes entre los llamados troncos ancestrales. La diferenciación que se produjo durante el proceso de formación de las razas explicaría un 21,28%, mientras que el 29,79% restante se explicaría por el proceso de división de las razas en subpoblaciones.

Si nos fijamos en la Tabla IV.15 que resume la estructura genética de las razas, podemos sacar importantes conclusiones. Existen diferencias altamente significativas entre las subpoblaciones que integran las razas de Mastín de los Pirineos, Sabueso Español y Podenco Ibicenco, en concordancia con lo observado mediante el estudio de las distancias genéticas del apartado anterior, pero además se aprecian diferencias significativas en otras dos razas, Gos d'Atura y Ca de Bestiar. Las restantes razas no muestran diferenciación entre las subpoblaciones que las integran, lo cual nos confirma la homogeneidad de las mismas.

El déficit significativo de heterocigotos ( $F_{IT}=0,158^*$ ) en la población de Sabueso Español nos confirma la subdivisión de la raza en subpoblaciones (efecto Wahlund), y el alto valor positivo que toma  $F_{IS}$ , (0,102), nos indica, que como promedio, existe un exceso de individuos homocigotos dentro de cada subpoblación, lo cual podría a su vez sugerirnos unos altos niveles potenciales de consanguinidad o que las subpoblaciones fueran producto de otras subdivisiones.

En las restantes poblaciones que muestran diferencias génicas significativas (Mastín de los Pirineos, Podenco Ibicenco, Gos d'Atura y Ca de Bestiar), no observamos un déficit estadísticamente significativo de heterocigotos en la población conjunta ( $F_{IT}$ ). Las posibles causas de diferenciación intrarracial en las poblaciones de Mastín de los

Pirineos y Podenco Ibicenco ya han sido expuestas en apartados anteriores, por lo que no reincidiremos sobre ellas. Tan sólo comentar las dos nuevas poblaciones que, mediante el estudio de los F-estadísticos, también muestran un grado significativo de diferenciación génica intrarracial.

Las diferencias altamente significativas entre las subpoblaciones de Gos d'Atura, denominadas GA1.Típico y GA2.Cerdà, creemos que son debidas principalmente a un aislamiento reproductivo motivado por condicionantes económicos.

La característica más definitoria de las dos variedades, tener pelo largo o pelo corto, se puede explicar perfectamente, teniendo en cuenta que el carácter longitud del pelo está regido por un gen mayor con dos alelos, el alelo dominante L que produce pelo corto y el alelo recesivo l que nos da pelo largo, y por una serie de genes menores modificadores que hacen variar los efectos de los genes mayores, dando diferentes variedades de largos y cortos.

Por todo ésto es casi imposible encontrar un Gos d'Atura de pelo corto "urbano", o dicho de otra manera "con papeles", ya que el perro que se vende es el "bonito" y la moda actual es el pelo largo en contraposición al raso, que no es comercial en absoluto. Teniendo en cuenta que el pelo largo está regido principalmente por un par de genes recesivos (ll), cualquier apareamiento entre animales de pelo largo siempre nos dará largo. Por el contrario en la montaña, o mejor dicho, en zonas rurales, podemos encontrar muy buenos ejemplares, tanto de pelo largo como corto y pertenecientes a la misma camada.

También se observan diferencias genéticas significativas entre las subpoblaciones de Ca de Bestiar, pero al no mostrar déficit estadísticamente significativo de

heterocigotos en la población conjunta ( $F_{IT}$ ), se podrían explicar como un efecto acumulativo de pequeñas diferencias en las frecuencias génicas de las subpoblaciones integrantes, causadas por un proceso aleatorio de deriva genética.

Mediante el análisis jerárquico de Wright (1978) hemos podido comparar el grado de diferenciación existente entre cada nivel de jerarquía con respecto a los demás, como ya se ha comentado ampliamente en el apartado IV.3.5 de Resultados.

El valor  $F_{ST} = 0,069$  (Nei, 1977) nos indicaba el grado de diferenciación genética que existía entre los diferentes troncos ancestrales, mientras que ahora estamos comparando el valor medio de los troncos ancestrales -medias de heterocigosidades- con respecto a la población total. El grado de diferenciación que existe entre los niveles Troncos Ancestrales y Total (-0,004) se ha tomado como cero, es decir, no existe diferenciación entre ese nivel -tomado su valor como una media de los Troncos Ancestrales- y el nivel Total.

El valor máximo de diferenciación se da entre las subpoblaciones con respecto a los troncos ancestrales (0,112). Si asumimos, de una manera hipotética, que este valor es el total de diferenciación génica que existe, el 69,64% se da entre el nivel razas -tomado su valor como una media de las razas- respecto al nivel troncos ancestrales, y el 30,36% restante entre el nivel subpoblaciones -tomado su valor como una media de las subpoblaciones- respecto al nivel razas.

### V.2.3.- RAZA GENETICA "VERSUS" RAZA ZOOTECNICA

En cuanto a la posible equiparación del concepto de raza "genética" con el de raza "zootécnica", vemos que no es real. El concepto de raza, desde el punto de vista genético, es muy vago. No podemos atribuir nada concreto e importante a una población de animales que denominamos raza, que la diferencie de otro conjunto de individuos pertenecientes a otra raza.

Si la Tabla IV.27 nos indica los valores de distancia "genética" entre las poblaciones, observamos que las distancias entre las razas españolas oscilan entre unos valores de  $D = 0,000$  y  $D = 0,051$ . La distancia genética entre las razas Gos d'Atura - Podenco Ibérico y Perdiguero de Burgos - Podenco Canario, toma unos valores de 0,000 y 0,001, respectivamente, sin embargo, nadie duda de que los individuos que integran estos grupos pertenecen a razas distintas, perfectamente identificables.

Los valores de la Tabla IV.24, que representan el índice de distancia morfológico, nos sirven para cuantificar las semejanzas y diferencias existentes entre las razas "zootécnicas". Podemos observar que las distancias que separan las poblaciones de Gos d'Atura - Podenco Ibérico y Perdiguero de Burgos - Podenco Canario, son de una magnitud considerable, tomando unos valores de 0,5312 y 0,6875, respectivamente, diferenciando perfectamente dichas poblaciones.

La observación de las Tablas IV.25 y IV.26, que nos dan los valores de distancia genética intrarracial, nos reafirman en esta hipótesis, ya que como podemos observar, en varias razas, las distancias existentes entre subpoblaciones pertenecientes a la misma raza, son de una magnitud muy superior a la existente entre razas distintas. La distancia

genética entre MP1. Zaragoza y MP2. Benabarre, por poner sólo un ejemplo, pertenecientes ambos a la población de Mastín de los Pirineos, toma un valor de  $D = 0,041$ , muy superior a la mayoría de comparaciones interraciales, sin embargo, nadie duda de que los individuos de las dos subpoblaciones pertenecen a la misma raza.

Resumiendo, podemos decir, que la gran variabilidad morfológica existente entre las razas caninas, cuyo proceso de diferenciación se ha visto fuertemente acelerado debido a la gran presión de selección que se ha realizado sobre ellas, no se ve correspondida en igual medida en el plano proteico y enzimático, ya que, como hemos discutido en apartados anteriores, las diferencias genéticas entre las razas son muy pequeñas.

Por último, volver a recordar que según Orozco (1985), las características que definen una raza son primordialmente morfológicas y que la clasificación de una especie en razas es, muchas veces, un tanto artificial y caprichosa y el que se aferre a pensar que los animales de una raza tienen algo genético muy propio, distinto a lo de otros animales de la misma especie, está equivocado.

### V.3.- RELACIONES FILOGENETICAS

#### V.3.1.- FIABILIDAD DE LOS PUNTOS DE DIVERGENCIA A LA HORA DE INFERRIR RELACIONES EVOLUTIVAS

Los puntos de ramificación de los árboles sugieren sucesos importantes de división en la población, por lo que computar los errores estándar (SE) de dichos nodos adquiere una gran importancia para evaluar la fiabilidad del fenograma resultante (Nei y col., 1985).

Cuando aplicamos el algoritmo UPGMA a los valores de distancia de Nei obtenidos, asumimos que la tasa de sustitución génica esperada es constante en todas las líneas. Sin embargo, si las medidas de distancia están sujetas a errores estocásticos, tanto la topología como la longitud de las ramas pueden ser incorrectas incluso si la tasa de sustitución génica es constante.

Si los (SE) asociados a las distancias son de una magnitud muy elevada, implicará consecuentemente que los (SE) asociados a los puntos de divergencia también lo sean, con lo cual el árbol filogenético resultante podría no ser demasiado fiable estadísticamente.

En el apartado IV.6.2.2.1. hemos podido comprobar que los valores de (SE) de las distancias y de los puntos de divergencia eran de una magnitud considerable, en la mayoría de los casos superiores al mismo valor de distancia. Según Nei y col. (1985), cuando los valores de identidad (I) para la mayoría de los pares de poblaciones son superiores a 0,9 y los promedios de heterocigosidad (H) son altos (mayores que 0,1), como es nuestro caso, se produce una sobreestimación de los valores de varianza de las distancias. Por esta razón, se haría necesario analizar un mayor número de loci génicos y muestrear un número superior de individuos por población.

Sin embargo, si aumentamos el número de loci analizados muy probablemente éstos serán monomórficos, ya que la gran mayoría de loci polimórficos conocidos en la especie canina están representados en el estudio. Con ésto rebajaríamos la (H), lo que implicaría unos valores menores de (SE), pero por el contrario aumentaría la (I) con lo cual los valores (SE) volverán a ser superiores, es decir, estaríamos en un círculo vicioso.

Si aumentásemos el número de individuos analizados por raza, podríamos, en el mejor de los casos, disminuir algo la estima de heterocigosidad con lo cual los valores (SE) serían menores; sin embargo, las estimaciones de ( $H$ ) varían muy poco a partir de 50 individuos analizados por muestra (Nei, 1978; Nei y col., 1985), cifra aproximada en la mayoría de las razas de nuestro estudio.

Los resultados obtenidos nos indican que los (SE) de todos los puntos de bifurcación, tanto a nivel de razas como a nivel de troncos ancestrales, son considerablemente más grandes que las longitudes de rama, sugiriéndonos, desde un punto de vista estadístico, que cualquier relación entre OTUs dentro del árbol sería posible.

De forma similar, en el árbol construido mediante los valores Jackknife -Figura IV.17-, evaluamos si la diferencia entre la distancia promedio entre clusters y la distancia promedio intracluster es significativamente mayor que cero. Es decir, comprobamos si los dos clusters son genéticamente más distintos que los propios integrantes de un mismo cluster. Indirectamente estamos comprobando la fiabilidad de los puntos de bifurcación y con ello la fiabilidad de la topología del árbol; de nuevo se llega a la conclusión de que no existen diferencias significativas entre los clusters a nivel de razas.

La poca fiabilidad estadística que dan las topologías obtenidas por estos métodos, a partir de datos electroforéticos, creemos que se produciría siempre que analizáramos poblaciones con una identidad ( $I$ ) superior a 0,9, es decir, cuando nos moviéramos en los rangos taxonómicos de raza y subespecie. No obstante, éste no es el único criterio para comprobar la estabilidad de una clasificación, ya que ésta puede considerarse estable si no altera su topología cuando incluimos nuevos caracteres, nuevos OTUs o al

utilizar distintos tipos de algoritmos. La evidencia empírica en nuestro caso, al aplicar estos tres criterios, confirma la estabilidad de la clasificación enzimática resultante.

Por otra parte, es necesario recalcar que la diferenciación genética entre las razas es real y generalmente muy significativa a nivel estadístico, tal como lo demuestran los análisis realizados utilizando los F-estadísticos de Wright (1965) modificados por Nei (1977). Además, si existe un paralelismo evolutivo entre caracteres morfológicos y genes estructurales, es posible lograr una filogenia bastante correcta mediante la comparación y complementación de los dos tipos de datos.

#### V.3.2.- CONGRUENCIA ENTRE FILOGENIAS ENZIMATICAS Y MORFOLOGICAS

Las diferentes razas se han ido clasificando en sus respectivos hipotéticos troncos ancestrales en base, principalmente, a criterios comparativos de morfología dental y craneal, históricos y de conducta (Studer, 1901; Antonius, 1922; Villemont y col., 1970; Boivin y col., 1983).

Si realizamos un primer intento de clasificación de las razas caninas españolas, podemos agrupar a éstas en diversos grupos (ver apartados II.2 y II.3): Mastín del Pirineo se agruparía con Mastín Español, procedentes ambos del tronco del C.F.Inostranzewi, Podenco Ibicenco, Podenco Canario, Podenco Ibérico y Galgo Español formarían otro grupo que habría tenido como antecesor común al C.F.Leineri. Los datos históricos nos dicen que el Perdiguero de Burgos se formó en los puntos de intersección de Sabuesos y Pachones, por lo que lo agruparíamos junto con el Sabueso Español en el tronco común del C.F.Intermedius, mientras que el Gos d'Atura sería el único representante del C.F.Metris-optimae. Por último tenemos la raza Ca de Bestiar, que al ser de origen

bastante incierto -aunque la mayoría de autores atribuyen su origen al cruce entre podencos, mastines y perdigueros-, no se ha asignado a ningún tronco ancestral concreto.

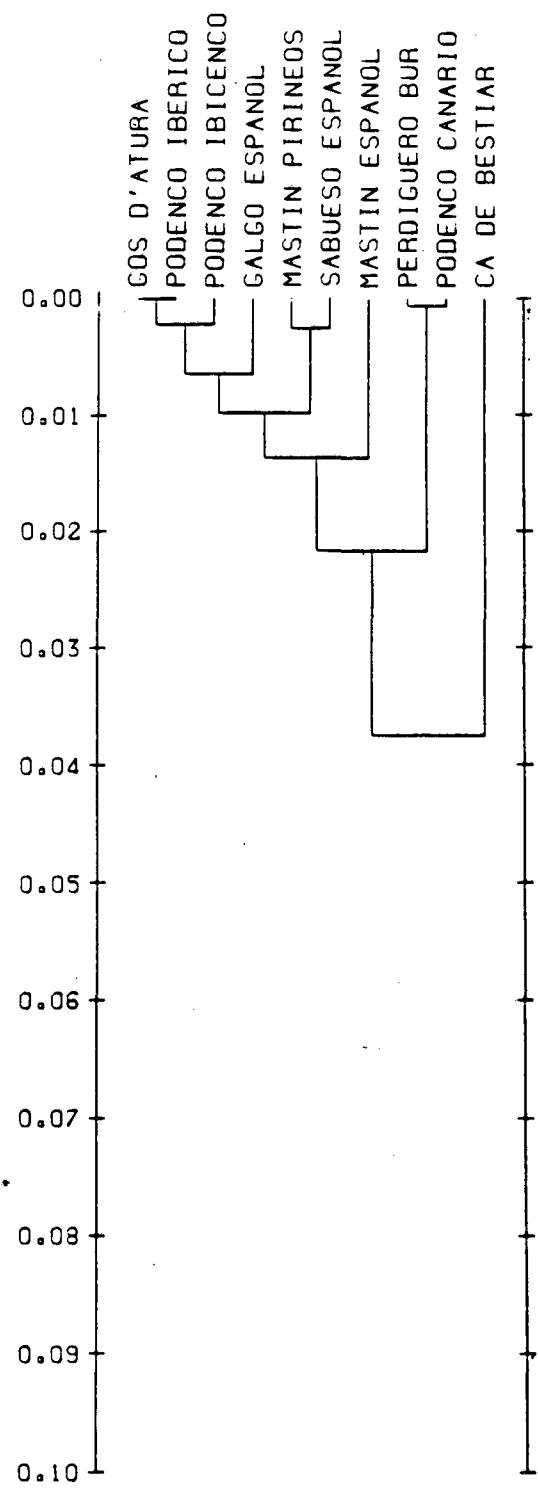
Las filogenias obtenidas mediante el análisis cualitativo y cuantitativo de los datos morfológicos, confirman esta clasificación.

Por otra parte, todas las filogenias enzimáticas resultantes de aplicar los métodos de Fitch y Margoliash, el análisis de cluster y el método de Wagner, son aproximadamente iguales, lo cual es indicativo de la estabilidad de la clasificación obtenida a partir de datos electroforéticos (genes neutros estructurales). Sin embargo, dicha filogenia, difiere sustancialmente de la obtenida con datos morfológicos.

Si comparamos la filogenia enzimática con la filogenia morfológica, observamos una cierta similitud entre ellas, siendo esa semejanza mayor al excluir del análisis la subpoblación PE2.Baleares, que tal como mostró el fenograma obtenido en el análisis subpoblacional (Figura IV.18), es la población que más diverge del conjunto de las razas. El cluster formado por Mastín de los Pirineos y Sabueso Español deja su sitio al Podenco Ibicenco, ocupando aquéllos el lugar de éste y sin más alteraciones que constatar en el árbol. Con esta exclusión se hacen más patentes las relaciones entre los Lebreles y Gos d'Atura y entre los Mastines y Sabuesos, de una forma similar al análisis morfológico, tal como muestra la Figura V.1.

Las razas que muestran menor congruencia con la clasificación morfológica son Ca de Bestiar, Podenco Canario y Perdiguero de Burgos, que forman un cluster bien definido y separado del resto de las razas en el cladograma generado mediante el método de Wagner (Figura IV.20). Parece poco

**Figura V.1.-** Fenograma obtenido mediante el método UPGMA usando la distancia de Nei (1978), cuando excluimos del estudio a la subpoblación PE2.Baleares, de la raza Podenco Ibicenco



probable que estas tres razas tengan un mismo origen común, por lo que la explicación en cuanto a su localización en el árbol filogenético la deberíamos buscar en la estructura poblacional propia de cada una de ellas.

En el apartado V.1.1 referente al nivel de variabilidad de las razas, en vista de los resultados de heterocigosidades y número de alelos por locus, se había aventurado la hipótesis de que las tres razas en cuestión hubieran estado afectadas en algún momento de su historia, por cuellos de botella, siendo en el caso de la raza Ca de Bestiar de tal magnitud que se podría considerar como un efecto fundador.

Observando los resultados de distancia hallados con respecto a las demás razas, la topología de los árboles y la propia historia de las razas, nos reafirmamos en esa hipótesis, ya que según Nei y Roychoudhury (1982) y Nei (1987), cuando una población se ve sometida al efecto de un cuello de botella las distancias genéticas aumentan rápidamente, ya que la tasa de sustitución génica se ve afectada fuertemente por la deriva genética, siendo la tasa de incremento más alta cuando el tamaño del cuello de botella es pequeño que cuando es grande. Sin embargo, si el tamaño de la población retorna a su nivel original, las consecuencias de dicho efecto desaparecen gradualmente. Este aumento, no real, de las distancias genéticas distorsiona, consecuentemente, la topología de los árboles evolutivos. No obstante, hasta el momento, no existe ningún método general para la corrección de dicho efecto (Nei y Roychoudhury, 1982).

Además, en la raza Podenco Canario, el aislamiento geográfico y reproductivo que ha mantenido con las razas peninsulares, principalmente con los Lebreles, ha impedido la migración de genes entre estas poblaciones, lo que ha llevado un incremento en el distanciamiento genético, aunque no así en el morfológico, ya que los objetivos y criterios

de selección en el grupo de lebreles deben haber sido semejantes a lo largo del tiempo.

Las diferentes hipótesis, mencionadas en el apartado II.3, sobre el origen de la raza, le confieren una ancestralidad importante, por lo que durante ese largo periodo de tiempo, no sería extraño pensar que de forma voluntaria o espontánea, hubieran recibido un aporte de genes de otras razas caninas de las islas como pueden ser el Bardino o el Presa Canario, lo cual habría contribuido aún más a la diferenciación genética existente con los lebreles peninsulares.

El Basenji o también llamado Terrier del Congo, es una raza ancestralísima que habita las sabanas africanas. Según Gómez Toldrà (1985) proviene del Antiguo Egipto y posee un físico parecido al podenco aunque de menor estatura. La característica principal de la raza es la imposibilidad de ladrar, debido a una peculiaridad de sus cuerdas vocales. Cardona (1982) sugiere la hipótesis de que el Basenji debió llegar al archipiélago canario mediante las diferentes invasiones africanas, basándose para ello en la característica que tienen los perros Bardinos o Majoreros de no ladrar, o de no ser propensos a ello, rasgo que como hemos visto es típico del Basenji.

Si nos apoyamos en esta hipótesis, podemos proponer otra. Si durante un tiempo existieron los Basenji en Canarias y se cruzaron con Bardinos, del mismo modo podían haberse cruzado con Podencos, con la consiguiente fluctuación de las frecuencias génicas debido a la migración, lo cual habría contribuido a la actual diferenciación genética existente con los podencos peninsulares.

Como datos que pueden apoyar esta hipótesis, debemos señalar que el Basenji tiene prácticamente fijado el alelo

Tf<sup>C</sup>, con una frecuencia génica de 0,977 (Juneja y col., 1981a), cuando en la totalidad de las razas europeas -a excepción del Pequeño Münsterländer- y como hemos comprobado también las españolas, los alelos más comunes son Tf<sup>B</sup> y Tf<sup>C</sup>, con unas frecuencias muy similares. Sin embargo, la población de Podenco Canario posee el alelo Tf<sup>C</sup> con una frecuencia altísima (0,933), lo cual indica una tendencia muy manifiesta hacia su fijación.

Aunque el sistema Transferrina es el más representativo de todos, debemos señalar asimismo la completa fijación del alelo Alb<sup>S</sup> en la raza Basenji (Mgheni y col., 1979; Christensen y col., 1985) y la alta frecuencia hallada del mismo (0,867) en la población de Podenco Canario. El sistema Superóxido dismutasa (Sod) tiene fijado el alelo Sod<sup>A</sup> en la población de Basenji (Juneja y col., 1981a) y como hemos visto la raza Podenco Canario también.

Discrepancias similares en la interpretación de los árboles evolutivos en otras especies, debido al efecto de los cuellos de botella, han sido descritos por Nei y Roychoudhury (1982) en las razas humanas, Chesser (1983) en Cynomys ludovicianus o perro de las praderas y por Gyllenstein y col. (1983) en el Ciervo rojo europeo, entre otros.

La gran divergencia observada en las tres razas en cuestión, es debida en su causa primaria a la cercana fijación del alelo raro Pa-1<sup>F</sup> en la población de Ca de Bestiar, así como a las bajas frecuencias de los alelos Alb<sup>F</sup> y Pi-1<sup>S</sup>, que contribuyen a la baja identidad genética de Ca de Bestiar con las otras razas. En las poblaciones de Perdiguero de Burgos y Podenco Canario las elevadas frecuencias de los alelos Alb<sup>S</sup> y Tf<sup>C</sup>, son las que contribuyen mayoritariamente a la baja identidad genética con respecto a las demás razas.

A nivel de troncos ancestrales las filogenias enzimáticas obtenidas mediante métodos fenéticos y cladistas son idénticas, difiriendo de las obtenidas mediante datos morfológicos en que en estas últimas la relación existente entre C.F.Inostranzewi y C.F.Intermedius es más intensa, formando los dos troncos su propio cluster.

King y Wilson (1975), como ya se ha comentado, hallaron un valor de distancia de Nei de 0,62 entre las familias del hombre y chimpancé, correspondiendo dicho valor al rango taxonómico de especie. No obstante, las sustanciales diferencias anatómicas y de comportamiento entre los hombres y chimpancés, han hecho que los taxonomistas las hayan clasificado en familias separadas. Este contraste entre distancias genéticas y diferencias morfológicas, les llevó a proponer la hipótesis de que las características macromoleculares y las anatómicas y de comportamiento de los organismos, evolucionan a tasas independientes. Los cambios evolutivos de los caracteres morfológicos ocurrirían principalmente por mutaciones de los genes reguladores, de los cuales se piensa que tienen un importante efecto sobre dichos caracteres, mientras que las sustituciones génicas en los loci estructurales no les afectarían demasiado.

Nei y Roychoudhury (1982), en el estudio sobre las razas humanas, se muestran de la misma opinión y añaden que el rápido cambio evolutivo de los caracteres morfológicos tiene que ser debido a unas pocas sustituciones génicas, estando los genes que controlan dichos caracteres sujetos a una selección natural más fuerte en el proceso de diferenciación racial humano que el "promedio de genes". Sin embargo, se muestran más escépticos en cuanto a un posible paralelismo evolutivo entre ambos caracteres, ya que comprobaron que las distancias genéticas entre poblaciones no están siempre correlacionadas con las diferencias morfológicas.

Así por ejemplo, los negros malayos y filipinos son genéticamente bastante diferentes de los pigmeos y bosquimanos de África, a pesar de que poseen bastantes características morfológicas comunes; por otra parte, los europeos son genéticamente parecidos a los iraníes y a los habitantes del norte de la India aunque difieren bastante en las características morfológicas.

Ayala (1982c) también se muestra de acuerdo en que la evolución de los caracteres morfológicos provendría fundamentalmente de cambios en los genes reguladores y que, en consecuencia, la evolución macroscópica no se realizaría a la misma velocidad que la de los genes estructurales.

Valdez y col. (1988), en un estudio realizado en poblaciones de Cepaea nemoralis en los Pirineos franceses, también llegan a la conclusión de que no existe una clara concordancia entre el polimorfismo morfológico del caparazón y el polimorfismo enzimático.

Por su parte, Wayne y O'Brien (1987) en un estudio sobre la divergencia enzimática y morfológica en 12 géneros de la familia Canidae, también concluyen que los caracteres morfológicos evolucionan más rápidamente que los enzimáticos, pero que existe un paralelismo evolutivo entre ambos.

#### V.3.3.- TIEMPOS ESTIMADOS DE DIVERGENCIA EVOLUTIVA

Si aceptamos las premisas de la teoría neutralista, (Kimura, 1983), que asume una tasa de mutación homogénea para todos los loci utilizados en la estimación de la distancia genética, se admite que existe una correlación entre tiempo evolutivo y divergencia genética medida con un índice de distancia como el de Nei, el cual nos mide una propiedad biológica como es el número acumulado de sustituciones

génicas o codónicas por locus entre dos poblaciones a lo largo del tiempo. Según Nei (1987), la tasa de sustituciones aminoacídicas en las proteínas es aproximadamente constante por año, del orden de  $\alpha = 10^{-7}$ , y por ello, la medida de distancia debe ser proporcional al tiempo evolutivo de acuerdo la siguiente expresión;

$$D = -\ln I = 2\alpha t$$

siendo,  $\alpha = 10^{-7}$ , promedio de sustituciones codónicas que son detectables por electroforesis  
 $t$  = tiempo de divergencia entre dos poblaciones

por lo que podemos estimar  $t$  conociendo el valor de  $D$ :

$$t = 5 \cdot 10^6 \cdot D$$

Esta fórmula se basa en la asunción de que un cuarto de las sustituciones aminoacídicas en las proteínas son detectables por electroforesis. Este nivel de detectabilidad puede no ser apropiado, ya que, las técnicas electroforéticas se han perfeccionado mucho en la última década, habiéndose detectado gran parte de variabilidad críptica en muchos loci. Si suponemos que se detecta un tercio de las sustituciones, la siguiente fórmula parece ser más apropiada,

$$t = 3,75 \cdot 10^6 \cdot D$$

Dos de los factores más importantes que pueden distorsionar estas estimaciones son la migración génica entre las poblaciones -lo cual nos producirá una infravaloración de los tiempos estimados de divergencia-, y el hecho de que las poblaciones se hayan visto afectadas por cuellos de botella -lo cual, como hemos comentado ampliamente, tiene una gran influencia sobre los valores de distancia, con la consiguiente sobrevaloración de los tiempos de divergencia-. Por

tanto, sólo hemos estimado los valores ( $t$ ) entre los diferentes troncos ancestrales, en la creencia de que los errores cometidos en el cálculo de las distancias para las poblaciones afectadas por cuellos de botella, se ven diluidos al englobarse dichas razas en el conjunto de su tronco ancestral. No hemos tenido en cuenta en el cálculo de los tiempos de divergencia a la raza Ca de Bestiar, al no haberse asignado a ningún tronco concreto y haber sufrido un efecto fundador importante.

Basándonos en el fenograma de la Figura IV.19, en la matriz de distancias entre troncos ancestrales de la Tabla IV.29, y suponiendo que se detectan un tercio de las sustituciones aminoacídicas, las estimaciones de los tiempos de divergencia entre los cuatro troncos ancestrales han sido las siguientes. La divergencia entre C.F.Metris-optimae y C.F.Leineri ocurriría hace aproximadamente unos 30.000 años. Estos dos troncos se habrían separado del cluster común que formaban con C.F.Intermedius hace ahora unos 49.000 años, mientras que C.F.Inostranzewi se habría separado hace 55.000 años del cluster que formaba con los otros tres troncos ancestrales.

Observamos que las cuatro ramas se separaron independientemente unas de otras en un espacio de tiempo relativamente corto, durante el Pleistoceno Superior, concretamente durante el período Musteriense del Paleolítico Medio, es decir, cuando el *Homo sapiens neanderthalensis* habitaba la Tierra (Strahler, 1977).

Un tiempo de divergencia parecido asignan Nei y Roychoudhury (1982) a la separación del tronco común de las razas Caucasoide y Mongoloide, hace ahora aproximadamente unos 41.000 años. Los Negroides se habrían separado del tronco común con Caucasoídes y Mongoloídes hace aproximadamente unos 110.000 años.

Wayne y O'Brien (1987) en el estudio realizado sobre la divergencia enzimática en doce grupos de la familia Canidae, postulan que la especie Canis familiaris se separó de la línea del Canis lupus hace aproximadamente unos 300.000 años -durante el Paleolítico Inferior-, y el ancestro común de estos dos grupos y Canis latrans (coyote) ya existía probablemente al final del Plioceno, hace ahora unos 2 millones de años.

Por último, debemos recalcar que estos tiempos de divergencia se tienen que tomar únicamente como orientativos, ya que, como hemos visto, los errores asociados a las distancias son bastante grandes y las estimaciones realizadas dependen, asimismo, de cierto número de asunciones.

#### V.4.- DIRECCIONES FUTURAS

En el presente trabajo sobre las razas caninas españolas, se ha medido y cuantificado la variación genética existente entre ellas, a partir de los productos observados de una muestra representativa de genes neutros estructurales que codifican para proteínas y enzimas solubles de la sangre, detectados mediante las técnicas convencionales de electroforesis.

Sin embargo, han quedado patentes las limitaciones de dichas técnicas cuando estudiamos la divergencia existente entre poblaciones catalogadas en el rango taxonómico de raza. El porcentaje de diferenciación génica atribuible a las diferencias raciales es tan sólo del 10%, correspondiendo el 90% restante a diferencias existentes entre los individuos.

La electroforesis convencional sólo detecta aproximadamente un tercio de las sustituciones aminoacídicas de las proteínas, por lo que con métodos que detectaran una mayor

cantidad de variabilidad, se podría obtener una información muy superior sobre la divergencia genética entre poblaciones evolutivamente próximas.

Estudios futuros, en las razas caninas, que compararan el propio material genético (ácidos nucléicos) en lugar de los productos de éstos (proteínas y enzimas), aumentarían el grado de variabilidad detectada, ya que cualquier cambio en la cadena de los ácidos nucléicos podría ser detectada, cambio que por otra parte puede no ser observable en el producto final.

La metodología molecular existente para medir la divergencia a nivel de los ácidos nucléicos, ha sido revisada en el apartado II.5.1.2.2. Sin embargo, existe un consenso general (Fontdevila, 1987) de que otro ADN, de origen no nuclear, proporciona una información evolutiva y poblacional muy superior a la de éstos; el ADN mitocondrial (ADNmt). Este se admite que se transmite intacto vía materna de una generación a otra sin recombinación génica (Nei y col., 1985), lo que le confiere un gran valor como marcador filogenético, ya que permite detectar la variabilidad críptica entre grupos evolutivamente muy próximos, detectando diferencias entre poblaciones indistinguibles alozímica y morfológicamente. El estudio de la variabilidad geográfica del ADNmt, permite además estimar el número mínimo de líneas matriarcales y deducir el tiempo de separación entre dos organismos a partir de una hembra común. Podemos citar algunos trabajos realizados en especies domésticas como los de Watanabe y col. (1985a, 1986) en cerdos, y los de Watanabe y col. (1985b) en razas bovinas.

Por todo ésto, creemos que sería una herramienta muy útil para complementar, en estudios futuros, los resultados obtenidos en el presente trabajo sobre la divergencia genética entre las razas caninas españolas.

**VI.- CONCLUSIONES**

## VI.- CONCLUSIONES

### A) EL POLIMORFISMO ENZIMATICO

1.- La tasa promedio de polimorfismo en las diez razas caninas españolas se sitúa en un  $39,06\% \pm 2,88\%$ ; el promedio de heterocigosidad observada por individuo y raza es de un  $14,42\% \pm 1,74\%$  y el número de alelos detectados por locus oscila en un rango comprendido entre  $1,5 \pm 0,1$ , para las razas Ca de Bestiar y Podenco Canario, hasta  $1,7 \pm 0,2$ , para las poblaciones de Gos d'Atura y Podenco Ibicenco. Estos resultados se corresponden con los obtenidos por otros autores.

2.- Las proteínas estructurales plasmáticas, que suponen el 47,62% de los veintiún loci analizados, muestran un nivel de polimorfismo mayor que los sistemas enzimáticos analizados, explicando los primeros el 83,33% del polimorfismo total y los segundos el 16,67%, en las poblaciones analizadas.

3.- Todas las razas estudiadas muestran equilibrio genético para las proporciones Hardy - Weinberg para todos sus loci, a excepción de Sabueso Español que mostraba desequilibrio significativo para los sistemas  $Tf^{**}$  y  $Prt-1^*$  y Podenco Ibicenco para el sistema  $\alpha_1-B^*$ , explicables en términos de estructura poblacional.

4.- Se ha observado una nueva variante electroforética, no descrita anteriormente, en el sistema Leucin aminopeptidasa (Lap) en las poblaciones de Podenco Ibicenco y Podenco Canario, a la que hemos designado tentativamente como Lap<sup>C</sup>, con frecuencias génicas de 0,049 y 0,033 respectivamente. La presencia de este alelo en las dos poblaciones nos hace suponer que las dos razas descienden de un mismo

tronco, y que el antecesor común de ambas ya poseía el alelo Lap<sup>C</sup>.

5.- La presencia del alelo Tf<sup>D</sup> en la raza del Perdiguero de Burgos, apoya la hipótesis de la formación del Pointer a partir de los Bracos españoles.

6.- La elevada frecuencia de los alelos Tf<sup>C</sup> (0,933) y Alb<sup>S</sup> (0,867), así como la fijación del alelo Sod<sup>A</sup> en la población de Podenco Canario, apoyan la hipótesis formulada por Cardona (1982) sobre una posible migración génica desde el continente africano al archipiélago Canario, en concreto un aporte migracional de la raza Basenji.

7.- Los resultados comparativos de los niveles de variabilidad enzimática, ponen de manifiesto una pérdida de polimorfismo en las razas Ca de Bestiar, Perdiguero de Burgos y Podenco Canario, reflejada en la disminución de los niveles de (P), (H) y número de alelos detectados por locus.

#### B) LA DIFERENCIACION GENETICA ENTRE POBLACIONES

8.- Los seis alelos que aportan más información, en cuanto a la diferenciación racial existente entre las razas caninas españolas, cuando se realiza un análisis factorial de componentes principales a tres factores de variación, son, por este orden; Tf<sup>C</sup>, Tf<sup>B</sup>, Alb<sup>S</sup>, Sod<sup>A</sup>, Lap<sup>A</sup>, y Pi-1<sup>S</sup>, contribuyendo con aproximadamente el 50% (49,38%) a la variación total explicada.

9.- Del mismo modo, los tres sistemas que aportan más información en cuanto a la diferenciación racial, son, por este orden; Transferrina (Tf), Leucin aminopeptidasa (Lap) y  $\alpha_1$  Proteasa inhibidor (Pi-1), contribuyendo en un 54,19% al total de variación explicada, aportando el sistema Tf, por sí solo, un 28,08%.

10.- A nivel morfológico, la distancia promedio entre razas, cuantificada mediante el índice de distancia morfológica, toma un valor de  $0,5729 \pm 0,1562$ , con unos valores extremos de 0,0937 entre Mastín de los Pirineos y Mastín Español y 0,8125 para el par Gos d'Atura - Sabueso Español.

11.- A nivel bioquímico, el valor promedio de distancia de Nei (1978) entre razas, toma un valor de  $0,0197 \pm 0,0128$ , con unos valores extremos de  $D = 0,000$  para el par Gos d'Atura - Podenco Ibérico y  $D = 0,051$  para el par Mastín Español - Ca de Bestiar.

12.- La gran variabilidad morfológica existente entre las razas, no se ve correspondida en igual medida en el plano proteico y enzimático, ya que las diferencias genéticas entre las razas son muy pequeñas. Por lo que, el término raza "zootécnica" no es equiparable, de forma general, al de raza "genética", aunque en algunos casos puedan coincidir.

13.- La distancia promedio de Nei (1978) obtenida en los diferentes niveles de estructura jerárquica es la siguiente:

Troncos Ancestrales:	$0,0228 \pm 0,0133$
Razas:	$0,0197 \pm 0,0128$
Subpoblaciones:	$0,0206 \pm 0,0149$

estando dichos valores comprendidos en el rango de distancia que definen las razas locales.

14.- El valor de distancia obtenido entre los llamados Troncos Ancestrales, nos permite afirmar que no existe suficiente diferenciación genética entre ellos para elevarlos al rango taxonómico de Subespecie.

15.- El análisis mediante marcadores sanguíneos, presenta la ventaja sobre el estudio a partir de caracteres morfológicos, de que permite un análisis de la estructura intrarracial de las poblaciones, ayudándonos a discernir las posibles causas de diferenciación existentes en el seno de las razas.

16.- Las distancias genéticas intrarraciales nos indican que las poblaciones de Mastín de los Pirineos, Sabueso Español y Podenco Ibicenco son genéticamente menos homogéneas que el resto de las razas, es decir, existe más diferenciación entre subpoblaciones de la misma raza que entre razas diferentes.

17.- Mediante el estudio de los F-estadísticos, también muestran un grado significativo de diferenciación génica intrarracial, además de las tres razas anteriormente mencionadas, las poblaciones de Gos d'Atura y Ca de Bestiar.

18.- La proporción de la variación génica atribuible a las diferencias raciales es tan sólo del 10% ( $F_{ST} = 0,099$ ), lo que apoya la hipótesis de que los caracteres enzimáticos y morfológicos evolucionan a tasas independientes, siendo la tasa de evolución morfológica muy superior a la de los loci génicos estructurales, que codifican para proteínas y enzimas solubles de la sangre. Las diferencias raciales en los loci proteicos se deben esencialmente a cambios de las frecuencias génicas, más que a sustituciones completas de genes.

19.- Aunque la variación génica interracial -distancia genética- sea pequeña comparada con la variación intrarracial -valor medio de las heterocigosidades de dos razas comparadas-, es importante recalcar que esa diferenciación es real (medida con el estadístico  $F_{ST}$ ) y generalmente muy significativa a nivel estadístico, con las

excepciones de los pares Gos d'Atura - Podenco Ibérico y Perdiguero de Burgos - Podenco Canario.

20.- Los valores de diferenciación génica  $F(ST)$  entre las razas caninas españolas, oscilan en un rango comprendido entre el 0,3% para el par Gos d'Atura - Podenco Ibérico y el 13,7% para el par Ca de Bestiar - Podenco Ibicenco. Sin embargo, es a partir del 1,2% de diferenciación génica (par Mastín de los Pirineos - Sabueso Español) que dichos valores muestran diferencias estadísticamente significativas entre las razas.

21.- El grado de diferenciación génica entre las subpoblaciones de las diferentes razas es de un 14,1%, aunque  $F(ST)$  toma un valor del 4% cuando calculamos el promedio de diferenciación entre subpoblaciones pertenecientes a la misma raza. Estos valores están en consonancia con los hallados en otros organismos (Chesser, 1983).

22.- Si dicho 14,1% es el total de diferenciación génica observable, podemos desglosar este porcentaje, a lo largo del tiempo evolutivo, de la siguiente manera. Se podría explicar el 48,9% de dicha diferenciación teniendo en cuenta sólo las diferencias existentes entre los llamados troncos ancestrales. La diferenciación que se produjo durante el proceso de formación de las razas explicaría un 21,28%, mientras que el 29,79% restante se explicaría por el proceso de división de las razas en subpoblaciones.

23.- Mediante el análisis jerárquico de Wright (1978), el valor máximo de diferenciación corresponde al nivel subpoblación - tronco ancestral (0,112). Asumiendo, de una manera hipotética, que este valor es el total de diferenciación génica que existe, el 69,64% se da entre el nivel razas respecto al nivel troncos ancestrales y el 30,36% restante, entre el nivel subpoblaciones respecto al nivel razas.

### C) RELACIONES FILOGENETICAS

24.- Las filogenias obtenidas mediante el análisis cuantitativo y cuantitativo de los datos morfológicos, confirman las clasificaciones realizadas hasta la fecha, a partir de estudios comparativos de morfología dental y craneal, históricos y de conducta, englobando a las distintas razas en sus hipotéticos troncos ancestrales.

25.- Los dendrogramas morfológicos muestran la existencia de dos grupos claramente diferenciados. Por una parte, las razas Sabueso Español, Perdiguero de Burgos, Mastín de los Pirineos y Mastín Español, los cuales descenderían de un hipotético antecesor común, y por otra, Podenco Ibicenco, Podenco Canario, Podenco Ibérico, Galgo Español, Ca de Bestiar y Gos d'Atura, que habrían tenido a su vez un antepasado común.

26.- Las distintas filogenias enzimáticas, resultantes de aplicar los métodos de Fitch y Margoliash, el análisis de cluster y el método de Wagner, son aproximadamente iguales, lo cual es indicativo de la estabilidad de la clasificación obtenida a partir de datos electroforéticos (genes neutros estructurales). Sin embargo, dicha filogenia difiere sustancialmente de la obtenida con datos morfológicos.

27.- En la filogenia enzimática, las razas que muestran menor congruencia con la clasificación morfológica son Ca de Bestiar, Podenco Canario y Perdiguero de Burgos, formando en el cladograma generado mediante el método de Wagner, un cluster bien definido y separado del resto de las razas.

28.- A nivel de troncos ancestrales, las filogenias enzimáticas obtenidas mediante métodos fenéticos y cladistas son idénticas, difiriendo de las obtenidas mediante datos morfológicos en que, en estas últimas, la relación existente

entre C.F.Inostranzewi y C.F.Intermedius es más intensa, formando los dos troncos su propio cluster.

29.- Existe un paralelismo evolutivo entre los caracteres morfológicos y enzimáticos, más congruente en las poblaciones que no se han visto sometidas a efectos prolongados de cuellos de botella.

30.- Se comprueba experimentalmente que los métodos propuestos por Nei y col., (1985) y por Mueller y Ayala (1982) para evaluar estadísticamente la fiabilidad de los puntos de divergencia y con ello la fiabilidad de la topología del fenograma resultante, no son apropiados para datos electroforéticos, cuando las poblaciones analizadas poseen identidades ( $I$ ) superiores a 0,950, es decir, cuando nos moviéramos en el rango taxonómico de raza.

31.- Los tiempos estimados de divergencia evolutiva entre los cuatro troncos ancestrales, han sido los siguientes:

(1 - 4): 30.000 años  
3 (1 - 4): 49.000 años  
2 (3 (1 - 4): 55.000 años

siendo:

- 1 C.F.Metris-Optimae
- 2 C.F.Intermedius
- 3 C.F.Inostranzewi
- 4 C.F.Leineri

Los resultados sugieren que las cuatro ramas se separaron independientemente unas de otras en un espacio de tiempo relativamente corto, durante el Paleolítico Medio, es decir, cuando el *Homo sapiens neanderthalensis* habitaba la Tierra.

**VII.- BIBLIOGRAFIA**

## VII.- BIBLIOGRAFIA

ALTARRIBA J., LAMUELA M. (1977) Perspectivas filogenéticas de la "Rasa Aragonesa". Su relación con otras razas ovinas españolas. Fundación "Enrique Coris Bruart". Tema Zootecnia. Zaragoza.

ALTARRIBA J., VALLEJO M., ZARAZAGA I. (1977) Situación filogenética de algunas razas bovinas coloradas: su relación con otras razas autóctonas españolas. An. Fac. Vet. Zaragoza, 11-12, 221-233.

ANDRESEN E., CHRISTENSEN K. (1977) Superoxide dismutase (EC 1.15.1.1) polymorphism in various breeds of dogs. Anim. Blood Grps biochem. Genet., 8, 27-28.

ANDREU X. (1984) El Gos d'Atura. Perro de Pastor Catalán. De Vecchi, Barcelona.

ANONIMO. (1982) Esquema del estudio sobre el perro Podenco Canario. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. pp. 257-262. Córdoba.

ANSAY M., HANSET R. (1972) Soluble glutamic oxalacetic transaminase (GOT) polymorphism in cattle. Anim. Blood Grps. biochem Genet., 3, 163-168.

ANTONIUS (1922). Citado por Tanabe y col. (1974) y por Simonsen V. (1976)

ARANA A. (1985) Marcadores genéticos electroforéticos en Oryctolagus cuniculus L.: caracterización y comparaciones genéticas del conejo silvestre con agrupaciones cunicolas explotadas en cautividad en España. Tesis Doctoral. Facultad de Veterinaria. Universidad de Zaragoza.

ARNOLD I.C.J., BOUW J. (1985) Biochemical variants in dogs. Anim. Blood Grps biochem. Genet., 16, S1, 54-55.

ARNOLD I.C.J., BOUW J. (1989) A new allele of glucose phosphate isomerase in dogs. Anim. Genet., 20, 2, 217-220.

AUPETIT R.Y. (1985) Analyse des relations phylogénétiques entre les races bovines françaises par le polymorphisme biochimique. Thèse de 3ème cycle. Université de Paris VII.

AVILA M.J. (1982) El Perro Pastor Catalán o Gos d'Atura. AVEPA, 2, 6, 5-10.

AVISE J.C. (1974) Systematic value of electrophoretic data. Syst. Zool., 23, 465-481.

AVISE J.C. (1983) Protein variation and Phylogenetic reconstruction. In: Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance. ed. G.S. Oxford., D. Rollinson, pp. 103-129. Academic Press, London and New York.

AYALA F.J. (1982a) Genetic variation in natural populations: problem of electrophoretically cryptic alleles. Proc. Nat. Acad. Sci., 79, 550-554.

AYALA F.J. (1982b) The genetic structure of species. In: Perspectives on evolution. ed. R. Milkman, pp. 60-82. Sinauer, Sunderland, Mass.

AYALA F.J. (1982c) Population and evolutionary genetics: a primer. Benjamin - Cummings, California.

AYALA F.J. (1984) Molecular polymorphism: How much is there and why is there so much? Developmental Genetics, 4, 379-391.

AYALA F.J., KIGER J.A.Jr. (1984) Modern Genetics, 2 nd. ed., Benjamin - Cummings, California.

BANKS E.M. (1967). Ecology and behavior of the wolf. Amer. Zool., 7, 2, 221-381.

BAUR E.W., SCHORR R.T. (1969) Genetic polymorphism of Tetrazolium Oxidase in dogs. Science, 166, 1524-1525.

BLIRUP-JENSEN S. (1976). Citado por Juneja y col. (1981a)

BORTOLOZZI J. (1983) Polimorfismo da albumina sérica em bovinos de raça Canchim. Rev. Ciênc. bioméd., 4, 1-6.

BOIVIN R. y col. (1983) Nuestro amigo el perro. Selecciones del Reader's Digest (Iberia), Madrid.

BRAEND M. (1966) Serum transferrins of dogs. Proceedings of the 10th European Conference on Animal Blood Groups and Biochemical Polymorphisms, 319-322.

BRAEND M., AUSTAD R. (1973) Polymorphism of red cell acid phosphatase in dogs. Anim. Blood Grps biochem. Genet., 4, 189-192.

BRAEND M., RØED K.H. (1987) Polymorphism of transferrin and esterase in Alaskan wolves: evidence of close molecular homology with the dog. Anim. Genet., 18, 2, 143-148.

BREWER G.J., SING C.F. (1970) An Introduction to Isozyme Techniques, Academic Press, London.

BUSH G.L., KITTO G.B. (1978) Application of genetics to insect systematics and analysis of species differences. In: Biosystematics in Agriculture, 6, 89-118. Romberger, J.A., Ed., Montclair, N.J., Allanheld, Osmun.

CAMIN J.H., SOKAL R.R. (1965) A method for deducing branching sequences in phylogeny. Evolution, 19, 311-326.

CARDONA A. (1982) El perro Bardino o Majorero. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas, pp. 83-110. Córdoba.

CAVALLI-SFORZA L.L., EDWARDS W.F. (1967) Phylogenetic analysis models and estimation procedures. Amer. J. Hum. Genet., 19, 3, 233-257.

CHESSER R.K. (1983) Genetic Variability Within and Among Populations of the Black-Tailed Prairie Dog. Evolution, 37, 2, 320-331.

CHIARELLI A.B. (1975) The Chromosomes of the Canidae. In: The Wild Canids. Their Systematics, Behavioral, Ecology and Evolution. ed. M.W. Fox, pp. 40-53. Van Nostrand Reinhold Co, N.Y.

CHRISTENSEN K., ARNBJERG J., ANDRESEN E. (1985) Polymorphism of serum albumin in dog breeds and its relation to weight and leg length. Hereditas, 102, 219-223.

CLARK P., RYAN G.E., CZUPPON A.B. (1975) Biochemical genetic markers in the family Canidae. Aust. J. Zool., 23, 411-417.

CLUTTON-BROCK J., CORBET G.B., HILLS M. (1976) A review of the family Canidae, with a classification by numerical methods. Bulletin British Museum (Natural History), Zoology, 29, 3, 119-199.

CLUTTON-BROCK J. (1984) Dog. In: Evolution of domesticated animals. pp. 198-211. ed. I.L.Mason, Longman, London and New York.

COON C.S. (1965). Citado por Nei M. (1987)

DAVIS S.J.M., VALLA F.R. (1978) Evidence for domestication of the dog 12,000 years ago in the Natufian of Israel. Nature, 276, 608-610.

DAY M.E., KRAAY G.J., STEVENS C. (1971) Polymorphism of canine serum albumin. Anim. Blood Grps biochem. Genet., 2, 195-199.

DELALIX A.M. (1986) Los Perros Españoles. De Vecchi, Barcelona.

DHYAN J., BOUW J. (1983) Biochemical variants in dogs. The Veterinary Quarterly, 5, 32-40.

DOBZHANSKY T. (1955) A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 20, 1-15.

EDWARDS A.W.F. (1971) Distances between populations on the basis of gene frequencies. Biometrics, 27, 873-881.

EJIMA H., KUROKAWA K., IKEMOTO S. (1986) Phenotype and Gene Frequencies of Red Blood Cell Groups in Dogs of Various Breeds Reared in Japan. Jon. J. Vet. Sci., 48, 2, 363-368.

ELLIOT O., WONG M. (1972) Acid phosphatase, handy enzyme that separates the dog from the wolf. Acta biol. med. germ., 28, 957-962.

ESQUIRO L. (1982) El Mastín Español. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. pp.123-141. Córdoba.

FALCONER D.S. (1981) Introduction to Quantitative Genetics. 2 nd. ed., Longman, London and New York.

FARRIS J.S. (1970) Methods for computing Wagner trees. Syst. Zool., 26, 83-92.

FARRIS J.S. (1972) Estimating phylogenetic trees from distance matrices. Am. Nat., 106, 645-668.

FARRIS J.S. (1981) Distance data in phylogenetic analysis. In: Advances in Cladistics: Proceedings of the first Meeting of the Willie Henning Society, ed. V.A. Funk, D.R. Brooks, pp. 3-23. N.Y. Bot.Garden.

FERRELL R.E., MORIZOT D.C., HORN J., CARLEY C.J. (1980) Biochemical markers in a species endangered by introgression: the Red Wolf. Biochem. Genet., 18, 39-49.

FELSENSTEIN J. (1979) The number of evolutionary trees. Syst.Zool., 27, 27-33.

FELSENSTEIN J. (1984) Distance methods for inferring phylogenies: a justification. Evolution, 38, 1, 16-24.

FELSENSTEIN J. (1986) PHYLIP: Phylogeny Inference Package/ version 2.9. University of Washington.

FIENNES R., FIENNES A. (1968). Citado por Robinson R. (1984)

FISHER R.A., PUTT W., HACKEL E. (1976) An investigation of the products of 53 gene loci in three species of wild Canidae: *Canis lupus*, *Canis latrans* and *Canis familiaris*. Biochem. Genet., 14, 963-974.

FITCH W.M., MARGOLIASH E. (1967) Construction of phylogenetic trees. Science, 155, 279-284.

FOLTZ D.W., HOOGLAND J.L. (1983) Genetic Evidence of Outbreeding in the Black-Tailed Prairie Dog (*Cynomys ludovicianus*). Evolution, 37, 2, 273-281.

FONTDEVILA A. (1987) Taxonomía y Especiación. En: Genética en Acuicultura. ed. J. Espinosa de los Monteros y U. Labarta. pp. 77-130. CAICYT-FEUGA, Madrid.

FOX M.W. (1971). Citado por Clutton-Brock J. (1984)

FRANE J., JENNICH R., SAMPSON P. (1985) P4M Factor Analysis. In: BMDP, Statistical Software, ed. W.J. Dixon, University of California Press.

FUTUYAMA D.J. (1986) Evolutionary Biology. 2 nd. ed., Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

GAHNE B., JUNEJA R.K., GROLMUS J. (1977) Horizontal polyacrylamide gradient gel electrophoresis for the simultaneous phenotyping of transferrin, post-transferrin, albumin and post-albumin in the blood plasma of cattle. Anim. Blood Grps biochem. Genet., 8, 127-137.

GAHNE B., JUNEJA R.K. (1978) Polymorphic post-albumin of cattle and horse plasma identified as vitamin D binding protein (Gc protein). Anim. Blood Grps biochem. Genet., 9, 37-40.

GARCIA J.V., FLORES A.J., ARANDA R.J. (1982) Contribución al estudio de algunos caracteres fanerópticos y zoométricos del perro Podenco ibérico andaluz malagueño. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. pp. 273-278. Córdoba.

GELLA F.J., PEGUEROLES F., CUSSO R. (1979) Técnicas de separación de leucocitos. Sangre, 24, 5, 579-592.

GIBLETT E.R. y col. (1959). Citados por Piedrafita J. (1984)

GITTLEMAN J.L. (1986) Carnivore brain size, behavioral ecology, and phylogeny. J.Mammal., 67, 1, 23-36.

GOMEZ TOLDRA S. (1985) Los Perros. Gran Enciclopedia Canina. Planeta - De Agostini, Barcelona.

GONDREXON A., BROWNE I. (1982) Guia de los perros del mundo. Omega, Barcelona.

GONZALEZ P., TUÑON M.J., VALLEJO M. (1987) Genetic relationships between seven Spanish native breeds of cattle. Anim. Genet., 18, 3, 249-256.

GOODMAN M. y col. (1971). Citados por Plomin y col. (1980)

GREGORIUS H.R., ROBERDS J.H. (1986) Measurement of genetical differentiation among subpopulations. Theor. Appl. Genet., 71, 826-834.

GUASP A. (1982) Pastor Mallorquin o Ca de Bestiar. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. pp. 45-51. Córdoba.

GUERIN G. (1980) Le polymorphisme biochimique et l'analyse des relations génétiques entre races. Bull. Tech. Info., 351-352, 437-446.

SYLLENSTEN U., RYMAN N., REUTERWALL C., DRATCH P. (1983) Genetic differentiation in four european subspecies of Red Deer (*Cervus Elaphus L.*). Heredity, 51, 3, 561-580.

HALL R.L. (1978). Citado por Robinson R. (1984)

HALL R.L., SHARP H.S. (1978). Citados por Clutton-Brock J. (1984)

HARRIS H., HOPKINSON D.A. (1976) Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. North Holland Publ. Co., Amsterdam.

HASHIMOTO Y., YAMAKAWA T., TANABE Y. (1984) Further studies on the red cell glycolipids of various breeds of dogs. A possible assumption about the origin of Japanese dogs. J.Biochem., 96, 1777-1782.

HEDGES S.B. (1986) An electrophoretic analysis of holarctic hylid frog evolution. Syst. Zool., 35, 1, 1-21.

HEDRICK P.W. (1971) A new approach to measuring genetic similarity. Evolution, 25, 276-280.

HEDRICK P.W. (1985) Genetics of Populations. Jones and Bartlett Publishers, Boston.

HILL W.G. (1982) Predictions of response to artificial selection from new mutations. Genet. Res., 40, 255-278.

JUNEJA R.K., CHRISTENSEN K., ANDRESEN E., GAHNE B. (1981a) Frequencies of transferrin types in various breeds of domestic dogs. Anim. Blood Grps biochem. Genet., 12, 79-88.

JUNEJA R.K., REETZ I., CHRISTENSEN K., GAHNE B., ANDRESEN E. (1981b) Two-dimensional gel electrophoresis of dog plasma proteins: Genetic polymorphism of an  $\alpha_1$ -protease inhibitor and another postalbumin. Hereditas, 95, 225-233.

JUNEJA R.K., GAHNE B., STRATIL A. (1987a) Polymorphic plasma postalbumins of some domestic animals (pig P02, horse Xk and dog Pa proteins) identified as homologous to human plasma  $\alpha_1$ B-glycoprotein. Anim. Genet., 18, 2, 119-124.

JUNEJA R.K., GAHNE B. (1987b) Simultaneous phenotyping of pig plasma  $\alpha$ -protease inhibitors (PI1, P01A, P01B, PI2) and four other proteins (P02, TF, CP, HPX) by a simple method of 2D horizontal electrophoresis. Anim. Genet., 18, 3, 197-211.

JUNEJA R.K., ARNOLD I.C.J., GAHNE B., BOUW J. (1987c) Parentage testing of dogs using variants of blood proteins: description of five new plasma protein polymorphisms. Anim. Genet., 18, 4, 297-310.

KIMURA M. (1983) The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.

KING M.C., WILSON A.C. (1975) Evolution at two levels in Humans and Chimpanzees. Science, 188, 107-115.

KLAUW J.M.van der., BOUW J. (1980) Biochemical variants in dogs. Anim. Blood Grps biochem. Genet., 11, S1, 62.

KNAPP K.K., HUNTER R.L. (1975) Serum Proteins of the Beagle Dog: A Two-Dimensional Electrophoretic Study. Am. J. Vet. Res., 36, 2, 193-195.

KOBAYASHI R., MIYAKAWA H., TANABE Y., HASHIMOTO Y., OTA K., FARUQUE M.O. (1987) Blood protein polymorphism in the Bangladesh native dogs. Genetic studies on breed differentiation of the native domestic animals in Bangladesh, 2, 93-103.

KORNER A., DEBRO J.R. (1956) Solubility of albumin in alcohol after precipitation by trichloroacetic acid: a simplified procedure for separation of albumin. Nature, 178, 1067.

LEONE C.A., ANTHONY R.L. (1966) Serum esterases among registered breeds of dogs as revealed by immunoelectrophoretic comparisons. Comp. Biochem. Physiol., 18, 359-368.

LEVENE H. (1949) On a matching problem arising in genetics. Ann. Math. Stat., 20, 91-94.

LEWONTIN R.C., HUBBY J.L. (1966) A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics, 54, 595-609.

LEWONTIN R.C. (1979) La base genética de la evolución. Omega, Barcelona.

LI W.H. (1980) A simple method for constructing phylogenetic trees from distance matrices. Proc. Natl. Acad. Sci., 77, 29-32.

LOS W.R.T., DOES J.A.van der., MEERA KHAN P. (1973) Red cell and white cell enzyme polymorphisms in dogs. Tissue Antigens, 3, 165-166.

MALO R. (1982) El Mastín del Pirineo. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. pp. 161-172. Córdoba.

MANSENCAL G. (1985). Citado por Gómez Toldrà S. (1985)

MARKERT C.L., MOLLER F. (1959) Multiple forms of enzymes: Tissue, ontogenetic and species specific patterns. Proc. Nat. Acad. Sci., 45, 753-763.

MATTHEW W.D. (1930). Citado por Robinson R. (1984)

MAZA J.L. (1982) Problemática actual del Podenco Ibicenco. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. pp. 227-235. Córdoba.

McDERMID E.M., AGAR N.S., CHAI C.K. (1975) Electrophoretic variation of red cell enzyme systems in farm animals. Anim. Blood Grps biochem. Genet., 6, 127-174.

MEERA KHAN P., LOS W.R.T., DOES J.A.van der., EPSTEIN R.B. (1973) Isoenzyme markers in dog blood cells. Transplantation, 15, 6, 624-628.

MGHENI M., CHRISTENSEN K., ANDRESEN E. (1979) Albumin polymorphism in domestic dog breeds. Hereditas, 91, 307-308.

MIJAN A. (1982) Sabueso Español. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. pp. 345-353. Córdoba.

MORA J. (1982) Aproximación al Podenco Ibicenco. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. pp. 243-256. Córdoba.

MUELLER L.D., AYALA F.J. (1982) Estimation and interpretation of genetic distance in empirical studies. Genet. Res. Camb., 40, 127-137.

MULLER H.J. (1950) Our load of mutations. Amer. J. Hum. Genet., 2, 111-176.

MÜLLER S., SPADIUT U., SCHLEGER W. (1987) Genetic marker in Austrian dogs. Anim. Genet., 18, S1, 65.

MUÑOZ SECA (1970). Citado por García y col. (1982)

NAIK S.N., ANDERSON D.E., JARDINE J.H., CLIFFORD D.H. (1971) Glucose-6-phosphate dehydrogenase deficiency, haptoglobin and hemoglobin variants in dogs. Anim. Blood Grps biochem. Genet., 2, 89-94.

NEI M. (1972) Genetic distance between populations. Amer. Nat., 106, 283-292.

NEI M., ROYCHOURDURY A.K. (1974) Genetic variation within and between the three major races of man, Caucasoids, Negroids and Mongoloids. Amer. J. Hum. Genet., 26, 421-443.

NEI M. (1977) F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. Ann. Hum. Genet., 41, 225-233.

NEI M. (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics, 89, 583-590.

NEI M. (1981) Genetic distance and molecular taxonomy. In: Problems in General Genetics. Proc. XIV Int. Congr. Genet., 2, pp.7-22. ed. Y.P. Altukhov, MIR Publishers, Moscow.

- NEI M., TAJIMA F. (1981) DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases. Genetics, 97, 145-163.
- NEI M., ROYCHOWDHURY A.K. (1982) Genetic Relationship and Evolution of Human Races. Evol. Biol., 14, 1-59.
- NEI M., TAJIMA F., TATENO Y. (1983) Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data. J. Mol. Evol., 19, 153-170.
- NEI M., STEPHENS J.C., SAITOU N. (1985) Methods for Computing the Standard Errors of Branching Points in an Evolutionary Tree and Their Application to Molecular Data from Humans and Apes. Mol. Biol. Evol., 2, 1, 66-85.
- NEI M. (1987) Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press, New York.
- NEVO E. (1983) Adaptive significance of protein variation. In: Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance. ed. G.S. Oxford., D. Rollinson, pp. 239-282. Academic Press, London and New York.
- NICHOLS E.A., CHAPMAN V.M., RUDDLE F.H. (1973) Polymorphism and linkage for Mannosephosphate isomerase in Mus musculus. Biochem. Genet., 8, 47-53.
- OLSEN S.J., OLSEN J.W. (1977) The Chinese wolf, ancestor of New World dogs. Science, 197, 533-535.
- ORDAS J.B., SAN PRIMITIVO F. (1986) Genetics variations in blood proteins within and between Spanish dairy sheep breeds. Anim. Genet., 17, 3, 255-266.
- OROZCO F. (1985) Algunas ideas sobre el concepto de raza en animales domésticos. Publicaciones del INIA. Madrid.
- PENEDO M.C.T., FOWLER M.E., BOWLING A.T., ANDERSON D.L., GORDON L. (1988) Genetic variation in the blood of llamas, Llama glama, and alpacas, Llama pacos. Anim. Genet., 19, 3, 267-276.
- PETERS J.A. (1969) Canine breed ancestry. J. Amer. Vet. Med. Assoc., 155, 4, 621-624.
- PIEDRAFITA J. (1984) Aportaciones al estudio de los marcadores genéticos en razas vacunas en España. Polimorfismos bioquímicos y producción lechera en vacuno frisón. Tesis Doctoral. Facultad de Veterinaria. Universidad de Zaragoza.
- PLOMIN R., De FRIES J.C., Mc CLEARN G.E. (1980) Genética de la Conducta. Alianza Editorial, Madrid.
- PRAGER E.M., WILSON A.C. (1976) Congruency of phylogenies derived from different proteins. A molecular analysis of the phylogenetic position of cracid birds. J. Mol. Evol., 9, 45-57.
- PRAGER E.M., WILSON A.C. (1978) Construction of phylogenetic trees for proteins and nucleic acids: Empirical evaluation of alternative matrix methods. J. Mol. Evol., 11, 129-142.

PRAKASH S., LEWONTIN R.C., HUBBY J.L. (1969) A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics, 61, 841-858.

PREVOSTI A. (1974) La distancia genética entre poblaciones. Miscellanea Alcobé, 109-118.

PUGNETTI G. (1981) Guia de Perros. Grijalbo, Barcelona.

RAMSHAW J.A.M., COYNE J.A., LEWONTIN R.C. (1979) The sensitivity of gel electrophoresis as a detector of genetic variation. Genetics, 93, 1019-1037.

RANDI E., APOLLONIO M., TOSO S. (1986) Electrophoretic polymorphism of erythrocyte leucine aminopeptidase in the wild boar, Sus scrofa. Anim. Genet., 17, 359-362.

REETZ I., SCHNEIDER P. (1977) New aspects on the serum transferrin system of dogs. Anim. Blood Grps biochem. Genet., 8, 28.

REETZ I., GELDERMANN H., KIEL S. (1980) Biochemical polymorphisms in German dog breeds. Anim. Blood Grps biochem. Genet., 11, (S1), 61-62.

REETZ I. (1981) Zur Frage der Elternschaftskontrolle bei deutschen Hunderassen. Dtsch. tierärztl. Wschr., 88, 5-8.

RICHKIND K.E., RICHKIND M. (1978) Polymorphism at the glucosephosphate isomerase locus in the dog. J. Hered., 69, 141-142.

RIEGER R., MICHAELIS A., GREEN M.M. (1982) Diccionario de Genética y Citoogenética Clásica y Molecular. Alhambra, Madrid.

ROBINSON R. (1984) Genética para criadores de perros. Bellaterra, Barcelona.

RODERO A., GARZON A., LLANES D., ZARAZAGA I., VALLEJO M., MONGE E. (1982) Genetic distances between Spanish sheep breeds. Archivos de Zootecnia, 31, 119, 97-108.

ROGERS J.S. (1972) Measures of genetic similarity and genetic distance. Studies in Genetics, Univ. Texas.Publ., 7213, 145-153.

ROGERS J.S. (1986) Deriving phylogenetic trees from allele frequencies: a comparison of nine genetic distances. Syst. Zool., 35, 3, 297-310..

SAISON R. (1973) Red Cell Peptidase Polymorphism in Pigs, Cattle, Dogs and Mink. Vox Sang., 25, 173-181.

SALAMANCA D. (1982) Galgo Español. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. pp. 283-317. Córdoba.

SANCHEZ A. (1986) Relaciones filogenéticas en los clusters Buzzatii y Martensis (grupo Repleta) de Drosophila. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Barcelona. Bellaterra. Barcelona.

SANZ TIMON J.M. (1982a) El Perro Sabueso en España. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. pp.333-338. Córdoba.

- SANZ TIMON J.M. (1982b) El Perro Perdiguero Burgalés. I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. pp.359-379. Córdoba.
- SARICH V.M. (1977) Rates, sample sizes and the neutrality hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. Nature, 265, 24-28.
- SCHNEIDER-LEYER E. (1965). Citado por Avila M.J. (1982) y por García y col. (1982)
- SCOTT J.P. (1968) Evolution and Domestication of the Dog. Evol. Biol., 2, 243-275.
- SEGER J., LUCOTTE G. (1981) La pratique de l'électrophorèse appliquée à la détection des polymorphismes humains. Masson, Paris.
- SELANDER R.K. (1982) Philogeny. In: Perspectives on evolution. ed. R. Milkman, pp.32-59. Sinauer, Sunderland. Mass.
- SHAUGHNESSY P.D., NEWSOME A.E., CORBETT L.K. (1975) An electrophoretic comparison of three blood proteins in dingoes and domestic dogs. Australian Mammalogy, 1, 355-359.
- SHAW C.R. (1970) How many genes evolve?. Biochem. Genet., 4, 275-283.
- SHIFRINE M., STORMONT C. (1973) Hemoglobins, haptoglobins and transferrins in beagles. Lab. Anim. Sci., 23, 704-706.
- SIMONSEN V. (1976) Electrophoretic studies on the blood proteins of domestic dogs and other Canidae. Hereditas, 82, 7-18.
- SMITHIES O. (1955) Zone electrophoresis in starch gels: group variations in the serum proteins of normal adults. Biochem. J., 61, 629.
- SNEATH P.H.A., SOKAL R.R. (1973) Numerical Taxonomy. W.H. Freeman, San Francisco.
- SOKAL R.R., ROHLF F.J. (1969) Biometry. W.H. Freeman, San Francisco.
- SOKAL R.R. (1985) The continuing search for order. Amer. Nat., 126, 6, 729-749.
- SOTILLO J.L., SERRANO V. (1985) Producción Animal. I- Etnología Zootecnia. Tebas-Flores, Madrid.
- STAINS H.J. (1975) Distribution and Taxonomy of the Canidae. In: The Wild Canids. Their Systematics, Behavioral, Ecology and Evolution, ed. M.W. Fox, pp. 3-26. Van Nostrand Reinhold Co, N.Y.
- STEVENS R.W.C., TOWNSLEY M.E. (1970) Canine serum transferrins. J. Hered., 61, 71-73.
- STRAHLER A.N. (1977) Geografía Física. Omega, Barcelona.
- STRICKBERGER M.W. (1985) Genetics. 3 rd. ed., Macmillan Publishing Company, N.Y.
- STUDER (1901). Citado por Tanabe y col. (1974) y por Simonsen V. (1976)
- SUGIURA S., TANABE Y., OTA K. (1977) Genetic polymorphism of eserine resistant esterases in canine plasma. Anim. Blood. Grps. biochem Genet., 8, 121-126.

SWOFFORD D.L. (1981) On the utility of the distance Wagner procedure. In: Advances in Cladistics: Proceedings of the first Meeting of the Willie Henning Society, ed. V.A. Funk, D.R. Brooks, pp. 25-43. N.Y. Bot.Garden.

SWOFFORD D.L., SELANDER R.B. (1981) BIOSYS-1: A Fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. J.Hered., 72, 281-283.

TANABE Y., SUGIURA S., ASANOMA M., OTA K. (1974) Genetic polymorphism of leucine aminopeptidase in canine plasma. Anim. Blood. Grps. biochem Genet., 5, 225-230.

TANABE Y., OMI T., OTA K. (1977) Genetic variants of glucose phosphate isomerase (E.C. 5.3.1.9) in canine erythrocytes. Anim. Blood. Grps. biochem Genet., 8, 191-195.

TANABE Y., OMI T., OTA K. (1978) Genetic variants of hemoglobin in canine erythrocytes. Anim. Blood. Grps. biochem Genet., 9, 79-83.

TANABE Y. (1980, 1984). Citado por Kobayashi y col. (1987)

THORPE J.P. (1982) The molecular clock hypothesis: Biochemical evolution, genetic differentiation and systematics. Ann. Rev. Ecol. Syst., 13, 139-168.

THORPE J.P. (1983) Enzyme Variation, Genetic Distance and Evolutionary Divergence in Relation to Levels of Taxonomic Separation. In: Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance, ed. G.S. Oxford, D. Rollinson, pp.131-152. Academic Press, London and New York.

TURÓN M.J., GONZALEZ P., VALLEJO M. (1987) Erythrocyte potassium polymorphism in 14 Spanish goat breeds. Anim. Genet., 18, 4, 371-375.

TURÓN M.J., GONZALEZ P., VALLEJO M. (1989) Genetic relationships between 14 native Spanish breeds of goat. Anim. Genet., 20, 2, 205-212.

VALDEZ M., KASSEM I., LAMOTTE M. (1988) La variation géographique du polymorphisme enzymatique dans les populations de Cepaea nemoralis des Pyrénées françaises. Génét. Sélect. Evol., 20, 4, 441-460.

VALLEJO M., ZARAZAGA I., SIERRA I. (1979) Clasificación etnológica de ovinos españoles. I.- Elaboración genética - taxonómica en siete ecotipos de la Rasa Aragonesa. IV Jornadas Científicas de la Sociedad Española de Ovinotecnia, pp. 63-76. Zaragoza.

VIENNE D., DAMERVAL C. (1985) Distances calculées à partir de marqueurs moléculaires. In: Les distances génétiques. Estimations et applications, ed. M. Lefort - Buson; D. de Vienne, pp.39-57, INRA, Paris.

VILLEMONTE M. y col. (1970) Le grand livre du chien. Edito-Service, Genève.

VRIESENDORP H.M. (1972) The occurrence of dog histocompatibility antigens in other Canidae. Gene Phaenen., 15, 73-78.

VRIESENDORP H.M. y col. (1973) Joint Report of 1 st International Workshop on Canine Immunogenetics. Tissue Antigens, 3, 145-172.

VRIESENDORP H.M. y col. (1974) Immunogenetic markers in canine paternity cases. J. Small. Anim. Pract., 15, 693-699.

VRIESENDORP H.M. y col. (1976) Joint Report of the Second International Workshop on Canine Immunogenetics. Transplant. Proc., 2, 289-314.

WATANABE T., HAYASHI Y., OGASAWARA N., TOMITA T. (1985a) Polymorphism of mitochondrial DNA in pigs based on restriction endonuclease cleavage patterns. Biochem. Genet., 23, 105-113.

WATANABE T., HAYASHI Y., SEMBA R., OGASAWARA N. (1985b) Bovine mitochondrial DNA polymorphism in restriction endonuclease cleavage patterns and the location of the polymorphic sites. Biochem. Genet., 23, 947-957.

WATANABE T., HAYASHI Y., KIMURA J., YASUDA Y., SAITOU N., TOMITA T., OGASAWARA N. (1986) Pig mitochondrial DNA: polymorphism, restriction map orientation, and sequence data. Biochem. Genet., 24, 385-396.

WAYNE R.K. (1986) Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change. Evolution, 40, 2, 243-261.

WAYNE R.K., O'BRIEN S.J. (1987) Allozyme divergence within the Canidae. Syst. Zool., 36, 4, 339-355.

WEIDEN P., STORB R., KOLB H.J., GRAHAM T., ANDERSON J., GIBLETT E. (1974) Genetic variation of red blood cell enzymes in the dog. Transplantation, 17, 1, 115-120.

WEIR B.S., COCKERHAM C.C. (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. Evolution, 38, 6, 1358-1370.

WONG M., ELLIOT O., BIAS W., SCOTT J.P., LEVINSOHN J., BUSH R. (1974) Phosphoglucomutase polymorphism in the family Canidae. Acta biol. med. germ., 32, 307-310.

WRIGHT S. (1965) The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. Evolution, 19, 395-420.

WRIGHT S. (1978) Evolution and the Genetics of Populations. Vol.4, Chicago University, Chicago Press.

YOSHIDA H., IKEMOTO S. (1986) Polymorphisms of the Hp and Gc Proteins in Mongrel Dog Sera Detected by Micro Two-dimentional Polyacrylamide Gel Electrophoresis. Jpn. J. Zootech. Sci., 57, 11, 873-876.

ZAPATA C. (1987) La variabilidad genética de las poblaciones. En: Genética en Acuicultura. ed. J. Espinosa de los Monteros y U. Labarta. pp. 33-57. CAICYT-FEUGA, Madrid.

ZARAGOZA P. (1984) Polimorfismos bioquímicos sanguíneos en conejos (*Oryctolagus cuniculus* L.) explotados en España: estudios electroforéticos y poblacionales. Tesis Doctoral. Facultad de Veterinaria. Universidad de Zaragoza.

ZARAZAGA I., ALTARRIBA J., AMORENA B., ARRUGA M.V., LAMUELA M., LASIERRA J.M., MONGE E., PIEDRAFITTA J., VALLEJO M., ZARAGOZA M.P. (1984) Aspectos genéticos en ganaderías de lidia. En: Estudios sobre el Toro de Lidia, ed. I. Zarazaga. pp. 87-102. Unión de Criadores de Toro de Lidia, Madrid.

ZEUNER F.E. (1963). Citado por Robinson R. (1984)

ZUTPHEN L.F.M.van., LAGERWERF A., BOUW J., BIEMAN M.G.C.W.den. (1981) Biochemical polymorphism in the rat: genetics of three electrophoretic variants and characterization of inbred strains. Biochem. Genet., 19, 173-176.

**VIII.- APENDICE**

**Tabla III.4.- Localización geográfica de los individuos,  
reseñada por razas**

**1. GOS D'ATURA (GA1)**

<u>Muestras</u>	<u>Localidad</u>	<u>Provincia</u>
3	Bellaterra	Barcelona
4	Preixens	Lleida
4	Pradell	Lleida
1	Agramunt	Lleida
1	Puigvert d'Agramunt	Lleida
1	La Guingueta	Lleida
2	Barcelona	Barcelona
4	Llesui	Lleida
3	Saurí	Lleida
3	Altrón	Lleida
1	Rialp	Lleida
1	Castellvíny	Lleida
1	Casibrós	Lleida
1	Farrera	Lleida
1	Vilamur	Lleida
2	Valldoreix	Barcelona
17	Sta. Coloma Queralt	Tarragona
5	Martorell	Barcelona
4	Vilalleons	Barcelona
1	Saus	Girona
4	Esterri de Cardós	Lleida
7	Aynet de Cardós	Lleida
6	Alins	Lleida
2	Area	Lleida
1	Tirvia	Lleida
5	Torre de Capdella	Lleida
6	Crespià	Girona
2	Masquefa	Barcelona

**2. MASTIN DEL PIRINÉO (MP2)**

<u>Muestras</u>	<u>Localidad</u>	<u>Provincia</u>
2	Agramunt	Lleida
1	Puigvert d'Agramunt	Lleida
1	València d'Aneu	Lleida
1	Espot	Lleida
2	Vilalleons	Barcelona
2	Huesca	Huesca
20	San Mateo de Gállego	Zaragoza
1	Torre de Capdella	Lleida
1	Moià	Barcelona
4	L'Estany	Barcelona
9	Benabarre	Huesca

**Tabla III.4.- Continuación**

1	Anglesola	Lleida
9	Galapagar	Madrid
1	Martorelles	Barcelona

**3. MASTIN ESPAÑOL (ME3)**

<u>Muestras</u>	<u>Localidad</u>	<u>Provincia</u>
2	Agramunt	Lleida
3	Viladecans	Barcelona
1	Vallvidrera	Barcelona
5	Premià de Dalt	Barcelona
6	El Escorial	Madrid
4	Galapagar	Madrid
14	Madrid	Madrid
9	Prat de Llobregat	Barcelona
1	Martorell	Barcelona

**4. PERDIGUERO DE BURGOS (PB4)**

<u>Muestras</u>	<u>Localidad</u>	<u>Provincia</u>
7	Centelles	Barcelona
4	Vilassar de Mar	Barcelona
1	Seva	Barcelona
1	Tarradell	Barcelona
1	Sant Bartomeu del Grau	Barcelona
1	Tona	Barcelona
2	La Garriga	Barcelona
1	Sant Pere Vilamajor	Barcelona
1	Sant Antoni Vilamajor	Barcelona
4	Borges Blanques	Lleida
3	Roselló	Lleida
1	Tamarite de Litera	Huesca
1	Zaidín	Huesca
1	Linyola	Lleida
2	Castellserà	Lleida
1	Golmés	Lleida
1	Miralcamp	Lleida
2	Palau d'Anglesola	Lleida
1	Bellvis	Lleida
3	Sort	Lleida
1	L'Ampolla	Tarragona
1	Tarragona	Tarragona
1	Deltebre	Tarragona

**Tabla III.4.- Continuación**

**5. GALGO ESPAÑOL (GE5)**

<u>Muestras</u>	<u>Localidad</u>	<u>Provincia</u>
1	Lleida	Lleida
1	El Figaró	Barcelona
2	Sta. Coloma Queralt	Tarragona
4	Saus	Girona
1	Madrid	Madrid
9	Cuéllar	Segovia
5	Masquefa	Barcelona
1	Tàrrega	Lleida
5	Massalcoreig	Lleida
2	Maials	Lleida

**6. SABUESO ESPAÑOL (SE6)**

<u>Muestras</u>	<u>Localidad</u>	<u>Provincia</u>
1	Butsenit	Lleida
6	Aiguafreda	Barcelona
3	Sant Boi	Barcelona
17	Sort	Lleida
5	Viladrau	Girona
7	Pamplona	Navarra
3	Sant Pere de Torelló	Barcelona
3	Tàrrega	Lleida
8	Santander	Santander

**7. CA DE BESTIAR (CB7)**

<u>Muestras</u>	<u>Localidad</u>	<u>Provincia</u>
3	Marratxí	Baleares
20	Mallorca	Baleares
2	Campos	Baleares
1	Leubi	Baleares
10	Palma	Baleares
1	Son Sardina	Baleares
2	Calvià	Baleares
4	Andraitx	Baleares
3	Algaida	Baleares

**8. PODENCO IBICENCO (PE8)**

<u>Muestras</u>	<u>Localidad</u>	<u>Provincia</u>
3	Puigvert d'Agramunt	Lleida
11	Agramunt	Lleida
7	Montclar	Lleida
1	Pradell	Lleida
4	Mafet	Lleida
5	Butsenit	Lleida

Tabla III.4.- Continuación

14	S'Avall	Baleares
3	Felanitx	Baleares
13	Palma	Baleares
1	Castelldefels	Barcelona
3	Sta.Coloma Queralt	Tarragona
1	Castellserà	Lleida
1	Palau d'Anglesola	Lleida
3	Sort	Lleida
2	Maials	Lleida

9. PODENCO CANARIO (PC9)

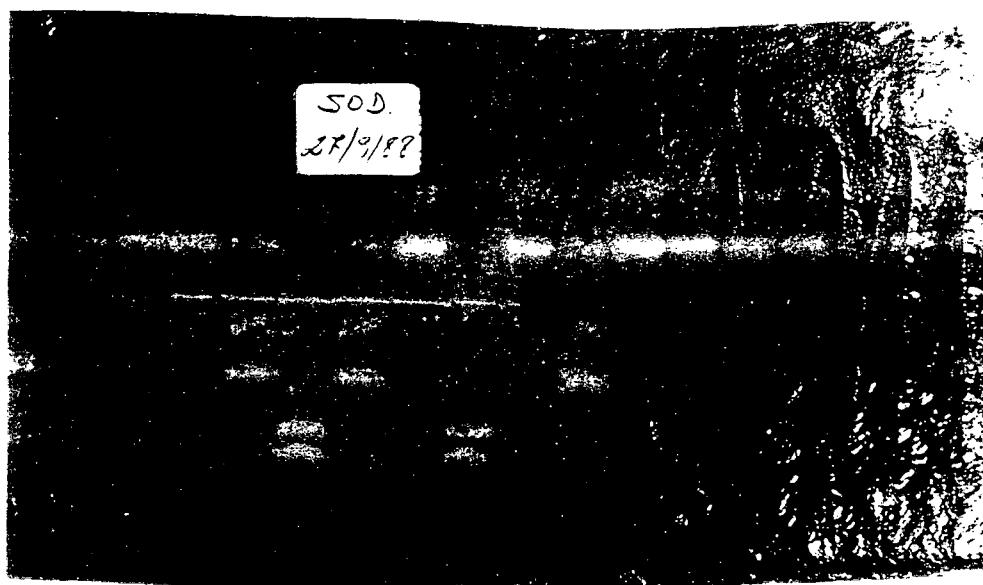
<u>Muestras</u>	<u>Localidad</u>	<u>Provincia</u>
15	Tenerife	Sta.Cruz de Tenerife

10. PODENCO IBERICO (PI10)

<u>Muestras</u>	<u>Localidad</u>	<u>Provincia</u>
2	Agramunt	Lleida
1	Preixens	Lleida
2	Pradell	Lleida
2	Mafet	Lleida
2	Cáceres	Cáceres
1	Teruel	Teruel
2	Butsenit	Lleida
2	Sta.Coloma Queralt	Tarragona
1	Pamplona	Navarra
13	Maials	Lleida
4	Artesa de Lleida	Lleida

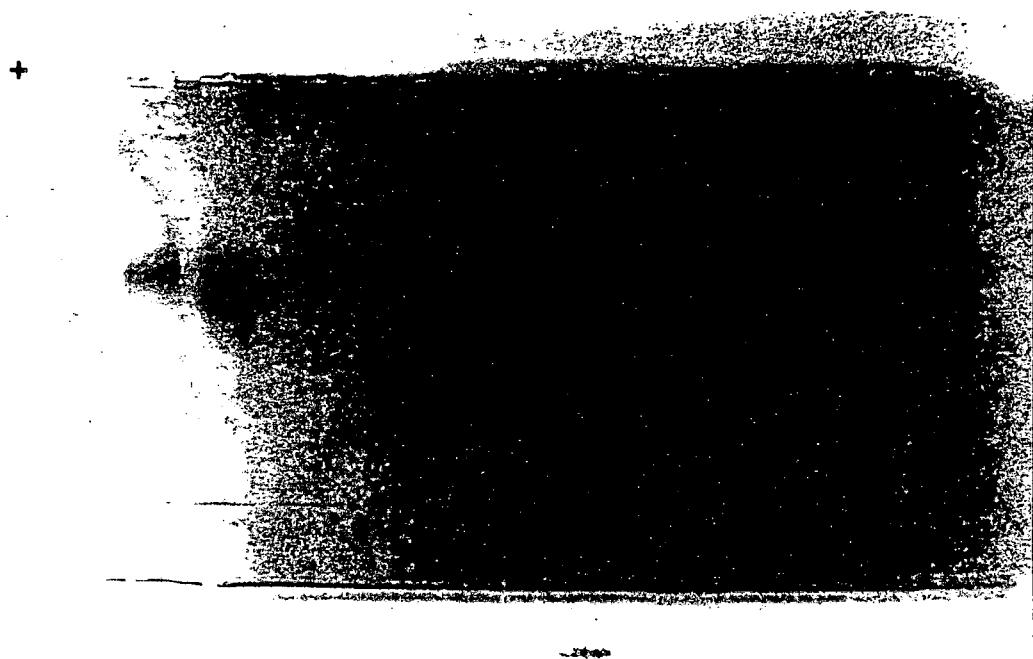
Figura IV.1.- Patrones de movilidad electroforética de los 11 sistemas polimórficos analizados

Figura IV.1.1.- Sistema Superóxido dismutasa (Sod). Electroforesis en gel de almidón



AB A A A AB B AB A B A AB A A A A AB

Figura IV.1.2.- Sistema Leucin aminopeptidasa (Lap). Electroforesis en gel de almidón



A    AB    AC    A    AB    AC    AB    AC    AB    A

Figura IV.1.3.- Sistema Manosa fosfato isomerasa (MPI). Electroforesis en gel de almidón

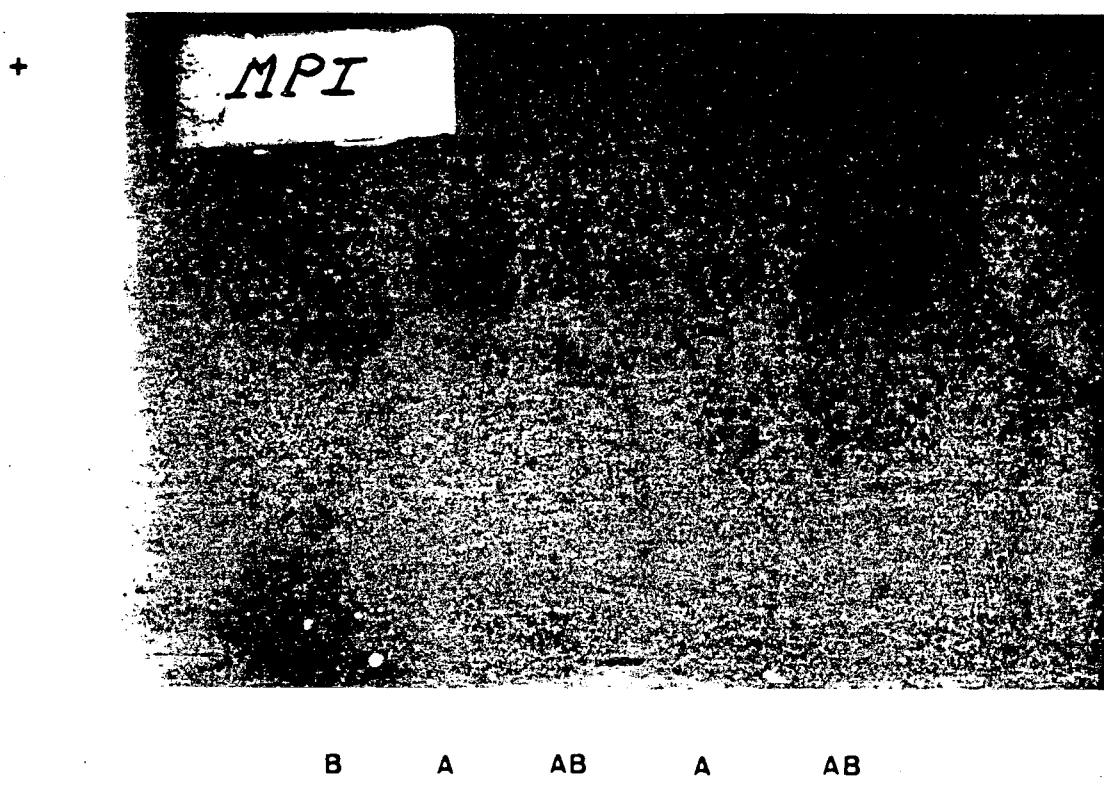


Figura IV.1.4.- Sistema Albúmina (Alb). Electroforesis en gel de almidón

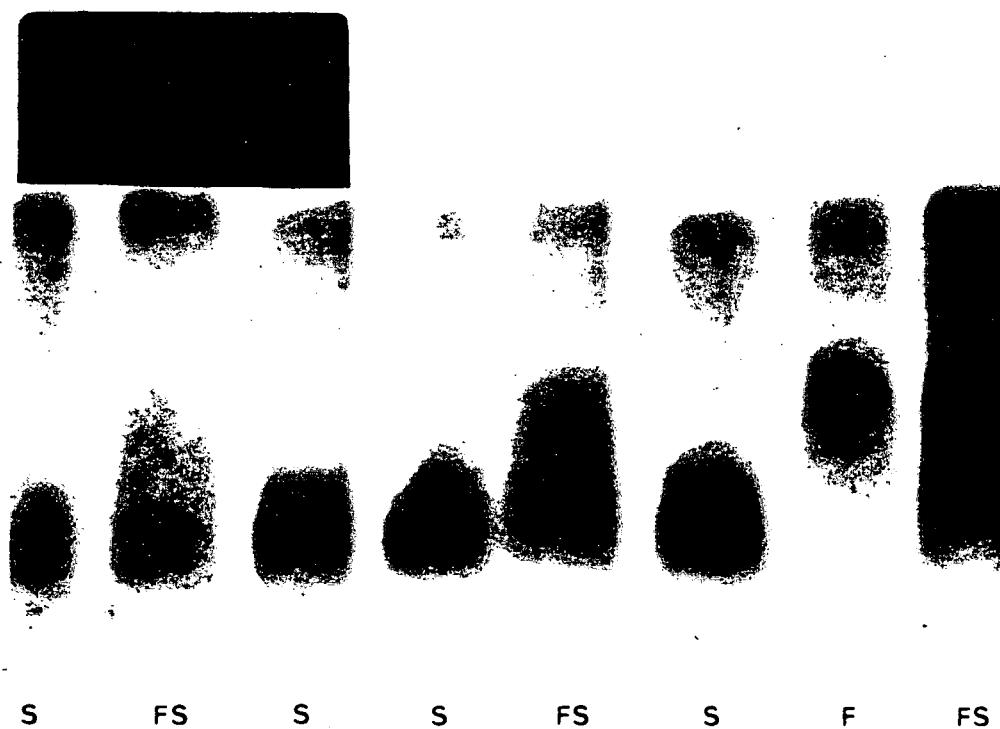
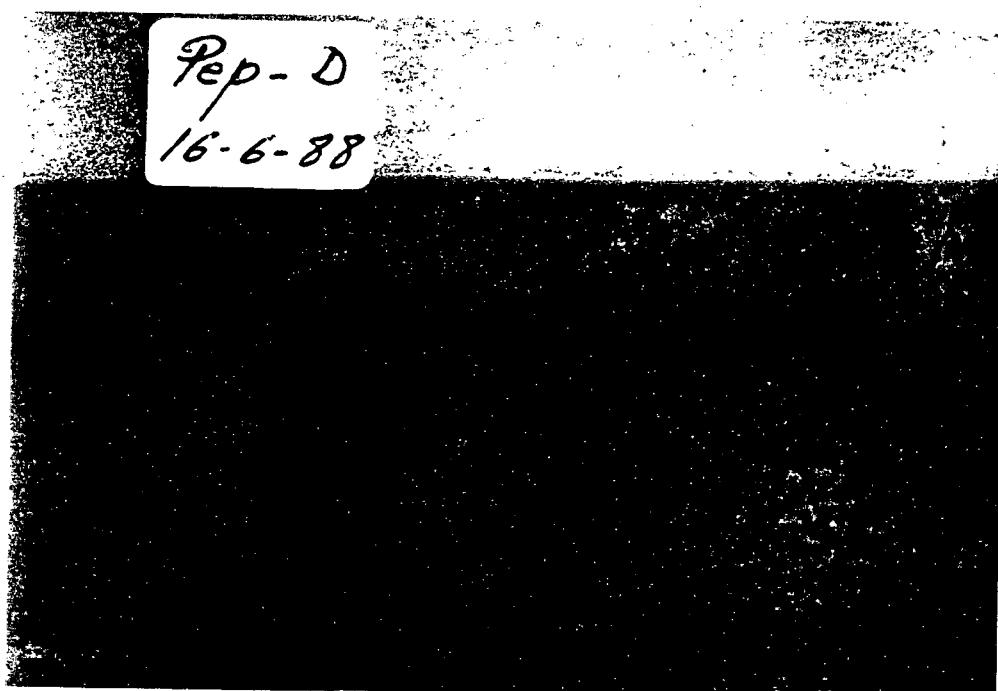
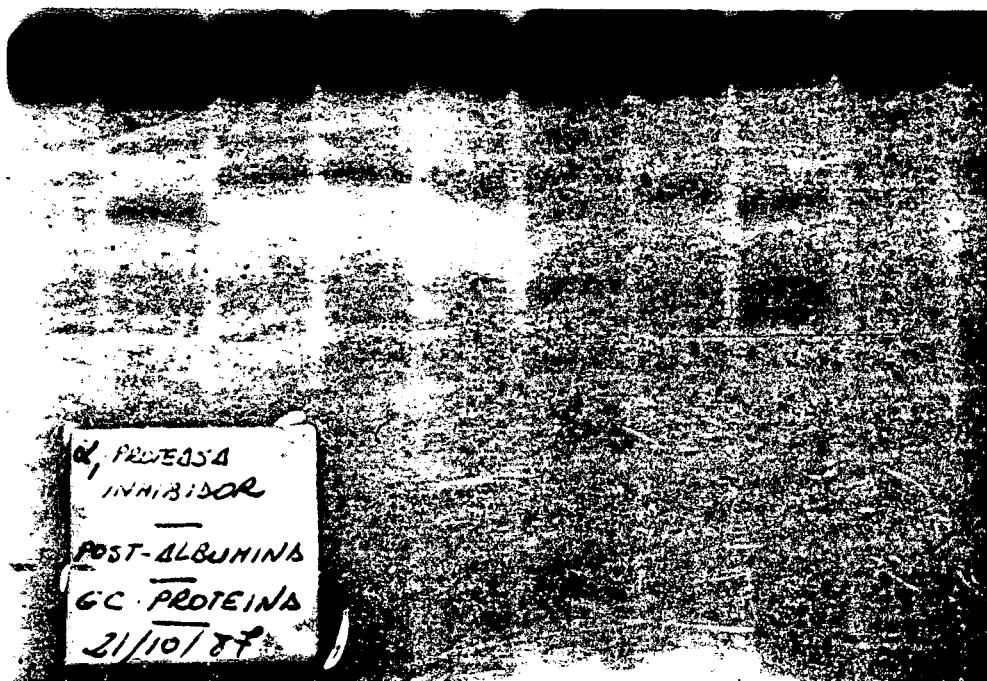


Figura IV.1.5.- Sistema Peptidasa D (Pep-D). Electroforesis en gel de almidón



AB    AC    A    AB    B    A    A    A    A

Figura IV.1.6.- Sistemas  $\alpha$ 1-Proteasa inhibidor (Pi-1) y  $\alpha$ 1B-Glicoproteína ( $\alpha$ 1B). Electroforesis en gel de poliacrilamida



FS	S	F	F	FI	FS	I	S	FS	Pi-1
F	F	FS	FS	FS	S	FS	F	FS	α1B

Figura IV.1.7.- Sistema Transferrina (Tf). Electróforesis en gel de poliacrilamida. Se muestra asimismo un diagrama esquemático de los diferentes fenotipos de Tf observados en el presente estudio

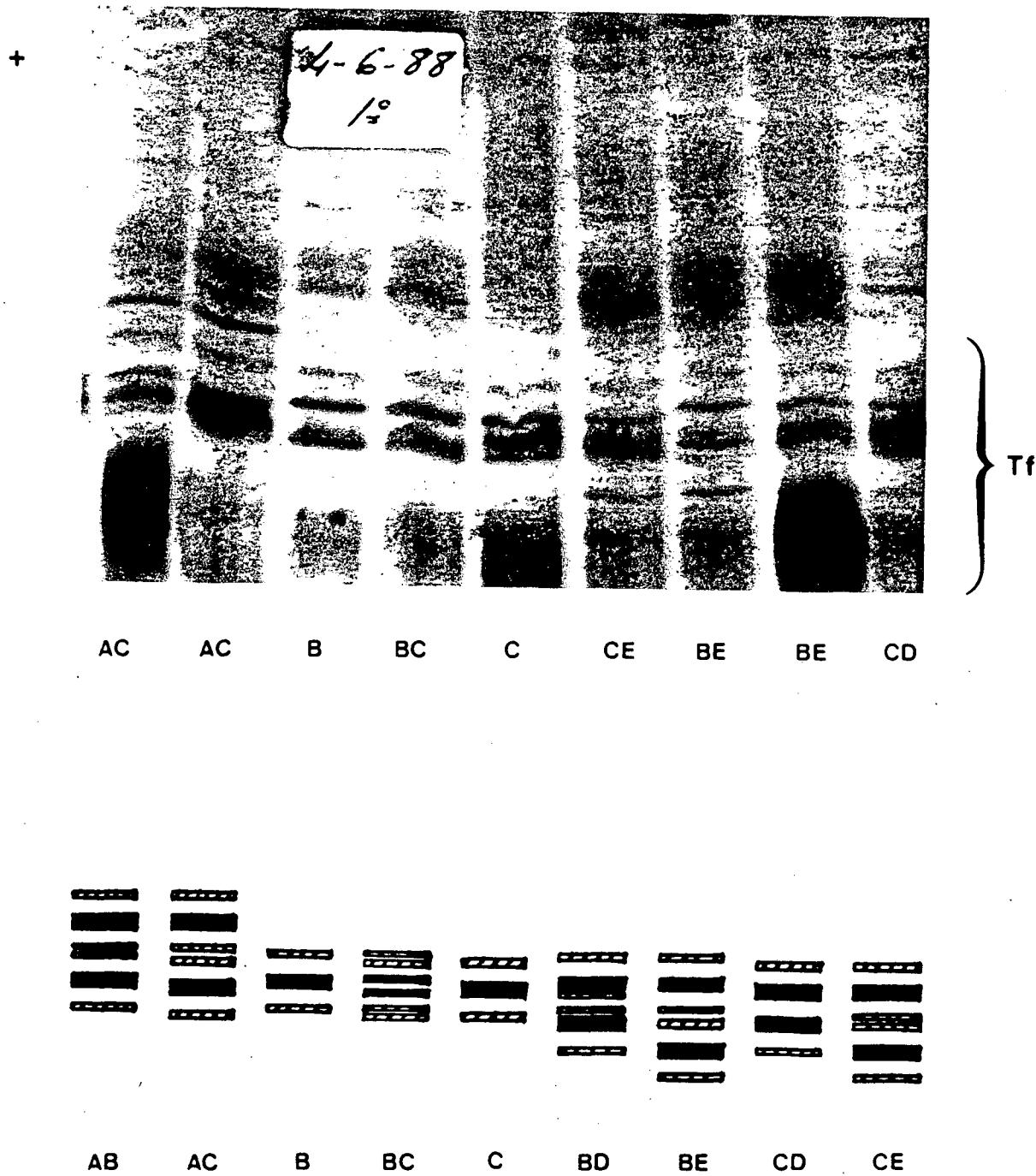


Figura IV.1.8.- Electroforesis bidimensional. Proporciona resolución para los siguientes sistemas polimórficos: Pi-1, Pa-1,  $\alpha$ 1B, Prt-1 y Prt-2. Se muestra asimismo un diagrama esquemático de los alelos existentes de los diferentes sistemas.

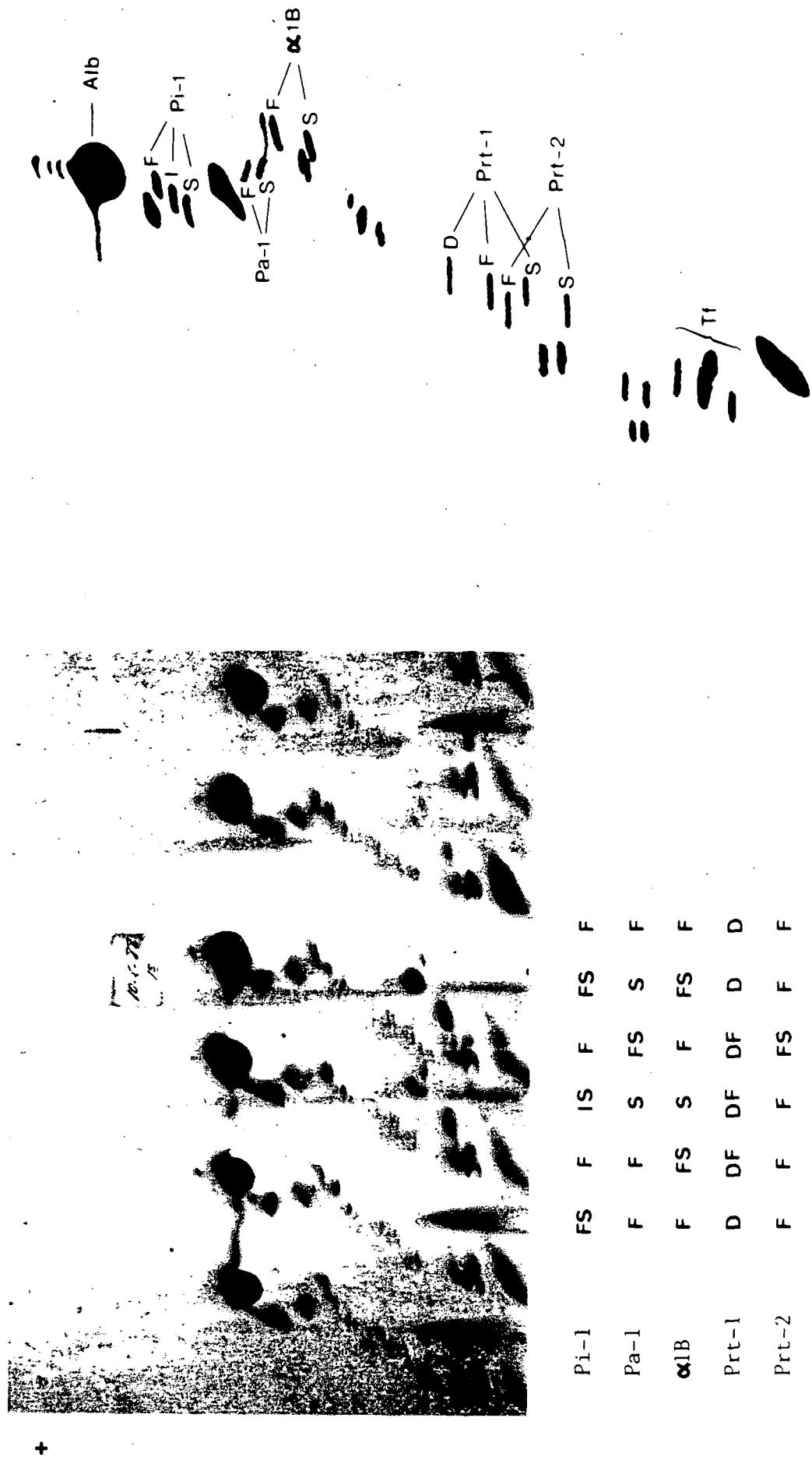


Tabla IV.3.- Valores de las frecuencias génicas obtenidos para cada uno de los 11 loci polimórficos en las 24 subpoblaciones de las diferentes razas

LOCUS	GA1	GA2	MP1	MP2	MP3	ME1	ME2	ME3	PB1	PB2	GE1	GE2	SE1
<b>SOD</b>													
(N)	59	34	36	11	8	15	16	14	19	23	21	10	25
A	0,992	0,941	0,958	0,955	0,688	0,800	0,938	0,893	1,000	1,000	0,929	1,000	0,920
B	0,008	0,059	0,042	0,045	0,313	0,200	0,063	0,107	0,000	0,000	0,071	0,000	0,080
<b>LAP</b>													
(N)	59	34	36	11	8	15	16	14	19	23	21	10	25
A	0,975	0,956	0,986	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,978	0,929	1,000	1,000
B	0,025	0,044	0,014	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,022	0,071	0,000	0,000
C	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<b>MPI</b>													
(N)	52	33	31	10	8	15	7	5	19	23	16	8	22
A	0,952	0,833	0,758	0,550	0,813	0,600	0,714	0,800	0,789	0,848	0,656	0,750	0,818
B	0,048	0,167	0,242	0,450	0,188	0,400	0,286	0,200	0,211	0,152	0,344	0,250	0,182
<b>ALB</b>													
(N)	59	34	36	11	8	15	16	14	19	23	21	10	25
S	0,585	0,559	0,639	0,136	0,500	0,767	0,656	0,571	0,895	0,870	0,405	0,550	0,240
F	0,415	0,441	0,361	0,864	0,500	0,233	0,344	0,429	0,105	0,130	0,595	0,450	0,760
<b>PEP-D</b>													
(N)	59	34	36	11	8	15	16	14	19	23	21	10	25
A	0,839	0,941	0,958	1,000	0,938	0,933	0,844	0,929	0,921	0,891	0,881	0,950	0,840
B	0,161	0,059	0,042	0,000	0,063	0,067	0,156	0,071	0,079	0,109	0,119	0,050	0,160
<b>TF</b>													
(N)	59	34	36	11	8	15	16	14	19	23	21	10	25
A	0,000	0,015	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
B	0,508	0,368	0,694	0,318	0,438	0,367	0,219	0,321	0,079	0,130	0,452	0,600	0,800
C	0,483	0,618	0,306	0,682	0,563	0,433	0,531	0,500	0,921	0,848	0,548	0,400	0,200
D	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,200	0,250	0,179	0,000	0,022	0,000	0,000	0,000
E	0,008	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<b><math>\alpha</math>-B</b>													
(N)	59	34	36	11	8	15	16	14	19	23	21	10	25
S	0,653	0,515	0,278	0,364	0,125	0,567	0,563	0,643	0,395	0,457	0,643	0,700	0,320
F	0,347	0,485	0,722	0,636	0,875	0,433	0,438	0,357	0,605	0,543	0,357	0,300	0,680

**Tabla IV.3.- Continuación**

LOCUS	GA1	GA2	MP1	MP2	MP3	ME1	ME2	ME3	PB1	PB2	GE1	GE2	SE1
<b>PI-1</b>													
(N)	59	34	36	11	8	15	16	14	19	23	21	10	25
S	0,288	0,132	0,194	0,045	0,125	0,467	0,781	0,536	0,105	0,261	0,286	0,300	0,180
I	0,110	0,250	0,069	0,000	0,188	0,033	0,000	0,000	0,289	0,370	0,119	0,050	0,020
F	0,602	0,618	0,736	0,955	0,688	0,500	0,219	0,464	0,605	0,370	0,595	0,650	0,800
<b>PRT-1</b>													
(N)	59	32	36	11	8	15	16	14	19	23	21	10	22
S	0,051	0,063	0,000	0,000	0,125	0,033	0,031	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000	0,114
F	0,712	0,703	0,861	0,318	0,625	0,867	0,781	0,679	0,526	0,761	0,405	0,600	0,841
D	0,237	0,234	0,139	0,682	0,250	0,100	0,188	0,250	0,474	0,239	0,595	0,400	0,045
<b>PRT-2</b>													
(N)	58	31	36	11	7	15	13	12	19	23	19	10	21
S	0,034	0,016	0,042	0,000	0,000	0,033	0,000	0,000	0,026	0,000	0,053	0,050	0,048
F	0,966	0,984	0,958	1,000	1,000	0,967	1,000	1,000	0,974	1,000	0,947	0,950	0,952
<b>PA-1</b>													
(N)	43	23	17	11	6	11	8	9	13	17	20	10	17
S	0,616	0,674	0,794	0,591	0,583	0,773	0,688	0,778	0,769	0,735	0,625	0,650	0,706
F	0,384	0,326	0,206	0,409	0,417	0,227	0,313	0,222	0,231	0,265	0,375	0,350	0,294

Tabla IV.3.- Continuación

LOCUS	SE2	CB1	CB2	CB3	PE1	PE2	PC1	PC2	PI1	PI2	PI3
<b>SOD</b>											
(N)	28	20	13	13	41	30	7	8	10	17	6
A	0,821	0,975	0,962	0,962	0,988	1,000	1,000	1,000	1,000	0,971	0,833
B	0,179	0,025	0,038	0,038	0,012	0,000	0,000	0,000	0,000	0,029	0,167
<b>LAP</b>											
(N)	28	20	13	13	41	30	7	8	10	17	6
A	1,000	1,000	1,000	1,000	0,976	0,867	0,929	1,000	1,000	1,000	1,000
B	0,000	0,000	0,000	0,000	0,012	0,033	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C	0,000	0,000	0,000	0,000	0,012	0,100	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000
<b>MPI</b>											
(N)	13	15	13	13	35	28	4	6	7	16	4
A	0,923	0,867	0,615	0,962	0,886	1,000	0,625	0,750	1,000	0,969	1,000
B	0,077	0,133	0,385	0,038	0,114	0,000	0,375	0,250	0,000	0,031	0,000
<b>ALB</b>											
(N)	28	20	13	13	41	29	7	8	10	16	6
S	0,500	0,925	0,885	0,692	0,463	0,621	0,929	0,813	0,600	0,563	0,583
F	0,500	0,075	0,115	0,308	0,537	0,379	0,071	0,188	0,400	0,438	0,417
<b>PEP-D</b>											
(N)	20	20	13	13	41	30	7	8	10	17	6
A	0,975	0,875	0,923	0,808	0,927	1,000	0,929	0,938	0,950	0,882	0,917
B	0,025	0,125	0,077	0,192	0,073	0,000	0,071	0,063	0,050	0,118	0,083
<b>TF</b>											
(N)	27	20	13	13	41	29	7	8	10	17	6
A	0,019	0,000	0,000	0,000	0,049	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
B	0,389	0,225	0,385	0,231	0,317	0,172	0,071	0,063	0,450	0,412	0,417
C	0,593	0,775	0,615	0,769	0,634	0,828	0,929	0,938	0,450	0,588	0,583
D	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
E	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,100	0,000	0,000
<b>a-B</b>											
(N)	28	20	13	13	41	30	7	8	10	17	6
S	0,554	0,400	0,346	0,269	0,707	0,917	0,786	0,500	0,550	0,588	0,500
F	0,446	0,600	0,654	0,731	0,293	0,083	0,214	0,500	0,450	0,412	0,500

**Tabla IV.3.- Continuación**

LOCUS	SE2	CB1	CB2	CB3	PE1	PE2	PC1	PC2	PI1	PI2	PI3
<b>PI-1</b>											
(N)	28	20	13	13	41	30	7	8	10	17	6
S	0,286	0,025	0,231	0,077	0,427	0,800	0,143	0,125	0,450	0,206	0,167
I	0,036	0,025	0,000	0,077	0,085	0,000	0,286	0,313	0,050	0,147	0,250
F	0,679	0,950	0,769	0,846	0,488	0,200	0,571	0,563	0,500	0,647	0,583
<b>PRT-1</b>											
(N)	21	20	13	13	39	30	7	8	10	16	6
S	0,000	0,025	0,000	0,154	0,038	0,000	0,143	0,063	0,200	0,000	0,000
F	0,643	0,400	0,385	0,423	0,731	0,500	0,571	0,750	0,500	0,750	0,667
D	0,357	0,575	0,615	0,423	0,231	0,500	0,286	0,188	0,300	0,250	0,333
<b>PRT-2</b>											
(N)	19	20	12	13	37	30	7	8	10	16	6
S	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,063	0,000
F	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,983	1,000	1,000	1,000	0,938	1,000
<b>PA-1</b>											
(N)	17	19	7	11	22	18	7	8	8	10	5
S	0,676	0,184	0,000	0,136	0,614	0,750	0,857	0,750	0,500	0,800	0,700
F	0,324	0,816	1,000	0,864	0,386	0,250	0,143	0,250	0,500	0,200	0,300

(N) corresponde al tamaño de muestra analizado

**Tabla IV.7.- Comparación del número de heterocigotos observados y esperados en el equilibrio para las razas caninas españolas. Los niveles de significación corresponden al test de chi-cuadrado, habiéndose empleado las correcciones de Yates y de Levene (1949) para pequeños tamaños de muestra. Se dan asimismo los valores del índice de Fijación (F) y el déficit de heterocigotos (D).**

POBLACION: GOS D'ATURA

LOCUS	HETEROCIGOTOS OBSERVADOS	HETEROCIGOTOS ESPERADOS	F	D
<u>Sod</u>	5	4.892	-0.028	0.022
<u>Lap</u>	6	5.838	-0.033	0.028
<u>MPI</u>	14	14.580	0.034	-0.040
<u>Alb</u>	39	45.692	0.142	-0.146
<u>Pep-D</u>	19	20.265	0.057	-0.062
<u>Tf</u>	40	47.481	0.153	-0.158
<u>g1B</u>	38	44.800	0.147	-0.152
<u>Pi-1</u>	49	51.562	0.045	-0.050
<u>Prt-1</u>	34	40.149	0.148	-0.153
<u>Prt-2</u>	5	4.887	-0.029	0.023
<u>Pa-1</u>	30	30.779	0.018	-0.025

\* P < 0,05; \*\* P < 0,01; \*\*\* P < 0,001

**Tabla IV.7.- Continuación**

POBLACION: MASTIN DE LOS PIRINEOS

LOCUS	HETEROCIGOTOS OBSERVADOS	HETEROCIGOTOS ESPERADOS	F	D
<u>Sod</u>	7	8.339	0.153	-0.161
<u>Lap</u>	1	1.000	-0.009	0.000
<u>MPI</u>	15	19.763	0.233	-0.241
<u>Alb</u>	25	27.716	0.090	-0.098
<u>Pep-D</u>	4	3.890	-0.038	0.028
<u>Tf</u>	30	27.009	-0.121	0.111
<u>a1B</u>	22	22.018	-0.008	-0.001
<u>Pi-1</u>	19	20.743	0.076	-0.084
<u>Prt-1</u>	19	23.000	0.166	-0.174
<u>Prt-2</u>	3	2.944	-0.029	0.019
<u>Pa-1</u>	15	14.731	-0.033	0.018

POBLACION: MASTIN ESPAÑOL

LOCUS	HETEROCIGOTOS OBSERVADOS	HETEROCIGOTOS ESPERADOS	F	D
<u>Sod</u>	11	9.764	-0.139	0.127
<u>MPI</u>	8	12.226	0.333	-0.346
<u>Alb</u>	16	20.225	0.200	-0.209
<u>Pep-D</u>	7	8.191	0.136	-0.145
<u>Tf</u>	36	28.506	-0.277	0.263
<u>a1B</u>	27	22.034	-0.239	0.225
<u>Pi-1</u>	19	22.236	0.136	-0.146
<u>Prt-1</u>	13	16.449	0.201	-0.210
<u>Prt-2</u>	1	1.000	-0.013	0.000
<u>Pa-1</u>	10	10.691	0.048	-0.065

\* P &lt; 0,05; \*\* P &lt; 0,01; \*\*\* P &lt; 0,001

**Tabla IV.7.- Continuación**

POBLACION: PERDIGUERO DE BURGOS

LOCUS	HETEROCIGOTOS OBSERVADOS	HETEROCIGOTOS ESPERADOS	F	D
<u>Lap</u>	1	1.000	-0.012	0.000
<u>MPI</u>	9	12.470	0.270	-0.278
<u>Alb</u>	6	8.916	0.319	-0.327
<u>Pep-D</u>	6	7.325	0.171	-0.181
<u>Tf</u>	8	9.024	0.103	-0.113
<u>a1B</u>	20	20.819	0.028	-0.039
<u>Pi-1</u>	26	26.602	0.011	-0.023
<u>Prt-1</u>	15	19.217	0.210	-0.219
<u>Prt-2</u>	1	1.000	-0.012	0.000
<u>Pa-1</u>	13	11.441	-0.156	0.136

POBLACION: GALGO ESPAÑOL

LOCUS	HETEROCIGOTOS OBSERVADOS	HETEROCIGOTOS ESPERADOS	F	D
<u>Sod</u>	3	2.902	-0.051	0.034
<u>Lap</u>	3	2.902	-0.051	0.034
<u>MPI</u>	7	10.532	0.321	-0.335
<u>Alb</u>	10	15.607	0.349	-0.359
<u>Pep-D</u>	4	5.508	0.262	-0.274
<u>Tf</u>	15	15.754	0.032	-0.048
<u>a1B</u>	13	14.115	0.064	-0.079
<u>Pi-1</u>	19	16.721	-0.155	0.136
<u>Prt-1</u>	17	15.689	-0.101	0.084
<u>Prt-2</u>	3	2.895	-0.055	0.036
<u>Pa-1</u>	18	13.559	-0.350	0.327

\* P &lt; 0,05; \*\* P &lt; 0,01; \*\*\* P &lt; 0,001

**Tabla IV.7.- Continuación**

POBLACION: SABUESO ESPAÑOL

LOCUS	HETEROCIGOTOS OBSERVADOS	HETEROCIGOTOS ESPERADOS	F	D
<u>Sod</u>	12	12.267	0.012	-0.022
<u>MPI</u>	10	8.696	-0.167	0.150
<u>Alb</u>	22	25.143	0.117	-0.125
<u>Pep-D</u>	7	8.191	0.136	-0.145
<u>Tf</u>	16 **	25.874	0.376	-0.382
<u>a1B</u>	19	26.410	0.274	-0.281
<u>Pi-1</u>	20	21.514	0.062	-0.070
<u>Prt-1</u>	11 *	17.565	0.366	-0.374
<u>Prt-2</u>	2	1.975	-0.026	0.013
<u>Pa-1</u>	15	14.731	-0.033	0.018

POBLACION: CA DE BESTIAR

LOCUS	HETEROCIGOTOS OBSERVADOS	HETEROCIGOTOS ESPERADOS	F	D
<u>Sod</u>	3	2.934	-0.034	0.022
<u>MPI</u>	9	12.407	0.266	-0.275
<u>Alb</u>	10	12.000	0.158	-0.167
<u>Pep-D</u>	8	10.549	0.233	-0.242
<u>Tf</u>	21	18.407	-0.153	0.141
<u>a1B</u>	20	21.099	0.042	-0.052
<u>Pi-1</u>	10	10.846	0.068	-0.078
<u>Prt-1</u>	23	25.110	0.074	-0.084
<u>Pa-1</u>	6	8.767	0.306	-0.316

\* P < 0,05; \*\* P < 0,01; \*\*\* P < 0,001

**Tabla IV.7.- Continuación**

POBLACION: PODENCO IBICENCO

LOCUS	HETEROCIGOTOS OBSERVADOS	HETEROCIGOTOS ESPERADOS	F	D
<u>Sod</u>	1	1.000	-0.007	0.000
<u>Lap</u>	10	9.511	-0.059	0.051
<u>Alb</u>	28	35.137	0.197	-0.203
<u>Tf</u>	35	29.813	-0.182	0.174
<u>Pi-1</u>	41	37.312	-0.107	0.099
<u>a1B</u>	17 †	23.241	0.263	-0.269
<u>MPI</u>	8	7.552	-0.068	0.059
<u>Prt-1</u>	32	33.438	0.036	-0.043
<u>Prt-2</u>	1	1.000	-0.008	0.000
<u>Pep-D</u>	6	5.787	-0.044	0.037
<u>Pa-1</u>	20	17.772	-0.140	0.125

POBLACION: PODENCO CANARIO

LOCUS	HETEROCIGOTOS OBSERVADOS	HETEROCIGOTOS ESPERADOS	F	D
<u>Lap</u>	1	1.000	-0.034	0.000
<u>MPI</u>	4	4.421	0.048	-0.095
<u>Alb</u>	4	3.586	-0.154	0.115
<u>Pep-D</u>	2	1.931	-0.071	0.036
<u>Tf</u>	2	1.931	-0.071	0.036
<u>a1B</u>	5	7.207	0.282	-0.306
<u>Pi-1</u>	6	8.862	0.300	-0.323
<u>Prt-1</u>	9	7.621	-0.222	0.181
<u>Pa-1</u>	6	4.966	-0.250	0.208

† P &lt; 0,05; ‡ P &lt; 0,01; \*\*\* P &lt; 0,001

Tabla IV.7.- Continuación

POBLACION: PODENCO IBERICO

LOCUS	HETEROCIGOTOS OBSERVADOS	HETEROCIGOTOS ESPERADOS	F	D
Sod	3	2.908	-0.048	0.032
MPI	1	1.000	-0.019	0.000
Alb	11	15.857	0.295	-0.306
Pep-D	4	5.538	0.267	-0.278
Tf	15	17.477	0.129	-0.142
$\alpha_1B$	19	16.508	-0.169	0.151
Pi-1	18	18.692	0.022	-0.037
Prt-1	14	15.810	0.100	-0.114
Prt-2	2	1.967	-0.033	0.017
Pa-1	8	9.956	0.179	-0.196

\* P < 0,05; \*\* P < 0,01; \*\*\* P < 0,001.

**Tabla IV.14.-** Conjunto de tablas que muestran los valores de los F-estadísticos (Nei, 1977) al analizar las subpoblaciones integrantes de cada una de las razas. (1) valor de chi-cuadrado para el estadístico F(IT) analizado cada locus con un grado de libertad. (2) valor de chi-cuadrado para F(ST) con los correspondientes grados de libertad

**Tabla IV.14.1.- GOS D'ATURA (2 Subpoblaciones: GA1, GA2)**

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado (1)	Chi-cuadrado (2)	G.L.
<u>Sod</u>	-0,055	-0,035	0,019	0,11	3,5	1
<u>Lap</u>	-0,039	-0,036	0,003	0,12	0,6	1
<u>MPI</u>	0,001	0,038	0,037	0,12	6,3	1
<u>Alb</u>	0,146	0,147	0,001	2,01	0,2	1
<u>Pep-D</u>	0,024	0,050	0,027	0,23	5,0	1
<u>Tf</u>	0,115	0,132	0,019	1,62	10,6	3
<u>a1B</u>	0,154	0,171	0,020	2,72	3,7	1
<u>Pi-1</u>	0,013	0,033	0,020	0,10	7,4	2
<u>Prt-1</u>	0,184	0,184	0,000	3,08	0,0	2
<u>Prt-2</u>	-0,029	-0,026	0,003	0,06	0,5	1
<u>Pa-1</u>	0,008	0,005	0,004	0,00	0,5	1
<b>MEDIA</b>	<b>0,082</b>	<b>0,094</b>	<b>0,013</b>	<b>10,17</b>	<b>38,3***</b>	<b>15</b>

(\*) P < 0,05; (\*\*) P < 0,01; (\*\*\*) P < 0,001

**Tabla IV.14.2.- MASTIN PIRINEOS (3 Subpoblaciones: MP1, MP2, MP3)**

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado (1)	Chi-cuadrado (2)	G.L.
<u>Sod</u>	0,079	0,207	0,139	2,36	15,3 ***	2
<u>Lap</u>	-0,014	-0,005	0,009	0,00	1,0	2
<u>MP1</u>	0,172	0,224	0,062	2,46	6,1 ***	2
<u>Alb</u>	0,042	0,218	0,184	2,61	20,2 ***	2
<u>Pep-D</u>	-0,057	-0,036	0,020	0,07	2,2 **	2
<u>Tf</u>	-0,160	-0,046	0,099	0,12	10,9 **	2
<u>a1B</u>	0,023	0,073	0,051	0,29	5,6 **	2
<u>Pi-1</u>	0,098	0,158	0,066	1,37	14,5 ***	4
<u>Prt-1</u>	-0,128	0,111	0,212	0,68	46,6 ***	4
<u>Prt-2</u>	-0,043	-0,014	0,028	0,01	3,0	2
<u>Pa-1</u>	-0,103	-0,057	0,042	0,11	2,8	2
MEDIA	-0,011	0,098	0,108	10,08	128,2 ***	26

**Tabla IV.14.3.- MASTIN ESPAÑOL (3 Subpoblaciones: ME1, ME2, ME3)**

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado (1)	Chi-cuadrado (2)	G.L.
<u>Sod</u>	-0,176	-0,141	0,030	0,89	2,7	2
<u>MP1</u>	0,212	0,237	0,032	1,52	1,7	2
<u>Alb</u>	0,193	0,216	0,029	2,10	2,6	2
<u>Pep-D</u>	0,110	0,127	0,019	0,73	1,7	2
<u>Tf</u>	-0,296	-0,283	0,010	3,60	1,8	4
<u>a1B</u>	-0,258	-0,251	0,006	2,84	0,5	2
<u>Pi-1</u>	0,067	0,131	0,069	0,77	12,4 *	4
<u>Prt-1</u>	0,182	0,205	0,028	1,89	5,0	4
<u>Prt-2</u>	-0,034	-0,011	0,022	0,00	1,8	2
<u>Pa-1</u>	0,066	0,075	0,009	0,16	0,5	2
MEDIA	-0,011	0,015	0,026	14,50	30,7	26

(\*) P < 0,05; (\*\*) P < 0,01; (\*\*\*) P < 0,001

**Tabla IV.14.4.- PERDIGUERO DE BURGOS (2 Subpoblaciones: PB1, PB2)**

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado (1)	Chi-cuadrado (2)	G.L
<u>Lap</u>	-0,022	-0,011	0,011	0,00	0,9	1
<u>MPI</u>	0,306	0,310	0,006	4,04	0,5	1
<u>Alb</u>	0,328	0,329	0,002	4,55	0,2	1
<u>Pep-D</u>	0,150	0,152	0,003	0,97	0,3	1
<u>Tf</u>	0,083	0,092	0,010	0,36	1,7	2
<u>a1B</u>	0,023	0,027	0,004	0,03	0,3	1
<u>Pi-1</u>	-0,028	0,008	0,035	0,00	5,9	2
<u>Prt-1</u>	0,159	0,209	0,060	1,83	5,0	1
<u>Prt-2</u>	-0,027	-0,013	0,013	0,01	1,1	1
<u>Pa-1</u>	-0,125	-0,123	0,002	0,45	0,1	1
MEDIA	0,077	0,095	0,020	12,24	16,0	12

**Tabla IV.14.5.- GALGO ESPAÑOL (2 Subpoblaciones: GE1, GE2)**

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado (1)	Chi-cuadrado (2)	G.L
<u>Sod</u>	-0,077	-0,037	0,037	0,04	2,3	1
<u>Lap</u>	-0,077	-0,037	0,037	0,04	2,3	1
<u>MPI</u>	0,319	0,326	0,011	2,55	0,5	1
<u>Alb</u>	0,244	0,260	0,021	2,10	1,3	1
<u>Pep-D</u>	0,203	0,215	0,015	1,43	0,9	1
<u>Tf</u>	-0,054	-0,031	0,022	0,03	1,4	1
<u>a1B</u>	0,058	0,061	0,004	0,12	0,2	1
<u>Pi-1</u>	-0,178	-0,173	0,004	0,93	0,5	2
<u>Prt-1</u>	-0,059	-0,019	0,038	0,01	2,4	1
<u>Prt-2</u>	-0,054	-0,054	0,000	0,08	0,0	1
<u>Pa-1</u>	-0,245	-0,244	0,001	1,79	0,1	1
MEDIA	0,009	0,024	0,015	9,12	11,9	12

(\*) P < 0,05; (\*\*) P < 0,01; (\*\*\*) P < 0,001

**Tabla IV.14.6- SABUESO ESPAÑOL (2 Subpoblaciones: SE1, SE2)**

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado (1)	Chi-cuadrado (2)	G.L
<u>Sod</u>	0,008	0,029	0,022	0,04	2,3	1
<u>MPI</u>	-0,177	-0,149	0,024	0,78	1,7 <sup>**</sup>	1
<u>Alb</u>	0,052	0,121	0,073	0,78	7,7 <sup>***</sup>	1
<u>Pep-D</u>	0,087	0,136	0,054	0,83 <sup>*</sup>	4,9 <sup>***</sup>	1
<u>Tf</u>	0,253	0,377	0,165	7,40 <sup>**</sup>	34,3 <sup>***</sup>	2
<u>a1B</u>	0,224	0,267	0,055	3,78	5,8 <sup>*</sup>	1
<u>Pi-1</u>	0,045	0,061	0,016	0,20	3,4 <sup>**</sup>	2
<u>Prt-1</u>	0,307	0,371	0,092	5,92 <sup>*</sup>	15,8 <sup>***</sup>	2
<u>Prt-2</u>	-0,050	-0,024	0,024	0,02	1,9	1
<u>Pa-1</u>	-0,034	-0,033	0,001	0,04	0,1	1
MEDIA	0,102	0,158	0,062	20,57 <sup>**</sup>	77,9 <sup>***</sup>	13

**Tabla IV.14.7.- CA DE BESTIAR (3 Subpoblaciones: CB1, CB2, CB3)**

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado (1)	Chi-cuadrado (2)	G.L
<u>Sod</u>	-0,036	-0,035	0,001	0,06	0,1 <sup>*</sup>	2
<u>MPI</u>	0,137	0,259	0,141	2,75	11,6 <sup>**</sup>	2
<u>Alb</u>	0,105	0,171	0,074	1,35	6,8 <sup>*</sup>	2
<u>Pep-D</u>	0,204	0,219	0,020	2,21	1,8	2
<u>Tf</u>	-0,212	-0,179	0,027	1,47	2,5	2
<u>a1B</u>	0,043	0,055	0,013	0,14	1,2 <sup>*</sup>	2
<u>Pi-1</u>	0,011	0,066	0,055	0,20	10,1 <sup>**</sup>	4
<u>Prt-1</u>	0,096	0,116	0,021	0,62	3,9	4
<u>Pa-1</u>	0,340	0,382	0,064	5,40 <sup>*</sup>	4,7	2
MEDIA	0,060	0,103	0,045	14,20	42,7 <sup>**</sup>	22

(\*) P < 0,05; (\*\*) P < 0,01; (\*\*\*) P < 0,001

**Tabla IV.14.8.- PODENCO IBICENCO (2 Subpoblaciones: PE1, PE2)**

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado (1)	Chi-cuadrado (2)	G.L.
<u>Sod</u>	-0,012	-0,006	0,006	0,00	0,9 <sup>**</sup>	1
<u>Lap</u>	-0,104	-0,067	0,034	0,32	9,7 <sup>**</sup>	2
<u>MPI</u>	-0,129	-0,061	0,061	0,23	7,7 <sup>**</sup>	1
<u>Alb</u>	0,211	0,231	0,025	3,74	3,5 <sup>*</sup>	1
<u>Pep-D</u>	-0,079	-0,038	0,038	0,10	5,4 <sup>**</sup>	1
<u>Tf</u>	-0,223	-0,178	0,037	2,22 <sup>*</sup>	10,4 <sup>***</sup>	2
<u>a1B</u>	0,190	0,248	0,072	4,37 <sup>*</sup>	10,2 <sup>***</sup>	1
<u>Pi-1</u>	-0,241	-0,099	0,114	0,70	32,4 <sup>***</sup>	2
<u>Prt-1</u>	-0,019	0,048	0,065	0,16	17,9 <sup>***</sup>	2
<u>Prt-2</u>	-0,017	-0,008	0,008	0,00	1,1 <sup>*</sup>	1
<u>Pa-1</u>	-0,178	-0,152	0,021	0,92	1,7 <sup>*</sup>	1
MEDIA	-0,055	0,002	0,054	12,76	100,9 <sup>***</sup>	15

**Tabla IV.14.9.- PODENCO CANARIO (2 Subpoblaciones: PC1, PC2)**

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado (1)	Chi-cuadrado (2)	G.L.
<u>Lap</u>	-0,077	-0,037	0,037	0,02	1,1 <sup>*</sup>	1
<u>MPI</u>	-0,086	-0,067	0,018	0,04	0,4 <sup>*</sup>	1
<u>Alb</u>	-0,184	-0,149	0,030	0,33	0,9 <sup>*</sup>	1
<u>Pep-D</u>	-0,072	-0,072	0,000	0,08	0,0 <sup>*</sup>	1
<u>Tf</u>	-0,072	-0,072	0,000	0,08	0,0 <sup>*</sup>	1
<u>a1B</u>	0,189	0,261	0,089	1,02	2,7 <sup>*</sup>	1
<u>Pi-1</u>	0,312	0,312	0,000	1,46	0,0 <sup>*</sup>	2
<u>Prt-1</u>	-0,270	-0,240	0,024	0,86	1,4 <sup>*</sup>	2
<u>Pa-1</u>	-0,267	-0,244	0,018	0,89	0,5 <sup>*</sup>	1
MEDIA	-0,021	0,007	0,027	4,78	7,0 <sup>*</sup>	11

(\*) P < 0,05; (\*\*) P < 0,01; (\*\*\*) P < 0,001

**Tabla IV.14.10.- PODENCO IBERICO (3 Subpoblaciones: PI1,  
PI2, PI3)**

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado (1)	Chi-cuadrado (2)	G.L.
<u>Sod</u>	-0,171	-0,070	0,086	0,16	5,7	2
<u>MPI</u>	-0,032	-0,011	0,021	0,00	1,1	2
<u>Alb</u>	0,160	0,161	0,001	0,83	0,1	2
<u>Pep-D</u>	0,156	0,164	0,010	0,89	0,7	2
<u>Tf</u>	0,066	0,078	0,013	0,20	1,7	4
<u>a1B</u>	-0,186	-0,180	0,005	1,07	0,3	2
<u>Pi-1</u>	0,052	0,095	0,046	0,30	6,1	4
<u>Prt-1</u>	0,091	0,129	0,042	0,53	5,4	4
<u>Prt-2</u>	-0,067	-0,021	0,043	0,01	2,7	2
<u>Pa-1</u>	0,194	0,250	0,070	1,44	3,2	2
MEDIA	0,053	0,082	0,030	5,43	27,0	26

(\*) P < 0,05; (\*\*) P < 0,01; (\*\*\*) P < 0,001

**Tabla IV.30.-** Longitud de rama entre los nodos y entre éstos y las razas, correspondiente al dendrograma de la Figura IV.10, resultante de aplicar el programa FITCH (Felsenstein, 1986) a los datos cuantitativos obtenidos a partir de caracteres morfológicos.

<u>Método de F-M</u>			<u>Método de CS-E</u>		
De	a	Longitud	De	a	Longitud
Galgo	1	0,23444	Galgo	1	0,23749
1	2	0,03787	1	2	0,04549
2	Gos d'Atura	0,25089	2	Gos d'Atura	0,25346
2	3	0,08331	2	3	0,08394
3	Pod. Ibérico	0,16410	3	Pod. Ibérico	0,16852
3	4	0,08519	3	4	0,08148
4	Pod. Canario	0,08625	4	Pod. Canario	0,08006
4	Pod. Ibicenco	0,06995	4	Pod. Ibicenco	0,07614
1	5	0,06042	1	5	0,04719
5	Ca de Bestiar	0,23626	5	Ca de Bestiar	0,24530
5	6	0,11546	5	6	0,12969
6	7	0,15738	6	7	0,16408
7	Mastín Español	0,04424	7	Mastín Español	0,04686
7	Mastín Pirineos	0,04946	7	Mastín Pirineos	0,04684
6	8	0,06995	6	8	0,07030
8	Perdiguero	0,17454	8	Perdiguero	0,16016
8	Sabueso Español	0,13796	8	Sabueso Español	0,15234

**Tabla IV.31.-** Longitud de rama entre los nodos y entre éstos y las razas, correspondiente al dendrograma de la Figura IV.11, resultante de aplicar el programa KITSCH (Felsenstein, 1986) a los datos cuantitativos obtenidos a partir de caracteres morfológicos

<u>Método de F-M</u>			<u>Método de CS-E</u>		
De	a	Longitud	De	a	Longitud
1	2	0,05325	1	2	0,06227
1	3	0,10838	1	3	0,11296
2	Ca de Bestiar	0,26830	2	Ca de Bestiar	0,26943
2	Gos d'Atura	0,26830	2	Gos d'Atura	0,26943
2	Galgo Español	0,26830	2	Galgo Español	0,26943
2	4	0,10499	2	4	0,10538
4	Pod. Ibérico	0,16331	4	Pod. Ibérico	0,16405
4	6	0,08521	4	6	0,08595
6	Pod. Canario	0,07810	6	Pod. Canario	0,07810
6	Pod. Ibicenco	0,07810	6	Pod. Ibicenco	0,07810
3	5	0,05693	3	5	0,06249
5	Sabueso Español	0,15625	5	Sabueso Español	0,15625
5	Perdiguero	0,15625	5	Perdiguero	0,15625
3	7	0,16633	3	7	0,17189
7	Mastín Español	0,04685	7	Mastín Español	0,04685
7	Mastín Pirineos	0,04685	7	Mastín Pirineos	0,04685

