

VARIABILIDAD GENÉTICA EN DIEZ RAZAS CANINAS ESPAÑOLAS.

GENETIC VARIABILITY IN TEN SPANISH DOG BREEDS.

Jordana Vidal, J., J. Piedrafita Arilla y A. Sánchez Bonastre.

Unitat de Millora Genètica. Departament de Patologia i Producció Animals. Facultat de Veterinària. Universitat Autònoma de Barcelona. 08193-Bellaterra. Barcelona. España.

Palabras clave adicionales: Polimorfismo bioquímico. Heterocigosidad. Electroforesis. Proteínas sanguíneas. Perro.

Additional Keywords: Biochemical polymorphism. Heterozygosity. Electrophoresis. Blood proteins. Dog.

Resumen

Mediante la utilización de técnicas electroforéticas se realiza un análisis de 21 loci génicos en diez razas caninas españolas, tendente a calcular los niveles de variabilidad genética existentes en dichas razas.

La tasa promedio de polimorfismo (P) toma un valor del 39,06% ($\pm 2,88\%$), siendo el promedio de heterocigosidad observada (H) por individuo y raza del 14,42% ($\pm 1,74\%$). El número de alelos detectados por locus (n_a) oscila desde 1,5 ($\pm 0,1$) para las poblaciones de Ca de Bestiar y Podenco Canario, hasta 1,7 ($\pm 0,2$) para las poblaciones de Gos d'Atura y Podenco Ibicenco.

Se discute asimismo, la constitución alélica de las poblaciones y las relaciones existentes con otras razas.

Summary

Ten Spanish dog breeds were examined for allozyme variability at 21 genic loci using electrophoretical technics.

The average rate of polymorphism (P) takes a 39.06% ($\pm 2.88\%$) value, being the average of observed heterozygosity (H) per individual and

breed of 14.42% ($\pm 1.74\%$). The number of detected alleles per locus (n_a) goes from 1.5% (± 0.1) for the populations of Ca de Bestiar and Podenco Canario, to 1.7 (± 0.2) for the populations of Gos d'Atura and Podenco Ibicenco.

It is also discussed the allelic constitution of the populations and the existing relationships with other breeds.

Introducción

A diferencia de otras especies de animales domésticos, los estudios realizados sobre niveles de variabilidad y relaciones genéticas entre diferentes poblaciones o razas que integran la especie canina, a partir del análisis de marcadores bioquímicos, han sido más bien escasos. Podemos citar, entre otros, los trabajos realizados por Tanabe *et al.* (1974, 1977, 1978), Simonsen (1976, 1979), Sugiura *et al.* (1977), Juneja *et al.* (1981a, 1981b), Hashimoto *et al.* (1984), Ejima *et al.* (1986) y Kobayashi *et al.* (1987).

Recibido: 16-8-90. Aceptado: 23-1-91.

Dichos trabajos ponen de manifiesto que las técnicas electroforéticas pueden ser un instrumento eficaz que complementen los datos obtenidos por otras vías, como los hallazgos arqueológicos, históricos, estudios morfológicos, cromosómicos, de conducta, etc., para así poder inferir las posibles relaciones filogenéticas entre las diversas razas caninas (Jordana *et al.*, 1990a).

El presente trabajo es el primer estudio que se realiza, en el contexto de las razas caninas españolas, sobre niveles de variabilidad genética y constitución alélica de las poblaciones.

Material y Métodos

Se han analizado un total de 484 muestras sanguíneas, distribuidas de la siguiente manera entre diez razas caninas españolas: Gos d'Atura (93), Mastín de los Pirineos (55), Mastín Español (45), Perdiguero de Burgos (42), Galgo Español (31), Sabueso Español (53), Ca de Bestiar (46), Podenco Ibicenco (71), Podenco Canario (15) y Podenco Ibérico (33).

Las muestras se recogieron con EDTA 2Na (1 mg por 1 ml de sangre) como anticoagulante de elección, procesando y almacenando posteriormente a -20°C los tres componentes principales de la sangre: plasma, células rojas y células blancas.

Se analizaron veintiún *loci* génicos, detectados mediante técnicas convencionales de electroforesis -electroforesis horizontal en gel de almidón, poliacrilamida y agarosa-polia-

crilamida (bidimensional)- ; cinco sistemas eritrocitarios: *Superóxido dismutasa* (Sod), *Glucosa fosfato isomerasa* (GPI), *6-Fosfogluconato deshidrogenasa* (6-Pgd), *Fosfoglucomutasa-1* (PGM₁) y *Glucosa 6-fosfato deshidrogenasa* (G6PD); cuatro sistemas leucocitarios: *Manosa fosfato isomerasa* (MPI), *Malato deshidrogenasa forma soluble* (MDH_s), *Malato deshidrogenasa forma mitocondrial* (MDH_M) y *Fosfatasa ácida* (Pac) y doce sistemas plasmáticos: *Leucin aminopeptidasa* (Lap), *Albumina* (Alb), *Peptidasa D* (Pep-D), *Transferrina* (Tf), *Prealbumina* (Pr), *Proteína Gc* (Gc), α_1 B-Glicoproteína (α_1 B), α_1 -*Proteasa inhibidor* (Pi-1), *Proteasa inhibidor-3* (Pi-3), *Postalbumina-1* (Pa-1), *Pretransferrina-1* (Prt-1) y *Pretransferrina-2* (Prt-2), según la metodología expuesta en Jordana (1989).

Como indicadores del nivel de polimorfismo se han calculado los valores de los estadísticos: Tasa de Polimorfismo (P), Heterocigosidad (H) y Tasa de Alelismo (n_a).

Al ser el tamaño de muestra, para alguna de las poblaciones analizadas, relativamente pequeño (<50 individuos), se ha aplicado el siguiente factor de corrección para el cálculo de la heterocigosidad esperada (Nei y Roychoudhury, 1974; Nei, 1978):

$$h = (1 - \Sigma p_i^2) 2N / 2N - 1$$

Mediante un test de Chi-cuadrado de significación (χ^2), se analizó el ajuste de las frecuencias genotípicas observadas a las esperadas en el equilibrio, en aquellos *loci* variables de

todas las poblaciones. Las frecuencias genotípicas esperadas se han calculado utilizando la fórmula de Levene (1949) para tamaños pequeños de muestra:

$$N_{ii} = \frac{N x_i (2N x_i - 1)}{2N - 1} \quad N_{ij} = \frac{4N^2 x_i x_j}{2N - 1}$$

siendo N el tamaño de la muestra y x_i y x_j las frecuencias génicas esperadas en el equilibrio para los alelos i y j.

Asimismo se calculó el *Índice de Fijación de Wright*, F, (Wright, 1965) para cada *locus* polimórfico, considerado un buen indicador de la estructura genotípica para un *locus* determinado, el cual nos dará una medida de la desviación del equilibrio Hardy-Weinberg. Se define como:

$$F = (H_e - H_o)/H_e$$

El déficit de heterocigotos (D) para cada *locus* se calculó según la fórmula:

$$D = (H_o - H_e)/H_e$$

La desviación de (F) de 0 también puede ser testada mediante el test Chi-cuadrado de significación:

$$\chi^2 = NF^2$$

con un grado de libertad, siendo N el tamaño de muestra (Hedrick, 1985; Nei, 1987).

Dichos estadísticos, así como los valores de las frecuencias génicas de las poblaciones analizadas, han sido obtenidos utilizando el programa

BIOSYS-1 (Swofford y Selander, 1981).

Resultados

Niveles de variabilidad genética: Se han identificado un total de 38 electromorfos y, tomando como criterio de polimorfismo el del 95%, diez sistemas (GPI, 6-Pgd, PGM-1, MDH-S, MDH-M, G6PD, Pac, Pr, Gc y Pi-3) resultaron ser monomórficos para todas las poblaciones.

Las frecuencias génicas obtenidas para cada *locus* polimórfico y raza se muestran en la tabla I, variando la distribución de electromorfos desde dos para los *loci* dialélicos hasta cinco en el *locus* Tf.

La presentación alélica fue similar en las diez razas estudiadas, aunque cabe reseñar algunos puntos de interés.

Se observó una nueva variante electroforética, no descrita (Jordana, 1989), en el sistema *Leucin amino-peptidasa* (Lap), en las poblaciones de Podenco Ibicenco y Podenco Canario, a la que designamos tentativamente como Lap^C, con frecuencias génicas de 0,049 y 0,033 respectivamente.

En el sistema *Transferrina* (Tf) sólo dos razas presentan el alelo Tf^E, el Gos d'Atura y el Podenco Ibérico, con frecuencias respectivas de 0,005 y 0,030, y también sólo dos el alelo Tf^D, el Mastín Español con una frecuencia comparativamente alta de 0,211 y el Perdiguero de Burgos con una frecuencia de 0,012.

Cabe, por último, resaltar la alta incidencia del alelo Pa-1^F en el sistema *Postalbúmina-1* (Pa-1) en la

Tabla I. Valores de las frecuencias génicas obtenidos para cada uno de los 11 loci polimórficos en las diez razas caninas españolas. (N) número de animales. (Values of the genic frequencies obtained for each one of the 11 polymorphical loci in the 10 Spanish dog breeds. (N) number of animals).

Locus	Alelo	GA	MP	ME	PB	GE	SE	CB	PE	PC	PI
Sod	(N)	93	55	45	42	31	53	46	71	15	33
	A	0,973	0,918	0,878	1,000	0,952	0,868	0,967	0,993	1,000	0,955
	B	0,027	0,082	0,122	0,000	0,048	0,132	0,033	0,007	0,000	0,045
Lap	(N)	93	55	45	42	31	53	46	71	15	33
	A	0,968	0,991	1,000	0,988	0,952	1,000	1,000	0,930	0,967	1,000
	B	0,032	0,009	0,000	0,012	0,048	0,000	0,000	0,021	0,000	0,000
	C	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,049	0,033	0,000
MPI	(N)	85	49	27	42	24	35	41	63	10	27
	A	0,906	0,724	0,667	0,821	0,687	0,857	0,817	0,937	0,700	0,981
	B	0,094	0,276	0,333	0,179	0,313	0,143	0,183	0,063	0,300	0,019
Alb	(N)	93	55	45	42	31	53	46	70	15	32
	S	0,575	0,518	0,667	0,881	0,452	0,377	0,848	0,529	0,867	0,578
	F	0,425	0,482	0,333	0,119	0,548	0,623	0,152	0,471	0,133	0,422
Pep-D	(N)	93	55	45	42	31	45	46	71	15	33
	A	0,876	0,964	0,900	0,905	0,903	0,900	0,870	0,958	0,933	0,909
	B	0,124	0,036	0,100	0,095	0,097	0,100	0,130	0,042	0,067	0,091
Tf	(N)	93	55	45	42	31	52	46	70	15	33
	A	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	0,029	0,000	0,000
	B	0,458	0,582	0,300	0,107	0,500	0,586	0,272	0,257	0,067	0,425
	C	0,532	0,418	0,489	0,881	0,500	0,404	0,728	0,714	0,933	0,545
	D	0,000	0,000	0,211	0,012	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	E	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,030
α_1 -B	(N)	93	55	45	42	31	53	46	71	15	33
	S	0,602	0,273	0,589	0,429	0,661	0,443	0,348	0,796	0,633	0,561
	F	0,398	0,727	0,411	0,571	0,339	0,557	0,652	0,204	0,367	0,439

Tabla I. Continuación.

Locus	Alelo	GA	MP	ME	PB	GE	SE	CB	PE	PC	PI
Pi-1	(N)	93	55	45	42	31	53	46	71	15	33
	S	0,231	0,155	0,600	0,190	0,290	0,236	0,097	0,585	0,133	0,273
	I	0,161	0,073	0,011	0,334	0,097	0,028	0,033	0,049	0,300	0,136
	F	0,608	0,772	0,389	0,476	0,613	0,736	0,870	0,366	0,567	0,591
Prt-1	(N)	91	55	45	42	31	43	46	69	15	32
	S	0,055	0,018	0,044	0,000	0,000	0,058	0,054	0,022	0,100	0,063
	F	0,709	0,718	0,778	0,655	0,468	0,744	0,402	0,630	0,667	0,656
	D	0,236	0,264	0,178	0,345	0,532	0,198	0,544	0,348	0,233	0,281
Prt-2	(N)	89	54	40	42	29	40	45	67	15	31
	S	0,028	0,028	0,013	0,012	0,052	0,025	0,000	0,007	0,000	0,032
	F	0,972	0,972	0,987	0,988	0,948	0,975	1,000	0,993	1,000	0,968
Pa-1	(N)	66	34	28	30	30	34	37	40	15	23
	S	0,636	0,691	0,750	0,750	0,667	0,691	0,135	0,675	0,800	0,696
	F	0,364	0,309	0,250	0,250	0,333	0,309	0,865	0,325	0,200	0,304

población de Ca de Bestiar, con una frecuencia de 0,865, en clara confrontación con todas las demás razas, en las que su frecuencia oscila entre valores de 0,200 para Podenco Canario y 0,364 para Gos d'Atura.

Por otra parte, las proteínas estructurales plasmáticas (Alb, Tf, Pi-1, α_1 -B, Prt-1, Prt-2, Gc, Pr, Pi-3 y Pa-1), que suponen el 47,62% de los 21 loci analizados, muestran un nivel de polimorfismo mayor que los sistemas enzimáticos analizados (Sod, GPI, Lap, MPI, 6-Pgd, G6PD, PGM-1, MDH-S, MDH-M, Pep-D y Pac), explicando los primeros un 83,33% del polimorfismo total, en las pobla-

ciones estudiadas.

Mediante una sola técnica, la electroforesis bidimensional en gel de agarosa-poliacrilamida, podemos visualizar cinco de los once sistemas polimórficos (Pi-1, α_1 -B, Prt-1, Prt-2 y Pa-1), explicando un 58,10% del polimorfismo total.

Esto es importante para una de las aplicaciones prácticas del polimorfismo bioquímico, la identificación y control de parentescos (Jordana *et al.*, 1990b).

En la tabla II se muestra de forma resumida los niveles de variabilidad encontrados en las diferentes razas estudiadas.

Tabla II.- Niveles de variabilidad genética en las razas caninas españolas. (Levels of genetic variability in the Spanish dog breeds. Standard error in parenthesis).

Población	Individuos Analizados por <u>locus</u>	Número de alelos por <u>locus</u>	Porcentaje de <u>loci</u> polimorficos*	Heterocigosidad	
				Observada	Esperada**
1. Gos d'Atura	91,0 (1,3)	1,7 (0,2)	38,1	0,150 (0,042)	0,167 (0,048)
2. Mastín Pirineos	53,5 (1,0)	1,6 (0,1)	38,1	0,148 (0,042)	0,158 (0,044)
3. Mastín Español	42,6 (1,2)	1,6 (0,2)	42,9	0,169 (0,051)	0,176 (0,049)
4. Perdiguero Burgos	41,4 (0,6)	1,6 (0,1)	38,1	0,125 (0,041)	0,139 (0,044)
5. Galgo Español	30,5 (0,3)	1,6 (0,1)	42,9	0,176 (0,049)	0,184 (0,049)
6. Sabueso Español	49,2 (1,4)	1,6 (0,2)	42,9	0,137 (0,037)	0,163 (0,044)
7. Ca de Bestiar	45,3 (0,5)	1,5 (0,1)	38,1	0,117 (0,037)	0,130 (0,039)
8. Podenco Ibicenco	68,8 (1,5)	1,7 (0,2)	38,1	0,146 (0,045)	0,146 (0,045)
9. Podenco Canario	14,8 (0,2)	1,5 (0,1)	38,1	0,130 (0,041)	0,139 (0,045)
10. Podenco Ibérico	32,0 (0,5)	1,6 (0,2)	33,3	0,144 (0,045)	0,161 (0,049)

(Error estándar en paréntesis)

* Criterio del 95%

** Nei (1978)

Las diez razas analizadas muestran unos valores de tasa de polimorfismo (P) que oscilan entre un 33,3% ($\pm 10,28\%$) para la población de Podenco Ibérico y un 42,9% ($\pm 10,80\%$) para las poblaciones de Mastín Español, Galgo Español y Sabueso Español. La tasa promedio de polimorfismo 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% $\pm 1,16\%$.

Del mismo modo, el número de alelos por *locus* (n_a) varía desde 1,5 ($\pm 0,1$) para Ca de Bestiar y Podenco Canario, hasta 1,7 ($\pm 0,2$) para las poblaciones de Gos d'Atura y Poden-

Tabla III.- Valores obtenidos del índice de fijación (F) de Wright en las razas caninas españolas. (Obtained values of Wright's fixation index (F) in the Spanish dog breeds).

RAZA	F
(GA) Gos D'Atura	0,1018
(MP) Mastín Pirineos	0,0633
(ME) Mastín Español	0,0398
(PB) Perdiguero Burgos	0,1007
(GE) Galgo Español	0,0435
(SE) Sabueso Español	0,1595
(CB) Ca de Bestiar	0,1000
(PE) Podenco Ibicenco	0,0000
(PC) Podenco Canario	0,0647
(PI) Podenco Ibérico	0,1056

co Ibicenco. La heterocigosidad media observada por individuo (H_o), oscila entre valores que van desde 0,117 ($\pm 0,037$) para la raza Ca de Bestiar hasta 0,176 ($\pm 0,049$) para Galgo Español. 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% $\pm 4,0\%$.

Estructura genética de las poblaciones: Suponiendo que no se conozca la

estructura reproductiva y geográfica de las poblaciones analizadas, el índice de fijación de Wright (1965), que mide el exceso o déficit de heterocigotos en la población analizada, nos da una aproximación de la estructura genética de las diferentes razas, tal como muestra la tabla III.

Ninguno de los valores obtenidos es significativamente diferente de 0 según el test de $\chi^2 = NF^2$ (Hedrick, 1985), por lo que, a pesar de que todas las razas -a excepción de Podenco Ibicenco- muestran déficit de heterocigotos, como promedio y tomando todos los *loci* en conjunto, no podemos asegurar que dichas poblaciones se encuentren en desequilibrio genético para las proporciones de Hardy - Weinberg.

Esta ausencia de significación podíamos esperarla debido a la gran importancia que tiene el tamaño de la muestra analizada (Hedrick, 1985), por lo que los resultados deben ser interpretados con precaución.

Más preciso, fiable e informativo, resulta calcular dicho índice para cada *locus* polimórfico, siendo en este caso un buen indicador de la estructura genotípica de un *locus* concreto en una población determinada.

Sólo dos razas mostraban desequilibrio para las proporciones Hardy - Weinberg en alguno de los *loci*. En concreto Sabueso Español para los sistemas $Tf(p<0.01)$ y $Prt-1(p<0.05)$, siendo el déficit de heterocigotos (D) de -0,382 y -0,374, respectivamente, y Podenco Ibicenco para el sistema $\alpha_1-B(p<0.05)$ tomando (D) un valor de -0,269.

Discusión

Niveles de variabilidad genética: Los resultados obtenidos sobre niveles de variabilidad en las distintas razas caninas españolas que se dan en la tabla II, 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.

Ca de Bestiar: 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.

Perdiguero de Burgos: 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 ($n_a = 1,6$).

Según Boivin *et al.* (1983) los soldados de la Legión Güelfa y posteriormente, según Sanz Timón (1982a), los soldados de la Legión Cóndor, 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, 1982a).

Podenco Canario, Ibérico e Ibicenco: 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.

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 misma.

A tenor de los valores observados de heterocigosidad (0,146) y número de alelos por *locus* (1,7), parece ser que la raza Podenco Ibérico no ha sufrido reducciones drásticas en el tamaño de su población a lo largo del tiempo.

Gos d'Atura: 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: 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 selec-

cionados 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.

Galgo Español: 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-españoles. 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.

Sabueso Español: 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 heterocigosidad -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, a pesar de que Sanz Timón (1982b) y Delalix (1986) hablen de la involución que ha sufrido el censo de Sabuesos durante este siglo, atribuido a la deforestación de los bosques con la consiguiente disminución de la caza

y al gran mestizaje sufrido con otras razas europeas.

La constitución alélica de las poblaciones: Ya se ha comentado al exponer los resultados que la constitución alélica de las diez razas caninas españolas es muy similar, así como con el resto de razas del mundo, 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 (Kimura, 1983) 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 pobla-

ciones, 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 descenden de un mismo tronco, y que el antecesor común de ambas ya poseía el alelo Lap^C.

El sistema *Pretransferrina-2* (Prt-2) descrito por Juneja *et al.* (1987) está regido por dos alelos codominantes de un *locus* autosómico, siendo Prt-2^F 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^S ha sido muy baja, oscilando entre unos valores de 0,007 y 0,052. Una posible explicación de la incidencia del alelo Prt-2^S en la mayoría de razas españolas, en contraposición a su ausencia en la mayoría de europeas, podría ser el hecho de que las veintinueve razas analizadas por Juneja *et al.* (1987) estuvieran más seleccionadas, con lo cual la selección habría actuado indirectamente sobre el proceso de deriva con el consiguiente cambio de las frecuencias génicas y la fijación por azar del alelo Prt-2^F.

En cuanto al sistema *Postalbúmina-1* (Pa-1) también descrito por Juneja *et al.* (1987), debemos señalar la inversión de frecuencias que mues-

tra 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^F (0,865), mientras que en todas las demás tiende hacia la fijación del alelo Pa-1^S (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.

En el sistema *Transferrina* (Tf), del cual hay descritos cinco alelos, los alelos Tf^B y Tf^C son los más comunes, con frecuencias génicas intermedias en la mayoría de las razas (Juneja *et al.* 1981a). El alelo Tf^A ha sido descrito con unas frecuencias muy bajas en las siguientes razas: Beagle, Cocker Spaniel, Pastor Alemán, Pointer, Poodle, Golden Retriever, Pastor Inglés, varias razas de Terriers y en perros nativos de Bangladesh (Stevens y Townsley, 1970; Blirup-Jensen, 1976; Vriesendorp *et al.*, 1976; Juneja *et al.*, 1981a; Kobayashi *et al.*, 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^A en razas no emparentadas se podría

explicar por mutaciones independientes. Sin embargo Juneja *et al.* (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 *et al.* (1975) parece ser bastante similar al tipo Tf^A de los perros. Esta introgresión 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^B, hallado en algunas razas de perros domésticos.

El alelo Tf^D ha sido descrito en perros mestizos, Cocker Spaniel y Pointer Alemán (Vriesendorp *et al.*, 1973; Clark *et al.*, 1975; Reetz *et al.*, 1980; Klauw y Bouw, 1980; Juneja *et al.*, 1981a) a frecuencias muy bajas. Juneja *et al.* (1981a) le asignan una frecuencia en la raza Cocker Spaniel del 0,019. En nuestro estudio se ha descrito la presencia del alelo Tf^D 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 *et al.*, 1987).

Esta elevada frecuencia del alelo Tf^D 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, más si tenemos en cuenta que el *locus* Tf se encuentra en equilibrio genético de Hardy - Weinberg. Tampoco sería descabellado pensar que el alelo Tf^D 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, 1982a; Boivin *et al.*, 1983), debemos comentar que la existencia del alelo Tf^D 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^E sólo ha sido descrito en varias clases de Poodles (Juneja *et al.*, 1981a) y en perros mestizos (Vriesendorp *et al.*, 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 desde el punto de vista de que los dos descienden 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 (Jordana, 1989). 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^C (0,933) en la población de Podenco Canario.

Las diferentes hipótesis existentes sobre el origen de la raza (Jordana *et al.*, 1990c), 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.

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 Bardinós o Majoreños 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 Bardinós, del mismo modo podían haberse cruzado con Podencos, con la consiguiente fluctuación de las frecuencias génicas debido a la migración.

Como datos que pueden apoyar esta hipótesis, debemos señalar que el Basenji tiene prácticamente fijado el alelo Tf^C, con una frecuencia génica de 0,977 (Juneja *et al.*, 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^B y Tf^C, con unas frecuencias muy similares. Sin embargo, la población de Podenco Canario posee el alelo Tf^C 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^S en la raza Basenji (Mgheni *et al.*, 1979; Christensen *et al.*, 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^A en la población de Basenji (Juneja *et al.*, 1981a) y como hemos visto la raza Podenco Canario también.

Por último, sólo recordar que esto no deja de ser una hipótesis que debería de ser contrastada con otros estudios más amplios.

Agradecimientos

A Gallina Blanca Purina por su contribución inicial a la financiación de este estudio, así como a las diferentes personas que han colaborado en la obtención de las muestras sanguíneas.

Bibliografía

- Blirup-Jensen, S. 1976. Citado por Juneja *et al.* (1981a).
- Boivin, R. *et al.* 1983. Nuestro amigo el perro. Selecciones del Reader's Digest (Iberia), Madrid.
- Cardona, A. 1982. El perro Bardino o Majorero. En: I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. Córdoba 19 al 21 de Marzo 1982, pp: 83-110, Córdoba.
- Christensen, K., J. Arnbjerg and E. Andresen. 1985. Polymorphism of serum albumin in dog breeds and its relation to weight and leg length. *Hereditas*, 102, 219-223.
- Clark, P., G.E. Ryan, and A.B. Csuppon. 1975. Biochemical genetic markers in the family Canidae. *Aust. J. Zool.*, 23, 411-417.
- Delalix, A.M. 1986. Los Perros Españoles. De Vecchi, Barcelona.
- Ejima, H., K. Kurokawa and S. Ikemoto. 1986. Phenotype and Gene Frequencies of Red Blood Cell Groups in Dogs of Various Breeds Reared in Japan. *Jpn. J. Vet. Sci.*, 48, 2, 363-368.
- Gómez Toldrà, S. 1985. Los Perros. Gran Enciclopedia Canina. Planeta - De Agostini, Barcelona.
- Guasp, A. 1982. Pastor Mallorquín o Ca de Bestiar. En: I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas. Córdoba 19 al 21 de Marzo 1982, pp: 45-51, Córdoba.

- Hashimoto, Y., T. Yamakawa and Y. Tanabe. 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.
- Hedrick, P.W. 1985. *Genetics of Populations*. Jones and Bartlett Publishers, Boston.
- Jordana, J. 1989. *Relaciones Genéticas en Cánidos Españoles*. Tesis Doctoral, Facultad de Veterinaria, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Jordana, J., A. Sánchez y J. Piedrafita. 1990a. Aportaciones bioquímicas sobre el origen y las relaciones filogenéticas de los cánidos. *ONE*, 90: 2-5.
- Jordana, J., A. Sánchez y J. Piedrafita. 1990b. Probabilidad de detección de pedigrees erróneos mediante polimorfismos bioquímicos, en razas caninas españolas. *Clínica Veterinaria de Pequeños Animales*. 10, 3: 151-156.
- Jordana, J., Sánchez, A. y Piedrafita, J. 1990c. Los Cánidos Españoles. Orígenes y Clasificación. *ONE*, 89, 2-8.
- Juneja, R.K., K. Christensen, E. Andresen and B. Gahne. 1981a. Frequencies of transferrin types in various breeds of domestic dogs. *Anim. Blood Grps. biochem. Genet.*, 12, 79-88.
- Juneja, R.K., I. Reetz, K. Christensen, B. Gahne and E. Andresen. 1981b. Two-dimensional gel electrophoresis of dog plasma proteins: Genetic polymorphism of an α_1 -protease inhibitor and another postalbumin. *Hereditas*, 95, 225-233.
- Juneja, R.K., I.C.J. Arnold, B. Gahne and J. Bouw. 1987. 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.
- Klauw, J.M. van der. and J. Bouw. 1980. Biochemical variants in dogs. *Anim. Blood Grps. biochem. Genet.*, 11, S1, 62.
- Kobayashi, R., H. Miyakawa, Y. Tanabe, Y. Hashimoto, K. Ota and M.O. Faruque. 1987. Blood protein polymorphism in the Bangladesh native dogs. *Genetic studies on breed differentiation of the native domestic animals in Bangladesh*, 2, 93-103.
- Levene, H. 1949. On a matching problem arising in genetics. *Ann. Math. Stat.*, 20, 91-94.
- Mgheni, M., K. Christensen and E. Andersen. 1979. Albumin polymorphism in domestic dog breeds. *Hereditas*, 91, 307-308.
- Nei, M. and A.K. Roychoudhury. 1974. Genetic variation within and between the three major races of man, Caucasoids, Negroids and Mongoloids. *Amer. J. Hum. Genet.*, 26, 421.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89, 583-590.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- Reetz, I., H. Geldermann and S. Kiel. 1980. Biochemical polymorphisms in German dog breeds. *Anim. Blood Grps. biochem. Genet.*, 11, S1, 61-61.
- Richkind, K.E. and M. Richkind. 1978. Polymorphism at the glucosephosphate isomerase locus in the dog. *J. Hered.*, 69, 141-142.
- Salamanca, D. 1982. Galgo Español. En: *I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas*. Córdoba 19 al 21 de Marzo 1982, pp: 283-317, Córdoba.
- Sanz Timón, J.M. 1982a. El Perro Perdiguero Buralés. En: *I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas*. Córdoba 19 al 21 de Marzo 1982, pp: 359-379, Córdoba.
- Sanz Timón, J.M. 1982b. El Perro Sabueso en España. En: *I Symposium Nacional de las Razas Caninas Españolas*. Córdoba 19 al 21 de Marzo 1982, pp: 333-338, Córdoba.
- Simonsen, V. 1976. Electrophoretic studies on the blood proteins of domestic dogs and other Canidae. *Hereditas*, 82, 7-18.
- Simonsen, V. 1979. Low level of heterozygosity among carnívores. *Hereditas*, 91, 315.
- Stevens, R.W.C. and M.E. Townsley. 1970. Canine serum transferrins. *J. Hered.*, 61, 71-73.
- Sugiura, S., Y. Tanabe and K. Ota. 1977. Gene-

- tic polymorphism of eserine resistant esterases in canine plasma. *Anim. Blood Grps. biochem. Genet.*, 8, 121-126.
- Swofford, D.L. and R.B. Selander. 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., S. Sugiura, M. Asanoma and K. Ota. 1974. Genetic polymorphism of leucine aminopeptidase in canine plasma. *Anim. Blood Grps. biochem. Genet.*, 5, 225-230.
- Tanabe, Y., T. Omi and K. Ota. 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., T. Omi and K. Ota. 1978. Genetic variants of hemoglobin in canine erythrocytes. *Anim. Blood Grps. biochem. Genet.*, 9, 79-83.
- Vriesendorp, H.M. et al. 1973. Joint Report of 1st International Workshop on Canine Immunogenetics. *Tissue Antigens*, 3, 145-172.
- Vriesendorp, H.M. et al. 1976. Joint Report of the Second International Workshop on Canine Immunogenetics. *Transplant. Proc.*, 2, 289-314.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19, 395-420.