

RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LOS CANIDOS

*J. JORDANA VIDAL (Profesor Titular)
y P. FOLCH LEPEZ (Colaboradora)*

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

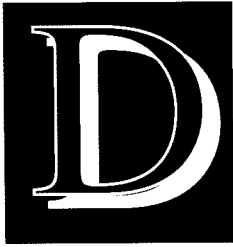
ESTUDIOS de divergencia aloenzimática y análisis cromosómicos han permitido dilucidar la existencia de cuatro grandes grupos dentro de la familia Canidae. Uno de ellos, el género *Canis*, engloba a las actuales razas de perros domésticos (*Canis familiaris*), aceptándose, generalmente, que éstos descienden de un único antecesor común, el lobo (*Canis lupus*).

Posteriormente, diferentes líneas de lobo habrían dado lugar a los diversos tipos ancestrales de perros, de los cuales derivarían las actuales razas caninas.

La principal herramienta para una reconstrucción fiable de las filogenias ha sido durante las últimas décadas el análisis de los llamados polimorfismos bioquímicos. No obstante, las posibles interpretaciones que pudieran realizarse a nivel de razas deben ser tomadas con precaución, en primer lugar por las asunciones, limitaciones y sesgos que puedan tener estas metodologías, y en segundo lugar, porque intentar analizar la divergencia evolutiva entre razas se hace extremadamente difícil, debido al poco tiempo que ha transcurrido en la evolución de las mismas, lo cual hace que las diferencias genéticas raciales se deban esencialmente a cambios en las frecuencias génicas más que a la fijación o pérdida de diferentes alelos en los genes y poblaciones analizadas.

El análisis del polimorfismo a nivel del ADN ha abierto nuevas puertas y expectativas para una mejor interpretación de las posibles filogenias.

LA IMPORTANCIA DE LA CLASIFICACION



E todos es conocida la gran diversidad de razas caninas existentes en el mundo y los intentos de clasificación sistemática dentro de grupos lo más afines posible. En los libros de canicultura se encuentran frecuentemente árboles genealógicos en los que figuran la mayoría de las razas y que pretenden justificar su filiación. Estos árboles difieren considerablemente por que no se dispone de documentos arqueológicos o históricos suficientes que permitan reconstruir la diversificación del perro desde sus orígenes, y tal como señala Peters¹⁸ *“los documentos recopilados con anterioridad a la mitad del siglo XIX son tan incompletos e inexactos que cualquiera puede demostrar lo que quiera respecto a la ascendencia de una determinada raza”*.

La primera clasificación de perros de la que se posee información data de 1486 y se halla en “El Libro de St. Albans”, atribuido a Juliana Barnes, priora del convento de Sopwell, Inglaterra¹⁸. Pero es al final del siglo XIX, con la creación de los “Kennels Clubs” de Inglaterra y Norteamérica, cuando la clasificación sistemática de las diferentes razas caninas empieza a cobrar una mayor importancia. Estas organizacio-

nes desarrollaron mejores clasificaciones, impusieron unos tipos, mantuvieron el registro y los libros genealógicos y dieron un reconocimiento *oficial* a las distintas razas.

Aunque muchos países siguen utilizando su propio sistema de clasificación, que se ha ido formando históricamente, se advierte más unidad en el continente europeo, ya que los organismos nacionales se han unido en un cuerpo coordinador, la Fédération Cynologique Internationale (FCI) con sede en Thuin (Bélgica), a la cual se han asociado la mayor parte de los países europeos con la excepción de los anglosajones.

A pesar de la enorme dificultad que entraña reconstruir la filogenia de las más de 400 razas caninas actualmente reconocidas en el mundo, ha sido una labor continuada su clasificación sistemática dentro de grupos lo más afines posible y la investigación de las relaciones filogenéticas existentes entre ellas.

EL PERRO (CANIS FAMILIARIS) DESCIENDE DEL LOBO (CANIS LUPUS)

El orden Carnívora se subdividió al final del Eoceno y principios del Oligoceno, hace aproximadamente 35 millones de años, en dos superfamilias: la *Canioidea* y la *Feloidea*.

Estudios de divergencia aloenzimática y análisis comparativos de metafases cromosómicas^{26, 27} han permitido dilucidar la existencia de cuatro grandes grupos dentro de la familia Canidae, tal como muestra la figura 1.

- *Cánidos con aspecto de lobo*, que incluye los perros domésticos, lobo gris, coyotes y chacales, representantes del Género *Canis*.
- *Cánidos de Sudamérica*, incluye especies de diferente morfología pero con un antepasado común.
- *Cánidos con aspecto de zorro-rojo*, zorros del Viejo y Nuevo Mundo, representantes del Género *Vulpes*.

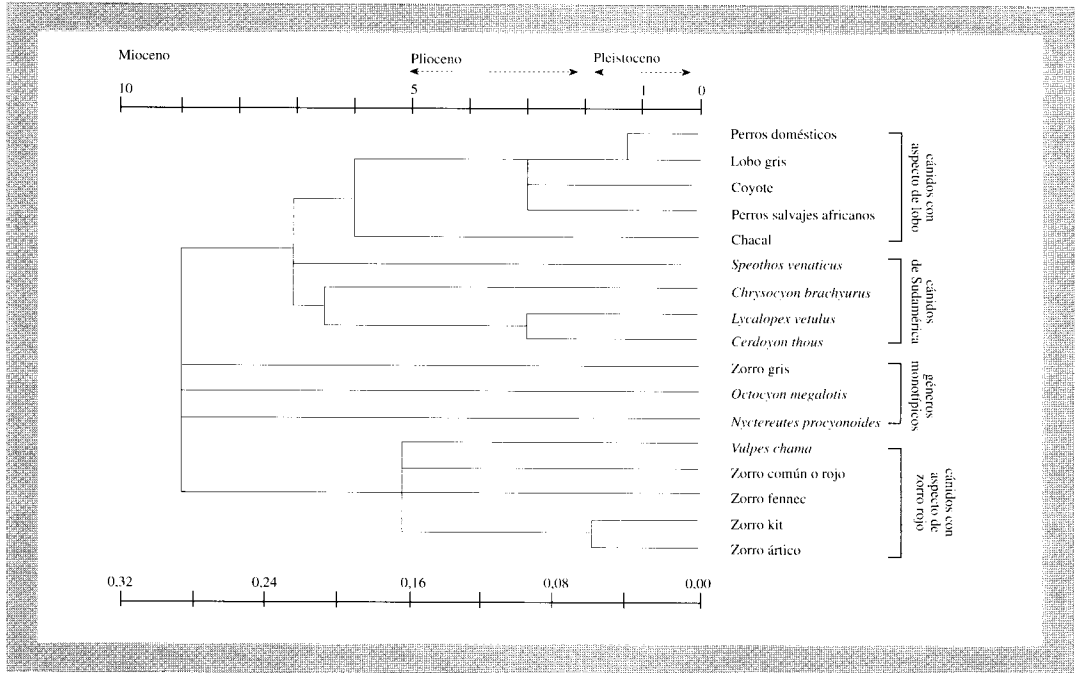


Fig. 1.— Árbol de consenso de las relaciones de la familia Canidae, basado en distancias genéticas aloenzimáticas y morfología cromosómica. La escala inferior hace referencia a la distancia genética de Wagner entre poblaciones. (Tomado de Wayne, 1993).

- Géneros monotípicos, que tienen una larga y separada historia evolutiva.

Los registros fósiles y los estudios de distancias genéticas indican que estas divisiones se produjeron hace unos 7-10 millones de años.

El género *Canis* se separó de los llamados Cánidos de Sudamérica hace aproximadamente unos 7 millones de años, basándose la estimación de este tiempo en el registro fósil, hallado en Norteamérica, del llamado *Canis davisii*, el potencial ancestro de ambos grupos¹. A princi-

pios del Plioceno el género *Canis* inicia su migración a Eurasia a través del estrecho de Bering, todavía no invadido por las aguas.

Se cree que el chacal se emancipó del lobo (*Canis lupus*) ya en el Plioceno, hace unos 6 millones de años, por lo que la divergencia de estos animales es muy antigua y de suficiente duración para que aparezcan como especies bien definidas. En África se encuentran todas las especies de chacales, a excepción del chacal común o dorado (*Canis aureus*), que además se halla en Arabia y la India. Se puede sugerir la posibilidad de que el chacal de África se separara de la rama principal evolutiva del lobo por la cuenca mediterránea y se adaptara al clima cálido²⁶.

Algo parecido debió suceder con el coyote (*Canis latrans*), que se separó de la rama evolutiva del lobo

hace aproximadamente unos 3 millones de años, adaptándose a climas más cálidos después de la época glacial y transformándose en una población independiente de la integrada por los individuos primitivos.

Actualmente se acepta que el perro (*Canis familiaris*) desciende de un único antecesor, el lobo, y algunos autores lo designan con el nombre de *Canis lupus* forma *familiaris*. Dicha separación debió producirse en un período de tiempo que va desde los 325.000 años a 1 millón de años²⁷. El perro doméstico es un pariente extremadamente cercano al lobo gris difiriendo en sólo un 0,2% en la secuencia de sus ADN-mitochondriales (mtDNA). Como punto de comparación, el lobo gris difiere con respecto a su pariente salvaje más cercano, el coyote, en aproximadamente el 4% de la secuencia de sus mtDNA²⁶. Otras justificaciones para asumir esta hipótesis se basan en estudios comparativos sobre morfología dental¹⁷, estudios comparativos de conducta²¹ y estudios comparativos de morfología craneal entre cánidos domésticos y salvajes²⁶. El perro desciende únicamente del lobo, a pesar de su gran diversidad en tamaños y proporciones; la amplia variabilidad morfológica existente entre los individuos adultos de las diferentes razas probablemente sea el resultado de simples cambios en las tasas de desarrollo, ocurridas durante el período de selección racial y del abundante número de generaciones transcurridas²⁶.

Según Clutton-Brock⁴, la asociación entre el hombre cazador y los lobos podría haber tenido lugar hace unos 40.000 años con la aparición del *Homo sapiens*, comportando la domesticación una serie de cambios morfológicos, así como la disminución del tamaño de los individuos. No obstante, fue al final del Pleistoceno, con la mejora de las condiciones climáticas, hace ahora unos 14.000 años, cuando se produjo la disminución del tamaño de algunos grupos de mamíferos, importante en el caso de los carnívoros del oeste de Asia, según demuestran los hallazgos de restos fósiles^{5, 17, 21}. La diversidad de estos hallazgos sugiere múltiples eventos de domesticación en diferentes sitios y tiempos, por lo que los perros podrían haber derivado de diferentes poblaciones ancestrales de lobo gris, *Canis lupus*²⁶.

Olsen y Olsen¹⁷, basándose en estudios comparativos de morfología dental, a partir de hallazgos arqueológicos, sugieren, tal como muestra la figura 2, que el pequeño lobo del oeste asiático *Canis lupus arabs* fue probablemente el antecesor de la mayoría de los perros Europeos y del sur de Asia, incluyendo el Dingo. El pequeño lobo chino *Canis lupus chanco*, sería el antecesor de los primitivos perros de China y Mongolia, mientras que los grandes lobos del norte, *Canis lupus lycaon*, serían los antecesores del llamado Perro de las Turberas o *Canis familiaris palustris*, antecesor de las razas esquimales de tipo Spitz: Samoyedo, Chow-Chow, Keeshond, Alaskan Malamute y Siberian Husky.

Otros autores⁴ sugieren que el Dingo es el único descendiente directo del lobo de la India (*Canis lupus pallipes*) y la única raza pura de perro doméstico que existe en el mundo. El Dingo habita en Australia y durante cientos de años no sufrió introgresión de genes de ninguna otra raza del mundo, hasta la llegada de los primeros europeos con sus perros.

A partir de *Canis lupus arabs* aparecen cuatro nuevos tipos primitivos de perros: *Canis familiaris metris-optimae*, antepasado de los perros de pastor; *Canis familiaris inostranzewi*, que se convertiría en el predecesor de los Molosos, procedentes del norte de la India; *Canis familiaris intermedius*, del que procederían los Bra-

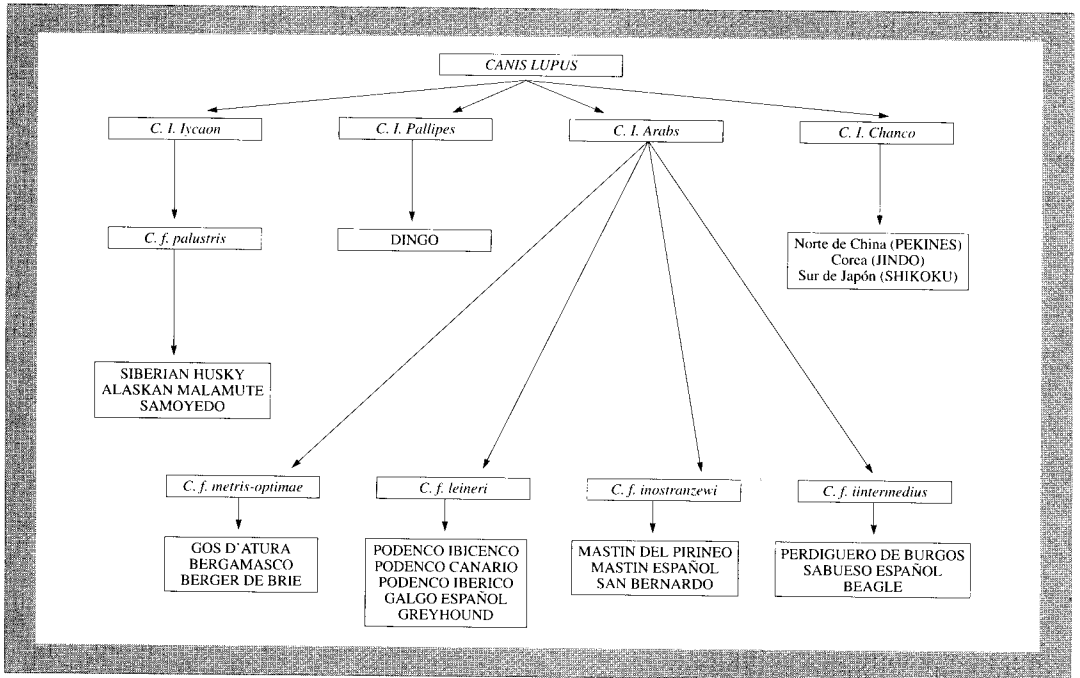


Fig. 2.— Esquema de la hipotética evolución de las razas caninas (*Canis familiaris*) a partir del lobo (*Canis lupus*).

cos, y por último el tronco medio-oriental, el *Canis familiaris leineri*, que daría origen a los lebreles. Jordana y cols.¹¹, a partir del estudio de divergencia aloenzimática entre diez razas caninas españolas, postulan que la divergencia entre *C. f. metris-optimae* y *C. f. leineri* podría haber tenido lugar hace aproximadamente unos 30.000 años. Estos dos troncos se habrían separado del grupo común que formaban con *C. f. intermedius* hace 49.000 años, mientras que *C. f. inostranzewi* se habría separado hace ahora 55.000 años del grupo común que formaba con los otros tres troncos ancestrales. Un tiempo de divergencia

parecido le asignan Nei y Roychoudhury¹⁶ a la separación del tronco común de las razas humanas Caucasoides y Mongoloide, hace ahora aproximadamente unos 41.000 años. Los Negroides se habrían separado del tronco común con los dos anteriores hace aproximadamente unos 110.000 años. Observamos que las cuatro ramas se separaron independientemente unas de otras en un espacio de tiempo relativamente corto, durante el Pleistoceno Superior, concretamente en el Paleolítico Medio, es decir, cuando el *Homo sapiens neanderthalensis* habitaba la Tierra.

LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LOS CANIS FAMILIARIS

Si nos adentramos ya, específicamente, en la especie *Canis familiaris*, comprobamos que los estudios fi-

logenéticos realizados mediante metodología numérica son más bien escasos. Las relaciones existentes entre las distintas razas de perros han sido abordadas desde el punto de vista histórico^{8, 20}, morfológico¹² y de comportamiento⁹. Sin embargo, estos caracteres morfológicos y de conducta han estado sometidos a una gran presión de selección, tanto natural como artificial, siendo por tanto esta fuerza evolutiva la que habría tenido un mayor peso en el proceso de diferenciación racial. Por consiguiente, estos caracteres fenotípicos serían, en general, unos indicadores poco potentes de la evolución y de las relaciones genéticas existentes a nivel de razas. No obstante, la información aportada por estos marcadores no debe ser desechada, ya que puede complementar, en algunos casos, la procedente de otras fuentes de información.

La posibilidad de comparar productos directos de la acción génica (polimorfismos bioquímicos de proteínas y enzimas) o el propio material genético (análisis del polimorfismo del ADN, mediante la utilización de los llamados *minisatélites* y *microsatélites*) permite acercarse al genotipo y medir directamente la divergencia genética^{2, 3}.

El análisis del polimorfismo bioquímico de loci génicos estructurales se ha venido utilizando para intentar reconstruir la filogenia de las diferentes razas caninas mundiales. Sin embargo, estas técnicas bioquímicas no están exentas de importantes sesgos.

Jordana y cols.¹³ analizaron 21 loci génicos en 10 razas caninas españolas y estimaron que el grado promedio de diferenciación genética entre las razas caninas era del 9,9%. Este valor, muy semejante al encontrado en otras especies¹⁶, nos indica que la proporción de variación genética atribuible a las diferencias raciales tan sólo explica un 10% del total de la variación genética, correspondiendo el 90% restante a diferencias entre los individuos. Las diferencias raciales a nivel proteico y enzimático se deben esencialmente a cambios en las frecuencias génicas más que a la fijación o pérdida de diferentes alelos en los genes analizados.

Como conclusión, podemos comentar que las razas no son tan diferentes desde el punto de vista genético como lo que podríamos suponer cuando analizamos la divergencia utilizando otras fuentes de información. En este sentido, nos mostramos de acuerdo con Mayne²⁵ cuando afirma que el perro doméstico (*Canis familiaris*) es un grupo morfológicamente muy diverso pero genéticamente muy homogéneo. Como consecuencia de lo que acabamos de comentar, el análisis de las relaciones filogenéticas a nivel de razas, mediante el estudio de los polimorfismos bioquímicos, debe ser interpretado con mucha precaución. Además, si queremos utilizar los valores de distancia genética¹⁵ existentes entre las razas como una medida de la divergencia evolutiva entre las mismas, debemos asumir dos premisas¹¹: que no existe migración entre las razas, ya que esto produciría una infravaloración de la divergencia, y que las razas o poblaciones no se han visto afectadas por importantes *cuellos de botella* (drástica disminución del tamaño poblacional), ya que en este caso se produciría una sobrevaloración de la divergencia con respecto a otras razas. Parece lógico pensar que estas premisas a nivel de razas muchas veces no se cumplen.

En los momentos actuales, creemos que la más fiable interpretación de una filogenia sería aquella que proviniera de la recopilación, estudio y posterior comparación de todas las posibles fuentes de informa-

ción. No obstante, a pesar de las limitaciones comentadas, los logros alcanzados en la reconstrucción de las filogenias de las diferentes especies, mediante la utilización de los polimorfismos bioquímicos, han sido sustanciales, ayudando en muchos casos a corroborar o rechazar diferentes hipótesis que pudieran existir sobre la filogenia de algunas razas.

La importancia de los polimorfismos bioquímicos en el estudio de la evolución de las diferentes razas quedó patente en el trabajo de Tanabe y cols.²⁴ con el estudio de las variantes genéticas de la hemoglobina (Hb) en eritrocitos caninos. Sólo se observó el alelo HbA en razas caninas japonesas, y no se observó en ninguna de las 25 europeas y 5 orientales analizadas (excepto japonesas), teniendo éstas por tanto fijado el alelo HbB. Esto sugiere que las razas japonesas se originaron de un tipo ancestral común que poseía ambos alelos de hemoglobina, el A y el B, mientras que las razas europeas se originaron de un grupo ancestral que no poseía el alelo A. Similares conclusiones²³ se obtuvieron con el análisis del sistema enzimático glucosa fosfato isomerasa (GPI). El alelo GPI^B sólo se encontró en seis razas caninas japonesas y en ninguna de las europeas, a excepción del Dálmata. El análisis del locus génico Esterasa (Es) también confirmó estos resultados²², ya que sólo se halló el alelo Es^c en razas caninas japonesas y en ninguna de las 30 razas europeas estudiadas, excepto el Spitz. Todos

estos resultados indican una marcada diferencia en la constitución genética de las razas nativas japonesas (Akita, Kishu, Shikoku, Kai...) con respecto a las europeas.

Hashimoto y cols.¹⁰, mediante cromatografía en capa fina, describen dos alelos en el sistema eritrocitario gangliósido monooxigenasa (Gmo). El alelo Gmo^a sólo se halló en razas del norte de la China, Corea y sur de Japón. La raza japonesa Hokkaido era la única que no expresaba el gen Gmo^a, al igual que las razas del sur de la China y todas las europeas analizadas. Estos resultados sugieren que las razas nativas del sur del Japón provienen del norte de China vía península de Corea y que la raza Hokkaido (norte de Japón) proviene del sur de China vía Taiwan. Sin embargo, no se puede excluir la posibilidad, según los autores, de que el Hokkaido provenga de Europa, ya que en dichas razas sólo se ha encontrado el alelo Gmo^a.

Estas hipótesis fueron corroboradas por Kobayashi y cols.¹⁴ mediante el estudio electroforético de 26 sistemas enzimáticos en 31 razas. Las conclusiones a que llegaron fueron las mismas que Hashimoto y cols.¹⁰, pero además incluyeron en el eje norte de Japón (Hokkaido) -sur de China - Taiwan a los perros nativos de Bangladesh, reafirmando la hipótesis de que las razas del norte de Japón provienen del sur de Asia. El dendrograma mostraba una marcada relación entre las razas con un hipotético origen surasiático y las europeas y, por el contrario, una marcada divergencia con las integrantes del eje norte de China - Corea - sur de Japón. Ejima y cols.⁶, analizando diferentes grupos sanguíneos (DEA 1, DEA 3, DEA 6, D y J1), también confirmaron la divergencia genética existente entre las razas nativas japonesas y las europeas.

A nivel de las razas españolas, podemos observar en las figuras 3 y 4 las relaciones obtenidas a partir de datos morfológicos y bioquímicos, respectivamente. La discrepancia es manifiesta, siendo el coeficiente de correlación entre las distancias morfológicas y bioquímicas muy bajo ($r=0,07$) y no significativo¹¹. Por

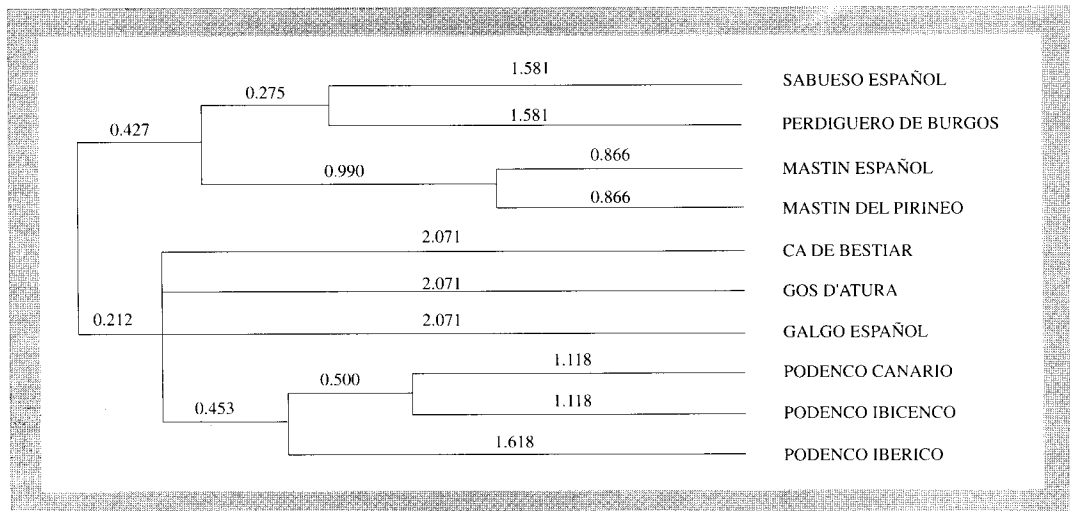


Fig. 3.— Dendrograma de las razas caninas españolas obtenido a partir de datos morfológicos. Los valores numéricos indican la distancia genética entre poblaciones. (Tomado de Jordana y cols., 1992b).

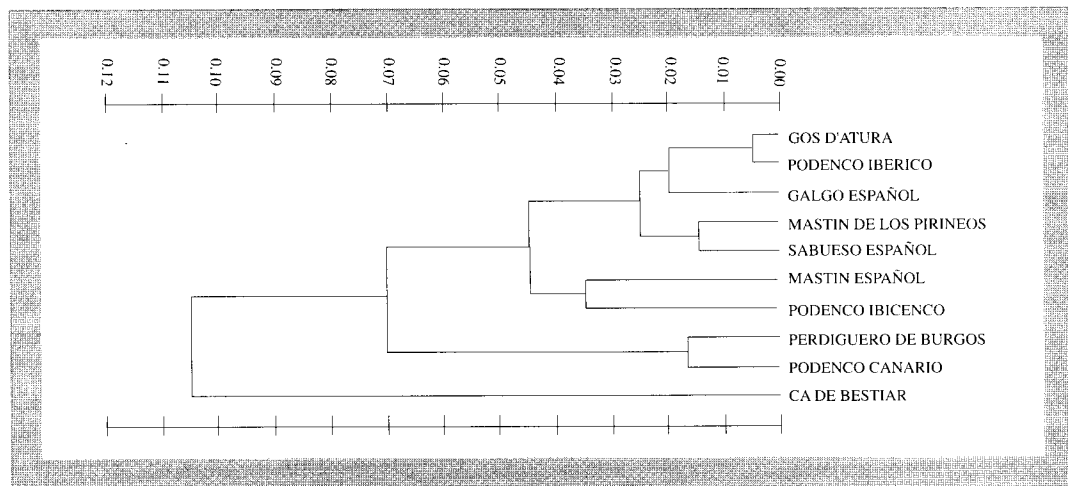


Fig. 4.— Dendrograma de las razas caninas españolas obtenido a partir de datos bioquímicos (polimorfismo proteico y enzimático). La escala hace referencia a la distancia genética F_{ST} entre poblaciones. (Tomado de Jordana y cols., 1992c).

tanto, a nivel de razas, las representaciones diagramáticas nos muestran, preferentemente, el grado de

relación y semejanza actual, tanto a nivel morfológico como genético, existente entre las diferentes razas caninas, pudiendo ser o no indicadores de la verdadera

historia evolutiva de las poblaciones. La selección artificial, las migraciones génicas, los *cuellos de botella*, el reducido porcentaje (10%) de variación genética atribuido a las diferencias raciales cuando utilizamos los polimorfismos bioquímicos, etc., hacen que los posibles análisis filogenéticos deban ser interpretados con mucha precaución.

Actualmente, la posibilidad de poder analizar la gran cantidad de polimorfismo que existe a nivel del ADN, en unas determinadas regiones hipervariables del genoma denominadas *minisatélites* y *microsatélites*, contribuirá sin duda a esclarecer las relaciones filogenéticas entre las razas². En el 2nd International DOGMAP Meeting, celebrado en abril de 1995 en Cambridge, han empezado a aparecer resultados preliminares relacionados con el tema en razas caninas¹⁹.

BIBLIOGRAFIA

- BERTA, A.: «The Pleistocene bush dog, *Speothos pacivorus* (Canidae) from the Lagoa Santa caves, Brazil». *J. Mammalogy*, 65: 549-559, 1984.
- BOWCOCK, A. M.; RUIZ-LINARES, A.; TOMFOHRDE, J.; MINCH, E.; KIDD, R.J. y CAVALLI-SFORZA, L. L.: «High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites». *Nature*, 368: 455-457, 1994.
- BRUFORD, M. W. y WAYNE, R. K.: «Microsatellites and their application to population genetic studies. Current Opinion in Genetics and Development». 3: 939-943, 1993. Clark, P.; Ryan, G. E. y Czappon, A. B.: *Biochemical genetic markers in the family Canidae*. *Aust. J. Zool.*, 23: 411-417, 1975.
- CLUTTON-BROCK, J.: «Dog». In: *Evolution of domesticated animals*. (Ed. I. L. Mason), Longman, London and New York. pp: 198-211, 1984.
- DAVIS, S. J. M. y VALLA, F. R.: «Evidence for domestication of the dog 12.000 years ago in the Natufian of Israel». *Nature*, 276: 608-610, 1978.
- EJIMA, H.; KUROKAWA, K. y IKEMOTO, S.: «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, 1986.
- GITTLEMAN, J. L.: «Carnivore brain size, behavioral ecology and phylogeny». *J. Mammalogy*, 67(1): 23-36, 1986.
- GOMEZ-TOLDRA, S.: «Los Perros». *Gran Enciclopedia Canina*. Planeta-De Agostini, Barcelona.
- HART, B. L. y HART, L. A.: «Selecting pet dogs on the basis of cluster analysis of breed behavior profiles and gender». *JAVMA*; 186(11): 1181-1185, 1985.
- HASHIMOTO, Y.; YAMAKAWA, T. y TANABE, Y.: «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, 1984.
- JORDANA, J.; PIEDRAFITA, J. y SANCHEZ, A.: «Genetic relationships in Spanish dog breeds. II. The analysis of biochemical polymorphism». *Genet. Sel. Evol.*; 24: 245-263, 1992a.

12. JORDANA, J.; PIEDRAFITA, J. y SANCHEZ, A.: «Genetic relationships in Spanish dog breeds. I. The analysis of morphological characters». *Genet. Sel. Evol.*; 24: 225-244, 1992b.
13. JORDANA, J.; PIEDRAFITA, J.; SANCHEZ, A. y PUIG, P.: «Comparative F-statistics analysis of the genetic structure of ten Spanish dog breeds». *Journal of Heredity*; 83(5): 367-374, 1992c.
14. KOBAYASHI, R.; MIYAKAWA, H.; TANABE, Y.; HASHIMOTO, Y.; OTA, K. y FARUQUE, M. O.: «Blood proteins polymorphism in the Bangladesh native dogs. Genetic studies on breed differentiation of the native domestic animals in Bangladesh». 2: 93-103, 1987.
15. NEI, M.: «Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals». *Genetics*; 89: 583-590, 1978.
16. NEI, M. y ROYCHOUDHURY, A. K.: «Genetic relationships and evolution of human races». *Evol. Biol.*; 14:1-59, 1982.
17. OLSEN, S. J. y OLSEN, J. W.: «The Chinese wolf, ancestor of New World dogs». *Science*; 197: 533-535, 1977.
18. PETERS, J. A.: «Canine breed ancestry». *J. Amer. Vet. Med. Assoc.*; 155(4): 621-624, 1969.
19. PIHKANEN, S. y VARVIO, S. L.: «Patterns of polymorphism at three microsatellite loci studied in three domestic dog populations». 2nd International DOGMAP Meeting, Cambridge, U.K. (Abstract). 1995.
20. ROUSSELET-BLANC, P. (ed.): «Nuestro amigo el perro». *Selecciones del Reader's Digest (Iberia)*, Madrid. 1983.
21. SCOTT, J. P.: «Evolution and Domestication of the Dog». *Evol. Biol.*; 2: 243-275, 1968.
22. SUGIURA, S.; TANABE, Y. y OTA, K.: «Genetic polymorphism of eserine resistant esterases in canine plasma». *Anim. Blood. Grps. biochem Genet.*; 8: 121-126, 1977.
23. TANABE, Y.; OMI, T. y OTA, K.: «Genetic variants of glucose phosphate isomerase (E.C.3.1.9) in canine erythrocytes». *Anim. Blood. Grps. biochem Genet.*; 8: 191-195, 1977.
24. TANABE, Y.; OMI, T. y OTA, K.: «Genetic variants of hemoglobin in canine erythrocytes». *Anim. Blood. Grps. biochem Genet.*; 9: 79-83, 1978.
25. WAYNE, R. K.: «Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change». *Evolution*; 40(2): 243-261, 1986.
26. WAYNE, R. K.: «Molecular evolution of the dog family». *TIG*; 9(6): 218-224, 1993.
27. WAYNE, R. K. y O'BRIEN, S. J.: «Allozyme divergence within the canidae». *Syst. Zool.*; 36(4): 339-355, 1987.