

VARIABILIDAD Y RELACIONES GENÉTICAS DE CINCO POBLACIONES DE LA RAZA CANINA «GOS D'ATURA»

J. JORDANA

J. PIEDRAFITA

A. SANCHEZ

Unitat de Millora Genètica Animal

Facultat de Veterinària. Universitat Autònoma de Barcelona

08193 - Bellaterra. Barcelona

RESUMEN

A partir del estudio electroforético de 21 loci génicos, se analizan el grado de variabilidad genética y las relaciones existentes entre cinco poblaciones de la raza canina Gos d'Atura.

La población Barcelona-Girona (BG) es la que presenta el menor nivel de variabilidad ($H_o = 0,126 \pm 0,037$). La distancia genética promedio interpoblacional, medida a través de la distancia de cuerda de Cavalli-Sforza y Edwards (1967), toma un valor de $0,094 \pm 0,018$, diferenciándose Barcelona-Girona del resto de subpoblaciones. Los valores de distancia de dicha población con respecto a las otras oscilan de 0,105 a 0,118. El análisis poblacional mediante los estadísticos F (Nei, 1977; Wright, 1978) y los dendrogramas obtenidos confirman la diferenciación existente entre esta población con respecto a las demás. Se discuten las posibles causas que han dado lugar a esa diferenciación.

PALABRAS CLAVE: Variabilidad genética

Distancia genética

Dendrograma

Estadísticos F

Polimorfismo

Gos d'Atura

Perro

INTRODUCCION

El estudio de la variabilidad y las relaciones genéticas entre las razas caninas ha sido ampliamente analizado a través del polimorfismo bioquímico (Tanabe *et al.*, 1974, 1977, 1978; Sugiura *et al.*, 1977; Simonsen, 1979; Juneja *et al.*, 1981; Kobayashi *et al.*, 1987; Jordana, 1989). Sin embargo, son escasos los estudios que examinan la variabilidad genética intrarracial, y dadas las características específicas de algunas poblaciones (tamaño de las mismas, aislamiento reproductivo, etc.) pueden existir diferencias significativas entre poblaciones de la misma raza, encontrándose, en ciertos casos, que dos poblaciones de la misma raza difieren genéticamente más que dos razas distintas (Jordana, 1989). En estas circunstancias no sería apropiado extrapolar los datos obtenidos de alguna población en particular al conjunto de la raza.

Recibido: 18-2-91

Aceptado para su publicación: 4-7-91

El estudio de la variabilidad y la diferenciación genética intrarracial estaría asimismo indicado para tener un conocimiento más profundo de la estructura genética de dichas poblaciones y como consecuencia de la de la propia raza como conjunto. Del mismo modo, nos puede permitir conocer mejor la historia reproductiva de la raza, ya que si entre dos poblaciones no existe intercambio genético, los valores de distancia aumentarán considerablemente, en relación a otras poblaciones entre las cuales exista migración.

El conocimiento del grado de variación genética en diferentes poblaciones podría tener su importancia en programas de conservación de razas, y en el aprovechamiento de estas «fuentes de reserva genética» para generaciones futuras (Aupetit, 1985), así como para poder establecer posibles estrategias en los programas de selección y mejora de la raza en cuestión.

MATERIAL Y METODOS

Se han analizado un total de 86 muestras sanguíneas correspondientes a individuos de la raza canina Gos d'Atura, divididas en poblaciones, según criterios geográficos, de la siguiente manera: 22 individuos de la población Vallferrera (VF), 12 de la población Vall d'Assua (VA), 10 de la población Urgell (UR), 17 de la de Conca de Barberà (CB) y 25 de Barcelona-Girona (BG).

Las muestras se recogieron con EDTA 2Na (1 mg por 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, detectados mediante técnicas electroforéticas —electroforesis horizontal en gel de almidón, poliacrilamida y agarosa-poliacrilamida (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), Albúmina (Alb), Peptidasa D (Pep-D), Transferrina (Tf), Prealbúmina (Pr), Proteína Gc (Gc), α_1 B-Glicoproteína (α_1 B), α_1 -Proteasa inhibidor (Pi-1), Proteasa inhibidor-3 (Pi-3), Postalbúmina-1 (Pa-1), Pretransferrina-1 (Prt-1) y Pretransferrina-2 (Prt-2), según la metodología descrita 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 relativamente pequeño el tamaño de muestra (menor de 50 individuos), se ha aplicado el siguiente factor de corrección para el cálculo de la heterocigosidad esperada (Nei, Roychoudhury, 1974; Nei, 1978):

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

siendo p_i^2 la frecuencia genotípica determinada por el alelo i , y N el tamaño de muestra.

Mediante un test de Chi-cuadrado de significación (X^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:

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

siendo x_i y x_j las frecuencias génicas esperadas en el equilibrio para los alelos i y j .

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:

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

siendo H_o la heterocigosidad observada, y H_e la esperada en el equilibrio.

El déficit de heterocitos (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 probada mediante el test Chi-cuadrado de significación: (Hedrick, 1985; Nei, 1987).

$$X^2 = NF^2$$

La diferenciación genética interpoblacional se ha cuantificado mediante los índices de distancia genética y los índices de fijación o estadísticos F de Wright (1965) modificados por Nei (1977) y Wright (1978).

Como índice de distancia genética se ha utilizado la distancia de cuerda de Cavalli-Sforza y Edwards (1967). A partir de esta matriz de distancias se ha obtenido el fenograma, a través de un análisis de cluster utilizando el algoritmo UPGMA (Sneath, Sokal, 1973), y el cladograma, mediante la aplicación del método de distancia de Wagner (Farris, 1972), de las cinco poblaciones en que hemos dividido a la raza canina Gos d'Atura.

En cuanto a los estadísticos F , definidos a partir de las heterocigosidades observadas y esperadas, $F(IS)$ y $F(IT)$, nos miden el exceso o déficit de heterocigotos en cada población y en la población conjunta, respectivamente, mientras que $F(ST)$ nos mide el grado de diferenciación genética entre las poblaciones. Estos parámetros se relacionan mediante la siguiente fórmula:

$$1 - F_{IT} = (1 - F_{IS}) \cdot (1 - F_{ST})$$

La significación estadística de la desviación de $F(ST)$ de cero, se comprobó mediante el test de Chi-cuadrado de heterogeneidad de las frecuencias génicas (Chesser, 1983; Nei, 1987).

$$X^2 = 2N F_{ST} (k - 1)$$

con $(k - 1) \cdot (s - 1)$ grados de libertad, donde k es el número de alelos para el locus y s el número de poblaciones.

Todos los análisis estadísticos se han realizado utilizando el programa BIOSYS-1 (Swoford, Selander, 1981). El dendrograma obtenido cuando utilizamos los valores $F(ST)$ como índice de distancia genética (Gregorius, Roberds, 1986) se ha realizado mediante el método del análisis de cluster utilizando el algoritmo UPGMA (Sneath, Sokal, 1973).

RESULTADOS

Estructura genética de las poblaciones

Tomando como criterio de polimorfismo el del 95 p. 100, un total de once loci resultaron ser polimórficos para alguna de las poblaciones. Fueron los siguientes: Sod, Lap, MPI, Alb, Pep-D, Tf, α 1-B, Pi-1, Prt-1, Prt-2 y Pa-1. La presentación alélica fue similar en todas las poblaciones. En la Tabla 1 se muestran las frecuencias génicas de las poblaciones analizadas.

En la Tabla 2 se muestran de forma resumida los niveles de variabilidad, oscilando la Tasa de Polimorfismo (P) entre un 38,1 p. 100 ($\pm 10,6$) para las poblaciones Vall d'Assua (VA) y Barcelona-Girona (BG) y un 47,6 p. 100 ($\pm 10,9$) para la población Vallferrera (VF). El número de alelos por locus se muestra bastante uniforme, oscilando entre 1,5 ($\pm 0,1$) para Vall d'Assua, Conca de Barberà y Barcelona-Girona, y 1,6 ($\pm 0,2$) para las poblaciones de Vallferrera y Urgell. La heterocigosidad media observada por individuo (H_o) oscila entre valores que van desde 0,126 ($\pm 0,037$) para la población Barcelona-Girona, hasta 0,185 ($\pm 0,063$) para Vall d'Assua.

Todas las poblaciones analizadas mostraban equilibrio de Hardy-Weinberg para todos sus loci, con la excepción de Urgell (UR), que presentaba desequilibrio significativo para el locus Prt-1 ($P < 0,05$), siendo el déficit de heterocigotos (D) de $-0,608$. Sin embargo, hay que tener en cuenta el reducido número de individuos analizados en esta población.

Diferenciación genética entre poblaciones

Índices de distancia genética

A partir de los valores de las frecuencias génicas y mediante la utilización de la distancia de cuerda de Cavalli-Sforza y Edwards (1967), se han obtenido las estimas de divergencia intrarracial entre las poblaciones analizadas (Tabla 3). Los valores de distancia obtenidos se encuentran en un rango comprendido entre $D = 0,060$ (para el par UR-CB) y $D = 0,118$ (para el par VF-BG), siendo la distancia promedio interpoblacional de $0,094 \pm 0,018$. La población Barcelona-Girona (BG) se diferencia claramente del resto, oscilando sus valores de distancia con respecto a las otras poblaciones entre 0,105 y 0,118.

La divergencia que existe entre esta población con respecto a las demás se ve confirmada cuando confeccionamos el fenograma, que se muestra en la Figura 1, mediante el método del análisis de cluster, utilizando el algoritmo UPGMA. Se aprecian dos grandes grupos. Por una parte, el formado por la población Barcelona-Girona, y, por otra, todas las demás poblaciones, aunque dentro de este último se aprecian diferentes subgrupos, siendo las poblaciones de Urgell y Conca de Barberà las que muestran una relación más estrecha. Los estadísticos de bondad de ajuste del árbol elaborado mostraron unos valores de 0,94 para la correlación cofenética, 0,04 para la F de Farris (1972), 4,81 para la F de Prager y Wilson (1976) y un 6,96 p. 100 para la desviación estándar de Fitch y Margoliash (1967).

El cladograma resultante de aplicar el método de Wagner a los valores de distancia de cuerda de Cavalli-Sforza y Edwards (1967) mostró una topología similar al fenograma anterior (correlación cofenética de 0,96), configurándose, asimismo, los dos grandes grupos antes descritos, razón por la cual no ha sido representado.

TABLA 1

VALORES DE LAS FRECUENCIAS GENÉTICAS OBTENIDOS PARA CADA UNO DE LOS 11 LOCI POLIMÓRFICOS, EN LAS CINCO POBLACIONES DE LA RAZA CANINA GOS D'ATURA

Values of the gene frequencies obtained for each of the 11 polymorphic loci, in the five populations of the «Gos d'Atura» dog breed

LOCUS	ALELO	VF	VA	UR	BG	CB
Sod	(N)	22	12	10	25	17
	A	0,932	1,000	1,000	0,980	1,000
	B	0,068	0,000	0,000	0,020	0,000
Lap	(N)	22	12	10	25	17
	A	0,932	1,000	1,000	0,940	1,000
	B	0,068	0,000	0,000	0,060	0,000
MPI	(N)	22	12	8	19	17
	A	0,795	0,875	0,938	1,000	0,912
	B	0,205	0,125	0,063	0,000	0,088
Alb	(N)	22	12	10	25	17
	S	0,568	0,542	0,350	0,720	0,500
	F	0,432	0,458	0,650	0,280	0,500
Pep-D	(N)	22	12	10	25	17
	A	0,886	0,917	0,850	0,780	0,941
	B	0,114	0,083	0,150	0,220	0,059
Tf	(N)	22	12	10	25	17
	B	0,364	0,542	0,600	0,400	0,529
	C	0,636	0,458	0,350	0,600	0,471
	E	0,000	0,000	0,050	0,000	0,000
α_1-B	(N)	22	12	10	25	17
	S	0,386	0,625	0,600	0,720	0,618
	F	0,614	0,375	0,400	0,280	0,382
Pi-1	(N)	22	12	10	25	17
	S	0,045	0,208	0,350	0,360	0,265
	I	0,250	0,250	0,150	0,020	0,147
	F	0,705	0,542	0,500	0,620	0,588
Prt-1	(N)	21	12	10	25	17
	S	0,071	0,083	0,050	0,080	0,000
	F	0,667	0,500	0,650	0,780	0,765
	D	0,262	0,417	0,300	0,140	0,235
Prt-2	(N)	21	12	10	25	15
	S	0,024	0,000	0,050	0,000	0,100
	F	0,976	1,000	0,950	1,000	0,900
Pa-1	(N)	11	11	10	15	15
	S	0,591	0,545	0,750	0,533	0,733
	F	0,409	0,455	0,250	0,467	0,267

(N) corresponde al tamaño de muestra analizado.

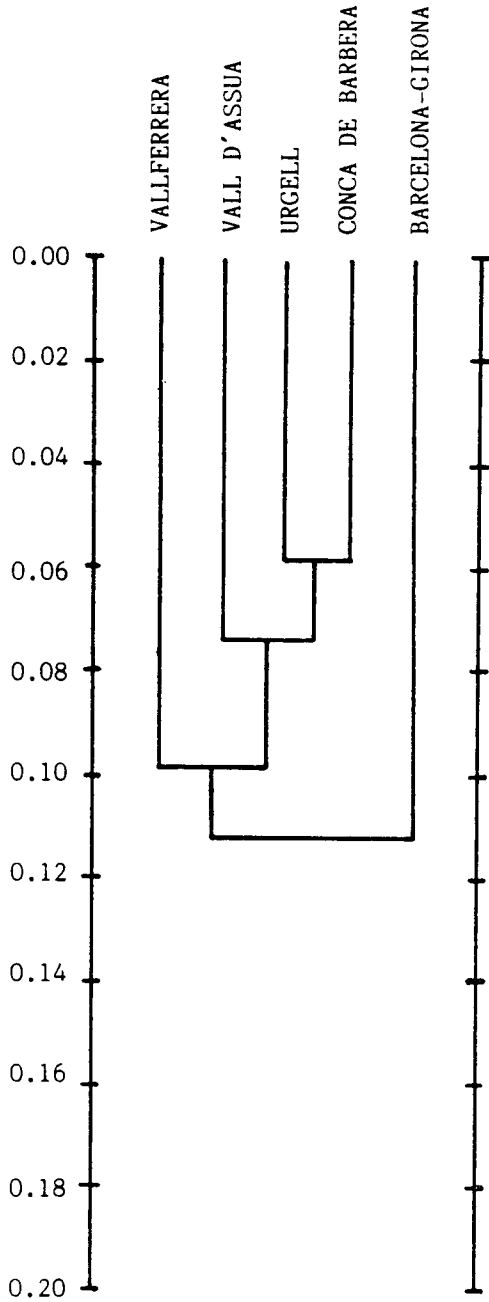


Fig. 1.—Fenograma obtenido mediante el método UPGMA utilizando la distancia de cuerda de Cavalli-Sforza y Edwards (1967).

Phenogram obtained by the UPGMA method from Cavalli-Sforza and Edwards' (1967) chord distance.

TABLA 2
NIVELES DE VARIABILIDAD GENÉTICA EN LAS CINCO POBLACIONES DE GOS D'ATURA

Genetic variability in the five populations of «Gos d'Atura»

POBLACION	INDIVIDUOS ANALIZADOS POR LOCUS	NUMERO DE ALELOS POR LOCUS	PORCENTAJE DE LOCI POLIMORFICOS *	HETEROCIGOSIDAD	
				OBSERVADA	ESPERADA **
1. VALLFERRERA	21,4 (0,5)	1,6 (0,1)	47,6	0,165 (0,043)	0,179 (0,047)
2. VALL D'ASSUA	12,0 (0,0)	1,5 (0,1)	38,1	0,185 (0,063)	0,174 (0,054)
3. URGELL	9,9 (0,1)	1,6 (0,2)	42,9	0,144 (0,048)	0,170 (0,051)
4. CONCA DE BARBERA	16,8 (0,1)	1,5 (0,1)	42,9	0,149 (0,045)	0,159 (0,048)
5. BARCELONA-GIRONA	24,2 (0,5)	1,5 (0,1)	38,1	0,126 (0,037)	0,152 (0,046)

(Error estándar en paréntesis).

* Criterio del 95 p. 100.

** Valores de H_e corregidos para pequeños tamaños de muestra (Nei, 1978).

TABLA 3
VALORES DE DISTANCIA GENÉTICA ENTRE LAS POBLACIONES (DISTANCIA DE CUERDA DE CAVALLI-SFORZA Y EDWARDS, 1967)

Genetic distances among populations of Gos d'Atura dog (Cavalli-Sforza and Edwards' (1967) chord distance)

POBLACIONES	VF	VA	UR	CB	BG
(VF) VALLFERRERA	*****				
(VA) VALL D'ASSUA	0,085	*****			
(UR) URGELL	0,109	0,073	*****		
(CB) CONCA DE BARBERA	0,098	0,077	0,060	*****	
(BG) BARCELONA-GIRONA	0,118	0,105	0,110	0,109	*****

Indices de fijación o estadísticos F

A partir de las heterocigosidades observadas y esperadas, se han calculado los valores de los estadísticos F (Nei, 1977; Wright, 1978) para cada locus de las cinco poblaciones que integran la raza Gos d'Atura, tal como se muestra en la Tabla 4.

TABLA 4
RESULTADOS DEL ANALISIS DE LOS F-ESTADISTICOS
PARA CADA LOCUS VARIABLE DE LAS DIFERENTES POBLACIONES

F-statistics estimates for each polymorphic locus of each population

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado ¹	Chi-cuadrado ²	G.L.
Sod	- 0,061	- 0,018	0,040	0,03	6,9**	1
Lap	- 0,069	- 0,026	0,040	0,06	6,9**	1
MPI	- 0,058	- 0,002	0,053	0,00	8,3**	1
Alb	0,100	0,151	0,057	1,96	9,8**	1
Pep-D	0,086	0,113	0,029	1,10	5,0*	1
Tf	0,091	0,126	0,038	2,73	13,1**	2
α_1 B	0,118	0,163	0,050	2,28	8,6**	1
Pi-1	- 0,033	0,014	0,045	0,03	15,5***	2
Prt-1	0,082	0,120	0,041	2,45	13,9***	2
Prt-2	- 0,081	- 0,036	0,042	0,11	7,0**	1
Pa-1	- 0,025	0,013	0,037	0,01	4,6*	1
MEDIA	0,045	0,087	0,044	10,76	99,6***	14

¹ Valor de Chi-cuadrado para el estadístico F(IT).

² Valor de Chi-cuadrado para el estadístico F(ST), con sus correspondientes grados de libertad.

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

El valor medio $F_{IS} = 0,045$ nos indica que existe un déficit global de heterocigotos del 4,5 p. 100 como promedio, en el conjunto de loci, para cada población. El valor $F_{IT} = 0,087$ expresa el déficit existente de heterocigotos en la población conjunta (raza Gos d'Atura), aunque para ningún locus, ni para el conjunto de loci, este déficit es significativo. Y, por último, el valor $F_{ST} = 0,044$ nos indica que el promedio de diferenciación genética entre las poblaciones es de un 4,4 p. 100, valor que resulta altamente significativo teniendo en cuenta el conjunto de loci.

Asimismo, se ha realizado el análisis mediante los estadísticos F, para calcular el grado de diferenciación genética existente entre las poblaciones comparadas dos a dos (Tabla 5), comprobando si existen o no diferencias significativas entre ellas. Cuatro pares comparados (VF-VA, VA-UR, VA-CB y UR-CB) no muestran diferenciación genética entre ellos. El par VF-CB, muestra diferenciación al nivel del 0,05. Cuatro pares al nivel del 0,01 (VF-UR, VA-BG, UR-BG y CB-BG), y, por último, el par VF-BG, que muestra diferencias altamente significativas, al nivel del 0,001, entre ellos.

Como el estadístico F(ST) es una medida de las diferencias genéticas existentes entre los OTUs (Unidades Taxonómicas Operativas), y sus valores son por definición siempre positivos y comprendidos en un rango entre 0 y 1, pueden tomarse como una medida de la distancia genética entre las poblaciones (Gregorius, Roberds, 1986), configurando con ellos una matriz de distancias, utilizada posteriormente para la construcción del dendrograma. La topología del diagrama resultante es idéntica a la obtenida en los dendrogramas anteriores, y, en consecuencia, no se ha considerado oportuno representarla.

Para una mejor visualización y comprensión de los resultados, se ha confeccionado la Figura 2, donde se aprecia la localización geográfica aproximada de dichas poblaciones, así como el grado de significación estadística entre ellas, referido al estadístico F(ST).

TABLA 5

**RESULTADOS DEL ANÁLISIS MEDIANTE LOS F-ESTADÍSTICOS
DEL CONJUNTO DE POBLACIONES, COMPARADAS DOS A DOS**

F-statistics estimates by comparing the populations in pairs

POBLACIONES	F(IS)	F(IT)	F(ST)	Chi-cuadrado ¹	G.L.	Chi-cuadrado ²	G.L.
VF - VA	- 0,026	- 0,004	0,022	7,64	13	19,29	13
VF - UR	0,078	0,115	0,040	22,00	14	31,86**	14
VF - CB	0,043	0,067	0,026	7,52	13	24,88*	13
VF - BG	0,100	0,137	0,041	16,51	13	44,66***	13
VA - UR	- 0,003	0,016	0,019	7,37	12	9,09	12
VA - CB	- 0,041	- 0,024	0,016	8,22	11	12,62	11
VA - BG	0,017	0,048	0,032	9,38	12	31,31**	12
UR - CB	0,070	0,079	0,009	14,97	12	6,12	12
UR - BG	0,130	0,169	0,045	22,16	14	32,77**	14
CB - BG	0,094	0,119	0,028	10,53	13	28,70**	13

¹ Valores de Chi-cuadrado para el estadístico F(IT).

² Valores de Chi-cuadrado para el estadístico F(ST).

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

DISCUSION

Niveles de variabilidad genética

Jordana *et al.* (1991), en un estudio realizado sobre niveles de variabilidad genética en diez razas caninas españolas, encuentran valores elevados de heterocigosidad ($H_o = 0,150 \pm 0,042$; $H_e = 0,167 \pm 0,048$) y del número de alelos detectados por locus ($n_a = 1,7 \pm 0,2$) en la raza canina Gos d'Atura, cuando era comparada con el resto de las razas. Estos resultados indican que la población no ha sufrido reducciones drásticas en su tamaño a lo largo del tiempo (cuellos de botella) y que existe un buen nivel de variación genética en la misma.

Cuando se realiza el análisis intrarracial, observamos que las cinco poblaciones presentan idénticos valores para el número de alelos detectados por locus (entre 1,5 y 1,6), pero los valores obtenidos de H_o oscilan entre unos márgenes más amplios, pudiéndose diferenciar tres tendencias: la primera, de heterocigosidad baja, que correspondería a la población Barcelona-Girona ($H_o = 0,126$); la segunda, de heterocigosidad intermedia, que integraría las poblaciones Urgell ($H_o = 0,144$) y Conca de Barberà ($H_o = 0,149$); y la tercera, de heterocigosidad alta, que influiría las poblaciones de Vallferrera ($H_o = 0,165$) y Vall d'Assua ($H_o = 0,185$). Los mismos grupos se formarían teniendo en cuenta los valores de heterocigosidad esperada, corregida para pequeños tamaños de muestra (Nei, 1978).

Los resultados indican que la población que presenta más uniformidad genética es la correspondiente a Barcelona-Girona, lo cual es lógico si tenemos en cuenta la estructura reproductiva de dichas poblaciones. La casi totalidad de los individuos de esta población (BG) son perros inscritos en el Libro de Orígenes Español (LOE), o en el Registro de Razas Caninas (RRC) y que pertenecen al «Club del Gos d'Atura Català», es decir, «individuos con pedigree» y forman consecuentemente una población aislada reproductivamente de las demás en las que la gran mayoría de los individuos muestreados no pertenecen a dicho Club.

La consanguinidad incrementa la frecuencia de homocigotos, y si no existen otros factores, el coeficiente de consanguinidad es igual a la F de Wright. El valor de F en la población BG es del 17,1 p. 100, pero debido al pequeño tamaño de muestra analizada (Hedrick, 1985), este valor no es estadísticamente significativo. No obstante, puede darnos una idea acerca de la menor variabilidad genética detectada en esta población cuando la comparamos con las demás.

En el extremo opuesto tenemos las poblaciones de Vallferrera (VF) y Vall d'Assua (VA), que son las que muestran un mayor grado de variabilidad genética (valores elevados de

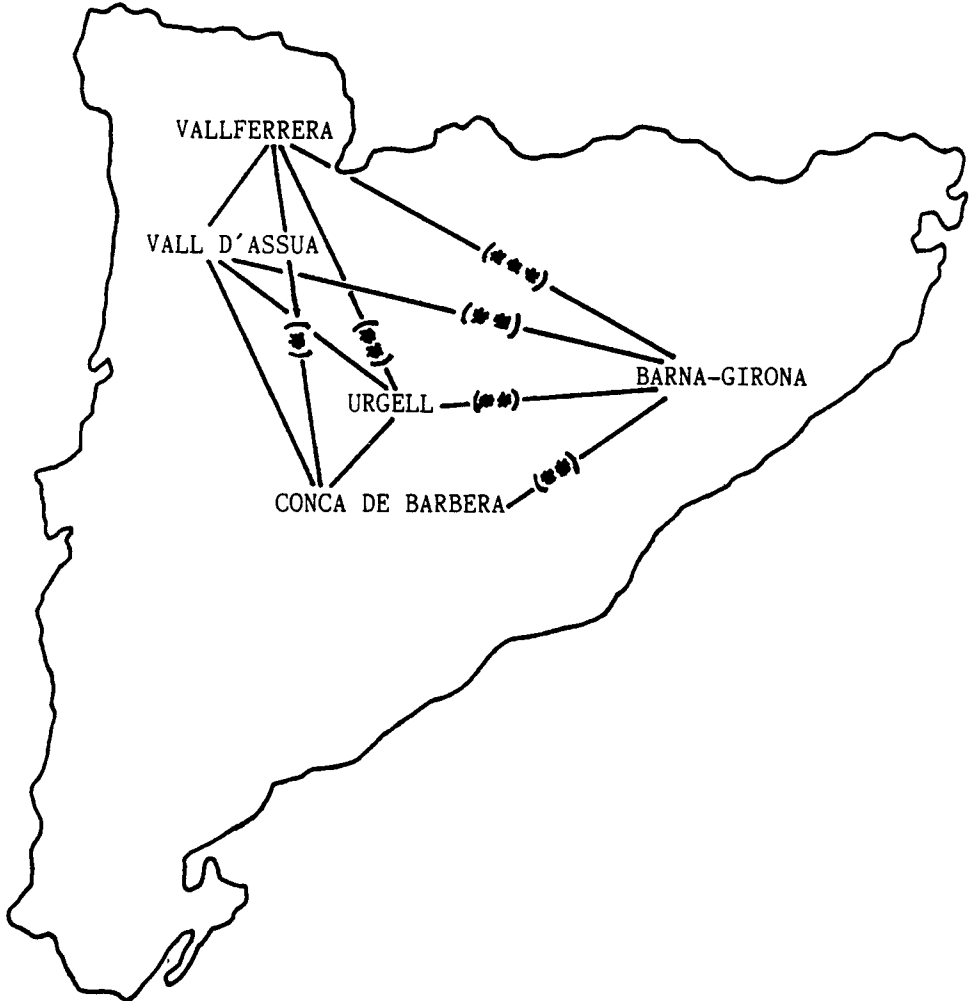


Fig. 2.—Localización geográfica de las poblaciones y grado de significación estadística entre ellas, referido al estadístico F_{ST} .

(*: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$; ***: $P < 0,001$).

Geographical location of the populations and statistic significance of the F_{ST} statistic.

(*: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$; ***: $P < 0,001$).

heterocigosidad). El grado de consanguinidad, medido como F de Wright y asumiendo las restricciones anteriormente comentadas, no es de una magnitud importante, $F = 7,8$ p. 100 para VF y $F = -6,3$ p. 100 para VA (el valor negativo de F para esta población nos indica que existe un exceso de heterocigotos). La estructura reproductiva de los animales de estos valles pirenaicos no ha sido dirigida selectivamente como en el caso anterior, habiéndose realizado de una forma más aleatoria, y existiendo incluso migraciones entre distintos valles, lo cual comporta un aumento en los niveles de heterocigosidad.

Diferenciación y relaciones genéticas entre poblaciones

Todos los dendrogramas obtenidos confirman la diferenciación de la raza canina Gos d'Atura en dos grandes grupos. Uno formado por la población Barcelona-Girona (BG), y otro por todas las demás poblaciones.

En teoría, la divergencia entre dos poblaciones puede ser el resultado de una o más causas: mutación, migración, selección natural y/o artificial y deriva genética. Sin embargo, creemos que ha sido el proceso de deriva genética el factor más determinante para explicar el grado de divergencia genética existente entre los dos clusters, debido principalmente a un aislamiento reproductivo, motivado por condicionantes económicos, ya que existe una actitud reacia a cruzar individuos «legalizados» (población BG) con otros «no documentados». Además, en la gran mayoría de especies domésticas —incluyendo la especie canina—, 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, con lo cual el número efectivo de reproductores (N_e) es menor que el real.

Con respecto a las otras poblaciones, y fijándonos en la Figura 2, observamos que los valles pirenaicos (Vallferrera y Vall d'Assua) y las comarcas centrales (Urgell y Conca de Barberà) no muestran diferencias significativas. La explicación que creemos más lógica es la de que haya existido intercambio genético entre ellas, debido principalmente a su proximidad geográfica. Además, los individuos muestreados eran perros que se dedicaban al pastoreo, no siendo por tanto el condicionante económico un factor que pudiera actuar como barrera reproductiva, tal como sucede en la población BG (criadores profesionales de perros con «pedigree», determinados cruces entre perros campeones, etc.).

La relación que existe entre los valles pirenaicos y las comarcas centrales es en cierto modo curiosa. La población Vall d'Assua (VA) no muestra diferencias significativas con las dos poblaciones centrales (UR y CB); sin embargo, Vallferrera (VF) muestra diferencias significativas con las dos. La causa de esta diferenciación entre VF y las poblaciones UR y CB sería debida a un simple proceso de deriva genética. La ausencia de diferencias significativas entre VA y las poblaciones centrales podría deberse a la migración génica, debida principalmente a la trashumancia. Los rebaños ovinos de las comarcas centrales, acompañados con sus correspondientes perros de pastor (Gos d'Atura), suben a los puertos pirenaicos en verano, bajando otra vez al llano en los meses de invierno. Durante estos periodos, se realizarían intercambios genéticos entre perros de una y otra zona, con la consecuente disminución de la divergencia genética existente.

CONCLUSIONES

Como conclusión, volver a incidir en la patente divergencia observada dentro de la raza Gos d'Atura, entre los individuos de la población BG (perros pertenecientes al «Club del

Gos d'Atura Català») y las otras poblaciones (perros pastores, en el sentido literal de la palabra), siendo además la población BG la que presenta una menor variabilidad genética, así como una mayor tasa de endogamia.

Con esto queremos indicar la importancia que podría tener un programa de recuperación y conservación de la raza, sobre todo en zonas rurales, que podrían actuar como «reservorio genético» para generaciones futuras, aportando líneas genealógicas diferentes a las ya existentes en los libros oficiales de la raza.

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.

SUMMARY

Variability and genetic relationships among five populations of «Gos d'Atura» dog breed.

The degree of genetic variability and the relationships among five populations of the «Gos d'Atura» dog breed are analyzed using data from 21 gene loci.

The population Barcelona-Girona (BG) showed the smallest level of variability ($H_o = 0,126 \pm 0,037$). By using the chord distance of Cavalli-Sforza and Edwards (1967), the interpopulational average genetic distance takes a value of $0,094 \pm 0,018$. The population Barcelona-Girona differs from the rest of populations, with values of chord distance ranging from 0,105 to 0,118. The analysis of populations using F-statistics (Nei, 1977; Wright, 1978) and dendrograms, confirmed the differentiation between the Barcelona-Girona population and the other populations of «Gos d'Atura». The possible factors that might explain that differentiation are also discussed.

KEY WORDS: Genetic variability
Genetic distance
Dendrogram
F-statistics
Polymorphism
Gos d'Atura
Dog

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- 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. 66 pp.
- 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.
- FARRIS J. S., 1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *Am. Nat.*, 106, 645-668.
- FITCH W. M., MARGOLIASH E., 1967. Construction of phylogenetic trees. *Science*, 155, 279-284.
- GREGORIUS H. R., ROBERDS J. H., 1986. Measurement of genetical differentiation among subpopulations. *Theor. Appl. Genet.*, 71, 826-834.
- HEDRICK P. W., 1985. *Genetics of Populations*. Jones and Bartlett Publishers, Boston, 629 pp.
- JORDANA J., 1989. *Relaciones Genéticas en Cánidos Españoles*. Tesis Doctoral. Facultad de Veterinaria de Barcelona. Universidad Autónoma de Barcelona. Barcelona, 348 pp.

- JORDANA J., PIEDRAFITA J., SANCHEZ A., 1991. Variabilidad genética en diez razas caninas españolas. *Archivos de Zootecnia*, 40, 147, 115-128.
- JUNEJA R. K., REETZ I., CHRISTENSEN K., GAHNE B., ANDRESEN E., 1981. Two-dimensional gel electrophoresis of dog plasma proteins: Genetic polymorphism of an α_1 -protease inhibitor and another postalbumin. *Hereditas*. 95, 225-233.
- 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.
- LEVENE H., 1949. On a matching problem arising in genetics. *Ann. Math. Stat.*, 20, 91-94.
- NEI M., ROYCHOUDHURY 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., 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, 512 pp.
- 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.
- SIMONSEN V., 1979. Low level of heterozygosity among carnivores. *Hereditas*. 91, 315.
- SNEATH P. H. A., SOKAL R. R., 1973. *Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman, San Francisco. 573 pp.
- 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., 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 variats 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 variats of hemoglobin in canine erythrocytes. *Anim. Blood. Grps. biochem Genet.*, 9, 79-83.
- 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, 580 pp.