

PERFILES GENÉTICOS DE POBLACIONES DE GATOS DOMÉSTICOS (*FELIS CATUS*) DE LA PROVINCIA DE GIRONA (CATALUÑA, NE ESPAÑA) Y RELACIONES GENÉTICAS CON OTRAS POBLACIONES EUROPEO-OCIDENTALES.

M. RUIZ-GARCÍA, S. RUIZ & D. ÁLVAREZ

Ruiz-García, M., Ruiz, S. & Álvarez, D., 1995. Perfiles genéticos de poblaciones de gatos domésticos (*Felis catus*) de la provincia de Girona (Cataluña, NE España) y relaciones genéticas con otras poblaciones europeo-occidentales. *Misc. Zool.*, 18: 169-196.

Genetic profiles of domestic cat populations (Felis catus) from the province of Girona (Catalonia, NE Spain) and genetic relationships with other Western-European populations.— The allele frequencies of nine Mendelian genetic characters have been studied in two feral domestic cat populations in the North of Catalonia (Girona and Roses-L'Estartit). The study of 16 Catalanian and Balearic cat populations showed that these populations are genetically closer to the Eastern Mediterranean and North-African cat populations (Greece, especially) than to the Western European ones. Nevertheless, the Catalanian cat populations, previously studied, are from Central and Southern Catalonia. We did not know whether Catalanian cat populations situated more at North of Catalonia and very near to the French frontier show: a "genetic pool" of Western European influence, a "genetic pool" of Eastern Mediterranean and North-African influence or a hybrid zone between both. A complete multivariate analysis shows that the Northern Catalanian populations studied have a genetic pool very similar to other Catalanian cat populations.

Key words: Population genetics, Cat populations, Multivariate analyses.

(Rebut: 5 IX 94; Acceptació condicional: 5 XII 94; Acc. definitiva: 3 II 95)

Manuel Ruiz-García, Inst. de Genética, Depto. de Ciencias Biológicas, Univ. de Los Andes, Calle 18, Carrera 1E, Bogotá, D. C. Colombia (Colombia) y CIGEEM, Avda. Verge de Montserrat 207 6º 1º, 08026 Barcelona, Espanya (Spain).— Susanna Ruiz, CIGEEM, Avda. Verge de Montserrat 207 6º 1º, 08026 Barcelona, Espanya (Spain).— Diana Álvarez, Depto. de Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, D. C. Colombia (Colombia).

Este trabajo fue parcialmente financiado por el convenio N° 139-94 entre COLCIENCIAS y uno de los autores (Manuel Ruiz-García) (Decreto 1742 de 1994).

INTRODUCCIÓN

En los últimos 45 años, una enorme cantidad de poblaciones europeas de gatos domésticos (*Felis silvestris f. catus*) han sido estudiadas,

en lo que respecta a las frecuencias alélicas de una serie de genes que codifican la coloración, el diseño y longitud del pelaje, y ciertas anomalías esqueléticas. La herencia mendeliana de esos genes, su penetrancia completa

o casi completa, su fácil diagnosis fenotípica por parte de un observador entrenado, el hecho que el comportamiento reproductor en esta especie no esté controlado por el hombre, su rápido crecimiento demográfico en cualquier hábitat generado por la especie humana, al igual que su distribución prácticamente mundial, ha hecho del gato doméstico, una especie sumamente útil para la genética de poblaciones (TODD, 1977a, 1978).

Hasta fines de la década de los 80 no existían datos genéticos de poblaciones españolas de gatos, especialmente, de poblaciones urbanas. Únicamente, tres poblaciones habían sido muestreadas, dos de ellas con tamaños muestrales muy pequeños y, probablemente, poco representativos: población rural de Aragón (n=200; DREUX & SAUMET, 1981), Cádiz (n=66; TODD & LLOYD, 1984) y Benidorm (n=43; ROBINSON, 1971).

En otros países europeos se han estudiado una enorme cantidad de poblaciones de gatos que han permitido realizar estudios genéticos amplios y detallados. Este es el caso de Escocia (28 poblaciones; CLARK, 1975, 1976), Inglaterra e Irlanda (36 poblaciones; BLUMENBERG & LLOYD, 1980; GRUFFYDD-JONES et al., 1979; LLOYD, 1977, 1979; ROBINSON, 1987; ROBINSON & SILSON, 1969; TODD et al., 1979; TODD & LLOYD, 1979 entre otros), Francia (16 poblaciones; DREUX, 1967, 1971, 1975, 1979, 1981, 1986; GENERMONT, 1978; PONTIER, 1983; SYMONDS & LLOYD, 1987), Grecia y Turquía (16 poblaciones; TODD & KUNZ, 1977; TODD et al., 1974, 1976, 1977) y algunas poblaciones italianas (LLOYD et al., 1983).

Desde 1987, uno de los autores ha muestreado unas 27 poblaciones ibéricas y baleares, lo que ha permitido tener un conocimiento bastante exacto de la composición genética de las poblaciones de gatos en ciertas zonas de la península ibérica (RUIZ-

GARCÍA, 1988, 1989, 1990a, 1990b, 1990c, 1990d, 1991, 1993, 1994a, 1994b, 1994c, 1994d; RUIZ-GARCÍA & KLEIN, 1994). Una de las mejor conocidas desde el punto de vista genético es Cataluña. Todas las poblaciones estudiadas en esta zona muestran una homogeneidad genética relativamente alta. Curiosamente, estas poblaciones catalanas de gatos están muy poco relacionadas genéticamente a las restantes poblaciones estudiadas en la Europa occidental (especialmente a las francesas y a las inglesas). Por el contrario, estas poblaciones catalanas presentan una enorme afinidad genética, al utilizar genes de coloración, diseño y longitud del pelaje, con las poblaciones baleares, griegas, turcas y norteafricanas. Existe pues un importante espacio genético entre las poblaciones catalanas y las poblaciones francesas estudiadas más próximas (Arles, Le Cailar, Aimarques, Marsella y Niza). Sin embargo, las poblaciones catalanas muestreadas están ubicadas en la zona central y sur de Cataluña. ¿Qué sucederá, entonces, con el perfil genético de poblaciones catalanas más norteñas y más cercanas a la frontera con Francia? ¿seguirán manteniendo una fuerte similitud con las otras poblaciones muestreadas más al sur de Cataluña? o, por el contrario ¿presentarán una similitud genética mayor con las poblaciones del sur de Francia? ¿Existe una separación drástica desde el punto de vista genético entre esos dos acervos genéticos (catalán y francés)? o ¿existe una zona de transición híbrida entre ambos? Tanto si existe un espacio brusco, o una zona de transición híbrida, ¿dónde ocurre esto? ¿en el norte de Cataluña? o ¿en el sur de Francia?

Para contestar algunas de estas preguntas, se han estudiado las frecuencias alélicas de tres localidades situadas al norte de Cataluña. Estas son Girona, L'Estartit y Roses (provincia de Girona). Sin embargo, debido al tamaño muestral pequeño obtenido en estas dos

últimas localidades, se ha optado por utilizar los perfiles genéticos de Girona y de la unión de las muestras de Roses-L'Estartit para compararlos a los perfiles genéticos de otras poblaciones catalanas, baleares, francesas, italianas e inglesas estudiadas previamente.

Para establecer con precisión donde ocurre esta separación entre perfiles genéticos de carácter mediterráneo-oriental (poblaciones catalanas) y de carácter europeo-occidental (poblaciones francesas) deberían estudiarse más poblaciones catalanas norteñas y, sobre todo, poblaciones francesas como Perpignan y poblaciones cercanas (Cataluña francesa). Sin embargo, las poblaciones francesas más cercanas a la frontera con España analizadas hasta el momento presente (Arles, Le Cailar, Aimarques) están situadas a unos 150 km de la citada frontera. Futuras investigaciones (algunas ya en marcha) en dichas zonas podrán complementar de forma más precisa los resultados presentados en este trabajo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Poblaciones y alelos estudiados

Un número total de 259 gatos fue observado en las poblaciones de Girona ($n=159$) y Roses-L'Estartit ($n=100$) durante octubre de 1992 y julio de 1993. Todos los ejemplares muestreados eran callejeros y asilvestrados. Con objeto de no observar un gato más de una vez se diseñaron una serie de recorridos sobre el plano de cada una de esas localidades que únicamente se realizaban una vez. Estos recorridos no se superponían e intentaban cubrir la mayor parte de la superficie de las localidades muestreadas para que no existieran desviaciones locales en los perfiles genéticos obtenidos. Las observaciones se realizaban en parques, jardines, edificios viejos, solares, etc. Se colocaba allí alimento

seco para gatos para atraerlos. Se registraron los fenotipos de los especímenes observados y, en la mayor parte de las veces, se tomaron registro fotográfico y en cámara de vídeo. En los pocos casos en que ciertas zonas de diferentes circuitos se superponían, se eliminaron todos aquellos especímenes de los que no había seguridad de que no habían sido observados previamente.

En verano se muestreó desde las 8.00 a.m. a las 9.00 p.m. de forma ininterrumpida y en invierno de 8.00 a.m. a las 5.30 p.m. La toma de muestras se realizó en muy pocos días. En Girona el muestreo se hizo en tres días de una semana (cada día un circuito diferente) y en L'Estartit y Roses, se dedicaron dos días para cada población.

Todas estas medidas hacen altísimamente improbable la repetición de individuos. Cada uno de los puntos donde se localizan gatos se muestrea de forma intensiva. El tipo de medio en el que se localizan la mayoría de los gatos es urbano. Es muy difícil hacer una estima del tamaño aproximado de cada una de esas poblaciones de gatos, sin embargo, si se consideran los estudios de TODD (1977b), donde se establece una correlación positiva entre el tamaño de las poblaciones humanas y las poblaciones de gatos debemos considerar que la población de gatos de Girona (aprox. 80.000 habitantes) es mayor que las poblaciones de L'Estartit y Roses (aprox. entre 5.000 y 12.000 habitantes cada una de ellas).

Los fenotipos de los gatos fueron recogidos directamente de la observación de los animales, y la nomenclatura utilizada está en concordancia con el COMMITTEE ON STANDARDIZED GENETIC NOMENCLATURE FOR CATS (1968). Las características genéticas presentadas en este estudio son: el locus ligado al sexo O (O, o; Orange vs. Non-Orange) y los loci autosómicos A (A, a; Agouti vs. Non-Agouti), T (t^b , t^+ , T^a ; Blotched vs. Mackerel vs. Abyssinian Tabby), D (D, d;

Intense Colour vs. Dilute Colour), L (L, l; Short Hair vs. Long Hair), S (S, s; White Spotting vs. Non-white Spotting), W (W, w; Dominant White vs. Normal Colour), C (C, c; Full Colour vs. Siamese), M (M, m; Manx vs. Normal Tail). La herencia de esos factores es mendeliana y tienen penetrancia completa o casi completa (ROBINSON, 1977; WRIGHT & WALTERS, 1982). Debido a que el sexo de todos los animales no pudo ser determinado, se utilizó el método de máxima verosimilitud de ROBINSON & SILSON (1969) y ROBINSON (1972) asumiendo una proporción de sexos de 1:1, para determinar la frecuencia del alelo O (Orange):

$$p(O) = (2a+b)/2N$$

siendo: a el número de fenotipos orange (O/O y O/-), b el número de fenotipos tortoiseshell (O/+) y N el tamaño muestral total para este locus. El error estándar para la estima de p(O) se ha calculado mediante la expresión utilizada por ROBINSON & MANCHENKO (1981):

$$\sqrt{p(2-3p)/(3-4p)N}$$

Una parte de las muestras de L'Estartit (30 ejemplares) y de Roses (30 ejemplares) fue sexada, y, mediante un test exacto de Fisher para tablas 2x2, se analizó la existencia de desviación en cuanto a la proporción de los sexos 1:1. No todos los gatos pudieron ser sexados porque en algunos casos no existía la suficiente cercanía entre el observador y el animal. En otros casos, los ejemplares eran inmaduros (menores de un año de edad) y los órganos sexuales todavía no estaban bien desarrollados. Se han utilizado el test G (SOKAL & ROHLF, 1981) y un test exacto de Fisher para analizar la existencia de equilibrio Hardy-Weinberg en el locus O. También se utilizó el locus S para analizar equilibrio Hardy-Weinberg. Los individuos manchados de blanco (White Spotting) entre el 10-60% son considerados heterocigotos (S/s) mientras que los individuos manchados de blanco

entre el 70-90% son considerados homocigotos (S/S) (DREUX, 1975). El test utilizado para constatar equilibrio Hardy-Weinberg para este locus es el criterio del cociente de verosimilitud (Likelihood Ratio Criterion; EVERITT, 1992).

Las frecuencias alélicas mutantes recesivas (q) han sido calculadas mediante la raíz cuadrada de las frecuencias fenotípicas obtenidas y las dominantes (p) como $1-q$. Los errores estándar de esas frecuencias se han calculado mediante las expresiones: $\sqrt{1-q^2/4N}$ y $\sqrt{(2-p)p/4N}$, para los alelos recesivos y dominantes, respectivamente.

Los tamaños muestrales para algunos loci son diferentes debido a fenómenos epistáticos. Orange es epistático respecto al Agouti, Non-Agouti es epistático respecto al Tabby y Dominant White es epistático respecto a todas las otras coloraciones del pelaje. Además, algunos diagnósticos son difíciles o imposibles debido al alto grado de S y/o condiciones de visibilidad desfavorables.

Para la mayoría de los análisis efectuados, se han utilizado las frecuencias alélicas de siete loci (O, A, T, D, L, S, W). M y C no se han incluido en esos análisis porque se encuentran raramente por encima de niveles de traza o son caracteres exóticos.

En este estudio, se han utilizado dos grupos de poblaciones europeas para comparar sus perfiles genéticos con los estudiados. Un primer grupo consta de 14 poblaciones. Cataluña y Baleares: GIR. Girona; RO-EST. Roses-L'Estartit; BAR. Barcelona; CIU. Ciudadela; PMA. Palma de Mallorca. Italia: RIM. Rimini; VEN. Venecia; ROM. Roma. Francia: PAR. París; MAR. Marsella; BUR. Burdeos. Gran Bretaña: LON. Londres; BRI. Bristol; GLA. Glasgow. El segundo grupo de poblaciones está constituido por 47 localidades (que incluyen las 14 anteriores más otras 33 poblaciones). Cataluña y Baleares: GRA. Granollers; SIT. Sitges; CUR. Castelldefels

urbano; VIL. Vilanova i la Geltrú; GAV. Gavà rural; TAR. Tarragona; IBZ. Ibiza; MAH. Mahón; VILC. Villacarlos; MER-AL. Mercadal & Alayor. Italia: SREM. San Remo; RIC. Riccione; BOR. Bordighera. Francia: CRO. Croisette; ROI. Roiffieux; SJUS. St. Just; MAY. Mayenne; TOU. Tours; LEC. Le Cailar; AIM. Aimarques; LYO. Lyon; CHAM. Chamonix; CAR. Carnac; CHE. Cher; SAN. Sancergues; NIZ. Niza; ARL. Arles. Gran Bretaña: SGAL. Sur de Gales; LIV. Liverpool; CAM. Cambridge; EDIM. Edimburgo; NWC. Newcastle. Irlanda: DUB. Dublín.

La utilización de estos dos grupos de poblaciones se ha realizado porque éste es un criterio para analizar si una clasificación puede considerarse estable. Si ésta lo es su topología no debería ser alterada cuando son incluidos nuevos OTUs son incluidos y/o cuando lo son nuevas variables (SOKAL et al., 1984).

Heterogeneidad genética

Nivel microgeográfico

Se han calculado estadísticos de diversidad génica de NEI (1973, 1975) para establecer las posibles diferencias entre las tres poblaciones muestreadas en Cataluña: H_t (diversidad génica en la población total; $H_t = 1 - \sum_{k=1}^r \bar{p}_k^2$, donde $\bar{p}_k = \sum_i w_i p_{ik}$ y s y r son el número de subpoblaciones y el número de alelos por locus, respectivamente, p_{ik} la frecuencia del alelo k en la subpoblación i y w_i el factor de ponderación de cada subpoblación. En el caso de únicamente dos alelos por locus, $H_t = 2 \bar{p} (1 - \bar{p})$, ver NEI, 1973, 1977), H_s (diversidad génica promedio dentro de las poblaciones; $H_s = 1 - \sum_{k=1}^r \bar{p}_k^2$, donde $\bar{p}_k^2 = \sum_i w_i p_{ik}^2$), D_{st} (diversidad génica promedio entre poblaciones; $D_{st} = H_t - H_s$) y D_m (diversidad génica intrapoblacional absoluta; $D_m = sD_{st} /$

$(s-1)$, siendo s el número de subpoblaciones consideradas). Adicionalmente, se ha calculado el estadístico F_{st}' (WRIGHT, 1951, 1965) (correlación entre gametos cogidos al azar dentro de una subpoblación respecto a los gametos dentro de la población total), en este caso utilizado como coeficiente de diferenciación subpoblacional y corregido por error muestral ($F_{st}' = F_{st} - 1/2N$, siendo $F_{st} = \text{Var } p / \bar{p} (1 - \bar{p})$, donde \bar{p} es la media y $\text{Var } p$ es la varianza de las frecuencias alélicas entre poblaciones) (WORKMAN & NISWANDER, 1970). Todas las medias y varianzas son ponderadas por los tamaños muestrales obtenidos, esto es, $\bar{p} = \sum (N_i / N) p_i$ y $\text{Var } p = \sum (N_i / N) (p_i - \bar{p})^2$, donde N_i y p_i son el tamaño muestral y la frecuencia p de la subpoblación i . A partir de F_{st}' se ha calculado la heterogeneidad genética entre los pares de comparaciones que se han realizado de las tres muestras catalanas aquí reportadas, ya que, $X^2 = 2N_t F_{st}' (k-1)$ con $(k-1) (s-1)$ grados de libertad, donde, N_t es el tamaño total de la muestra para un locus determinado, s es el número de poblaciones estudiadas y k el número de alelos por locus. Igualmente, el estadístico F_{st}' puede servir para obtener estimas teóricas del flujo génico asumiendo un modelo isla infinito ($Nm = [(1/F_{st}') - 1]/4$; WRIGHT, 1951, 1978), o, un modelo isla n -dimensional ($Nm = [(1/F_{st}') - 1]/4[n/(n-1)]^2$ donde n es el número de poblaciones analizadas; TAKAHATA, 1983; CROW & AOKI, 1984).

Nivel macrogeográfico

Utilizando un conjunto de 14 poblaciones europeas (incluyendo Girona y Roses-L'Estartit), se ha obtenido el estadístico F_{st} de Wright. Las estimaciones han sido corregidas para error muestral mediante la expresión $q(1-q)/2N$ siendo q la frecuencia alélica estudiada y N el número de individuos (WRIGHT, 1978). Para probar la heterogeneidad genética de estas poblaciones, se ha utilizado el

mismo método que en el caso anterior. Para estudiar si cada uno de los loci analizados aporta la misma cantidad de heterogeneidad, se ha utilizado un test F de Fisher-Snedecor (KAJON et al., 1992). La estimación teórica del flujo génico se ha llevado a cabo con los modelos presentados en la sección anterior.

Distancias genéticas

Se han utilizado dos distancias genéticas para analizar la relación entre las poblaciones: la distancia de Nei (NEI, 1972, 1978) y la distancia de la cuerda de Cavalli-Sforza & Edwards (CAVALLI-SFORZA & EDWARDS, 1967). La elección de estas dos distancias está motivada por las conclusiones obtenidas por NEI et al., (1983).

Fenogramas y cladogramas

Con estas dos distancias genéticas se han elaborado diferentes clases de dendrogramas para explicar las relaciones genéticas entre las poblaciones estudiadas (Girona y Roses-L'Estartit) y, en un caso, otras 12 poblaciones europeas, y, en otro, otras 45 poblaciones europeas. Para generar los diferentes análisis fenéticos, se han utilizado los algoritmos UPGMA (Unweighted pair-group method), SINGLE (Single-linkage clustering) y COMPLETE (Complete-link method) (SNEATH & SOKAL, 1973). En este estudio se muestran los dendrogramas UPGMA con las distancias de Nei y de la cuerda de Cavalli-Sforza & Edwards para un conjunto de 14 poblaciones, y el dendrograma UPGMA con la distancia de Nei para un conjunto de 47 poblaciones europeas.

Para generar los cladogramas, se han utilizado dos métodos diferentes: el método "neighbour-joining" desarrollado por SARTOU

& NEI (1987) y el método de Wagner (FARRIS, 1972). Ambos métodos presentan árboles sin raíz de origen. Por ello, se ha utilizado el método del "midpoint rooting" (FARRIS, 1972) para darles una dirección. En este trabajo se presentan los dendrogramas obtenidos con el método "neighbour-joining" para la distancia de Nei con 14 y 47 poblaciones, y con el método de Wagner para la distancia de la cuerda de Cavalli-Sforza & Edwards con 14 poblaciones. Para la mayoría de esos dendrogramas, se han obtenido estadísticos de bondad de ajuste para analizar las diferencias existentes entre las matrices de distancias genéticas originales (input) y las matrices de distancias patrísticas (output). Los estadísticos de bondad de ajuste obtenidos son: el coeficiente de correlación cofenética (SNEATH & SOKAL, 1973), la F de FARRIS (1972), la F de PRAGER & WILSON (1976) y la desviación estándar de FITCH & MARGOLASH (1967). Es sumamente importante, para establecer una clasificación consistente, el aplicar una serie de técnicas estadísticas a los dendrogramas obtenidos. Una primera forma de hacerlo es introducir más OTUs y observar si se siguen manteniendo las relaciones que se habían observado con anterioridad (SOKAL et al, 1984). Una segunda posibilidad es la obtención de árboles consenso. Se ha aplicado la técnica del consenso estricto ("Strict Consensus"; ROHLF, 1982). También se cuantificaron una serie de índices que permiten establecer el grado de similitud entre los dendrogramas que configuran el árbol consenso. Estos índices son: el índice de Colles (I_c), el índice de Mickevich (I_m) (MICKEVICH, 1980) y el índice de Schuh & Farris (I_{sf}) (SCHUH & FARRIS, 1981). Los árboles consenso mostrados en este estudio son los siguientes: árbol consenso estricto utilizando simultáneamente los algoritmos UPGMA, SINGLE, y COMPLETE con las distancias de Nei y de Cavalli-

Sforza & Edwards para 14 y 47 poblaciones, respectivamente. Un tercer método para establecer la realidad de los dendrogramas construidos es evaluar los errores estándar en cada punto de bifurcación de las ramas de un árbol. Para ello se construye un árbol UPGMA con la distancia de Nei (NEI, 1978) y se calculan los errores estándar (SE) provenientes de una estimación máxima de la varianza en esos puntos de bifurcación con el método de NEI et al. (1985). Este método permite observar si el error estándar en el punto de bifurcación es mayor o no que la longitud de las ramas que componen el árbol, y, analizar, así, la estabilidad de la clasificación propuesta. Sin embargo, este método para obtener la varianza puede sobrestimarla seriamente.

Análisis canónico de poblaciones

Éste es un método de representación de grupos a lo largo de ejes con máximo poder de discriminación (ejes canónicos) utilizando la distancia de Mahalanobis. Este análisis se basa en dos hipótesis: 1. Existe homogeneidad entre todas las matrices de covarianzas correspondientes a los grupos de poblaciones (se puede utilizar un test de razón de verosimilitud); 2. Las medias de los k grupos son significativamente diferentes. Para contrastar esta hipótesis, hemos utilizado la razón lambda de Wilks (λ) y el valor asociado de F de Fisher-Snedecor mediante la aproximación asintótica de RAO (1951). A continuación se ha realizado una transformación canónica y se han hallado los valores propios y la significación de los primeros ejes canónicos mediante el test de Bartlett. Igualmente, se presenta la estructuración factorial de las variables canónicas, la representación canónica y los radios de las regiones de confianza (para un nivel del 90%). Los radios vienen

dados por la expresión $R_e/N^{1/2}$, donde $R_e^2 = F_e / (N-k) n / (N-k-n+1)$, siendo F tal que $P(F > F_e) = 1 - \epsilon$ para la distribución de Fisher-Snedecor con n y N-k-n+1 grados de libertad (siendo N el número de poblaciones total, k el número de grupos de poblaciones y n el número de variables) (CUADRAS, 1991). En este análisis se han utilizado cinco grupos de poblaciones: un grupo constituido por Girona y Roses-L'Estartit; un grupo constituido por 13 poblaciones catalanas y baleares; un grupo constituido por seis poblaciones italianas; un grupo constituido por 17 poblaciones francesas y un grupo constituido por nueve poblaciones británicas. Este análisis permite observar cual es la posición de esas dos poblaciones catalanas respecto a las restantes poblaciones consideradas.

Análisis de coordenadas principales

Utilizando la matriz de distancia genética de Nei, se ha generado un análisis de coordenadas principales con 47 poblaciones. Se ha empleado el procedimiento de GOWER (1966). Para observar la probable distorsión local generada por el proceso de reducción dimensional, se ha superpuesto una matriz gráfica "Minimum spanning tree" (GOWER & ROSS, 1969; ROHLF, 1970).

Test de Mantel y regresiones entre las distancias genéticas y la distancia geográfica de Spuhler para 14 poblaciones europeas

Para estudiar la posible relación existente entre las matrices de distancias genéticas de NEI (1972) y de CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967) con las matrices de las distancias geográficas correspondientes, se ha utilizado el test de MANTEL (1967). Dicho test ha sido normalizado utilizando la técnica

de SMOUSE et al., (1986), lo cual transforma este estadístico en un coeficiente de correlación. La distancia geográfica utilizada es la distancia del gran círculo o de SPUHLER (1972), cuya expresión es

$$D = \arcsin [\cos X_{(i)} \cdot \cos X_{(j)} + \sin X_{(i)} \cdot \sin X_{(j)} \cdot \cos | Y_{(i)} - Y_{(j)} |]$$

dónde $X_{(n)}$ e $Y_{(n)}$ son, respectivamente, la latitud y la longitud de la población nth. Se han utilizado modelos lineales, logarítmicos, exponenciales y potenciales. La significación de las correlaciones obtenidas ha sido obtenido mediante una simulación de Monte Carlo (con 2.000 permutaciones al azar) y con un test t de Mantel aproximado. También, se han obtenido las ecuaciones de regresión para ese conjunto de poblaciones entre las distancias genéticas y las distancias geográficas de Sphuler, al igual, que las ecuaciones de regresión y los coeficientes de correlación parciales entre las distancias genéticas de Girona y Girona-Roses-L'Estartit y las demás poblaciones estudiadas con las distancias geográficas de separación.

RESULTADOS

Equilibrio Hardy-Weinberg y frecuencias génicas

Tanto el test exacto de Fisher, como el test G aplicados al locus O en las localidades estudiadas no mostraron desviación entre las frecuencias observadas y las esperadas respecto al equilibrio Hardy-Weinberg. Tampoco se observó ninguna desviación en el locus S utilizando el criterio del cociente de verosimilitud. Se puede concluir que para esos loci, esas poblaciones están en equilibrio Hardy-Weinberg (tablas 1, 2). Una parte de las muestras de Roses (30 individuos) y de

L'Estartit (30 individuos) fue sexada. En ninguna de ellas existe desviación respecto a una proporción de sexos de 1:1 (test exacto de Fisher: L'Estartit, P = 0,681; Roses, P = 1,000).

En la tabla 3 se muestran las frecuencias fenotípicas, las frecuencias alélicas y los errores estándar para Girona y Roses-L'Estartit.

Heterogeneidad genética

Nivel microgeográfico

En la tabla 4, se puede observar el análisis de diversidad génica de NEI (1973) aplicado a los pares de comparaciones Girona-Roses-L'Estartit, Girona-Roses y Girona-L'Estartit. El análisis de diversidad génica entre Girona-Roses-L'Estartit muestra dos alelos que introducen heterogeneidad genética significativa (a, $F_{st}' = 0,02473$, $X^2 = 9,89$, 1 gdl, $P < 0,005$; d, $F_{st}' = 0,0498$, $X^2 = 22,711$, 1 gdl, $P < 0,001$). Para el conjunto total de los siete genes estudiados se encuentra heterogeneidad genética significativa ($F_{st}' = 0,01064 \pm 0,009$, $\sum X^2 = 32,604$, 7 gdl, $P < 0,001$), aunque relativamente muy pequeña. El 98,94% de la diversidad génica global está contenida en cualquiera de las dos poblaciones. Las estimas de flujo génico teórico son elevadas (Nm entre 6 y 25 gatos inmigrantes por generación, dependiendo del modelo utilizado). El análisis de diversidad génica entre Girona-Roses pone de manifiesto que existen diferencias significativas entre esas dos poblaciones en lo que respecta a tres alelos (a, $F_{st}' = 0,0455$, $X^2 = 14,75$, 1 gdl, $P < 0,001$; b, $F_{st}' = 0,0481$, $X^2 = 9,9$, 1 gdl, $P < 0,001$; d, $F_{st}' = 0,0327$, $X^2 = 12,26$, 1 gdl, $P < 0,001$). También existe heterogeneidad global ($F_{st}' = 0,01806 \pm 0,01151$, $\sum X^2 = 36,92$, 7 gdl, $P < 0,001$) aunque relativamente pequeña. El 98,19% de la diversidad génica global está

Tabla 1. Análisis Hardy-Weinberg aplicado al locus O utilizando el test exacto de Fisher y un test G.
Hardy-Weinberg equilibrium applied at the O locus using a Fisher's exact test and a G test

Localidad	G	Fisher		O/O & O/-	O/+	+/+ & +/-
Girona	0,048 n.s.	P = 0,999	observado	19	23	99
			esperado	18,548	23,902	98,548
L'Estartit	0,383 n.s.	P = 0,999	observado	3	3	35
			esperado	2,496	4,006	34,496
Roses	0,876 n.s.	P = 0,925	observado	9	7	34
			esperado	7,812	9,375	32,812
Roses-L'Estartit	1,569 n.s.	P = 0,875	observado	12	10	69
			esperado	10,087	13,824	67,087

Tabla 2. Análisis Hardy-Weinberg aplicado al locus S utilizando el criterio del cociente de verosimilitud: Ss. Ejemplares manchados de blanco entre un 10 y un 60% de superficie del cuerpo; SS. Ejemplares manchados de blanco entre un 70 y un 90% del cuerpo; ss. Ejemplares no manchados de blanco.

Hardy-Weinberg analysis applied at the S locus using the criterion ratio likelihood: Ss. Individuals with white spotting in 10-60%; SS. Individuals with white spotting in 70-90%; ss. Individuals no-white spotting.

Localidad	CL ²		ss	Ss	SS
Girona	0,1028 n.s.	observado	71	57	13
		esperado	70,219	58,568	12,212
Roses-L'Estartit	0,0945 n.s.	observado	43	40	8
		esperado	43,614	38,769	8,616

contenida en cualquiera de las dos poblaciones comparadas. El flujo génico teórico es inferior al caso anterior, pero es, también, relativamente elevado ($Nm = 3-14$). En la comparación entre Girona-L'Estartit se observa que únicamente un alelo presenta heterogeneidad (d , $F_{st}' = 0,02787$, $\sum X^2 = 9,92$, 1 gdl, $P < 0,001$). El conjunto global de genes estudiados no difirió con significación estadística ($F_{st}' = 0,0054 \pm 0,0052$, $\sum X^2 = 13,56$, 7 gdl, $0,10 > P > 0,05$). El flujo génico teórico es muy elevado ($Nm = 10-46$). Se observa, pues, que existe mayor relación genética entre la población de Girona y

L'Estartit, que entre las poblaciones de Girona y Roses.

Nivel macrogeográfico

Los siete alelos estudiados muestran, utilizando 14 poblaciones europeas, heterogeneidad genética significativa (ver tabla 5). El valor medio global ($F_{st}' = 0,069$, $\sum X^2 = 5468,426$, 91 gdl, $P < 0,000001$) es altamente significativo. Sin embargo, de forma relativa, esa F_{st}' no es extraordinariamente elevada al ser comparada con las observadas en otros organismos, incluso, en extensiones geográficas mucho menos considerables. De hecho,

Tabla 3. Frecuencias fenotípicas, frecuencias alélicas y desviaciones estándar de las muestras de gatos estudiadas en las poblaciones de Girona y Roses-L'Estartit.

Phenotypic frequencies, mutant allele frequencies and standard errors of the cat samples in Girona and Roses-L'Estartit populations

Locus	Genotipo	Girona	Roses-L'Estartit
Orange (O)	O/O & O/-	19	12
	O/+	23	10
	+/+ & +/-	99	69
		$P(O) = 0,216 \pm 0,0358$	$P(O) = 0,187 \pm 0,0362$
Agouti (A)	A/?	68	26
	a/a	54	52
		$q(a) = 0,665 \pm 0,0337$	$q(a) = 0,816 \pm 0,0326$
Tabby (T)	T/?	80	37
	t ^b /t ^b	5	2
		$q(t^b) = 0,242 \pm 0,0526$	$q(t^b) = 0,226 \pm 0,0779$
Dilution (D)	D/?	135	91
	d/d	2	0
		$q(d) = 0,121 \pm 0,0424$	$q(d) = 0$
Long Hair (L)	L/?	139	89
	l/l	3	2
		$q(l) = 0,145 \pm 0,0415$	$q(l) = 0,148 \pm 0,0518$
White Spotting (S)	s/s	71	43
	S/S & S/s	70	48
		$p(S) = 0,290 \pm 0,0296$	$p(S) = 0,312 \pm 0,0381$
Dominant White (W)	W/?	1	0
	w/w	141	91
		$p(W) = 0,003 \pm 0,003$	$p(W) = 0$
Siamese (C)	C/?	141	91
	c ^s /c ^s	17	9
		$q(c^s) = 0,328 \pm 0,0375$	$q(c^s) = 0,300 \pm 0,0477$
Manx (M)	M/-	1	-
	m/m	139	-
		$p(M) = 0,0036 + 0,00356$	-

en promedio, el 93,1% de la diversidad génica total, encontrada en el conjunto global de esas 14 poblaciones europeas, puede ser observada en cada una de ellas. El flujo génico teórico global ($Nm \approx 3$) es relativamente importante.

Otro aspecto notable que se puede observar en estos resultados es que la cantidad de

heterogeneidad genética introducida por cada uno de los genes estudiados es muy diferente. Los valores F_{st} más pequeños corresponden a W ($F_{st} = 0,003$) y a S ($F_{st} = 0,010$), y, el más elevado corresponde a t^b ($F_{st} = 0,211$). Los tests F de Fisher-Snedecor ponen en evidencia la existencia de una fuerte heterogeneidad, en cuanto a la heterogeneidad genética

Tabla 4. Análisis de diversidad génica y heterogeneidad entre las muestras de gatos de Girona vs. Roses-L'Estartit, Girona vs. Roses y Girona vs. L'Estartit. * $p < 0,01$.

Analysis of genic diversity and heterogeneity between the cat samples of Girona vs. Roses-L'Estartit, Girona vs. Roses and Girona vs. L'Estartit. * $p < 0,01$

Locus	H_t	H_s	D_{st}	F_{st}'	$X^{2'}$	df	Dm	Nm	Nm
Girona-Roses-L'Estartit									
O	0,3256	0,3252	0,0004	0,0000	0,00	1	0,0008	∞	∞
a	0,3994	0,3885	0,0108	0,0247	9,89*	1	0,0217	9,85	2,46
t ^b	0,3622	0,3620	0,0001	0,0000	0,00	1	0,0002	∞	∞
d	0,1346	0,1276	0,0070	0,0498	22,71*	1	0,0140	4,76	1,19
l	0,2500	0,2500	0,0000	0,0000	0,00	1	0,0000	∞	∞
S	0,4192	0,4190	0,0002	0,0000	0,00	1	0,0004	∞	∞
W	0,0043	0,0042	0,0000	0,0000	0,00	1	0,0000	∞	∞
VM	0,2707	0,2681	0,0027	0,0106	32,60*	7	0,0053	-	-
	$\pm 0,0763$	$\pm 0,0761$	$\pm 0,0022$	$\pm 0,0098$			$\pm 0,0044$		
Flujo génico con valores medios (VM):				$Nm(F_{st}') = 23,23$			$Nm(F_{st}') = 5,81$		
Girona-Roses									
O	0,3489	0,3484	0,0004	0,0000	0,00	1	0,0008	∞	∞
a	0,4015	0,3820	0,0195	0,0455	14,75*	1	0,0390	5,24	1,31
t ^b	0,3202	0,3032	0,0169	0,0481	9,91*	1	0,0339	4,94	1,23
d	0,1613	0,1556	0,0057	0,0327	12,26*	1	0,0114	7,38	1,84
l	0,2469	0,2469	0,0000	0,0000	0,00	1	0,0000	∞	∞
S	0,4157	0,4156	0,0001	0,0000	0,00	1	0,0002	∞	∞
W	0,0052	0,0052	0,0000	0,0000	0,00	1	0,0000	∞	∞
VM	0,2714	0,2653	0,0061	0,0181	36,92*	7	0,0122	-	-
	$\pm 0,0735$	$\pm 0,0720$	$\pm 0,0043$	$\pm 0,0115$			$\pm 0,0085$		
Flujo génico con valores medios (VM):				$Nm(F_{st}) = 13,59$			$\pm Nm(F_{st}) = 3,39$		
Girona-L'Estartit									
O	0,3106	0,3066	0,0039	0,0100	3,64	1	0,0079	24,72	6,18
a	0,4354	0,4342	0,0013	0,0000	0,00	1	0,0026	∞	∞
t ^b	0,3805	0,3791	0,0014	0,0000	0,00	1	0,0028	∞	∞
d	0,1687	0,1635	0,0051	0,0279	9,92*	1	0,0103	8,72	2,18
l	0,2518	0,2518	0,0000	0,0000	0,00	1	0,0000	∞	∞
S	0,4175	0,4172	0,0003	0,0000	0,00	1	0,0006	∞	∞
W	0,0054	0,0054	0,0000	0,0000	0,00	1	0,0000	∞	∞
VM	0,2815	0,2797	0,0017	0,0054	13,56	7	0,0035	-	-
	$\pm 0,0771$	$\pm 0,0771$	$\pm 0,0010$	$\pm 0,0052$			$\pm 0,0020$		
Flujo génico con valores medios (VM):				$Nm(F_{st}) = 45,94$			$Nm(F_{st}) = 11,48$		

introducida por cada locus: O introduce más heterogeneidad que a ($F_{[13,13]} = 3,51$, $P < 0,05$), S ($F_{[13,13]} = 3,94$, $P < 0,02$) y W ($F_{[13,13]} =$

10,95, $P < 0,001$); t^b introduce más heterogeneidad que O ($F_{[13,13]} = 5,62$, $P < 0,005$), a ($F_{[13,13]} = 19,72$, $P < 0,001$), d ($F_{[13,13]} = 10,42$,

Tabla 5. Análisis de heterogeneidad génica (estadístico F_{st} de Wright) y flujo génico con Nm = flujo génico en un modelo isla-infinito de WRIGHT (1951) y Nm = flujo génico para un modelo isla n-dimensional de TAKAHATA (1983) aplicado a 14 poblaciones europeas de gatos analizadas. * $P < 0,001$.

*Analysis of genic heterogeneity (Wright's F_{st} statistic) and gene flow with Nm = gene flow for an infinite island model of WRIGHT (1951) and Nm = gene flow for a n-dimensional island model of TAKAHATA (1983) applied to the macrogeographical study of 14 European cat populations analyzed. * $P < 0.001$.*

Locus	F_{st}	X^2	df	P	Nm	$Nm\alpha$
O	0,022	577,895*	13	0,00000	11,11	9,58
a	0,017	164,630*	13	0,00000	14,46	12,46
t_b	0,211	3246,278*	13	0,00000	0,93	0,81
d	0,052	311,652*	13	0,00000	4,56	3,93
l	0,055	968,421*	13	0,00000	4,29	3,70
S	0,010	146,756*	13	0,00000	24,75	21,34
W	0,003	52,795*	13	0,00000	83,08	71,64
VM	0,069	5468,426*	91	0,00000	-	-
Valores medios directos del flujo génico (VM):				$Nm = 3,73$	$Nm\alpha = 2,91$	

$P < 0,001$), l ($F_{[13,13]} = 3,35$, $P < 0,05$), S ($F_{[13,13]} = 22,12$, $P < 0,001$) y W ($F_{[13,13]} = 61,49$, $P < 0,001$); d introduce más heterogeneidad que W ($F_{[13,13]} = 5,90$, $P < 0,005$) y l introduce más heterogeneidad que a ($F_{[13,13]} = 5,58$, $P < 0,005$), S ($F_{[13,13]} = 6,60$, $P < 0,002$) y W ($F_{[13,13]} = 18,34$, $P < 0,001$).

Fenogramas y cladogramas

Con 14 poblaciones

Los fenogramas correspondientes al algoritmo UPGMA con las distancias de Nei y de Cavalli-Sforza & Edwards, respectivamente, y el árbol consenso estricto utilizando los algoritmos UPGMA, SINGLE y COMPLETE con las distancias genéticas de Nei y de Cavalli-Sforza & Edwards pueden verse en la figura 1. El fenograma UPGMA con la distancia de Nei muestra dos grandes agrupaciones. Una que agrupa a todas las poblaciones catalanas, baleares e italianas, y, otro que agrupa a todas las poblaciones francesas e inglesas. Girona y Roses-L'Estartit se agru-

pan juntas. Un hecho constante en muchas otras clasificaciones es la relación de parecido genético entre las poblaciones de Palma de Mallorca y Rimini (Italia). Los estadísticos de bondad de ajuste presentados por este fenograma son F de Farris = 1,154, F de Prager & Wilson = 33,754, porcentaje de desviación estándar de Fitch & Margoliash = 77,894, coeficiente de correlación cofenética, $r = 0,788$. El fenograma UPGMA con la distancia de Cavalli-Sforza & Edwards muestra una diferencia fundamental con el anterior. Roses-L'Estartit es la primera población que se separa del resto. En el restante fenograma, se observan dos agrupaciones, una que reúne a todas las poblaciones catalanas, baleares e italianas y otra que reúne a todas las poblaciones francesas e inglesas. En esta primera agrupación, Barcelona y Girona quedan juntos, mientras que Palma de Mallorca queda agrupada con las tres poblaciones italianas. Las poblaciones francesas e inglesas mantienen el mismo tipo de relación entre ellas que en el caso anterior. Sin embargo, el fenograma UPGMA con la distancia de Cavalli-

Sforza & Edwards es el que ofrece mejores estadísticos de bondad de ajuste [e.g: coeficiente de correlación cofenética para la distancia de Cavalli-Sforza & Edwards, $r = 0,856$ (buen ajuste entre la matriz de distancias genéticas y la matriz de distancias patrísticas), mientras que para la distancia de Nei, $r = 0,788$ (ajuste mediano)] Los otros estadísticos de bondad de ajuste para este dendrograma son F de Farris = 1,636, F de Prager & Wilson = 16,264 y porcentaje de desviación estándar de Fitch & Margoliash = 24,576. Las agrupaciones que permanecen idénticas, después de confrontar seis dendrogramas diferentes utilizando tres algoritmos y dos distancias genéticas diferentes mediante un árbol consenso estricto, son las correspondientes a Barcelona y Ciudadela, a Palma de Mallorca y Rimini, y, a todo el cluster completo que abarca a las poblaciones francesas e inglesas. Esto último significa que las poblaciones francesas e inglesas mantienen unas relaciones genéticas mucho más constantes y estructuradas que las que se observan entre las poblaciones catalanas, baleares e italianas. Para este árbol consenso estricto, $I_c = 0,58333$, $I_m = 0,30952$ y $I_{sf} = 25$. En la figura 2, se observan los siguientes cladogramas: 1. El cladograma "neighbour-joining" con la distancia de Nei delimita claramente dos agrupaciones. Por un lado, todas las poblaciones catalanas, baleares e italianas (en esta agrupación, las poblaciones de Girona y Roses-L'Estartit permanecen juntas) y, por otro, todas las poblaciones francesas e inglesas. Se repite, pues, lo observado en otros análisis. El coeficiente de correlación cofenética, $r = 0,618$ ($t = 5,659$, $P = 0,000$, simulación de Monte Carlo con 2.000 permutaciones, $P = 0,0005$, una cola), sin embargo, ofrece un valor de ajuste mucho más pobre que en los fenogramas anteriores. 2. El árbol consenso estricto con el "neighbour-joining" y con la distancia de Nei y de Cavalli-Sforza &

Edwards muestra tres agrupaciones diferentes; un grupo donde quedan ubicadas Girona, Roses-L'Estartit, Barcelona y Ciudadela (tres poblaciones catalanas y una balear); un segundo grupo formado por todas las poblaciones francesas e inglesas; un tercer grupo de poblaciones formado por Palma de Mallorca y las tres poblaciones italianas. En este caso, estas cuatro poblaciones son las que no coinciden en su clusterización en función de que hayamos utilizado una u otra distancia. $I_c = 0,66667$, $I_m = 0,5000$ y $I_{sf} = 45$. 3. El cladograma con el procedimiento de Wagner muestra dos grandes agrupaciones: por un lado, las tres poblaciones catalanas y la población balear de Ciudadela; por el otro, las restantes poblaciones (Palma de Mallorca y las poblaciones italianas, francesas e inglesas); la población de Venecia ocupa una posición intermedia entre ambas agrupaciones. Este análisis es el que muestra unos estadísticos de bondad de ajuste mejores. Por ejemplo, el coeficiente de correlación cofenética ($r = 0,960$) muestra un ajuste excelente, muy superior al de los restantes análisis. Los restantes estadísticos de bondad de ajuste son F de Farris = 1,249, F de Prager & Wilson = 12,414 y porcentaje de desviación estándar de Fitch & Margoliash = 18,444.

La veracidad del fenograma UPGMA con la distancia de NEI (1978) ha sido evaluada obteniendo los errores estándar en todos los puntos de bifurcación de las ramas de este árbol, utilizando el método de NEI et al. (1985) (fig. 1). Los resultados obtenidos muestran que los errores estándar en todos los puntos de bifurcación son mayores que la longitud de las ramas. Esto significa que cualquier población podría establecer relación con cualquier otra. Sin embargo, este método ofrece las varianzas máximas, y éstas podrían no ser ciertas. Otros métodos más precisos (como el jacknife de MUELLER & AYALA, 1982) podrían ofrecer errores estándar

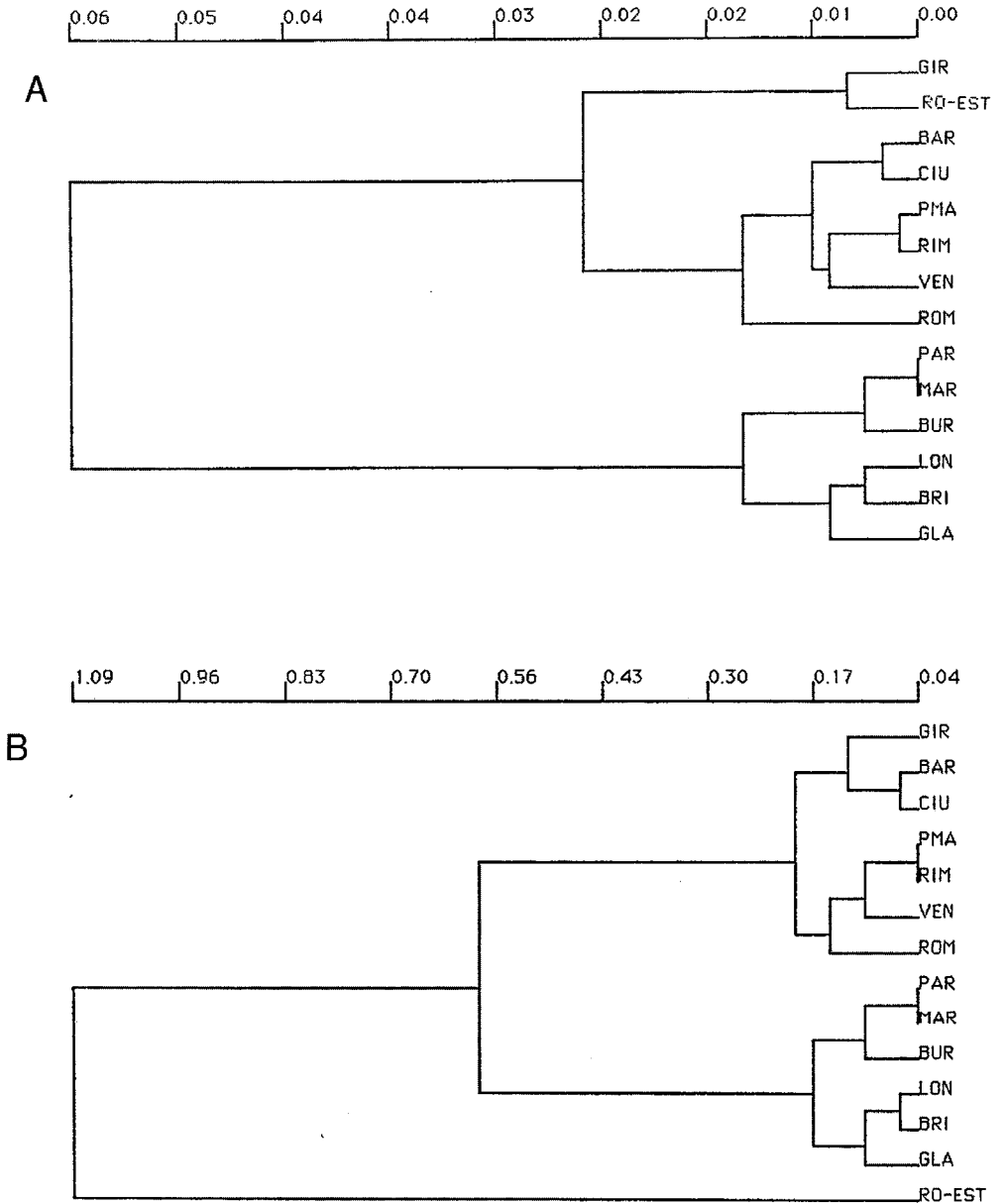
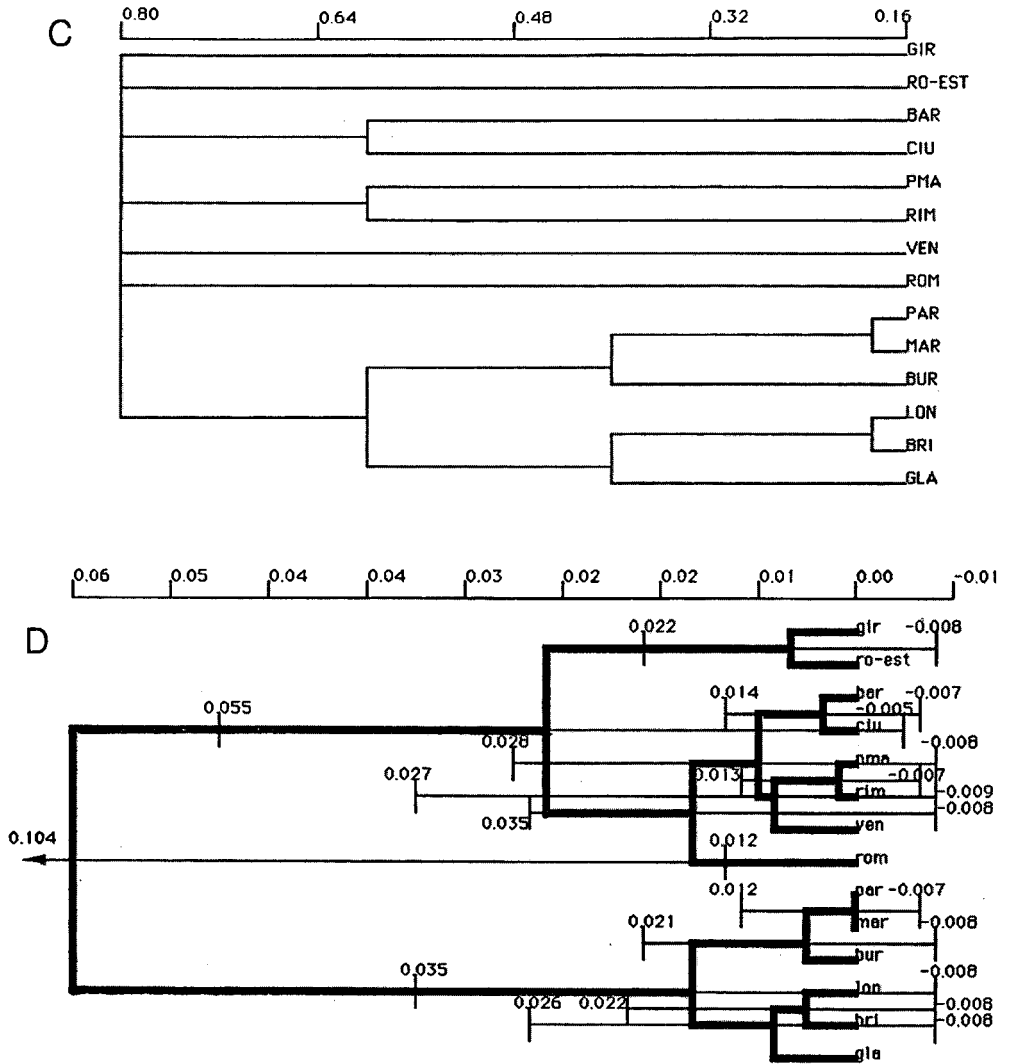
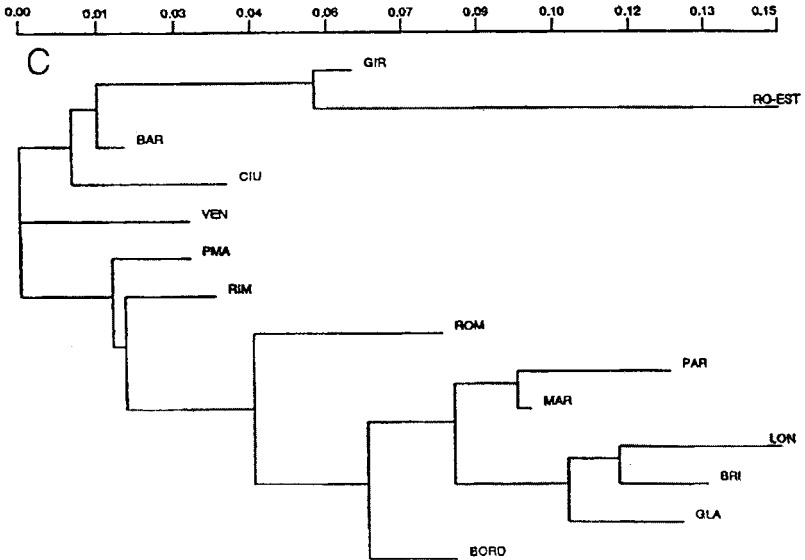
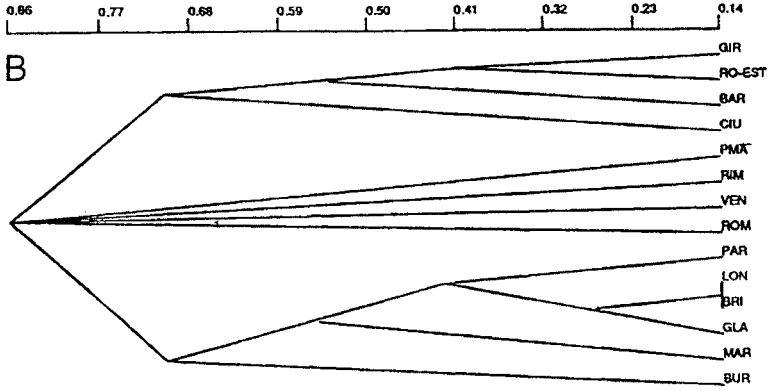
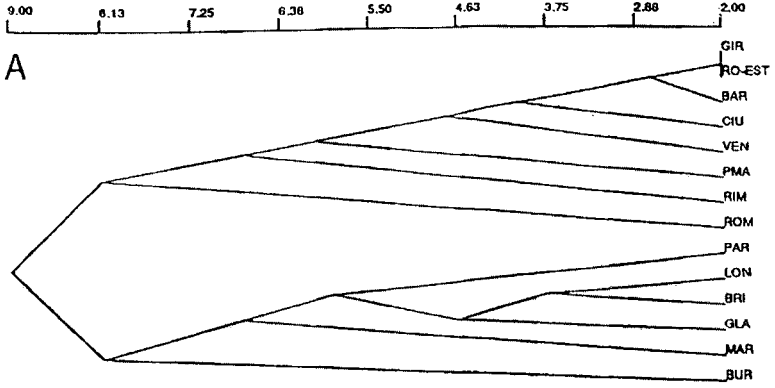


Fig. 1. Análisis fenéticos de 14 poblaciones de gatos europeos, incluidas las poblaciones estudiadas de Girona y Roses-L'Estartit: A. Análisis fenético UPGMA con la distancia de Nei; B. Análisis fenético UPGMA con la distancia de la cuerda de Cavalli-Sforza & Edwards; C. Árbol consenso estricto habiendo utilizado los algoritmos UPGMA, SINGLE y COMPLETE con las distancias genéticas de Nei y Cavalli-Sforza & Edwards; D. Análisis fenético UPGMA con la distancia de Nei con las desviaciones estándar superimpuestas en los nódulos de bifurcación con el método de las varianzas máximas de NEI et al. (1985). (Para abreviaturas ver Material y Métodos).



Phenetic analyses of 14 European cat populations including those of Girona and Roses-L'Estartit: A. UPGMA phenetic analysis with the Nei genetic distance; B. UPGMA phenetic analysis with de Cavalli-Sforza & Edwards genetic distance; C. Strict consensus tree using the UPGMA, SINGLE and COMPLETE algorithms with the Nei and Cavalli-Sforza & Edwards genetic distances; D. UPGMA phenetic analysis with the Nei genetic distance with the standard deviations superimposed in the bifurcation nodules with the method of maximum variances of Nei et al. (1985). (For abbreviations see Material and Methods).



dar más pequeños. No obstante, el hecho de haber utilizado diferentes algoritmos y distancias genéticas, y haber obtenido una clasificación similar, pone de manifiesto la estabilidad de la misma. Resulta evidente que las poblaciones catalanas aquí reportadas (Girona y Roses-L'Estartit) están mucho más próximas a otras poblaciones catalanas y baleares que a las poblaciones francesas.

Con 47 poblaciones

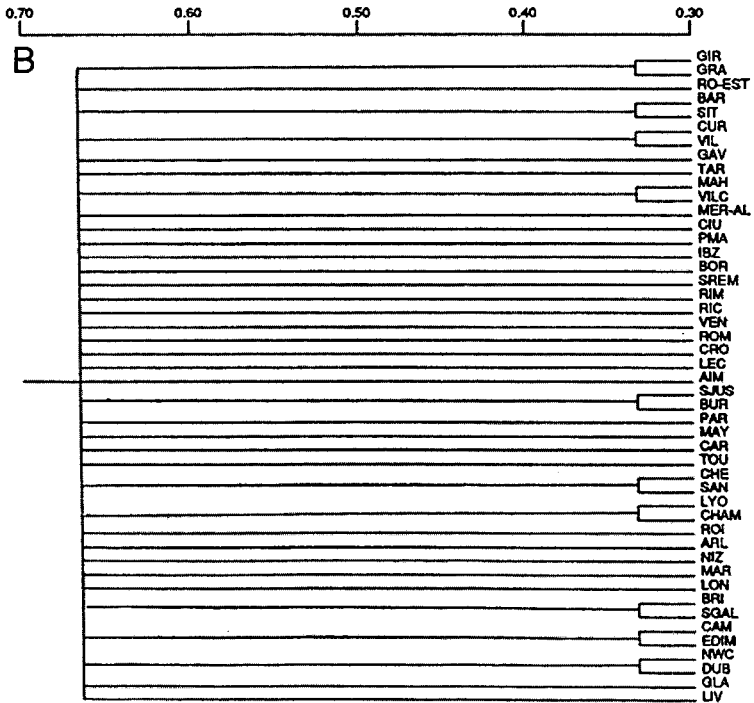
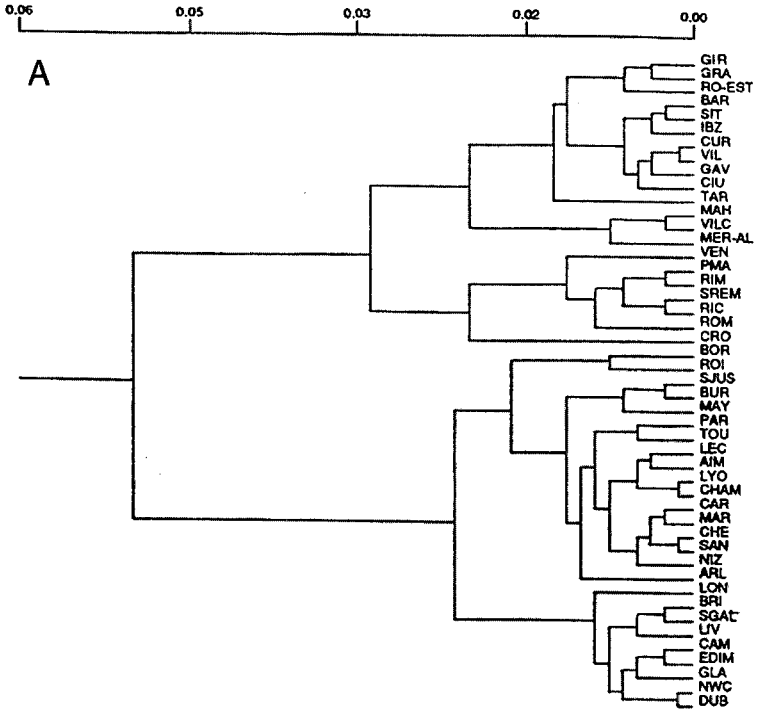
Otra forma de analizar la estabilidad de una clasificación es la inclusión de nuevos OTUs. En la figura 3, se muestra un fenograma UPGMA con la distancia de Nei y un árbol consenso estricto habiendo utilizado los algoritmos UPGMA, SINGLE y COMPLETE y las distancias genéticas de Nei y de Cavalli-Sforza & Edwards. El fenograma UPGMA con la distancia de Nei repite, aproximadamente, lo observado en el caso anterior con 14 poblaciones. Se observan dos grandes agrupaciones. Una que agrupa a todas las poblaciones catalanas, baleares e italianas (con la excepción de Bordighera) y con la inclusión de una única población francesa (Croissete), y otra, que agrupa a todas las poblaciones francesas (excepto la citada), y a todas las poblaciones inglesas, más la población italiana de Bordighera. Esta última está situada muy próxima a la frontera con Francia, por lo que no debería extrañar su inclusión en esta agrupación. En el primer gran cluster existen otras dos agrupaciones. Una de ellas, engloba a todas las poblaciones catalanas y baleares (con la excepción de

Palma de Mallorca), y, la otra, a todas las poblaciones italianas más esta última (hecho ya observado por RUIZ-GARCÍA, 1990c) y más la población francesa de Croissete. La segunda gran agrupación se divide en otros dos. Una de ellas contiene a todas las poblaciones francesas (más la población italiana de Bordighera) y la otra, a todas las poblaciones británicas. El coeficiente de correlación cofenética, aunque altamente significativo ($t = 19,491$, simulación de Monte Carlo, con 2.000 permutaciones, $P = 0,0005$), refleja un ajuste más bien pobre ($r = 0,6835$) e, inferior, al caso de 14 poblaciones. En el caso del árbol consenso estricto, se observa que la similitud de los seis dendrogramas utilizados es mucho menor que en el caso del árbol consenso estricto utilizando 14 poblaciones (índice de Colles: $I_{c47} = 0,2222$ vs. $I_{c14} = 0,5833$; índice de Mickevich: $I_{m47} = 0,0189$ vs. $I_{m14} = 0,30952$; índice de Schuh & Farris: $I_{sf47} = 10$ vs. $I_{sf14} = 25$). Esos coeficientes tan bajos, en el caso de 47 poblaciones, muestra la fuerte disimilitud entre los diferentes dendrogramas. Es decir, hay poco consenso entre esos árboles. Es lógico pensar que al aumentar el número de OTUs, aumenta la diversidad de relaciones. Solo se conservan algunas agrupaciones con únicamente dos poblaciones. Eso significa que esas relaciones entre esos pares de poblaciones es muy consistente.

Con el método "neighbour-joining" aplicado a 47 poblaciones (fig. 4), se observan algunas relaciones diferentes. Existen dos grandes agrupaciones. Una de ellas, engloba

Fig. 2. Análisis cladogenético de 14 poblaciones europeas de gatos: A. Árbol cladogenético con el método "neighbor-joining" de Saitou & Nei; B. Árbol consenso estricto habiendo utilizado el método "neighbor-joining" con las distancias de Nei y Cavalli-Sforza & Edwards; C. Cladograma con el método de Wagner con la distancia genética de Cavalli-Sforza & Edwards. (Para abreviaturas ver Material y Métodos).

Cladogenetic analysis of 14 European cat populations: A. Cladogenetic tree with the "neighbor-joining" method of Saitou & Nei; B. Strict consensus tree using the "neighbor-joining" method with the Nei and Cavalli-Sforza & Edwards genetic distances; C. Wagner cladogram with de Cavalli-Sforza & Edwards genetic distance. (For abbreviations see Material and Methods).



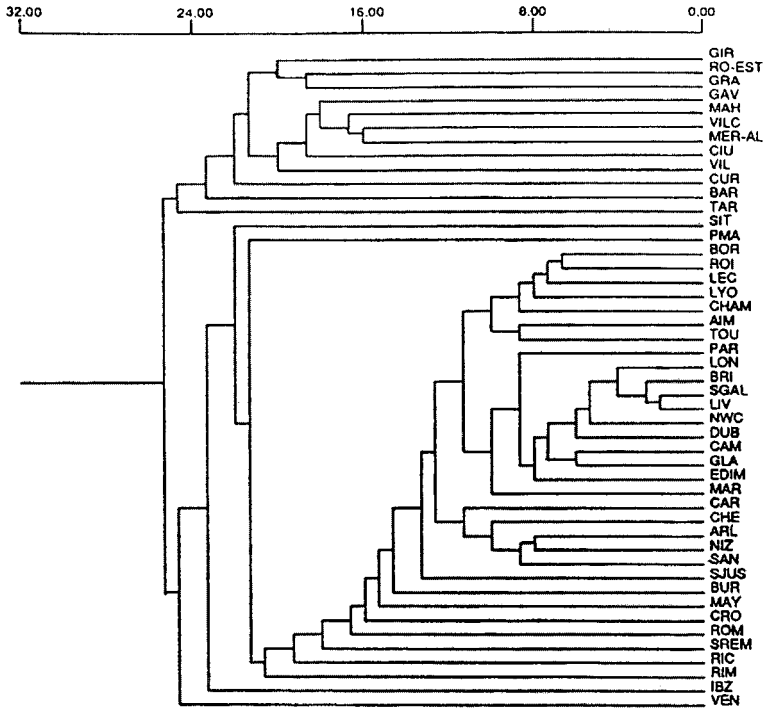


Fig. 4. Análisis cladogénético de 47 poblaciones europeas de gatos con el método "neighbor-joining" de Saitou & Nei con la distancia de Nei.

Cladogenetic analysis of 47 European cat populations with the "neighbor-joining" method of Saitou & Nei with the Nei genetic distance.

a la mayoría de poblaciones catalanas y baleares (entre ellas, Girona y Roses-L'Estartit), pero no a todas. En la segunda gran agrupación, la primera población que diverge es Venecia, seguida por Ibiza (Baleares), Sitges (Cataluña) y Palma de Mallorca (Baleares).

Estas cuatro poblaciones permanecen en la primera gran agrupación en otros análisis. El resto de esta segunda gran agrupación agrupa a las restantes poblaciones italianas, y, a todas las poblaciones francesas y británicas. A diferencia de lo que ocurre con los fenos-

Fig. 3. Análisis fenéticos de 47 poblaciones europeas de gatos, incluidas las poblaciones estudiadas de Girona y Roses-L'Estartit: A. Análisis fenético UPGMA con la distancia de Nei; B. Árbol consenso estricto utilizando los algoritmos UPGMA, SINGLE y COMPLETE y las distancias genéticas de Nei y de Cavalli-Sforza & Edwards. (Para abreviaturas ver Material y Métodos).

Phenetic analysis of 47 European cat populations including those of Girona and Roses-L'Estartit: A. UPGMA phenetic analysis with the Nei distance; B. Strict consensus tree using the UPGMA, SINGLE and COMPLETE algorithms with the Nei and Cavalli-Sforza & Edwards distances. (For abbreviations see Material and Methods).

gramas UPGMA con la distancia de Nei con 14 y 47 poblaciones, respectivamente, el coeficiente de correlación cofenética con 47 poblaciones, en este caso, es muy similar al de 14 poblaciones ($r = 0,62173$, $t = 8,921$, $P = 0,0000$, simulación de Monte Carlo con 2.000 permutaciones, $P = 0,0005$, una cola).

Análisis Canónico de Poblaciones y de Coordenadas Principales

Los resultados obtenidos mediante un análisis canónico de poblaciones pueden observarse en la tabla 6 y en la figura 5. La primera hipótesis de este análisis, es decir, la existencia de homogeneidad entre todas las matrices de covarianzas correspondientes a los grupos de poblaciones no se da. Sin embargo, examinando las matrices de covarianzas, se observa que, en muchas ocasiones, sus elementos tienen el mismo signo, lo cual, no causa una gran distorsión. Por otra parte, $\lambda = 0,0141$ y $F = 10,59$ con 28 y 131 gdl (siendo la región crítica, con nivel de significación, $\alpha = 0,05$, de 1,5624). En consecuencia, se rechaza que las medias representativas de los cinco grupos de poblaciones sean iguales. Es decir, los cinco grupos difieren significativamente. Se puede apreciar en la figura 5 que las dos poblaciones reportadas presentan, indudablemente, el mayor parecido genético al grupo de poblaciones catalanas y baleares, siendo, fuertemente divergente del grupo francés. Los dos primeros ejes canónicos explican el 96,83% de la variabilidad observada, y, la variable que se correlaciona más intensamente con el primer eje canónico es t^b ($r = 0,8819$), lo cual coincide con el estadístico F_{st} .

Un análisis de coordenadas principales mediante el método de Gower (GOWER, 1966) utilizando la distancia de Nei y con un MST superimpuesto para 47 poblaciones (fig. 6), empleando dos ejes de coordenadas,

muestra relaciones entre las poblaciones consideradas muy semejante a las observadas en los dendrogramas.

Test de Mantel y ecuaciones de regresión

Tanto utilizando modelos lineales, logarítmicos, exponenciales y potenciales, se ha obtenido la existencia de una asociación significativa entre las distancias genéticas de Nei y de Cavalli-Sforza & Edwards y la distancia geográfica de Spuhler. La distancia genética de Nei mantiene una mayor relación de dependencia con la distancia geográfica de Spuhler que la distancia de Cavalli-Sforza & Edwards. En el caso de la distancia de Nei, es el modelo lineal el que explica más relación entre la distancia genética y la distancia geográfica. En este modelo, la distancia geográfica explica el 25,19% de la variabilidad genética ($r = 0,50195$, test de Mantel aproximado, $t = 4,191$, $P = 0,000$; simulación de Monte Carlo, probabilidad de una cola, $P = 0,0005$). Con la distancia genética de Cavalli-Sforza & Edwards, es el modelo logarítmico en el que la distancia geográfica explica más variabilidad genética. Concretamente, el 13,19% ($r = 0,36321$, $t = 2,765$, $P = 0,0025$, simulación de Monte Carlo, $P = 0,0105$). Cuando analizamos la relación existente entre las distancias genéticas, de Girona y Girona-Roses-L'Estartit respecto a las otras poblaciones analizadas, y las distancias geográficas, observamos, en ambos casos, coeficientes de correlación más elevados que para el conjunto total de combinaciones. Respecto a esas dos poblaciones existe un mayor acercamiento a un modelo de aislamiento por distancia (BARBUJANI, 1987). En esta ocasión, también, la distancia de Nei se correlaciona mejor con la distancia geográfica de Spuhler que la distancia de Cavalli-Sforza & Edwards. En el caso de la distancia de Nei, es el modelo potencial,

Tabla 6. Análisis canónico de poblaciones.
Canonic population analysis.

Locus	Eje I	Eje II	Eje III	Eje IV
Transformación canónica				
O	-1,3570	10,6600	9,5930	2,6290
a	0,1950	10,5900	6,9730	2,3250
t ^b	12,4300	3,4180	-1,3690	4,0810
d	3,3810	-13,3100	8,9680	-2,6570
l	3,0040	3,4210	-2,0380	-10,3100
S	-2,2080	0,5210	6,7920	-16,1900
W	26,8100	15,5100	-0,5350	24,5400
Valores propios	51,0000	23,0500	1,8440	0,5805
Porcentajes acumulados	66,6900	96,8300	99,2400	100,0000
Estructura factorial de las variables canónicas				
O	-0,1258	0,2943	0,5824	0,1102
a	0,0120	0,3563	0,5849	0,2304
t ^b	0,8819	0,1867	-0,1731	-0,0037
d	0,2803	-0,5672	0,6994	0,0845
l	0,3160	0,0455	-0,0074	-0,4624
S	0,0183	0,2268	0,0029	-0,6632
W	0,2434	-0,0052	0,1475	-0,0441
Centroide	6,7830	8,5360	9,7950	-3,2620
Coordenadas canónicas respecto al centroide				
Cataluña-Baleares	-3,1340	-0,4601	0,9814	0,2100
Girona-Roses-L'Estartit	-3,9750	2,1360	-0,7317	-0,0340
Italia	0,0760	-3,1280	-0,1738	-0,4566
Francia	2,9510	-1,2030	-0,4333	0,5193
Gran Bretaña	4,0820	2,6550	0,3575	-0,2388
Radios de las regiones de confianza (para un nivel del 90%):				
Cataluña-Baleares: 1,090	Girona-Roses-L'Estartit: 2,778			
Italia: 1,604	Francia: 0,953	Gran Bretaña: 1,310		

donde la distancia geográfica explica la mayor parte de la variabilidad genética, siendo el 55,83% para Girona ($r = 0,74717$, $t = 3,728$, 11 gdl, $P < 0,01$) y el 52,66% para Girona-Roses-L'Estartit ($r = 0,72567$, $t = 5,058$, 23 gdl, $P < 0,001$). En el caso de la distancia de Cavalli-Sforza & Edwards, es el modelo lineal donde la distancia geográfica

explica la mayor parte de la variabilidad genética para Girona, concretamente, el 47,56% ($r = 0,6889$, $t = 3,152$, 11 gdl, $P < 0,01$). Para Girona-Roses-L'Estartit es el modelo potencial el que explica un mejor ajuste: el 26,90% de la variabilidad genética está expresada por la distancia geográfica ($r = 0,5186$, $t = 2,909$, 23 gdl, $P < 0,01$).

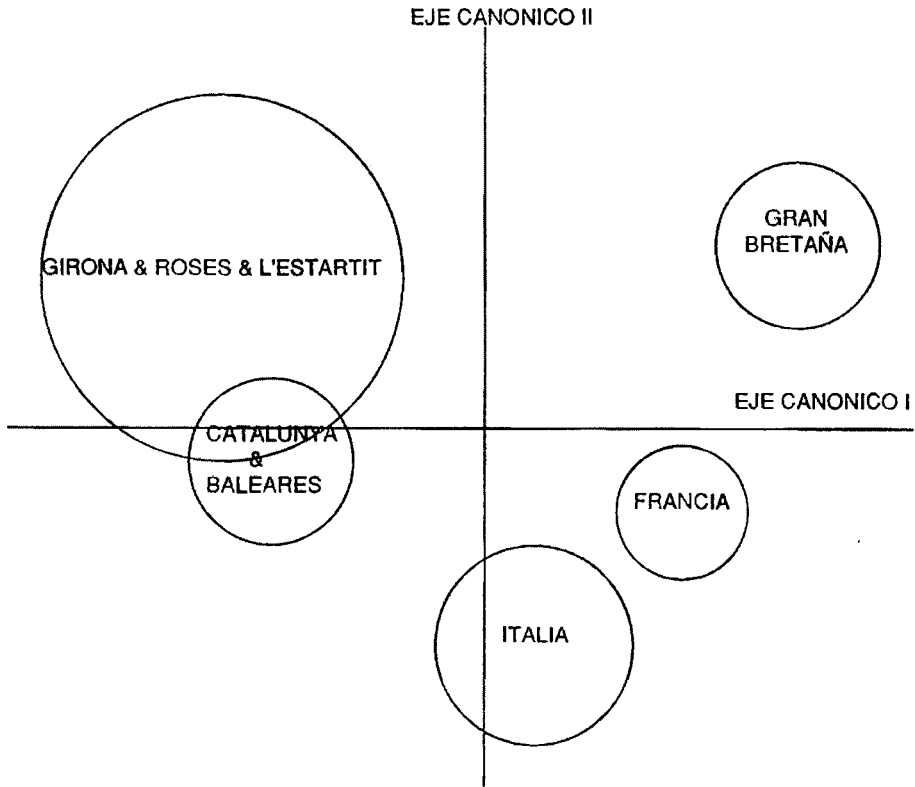


Fig. 5. Análisis canónico de poblaciones.
Canonic population analysis.

DISCUSIÓN

Equilibrio Hardy-Weinberg

Al igual que otras muchas poblaciones de gatos analizadas, el análisis Hardy-Weinberg de los loci O y S muestra un buen ajuste entre las proporciones esperadas y las observadas. Al menos para estos loci, se puede establecer que no existe ningún agente evolutivo neto que distorsione el ajuste óptimo entre las proporciones esperadas y las observadas. Como en otros estudios (RUIZ-GARCÍA, 1991), se pueden considerar las poblaciones naturales de gatos de Girona y de Roses-L'Estartit lo

suficientemente grandes para que la consanguinidad por procesos estocásticos y/o el efecto Wahlund no tengan una acción efectiva sobre esas poblaciones (al menos para esos loci).

Heterogeneidad genética

A nivel microgeográfico, utilizando un análisis de diversidad génica de Nei y el estadístico F_{st} de Wright, se observa que la población de Girona es mucho más similar a la población de L'Estartit (difieren únicamente en el alelo d, y no hay heterogeneidad global) que a la de Roses, de la que difiere en tres alelos

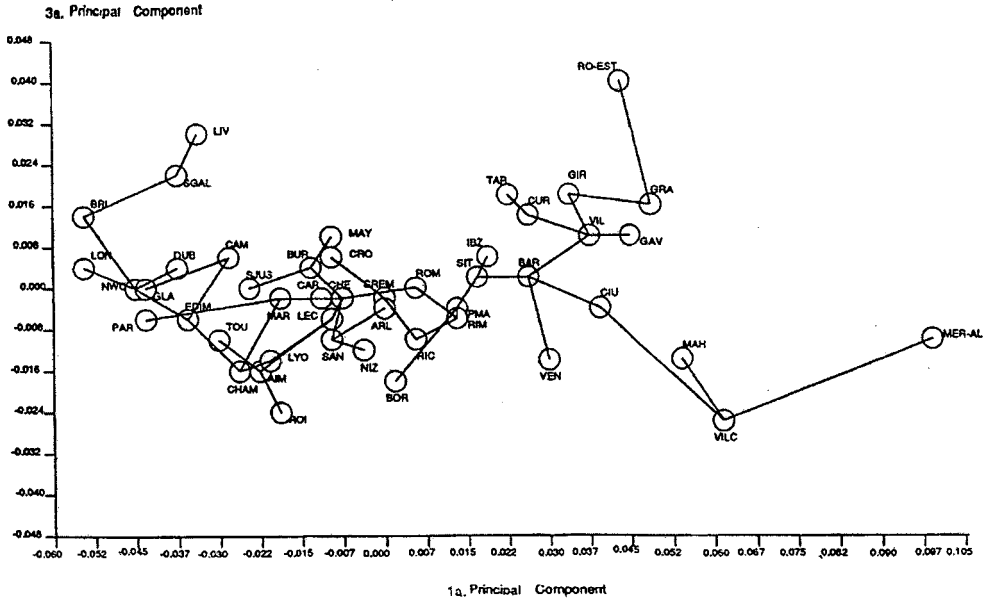


Fig. 6. Análisis de coordenadas principales. Primera vs. tercera coordenada principal habiendo utilizado la distancia de Nei con un MST superimpuesto y analizando 47 poblaciones europeas de gatos. (Para abreviaturas ver Material y Métodos).

Principal coordinates analysis. First vs. third principal coordinate using the Nei genetic distance with a MST superimposed and studying 47 European cat populations. (For abbreviations see Material and Methods).

(a, b y d) y donde existe heterogeneidad global significativa. En el presente estado de la cuestión, se desconoce si existe una base histórica de movimientos humanos y/o comerciales más importantes, en el momento presente y/o pasado, entre Girona y L’Estardit que entre Girona y Roses. Tampoco se conoce si esta última población ha participado de un origen más diferencial que las otras dos, o, si ha sufrido una acción más importante de algún tipo de agente estocástico. Sin embargo, y, aunque, por ejemplo, las comparaciones entre Girona y Roses-L’Estardit, o, entre Girona y Roses muestran heterogeneidad global, esos valores son relativamente muy pequeños. En el peor y en el mejor de los casos, esas poblaciones participan entre el

98,19% y el 99,46% de la diversidad génica que se encuentra en cada una de ellas. Esta cantidad de diversidad génica es muy elevada y muestra una alta similitud entre esas poblaciones de gatos situadas en la provincia de Girona, al norte de Cataluña. Los valores F_{st} para otros organismos en distancias geográficas similares acostumbran a resultar más elevados (WRIGHT, 1978; CHESSEY, 1983; BARROWCLOUGH, 1983; SCRIBNER et al., 1991). TREXLER (1988) mostró que en un modelo isla de WRIGHT (1931, 1943), si $Nm > 1$, el flujo génico es suficientemente elevado para anular las diferencias genéticas entre poblaciones balanceadas para deriva genética y flujo génico. En un modelo “stepping-stone”, este valor debe ser mayor que

cuatro. En ambos modelos, un valor $N_m < 0,5$ significa que las poblaciones están fuertemente aisladas unas de otras. En las tres comparaciones de diversidad génica realizadas, se han obtenido valores $N_m = 6-23$, $3-14$ y $11-46$, respectivamente. Estos valores N_m son notablemente superiores a $N_m = 1$ ó a 4 . Sin embargo, en las dos primeras comparaciones (Girona vs. Roses-L'Estartit y Girona-Roses), existe heterogeneidad genética global. SPEITH (1974) argumentó que un fuerte incumplimiento de los requisitos de un modelo isla podría ser la causa de ese hecho. Quizá, la mejor explicación a esa aparente discrepancia teórica es la aportada por ALLENDORF & PHELPS (1981). Estos autores utilizando modelos de simulación, mostraron que la mejor interpretación de $N_m > 1$ es que las poblaciones comparten los mismos alelos, pero, no necesariamente las mismas frecuencias alélicas. Encontraron diferencias en el 50% de los casos generados para $N_m = 50$, y, en la mayoría de las ocasiones para $N_m = 10$.

A nivel macrogeográfico, se encuentra un valor $F_{st} = 0,069$ con alta significación estadística. Todos los siete loci mostraron heterogeneidad. Sin embargo, este valor global es relativamente pequeño al compararlo a otros muchos valores F_{st} para otros organismos en una extensión geográfica tan importante como es la del continente europeo. Por ejemplo, para *Mus musculus* en Europa ($F_{st} = 0,159$; NAVAJAS-NAVARRO & BRITTON-DAVIDIAN, 1989) o en América ($F_{st} = 0,12-0,17$; NEI, 1975), para *Rattus norvegicus* en América ($F_{st} = 0,12-0,17$; CRAMER et al., 1988), para *Lepus europaeus* en Austria ($F_{st} = 0,078$; HARTL et al., 1993), para *Antidorcas marsupialis* en Sudáfrica ($F_{st} = 0,115$; BIGALKE et al., 1993), para *Marmota marmota* en Austria ($F_{st} = 0,20$; PRELEUTHNER & PINSKER, 1993) o para *Capreolus capreolus* en Italia ($F_{st} = 0,115$; LORENZINI et al., 1993), esos valores F_{st}

resultan ostensiblemente superiores. Eso significa que existe mayor cantidad de diferenciación genética en esas especies que en el gato doméstico, lo que puede significar que el flujo génico en *Felis catus* puede resultar notablemente superior a esas otras especies, probablemente, por la acción de transporte humano.

Sumamente interesante resulta constatar la cantidad diferencial de heterogeneidad genética que introduce cada uno de los loci estudiados. Por ejemplo, mientras que W ($F_{st} = 0,003$) o S ($F_{st} = 0,01$) introducen relativamente muy poca cantidad de heterogeneidad genética, t^b ($F_{st} = 0,211$) introduce muchísima. Esto puede estar motivado por la existencia de un flujo génico diferencial tanto en su carácter temporal, como espacial asociado a los cambios en parámetros demográficos de origen histórico en las diferentes poblaciones y/o a la acción de agentes selectivos actuando diferencialmente en cada locus.

Relaciones genéticas entre las poblaciones de gatos de Girona y Roses-L'Estartit y otras poblaciones europeas

En los estudios de poblaciones de gatos que se habían efectuado con anterioridad en Cataluña, se había mostrado que todas las poblaciones estudiadas eran sumamente similares, en lo que respecta a los genes que codifican el pelaje, a las poblaciones del Mediterráneo oriental y a ciertas poblaciones norteafricanas. Por el contrario, esas poblaciones catalanas de gatos resultaban muy distantes genéticamente de las poblaciones francesas e inglesas. Algunas de las poblaciones francesas analizadas están relativamente cercanas a Cataluña (caso de Arles, Le Cailar, Aimarques, Marsella y Niza) y, sin embargo, presentaron muy poco parecido genético a las poblaciones catalanas reportadas. No obstan-

te, éstas últimas están más bien situadas en la zona media y sur de Cataluña. Por ello, en la introducción se formulan una serie de preguntas: ¿serán las poblaciones catalanas más noroesteñas y más cercanas a la frontera con Francia, más similares a las poblaciones francesas que las otras poblaciones catalanas ya analizadas? Ciertas poblaciones más al norte de Cataluña de las ya muestreadas ¿seguirán siendo fuertemente similares a las otras poblaciones catalanas ya analizadas? ¿existe una separación drástica entre los “pooles génicos” representativos de Cataluña y Francia, o, por el contrario, existe una zona híbrida de transición entre ambos? Sea una cosa o la otra ¿dónde ocurre esto? ¿en el norte de Cataluña? o ¿en el sur de Francia? Las respuestas son las siguientes: 1. Cuando menos, hasta la latitud de Roses (la más noroesteña de todas ellas), no se observa un incremento en la similitud genética entre las poblaciones catalanas y las francesas. Si esto ocurre debería ser en poblaciones catalanas situadas todavía más al norte y, todavía, no muestreadas o ya en territorio francés; 2. Las nuevas poblaciones catalanas muestreadas más noroesteñas siguen siendo altamente similares a las otras poblaciones muestreadas más al sur de Cataluña. Estas poblaciones catalanas más noroesteñas siguen mostrando una fuerte disimilitud con las poblaciones francesas; 3. A la altura de la población de Roses no se ha encontrado ninguna zona “híbrida” o de transición entre las poblaciones catalanas y las francesas. Por el momento, la separación parece ser drástica; 4. Para responder esta pregunta se deben todavía analizar más poblaciones catalanas cercanas a la frontera con Francia (principalmente, poblaciones pirenaicas) y más poblaciones del sur de Francia más cercanas a la frontera con Cataluña. Especialmente, se deberían muestrear Perpignan y poblaciones francesas cercanas (Cataluña francesa) ya que es muy posible que más al norte de esas localidades se pudiera encontrar la zona de separación

entre ambos “pooles génicos”. Futuros estudios deberán precisar más las relaciones aquí expuestas. Es muy posible que la afirmación de KLEIN (1993) sea cierta: “las fronteras políticas humanas, también son fronteras para los pooles génicos de las poblaciones de gatos correspondientes”.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos las atenciones prestadas por los Drs. K. K. Klein (Minnesota, USA), R. Fagen (Alaska, USA), A. Sanjuan (Vigo, España), R. Robinson (Londres, England), A. T. Lloyd (Dublin, Rep. Irlanda), J. Jordana (Barcelona, España) y Ph. Dreux (Paris, Francia) para con uno de nosotros (M.R-G).

REFERENCIAS

- ALLENBORG, F. W. & PHELPS, S. R., 1981. Use of allelic frequencies to describe population structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1507-1514.
- BARBUJANI, G., 1987. Autocorrelation of gene frequencies under isolation by distance. *Genetics*, 117: 777-782.
- BARROWCLOUGH, G. F., 1983. Biochemical studies of microevolutionary processes. In: *Perspectives in Ornithology*: 131-144 (Brush & Clark, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- BIGALKE, R. C., HARTL, B., BERRY, M. P. S. & VAN HENSBERGEN, H. J., 1993. Population genetics of the springbok, *Antidorcas marsupialis*. - A preliminary study. *Acta Theriologica*, 38 (Suppl.2): 103-111.
- BLUMENBERG, B. & LLOYD, A. T., 1980. Mutant allele frequencies in the domestic cat: a preliminary discussion of selection with particular reference to the United Kingdom and Eire. *Genetica*, 54: 17-28.
- CAVALLI-SFORZA, L. L. & EDWARDS, A. W. F., 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution*, 21: 550-570.
- CHESSER, R. K., 1983. Genetic variability within and among populations of the black-tailed prairie dog. *Evolution*, 37: 320-331.

- CLARK, J. M., 1975. The effects of selection and human preference on coat colour gene frequencies in urban cats. *Heredity*, 35: 195-210.
- 1976. Variations in coat colour gene frequencies and selection in cats of Scotland. *Genetica*, 46: 401-412.
- COMMITTEE ON STANDARDIZED GENETIC NOMENCLATURE FOR CATS., 1968. Standardized genetic nomenclature for the domestic cat. *J. Hered.*, 59: 39-40.
- CRAMER, D. V., CHAKRAVARTI, A., ARENAS, O., HUMPRIERES, J. & MOWERY, P. A., 1988. Genetic diversity within and between natural populations of *Rattus norvegicus*. *J. Hered.*, 79: 319-324.
- CROW, J. F. & AOKI, K., 1984. Group selection for a polygenic behavioural trait: Estimating the degree of population subdivision. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 81: 6073-6077.
- CUADRAS, C. M., 1991. *Métodos de Análisis Multivariante*. PPU, Barcelona.
- DREUX, P., 1967. Gene frequencies in the cat populations of Paris. *J. Hered.*, 58: 89-92.
- 1971. Genetique des populations des chats domestiques dans la vallée de Chamonix (Haute-Savoie). *Ann. Genet. Sel. anim.*, 3: 145-151.
- 1975. Genetique de population des chats domestique de Marseille (Bouche-du-Rhone, France). *Ann. Genet. Sel. anim.*, 7: 23-33.
- 1979. Frequences de genes a effets visible dans les populations de chats de la ville de Tours (Indre et Loire, France). *Ann. Genet. Sel. anim.*, 11: 391-396.
- 1981. Genetique des populations de chat domestique dans un district rural du Cher (France). *Ann. Genet. Sel. anim.*, 13: 363-370.
- 1986. Genetique des populations de chats domestiques dans un district de Bretagne (Carnac, Morbihan, France). *Coll. Nat. CNRS Biol. Popul.*, 1: 312-316.
- DREUX, P. & SAUMET, D., 1981. Frequences des genes dans populations rurales Espagnoles de chats domestiques. *Carnivore Genet. Newsl.*, 4: 127-129.
- EVERITT, B. S., 1992. *The analysis of contingency tables. Second edition*. Chapman and Hall, London.
- 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.
- GENERMONT, J., 1978. Gene frequencies in the cat population of Nice. *Carnivore Genet. Newsl.*, 3: 356-357.
- GOWER, J. C., 1966. Some distance proprieties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53: 325-338.
- GOWER, J. C. & ROSS, G. J. S., 1969. Minimum spanning trees and single cluster analysis. *Applied statistics*, 18: 54-64.
- GRUFFYDD-JONES, T., JAFFE, P., LLOYD, A. T., TODD, N. B. & BLUMENBERGL, B., 1979. Mutant allele frequencies in domestic cat populations of Bristol and South Wales. *Carnivore Genet. Newsl.*, 4: 13-17.
- HARTL, G. B., SUCHENTRUNK, F., NADLINGER, K. & WILLING, R., 1993. An integrative analysis of genetic differentiation in the brown hare *Lepus europaeus* based on morphological, allozymes and mitochondrial DNA. *Acta Theriologica*, 38(Suppl. 2): 33-57.
- KAJON, A., CENTRON, D. & RUIZ-GARCÍA, M., 1992. Gene frequencies in the cat population of Buenos Aires, Argentina, and the possible origin of this population. *J. Hered.*, 83: 148-152.
- KLEIN, K. K., 1993. Population genetics and gene geography. In: *Genetikii Koskkii* (R. Ruvinski & P. M. Borodin, Eds.). Russian Academy of Science, Moscow (in Russian).
- LLOYD, A. T., 1977. Surveys of gene frequencies in England. *Carnivore Genet. Newsl.*, 3: 168.
- 1979. The population genetics of cats in Northwest Ireland. *Carnivore Genet. Newsl.*, 3: 373-377.
- LLOYD, A. T., TODD, N. B., DYTE, C. E., BLUMENBERG, B. & ADALSTEINSSON, S., 1983. Towards a comprehensive picture of the Mediterranean: populations genetics of the cats of Rome, Italy. *Carnivore Genet. Newsl.*, 4: 235-241.
- LORENZINI, R., PATALANO, M., APOLLONIO, M. & MAZZARONE, V., 1993. Genetic variability of roe deer *Capreolus capreolus* in Italy: electrophoretic survey on populations of different origin. *Acta Theriologica*, 38 (Suppl. 2): 141-151.
- MANTEL, N. A., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27: 209-220.
- MICKEVICH, M. F., 1980. Taxonomic congruence: Rohlf and Sokal's misunderstanding. *Syst. Zool.*, 29: 162-176.
- MUELLER, L. D. & AYALA, F. J., 1982. Estimation and interpretation of genetic distance in

- empirical studies. *Genet. Res. (Camb.)*, 40: 127-137.
- NAVAJAS-NAVARRO, M. & BRITTON-DAVIDIAN, J., 1989. Genetic structure of insular Mediterranean populations of the house mouse. *Biol. J. L. Soc.*, 36: 377-390.
- NEI, M., 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.*, 106: 283-292.
- 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 70: 3321-3323.
 - 1975. *Molecular Population Genetics and Evolution*. North-Holland Press, Amsterdam.
 - 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Hum. Genet.*, 41: 225-233.
 - 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583-590.
- NEI, M., STEPHENS, J. C. & SAITOU, N., 1985. Methods for computing the standard errors of branching points in an evolutionary tree and their application to molecular data from humans and apes. *Mol. Biol. Evol.*, 2: 66-85.
- NEI, M., TAJIMA, F. & TATENO, Y., 1983. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data. *J. Mol. Evol.*, 19: 153-170.
- PONTIER, D., 1983. Frequences géniques chez le chat domestique, *Felis catus*, dans quatre communes rurales français. *Genetica*, 62: 69-73.
- 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.
- PRELEUTNER, M. & PINSKER, W., 1993. Depauperated gene pools in *Marmota m. marmota* are caused by an ancient bottleneck: electrophoretic analysis of wild populations from Austria and Switzerland. *Acta Theriologica*, 38(Suppl. 2): 121-139.
- RAO, C. R., 1951. *Advanced statistical methods in Biometric research*. Hafner publishing Company, Davien.
- ROBINSON, R., 1971. On gene frequencies in cats of Benidorm, Spain. *Carnivore Genet. Newsl.*, 2: 32-33.
- 1972. Mutant allele frequencies in the cats of Cyprus. *Theor. Appl. Genet.*, 42: 293-296.
 - 1977. *Genetics for cat breeders. 2nd Ed.* Oxford University Press, London.
 - 1987. Mutant gene frequencies in cats of the Greater London area. *Theor. Appl. Genet.*, 74: 579-583.
- ROBINSON, R. & MANCHENKO, G. P., 1981. Cat gene frequencies of the U.S.S.R. *Genetica*, 55: 41-46.
- ROBINSON, R. & SILSON, M., 1969. Mutant allele frequencies in cats of Sothern England. *Theor. Appl. Genet.*, 39: 326-329.
- ROHLF, F. J., 1970. Adaptive hierarchical clustering schemes. *Syst. Zool.*, 19: 58-82.
- 1982. Consensus indices for comparing classifications. *Math. Biosci.*, 59: 131-144.
- RUIZ-GARCÍA, M., 1988. Frecuencias alélicas mutantes en una población de gatos domésticos urbanos (Barcelona) y en una población de gatos rurales (Castelldefels rural) en Cataluña, España. *Genética Ibérica*, 40: 157-187.
- 1989. The urban effect in two Spanish domestic cat populations. *C. Gene. J.*, 6: 1-26.
 - 1990a. Mutant allele frequencies in domestic cat populations in Catalonia, Spain, and their genetic relationships with Spanish and English colonial cat populations. *Genetica*, 82: 209-214.
 - 1990b. Mutant allele frequencies in domestic cat populations on the Spanish Mediterranean coast, and their genetic distances from other European and North African cat populations. *Genetica*, 82: 215-221.
 - 1990c. Frecuencias alélicas en la población de gatos de Palma de Mallorca e Ibiza y relaciones genéticas con otras poblaciones de gatos Europeos y Norteafricanos. *Evol. Biol.*, 4: 189-216.
 - 1990d. Frecuencias alélicas en la población de gatos domésticos de la isla de Menorca (Baleares): Diferentes modelos de evolución colonizadora. *Evol. Biol.*, 4: 307-342.
 - 1991. Más sobre la genética de poblaciones de *Felis catus* en la costa Mediterránea Española: Un análisis de la estructura genética de las poblaciones naturales de gatos. *Evol. Biol.*, 5: 227-283.
 - 1993. Analysis of the Evolution and Genetic diversity within and between Balearic and Iberian cat populations. *J. Hered.*, 84: 173-180.
 - 1994a. Genetic profiles from coat genes of natural Balearic cat populations: An Eastern Mediterranean and North-African origin. *Genet. Sel. Evol.*, 26: 39-64.
 - 1994b (in press). Genetic relationships between some new cat populations sampled in

- Europe: A spatial autocorrelation analysis. *J. Genet.*
- 1994c (in press). Genetic structure and Evolution at the microgeographical level of different cat populations (*Felis catus*) in Spain, Italy and Argentina. *J. Evol. Biol.*
 - 1994d. Genetic Structure of Marseilles cat population: Is there really a strong founder effect?. *Genet. Sel. Evol.*, 26: 317-331.
- RUIZ-GARCÍA, M. & KLEIN, K. K., 1994 (en prensa). Genetic Structure of Domestic cat populations at Macro- and Micro-geographical levels: Two examples (Catalonia, Spain and Mid-western USA). *J. Hered.*
- SAITOU, N. & NEI, M., 1987. The number of nucleotides required to determine branching order of three species with special reference to the human-chimpanzee-gorilla divergence. *J. Mol. Evol.*, 24: 189-204.
- SCHUH, R. T. & FARRIS, J. S., 1981. Methods for investigating taxonomic congruence and their application to the Leptodomorpha. *Syst. Zool.*, 30: 331-351.
- SCRIBNER, K. T., SMITH, M. H., GARROT, R. A. & CARPENTIER, L. H., 1991. Temporal, spatial, and age-specific changes in genotypic composition of mule deer. *J. Mammal.*, 72: 126-137.
- SMOUSE, P. E., LONG, J. C. & SOKAL, R. R., 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst. Zool.*, 35: 627-632.
- SNEATH, P. H. & SOKAL, R. R., 1973. *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco.
- SOKAL, R. R., FIALA, K. L. & HARTL, G., 1984. OTU stability and factors determining taxonomic stability: examples from Caminalcules and the Leptodomorpha. *Syst. Zool.*, 33: 387-407.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J., 1981. *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco.
- SPEITH, P. T., 1974. Gene flow and genetic differentiation. *Genetics*, 78: 961-965.
- SPUHLER, J. N., 1972. Genetic, linguistic, and geographical distances in native North America. In: *The assesment of population affinities in man*: 210-230 (J. S. Weiner & J. Huizinga, Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- SYMONDS, J. E. & LLOYD, A. T., 1987. Gene frequencies of the domestic cats of urban and rural Bordeaux. *Genetica*, 72: 133-136.
- TAKAHATA, N., 1983. Gene identity and genetic differentiation of populations in the finite island model. *Genetics*, 104: 497-512.
- TODD, N. B., 1977a. Cats and Commerce. *Scientific American*, 237: 100-107.
- 1977b. The dynamics of owned cat populations. *Carnivore Genet. Newsl.*, 3: 100-124.
 - 1978. An Ecological, behavioral genetic model for the domestication of the cat. *Carnivore*, 1: 52-60.
- TODD, N. B., GARRAD, L. S. & BLUMENBERG, B., 1979. Mutant allele frequencies in domestic cats of the Isle of Man. *Carnivore Genet. Newsl.*, 3: 388-407.
- TODD, N. B. & KUNZ, T. H., 1977. Mutant allele frequencies in domestic cat populations of Greece. *Biologia Gallo-Hellenica*, 6: 289-310.
- TODD, N. B. & LLOYD, A. T., 1979. Mutant allele frequencies of the cats of Dublin and vicinity. *Carnivore Genet. Newsl.*, 4: 24-30.
- 1984. Mutant allele frequencies in the domestic cats of Portugal and the Azores. *J. Hered.*, 75: 495-497.
- TODD, N. B., ROBINSON, R. & CLARK, J. M., 1974. Gene frequencies in domestic cats of Greece. *J. Hered.*, 65: 227-231.
- TODD, N. B., SAWYER, L. & TODD, L. M., 1977. Mutant allele frequencies in the cats of Van, Turkey. *Carnivore Genet. Newsl.*, 3: 161-167.
- TODD, N. B. & TODD, L. M., 1976. Mutant allele frequencies in domestic cats of Turkey and Greece. *Genetica*, 46: 183-192.
- TREXLER, J. C., 1988. Hierarchical organization of genetic variation in the Sailfin Molly, *Poecilia latipinna* (Pisces: Poeciliidae). *Evolution*, 42: 1006-1017.
- WORKMAN, P. L. & NISWANDER, J. D., 1970. Population studies on South western Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. *Amer. J. Hum. Genet.*, 22: 24-49.
- WRIGHT, S., 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16: 97-159.
- 1943. Isolation by distance. *Genetics*, 28: 114-138.
 - 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Euge.*, 15: 323-354.
 - 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regards to systems of mating. *Evolution*, 19: 395-420.
 - 1978. *Evolution and Genetics of Populations. Vol 4. Variability within and among natural populations*. University of Chicago Press, Chicago.
- WRIGHT, M. & WALTERS, S., 1982. *El gato*. Ed. Blume, Barcelona.