

Primer reporte de la variabilidad genética del gato (*Felis catus*), con marcadores fenotípicos en Coveñas, Sucre

Enrique Pardo Pérez¹ / María Teresa Martínez Bula² / José Darío Zambrano Charrasquiel³

Resumen

El objetivo de esta investigación fue determinar la variabilidad genética de las poblaciones de gatos domésticos (*Felis catus*) utilizando genes que codifican la coloración, el diseño y la longitud del pelaje en Coveñas, Sucre, Colombia. Se realizaron muestreos aleatorios entre septiembre y diciembre de 2014, en 187 animales adultos presentes en cinco barrios de Coveñas, donde se caracterizó fenotípicamente cada animal. La nomenclatura utilizada está en concordancia con el Committee Standardized Genetic Nomenclature For Cats (1968), y atiende a los marcadores autosómicos de codificación morfológica: el locus ligado al sexo *Orange* (*O*) y los loci autosómicos *non-agouti* (*a*), *tabby blotched* (*Tb*), *dilution* (*d*), *long hair* (*l*) *spotting white* (*s*) y *dominant white* (*W*). Se calcularon los parámetros genéticos poblacionales: frecuencia alélica, diversidad genética, flujo génico, equilibrio Hardy-Weinberg y distancia genética, y se infirieron las relaciones filogenéticas entre las poblaciones de gatos. Se encontró que el marcador *non-agouti* fue el de mayor frecuencia, mientras los genes *tabby blotched* y *dominant white* presentaron los valores más bajos. La mayor parte de la diversidad genética se encontró dentro de las poblaciones (H_s) y poca entre las poblaciones (D_{ST}) y un elevado flujo génico. Se observó un exceso de heterocigotos en la población. No hubo equilibrio Hardy-Weinberg. Las poblaciones se encuentran muy relacionadas genéticamente. Además, se evidenció una posible selección natural y artificial del locus *non-agouti*.

Palabras clave: diversidad, *Felis catus*, heterocigosidad, marcadores fenotípicos.

- 1 Licenciado en Biología. MSc. PhD. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad de Córdoba, Montería, Colombia. [✉ kikepardoperez@gmail.com](mailto:kikepardoperez@gmail.com)
- 2 Bióloga. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad de Córdoba, Montería, Colombia. [✉ mayter01@hotmail.com](mailto:mayter01@hotmail.com)
- 3 Biólogo. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad de Córdoba, Montería, Colombia. [✉ josedariozambranoc@hotmail.com](mailto:josedariozambranoc@hotmail.com)

First report of genetic variability in cats (*Felis catus*), with phenotypic markers, in Coveñas, Sucre

Abstract

This research aimed to determine genetic variability in domestic cat populations (*Felis catus*) using genes that codify the coloration, design and length of the coat in Coveñas, Sucre, Colombia. Random samples were collected between September and December 2014 from 187 adult animals in five neighborhoods of Coveñas, and each animal was characterized phenotypically. The nomenclature used in this research follows the Standardized Genetic Nomenclature for the Domestic Cat (1968), and examines the autosomal markers of morphological coding: the locus linked to sex *Orange* (*O*) and the autosomal loci *Non-agouti* (*a*), *tabby blotched* (*Tb*), *dilution* (*d*), *long hair* (*l*) *spotting white* (*s*) and *dominant white* (*W*). The genetic parameters of the population were calculated: allele frequency, genetic diversity, gene flow, Hardy-Weinberg equilibrium, and genetic distance; and phylogenetic relationships among cat populations were inferred. It was found that the *Non-agouti* marker was the most frequent, while the *tabby blotched* and *dominant*

Cómo citar este artículo: Pardo Pérez E, Martínez Bula MT, Zambrano Charrasquiel JD. Primer reporte de la variabilidad genética del gato (*Felis catus*), con marcadores fenotípicos en Coveñas, Sucre. Rev Med Vet. 2018;(36):27-36. doi: <http://dx.doi.org/10.19052/mv.5169>

white genes had the lowest values. Most genetic diversity was found within the studied populations (H_s), with little diversity between populations (D_{ST}), and high gene flow was evidenced. An excess of heterozygotes was observed in the population. There was no Hardy-Weinberg equilibrium. Populations are genetically closely related. In addition, a possible natural and artificial selection of the *Non-agouti* locus was evidenced.

Keywords: diversity, *Felis catus*, heterozygosity, phenotypic markers.

Primeiro repórter da variabilidade genética do gato (*Felis catus*), com marcadores fenotípicos em Coveñas, Sucre

Resumo

O objetivo desta pesquisa foi determinar a variabilidade genética das populações de gatos domésticos (*Felis catus*) utilizando genes que codificam a coloração, o desenho e a longitude da pelagem em Coveñas, Sucre, na Colômbia. Realizaram-se amostras aleatórias entre setembro e dezembro de 2014, em 187 animais adultos presentes em cinco bairros de Coveñas, onde se caracterizou fenotipicamente cada animal. A nomenclatura utilizada está em concordância com o Committee Standardized Genetic Nomenclature For Cats (1968), e atende a os marcadores autossômicos de codificação morfológica: o locus ligado a sexo *Orange* (*O*) e os loci autossômicos *Non-agouti* (*a*), *tabby blotched* (*Tb*), *dilution* (*d*), *long hair* (*l*) *spotting white* (*s*) e *dominant white* (*W*). Calcularam-se os parâmetros genéticos populacionais: frequência alélica, diversidade genética, fluxo gênico, equilíbrio Hardy-Weinberg e distância genética, e se inferiram as relações filogenéticas entre as populações de gatos. Constatou-se que o marcador *Non-agouti* foi o de maior frequência, e enquanto que os genes *tabby blotched* e *dominant white* apresentaram os valores mais baixos. A maior parte da diversidade genética foi encontrada dentro das populações (H_s) e pouca entre as populações (D_{ST}) e um elevado fluxo gênico. Observou-se um excesso de heterozigotos na população. Não houve equilíbrio Hardy-Weinberg. As populações encontram-se muito relacionadas geneticamente. Além do mais, evidenciou-se uma possível seleção natural e artificial do locus *Non-agouti*.

Palavras chave: diversidade, *Felis catus*, heterozigosidade, marcadores fenotípicos.

INTRODUCCIÓN

El gato doméstico (*Felis catus*) es un mamífero pequeño con un peso alrededor de 5 kg; generalmente, los machos son más grandes que las hembras. Con una longitud de 50 cm sin incluir la cola, es un carnívoro de la familia de los félidos con garras retráctiles. Los gatos domésticos procederían de cinco líneas maternas diferentes de gatos monteses de Oriente Próximo (*Felis silvestris lybica*), que habrían sido domesticados hace más de 10.000 años, y de los gatos silvestres (*Felis libyca*) (1). Su área natural incluía el norte de África, China, India,

sur de Europa, Gran Bretaña e islas del Mediterráneo. Gracias a sus características adaptativas, en la actualidad se encuentran ampliamente distribuidos, tanto en ambientes continentales como insulares, y ocupan una gran variedad de hábitats (2).

Los gatos presentan polimorfismos como el color, el patrón y la textura de la capa, particularidades probables de reconocer a simple vista; por lo cual, la recolección de datos es un procedimiento sencillo. Sumado a esto, los gatos son una especie de elección para este tipo de estudios poblacionales, por ser animales cosmopolitas

y ser una población panmíctica (3). Los análisis genético-poblacionales en gatos son necesarios para revelar la historia de la evolución de estos y para la construcción de hipótesis filogenéticas sobre las relaciones entre los alelos. Sin embargo, a pesar de la importancia de este tipo de estudios, la información en el contexto mundial es escasa y en algunos lugares, inexistente.

Coveñas puede ser considerada una de las ciudades más importantes del departamento de Sucre, por su estratégica posición geográfica, por la abundancia de recursos naturales y por ser desde tiempos ancestrales, desde la Conquista y la Colonia españolas, uno de los principales puertos marítimos de Colombia en el mar Caribe. Esto pudo haber incidido en la diversidad genética de poblaciones de *Felis catus*. Sin embargo, no existe ningún tipo de información sobre la variabilidad de los marcadores fenotípicos en los genes del pelaje en las poblaciones de gato doméstico en esta ciudad. Por tal motivo, el objetivo de este estudio fue conocer la variabilidad genética de las poblaciones de gatos domésticos (*Felis catus*) mediante marcadores fenotípicos que codifican para el pelaje en Coveñas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La recolección de datos se realizó en barrios de zonas urbanas del municipio de Coveñas, perteneciente al departamento de Sucre, Colombia, ubicados a 9° 24' 05" latitud norte y 75° 40' 48" de longitud oeste.

Recolección de datos

Se realizaron muestreos mediante excursiones urbanas y observación directa en cinco barrios de Coveñas: Coquerita, La Isla, San José, El Porvenir y Guayabal, donde se realizó una clasificación fenotípica de cada uno de los individuos adultos encontrados ($n = 187$). Cada ruta se utilizó solo una vez, a fin de evitar el remuestreo, y atendió a la presencia o ausencia de los marcadores autosómicos: $a = non-agouti$; $Tb = tabby blotched$; $d = dilution$; $l = long hair$; $s = spotting white$; $W = dominant white$ y el locus ligado al sexo O (*Orange*) (tabla 1); por último, se tomaron registros fotográficos de cada individuo.

Tabla 1. Descripción de los siete genes estudiados

Locus	Alelos	Característica
O (gen ligado al sexo)	o O	Silvestre; pigmentación no naranja. Mutante; toda la pigmentación es naranja; epistático para la detección del locus A .
A (gen autosómico)	A A	Silvestre color Agouti. Mutante; color non-Agouti; un mismo color; color negro; epistático para la observación del locus T .
T (gen autosómico)	t^+ t^b T^p	Silvestre; atigrado o "Mackerel tabby"; recesivo frente a Ta , pero dominante para Tb . Mutante; clásico o "blotched tabby"; recesivo. Mutante; Abisinio o "Abyssinian tabby"; dominante; este alelo es poco frecuente.
D (gen autosómico)	D D	Silvestre; color denso. Mutante; color diluido; recesivo.
L (gen autosómico)	L L	Silvestre; pelo corto. Mutante; pelo largo; recesivo.
S (gen autosómico)	s S	Silvestre; sin manchas blancas. Mutante; manchado de blanco; dominante.
W (gen autosómico)	w W	Silvestre; color normal Mutante; color blanco; epistático para todos los otros colores

$O = orange$; $a = Non-agouti$; $Tb = tabby blotched$; $d = dilution$; $l = long hair$; $s = spotting white$; $W = dominant white$.

Fuente: Ruiz-García M. Genetic profiles from coat genes of natural Balearic cat populations: An Eastern Mediterranean and Northafrican origin. *Gen Selec Evol.* 1994;26:39-64.

VARIABLES DE ESTUDIO

Para el estudio de la diversidad genética de las poblaciones de gatos domésticos (*Felis catus*) se tuvieron en cuenta marcadores fenotípicos (tabla 1) propuestos por el Committee on Standardized Genetic Nomenclature for Cats (4): *O* (*Orange*, carácter ligado al sexo) y los loci autosómicos, *A* (*A, a; agouti vs. non-agouti*), *T* (*Ta, t+, tb; abyssinian tabby vs. mackerel o atigrado vs. blotched tabby*), *D* (*D, d; full color vs. dilution*), *L* (*L, l; pelo corto vs. long hair*), *S* (*s+, S; no manchado de blanco vs. manchado de blanco*) y *W* (*w+, W; color normal vs. dominante blanco*).

ANÁLISIS POBLACIONAL

Se estimaron mediante el programa PopGene 1.31 (5) las frecuencias alélicas; la diversidad genética de Nei, correspondientes a la heterocigosidad esperada (H_e) y heterocigosidad de la población total (H_T); el coeficiente de diferenciación genética (G_{ST}); el flujo génico (Nm); el equilibrio Hardy-Weinberg y la distancia genética de Nei (6) entre poblaciones.

Para determinar las relaciones genéticas entre las poblaciones analizadas se construyeron árboles filogenéticos que se obtuvieron mediante el algoritmo matemático UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arith-

metic Mean), utilizando el programa MEGA 5.2 (7), a partir de la matriz de distancias genéticas.

RESULTADOS

Frecuencias alélicas

Se muestrearon un total de 187 individuos. Se encontró que la frecuencia alélica más alta la obtuvo el alelo *non-agouti*, especialmente para las poblaciones La Isla (0,793) y Guayabal (0,774); mientras que para el marcador *dominant white* no se observó ningún individuo (tabla 2).

Diversidad genética

La población que presentó el valor más alto de heterocigosidad esperada en Coveñas fue Guayabal, para el marcador *orange*, seguido por la población La Isla para el mismo marcador, mientras que los marcadores *dominante blanco* y *tabby blotched* presentaron los valores más bajo de heterocigosidad (tabla 3).

El test de equilibrio Hardy-Weinberg (tabla 4) globalmente mostró ausencia de equilibrio para las poblaciones estudiadas.

Tabla 2. Frecuencias alélicas de las subpoblaciones de *Felis catus* analizadas en Coveñas

	N	O	A	Tb	d	L	s	W
Coquerita	36	0,429	0,756	0,164	0,218	0,302	0,558	0,000
La Isla	35	0,549	0,793	0,087	0,314	0,185	0,599	0,000
San José	32	0,425	0,769	0,109	0,269	0,269	0,668	0,000
El Porvenir	34	0,498	0,683	0,102	0,285	0,312	0,639	0,000
Guayabal	30	0,469	0,774	0,148	0,234	0,347	0,796	0,000
Promedio/total	167	0,474	0,755	0,122	0,264	0,283	0,652	0,000

N = número de individuos muestreados; O = *orange*; a = *non-agouti*; Tb = *tabby blotched*; d = *dilution*; l = *long hair*; s = *spotting white*; W = *dominant white*.

Tabla 3. Heterocigosidad esperada de la población de *Felis catus* de Coveñas

	O	A	Tb	d	l	s	W
Coquerita	0,489	0,333	0,274	0,340	0,421	0,475	0,000
La Isla	0,495	0,329	0,158	0,455	0,201	0,445	0,000
San José	0,488	0,356	0,194	0,416	0,356	0,483	0,000
El Porvenir	0,301	0,286	0,183	0,374	0,294	0,467	0,000
Guayabal	0,498	0,372	0,252	0,248	0,333	0,399	0,000
Media	0,454	0,373	0,212	0,366	0,321	0,453	0,000

O = orange; a = non-agouti; Tb = tabby blotched; d = dilution; l = Long hair; s = spotting white; W = dominant white

Tabla 4. Equilibrio Hardy-Weinberg mediante la prueba de bondad de ajuste de χ^2

Población	Locus	χ^2	Grados de libertad	Valor de p
Coveñas	O	21,223	3	2,9123E-06
	s	9,451	1	0,049

O = orange; s = spotting white.

Diferenciación genética y flujo génico

La diversidad genética total (H_T) de la población de Coveñas es moderada, siendo el promedio igual a 0,316, con un intervalo de 0,192 en el locus *tabby blotched* a 0,498 en el locus *spotting white*. La mayor parte de la diversidad genética se encuentra dentro de las poblaciones

($H_S = 0,257$) y poca entre las poblaciones ($D_{ST} = 0,038$). El coeficiente de diferenciación genética ($G_{ST} = 0,057$) indica que el 5,7% de la diversidad genética se encuentra entre poblaciones y el 94,3% dentro de las poblaciones. El valor de Nm mayor a 1 indica que existe alto flujo genético entre las subpoblaciones locales estudiadas de *Felis catus* en Coveñas (tabla 5).

Tabla 5. Distribución de la diversidad genética de la población de *Felis catus* de Coveñas

	H_T	H_S	G_{ST}	D_{ST}	Nm
Orange	0,476	0,412	0,095	0,087	4,7
Non-agouti	0,398	0,331	0,058	0,022	8,1
Tabby	0,192	0,098	0,035	0,012	13,7
Dilution	0,359	0,311	0,102	0,059	4,4
Long hair	0,289	0,208	0,111	0,076	4,0
Spotting white	0,498	0,445	0,032	0,012	15,1
Dominant white	0,000	0,000	0,000	0,000	0,0
Media	0,316	0,257	0,057	0,038	7,1

H_T = diversidad genética total; H_S = diversidad dentro de las poblaciones; G_{ST} = coeficiente de diversidad genética; D_{ST} = diversidad entre poblaciones; Nm = número de migrantes.

Distancia genética

La distancia genética entre las poblaciones fue baja, siendo Coquerita y La Isla las poblaciones más cercanas; mientras que La Isla y Guayabal presentaron mayor distancia génica (tabla 6).

En el dendrograma UPGMA elaborado a partir de los valores de distancia genética (6) para las cinco poblaciones de Coveñas se puede apreciar claramente que las poblaciones más cercanas son Coquerita y La Isla, a la

que se ha unido San José; la población más alejada fue Guayabal (figura 1).

El dendrograma UPGMA elaborado a partir de los valores de distancia genética de Nei (6) para poblaciones de *Felis catus* de Colombia revela la conformación de dos grupos: en un primer clúster se agrupan las poblaciones del interior (Leticia, Popayán, Pasto, Bogotá, Bucaramanga, Ibagué, Duitama y Cali), mientras las poblaciones costeñas (Montería, Coveñas, San Antero, Tolú, Lorica, Santa Marta y Riohacha) se unen en un segundo clúster (figura 2).

Tabla 6. Matriz de distancia genética (Nei, 1972) entre subpoblaciones de Coveñas

	1	2	3	4	5
1	-----				
2	0,032	-----			
3	0,034	0,051	-----		
4	0,038	0,071	0,059	-----	
5	0,076	0,105	0,054	0,080	-----

1 = Coquerita; 2 = La Isla; 3 = San José; 4 = El Porvenir; 5 = Guayabal.

Figura 1. Dendrograma construido con el método UPGMA basado en la distancia genética de Nei (1972) de poblaciones de *Felis catus* de Coveñas.

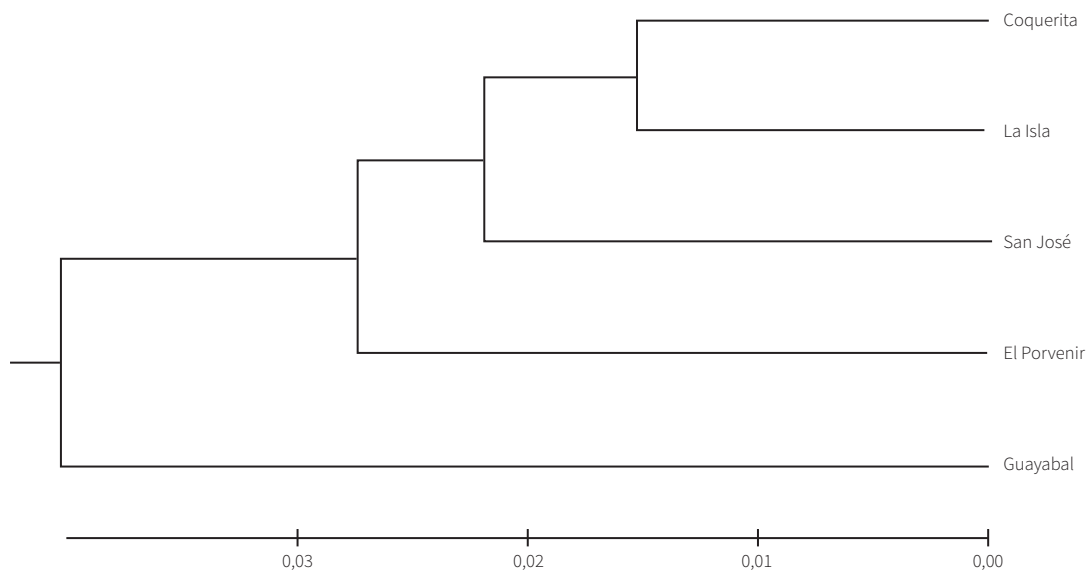
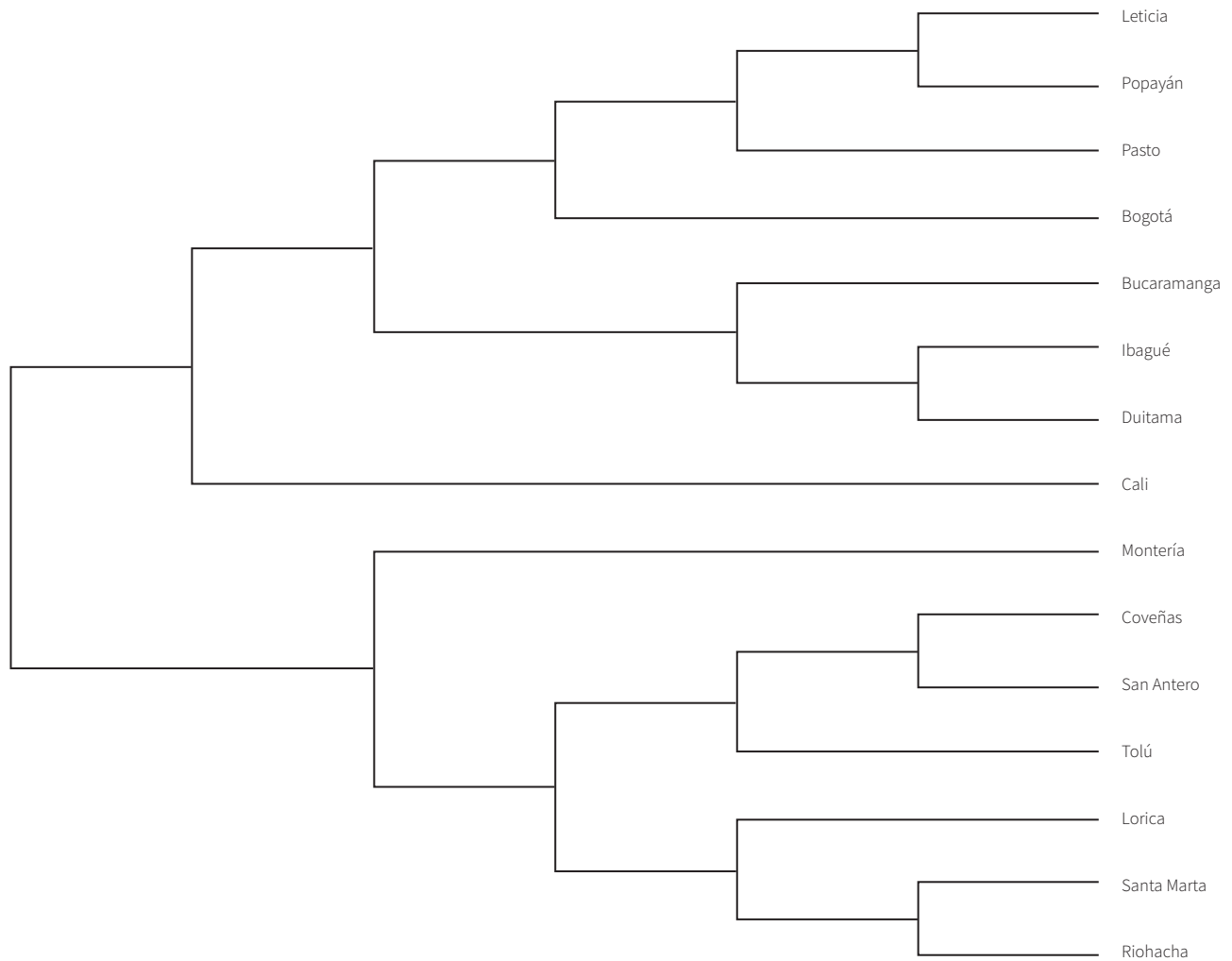


Figura 2. Dendrograma construido con el método UPGMA basado en la distancia genética de Nei (1972) de poblaciones de *Felis catus* de Colombia.



DISCUSIÓN

La elevada frecuencia del alelo *non-agouti* en Coveñas podría estar relacionada con factores ambientales como temperaturas elevadas, que posiblemente estarían favoreciendo no solo la presencia, sino también el aumento de individuos portadores de dicho gen (2,8). A esto se une la posible existencia de sucesos selectivos, asociados a una progresiva melanización del pelaje, lo que

genera alternativas alélicas que posibilitan que las coloraciones más melánicas se vean favorecidas en el medio urbano (9). Entre los sucesos selectivos, cabe destacar las altas densidades poblacionales y la injerencia humana, debido a que estos individuos son más sociables con otros congéneres, lo que aumenta la posibilidad de coexistir y adaptarse a entornos urbanos (10-12). Algunos estudios realizados en ratas (13,14), en visones (15) y en zorros (16,17) revelan una correlación entre genes de la

coloración y ciertos rasgos del comportamiento, de lo cual resultan los individuos más melánicos, menos temerosos, menos agresivos y más resistentes al estrés que producen las zonas urbanas.

El *locus spotting white* (*s*) también presentó altas frecuencias, lo que podría estar relacionado con factores ambientales, ya que este gen se asocia a zonas de altas temperaturas y exposición solar; se postula como un posible claro ejemplo de selección natural *in situ* en nuevos hábitats colonizados, ya que en general estos municipios son muy calurosos debido a las altas temperaturas, que posiblemente estarían favoreciendo no solo la presencia, sino también el aumento de individuos portadores de dicho gen (2,8).

En relación con las frecuencias obtenidas para los alelos *tabby blotched* y *dominant white*, estos concuerdan con los resultados de Ruiz-García y Álvarez (18), quienes afirman que en Latinoamérica las frecuencias de *tabby blotched* resultan ser bajas o muy bajas. Por otro lado, la ausencia del alelo *dominant white* en Coveñas podría deberse, primero, a que las condiciones climáticas no son las adecuadas para que se desarrolle este gen, pues es de esperarse que lo haga en lugares donde las temperaturas son mucho menores a las presentadas en esta zona, donde las temperaturas oscilan entre 28-39 °C (19); y, segundo, puede atribuirse a la particular condición que caracteriza a este gen, ya que propicia efectos pleiotrópicos sobre la audición y la visión (20), hechos que ponen en desventaja y provocan la reducción sustancial de los individuos que portan este gen.

La presencia de la mayoría de los marcadores estudiados en la población de gatos domésticos de Coveñas demuestra la gran variedad de genes disponibles en la zona. Esta situación posiblemente se puede atribuir a la ubicación geográfica estratégica de dicha población, pues desde hace mucho tiempo es paso obligado de transeúntes, lo que favorece el movimiento de migrantes y, en consecuencia, facilita un considerable flujo génico.

La desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg para los alelos *O* (*orange*) y *S* (*spotting white*) puede deberse a

diversas causas; como los resultados arrojan un exceso de heterocigotos y déficit de homocigotos, podría atribuirse en este caso a algunos factores evolutivos como la selección artificial, ya que los humanos tienen predilección por cierto tipo de carácter en los gatos, lo que ha favorecido algunas características fenotípicas más que a otras. Otro aspecto que podría afectar esta desviación es la cercanía geográfica entre las subpoblaciones estudiadas, lo que ocasiona un aumento sustancial del flujo génico que hay entre estas, dado que la existencia de un alto intercambio de genes previene eventos de endogamia en las poblaciones (21); esto provoca, por lo tanto, un aumento de genotipos heterocigotos en la población.

La diversidad genética total (H_T) encontrada en Coveñas fue moderada. La mayor parte de la diversidad genética se encuentra dentro de las poblaciones (H_s) y poca entre las poblaciones (D_{ST}), lo cual indica que las poblaciones locales comparten una gran proporción de la diversidad total. El flujo de genes Nm resultó alto; en general, se considera que los valores de Nm cercanos o mayores de 4 son considerados suficientes para mantener una relativa homogeneidad del *pool* de genes (22). Estos resultados indican que en apariencia no hay diferenciación entre las poblaciones muestreadas. La falta de diferenciación genética entre poblaciones es considerada, por lo general, como el resultado de un suficiente flujo de genes, típicamente dado por migraciones, lo cual ocurre en todas las poblaciones para contrarrestar los efectos de la selección o la deriva genética, pues según Lowe (23), cuando Nm es mayor a 1 se espera que las poblaciones conserven conectividad genética, ya que el flujo genético sobrepasa los efectos de la deriva e impide la diferenciación local.

El elevado grado de flujo génico permite inferir que las poblaciones se encuentran muy relacionadas genéticamente y se comportan como una metapoblación, situación a la cual se atribuye la aproximación de todas las poblaciones desde el punto de vista estructural (2).

En el dendrograma UPGMA elaborado a partir de los valores de distancia genética de Nei (6) para las cinco poblaciones de Coveñas se aprecia que la cercanía gené-

tica obedece antes a la cercanía geográfica y a la antigüedad de los barrios, que es donde se supone que llegaron los primeros gatos al municipio (24).

En el dendrograma UPGMA elaborado a partir de los valores de distancia genética de Nei (6) para las ciudades de Colombia, se encontró que las ciudades del interior, como Leticia, Popayán, Pasto, Bogotá, Bucaramanga, Ibagué, Duitama y Cali, se reunieron en un clúster, y en otro clúster se agruparon: Coveñas, Tolú, Cartagena, San Antero, Montería, Santa Marta y Riohacha. Esta elevada homogeneidad genética hallada en estas ciudades puede estar relacionada con el vertiginoso desplazamiento de los conquistadores españoles por el río Magdalena, los cuales establecieron muchas ciudades y villas en poco tiempo (2,24). Además, este gran parecido genético entre las poblaciones puede corresponder a un evento fundador común, las cuales se originaron a partir de las poblaciones españolas (2), al ser una especie ausente en América hasta la inmigración de los europeos; su entrada debió estar asociada a las rutas colonizadoras de diferentes naciones europeas en el Nuevo Mundo (25). Sumado a esto, cabe resaltar la similitud en las condiciones ambientales del Caribe, como temperatura y humedad relativa, entre otras.

CONCLUSIONES

Mediante este estudio se identificó la variabilidad genética de las poblaciones de gatos (*Felis catus*) en Coveñas, Sucre. Se encontró que el gen *non-agouti* fue el de mayor frecuencia, mientras los marcadores *tabby blotched* y *dominant white* exhibieron los valores menores. La mayor parte de la diversidad genética se encontró dentro de las poblaciones (H_s) y poca entre las poblaciones (D_{ST}); además se observó un exceso de heterocigotos a nivel poblacional y ausencia de equilibrio Hardy-Weinberg.

REFERENCIAS

1. Driscoll CA, Menotti M, Roca AL, Hupe K, Johnson WE, Geffen E, et al. The Near Eastern origin of cat domestication. *Science*. 2007;317(5837):519-23. <https://doi.org/10.1126/science.1139518>
2. Ruiz-García M, Álvarez D, Shostell JM. Population genetic analysis of cat populations from Mexico, Colombia, Bolivia, and the Dominican Republic: identification of different gene pools in Latin America. *J Genet*. 2005;84(2):147-71. <https://doi.org/10.1007/BF02715841>
3. Todd NB. Cats and commerce. *Scien Amer*. 1977;237(5):100-7. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican1177-100>
4. Committee on Standardized Genetic Nomenclature for Cats. Standardized genetic nomenclature for the domestic cat. *J Hered*. 1968;59(1):39-40.
5. Yeh, FC, Yang RC, Boyle TB, Ye J, Mao Z H, Judy X. POPGENE, the user-friendly shareware for population genetic analysis. Canadá: University of Alberta, Molecular Biology and Biotechnology Centre; 1997.
6. Nei M. Genetic distance between populations. *Amer Natur*. 1972;106(949):283-92. <https://doi.org/10.1086/282771>
7. Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S. MEGA 5: Molecular evolutionary genetics asingmáximum likelihood, evolutionary distance, and máximum parsimony methods. *Mol Biol Evol*. 2011;28(10):2731-9. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr121>
8. Kaelin CB, Xu X, Hong LZ, David VA, McGowan KA, Schmidt-Küntzel A, et al. Specifying and sustaining pigmentation patterns in domestic and wild cats. *Science*. 2012; 337(6101):1536-41. <https://doi.org/10.1126/science.1220893>
9. Ruiz-García M, Álvarez D. Posible origen europeo de seis poblaciones latinoamericanas de gatos y no existencia de paralelismo con el modelo colonizador británico al utilizar genes del pelaje y microsatélites. *Acta Zool Mex*. 2003;(89):261-86.
10. Grahn RA, Lemesch BM, Millon LV, Matisse T, Rogers QR, Morris JG, et al. Localizing the X-linked orange colour phenotype using feline resource families. *Anim Genet*. 2005;36(1):67-70. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2005.01239.x>
11. Eizirik E, David VA, Buckley V, Roolke ME, Schäffer AA, Hannah SS, et al. Defining and mapping mam-

- malian coat pattern genes: multiple genomic regions implicated in domestic cat stripes and spots. *Genetics*. 2010;184(1):267-75. <https://doi.org/10.1534/genetics.109.109629>
12. Rosenfeld CS. Animal models to study environmental epigenetics. *Biol Reprod*. 2010;82(3):473-88. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.109.080952>
 13. Keeler C. The association of the black (non-agouti) gene with behaviour in Norway rat. *J Hered*. 1942; 33(11):371-84. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a105097>
 14. Keeler C. Modification of brain and endocrine glands, as an explanation of altered behaviour trends, in coat-character mutant strains of the Norway rat. *J Tennessee Acad Sci*. 1947;12:202-9.
 15. Keeler C, Moore L. Psychosomatic synthesis of behaviour trends in the taming of mink. *Bulletin of the Georgia Academy of Science*. 1961;19:66-74.
 16. Keeler C, Ridgway S, Lipscomb L, Fromm E. The genetics of adrenal size and tameness in colour phase foxes. *J Hered*. 1968;59(1):82-94. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a107655>
 17. Borodin PM. Phenotype and gene frequencies in red fox populations of Russian America in 1803-1832. *J Hered*. 1981;72(5):343-346. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a109519>
 18. Ruiz-García M, Álvarez D. Biogeographical population genetics perspective of the colonization of cats in Latin America and temporal genetic changes in Brazilian cat populations. *Genet Mol Biol*. 2008;31(3):772-82. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572008000400026>
 19. Pardo E, Morales J, Cavadía T. Estudio de la diversidad genética de la población de gato doméstico (*Felis catus*) en Montería, Colombia. *Bistua*. 2014;12(2):35-47.
 20. Geigy C, Heid S, Steffen F, Danielson K, Jaggy A, Gaillard C. Does a pleiotropic gene explain deafness and blue irises in white cats? *Vet J*. 2007;173(3):548-53. <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2006.07.021>
 21. Cortés O. Análisis de la variabilidad genética en la raza bovina de lidia utilizando información molecular [tesis doctoral]. Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Veterinaria, Departamento de Producción Animal; 2008.
 22. Slatkin M. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*. 1987;236(4803):787-92. <https://doi.org/10.1126/science.3576198>
 23. Lowe A, Harris S, Ashton P. *Ecological genetics. Design, analysis, and application*. UK: Blakwell Publishing; 2004.
 24. Peña-Cruz A, Sandoval S, Patino A, Rodríguez A, Orjuela J, Ortega A, et al. Genetic analysis of the cat population of North and South of Cali, Colombia. *Acta Biol Colomb*. 2015;20(1):109-16. <https://doi.org/10.15446/abc.v20n1.41610>
 25. Ruiz-García M, Álvarez D. Análisis filogenético de 21 poblaciones latinoamericanas de gatos mediante 10 loci morfológicos utilizando métodos de matrices de distancias genéticas y de máxima parsimonia. *Bol R Soc Esp Hist Nat (Sec Biol)*. 1990;95(3-4):139-164.