

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/303484465>

El origen del perro americano visto a través de la biología molecular. A molecular view on the origin of American dogs.

Article · May 2003

CITATIONS

15

READS

1,392

3 authors:



Raúl Valadez

Universidad Nacional Autónoma de México

180 PUBLICATIONS 769 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Jennifer A Leonard

Spanish National Research Council

271 PUBLICATIONS 4,902 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Carles Vilà

Spanish National Research Council

430 PUBLICATIONS 7,661 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Búsqueda de información [View project](#)



Domestication genes [View project](#)

El origen del perro americano visto a través de la biología molecular

A molecular view on the origin of American dogs

Raúl Valadez,* Jennifer Leonard,** Carles Vilá***

RESUMEN

El reciente desarrollo de nuevas técnicas de biología molecular ha permitido una nueva visión del proceso de domesticación del perro, complementaria a la visión proporcionada por estudios arqueológicos. Los estudios de genética molecular han llevado a sugerir que la domesticación del perro puede haber tenido lugar mucho antes de lo que se ha considerado. Del mismo modo, el estudio molecular de restos de perros americanos de antes de la llegada de los europeos ha indicado que tienen el mismo origen que los perros de Eurasia, pero que han estado evolucionando aislados durante muchos miles de años. Estas conclusiones pueden afectar profundamente nuestro conocimiento sobre el modo de vida de las sociedades humanas primitivas y las relaciones entre el hombre y el perro.

Palabras clave: Perros americanos, el origen del perro, domesticación, colonización de América, genética molecular.

ABSTRACT

Recent development of molecular biology has directed new techniques to a new view regarding the dogs' domestication process. This technique is complementary to the view granted by archaeological studies. Molecular genetic studies have led to suggesting that domestication of the dog may have taken place for a longer time ago than the one already considered. At the same time, the molecular study of American dog remaining, before the arrival of European ones, has indicated that they have the same origin than Eurasian dogs, but have evolved isolated for thousands of years. These conclusions can seriously affect our knowledge about the way of life of primitive human society, and the man-dog relationship.

Key words: American dogs, dogs' origin, domestication, American colonization, molecular genetics.

INTRODUCCIÓN

Desde que la biología molecular se empleó por primera vez para determinar relaciones filogenéticas y tiempos evolutivos, hemos visto una fuerte confrontación entre esta ciencia y otras disciplinas como la paleontología, la sistemática o la antropología. Recordemos que hace cerca de 30 años el investigador Vincent Sarich y sus colaboradores escandalizaron a la comunidad científica al señalar que la comparación entre las secuencias de aminoácidos en albúminas de antropoides y humanos indicaban que los homínidos se habían separado de chimpancés y gorilas hace no más de seis millones de años, conclusión que choca-

ba de frente con los datos paleontológicos y con el famoso fósil *Ramapithecus*, al que se consideraba nuestro más lejano ancestro, con unos 12 millones a 14 millones de años de antigüedad. Aunque las pruebas derivadas de los estudios en el laboratorio fueron ganando terreno poco a poco, fue hasta 1994 cuando los detractores de la biología molecular se convencieron de la validez de estas estimaciones y nada menos que en manos de su colega, el paleontólogo Yves Coppens, quien demostró, vía reconstrucciones paleoecológicas, que el origen de nuestro grupo estaba íntimamente ligado a la desaparición de ambientes boscosos en el este de África y que este cambio ambiental se había

iniciado hacía unos cinco millones o seis millones de años.

Éste y otros casos similares han enseñado a los científicos que el estudio de proteínas y ADN como medio para determinar procesos evolutivos, es algo que debe tomarse muy en serio y que en realidad es una herramienta enormemente importante. Por ello era cuestión de tiempo para que esta herramienta fuese utilizada para conocer, primero, la evolución de los cánidos¹ y, posteriormente, el origen del perro, *Canis familiaris*.² Los resultados obtenidos ciertamente han sido sorprendentes y sugieren que el mejor amigo del hombre es mucho más antiguo de lo que veníamos imaginando.

De modo adicional, el origen de los perros que habitaron el continente americano antes de la llegada de los europeos representa una cuestión de gran interés. ¿Cuál es su origen? ¿Derivan de lobos americanos o de lobos domésticos o perros que llegaron desde Asia con los primeros pobladores del continente? ¿Tie-

* Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM.

** Genetics Program, Department of Systematic Biology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, 3001 Connecticut Ave. NW, Washington DC 20008-0551, USA.

*** Department of Evolutionary Biology, Uppsala University, Norbyvägen 18D, S-75236 Uppsala, Sweden.
Sobreteiros: Raúl Valadez. Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM. Circuito Exterior, C.U., Del. Coyoacán, C.P. 04510, México, D.F.

nen todos el mismo origen o hay varios orígenes? ¿Son diferentes de los perros que habitaron en el resto del mundo? ¿Qué tan prolongado fue el aislamiento que vivieron?

Técnicas de biología molecular desarrolladas durante los últimos años nos pueden permitir comprender mejor el origen y evolución de la especie doméstica que ha vivido por más tiempo asociada al hombre, el perro. Este conocimiento nos permitirá también comprender mejor parte de nuestra historia.

OBJETIVO

En primer lugar presentaremos los resultados obtenidos del estudio del ADN extraído de muestras arqueozoológicas de perros americanos provenientes de Alaska, México, Perú y Bolivia³ y ubicaremos esta información dentro de nuestro conocimiento previo sobre el origen del perro.² Posteriormente se ilustrará al lector sobre lo que los resultados implican respecto del modo de vida de los primeros perros en las sociedades humanas primitivas.

ANTECEDENTES

El ADN mitocondrial

En la actualidad es norma habitual que los estudios de ADN se realicen con el que se encuentra en el interior de las mitocondrias. Esta molécula de ADN resulta más fácil de estudiar que las de los cromosomas, ya que no se ve involucrada en el intercambio que se da en el núcleo durante el entrecruzamiento cromosómico propio de la meiosis (recombinación) y a que existen miles de copias dentro de cada célula, lo que facilita su amplificación incluso en muestras altamente degradadas. Otro aspecto importante es que su tasa de mutación es más alta, lo que facilita que se acumulen cambios en la secuencia en un tiempo relativamente breve, lo que permite el estudio de procesos que tuvieron lugar apenas hace unas decenas de miles de años (muy recientemente desde el punto de vista evolutivo). De esta forma, al analizar las secuencias y definir las diferencias entre una cadena y otra, ob-

servamos la acción de mutaciones puntuales (sustitución, inserción o pérdida de un nucleótido) sobre el ácido nucleico, las cuales se dan de manera espontánea, pero a un ritmo constante.* Un aspecto importante y que nos concierne es que las mitocondrias y su ADN provienen de la línea materna, pues su origen se encuentra en el óvulo de la hembra (el espermatozoide sólo contribuye al acervo de cromosomas), circunstancia que debe tomarse en cuenta en el momento de considerar fenómenos como la hibridación. Por ejemplo, si cruzamos a un lobo macho con una perra y extraemos el ADN mitocondrial del hijo, con seguridad lo veremos "tipo perro", por tanto no sabremos, por esta vía, que los progenitores pertenecían a diferentes especies.

El origen del perro

Desde hace unos diez años se sabe que el lobo gris (*Canis lupus*) es la especie más cercana, genéticamente hablando, al perro^{1,4} y que la diferencia entre ambas especies es de apenas 0.2%. Esto hace pensar, como se había estado sugiriendo con anterioridad con base en estudios morfológicos y de comportamiento, que el lobo puede ser el ancestro silvestre del perro doméstico. En 1997 se publicó un estudio que incluyó muestras de 162 lobos y 140 perros pertenecientes a 67 razas² que confirmó el origen del perro a partir del lobo. Este estudio también proporcionó la primera base genética al conocimiento sobre la domesticación del perro. La investigación llevó la siguiente ruta:

1. Se estudiaron fragmentos de 261 pares de bases de la región control del ADN mitocondrial (la región con la tasa de mutación más alta y que por tanto acumula información más rápidamente).
2. Para fines comparativos se utilizaron también muestras de cinco coyotes

(*Canis latrans*) y doce chacales (*Canis aureus*, *C. mesomelas* y *C. simensis*).

3. Para los lobos se identificaron 27 haplotipos[†] que diferían en un promedio de 5.31 ± 0.11 sustituciones (2.1%), observándose una divergencia máxima de diez sustituciones (3.95%).
4. En perros se identificaron 26 haplotipos, de los cuales sólo uno era compartido con lobos. La variación fue de 5.30 ± 0.17 sustituciones (2.06%) con una divergencia máxima de 12 sustituciones (4.67%).
5. Ninguna secuencia de perro difería de las de lobo en más de 12 sustituciones, mientras que la diferencia con coyotes y chacales era de, al menos, 20 sustituciones y dos inserciones, lo cual claramente ubicó a los lobos como ancestros de los perros.
6. Si se tiene en cuenta que los perros se derivaron de los lobos en tiempos relativamente recientes y estos últimos han evolucionado como una especie diferenciada por lo menos durante un millón de años, resultaba sorprendente que la diversidad genética en ambos fuese tan similar (5.3% para cada uno). Con el objeto de intentar explicar en el perro el origen de esta diversidad relativa tan alta, se construyó un árbol filogenético para los dos cánidos en los que se pueden observar las relaciones de similitud entre las secuencias de ADN y el modo en que han evolucionado (Figura 1). El resultado muestra que los haplotipos de *C. familiaris* se acomodan en cuatro grupos distintos (I-IV), lo que sugiere que las líneas maternas de los perros actuales tienen cuatro orígenes diferentes. Esto puede implicar que fueron domesticados cuatro veces o que se domesticaron una vez y en varias ocasiones más se capturaron lobas que se introdujeron en la población de perros, dando lugar a la aparición de nue-

* La tasa de mutación es diferente para diferentes regiones del ADN y para diversos grupos de organismos, pero es relativamente estable para un mismo gen entre grupos de especies muy emparentadas.

† Secuencia de ADN que se transfiere como una unidad, sin recombinación. En este caso, cada una de las secuencias de ADN mitocondrial es un haplotipo, ya que no existe recombinación en esta molécula.

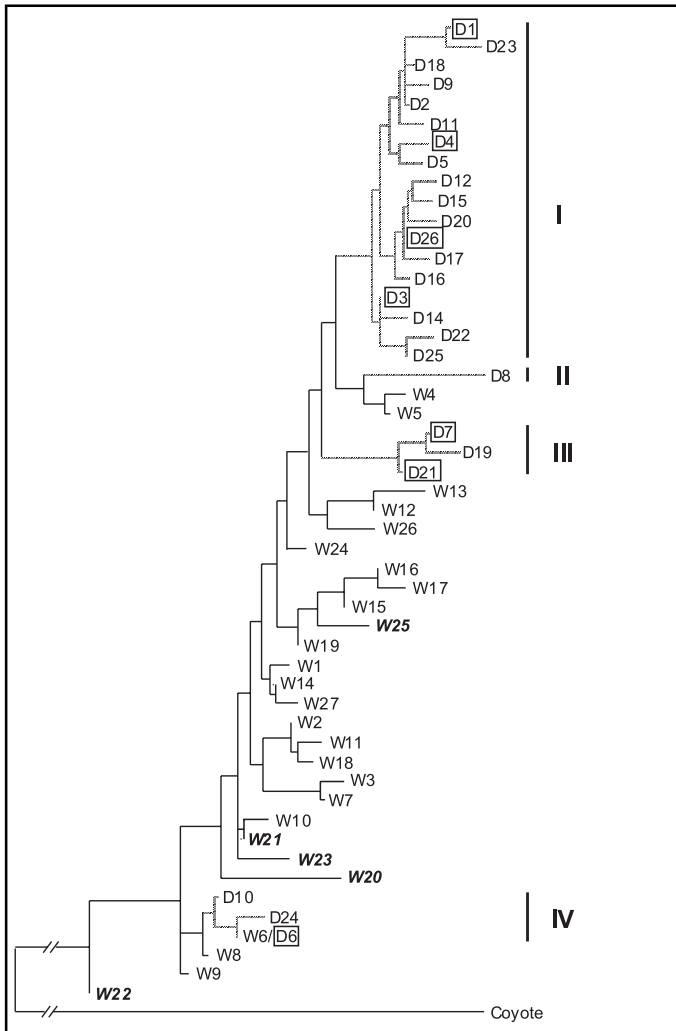


Figura 1. Árbol filogenético derivado de secuencias de ADN mitocondrial (de 261 pares de bases de longitud) obtenidas a partir de 162 lobos y 140 perros.² Las letras indican a qué especie pertenece cada haplotipo (W = lobo, D = perro). Los haplotipos de perros se agrupan en cuatro grupos (I-IV). Los rectángulos indican los haplotipos observados en 19 Xoloitzcuintles.⁸ Los haplotipos de lobos marcados en negrita e itálica corresponden a lobos americanos (W25 = lobo mexicano). En este estudio no se incluyeron muestras de perros chihuahuenses. Para conocer datos completos de razas de lobos y perros incluidos ver las referencias 2 y 8.

vas líneas de ADN mitocondrial. En general los haplotipos de lobos y de perros aparecen bien separados con excepción del grupo IV.

7. El grupo I contiene 19 de los 26 haplotipos de perros, entre ellos algunos pertenecientes a perros muy primitivos como el Dingo, el perro cantor de Nueva Guinea, el Basenji africano y el Galgo. El grupo II incluye sólo el Elkhound y el Jämthund, razas originarias del norte de Europa, y puede representar un origen independiente de los perros de esta zona a partir de lobos europeos. En el III se encuentran haplotipos de formas tan distantes como el Xoloitzcuintle, el Husky siberiano y el Pastor Alemán. Por último, el IV incluye perros y lobos con haplotipos idénticos para los 261 pa-

res de bases estudiados y podrían representar un grupo de linajes de perros originados recientemente a partir de la hibridación con lobos.

8. Al tomar en cuenta el grado de divergencia del ADN entre lobos y coyotes, y considerar que el registro fósil sugiere que las dos especies se separaron hace por lo menos un millón de años, se puede calcular la tasa con que aparecen las mutaciones en el fragmento de ADN estudiado (poco más de 1,000 pares de bases para este análisis). Al aplicar esta tasa de mutación a la divergencia observada entre las secuencias de perros del grupo I se concluye que este conjunto (el más diverso y presumiblemente también el más antiguo) se originó hace unos 135,000 años.

9. Estimaciones hechas mediante secuencias tan cortas implican amplios intervalos de confianza y pueden ser bastante imprecisas. Sin embargo, las grandes diferencias observadas entre las secuencias de ADN de perros sugieren que la domesticación tiene que haber tenido lugar hace mucho tiempo, más que los 14,000 años que se ha venido sugiriendo con base en los restos arqueozoológicos.⁵⁻⁷ La falta de fósiles de perros más antiguos sugiere que durante mucho tiempo tras la domesticación, las diferencias morfológicas entre los ejemplares silvestres y los domésticos fueron escasas o nulas y por lo mismo su identificación, a partir de la evidencia paleontológica, resulta muy difícil.

10. No se observó relación alguna entre diversidad de los haplotipos y razas.
11. En el estudio se incluyeron algunas razas americanas, por ejemplo el perro esquimal, el Husky de Alaska y el Xoloitzcuintle, sin embargo, los resultados no mostraron diferencia alguna entre estos canes y los de Eurasia. Con el objetivo de intentar caracterizar mejor a los perros americanos, en un estudio posterior se analizó la variabilidad genética de 19 Xoloitzcuintles,⁸ sin embargo, este muestreo más extenso sólo sirvió para confirmar su similitud, a nivel genético, entre ellos y el resto de perros de Eurasia (*Figura 1*).*

El perro americano

La separación de los haplotipos de perros en varios grupos (*Figura 1*) permitía manejar la idea de diversos procesos de domesticación (hasta cuatro o más), situación que dejaba abierta la posibilidad de un origen independiente, por ejemplo, de las razas americanas. Algunos datos

* Como puede verse en la *figura 1*, la muestra de perros pelones manifiesta una diversidad genética extrema, presentando haplotipos en tres de los cuatro grupos de perros. Además, muestra gran similitud con perros del resto de Eurasia y son muy diferentes de los lobos americanos.

derivados de estudios realizados recientemente por otros investigadores han sugerido parentesco entre perros de indios norteamericanos y lobos del norte del continente,⁹ lo cual indicaría un origen doble para los perros. Desde el punto de vista paleontológico tampoco es descartable esta opción debido a que los registros fósiles más antiguos de Asia y América, asignables con toda certeza a perros, tienen sólo un par de miles de años de diferencia (9-10 mil años en América, 12 mil a 15 mil en Europa central, Israel e Irak),^{5-7,10,11} por lo que un origen independiente y simultáneo podría parecer lógico.

Por otro lado, los resultados preliminares presentados más arriba^{2,8} sugerían que los perros americanos podían ser prácticamente idénticos a los del resto del mundo. Esta situación tan extraña es perfectamente explicable si consideramos que estos estudios se habían realizado utilizando

ADN de perros modernos. Las continuas cruizas que se han dado entre Xoloitzcuintles (u otras razas nativas) y ejemplares de razas europeas, los hace inadecuados para resolver problemas relacionados con el origen del perro americano. Por consiguiente, se decidió que las muestras arqueozoológicas eran las más adecuadas y confiables para buscar información al respecto y ello llevó a un estudio genético con restos de ejemplares antiguos, libres de la influencia europea.³

RESULTADOS E INTERPRETACIÓN

El estudio incluyó el ADN de 37 muestras arqueozoológicas de perros de México, Perú y Bolivia; también se analizaron otras 11 provenientes de perros de Alaska (*Cuadro 1*). Los primeros abarcan antigüedades de, por lo menos, 800 años, mientras que los segundos son más recientes, pero

de una época anterior a la llegada de los europeos a la región.

El trabajo con el ADN mitocondrial incluyó la amplificación con éxito de 425 pares de bases de la región control en trece de las muestras de perros latinoamericanos y en las once de Alaska. Del primer grupo se obtuvieron 12 haplotipos diferentes (dos de las muestras de Bolivia, Jal 332 y Jal 334, resultaron ser idénticas) y para el segundo tantos como número de muestras.

Los haplotipos difirieron en uno a doce pares de bases (0.2 - 3.1% de divergencia). Un fragmento de 257 pares de estas secuencias se comparó con las obtenidas en estudios previos en perros² y en 259 lobos de todo el mundo¹² y de esta comparación se derivó el reconocimiento de 11 haplotipos diferentes entre la muestra latinoamericana, ocho de los cuales serían reportados por primera vez, o sea que

Cuadro 1. Localidad, fuente de origen, edad (años antes del presente), haplotipo basado en un segmento de 257 pares de bases de la región control mitocondrial y raza o tipo de perro (sólo para el caso de México). Los haplotipos D1, D3, D6, D18, D25 y D26, mostrados en negritas y subrayado son idénticos a otros ya anteriormente descritos para perros de Eurasia.²

Perros	Localidad	Fuente	Edad (a. p.)	Haplotipo	Tipo de perro
Precolombinos latinoamericanos	Iwawi, Bolivia	William Isbell	+ 1,000	D27	?
			+ 1,000	D28	?
			+ 1,000	D29	?
			+ 1,000	D28	?
			+ 1,000	D28	?
	Chiribaja, Baja, Perú	1,0 Sonia Guillén	00	D26	?
			1,000	D30	?
			1,000	D31	?
	Teotihuacan, México Texcoco, México Tula, México	Raúl Valadez	1,300	D25	Común mesoamericano Común mesoamericano Tlalchichi Xoloitzcuintle Común mesoamericano
			800	D32	
1,400			D33		
1,400			D6		
De Alaska	Área de Fairbanks, Alaska	F: AM 67156	430 ± 55	D3	
		F: AM 67155A	320 ± 50	D36	
		F: AM 30435	228 ± 33	D37	
		F: AM 30436	349 ± 37	D38	
		F: AM 67154A	222 ± 39	D3	
		F: AM 70932	307 ± 40	D18	
		F: AM 67155	265 ± 43	D40	
		F: AM 68010	220 ± 43	D1	
		F: AM 97133	278 ± 40	D41	
		F: AM 30482	401 ± 40	D42	
		F: AM 70963C	442 ± 35	D37	

a. p.: años antes del presente.

(F: AM) : muestras del American Museum of Natural History, New York.

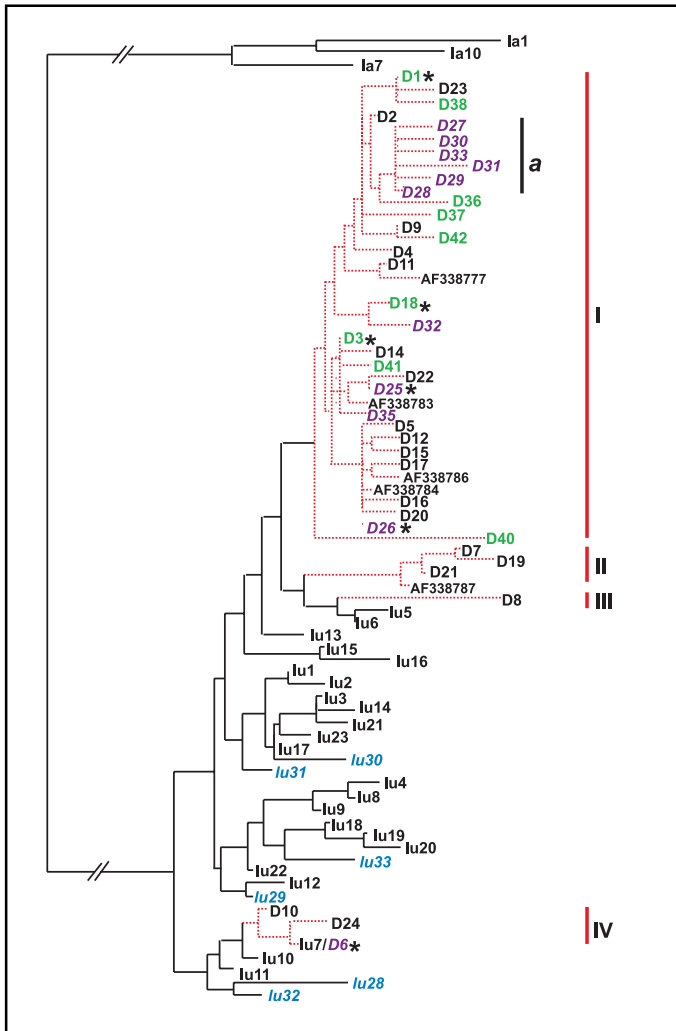


Figura 2. Árbol filogenético basado en secuencias de 257 pares de bases obtenidas del ADN mitocondrial de perros (D o con el código de identificación de la secuencia en la base de datos pública GenBank) y lobos (lu). Los cuatro grupos identificados en la figura 1 aparecen indicados (I-IV). El grupo "a" reúne a un grupo de secuencias de perros que sólo se han observado en restos prehispánicos.

se trata de secuencias únicas (*Cuadro 1*), diferentes incluso a las observadas en razas americanas estudiadas anteriormente.² De la muestra de perros de Alaska se obtuvieron nueve haplotipos, seis de ellos también exclusivos.

El árbol filogenético basado en las secuencias de 257 pares de bases mostró que las secuencias de los antiguos perros americanos se agrupaban en dos de los cuatro conjuntos de perros definidos anteriormente (*Figuras 1 y 2*). Diez de los haplotipos de perros latinoamericanos quedaron dentro del grupo I y una secuencia, un perro pelón mexicano de Tula,¹³ quedó en el grupo IV (*Cuadro 1, Figura*

2). Como se indicó líneas atrás, el grupo I es el conjunto más grande y diverso, donde también están contenidos muchos de los tipos más primitivos y no tiene una relación directa con las secuencias de lobos grises americanos. Tres de los haplotipos de perros del Nuevo Mundo son iguales a otros tantos pertenecientes a ejemplares euroasiáticos y en ningún caso se manifestó una diferencia mayor a cinco pares de bases con respecto a otras secuencias del grupo I. Sin embargo, al comparar la secuencia completa de 425 pares de los ejemplares antiguos con las de unos 350 perros modernos (depositadas en bases de datos públicas), sólo

una de ellas (haplotipo D6, el Xoloitcuintle de Tula) fue idéntica a la de un perro moderno. Estos datos confirman que perros del Viejo y del Nuevo mundos descienden de poblaciones de *Canis lupus* de Eurasia y que no existe relación directa entre los ejemplares arqueozoológicos y los lobos americanos, pues los haplotipos se muestran claramente diferenciados.

Los ejemplares provenientes de la región de Alaska (*Cuadro 1*) se consideraron importantes por haber vivido en una región donde los lobos fueron parte normal de la fauna hasta hace pocas décadas, condición que dejaba abierta la posibilidad de encontrar evidencia de hibridación. La existencia de suelos que han estado congelados durante miles de años (permafrost) permite que, en general, el ADN de restos óseos se conserve muy bien. La antigüedad de estos restos se calculó utilizando ¹⁴C y en general se les ubicó entre los años 1450 y 1675 de nuestra era. Estas fechas implican que las muestras son adecuadas para nuestros propósitos, ya que el hombre europeo no llegó a ese territorio sino hasta 1741, cuando Alaska fue avistada por primera vez por los exploradores Vitus Bering y Aleksey Chirikov, y por tanto existe la certeza de que se trata de animales nativos. La secuencia de 257 pares de bases llevó a la identificación de nueve haplotipos para 11 muestras, todas ubicables dentro del grupo I. Seis de las secuencias fueron únicas y tres iguales a perros modernos.

Para visualizar mejor la relación entre los perros del grupo I se construyó una red donde cada haplotipo se representa mediante un círculo y éste se conecta a los haplotipos más parecidos mediante líneas que indican cambio en un nucleótido, ya sea por sustitución, inserción o pérdida (*Figura 3*). La red muestra que el haplotipo D28 (encontrado en dos perros de Bolivia) aparece como el ancestro directo de un grupo, el grupo "a", formado exclusivamente por perros nativos americanos (entre ellos el Tlalchichi, D33) que difieren por sólo una o dos sustituciones. Los haplotipos D36 (perro de Alaska) o D2 (un haplotipo común entre los perros del Viejo Mundo) serían el punto de ori-

Clave:

D = perros; en negritas (D) perros actuales, en cursivas (D) muestras arqueozoológicas latinoamericanas, en letra normal (D) muestras de perros de Alaska.
 lu = lobos; en negritas (lu) lobos euroasiáticos, en cursivas (lu) lobos americanos.
 AF+número = código de identificación de secuencias de perros actuales que se encuentran en la base de datos pública (GenBank).
 * = muestras americanas homólogas a otras recientemente reportadas.
 la = coyotes.

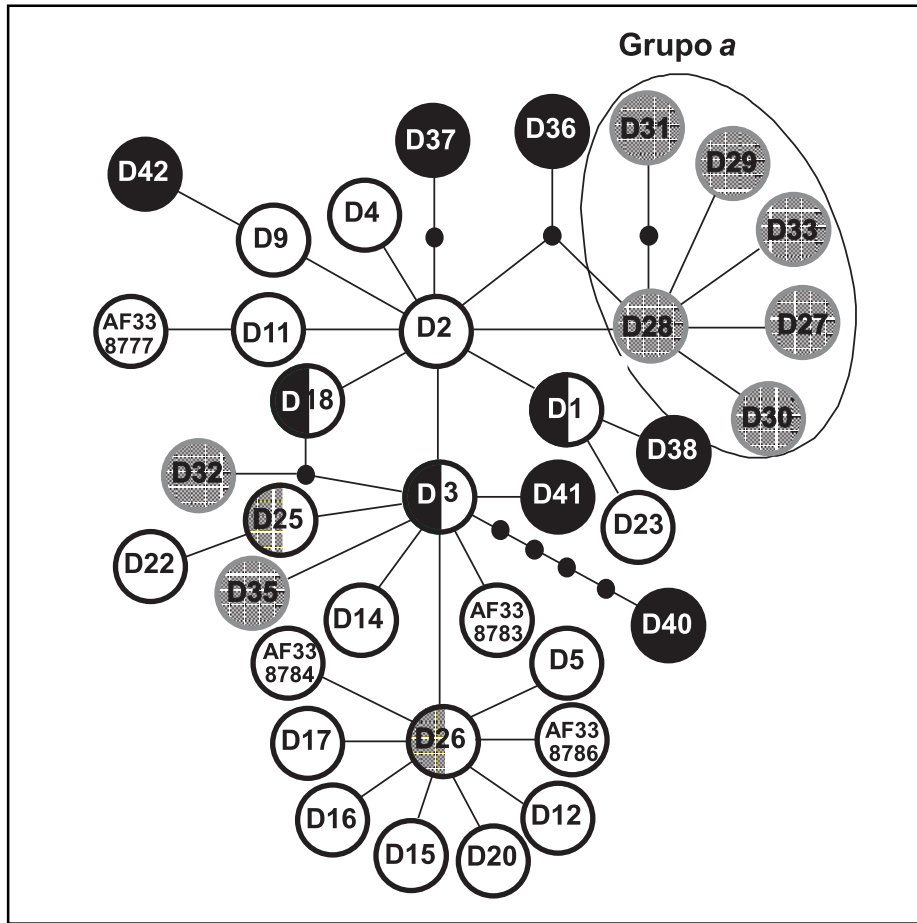


Figura 3. Red de haplotipos de perros correspondientes al grupo I (Figura 2), incluyendo los observados en perros de Alaska anteriores a la llegada de los europeos (círculos negros) y en perros latinoamericanos del periodo prehispánico (círculos grises). Los círculos blancos pertenecen a muestras de perros recientes del mismo grupo. Cada brazo representa cambio en un par de bases (adición, pérdida o sustitución) y cada punto negro representa un haplotipo hipotético.

gen "virtual"* de este grupo endémico (Figuras 2 y 3). Respecto a las restantes secuencias antiguas, éstas se derivaron de los haplotipos comunes (presentes en diversos tipos de perros) D2, D3, D9 y D26 (Figura 3). Dentro de este esquema quedan incluidos todos los perros arqueozoológicos, excepto el Xoloitzcuintle con haplotipo D6 (Cuadro 1, Figura 2), el cual se muestra apartado del resto de perros nativos americanos e integrado al grupo IV. De acuerdo con este análisis fi-

logenético se sugiere que, al menos, cinco líneas de perros (incluyendo el ancestro del grupo "a") invadieron el continente americano cuando los hombres lo ocuparon, pero la existencia de este grupo "a", un conjunto con haplotipos únicos, habla a favor de un largo periodo de aislamiento.¹⁴

En un estudio reciente^{9,15} se analizaron las secuencias de cinco perros arqueozoológicos provenientes de la Columbia Británica (Canadá) y se observó que en cua-

tro de éstas se manifestaba una estrecha similitud con las de lobos americanos, aspecto que permitió formular la hipótesis de un origen independiente para perros del Viejo y Nuevo Mundos. Sin embargo, en nuestro análisis, al utilizar restos óseos mucho más antiguos y distribuidos sobre una región más extensa (Alaska, México, Perú y Bolivia; [Cuadro 1]), no se observó este parentesco y sí una relación con la muestra de perros actuales. Esto lleva necesariamente a la conclusión de que los perros americanos se originaron de poblaciones euroasiáticas de lobos. Una posible explicación de los resultados obtenidos para la Columbia Británica es que en tiempos más recientes algunos grupos humanos de Norteamérica hayan cruzado lobos hembras con perros machos o incluso capturaran algunas lobas y las introdujeran en la población de perros. Disponemos de datos morfológicos e históricos^{10,16-19} que demuestran que ocasionalmente esto también se produjo en algunos lugares de México, sin embargo, la ausencia de similitudes entre los haplotipos de lobos americanos y perros nativos, así como otros estudios genéticos que ubican a la hibridación natural como poco frecuente,^{20,21} nos llevan a ver a estos eventos como algo limitado a ciertas regiones, épocas, a intereses humanos determinados o a condiciones especiales† y no como un evento común y continuo, tal y como llegó a plantearse en otro momento.

Como se indicó, seis de los once haplotipos de los ejemplares latinoamericanos se encuentran concentrados en el grupo "a" y aunque provienen de regiones lejanas, están claramente emparentados y son muy diferentes a los haplotipos obtenidos de cientos de perros euroasiáticos de estudios previos. Esta situación, la ausencia de haplotipos pertenecientes al grupo "a" entre los tipos modernos analizados, sugeriría un extenso reemplazamiento de las razas nativas americanas por

* El término "virtual" se indica porque se trata de una conclusión derivada de las características de estos haplotipos, mas no porque exista alguna relación directa de parentesco, a nivel razas, entre los ejemplares del grupo "a" y aquellos a los que pertenecen los haplotipos D2 o D36.

† En la actualidad es posible reconocer mediante análisis genéticos la hibridación natural entre perros y lobos en zonas donde los primeros son abundantes y los segundos muy escasos, por ejemplo, en Europa.

las europeas, sin embargo, existe también la posibilidad de que animales de estos linajes aún existan, pero sin haber sido nunca objeto de atención por parte de criadores, veterinarios, asociaciones canófilas o centros de investigación.

LO QUE SABEMOS EN ESTE MOMENTO SOBRE EL ORIGEN DEL PERRO

Los resultados de los estudios genéticos sugieren que *Canis familiaris* no se domesticó independientemente en el Nuevo Mundo y que las poblaciones americanas derivan de perros de origen euroasiático que llegaron a América con los primeros pobladores. Aunque existe mucho debate sobre la fecha de llegada del hombre a América, todos los estudios sugieren que ésta tuvo lugar hace más de 13,000 años. Esto implica que por aquellas fechas, al final del paleolítico, cuando la mayor parte de los grupos humanos que existían por todo el mundo eran nómadas y carecían de otras plantas y animales domésticos, los perros ya convivían con el hombre en Europa,^{5,11} Asia^{6,7} y América. Por otro lado, aunque se ha avanzado mucho en nuestro conocimiento respecto a cuándo se inició el proceso que llevó del lobo al perro, así como del desarrollo de dicho proceso (desde un punto de vista genético), en realidad desconocemos que lo hacía tan valioso para las sociedades humanas primitivas y por lo mismo ignoramos la razón por la que el lobo fue domesticado, así como del tipo de interacción que existió o uso que se les dio a los lobos domésticos y a los primeros perros. Este vacío es lo suficientemente evidente como para que existan modelos en los cuales se propone que el proceso se dio sin participación activa por parte del hombre.^{15,22}

Algunos estudios arqueológicos¹¹ sugieren que el móvil principal fue el alimento, pero no parece lógico que el primer animal domesticado para la producción de carne fuese un carnívoro de mediano tamaño en lugar de un herbívoro más grande. La diversidad de usos de los perros modernos ha llevado a muchas teorías sobre las razones para domesticar lobos, pero no existe ningún consenso sobre la explicación más razonable. Sin embargo,

los análisis genéticos nos llevan a pensar que en algún momento surgió alguna razón que hizo que muchas comunidades primitivas estuviesen muy interesadas en poseer perros. La investigación arqueológica parece ser la única que podrá proporcionar una respuesta.

Otra de las implicaciones de los estudios genéticos se relaciona con la gran diversidad de perros que existía cuando el continente americano fue colonizado. Esto, junto con el hecho de que hace 10,000 años *Canis familiaris* ya se encontraba en varios continentes, sugiere que la domesticación del lobo tuvo lugar mucho antes, lo que apoya así la teoría de que esto se dio en tiempos muy antiguos,² mucho antes de lo que muestran los restos fósiles. No obstante, los materiales paleontológicos son muy escasos, y sólo se han encontrado un puñado de ejemplares con más de 12,000 años de antigüedad, condición que se contrapone a los estudios genéticos presentados, los cuales sugieren que en esa época los perros ya existían en varios continentes. ¿Cómo se explica esta asincronía? Los cambios morfológicos asociados con la domesticación son el resultado del sometimiento de los perros a fuerzas selectivas muy diferentes a las que existen en las poblaciones silvestres de *Canis lupus*. Es posible que durante miles de años la relación entre perros primitivos (o lobos domésticos) y hombres fuese muy diferente a la que conocemos hoy en día y que los humanos no ejerciesen mucha presión selectiva. Como resultado de esto, los primeros ejemplares domésticos tendrían una morfología bastante parecida a la de los individuos silvestres y por lo mismo sería muy difícil la identificación y separación de unos y otros entre todos los restos que aparecen en los contextos arqueológicos.

Respecto al lugar de origen del perro, continúa siendo importante el dato que habla de su presencia en Europa, Medio Oriente y América hace más de diez mil años, pues ello lleva directamente a la tesis propuesta por Stanley Olsen hace casi dos décadas,²³ de que fue el noreste de Asia donde la domesticación del lobo se llevó a cabo, sin embargo, es muy difícil

llegar a una conclusión definitiva al respecto. Uno de los caracteres que han llevado a algunos investigadores a pensar que ese es el lugar de la domesticación es el menor tamaño de los lobos del este asiático, condición que comparten con algunos perros primitivos actuales, no obstante, los restos de perros más antiguos que se conocen (unos 15,000 años), descubiertos recientemente,¹¹ contradicen esta hipótesis, ya que esos animales no eran más pequeños que la mayor parte de los lobos de Eurasia.

Estudios recientes de biología molecular realizados casi simultáneamente al aquí mostrado también apoyan la idea de que el perro se originó en el este asiático hace sólo 15,000 años²⁴ partiendo de que reportan una elevada diversidad genética de las poblaciones de *Canis familiaris* en esa parte del mundo; sin embargo, creemos que esta investigación tiene varios problemas fundamentales, ya que no se ajustan a los hechos que conocemos en la actualidad, el principal de ellos, que nuestro estudio con perros antiguos americanos muestra una diversidad genética muchísimo más alta³ y por tanto igual podríamos decir que el perro se originó en América. En realidad lo que esto indica es que en la actualidad sólo existe una pequeña parte de la variabilidad genética que existió en el pasado y que cualquier estudio que pretenda responder el origen del perro ignorando la parte de la diversidad que se ha perdido de las poblaciones actuales, está condenado al fracaso. Por otro lado, la idea de que los lobos podrían haber sido domesticados hace sólo 15,000 años no permite explicar cómo podían existir durante ese tiempo perros morfológicamente diferenciados en Europa central¹¹ ni cómo es posible que prácticamente, al mismo tiempo, los perros ya se encontrasen distribuidos a través de tres continentes. Esto lleva necesariamente a la consideración de que el primer ejemplar doméstico, el primer cánido cuyo ciclo de vida estaba ligado al hombre apareció muchos miles de años antes.

Por último, vale mencionar que no existen patrones claros en la distribución de los haplotipos en lobos actuales,¹² lo cual dificulta mucho el uso de la información

genética para precisar el lugar en donde aparecieron los primeros perros. Sin embargo, lo que sí que podemos decir es que todas las razas modernas derivan de varios linajes de *Canis lupus* del Viejo Mundo.

EL PERRO EN EL CONTINENTE AMERICANO

La llegada del perro a América

Como recordarán, en páginas anteriores se señaló que los perros americanos analizados se ubican bien dentro de los grupos de perros actuales (grupos I-IV) y que se detectó una importante diversidad de haplotipos, circunstancia que apoya la idea de que al continente americano llegaron perros, genéticamente hablando.

Otro aspecto muy importante relacionado con la diversidad de haplotipos identificados en la muestra americana es que esto sugiere que el paso de un continente a otro no lo realizó un pequeño grupo de perros en una sola ocasión, sino que fue un proceso continuo, y que un producto de ello fue que llegaron a este continente descendientes de varios de los linajes primitivos. Por otro lado, no olvidemos la existencia del grupo “a”, el cual se manifiesta como exclusivamente americano y que consideramos se derivó de un largo proceso de aislamiento. ¿Cómo conciliar esto? Una posible respuesta es que los humanos hayan llegado al Nuevo Mundo en múltiples flujos migratorios (varios de ellos llevando perros) hace más de 12,000 años y después, con la subida del nivel del océano Pacífico y el corte de la comunicación entre Asia y América, se produjo un aislamiento que llevó a la aparición de linajes de perros típicamente americanos.

En la *figura 3* podemos ver que los haplotipos de perros de Alaska se distribuyen dentro de un amplio espectro a partir del hipotético ancestro, mientras que los de Sudamérica se concentran en sólo dos líneas o tendencias; esto coincide con la idea de migraciones que fueron avanzando desde el estrecho de Bering hacia el Sur, pero aparentemente algunas de ellas no tuvieron oportunidad de expandirse por todo el continente. La distancia que

hubo que recorrer desde Alaska hasta Bolivia habla a favor de que los perros sudamericanos serían el producto de migraciones muy antiguas y tanto la distancia como el tiempo favorecerían un largo proceso de aislamiento, condición que, como indicamos, explica la existencia del grupo “a”.

El perro mexicano

Es interesante la imagen que proporcionan los perros mexicanos. Las tres muestras provenientes de Tula (D6, D33 y D35) pertenecen a ejemplares que formaban parte de las migraciones chichimecas procedentes de Occidente, realizadas entre los siglos VII y VIII de nuestra era¹³ y no obstante los haplotipos no sólo fueron diferentes sino que quedaron bastante dispersos: el Tlalchichi (D33) quedó en el grupo “a”, un ejemplar común (D35) quedó dentro del grupo I, aunque en otro sector, y el Xoloitzcuintle (D6) en el grupo IV. Por otro lado, las tres muestras de perros comunes (D25, D32 y D35) aparentemente tienen un mismo ancestro a pesar de provenir de diferentes regiones y épocas.

Es opinión de los autores que esto es producto de los flujos migratorios indicados, lo cual significa que las poblaciones de perros que existieron en esta parte de América hasta el siglo XVI, eran descendientes de varias oleadas de canes y hombres ocurridas en tiempos muy antiguos. La circunstancia de que perros comunes, el Xoloitzcuintle y el Tlalchichi se ubiquen en diferentes “líneas” no significa que los tres tipos hayan llegado a México como razas distintas, más bien implica que las mutaciones que derivaron en la displasia ectodérmica (Xoloitzcuintles) y en la acondroplasia (Tlalchichi) ocurrieron aquí, en este territorio, pero no en cualquier perro sino en ejemplares tipo “perro común” predispuestos y pertenecientes a diferentes linajes. La inclusión del haplotipo del Tlalchichi (D33) en el grupo “a” (donde están casi todos los ejemplares de Bolivia y Perú) tampoco implica que los perros de patas cortas sean de origen sudamericano, sino que todos ellos comparten un ancestro común, uno muy antiguo, cuyos descendientes habitaron desde México

hasta Bolivia y que la mutación que determina la reducción de la longitud de los miembros se originó dentro de este grupo, el cual estuvo en evolución en América durante miles de años. Los estudios genéticos en razas de perros modernas^{2,8} muestran que en la actualidad los haplotipos de las distintas razas se encuentran muy mezclados y que éstos no bastan para diferenciarlas debido a que los animales se han estado cruzando libremente durante cientos o miles de años antes del origen de las razas actuales.

Como se indicó, la mayoría de los haplotipos obtenidos de las muestras arqueozoológicas son únicos, y por tanto no comparables a los de los perros actuales estudiados hasta hoy. Para gran parte de los canófilos o interesados en el tema esto es una prueba de que en América ya no existen estas formas nativas pues, según ellos, se fueron extinguiendo a partir del siglo XVI conforme las razas europeas fueron llegando y en este momento todo ejemplar que habite este continente es descendiente de un perro europeo. En realidad esto no tiene por qué ser así y es importante concientizarnos de que hasta ahora sólo se han utilizado animales pertenecientes a razas bien conocidas y de criaderos reconocidos por las asociaciones canófilas, pero en América Latina existen formas que nunca han sido objeto de atención porque se trata simple y sencillamente de “perros comunes” (*Figura 4*), mal llamados perros criollos, muchos de los cuales son descendientes directos de los antiguos ocupantes de estas tierras.²⁵

Los perros comunes americanos son muy poco conocidos. A menudo se les considera sencillamente “animales corrientes”, que carecen de valor, y quien busque una muestra de ellos para incluirla en estudios de este tipo debe ir al país latinoamericano de su interés y salir de las ciudades para buscarlos en las zonas rurales donde las poblaciones de perros pueden haber mantenido su integridad genética más o menos a salvo de la influencia europea. No deberá extrañarnos si al final resulta que estos humildes animales son los auténticos herederos de los perros nativos americanos.



Figura 4. Pareja de perros comunes del centro de México. Aunque normalmente se les designa como “perros criollos” o “mezstizos”, sus caracteres generales son muy semejantes a los ejemplares arqueozoológicos, razón por la cual se considera que podrían ser descendientes directos de las razas americanas nativas.

CONCLUSIÓN

Desde que los estudios de biología molecular han abordado el tema del origen del perro la hipótesis de Eurasia como lugar de inicio del proceso ha ido ganando terreno, por lo que en este momento podemos ver como muy probable que el mejor amigo del hombre haya derivado de lobos del Viejo Mundo y que su llegada a América se haya realizado a través de diversos procesos migratorios ocurridos desde hace más de diez mil años.

El estudio de los haplotipos obtenidos de muestras arqueozoológicas indica que las poblaciones de perros existentes hasta el siglo XVI en este continente pertenecieron a diversos linajes originados desde las más tempranas fases de la historia del hombre en América, y que una vez asentados en estas tierras vivieron largos periodos de aislamiento.

Los haplotipos obtenidos en estas muestras no tienen parentesco directo con las razas conocidas y registradas en la actualidad, lo que abre la expectativa de investigar si estas líneas genéticas aún existen entre poblaciones nativas de perros americanos que se encuentran lejos de las grandes ciudades o si se han perdido a causa del continuo entrecruzamiento llevado a cabo con perros del Viejo Mundo. Nuevos estudios con muestras provenientes de ejemplares actuales, así como de otros materiales arqueozoológicos son necesarios para responder a las preguntas que en este momento quedan

pendientes respecto a la historia de *Canis familiaris* en el continente americano.

AGRADECIMIENTOS

El estudio genético de los perros nativos americanos corresponde a parte de la tesis doctoral de Jennifer A. Leonard, dirigida por Robert K. Wayne, de la universidad de California, Los Ángeles. El estudio resultó en una publicación científica³ en la que también colaboraron los otros autores de este trabajo, así como Jane Wheeler y Sonia Guillén, de Perú. Robert Tedford (American Museum of Natural History, New York) y William Isbell (State University of New York at Binghamton) proporcionaron algunas de las muestras estudiadas. La investigación fue subvencionada por UCMEXUS y NSF (OPP-9817937). Un agradecimiento de Raúl Valadez a la Dra. Leonora Buentello por el apoyo proporcionado.

BIBLIOGRAFÍA

- Wayne RK, Benveniste RE, Janczewski DN, O'Brien S. Molecular and biochemical evolution of the Carnivora. In: Gittleman JL. Carnivore behavior, ecology and evolution. New York: Cornell University Press, Ithaca; 1989, p. 465-94.
- Vilà C, Savolainen P, Maldonado JE, Amorim IR, Rice JE, Honeycutt RL, Crandall KA, Luddenberg J, Wayne RK. Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 1997; 276: 1687-9.
- Leonard JA, Wayne RK, Wheeler J, Valadez R, Guillén S, Vilà C. Ancient DNA evidence for Old World origin of New World dogs. *Science* 2002; 298: 1613-16.

- Wayne RK. Molecular evolution of the dog family. *Trends in Genetics* 1993; 9: 218-24.
- Nobis G. Der älteste Haushund lebte vor 14,000 Jahren. *Umschau* 1979; 19: 610.
- Dayan T. Early domesticated dogs of the Near East. *Journal of Archaeological Science* 1994; 21: 633-40.
- Clutton-Brock J. A natural history of domesticated mammals. 2nd edition. Cambridge, MA: University Press; 1999.
- Vilà C, Maldonado JE, Wayne RK. Phylogenetic relationships, evolution and genetic diversity of the domestic dog. *Journal of Heredity* 1999; 90: 71-7.
- Koop BF, Burbidge M, Byun A, Rink U, Crockford SJ. Ancient DNA evidence of a separate origin for North American indigenous dogs. In: Dogs through time: An archaeological perspective. Proceedings of the First ICAZ Symposium on the History of the domestic dog. London: Eighth Congress of the International Council for Archaeozoology (ICAZ98). BAR International Series 889; 2000, p. 271-86.
- Schwartz M. A history of dogs in the Early Americas. New Haven: Yale University Press; 1997.
- Sablin MV, Khlopachev GA. The earliest ice age dogs: evidence from Eliseevichi. *Current Anthropology* 2002; 43: 795-9.
- Vilà C, Amorim IR, Leonard JA, Posada D, Castroviejo J, Petrucci-Fonseca F, Crandall KA, Ellegren H, Wayne RK. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus*. *Molecular Ecology* 1999; 8: 2089-2103.
- Valadez R, Paredes B, Rodríguez B. Entierros de perros descubiertos en la antigua ciudad de Tula, Hidalgo. *Latin American Antiquity* 1999; 10(2): 180-200.
- Avice J. Phylogeography. The history and formation of species. Cambridge: Harvard University Press; 2000.
- Valadez R. El origen del perro (segunda parte): entre el lobo doméstico y el criadero primitivo. *AMMVEPE* 2002; 13: 102-11.
- Clutton-Brock J, Kitchener AC, Lynch JM. Changes in the skull morphology of the arctic wolf, *Canis lupus arctos*, during the twentieth century. *Journal of Zoology* 1994; 233: 19-36.
- Valadez R, Blanco A, Rodríguez B, Viniegra F, Olmos K. Una quinta raza de perro prehispánica, o ¿una segunda especie de lobo mexicano? *AMMVEPE* 2001; 12: 198-212.
- Valadez R, Rodríguez B, Viniegra F, Olmos K, Blanco A, Tejada S, Casas M. Híbridos de lobos y perros en cuevas teotihuacanas. Crónica de un descubrimiento. *AMMVEPE* 2002; 13: 6-23.

19. Valadez R, Rodríguez B, Cabrera R, Cowgill G, Sugiyama S. Híbridos de lobos y perros (tercer acto): hallazgos en la Pirámide de Quetzalcóatl de la antigua ciudad de Teotihuacan (primera y segunda partes). *AMMVEPE* 2002; 13(5-6): 165-76, 219-31.
20. Vilà C, Wayne RK. Hybridization between wolves and dogs. *Conservation Biology* 1999; 13: 195-8.
21. Randi E, Lucchini V. Detecting rare introgression of domestic dog genes into wild wolf (*Canis lupus*) populations by Bayesian admixture analyses of microsatellite variation. *Conservation Genetics* 2002; 3: 31-45.
22. Crockford S. Dog evolution: a role for thyroid hormone physiology in domestication changes. In: Dogs through time: An archaeological perspective. Proceedings of the First ICAZ Symposium on the Domestic Dog. London: Eighth Congress of the International Council for Archaeozoology (ICAZ 98). BAR International Series 889; 2000, p. 11-20.
23. Olsen S. Origins of the domestic dog. The fossil record. Tucson, Arizona: The University of Arizona Press; 1985.
24. Savolainen P, Zhang Y, Luo J, Lundeberg J, Leitner T. Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science* 2002; 298: 1610-13.
25. Valadez R, Mestre G. Historia del Xoloitzcuintle en México. Instituto de Investigaciones Antropológicas de la UNAM, Museo Dolores Olmedo Patiño, Cámara de Diputados, México, D.F., 1999.