



Universidad  
Católica de  
Valencia  
San Vicente Mártir

TFG

**TRABAJO FIN DE GRADO**

---

**GRADO EN  
VETERINARIA**

# Del lobo al perro: historia de su origen y evolución de las razas.

Alumna: Claire Boivin

Tutor: Carlos Mínguez Balaguer

Curso académico: 2020/2021



Facultad de Veterinaria  
y Ciencias Experimentales  
Universidad Católica de Valencia  
San Vicente Mártir

# ÍNDICE

ABREVIATURAS.....	1
1. RESUMEN .....	2
2. ABSTRACT.....	2
3. INTRODUCCIÓN.....	3
<b>3.1. El perro en la actualidad.....</b>	<b>3</b>
<b>3.2. Funciones y aptitudes del perro.....</b>	<b>3</b>
<b>3.3. Diversidad entre las razas.....</b>	<b>4</b>
<b>3.4. Teorías de su origen .....</b>	<b>4</b>
4. OBJETIVO.....	7
5. MATERIAL Y MÉTODOS.....	8
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	8
<b>6.1. Primeras trazas arqueológicas .....</b>	<b>8</b>
<b>6.2. Filogenia.....</b>	<b>12</b>
<b>6.3. Lugar geográfico de la domesticación .....</b>	<b>14</b>
<b>6.4. Evolución de las razas.....</b>	<b>15</b>
<b>6.5. Genoma canino.....</b>	<b>19</b>
<i>6.5.1 Investigaciones sobre el genoma canino.....</i>	<i>20</i>
<i>6.5.2 Análisis de ADN antiguos y sus marcadores.....</i>	<i>22</i>
<i>6.5.3. Comparación del ADN entre el lobo y el perro .....</i>	<i>23</i>
<i>6.5.4. Las razas antiguas y modernas. ....</i>	<i>25</i>
7. CONCLUSIÓN.....	29
8. BIBLIOGRAFÍA.....	30

## ÍNDICE TABLAS

Tabla 1.....	16
--------------	----

## ÍNDICE FIGURAS

Figura 1.....	10
Figura 2.....	13
Figura 3.....	15
Figura 4.....	17
Figura 5.....	20
Figura 6.....	21
Figura 7.....	23
Figura 8.....	24
Figura 9.....	26
Figura 10.....	27

## ÍNDICE FOTOGRAFÍAS

Foto 1.....	9
Foto 2.....	10
Foto 3.....	11
Foto 4.....	12

## ABREVIATURAS

a.C.	Antes Cristo
ADN	Ácido desoxirribonucleico
ADNmt	ADN mitocondrial
BP	Before Present
CFA	Canis Familiaris (cromosoma)
FCI	Federación de Cinología Internacional
FHCRC	Fred Hutchinson Cancer Research Center
Gb	Gigabases
GB	Great Britain
Lpm	Latidos por minuto
mA	Millones de años
MA	Massachusetts, USA
Mb	Megabases
mmHg	Milligramos de mercurio
NIH	National Institutes of Health
RH	Radiation Hybrid
Rpm	Respiración por minuto
SNP	Single Nucleotide Polymorphism
STR	Short Tandem Repeats
TIGR	The Institute for Genomic Research
WA	Washington, USA

## 1. RESUMEN

La especie canina (*Canis lupus familiaris*) fue la primera especie domesticada por el hombre y, por tanto, la que mejor ha sido moldeada por él. A lo largo de los siglos, los perros fueron seleccionados artificialmente mediante una reproducción intensiva, lo que ha dado lugar a una importante variabilidad en cuanto a su morfología, su comportamiento y sus aptitudes, siendo la especie más amplia dentro de todos los mamíferos. Así, se han creado más de 350 razas en los últimos 130 años, en un proceso muy rápido e intenso, lo que ha producido la homogeneización dentro de las razas. Sin embargo, a lo largo de la historia han sido muchas teorías sobre dónde se originó el perro y cómo ha evolucionado hasta llegar al animal actual. En esta revisión bibliográfica se aportarán pruebas científicas basadas en estudios arqueológicos, filogénicos y genéticos que muestran la evolución del perro a partir del lobo gris (*Canis lupus lupus*) y como fue domesticado hace aproximadamente 15.000 años, aunque el lugar exacto y la población originaria siguen siendo motivo de estudio.

PALABRAS CLAVES: *Perro, lobo gris, genética, razas, domesticación, genoma canino.*

## 2. ABSTRACT

The canine species (*Canis lupus familiaris*) is the first species domesticated by human and, therefore, the one that has been best shaped by him. Throughout the centuries, dogs were artificially selected through intensive reproduction, which has led to significant variability in terms of their morphology, behaviour and abilities, being the most extensive species within all mammals. Thus, more than 350 races have been created in the last 130 years, which was very fast and intense and has induced homogenization within races. However, throughout history there have been many theories about where it originated and how it has evolved to reach the current animal. This bibliographic review will provide scientific evidence based on archaeological, phylogeny and genetic studies that show the evolution of the dog from the grey wolf (*Canis lupus lupus*) and how it was domesticated approximately 15.000 years ago, although the exact place and the original population remain being reason to study.

KEYWORDS: *Dog, grey wolf, genetics, breeds, domestication, canine genome.*

### 3. INTRODUCCIÓN

#### 3.1. El perro en la actualidad

El perro (*Canis lupus familiaris*) es el animal de compañía por antonomasia. La relación entre el perro y el ser humano es un caso muy especial y destacado de desarrollo de lazos sociales entre miembros de dos diferentes especies (1) y se ha demostrado una relación de apego mutuo entre animal y dueño (2, 3). Como consecuencia, los dueños están dispuestos a gastar cantidades importantes de dinero en una alimentación adecuada, en cuidados veterinarios y en todo aquello que conlleve una mejora en su calidad de vida. Esta tendencia no es exclusiva de los perros y valga como dato que, según la tercera edición del Estudio Anual sobre Mascotas en España (4), cada propietario se gasta una media de 1.282,18 €/año en su mascota y, en muchos casos, el perro acaba convirtiéndose en un miembro más de la familia, siendo a veces tratado como un hijo por parte de los propietarios (5).

#### 3.2. Funciones y aptitudes del perro

A día de hoy, se estima que el número de perros es de más de quinientos millones en todo el mundo, siendo 75 millones a nivel europeo (6). Este gran número de individuos está correlacionado positivamente con el número de razas (1). Además, existe una gran variabilidad fenotípica entre las diferentes razas y esto hace que los dueños elijan su mascota en función de varios factores como el ambiente social, la personalidad o también la imagen que se quiere dar (7, 8).

A lo largo de la historia, el perro ha sufrido una profunda metamorfosis debido a la selección natural, pero, principalmente por la acción del ser humano (9). El perro siempre ha acompañado al hombre en la historia, pero sus funciones han evolucionado a lo largo del tiempo, adaptándose a las necesidades de sus amos. Era cazador en las sociedades nómadas; guardián de las cosechas o pastor en las aldeas de las sociedades sedentarias; rastreador de esclavos en las Antillas (p.e. el Buscador Español o Dogo de Cuba), funciones militares durante la I y II Guerra Mundial, etc. (10). Hoy, se puede considerar que existen dos tipos de perro, el perro de trabajo y el perro de compañía.

El papel del perro en el trabajo sigue el mismo patrón comentado antes, aunque, lógicamente, sus labores han cambiado. En la actualidad, las funciones de un perro “profesional” van desde perros guía, detectores de enfermedades, salvavidas en catástrofes naturales, guardianes de rebaño, perros de policía, de aduana, etc (11). Por otro lado, el perro de compañía

Del lobo al perro: historia de su origen y evolución de las razas

definido como mascota (12), ocupa una plaza privilegiada al lado del hombre, ya que su objetivo en la vida es crear junto con su dueño una relación de amistad y un vínculo afectivo. En la actualidad, el perro es, en nuestra cultura, la mascota que goza de mayor popularidad (13).

### 3.3. Diversidad entre las razas

Por lo tanto, en vista de este conjunto de especializaciones y funciones, cada perro ha sido seleccionado y perfeccionado para adaptarse a su tarea y por tanto tenemos una variabilidad morfológica entre razas caninas que superan las que existen dentro de otras especies mamíferas. Por ejemplo, un chihuahua de 1 kg y 20 cm de altura y un Terranova de 60 kg y 80 cm, representan morfotipos extremos, sin embargo, esas dos razas pertenecen a la misma especie (9).

Así, las diferencias varían desde:

- La anatomía: el peso o el tamaño son las más evidentes, pero también se debe destacar la forma del cráneo, hocico, cola, variaciones en la naturaleza del pelo (largo, corto, rizado o ausente) o también sus colores (8).
- La fisiología: sus constantes vitales difieren entre las razas, por ejemplo, la frecuencia cardiaca que puede variar de 60 a 180 lpm, la frecuencia respiratoria de 10 a 30 rpm, o también la presión arterial de 80 a 120 mmHg (14, 15, 16).
- Las aptitudes: las razas se han diversificado por la selección de las aptitudes según la utilidad del perro deseada. Se puede destacar un olfato más desarrollado debido a un número de receptores olfativos más considerable en algunas razas, por ejemplo, el perro de San Huberto que tiene la cantidad más grande de receptores en comparación de las otras razas (17, 18).
- La susceptibilidad a enfermedades genéticas: siendo más frecuentes en algunas razas donde la presión de selección ha sido más intensa (19).
- La esperanza de vida: que puede variar de 6 a 14 años según las razas (20, 21).

### 3.4. Teorías de su origen

En su afán por descubrir, el hombre ha intentado determinar el ancestro del perro durante toda la historia, sabiendo que es una labor complicada debido a que esta especie tiene grandes diferencias morfológicas. Esto ha llevado a resultados o teorías erróneas en algunos momentos (22, 23). Además, el perro siempre ha seguido a las poblaciones humanas en todos los continentes que

ha ido colonizando y por tanto es la especie más difundida a nivel mundial. Todo esto hace que resulte más complicado determinar su origen geográfico con precisión (24).

Así, varias hipótesis fueron surgiendo con los años:

- La primera creía que el perro descendía del chacal. Esta hipótesis se desarrolló a partir de los estudios del zoólogo francés Isidore Geoffrey Saint Hilaire, en 1835 (25). Esa idea fue recuperada por Konrad Lorenz en su libro "Tous les chiens tous les chats" en 1970 (26), que pensaba que el hombre domesticó al chacal durante la sedentarización, alrededor del mar Báltico. En 1971, con la anatomía comparativa del cerebelo del chacal y del perro, Atkins y Dillon estimaron que el chacal era el ancestro más probable del perro (27). En 1976, Hubert y Keller, se dan cuenta que algunas características anatómicas de la cabeza del perro son más cercanas al lobo que al chacal (25). Por último, el zoólogo Bouquegneau en 1977, afirmó que el perro tenía un comportamiento social más parecido al chacal que al lobo (27, 28).
- La siguiente hipótesis fue la de Darwin en 1859 (29, 25), que creía que el perro era un descendiente de un cruzamiento entre un lobo y un chacal (28). Para él, la gran diversidad que hay entre las razas de perros era debido a que tenían varios ancestros (22). Esta hipótesis fue apoyada en parte por Konrad Lorenz, ya que él estimaba que los perros tenían caracteres físicos comunes a lobos y chacales (22). Finalmente, la hipótesis fue refutada, porque, aunque la reproducción en cautividad es posible entre el lobo y el chacal, en estado salvaje estas dos especies se evitan lo más posible (25, 28).
- La última hipótesis que se desarrolló afirmaba que todas las razas de perro tenían un único ancestro común, que era el lobo gris (9). Esta hipótesis se desarrolló, primeramente, al observar que el hombre y el lobo han vivido en los mismos hábitats durante 500.000 años (22). Efectivamente, la domesticación del perro fue posible gracias a la presencia del lobo en el hemisferio norte al final del Paleolítico, que fue donde evolucionaban las poblaciones humanas (24).

Como las hipótesis sobre el origen del cruzamiento con el chacal fueron refutadas, los científicos se centraron en la investigación de la última hipótesis: el lobo, ancestro único del perro.

## Del lobo al perro: historia de su origen y evolución de las razas

A lo largo de la historia, muchos investigadores han dedicado esfuerzos al estudio de la aparición y evolución del perro, así como los factores que han afectado a la variabilidad genética y morfológica que se observan actualmente en la especie. Cuando vemos el perro actual no es fácil imaginar sus orígenes, el proceso de evolución histórica y como el hombre intervino en su creación y transformación. Por eso es necesaria una visión retrospectiva del proceso de domesticación a través de restos arqueológicos y huellas genéticas para, de este modo, entender mejor todas las diferencias existentes entre las diferentes razas de perros actuales.

## 4. OBJETIVO

El objetivo principal de este trabajo es, mediante una revisión bibliográfica, entender el origen del perro y saber cómo ha sido el proceso de domesticación para obtener el perro que tenemos en la actualidad.

Para lograr este objetivo haremos un recorrido por fuentes arqueológicas, estudios filogenéticos y análisis del genoma canino y así comprobar las diversas hipótesis que pueden existir.

## 5. MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio que se ha llevado a cabo ha sido de tipo bibliométrico. Se ha utilizado principalmente tres tipos de fuentes bibliográficas para realizar la búsqueda y revisión del contenido. Estas fuentes han sido:

- Artículos científicos consultados en un total de cinco bases de datos (PubMed, Scopus, Web of Science, ResearchGate y Redalyc).
- Tesis doctorales (DART, TESEO y Dialnet)
- Libros de editoriales científicas (Cambridge University Press, University of California Press, University of Arizona Press).

## 6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 6.1. Primeras trazas arqueológicas

Gracias a los diferentes descubrimientos arqueológicos se ha podido determinar que el perro fue la primera especie domesticada por el hombre puesto que existen indicios que este proceso se realizó en la edad del paleolítico (9), aunque también se han encontrados diversos fósiles de perros, principalmente en Europa y Asia, con dataciones diferentes (24).

Para diferenciar los esqueletos de lobos y perros encontrados se utiliza el análisis morfométrico que compara las mediciones de las dos especies, sobre todo dimensiones del cráneo (30, 31). Esta técnica permitió determinar esa diferencia antes de la aparición de las pruebas de ADN (32). Aunque los cráneos de perros y lobos juveniles son relativamente similares, los adultos difieren más, lo que permite una identificación adecuada de cada especie (33). La mayoría de los autores concluyen que, en comparación con los lobos, los perros adultos tienen hocicos relativamente reducidos, frentes elevadas, paladares más anchos, cráneos más amplios y dientes más pequeños (34, 35, 36, 37, 38, 39, 40). Además del cráneo, se puede observar otras mutaciones esqueléticas como por ejemplo condrodisplasia (extremidades más cortas) o braquicefalias (41).

Los restos óseos más antiguos que se acercan morfológicamente al perro están datados entre 36.000 y 30.000 años BP, pero al ser muy similares al lobo se tiende a pensar que estos restos

esqueléticos pueden ser el resultado sin éxito de algunas tentativas de domesticación o bien eran lobos con un físico particular (42). Existen estudios que dicen que el perro podría tener un origen más antiguo, de aproximadamente 36.000 años BP (43), pero revisiones más recientes, basadas en estudios morfológicos, demuestran que la morfología de estos especímenes correspondía a lobos y no a perros (44).

En la cueva de Chauvet (Francia) se descubrieron huellas de un canido de gran tamaño que acompaña a las huellas de un niño (Foto 1). Al lado de estas huellas había trazas de carbón que ha sido datado en 30.000 años BP. Sin embargo, en la cueva de Chauvet no se ha observado ninguna pintura que represente a esos perros/lobos como parte de la vida del hombre en esa época (45, 46). Así que, aunque no se puede saber si se trata de un perro de gran tamaño o de un lobo, si indica es que los hombres ya vivían en compañía de algún canido (24).



Foto 1: Huellas en la Cueva de Chauvet (Francia).  
30.000 años BP (45).

Los esqueletos parecidos morfológicamente a un perro y que fueron encontrados en mayor cantidad están datados de 14.000 años BP, lo que puede revelar que la domesticación de los perros pudo suceder antes del inicio de la agricultura (42).

En efecto, el hueso de perro más antiguo encontrado es una media mandíbula datada de 14.000 años BP, y fue descubierto en Oberkassel (proximidades de Bonn, Alemania) (47, 48). Estaba dentro de una sepultura junto con dos humanos adultos, y es considerada en la actualidad como la sepultura de perro más antigua encontrada (48). Además de esa media mandíbula, varios fragmentos de huesos fueron hallados en la tumba, (Foto 2).



Foto 2: Fotografía de los fragmentos de huesos encontrados en Bonn-Oberkassel.  
(Fotografía por Jürgen Vogel, LVR-LandesMuseum Bonn)

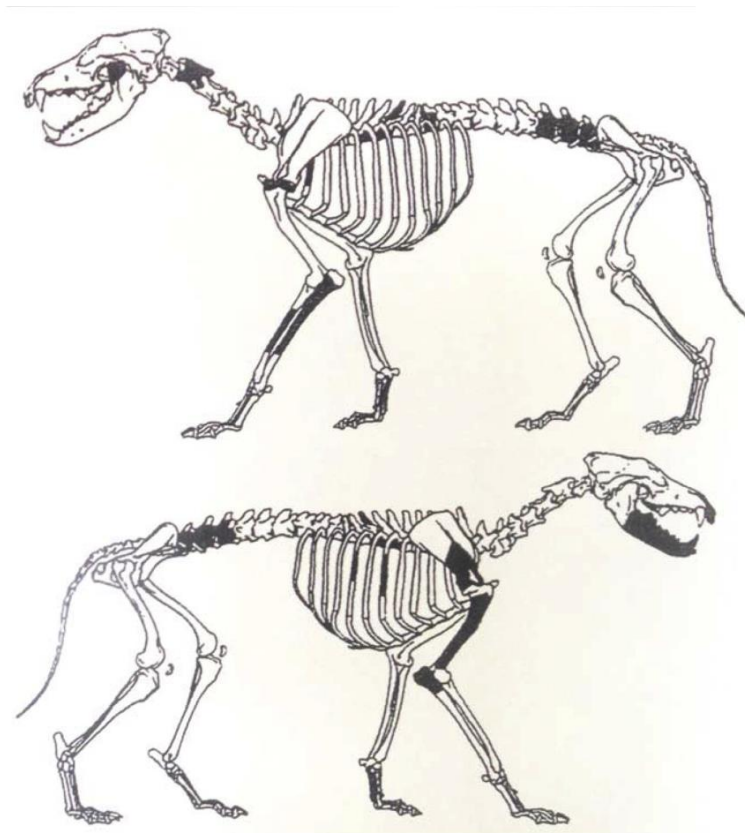


Figura 1: Representación de los fragmentos de huesos encontrados en Bonn-Oberkassel posicionados en su localización anatómica (zonas grisáceas). (49,50)

Otro de los restos fósiles más relevantes pertenece a un esqueleto humano junto con el esqueleto de un cachorro de perro o lobo, debajo de su mano izquierda (Foto 3). Esta tumba se encontró en el Norte de Israel, y está datada entre 11.000 y 12.000 años BP (33). No se puede diferenciar con exactitud, mediante el análisis morfométrico, si se trata de un esqueleto de perro o de un lobo juvenil pero demuestra la proximidad entre los canidos y el hombre en esa época (33).



Foto 3: Restos de humano y canido encontrado en Israel. Fotografía por Alain Dagand (33).

En lo concerniente a pinturas rupestres, se ha encontrado una pintura en la Cueva de la Vieja (Alpera, Albacete, España) que parecen describir una situación de caza, donde los hombres van acompañados de una silueta de lo que podría ser un perro (Foto 4). Esta imagen está datada de 10.000 años BP (51).

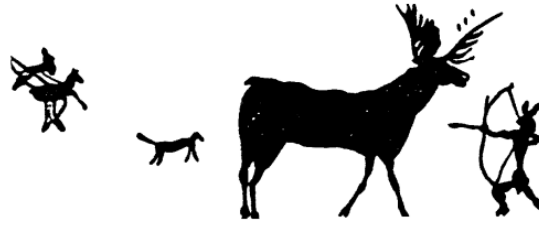


Foto 4: Un animal con silueta de perro sigue a cazadores arqueros. Pintura rupestre de la Cueva de la Vieja (Alpera, España), 10.000 años BP (51)

Existen otros restos arqueológicos más recientes, pero hemos destacado los más antiguos e importantes porque son los que aportan más información sobre el origen del perro. Todos estos descubrimientos fósiles han dado pistas a los científicos a la hora de determinar el verdadero origen del perro doméstico al permitirles extraer parte del ADN contenido en esos restos. La principal conclusión que se deriva de estos datos arqueológicos es que, ya fuera un perro o un lobo, el hombre vivía al lado de un cánido, en lo que supone que sería el inicio de la domesticación. Así, el lobo y el hombre han cohabitado desde 500.000 años y este último vio una oportunidad en el antiguo lobo a la hora de tener una ayuda para cazar y protegerse (44).

## 6.2. Filogenia

Gracias a las investigaciones realizadas, tenemos la certeza que el perro desciende únicamente del lobo gris. Pero lo que no se sabe todavía es cuándo se ha realizado exactamente la diferenciación entre lobo y perro, el sitio donde se produjo y el número de animales fundadores (52).

Para intentar determinar esos datos desconocidos puede ser de gran ayuda la filogenia. La filogenética es un sistema de clasificación de los seres vivos que tiene por objetivo representar los grados de parentesco entre las especies y, por tanto, permite entender su historia evolutiva. Esa clasificación está fundamentada principalmente en los métodos de la cladística, establecidos en 1950 por Willi Hennig (53). Esa categorización agrupa caracteres de tipo macroscópicos, microscópicos, anatómicos, embriológicos, referentes a biología molecular y registros paleontológicos.

En la actualidad, se puede deducir el lugar que ocupa el perro entre todos los carnívoros y como se clasifican, lo que se puede observar en el árbol filogénico de la Figura 2 (33). En esa figura,

los cánidos se dividen en 4 clados señalizados por colores: el zorro rojo y sus primos (rojo), los cánidos del Sur América (verde), los cánidos cerca del lobo (azul) y el zorro gris (naranja) (54).

La base taxonómica del perro es la siguiente: (55)

- Orden: Carnivora
  - Familia: Canidae
    - Género: *Canis*
      - Especie: *lupus*
        - Subespecie: *familiaris*

La familia Canidae está compuesta de 38 especies repartidas en el mundo (44) y es la familia más filogénicamente distinta, divergiendo de otros carnívoros hace 50 mA (51). El género *Canis* se divide en siete especies silvestres más el perro doméstico (48).

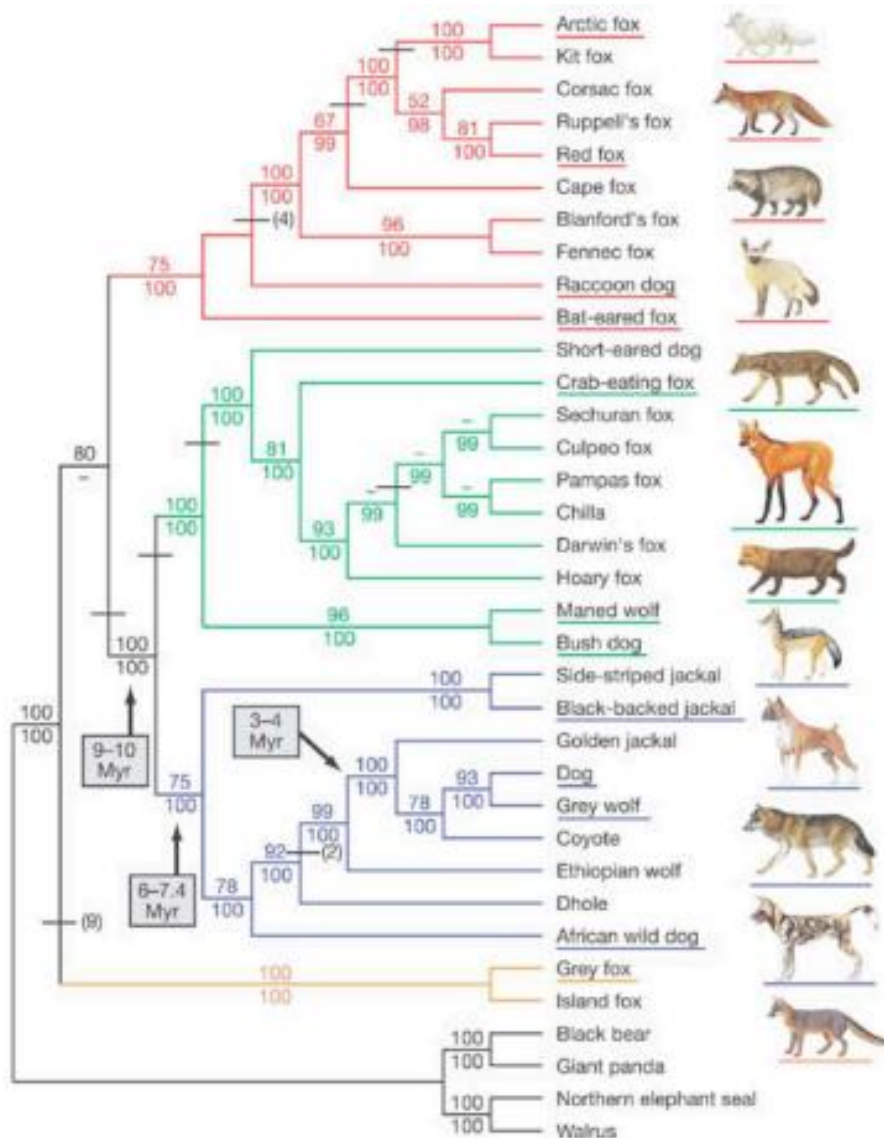


Figura 2: Árbol filogenético de los cánidos (54).

En un estudio sobre la filogenia del perro realizado en 1997, se definen cuatro clados de perros distintos (56):

- El clado I representa muchas razas antiguas como el dingo, el perro cantor de Nueva Guinea, el basenji africano y el galgo.
- El clado II incluye razas escandinavas, y se relaciona con lobos encontrados en Italia, Francia, Rumania y Grecia.
- En clado III se encuentran varias razas como el pastor alemán o el husky siberiano.
- El clado IV contiene razas muy similares al lobo encontrado en Rumania y Rusia occidental, lo que puede sugerir una hibridación más reciente entre perros y lobos.

### 6.3. Lugar geográfico de la domesticación

Los resultados de diferentes investigaciones sugieren dos hipótesis (57):

- a) Que hubo un único evento de domesticación seguido de varios episodios de mezcla entre perros y lobos, lo implicaría una única población fundadora.
- b) Que los lobos fueron domesticados en varios lugares y en diferentes momentos, lo que implicaría más de una población de lobos originarios.

La primera hipótesis, que fue apoyada por un estudio genómico realizado en 2015 (23). Sin embargo, la zona geográfica donde se produjo varía en función de los métodos de análisis.

- Los estudios sobre el análisis del ADNmt concluyen que el origen estaría localizado en Asia oriental (52, 58), combinado con un transporte prematuro. Este proceso favoreció el aislamiento y la deriva genética de los perros (59). Así se observa una diversidad más importante en los perros con un origen del sudeste asiático (Wayne 12. (45).
- Del otro lado, el análisis de las huellas genéticas indica un origen más próximo a Europa o Medio Oriente (45).

La segunda hipótesis especula sobre varios centros de domesticación, todos ellos situados en Eurasia, con dos posibles poblaciones de lobos originarios (59). Algunos artículos sobre el estudio de ADN actual y pruebas arqueológicas corroboran esta teoría (41). Frantz, en su estudio de 2016 (59), explicó que hay una división distinta entre el origen en Eurasia occidental y un origen en el Asia del Este, y que, gracias a las migraciones del hombre, las dos líneas de perros han podido cruzarse en varios grados (Figura 3).

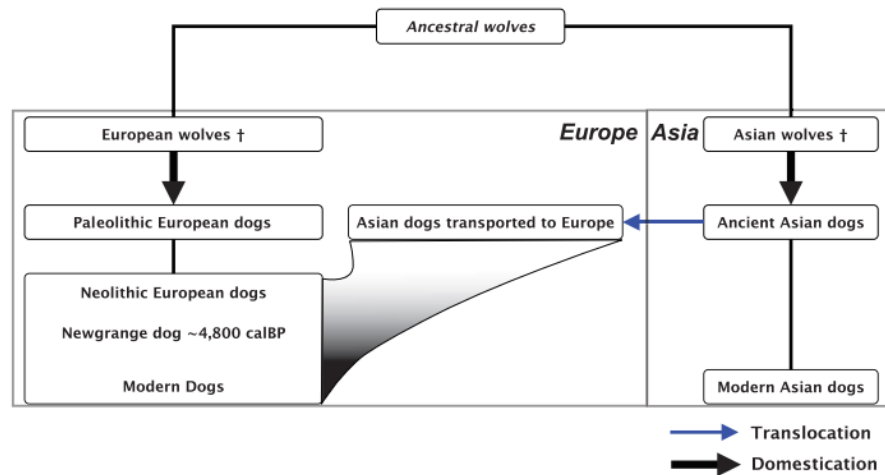


Figura 3: Modelo de domesticación del doble origen del perro (59).

En la Figura 3 se puede observar gráficamente la hipótesis del doble origen del perro (59). El lobo ancestral se dividió en dos poblaciones: el lobo europeo y el lobo asiático, ambas extintas (†). Estas poblaciones fueron domesticadas para dar lugar al perro paleolítico europeo y al perro antiguo asiático. Por último, la población de perros de Eurasia fue modificada por la llegada de poblaciones de perros asiáticos, introducidos por los humanos, hace aproximadamente 6.400 años.

#### 6.4. Evolución de las razas

La localización filogénica del perro es clara, sin embargo, aún nos falta saber cómo, hoy en día, a partir de un lobo hemos llegado a tener una variedad tan grande de perros. Los estudios sobre los procesos de domesticación intentan clarificar esta cuestión.

En primero lugar, se ha observado que el lobo tiene una gran adaptabilidad a diferentes medios, lo que se traduce en una gran diversidad y en la distribución de varias subespecies a lo largo de todo el mundo (Tabla 1). Así, el lobo abarca desde Eurasia hasta América del Norte (51). Se piensa que, gracias a la gran diversidad del lobo, el perro ha podido tener una variación morfológica tan grande entre sus razas (51).

## Del lobo al perro: historia de su origen y evolución de las razas

Eurasie	Amérique du Nord
- loup arctique, <i>Canis lupus albus</i>	- loup du Groenland, <i>C. l. orion</i>
- loup commun, <i>C. l. communis</i>	- loup de l'Île de Melville, <i>C. l. arctos</i>
- loup européen, <i>Canis l. lupus</i>	- loup de toundra des Îles de Banks, <i>C. l. bernardi</i>
- loup sibérien, <i>C. l. turuchanensis</i>	- loup de toundra de l'Île de Baffin, <i>C. l. manningi</i>
- loup du Kamtchatka, <i>C. l. dybowskii</i> <i>/kamtchaticus</i>	- loup de toundra de l'Alaska, <i>C. l. tundrarum</i>
- loup atlantique, <i>C. l. flavus</i>	- loup continental de l'Alaska, <i>C. l. pambasileus</i>
- loup d'Espagne, <i>C. l. signatus</i>	- loup de l'Archipel Alexandre, <i>C. l. ligoni</i>
- loup méditerranéen, <i>C. l. deitanus</i>	- loup de Colombie britannique, <i>C. l. columbianus</i>
- loup des roseaux ou de Pannonie, <i>C. l. minor</i>	- loup de la vallée du Mackenzie, <i>C. l. occidentalis</i>
- loup des Balkans, <i>C. l. kurjak</i>	- loup de toundra du Mackenzie, <i>C. l. mackenzii</i>
- loup de l'Altaï, <i>C. l. altaicus</i>	- loup de forêt du Canada central, "timber wolf", <i>C. l. griseoalbus</i>
- loup de Mongolie, <i>C. l. dorogostaiskii</i>	- loup de la Baie d'Hudson, <i>C. l. hudsonicus</i>
- loup de Mandchourie, <i>C. l. rex</i>	- loup du Labrador, <i>C. l. labradorius</i>
- loup de Corée, <i>C. l. coreanus/hattai/tschiliensis</i>	- loup de l'Île de Vancouver, <i>C. l. crassodon</i>
- loup du Japon, <i>Canis l. hodophylax</i>	- loup des Cascade Mountains, <i>C. l. fuscus</i>
- loup turanien, <i>C. l. campestris</i>	- loup des Rocheuses du Nord, <i>C. l. inermis</i>
- <b>loup de Chine, <i>Canis l. chanco</i></b>	- loup des Grandes Plaines, <i>C. l. nubilus</i>
- loup du Tibet, <i>C. l. laniger</i>	- loup de forêt de l'Est, <i>C. l. lycaon</i>
- loup de l'Himalaya, <i>C. l. niger</i>	- loup des Rocheuses du Sud, <i>C. l. youngi</i>
- loup de Bactriane, <i>C. l. bactrianus</i>	- loup des Mogollon Mountains, <i>C. l.</i> <i>mogollonensis</i>
- loup du Caucase, <i>C. l. hairstanius/cubanensis</i>	- loup gris du Texas, <i>C. l. monstrabilis</i>
- <b>loup arabe, <i>Canis l. arabs</i></b>	- loup du Mexique, <i>C. l. Baileyi</i>
- <b>loup indien, <i>Canis l. pallipes</i></b>	

Tabla 1: Las subespecies de lobos en Eurasia y América del Norte (51).

Además, la domesticación del perro fue posible gracias a la gran difusión del lobo en el hemisferio norte, donde evolucionaban las sociedades humanas al final del Paleolítico (24).

Ese periodo de cohabitación entre el lobo y el hombre está considerado como la primera fase de la domesticación del perro (41). El lobo ha seguido al hombre a través sus migraciones y así se fue adaptado al medio ambiente (41, 60).

La segunda fase de domesticación según Wayne (41), supuso el primer cuello de botella de la historia evolutiva del perro, y tuvo como consecuencia un proceso de deriva genética, ya que se partió de un "pool genético" relativamente restringido en el número de alelos (46). Este cuello de botella ha dado lugar a cambios morfológicos y de comportamiento provocando que, evolutivamente, el perro y el lobo se fueran alejando poco a poco (9). Durante este proceso, se realizó una selección de individuos favoreciendo caracteres como un tamaño más pequeño, un carácter más dócil, etc, siempre buscando rasgos que facilitaran la cohabitación entre perros y humanos (41, 60, 61, 62, 63).

El segundo cuello de botella de la especie canina es más reciente y corresponde a la tercera fase de domesticación (41). Se trata de los 200-300 últimos años de selección artificial que han dado lugar en la creación de las razas actuales (64).

La figura 4 es un esquema donde se puede observar con más claridad los dos cuellos de botella explicados anteriormente y, como, a partir de los cuales, ha surgido el perro y las razas que tenemos en la actualidad.

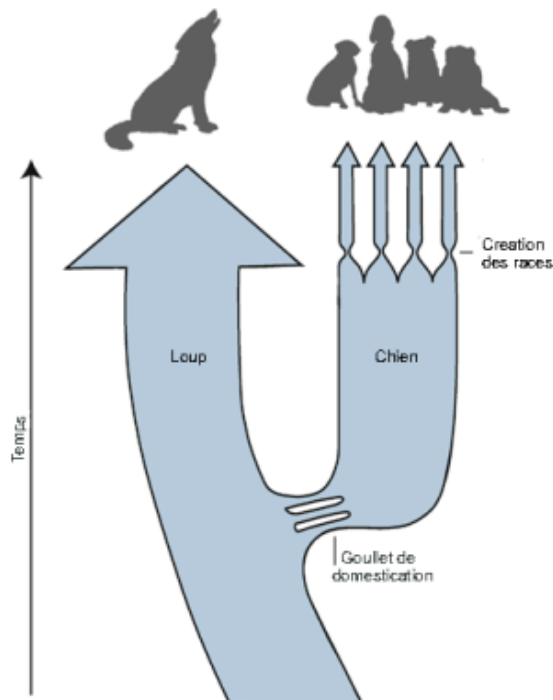


Figura 4: Los dos cuellos de botellas de la historia del perro (9, 54).

Jean Pierre Mégnin (1828-1905), veterinario francés, fue el primero en clasificar a los perros que empezaban a diferir morfológicamente en cuatro grupos, lo que se considera el inicio de las razas (51, 65).

- Los Lupoides (perros nórdicos, perros pastores, dingo, chow-chow, terriers, Spitz...), que tienen características morfológicas similares a las de los lobos como una cabeza en forma piramidal, hocico alargado y fino, orejas rectas y un cuerpo atlético y bien proporcionado.
- Los Bracoides (bracos, setters, retrievers, spaniels, cockers, griffons, caniches, basset hound...), que, con una cabeza de forma prismática y con orejas caídas, es el grupo más utilizado para cazar.
- Los Molosoides (mastines, terranova, san bernados, dogues, bulldogs, boxers, carlinos...), que son perros con una cabeza y un cuerpo masivo, además de hocico, orejas y cuello corto. Estos tipos de perros son utilizados sobre todo como guardianes y protectores.

## Del lobo al perro: historia de su origen y evolución de las razas

- Los Graioides, que son perros de tipo galgo, con la cabeza y el hocico alargados, un cuerpo muy delgado y extremidades finas y largas, lo que les permite tener una velocidad más alta en comparación con otros perros. Han sido utilizados principalmente como perro de caza y de carreras.

Estas cuatro categorías supusieron el inicio de la clasificación de las razas, que se han ido desarrollando hasta la actualidad. Así, en 1911 se creó la FCI por 5 países: Alemania, Austria, Francia, Bélgica y Países Bajos, con el objetivo de fomentar y proteger la cinología y los perros de pura raza (66).

La FCI reconoce 350 razas y son clasificadas en 10 grupos según su morfología y sus aptitudes (67):

- Grupo 1. Perros tipo pastor y boyeros.
- Grupo 2. Perros tipo pinscher y schnauzer
- Grupo 3. Terriers.
- Grupo 4. Teckels.
- Grupo 5. Perros tipo spitz y tipo primitivo.
- Grupo 6. Perros tipo sabueso, de rastro y similares
- Grupo 7. Perros de muestra.
- Grupo 8. Perros de caza.
- Grupo 9. Perros de compañía.
- Grupo 10. Lebreles.

El grupo 9 es el grupo con más diversidad, ya que agrupa todas las razas caracterizadas como “perros de compañía”, como el chihuahua, el caniche o el bulldog francés (9).

Para que un perro sea de pura raza, reconocido y registrado, sus padres deben pertenecer a la raza y estar registrados. La monta debe ser declarada, y el perro examinado y certificado como conforme al estándar racial a partir de los 10-15 meses (9). Así, las razas caninas se han multiplicado, con una estandarización que ha favorecido una selección intensiva (68). Esta selección artificial promueve los individuos que corresponden al estándar racial, lo que se conoce como el síndrome de “popularidad del progenitor macho”. Este síndrome implica que los machos que se corresponden perfectamente a los criterios de selección son frecuentemente utilizados en reproducción (68).

Estas prácticas intensas de cría y de selección en las razas puras han tenido como consecuencia la homogeneización, el incremento de la consanguinidad y la fijación de caracteres como comportamiento, morfología y aptitudes. Cada raza presenta un fuerte aislamiento genético y en algunas razas se puede observar un cuello de botella suplementario a los explicados anteriormente, debido al pequeño número de individuos que han permitido crear, mantener o reconstituir una raza (68). Por ejemplo, se puede hablar de la raza leonberger, que fue reconstituida a partir de solo cinco machos rescatados de la Primera Guerra Mundial (69), y también de los spaniels tibetanos actuales, que provienen de tres individuos machos que han sobrevivido a la Segunda Guerra Mundial (57).

La alta intensidad de selección en algunas razas ha supuesto un importante aumento de la consanguinidad y, como consecuencia, la reducción de variación genética. Esto hace que la mayoría de las razas puras sean propensas a enfermedades genéticas que pueden afectar a todo tipo de tejidos o funciones (64).

### 6.5. Genoma canino

Los estudios del ADN canino desarrollados a partir de la secuenciación del genoma han supuesto una revolución a la hora de estudiar la evolución y domesticación del perro.

El genoma canino está compuesto por 78 cromosomas (Figura 5): 38 pares de autosomas (cromosomas no sexuales) y un par de cromosomas sexuales X e Y, siendo el cromosoma X el más grande (129 Mb) y el Y el más pequeño (27 Mb). La mayoría de los cromosomas son de tamaño pequeño (de 22 a 38 Mb) con un perfil de bandas cromosómicas muy similar y contienen alrededor de 20.000 genes (54, 70).

Los cromosomas caninos son descritos por el acrónimo CFA derivado de "*canis familiaris*" (9).

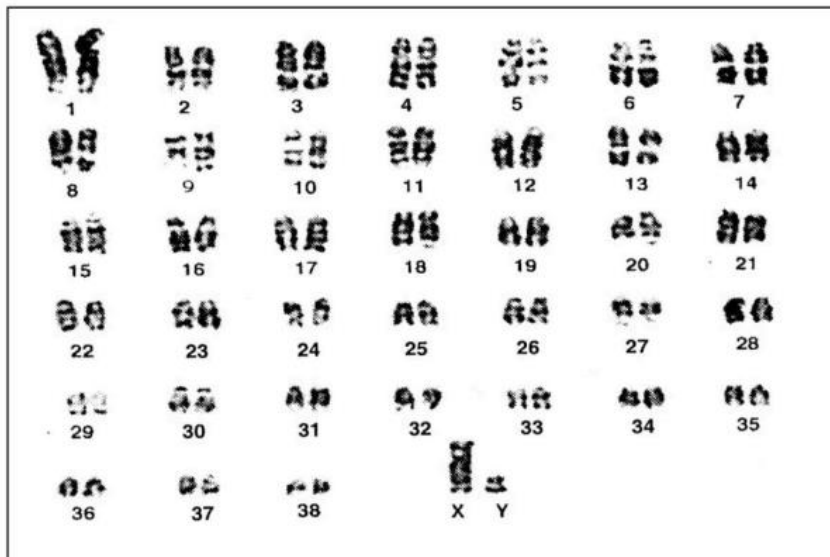


Figura 5: Cariotipo canino (71).

#### 6.5.1 Investigaciones sobre el genoma canino

Las investigaciones sobre el genoma del perro empezaron relativamente tarde. Las herramientas moleculares necesarias para la construcción de un mapa del genoma canino se desarrollaron a partir de 1995 con el método de híbridos de irradiación (RH), que permite señalar todos los cromosomas por marcadores genómicos (9, 72).

Esta técnica RH permitió realizar el primer mapa del genoma canino en 1998, que posicionó 4.000 marcadores, lo que correspondía a 80% del genoma (73). La Figura 6 muestra la cartografía del cromosoma 15 del perro (CFA15) resultado del mapa RH.

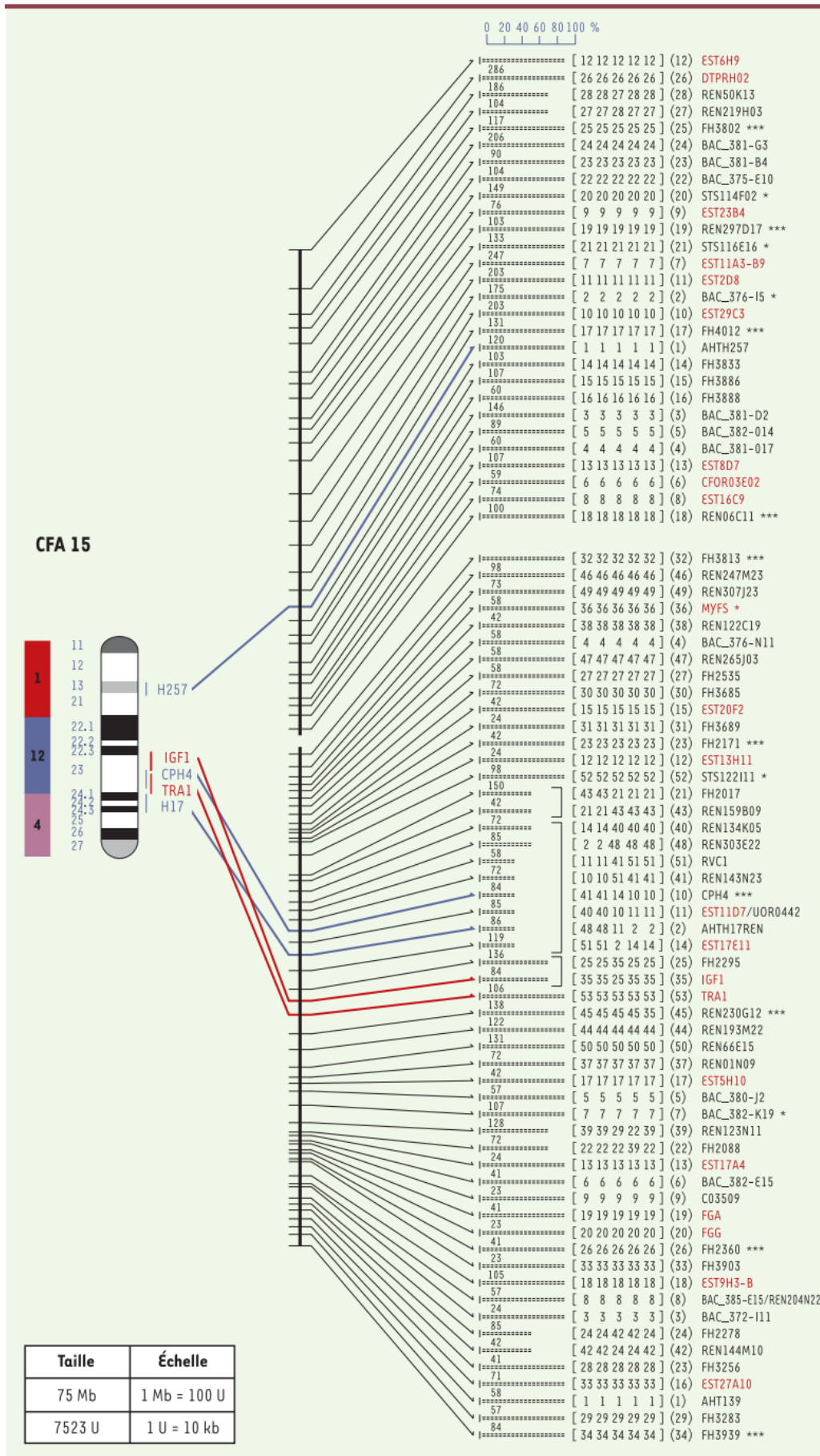


Figura 6: cartografía del genoma del perro: mapa de híbridos de radiación del cromosoma 15 (CFA15) (64).

Gracias a su importancia como modelo genético y al ser el representante del clado mamífero “Laurasiatheria”, el perro fue elegido para ser la tercera especie mamífera secuenciada después el hombre y el ratón (9). La primera secuenciación del perro se inició en 2001 por la sociedad americana Celera y el TIGR (The Institute for Genomic Research). El perro seleccionado fue un caniche “mediano” (74). Ese proyecto permitió identificar 18.500 fragmentos de genes ortólogos con genes humanos. (9).

En 2003 empezó la realización de un mapa de alta densidad con más de 10.000 marcadores que correspondían a genes caninos identificados a partir de una secuenciación aleatoria. Ese mapa de alta resolución es el resultado de un trabajo en el que colaboraron varios equipos de investigación: el FHCRC en Seattle, WA (Dr E. Ostrander), la del TIGR en Rockville, MA (Dr E. Kirkness) y la del Sanger Center en Hinxton, GB (Dr P. Deloukas) (75).

En 2004, el National Institute of Health (NIH) inició la secuenciación completa del genoma canino para poder realizar análisis más profundos. Para esas investigaciones se utilizó una animal de raza bóxer. Esta raza fue elegida por tener una variabilidad genética muy baja, lo que presenta ventajas para el estudio (69). Además, se eligió una hembra por tener dos copias del cromosoma X (9). Al final, 36 millones de secuencias fueron desarrolladas para obtener la secuenciación completa de los 39 cromosomas (9). El tamaño total del genoma canino es de 2,41 Gb con 2,38 Gb de secuencias nucleotídicas (75). Así, el ensamblaje realizado en mayo 2005 fue la primera fuente importante que permitió explotar el potencial del modelo genético canino. Debido a esta secuenciación, el genoma del boxer hoy es el genoma de referencia para los perros (64).

#### *6.5.2 Análisis de ADN antiguos y sus marcadores*

Con la aparición de las técnicas de análisis de ADN se ha podido completar los resultados basados en el análisis morfométrico (30), lo que ha supuesto un avance científico importante en las investigaciones sobre el origen del perro. En efecto, el análisis del ADN encontrado en los tejidos de restos antiguos de perros y el desarrollo de marcadores genéticos ha posibilitado estudiar su origen, estructura y migración (76).

Los análisis de ADN antiguos se realizan generalmente a partir de tejido óseo o dental que contienen suficientemente fragmentos de ADN conservados adecuadamente (77).

Los primeros marcadores desarrollados para analizar secuencias de ADN antiguos se han centrado en el ADNmt. Este ADN es circular y de tamaño pequeño y tiene más resistencia a los factores de degradación que el ADN nuclear (76). Sin embargo, ese ADN representa solo una parte de la historia evolutiva, porque es heredado vía materna y, por tanto, es solo representativo de la



Las principales investigaciones a nivel genético corresponden a

- Robert K. Wayne quién, en 1993, hizo un estudio sobre el análisis de una secuencia de ADNmt en 7 razas de perros y 26 poblaciones de lobos y mostró que el perro y el lobo tienen secuencias de ADNmt muy similares, con una divergencia del 1,5% (80). La divergencia entre el lobo y el chacal está alrededor de 7% (22).
- Otro estudio publicado en 1997 mostró más diferencias entre el perro vs chacal vs coyote que entre el perro vs lobo. Utilizando 162 lobos que pertenecían a 27 poblaciones de Europa, Asia y América del Norte; 140 perros de 67 razas diferentes; 5 coyotes; 2 chacales dorados y 8 chacales de Abisinia observaron que las secuencias del perro difieren de las del coyote o del chacal en más de 20 loci, mientras que con las del lobo, difieren en menos de 12 (56).

Siguiendo la comparación entre lobos y perros, los científicos han podido observar la evolución de algunos genes como por ejemplo el gen AMY2B que codifica la actividad de la amilasa pancreática en el perro (que permite de degradar el almidón) (24). Estos autores mostraron que, en las razas actuales de perros, la actividad de la amilasa es más importante que en los lobos por el aumento del número de las copias del gen AMY2B (81). Esto podría ser debido a un cambio de la alimentación durante la domesticación del perro, y significa una adaptación a la dieta compuesta de almidón, que corresponde con la evolución agraria del hombre (Figura 8) (82).

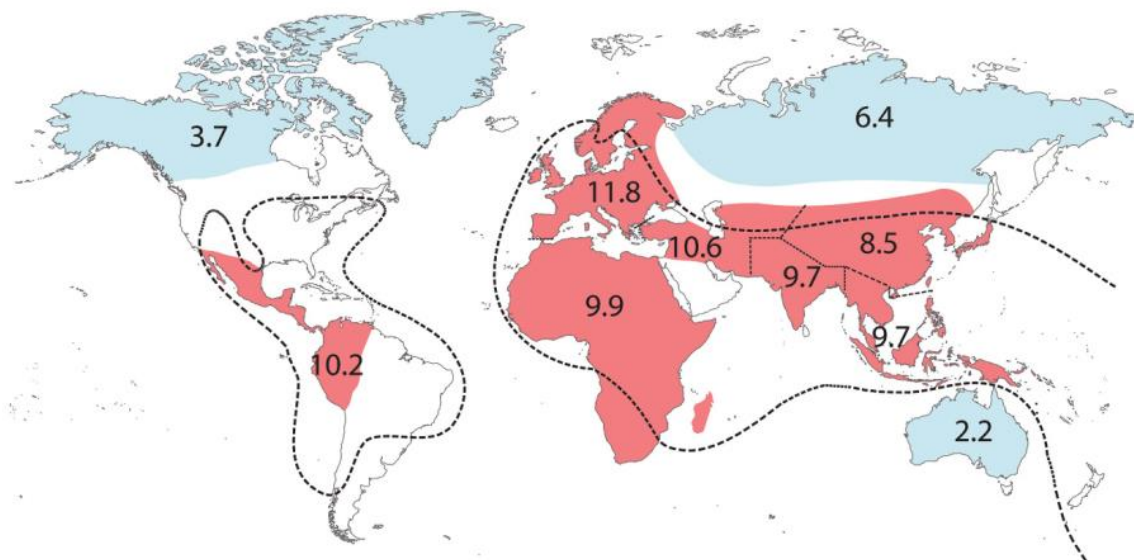


Figura 8: Media del número de copias del gen AMY2B en los perros agrupados en 10 grandes regiones geográficas: Europa, África, Asia sudoccidental, Asia meridional, Asia oriental, Asia sudoriental, Australia, América Central, América del Ártico y Asia ártica. Las líneas punteadas marcan la extensión aproximada de la agricultura prehistórica y el color marca las regiones que fueron muestreadas en este estudio y caracterizadas como agrarias (roja) o no agrarias (azul). (82)

De hecho, 60% de los lobos tienen solo 2 copias de este gen, el 40% restante pueden variar hasta 8 copias (80). En cambio, en las razas actuales de perros, el gen AMY2B puede llegar hasta 34 copias, lo que marca una diferencia importante con el lobo. En todo caso, no todos los perros tienen tantas copias de ese gen, y así se puede dividir los canidos en tres grupos en función del número de copias del gen AMY2B que contenga su genotipo (24, 81, 83):

- 60% de los lobos y dingos tienen solamente 2 copias del gen AMY2B.
- Los perros y lobos que tienen entre 2 y 8 copias. Esos perros pertenecen a las razas como el husky, que son razas asociadas a poblaciones no agrícolas. Esas razas están consideradas como razas antiguas.
- Los perros que tienen entre 8 y 34 copias se designan como razas modernas.

#### 6.5.4. *Las razas antiguas y modernas.*

Dos estudios, uno publicado en 2010 (84) y otro en 2012 (30), en que se utilizan SNP's para comparar un elevado número de razas de perros y de lobos, demostraron que las razas de perros que tenemos hoy en día se dividen principalmente en dos categorías:

- Las razas antiguas o basales: son razas que tienen una similitud genética más marcada con el lobo. Son las razas siguientes: basenji, perro afgano, samoyedo, saluki, perro Canaán, perro cantor de Nueva Guinea, dingo, chow chow, chino Shar Pei, akita, malamute de Alaska, husky siberiano y perro esquimal americano.
- Las razas modernas: son razas donde del ADN del lobo aparece en menos porcentaje que las anteriores, debido a su selección intensiva y estricta.

Hay algunas razas antiguas que son difíciles de determinar su verdadero origen debido, por ejemplo, a las extinciones que han tenido durante las guerras. Estas razas fueron reconstituidas a partir de pocos individuos, lo que ha aumentado su consanguinidad y, al ser necesarios varios cruzamientos con otras razas, se han ocultado sus huellas genéticas (85). En la Figura 9 se pueden observar los grados de similitud entre las razas, así como los cruzamientos entre ellas para obtener las razas que tenemos a día de hoy. Lógicamente se puede observar que las razas antiguas un menor número de cruzamientos que las razas modernas (84).

Del lobo al perro: historia de su origen y evolución de las razas

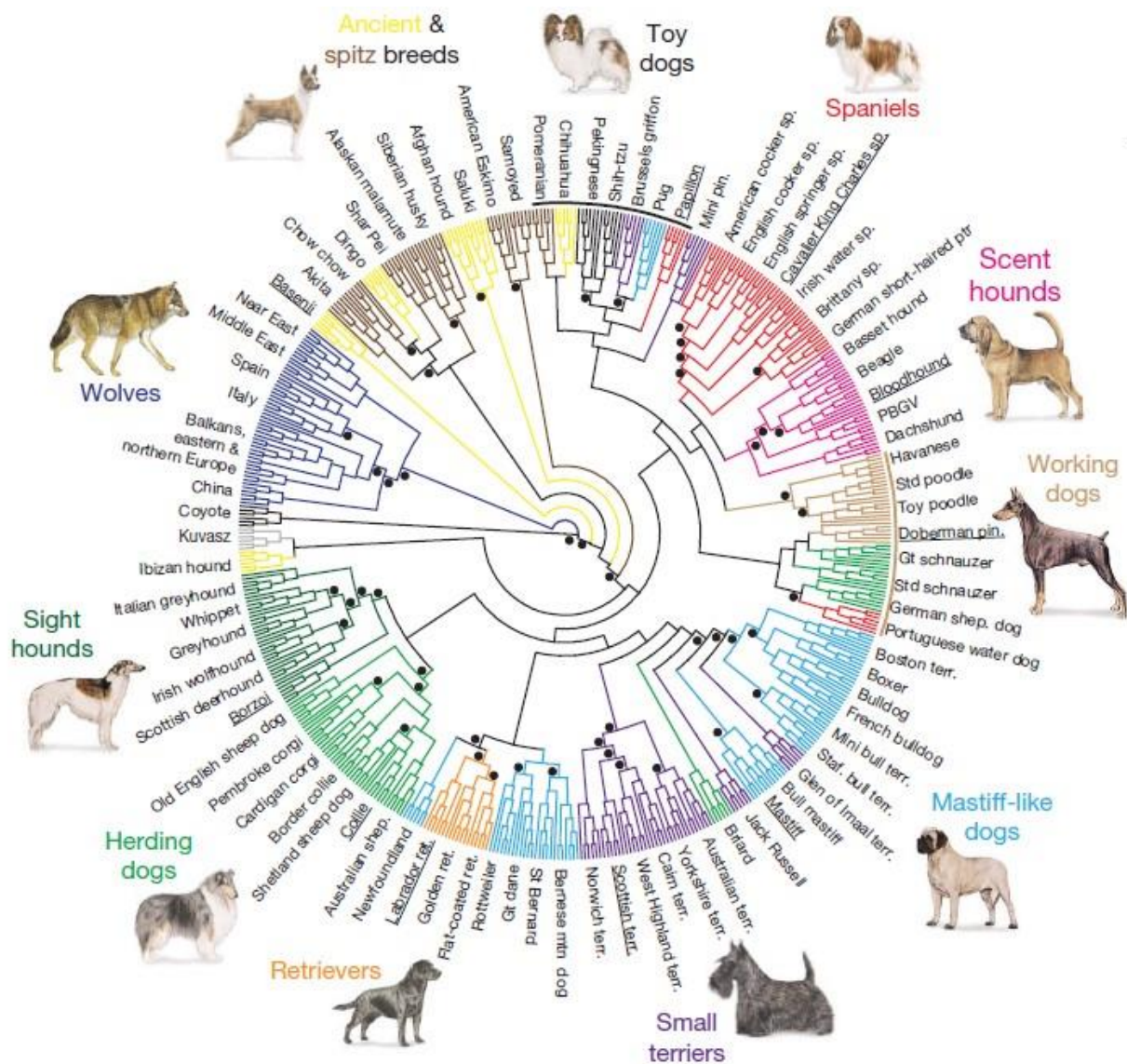


Figura 9: Cladograma o árbol de similitudes entre perros y lobos basado en el genotipado de SNP (84).

La Figura 10 muestra los clusters genéticos donde se ve reflejada una separación marcada entre cada raza. Esa figura fue realizada a partir del genotipado de más de 170.000 SNP's sobre 46 razas y sobre el lobo (86). Esa figura demuestra la gran diversidad genotípica pero también la homogeneidad observada dentro de cada raza (75).

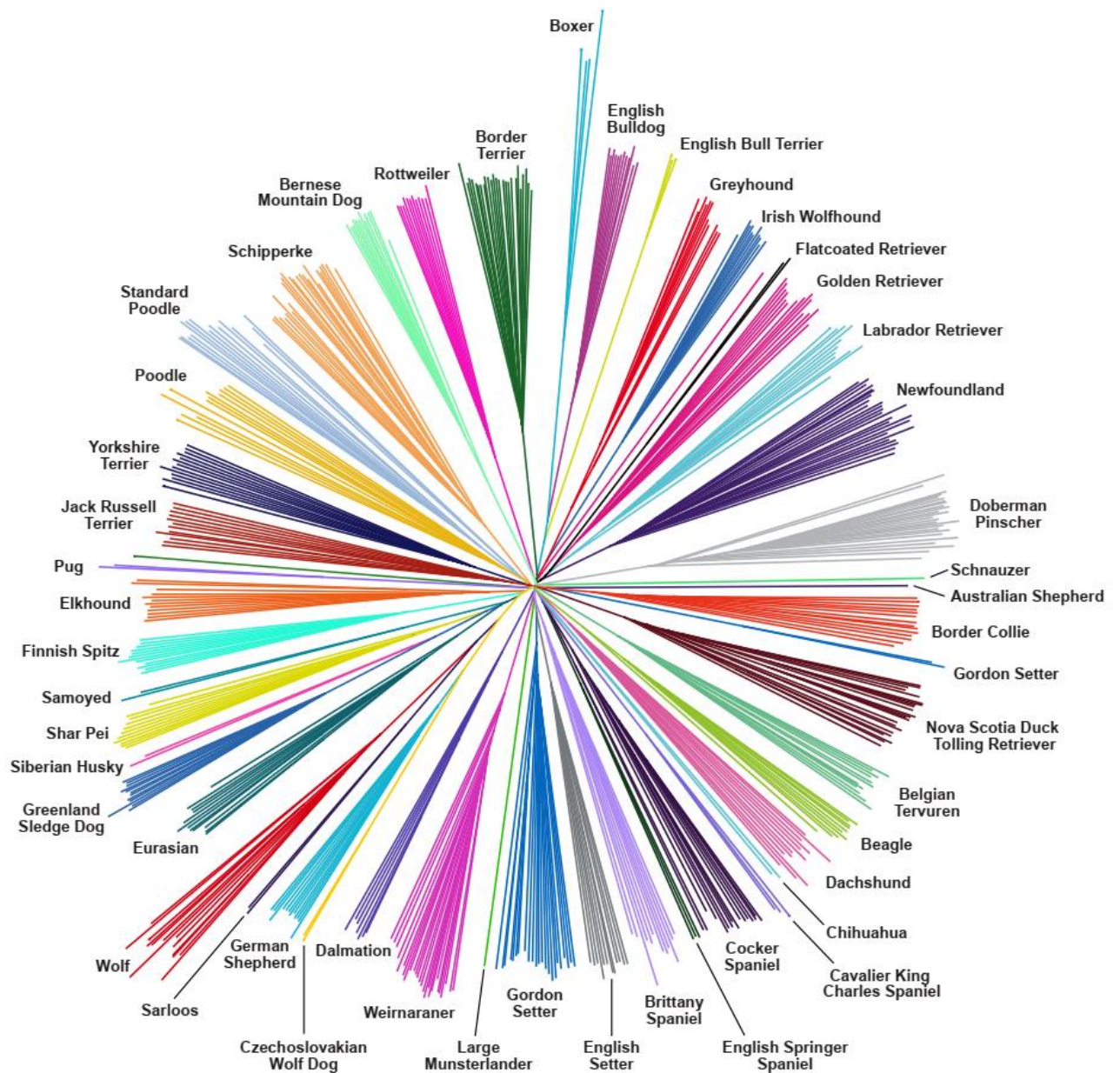


Figura 10: Clasificación por proximidad genética de 46 razas de perro y del lobo. Realizado a partir del genotipado de más de 170.000 SNP (86).

Cuando se comparan alelos y haplotipos, se ha determinado que la raza de perros basenji es la raza la más antigua que puede existir, debido a su alto grado de divergencia con las otras razas (72). Además, es una raza originaria del Medio-Oriente, y se ha observado que tiene una mayor proporción de haplotipos compartidos con los lobos del Medio-Oriente que los otros perros domésticos. Todo esto sugiere dos posibles supuestos: que los basenjis tenían una población grande en el momento de la domesticación o que se han cruzado con lobos más recientemente (84).

Aún con todos los avances en el área genómica y molecular, los métodos que utilizan secuencias mitocondriales o incluso decenas de miles de SNP's sólo son capaces de recuperar las huellas genéticas resultantes de los cuellos de botella y de la evolución reticulada que tuvieron lugar durante la formación de las razas en los siglos XIX y XX. Como resultado, la capacidad para investigar la historia más profunda de la domesticación de perros sigue siendo limitada (30).

Aunque los estudios del ADN han sido muy útiles para puntualizar algunos parámetros en la historia de la evolución y el proceso de la domesticación, no se sabe todavía con precisión si la domesticación fue en un único lugar o en varios, ni cuando sucedió exactamente. Conocer la tasa de mutación de los perros es actualmente inviable por los múltiples cruzamientos que ha habido entre perros, lo que dificulta el sistema de datación exacto (87, 83). Así, los científicos siguen trabajando sobre las varias cuestiones que quedan sin respuesta, y se espera que, gracias al progreso en el área de la herencia biológica se pueda determinar la historia de la evolución del perro entera y completa.

## 7. CONCLUSIÓN

Gracias a las investigaciones arqueológicas y genéticas, se ha podido demostrar que el perro descende del lobo y que fue domesticado hace aproximadamente 15.000 años. A lo largo de la historia, el ser humano ha seleccionado a los perros en función de sus aptitudes y necesidades, hasta llegar a las diferentes razas que conocemos a día de hoy. Aunque los nuevos estudios de ADN canino han permitido ser más preciso a la hora de estimar el origen y proceso de domesticación, faltan todavía conocimientos exactos sobre si el perro fue domesticado en un único lugar o si proviene de varios focos de domesticación. Es esperable que en los próximos años, gracias a las nuevas investigaciones y con los avances en los métodos genómicos se podrá conseguir responder a estas preguntas con mayor precisión.

## 8. BIBLIOGRAFÍA

1. Konok V, Dóka A, Miklósi Á. The behavior of the domestic dog (*Canis familiaris*) during separation from and reunion with the owner: A questionnaire and an experimental study. *Applied Animal Behaviour Science*. 2011 ;135 (4) :300-308. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.10.011>
2. Kurdek, L.A. Pet dogs as attachment figures for adult owners. *J. Fam. Psychol.* 2009 ; 23, 439–446. <https://doi.org/10.1037/a0014979>
3. Serpell, J.A. Evidence for an association between pet behavior and owner attachment levels. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 1996 ; 47, 46–60. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(95\)01010-6](https://doi.org/10.1016/0168-1591(95)01010-6)
4. Tienda Animal. Tercera edición estudio anual sobre mascotas en España. Noviembre 2019. <https://www.tiendanimal.es/articulos/wp-content/uploads/2019/12/VERSI%C3%93N-RESUMIDA-III-Edici%C3%B3n-Estudio-Anual-sobre-Mascotas-en-Espa%C3%B1a-Tiendanimal-2019-PD.pdf>
5. Topál, J., Gácsi, M., Miklósi, Á., Virányi, Z., Kubinyi, E., Csányi, V. Attachment to humans: a comparative study on hand-reared wolves and differently socialized dog puppies. *Anim. Behav.* 2005 ; 70, 1367–1375. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.03.025>
6. Combien de chiens y a-t-il dans le monde ? [Internet]. *Mes Animaux*. 2019. Available from: <https://mesanimaux.com/actualites/combien-de-chiens-y-a-t-il-dans-le-monde/>
7. Hayward, J., Castelhana, M., Oliveira, K. et al. Complex disease and phenotype mapping in the domestic dog. *Nat Commun* 7, 2016 ; 10460. <https://doi.org/10.1038/ncomms10460>
8. Gómez J. La importancia de los perros en la sociedad. *Revista Almiar* [Internet]. 2018 ;(1696-4807). Disponible en: <https://margencero.es/margencero/perros/#:~:text=Se%20encargan%20de%20vigilar%20casas,bien%20entrenado%20para%20evitar%20accidentes.>
9. Vaysse A. Identification des signatures génétiques de la sélection chez le chien. [Tesis doctoral]. Rennes : Université Européenne de Bretagne, université de Rennes ; 2011. <https://ged.univ-rennes1.fr/nuxeo/site/esupversions/86cbe6f7-5a84-4e6a-95be-8f2399213f8b?inline>
10. Guillot, D. des chiens et des humains. Ed : LE POMMIER. Paris, 2009. Section 2. [https://books.google.fr/books/about/Des\\_chiens\\_et\\_des\\_humains.html?id=QDGWDgAAQBAJ&printsec=frontcover&source=kp\\_read\\_button&redir\\_esc=y#v=onepage&q&f=false](https://books.google.fr/books/about/Des_chiens_et_des_humains.html?id=QDGWDgAAQBAJ&printsec=frontcover&source=kp_read_button&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false)
11. Gómez G, Leonardo F, Atehortua H, Camilo G, Orozco SC. La influencia de las mascotas en la vida humana. *Rev Colomb Ciencias Pecu.* 2007 ;20(3):377-86. <http://www.scielo.org.co/pdf/rccp/v20n3/v20n3a16.pdf>

12. Sandøe, P., Corr, S., & Palmer, C. Companion Animal Ethics. New York : John Wiley & Sons. 2016.
13. Díaz Videla, M. La relación humano-perro de compañía: Estudio descriptivo en Ciudad Autónoma de Buenos Aires. [Tesis doctoral]. Ciudad Autónoma de Buenos Aires; 2016.
14. Bodey, A.R. and Michell, A.R. Epidemiological study of blood pressure in domestic dogs. *J Small Anim Pract* ;1996 ; pp. 116-125. <https://doi.org/10.1111/j.1748-5827.1996.tb02358.x>
15. Bright, J.M. and Dentino, M. Indirect arterial blood pressure measurement in nonsedated Irish wolfhounds: reference values for the breed. *J Am Anim Hosp Assoc* ; 2002. pp. 521-526. <https://doi.org/10.5326/0380521>
16. Torrente Artero C., Bosch Lozano L. Medicina de urgencia en pequeños animales tomo I. Edición Servet. España; 2012.
17. Issel-Tarver I, Rine J., Organization and expression of canine olfactory receptor genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1996; 93 (20) 10897-10902. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.20.10897>
18. Harvey LM, Harvey JW. Reliability of bloodhounds in criminal investigations. *J Forensic Sci*. 2003; 48 (4) :811-816.
19. Donner J, Anderson H, Davison S, et al. Frequency and distribution of 152 genetic disease variants in over 100,000 mixed breed and purebred dogs. *PLoS Genet*. 2018; 14 (4): e1007361. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007361>
20. Michell, A.R. Longevity of British breeds of dog and its relationships with sex, size, cardiovascular variables and disease. *Vet Rec*. 1999 ; 625-629. <https://doi.org/10.1136/vr.145.22.625>
21. Galis, F., Van der Sluijs, I., Van Dooren, T.J.M., Metz, J.A.J. and Nussbaumer, M. Do large dogs die young? , *J Exp Zool B Mol Dev Evol*. 2007 ; pp. 119-126. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21116>
22. Wayne, R.K., Ostrander, E.A., Origin, genetic diversity, and genome structure of the domestic dog. *Bioessays*. 1999, 21: 247-257. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1521-1878\(199903\)21:3%3C247::aid-bies9%3E3.0.co;2-z](https://doi.org/10.1002/(sici)1521-1878(199903)21:3%3C247::aid-bies9%3E3.0.co;2-z)
23. Wang G. D. et al. « Out of Southern East Asia: the natural history of domestic dogs across the world », *Cell Research*, 26. 2015; 21-33. <https://doi.org/10.1038/cr.2015.147>
24. Ollivier M., Reconstruire et comprendre l'histoire de la domestication du chien grâce à la paléogénétique. *Les nouvelles de l'archéologie*, 148. 2017; 50-55. <https://doi.org/10.4000/nda.3728>
25. Rousselet-blanc. P. Le Chien. Paris : Larousse ; 2000.

26. Lorenz K. *Tous les chiens, tous les chats*. Paris: J'ai lu; 1970.
27. Teroni E., Cattet J. : *Le Chien, un Loup civilisé*. Montréal : Le Jour ; 2004.
28. Francq E., *Les origines des races européennes des chiens de berger*. [Tesis doctoral] Maison Alfort : Ecole vétérinaire Maison Alfort ; 2007.
29. Darwin C. *On the Origin of Species*; 1859.
30. Larson G, Karlsson EK, Perri A, et al. Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.*, 109 (28), 2012; 8878-8883. <https://doi.org/10.1073/pnas.1203005109>
31. Shipman, Pat. *The Woof at the Door*. *American Scientist*. AMER SCI. 2009. 97. <https://doi.org/10.1511/2009.79.286>
32. Pedersen, N., Liu, H., Theilen, G. and Sacks, B. The effects of dog breed development on genetic diversity and the relative influences of performance and conformation breeding. *J. Anim. Breed. Genet.* 2013; 130: 236-248. <https://doi.org/10.1111/jbg.12017>
33. Morey D.F. The early evolution of the domestic dog. *American scientist*. 2014; (2): 336-347. DOI: [10.2307/29775234](https://doi.org/10.2307/29775234).
34. Koler-Matznick J. The origin of the dog revisited, *Anthrozoös*, 2002; 15:2, 98-118. <https://doi.org/10.2752/089279302786992595>
35. Hildebrand M., *Comparative Morphology of the Body Skeleton in Recent Canidae*. Berkeley: University of California Press; 1954.
36. Clutton-Brock J., Corbet G. B., Hills M., A review of the family Canidae with a classification by numerical methods. *Bulletin British Museum (Natural History) Zoology* 29: 1976; 117-119. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.6922>
37. Olsen, S. J. *Origins of the Domestic Dog: The Fossil Record*. Tucson, AR: University of Arizona Press; 1985.
38. Wayne, R. K. Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change. *Journal of Morphology* 187. 1986; 301-319. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1986.tb00467.x>
39. Hemmer, H. *Domestication: The Decline of Environmental Appreciation*. New York: Cambridge University Press; 1990.
40. Morey, D. F. *Cranial allometry and the evolution of the domestic dog*. [Tesis doctoral]. Ph. D. Thesis, University of Tennessee, Knoxville, USA; 1990. [https://trace.tennessee.edu/utk\\_graddiss/3390/](https://trace.tennessee.edu/utk_graddiss/3390/)

41. Wayne, R.K., vonHoldt, B.M. Evolutionary genomics of dog domestication. *Mamm Genome* 23, 2012; 3–18. <https://doi.org/10.1007/s00335-011-9386-7>
42. Druzhkova AS, Thalmann O, Trifonov VA, Leonard JA, Vorobieva NV, et al. Ancient DNA Analysis Affirms the Canid from Altai as a Primitive Dog. *PLOS ONE*. 2013; 8(3): e57754. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057754>
43. Germonpré M. et al, Palaeolithic dogs and Pleistocene wolves revisited: a reply to Morey. Elsevier. *Journal of Archaeological Science* 54 ; 2015 ;210-216.
44. Boudadi-Maligne M., Escarguel G, Tresset A., Vigne J.D. Du loup au chien, un point sur la question de la domestication au cours du Paléolithique. Table-ronde : Les sociétés de la transition du Paléolithique final au début du Mésolithique dans l'espace nord aquitain. Les Eyzies-de-Tayac, France. 2015 ; 271-279.
45. Clutton-Brock, J. Origins of the dog: The archaeological evidence. In J. Serpell (Ed.), *The Domestic Dog: Its Evolution, Behavior and Interactions with People*. Cambridge: Cambridge University Press. 2016; 7-21. <https://doi.org/10.1017/9781139161800.002>
46. Hamet C. Du loup au Chihuahua : comment l'Homme a génétiquement inventé le chien. ULYCES SCIENCE. 26 Avril 2017. <https://www.ulyces.co/camille-hamet/du-loup-au-chihuahua-comment-lhomme-a-genetiquement-invente-le-chien/>
47. Raisor MJ. Determining the Antiquity of Dog Origins: canine domestication as a model for the consilience between molecular genetics and archaeology. B.S, Texas A&M University; 2005.
48. Neault L., *Entre chien et loup : étude biologique et comportementale*. [Tesis doctoral] Université Paul-Sabatier de Toulouse ; 2003.
49. Henke, W., Schmitz, R., Giemisch, L., 2006. Die spat Eiszeitlichen Funde von Bonn-Oberkassel. In: Uelsberg, G., Lotters, S. (Eds.), *Roots/Wurzeln der Menschheit*, pp. 243e255
50. Janssens, L., et al., A new look at an old dog: Bonn-Oberkassel reconsidered, *Journal of Archaeological Science* ; 2018, <https://doi.org/10.1016/j.jas.2018.01.004>
51. Lignereux Y. Des origines du chien, in COLL : Le Chien : Domestication, raciation, utilisations dans l'histoire, Actes des journées d'étude de la Société d'Ethnozootechnie et de la Société Centrale Canine. *Ethnozootechnie*, 2006, 78, 11-28.
52. Savolainen P, Zhang YP, Luo J, et al. Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science* 2002 ; 298 : 1610-3. <https://doi.org/10.1126/science.1073906>
53. Pascal TASSY, « CLADISTIQUE », *Encyclopædia Universalis* [Internet]. Disponible en : <http://www.universalis.fr/encyclopedie/cladistique/>

54. Lindblad-Toh, K., Wade, C.M., Mikkelsen, T.S., Karlsson, E.K., Jaffe, D.B., Kamal, M., et al. Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog, *Nature*, 2005; 438, 803-819. <https://doi.org/10.1038/nature04338>
55. Integrated Taxonomic Information System on-line database: <http://www.itis.gov>.
56. Vila C, Savolainen P, Maldonado JE, et al. Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 1997; 276: 1687-9. DOI: [10.1126/science.276.5319.1687](https://doi.org/10.1126/science.276.5319.1687)
57. Vila, C., Maldonado, J.E. and Wayne, R.K. Phylogenetic relationships, evolution, and genetic diversity of the domestic dog, *J Hered*, 1999; 90, 71-77. <https://doi.org/10.1093/jhered/90.1.71>
58. Pang JF, Kluetsch C, Zou XJ, Zhang AB, Luo LY, Angleby H, et al. MtDNA data indicate a single origin for dogs south of yangtze river, less than 16,300 years ago, from numerous wolves. *Mol Biol Evol* [Internet]. 2009; 26 (12): 2849-64. Disponible en: <http://doi.org/10.1093/molbev/msp195>
59. Frantz L.A.F., Mullin V. Pionnier-Capitan M., Lebrasseur O., Ollivier M., et al. Genomic and archaeological evidence suggest a dual origin of domestic dogs. *Science*, American Association for the Advancement of Science, 2016; 352 (6290), 1228—1231. <https://doi.org/10.1126/science.aaf3161>
60. Morey, D. (2010). *Dogs: Domestication and the Development of a Social Bond*. Cambridge: Cambridge University Press. [Doi:10.1017/CBO9780511778360](https://doi.org/10.1017/CBO9780511778360)
61. Zeuner FE. *A history of domesticated animals*. Hutchinson of London, London; 1963.
62. Epstein H. *The origins of the domestic animals of Africa*, vol. Africana Publishing, New York; 1971.
63. Davis SJ, Valla FR. Evidence for domestication of the dog 12.000 years ago in the Natufian of Israel. 1978; *Nature* 276:608–610
64. Galibert, F. and André, C. The dog: A powerful model for studying genotype phenotype relationships. *Comp Biochem Physiol Part D Genomics Proteomics*. 2008; 67-77. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2007.06.001>
65. Teish Alasia G., *La enciclopedia del pastor alemán*. Ed de Vecchi, S. A. Irlanda; 2018.
66. Federation Cynologique Internationale. Thuin, Belgique ; 2020. Disponible en : <http://www.fci.be/en/>
67. Máxima Uriarte J. *Perros*. Caracteristicas.co [Internet]. 2019 [citado 22 junio 2020]; Disponible en: <https://www.caracteristicas.co/perro/>
68. Parker, H.G. and Ostrander, E.A. Canine genomics and genetics: running with the pack, *PLoS Genet*, 2005; 1, e58. <https://dx.doi.org/10.1371/journal.pgen.0010058>

69. Parker HG, Kim LV, Sutter NB, Carlson S, Lorentzen TD, Malek TB, Johnson GS et al Genetic structure of the purebred domestic dog. *Science* 304: 2004; 1160–1164. <https://doi.org/10.1126/science.1097406>
70. Switonski, M., Reimann, N., Bosma, A.A., Long, S., Bartnitzke, S., Pienkowska, A., et al. Report on the progress of standardization of the G-banded canine (*Canis familiaris*) karyotype. Committee for the Standardized Karyotype of the Dog (*Canis familiaris*), *Chromosome Res*, 1996 ; 4, 306-309. <https://doi.org/10.1007/bf02263682>
71. Langford, C.F., Fischer, P.E., Binns, M.M., Holmes, N.G. and Carter, N.P. Chromosome-specific paints from a high-resolution flow karyotype of the dog, *Chromosome Res*, 4, 1996; 115-123. <https://doi.org/10.1007/bf02259704>
72. Walter MA, Spillet DJ, Thomas P, et al. A method for constructing radiation hybrid maps of whole genomes. *Nat Genet* 1994 ; 7 : 22-8. <https://doi.org/10.1038/ng0594-22>
73. Priat, C., Hitte, C., Vignaux, F., Renier, C., Jiang, Z., Jouquand, S., et al. A whole genome radiation hybrid map of the dog genome, *Genomics*, 1998; 54, 361-378. <https://doi.org/10.1006/geno.1998.5602>
74. Kirkness, E.F., Bafna, V., Halpern, A.L., Levy, S., Remington, K., Rusch, D.B., et al. The dog genome: survey sequencing and comparative analysis, *Science*, 2003. 301, 1898-1903. <https://doi.org/10.1126/science.1086432>
75. Galibert F., André C., Hitte C. Le chien, un modèle pour la génétique des mammifères. *Médecine / Sciences* 2004 ; vol 20 (8-9) : 761 – 766. <https://doi.org/10.1051/medsci/2004208-9761>
76. Keyser C., Crubézy E., Ludes B., L'analyse ADN dans l'approche anthropologique des populations du passé. *Med Sci. Paris*, 29 6-7; 2013; 637-641 <https://doi.org/10.1051/medsci/2013296017>
77. Brundin M, Figdor D, Sundgvist G, Sjögren U. DNA binding to hydroxyapatite: a potential mechanism for preservation of microbial DNA. *J Endod* 2013 ; 39 : 211–216. <https://doi.org/10.1016/j.joen.2012.09.013>
78. Zajc, I., & Sampson, J. DNA microsatellites in domesticated dogs: application in paternity disputes. *Pflügers Archiv*, 1996; 431(6), R201-R202.
79. Jobling M. Surnames, Genes and the History of Britain; University of Leicester, department of genetics; 2009. <https://www.le.ac.uk/genetics/maj4/NewWebSurnames041008.html>
80. Wayne R. K. Molecular evolution of the dog family. *Science Direct. Trends in Genetics.* (9); 1993, 218-224. [https://doi.org/10.1016/0168-9525\(93\)90122-X](https://doi.org/10.1016/0168-9525(93)90122-X)
81. Axelsson, E., Ratnakumar, A., Arendt, M. et al. The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature* 495, 360–364; 2013. <https://doi.org/10.1038/nature11837>

82. Arendt, M., Cairns, K., Ballard, J. et al. Diet adaptation in dog reflects spread of prehistoric agriculture. *Heredity* 117, 301–306 ; 2016. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.48>
83. Freedman AH, Gronau I, Schweizer RM, Ortega-Del Vecchyo D, Han E, et al. (2014) Genome sequencing highlights the dynamic early history of dogs. *PLoS Genet* 10: e1004016. [doi:10.1371/journal.pgen.1004016](https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004016)
84. VonHoldt, B., Pollinger, J., Lohmueller, K. et al. Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature* 464, 2010; 898–902. <https://doi.org/10.1038/nature08837>
85. Calboli FCF, Sampson J, Fretwell N, Balding DJ. Population structure and inbreeding from pedigree analysis of purebred dogs. *Genetics* 179, 2008; 593–601. <https://dx.doi.org/10.1534/genetics.107.084954>
86. Vaysse, A., Ratnakumar, A., Derrien, T., Axelsson, E., Rosengren Pielberg, G., Sigurdsson, S., et al. Identification of Genomic Regions Associated with Phenotypic Variation between Dog Breeds using Selection Mapping, *PLoS Genet*; 2011. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002316>
87. Larson G, Bradley DG. How Much Is That in Dog Years? The Advent of Canine Population Genomics. *PLoS Genet* 10 (1), 2014; e1004093. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004093>