

Coat genetic markers of the domestic cat *Felis catus* (Felidae) from southwestern Colombia

Marcadores genéticos del pelaje del gato doméstico *Felis catus* (Felidae) del suroccidente colombiano

Mauricio Peñuela A,^{1*} M.Sc, Enrique Pardo P,² Ph.D, Víctor Hugo García M,³ Ph.D, Heiber Cárdenas H,⁴ M.Sc.

¹Universidad del Valle. Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Cali, Colombia. A.A. 25360.

²Universidad de Córdoba. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Montería, Colombia.

³Universidad del Quindío. Programa de Biología, Armenia, Colombia. ⁴Universidad del Valle. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. Cali, Colombia. A.A. 25360. Correspondence: mauricio.penuela@hotmail.com

Received: April 2015; Accepted: January 2016.

ABSTRACT

Objectives. Establish the genetic profiles of cats from 12 neighboring municipalities in southwestern Colombia, in a town course from Pereira-Popayán. Estimate the degree of diversity, genetic structure, and quantify gene flow. **Materials and methods.** Were inventoried the phenotypic markers present in the pigmentation and structure of the coat of 1482 cats of the municipalities surveyed. Based on these phenotypic frequencies, allele frequencies, heterozygosity, Hardy-Weinberg equilibrium, F statistics and Nei genetic distances were calculated. A comparison was also made between genetic and geographic distance matrices to determine if there was a significant association between the two. **Results.** With the genetic profiles of the populations we estimated the degree of diversity. We found the populations in equilibrium for the S autosomal locus and for the O sex-linked locus. We found a low level genetic structure, and it was determined that there was no significant correlation between the genetic and geographic distance matrices among populations. **Conclusions:** These findings can be explained on the basis of the processes of human displacement for this region, due to the fact that the establishment of feline populations in these municipalities originated during the same historical period. Identical genetic profiles are shared as a result of colonization events, and due to possible continued migration among these populations.

Key Words: Historical migration, pigmentation genes, population genetics, regional scale (*Source: CAB, DeCS*).

RESUMEN

Objetivos. Determinar los perfiles genéticos de los gatos de 12 municipios contiguos del suroccidente colombiano en un trayecto Pereira-Popayán; estimar el grado de diversidad, estructura genética y cuantificar el flujo de genes. **Materiales y métodos.** Se inventariaron los marcadores fenotípicos presentes en la pigmentación y estructura del pelaje de 1482 gatos de los municipios estudiados, con base en estas frecuencias fenotípicas se calcularon frecuencias alélicas, heterocigosidad, equilibrio Hardy-Weinberg, el estadístico F_{ST} y distancias genéticas de Nei. También se realizó una comparación entre matrices de distancia genética y geográfica para determinar si existía asociación significativa entre

las dos. **Resultados.** Con los perfiles genéticos de las poblaciones se estimó el grado de diversidad, se halló en equilibrio Hardy-Weinberg a las poblaciones para el locus autosómico *S* y el locus ligado al sexo *O*. Se encontró bajo nivel de estructura genética y se determinó que no existe correlación significativa entre las matrices de distancia genética y geográfica entre poblaciones. **Conclusiones.** Estos hallazgos se pueden explicar con base en los procesos de desplazamiento humano para esta región, debido a que el establecimiento de poblaciones felinas en estos municipios se originó en el mismo período histórico. Se comparten perfiles genéticos idénticos como resultado, posiblemente, de eventos de colonización y migración continua entre estas poblaciones.

Palabras clave: escala regional, genes de pigmentación, genética de poblaciones, migración histórica. (Fuente: CAB, DeCS).

INTRODUCTION

During the past century genetic coat markers in domestic cats *Felis catus* (Felidae) have become a useful tool to study the genetics of populations, since they have different types of heredity and genic actions such as epistasis and incomplete dominance that enriches the research. Recently, the genetic profiles of numerous American (1-4), European (5-8) and Asian (9) populations have been published. Based on an inventory of the allelic frequencies of the various loci that affect the color, pattern and length of the coat, we have been able to establish a hypothesis of historical migration through the world.

Genetic profiles of cat populations have served to assess the hypothesis of historical migration of colonial populations of cats during transcontinental events. We have studied the possible change in allele frequencies in cat populations among European countries with regard to their transoceanic colonies (2,10,11). In each case a differentiation has been observed between the allelic frequencies in populations of (European) origin and the resulting (colonies).

This study considers a hypothesis of historical migration in a more reduced geographical space in relation to the transoceanic migrations of European countries. Populations were studied from Pereira to Popayán, going through the Valle del Cauca, establishing the allelic frequencies in 12 municipalities and contrasting it with historical human migrations in Colombia. This region, where the study is conducted, is of great national economic development, due to its intense agricultural productivity, the industrial settlement and its large trade flow because of its proximity to the main Pacific port, Buenaventura.

All these factors have turned the biogeographical region of the Cauca River into a melting pot of various Colombian cultures that have probably affected the genetic profiles of cats in migratory events. Finally, the objectives of this investigation were: to identify, through coat genes, the

INTRODUCCIÓN

En el último siglo los marcadores genéticos del pelaje en gatos domésticos *Felis catus* (Felidae) se han convertido en una herramienta útil para el estudio de la genética de poblaciones, puesto que presentan diferentes tipos de herencia y acciones genéticas como epístasis y dominancia incompleta que enriquecen la investigación. Recientemente se han publicado los perfiles genéticos de numerosas poblaciones americanas (1-4), europeas (5-8) y asiáticas (9). A partir del inventario de las frecuencias alélicas de los diferentes loci que afectan la coloración, patrón y la longitud del pelaje se ha logrado establecer hipótesis de migración histórica a través del mundo.

Los perfiles genéticos de las poblaciones de gatos han servido para evaluar la hipótesis de migración histórica de poblaciones coloniales de gatos en eventos transcontinentales. Se ha estudiado el posible cambio de las frecuencias alélicas de las poblaciones de gatos entre países europeos respecto a sus colonias transoceánicas (2,10,11). En cada caso se ha observado una diferenciación entre las frecuencias alélicas en las poblaciones de origen (europeas) y las derivadas (colonias).

En este estudio se plantea una hipótesis de migración histórica en un espacio geográfico más reducido respecto a las migraciones transoceánicas de países europeos. Se estudiaron poblaciones desde Pereira hasta Popayán, atravesando el Valle del Cauca, determinándose las frecuencias alélicas en 12 municipios y contrastándose con migraciones humanas históricas en Colombia. Esta región donde se plantea el estudio es de gran desarrollo económico nacional, debido a su intensa productividad agrícola, al asentamiento industrial y gran flujo de comercio por cercanía al principal puerto del pacífico, Buenaventura.

Todos estos factores han convertido a la región biogeográfica del río Cauca en un cruce entre diferentes culturas colombianas, que probablemente han afectado los perfiles genéticos de gatos en eventos migratorios. Finalmente, los objetivos de

domestic cat populations from 12 southwestern Colombian municipalities, to estimate the genetic structure degree of populations, and to determine if there was a correlation between geographic and genetic distances to contrast these results against historic human migration processes.

MATERIALS AND METHODS

Sampling. A total of 1482 individuals were photographically sampled in 12 southwestern Colombian municipalities, encompassing three states covered by the region studied of the biogeographic valley of the Cauca river (Figure 1). Their genetic profiles were inventoried again, to determine if the cat populations of Cali and Popayán have changed their allelic frequencies throughout the years. Therefore, the number that goes with these cities indicates whether they have been in the first, second or third inventory. From 1482, 1060 were classified by gender; 46.32% were males and 56.67% females.

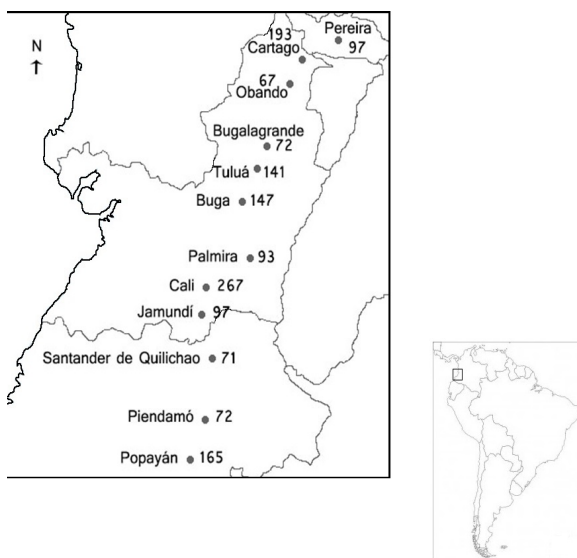


Figure 1. Map of southwestern Colombia depicting the locations of the study and their sample size.

In small municipalities, the sampling consisted of walks around town to enquire at each home, whether they had feline pets. For large cities the sampling was done by dividing the city into grids and the sampling sites were chosen at random. In households where the answer was affirmative, a request was made to photograph the animals and proceed to the collection of metadata such as sex, age (in months) and whether they were sterilized. In some municipalities visits were made to shelters or foundations sheltering abandoned pets. The corresponding photographic sampling was conducted. However, for these

esta investigación fueron: caracterizar, mediante genes del pelaje, poblaciones de gatos domésticos de 12 municipios del suroccidente colombiano, estimar el grado de estructura de las poblaciones, y determinar si existe una correlación entre las distancias geográficas y genéticas para contrastar los resultados frente a los procesos históricos de migración humana.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo. Se muestrearon fotográficamente un total de 1482 individuos en 12 municipios del suroccidente colombiano, abarcando tres departamentos que cubren la región de estudio del valle biogeográfico del río Cauca (Figura 1). Para determinar si las poblaciones de gatos de Cali y Popayán han cambiado sus frecuencias alélicas a través de los años, se inventariaron de nuevo sus perfiles genéticos. Por lo tanto, el número que acompaña a estas ciudades indica si ha sido el primer, segundo o tercer inventario. De los 1482 se sexaron 1060; 46.32% fueron machos y el 56.67% hembras.

En los municipios pequeños el muestreo se realizó recorriendo todo el casco urbano y preguntando en cada vivienda por la pertenencia de mascotas felinas. Para las ciudades grandes el muestreo se realizó dividiendo la ciudad en cuadrículas y los sitios de muestreo se escogieron aleatoriamente. En los hogares donde la respuesta fue afirmativa se solicitó el permiso de fotografiar a los animales y proceder a la recolección de metadatos como sexo, edad (meses) y si se encontraban esterilizados. En algunos municipios se realizaron visitas a albergues o fundaciones refugio de individuos abandonados. Se realizó el muestreo fotográfico correspondiente; sin embargo, para estos casos no se pudieron recolectar metadatos por la inexistencia de la información.

Identificación de los marcadores fenotípicos.

La nomenclatura genética utilizada sigue la propuesta por el Committee on Standardized Genetic Nomenclature for Cats (12) a excepción del mapeo de las posiciones cromosómicas que configuran los patrones Tabby para el cual se sigue a Eizirik et al 2010(13). Los genes utilizados para el inventario genético de las poblaciones se indican en la tabla 1.

Investigaciones en la última década han logrado identificar las posiciones cromosómicas de gran parte de los genes estudiados (14-22), por lo que se ha transformado el trabajo fenotípico clásico en un inventario detallado de genes, donde los cromosomas se convierten en las unidades muestrales; en este artículo se elabora un idiograma

cases no metadata could be collected due to the lack of said data.

Identifying phenotypic markers. The genetic nomenclature used follows the Committee on Standardized Genetic Nomenclature for Cats (12) proposal, except for the chromosomal positions that make up the Tabby patterns, for which we followed Eizirik et al (13). The genes used for the genetic inventory of populations are listed in (Table 1).

Research in the last decade has been able to identify the chromosomal positions of a great portion of the genes studied (14-22), reason why the classical phenotypic work has been transformed into a detailed inventory of genes, where chromosomes are converted into sampling units; in this article we develop a chromosomal ideogram of these genetic markers based on published information (Figure 2).

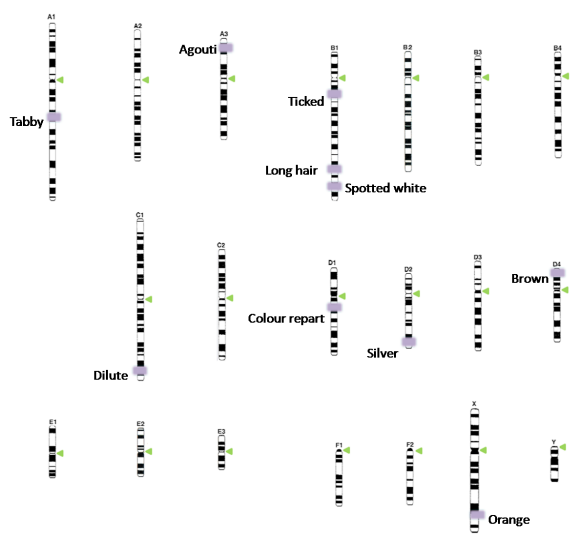


Figure 2. Karyotype of the domestic cat *Felis catus*, the chromosomal positions of the alleles were arranged based on the previously published information.

Data analysis. The calculation of the Hardy-Weinberg equilibrium was conducted on the *O* and *S* loci, on which it is possible to distinguish the heterozygous; in estimating *O*. Only individuals were used on which it was possible to identify their gender. Goodness of fit tests Chi-square (X^2) was used for both *O* and *S*. The calculation of allele frequencies was conducted for loci with complete dominance assuming the Hardy-Weinberg equilibrium. For the sex-linked locus the expected values of male and Orange female were calculated with respect to the total number of males and females sampled.

Table 1. Description of the loci studied, modified from Ruíz-García (14).

Locus	Alleles	Characteristics
<i>O</i> (sex-linked gene)	<i>o</i>	Wild; no orange pigmentation
	<i>O</i>	Mutant; orange pigmentation; epistatic to stop the <i>A</i> locus, <i>heterozygous female</i> can be identified
<i>A</i> (autosomal gene)	<i>A</i>	Wild; Agouti color
	<i>a</i>	Mutant; Non-agouti color; single color; black; epistatic to observe the <i>Ta</i> and <i>Ti</i> loci
<i>Ti</i> (autosomal gene)	<i>Ti(+)</i>	Wild; normal color
	<i>Ti(A)</i>	Mutant; Abyssinian tabby; incomplete dominant; this allele is rare, the heterozygous can be seen, epistatic to observe the <i>Ta</i>
<i>Ta</i> (autosomal gene)	<i>Ta(+)</i>	Wild; tabby or mackerel tabby; dominant
	<i>Ta(b)</i>	Mutant; classic or blotched tabby; recessive
<i>D</i> (autosomal gene)	<i>D</i>	Wild; dense color
	<i>d</i>	Mutant; diluted color; recessive
<i>S</i> (autosomal gene)	<i>s</i>	Wild; without white spots
	<i>S</i>	Mutant; white spotted; incomplete dominant, the heterozygous can be seen
<i>I</i> (autosomal gene)	<i>i</i>	Wild; normal color
	<i>I</i>	Mutant; basal part of the hair depigmented, bleaching of the pheomelanin, silvery appearance
<i>W</i> (autosomal gene)	<i>w</i>	Wild; normal color
	<i>W</i>	Mutant; white; epistatic for all other colors
<i>L</i> (autosomal gene)	<i>L</i>	Wild; short hair
	<i>l</i>	Mutant; long hair; recessive
<i>C</i> (autosomal gene)	<i>C</i>	Wild; full color
	<i>c^s</i>	Mutant; Siamese color (semi-albinism), pigmentation in snout, ears, legs, tail and testicles
<i>M</i> (autosomal gene)	<i>m</i>	Wild; normal tail
	<i>M</i>	Mutant; Manx, heterozygous (short tail or no tail); homozygous (MM) is lethal
<i>B</i> (autosomal gene)	<i>B</i>	Wild; black eumelanin
	<i>b</i>	Mutant; chocolate colored eumelanin

cromosómico de estos marcadores genéticos con base en la información publicada (Figura 2).

Análisis de datos. El cálculo del equilibrio Hardy-Weinberg se realizó en los loci *O* y *S* en los cuales es posible distinguir los heterocigotos; en la estimación de *O* sólo fueron utilizados los individuos en los cuales fue posible la identificación de sexo; tanto para *O* y *S* se utilizaron las pruebas de bondad de ajuste Chi cuadrado (X^2). Para los loci con dominancia completa las frecuencias alélicas se estimaron asumiendo equilibrio Hardy-Weinberg. Para el locus ligado al sexo los valores esperados de machos y de hembras Orange se calcularon respecto al total de machos y hembras muestreados. La heterocigosidad esperada fue calculada como $(1-\sum p_i^2)$ ó $(2pq)$ y la desviación estándar de las frecuencias alélicas como $(\sqrt{pq/2n})$. Se calculó el índice de diferenciación F_{ST} de Wright a partir de los genes *O*, *a*, *Ta(b)*, *d*, *S*, *I*, *W*, *l* y *c^s* (Tabla 2). Las matrices obtenidas fueron computadas en el programa Mega6 (23) para generar dendrogramas a partir del algoritmo Neighbor joining.

The expected heterozygosity was calculated as $(1-\sum p_i^2)$ or $(2pq)$ and the standard deviation of the allelic frequencies as $(\sqrt{pq/2n})$. We calculated the Wright index of F_{ST} differentiation from the *O*, *a*, *Ta(b)*, *d*, *S*, *I*, *W*, *I* and *c^s* genes (Table 2). The matrices obtained were computed in the Mega6 program (23) to generate dendrograms from Neighbor Joining algorithm. Dendrograms were also used to compare the study populations with Colombian populations previously inventoried, such as: Bogotá, Bucaramanga, Capurganá, Duitama, Ibagué, Pasto, Leticia, Leticia-Tabatinga and the previous samples from Cali and Popayán (Table 3). This table has the allelic frequencies and standard deviations of 11 morphological genes that affect the coat traits of *F. catus*, previously published in Colombia and the source data is listed in parenthesis. To test the hypothesis that the genetic distances of populations are correlated with geographic distances, the Mantel test was performed with 999 repetitions in the Gen ALEx program (24), using the F_{ST} matrices and Nei genetic distances (D) versus the geographical distance matrix calculated from the latitude and longitude of each municipality.

RESULTS

Table 2 shows the average allele frequencies of the loci studied with their standard deviations. The highest *O* allelic frequencies oscillated between 0.2979 and 0.1573; the allele *a* between 0.8358 and 0.6922. The *Ti(A)* allele was only detected in a heterozygous individual from Popayán-2 (0.0157). The *Ta(b)* allele was not found in any individual of Bugalagrande. The *d* allele showed a

También se utilizaron dendrogramas para comparar las poblaciones de estudio con las poblaciones colombianas previamente inventariadas, tales como: Bogotá, Bucaramanga, Capurganá, Duitama, Ibagué, Pasto, Leticia, Leticia-Tabatinga y los anteriores muestreos de Cali y Popayán (Tabla 3). En esta tabla se indican las frecuencias alélicas y desviaciones estándar de 11 genes morfológicos que afectan las características del pelaje de *F. catus* publicadas previamente en Colombia y entre paréntesis se señala la fuente de estos datos. Para probar la hipótesis de que las distancias genéticas de las poblaciones se encuentran correlacionadas con las distancias geográficas, se realizó la prueba de Mantel con 999 repeticiones en el programa GenALEx (24), utilizando las matrices del F_{ST} y las distancias genéticas (D) de Nei versus la matriz de distancia geográfica calculada a partir de la latitud y longitud de cada uno de los municipios.

RESULTADOS

La tabla 2 muestra las frecuencias alélicas promedio de los loci estudiados con sus desviaciones estándar. Las frecuencias alélicas de *O* oscilaron entre 0.2979 y 0.1573; las del alelo *a* entre 0.8358 y 0.6922. El alelo *Ti(A)* sólo se detectó en un individuo heterocigoto de Popayán-2 (0.0157). El alelo *Ta(b)* no se registró en ningún individuo de Bugalagrande. El alelo *d* mostró un rango de frecuencias entre 0.5145 y 0.3753 y el alelo *S* entre 0.4225 y 0.2549. El alelo *I* mostró frecuencias muy bajas entre 0.0465 y 0.0109. También el alelo *W* tuvo frecuencias bajas entre 0.0282 y 0.0075. El alelo *I* mostró frecuencias entre 0.5863 y 0.3462; El alelo *c^s* entre 0.4596 y

Table 2. Allelic frequencies and standard deviations of 12 morphological genes that affect coat characteristics of the *F. catus* in 12 municipalities in southwestern Colombia.

City	N	O	a	Ti (A)	Ta (b)	d	S	I	W	I	cs	M	b
Pereira	97	0.2296 ±0.0328	0.7864 ±0.0332	0.0000 ±0.0000	0.1690 ±0.0448	0.4890 ±0.0369	0.4511 ±0.0367	0.0109 ±0.0077	0.0156 ±0.0089	0.4762 ±0.0359	0.3403 ±0.0344	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000
Cartago	193	0.2400 ±0.0284	0.7926 ±0.0230	0.0000 ±0.0000	0.2000 ±0.0327	0.5133 ±0.0259	0.2957 ±0.0237	0.0300 ±0.0088	0.0183 ±0.0068	0.4665 ±0.0254	0.2832 ±0.0233	0.0026 ±0.0027	0.0000 ±0.0000
Obando	67	0.2857 ±0.0466	0.7825 ±0.0417	0.0000 ±0.0000	0.2000 ±0.0566	0.4961 ±0.0439	0.3788 ±0.0422	0.0230 ±0.0130	0.0075 ±0.0074	0.5183 ±0.0432	0.3015 ±0.0399	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000
Bugalagrande	72	0.2903 ±0.0414	0.7303 ±0.0468	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	0.4201 ±0.0423	0.3841 ±0.0414	0.0458 ±0.0181	0.0211 ±0.0120	0.4893 ±0.0419	0.3993 ±0.0417	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000
Tuluá	141	0.1834 ±0.0257	0.7268 ±0.0306	0.0000 ±0.0000	0.1873 ±0.0365	0.4506 ±0.0305	0.3787 ±0.0294	0.0344 ±0.0112	0.0107 ±0.0061	0.5335 ±0.0301	0.3711 ±0.0291	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000
Buga	147	0.1573 ±0.0235	0.7488 ±0.0296	0.0000 ±0.0000	0.3194 ±0.0471	0.3753 ±0.0287	0.4225 ±0.0293	0.0179 ±0.0079	0.0172 ±0.0076	0.4730 ±0.0295	0.4596 ±0.0296	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000
Palmira	93	0.2476 ±0.0373	0.8358 ±0.0307	0.0000 ±0.0000	0.2626 ±0.0578	0.4129 ±0.0371	0.3820 ±0.0364	0.0465 ±0.0159	0.0217 ±0.0107	0.5547 ±0.0368	0.2596 ±0.0329	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000
Cali-3	267	0.1574 ±0.0322	0.7580 ±0.0201	0.0000 ±0.0000	0.2582 ±0.0282	0.3765 ±0.0212	0.3416 ±0.0207	0.0134 ±0.0050	0.0094 ±0.0042	0.3462 ±0.0206	0.2826 ±0.0196	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000
Jamundí	97	0.2117 ±0.0308	0.7765 ±0.0357	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	0.4423 ±0.0366	0.3298 ±0.0343	0.0161 ±0.0092	0.0156 ±0.0089	0.5863 ±0.0355	0.3719 ±0.0352	0.0052 ±0.0056	0.0000 ±0.0000
Santander de Quilichao	71	0.2062 ±0.0355	0.6922 ±0.0471	0.0000 ±0.0000	0.2390 ±0.0510	0.5145 ±0.0429	0.3382 ±0.0406	0.0451 ±0.0178	0.0214 ±0.0121	0.5439 ±0.0418	0.3638 ±0.0413	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000
Piendamó	72	0.2235 ±0.0401	0.7071 ±0.0464	0.0000 ±0.0000	0.1741 ±0.0467	0.4405 ±0.0429	0.3529 ±0.0410	0.0150 ±0.0105	0.0282 ±0.0138	0.5270 ±0.0416	0.3430 ±0.0407	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000
Popayán-2	165	0.2979 ±0.0285	0.7783 ±0.0288	0.0157 ±0.0110	0.3360 ±0.0424	0.4082 ±0.0284	0.2549 ±0.0249	0.0305 ±0.0099	0.0402 ±0.0108	0.4553 ±0.0275	0.3616 ±0.0275	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000
Total Metapopulation	1482	0.2247 ±0.0093	0.7647 ±0.0090	0.0017 ±0.0012	0.2345 ±0.0124	0.4389 ±0.0093	0.3509 ±0.0089	0.0254 ±0.0030	0.0184 ±0.0025	0.4797 ±0.0092	0.3435 ±0.0089	0.0007 ±0.0005	0.0000 ±0.0000

Table 3. Allelic frequencies and standard deviations of 11 morphological genes that affect coat characteristics of the *F. catus*, previously published for Colombia.

City	N	O	a	Ti (A)	Ta (b)	d	S	I	W	l	cs	M	Source
Bogotá	1105	0.1860 ±0.0110	0.8580 ±0.0080	0.0000 ±0.0000	0.1820 ±0.0240	0.3460 ±0.0150	0.2090 ±0.0090	0.0049 ±0.0015	0.0091 ±0.0021	0.3380 ±0.0150	0.2350 ±0.0150	0.0000 ±0.0000	(11)
Bucaramanga	261	0.1330 ±0.0190	0.8710 ±0.0170	0.0000 ±0.0000	0.1090 ±0.0550	0.3160 ±0.0310	0.2360 ±0.0210	0.0104 ±0.0046	0.0021 ±0.0021	0.2880 ±0.0310	0.2770 ±0.0290	0.0000 ±0.0000	(11)
Cali-1	280	0.1930 ±0.0220	0.8390 ±0.0180	0.0000 ±0.0000	0.1800 ±0.050	0.4710 ±0.0270	0.3190 ±0.0230	0.0000 ±0.0000	0.0054 ±0.0031	0.3300 ±0.0290	0.2690 ±0.0290	0.0000 ±0.0000	(11)
Cali-2	263	0.2481 ±0.0251	0.7449 ±0.0241	0.0039 ±0.0038	0.2329 ±0.0263	0.3273 ±0.0209	0.3469 ±0.0215	0.0463 ±0.0093	0.0153 ±0.0053	0.4834 ±0.0218	0.4383 ±0.0218	0.0000 ±0.0000	(4)
Duitama	57	0.3590 ±0.0610	0.8550 ±0.040	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	0.3530 ±0.0620	0.3250 ±0.0490	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	0.6520 ±0.0520	0.1310 ±0.0650	0.0000 ±0.0000	(11)
Capurganá	28	0.1964 ±0.0530	0.7071 ±0.0608	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	0.1785 ±0.0511	0.0936 ±0.0389	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	(3)
Ibagué	147	0.2460 ±0.0310	0.8230 ±0.0260	0.0000 ±0.0000	0.1140 ±0.0570	0.3730 ±0.0390	0.2290 ±0.0260	0.0069 ±0.0049	0.0034 ±0.0034	0.3220 ±0.0400	0.1170 ±0.0410	0.0000 ±0.0000	(11)
Leticia	125	0.1840 ±0.0790	0.6120 ±0.0990	0.0000 ±0.0000	0.2670 ±0.1290	0.0000 ±0.0000	0.1420 ±0.0590	0.0004 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	0.0000 ±0.0000	(11)
Leticia-Tabatinga	423	0.1590 ±0.0340	0.6280 ±0.0210	0.0120 ±0.0440	0.3250 ±0.0290	0.1230 ±0.0250	0.2980 ±0.0330	0.0120 ±0.0360	0.0030 ±0.0340	0.0000 ±0.0000	0.2390 ±0.0240	-	(2)
Pasto	214	0.1990 ±0.0250	0.8160 ±0.0210	0.0000 ±0.0000	0.0990 ±0.0500	0.3690 ±0.0320	0.2930 ±0.0250	0.0073 ±0.0042	0.0000 ±0.0000	0.4110 ±0.0320	0.1670 ±0.0340	0.0000 ±0.0000	(11)
Popayán-1	204	0.1400 ±0.0220	0.8570 ±0.0180	0.0000 ±0.0000	0.2670 ±0.0580	0.4880 ±0.0310	0.2800 ±0.0250	0.0000 ±0.0000	0.0076 ±0.0044	0.0000 ±0.0000	0.1730 ±0.0350	0.0000 ±0.0000	(11)

range of frequencies between 0.5145 and 0.3753, and the *S* allele between 0.4225 and 0.2549. The *I* allele showed lowest frequencies between 0.0465 and 0.0109. In addition, the *W* allele had low frequencies between 0.0282 and 0.0075. The *l* allele showed frequencies between 0.5863 and 0.3462; the *c^s* allele between 0.45969 and 0.2596. The *M* allele was only observed in a heterozygous individual from Cartago (0.0026) and other from Jamundí (0.0052). Finally, the *b* allele was not found, the *B* allele was fixed in all populations. Overall, the highest expected heterozygosities were found in loci *l* (0.4992), *d* (0.4925) and *S* (0.4555) while lowest ones were found in *M* (0.0013), *Ti(A)* (0.0033) and *W* (0.0361).

In each locality and in a mixed group, the Hardy-Weinberg equilibrium was estimated for the loci *S* and *O*. All assed populations did not show deviations from the Hardy-Weinberg equilibrium (Tables 4 and 5). However, to the *O* locus, the population mixed showed significant deviations from equilibrium (Table 5). This sample shows a homozygous excess and heterozygous deficiency, phenomenon known as the Whalund effect. This effect refers to the heterozygosity reduction in the total population caused by the structure of the populations. To know, whether two or more subpopulations have different allelic frequencies then the total heterozygosity it's reduced, although subpopulations remain in the Hardy-Weinberg equilibrium.

The values obtained in the F_{ST} matrices and the Nei genetic distances (*D*) showed no significant correlation with the geographical distance matrix obtained from latitude and longitude data, Mantel test with 999 repetitions, F_{ST} ($r^2 = 0.03$, $p = 0.08$) and (*D*) of Nei ($r^2 = 0.00$, $p = 0.380$).

0.2596. El alelo *M* sólo se observó en un individuo heterocigoto de Cartago (0.0026) y de Jamundí (0.0052). Finalmente, no se registró el alelo *b*, se ha fijado el alelo *B* en todas las poblaciones. En total las heterocigosidades esperadas más altas se encontraron en los loci *l* (0.4992), *d* (0.4925) y *S* (0.4555) mientras que las más bajas se registraron en *M* (0.0013), *Ti(A)* (0.0033) y *W* (0.0361).

En cada localidad y considerándolas en conjunto, se estimó el equilibrio Hardy-Weinberg de los loci *S* y *O*. Todas las poblaciones evaluadas no mostraron desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg (Tablas 4 y 5). Sin embargo, para el locus *O*, la población en conjunto mostró desviaciones significativas del equilibrio (Tabla 5). Ésta muestra exceso homocigotos y deficiencia de heterocigotos, fenómeno conocido como efecto Whalund. Este efecto se refiere a la reducción de heterocigosidad en la población total causado por la estructura de las subpoblaciones. A saber, si dos o más subpoblaciones tienen diferentes frecuencias alélicas entonces la heterocigosidad total se reduce, aunque las subpoblaciones estén en Equilibrio de Hardy-Weinberg.

Los valores obtenidos en las matrices F_{ST} y las distancias genéticas (*D*) de Nei no presentaron correlación significativa con la matriz de distancia geográfica obtenida a partir de datos de latitud y longitud, prueba de Mantel con 999 repeticiones, F_{ST} ($r^2 = 0.03$, $p = 0.08$) y (*D*) de Nei ($r^2 = 0.00$, $p = 0.380$).

El dendrograma generado por el algoritmo Neighbor joining con base en los valores de F_{ST} de las poblaciones inventariadas (Figura 3a), muestra una agrupación entre las ciudades

Table 4. Chi-square to test the Hardy-Weinberg equilibrium hypothesis (Eq. H-W) in the *S* locus of *F. catus* in 12 municipalities in southwestern Colombia, n corresponds to the number of individuals surveyed for locus in each population. * $\chi^2_{\text{tabulated}} (2; 0.05) = 5.991$.

Municipality	n	Observed			Expected			$\chi^2_{\text{tabulated}}^*$	p	Eq. H-W
		SS	Ss	ss	SS	Ss	ss			
Pereira	92	19	45	28	18.72	45.56	27.72	0.01	0.99	yes
Cartago	186	15	80	91	16.26	77.47	92.26	0.20	0.91	yes
Obando	66	9	32	25	9.47	31.06	25.47	0.06	0.97	yes
Bugalagrande	69	10	33	26	10.18	32.64	26.18	0.01	1.00	yes
Tuluá	136	18	67	51	19.50	64.00	52.50	0.30	0.86	yes
Buga	142	24	72	46	25.35	69.30	47.35	0.22	0.90	yes
Palmira	89	10	48	31	12.99	42.02	33.99	1.80	0.41	yes
Cali	262	26	127	109	30.57	117.85	113.57	1.58	0.45	yes
Jamundí	94	7	48	39	10.22	41.55	42.22	2.26	0.32	yes
Santander de Quilichao	68	7	32	29	7.78	30.44	29.78	0.18	0.91	yes
Piendamó	68	8	32	28	8.47	31.06	28.47	0.06	0.97	yes
Popayán	153	12	54	87	9.94	58.12	84.94	0.77	0.68	yes
Total Metapopulation	1425	165	670	590	175.44	649.12	600.44	1.47	0.48	yes

Table 5. Chi-square to test the Hardy-Weinberg equilibrium hypothesis in the *O* locus of *F. catus* in 12 municipalities in southwestern Colombia, n corresponds to the number of individuals sampled. * $\chi^2_{\text{tabulated}} (4; 0.05) = 9.488$.

City	n	n♂	Males observed		n♀	Females observed		
			OY	oY		OO	Oo	oo
Pereira	82	29	7	22	53	3	18	32
Cartago	113	51	10	41	62	5	22	35
Obando	47	24	4	20	23	4	8	11
Bugalagrande	60	27	7	20	33	4	12	17
Tuluá	113	57	13	44	56	1	16	39
Buga	120	62	9	53	58	4	11	43
Palmira	67	29	7	22	38	2	15	21
Cali	64	20	2	18	44	4	7	33
Jamundí	88	39	10	29	49	3	13	33
Santander de Quilichao	65	33	11	22	32	2	5	25
Piendamó	54	23	10	13	31	1	7	23
Popayán	129	70	25	45	59	6	19	34
Total Metapopulacion	1002	464	115	349	538	39	153	346
	Males expected		Females expected			$\chi^2_{\text{tabulated}}^*$	p	Eq H-W
	OY	oY	OO	Oo	oo			
Pereira	6.66	22.34	2.79	18.75	31.45	0.08	1.00	yes
Cartago	12.24	38.76	3.57	22.62	35.81	1.07	0.90	yes
Obando	6.86	17.14	1.88	9.39	11.73	3.86	0.42	yes
Bugalagrande	7.84	19.16	2.78	13.60	16.62	0.73	0.95	yes
Tuluá	10.46	46.54	1.88	16.78	37.34	1.54	0.82	yes
Buga	9.75	52.25	1.44	15.38	41.19	3.54	0.47	yes
Palmira	7.18	21.82	2.33	14.16	21.51	0.12	1.00	yes
Cali	3.15	16.85	1.09	11.67	31.24	9.48	0.03	no
Jamundí	8.26	30.74	2.20	16.35	30.45	1.69	0.79	yes
Santander de Quilichao	6.80	26.20	1.36	10.48	20.16	9.54	0.05	yes
Piendamó	5.14	17.86	1.55	10.76	18.69	7.31	0.12	yes
Popayán	20.85	49.15	5.23	24.68	29.09	3.58	0.47	yes
Total Metapopulation	104.25	359.75	27.16	187.44	323.41	14.16	0.01	yes

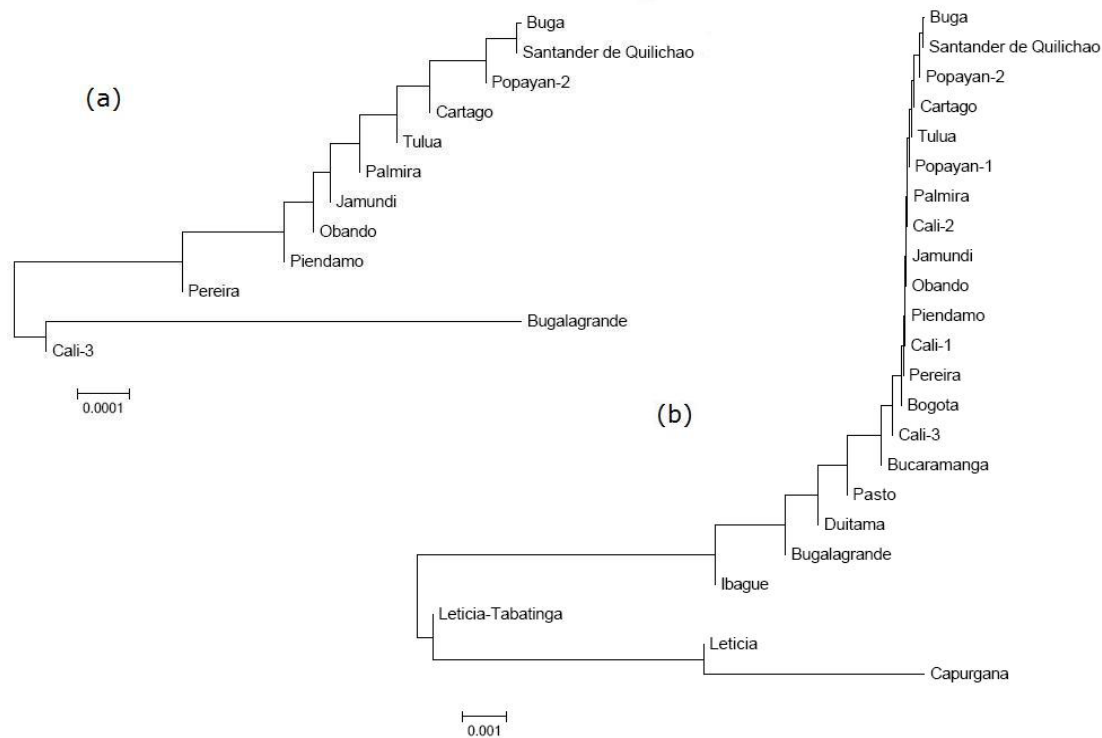


Figure 3. Dendrograms generated by the Neighbor joining algorithm on the basis of the values of F_{ST} for nine genes of *F. catus*, (a) in 12 municipalities in southwestern Colombia and (b) among populations of this study and Colombian populations previously inventoried.

The dendrogram generated by the Neighbor joining algorithm, based on the F_{ST} values of the inventoried populations (Figure 3a), shows a grouping among the cities of Buga, Palmira, Obando, Pereira, Santander de Quilichao and Popayán-2. Out of this grouping, but close to it, we find Tuluá, which in turn is part of Cartago, the latter of Piendamó and Bugalagrande. Cali-3 exhibits the highest degree of differentiation placing itself on a distant branch outside the grouping, and Jamundí accompanies it in its separation, but does not form a solid grouping with Cali-3.

The dendrogram generated with the same algorithm, but which compares the populations under study with other Colombian populations (Figure 3b), shows a solid grouping among the populations studied, including the previous genetic profiles of Cali-1, Cali-2 and Popayán-1. The other Colombian populations that do not belong to the biogeographical valley of the Cauca River shifted even further away from this grouping. And Leticia and Leticia-Tabatinga finally appear along with Capurganá with very different genetic profiles.

de Buga, Palmira, Obando, Pereira, Santander de Quilichao y Popayán-2. Por fuera de esta agrupación pero cercana a ella se encuentra Tuluá, la cual se desprende de Cartago, ésta última de Piendamó y Bugalagrande. Cali-3 presenta el mayor grado de diferenciación ubicándose en una rama distante por fuera de la agrupación y Jamundí la acompaña en su separación pero no forma agrupación sólida con Cali-3.

El dendrograma generado con el mismo algoritmo pero que compara las poblaciones de estudio con otras poblaciones colombianas (Figura 3b), evidencia una agrupación sólida entre las poblaciones estudiadas, incluyendo los perfiles genéticos previos de Cali-1, Cali-2 y Popayán-1. Las demás poblaciones colombianas que no pertenecen al valle biogeográfico del río Cauca se alejaron cada vez más de esta agrupación y por último aparece Leticia-Tabatinga y Leticia junto a Capurganá con perfiles genéticos muy diferentes.

DISCUSIÓN

Se debe tener cuidado con estos registros dado que se obtuvieron bajo condiciones domésticas y probablemente difieran de las condiciones naturales

DISCUSSION

Care must be taken with these records since they were obtained under domestic conditions and are likely to differ from natural conditions or those lacking domestic care. However, the limited control by human beings over the choice of partners and the generation of litters with simultaneous fatherhoods, dramatically increase the genetic flow within populations, inbreeding reduces and increases panmixia.

The allelic frequencies of the twelve loci studied were very similar among the 12 populations (Table 2). The inventory of the highest allelic frequencies in dominant genes of low-penetrance such as: *Ti(A)*, *W*, *M* in historically older populations, could genetically turn them into candidates as source populations of others. The elevated variation of the allelic frequencies present in the *Ta(b)* locus singles it as a useful locus in the differentiation between populations, followed by the *O*, *d* and *I* loci. The *Ta(b)* locus has been previously catalogued as one of the most heterogeneous markers, since its frequencies have helped differentiate populations of British origin from those of Iberian origin (10).

In this study we report the absence of the *b* allele in all populations evaluated, reason why the *B* allele is fixed in. Frequencies for *b* are reported in (4), in the subsampling done in southern Cali. However, this datum was an incorrect identification of an individual (A. Peña *Com. Pers.*). Therefore, no study has reported the presence of this allele in Colombian populations.

Like Peña et al (4), a decrease was found in the allelic frequencies of *a* and *d* for the population of Cali with respect to the first sampling performed by Ruíz-García y Álvarez (2). Both *Tb(a)* and *I* increased their allelic frequencies, agreeing with what was reported by Peña et al (4). The relevant differences between this study and Peña et al (4) are found in the values of *O* (0.1574 versus 0.2481), *I* (0.3462 versus 0.5165) and *c^s* (0.2826 versus 0.4383). The allelic frequencies reported here for Cali-3 are more similar to those reported for Cali-1 according to Ruíz-García and Álvarez (2). Peña et al (4) justifies that the increase in these frequencies in Cali-2 can be attributed to the human selection of more attractive features (orange cats, with long hair or Siamese cats). We agree with this hypothesis, since the differences between the frequencies of these loci in Cali-2 and Cali-3 are surely due to the sampling design, since for Cali-2 we only sampled individuals in their homes, while for Cali-3 we sampled individuals in homes and shelters for abandoned animals. In contrast to Cali-2 Peña et al (4), the

o sin cuidado doméstico. Sin embargo, el poco control de los seres humanos sobre la elección de pareja en gatos y la generación de camadas con paternidades simultáneas, incrementan notablemente el flujo genético dentro de las poblaciones, reduce la endogamia e incrementa la panmixia.

Las frecuencias alélicas de los doce loci estudiados fueron muy similares entre las 12 poblaciones (Tabla 2). El inventario de las frecuencias alélicas más altas en genes dominantes de poca penetrancia como: *Ti(A)*, *W*, *M* en poblaciones históricamente más antiguas, las podría candidatar genéticamente como poblaciones fuente de las otras. La elevada variación de las frecuencias alélicas presente en el locus *Ta(b)* lo señala como un locus útil en la diferenciación entre poblaciones, seguido por los loci *O*, *d* y *I*. El locus *Ta(b)* ha sido catalogado previamente como uno de los marcadores más heterogéneos, pues sus frecuencias han ayudado a diferenciar poblaciones de origen Británico de otras de origen Ibérico (10).

En este estudio se reporta la ausencia del alelo *b* en todas las poblaciones evaluadas, por lo que se encuentra fijado el alelo *B*. En Peña et al (4) se reportan frecuencias para *b* en el submuestreo realizado en el sur de Cali, sin embargo, este dato correspondió a una identificación incorrecta de un individuo (A. Peña *Com. Pers.*), por consiguiente, hasta ahora, ningún estudio ha reportado la presencia de este alelo en poblaciones colombianas.

Al igual que Peña et al (4) se encontró una disminución de las frecuencias alélicas de *a* y *d* para la población de Cali respecto al primer muestreo realizado por Ruíz-García y Álvarez (2). Tanto *Tb(a)* como *I* incrementaron sus frecuencias alélicas, concordando con lo reportado por Peña et al (4). Las diferencias relevantes entre este estudio y Peña et al (4) se encuentran en los valores de *O* (0.1574 vs 0.2481), *I* (0.3462 vs 0.5165) y *c^s* (0.2826 vs 0.4383). Las frecuencias alélicas reportadas aquí para Cali-3 son más similares a las reportadas para Cali-1 según Ruíz-García y Álvarez (2). Peña et al (4) justifican que el incremento de estas frecuencias en Cali-2 puede atribuirse a la selección humana de características más atractivas (gatos color naranja, con pelo largo o siameses), siendo una hipótesis con la que concordamos, puesto que las diferencias entre las frecuencias de estos loci en Cali-2 y Cali-3 se deben seguramente al diseño de muestreo, pues para Cali-2 solo se muestrearon individuos en sus hogares, mientras que en Cali-3 se muestrearon individuos en hogares y en albergues para animales abandonados. En contraste de Cali-2 Peña et al (4), en este trabajo, no se reporta frecuencia del alelo *Ti(A)* en Cali-3, debido a que sólo se inventarió un individuo en estado heterocigoto;

allele frequency for $Ti(A)$ in Cali-3 is not reported here. It is not surprising, since only an individual in heterozygous state was inventoried, with a very low allele frequency (0.0039), and also the individual heterozygous reported in this study in Popayán-2 (0.0157). These results are consistent with our hypothesis that the inventory of the allelic frequencies in low-penetrance dominant genes such as: $Ti(A)$, W , M in historically older populations, could genetically turn them into candidates as source populations of others.

It has been widely discussed that the presence of the $Ti(A)$ allele in the continent, is due to the fact that there were trade routes between the ports of America in the Pacific and Asia, since the $Ti(A)$ allele has the highest frequencies in southeast Asia (Southern coast of China, 0.20; Calcutta 0.37, Bombay 0.15, Colombo 0.30) (10,11). This would explain the presence of the allele in the population of Popayán, city that was one of the administrative centers of the Spanish Reign, and is also near the Pacific Ocean.

In the populations studied, we validated the existence of the Hardy-Weinberg equilibrium for the S locus and for O the locus using the method described by Christensen (25). (Tables 4 and 5), reason why we confirmed the stability of the allelic frequencies of these loci in the populations studied. Populations with demographic conditions with elevated effective numbers have proven to be highly stable over time (11).

The metapopulation (all mixed populations) exhibited no equilibrium in the O locus. Even though an autosomal locus such as S exhibits population balance, the calculation of the balance of the genes linked to sex is more sensitive due to the greater number of categories used by Chi-square. For the O locus, the mixed population did not behave as a panmictic unit, evidencing Wahlund effect, heterozygous deficit or homozygous excess, indicating any degree of structure or population subdivision. The subjacent causes of this subdivision in the population could be geographic barriers at the gene flow followed by genetic drift in the subpopulations.

In comparison to other populations of this study, Cali-3 obtained the highest values of F_{ST} differentiation. This difference could be caused by permanent human migration, since this city is the current economic and political center of the region. According to the Mantel tests conducted on Wright's F_{ST} matrix and on Nei's genetic identity (D), none of these correlates with the geographical distance matrix calculated from latitude and longitude. This shows that current populations are not genetically similar among

siendo la frecuencia alélica muy baja (0.0039), al igual que el individuo heterocigoto reportado en este estudio en Popayan-2 (0.0157), resultados que concuerdan con nuestra hipótesis de que el inventario de las frecuencias alélicas en genes dominantes de poca penetrancia como: $Ti(A)$, W , M en poblaciones históricamente más antiguas, pueden candidatizarlas genéticamente como poblaciones fundadoras de las otras.

Se ha discutido en varias ocasiones que la presencia del alelo $Ti(A)$ en el continente, es debido a que existieron rutas comerciales entre los puertos de América en el Pacífico y Asia, puesto que el alelo $Ti(A)$ tiene las frecuencias más altas en el sureste asiático (Costa del sur de China, 0.20; Calcuta 0.37, Bombay 0.15, Colombo 0.30) (10,11). Lo que explicaría la presencia de este alelo en la población de Popayán, ciudad que fue uno de los centros administrativos del Reinado de España y que además, se encuentra cercana al océano Pacífico.

En las poblaciones estudiadas, se validó la existencia de equilibrio Hardy-Weinberg para los loci S y O usando los métodos descritos por Christensen (25) (Tablas 4 y 5), por lo que se confirma la estabilidad de las frecuencias alélicas de estos loci en las poblaciones estudiadas. Poblaciones en condiciones demográficas con elevados números efectivos han demostrado ser fuertemente estables a través del tiempo (11).

La metapoblación (población resultante de la suma de todas las localidades muestreadas) no mostró equilibrio en el locus O . puesto que aunque un locus autosómico como S presente equilibrio poblacional, el cálculo del equilibrio de los genes ligados al sexo es más sensible debido al mayor número de categorías utilizadas en la prueba Chi-cuadrado. Para el locus O , la población en conjunto no se comportó como unidad panmictica, evidenció efecto Wahlund, déficit de heterocigotos o exceso de homocigotos, indicando algún grado de estructura o subdivisión poblacional. Las causas subyacentes de esta subdivisión de la población podrían ser barreras geográficas al flujo de genes seguido por la deriva genética en las subpoblaciones.

Cali-3 frente a las demás poblaciones de este estudio, obtuvo los mayores valores de diferenciación F_{ST} esta diferencia pudo ser originada por la migración humana permanente, debido a que esta ciudad es el centro económico y político actual de la región. Según las pruebas de Mantel realizadas a la matriz F_{ST} de Wright e Identidad genética (D) de Nei, ninguna de éstas se correlaciona con la matriz de distancia geográfica calculada a partir de latitud y longitud. Esto indica que las poblaciones actuales no se asemejan genéticamente entre sí por proximidad geográfica, lo que deslegitima la hipótesis de que

them due to geographical proximity, which disproves the hypothesis that constant gene flow due to geographical closeness had been the originator of the similarities in the genetic frequencies of the overall populations.

The Neighbor-joining dendrogram for the F_{ST} values, detects the formation of very solid groups among cities. In the first one, we observe a proximity among the majority of cities with the exception of Cali-3. Since this is the city that has historically received the largest migration of people, it could have considerably altered its population profile in comparison to the other populations (Figure 3a). In the dendrogram for the F_{ST} values among the populations studied and other Colombian populations, it is clear that a solid grouping is formed among populations belonging to the Colombian southwest, which are very different from populations such as Bucaramanga, Ibagué, Leticia and Capurganá, with Bogotá located near the southwest grouping, and Bugalagrande located away from it (this deviation is due to difference in frequencies of some loci e.g. $ta(b)$). Bogotá's case is not surprising, even though it is located far from populations with similar genetic profiles. Its similarity can be historically justified by the continuous communication among the first cities founded in the new world. Even this group includes in its vicinity the previous genetic profiles of the cities of Cali and Popayán. This becomes strong proof that the populations of the Colombian southwest maintained a large genetic similarity, and it is very likely that they have historically originated by the same source population. But, to illustrate this hypothesis, it is necessary to first learn about the history of colonization of the region.

Between 1536 and 1537, Sebastián de Belalcázar arrived from Francisco Pizarro's conquering mission, where he had founded the city of Quito in 1534, and founded the cities of Popayán, and Cali, after the subjugation of the indigenous tribes present in Popayán and in the place known as Jamundí today (26). Jamundí was founded in 1536 by Juan de Ampudia and Pedro Añazco, under orders from Sebastián de Belalcázar, who asked for the construction of a settlement to prepare for the foundation of Santiago de Cali.

During these years, Santander de Quilichao and Piendamó (26) were also founded. Marshal Jorge Robledo, who left Santiago de Cali on behalf Francisco Pizarro's conquering mission, with precise orders to strengthen territorial control, founded the town of Cartago in 1540, in the place currently occupied by the city of Pereira. In 1540, Sebastián de Belalcázar was appointed governor

flujo genético constante por la cercanía geográfica haya sido el causante de las similitudes en las frecuencias genéticas del total de poblaciones.

El dendrograma Neighbor joining para los valores de F_{ST} , detecta la formación de grupos muy sólidos entre las ciudades. En el primero, se observa una proximidad entre la mayoría de las ciudades a excepción de Cali-3, ésta por ser la ciudad que ha recibido históricamente la mayor migración de personas, pudo haber alterado de forma considerable su perfil poblacional frente a las otras poblaciones (Figura 3a). En el dendrograma para los valores de F_{ST} entre las poblaciones de estudio y las demás poblaciones colombianas, es evidente que se forma una agrupación sólida entre las poblaciones pertenecientes al suroccidente colombiano, que distan mucho de poblaciones como Bucaramanga, Ibagué, Leticia y Capurganá; encontrándose cercana Bogotá a la agrupación del suroccidente y Bugalagrande alejada de ésta (este desvío se debe a la diferencia de frecuencias en algunos loci e.g. $ta(b)$). El caso de Bogotá no es sorprendente, pues aunque se encuentra alejada de las poblaciones con perfiles genéticos similares, se puede justificar históricamente su similitud por la comunicación permanente entre las primeras ciudades fundadas del nuevo mundo. Inclusive esta agrupación recoge en sus proximidades los perfiles genéticos previos de las ciudades de Cali y Popayán. Esto se convierte en una fuerte evidencia de que las poblaciones del suroccidente colombiano guardan una gran similitud genética, y es muy probable que hayan procedido históricamente de la misma población ancestral. Pero para dilucidar esta hipótesis es necesario conocer la historia de colonización de la región.

Entre los años 1536 y 1537, Sebastián de Belalcázar proveniente de la misión conquistadora de Francisco Pizarro, donde había fundado la ciudad de Quito en 1534, fundó las ciudades de Popayán y Cali tras el sometimiento de las tribus indígenas presentes en Popayán y en la actual Jamundí (26). Jamundí fue fundada en 1536 por Juan de Ampudia y Pedro Añazco, bajo órdenes de Sebastián de Belalcázar, quien mandó a erigir el asentamiento para preparar la fundación de Santiago de Cali.

En estos años también se dieron las fundaciones de Santander de Quilichao y Piendamó (26). El mariscal Jorge Robledo quién salió de Santiago de Cali en nombre de la misión conquistadora de Francisco Pizarro y con órdenes de afianzar el control territorial funda Cartago en 1540, sitio ocupado actualmente, por la ciudad de Pereira. En 1540, Sebastián de Belalcázar fue nombrado gobernador de Popayán por el Rey Carlos I de España. Belalcázar trajo de España semillas de cebada, trigo, caña de azúcar así como numerosos

of Popayán by King Carlos I of Spain. Belalcázar was also concerned about leaving a lasting mark on the conquered territories, to which end he brought barley, wheat and sugar cane seeds from Spain as well as numerous pets. After 1550, cattle and horses began to enter through Buenaventura, which led to the establishment of farms in the region (27).

During the colonial era, Santiago de Cali and Cartago were part of the government of Popayán, which in turn was part of the Royal Audience of Quito (26). Guadalajara de Buga was founded in 1554, but the city's location changed 4 different times, until it finally settled in its current location. Tuluá was founded in 1539, and Bugalagrande in 1662, on land where the city of Buga had previously stood. Palmira was founded between 1680 and 1705 by the tenth century signed in Guadalajara de Buga. The transfer of Cartago to its current location on the plains of Valle del Cauca took place in the year 1691. In 1863, the ruins of the old Cartago were reconquered and it gave birth to the city of Pereira. The repopulation of these lands was greatly influence by the Antioquia colonization, as well as the foundation of Obando in 1890.

The historical account that gave rise to the cities of the Colombian southwest enables us to understand the great genetic similarity among the cat populations. Here the hypothesis of a common genetic population as the origin of the other populations, finds strong foundations thanks to the history of cities of the region. The municipalities of Popayán, Cali and Cartago were the territorial administrative centers of Spain during the colonial era in the biogeographical valley. By being the only population present at the time, the flow of inhabitants and their pets must have been permanent, added to the fact that these municipalities belonged to the same government.

The territorial flourishing of these populations and their constant communication through the Cauca river channels, could have allowed the establishment of a similar genetic profile among the source populations that would give rise to the rest of subsequent populations. This hypothesis could find support in the inventory of the highest dominant allele frequencies in low penetrance genes such as: $Ti(A)$, W , M , in historically older populations. Thus the allele $Ti(A)$ only was inventoried in heterozygous state in the municipality of Popayán-2, where the highest W frequencies of were also found. The M allele was only found in the municipalities of Jamundí and Cartago, obviously in heterozygous state, due to the lethal condition of its homozygosity.

animales domésticos. Después de 1550, por Buenaventura se inició la entrada de ganado vacuno y equino, lo que contribuyó a la formación de las haciendas en la región (27).

Durante la colonia, Santiago de Cali y Cartago fueron parte de la gobernación de Popayán, la cual a la vez era parte de la Real Audiencia de Quito (26). En 1554 fue fundada Guadalajara de Buga pero la ciudad presentó cerca de 4 traslados hasta ocupar la posición actual. Tuluá fue fundada en 1539 y Bugalagrande en 1662 en terrenos donde se ubicó anteriormente la ciudad de Buga. Palmira se fundó entre 1680 y 1705 por la décima centuria firmada en Guadalajara de Buga. El traslado de Cartago a la posición que actualmente ocupa en la planada del Valle del Cauca ocurrió en el año 1691. En 1863 se reconquistaron las ruinas del antiguo Cartago; dando origen a la ciudad de Pereira. El repoblamiento de estas tierras tuvo gran influencia de la colonización antioqueña, así como la fundación de Obando en 1890.

El recuento histórico que dió origen a las ciudades del suroccidente colombiano, permite comprender la gran similitud genética entre las poblaciones de gatos. Donde la hipótesis de una población genética común como origen de las demás poblaciones, encuentra firmes fundamentos gracias a la historia de las ciudades de la región. Los municipios de Popayán, Cali y Cartago fueron los centros administrativos territoriales de España durante la época de la colonia en el valle biogeográfico del río Cauca. Al ser las únicas poblaciones presentes en la época, el flujo de habitantes y sus animales domésticos debió ser permanente, sumando que estos municipios pertenecían a la misma gobernación.

El florecimiento territorial de estas poblaciones y su permanente comunicación por el curso del río Cauca, pudo permitir el establecimiento del perfil genético similar entre las poblaciones fuente que darían origen al resto de poblaciones posteriores. Esta hipótesis podría encontrar soporte en el inventario de las frecuencias alélicas más altas en genes dominantes de poca penetrancia como: $Ti(A)$, W , M , en poblaciones históricamente más antiguas. Así pues, el alelo $Ti(A)$ solo fue inventariado en estado heterocigoto en el municipio de Popayán-2, donde también se encontraron las frecuencias más altas de W . El alelo M sólo se registró en los municipios de Jamundí y Cartago, obviamente en estado heterocigoto debido a la condición letal en homocigosis. El inventario de estas frecuencias alélicas les ofrece mayor diversidad genética a estas poblaciones por lo que las sugiere como fuertes candidatas a ser las poblaciones madre.

The inventory of these allelic frequencies offers a greater genetic diversity to these populations, because it sets them up to be strong candidates as mother populations.

Let us remember that (2,10,11) group, in their analysis, the populations of Cali, Popayán, Buenos Aires, California and Colorado in the same gene pool. This grouping reveals the connection through maritime trade routes in the Pacific, reason why they are genetically similar and have a common genetic origin of Hispanic origin (10).

The genetic profiles of populations after the colonial era were probably caused by geographically nearby cities, which is supported in some groupings formed by dendrograms. Cali's genetic distancing can be explained by the events of the past centuries. This city became the engine of economic development in the region, because of its proximity to the port of Buenaventura. This economic prosperity really contributed to the massive migration of people from all over the region, which will certainly affected the genetic profile of the cat populations, but did not markedly differentiate it from the original genetic block.

It is clear that the origin of the genetic profiles of southwestern Colombian domestic cats presents a common historical origin that has generated little differentiation over time, and that genetically separates them from the remaining Colombian populations. The rapid population growth of the species and the minimal human control over their reproduction greatly increases gene flow and increases panmixia, key conditions to keep to a minimum the variation in genetic frequencies.

Acknowledgments

To Luz Clemencia Aristizábal for her unconditional support during the entire project. To Fanny Aristizábal, Carlos Alberto Duque, Teresa de Jesús Gómez, Leonardo Granobles, Einer Orozco, Estefanía Carvajal, Juan David Guevara, Amparo Aristizábal, Yenifer Escobar, Sofía Úsuga, Diana Carabalí, Johana Pérez, Maurissio Bedoya and the enthusiastic students of (GETEG).

Cabe recordar que (2,10,11) agrupan en sus análisis a las poblaciones de Cali, Popayán, Buenos Aires, California y Colorado en un mismo acervo genético. Esta agrupación revela la conexión marítima mediante rutas comerciales en el Pacífico, por lo que son genéticamente similares y tienen un origen genético común de origen hispano (10).

Los perfiles genéticos de poblaciones posteriores a la época de la colonia fueron, probablemente, originados por ciudades cercanas geográficamente, lo que se apoya en algunas agrupaciones formadas por los dendrogramas. El distanciamiento genético de Cali puede ser explicado por los acontecimientos de los últimos siglos; esta ciudad se convirtió en el motor del desarrollo económico de la región por su cercanía al puerto de Buenaventura. Esta prosperidad económica verdaderamente contribuyó a la migración masiva de personas provenientes de toda la región, lo que seguramente afectó el perfil genético en las poblaciones de gatos, pero no lo diferenció notablemente del bloque genético original.

Queda claro que el origen de los perfiles genéticos de los gatos domésticos del suroccidente colombiano presenta un origen histórico común que ha generado poca diferenciación a lo largo del tiempo y que los separa genéticamente de las restantes poblaciones colombianas. El rápido crecimiento poblacional de la especie y el poco control humano sobre su reproducción, incrementa considerablemente el flujo genético y la panmixia, condiciones claves para mantener al mínimo la variación en las frecuencias genéticas.

Agradecimientos

A Luz Clemencia Aristizábal por su apoyo incondicional durante todo el proyecto. A Fanny Aristizábal, Carlos Alberto Duque, Teresa de Jesús Gómez, Leonardo Granobles, Einer Orozco, Estefanía Carvajal, Juan David Guevara, Amparo Aristizábal, Yenifer Escobar, Sofía Úsuga, Diana Carabalí, Johana Pérez, Maurissio Bedoya y a los entusiastas estudiantes de (GETEG).

REFERENCES

1. Shostell JM, Staudinger J, Ruiz-García M. Mutant allele frequencies in domestic cat populations in Arkansas and Tennessee. *J Hered* 2005; 96(5):557-565.
2. Ruiz-García M, Álvarez D. A biogeographical population genetics perspective of the colonization of cats in Latin America and temporal genetic changes in Brazilian cat populations. *Gen Mol Biol* 2008; 31(3):772-782.
3. Peñuela M, Cárdenas H. Marcadores genéticos del pelaje en gatos domésticos de Capurganá-Colombia. *Mom Cien* 2012; 9(1):28-33.
4. Peña-Cruz AF, Sandoval S, Patiño A, Bedoya M, Rodríguez A, Orjuela J et al. Genetic analysis of the cat population of north and south of Cali, Colombia. *Acta Biolo Colomb* 2015; 20(1):109-116.

5. Golubeva NA, Zhigachev AL. New data on coat color gene frequencies in cats: 1 the Armavir population. *Russ J Genet* 2007; 43(8): 894-898.
6. Goncharenko GG, Zyat'kov SA, Lysenko AN. Genetic structure and level of differentiation in *Felis catus* populations of the European continent. *Dokl Biol Sci* 2010; 431:135-138.
7. Goncharenko GG, Zyat'kov SA. The level of genetic differentiation in cats (*Felis catus* L.) in western European, North American, and Eastern European populations. *Russ J Genet* 2012; 2(1):47-52.
8. Kholin SK. New data on coat color mutant gene frequencies in domestic cats of the European part of Russia (the city of Kamyshin). *Russ J Genet* 2012; 48(7):751-754.
9. Kholin SK. New data on coat color mutant gene frequencies in domestic cats of Kholmsk (Sakhalin Island). *Amurian Zoological Journal* 2013; V(4):473-475.
10. Ruiz-García M, Álvarez D, Shostell JM. Population genetic analysis of cat populations from Mexico, Colombia, Bolivia, and the Dominican Republic: identification of different gene pools in Latin America. *J Genet* 2005; 84(2):147-17.
11. Ruiz-García M, Álvarez D. Análisis filogenético de 21 poblaciones latinoamericanas de gatos, mediante 10 loci morfológicos, utilizando métodos de matrices de distancias genéticas y de máxima parsimonia. *Bol R Soc Esp Hist Nat Secc Biol (Sec Biol)* 1999:139-164.
12. Committee on Standardized Genetic Nomenclature for Cats. Standardized genetic nomenclature for the domestic cat. *J Hered* 1968; 59:39-49.
13. Eizirik E, David VA, Buckley-Beason V, Roelke ME, Schäffer A, Hannah SS et al. Defining and Mapping Mammalian Coat Pattern Genes: Multiple Genomic Regions Implicated in Domestic Cat Stripes and Spots. *Genetics* 2010; 184:267-275.
14. Ruiz-García M. Genetic structure of the Marseilles cat population: is there really a strong founder effect?. *Genet Sel Evol* 1994; 26: 317-331.
15. Lyons LA, Foe IT, Rah HC, Grahn RA. Chocolate coated cats: TYRP1 mutations for brown color in domestic cats. *Mamm Genome* 2005; 16(5):356-366.
16. Cooper MP, Fretwell N, Bailey SJ, Lyons LA. White spotting in the domestic cat (*Felis catus*) maps near KIT on feline chromosome B1. *Anim Genet* 2006; 37(2):163-165.
17. Ishida Y, David VA, Eizirik E, Schäffer AA, Neelam BA, Roelke ME et al. A homozygous single-base deletion in MLPD causes the dilute coat color phenotype in the domestic cat. *Genomics* 2006; 88(6):698-705.
18. Kehler JS, David VA, Schäffer AA, Bajema K, Eizirik E, Ryugo DK et al. Four independent mutations in the feline fibroblast growth factor 5 gene determine the long-haired phenotype in domestic cats. *J hered* 2007; 98(6):555-66.
19. Menotti-Raymond M, David VA, Eizirik E, Roelke ME, Ghaffari H, O'Brien SJ. Mapping of the domestic cat "SILVER" coat color locus identifies a unique genomic location for silver in mammals. *J hered* 2009; 100 Suppl (Supplement 1):S8-13.
20. Menotti-Raymond M, David VA, Schäffer AA, Tomlin JF, Eizirik E, Philip C et al. An autosomal genetic linkage map of the domestic cat, *Felis silvestris catus*. *Genomics* 2009; 93(4):305-313.
21. Schmidt-Küntzel A, Nelson G, David VA, Schäffer AA, Eizirik E, Roelke ME et al. A domestic cat X chromosome linkage map and the sex-linked orange locus: mapping of orange, multiple origins and epistasis over nonagouti. *Genetics* 2009; 181(4):1415-1425.
22. Eizirik E, Yuhki N, Johnson WE, Menotti-Raymond M, Hannah SS, O'Brien SJ. Molecular genetics and evolution of melanism in the cat family. *Curr Biol* 2003; 13(5):448-53.
23. Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Mol Biol Evol* 2013; 30:2725-2729.
24. Peakall R, Smouse PE. GenALEX 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 2012; 28:2537-2539.
25. Christensen A. Cats as an Aid to Teaching Genetics. *Genetics* 2000; 155(3):999-1004.
26. Henao JM, Arrubla G. Historia de Colombia para la enseñanza secundaria. Librería Colombiana, C. Roldán & Tamayo. 1920. 592p.
27. Padilla S, López M, González L. La encomienda en Popayán: tres estudios. Sevilla, España; Consejo Superior de investigaciones Científicas: 1977.