

Caracterización de la diversidad genética intrarracial del cerdo Ibérico

I. Clemente*, A. Membrillo*, P.J. Azor*, O. Polvillo**, M. Juárez**, E. Santos*, A.M. Jiménez*, E. Diéguez***, A. Molina*

* Grupo MERAGEM (PAI AGR-158). Departamento de Genética de la Universidad de Córdoba. Ed. Mendel, planta baja. Campus de Rabanales. 14071 Córdoba

** Grupo MERAGEM (PAI AGR-158). Departamento de Producción Animal, laboratorio de Calidad Cárnica. Universidad de Córdoba

*** Asociación Española de Criadores de Ganado Porcino Selecto Ibérico Puro y Tronco Ibérico (AECERIBER)
E-mail: v72cloi@uco.es

Resumen

El desenvolvimiento en el tiempo de subpoblaciones aisladas adscritas a un mismo tipo racial es el origen de la diversidad natural que surge en toda raza animal enriqueciéndola. El Cerdo Ibérico no ha sido ajeno a este proceso, acumulando a lo largo de los siglos una gran heterogeneidad intrarracial, reflejada en un valor alto (0,19) para el F_{ST} de Wright entre las subpoblaciones analizadas. En el presente trabajo abordaremos el estudio de esta diversidad genética interna del Cerdo Ibérico con especial atención a las cuatro estirpes principales (Negro Lampiño, Entrepelado, Retinto y Torbiscal), sin descuidar, no obstante, otras estirpes y líneas que la integran. Para ello partiremos de diferentes estudios de caracterización de las estirpes y líneas del Cerdo Ibérico. Resaltaremos no sólo sus diferencias genéticas sino también las habidas entre sus productos para consumo en fresco (solomillos), en los que la estirpe Negro Lampiño muestra los porcentajes de proteína, capacidad de retención de agua (CRA) e infiltración grasa intramuscular más elevados (23.74, 17.06 y 5.28, respectivamente), definiendo una calidad diferenciada. Finalmente aportaremos una clasificación que explique la estructura interna del Cerdo Ibérico.

Palabras clave: Cerdo Ibérico, Estirpes, Caracterización, Diversidad genética, Microsatélites del ADN, Calidad cárnica, Parámetros productivos

Summary

Intra-breed genetic diversity characterization of the Iberian pig

The evolution in time of isolated subpopulations assigned to a same breed is the origin of the natural diversity that arises in any breed animal enriching it. The Iberian Pig breed has not been unaware of this process, accumulating throughout the centuries a great intra-breed heterogeneity that is reflected by a high F_{ST} value (0.19) among the subpopulations analyzed. In the present study we will undertake the assessment of the internal genetic diversity of the Iberian Pig breed with special attention to the four main strains (Negro Lampiño, Entrepelado, Retinto and Torbiscal), without forgetting others strains and lines that integrate Iberian Pig Breed. To that purpose, we based on different characterization studies of the strains and lines of the Iberian Pig breed. We emphasize not only their genetic differences but also the differences among their meat products for fresh consumption (tenderloin) by strain, in which Negro Lampiño shows the higher percentages of protein, water-holding capacity (ARC) and intramuscular fat infiltration (23.74, 17.06 and 5.28, respectively), defining a differentiated quality. Finally, we expose a classification to explain the population structure of the Iberian Pig Breed.

Key words: Iberian Pig, Strains, Characterization, Genetic diversity, DNA microsatellite markers, Meat quality, Productive parameters

Introducción

La evolución en el tiempo de poblaciones aisladas pertenecientes a un mismo tipo racial, es la principal causa de la diversidad interna que se origina en toda raza animal enriqueciéndola. Este proceso, natural o dirigido por el hombre, ha originado en el Cerdo Ibérico, a lo largo del tiempo, una gran diversidad intrarracial que, de manera popular, ya era reconocida en el pasado, y que ha llegado a nuestros días en forma de estirpes y líneas.

Enmarcado dentro del interés por la preservación de esta riqueza genética del Ibérico, el Comité de Razas del M.A.P.A., y a petición de AECERIBER, aprobó el pasado año el reconocimiento diferenciado de las cuatro principales estirpes del Cerdo Ibérico (**Negro Lampiño, Entrepelado, Retinto y Torbiscal**) tanto en el reglamento del Libro Genealógico de la raza (Orden APA/3376/2007, de 12 de noviembre) como en el Catálogo Oficial de Razas de Ganado de España (Orden APA/53/2007, de 17 de enero). A ello debemos añadir la reciente inclusión en el Catálogo oficial de Razas de Ganado de España del **Manchado de Jabugo** como variedad del Cerdo Ibérico (Orden APA/3628/2007, de 5 de diciembre), sin que se haya incluido aún su descripción específica en el Libro Genealógico.

La diferenciación de estas estirpes se ha basado tradicionalmente en criterios morfológicos y fanerópticos; si bien, de un tiempo a esta parte, diversos autores han estudiado esta diversidad intrarracial a partir de caracteres productivos, reproductivos y de diferencias genéticas, confirmando la gran riqueza interna del Cerdo Ibérico, sustentada en caracteres que van más allá de los exterioristas, lo que unido a la calidad de sus productos determinan un patrimonio genético singular y autóctono de la Península Ibérica de incalculable valor.

Nuestro grupo de investigación lleva estudiando la caracterización de la diversidad intrarracial del Ibérico desde la década de los noventa. La firma en junio de 2005 de un convenio de investigación con la Consejería de Agricultura y Pesca de la Junta de Andalucía, para el diseño de una herramienta de control y trazabilidad genética en productos del porcino ibérico, con una primera fase de caracterización genética de las actuales subpoblaciones, ha venido a reforzar el estudio genético de estas estirpes y líneas del Ibérico, y ha servido para apoyar el reconocimiento oficial de dichas estirpes. A su vez, desde la sección de calidad cárnica de nuestro grupo, y partiendo de las estirpes oficialmente reconocidas, se llevó a cabo, con financiación del M.A.P.A., un estudio sobre las diferencias fisicoquímicas, por estirpe, del solomillo (*Illiopsoas* y *Psoas menor*), al tratarse de una pieza cárnica para consumo en fresco de gran valor regulada por la nueva Norma de Calidad (R.D. 1469/2007, de 2 de noviembre). Dicho estudio se complementó con un análisis del comportamiento productivo de las estirpes a partir de los registros del esquema de selección cedidos por AECERIBER.

Material y métodos

Para la caracterización genética muestreamos 400 animales representantes de las principales subpoblaciones del Cerdo Ibérico (Alentejano, Manchado de Jabugo, Negro de los Pedroches, Negro Lampiño, Entrepelado, Torbiscal y las líneas Mamellado, Silvela, Villalón y Valdesequera de Retinto). Las muestras consistieron en sangre entera extraída mediante sistema Vacutainer®. Tras la extracción del ADN con un kit comercial (Dominion mbl®, Córdoba, España), amplificamos, mediante PCR, un panel de 35 microsatélites del ADN entre los que se encuentran los recomendados por la FAO para la caracterización de

poblaciones porcinas (FAO, 2004). Los productos de la PCR se sometieron a electroforesis en un secuenciador automático ABI 3130X (Applied Biosystems, Foster City, USA), y se tipificaron los alelos con el software *GeneMapper 4.0*. Mediante el software *Genetix 4.05*, obtuvimos los valores de heterocigosidad esperada y observada, los estadísticos F de Wright (Wright, 1978), y demás parámetros de diferenciación genética entre las subpoblaciones estudiadas.

Para el estudio de las diferencias físicas y químicas, por estirpe, de los productos cárnicos, tomamos el solomillo (*Illiopsoas* y *Psoas menor*) izquierdo de diez animales de cada estirpe a estudiar (Negro Lampiño, Entrepelado, Retinto y Torbiscal), así como otros tantos de animales cruzados al 50% con Duroc, en representación del grueso de la producción que se comercializa como Ibérico. Los animales fueron criados en sistema semi-extensivo con un mismo manejo y alimentados con un pienso de similar composición. Sobre las muestras se llevaron a cabo las pruebas laboratoriales físicas y químicas que recogemos en la tabla 1.

Complementariamente analizamos el comportamiento productivo de estas estirpes en montanera y matadero, comparando sus resultados con los de cerdos ibéricos puros sin adscripción a estirpe concreta ("mixto") que generalmente tienen base genética Retinta. Para ello nos basamos en los registros del núcleo de control del esquema de selección tutelado directamente por AECERIBER, seleccionando los datos de la última montanera en la que, en suficiente número, se controlaron animales de las cuatro estirpes (campana de 2003). Tanto estos registros productivos como los físicoquímicos del solomillo fueron procesados con el programa *Statistica 6.0*.

Resultados y discusión

Los valores para el estadístico de diferenciación genética (F_{ST}) obtenidos mediante el análisis de las frecuencias alélicas en las subpoblaciones estudiadas reflejan, en general, una alta diferenciación genética entre estas subpoblaciones (tabla 2). Destaca el Mancha-

Tabla 1. Pruebas laboratoriales llevadas a cabo con los solomillos
Table 1. Laboratory tests carried out with the tenderloins

Prueba	Técnica
pH	Mediante pH-metro Crison pH-meter 507
Color físico, coordenadas tricromáticas L*, a* y b* (CIE, 1976)	Con espectrocolorímetro Minolta CM-2500d
Capacidad de retención de agua (CRA)	Por presión el método de presión de Grau y Hamm, 1953
Textura instrumental	Mediante texturómetro TA-XT2 (Stable Microsystem, UK)
Color químico (pigmentos hemínicos)	Por la técnica de Hornsey, 1956
Proteína total %	Por la técnica de Kjeldal
Grasa intramuscular (GIM) %	Mediante la técnica de Soxhlet
Composición lipídica de la GIM %	Mediante cromatografía de gases, según Aldai et al., 2006

Tabla 2. Matriz de diferenciación genética F_{ST} (sobre la diagonal) y flujo genético (Nm) (bajo la diagonal) entre las poblaciones estudiadas (estirpes y líneas de Ibérico)

Table 2. Genetic differentiation matrix (F_{ST}) (over the diagonal) and gene flow (Nm) (under the diagonal) among the studied population (Iberian Pig strains and lines)

Nm/ F_{ST}	ALE	MDJ	NDP	ENT	LAM	VAL	SIL	TOR	VIL	MAM
ALE	—	0,25	0,11	0,08	0,17	0,21	0,13	0,20	0,19	0,12
MDJ	0,75	—	0,28	0,22	0,29	0,37	0,29	0,32	0,39	0,27
NDP	1,95	0,65	—	0,09	0,16	0,25	0,13	0,16	0,17	0,11
ENT	2,85	0,89	2,40	—	0,17	0,16	0,09	0,15	0,14	0,07
LAM	1,18	0,60	1,26	1,21	—	0,29	0,18	0,20	0,24	0,20
VAL	0,95	0,42	0,75	1,35	0,62	—	0,19	0,31	0,31	0,16
SIL	1,70	0,61	1,59	2,57	1,13	1,07	—	0,16	0,16	0,10
TOR	1,00	0,54	1,33	1,41	1,00	0,57	1,28	—	0,24	0,20
VIL	1,09	0,39	1,19	1,60	0,81	0,56	1,32	0,79	—	0,19
MAM	1,77	0,68	1,98	3,09	1,03	1,33	2,35	0,98	1,08	—

ALE: Alentejana; MDJ: Manchado de Jabugo; NDP: Negro de los Pedroches; ENT: Entrepelado; LAM: Lampiño; VAL: Valdesequera; SIL: Silvela; TOR: Torbiscal; VIL: Villalón; MAM: Mamellado.

do de Jabugo por sus elevados valores de F_{ST} , presentando a su vez los más bajos de flujo genético (Nm). En el extremo opuesto se sitúa la estirpe Entrepelado. A su vez llama la atención el alto valor de F_{ST} encontrado entre Valdesequera y Villalón (0,31), ya que se trata de dos líneas de la estirpe Retinto a las que se les atribuye un origen común (Clemente et al., 2006). Por otro lado, los valores de los estadísticos F de Wright (F_{ST} , F_{IS} y F_{IT}) medios para las subpoblaciones analizadas (tabla 3) denotan no sólo la alta diferenciación genética entre estas subpoblaciones, sino también el importante grado de consanguinidad interno en cada una de ellas.

Respecto al estudio de la calidad cárnica de los solomillos por estirpe. En la tabla 4 podemos apreciar como los animales cruzados mostraron los solomillos más grandes (807,69 g) con además el mejor rendimiento respecto de la canal (0,59 %). Les siguieron los de Lampiño, que fue la estirpe que presentó los solomillos más pesados (703,65 g), a pesar de su menor peso canal (127 kg), con un rendimiento del 0,56 %. Esta estirpe contrastó con Torbiscal que, con los solomillos más ligeros (647,05 g) y la canal más pesada de todas (138 kg), mostró el valor de rendimiento de solomillos más pobres (0,47 %).

Tabla 3. Valores de los estadísticos F de Wright medios entre las subpoblaciones de Cerdo Ibérico

Table 3. Wright's F-Statistics among the studied Iberian pig subpopulations

Estadístico F	Valor	Intervalo de confianza (95%)
F_{ST}	0,19	0,17 - 0,21
F_{IS}	0,08	0,04 - 0,12
F_{IT}	0,25	0,22 - 0,29

Tabla 4. Pesos y rendimientos de los solomillos de Cerdo Ibérico por estirpe
 Table 4. Weights and performances of Iberian Pig tenderloins, by strain

Estirpe	Peso medio canal (kg)	Peso medio solomillos (g)	% solomillos sobre la canal
Lampião	127	703,65	0,56
Entrepelado	134	690,95	0,51
Retinto	128	660,35	0,52
Torbiscal	138	647,05	0,47
Cruzado	136,6	807,69	0,59

En cuanto a las pruebas laboratoriales físicas y químicas, cuyos resultados exponemos en la tabla 5, podemos concluir que la carne de Lampião, Entrepelado y Retinto se caracteriza por ser más oscura y roja, y por presentar a su vez mayor porcentaje de agua retenida y de Mioglobina, que la carne de Torbiscal y del cruce con Duroc. Del mismo modo, y en consonancia con los resultados de Ventanas (2006), el estudio refleja la superior calidad de los productos del Ibérico puro (representado por las cuatro estirpes) respecto del cruce con Duroc al 50%, evidenciándose por un mayor porcentaje de proteína e infiltración grasa intramuscular (GIM), destacando la estirpe Negro Lampião por sus mayores niveles. Respecto a la composición lipídica de la grasa intramuscular, encontramos en los solomillos valores similares a los reportados en otros estudios llevados a cabo con lomo (*Longissimus dorsi*) (Estévez et al., 2003; Muriel, et al., 2004). Podemos decir que, en general, los animales estudiados no se diferenciaron en los ácidos grasos mayoritarios, aunque sí se observaron diferencias significativas en ácidos grasos minoritarios que pudieran influir en las características organolépticas finales de los productos. También debemos mencionar que en nuestro estudio, y a diferencia de los realizados con lomo, hemos encontrado diferencias significativas entre estirpes para el C16:0

(palmítico). Asimismo, podemos apreciar (tabla 5) como el grado de poli-insaturación de la grasa fue mayor en los solomillos de los animales puros, mientras que los cruzados mostraron mayor porcentaje de grasas saturadas en su carne, acompañándoles en ello la estirpe Torbiscal con análogo grado de saturación.

Por último, los datos productivos por estirpe (tabla 6) reflejan la supremacía de Torbiscal, que destaca tanto en crecimiento (GMD) como en peso de sus piezas nobles; si bien esta estirpe expresa los peores rendimientos, en porcentaje de la canal, de estas piezas nobles. En el extremo opuesto se encuentra Lampião, que, con los valores productivos más pobres, destaca por el rendimiento a la canal de sus piezas nobles. Retinto y Entrepelado, por su parte, reflejan valores intermedios entre los de Lampião y Torbiscal, siendo estirpes muy compensadas para los diferentes parámetros productivos. Por otro lado, los denominados "mixtos" (sin adscripción a estirpe) arrojan valores similares a los de Retinto, como cabría esperar, ya que esta estirpe forma la base genética mayoritaria de estos Ibéricos "mixtos".

Los resultados hasta ahora expuestos, junto con los obtenidos en diversos estudios morfológicos (Mata et al., 1998; Pardo et al., 1998; Cabello, 2004) y reproductivos (tabla 7), ava-

Tabla 5. Resultados de las pruebas fisicoquímicas de los solomillos de Ibérico por estirpe
 Table 5. Results of physical and chemical tests of Iberian Pork tenderloins by strain

	Lampión	Entrepelado	Retinto	Torbiscal	Cruzado	
Color L*	31.37±0.639b	31.58±0.608b	30.06±0.626b	36.99±0.632a	38.28±0.620a	***
Color a*	12.87±0.529b	14.25±0.504ab	14.53±0.518a	10.11±0.523c	10.24±0.513c	***
Color b*	9.54±0.356b	12.54±0.339a	12.36±0.349a	5.04±0.352d	6.89±0.346c	***
Texturómetro (kg/cm ²)	4.56±0.313	4.63±0.298	4.53±0.306	4.98±0.309	4.89±0.303	ns
CRA (%)	17.06±0.748a	14.98±0.712ab	16.54±0.733ab	12.86±0.739bc	12.53±0.726c	***
Humedad (%)	74.21±0.456a	73.91±0.434b	74.13±0.447a	74.79±0.451a	74.92±0.442a	***
Ceniza (%)	1.03±0.037c	1.24±0.035b	1.41±0.036a	1.17±0.037b	1.03±0.036c	***
Proteína (%)	23.74±0.527a	21.86±0.502b	22.48±0.517b	23.34±0.521ab	19.78±0.512c	***
GIM (%)	5.28±0.255a	4.86±0.234b	4.47±0.246b	4.45±0.250b	3.92±0.242c	***
Mb (mg/100g)	4.94±0.182ab	5.26±0.173a	4.81±0.178b	3.80±0.180c	3.25±0.177d	***
SFA	38.24±0.680b	38.55±0.648b	38.09±0.667b	40.42±0.673a	41.32±0.660a	**
MUFA	45.22±1.072	43.68±1.020	43.21±1.050	43.08±1.060	44.54±1.040	ns
PUFA	16.53±1.175a	17.76±1.105a	18.69±1.145a	16.48±1.159a	14.13±1.131b	*
PUFA/SFA	0.43±0.043a	0.46±0.041a	0.49±0.043a	0.41±0.043a	0.34±0.042b	*
n-6/n-3	9.72±0.555	10.29±0.529	9.78±0.544	10.46±0.549	10.42±0.539	ns

Tabla 6. Parámetros productivos del Cerdo Ibérico por estirpe
 Table 6. Productive parameters of Iberian Pig Breed by strain

	Lampiño	Entrepelado	Retinto	Torbiscal	"Mixto"
GMD (g/d)	503 ± 39,19	547 ± 13,64	625 ± 9,04	650 ± 40,71	628 ± 15,36
Peso (kg)	144 ± 4,54	156 ± 1,20	162 ± 0,86	172 ± 2,50	168 ± 1,75
P. canal (kg)	110,3 ± 4,28	123,7 ± 1,05	129,5 ± 0,73	138,4 ± 2,16	134,9 ± 1,50
Rto. Canal (%)	76,51 ± 1,14	79,09 ± 0,18	80,18 ± 0,11	80,52 ± 0,27	80,24 ± 0,18
P. jamones (kg)	19,97 ± 0,67	20,92 ± 0,19	21,18 ± 0,10	22,14 ± 0,23	21,98 ± 0,22
P. paletas (kg)	12,61 ± 0,50	14,32 ± 0,16	14,53 ± 0,07	14,19 ± 0,23	14,60 ± 0,13
P. lomos (kg)	2,83 ± 0,26	2,86 ± 0,05	2,73 ± 0,03	3,08 ± 0,06	2,96 ± 0,06
P. grasa (kg)	11,88 ± 1,49	11,65 ± 0,45	12,05 ± 0,24	9,79 ± 0,72	10,83 ± 0,52
% jamones	18,10 ± 0,28	16,91 ± 0,14	16,35 ± 0,07	15,98 ± 0,20	16,28 ± 0,13
% paletas	11,43 ± 0,22	11,57 ± 0,12	11,21 ± 0,05	10,24 ± 0,09	10,82 ± 0,12
% lomos	2,56 ± 0,20	2,30 ± 0,04	2,10 ± 0,02	2,22 ± 0,04	2,19 ± 0,04
% grasa	10,87 ± 1,08	9,37 ± 0,34	9,20 ± 0,18	7,10 ± 0,76	8,06 ± 0,23
% piezas nobles	32,10 ± 0,71	30,79 ± 0,22	29,67 ± 0,12	28,46 ± 0,50	29,30 ± 0,25

Tabla 7. Parámetros reproductivos del Cerdo Ibérico por estirpe
 Table 7. Reproductive parameters of Iberian Pig Breed by strain

	Lampiño	Entrepelado	Retinto	Torbiscal	Manchado de Jabugo
Lechones nacidos vivos	5,82	6,07	6,29	7,82	7,81
Lechones destetados	4,94	5,84	6,24	6,82	6,46
Carácter maternal	**	***	****	***	***

Adaptado de Suárez *et al.*, 2002
 Adapted from Suárez *et al.*, 2002

lan la incuestionable existencia de una diversidad intrarracial en el Cerdo Ibérico bien caracterizada desde diferentes aspectos, destacando las estirpes que recientemente han obtenido un reconocimiento oficial tanto en

el Libro Genealógico como en el Catálogo Oficial de Razas de Ganado de España. Finalmente, de forma didáctica exponemos una posible estructuración de esta agrupación racial Cerdo Ibérico (figura 1).

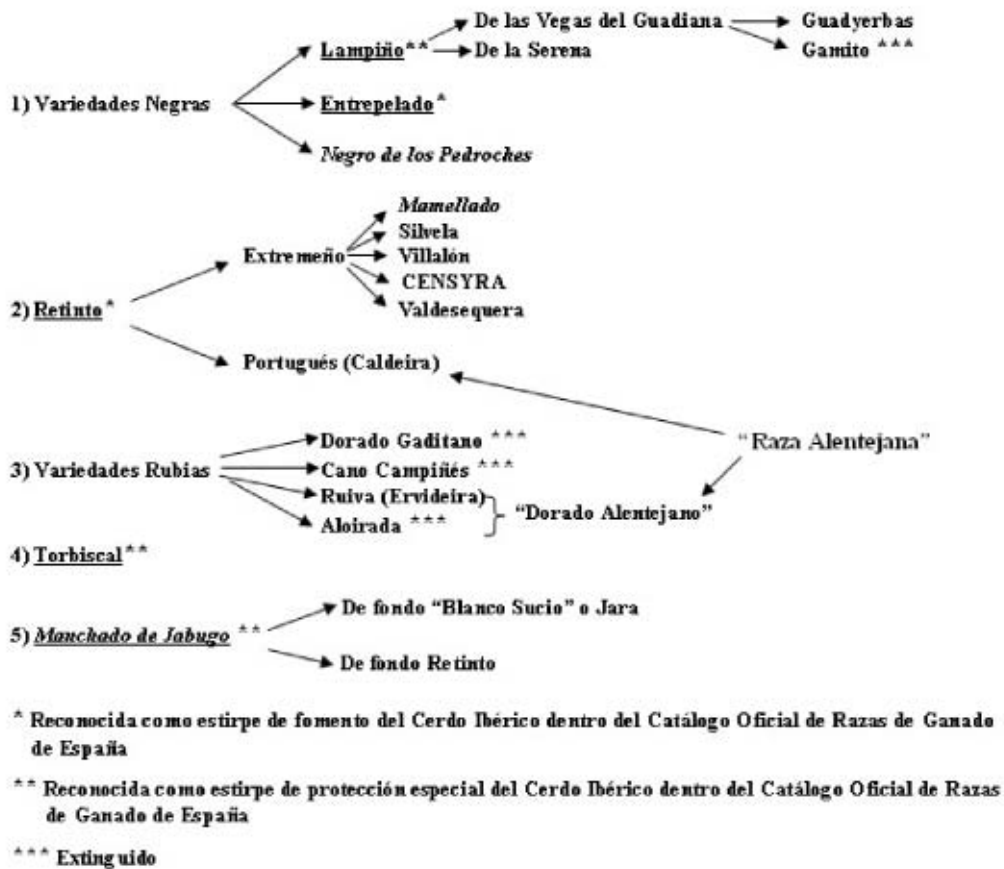


Figura 1. Clasificación de las estirpes y líneas del Cerdo Ibérico.
 Figure 1. Classification of strains and lines of Iberian Pig Breed.

Bibliografía

Aldai N, Osoro K, Barron LJR, Najera AI, 2006. Gas-liquid chromatographic method for analysing complex mixtures of fatty acids including conjugated linoleic acids (cis9-trans11 and trans10-cis12 isomers) and long-chain (n-3 or n-6) polyunsaturated fatty acids - Application to the intramuscular fat of beef meat. J. Chromatogr. A. 1110, 133-139.

Cabello A, 2004. Contribución a la diferenciación morfológica de las variedades del cerdo ibérico como base para su conservación. Tesis doctoral.

Departamento de Genética. Universidad de Córdoba.

CIE, 1976. Committee TC.13.CIE. Proposal for study of color spaces and color difference equations. J. Opt. Soc. Am., 64, 896-897.

Clemente I, Membrillo A, Azor PJ, Dorado G, Rodero A, Molina A, 2006. Algunas consideraciones sobre las diferentes clasificaciones del tronco porcino ibérico: una propuesta integradora. Solo Cerdo Ibérico, 16, 7-18.

Estévez M, Morcuende D, Cava R, 2003. Physicochemical characteristics of M. Longissimus dorsi from three lines of free-range reared

- Iberian pigs slaughtered at 90 kg live-weight and commercial pigs: a comparative study. *Meat Sci.*, 64, 499-506.
- FAO, 2004. Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources management plans. Measurement of domestic animal diversity (MoDAD): recommended microsatellite markers. Rome, Italy.
- Grau R, Hamm R, 1953. Eine einfache methode zur bestimmung der wasserbindung in muskel. *Naturwissenschaften*, 40, 29-30.
- Hornsey HC, 1956. The color of cooked cured pork. 1. Estimation of the nitric oxide-haem pigments. *J. Sci. Food Agric.*, 7, 534-540.
- Mata C, Pardo J, Barba C, Rodero A, Delgado JV, Molina A, Diéguez E, Cañuelo P, 1998. Estudio morfométrico en las variedades negras del cerdo ibérico. *Arch. Zootec*, 47.
- Muriel E, Ruiz J, Ventanas J, Petró M y Antequera T, 2004. Meat quality characteristics in different lines of Iberian pigs. *Meat Sci.*, 67, 299-307.
- Pardo J, Mata C, Barba C, Rodero A, Delgado JV, Molina A, Diéguez E, Cañuelo P, 1998. Estudio morfométrico en las variables rojas del cerdo ibérico y Manchado de Jabugo. *Arch. Zootec*, 47.
- Suárez MV, Barba C, Forero J, Sereno J.R.B, Diéguez E, Delgado JV, 2002. Caracterización reproductiva de varias razas porcinas de origen ibérico. I Análisis descriptivo. *Arch. Zootec*, 51.
- Ventanas S, 2006. Influencia de la raza y de la alimentación sobre el contenido y características de la grasa intramuscular del lomo de cerdo ibérico: efecto sobre parámetros determinantes de la calidad. Tesis doctoral. Facultad de Veterinaria. Departamento de Zootecnia. Unidad de Tecnología de los Alimentos. Universidad de Extremadura.
- Wright S, 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol IV: Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago.

(Aceptado para publicación el 28 de abril de 2008)