

El cociente entre incrementos de endogamia y de coascendencia como medida de subdivisión poblacional. Resultados preliminares

I. Cervantes*, F. Goyache**, J.P. Gutiérrez*

* Departamento de Producción Animal. Facultad de Veterinaria. Avda. Puerta de Hierro s/n, 28040 Madrid, España

** Área de Genética y Reproducción Animal. SERIDA-Somío, Gijón (Asturias).

E-mail: icervantes@vet.ucm.es

Resumen

Uno de los factores que provocan incrementos de consanguinidad superiores a los que se esperarían en función del tamaño de la población es la subdivisión de las poblaciones. La medida de la subdivisión de poblaciones no resulta sencilla. Se presenta una medida de subdivisión de poblaciones que se obtiene a partir de la información de pedigree. Se basa en la comparación directa de los incrementos de coascendencia en relación a los incrementos de endogamia por generación discreta equivalente, establecidos ambos a partir de la media de valores individuales de esos parámetros. La utilidad del parámetro desde el punto de vista descriptivo se ilustra con la ayuda de una población simulada y de dos poblaciones reales con diferentes escenarios de subdivisión.

Palabras clave: Tamaño Efectivo, Subdivisión

Summary

Ratio between inbreeding and coancestry rates as a measure of population subdivision. Preliminary results

Subdivision is one of the factors leading to increase in inbreeding higher than those expected regarding population size. Measuring population subdivision is not straightforward given that it is established rather diffuse. A measure of population subdivision from pedigrees is presented. It is based on the direct comparison of the increases in coancestry and the increases in inbreeding computed over equivalent discrete generation. Coancestry and inbreeding rates were established from the average of individual values of those parameters. The usefulness of the new parameter from a descriptive point of view is illustrated using a simulated population and two real populations with an opposed scenario regarding subdivision.

Key words: Effective Size, Subdivision

Introducción

Entre los factores que más contribuyen al aumento de la consanguinidad en una población animal se encuentra la subdivisión (Falconer y Mackay, 1996). Todas las poblaciones reales de animales domésticos presentan

algún grado de subdivisión, más o menos evidente, que se manifiesta en el apareamiento preferencial de individuos con los que se encuentran más próximos. Esta subdivisión se traduce en un incremento en la consanguinidad global por generación superior al correspondiente incremento en

coascendencia, de manera que la comparación entre ambos puede proporcionar una forma sencilla de medir el grado de subdivisión equivalente. Esta comparación resulta factible cuando se dispone de medidas de ambos incrementos en función de la generación. Por desgracia, el solapamiento generacional es la norma en poblaciones de animales domésticos, dificultando obtener una medida fiable de dichos incrementos. En los últimos años han proliferado los intentos de obtener una estimación fiable del incremento en consanguinidad (y su parámetro relacionado de forma inversa, el tamaño efectivo) que permitiera tener en cuenta el solapamiento generacional. La metodología desarrollada por Gutiérrez et al. (2008), incorporada a la versión v4.5 del programa ENDOG (Gutiérrez y Goyache, 2005), determina el tamaño efectivo a partir de la media del incremento de consanguinidad individual (ΔF_i) obtenido mediante $\Delta F_i = 1 - \sqrt[2]{1 - F_i}$, siendo g_i el número de generaciones discretas aproximado mediante el número de generaciones equivalentes (Maignel et al., 1996; Boichard et al., 1997). Esta metodología tiene la ventaja de tener en cuenta todas las causas de incremento de consanguinidad de forma indirecta sin tener que preocuparse de cuáles son, dado que se basa exclusivamente en el coeficiente de consanguinidad individual alcanzado en la cantidad de genealogía conocida para cada individuo. Presentamos aquí una forma paralela de obtener el incremento en coascendencia, lo que permite establecer una medida de subdivisión equivalente en poblaciones con estructura irregular. El método se ilustra con un sencillo ejemplo simulado y dos poblaciones reales.

Material y métodos

Paralelo al incremento en consanguinidad individual (ΔF_i , Gutiérrez et al., 2008), se define el

incremento en coascendencia entre dos individuos j y k como $\Delta c_{jk} = 1 - \sqrt{\frac{g_j + g_k + 1}{2} (1 - c_{jk})}$, asumiendo que dicho coeficiente de coascendencia c_{ij} correspondería a la consanguinidad de un descendiente procedente del cruce de ambos en la generación siguiente a las de sus padres g_j y g_k . Si promediando el incremento de consanguinidad individual se puede acceder fácilmente al tamaño efectivo realizado ($\overline{N}_e = \frac{1}{2\Delta F}$, Gutiérrez y col., 2008), promediando los incrementos en coascendencia se puede obtener el tamaño efectivo que resultaría si los individuos de la población se apareasen con igual probabilidad, como sería el caso de una población no subdividida: $\overline{N}_{ec} = \frac{1}{2\Delta c}$. De este modo, el cociente entre ambos permite obtener una medida de número de subpoblaciones equivalente en la población: $S = \frac{\overline{N}_{ec}}{\overline{N}_e} = \frac{\Delta F}{\Delta c}$.

El método se ilustra en primer lugar con la ayuda de un ejemplo simulado constituido por una población constante de 200 individuos por generación en las condiciones de la población ideal excluyendo el apareamiento entre individuos del mismo sexo. A partir de la generación 25 el ejemplo simula una subdivisión completa y permanente en cuatro subpoblaciones de 50 individuos.

En segundo lugar se usan dos poblaciones reales: a) Una población experimental de ratones en la que se parte de una población base común de la que después de dos generaciones se obtienen 9 líneas (Ibáñez-Escriche et al., 2008; Moreno, 1998) y b) el archivo genealógico de la ganadería de toro de lidia de Juan Pedro Domecq en la que se ha llevado una política de apareamientos muy controlada evitando el cruce de los individuos antecesores comunes en las tres generaciones previas.

Resultados y discusión

En la figura 1 se muestra la evolución por generación del tamaño efectivo realizado (\overline{N}_e), tamaño efectivo por coascendencias (\overline{N}_{ec}) y medida de subdivisión (S) en la población simulada. Se observa cómo S presenta un valor aproximado a uno hasta la generación 25, momento en el que se simula la separación en 4 núcleos reproductivos,

aumentando hasta alcanzar valores en torno a 3, intuyéndose que el valor alcanzará asintóticamente el número de poblaciones subdivididas. Obsérvese que el tamaño efectivo que se obtiene corresponde a la media armónica del verdadero número de reproductores por lo que la historia de la población previa a la subdivisión tiene un peso cada vez menos importante en el parámetro.

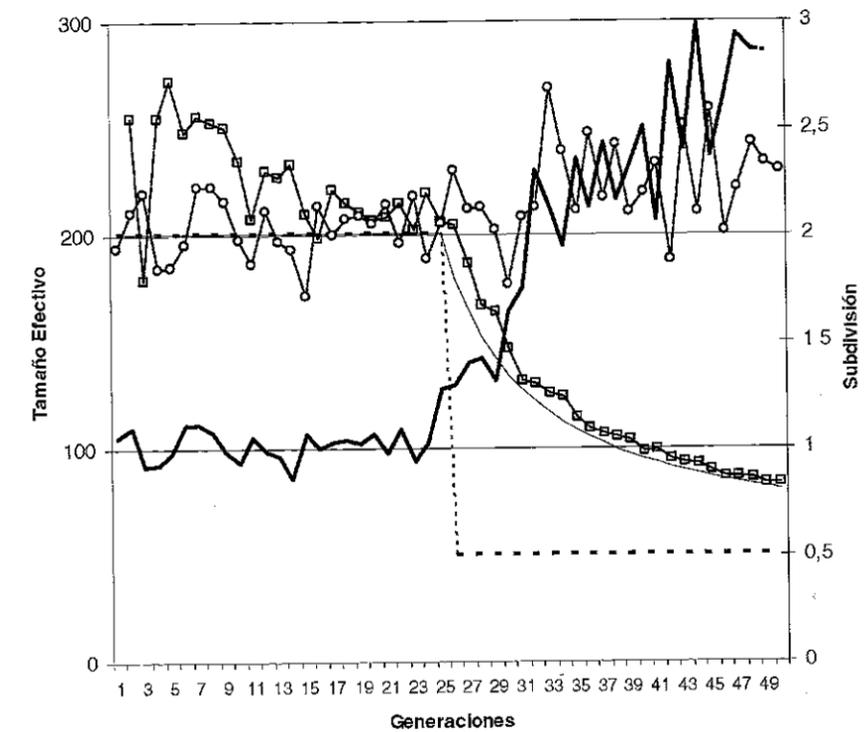


Figura 1. Evolución del \overline{N}_e realizado (\overline{N}_e , cuadrados, eje izdo.), tamaño efectivo por coascendencias (\overline{N}_{ec} , círculos, eje izdo.) y medida de subdivisión (S , línea continua gruesa, eje dcho.) en la población simulada. Las líneas discontinuas representan los valores esperados de \overline{N}_e por incremento en coascendencias entre generaciones (rayas) o a partir de la media armónica del número de reproductores por generación (puntos).

Figure 1. Trends of Realised \overline{N}_e (\overline{N}_e , squares, left axis), Effective size based on coancestries (\overline{N}_{ec} , circles, left axis) and subdivision measure (S , continuous line, right axis) in the simulated example. Discontinuous lines show expected values of \overline{N}_e regarding increases in coancestries between consecutive generations (hyphen) or from harmonic mean of reproductive animals per generation (dots).

Esta medida de subdivisión equivalente no identifica posibles subpoblaciones, sino que nos informa del número de subpoblaciones que reproduciéndose al azar darían lugar a los incrementos de consanguinidad que se observan. Esta situación es más acentuada en poblaciones en las que, ya sea por dificultad técnica, económica o natural, los apareamientos entre núcleos reproductivos alejados no se llevan a cabo. Así, el apareamiento no se realiza al azar sino que la probabilidad

del cruce entre un individuo y los de sexo contrario no es igual para todos ellos.

En la figura 2 se muestra la evolución, por generación (2A) o por año de nacimiento (2B), del tamaño efectivo realizado (\bar{N}_e), tamaño efectivo por coascendencias (\bar{N}_{ec}) y medida de subdivisión (S) en las dos poblaciones reales utilizadas. En la población de ratones (figura 2A), se observa que \bar{N}_e se mantiene constante mientras que \bar{N}_{ec}

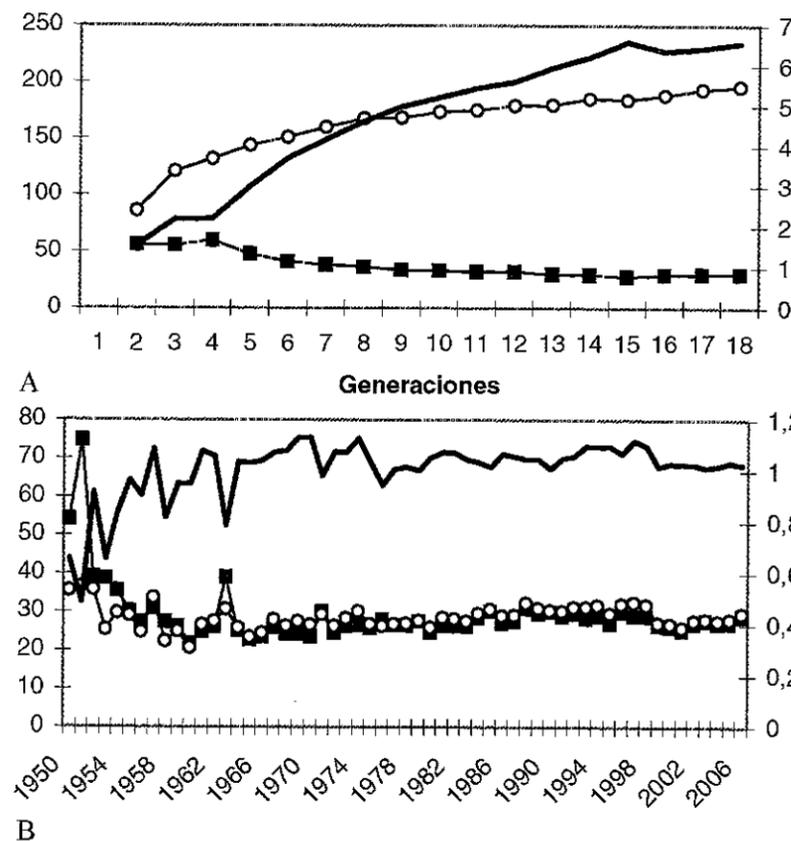


Figura 2. Evolución del \bar{N}_e realizado (\bar{N}_e , cuadrados negros, eje izdo.), tamaño efectivo por coascendencias (\bar{N}_{ec} , círculos blancos, eje izdo.) y medida de subdivisión (S , línea continua gruesa, eje dcho.) en la población de ratones (A) y en la población de toro de lidia (B).

Figure 2. Trends of Realised \bar{N}_e (\bar{N}_e squares, left axis), Effective Size based on coancestries (\bar{N}_{ec} , circles, left axis) and subdivision measure (S , continuous line, right axis) in the mice (A) and bullfight (B) real populations.

se incrementa como consecuencia de la subdivisión existente. Como consecuencia se produce un aumento de S , que se sitúa entre 6 y 7 en la generación 18. La población se encuentra de hecho subdividida en 9 líneas pero comparten genes de la población fundadora, por lo que el tamaño efectivo realizado, comparable al obtenido mediante la media armónica, aun se encuentra por debajo de ese valor. Sin embargo, el truncamiento del pedigree después de la separación llevaría a un valor de S próximo a 9. En la población de toro de lidia (figura 2B) se observa el resultado que se obtiene para una población en la que prácticamente todos los individuos tienen la misma probabilidad de aparearse con cualquiera de los disponibles de sexo contrario. Ambos tamaños efectivos mantienen un valor parecido de forma estable, lo que supondría una política de apareamientos con tendencia a evitar la subdivisión, manteniéndose S , el cociente entre ambos, muy próximo a 1.

Los resultados mostrados aquí, tanto para genealogías simuladas como para poblaciones reales, permiten concluir que, tanto el incremento individual en coascendencia como la medida del número de subpoblaciones equivalentes, parecen parámetros útiles en la descripción de poblaciones animales con registro genealógico.

Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento a Juan Pedro Domecq por sus genealogías actualizadas y al grupo de investigación 920332 de la Universidad Complutense

de Madrid y la ayuda Complutense CCG07-UCM/AGR-2826.

Bibliografía

- Boichard D, Maignel L, Verrier E, 1997. The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population. *Genet. Sel. Evol.* 29, 5-23.
- Falconer DS, Mackay FC, 1996. *Introduction to quantitative genetics*. 4th edn, Longman Group Ltd., England.
- Gutiérrez JP, Cervantes I, Molina A, Valera M, Goyache F, 2008. Individual increase in inbreeding allows estimating effective sizes from pedigrees. *Genet. Sel. Evol.* 40, in press.
- Gutiérrez JP, Goyache F, 2005. A note on ENDOG: a computer program for analysing pedigree information. *J. Anim. Breed. Genet.* 122, 357-360.
- Ibáñez-Escriche N, Moreno A, Nieto B, Piqueras P, Salgado C, Gutiérrez JP, 2008. Genetic parameters related to environmental variability of weight traits in a selection experiment for weight gain in mice; signs of correlated canalised response. *Genet. Sel. Evol.* 40, 279-293.
- Maignel L, Boichard D, Verrier E, 1996. Genetic variability of French dairy breeds estimated from pedigree information. *Interbull Bulletin*, 14, 49-54.
- Moreno A, 1998. Optimización de la respuesta a la selección en "Mus musculus" con consanguinidad restringida. PhD Thesis, Univ. Complutense, Madrid. Colección Tesis Doctorales, T22287.

(Aceptado para publicación el 28 de abril de 2008)