APLICACIONES DE LA DIVERSIDAD MARGINAL Y ELASTICIDAD DE LA DIVERSIDAD DE WEITZMAN

David García, Javier Cañón

Laboratorio de Genética, Facultad de Veterinaria, UCM
28040-Madrid

INTRODUCCIÓN

En la X Reunión Nacional de Mejora Genética Animal se presentó (García *et al.*, 2000) una primera aplicación de los métodos propuestos por Weitzman (Weitzman, 1992) para el cálculo de una medida de diversidad genética con buenas propiedades de cara a su utilización en programas de gestión de la biodiversidad. La medida de Weitzman utiliza como información distancias entre unidades taxonómicas, sean éstas individuos, poblaciones o razas, y proporciona un valor de diversidad conjunta. El algoritmo permite asímismo construir un árbol jerárquico que refleja de forma intuitiva tanto los efectos de la pérdida de una determinada población como una aproximación al desarrollo evolutivo del conjunto que se esté estudiando.

Teniendo como finalidad aportar un criterio científico objetivo para la distribución de fondos económicos en programas de conservación de recursos genéticos, el propio Weitzman definió poco después (Weitzman, 1993) lo que llamó *diversidad marginal* y *elasticidad de la diversidad*. El cálculo de estas dos medidas exige la determinación de probabilidades de extinción para cada una de las poblaciones involucradas, de forma que los recursos económicos irían encaminados a intentar disminuir estas probabilidades de la forma más razonable posible. La diversidad marginal y la elasticidad facilitan esta tarea al aportar valores relativos del cambio en la diversidad esperada al cabo de cierto número de generaciones según varíen las probabilidades de extinción.

MATERIAL Y MÉTODOS

El procedimiento descrito por Weitzmann (1992) se aplicó a un total de trece razas bovinas europeas (Cañón *et al.*, 2001). Puesto que este método ya está suficientemente descrito en la bibliografía (García *et al.*, 2000; Thaon d'Arnoldi, 1998; Weitzman, 1992) no detallaremos aquí su funcionamiento. Sí es, sin embargo, novedosa la utilización de dos medidas para ponderar el incremento en la diversidad de, en este caso, la especie, en función de variaciones en las probabilidades de extinción de las razas, las llamadas *diversidad marginal* y *elasticidad de la diversidad*. Para definir estos conceptos es necesario introducir previamente el de *diversidad esperada* al cabo de un determinado número de generaciones.

Supongamos que tenemos un total de n razas y que para cada una de ellas se conoce la probabilidad de extinción en el transcurso de una generación, P_i, con $1 \leq i \leq n$ (sobre la subjetividad de la elección de estas probabilidades se discutirá posteriormente, aportando posibles soluciones a este problema). Al cabo de t generaciones, sea $S \subseteq I$ el subconjuto de razas del conjunto inicial (I) que han sobrevivido. La probabilidad de este subconjunto viene dada por

$$P_t(S) = \prod_{i \in S} (1 - P_i)^t \prod_{i \in I \setminus S} \left[1 - (1 - P_i)^t\right]$$

Además, para cada S se puede calcular la correspondiente medida de diversidad $V(S)$, con lo que se puede definir la *diversidad esperada* al cabo de t generaciones como $E_t(V) = \sum_{S \subseteq I} P_t(S) V(S)$.

Ahora, se define la *diversidad marginal* para la especie *i* como

$$DM(i) = \frac{\partial E_t(V)}{\partial P_i},$$

y la *elasticidad de la diversidad* para la especie *i* como

$$ED(i) = \frac{\partial E_t(V)}{\partial P_i} \frac{P_i}{E_t(V)}.$$

De esta forma, la diversidad marginal permite apreciar cómo varía la diversidad esperada en un entorno de la probabilidad de extinción de la raza *i*, mientras que la elasticidad aporta una visión similar, pero haciendo referencia a variaciones relativas de la probabilidad de extinción.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Con los datos de distancias genéticas de Reynolds para las trece razas estudiadas (Cañón *et al.*, 2001), se obtiene, por medio del procedimiento de Weitzman (1992), el árbol jerárquico recogido en la Figura 1.

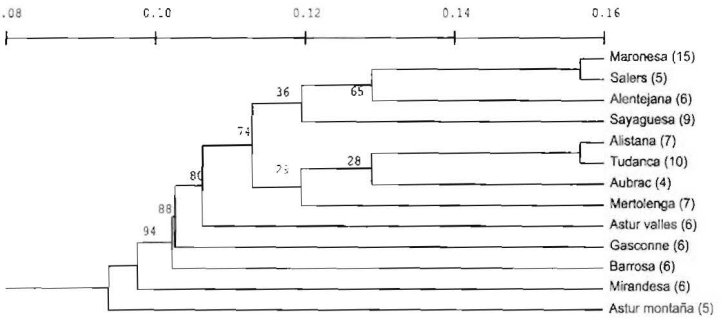


Figura 1: Árbol jerárquico de las trece razas obtenido mediante el procedimiento de Weitzman. Junto a cada nodo, incluidos los terminales, figura el porcentaje que las razas que abarca aportan a la diversidad conjunta.

Para llevar a cabo el estudio de la diversidad marginal y la elasticidad, dada la carencia de información sobre probabilidades de extinción de las razas analizadas, se ha optado por utilizar un enfoque dirigido a la supervivencia genética en lugar de la física, y considerar como "probabilidades de extinción" las respectivas homocigosis de cada una de las razas, basándose en la idea de que una homocigosis igual a uno significa la muerte genética de una población por fijación de todas las alternativas alélicas en todos los genes de todos los individuos. En la Tabla 1 se pueden observar los valores de diversidad marginal y elasticidad de todas las razas al cabo de diez generaciones.

Especie	Homocigosis	Diversidad marginal	Elasticidad de la diversidad
Salers	.4200	4.1094	4.8575
Aubrac	.4310	3.6329	4.4067
Gascon	.3700	7.0108	7.3004
Alistana	.3710	6.9372	7.2433
Asturiana de montaña	.3480	7.0089	6.8645
Asturiana de valles	.3440	8.6208	8.3462
Sayaguesa	.3460	11.2147	10.9205
Tudanca	.4040	4.9468	5.6245
Alentejana	.3780	6.3234	6.7270
Barrosã	.2840	17.1324	13.6935
Maronesa	.3650	10.8828	11.1793
Mertolenga	.3740	6.3426	6.6761
Mirandesa	.3750	5.8371	6.1604

Tabla 1: Diversidad marginal y elasticidad de la población para las trece razas al cabo de diez generaciones (valores normalizados a 100).

El hecho de considerar la homocigosis como un parámetro sinónimo de la probabilidad de extinción, y asumiendo que el modelo que puede ser ajustado para definir la evolución en el tiempo de la probabilidad de extinción también puede aplicarse a la evolución en el tiempo de la homocigosis, hace que la importancia relativa de las diferentes razas se modifique, a veces sustancialmente, respecto a su contribución a la diversidad del conjunto de razas consideradas en el estudio. Así, por ejemplo, como se puede ver en la Tabla 2, después de 10 generaciones sólo el 50 % de las razas que aparecían como más importantes al comienzo del proceso se mantienen. Es interesante anotar el hecho de algunas razas, por ejemplo la asturiana de los valles o la barrosã, que al principio se sitúan entre las menos rentables en términos de diversidad marginal , sin embargo, pasadas un número de generaciones aparecen siempre entre las que más aportan.

Generación 1		Generación 10		Generación 20	
maronesa	maronesa	barrosã	barrosã	barrosã	barrosã
sayaguesa	tudanca	sayaguesa	maronesa	sayaguesa	sayaguesa
tudanca	sayaguesa	maronesa	sayaguesa	asturiana valles	asturiana valles
alentejana	alentejana	asturiana valles	asturiana valles	maronesa	maronesa

Tabla 2: Razas con mayores valores de diversidad marginal (izquierda) y elasticidad (derecha).

En general, la correlación entre las medidas de diversidad marginal en las diferentes generaciones tiene valores elevados y diferentes de 0, mientras que la correlación entre las medidas de elasticidad de la diversidad entre los valores de generaciones alejadas no es diferente de 0.

El uso que aquí se le ha dado a las homocigosis como sustituto de las probabilidades de extinción es provisional, puesto que se complementará en un futuro con la aplicación de la teoría de procesos de difusión para modelar la evolución de las frecuencias alélicas (Crow & Kimura, 1970; Lynch & Walsh) con el objetivo último de aproximar una función de distribución para la homocigosis y completar así la equiparación a efectos analíticos de la supervivencia genética con la supervivencia física.

Otro punto a completar del desarrollo hecho por Weitzman es la acomodación de un modelo de variabilidad con el tiempo en las distancias entre unidades taxonómicas, ya que tal como se concibe el procedimiento, no se contempla el hecho de que las distancias varían a medida que transcurren las generaciones, y todos los cálculos se hacen con la matriz de distancias proporcionada en la generación inicial.

AGRADECIMIENTOS

Las distancias genéticas entre las razas fueron obtenidas en el marco del proyecto financiado por la UE nºFAIR1 PL95 702 y la CICYT, nº AGF96-1950-CE.

BIBLIOGRAFÍA

Cañon, J., Alexandrino, P., Bessa, I, Carleos, C, Carretero, Y, Dunner,S., Ferran, N, Garcia, D., Jordana, J., Laloë, D., Pereira, A., Sanchez, A., Moazami-Goudarzi, K. (2001). Genetic diversity measures of local European beef cattle breeds for conservation purposes. Genetics, Selection and Evolution (en prensa).

Crow, J.F.; Kimura, M. (1970) An introduction to population genetics theory. Harper & Row, Publishers, Inc., N. Y.

García, D.; Checa, M.L.; García-Atance, P.; Dunner, S.; Canón, J. (2000) Medidas de diversidad genética en poblaciones de caballos celtas españoles. X Reunión Nacional de Mejora Genética Animal, Caldas de Munbuí, 8-9 de Junio de 2000.

Lynch, M.; Walsh, B. (Draft) Evolution and selection of quantitative traits.

Thaon d'Arnoidi, C., Foulley, J.L., Ollivier, L., (1998). An overview of the Weitzman approach to diversity. *Genetics, Selection and Evolution*, 30, 149-161.

Weitzman, M.L. (1992) On diversity. *The Quarterly Journal of Economics*, 107, 363-405.

Weitzman, M. (1993). What to preserve?. An application of diversity theory to crane conservation. *The Quarterly Journal of Economics*, 108, 157-183.