HABLEMOS DE SEXOS

M. A. Toro, A. Fernández, L. A. García-Cortés, J. Rodrigáñez y L. Silió
Departamento de Mejora Genética Animal, INIA, 28040 Madrid

INTRODUCCION

Debido a su relevancia en estudios evolutivos y al interés por sus posibles aplicaciones en animales domésticos, existe una ingente bibliografía sobre factores genéticos y ambientales que pudieran influir en el cociente sexual, definido como la proporción de machos en la descendencia de un apareamiento. La interpretación adaptativa de dicho cociente se inició con Fisher (1930), quien propuso que en una población con cociente sexual sesgado la selección favorecería la descendencia del sexo menos representado porque tendría ventaja en el apareamiento. En el campo de la mejora genética, la posible selección para aumentar la proporción del sexo más productivo (hembras, en el caso de gallinas de puesta y vacuno de leche o machos, en el caso de animales de carne) tendría un indudable interés económico.

La acción de la selección, tanto natural como artificial, requiere la existencia de variabilidad genética para el cociente sexual. En un sistema de determinación sexual de tipo cromosómico, el cociente sexual puede ser una simple consecuencia del comportamiento meiótico de los cromosomas, no modificable por selección y sin ningún valor adaptativo. Para que exista variabilidad genética se requiere, en primer lugar, que exista variabilidad fenotípica, y conviene enfatizar la dificultad estadística para corregir por la varianza binomial inherente a la segregación. De acuerdo con los estudios de simulación de Dobao et al. (1982), si la verdadera desviación típica entre padres fuera de 0.015 se necesitarían 160 familias de tamaño 500 o 60 de tamaño 1000 para detectarla con una probabilidad de 0.95 con los métodos estadísticos entonces disponibles (Robertson y Lerner, 1949; Robertson,1951).

Uno de los factores ambientales que pudieran influir en el cociente sexual es la edad de los padres, bien la edad del padre o de la madre. Esta última idea se relaciona con la hipótesis de Trivers y Willard (1973) de que, en vertebrados el beneficio de la inversión materna es, en términos de eficacia biológica, superior si se dedica a los machos que a las hembras. De aquí se predice que las madres en baja condición fisiológica tenderán a producir hijas, mientras que las madres en buena condición tenderán a producir hijos. Por lo tanto si la condición corporal se altera con la edad materna, cabría esperar los correspondientes cambios en el cociente sexual en función de la edad o del ordinal de parto de la madre.

En un estudio previo, Dobao et al (1982) analizaron 64 807 lechones de cerdo ibérico y concluyeron que la varianza binomial era la fuente principal de variabilidad. También encontraron que la regresión del cociente sexual sobre la edad de la madre no fue significativa. En el presente trabajo reanalizamos parte de estos datos junto a otros más recientes, utilizando además de la metodologías clásicas, otras más sofisticadas basadas en un análisis bayesiano del modelo animal, tanto para caracteres continuos como para caracteres umbrales.

MATERIAL, MÉTODOS y RESULTADOS

Material

Se ha analizado el cociente sexual de 56.807 lechones, nacidos entre 1964 y 2004 en 6.775 camadas de la estirpe de cerdos ibéricos Torbiscal, procedentes de

550 verracos y 1.893 madres. El cociente sexual total, determinado sobre lechones nacidos vivos y mortinatos, fue ligeramente favorable para los machos: 0.519.

Análisis de heterogeneidad

Entre padres. La varianza del cociente sexual entre las descendencias de los machos es una medida de la varianza fenotípica y por tanto indica el límite máximo que puede alcanzar la varianza genética. Hay dos formas que se han utilizado desde antiguo para estimar esta varianza: una basada en el χ^2 de heterogeneidad (Robertson y Lerner, 1949) y otro de máxima verosimilitud simplificada (SML) desarrollado por Robertson (1951). Este último consiste en calcular el estadístico $\sum K / \sum I$ que se distribuye normalmente con media cero y varianza $1/\sum I$ siendo

$$K = \frac{1}{2}\left[\frac{f_i(f_i-1)}{(1-p)^2} + \frac{m_i(m_i-1)}{p^2} - \frac{2m_i f_i}{p(1-p)}\right] \qquad \sum I = \frac{\sum n_i(n_i-1)}{2p^2(1-p)^2}$$

En nuestro caso el número de descendientes de verracos fluctuó entre 1 y 928 y el de cociente sexual entre 0 y 0.526. El valor del χ^2de heterogeneidad para los 524 machos con un número de descendientes superior a 20 fue de 605.67 (P<0.007), aunque la significación desaparece si sólo se consideran las 336 descendencias superiores a 40 (χ^2 =366.25, P<0.116). Los valores del estadístico $\sum K / \sum I$ y de su desviación típica fueron de 1.1 x10^{-4} y 0.9 x10^{-4} que corresponden a una P<0.115.

Entre edades. Las edades de los verracos en trimestres se agruparon en 13 clases, con observaciones muy desequilibradas (entre 61 y 12.586) y un amplio rango de cocientes sexuales (entre 0.46 y 0.64). No se observa ninguna tendencia del cociente sexual en función de la edad del verraco y tanto el análisis χ^2 (15.63, P<0.209), como el método SML ($\sum K / \sum I$ =–0.6 x10^{-6}, $\sqrt{1/\sum I}$ =1.6 x10^{-5}, P< 0.484) no detectan heterogeneidad de los datos. Las edades de las madres en trimestres se agruparon en 17 clases, con un rango de 24 a 9.449 para las observaciones, y de 0.44 a 0.54 para el cociente sexual. Tampoco se observó heterogeneidad ni en el análisis χ^2 (13.62; P<0.627), ni en el SML ($\sum K / \sum I$ =–0.1 x10^{-4}, $\sqrt{1/\sum I}$ =1.8 x10^{-5}, P<0.758).

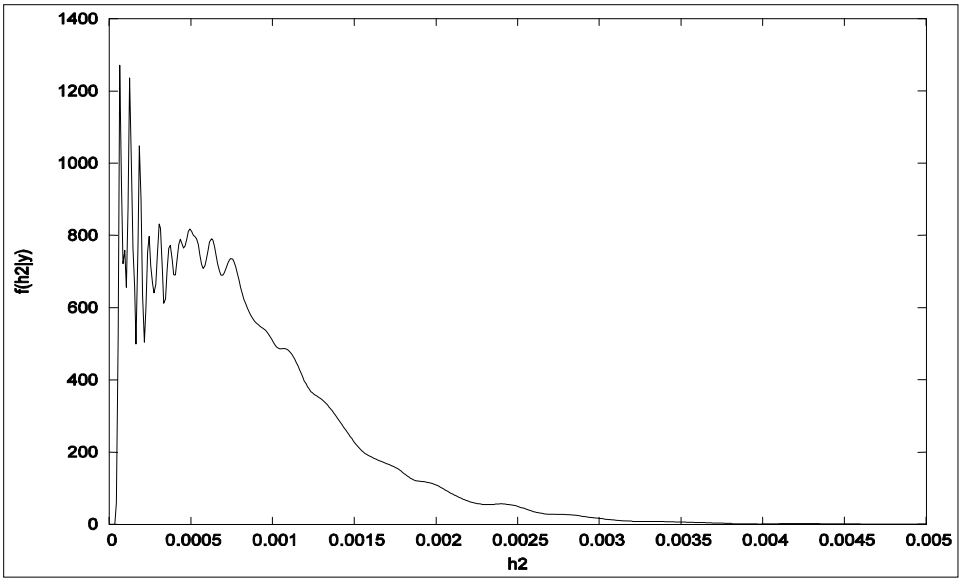
Análisis bayesiano con el modelo animal.

El modelo ajustado fue un modelo con medidas repetidas (1 = hijo macho, 0 = hija hembra) para cada verraco, junto con el efecto correspondiente a la edad del verraco. Las distribuciones a priori fueron planas para todas los parámetros y las posteriores se obtuvieron mediante muestreo de Gibbs. La media y la desviación típica de la distribución posterior de la heredabilidad fueron 3.0 x10^{-4} y 3.3 x10^{-4} respectivamente). El efecto de la edad del verraco tampoco fue significativo.

También se ajustó un modelo en que la edad del verraco se sustituyó por la edad de la madre. La media de la heredabilidad fue 2.9 x10^{-4} (desviación típica, 3.1 x10^{-4}).

Análisis bayesiano con el modelo umbral.

Los dos análisis anteriores se repitieron utilizando el modelo umbral en el que se asume una variable subyacente distribuida normalmente, existiendo un valor umbral diferente para cada verraco que determina la probabilidad de que el descendiente producido sea macho o hembra. En la figura se representa la distribución a posteriori de la varianza aditiva en la escala subyacente. El análisis bayesiano permite asignar un valor a la probabilidad de que la heredabilidad sea cero (condicionada en los datos), que resultó ser de 0.9998.



CONCLUSIÓN

La literatura sobre variabilidad genética del cociente sexual en vacuno lechero, cerdos, gallinas, ratones, conejos, ovejas y visones fue revisada por Hohenboken (1981) y Toro (1986). La conclusión general es que los datos pueden explicarse a partir de la simple segregación mendeliana de los cromosomas X e Y. Lo mismo cabe concluir del presente estudio realizado con métodos estadísticos más refinados, que amplia otro preliminar basado en datos parcialmente diferentes y analizados con una metodología mas tradicional (Dobao et al. 1982). Aunque suele afirmarse que todo carácter cuantitativo tiene un componente heredable, el cociente sexual es un llamativo caso de heredabilidad nula. Tampoco hemos detectado efectos sobre el cociente sexual ni de la edad del padre ni de la de la madre. Meikle et al. (1996) tampoco encontraron relación entre el cociente sexual y la edad de la madre, pese de que las hembras dominantes produjeron una proporción significativamente mayor de machos que las hembras subordinadas.

Las hipótesis sobre el cociente sexual seguirán siendo objeto de discusión, pero su manipulación práctica, al menos en cerdos, no es factible mediante selección y requiere el empleo de las aún costosas técnicas de reproducción asistida.

REFERENCIAS

Dobao, M.T., Rodrigáñez, J., Silió, L., Toro, M.A. 1982. *2nd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, **8**: 537-542.

Fisher, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press.

Meikle, D.B., Drickamer, L.C., Vessey, S.H., Arthur, R.D., Rosenthal, T.L. 1996. *Ethology* **102**: 969-978.

Toro, M.A. 1986. *La sociedad naturalizada: genética y conducta.* Tirant lo Blanc, Valencia, pp. 185-205.

Trivers, R.L., Willard, D.E. 1973. *Science* **179**: 90-92.

Robertson, A., Lerner, I.M. 1949. *Genetics* **34**: 395-411.

Robertson, A. 1951. *Annals of Eugenics*. **16**: 1-15.