ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LA ASIMETRÍA FLUCTUANTE. UN EJEMPLO EN AVES DE PUESTA

Prieto, M.T., Campo, J.L., Dávila, S.G., Gil, M.G.
Departamento de Mejora Genética Animal, Instituto Nacional de Investigación Agraria y Alimentaria, Apartado 8111, 28080 Madrid

INTRODUCCIÓN

La asimetría fluctuante es más utilizada cada día como indicador del estrés, especialmente cuando el análisis se basa en el valor combinado de varios caracteres bilaterales (Leung *et al.*, 2000). Se caracteriza por una distribución normal (o leptocúrtica) de las diferencias entre el lado derecho e izquierdo con un valor medio de cero (Swaddle *et al.*, 1994), y puede ser difícil de detectar porque estas diferencias son casi siempre pequeñas (entre 1% y 5% del valor del carácter; Gangestad y Thornhill, 1999). Adicionalmente, hay varios factores que complican el análisis: diferentes tipos de asimetría bilateral, error de medida, dependencia del valor del carácter, y predisposición genética a la asimetría. En contraste con la asimetría fluctuante, la asimetría direccional y la antisimetría no han sido asociadas generalmente con el estrés y se caracterizan por una distribución normal con un valor medio distinto a cero, y por una distribución no normal con un valor medio igual a cero, respectivamente. Igual que la asimetría fluctuante, los errores de medida se distribuyen normalmente con un valor medio de cero, y hay que obtener estimas de asimetría insesgadas con respecto a dichos errores. La dependencia con el valor del carácter se elimina dividiendo la asimetría por el valor medio del carácter cuando la dependencia es lineal (isometría), aunque puede ser inadecuado cuando hay anisometría (Leung, 1998). Aunque la asimetría fluctuante suele tener un bajo componente heredable, los otros dos tipos de asimetría pueden tener un componente genético importante. El objetivo de este estudio fue presentar el estado actual del conocimiento sobre el análisis estadístico de la asimetría fluctuante, e ilustrarlo con un ejemplo en gallinas de puesta.

MATERIAL Y MÉTODOS

La asimetría relativa de un carácter se define por el valor absoluto de la diferencia entre el lado derecho e izquierdo de un carácter bilateral [|D-I|]. Este valor suele ser más apropiado que la varianza de la diferencia entre el lado derecho e izquierdo [var(D-I)] y otros índices alternativos (Palmer, 1994): $|D\text{-}I|/^{0,5}$, $\log|D\text{-}I|$, $(D^2+I^2)\text{-}0,5(D+I)^2$, $\log(D/I)$, $|\ln(D/I)|$, $\text{var}(D/I)1\text{-}r^2_{D,I}$Aunque |D-I| tiene una distribución medio-normal, $|D\text{-}I|/^{0,5}$ y $\log|D\text{-}I|$ producen una distribución normal. Cuando hay leptocurtosis, el índice alternativo log(D/I) es más apropiado (Graham *et al.*, 2003). Los dos indicadores más usados de asimetría están relacionados entre sí (Windig y Nylin, 2000), ya que el valor medio de |D-I| es 0,8 $[\text{var}(D\text{-}I)]^{0,5}$.

El análisis estadístico de la asimetría fluctuante consta de tres pasos (Palmer, 1994): 1) presencia de asimetría direccional o antisimetría, 2) separación del error de medida, y 3) independencia del valor del carácter. Primeramente, la presencia de los otros dos tipos de asimetría se analiza por medio de la distribución de los valores (D-I): Shapiro-Wilk con menos de 60 datos o Kolmogorov-Smirnov para mas de 60 datos; la asimetría direccional es normal con media cero (prueba *t*) y la antisimetría suele ser bimodal con tendencia a ser platicúrtica. En segundo lugar, el error de medida se valora por medio de medidas repetidas del lado derecho e izquierdo. El análisis más frecuente es un ANOVA factorial con el lado (fijo) y el animal (aleatorio) como efectos principales (Leamy, 1984); una variación significativa entre lados indica asimetría direccional, mientras que una interacción significativa indica asimetría fluctuante (en ausencia de antisimetría). Alternativamente, puede usarse estimación REML de un modelo mixto (van Dongen *et al.*, 1999): $Y = Xb+Zu+e$. En el modelo se asigna un valor de 1 al lado derecho y un valor de -1 al lado izquierdo; la parte fija del modelo está formada por la ordenada en el origen (estima del valor medio del carácter) y el lado (estima de la asimetría direccional); la parte aleatoria del modelo está formada por la ordenada en el origen (estima de la variación

en el valor del carácter) y el lado (estima de la asimetría fluctuante); el error es el error de medida. Para analizar la significación de la asimetría fluctuante y la asimetría direccional se utiliza la prueba de máxima verosimilitud restringida: -2 ln(REML$_{\text{modelo reducido}}$/REML $_{\text{modelo completo}}$), que tiene una distribución χ^2 con q_1-q_2 grados de libertad (siendo q_1 y q_2 el número de parámetros en cada modelo); el efecto aleatorio del lado (asimetría fluctuante) no se incluye en el modelo reducido. Finalmente, la correlación entre la asimetría fluctuante y el valor del carácter sirve para determinar si son independientes; si la relación es positiva, la asimetría absoluta se divide por la media del carácter, definiendo la asimetría relativa como [2|D-I|/(D+I)]. Dado que la asimetría relativa no suele tener distribución normal se usa arc-sen raíz cuadrada.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la Tabla 1 se resumen los valores de las diferencias entre lados para cinco caracteres bilaterales en una muestra de 715 gallinas de puesta. La longitud de pata y el área de orejilla presentaban asimetría direccional significativa, siendo el lado derecho consistentemente más grande que el izquierdo. La longitud de pluma y el área de barbilla tenían asimetría positiva significativa, mientras que la longitud de ala, la longitud de pluma y el área de barbilla eran leptocúrticas. Una indicación adicional de leptocurtosis es el valor alto del coeficiente de variación de |D-I| (van Dongen, 1998), mayor que 0,93 en el ejemplo. Por tanto, no había evidencia de antisimetría (ausencia de platicurtosis) para ningún carácter. La ausencia de una correlación genética negativa entre lados (en el ejemplo variaba entre 0,97 y 1,00), es también una indicación de ausencia de antisimetría, ya que una correlación genética negativa es causa necesaria y casi suficiente de antisimetría (van Valen, 1962).

Tabla 1. Diferencias (D-I) entre el lado derecho (D) y el izquierdo (I) para cinco caracteres en gallinas, valores significativos de *t*, asimetría (g_1) y curtosis (g_2), y valor medio del carácter (D+I)/2

Carácter	D-I	*t*	g_1	g_2	(D+I)/2
Longitud pata (mm)	0,75 ± 0,06	11,73***			103,76 ± 0,09
Longitud ala (mm)	-0,09 ± 0,09			63,08***	91,85 ± 0,08
Longitud pluma (mm)	-0,41 ± 0,27		4,10***	3,47***	163,37 ± 0,12
Área orejilla (cm^2)	0,11 ± 0,02	5,39***			4,28 ± 0,04
Área barbilla (cm^2)	0,02 ± 0,09		1,09***	19,84***	17,57 ± 0,10

En la Tabla 2 se indican los cuadrados medios del ANOVA factorial correspondiente a una muestra de 20 aves medidos tres veces en tres diferentes sesiones. Las estimas de los cuadrados medios son respectivamente:

$s^2m + 3s^2noDA + 60s^2DA$

$s^2m + 3s^2noDA + 3s^2n$

$s^2m + 3s^2noDA$

s^2m

La estima de la asimetría no direccional, incluye la antisimetría y la mitad de la asimetría fluctuante. Multiplicando por dos la s^2_{noDA} (restando el cuadrado medio del error del cuadrado medio de la interacción y dividiendo por tres) produce una estima de var(D-I), que sería 0,57; 0,31; 10,24; 1,1 y 8,8 para longitud de pata, longitud de ala, longitud de pluma, área de orejilla y área de barbilla, respectivamente; la estima de |D-I| (multiplicando la raíz cuadrada de la

anterior por 0,8) sería 0,60; 0,44; 2,56; 0,83 y 2,37. El cuadrado medio de longitud de pata, longitud de ala, longitud de pluma, área de orejilla y área de barbilla representaba el 84,75; 86,69; 38,07; 8,6 y 26,6% del cuadrado medio de la interacción. Adicionalmente, la interacción era altamente significativa para longitud de pluma, área de barbilla y área de orejilla. Por lo tanto, la asimetría fluctuante no se confundía con el error de medida, y la asimetría no direccional identificada en el análisis era fluctuante. El error de medida representaba 1,47; 1,72; 3,83; 3,79 4,56% de la variación total, respectivamente. El cuadrado medio entre lados no era significativo para longitud de pata, longitud de ala, longitud de pluma y área de orejilla, indicando ausencia de asimetría direccional; el área de barbilla presentaba asimetría direccional.

Tabla 2. Cuadrados medios del ANOVA factorial indicando el efecto de la asimetría y el error de medida

Fuentes variación	Longitud pata	Longitud ala	Longitud pluma	Área orejilla	Área barbilla
Lados (1)	0,48	7,52	69,17	0,36	119,33*
Aves (19)	955,84***	526,30***	717,43***	11,98***	300,28***
Interacción (19)	5,63	3,52	24,82**	1,80***	17,98***
Error (80)	4,77	3,05	9,45	0,15	4,78

El coeficiente de correlación entre el valor de la asimetría absoluta y el valor del carácter era positivo y significativo para el área de orejilla (0,32***) y el área de barbilla (0,17***), por lo que se debería usar la asimetría relativa en ambos caracteres. Los coeficientes de variación de cada carácter fueron 4, 4, 6, 27 y 32%, respectivamente, y el uso de la asimetría relativa para el área de orejilla y el área de barbilla es innecesario, al ser el coeficiente de variación elevado para ambos caracteres (Leung, 1998). La transformación de la asimetría relativa para conseguir una distribución normal puede obviarse al ser el tamaño de muestra alto (Gangestad y Thornhill, 1998).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

• Gangestad S.W. y R.Thornhill. 1998. Anim. Behav. 55, 497-501. • Gangestad S.W. y R.Thornhill. 1999. J. Evol. Biol. 12, 402-416. • Graham J.H., K.Shimizu, J.M. Emlen, D. Freeman y J. Merkel. 2003. Biol. J. Lin. Soc. 80, 57-65. • Leamy L. 1984. Am. Nat. 123, 579-593. • Leung B. 1998. Proc. R. Soc. Lond. Biol.. Sci. 265, 1623-1629. • Leung B., M.R. Forbes y D. Houle. 2000. Am. Nat. 155, 101-115. • Palmer A.R., 1994: *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. Kluwer. • Swaddle J.P., M.S. Witter y I.C. Cuthill, 1994: Anim. Behav. 48, 986-989. • van Dongen S., 1998: Ann. Zool. Fenn. 35, 79-85. • van Dongen S., G. Molenberghs y E. Matthysen, 1999: J. Evol. Biol. 12, 94-102. • van Valen L., 1962: Evolution 16, 125. • Windig y Nylin. 2000. J. Evol. Biol. 13, 29.