

Cuestiones y problemas en genética de la conservación

Monografías do IBADER - Serie Biodiversidade

Eduardo San Miguel Salán



Cuestiones y problemas en genética de la conservación

Eduardo San Miguel Salán

Área de Xenética - Universidade de Santiago de Compostela

Lugo 2023

Título: Cuestiones y problemas en genética de la conservación

Autores: Eduardo San Miguel Salán

A efectos bibliográficos a obra debe citarse: San Miguel Salán, E. (2023). Cuestiones y problemas en genética de la conservación. Monografías do IBADER - Serie Biodiversidade. Lugo.

Copyright: IBADER

A totalidade dos textos, gráficos e imaxes publicadas nesta obra están protexidos por copyright. Queda prohibida a reprodución total ou parcial por calquera medio gráfico ou electrónico do contido da obra, sen a autorización escrita dos titulares do copyright.

Edita: IBADER (Universidade de Santiago de Compostela)

Diseño e maquetación: Luis Gómez-Orellana

ISSN: 1888-5810

e-ISSN: 1988-8341

DL: C 173-2008

Fotografía da portada: Mejillón de río (*Margaritifera margaritifera*). Fotografía COPEMOL



Edición realizada con la colaboración de la Deputación de Lugo



DEPUTACIÓN DE LUGO



Prólogo

El autor de esta monografía es licenciado y doctor en Biología. Su interés por la Biología de la conservación viene de muy atrás pues en 1982 defendió su tesis doctoral basada sobre los efectos tóxicos y mutagénicos en poblaciones de la mosca de la fruta de un contaminante ampliamente distribuido en el ambiente humano: el formaldehído. Más recientemente (2006) fue cofundador y coordinador del grupo de investigación COPEMOL (conservación de peces y moluscos) de la Universidad de Santiago de Compostela en la que ahora es Profesor *ad honorem*. En términos generales, su afición e interés por la conservación de plantas y animales de escaso interés comercial (o de especies invasoras) se refleja en sus proyectos y publicaciones a lo largo de su trayectoria científica desarrollada casi totalmente en la Comunidad Autónoma de Galicia, destacando por su impulso a la conservación del mejillón de río *Margaritifera margaritifera* y del pez espinoso *Gasterosteus aculeatus* (ambas especies incluidas en el Catálogo galego de especies amenazadas).

Resulta gratificante su entusiasmo para que los interesados en esta especialidad aborden con confianza la resolución de cuestiones y problemas propios de la conservación desde un enfoque genético presentando un conjunto de problemas y cuestiones desde la perspectiva de la práctica de la conservación que abordan numerosos temas de gran relevancia para estudiantes, profesionales, conservacionistas y demás personas interesadas en la conservación de la Naturaleza.

Entre las muchas amenazas que afectan a la biodiversidad destaca la pérdida de la variabilidad genética. A lo largo de esta colección de problemas se hace patente que los conceptos de censo y consanguinidad son clave para la comprensión de la pérdida de diversidad genética que puede conducir a la extinción de poblaciones.

Aunque esta monografía está diseñada para lectores con un fondo o base de genética de poblaciones elemental (textos excelentes de esta materia son recomendados al final), las causas primarias de las extinciones son cambios antropogénicos que involucran rasgos ecológicos de las poblaciones (pérdida de hábitat, fragmentación de la población, especies invasoras, etc.); sin embargo, la aplicación de técnicas genéticas (marcadores moleculares), estadísticas y programas de ordenador está asistiendo a un crecimiento explosivo en el desarrollo de planes y medidas de conservación de especies protegidas.

Cerramos este prólogo animando al autor a que continúe con esa magnífica labor de divulgación, sin duda necesaria, de la genética de la conservación.

Pablo Ramil Rego

Antonio Iglesias Becerra

Agradecimientos

Estoy agradecido al IBADER por ofrecerme la oportunidad de publicar esta monografía. Además, estoy agradecido a los profesores Carmen Bouza y Manel Vera de la USC por haber contribuido a esta monografía con problemas sobre la estimación de la diversidad genética en el caballito de mar y en la planta Arnica montana. También quisiera agradecer a todos los que aportaron fotografías para mejor diseño del texto y a la Sociedade Galega de Historia Natural por el permiso para usar la ilustración de Felis silvestris.

Índice

La diversidad genética y el equilibrio Hardy-Weinberg	9
El censo efectivo y la deriva genética	25
Depresión endogámica	31
Eficacia biológica y selección natural	35
Diversidad genética y caracteres cuantitativos	41
Referencias Bibliográficas	53

Introducción

La Genética de la Conservación es una materia relativamente nueva, y se ha fundado basándose principalmente en las teorías evolutivas. Forma parte de un campo más amplio como es la Biología de la Conservación la cual aparece debido a que la sociedad se ha sensibilizado aceleradamente ante el deterioro de la naturaleza. Tanto la Genética de Poblaciones como la Genética Cuantitativa, la Mejora Genética de animales y plantas, así como la Ecología contribuyeron y contribuyen a su desarrollo. La Genética de la Conservación se enfoca sobre todo a poblaciones de censo pequeño e intenta minimizar los efectos perjudiciales sobre la supervivencia que puedan aparecer en tales poblaciones. El declive de la diversidad genética forma parte de la pérdida de biodiversidad que la actividad antropogénica está provocando en todo el planeta (Oreskes 2022).

En la actualidad la Genética de la Conservación forma parte de planes de estudio y tiene sus propias revistas, congresos, etc. El objetivo básico de esta colección de problemas es aplicar los conceptos y herramientas de la Genética a problemas en Conservación. Cada problema o cuestión se acompaña de una respuesta más o menos elemental que el profesor o el alumno pueden ampliar o buscar alternativas a las expuestas. El libro no sólo va dirigido a biólogos u otro tipo de profesionales trabajando en temas de conservación o estudiantes de Genética de la Conservación, sino también a alumnos que cursan Genética, Mejora Genética o Ecología en másteres o grados.

El origen de este texto se debe en parte a la afición del autor por las plantas y animales silvestres de bajo o escaso interés comercial, pero con alto valor de conservación de los servicios ecosistémicos asociados. Además, el autor, en correspondencia con su trayectoria docente y didáctica (no sólo en cursos generales de Genética sino en diferentes especialidades) pretende que el objetivo primordial del texto es que el alumno sea consciente de que la estimación de la variabilidad genética natural y del censo efectivo junto a sus repercusiones en la supervivencia de una especie son la base fundamental de la Genética de Conservación.

No se pretende cubrir todos los conocimientos que hay sobre la materia, pero sí a diseminar entendimientos básicos sobre ella, y, en coherencia con los planes actuales de estudio que se desarrollen habilidades y destrezas en análisis genómico, genética y en consejo genético por parte del estudiante. Para mayor naturalidad y comprensión del texto éste se ha dividido en cinco secciones (diversidad genética, censo efectivo, depresión endogámica, selección natural

y caracteres cuantitativos) que no necesariamente son independientes, aportando ejemplos en plantas y animales que habitualmente se encuentran en Galicia. Como antes se dijo cada enunciado de un problema o una cuestión va asociado a su respuesta, pero se recomienda al alumno intentar la resolución previamente y consultar las referencias bibliográficas adecuadas. Esta forma de plantear problemas con su solución se debe a que los que nos dedicamos a la enseñanza de la Genética conocemos la dificultad de los estudiantes en realizar cálculos numéricos, o no saber plantear en términos matemáticos o bioestadísticos las ideas y conocimientos en que se fundamenta un problema de Genética.

Por otra parte, algunos problemas o cuestiones requieren practicar con el programa POPULUS, aunque otras aplicaciones pueden hacer el mismo servicio. La elección de ese programa se debe a su gratuidad y a que permite la simulación de fenómenos de deriva, migración, selección natural, consanguinidad, etc., muy acorde con la estructura del texto presente. Resolviendo los problemas y cuestiones enunciados el estudiante puede estar seguro de haber comprendido claramente su significación y alcance.

La diversidad genética y el equilibrio Hardy-Weinberg

PROBLEMA 1

El caballito de mar (figuras 1 y 2) de hocico largo (*Hippocampus guttulatus*) es una especie amenazada que presenta distribución europea asociada a hábitats costeros vulnerables. En las costas gallegas se identificaron poblaciones salvajes, utilizadas para fundar poblaciones en cautividad con fines de conservación (López et al. 2012). A continuación, se muestran los genotipos para un locus microsatélite (Hgu-USC2) que presenta 3 alelos (147, 149, 151) en tres muestras poblacionales, una de origen salvaje y dos de acuario en cautividad (AC1 y AC2). Para cada población se indica el número de individuos analizados (N). El código de los alelos se basa en el tamaño (en pares de bases) del fragmento de secuencia amplificado por PCR y analizado en un secuenciador automático.

Población	147/147	147/149	149/149	147/151	149/151	151/151	N
Salvaje	0	3	15	1	16	5	40
AC1	0	3	16	3	14	4	40
AC2	1	2	19	1	8	9	40

a).-Calcular las frecuencias genotípicas y génicas en cada población.

b).- ¿Qué poblaciones se encuentran en equilibrio Hardy-Weinberg?

c).- En las que no se encuentran en equilibrio, calcule los valores de heterocigosis observada (H_o) y esperada (H_e) para obtener a partir de ellos una estima del coeficiente de consanguinidad (F). Interprete los resultados. ¿Cuánto tardaría en alcanzar las frecuencias esperadas en el equilibrio bajo apareamiento aleatorio?

Respuesta

El enunciado presenta las frecuencias genotípicas absolutas observadas. A partir de estos datos, se calculan las frecuencias relativas observadas de cada genotipo en cada población, dividiendo el número de individuos de cada genotipo por el total de la muestra analizada. La suma de frecuencias genotípicas en cada población debe ser igual a 1.

	Frecuencias genotípicas observadas						
	147/147	147/141	141/141	147/149	141/149	149/149	?
Salvaje	0,000	0,075	0,375	0,025	0,400	0,125	1
AC1	0,000	0,075	0,400	0,075	0,350	0,100	1
AC2	0,025	0,050	0,475	0,025	0,200	0,225	1

A partir de las frecuencias genotípicas observadas, se pueden estimar las frecuencias génicas o alélicas (designadas arbitrariamente como p, q, r; siendo $p+q+r=1$). La frecuencia de cada alelo se puede obtener en cada población a partir de las frecuencias genotípicas relativas (sumatorio de la frecuencia del genotipo homocigótico para dicho alelo, más $\frac{1}{2}$ de la frecuencia de los genotipos con el alelo en heterocigosis).

Frecuencias génicas		Salvaje	AC1	AC2
frec (147)	p	0,050	0,075	0,063
frec (149)	q	0,613	0,613	0,600
frec (151)	r	0,338	0,313	0,338
Σ		1	1	1



Figura 1.- Caballito de mar (*Hippocampus guttulatus*) en su hábitat natural. Fotografía: Miquel Planas

A partir de las frecuencias génicas en cada población, se estiman las frecuencias esperadas en el equilibrio Hardy-Weinberg para los distintos genotipos (homocigóticos para cada alelo, p^2 , q^2 , r^2 ; y heterocigóticos $2pq$, $2pr$, $2qr$). El producto de éstas por el tamaño de muestra permite calcular las frecuencias genotípicas absolutas (número de individuos) por población.

b).- Para cada población se comparan las frecuencias absolutas observadas (O) respecto a las esperadas (E) para clase genotípica mediante un test de $\chi^2 [\sum (O-E)^2/E]$, tal como se muestra a continuación.

Frecuencias genotípicas esperadas							
	147/147	147/149	149/149	147/151	149/151	151/151	
Relativas	p^2	$2pq$	q^2	$2pr$	$2qr$	r^2	Σ
Salvaje	0,003	0,061	0,375	0,034	0,413	0,114	1
AC1	0,006	0,092	0,375	0,047	0,383	0,098	1
AC2	0,004	0,075	0,360	0,042	0,405	0,114	1
Absolutas							
Salvaje	0,100	2,450	15,006	1,350	16,538	4,556	40
AC1	0,225	3,675	15,006	1,875	15,313	3,906	40
AC2	0,156	3,000	14,400	1,688	16,200	4,556	40

Para 3 grados de libertad (calculados como el número de genotipos menos el número de alelos), los valores de χ^2 en cada población son los siguientes.

Población	147/147	147/149	149/149	147/151	149/151	151/151	Σ
Salvaje O	0	3	15	1	16	5	40
Salvaje E	0,100	2,450	15,006	1,350	16,538	4,556	40
χ^2	0,100	0,123	0,000	0,091	0,017	0,043	0,375
AC1 O	0	3	16	3	14	4	40
AC1 E	0,225	3,675	15,006	1,875	15,313	3,906	40
χ^2	0,225	0,124	0,066	0,675	0,113	0,002	1,205
AC2 O	1	2	19	1	8	9	40
AC2 E	0,156	3,000	14,400	1,688	16,200	4,556	40
χ^2	4,556	0,333	1,469	0,280	4,151	4,334	15,124

No se observan desviaciones significativas de las proporciones esperadas en el equilibrio Hardy-Weinberg en la muestra poblacional salvaje ni en la de acuario AC1. Se observan desviaciones significativas en la población de cautividad AC2, donde se rechaza la hipótesis de equilibrio para este locus.

c).- A partir de las frecuencias genotípicas observadas y esperadas se puede estimar el valor de la heterocigosis observada (H_o) y esperada (H_e), respectivamente. Con estos datos, se puede estimar el coeficiente de endogamia (F), que mide la magnitud y sentido de la desviación respecto a las proporciones esperadas en el equilibrio Hardy-Weinberg ($(H_e - H_o)/H_e$).

En el caso de la población AC2 que se desvía significativamente de las proporciones esperadas en el equilibrio, los valores obtenidos serían:

Población	H_o	H_e	F
AC2	0,275	0,522	0,473

Respecto a la hipótesis nula en el equilibrio ($F=0$), un valor de F positivo para este locus indica que la desviación significativa detectada del equilibrio Hardy-Weinberg se debe a un defecto de heterocigotos. Los resultados en la muestra AC2 podrían ser compatibles con consanguinidad debido al reducido censo poblacional en su establecimiento (efecto fundador), asumiendo que no existe mezcla poblacional de diferentes orígenes (efecto Wahlund). No se puede descartar selección sobre el marcador microsatélite analizado. Es importante complementar los resultados en una muestra más amplia de loci en las poblaciones a estudio. Las frecuencias esperadas en el equilibrio se alcanzarían en la siguiente generación bajo apareamiento aleatorio.

Referencias

López, A., Vera, M., Planas, M. & Bouza, C. (2015). Conservation Genetics of Threatened *Hippocampus guttulatus* in Vulnerable Habitats in NW Spain: Temporal and Spatial Stability of Wild Populations with Flexible Polygamous Mating System in Captivity. PLoS ONE 10(2): e0117538. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.01175382>.

PROBLEMA 2

La aplicación de marcadores microsatélite ha permitido analizar la diversidad genética en poblaciones salvajes y de cautividad de caballito de mar *Hippocampus guttulatus* en Galicia (López et al. 2012; 2015). Supongamos que se analizan seis loci microsatélite en dos poblaciones en cautividad (AC1 y AC2) respecto a una población salvaje de origen. A continuación, se muestran los valores por locus y población de la heterocigosis esperada (H_e) y del número de alelos (A). También se presenta el coeficiente de consanguinidad (F) por locus y población, y la significación de la desviación del equilibrio Hardy-Weinberg. a) Calcule y compare los valores medios sobre loci de H_e y A entre poblaciones; b) interprete los resultados del análisis de Hardy-Weinberg, indicando qué poblaciones están en equilibrio. Relacione los apartados anteriores con el mantenimiento de diversidad genética en las poblaciones en cautividad respecto a la salvaje de origen.

Locus	Salvaje			AC1			AC2		
	A	H_e	F	A	H_e	F	A	H_e	F
Hgu-USC5	10	0,81	0,068 ^{NS}	9	0,796	0,052 ^{NS}	7	0,62	0,182*
Hgu-USC6	12	0,627	0,070 ^{NS}	10	0,67	0,130 ^{NS}	5	0,41	0,223*
Hgu-USC7	18	0,9	0,138 ^{NS}	16	0,892	0,130 ^{NS}	9	0,654	0,362*
Hgu-USC8	17	0,864	0,036 ^{NS}	13	0,882	0,056 ^{NS}	9	0,642	0,435*
Hgut4	39	0,966	-0,035 ^{NS}	35	0,972	-0,029 ^{NS}	18	0,68	0,624*
Hgut6	32	0,957	0,020 ^{NS}	29	0,952	0,015 ^{NS}	15	0,708	0,398*

Test de Hardy-Weinberg: NS (no significativo; $P>0,05$), * ($P<0,05$)

Respuesta

a).- A partir de los datos por locus, se pueden estimar los valores medios de H_e y A en cada población (media aritmética sobre el número de loci por población).

	Salvaje	AC1	AC2
Media A	21,333	15,400	9,000
Media H_e	0,854	0,861	0,619

Ambos estimadores proporcionan información complementaria respecto al mantenimiento de conservación de variabilidad genética en las poblaciones de cautividad. Respecto a la población salvaje, se observan valores similares de H_e en AC1, mientras que la población AC2 muestra una reducción de H_e del 30%. El estimador A de diversidad alélica es más sensible para detectar pérdida de alelos poco frecuentes y disminución de variabilidad genética en poblaciones pequeñas. Los valores medios de A son menores en las dos poblaciones de cautividad, asociado probablemente a un efecto fundador a partir de la población salvaje, aunque se observa una pérdida más acusada en la población AC2 (reducción del 42% de A) que sugiere un tamaño efectivo poblacional más reducido en la gestión genética de esta población en cautividad.



Figura-2.- Caballitos de mar (*Hippocampus guttulatus*) cultivados en acuario. Fotografía: Miquel Planas

b).- Los valores de F por locus y población indican la magnitud y el sentido de las desviaciones respecto al equilibrio (hipótesis nula $F=0$). Ninguna de las desviaciones del equilibrio detectadas para los loci analizados en la muestra AC1 resultaron significativas, al igual que se observa en la población salvaje. Ambas poblaciones se encontrarían en equilibrio bajo apareamiento aleatorio. Por contra, todos los loci analizados de la población AC2 muestran desviaciones significativas de Hardy-Weinberg debidas a déficit de heterocigotos, concordante con ausencia de apareamiento aleatorio y consanguinidad en poblaciones pequeñas. Los resultados obtenidos en este apartado complementan los valores de diversidad genética obtenidos en el apartado anterior.

Referencias

- López, A., Vera, M., Planas, M. & Bouza, C. (2015). Conservation Genetics of Threatened *Hippocampus guttulatus* in Vulnerable Habitats in NW Spain: Temporal and Spatial Stability of Wild Populations with Flexible Polygamous Mating System in Captivity. PLoS ONE 10(2): e0117538. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117538>.
- López, A., Pardo, B.G., Planas, P., Quintas, P., Martínez, P. & Bouza, C. (2012) A microsatellite panel for mating system analysis and broodstock management of captive long-snouted seahorse *Hippocampus guttulatus*. Aquaculture 356–357: 153-157. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.05.021>.

PROBLEMA 3

Margaritifera margaritifera es un bivalvo de aguas dulces muy longevo y en peligro de extinción (figuras 3 y 4) (Bouza et al. 2007). En la península ibérica la mayoría de sus poblaciones se localizan en Galicia (LIFE09 NAT/ES/000514). Seguidamente se proporcionan los genotipos con respecto a dos loci microsatélites (datos no publicados) correspondientes a una muestra de 30 mejillones (número de individuos por genotipo figura entre paréntesis) del río Furelos (afluente del Ulla). La designación de los alelos se basa en el tamaño de las secuencias obtenidas por PCR:

Locus 1: 162/162 (25); 160/160 (3); 160/162 (2)

Locus 2: 189/189 (22); 190/190 (7); 189/190 (1)

a).- Calcular las frecuencias alélicas para cada locus.

b).- Estimar las heterocigosis observadas y esperadas y a partir de ellas obtener una estima del coeficiente de consanguinidad. Interpretar los resultados.

Respuesta

a).- Locus 1: $fr(162) = p = (2 \cdot 25 + 2) / 60 = 0.87$

$fr(160) = q = (2 \cdot 3 + 2) / 60 = 0.13$

Locus 2: $fr(189) = r = (2 \cdot 22 + 1) / 60 = 0.75$

$fr(191) = s = (2 \cdot 7 + 1) / 60 = 0.25$

b).- Heterocigosis esperadas (H_e), observadas (H_o) y promediadas para ambos loci:

$$H_e(1) = 1 - (0.87^2 + 0.13^2) = 0.23; H_o(1) = 2/30 = 0.07$$

$$H_e(2) = 1 - (0.75^2 + 0.25^2) = 0.37; H_o(2) = 1/30 = 0.03$$

$$\bar{H}_e (1+2) = (0.23 + 0.37)/2 = 0.30$$

$$\bar{H}_o (1+2) = (0.07 + 0.03)/2 = 0.05$$

$$F = (\bar{H}_e - \bar{H}_o) / \bar{H}_e$$

$$F = (0.30 - 0.05) / 0.30 = 0.83$$

M. margaritifera adolece de censos muy pequeños en muchos ríos de Galicia y/o experimenta autofertilización lo cual repercute en altos índices de consanguinidad.



Figura 3.- Colonia de mejillón de río (*Margaritifera margaritifera*) en el río Eo en Galicia. Fotografía: Grupo de Investigación COPEMOL (USC)

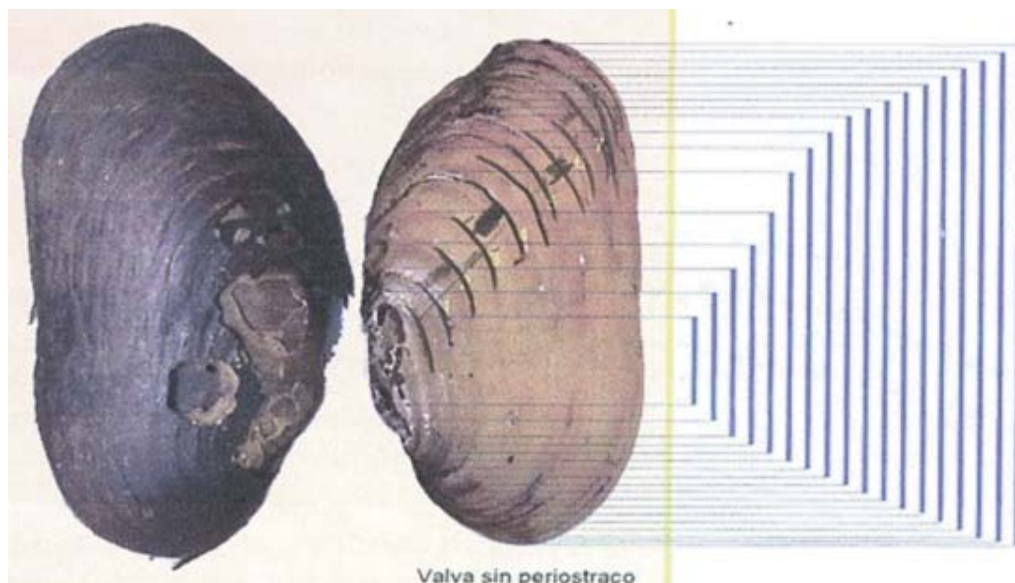


Figura 4.- Conchas de *M. margaritifera*. La derecha muestra (después de un tratamiento) los anillos anuales que permiten estimar la edad y el crecimiento. Fotografía: Grupo de Investigación COPEMOL (USC)

PROBLEMA 4

El árnica (*Arnica montana*) es una planta de la familia de las asteráceas, con un elevado interés para la industria farmacéutica por sus propiedades terapéuticas (figuras 5 y 6). La especie se encuentra en peligro en varias regiones de su rango de distribución, siendo las localidades gallegas unas de las más abundantes. Vera et al. (2020) analizaron 10 ejemplares en dos puntos de muestreo distintos (PMOU y ABOR) para el locus microsatélite Arm10, detectando los siguientes genotipos y frecuencias:

Genotipos	PMOU	ABOR
123/123	6	2
123/127	4	0
127/127	0	8

Teniendo en cuenta la información proporcionada, calcular el coeficiente de diferenciación poblacional (F_{ST}) entre las dos localidades de *A. montana*

Respuesta

El valor de F_{ST} mide el grado de diferenciación entre muestras a partir de las frecuencias alélicas, con un rango entre 0 (no hay diferenciación) a 1 (diferenciación máxima). Así, $F_{ST} = (H_T - H_S) / H_T$ donde H_S es la media de las diversidades genéticas (H , heterocigosidad esperada en Equilibrio de Hardy-Weinberg) de cada muestra y H_T es la diversidad genética asumiendo que todas las localidades son una única unidad. Para el sistema presentado, compuesto por un locus con dos alelos, $H_S = 1/n \sum (2p_i q_i)$ donde n es el número de localidades, p_i es la frecuencia del alelo A_1 en la localidad i y q_i es la frecuencia del alelo A_2 en la localidad i . Por su parte, $H_T = 2 \bar{p} \bar{q}$ donde \bar{p} es la media de las frecuencias del alelo A_1 y \bar{q} es la media del alelo A_2 . Las frecuencias alélicas en cada localidad son las siguientes:

PMOU (localidad 1):

$$\text{freq}(123) = p_1 = n^{\circ} \text{alelos } 123 / \text{total del alelos}^* = (2 \times 6 + 4) / 20 = 16 / 20 = 0.8$$

$$\text{freq}(127) = q_1 = n^{\circ} \text{alelos } 127 / \text{total del alelos} = 4 / 20 = 0.2$$

*El total de alelos es igual a $2N$, donde N es el número de individuos analizados en la localidad

ABOR (localidad 2):

$$\text{freq}(123) = p_2 = n^{\circ} \text{alelos } 123 / \text{total del alelos} = (2 \times 2) / 20 = 4 / 20 = 0.2$$

$$\text{freq}(127) = q_2 = n^{\circ} \text{alelos } 127 / \text{total del alelos} = (2 \times 8) / 20 = 16 / 20 = 0.8$$

Una vez conocidas las frecuencias alélicas, se puede calcular H_S y H_T . El cálculo de H_S sería:

$$H_1 = 2p_1q_1 = 2 \times 0.8 \times 0.2 = 0.32$$

$$H_2 = 2p_2q_2 = 2 \times 0.2 \times 0.8 = 0.32$$

$$H_S = 1/n \sum (2p_i q_i) = (0.32 + 0.32) / 2 = 0.32$$

H_T sería:

$$\bar{p} = (0.8 + 0.2) / 2 = 0.5$$

$$\bar{q} = (0.2 + 0.8) / 2 = 0.5$$

$$H_T = 2 = 2 \times 0.5 \times 0.5 = 0.50$$

Una vez calculadas H_S y H_T , se puede estimar el valor de F_{ST} siguiendo la fórmula descrita anteriormente:

$$F_{ST} = (H_T - H_S) / H_T = (0.50 - 0.32) / 0.50 = 0.36$$

Como se ha comentado anteriormente, $0 \leq F_{ST} \leq 1$ siendo el valor obtenido moderado. Valores de $F_{ST} < 0.25$ se consideran bajos, $0.25 < F_{ST} < 0.50$ moderados y $F_{ST} > 0.50$ elevados

Referencias

Frankham, R., Ballou, J. & Briscoe, D. (2002). *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press. Cambridge (UK).

Vera, M., Mora, G., Rodríguez-Gutián, M.A., Blanco, A., Casanova, A., Real, C., Romero, R. & Bouza, C. (2020). Living at the edge: population differentiation in endangered *Arnica montana* from NW Iberian Peninsula. *Plant Systematics and Evolution*. 306: 44. <https://doi.org/10.1007/s00606-020-01673-9>.



Figura 5.- Prado con ejemplares de *Arnica montana*. Fotografía: Manel Vera



Figura 6.- Ejemplares de *Arnica montana* cultivados. Fotografía: Manel Vera

PROBLEMA 5

Muchas especies (plantas y animales) han perdido gran parte de su diversidad genética a consecuencia de disminuciones del censo (Frankham y cols. 2002). La diversidad puede regenerarse por mutación. Suponer que en una población se ha perdido un alelo (A_2) por completo por causa de una sobreexplotación ($p_0=1$ para el alelo A_1 o alelos alternativos). ¿Cuántas generaciones son necesarias para que dicho alelo A_2 alcance una frecuencia de 0.5 (p_t)?

Respuesta

Suponiendo que la frecuencia de mutación de $A_2 \rightarrow A_1$ es prácticamente nula o muy baja, p_t viene dado por la expresión siguiente: p_t es aproximadamente igual a $p_0 e^{-mt}$, entonces podemos expresar t como $(\ln p_0 - \ln p_t)/m$, donde m es la tasa de mutación por gameto y generación. Asumiendo tasas de 10^{-6} , 10^{-5} y 10^{-4} , se obtienen mediante la expresión anterior valores aproximados de 690000, 69000 y 6900 generaciones. Obviamente, la regeneración de la diversidad genética sólo por mutación es un proceso muy lento.

Referencias

Frankham, R., Ballou, J. & Briscoe, D. (2002). Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge (UK).

PROBLEMA 6

En una población continental de aves con censo muy grande la frecuencia de un alelo (A_1) autosómico es 0.8. La frecuencia de ese mismo alelo en una población de la misma especie en una isla próxima al continente es 0.2. Suponer que se produce una migración desde tierra firme a la isla y que la proporción de migrantes es 0.1. a) ¿En qué modo se alteraría la frecuencia del alelo en la población de la isla?; b) Si este proceso se repitiera durante 20 o más generaciones consecutivas, ¿a qué conclusiones se llega?

Respuesta

a).- La frecuencia del alelo en la isla después de la migración desde tierra firme se modificará como $p_1 = fr(A_1) = p_0(1-m) + p_m m$, donde m es la tasa de migración y p_m y p_0 son las frecuencias respectivas del alelo en el continente e isla. Por tanto,

$$p_1 = 0.2 (1-0.1) + 0.8 \cdot 0.1 = 0.26.$$

Así, la proporción del alelo en la isla se incrementa solo un 6%.

b).- Cuando se trata de varias generaciones puede emplearse esta expresión:

$$P_t = p_m + (p_0 - p_m) (1-m)^t = 0.8 + (0.2-0.8) (1-0.1)^{20} = 0.727$$

Es decir, después de esas generaciones o más la frecuencia del alelo en la isla prácticamente será la misma que la continental.

Referencias

Conner, J.K. & Hartl, D.L. (2004). A primer of Ecological Genetics. Sinauer Associates, Massachusetts.

Frankham, R., Ballou, J. & Briscoe, D. (2002). Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge (UK).



Figura 7.- Gaviotas en una zona de anidada en las islas Cies (PNMT das Illas Atlánticas de Galicia). Fotografía: Archivo GI-1934 TB

PROBLEMA 7

Ejercicio práctico. Utilizando el programa POPULUS (<https://github.com/cbsrlt/populus>) incorporar la frecuencia de un alelo en cada una de 5 poblaciones (0.1, 0.2, 0.5, 0.6 y 0.9), cada una de ellas con censo igual a 500. La tasa de migración que conecta a las 5 poblaciones supongamos que es 0.1. Ver los resultados después de 30 generaciones.

Respuesta

debido a que el efecto de la deriva es insignificante, al cabo de 30 generaciones las frecuencias génicas confluyen aproximadamente en un mismo valor que es el promedio de las 5 ó 0.46. Si se incorpora un censo pequeño (50) los resultados son impredecibles debido al fuerte efecto de la deriva en cada simulación, no obstante, se puede apreciar una tendencia a la homogenización de las poblaciones que se aproximan a la frecuencia de 0.46.

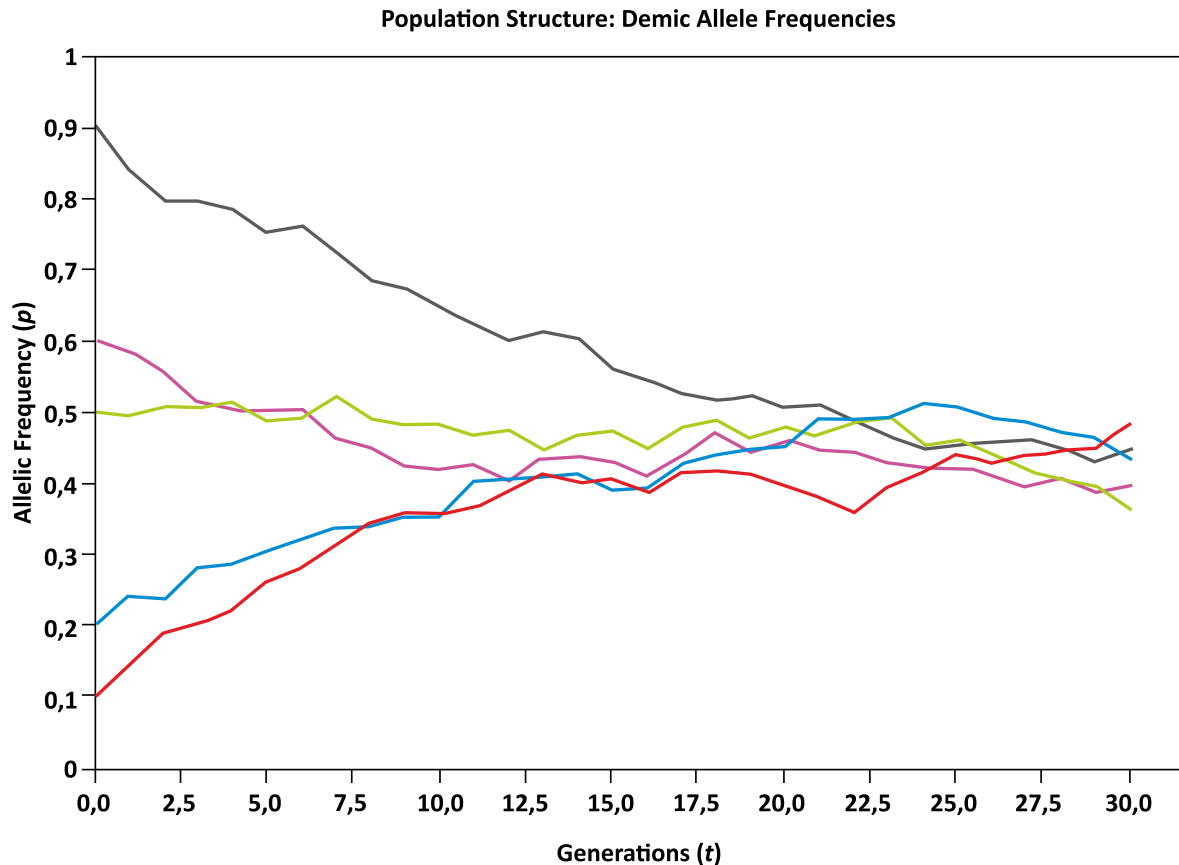


Figura 8.- Resultado de una simulación de migraciones con el programa "Populus" teniendo en cuenta los datos iniciales del problema (N=500)

PROBLEMA 8

Dos poblaciones (de censo grande) intercambian migrantes con una tasa de 0.1 por generación. En una de ellas (A) la frecuencia de la secuencia A1 es 0.2 y en la otra (B) de 0.8.

a) ¿Cuál será la frecuencia de A1 en cada población después de una generación de migración?; b) Si el proceso de flujo génico continua durante muchas generaciones manteniendo la misma tasa, ¿qué ocurrirá con la frecuencia alélica en cada población?

a).- en la población A, $\text{freq}(A1) = 0.2(1-0.1) + 0.8 \times 0.1 = 0.26$

b).- en la población B, $\text{freq}(A1) = 0.8(1-0.1) + 0.2 \times 0.1 = 0.74$.

b).- Si el proceso se mantiene indefinidamente la frecuencia en la población A aumentará y disminuirá en la B. Llegará un momento en que la frecuencia será la misma en ambas poblaciones como predice la teoría y será igual al promedio $(0.2+0.8)/2 = 0.5$.

Referencias

Allendorf, F.W. & Luikart, G., (2007). Conservation and the Genetics of Populations. Blackwell. Singapore.

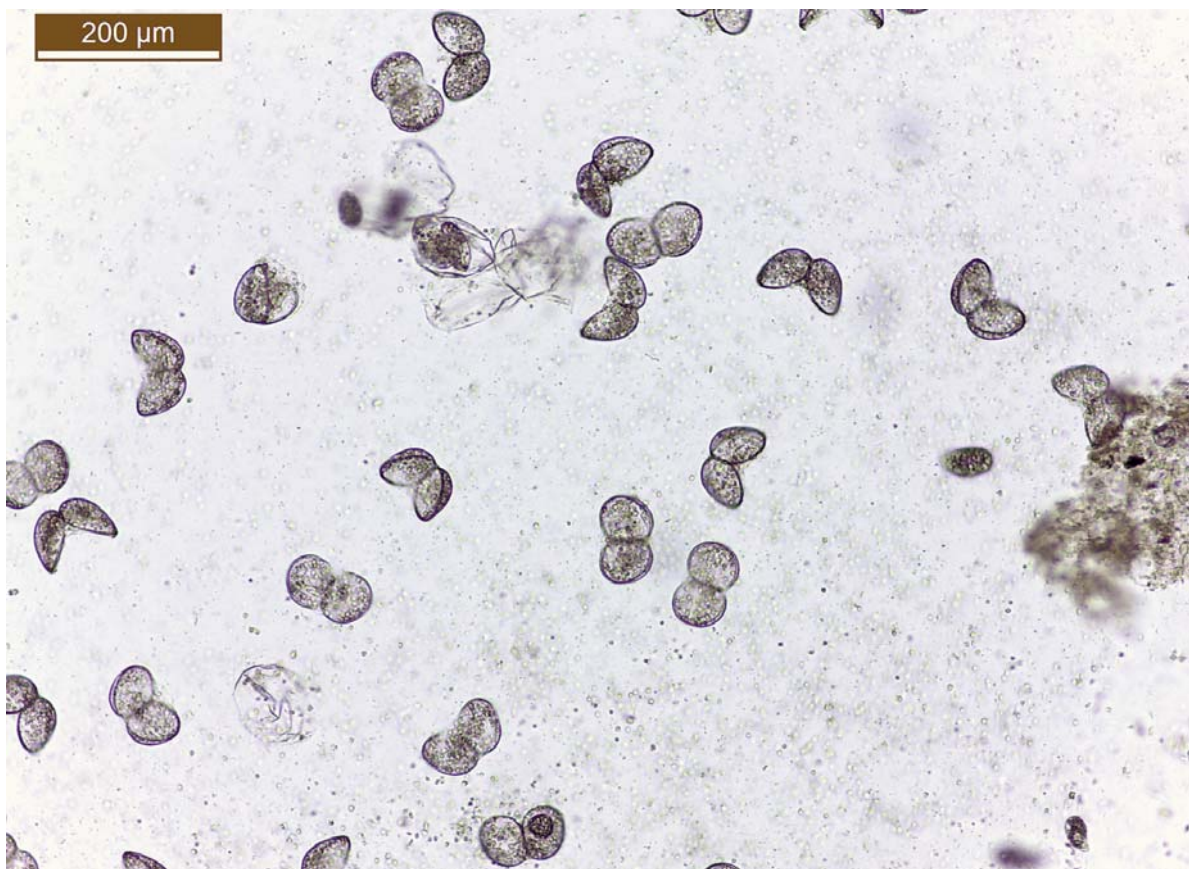


Figura 9.- Arriba: Instalaciones en O Veral (Lugo) donde se encuentra el centro de recuperación del mejillón de río *M. margaritifera*. Abajo: Imagen de la fase larvaria del mejillón de río (gloquidios) en el centro de recuperación de esta especie (Lugo). Fotografía: Grupo de investigación COPEMOL de la USC.

El censo efectivo y la deriva genética

PROBLEMA 9

La conservación ex-situ es una técnica para intentar preservar especies amenazadas. Explicar brevemente la secuencia básica de etapas para conservar una especie animal altamente amenazada.

Respuesta

Lo primero de todo es asegurar la supervivencia de la especie mediante la captura y establecimiento de un censo en condiciones controladas que aseguren la reproducción. Posteriormente se deben aplicar técnicas o estrategias de gestión genética que incrementen la heterocigosis tanto como sea posible.

Referencias

Klug, W., Cummings, M. & Spencer, C. (2006). Conceptos de Genética. Pearson Prentice-Hall, Madrid.

PROBLEMA 10

En un programa de conservación “ex-situ” del gato montés se consigue que una pareja tenga 2 descendientes. Si los progenitores tenían los genotipos A_1A_2 y A_1A_3 , estimar la probabilidad de extinción de los alelos A_1 y A_3 .

Respuesta

Los descendientes posibles del cruzamiento y sus probabilidades son $\frac{1}{4} A_1A_1$; $\frac{1}{4} A_1A_2$; $\frac{1}{4} A_1A_3$; $\frac{1}{4} A_2A_3$. La probabilidad de extinción de A_1 consiste en que ningún descendiente contenga ese alelo, es decir, que sean todos A_2A_3 ó $(1/4)^2 = 1/16$; Así, la probabilidad de extinción de A_3 sería $(1/2)^2$ ó $1/4$.

PROBLEMA 11

Como en el problema anterior sobre conservación en cautividad consideremos ahora los alelos B_1 y B_2 de los cuales conocemos sus frecuencias en la población de gato montés (0.8 y 0.2 respectivamente). Calcular la probabilidad de extinción del alelo B_2 si el censo fundador consistiera en 10 ó 4 individuos.

Respuesta

La probabilidad de que uno de los fundadores no contenga el alelo B_2 es $(0.8)^2 = 0.64$. Si se trata de 10 ó 4 fundadores las probabilidades de extinción son $(0.64)^{10}$ y $(0.64)^4$ ó 0.011 y 0.168, lo cual denota que la probabilidad de pérdida de un alelo es fuertemente dependiente del censo fundacional.

Referencias

Frankham, R., Ballou, J. & Briscoe, D. (2002). Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge (UK).

PROBLEMA 12

La fragmentación o subdivisión de una población grande en otras de censo muy pequeño (por fenómenos naturales o por la acción humana) es una de las causas de deriva genética y pérdida de diversidad genética. Supongamos una población de una especie de mamífero de censo muy grande donde las frecuencias de dos alelos selectivamente neutrales de un locus autosómico, A_1 y A_2 , son 0.8 y 0.2 respectivamente. Dicha población se subdivide en 100 subpoblaciones aisladas (o líneas) de censo igual a 4 individuos (dos machos y dos hembras). Después de esta primera generación de deriva, ¿en cuántas líneas se habrá fijado (todos los individuos serán homocigotos dentro una línea) el alelo A_1 ?, ¿y en cuántas el A_2 ?. Si el proceso de deriva continua indefinidamente manteniendo un censo reproductivo constante ($N=4$) generación tras generación, ¿cuál sería el resultado final?

Respuesta

Las frecuencias genotípicas en la población grande de acuerdo con el equilibrio Hardy-Weinberg son 0.64, 0.32 y 0.04 para los genotipos A_1A_1 , A_1A_2 y A_2A_2 . Para que en una línea o

subpoblación sólo contenga el alelo A_1 los 4 individuos deben ser homocigotos y la probabilidad de que ocurra es $(0.64)^4=0.17$; se espera que en 100 subpoblaciones la fijación ocurra en $17=100 \times 0.17$. El mismo razonamiento aplicado al alelo A_2 proporciona este resultado $100 \times (0.04)^4=0.00$, es decir se espera que al cabo de una sola generación de deriva en ninguna de las subpoblaciones se halla fijado el alelo A_2 . En el resto de las líneas (83) habrá mezcla de ambos alelos.

Sin embargo, a medida que transcurran las generaciones en las subpoblaciones aisladas con apareamiento aleatorio y censo reproductivo constante ($N=4$) aparecerán más líneas homocigotas para el alelo A_1 y también aparecerán para el alelo A_2 ; después de muchas generaciones en todas las líneas habrá fijación de uno u otro alelo (80% de las líneas mostrarán fijación para un alelo y 20% para el otro) y toda la población fragmentada será homocigota.

Referencias

Con el programa POPULUS se pueden simular diversas condiciones de deriva genética en distintas líneas o subpoblaciones: <https://github.com/cbs-rlt/populus>.

Pierce, B. (2017). Genetics. A Conceptual Approach. W.H. Freeman and Company, New York.

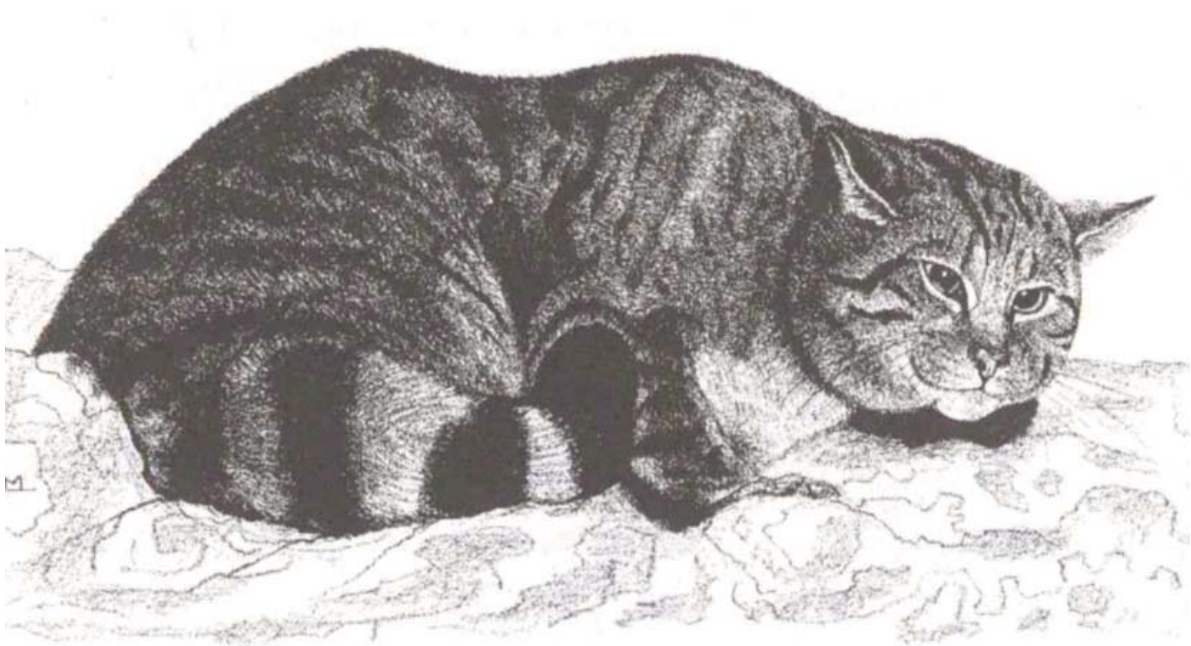


Figura 10.- Gato montes (*Felis silvestris*). Ilustración: Jorge Mateos Caso, tomada del Atlas de Vertebrados de Galicia: Sociedade Galega de Historia Natural (1995).

PROBLEMA 13

En la gestión de una especie de mamífero se han detectado dos tipos de poblaciones: una de censo grande (aproximadamente 1000 individuos), y otras que proceden de una fragmentación (100 poblaciones o subpoblaciones de alrededor de 10 individuos cada una) geográficamente separadas de la anterior. ¿Qué consideraciones deben tenerse en cuenta en la conservación de esta especie?

Respuesta

La población grande puede extinguirse por pérdida de hábitat o una plaga; si una o algunas de las pequeñas subpoblaciones son afectadas por los factores antes mencionados las restantes pueden sobrevivir y la especie sería menos vulnerable. Sin embargo, las subpoblaciones experimentarían pérdida de diversidad genética (aún con apareamiento aleatorio) de modo más acelerado que la población grande: supongamos que inicialmente la frecuencia inicial de heterocigotos fuera 0.60; la proporción de heterocigotos en una subpoblación al cabo de una generación sería $H_1 = H_0(1 - (1/(2N))) = 0.60(1 - (1/(2 \times 10))) = 0.57$; es decir, al cabo de una sola generación se habría perdido el 3% de la heterocigosis inicial, mientras que en la población grande $H_1 = 0.60(1 - (1/(2 \times 1000))) = 0.5997$ o una pérdida de heterocigosis muy pequeña (0.03%). Así, en este ejemplo la pérdida de diversidad genética sería cerca de 100 veces mayor en las poblaciones pequeñas.

Referencias

Klug, W., Cummings, M. & Spencer, C. (2006). Conceptos de Genética. Pearson Prentice-Hall, Madrid.

PROBLEMA 14

Se ha vigilado el censo de una población de lobos en una zona de la Sierra de Ancares. Al empezar el estudio se estimó el censo en 50 individuos y un análisis de loci microsatélites reveló una frecuencia de heterocigotos de 0.55 en esos animales. En la generación siguiente el censo se redujo a 15 tras un duro invierno, pero en las generaciones tercera y cuarta alcanzó valores de 25 y 35 respectivamente.

- ¿Cuál fue el censo poblacional efectivo de las cuatro generaciones observadas?
- Teniendo en cuenta el censo efectivo anterior, ¿cuál sería la frecuencia de heterocigotos entre los lobos de la cuarta generación?
- Computar el coeficiente de endogamia en esa misma generación asumiendo que $F=0$ en la primera y que los apareamientos han sido aleatorios en las sucesivas generaciones.

Respuesta

El censo efectivo (N_e) puede obtenerse a través de la expresión $N_e = 1/[(1/t)(1/N_1 + 1/N_2 + \dots + 1/N_t)]$; $N_e = 1/[(1/4)(1/50 + 1/15 + 1/25 + 1/35)] = 25.64$; es importante resaltar que el

promedio aritmético de los cuatro censos reales (31.25) es superior al valor del censo efectivo.

$$H_t = H_0[1 - (1/2Ne)]^t = 0.55 * (1 - 1/2 * 25.64)^4 = 0.51$$

$F = (H_e - H_0)/H_e = (0.55 - 0.51)/0.55 = 0.073$; o bien basándonos sólo en el censo efectivo de las cuatro generaciones $F = 1 - [1 - (1/2Ne)]^t = 1 - (1 - 1/2 * 25.64)^4 = 0.076$

Referencias

Klug, W., Cummings, M. & Spencer, C. (2006). Conceptos de Genética. Pearson Prentice-Hall, Madrid.

Waples, R. (2002). Definition and Estimation of Effective Population Size in the Conservation of Endangered Species. En S.R. Beissinger and D.R. McCullough (Eds.). Population Viability Analysis. The University of Chicago Press, Chicago & London.

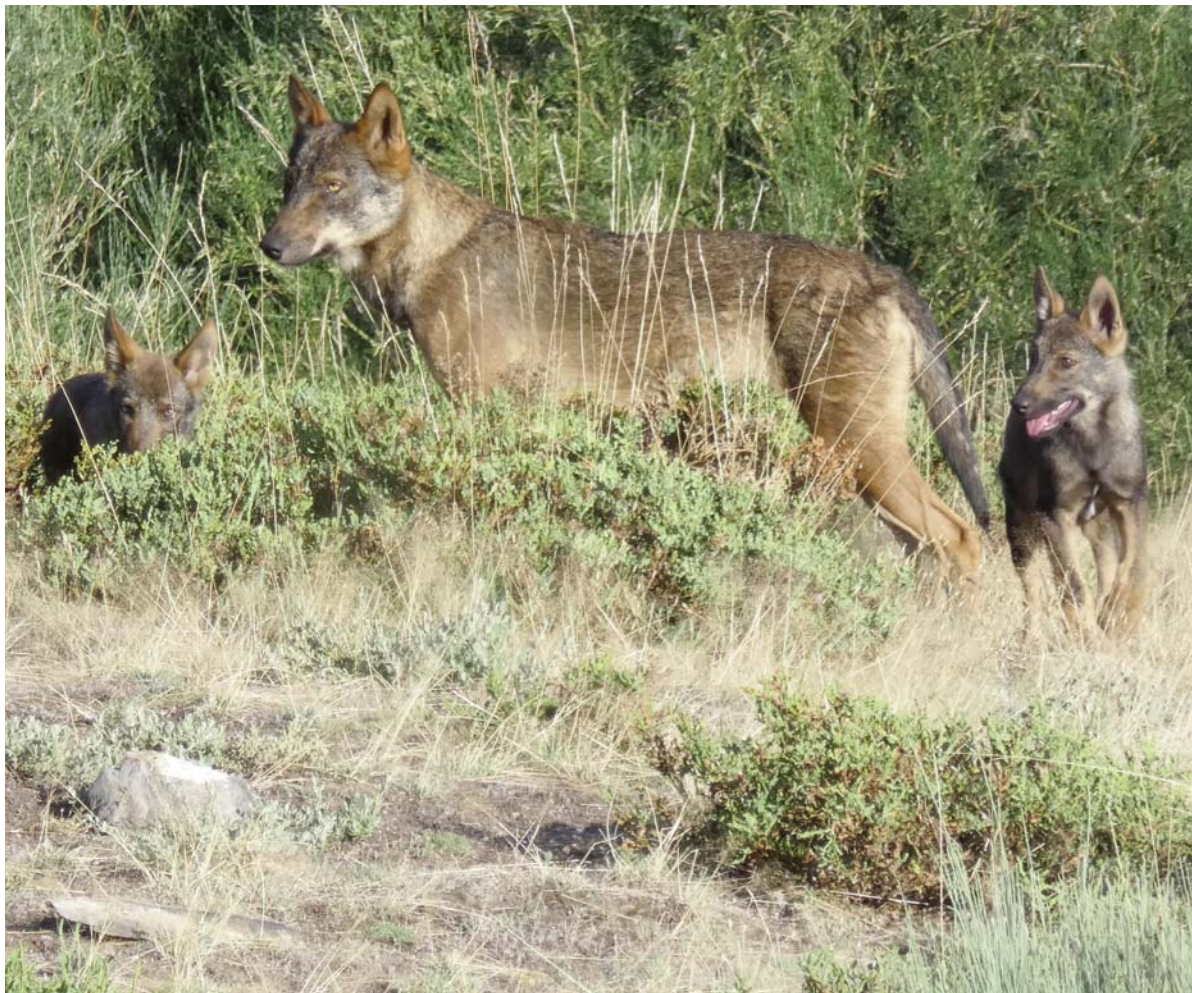


Figura 11 .- Loba con dos cachorros. Fotografía: Pedro Alonso



Figura 12.- Sierras dos Ancares desde Puerto Ancares (Lugo, Galicia). Fotografía: Pablo Ramil



Figura 13.- Caballos en la Sierra del Xistral; El nordeste de Galicia es una de las áreas con mayor densidad de lobos en todo el área de distribución mundial de la especie (Alonso et al., 2021). Fotografía: Pablo Ramil

Depresión endogámica

PROBLEMA 15

- a).- ¿Qué determina el grado de depresión endogámica experimentado por una población?
- b).- Calcular la depresión endogámica (ID) afectando a la supervivencia en una población con las siguientes características y considerando un locus con dos alelos (A_1 y A_2): una generación de autofecundación; frecuencias alélicas de 0.7 (A_1) y 0.3; 80, 70 y 10 son respectivamente los valores genotípicos para la supervivencia (%) de A_1A_1 , A_1A_2 y A_2A_2 .

Respuesta

a).- $ID = 2F\sum dpq$, por tanto, en la susceptibilidad a la depresión endogámica influye el número de loci polimórficos (\sum) con alelos que reducen la eficacia biológica (deletéreos), la heterocigosis para esos mismos loci con alelos deletéreos ($2pq$), la presencia de dominancia (d) y el coeficiente de endogamia (F).

b).- En el ejemplo presente hay dominancia parcial de A_1 sobre A_2 . El valor de d equivale a $70[(80+10)/2]= 25$. Se obtiene así $ID=2 \times 0.5 \times 25 \times 0.7 \times 0.3=5.25$.

Es decir, el valor medio de la supervivencia en esta población quedaría disminuido en 5.25 unidades al cabo de una generación de autofecundación. El valor medio de la población original (M_0) sería: $(0.7^2 \times 80) + (2 \times 0.7 \times 0.3 \times 70) + (0.3^2 \times 10) = 69.5$. A causa de la endogamia el valor medio quedaría reducido a $69.5 - 5.25 = 64.25$.

Referencias

Falconer, D.S. & MacKay, T.F.C. (2001). Introducción a la Genética Cuantitativa. Acribia, Zaragoza.



Figura 14.- Macho de *Iberolacerta monticola* (fragas do Mandeo), lagartija del cantábrico, cuyas poblaciones gallegas presentan censos muy reducidos (Remón et al. 2013).
Fotografía: Pedro Galán

PROBLEMA 16

Silene littorea es una pequeña planta, habitual en playas y dunas de la costa atlántica de Galicia (figuras 7 y 8). Vilas y cols. (2006) emprendieron en ese hábitat un experimento para cuantificar (entre otros objetivos) en esa especie la importancia relativa de la depresión endogámica en condiciones naturales. El efecto de la endogamia se estimó a partir de dos tipos de poblaciones: unas obtenidas por autofecundación ($F=0.5$) y otras exogámicas. A continuación, se proporcionan los resultados observados para algunos de los caracteres analizados

	<u>Endogámicas</u>	<u>Exogámicas</u>
Número de flores	2.52	7.64
Número de fruto	1.28	4.74
Número de semillas	16.53	87.98
Proporción de semillas germinadas	0.89	0.88

Calcule en cada caso la magnitud de la depresión endogámica e interprete los resultados.

Respuesta

La depresión endogámica puede computarse por la expresión siguiente: $d = 1 - (W_{\text{end}}/W_{\text{exo}})$, donde W es la eficacia biológica en la población exogámica o endogámica correspondiente, y $W_{\text{end}}/W_{\text{exo}}$ es equivalente a ID/M_0 definido en el problema anterior.



Figura 15.- *Silene littorea*. Fotografía: Pablo Ramil

Flores	$d = 1 - (2.52/7.64) = 0.67$
Frutos	$d = 1 - (1.28/4.74) = 0.73$
Semillas	$d = 1 - (16.53/87.98) = 0.81$
Proporción de germinadas	$d = 1 - (0.89/0.88) = -0.01$

El efecto de la depresión ha sido especialmente apreciable en los tres primeros caracteres, mientras que el porcentaje de semillas germinadas no se vio afectado.

Referencias

Vilas, C., San Miguel, E., Amaro, R. & García, C. (2006). Relative Contribution of Inbreeding Depression and Eroded Adaptive Diversity to Extinction Risk in Small Populations of Shore Campion. *Conservation Biology*. 20(1): 229-238.



Figura 16.- Plantas de *Silene littorea* en su hábitat natural en el Parque Natural de Corrubedo (Pontevedra, Galicia).
Fotografía: Archivo GI-1934 TB

Eficacia biológica y selección natural

PROBLEMA 17

Ejercicio práctico. En muchas especies vegetales existen alelos recesivos que dan lugar a la ausencia de clorofila, de modo que los homocigotos no llegan a desarrollarse como adultos. Supongamos una población de una especie vegetal donde las eficacias biológicas con respecto a un locus (con alelos L y l) son las siguientes:

LL	Ll	ll
1.0	1.0	0.0

Utilice un programa como POPULUS (<https://github.com/cbs-rlt/populus>) y comience con una frecuencia del alelo l de 0.5 asumiendo un censo muy grande. Probar resultados con 30 y 40 generaciones.

Respuesta

En ambas situaciones la frecuencia final de l es muy próxima a cero y disminuye continuamente a través de las generaciones.

PROBLEMA 18

Ejercicio práctico. Empleando el modelo y datos de selección natural del problema anterior, pero asumiendo solamente censos de 20 y 30 individuos en cada simulación, calcular los resultados en cuanto a la frecuencia génica.

Respuesta

Con ambos censos y repetidas simulaciones la frecuencia génica se aproxima a un valor muy bajo; sin embargo, no disminuye de modo predecible, sino que suele experimentar incrementos y disminuciones imprevistos debido al fuerte efecto de la deriva genética.

PROBLEMA 19

La anchura del pico de una especie de pinzón de las islas Galápagos experimenta cambios microevolutivos influenciados por períodos intermitentes de sequía según analizaron Grant y Grant (1995). En un período de 18 meses de sequía comprobaron que la anchura se incrementó en 0.25 mm con respecto a la población original. Dado que la heredabilidad de ese carácter era del 74.5%, predecir la respuesta a la selección (R) y comentar su significado.

Respuesta

$$R = Sh^2 = 0.25 \times 0.745 = 0.19 \text{ mm.}$$

Se espera que entre la descendencia haya un aumento del tamaño del pico. Esto se observó en la realidad, pero el aumento observado fue superior al esperado. En otro período se esperó que la selección natural favoreciera picos pequeños, y la predicción de la respuesta (negativa) fue coherente con los datos observados.

Referencias

Conner, J.K. & Hartl, D.L. (2004). A primer of Ecological Genetics. Sinauer Associates. Massachusetts.

Grant, P.R. & Grant, B.R. (1995). Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution* 49: 241-251.



Figura 17.- *Geospiza fortis*, pinzón manipulando semillas en la Isla Isabela (Islas Galapagos). Fotografía: Adolfo Cordero

PROBLEMA 20

En el copépodo *Gammarus insensibilis* se han estimado las eficacias biológicas (supervivencia relativa a altas temperaturas) con respecto a tres genotipos controlados por el locus GPI (codifica la enzima glucofosfato isomerasa) obteniéndose estos resultados (Pattarnello y Bataglia 1992):

Genotipos	100/100	100/80	80/80
Eficacias Biológicas	0.803	1.000	0.490

Supongamos que la frecuencia del alelo 100 fuera inicialmente de 0.3 y que las eficacias biológicas apenas varían en el transcurso de las generaciones. ¿Qué ocurriría con las frecuencias de ambos alelos?

Respuesta

Los valores adaptativos o eficacias biológicas sugieren que selección natural a favor de heterocigotos está interviniendo sobre la actividad enzimática correspondiente a los diferentes genotipos. De acuerdo con la teoría este modelo de selección conduce a un equilibrio estable (conservador) de las frecuencias de ambos alelos teniendo en cuenta solamente los coeficientes de selección (S_1 y S_2):

$\text{Freq}(100)=p= S_2/(S_1+S_2)$ y $\text{freq}(80)=q= S_1/(S_1+S_2)$

Los coeficientes de selección de cada uno de los genotipos son $(1-0.803)$, 0 y $(1-0.493)$ respectivamente. Por tanto, se espera un equilibrio estable cuando los alelos 100 y 80 alcancen estos valores:

$$p(\text{eq})=0.51/(0.197+0.51)= 0.721$$

$$q(\text{eq})=0.197/(0.197+0.51)= 0.279$$

Referencias

Patarnello, T. & Battaglia, B. (1992). Glucosephosphate Isomerase and fitness: Effects of temperatura on genotype dependent mortality and enzyme activity in two species of the genus *Gammarus* (CRUSTACEA: AMPHIPODA). *Evolution* 46(5): 1568-1573.

PROBLEMA 21

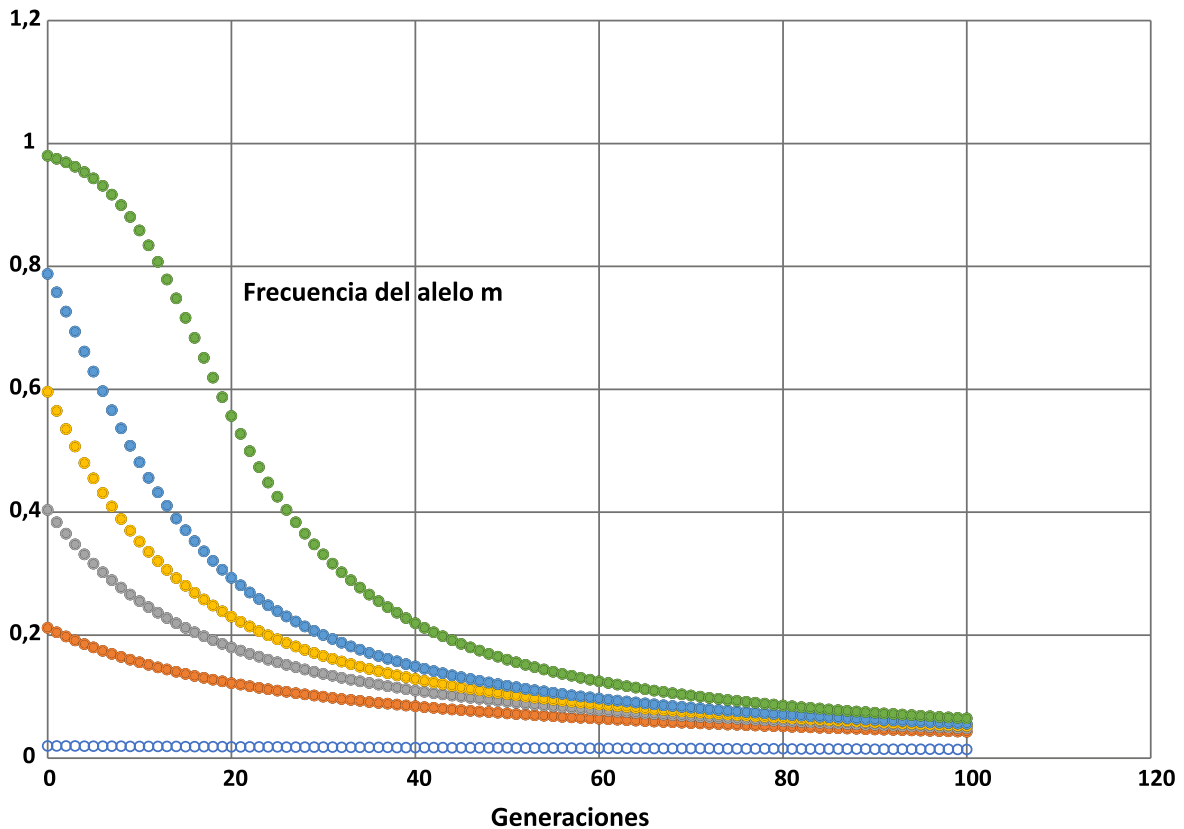
En *Biston betularia*, o mariposa del abedul, se han reconocido dos formas: una de ellas se conoce como típica con color blanco grisáceo y la otra como carbonaria con color muy oscuro (ver Wikipedia: https://es.wikipedia.org/wiki/Melanismo_industrial). La forma oscura o melánica se explica mediante un alelo dominante (M) de modo que se pueden establecer tres genotipos: MM y Mm (forma melánica) y mm (forma típica). Se ha atribuido a la contaminación industrial (siglo XIX) el incremento de la frecuencia del alelo M desde 0.005 hasta 0.90 en unas 50 generaciones. Las eficacias biológicas o valores adaptativos estimados para cada genotipo fueron:

MM	Mm	mm
1	1	0.8

Empleando el programa POPULUS (o el POPGEN) y asumiendo un modelo determinista (se supone un censo grande en todas las generaciones) calcular con la opción “six initial frequencies” el resultado después de 100 generaciones.

Respuesta

Las 6 frecuencias iniciales para el alelo m que por defecto emplea el programa POPULUS son 0.02, 0.212, 0.404, 0.596, 0.788 y 0.98 (ver opción “Text output for Autosomal Selection” para conocer todos los valores en todas las generaciones). Después de 100 generaciones ninguna frecuencia supera el valor de 0.07. Es decir, la proporción del alelo m disminuye gradualmente mientras que el alelo M, que favorece la forma melánica, se hace predominante (ver gráfica).



Referencias

Kettlewell, H.B.D. (1962). Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. En Eliot Spiess (Ed.). Papers on Animal Population Genetics. Methuen, London.

PROBLEMA 22

El veneno warfarina se ha empleado y se emplea contra las ratas y ratones silvestres. La deficiencia en vitamina K que provoca conduce a una disminución de la supervivencia de estos roedores. Sin embargo, se ha hallado un alelo R de un locus que confiere cierta resistencia al tóxico en las ratas. Supongamos que después de un experimento controlado para estimar la supervivencia de cada genotipo se obtuvieron estos resultados:

Genotipos:	RR	Rr	rr
Supervivencia:	0.4	0.8	0.1

Asumiendo que la selección natural actúa sobre este locus durante muchas generaciones, ¿qué conclusiones se pueden extraer a partir de estos datos?



Figura18.- Rata Negra (*Rattus rattus*) con crías. Ilustración: R.Tremblay, tomada de Audubon (1845)

Respuesta

Si la supervivencia es el principal componente de la eficacia biológica, los valores adaptativos relativos (W) o "fitness" de los genotipos y los coeficientes de selección (S) respectivos serían:

	RR	Rr	rr
W_i	0.5	1.0	0.125
	$(1-s_1)$	1.0	$(1-s_2)$
S_i	0.5	0.0	0.875

Se trata, por tanto, de selección a favor de heterocigotos que puede mantener los alelos para susceptibilidad (r) y resistencia en frecuencias de equilibrio estables en presencia de

warfarina. Dichas frecuencias se pueden obtener a través de las expresiones $\text{freq}(r)=s_1/(s_1+s_2)=0.5/(0.5+0.875)=0.36$ y $\text{freq}(R)=s_2/(s_1+s_2)=0.875/(0.5+0.875)=0.64$.

Referencias

Audubon, J.J. (1845). The quadrupeds of North America. V.G. Audubon, New York.

Conner, J.K. & Hartl, D.L. (2004). A primer of Ecological Genetics. Sinauer Associates, Massachusetts.

Nicholas, F.W. (1987). Genética Veterinaria. Acribia, Zaragoza.



Figura 19.- Alevín de trucha (*Salmo trutta*) en el río Ulla. Fotografía: Javier Miguéns

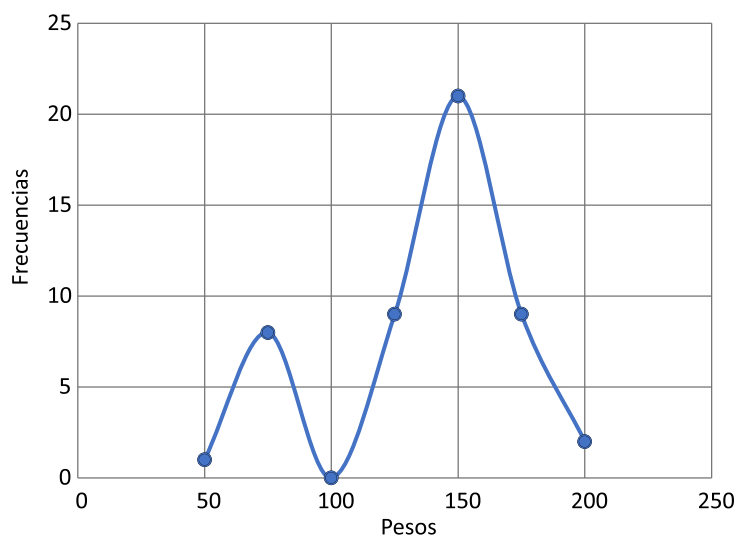
Diversidad genética y caracteres cuantitativos

PROBLEMA 23

La tabla muestra los pesos (g) a una edad concreta de 50 truchas (Figura 19) colectadas en un río y supuestamente descendientes de una o unas pocas parejas. Elaborar una tabla y una gráfica con estos datos; calcular la media y la varianza. ¿Qué tiene de particular esta distribución?

128	157	137	57	61	132	125	70	66	148
128	141	140	178	147	118	135	141	162	66
57	117	134	66	68	156	130	115	121	154
118	114	107	156	149	47	131	134	145	134
118	172	150	151	146	148	151	149	184	165

Respuesta



Pesos	Frecuencias
50	1
75	8
100	0
125	9
150	21
175	9
200	2

La gráfica muestra la distribución bimodal de pesos después de agrupar los datos en clases de 25 gramos. La muestra de los 50 datos presenta un valor medio de 126.48 y varianza $s^2 = 1202.58$. Si consideramos sólo los individuos más pequeños (9 peces de menos de 100g) la varianza es tan sólo $s^2 = 53$. Los 41 restantes arrojan un valor de $s^2 = 321.74$. De este modo, la inclusión de esos individuos pequeños produce un incremento muy notable de la varianza. Las causas que pueden explicar este resultado pueden ser las siguientes:

- a).- Peces de edades diferentes podrían estar incluidos en la muestra; la posibilidad de una mezcla de especies distintas no se puede descartar.
- b).- Otra posibilidad es la presencia de un gen con fuerte efecto fenotípico sobre el crecimiento (enanismo).

Referencia

Falconer, D.S. & MacKay, T.F.C. (2001). Introducción a la Genética Cuantitativa. Acribia, Zaragoza.

PROBLEMA 24

En el diente de león (*Taraxacum officinale*, ver figura 20) las semillas de una planta se producen exclusivamente por apomixis; es decir, todas ellas son generadas por mitosis y son genéticamente idénticas entre sí y a la planta madre. Seguidamente se presentan los datos de longitudes de 10 semillas de cada una de cinco plantas recogidas en diferentes lugares de los alrededores de Lugo. A) Computar la heredabilidad en sentido amplio (H^2 ó h^2_b) del carácter en cuestión. B) Si estas mismas plantas hubieran crecido en condiciones de invernadero, ¿cómo se verían afectados los resultados?.

Planta 1	Planta 2	Planta 3	Planta 4	Planta 5
4,1	3,2	3,1	3,4	4,2
3,7	3,7	3,1	3,4	3,5
3,3	3,3	3,2	3,36	4,4
3,3	3,3	3,2	3,5	4,4
3,36	3,3	3,3	2,8	3,7
3,7	3,14	3,2	3,4	3,7
3,7	3	3,1	4	4,5
3,6	3,4	3,3	3,1	4
3,5	3,34	3,04	3,44	3,92
3,7	3	3,2	3,5	3,6

Respuesta

Para calcular el cociente V_G/V_P necesitamos conocer V_E (varianza ambiental) y la varianza fenotípica total (V_P). V_G puede obtenerse de manera indirecta como $V_G = V_P - V_E$. La varianza fenotípica de las 50 semillas proporciona una estima de la variación del carácter en la población ($V_P = 0.148$). Cada uno de los conjuntos de 10 semillas de cada planta proporciona

una estima de la varianza ambiental. Las cinco estimaciones dan valores de 0.060, 0.042, 0.008, 0.092 y 0.134. El valor medio de estas cantidades es 0.067. Así, $V_e = 0.148 - 0.067 = 0.081$.

a).- $H^2 = 0.081/0.148 = 0.55$ o V_e representa el 55% de la variación fenotípica total.

b).- En condiciones ambientales controladas como las de un invernadero u otro sistema de cultivo lo más probable es que la V_e sea más pequeña que en condiciones naturales y que por tanto H^2 se incremente.

Referencias

Hartwell, L.H., Goldberg, M.L., Fischer, J.A. & Hood, L. (2018). Genetics. From Genes to Genomes. McGraw-Hill Education, New York.

Majesky L., Vasut R.J., Kitner M. & Travnicek B. (2012). The pattern of genetic variability in apomictic clones in *Taraxacum officinale* indicates the alternation of asexual and sexual histories of apomicts. *PlosOne* 7(8): 1-14.

San Miguel, E. & Castro, J. (2017). Práctica de genética cuantitativa: Análisis de la variación genética de un rasgo cuantitativo en condiciones naturales. Área de Xenética, USC. Inédito.



Figura 20.- Plantas de diente de león a orillas del Miño en Lugo. Fotografía: Eduardo San Miguel

PROBLEMA 25

En muchas especies de escaso interés comercial y que normalmente sólo se encuentran en estado natural (aves, moluscos, plantas, etc.) se están obteniendo estimas de heredabilidades (h^2) (medidas de diversidad genética para caracteres métricos), especialmente en las más amenazadas de extinción (Frankham y cols. 2002). El número de estas estimaciones es aún muy inferior a las conseguidas con animales y plantas cultivados. Un método habitual es obtener la regresión de la descendencia sobre el progenitor medio que proporciona directamente una estima de h^2 . Supongamos que queremos evaluar la h^2 de la longevidad en una especie amenazada y que los datos de la media de ambos progenitores y la media de sus descendientes son los siguientes (7 familias):

Valor medio de los progenitores:

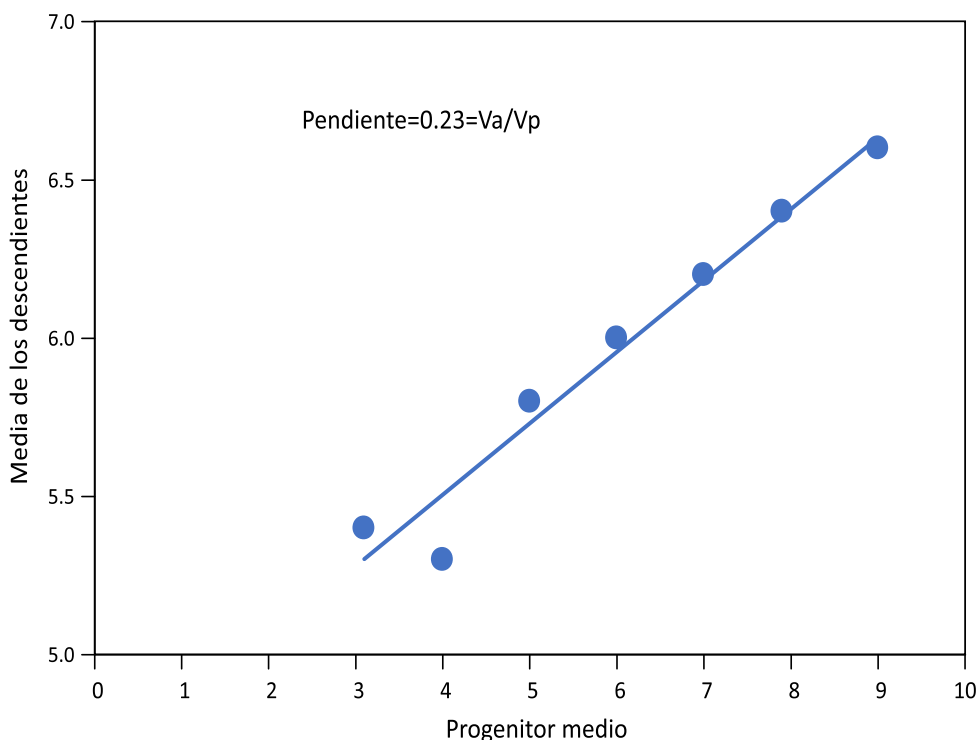
3.1 4.0 5.0 6.0 7.0 7.9 9.0

Valor medio de sus descendientes:

5.4 5.3 5.8 6.0 6.2 6.4 6.6

Respuesta

En la gráfica se representan los datos del progenitor medio (eje X) y la media de los descendientes de cada familia (eje Y), y la recta ajustada por método de mínimos cuadrados. La hoja de cálculo de Excel o cualquier programa de estadística básico puede proporcionar la ecuación de esta recta y su pendiente que equivale a $0.23 (\pm 0.11) = h^2 = V_A/V_P$. Para obtener resultados fiables se debe suponer que tanto padres como descendientes fueron evaluados a la misma edad y se desarrollaron en el mismo ambiente, y que las medias y varianzas de machos y hembras no difieren de modo importante.



Referencias

Frankham, R., Ballou, J.& Briscoe, D. (2002). Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge (UK).

Sokal, R.R. & Rohlf J. R. (2012). Biometry. Freeman and Company, New York.

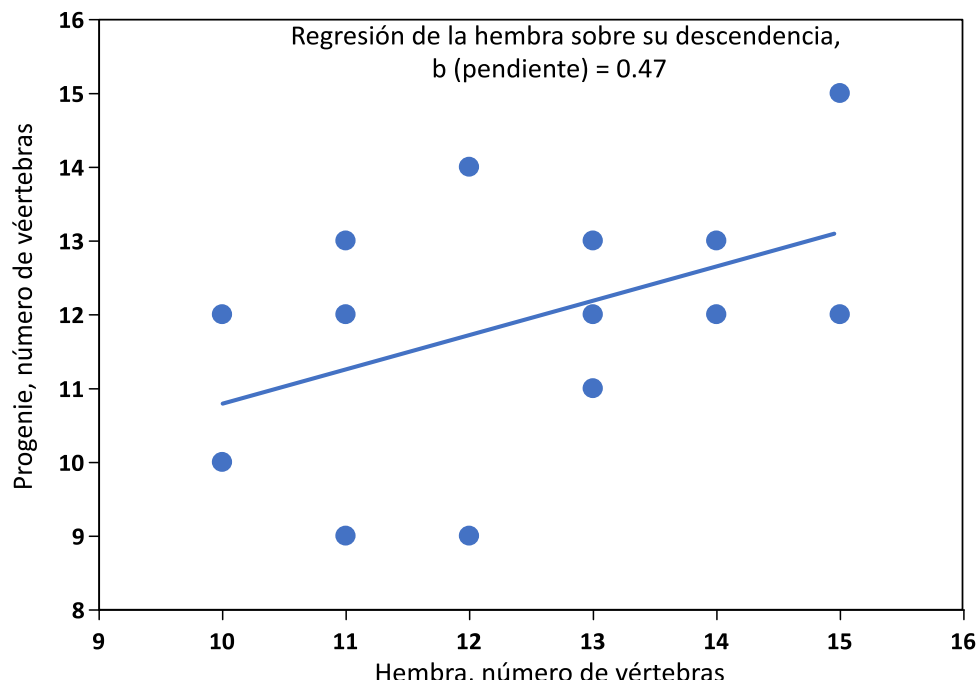
PROBLEMA 26

En muchas especies de peces el número de vértebras es variable. Se realizó un experimento en una especie de salmónido contabilizando los números de vértebras en cada una de seis hembras y en algunos de sus descendientes (alevines). Los resultados se expresan a continuación:

Hembra	Descendencia
10	10, 12
11	9, 12, 13
12	9, 14
13	11, 12, 13
14	12, 13
15	12, 15

Representar gráficamente estos datos. ¿Qué tipo de heredabilidad puede computarse a partir de estos datos? Interpretar su significado.

Respuesta



La heredabilidad (estricta) puede obtenerse a través de la regresión del progenitor materno sobre el valor medio de su descendencia. El valor de la pendiente (0.47 ± 0.26) debe multiplicarse por 2 para conseguir una h^2 de 0.94. Valores altos de h^2 son usuales para la mayoría de los caracteres morfológicos en plantas y animales. Sin embargo, el resultado presente adolece de falta de precisión a causa del pequeño número de familias y descendientes/familia empleadas para la estimación.

Referencias

Allendorf F.W., Luikart, G. (2007). Conservation and the Genetics of Populations. Blackwell, Singapore.

PROBLEMA 27

La obtención de datos temporales en un mismo individuo permite realizar análisis de genética cuantitativa. En el ejemplo se proporcionan datos del número de huevos de dos puestas en cada una de 10 hembras:

Hembra	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1ª puesta	110	100	130	100	90	80	110	110	100	130
2ª puesta	100	120	120	100	85	75	120	90	120	120

- a).- Calcule la repetibilidad del número de crías por camada.
 b).- ¿Cuánto valdrá como máximo la heredabilidad de este carácter estimada a partir de estos datos?.

Respuesta

a).- La repetibilidad (r) mide el grado de asociación o correlación entre medidas repetidas en el mismo individuo. En este problema la repetibilidad se puede evaluar a través del coeficiente de correlación entre las parejas de medidas. Dicho coeficiente proporciona un valor de 0.67. Esta cantidad representa $(V_G + V_{eg})/V_p$, donde V_G y V_p son las varianzas totales genotípica y fenotípica, y V_{eg} es un tipo de varianza ambiental debida a diferencias interindividuales.

b).- Puesto que $r \geq H^2$, la heredabilidad será máxima cuando el componente V_{eg} sea muy pequeño y entonces H^2 equivaldría a 0.67.

Referencias

Falconer, D.S. & MacKay, T.F.C. (2001). Introducción a la Genética Cuantitativa. Acribia, Zaragoza.

Caballero, A. (2017). Genética Cuantitativa. Síntesis, Madrid.

Roff, D.A. (1992). The Evolution of Life Histories. Chapman & Hall, New York.

PROBLEMA 28

Los datos que se proporcionan son hipotéticos, pero reflejan la dificultad de obtener datos en condiciones naturales: Se suponen únicamente dos descendientes (k) por cada una de 4 parejas; los valores que se pudieron estimar se refieren a la longitud máxima a la edad adulta en 8 descendientes.

Parejas	1	2	3	4
	5	5	8	10
	1	2	15	3

Calcular la heredabilidad del carácter.

Respuesta

Mediante ANOVA (análisis de varianza) se pueden obtener componentes causales de varianza (Falconer y MacKay 2001) que proporcionan la base para estimar la heredabilidad.

Resultados del ANOVA:

SS	df	Cuadrado Medio
91.375	3	30.46 ($\sigma^2_{W+k} \sigma^2_b$)
61.50	4	15.37 (σ^2_W)
152.875	7	

$$\sigma^2_b = (30.46 - 15.37) / 2 = 7.545$$

$$\sigma^2_W = 15.37$$

El conjunto de los componentes causales de varianza (σ^2_b y σ^2_W) proporciona la varianza fenotípica total: $\sigma^2_T = 7.545 + 15.37 = 22.915 = V_p$; el coeficiente de correlación intraclase, t, es igual a $\sigma^2_b / \sigma^2_T = 7.545 / 22.915 = 0.33$.

Esta cantidad comprende lo siguiente:

$t = (0.5V_A + 0.25V_D + V_{EC}) / V_p$, donde V_A y V_D son las varianzas aditiva y de dominancia, y V_{EC} es la varianza debida a ambiente común (un tipo de varianza ambiental). De este modo 2t puede suministrar una estima aproximada (en el supuesto de que V_D y V_{EC} sean relativamente bajas en comparación con V_A) de la heredabilidad estricta (h^2) igual a $0.66 = 2t = 2 \times 0.33 = (V_A + 0.5V_D + 2V_{EC}) / V_p$.

Referencias

Falconer, D.S. & MacKay, T.F.C. (2001). Introducción a la Genética Cuantitativa. Acribia, Zaragoza.

Caballero, A. (2017). Genética Cuantitativa. Síntesis, Madrid.

Sokal, R.R. & Rohlf J. R. (2012). Biometry. Freeman, New York.

Zar, J.H. (2010). Biostatistical Analysis. Pearson-Prentice Hall, New Jersey.



Figura 21 .-Laguna de Cospeito (ZEC Parga-Ladra-Támoga, Reserva de Biosfera Terras do Miño) hábitat típico de *G. aculeatus*. Fotografía: Pablo Ramil

PROBLEMA 29

Gasterosteus aculeatus (figuras 21, 22) es un pez de pequeño tamaño que carece de escamas, pero presenta una serie de placas laterales óseas (de carácter defensivo) cuyo número varía entre individuos (Fernández et al., 2000). Se ha realizado un análisis de medios hermanos empleando 25 machos (s), cada uno de los cuales se apareó con dos hembras (d), y analizando el carácter en tres descendientes (k) de cada familia. La tabla de ANOVA (Analysis of variance) muestra los resultados de dicho análisis. Calcular la varianza aditiva (V_A) y la heredabilidad (h^2). ¿Existe varianza de dominancia o debida a ambiente común?

Fuente	g.l.	Cuadrado medio	Cuadrado medio esperado
Machos	24	1.07	$\sigma^2_w + k\sigma^2_D + dk\sigma^2_s$
Hembras	25	0.70	$\sigma^2_w + k\sigma^2_D$
Progenie	100	0.45	σ^2_w



Figura 22.-Ilustración científica de *Gasterosteus aculeatus*. Los machos presentan la típica coloración nupcial en esta especie. Una hembra está al cuidado del nido. Imagen tomada de Houghton & Lydon (1879)



Figura 23.- Placas laterales en un individuo de *G. aculeatus* después de tinción con alizarina. Fotografía: Eduardo San Miguel

Respuesta

El componente causal de la varianza intermachos σ_s^2 es igual a $(1.07-0.70)/6=0.06$. Dado que $\sigma_s^2 = 0.25V_A$, entonces $V_A=0.24$. Para obtener el cociente V_A/V_P , hay que computar el otro componente causal de la varianza $\sigma_D^2 = (0.70-0.45)/3=0.08$. La suma de los 3 componentes causales proporciona la $V_P=0.06+0.08+0.45=0.59$. Así, resulta una $h^2=0.24/0.59=0.41$. Dado que el componente intermadres σ_D^2 ($0.25V_A + 0.25V_D + V_{EC}$) es ligeramente mayor que el componente interpadres ($0.25V_A$) algo de varianza de dominancia y/o varianza debida a ambiente común pueden estar presentes contribuyendo a la varianza fenotípica total.

Referencias

Conner, J.K. & Hartl, D.L. (2004). A primer of Ecological Genetics. Sinauer Associates, Massachusetts.

Hermida, M., Fernández, C., Amaro, R. & San Miguel, E. (2002). Heritability and “evolvability” of meristic characters in a natural population of *Gasterosteus aculeatus*. Canadian Journal of Zoology 80: 532-541.

Houghton, W. & Lydon, A. F. (1879). British fresh water fishes. W. Mackenzie. London

Sokal, R.R. & Rohlf J. R. (2012). Biometry. Freeman, New York.

Zar, J.H. (2010). Biostatistical Analysis. Pearson-Prentice Hall, New Jersey.



Figura 24.-Río Miño a su paso por Lugo, hábitat característico de *G. aculeatus*. Fotografía: Pablo Ramil

PROBLEMA 30

A partir de dos variedades de tomates silvestres se emprenden experimentos para localizar QTLs que afectan al peso del fruto. En una de las variedades se obtienen distintas líneas altamente endogámicas, a partir de las cuales se deduce, mediante cruzamientos apropiados, que 7 QTLs están implicados. En la otra variedad, siguiendo el mismo procedimiento, se localizan 3 QTLs que afectan al peso del fruto. Explicar cómo en una variedad se detectan 7 QTLs y sólo 3 en la otra. ¿Existen 4 genes menos en la otra variedad?.

Respuesta

En una variedad hay al menos 7 genes cada uno con dos o más alelos diferentes que afectan al rasgo en cuestión. En la otra variedad habrá los mismos tipos de genes, pero cuatro de ellos serán monomórficos, y por tanto no contribuyen a la variación en el peso del fruto.

Referencias

Brooker, R.J. (2009). Genetics. Analysis and Principles (3rd ed.). McGraw-Hill Education, New York.

PROBLEMA 31

31.- Se han analizado 10 poblaciones (localizadas a diferentes altitudes) mediante loci microsatélites de la planta vulgarmente conocida como dedalera (*Digitalis purpurea*), y también se estimó en esas mismas poblaciones el carácter altura máxima en plantas adultas. El valor del parámetro F_{ST} obtenido fue muy inferior al de Q_{ST} . ¿Qué conclusiones se pueden extraer acerca del carácter altura en estas plantas?

Respuesta

Q_{ST} es comparable a F_{ST} porque representa el grado en que las poblaciones están genéticamente diferenciadas y se estima como (Allendorf F.W. y cols. 2013; Freeland 2005):

$Q_{ST} = \sigma^2_{g(entre)} / (\sigma^2_{g(entre)} + 2\sigma^2_{g(dentro)})$; donde $\sigma^2_{g(entre)}$ representa la varianza genotípica entre poblaciones y $\sigma^2_{g(dentro)}$ la genotípica dentro de poblaciones. Cuando F_{ST} está basado sobre marcadores genéticos neutrales la divergencia entre poblaciones puede atribuirse a deriva y/o migraciones. Los valores de Q_{ST} deben mostrar valores similares a los de F_{ST} cuando se basan en rasgos cuantitativos neutrales, pero suelen ser discordantes como ocurre en el caso presente ($Q_{ST} > F_{ST}$) y puede interpretarse que la selección natural direccional está favoreciendo diferentes fenotipos (altura máxima) en distintas poblaciones.

Referencias

Allendorf, F.W., Luikart, G. & Aitken, S. (2013). Conservation and the Genetics of Populations. Wiley- Blackwell, Singapore.

Freeland, J.R. (2005). Molecular Ecology. John Wiley & Sons, Chichester.



Figura 25.- Dedaleras (*Digitalis purpurea*) en San Fiz (Lugo). Fotografía: Eduardo San Miguel

Referencias bibliográficas

- Alonso, P. Martínez, D. & Hevia, M. (2021). Censo da poboación de lobos (*Canis lupus*) no norte de Galicia e estimativa da poboación. Recursos Rurais 17: 39-54. <https://doi.org/10.15304/rr.id7710>.
- Audubon, J.J. (1845). The quadrupeds of North America. V.G. Audubon, New York.
- Allendorf F.W. & Luikart, G. (2007). Conservation and the Genetics of Populations. Blackwell, Singapore.
- Allendorf, F.W., Luikart, G. & Aitken, S. (2013). Conservation and the Genetics of Populations. Wiley- Blackwell, Chichester.
- Bouza, C., Castro, J., Martínez, P., Amaro, R., Fernández, C., Ondina, P., Outeiro, A. & San Miguel, E. (2007). Threatened freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in NW Spain: low and very structured genetic variation in southern peripheral populations assessed using microsatellite markers. Conservation Genetics 8: 937–948. <https://doi.org/10.1007/s10592-006-9248-0>.
- Brooker, R.J. (2009). Genetics. Analysis and Principles (3rd ed.). McGraw-Hill Education, New York.
- Caballero, A. (2017). Genética Cuantitativa. Síntesis, Madrid.
- Conner, J.K. & Hartl, D.L. (2004). A primer of Ecological Genetics. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Falconer, D.S. & MacKay, T.F.C. (2001). Introducción a la Genética Cuantitativa. Acribia, Zaragoza.
- Fernández, C., Hermida, M., Amaro, R. & San Miguel, E. (2000). Lateral plate variation in Galician stickleback populations on the rivers Miño and Limia, NW Spain. Behaviour 137 (7/8): 965-979. <https://www.jstor.org/stable/4535751>.
- Frankham, R., Ballou, J. & Briscoe, D. (2002). Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge (UK).
- Freeland, J.R. (2005). Molecular Ecology. John Wiley & Sons, Chichester.
- Grant, P.R. & Grant, B.R. (1995). Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. Evolution 49: 241-251.
- Hartwell, L.H., Goldberg, M.L., Fischer, J.A. & Hood, L. (2018). Genetics. From Genes to Genomes. McGraw-Hill Education, New York.
- Hermida, M., Fernández, C., Amaro, R. & San Miguel, E. (2002). Heritability and “evolvability” of meristic characters in a natural population of *Gasterosteus aculeatus*. Canadian Journal of Zoology 80: 532-541. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.05.021>.
- Houghton, W. & Lydon, A. F. (1879). British fresh water fishes. W. Mackenzie, London.
- Kettlewell, H.B.D. (1962). Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. En Eliot Spiess (Ed.). Papers on Animal Population Genetics. Methuen, London.

- Klug, W., Cummings, M. & Spencer, C. (2006). *Conceptos de Genética*. Pearson Prentice-Hall, Madrid.
- López, A., Pardo, B.G., Planas, P., Quintas, P., Martínez, P. & Bouza, C. (2012). A microsatellite panel for mating system analysis and broodstock management of captive long-snouted seahorse *Hippocampus guttulatus*. *Aquaculture* 356–357: 153-157.
- López, A., Vera, M., Planas, M. & Bouza, C. (2015). Conservation Genetics of Threatened *Hippocampus guttulatus* in Vulnerable Habitats in NW Spain: Temporal and Spatial Stability of Wild Populations with Flexible Polygamous Mating System in Captivity. *PLoS ONE* 10(2): e0117538. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117538>.
- Majesky, L., Vasut, R.J., Kitner, M. & Travnicek, B. (2012). The pattern of genetic variability in apomictic clones in *Taraxacum officinale* indicates the alternation of asexual and sexual histories of apomicts. *PlosOne* 7(8): 1-14.
- Nicholas, F.W. (1987). *Genética Veterinaria*. Acribia, Zaragoza.
- Oreskes, N. (2022). La protección de la biodiversidad no es una causa perdida. *Investigación y Ciencia* 552: 53-54.
- Patarnello, T. & Battaglia, B. (1992). Glucosephosphate Isomerase and fitness: Effects of temperatura on genotype dependent mortality and enzyme activity in two species of the genus *Gammarus* (CRUSTACEA: AMPHIPODA). *Evolution* 46(5): 1568-1573.
- Pierce, B. (2017). *Genetics. A Conceptual Approach*. W.H. Freeman and Company, New York.
- Remón, N., Galán, P., Vila, M., Arribas, O. & Naveira, H. (2013) Causes and Evolutionary Consequences of Population Subdivision of an Iberian Mountain Lizard, *Iberolacerta monticola*. *PLoS ONE* 8(6): e66034 <https://doi: 10.1371/journal.pone.0066034>.
- Roff, D.A. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Chapman & Hall, New York.
- San Miguel, E., Castro, J. (2017). *Práctica de genética cuantitativa: Análisis de la variación genética de un rasgo cuantitativo en condiciones naturales*. Área de Xenética, USC. Inédito.
- Sociedade Galega de Historia Natural (1995). *Atlas de Vertebrados de Galicia - Tomo I - Peixes, Anfibios, Réptiles e Mamíferos*. Colección Patrimonio Natural. Consello da Cultura Galega, Sociedade Galega de Historia Natural, Santiago de Compostela.
- Sokal, R.R. & Rohlf J. R. (2012). *Biometry*. Freeman and Company, New York.
- Vera, M., Mora, G., Rodríguez-Gutián, M.A., Blanco, A., Casanova, A., Real, C., Romero, R. & Bouza, C. (2020). Living at the edge: population differentiation in endangered *Arnica montana* from NW Iberian Peninsula. *Plant Systematics and Evolution* 306(2): 44. <https://doi.org/10.1007/s00606-020-01673-9>
- Vilas, C., San Miguel, E. Amaro, R. & García, C. (2006). Relative Contribution of Inbreeding Depression and Eroded Adaptive Diversity to Extinction Risk in Small Populations of Shore Campion. *Conservation Biology* 20(1): 229-238.
- Waples, R. (2002). Definition and Estimation of Effective Population Size in the Conservation of Endangered Species. In: S.R. Beissinger & D.R. McCullough (Eds.). *Population Viability Analysis*. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Zar, J.H. (2010). *Biostatistical Analysis*. Pearson-Prentice Hall, New Jersey.

