

CAPÍTULO 4

PRINCIPIOS BÁSICOS SOBRE DINÁMICA Y GESTIÓN GENÉTICA DE PEQUEÑAS POBLACIONES

Antonio Molina Alcalá¹, Mercedes Valera Córdoba²,
Jesús Fernández Martín³

¹ Dep. Genética, Univ. Córdoba, Campus Rabanales C5, 14071.

² Dep. Ciencias Agroforestales, Univ. Sevilla, Sevilla, Córdoba.

³ Dep. Mejora Genética Animal, INIA, 28040 Madrid.

1. DINÁMICA DE LAS POBLACIONES PEQUEÑAS

Bajo las condiciones que tradicionalmente se conocen como de “población ideal” la constitución genética de una población se mantiene inalterada a lo largo de las generaciones (Falconer y Mackay, 1996). Esta estabilidad de las frecuencias alélicas y genotípicas se denomina Equilibrio de Hardy-Weinberg. En una población que cumpliera todas las características necesarias (tamaño infinito, igual contribución de todos los individuos a la siguiente generación, apareamiento aleatorio, etc.) no habría pérdida de diversidad genética cualquiera que fuera el parámetro usado para medirla y, por tanto, no habría que establecer programas para su conservación.

1.1. Procesos genéticos que afectan a la viabilidad de las poblaciones de censo limitado

Las asunciones del modelo de Hardy-Weinberg son, en general, muy poco realistas. Una de las que más claramente se incumple en poblaciones reales es la que refiere al censo infinito de la población, especialmente si pensamos en poblaciones amenazadas o en peligro de extinción de las cuales se conserva un número reducido de individuos. En esta situación el pequeño tamaño poblacional va a determinar un incremento de la endogamia y determinados cambios aleatorios que se conocen como Deriva Genética.

Los procesos genéticos que afectan a la viabilidad de las poblaciones de censo limitado se pueden resumir en:

- Deriva genética, como principal motor de la evolución de las pequeñas poblaciones (por encima de la selección natural).
- Los efectos deletéreos de la consanguinidad en la supervivencia y características reproductivas (depresión consanguínea).
- La pérdida de variabilidad genética y por lo tanto de respuesta a los cambios ambientales.
- Fragmentación de la población y reducción del flujo genético.
- Adaptación a sistemas productivos diferentes al habitual y dificultad en la reintroducción de nuevo en su hábitat.
- Efectos deletéreos de adaptación al medio por cruzamiento descontrolado (outbreeding depression: Depresión exogámica).

1.1.1. Deriva genética

¿Qué es lo que cambia en la dinámica de una población el hecho de que se disponga de un número limitado de reproductores y de descendientes a generar? Básicamente lo que se produce en estas circunstancias es un muestreo aleatorio a dos niveles. Por una parte existe un muestreo a nivel de parentales, ya que al ser reducido el número de hijos para la siguiente generación puede que haya reproductores que contribuyan de manera diferencial, distorsionando las frecuencias alélicas y genotípicas. En un caso extremo, si individuos portadores de información genética exclusiva no se reproducen, la misma se perderá para siempre de la población.

Los tamaños poblacionales muy pequeños están sometidos a un proceso genético de deriva de tipo aleatorio que provoca:

- Cambios aleatorios en las frecuencias alélicas de una generación a otra.
- Pérdida de diversidad genética y fijación de alelos dentro de la población.
- Diversificación de núcleos poblacionales de la misma raza o especie, si están aislados.

El segundo nivel de muestreo ocurre dentro de parentales en la generación de gametos. Si el individuo es homocigoto para un locus concreto (lleva dos alelos iguales), no hay problema porque todos sus gametos serán iguales. Pero si el individuo es heterocigoto puede generar gametos con informaciones diferentes (cada uno de los dos alelos que porta). En condiciones ideales, como el número de gametos producidos (y usados) por cada parental era infinito, se transmitía la misma proporción de alelos de cada tipo. Pero con censos finitos las proporciones pueden variar e incluso darse la situación de que todos los gametos usados para generar descendientes, a partir de un parental, sean portadores del mismo tipo de alelo.

Este proceso de Deriva genética anteriormente descrito tiene un impacto importante en la diversidad genética de las poblaciones. Hay que hacer notar que, a diferencia de otras fuerzas direccionales como la selección, el sentido del cambio provocado por la deriva genética es impredecible (debido a su carácter aleatorio). Pero lo que sí se puede es hacer predicciones estadísticas sobre la magnitud de los efectos que produce.

1.1.1.1. Varianza de las frecuencias alélicas

Una de las consecuencias de la deriva sobre la constitución genética de las poblaciones ya ha sido apuntada anteriormente y consiste en la modificación de las frecuencias alélicas de la población. Para entender mejor el modo de actuación de la deriva en este sentido y cómo cuantificarlo, imaginemos que tenemos infinitas poblaciones de censo N en las que las frecuencias para un locus bialélico son p_0 y q_0 , respectivamente, e iguales para todas las poblaciones. En la siguiente generación, la frecuencia de cada uno de los alelos subirá en algunas poblaciones y bajará en otras, de manera que la frecuencia promedio para el conjunto de líneas no cambiará. Pero se encontrará una varianza en dichas frecuencias correspondiente a la de la probabilidad binomial, $\sigma_a^2 = p_0 q_0 / 2N$. Con el paso de las generaciones la varianza irá aumentando de manera que t generaciones después la varianza de las frecuencias alélicas se puede calcular según la fórmula

$$\sigma_{qt}^2 = p_0q_0 \left[1 - \left(1 - \frac{1}{2N} \right)^t \right]$$

Es importante hacer notar que, si ignoramos el efecto de la mutación, para una población concreta la deriva hace que a largo plazo se fije una sola variante alélica, perdiéndose el resto de informaciones genéticas. La probabilidad de fijación de un alelo neutro concreto dependerá de su frecuencia inicial en la población, mientras que el tiempo medio de fijación dependerá del tamaño poblacional (más corto cuanto menor sea el censo).

A pesar de que los efectos perjudiciales de la consanguinidad se conocen desde muy antiguo, la endogamia se ha utilizado a lo largo de la historia para la formación de razas, estirpes y líneas. Así mismo en muchas culturas como la Egipcia o la Inca se fomentaban los matrimonios consanguíneos.

1.1.2. Endogamia

Otra consecuencia del censo reducido de las poblaciones es que los individuos pueden tener ancestros comunes y, por tanto, se aumenta la probabilidad de que dos copias de un mismo alelo en un antepasado se reúnan en el mismo individuo generando homocigosidad por descendencia (o autocigosidad según algunos autores; Fontdevila y Moya, 1999). La medida típica para esa probabilidad es el coeficiente de consanguinidad, F (Falconer y Mackay, 1996). El cálculo de dicho coeficiente, en condiciones de panmixia, se rige por la fórmula:

$$F_t = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N} \right) * F_{t-1}$$

donde N es el tamaño de la población y t es el número de generaciones que han pasado desde la que consideramos población base, en la que todos los alelos eran distintos por descendencia

En la figura 1 se ha representado la pérdida de heterocigosidad a lo largo de 50 generaciones en función del número efectivo de la población (N_e).

Para evitar hacer referencia a una generación base concreta y poder comparar entre diferentes poblaciones, en vez de con el valor absoluto, habitualmente se trabaja con la tasa de consanguinidad (D_F), definida como el cambio en consanguinidad ponderado por el máximo aumento de consanguinidad posible.

$$\Delta F = \frac{F_t - F_{t-1}}{1 - F_{t-1}}$$

El efecto general del incremento de la consanguinidad en una población es el aumento de la frecuencia de individuos homocigotos, con las consecuencias deletéreas sobre la eficacia biológica de las poblaciones como se ha explicado en el capítulo anterior.

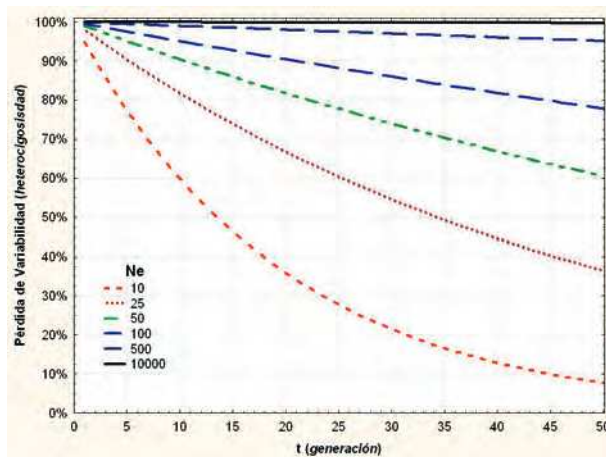


Figura 1. Pérdida de heterocigosidad a lo largo de 50 generaciones en función del tamaño efectivo (N_e) de la población

La lucha contra este proceso en pequeñas poblaciones salvajes es muy complicado debido al apareamiento aleatorio entre individuos emparentados (agravado por la subdivisión y fragmentación de la población que incrementa aún más la probabilidad de apareamiento entre parientes cercanos). En las poblaciones domésticas y en las especies salvajes en cautividad, se verá posteriormente la posibilidad de luchar contra este proceso mediante metodologías que minimicen el parentesco entre los reproductores y mediante la selección en contra de los efectos detrimentales de la consanguinidad (Suwanlee et al., 2006). Algún ejemplo de la magnitud de la depresión consanguínea y la efectividad de la eliminación de sus efectos en animales se puede consultar en Templeton y Read (1984) y en Ballou (1997).

Este último autor desarrolló un método de diferenciación entre la consanguinidad ancestral y la reciente de un individuo, ya que, según éste, un individuo consanguíneo con consanguinidad ancestral, es menos susceptible a los efectos de la depresión consanguínea que un individuo con consanguinidad reciente ya que es menos probable que los antecesores que sobrevivieron y tuvieron crías fuesen portadores de alelos deletéreos. Este hecho fue comprobado utilizando diferentes modelos de regresión entre el coeficiente de consanguinidad y los efectos de esta sobre diferentes caracteres adaptativos (eficacia biológica).

Otras fuerzas evolutivas citadas clásicamente (ver tabla 1), como la selección natural o la mutación no parecen jugar un papel importante en la evolución de la variabilidad de las poblaciones de pequeño censo. No obstante, si las diferentes subpoblaciones están sometidas durante mucho tiempo a ambientes muy heterogéneos, la selección natural puede determinar la fijación de los alelos no neutros que presenten un mayor valor adaptativo (eficacia biológica media de la población) en cada ambiente.

Tabla 1. Fuerzas de la evolución que provocan un aumento (+) o una disminución (-) de la variación en la población y entre poblaciones.

Fuerza	Variación en la población	Variación entre las poblaciones
Endogamia	-	+
Deriva Genética	-	+
Mutación	+	-
Migración	+	-
Selección Direccional	-	+/-
Selección Estabilizadora	+	-

Adaptado de Griffiths et al. (2002)

1.1.3. Deriva y programas de conservación

Estudiando las fórmulas que predicen el efecto de la deriva, tanto en lo que respecta al aumento de consanguinidad como al cambio de las frecuencias génicas, se llega fácilmente a la conclusión de que la deriva es un proceso que depende únicamente, de forma inversamente proporcional, del tamaño de la población (realmente del tamaño efectivo definido en un apartado anterior). Esta sería la justificación teórica para la recomendación básica, en cualquier programa de conservación, de mantener el mayor número posible de individuos en la población (lo que por otra parte es una idea muy intuitiva).

Otra recomendación menos obvia surge de la consideración de que la deriva se produce cuando hay recambio de padres por hijos. Es por ello que podemos reducir la pérdida de variabilidad genética anual mediante el alargamiento del intervalo generacional, definido como la edad media de los padres cuando tienen a sus descendientes. Esto se puede conseguir manteniendo como reproductores a los individuos todo el tiempo que sea posible e, incluso, aumentar su periodo reproductivo mediante la conservación de gametos para su posterior uso.

1.2. Consecuencias del tamaño reducido de las poblaciones

Dos fenómenos relacionados con la deriva genética son el llamado efecto fundador y el cuello de botella poblacional. En este apartado estudiaremos las causas relacionadas con el tamaño poblacional que han podido llevar a un grupo a encontrarse en una situación de amenaza. Igualmente se presentarán las recomendaciones que de dicho estudio se pueden extraer para el diseño de un programa de conservación.

1.2.1. Cuellos de botella

El cuello de botella (population bottlenecks), constricción del tamaño poblacional, está reconocido como una importante causa de pérdida de variabilidad genética e incre-

mento de consanguinidad (Frankham et al., 2002), aumentando por lo tanto el riesgo de extinción en las poblaciones naturales.

En poblaciones naturales, debido a causas ambientales (pérdida de hábitat, degradación del ambiente) y fluctuaciones demográficas aleatorias (pe.: por razones sanitarias, catástrofes...), puede ocurrir que en un determinado momento el número de individuos que componen la población se reduzca muy por debajo de su tamaño habitual (ver Frankham et al., 2002). Esta situación puede también ocurrir además en poblaciones en cautividad por problemas logísticos o de gestión inadecuada. Es fácil de entender el impacto que este hecho tiene sobre la variabilidad genética mantenida en la población. La diversidad alélica es más sensible a la reducción del censo que la heterocigosidad, disminuyendo el número de alelos transmitido (Allendorf y Luikart, 2006), es decir, la pérdida de alelos, fundamentalmente alelos raros, es mucho mayor que la pérdida de varianza genética per se (Frankel y Soulé, 1981). Sin embargo, aunque estos alelos raros contribuyen poco a la varianza genética total, pueden proporcionar respuestas únicas ante futuros retos evolutivos.

Por otra parte, la disminución censal puede ser muy intensa en un momento dado, o bien ocurrir de forma más difusa a lo largo de un periodo más o menos largo. Se ha demostrado que un cuello de botella ocasionado por una disminución brusca del tamaño determina, para una misma pérdida de heterocigosidad, una mayor pérdida de alelos que en el caso de una pérdida más lenta en el tiempo (England et al., 2003).

En esta situación también se produce un aumento de la consanguinidad proporcional a la gravedad del cuello de botella, aunque el efecto sobre la heterocigosidad es menor si la duración del cuello no es muy larga.

Es necesario recordar que los efectos de la deriva son acumulativos y permanentes, de manera que la consanguinidad generada en un periodo en el que el censo era reducido no se elimina aumentando el número de reproductores en generaciones posteriores. Lo mismo ocurre con la diversidad alélica, de la que sólo permanece la que es capaz de “atravesar” el cuello de botella. Es por ello muy importante que cuando se diseñe un programa de conservación se ponga especial cuidado en evitar oscilaciones grandes del tamaño poblacional.

1.2.2. Efecto fundador

Cuando un nuevo hábitat es colonizado por una población, el proceso suele deberse a un reducido número de colonizadores o fundadores (de la misma forma cuando se establece un programa de conservación ex situ de una raza doméstica). Es por ello que en la nueva población la diversidad genética puede ser de partida muy reducida, si se ha pasado por un cuello de botella extremo.

A la vista de los conocimientos actuales de la genética de la conservación, el Arca de Noe hubiese sido poco viable. El efecto fundador de la elección de una sola pareja por especie, el cuello de botella extremo que determina y la depresión por endogamia hubiesen impedido la repoblación de muchas de las especies (salvo que previamente se hubiesen “purgado” los alelos indeseables).

Una colonia fundada por un reducido número de individuos experimentará una cierta pérdida de variación genética con respecto a la población de origen; en concreto, será muy improbable que los alelos raros o infrecuentes se encuentren representados en la colonia. Sin embargo en la primera generación no existirá una gran reducción de la heterocigosidad media: $(1 - 1/2N) H_0$, donde N es el número de fundadores y H_0 es la heterocigosidad en la población de origen (pe. una colonia fundada por una pareja reproductora, $N = 2$, la heterocigosidad en la primera generación se reduce, como media, en un 25%). Dado que la varianza genética de un carácter es proporcional a la heterocigosidad poblacional para aquellos loci que afectan al carácter, la mayor parte de la heterocigosidad y la varianza genética de una población grande se mantiene, como media, en una colonia formada por pocos individuos. Esto es así porque los alelos raros, que son los más susceptibles de perderse, contribuyen poco a las medidas cuantitativas de heterocigosidad y varianza genética, mientras que los alelos relativamente frecuentes, que son los que más contribuyen a estas medidas, también son los que, con mayor probabilidad, van a estar contenidos en los fundadores. Si la colonia aumenta muy rápidamente de tamaño, la pérdida subsiguiente de variación genética será lenta. Por el contrario, si la colonia mantiene un reducido tamaño, la deriva genética continuará erosionando su variación genética de forma rápida. Si la colonia persiste y crece, la mutación sólo podrá restaurar la heterocigosidad hasta niveles más altos a muy largo plazo, por lo que la única forma práctica de elevar los niveles de variabilidad es introducir de forma periódica otros individuos.

Por lo tanto, la importancia de las consecuencias de este efecto fundador, hay que tenerlo muy presente a la hora de crear un nuevo núcleo a partir de individuos de la población original (por ejemplo, repoblación de una zona en la que se extinguió la población, un centro de cría o un núcleo de conservación ex situ). En este sentido es esencial utilizar el mayor número posible de fundadores en este proceso y asegurarse de que los elegidos son los que capturan la mayor cantidad de variabilidad genética total. Una mala elección de los mismos puede llevar a una situación irreversible en la población.

1.2.3. Metapoblaciones y Fragmentación de las poblaciones

El deterioro de los hábitats naturales o la creación de barreras artificiales (carreteras, vías, vallas de parcelación, etc) pueden hacer que poblaciones de animales salvajes que ocupaban grandes extensiones continuas se vean separadas en pequeños núcleos. También el manejo de poblaciones domésticas tiene que contemplar la situación de poblaciones subdivididas, ya que suele ser técnicamente inviable (además de poco recomendable atendiendo a razones de riesgo de extinción por causas ambientales) el mantenimiento de todos los individuos de la raza como un solo grupo. Adicionalmente en algunas razas domésticas se dan determinadas condiciones que limitan e incluso impiden el flujo genético entre las ganaderías (que se comportarían como subpoblaciones o islas).

Es en este sentido donde cobra importancia los términos de metapoblación y de fragmentación de las poblaciones.

El término de metapoblación fue propuesto por Levins (1969) para referirse a “una población fragmentada y discontinua en la que las subpoblaciones que ocupan los distintos fragmentos de hábitat útil están vinculadas por eventos locales de extinción y colonización a través de emigración e inmigración”. Cualquier población local está sujeta a una

determinada probabilidad de extinción (tasa de extinción local) que depende de factores endógenos (tasa reproductiva, tamaño de la población, etc.) y exógenos (fenómenos meteorológicos, sucesos catastróficos, etc.). Cuando una subpoblación desaparece, el hábitat que deja vacío queda disponible para ser recolonizado posteriormente por las subpoblaciones más cercanas. El modelo de metapoblación de Levins implica, pues, un dinamismo espacio-temporal en el que la fracción de hábitat (que el denominó "parches de hábitat"), ocupados por una especie en un momento dado, resulta del equilibrio dinámico entre la tasa de extinción de las zonas ocupadas y la tasa de recolonización de las zonas vacías. El modelo básico de Levins no tiene en cuenta la diferencia de tamaño de los territorios ocupados por cada subpoblación, su localización espacial ni la dinámica particular de cada subpoblación. Por lo que han sido necesarios desarrollos posteriores (Opdam 1991, Hanski y Gilpin 1997, Hanski, 1999) que tienen en cuenta todos estos factores. Por ejemplo, la tasa de extinción de cada subpoblación puede variar en función del tamaño y calidad del parche de hábitat correspondiente. Así, en parches de alta calidad, el número de nacimientos excedería al de las muertes, de modo que esa subpoblación se convertiría en una subpoblación donadora de individuos o "fuente". Por su parte, en parches de baja calidad, morirían más individuos que los que nacen, de forma que estas subpoblaciones se comportarían como "sumideros". Este modelo de metapoblación se denomina "Fuente - Sumidero" (Pulliam, 1988) y parece ajustarse al comportamiento de muchas poblaciones reales de organismos. En el modelo Fuente-Sumidero, la supervivencia de la metapoblación no depende sólo del balance global entre extinción y colonización, sino también del equilibrio entre fuentes y sumideros, de modo que las poblaciones fuente pueden mantener uno o más sumideros en el contexto de la metapoblación. Estos desarrollos han hecho que la utilización de modelos de metapoblaciones haya crecido exponencialmente en los últimos años en la biología de la conservación de especies salvajes.

Un ejemplo ilustrativo de la importancia de la existencia de metapoblaciones y fragmentación de las subpoblaciones sobre la viabilidad y posibilidades de recuperación de las especies salvajes lo tenemos con el Lince ibérico (*Lynx pardinus*). Este felino que está considerado uno de los más vulnerable del mundo (Rodríguez, 2004), presentaba a finales de la década de los ochenta poco más de mil ejemplares, distribuidos en nueve núcleos poblacionales en España y dos o tres en Portugal (Rodríguez, 2004).



Hembra de Lince Ibérico (*Lynx pardinus*) con cría en un arroyo de Sierra Morena. Fotografía de Adriano Vázquez Mora.

Esta vulnerabilidad de las poblaciones de lince por la escasez de alimento se ha visto potenciada por la incidencia de la mortalidad no natural sobre la demografía de una especie longeva, pero relativamente poco productiva (Ferrerías et al., 2001; Rodríguez y Delibes, 2004).

Así, en la actualidad la situación se ha agravado, dado que se calcula que pueden quedar algo menos de 200 individuos distribuidos en dos poblaciones, una en el Parque Nacional de Doñana y sus alrededores, y otra en las sierras de Andujar y Cardeña, entre las provincias de Jaén y Córdoba (figura 2). Ambas poblaciones están aisladas geográficamente (Rodríguez, 2004).

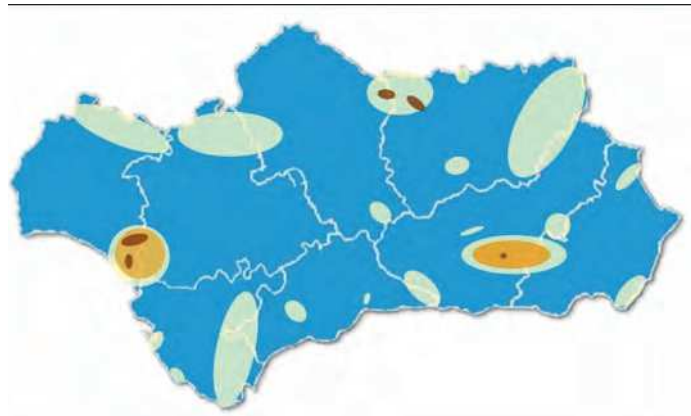


Figura 2. Área de dispersión actual de la metapoblación del lince.

Cada uno de estos núcleos funciona como una metapoblación (siguiendo un modelo de fuente-sumidero), de manera que lo integran subpoblaciones relativamente independientemente unidas por los animales (fundamentalmente jóvenes) que se dispersan. La población de Sierra Morena estaría formada por 2 núcleos (Fernández et al., 2003b), mientras que la metapoblación de Doñana está estructurada en nueve núcleos diferentes (Palomares et al., 2003). La mayoría de estas poblaciones son tan pequeñas que tienen un riesgo elevado de extinción a corto plazo si no existe flujo genético entre ellos.

El impacto genético de la fragmentación poblacional depende principalmente del flujo de genes entre las diferentes subpoblaciones. Si el flujo es muy bajo, aunque el tamaño poblacional global sea alto se producirá:

- Pérdida de variabilidad y aumento de la consanguinidad
- Diferenciación de las subpoblaciones por deriva genética
- En cambio disminuye el riesgo sanitario

El mayor o menor flujo genético dependerá:

- Estructura poblacional.
- Número y tamaño (efectivo) de las subpoblaciones.
- Distancia geográfica y orográfica entre ellas.
- Nivel de organización de la población (Asociación).
- Impedimentos de tipo sanitario para el movimiento de animales.

Aunque no se han descrito subespecies, el aislamiento ha determinado la existencia de cierta diferenciación genética entre las poblaciones de Doñana y Sierra Morena oriental (Johnson et al., 2004). De la misma forma los estudios llevados a cabo con marcadores neutros microsatélites han demostrado también pérdida de variabilidad genética, con pérdida de alelos debidos a la consanguinidad (Johnson et al., 2004), en ambos núcleos.

Utilizando modelos determinísticos de simulación de metapoblaciones con procedimientos estocásticos, Gaona et al., (1998) muestran que la desaparición de poblaciones de la metapoblación de Doñana se ha debido a la ausencia de reproductores machos, más que por disminución de la fertilidad por los efectos de la consanguinidad. De tal forma que la mejor estrategia para luchar contra la desaparición de este felino es la restauración del hábitat, la lucha contra la muerte de los reproductores adultos y la mejora del movimiento de machos jóvenes entre las diferentes poblaciones.

Un efecto adicional de la fragmentación de los hábitats (parches) es el incremento del llamado "efecto borde". Se conoce como "efecto borde" a diversos procesos asociados al aumento de la relación perímetro/ superficie de los fragmentos de hábitat (Murcia, 1995). Cuando se fragmenta el hábitat de una especie, se incrementa el perímetro del parche (en relación a la superficie de este) en contacto con otros hábitats no ocupados, lo que provoca la mayor permeabilidad de éstos ante la influencia de los ambientes periféricos (Gurrutxaga, 2004). Así, la proporción de superficie de borde en relación al área de los fragmentos tiene gran importancia en el efecto global que la fragmentación provoque sobre la viabilidad de las especies. Esta fragmentación puede deberse a diversas causas como por ejemplo la construcción de una vía de ferrocarril o de una carretera. Y además del riesgo de muertes por accidentes, se incrementa la superficie de contacto con el predador (el hombre en el caso del lince) y se incrementa el riesgo de desequilibrio entre la población y la disponibilidad alimenticia.

En resumen, una disminución de la interconexión entre los fragmentos, provoca que los parches tiendan a funcionar como "islas biológicas" para aquellas especies faunísticas con dificultades para atravesar dichos espacios. La disminución de la capacidad de movimiento de los organismos a través del territorio derivada de la pérdida de interconexión del hábitat tiene severos efectos sobre la dinámica de las poblaciones locales que ocupan los fragmentos. Reducción del intercambio genético entre las mismas, mayor dificultad para suplementar núcleos poblacionales en regresión y menor capacidad para colonizar nuevos hábitats, son algunos de ellos.

Si el intercambio de individuos disminuye, también lo hacen las tasas de colonización y las pequeñas poblaciones locales van quedando aisladas, incrementando a su vez su tendencia a la extinción. Cualquier acontecimiento natural inesperado o fuera de lo normal puede llevar a la extinción local de la población. Una descripción de los diversos fenómenos asociados a la fragmentación se pueden consultar en Gurrutxaga (2004).

Así el pequeño tamaño y la fragmentación de ambas población de lince son las amenazas más serias de este felino (por encima incluso de la muerte accidental o provocada por su único depredador, el hombre).

Como factor de extinción notablemente fomentado por la fragmentación del hábitat cabe destacar la estocasticidad genética. Fruto de la consanguinidad y de la deriva genética en poblaciones pequeñas y aisladas, la pérdida de variabilidad genética de la población puede impedir a ésta adaptarse y responder a cambios del medio o superar problemas con los que ya se había enfrentado eficazmente en el pasado.

En el caso de las poblaciones domésticas, no se han realizado estudios considerando metapoblaciones con fragmentación, dado que se supone que el movimiento de los animales no presenta ningún impedimento al estar controlado por el ser humano (flujo genético). No obstante se ha demostrado que en el caso de las poblaciones domésticas pueden existir condicionantes socioeconómicos, o legales más fuertes que los orográficos o la distancia geográfica de las especies salvajes (Molina et al., 2003). Un ejemplo lo tenemos en la raza vacuna andaluza Pajuna. Los estudios llevados a cabo por Valera et al., (2003) han determinado que la metapoblación está compuesta por 3 subpoblaciones principales (figura 3), entre las cuales el flujo genético es mínimo (un núcleo en Jaén, otro en Granada y el último en Almería). Los condicionantes que limitan el intercambio de animales entre los núcleos son, más que la propia distancia geográfica o la orográfica de algunas zonas donde se explota tradicionalmente, de tipo socioeconómico (los ganaderos de cada núcleo consideran que los únicos animales puros que quedan son los suyos, y por lo tanto no quieren introducir animales de otros núcleos), y muy principalmente los condicionantes sanitarios al movimiento pecuario.

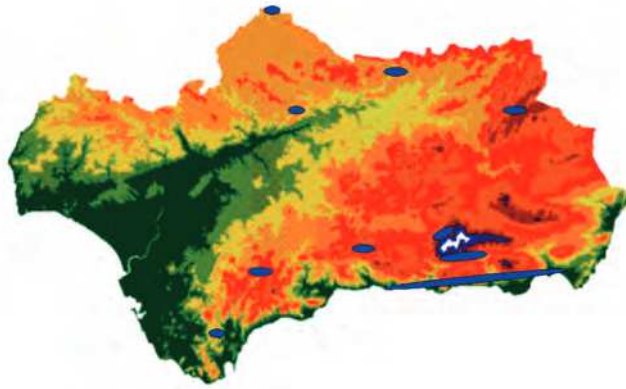


Figura 3. Distribución de los núcleos que constituyen la metapoblación de la raza vacuna Pajuna (tomado de Luque, 2003).

El estudio llevado a cabo por Molina et al., (2004) demuestra que el censo efectivo (N_e) es de 81 ($N_m = 22$, $N_h = 260$) y el consecuente incremento de la consanguinidad por generación previsto del 0,62%. En cambio en la realidad si se analiza la situación de los diferentes núcleos de la población, se observa que el N_e es de 11,61 para el núcleo de Jaén, 22,2 para el de Granada y 18,7 para el de Málaga, con lo que el incremento de consanguinidad prevista por generación es de 4,3%, 2,2% y 2,7% respectivamente para las población de cada uno de los anteriores núcleos. A la clara disminución del N_e global

para la raza se suma la grave situación creada por los condicionantes sanitarios que hacen que incluso dentro de cada núcleo se disminuya el flujo genético. En el caso del bovino existen 4 enfermedades de declaración obligatoria (brucelosis, tuberculosis, perineumonía y leucosis) que impiden el movimiento de los animales (tanto entrada como salida) en aquellas ganaderías que no presentan un determinado status o calificación sanitaria (que no hayan presentado ningún animal positivo a estas enfermedades durante un periodo mínimo de 6 meses a 12 meses según la enfermedad). Según nuestros estudios, en aquellas ganaderías que por su status sanitario no se podía intercambiar animales, el incremento de consanguinidad prevista era muy preocupante (12.8% a 15.6%), y en el resto de ganaderías (las que si pueden intercambiar animales), el Ne había disminuido a 9,3 en el Núcleo de Jaén, 18,9 en Granada y 15,3 en el caso de Málaga (Luque, 2003).

2. GESTIÓN DE POBLACIONES PEQUEÑAS: ASPECTOS TEÓRICOS

Durante mucho tiempo en el campo de la conservación se argumentaba que los factores que más influían en el mantenimiento o extinción de una población eran principalmente de origen ambiental o demográfico y que los problemas de origen genético no tenían tiempo de manifestarse. Sin embargo, recientemente se ha demostrado que los factores genéticos pueden ser determinantes en el destino de una población, haciendo necesario que se establezcan sistemas de gestión genética de las poblaciones amenazadas. Dependiendo del tipo de programa que afrontemos el tipo de actuaciones será diferente.

Gestión de poblaciones pequeñas:

1. Programas de conservación "in situ".
 - a) Extinciones globales y locales. Repoblación.
 - b) Fragmentación del hábitat: manchas, islas y metapoblaciones.
2. Programas de conservación "ex situ".
 - a) Elección de fundadores a partir de información del pedigrí y marcadores genéticos.
 - b) Sistemas jerárquicos regulares.
 - c) Contribuciones de mínimo parentesco.
 - d) Esquemas de apareamiento.
 - e) Gestión de metapoblaciones.

2.1. Programas "in situ"

Este tipo de programas debería de ser el elegido siempre que la situación de la población lo permita, ya que al mantener a los individuos en su entorno se garantiza que haya una coevolución con el hábitat. El aspecto negativo es que, desde el punto de vista genético, el grado de control o intervención en la gestión es más reducido. Los mayores esfuerzos dentro de estos programas deben realizarse a nivel de restauración y protección del entorno para garantizar las condiciones óptimas de desarrollo, así como en la promoción de la raza.

A nivel genético se debe realizar una caracterización inicial de la estructura genética de la población y una monitorización periódica para comprobar la evolución de la población. Estos controles permitirán detectar problemas que exijan una actuación concreta y,

eventualmente, el establecimiento de un programa “ex situ” cuando el grado de amenaza sea elevado.

2.1.1. Extinciones globales y locales, Criterios para la repoblación

Desde el punto de vista exclusivamente teórico, la subdivisión de las poblaciones puede ser beneficiosa para el mantenimiento de diversidad genética. A largo plazo la mayor cantidad de diversidad génica y alélica se consigue manteniendo muchas líneas aisladas, con la intención de que, por deriva, se fijen en cada una de ellas alelos diferentes. Recordemos que, sin embargo, en una población única sólo puede permanecer a largo plazo un alelo por locus (si no consideramos una tasa de mutación apreciable). El problema viene dado por el hecho de que en cada subpoblación el censo es menor y se producen niveles de consanguinidad más elevados. El efecto de la depresión consanguínea sobre la eficacia biológica hará que la viabilidad de los grupos sea reducida y aumente el riesgo de extinción local con una pérdida neta de diversidad genética. Para obviar este inconveniente se propone que hay que favorecer cierto flujo genético entre grupos a través de la migración de individuos.

En los modelos de metapoblaciones este intercambio puede ser de dos tipos: la reintroducción (el traslado de un organismo a una fracción del territorio que constituye su hábitat y del que ha desaparecido), o la translocación (el movimiento de individuos de una fracción del territorio a otra, sin que necesariamente haya tenido que desaparecer en ninguna de ellas). El objetivo de la reintroducción es el establecimiento de una población viable y autosuficiente en un área que había sido previamente ocupada por la especie, mientras que el de la translocación es el refuerzo una población para que ésta sea viable, p.e. para paliar un cuello de botella.

Así, cuando una población ha desaparecido totalmente de un determinado lugar la regeneración de la misma se debe realizar con individuos provenientes de otras localizaciones. La elección de los individuos recolonizadores debe realizarse en varias etapas. Primero debe definirse qué poblaciones tiene unas condiciones ecológicas similares para evitar problemas de depresión exogámica y que los individuos traslocados se desarrollen adecuadamente. No obstante, se considera que la reintroducción presenta un elevado riesgo, principalmente porque pueden estar persistiendo las causas que llevaron a la especie a la desaparición de ese hábitat, en cambio la translocación aumentan la tasa natural de dispersión de la población, influyendo en su éxito factores principalmente espaciales, como la distancia entre poblaciones. Así siempre que no haya peligro de adaptación, es preferible utilizar varias poblaciones de origen.

En segundo lugar, se debe determinar el número de individuos a introducir. Aunque este número dependerá de factores específicos como el cociente de sexos, la tasa de crecimiento poblacional o la capacidad de carga del entorno, se sugiere que el número mínimo de fundadores debe estar en el rango de 30 a 50 individuos (Allendorf y Luikart, 2006), siempre que los censos de las poblaciones donantes no sean muy bajos. En muchos casos es conveniente la introducción de más hembras que machos dado que estos últimos pueden aparear con varias hembras y así se maximiza la tasa de crecimiento poblacional.

Por último, hay que seleccionar que individuos concretos se usarán. La idea general debe ser la de elegir una muestra que contenga la máxima diversidad posible para maximizar la probabilidad de adaptación al entorno y minimizar los problemas de depresión consanguínea. En programas “in situ” esta tarea se debe realizar normalmente en base a la información molecular que se posea de cada una y a los registros históricos sobre la evolución de cada núcleo.

2.1.2. Fragmentación del hábitat: manchas, islas y metapoblaciones

Como se indicó anteriormente, cuando una población se haya subdividida es conveniente favorecer el flujo génico entre los diferentes grupos para evitar el incremento en consanguinidad. Los criterios (ecológicos y genéticos) y fuentes de información para determinar el esquema concreto de movimientos son básicamente los mismos que en el apartado anterior, con la diferencia de que la migración es un proceso que se debe repetir con regularidad, mientras que la reintroducción es un proceso puntual. La continuidad en el tiempo hace que los factores económicos y logísticos limiten el número de individuos que se pueden mover por generación. De cualquier manera, se ha demostrado que flujos migratorios relativamente pequeños (del orden de un migrante por generación y subpoblación) son suficientes para mantener los niveles de consanguinidad en valores aceptables y, a la vez, mantener la suficiente diferenciación entre grupos para que no se pierdan las posibles adaptaciones locales (para un estudio más exhaustivo, véase Wang, 2004). Cuando se tiene alguna información sobre las relaciones entre y dentro de subpoblaciones, la tasa de migración y el esquema de flujo se pueden optimizar como se explicará en próximos apartados.

La dispersión entre poblaciones también puede favorecerse mediante el diseño de corredores ecológicos, que son franjas lineales de hábitat que conectan parches entre sí. Los corredores pueden aumentar la tasa de dispersión de algunas especies, pero también pueden actuar como barreras para otras e incluso servir como vectores de dispersión de elementos patógenos.

Siguiendo con el anterior ejemplo del lince ibérico, utilizando modelos determinísticos de simulación de metapoblaciones con procedimientos estocásticos, Gaona et al., (1998) muestran que la desaparición de poblaciones de la metapoblación de Doñana se ha debido a la ausencia de reproductores machos, más que por disminución de la fertilidad por los efectos de la consanguinidad. De tal forma que la mejor estrategia para luchar contra la desaparición de este felino es la restauración del hábitat, la lucha contra la muerte de los reproductores adultos y la mejora del movimiento de machos jóvenes entre las diferentes poblaciones.

El efecto barrera de una carretera o ferrocarril es el resultado de una combinación de impedimentos físicos, mortalidad y de efectos disuasivos. Para cada especie, el número de cruces con éxito es solamente una fracción de los intentos de superar la barrera. Algunas de las especies quizás no sufrirán el efecto barrera físico ni el etológico (disuasivo), mientras que otras, en cambio, evitarán incluso las zonas cercanas a la vía. El efecto barrera es función de la intensidad de tráfico, la anchura de la carretera, las características de los márgenes de la vía, el comportamiento del animal y su sensibilidad ante las perturbaciones de su hábitat.

Para evitar esta extinción, en la actualidad se están llevando a cabo investigaciones para detectar las principales barreras de hábitat (y sus contrarios, los corredores o conexiones entre parches aparentemente aislados), que originan (o reducen) esta fragmentación (Rodríguez, 2004), así como el intercambio de animales entre ambas metapoblaciones (Palomares, et. al., 2000).

Entre las propuestas que se están barajando actualmente (figuras 4 y 5), tenemos la creación de corredores ecológicos (pe. la recuperación de riberas como la del Guadimar) y permeabilización de infraestructuras lineales (carreteras, autopistas, vías férreas) mediante pasos específicos de fauna (generalmente en autopistas y líneas de tren de alta velocidad, dado que al presentar una valla perimetral a ambos lados son barreras físicas muy difíciles de superar por la fauna).

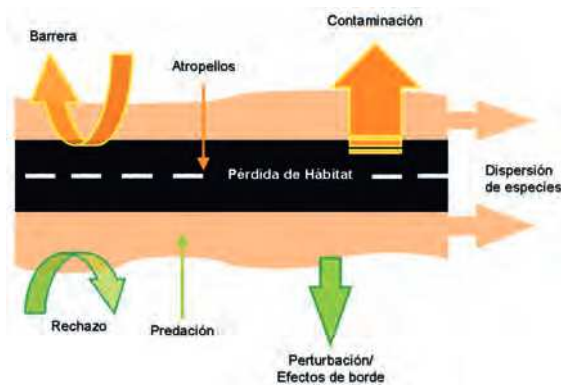


Figura 4. Principales efectos de las vías de comunicación en los espacios naturales para la conservación de las especies salvajes.



Fotografía de satélite del parque de Montoro-Cardena donde se observa la fragmentación ocasionada por las carreteras y las explotaciones agrícolas.

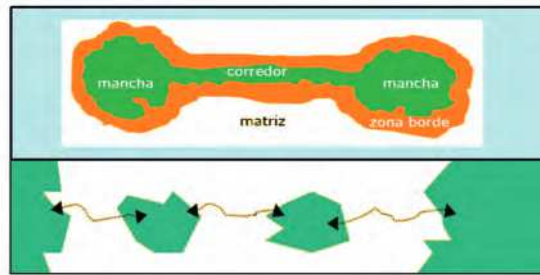


Figura 5. Estructura esquematizada de un corredor lineal que conecta las manchas de una metapoblación.



Corredor verde sobre una infraestructura de transportes para evitar la fragmentación de los hábitats.

2.2. Programas “ex situ”

Cuando la situación de la población lo aconseja, se pueden establecer núcleos en condiciones de cautividad o semi-cautividad como complemento de la población en su hábitat o como único reducto para evitar la extinción total. La ventaja de estos programas es que se puede ejercer un control más estricto sobre la dinámica de la población con un coste relativamente menor que el de los programas “in situ”. Así siguiendo con nuestro ejemplo, recientemente (2005) se ha conseguido la cría en cautividad del lince, lo que va permitir un cambio de tendencia en la evolución de esta especie.

La desventaja que presenta esta alternativa es que el ambiente en el que se desarrolla la población es muy diferente al de su hábitat natural y las presiones selectivas en contra de ciertos caracteres o comportamientos pueden verse relajadas o incluso invertidas. Por ejemplo: en condiciones de cautividad los individuos pueden recibir asistencia en el nacimiento de los hijos o en su alimentación que no recibirían en condiciones naturales. Es por ello que las estrategias de manejo de poblaciones en cautividad tengan que añadir a los objetivos generales del mantenimiento de la variabilidad genética y la lucha contra la consanguinidad, el objetivo de reducir al máximo la adaptación a la cautividad.

De la misma forma que los modelos de metapoblaciones pueden ayudar a la toma de decisiones en los programas de conservación in situ, pueden hacer lo mismo en el caso de las acciones de conservación ex situ. Así, puede ser de utilidad a la hora, por ejemplo, de seleccionar la localización más propicia para la conservación de una especie determinada en las llamadas reservas naturales o el número de reservas a establecer. Así una importante decisión a tomar en este sentido es si conservar los animales que existen en una reserva única (con el máximo tamaño y N_e posible) o en varias reservas más pequeñas (con menor N_e). La decisión dependerá de los tamaños efectivos resultantes y el riesgo de desaparición de la población única en relación a la de las diferentes subpoblaciones (desastres ecológicos, enfermedades etc.). Por un lado varias reservas pequeñas pueden disminuir el riesgo de extinción si la tasa de dispersión entre núcleos es bastante alta y el grado de correlación espacial de las localidades bajo (nivel de similitud en las fluctuaciones de diferentes subpoblaciones). Si las localidades están muy correlacionadas las fluctuaciones ambientales afectarán por igual a todas las poblaciones favoreciendo la extinción de la especie. Comparada con una población grande cada una de las localidades más pequeñas es más vulnerable a la "estocasticidad" ambiental. En cambio, la existencia de una única población incrementa enormemente el riesgo de desaparición por enfermedades infectocontagiosas y desastres ecológicos (pe. un incendio). El uso de modelos de metapoblaciones permite encontrar una solución óptima en casos concretos y evaluar diferentes opciones en el diseño de reservas naturales.

En estas condiciones el gestor de un programa de conservación puede actuar a dos niveles: (i) decidir qué individuos actuarán como reproductores de la siguiente generación y (ii) determinar el esquema de apareamiento de estos parentales.

Como hemos visto anteriormente la pérdida de variabilidad genética en poblaciones pequeñas es fundamentalmente debida a la deriva, ya que la mayoría de las variantes alélicas se comportarán como neutras y la selección natural sólo podrá actuar efectivamente contra las de efecto muy grande. También sabemos que los efectos de la deriva son proporcionales al censo (efectivo) de la población. Por ello una forma lógica de actuación es buscar las estrategias que maximizan el censo efectivo de la población.

De forma general, la base de todo programa de conservación está en:

- a) Maximizar el tamaño efectivo de población o número efectivo de reproductores (N_e), para asegurar que tantos animales como sea posible contribuyan con descendientes a la siguiente generación, para así garantizar que el incremento de la consanguinidad por generación sea mínimo. Podríamos entonces, llevar a cabo tres estrategias teóricas: 1) igualar la relación (ratio) de sexo, a la hora de su contribución a la próxima generación, evitando las fluctuaciones en el tamaño de población, procurando que el mayor número de familias contribuyan con descendientes, siendo lo ideal que cada macho (semental) contribuyera con un descendiente macho y cada hembra (vientre) con un descendiente hembra a la próxima generación; 2) estandarizar el tamaño de familia, minimizando su varianza (σ_k^2) y 3) incrementar el intervalo generacional, alargando para ello, la vida reproductiva de los reproductores.

- b) La búsqueda del mínimo grado de parentesco medio en cada generación, maximizando el número de genomas equivalentes, es decir minimizando la varianza de la contribución de todas las generaciones anteriores a la actual.

2.2.1. Elección de los fundadores

Unos de los aspectos más importantes al iniciar un programa de preservación, bien a través de la criopreservación o del establecimiento de un programa de preservación in vivo, es la selección de los animales para la formación del banco de germoplasma y de la 1ª generación de animales respectivamente.

Existe consenso en que estos deben mantener la máxima variabilidad genética posible. Esta variabilidad puede medirse mediante la diversidad alélica (número de alelos existentes en esa población para cada locus), la heterocigosidad observada (proporción de individuos heterocigotos), o la heterocigosidad esperada (bajo equilibrio Hardy-Weinberg, Nei 1973). Para Caballero y Toro (2000) este último debe ser el criterio de elección en los programas de conservación.

La heterocigosidad esperada puede estimarse a partir de la información genealógica o a través de los marcadores genéticos, si bien es necesario mantener determinados caracteres exterioristas (por ejemplo tipo encornadura, color de capa, particularidades de esta, etc..) en los programas de conservación (por ejemplo como diferenciación con otras razas).

Otra información interesante a la hora de seleccionar los fundadores es la estructura poblacional de la población, como número de núcleos (o ganaderías en el caso de especies domésticas), especialmente si algunas se han mantenido aisladas (hay que asegurarse que haya animales fundadores de cada núcleo).

2.2.1.1. Información del pedigrí

Si existe información genealógica disponible, aunque no sea exhaustiva o contenga cierto nivel de errores, debe utilizarse para estimar el coeficiente de parentesco (reflejo de la homocigosidad esperada en la descendencia), seleccionándose como fundadores aquellos animales que minimicen el parentesco medio del grupo (Toro y Maki-Tanila, 1999). Ésto permite, por un lado, maximizar la heterocigosidad de la descendencia y minimizar el número de animales con iguales antecesores (Toro y Maki-Tanila, 1999) y, por otro, restringir al máximo el incremento de la consanguinidad (Toro y Pérez-Enciso, 1990).

Un análisis alternativo, más complejo, consiste en la técnica de Maccluer et al., (1986) o la modificación de Suwanlee et al., (2005), basados en el estudio de la eliminación de alelos obtenida simulando el genotipo de los descendientes hipotéticos de los candidatos a donantes bajo una segregación mendeliana (metología del gene dropping). Este proceso se repite iterativamente hasta conseguir la distribución conjunta de la probabilidad de "supervivencia" de los alelos presentes en los fundadores (Gandinni et al, 1994).

2.2.1.2. Información de marcadores genéticos

En la mayoría de los casos no se cuenta con un pedigrí suficientemente profundo, o correcto para ser utilizado en la selección de los fundadores. En este caso se pueden estimar este parentesco medio a través de la información de los marcadores moleculares. Para ello es necesaria la utilización de marcadores moleculares preferiblemente codominantes, como son los microsatélites.

En este sentido, se considera que los marcadores con alelos con frecuencias intermedias son más informativos. No obstante, el error de estimación puede ser elevado, salvo que se utilice un número muy elevado de marcadores (incluso superior a 30). Cuando esto no es posible (y en la mayoría de los casos así ocurre) es recomendable la utilización de ambas fuentes de información (pedigrí y marcadores), por ejemplo utilizando los marcadores para determinar el parentesco probable entre individuos (pe. hermanos, etc..) con la finalidad de completar el pedigrí.

Cuando contamos con ambas fuentes de información, una buena vía para combinarlos es calcular el coeficiente de parentesco condicional a la información molecular y minimizar la coascendencia mediante simulación computacional utilizando metodologías MCMC (cadenas de Markov y métodos Monte Carlo; ver, por ejemplo, Toro et al., 1999). Otra alternativa más simple consiste en minimizar el parentesco calculado a partir de los marcadores, pero dentro del marco de la selección intrafamiliar.

En la actualidad es tal la utilidad de los marcadores moleculares en la conservación de las especies salvajes y razas domésticas, que se puede hablar de Conservación Asistida por Marcadores (MAC) en analogía a la Selección Asistida por Marcadores (MAS).

Cuando la predicción de N_e tiene en cuenta múltiples generaciones, la maximización de N_e se vuelve equivalente a la maximización de la diversidad genética. No obstante, cuando existe información disponible de pedigrí, el método más efectivo es minimizar el parentesco medio del grupo. Cuando también hay disponible información de marcadores moleculares esta información puede ser incorporada para la estimación de la verdadera relación de parentesco (Caballero y Toro, 2000).

Esta utilización de los marcadores genéticos ha sido esencial en las especies salvajes (y en bastantes razas domésticas) para el establecimiento de estrategias de conservación, de tal forma que según Chevalet (1992) puede hablar de una Marker Assisted Conservation (MAC, Conservación Asistida por Marcadores) en analogía a la Marker Assisted Selection (MAS Selección Asistida por Marcadores).

2.2.2. Sistemas jerárquicos regulares

En una situación simple en la que el número de machos y hembras fuera igual y las relaciones entre individuos fueran similares, el sistema de manejo óptimo sería el de obtener un macho de cada macho y una hembra de cada hembra. Bajo este sistema de igualación de las contribuciones todos los individuos tienen la misma probabilidad de transmitir su información genética y, de acuerdo a las fórmulas anteriormente presentadas

$$Ne \cong \frac{4N - 2}{\sigma_k^2 + 2} \cong 2N - 1 \quad \text{por lo que} \quad \Delta F \cong \frac{1}{4N}$$

el censo efectivo de la población sería aproximadamente el doble del número de animales reales mantenidos, reduciendo correspondientemente la pérdida de variabilidad genética y el aumento de consanguinidad. Este sería el caso de especies con partos múltiples o con alto número de progenie, donde se aparean un macho y una hembra y se mantiene el número total de la población constante.

Pero normalmente las poblaciones con las que se trabaja en mejora o conservación presentan proporciones de sexos desequilibradas (diferentes de 1:1). Habitualmente, por cuestiones etológicas y de manejo se dispone de un número menor de machos que de hembras. Para el mismo número total de individuos, el desequilibrio entre sexos acarrea una disminución del censo efectivo, como se puede ver en la siguiente expresión.

$$Ne \cong \frac{16N_m N_f}{3N_m + N_f} \quad \text{por lo que} \quad \Delta F \cong \left[\frac{3}{32N_m} + \frac{1}{32N_f} \right]$$

En este sentido, una vía de incrementar el número efectivo es el de disminuir el desequilibrio entre machos y hembras, incrementando el número de los primeros (los menos numerosos). Esta última acción tiene un coste económico y demográfico difícilmente asumible (el incremento del número de machos determina un coste extra en alimentación o una disminución paralela en el número de hembras capaces de desarrollarse con los recursos disponibles).

En la tabla 2 se puede observar el incremento de consanguinidad que determinarían varios tamaños efectivos obtenidos si se siguen diferentes estrategias para la elección de los reproductores en las cuatro vías clásicas (padre-hijo, padre-hija, madre-hijo y madre-hija). La solución nº 3 (escoger las crías para cada reproductor) es irrealista en la gran mayoría de los casos (podría ser factible en especies con gran rendimiento reproductivo, (p.e. alta prolificidad). La estrategia nº 2 podría ser como indica Rochambeau et al., (2000) un buen compromiso.

Tabla 2. Tamaño efectivo resultante de diferentes estrategias para la elección de la reposición por diferentes vías padres-hijos.

Número de padres		Tamaño Efectivo			Coeficiente de consanguinidad (%) después de 10 generaciones		
Nm	Nf	Solución			Solución		
		1	2	3	1	2	3
18	500	31	42	63	15	11	8
16	500	62	82	124	8	6	4
32	500	120	157	241	4	3	2
18	250	31	41	62	15	12	8
18	1000	32	42	63	15	11	8

Adaptado de Rochambeau et al. (2000).

Solución 1: Selección aleatoria en cada vía; Solución 2: Cada padre tiene una y sólo un hijo, las otras 3 vías escogidas al azar; Solución 3: El número de crías está fijado completamente).

Esta tabla también hace hincapié en las consecuencias de un incremento en el número de reproductores y el cociente sexual de ambos en la población.

Para el caso en el que la precariedad de la población recomiende un control exhaustivo (caso 3 de la Tabla), se han desarrollado sistemas en los que se aparea cada macho con un número fijo de hembras (d) y las contribuciones de cada pareja se determinan de modo que se minimice el conjunto de varianzas y covarianzas en las cuatro vías de transmisión (padre-hijo, padre-hija, madre-hijo, madre-hija) para maximizar el censo efectivo (Gowe et al., 1959; Wang, 1997; Sánchez-Rodríguez et al., 2003). Bajo el más reciente de los diseños se puede demostrar que la tasa asintótica de consanguinidad mantenida $(4/3[1+2(1/4)^d]/16M)$, siendo M el número de machos) es la menor posible con apareamiento aleatorio. Cuando el cociente sexual es muy desequilibrado, (d muy grande) el censo efectivo llega a ser de 6M.

El problema de estos sistemas es que son poco robustos frente a desviaciones de las condiciones para las que fueron diseñados (Fernández et al., 2003a). Por ejemplo, no tiene en cuenta el nivel de parentesco de los individuos que constituyen la población de partida. Tampoco contempla la posibilidad de “fallos” aleatorios (apareamientos fallidos, número de hijos por pareja menor del deseado, etc) dando resultados subóptimos. Además, la rigidez del sistema lo hace inviable para el manejo de poblaciones en las que el número de hembras por macho no es un número entero o aquellas en las que se produce una fluctuación del censo (por ejemplo, en el periodo de crecimiento en el que hay que generar un número mayor de descendientes que de parentales).

2.2.3. Contribuciones de mínimo parentesco

Otra línea argumental fue propuesta en el campo de la genética de la conservación por Ballou y Lacy (1995). La idea de partida es que el parentesco entre dos individuos es

una medida de la proporción de información genética que comparten. Por ello la información que porta un grupo de parientes cercanos es redundante y la mayor cantidad de variabilidad genética la observaríamos en poblaciones donde el parentesco promedio fuera mínimo. Así se ha podido demostrar teóricamente (mediante simulación) y experimentalmente que la mejor estrategia en programas de conservación es determinar las contribuciones de cada parental a la siguiente generación de manera que se minimice el parentesco promedio global ponderado por dichas contribuciones (Frankham et al., 2002). La función objetivo a minimizar es la siguiente:

$$\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N c_i c_j f_{ij}$$

donde c_i es el número óptimo de hijos que debe contribuir el individuo i y f_{ij} es el parentesco entre los individuos i y j .

De esta manera los individuos muy relacionados con el resto de la población estarán penalizados, mientras que aquellos individuos poco relacionados (que se supone portarán informaciones genéticas poco representadas en la población) serán favorecidos dejando más descendientes. Esta formulación permite incluir cualquier tipo de restricción de tipo fisiológico o de manejo y, por tanto, puede aplicarse en situaciones no regulares que los métodos anteriores no podían abordar.

Caballero y Toro (2000) caracterizaron las propiedades del sistema de contribuciones de mínimo parentesco demostrando que, dada la relación inversa entre parentesco y diversidad génica ($DG = 1 - f$), esta estrategia maximiza la cantidad de diversidad génica mantenida. Cuando se parte de poblaciones con individuos no relacionados las soluciones que se obtienen son las mismas que las que proporcionan los métodos basados en igualación de las contribuciones. Sin embargo, cuando las poblaciones de partida presentan relaciones de parentesco diferenciales, esta metodología es capaz de tenerlo en cuenta igualando las contribuciones históricas de todos los ancestros. Este efecto es en parte reflejo de la relación inversa que existe entre el parentesco y el número de genomas fundadores equivalentes (N_{ge}). Por definición de diversidad genética, el método más deseado de la elección de los padres o de los reproductores es la búsqueda del mínimo grado de parentesco medio en cada generación, maximizando el número de genomas equivalentes, es decir minimizando la varianza de la contribución de todas las generaciones anteriores a la actual e incrementando el tamaño efectivo de la población. Así, y con bastante probabilidad, una estrategia que utilice toda la información suministrada por los pedigrís puede preservar la variabilidad genética en una determinada población con más garantías que una estrategia basada en la maximización de N_e pero que ignora los antecesores de cada individuo (Caballero y Toro, 2000).

Recordando que la consanguinidad de los hijos es el parentesco de los padres, es fácil comprender que la estrategia de minimizar el parentesco también sea efectiva en el control de la consanguinidad. Es más, Fernández et al., (2004) demostraron que este método de manejo también mantiene niveles máximos de diversidad alélica debido a su tendencia a igualar las frecuencias de todos los alelos de un locus.

Algunos autores han propuesto otros criterios de manejo basados en parámetros tales como la probabilidad de poseer alelos únicos (Ballou y Lacy, 1995). Este concepto está en cierta manera recogido en la definición de parentesco promedio y es más difícil de calcular que el coeficiente de parentesco, por lo que no parece una alternativa válida. Si conocemos el genotipo para un locus concreto con una importancia específica sí estaría justificado el favorecer la reproducción de individuos que llevan alelos raros para ese locus.

2.2.4. Esquemas de apareamiento

Desde el punto de vista de la diversidad genética mantenida, el esquema de apareamiento que se lleve a cabo en un programa en conservación no tiene a priori influencia (la probabilidad de transmitir tu información genética depende del número de hijos que dejes, no de con quién los tengas). Pero sí que puede tener una gran influencia sobre la consanguinidad que se genere. La consanguinidad aparece en una población vía el apareamiento de parientes. Es por ello que todos los métodos clásicos propuestos (Maximum Avoidance of Inbreeding, apareamiento circular; Frankham et al., 2002) tienen como idea subyacente la de evitar el apareamiento entre individuos relacionados. Un método muy intuitivo y llevado a la práctica en muchos programas es el de evitar el apareamiento entre individuos que compartan un abuelo, un bisabuelo, etc. Una forma más sistemática de actuar es minimizar el parentesco promedio de las parejas que se deben formar utilizando una función objetivo que minimice la siguiente generación:

$$\sum_{i=1}^{N_m} \sum_{j=N_m+1}^N x_{ij} f_{ij}$$

donde x_{ij} es una variable que toma el valor 1 si el apareamiento entre el macho i y la hembra j se debe realizar y 0 en caso contrario.

Un tercer enfoque es el propuesto por Caballero et al., (1996). Su método, denominado apareamiento compensatorio, consiste en ordenar machos y hembras por separado de acuerdo a su parentesco promedio con el resto de la población, apareando el macho más emparentado con la hembra menos emparentada y así sucesivamente.

De cualquier manera, se ha demostrado que, una vez que las contribuciones se han optimizado, el margen de mejora es reducido y que las estrategias propuestas producen resultados muy similares, aunque con una ligera ventaja del método de apareamiento de mínimo parentesco.

2.2.5. Gestión de metapoblaciones

El reducido censo de cada uno de los grupos en una población fragmentada exige la implementación de algún esquema de migración para evitar los problemas que conlleva el incremento de la consanguinidad. A pesar de que la migración actúa como fuerza homogeneizadora entre poblaciones, es la mayoría de las veces nuestro mejor aliado a la hora de recuperar una raza doméstica o una especie salvaje. Como hemos visto las poblaciones en peligro de extinción suelen estar constituidas por subpoblaciones muy pequeñas y aisladas, en las que el efecto de la migración de un número muy escaso de

animales determina un gran incremento del N_e global de la población. Así, en los estudios del flujo genético entre poblaciones se ha definido el término N_m como el tamaño efectivo multiplicado por la tasa de migración

A partir de los estudios clásicos sobre el efecto de la migración se estableció la regla de Un Migrante Por Generación (OMPG en inglés), que indica que el hecho de mover un solo individuo de cada subpoblación en cada generación a otra subpoblación al azar (lo que se conoce como modelo isla) es suficiente para mantener niveles aceptables de consanguinidad en cada grupo, a la vez que se mantiene una diferenciación adecuada entre los mismos (Mills y Allendorf, 1996). Además de los problemas generados por las desviaciones del modelo en la vida real, que hacen diferente el censo poblacional del censo efectivo y pueden requerir más o menos de un migrante por generación para mantener el equilibrio diferenciación-consanguinidad (Wang 2004), una debilidad de este método es que asume una tasa de migración constante y movimientos de individuos entre poblaciones aleatorios, sin tener en cuenta la estructura genética de la población.

Sin embargo, se puede desarrollar una estrategia dinámica (Fernández et al., 2007). Si partimos de la formulación óptima para mantener diversidad en una población única (contribuciones de mínimo parentesco global), podemos separar la contribución de cada individuo en las contribuciones particulares de ese individuo a todas las subpoblaciones. Reorganizando podemos llegar a la siguiente función objetivo a minimizar:

$$\sum_{k=1}^n \sum_{l=1}^n \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N f_{ij} c_{ik} c_{jl} + \sum_{k=1}^n \sum_{l=1}^n \sum_{i=1}^N f_{ij} c_{ik} c_{jk}$$

donde c_{ik} es el número de hijos del individuo i que se llevarán a la población k , n es el número de subpoblaciones y N el número total de individuos.

El primer término de la expresión corresponde a la diversidad esperada entre poblaciones, mientras que el segundo término está relacionado con la diversidad intrapoblacional y, consecuentemente, con la consanguinidad de cada grupo. Dependiendo de cuál es la prioridad en nuestro programa (diferenciación o control de la consanguinidad) se puede dar un peso diferente a cada término y el sistema es capaz de mover el equilibrio en la dirección adecuada, todo ello sin olvidar el objetivo principal de mantener la diversidad genética global. La estrategia tiene en cuenta la estructura de la población y es capaz de detectar cualquier desequilibrio favoreciendo determinados flujos y evitando otros. Además, esta formulación permite controlar el número real de migrantes que se realiza cada generación (sobre todo cuando es un factor limitante por problemas económicos o prácticos).

2.3. Técnicas reproductivas: Inseminación Artificial y Núcleos MOET

En apartados anteriores señalá-bamos que los condicionantes fisiológicos y de comportamiento característicos de la especie podían limitar los esquemas de gestión aplicables en un programa de conservación. El desarrollo de técnicas reproductivas permite romper esas barreras y, usadas adecuadamente, pueden suponer una herramienta útil en conservación.

Las dos técnicas más importantes son la Inseminación Artificial y la Ovulación Múltiple y Transferencia de Embriones (MOET en sus siglas inglesas). Básicamente lo que permiten ambas técnicas es un uso más exhaustivo de los animales, especialmente de las hembras que no tienen que estar sometidas a las limitaciones de un periodo de gestación más o menos largo antes de poder participar otra vez como reproductoras. La utilización del semen también puede jugar un papel esencial para eliminar las barreras sanitarias que fragmentan las subpoblaciones de muchas de las razas en peligro de extinción. Esta característica es a la vez su potencialidad y su peligro, porque el uso desproporcionado de un individuo puede llevar a una pérdida de variabilidad y al aumento de la consanguinidad. Sin embargo, su implementación controlada permite que se amplíe el espacio de soluciones factibles (por ejemplo, permitiendo diseños de apareamiento factoriales que serían imposibles con monta natural) y, por tanto, los programas de conservación puedan ser más efectivos (Meuwissen, 2007). Ambas técnicas serán descritas en profundidad en otros capítulos de esta obra.

MEDIDAS PARA MINIMIZAR LA PÉRDIDA DE VARIABILIDAD EN LAS POBLACIONES DE CENSO MUY REDUCIDO

- Introducir animales no emparentados
- Diseñar apareamientos que minimicen el parentesco:
 - Sistemas rotatorios de apareamientos
 - Sistema de apareamiento dirigido con algoritmos de cálculo de la contribución
 - Apareamiento compensatorio
- Disminuir las variaciones ambientales y optimizar el medio.
- Establecer varios núcleos de tamaño adecuado y favorecer el flujo genético.
- Introducción de otras razas emparentadas y posterior reabsorción.
- Si hay germoplasma utilizarlo.
- Obtención de embriones y utilización de otras razas para la absorción.

3. GESTIÓN DE POBLACIONES PEQUEÑAS: DESARROLLO DE NUEVAS ESTRATEGIAS PARA LA UTILIZACIÓN DE LOS RECURSOS GENÉTICOS ANIMALES

El principal objetivo que se persigue en un programa de conservación de animales vivos es el mantenimiento de la máxima cantidad de diversidad genética con el mínimo incremento posible de consanguinidad por generación. Por lo tanto, desde el punto de vista genético los métodos de conservación genética presenta como objetivo global el mantenimiento de la variabilidad genética mediante la retención máxima de la variabilidad de la población fundadora (evitando los cuellos de botella), manteniendo el tamaño efectivo, optimizando el sistema de apareamientos y favoreciendo el flujo genético evi-

El principal objetivo que se persigue en un programa de conservación de animales vivos es el mantenimiento de la máxima cantidad de diversidad genética (mediante la retención máxima de la variabilidad de la población fundadora y evitando los cuellos de botella) con el mínimo incremento posible de consanguinidad por generación (manteniendo el tamaño efectivo, optimizando el sistema de apareamientos y favoreciendo el flujo genético evitando el aislamiento en núcleos de tamaño inviable).

tando el aislamiento en núcleos de tamaño inviable. Pero si queremos que la población sea capaz de desenvolverse a largo plazo, es necesario, fuera de acciones más o menos circunstanciales de preservación, que cesen las circunstancias que la han llevado a la situación actual (cambios en la demanda de alimentos y transformación de la cadena productiva, abandono de determinadas prácticas ganaderas, abandono de los hábitat tradicionales, presión del mercado etc.). Esto es generalmente muy complicado (habitualmente imposible), por lo que es necesario un cambio en la orientación de su explotación que genere un incremento de la competitividad de su explotación (elaboración de productos genuinos de alta calidad con un valor añadido ligado a la agricultura ecológica, los sistemas de producción tradicionales ...).

Esto exige compatibilizar el mantenimiento de la variabilidad genética con la selección genética hacia los nuevos objetivos de mejora.

3.1. Conservación asociada a programas de mejora genética

Dentro de las razones que existen para establecer un programa de conservación pueden encontrarse casos en los que la población concreta presente una expresión específica para algún carácter. Se englobarían aquí aquellas razas asociadas a productos alimenticios de calidad debido a sus características especiales, o aquellas razas con una demostrada resistencia genética para un patógeno habitual en la zona de explotación (pe. la raza ovina Churra Lebrijana resiste al pedero frecuente en las razas explotadas en el entorno de las marismas).

En estas situaciones la pervivencia de la población está supeditada a que el carácter siga manteniéndose o que aumente su expresión. La gestión que realicemos tiene que buscar ahora un equilibrio entre la mejora para el carácter y el mantenimiento de la diversidad genética. Incluso en programas de mejora clásicos se debe buscar este equilibrio porque la pérdida de variabilidad en los mismos puede llevar al fracaso debido a la falta de respuesta por falta de variabilidad y por los problemas de depresión consanguínea.

La supervivencia de muchas de nuestras razas autóctonas andaluzas en peligro de extinción pasa por la potenciación de aquellas características asociadas a productos alimenticios de calidad que permitan una revalorización de su explotación. Pero para ello hay que hacer compatible su conservación y la mejora genética para estos nuevos objetivos de selección. Un ejemplo lo tenemos en la raza Merina de grazalema, que a pesar de estar en situación de riesgo ha iniciado un esquema de selección para el mantenimiento y mejora de las excelentes calidades queseras que presenta.

En estas circunstancias la mejor estrategia es maximizar una función objetivo compuesta con un término dependiente de los valores mejorantes de los individuos que actuarán como reproductores y otro término (con signo negativo) que no es otra cosa que el parentesco promedio global que se explicó anteriormente (ver, por ejemplo, Meuwissen, 1997, Grundy et al., 1998, Fernández y Toro, 1999).

3.2. Mejora para eficacia o adaptación

Incluso cuando no existe un carácter de interés a mejorar/ mantener en la población, parece lógico que, si tenemos alguna medida de eficacia biológica de los individuos de la población, los criterios de manejo deban incluir esta medida. Fernández y Caballero (2001) realizaron estudios preliminares mediante simulación por ordenador demostrando que se podía mantener niveles de variabilidad genética similares y viabilidades más altas si se incluía el carácter eficacia en el criterio de manejo. La idea es que si existen soluciones alternativas que mantienen el mismo nivel de variabilidad elegir aquellas en las que están involucrados individuos con valores más altos de eficacia.

3.3. Erradicación de enfermedades o defectos genéticos

Un caso especial lo constituyen las enfermedades determinadas genéticamente. Obviamente, cualquier gestor tiene que intentar eliminar de los individuos de su población el alelo (o alelos) deletéreo, realizando selección artificial. Una estrategia demasiado drástica en la que los individuos portadores de dichos alelos no se utilicen como reproductores, supone producir un cuello de botella severo, con la consiguiente reducción en diversidad genética que puede tener consecuencias mucho más deletéreas que la propia enfermedad en sí. En esta situación es especialmente útil la formulación del apartado anterior que busca el balance entre respuesta y diversidad, como demostraron Sonesson et al., (2003). Esta misma estrategia se puede utilizar para la recuperación de aquellas razas de censo muy reducido en relación a características relacionadas con el patrón racial.

Un ejemplo patente de esta problemática lo supone la Encefalopatía Espongiforme ovina (conocida como "scrapie"). En el locus que codifica para la proteína priónica (PrP) se han descrito hasta cinco alelos (realmente haplotipos) que parecen conferir diferentes grados de resistencia a desarrollar la enfermedad, siendo el ARR el más resistente. Por lo que se han establecido programas de erradicación. Con diferentes grados de exigencia, todos los planes buscan eliminar de las poblaciones de ovejas todos los alelos excepto el ARR. Si directamente elimináramos a los individuos portadores de alelos no-ARR produciríamos una disminución drástica del censo de las poblaciones. En el caso de razas autóctonas en peligro, donde el censo es de por sí muy reducido, esta estrategia es especialmente contraindicada. Además, dependiendo de la raza, puede que las frecuencias del alelo resistente sean muy bajas, con lo que el número de individuos disponibles para continuar la población sea todavía mucho menor (Molina, et al., 2006).

BIBLIOGRAFÍA

- Allendorf FW, Luikart G (2006): Conservation and the Genetics of Populations. Blackwell Publishing, Malden, MA.
- Ballou JD (1997): Ancestral inbreeding only minimally affects inbreeding depression in mammalian populations. *J Hered* 88:169–178.
- Ballou JD, Lacy RC (1995): Identifying genetically important individuals for management of genetic variation in pedigreed populations. In: *Population Management for Survival and Recovery*, pp. 76-111. (J. D. Ballou, M. Gilpin, T. J. Foose, Eds.). Columbia University Press, New York.
- Caballero A, Santiago E, Toro MA (1996): Systems of mating to reduce inbreeding in selected populations. *Animal Science*, 62: 431-442.
- Caballero A, Toro MA (2000): Interrelations between effective population size and other pedigree tools for the management of conserved populations. *Genet Res Camb* 75: 331- 343.
- Chevalet C (1992): Utilisation de marqueurs pour la sauvegarde de la variabilité génétique des populations, hors série « Éléments de génétique quantitative et applications aux populations animales », INRA Prod. Anim. pp. 295–297.
- England PR, Osler GH, Woodworth LM, Montgomery ME, Briscoe DA, Frankham R (2003): Effects of intense versus diffuse population bottlenecks on microsatellite genetic diversity and evolutionary potential. *Conser. Genet.* 4: 595–604.
- Falconer DS, Mackay TF (1996): Introduction to quantitative genetics. 4th edn. Longman, New York, 464 pp.
- Fernández J, Caballero A (2001): A comparison of management strategies for conservation with regard to population fitness. *Conservation Genetics* 2: 121-131.
- Fernández J, Toro MA (1999): The use of mathematical programming to control inbreeding in selection schemes. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 116: 447-466.
- Fernández J, Toro MA Caballero A (2007): Management of subdivided populations: development of a novel dynamic system. *Genetics (sometido)*.
- Fernández J, Toro MA, Caballero A (2003a): Fixed contributions designs versus minimization of global coancestry to control inbreeding in small populations. *Genetics* 165: 885-894.

- Fernández J, Toro MA, Caballero A (2004): Managing individuals' contributions to maximize the allelic diversity maintained in small, conserved populations. *Conservation Biology* 18: 1358-1367.
- Fernández N, Delibes M, Palomares F, Mladenoff J (2003b): Identifying breeding habitat for the Iberian lynx: inferences from a fine-scale spatial analysis. *Ecol. Appl.*, 13: 1310-1324.
- Ferreras P, Gaona P, Palomares F, Delibes M (2001): Restore habitat or reduce mortality? Implications from a population viability analysis of the Iberian lynx. *Anim. Conserv.*, 4: 265-274.
- Fontdevila A, Moya A (1999): *Introducción a la genética de poblaciones*. Editorial Síntesis, Madrid
- Frankel O, Soule M (1981): *Conservation and evolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2002): *Introduction to Conservation Genetics*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gandinni G, Leonarduzzi R, Bagnato A (1994): Allele survival in storage of gamete and embryos for conservation. *Proceeding of the World Congress on Genetics. Applied to Livestock Production, Guelph*, 397-400.
- Gaona P, Ferreras P, Delibes M (1998): Dynamics and Viability of a Metapopulation of the Endangered Iberian Lynx (*Lynx pardinus*). *Ecological Monographs*, 68(3): 349-370.
- Gowe R, Robertson A, Latter B (1959): Environment and poultry breeding problems. The desingn of poultry control strains. *Poult. Sci.* 38:462-471.
- Griffiths AJ, Gelbart WM, Miller JH, Lewontin RC (2002): *Genética Moderna*. 1ª Edición en español. McGraw-Hill/ Interamericana.
- Grundy B, Villanueva B, Woolliams JA (1998): Dynamic selection procedures for constrained inbreeding and their consequences for pedigree development. *Genetical Research* 72:159-168.
- Gurrutxaga M (2004): *Conectividad ecológica del territorio y conservación de la biodiversidad: Nuevas perspectivas en ecología del paisaje y ordenación territorial*. Informe Técnico N.º 103. Servicio central de publicaciones del Gobierno Vasco.
- Hanski I (1999): *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Hanski IA, Gilpin ME (1997): Metapopulation biology: ecology, genetics. Academic Press, San Diego.
- Johnson WE, Godoy JA, Palomares F, Delibes M, Fernandes M, Revilla E, O'Brien SJ (2004): Phylogenetic and phylogeographic analysis of Iberian lynx populations. *J. Hered.*, 95: 19-28.
- Levins R (1969): Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Luque A (2003): Plan de recuperación y mejora de la raza bovina Pajuna: análisis poblacional, caracterización del sistema productivo y de sus objetivos de selección. Tesis Doctoral de la Universidad de Córdoba.
- Maccluer J, Vandeberg J, Read B, Ryder O (1986): Pedigree analysis by computer simulation. *Zoo Biology* 5: 147-160.
- Meuwissen TH (1997): Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding. *J. Anim. Sci.* 75: 934-940.
- Meuwissen TH (2007): Operation of conservation schemes. Pp. 167-193 en *Utilisation and conservation of faro animal genetic resources*, K. Oldenbroek (ed). Wageningen Academic Publishers, The Netherlands
- Mills LS, Allendorf FW (1996): The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conservation Biology* 10: 1509-1518.
- Molina A, Juárez M, Rodero A (2006): Merino Sheep Breed's Genetic Resistance to Scrapie: Genetic Structure and Comparison of Five Eradication Strategies. *Preventive Veterinary Medicine* . 75 (3-4): 239-250.
- Molina A, Luque A, Valera M, Azor JP, Rodero E, Goyache F (2003): Socioeconomic aspects of the Andalusian mountainous areas bovine of the Pajuna breed. Symposium on Animal Production in the Mediterranean Mountain Areas. EAAP. Grecia.
- Molina A, Luque A, Valera M, Azor PJ, Crespo MC, Gómez MD (2004): Repercusión de los condicionantes sanitarios al movimiento pecuario sobre la supervivencia de las razas en peligro de extinción: simulación en la raza bovina Pajuna. 2ª Reunião da Sociedade Portuguesa de Recursos Genéticos Animais IV Congresso Ibérico sobre Recursos Genéticos Animais. Portugal.
- Murcia C (1995): Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Nei M (1973): Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA* 70: 3321-3323.

- Opdam P (1991): Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies. *Landscape Ecology* 5: 93-106.
- Palomares F, Delibes M, Ferreras P, Aldama J, Revilla E, Calzada J, Fernández N (2003): Estructura de la metapoblación de lince de Doñana. Pp. 505-526. En: Pérez, J.M. (Ed.). In Memoriam al Prof. Dr. Isidoro Ruiz Martínez. Universidad de Jaén. Jaén.
- Palomares F, Delibes M, Ferreras P, Fedriani JM, Calzada J, Revilla E (2000): Iberian Lynx in a fragmented landscape: predispersal, dispersal, and postdispersal habitats. *Conservation Biology* 14: 809-818.
- Pulliam HR (1988): Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132: 652-661.
- Rochambeau H, Fournet-Hanocq F, Vu Tien Khang J (2000): Measuring and managing genetic variability in small populations. *Ann. Zootech.* 49:77-93.
- Rodríguez A (2004): Lince ibérico - *Lynx pardinus*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Rodríguez A, Delibes M (2004): Patterns and causes of non-natural mortality in the Iberian lynx during a 40 year period of range contraction. *Biol. Conserv.*, 118: 151-161.
- Sánchez-Rodríguez L, Bijma P, Woolliams JA (2003): Minimizing inbreeding by managing genetic contributions across generations. *Genetics* 164: 1589-1595.
- Sonesson AK, Janss LL, Meuwissen TH (2003): Selection against genetic defects in conservation schemes while controlling inbreeding. *Genetics Selection Evolution* 35: 353-368.
- Suwanlee S, Baumung R, Sölkner J, Curik I (2005): Evaluation of ancestral inbreeding coefficient: Ballou's formula versus gene dropping. Book of abstracts of the Second Congress of Croatian Geneticists. September 24-27, Brač, Croatia, pp. 79.
- Suwanlee S, Curik I, Sölkner J, Baumung R (2006): Selection criteria to purge deleterious alleles. 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 13.-18.8.2006, Belo Horizonte, Brazil.
- Templeton AR, Read B (1984): Factors eliminating inbreeding depression in a captive herd of Speke's gazelle (*Gazelle spekei*). *Zoo Biology*, 3: 177-199.
- Toro M, Silio L, Rodriganes J, Rodriguez C, Fernandez J (1999): Optimal use of genetic markers in conservation programmes. *Genetics, Selection and Evolution* 31:255-261.

- Toro MA, Maki-Tanila (1999): Establishing a conservation schema. In: Oldenbrock (ed), 1999.
- Toro MA, Pérez-Enciso M (1990): Optimisation of selection response under restricted inbreeding. *Genetics, Selection and Evolution* 22: 93-107.
- Valera M, Luque A, Molina A, Azor PJ (2003): Diversidad genética de las subpoblaciones de ganado bovino Pajuno. VIII Jornadas Científicas de Veterinaria Militar. Madrid.