

¿HAY LÍMITES PARA LA SELECCIÓN GENÉTICA EN AVICULTURA, TEÓRICOS, BIOLÓGICOS, ÉTICOS O AMBIENTALES? (I)

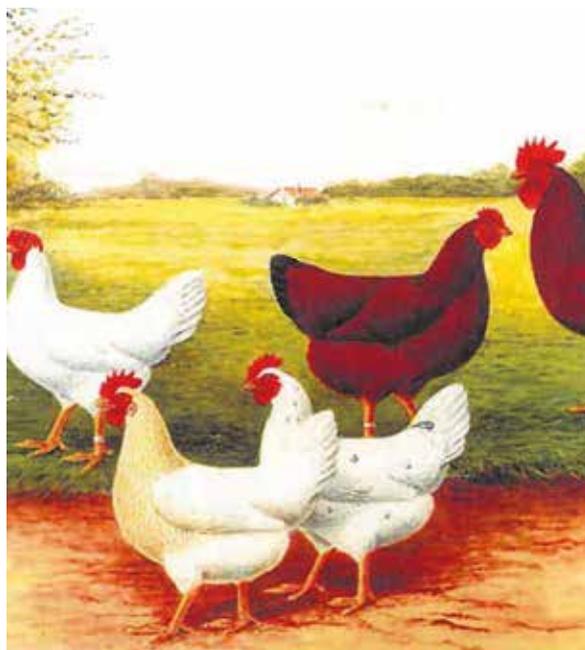
Michèle Tixier-Boixard

XV Conferencia Europea de Avicultura. Dubrovnik, Sept. 2018

La escalada de récords que estamos presenciando continuamente en avicultura, bien en el sector del broiler, con una velocidad de crecimiento cada vez más acelerada, bien en el de las producciones de huevos, con una mayor persistencia en la puesta, es algo que nos recuerda a aquellos otros que nos asombran en los juegos olímpicos.

Debido a ellos, así como a la habilidad que ha tenido el sector avícola de los países desarrollados para invertir en unas instalaciones cada vez mayores y más sofisticadas, se puede producir una carne de pollo y unos huevos a unos costes cada vez menores en comparación con cualquier otro producto de origen animal.

Sin embargo, los esfuerzos de la genética para batir sus propios récords año tras año no han sido en vano y, a la par, el sector avícola se enfrenta actualmente a determinados problemas – o bien no ha sabido resolver otros retos ya viejos – que limitan hasta cierto punto su crecimiento. Algunos de ellos son planteados en este trabajo con el que se abrieron las sesiones de la XV Conferencia Europea de Avicultura, que recientemente ha tenido lugar en Croacia, aunque su considerable extensión nos aconseja desglosarlo entre este número y el siguiente...



Introducción

La selección a gran escala de las líneas avícolas ha estado funcionando desde casi 70 años, lo que representa cerca de 70 generaciones de aves y ha modificado en gran parte a las mismas en cuanto a su rendimiento. En ese momento, uno puede preguntarse si esto puede durar para siempre, en que condiciones y para qué sistema de alimentación.

En esta presentación ofrecemos una visión general de los diferentes mecanismos o factores que pueden limitar la respuesta a la selección y examinamos las estrategias para operar con esos límites.

TEORÍA DE LA SELECCIÓN Y SUS POSIBLES LÍMITES

Principios

La teoría de la selección se ha establecido hace apenas un siglo y se ha aplicado en gran escala en la cría de aves domésticas. El poder de esta teoría es que se basa en un modelo simple y generalista, el modelo infinitesimal, que establece la hipótesis de que un gran número de los genes, cada uno de ellos con un pequeño efecto adi-

LIMITES. Selección genética en avicultura, teóricos, biológicos, éticos o ambientales (I)

tivo, está controlando la variación de un carácter cuantitativo. Cada gen se considera generalmente que tiene dos alelos y la sustitución de uno de ellos se mide por el cambio en el valor del carácter cuando se cambia por el otro. Además, los efectos alélicos se consideran que son independientes de un gen a otro y se supone que están normalmente distribuidos, de modo que el valor genético de un individuo para un carácter es simplemente la suma de los efectos alélicos en todos los genes.

El valor genético no se puede medir directamente y se estima comparando el rendimiento de los animales relacionados: cuanto más elevada es la similitud entre los animales relacionados, más alta es la contribución de los genes aditivos. De esta forma se espera que aumente progresivamente el éxito de la selección al aumentar la frecuencia de los alelos favorables, por lo que la misma debería llegar a una meseta cuando todos los alelos favorables han sido fijados.

En esa etapa, la variación del rendimiento sólo refleja la variación ambiental y no habrá más respuesta a la selección al alcanzarse el límite. Cuanto menor sea el tamaño inicial de la población, más rápido será el límite alcanzado. La historia de los conceptos subyacentes a la genética animal ha sido revisada por Hill y Kirkpatrick, - 2010 - desde un punto de vista de la biología evolutiva. Y, por otra parte, Robertson, en 1960, recordaba que "la mitad de la respuesta final a la selección ocurre $1,4 N_e$ generaciones", donde N_e es el tamaño efectivo de la población. Por lo tanto, para una población con N_e de 40, que es bastante pequeño, la respuesta a la selección debe seguir teniendo lugar después de 56 generaciones. Puesto que las aves domésticas tienen generalmente un valor N_e mayor que 40, en la actualidad no se espera que la selección tenga algún límite. Así, la teoría predice que los límites ocurrirán pero la selección real difiere de teoría por varias razones:

- Se puede esperar una meseta en la selección si el objetivo de ésta es siempre el mismo, pero cuando se añade un nuevo carácter en el objetivo los diferentes genotipos pueden responder mejor, la serie de la mayoría de los alelos favorables está cambiando.
- La meseta de la selección se asocia firmemente al modelo aditivo, que es una simplificación excesiva de la realidad genética, ignorando el dominio y la epistasis; tan pronto como las interacciones entre los genes se llevan a cabo, el ranking de los genotipos cambiará y estas interacciones contribuirán a mantener la variación genética.
- Además, si los efectos alélicos de un gen dado están influenciados por los alelos de los genes vecinos, el valor genético de un individuo será modificado cuando la recombinación se produce y modifica a los "alelos vecinos". Esto no tendría ningún efecto en los animales, que sería homocigóticos para los genes que flanquean la recombinación, de modo que los alelos idénticos permanecerán vecinos.
- Los nuevos alelos pueden surgir por mutación, aunque este fenómeno es raro.
- Los efectos alélicos pueden depender del ambiente donde se mide el carácter y las interacciones del mismo con el genotipo, que trastornan la predicción y los valores de reproducción, pudiendo evitar la fijación de un "mejor genotipo".

Así, la falta de cualquier respuesta de selección correspondería a una línea completamente endogámica (*) o a individuos clonados en la que todos los candidatos a la selección son homocigóticos para los mismos alelos. Esta es una de las razones por las que la endogamia es una preocupación importante en todos los programas de mejora. La endogamia induce la fijación alélica al azar: algunas líneas endogámicas pueden funcionar mejor que otras por casualidad y la mayoría de ellas es probable que exhiben defectos genéticos. Y aunque la presentación de anomalías genéticas no puede limitar la selección *per se*, generalmente disminuye el número de candidatos a la selección y la intensidad de la selección.

"La endogamia es una preocupación importante en todos los programas de mejora"

En conclusión, hay muchos factores que retrasan o incluso evitan los límites genéticos a la selección. Un plazo de 60 o incluso 70 generaciones de selección, aunque representa una impresionante cantidad de trabajo y progreso genético, es todavía muy corto en comparación con la escala de selección natural. El límite principal de la selección podría provenir de la endogamia, ya sea debido a una base genética estrecha o a un mala manejo de la variabilidad genética en el programa de mejora.

Evidencias de las poblaciones avícolas Líneas comerciales

Un límite de selección no parece haber sido encontrado en las aves domésticas comerciales, pero no se dispone de estimaciones sobre las tendencias genéticas. Los niveles de endogamia pueden ser estimados por análisis de pedigrí y más recientemente por el uso de marcadores moleculares. Todos los estudios demuestran generalmente que la heterocigosidad observada es más baja en ponedoras de huevo blanco que en las ponedoras de marrón y más bajas en las líneas de puesta que en líneas de carne - Granewitz y col., 2007 -, con un orden inverso para la endogamia. Algunas consideraciones adicionales pueden explicar esta diferencia:

- Las ponedoras, y particularmente las de huevo blanco, provienen de una sola raza, la Leghorn blanca, o un pequeño número de razas, lo que origina un grupo de genes más estrecho que en los broilers,
- La endogamia temprana puede haber sido utilizada en la mejora de la puesta más a menudo que en la de las razas para carne.
- Las gallinas para puesta se han seleccionado para un número mayor de caracteres que las de razas pesadas, lo que puede haber conducido a la fijación alélica en un mayor número de loci.

(*) Endogamia (de *endo-* y *-gamia*): cruzamiento entre individuos de una raza, comunidad o población aislada genéticamente (Real Academia Española)



Ya que este fenómeno es lento, no se observa ninguna consecuencia visible. Sin embargo un alto nivel de endogamia puede conducir a menudo a dificultades tales como una baja capacidad reproductiva. Esto podría estar relacionado con una mayor frecuencia de alelos perjudiciales, tales como letales recesivos. Esto se ha estudiado recientemente en ponedoras, como un cociente más alto de variantes perjudiciales, en comparación con variantes sinónimas, en la más endogámica de 3 líneas para la puesta - Derks y col., 2018 -. La segregación de variantes perjudiciales se observa en otras poblaciones - bovinos, porcinos - y puede ser una fuente de limitación de la respuesta a la selección.

Líneas experimentales

Los experimentos de selección se realizan generalmente en poblaciones de tamaño limitado durante un número variable de generaciones. En aves domésticas hay unos pocos experimentos de selección a muy largo plazo que permitan observar los límites de la selección. La experiencia más larga de selección en avicultura fue realizada por Marks - 1996 - que seleccionó codornices por su peso corporal a las 4 semanas durante 97 generaciones. Seleccionó dos líneas, una de ellas alimentada con una dieta óptima - P - y otra con una dieta baja en proteína - T -. La respuesta a la selección se observó regularmente en la línea P hasta la generación 97, con algunos meseta, mientras que una meseta más larga se logró en la línea T, pero después de la generación 90 todavía se observó una respuesta. Se realizaron varios ensayos durante el experimento mediante la derivación de sublíneas seleccionadas con dietas diferentes y se concluyó en que el cambio del entorno de selección impulsó la respuesta de selección.

En avicultura, el experimento más largo de la selección es probablemente la selección divergente para el peso corporal a las 8 semanas, realizada por Siegel y colaboradores durante 54 generaciones - Dunnington y col., 2013 -. No se encontró un límite de selección para la línea de alto peso corporal después de 54 generaciones, mientras que sí se observó en la línea de bajo peso y antes en las hembras que en los machos, no habiendo respuesta a la selección después de la generación 50. Una asimetría similar se observó en la respuesta a la selección en las líneas de Leghorn blanca seleccionadas divergentemente para la respuesta de anticuerpos a los glóbulos rojos de las ovejas: en la generación 36, la respuesta de selección aun sigue teniendo lugar en la línea alta, mientras que en la línea baja hubo un límite después de la generación 12 - Zhao y col., 2012 -.

Estos experimentos de selección han mostrado poca evidencia de los límites de selección de alto valor en un carácter, incluso en una población de tamaño limitado - 8 padres para cada una de las líneas de peso corporal de Siegel -. El mecanismo que mantiene la respuesta a la selección en tales poblaciones cerradas no se ha establecido claramente: se pensaba que se habían producido mutaciones, pero el impacto de la recombinación que rompe haplotipos críticos también debe ser considerado. La situación era diferente en las líneas seleccionadas para un valor bajo del carácter, cuando unas meseta de selección se observa con más frecuencia, probablemente como resultado

de un límite fisiológico. De hecho, estas experiencias también ilustraron la importancia de las respuestas de selección desfavorablemente correlacionadas que están creando límites a la selección por razones biológicas.

LÍMITES BIOLÓGICOS A LA SELECCIÓN

Los límites biológicos a la selección pueden encontrarse cuando el o los caracteres de selección no pueden ser medidos o no son accesibles debido a un límite biológico, o bien cuando la selección es degradar los caracteres de aptitud física a un punto en el que la supervivencia de los individuos se ve afectada, la intensidad de la selección se reduce y, en última instancia, la población en sí puede perderse, suprimiendo cualquier posible selección. Así, los límites biológicos están muy relacionados con una correlación desfavorable en la respuestas de selección. Además, algunos de los experimentos de selección a largo plazo han demostrado la importancia de un uso equilibrado de los recursos para mantener las funciones fisiológicas como el crecimiento, la inmunidad y la reproducción: cuando se interrumpe tal equilibrio, la aptitud de las aves seleccionadas decrecerá. Esto ha sido confirmado en broilers comerciales por Cheema y col. - 2003 - al observar un cambio en la función inmune de las aves modernas de rápido crecimiento en comparación con las de crecimiento lento - en una población de control de 1957 - con una mayor respuesta inflamatoria y una menor respuesta de anticuerpos en aquellas.

Broilers

La selección de los pollos ha puesto un énfasis importante en el ritmo de crecimiento precoz desde hace muchas generaciones. Sin embargo, se han observado unas respuestas desfavorables correlacionadas en los caracteres de aptitud física:

- El desarrollo esquelético y la movilidad: la selección se ha aplicado en la pechuga, sin considerar el equilibrio mecánico del ave. El centro de gravedad de los broilers de amplia pechuga es diferente del de los de crecimiento lento y esto pone presión sobre las patas y la fuerza ósea para mantener la capacidad de caminar y la integridad de éstas. Se han descrito varios trastornos locomotores - deformaciones óseas, discondroplasia tibial y valgo-varus - que actualmente se consideran consecuencia de un crecimiento extremadamente rápido - Angel y col., 2014 -.
- Una insuficiencia cardiovascular: la selección aplicada sobre la musculatura pectoral, con poca consideración sobre los órganos de suministro, como el sistema cardiovascular necesario para proporcionar oxígeno al músculo de crecimiento rápido. El aumento de la masa muscular no ha ido acompañado de un aumento de vascularización, dando lugar a grandes distancias de difusión para el oxígeno y los metabolitos - Petracci y col., 2014 -. Esto tiene dos consecuencias importantes para la selección: una incidencia creciente de miopatías con defectos en la calidad de la carne y la presentación de una insuficiencia cardíaca con ascitis.

LIMITES. Selección genética en avicultura, teóricos, biológicos, éticos o ambientales (I)

Se pueden adoptar dos estrategias para superar este tipo de límite: añadir unos nuevos criterios de selección de cara a la vía biológica afectada por la respuesta de selección correlacionada, o modificar el entorno para disminuir el impacto negativo del cambio relacionado en el carácter impactado. En el caso de las ascitis, se han intentado ambas estrategias y la adición de presión parcial de oxígeno en la sangre ha demostrado ser muy eficiente para evitar la insuficiencia cardiovascular. Hasta ahora, la consecuencia de tales límites biológicos ha sido una mayor complejidad de los programas de mejora, con nuevos caracteres añadidos, lo que no constituye un límite real en sentido estricto, pero está disminuyendo la presión de selección en el carácter principal. Sin embargo, la acumulación de trastornos metabólicos no es una buena señal para la selección a largo plazo y se recomienda la revisión de los objetivos de selección con el objetivo de seleccionar más los animales robustos.

“Otra cuestión biológica importante que puede realmente limitar la selección en los broilers es el antagonismo entre el crecimiento y la reproducción”

Otra cuestión biológica importante que puede realmente limitar la selección en los broilers es el antagonismo entre el crecimiento y la reproducción: en la actualidad, los reproductores pesados necesitan una alimentación limitada hasta el 90% de su consumo voluntario con el fin de mantener una suficiente capacidad reproductiva. La restricción de la alimentación es aquí una solución de manejo a una desfavorable respuesta correlacionada, pero obviamente hay un límite cero para ella. Como ha señalado Vaarst – 2014 -, hay situaciones en la naturaleza donde una especie necesita crecer muy rápido durante un corto período, con poco impacto en el peso corporal adulto, que sigue siendo bastante constante para el período reproductivo. En las aves esto significaría seleccionar en base a la forma de la curva de crecimiento, lo que ha demostrado ser posible por Ricard al hacerlo con una línea para un alto peso corporal juvenil y con otra para un moderado peso corporal adulto - Mignon-Grasteau y col., 2001 -. Este enfoque valdría la pena con el fin de evitar un colapso biológico de las aves pesadas que no serían capaces de reproducirse.

Ponedoras

También en las ponedoras hay tendencias desfavorables que han afectado el equilibrio biológico del ave:

- La osteoporosis es una consecuencia de la mayor presión ejercida sobre el metabolismo del calcio y la remodelación ósea por la síntesis de la cáscara del huevo. Puede ser un problema más que la longitud del período de puesta, que

últimamente ha aumentado. Al igual que en los broilers, se han adaptado programas de selección para superar este efecto, manteniendo la mejora de la producción de huevos y se han establecido soluciones de manejo, especialmente en el alojamiento, para mantener una actividad física de las gallinas.

- Los problemas conductuales, con el picoteo de plumas y el canibalismo, se encuentran más a menudo en la producción comercial, pero el vínculo con la selección anterior no es tan obvio. Se ha sugerido que la selección de las ponedoras en cuanto a la puesta en jaulas individuales se hizo al mismo tiempo que la selección por un mayor dominio social, siendo el ave más dominante la que produce más huevos y por ende mayor progenie para la próxima generación. Por esta hipótesis, el desarrollo del comportamiento agresivo representaría un límite fuerte a selección individual para la producción de huevos. Una vez más, se han propuesto soluciones de manejo, como el corte de picos o tener las gallinas usando dispositivos preventivos, pero el canibalismo y la mortalidad todavía tienen lugar en sistemas al aire libre – Elson, 2014 - y aunque se espera que estos proporcionen un mejor bienestar pero no es así. Un cambio en el programa de mejora es otro enfoque, como la selección en grupos o la incorporación de relaciones en la predicción del valor genético. Sin embargo, la genética de los caracteres de la conducta son más complejos que la genética del crecimiento o de la producción de huevos porque el comportamiento es una cuestión de interacciones, y esto representa un reto metodológico para la selección - Wade y col., 2010 -.
- Las ponedoras también proporcionan un buen ejemplo de un limitado carácter biológico: el ciclo de puesta proviene de la coincidencia entre el ritmo circadiano externo de 24 h y el ritmo ovulatorio endógeno, que es más variable. La selección ha dado como resultado que mayoría de ponedoras están sincronizadas con un ritmo interno de 24 h para que la máxima producción de huevos se realice con un huevo por día, es decir, coincidiendo el ritmo externo y el endógeno. Así, el ritmo biológico de la ovulación está limitando la intensidad de la puesta en un huevo al día. Curiosamente, un experimento de selección llevado a cabo por Sheldon en los años 80 mostró que las gallinas podían poner un huevo normal en más corto intervalos de 24h si se aclimataban a una iluminación constante día y no estaban sometidas a ningún ritmo externo. En esta situación, la variabilidad genética del ritmo ovulatorio endógeno fue accesible a la selección y se lograron gallinas poniendo huevos normales cada 22 h o incluso 20. Sin embargo, un sistema tal de manejo era complejo, probablemente no rentable y la solución actual adoptada por los seleccionadores para superar la limitación biológica es trabajar en la persistencia de la puesta en donde el ritmo de “un huevo al día” se prolonga en un período de producción más largo.

(Continuará...)

