

DARWIN Y LA MEJORA GENÉTICA ANIMAL

EVOLUCIÓN APLICADA A LA PRODUCCIÓN ANIMAL

MIGUEL ÁNGEL TORO

Darwin reflexionó sobre la potencialidad de la selección natural comparándola con los efectos que han conseguido los seres humanos con la selección artificial. En este trabajo se analiza cómo, aunque la similitud entre ambas es visible, existen también importantes diferencias. Asimismo se presentan dos ejemplos de aplicaciones de la teoría evolutiva: la posible importancia de la selección sexual en la introducción de peces transgénicos y la selección de caracteres sociales en el contexto de una mejora genética respetuosa con el bienestar animal.

Palabras clave: selección artificial, selección sexual, caracteres sociales, bienestar animal.

■ SELECCIÓN NATURAL Y SELECCIÓN ARTIFICIAL

La diferenciación de las especies domésticas en variedades o razas, cuyas distintas aptitudes productivas se deben a la práctica continuada de selección artificial, sugirió a Darwin la idea de que una fuerza análoga –la selección natural– podría ser la causante de la adaptación de los seres vivos a sus respectivos medios. En sus propias palabras: «Pronto advertí que la selección era la clave del éxito humano en la formación de razas útiles de animales y plantas. Pero durante algún tiempo fue para mí un misterio cómo podría actuar la selección sobre los organismos que viven en condiciones naturales. En octubre de 1838 [...], bien dispuesto para comprender la importancia de la lucha universal por la existencia [...], me llamó inmediatamente la atención que, en esas circunstancias, las variaciones favorables tenderían a conservarse y las desfavorables a desaparecer. El resultado sería la formación de nuevas especies. Ahí tenía, pues, una teoría para trabajar.»

Aunque la similitud entre ambos tipos de selección es visible, existen también importantes diferencias. La selección artificial está guiada por un seleccionador que impone el criterio deseado, sea producción de leche, tamaño del fruto, etc., y mantiene este objetivo durante las

«EN LA SELECCIÓN
NATURAL NO HAY UN
SELECCIONADOR,
SOLO HAY INDIVIDUOS
QUE SE REPRODUCEN
DIFERENCIALMENTE:
UNOS DEJAN MÁS HIJOS
Y OTROS MENOS»

generaciones sucesivas. En la selección natural no hay un seleccionador, solo hay individuos que se reproducen diferencialmente: unos dejan más hijos y otros menos. Esto depende de las circunstancias ambientales, que pueden ser cambiantes en cada generación: temperatura, patógenos, etc. El proceso no tiene un objetivo ni una finalidad. En palabras de Darwin: «El hombre solo selecciona en su propio beneficio, la naturaleza solo en el del ser que está a su cuidado.» En general los mejoradores están más interesados en predecir los resultados que se obtendrán a corto y medio plazo como consecuencia de sus decisiones con respecto a la selección y a la conservación, mientras que los biólogos evolutivos lo están en explicar e interpretar aquellos cambios que ya han ocurrido, algunos de los cuales tienen una larga historia (López-Fanjul *et al.*, 2009). Sin embargo, los mecanismos actuantes son los mismos: los cambios de las frecuencias génicas como consecuencia de la acción de fuerzas selectivas direccionales (artificiales o naturales) y de procesos aleatorios (deriva genética).

El desconocimiento de los mecanismos de la herencia biológica impulsó que la capacidad explicativa de la teoría darwinista se agotara rápidamente y su vigencia quedó en suspenso durante el denominado «eclipse del darwinismo». En este intervalo, la mejora de los atribu-

tos de interés económico adolecía de la misma carencia teórica y continuaba basándose en el empirismo, que, en este caso, ofrecía mejores resultados. Sin embargo, a principios del siglo XX, comenzaron a incorporarse a la mejora técnicas derivadas de los conocimientos genéticos del momento, dirigidas a la obtención de líneas con un alto grado de consanguinidad cuyo fin era explotar el vigor híbrido que se manifestaba en la progenie de determinados cruzamientos entre ellas. Este procedimiento, circunscrito en la práctica a los vegetales, no sería actualmente aconsejable como alternativa a la selección artificial, pero se ha mantenido en algunas especies, en particular el maíz, por condicionamientos del mercado.

R. A. Fisher y S. Wright elaboraron los modelos matemáticos que constituyen el núcleo teórico común del neodarwinismo y de la mejora genética. Al primero se deben la descripción genética de los caracteres cuantitativos y las predicciones teóricas de la respuesta a la selección en poblaciones de censo grande, y al segundo el tratamiento del cambio genético por azar y su influencia

«LA RELACIÓN ENTRE MEJORA Y EVOLUCIÓN HA SIDO TAN ESTRECHA QUE NO RESULTA POSIBLE DISTINGUIR ENTRE LOS AVANCES DE LA TEORÍA EVOLUTIVA QUE HAN CONTRIBUIDO A LOS AVANCES DE LA MEJORA GENÉTICA Y VICEVERSA»

sobre el resultado de la selección cuando el censo poblacional es reducido. En las dos disciplinas se produjo una aglutinación del conocimiento biológico previo en torno a esos modelos, que alcanzó su punto crítico en los años siguientes a la finalización de la II Guerra Mundial y condujo a las formulaciones actualmente vigentes. Desde entonces el intercambio entre los desarrollos de ambas materias ha sido continuo. Por ejemplo, la teoría de límites a la selección artificial se basa en los modelos estocásticos que describen el cambio de las frecuencias génicas por selección natural en poblaciones de censo finito, mientras que el análisis de las fuerzas selectivas naturales que actúan indirectamente sobre un conjunto

A finales de los años sesenta del siglo XX, más del 85% de las semillas de maíz sembradas en EEUU eran homocigotas para un gen que suprime el desarrollo de las flores masculinas, lo que favorece la producción de híbridos. Sin embargo, una consecuencia no prevista de la presencia de este factor era el aumento de la susceptibilidad de las plantas al ataque de una estirpe de un hongo, lo que ocasionó una pérdida de más de mil millones de dólares en el año 1970.



Marty Desjlets



Chris Bartnik



sadece oguz



Purdue University

El investigador William Muir, de la Universidad de Purdue (Indiana, EE UU), contemplando el pez medaka transgénico. Los machos de medaka que son más grandes que el promedio tienen cuatro veces más éxito en el apareamiento y cría de sus alevines. Los machos transgénicos medaka, de un tamaño aún mayor, son hasta siete veces más exitosos en el apareamiento. Sin embargo, su descendencia tiene una tasa de supervivencia más baja.

de atributos cuantitativos se apoya en las técnicas multivariantes utilizadas para predecir la respuesta de varios caracteres sometidos a selección artificial simultánea.

La relación entre mejora y evolución ha sido tan estrecha que no resulta posible distinguir entre los avances de la teoría evolutiva que han contribuido a los avances de la mejora genética y viceversa (Toro y Castro, 2009). A veces, principios sobradamente conocidos de la genética evolutiva, como, por ejemplo, la necesidad de variabilidad genética para asegurar el éxito de una población a largo plazo, se han puesto de manifiesto, de forma catastrófica, en algunas experiencias agronómicas. A finales de los años sesenta del siglo XX, más del 85 % de las semillas de maíz sembradas en EEUU eran homocigotas para un gen que suprime el desarrollo de las flores masculinas, lo que favorece la producción de híbridos. Sin embargo, una consecuencia no prevista de la presencia de este factor era el aumento de la susceptibilidad de las plantas al ataque de una estirpe de un hongo, lo que ocasionó una pérdida de más de mil millones de dólares en el año 1970. Para evitar

estas consecuencias de la pérdida de variabilidad que acompaña a muchas estrategias de mejora, se potenció la creación de bancos de germoplasma donde se conservan variedades y especies silvestres relacionadas con las estirpes comerciales, pero resistentes a enfermedades y a factores ambientales como la salinidad y la sequía.

■ SELECCIÓN NATURAL Y SELECCIÓN SEXUAL

Una de las fuerzas que pueden conducir a una mala adaptación es la selección sexual. Se trata de un caso especial de la selección natural. La selección sexual actúa sobre la capacidad de un organismo para llegar a aparearse con éxito. La fantástica coloración de la atractiva

cola del pavo real llevó a Darwin a considerar que la presencia exclusiva de ciertos caracteres en los machos no obedece a que tengan un valor de supervivencia *per se* (si así fuera, resultaría difícil imaginar por qué las hembras no los poseen), sino porque estos adornos resultan atractivos y por lo tanto son rasgos que facilitan el apareamiento. De hecho son caracteres indicadores

«LA SELECCIÓN SEXUAL,
UN CASO ESPECIAL DE
SELECCIÓN NATURAL,
ACTÚA SOBRE LA
CAPACIDAD DE UN
ORGANISMO PARA LLEGAR A
APAREARSE CON ÉXITO»

del estado de salud, lo que normalmente implica una mayor eficacia biológica en la descendencia. Estas ideas son relevantes en un entorno práctico, como demostró el bien conocido mejorador animal de la Universidad de Purdue en Indiana (EE UU) W. Muir junto con R. Howard, en experimentos llevados a cabo con transgénicos del pez japonés medaka (Toro, 2011). Encontraron que los machos de medaka que son más grandes que el promedio tienen cuatro veces más éxito en el apareamiento y cría de sus alevines. Los machos transgénicos medaka, de tamaño aún mayor, son hasta siete veces más exitosos en el apareamiento. Sin embargo, también encontraron que su descendencia tenía una tasa de supervivencia más baja. Utilizando estos valores reales en un modelo de simulación en ordenador, analizaron lo que sucedería al introducir sesenta machos transgénicos medaka en una población natural de 60.000 individuos. La hembra salvaje de medaka percibe el macho transgénico como el compañero más atractivo. Pero, en este caso, las apariencias engañan porque, a pesar de que el macho transgénico es más grande y mejor compañero, su descendencia muere antes que la del macho salvaje, más pequeño. En tan solo cuarenta generaciones, el conjunto de la especie se vería abocada a la extinción. Acuñaron el término «efecto del gen troiano» para describir el hecho de que los machos transgénicos medaka esconden tras una apariencia atractiva el gen que puede destruir a toda una población.

■ SELECCIÓN PARA CARACTERES SOCIALES

La existencia de comportamientos altruistas plantea un desafío a la interpretación neodarwiniana del comportamiento. Una primera explicación, ya propuesta por Darwin, es la selección entre grupos: «No puede haber ninguna duda de que una tribu que incluya a muchos miembros que poseen en alto grado el espíritu de patriotismo, fidelidad, obediencia, valor y simpatía, estuvieran siempre dispuestos a prestar ayuda a los demás y a sacrificarse por el bien común sería victoriosa sobre las otras tribus, y esto sería selección natural.»

Se puede decir que hoy en día muchos biólogos evolutivos dudan de que este proceso pueda ser eficaz y piensan que la selección natural actúa favoreciendo a unos individuos sobre otros en vez de un grupo sobre los demás. El mecanismo preferido por los biólogos evolutivos para explicar la evolución del altruismo es la selección de parentesco (*kin-selection*). En un artículo clásico publicado en 1964, el entonces joven biólogo británico W. Hamilton señaló que si un determinado gen induce a una persona a sacrificar su vida a cambio de salvar la de varios parientes, el número de copias de ese gen en las generaciones posteriores podría crecer más rápidamente



Jean-Marc Linder

«SE HA DEMOSTRADO QUE PUEDEN SELECCIONARSE POR SELECCIÓN DE GRUPOS O SELECCIÓN DE PARENTESCO ANIMALES MENOS AGRESIVOS»

que si el sacrificio no se hubiera hecho, ya que los parientes tienen una mayor probabilidad de ser portadores de los mismos genes que el individuo que se sacrifica. Esto es, el comportamiento altruista es un costo para el individuo que lo realiza, pero supone un beneficio para aquellos que interactúan con él y, si estos individuos son sus parientes, este beneficio revertirá indirectamente en el altruista.

Hamilton estableció la relación entre el coste atribuido al autor de la conducta altruista (*c*) y el beneficio para sus receptores (*b*). Esta relación se conoce como la regla de Hamilton y se indica como sigue: un rasgo se verá favorecido por la selección natural si el producto Rb es mayor que c , siendo R la proporción de genes compartidos por el autor y el receptor (el coeficiente de relación aditiva, en la jerga de los mejoradores). El coeficiente R es igual a 0,5 si son hermanos, 0,25 si son medio hermanos y 0,125 si son primos. En este sentido se comenta que J. B. S. Haldane, uno de los fundadores de la síntesis neodarwiniana, dijo en los años treinta mientras bebía cerveza en un pub que no le importaría arriesgar su vida si así salvaba a dos hermanos u ocho primos. La



Ian Southwell

idea ya había sido formulada por el famoso mejorador de animales J. L. Lush en 1951: «La competencia y la selección entre las familias podría hacer que la selección favoreciera determinados genes que tienden a causar que su poseedor se sacrifique por su grupo, siempre que el sacrificio promoviera el bienestar biológico de sus familiares (algunos de los cuales tienen parte de sus propios genes) lo suficiente como para compensar con creces los genes perdidos en su propio sacrificio.»

Justo el mismo año de la publicación del artículo de Hamilton e inspirado por él, el mejorador de plantas australiano B. Griffing proporcionó un enfoque riguroso de la genética cuantitativa de las interacciones entre los individuos, incluyendo la teoría de la respuesta a la selección. Consideró que el fenotipo de un individuo puede descomponerse en un efecto directo del propio individuo y un efecto asociado como consecuencia de vivir en grupo. Por ejemplo, el efecto directo en el comportamiento de picaje canibalístico en gallinas muestra la capacidad de un animal para sobrevivir evitando ser picoteado, mientras que los efectos asociados se refie-

«LA EXISTENCIA DE
COMPORTAMIENTOS
ALTRUISTAS PLANTEA UN
DESAFÍO A LA INTERPRETACIÓN
NEODARWINIANA DEL
COMPORTAMIENTO»

ren al efecto sobre la supervivencia del mismo animal de su comportamiento de picaje a los otros miembros de su jaula. Griffing fue capaz de derivar las ecuaciones de la respuesta a la selección artificial individual (que puede ser negativa), y la respuesta a la selección de grupos y a la selección familiar, que en estos dos últimos casos siempre es positiva. En esencia, es el mismo mecanismo de Hamilton que favorece el comportamiento altruista a través de la selección natural.

Evidencia en apoyo de la teoría de Griffing se obtuvo experimentalmente durante los años setenta con insectos de laboratorio y con especies domésticas (Wade *et al.*, 2010). Fue de nuevo el mejorador Muir quien en los ochenta practicó con éxito selección de grupos en ga-

llinas ponedoras obteniendo líneas de menor mortalidad. También por esas fechas Moav y Wohlfarth observaron en carpas una respuesta negativa a la selección artificial para crecimiento que ellos atribuyeron a que indirectamente se estaban seleccionando los peces más agresivos. Sin embargo, cuando la selección se basó en elegir a las mejores familias (una forma de selección de parentesco), los resulta-

dos fueron positivos.

En la mejora genética la importancia de considerar estas ideas está creciendo a la par de la normativa en relación al bienestar animal, que favorece la cría en grupos (con mayor competición), lo que exige seleccionar animales menos agresivos. Cuando las gallinas, por ejemplo, se crían en grupos la mortalidad aumenta como consecuencia del picaje y hay que recurrir a cortarles el pico para evitarlo. Se ha demostrado que pueden seleccionarse por selección de grupos o selección de parentesco animales menos agresivos, con lo que las pérdidas pueden reducirse a la mitad. En resumen, se trata de una nueva aplicación de las ideas evolutivas que pueden contribuir a una producción animal más sostenible y preocupada por el bienestar animal. 🔄

BIBLIOGRAFÍA

- LÓPEZ-FANJUL, C.; CASTRO, L. y M. A. TORO, 2009. «Darwinismo: aplicaciones y devociones». *Revista de libros*, 156: 32-39.
- TORO, M. A., 2011. «Future Trends in Animal Breeding Due to New Genetic Technologies». *Advances in Animal Biosciences*, 1: 546-557. DOI: <10.1017/S2040470010005431>.
- TORO, M. A. y L. CASTRO, 2009. «Evolución aplicada: la utilidad del darwinismo». In LÓPEZ-FANJUL, C. [ed.], 2009. *El alcance del darwinismo. A los 150 años de «El origen de las especies»*. Colegio Libre de Eméritos. Madrid.
- WADE, M. J.; BIJMA, P.; ELLEN, E. D. y W. MUIR, 2010. «Group Selection and Social Evolution in Domestic Animals». *Evolutionary Applications*, 3: 453-465. DOI: <10.1111/j.1752-4571.2010.00147.x>.

Miguel Ángel Toro. Catedrático de Producción Animal de la Universidad Politécnica de Madrid.



El efecto directo en el comportamiento de picaje canibalístico en gallinas muestra la capacidad de un animal para sobrevivir evitando ser picoteado, mientras que los efectos asociados se refieren al efecto sobre la supervivencia del mismo animal de su comportamiento de picaje a los otros miembros de su jaula.