ITEA (2001), Vol. 97A N.° 1, 5-10

UTILIZACIÓN DE LA ASIMETRÍA FLUCTUANTE EN MEJORA GENÉTICA[1]

J.L. Campo, M.G. Gil, O. Torres, S.G. Dávila

Departamento de Genética y Biotecnología, Instituto Nacional de Investigación Agraria y Alimentaria, Apartado 8111, 28080 Madrid, España

RESUMEN

Se presentan los distintos índices utilizados en la medición de la asimetría fluctuante, y el análisis estadístico de la variación en dicha asimetría, y se indican los resultados obtenidos en distintas poblaciones de gallinas para determinar la asimetría fluctuante en varios caracteres, morfológicos y sexuales secundarios, y su relación con otras dos medidas del estrés: cociente de leucocitos e inmovilidad muscular. Los tres tipos de asimetría bilateral, o al menos dos, ocurrían simultáneamente para el mismo carácter en las distintas razas. La duración de la inmovilidad muscular estaba asociada positivamente con la asimetría relativa media de todos los caracteres en las hembras de la raza Villafranquina. Los machos de esta misma raza tenían asociación positiva entre la asimetría relativa para superficie de feomelaninas en las alas y el cociente de leucocitos. Estos resultados sugieren que la asimetría relativa no es un indicador general de los niveles de estrés psicológico o físico.

Palabras clave: Asimetría bilateral, Estrés, Bienestar, Cociente de leucocitos, Inmovilidad muscular.

SUMMARY

UTILISATION OF FLUCTUATING ASYMMETRY IN ANIMAL BREEDING

Several indices used as indicators of fluctuating asymmetry and the statistical analysis of the variation in asymmetry are summarised. The results obtained in different breeds of chickens for the fluctuating asymmetry of morphological and secondary sexual traits are shown, besides with the relationship between fluctuating asymmetry and two measures of stress: heterophil to lymphocyte ratio and tonic immobility duration. Any two or all three types of bilateral asymmetry (fluctuating, directional, and antisymmetry) occurred together for the same trait in the different breeds. The duration of tonic immobility was positively associated with the mean relative asymmetry of all traits in hens from the Villafranquina. Males from this breed had a positive relationship between relative asymmetry for wing bay area and leukocyte ratio. Results suggest that relative asymmetry measures did not provide a general tool to assess stress susceptibility.

Key words: Bilateral asymmetry, Stress, Welfare, Leukocyte ratio, Tonic immobility duration.

1. Artículo perteneciente a la X Reunión Nacional de Mejora Genética Animal realizada el mes de junio de 2000 en Caldes de Montbui (Barcelona).

Introducción

Uno de los tipos de asimetría bilateral en caracteres morfológicos (asimetría fluctuante, FA) se considera como un índice de homeostasis y puede utilizarse como indicador del estrés (LEARY and ALLENDORF, 1989; PARSONS, 1992) genético (consanguinidad, homocigosis, hibridación, mutación, selección) y ambiental (temperatura, alimentación, polución). Este tipo de asimetría se caracteriza por una distribución normal de las diferencias entre el lado derecho e izquierdo, con media igual a cero (VAN VALEN, 1962). Los otros dos tipos de asimetría bilateral (asimetría direccional, DA, y antisimetría, AS) se consideran variantes de asimetría adaptativa y no son indicadores del estrés; se caracterizan por una distribución normal con media diferente de cero, y por una distribución no normal (platicúrtica o bimodal) con media igual a cero, respectivamente. La medición de la asimetría fluctuante como procedimiento para medir la respuesta al estrés tiene dos ventajas sobre otros métodos: es no invasivo y el valor óptimo se conoce *a priori*.

Además de su utilidad como indicador del bienestar animal, la asimetría fluctuante está correlacionada con la aptitud biológica (JONES, 1987) y podría ser utilizada en mejora genética para seleccionar los animales potencialmente más viables y productivos. Se han descrito ejemplos bien documentados para producción de leche en vacas (MANNING y col., 1996), producción de esperma en moruecos (MANNING y col., 1995), y velocidad en caballos de carreras (MANNING y OCKENDEN, 1994). En todos los casos los mejores animales eran los más simétricos.

En este artículo se revisan los distintos índices utilizados en la medición de la asimetría fluctuante, y el análisis estadístico de la variación en dicha asimetría. Por otra parte, se resumen los resultados obtenidos (CAMPO y col., 2000) en distintas razas de gallinas para determinar la asimetría fluctuante en varios caracteres, morfológicos y sexuales secundarios, y la relación entre la asimetría fluctuante y otras dos medidas del estrés: cociente heterofilos/linfocitos (GROSS and SIEGEL, 1983) e inmovilidad muscular (GALLUP, 1979).

Material y métodos

En el estudio de caracteres morfológicos se utilizaron cuatro razas españolas de gallinas (Prat Leonada, Castellana Negra, Villafranquina Roja, y Vasca Roja Barrada), y una población sintética originada a partir del cruce entre la Castellana y la Prat (C x P - F_2). En el estudio de caracteres sexuales secundarios se utilizaron dos razas españolas (Andaluza Aperdizada, y Villafranquina Roja), y un "tester" genético procedente de la Universidad de Massachusetts. Todas estas poblaciones se mantienen en la Estación Experimental de "El Encín" (Madrid), dentro del programa de conservación de recursos genéticos iniciado en 1975 por el INIA. Los cuatro caracteres morfológicos analizados fueron la longitud derecha (R) e izquierda (L) de pata (metatarso), ala (radio), segunda pluma primaria del ala, y espolón (en machos). Los tres caracteres sexuales secundarios analizados (en machos) fueron la superficie derecha e izquierda de barbilla, orejilla, y feomelanina del extremo del ala. El valor de cada carácter fue la media de los valores derecho e izquierdo (R+L)/2.

La asimetría fluctuante de un carácter ha sido definida como el valor absoluto de la diferencia entre lado derecho e izquierdo |R-L|, la diferencia (R-L), el cociente R/L, o $1-r^2$ siendo r el coeficiente de correlación entre R y L (PALMER y STROBECK, 1986). Estas medidas pueden corregirse o no por el

valor del carácter (a nivel del individuo o de la población), originando los siguientes índices de medida (siendo n el número de individuos en la muestra): $\sum|R-L|/n$, $2n\sum|R-L|/(R+L)$, $2\sum|R-L|/\sum(R+L)$; var(R-L), $\sum(R-L)^2/n$, var2(R-L)/(R+L), 2nvar(R-L)/$\sum$(R+L); |log(R/L)|, varlog(R/L). El protocolo para analizar la variación en asimetría fluctuante debe tener los siguientes puntos (PALMER y STROBECK, 1986): 1) evaluación de la asimetría adaptativa, 2) evaluación del error de medida, 3) dependencia del valor del carácter, 4) análisis estadístico, y 5) diferencias entre muestras.

En los estudios con gallinas españolas, se consideró el valor absoluto de la diferencia entre lados |R-L|, equivalente a la desviación media; este índice es más apropiado para estudiar la asimetría a nivel individual (SWADDLE y col., 1994) que el otro índice más usado en la práctica, que calcula la varianza de la diferencia entre lados (R-L). Antes de analizar la asimetría fluctuante, se comprobó la presencia de asimetría direccional y antisimetría, inspeccionando la normalidad y el valor medio de la distribución de las diferencias (R-L) por medio de los estadísticos *W* (SHAPIRO and WILK, 1965) y *t*, respectivamente. Para separar el efecto del error de medida de la asimetría fluctuante, en los caracteres sexuales secundarios se tomaron tres medidas repetidas de cada lado en cada animal. Para corregir el efecto del valor del carácter sobre la asimetría se calculó el cociente (asimetría relativa): 2|R-L|/(R+L). Un método alternativo equivalente para evaluar la asimetría relativa es calcular el valor absoluto del logaritmo del cociente R/L La asimetría relativa de todos los caracteres no tenía distribución normal, y se utilizó la transformación arc-sen raíz cuadrada antes del análisis.. Las diferencias entre razas para longitud, superficie, y asimetría fluctuante se estudiaron por análisis de varianza y por la prueba de Student-Newman-Keuls. La asimetría relativa media en cada raza se definió como la media de la asimetría relativa de cada carácter; similarmente, se calculó la asimetría relativa media para cada carácter a través de razas.

Para estimar el cociente heterofilos/linfocitos se tomó sangre de la cresta y se utilizó el método de LUCAS y JAMROZ (1961); se contaron 100 leucocitos, incluyendo los granulares (heterófilos, eosinófilos, y basófilos) y los no granulares (linfocitos y monocitos). Para inducir la inmovilidad muscular, se colocó el animal sobre su espalda con la cabeza colgando en una cuna en forma de U (JONES y FAURE, 1981), contando el tiempo que tardaba el animal en levantarse (máximo 10 minutos). Antes de calcular las correlaciones entre la asimetría fluctuante y el cociente de leucocitos, y entre la asimetría fluctuante y la inmovilidad muscular, se hicieron las transformaciones raíz cuadrada (cociente de leucocitos) y logarítmica (inmovilidad muscular).

Resultados y discusión

En las hembras, había diferencias significativas entre razas para la longitud de patas, alas, y plumas primarias. La Prat tenía significativamente patas más largas (102,30 ± 0,64 mm), la Castellana alas más cortas (86,57 ± 0,53 mm), y la Vasca alas más largas (93,01 ± 0,75 mm) aunque plumas primarias más cortas (135,63 ± 1,02 mm). Las patas y alas del cruce C x P - F_2 (99,06 ± 0,52 y 89,12 ± 0,48 mm, respectivamente) diferían significativamente sólo de una de las razas parentales (la Prat en el primer caso y la Castellana en el segundo). En los machos, las razas también diferían significativamente para las cuatro longitudes, siendo aparente en todas ellas el dimorfismo

sexual entre machos y hembras. Las patas eran significativamente más largas en la Prat (126,29 ± 1,56 mm), las alas más cortas en la Castellana (101,30 ± 1,21 mm), las plumas primarias más largas en la Castellana (183,04 ± 1,67 mm) y la Villafranquina (180,95 ± 1,55 mm), y los espolones más largos en la Villafranquina (35,35 ± 1,15 mm) y la Vasca (36,65 ± 1,21 mm). Como en las hembras, la longitud de patas, alas, y plumas primarias del cruce C x P - F_2 (121,14 ± 0,74, 106,15 ± 0,63 y 183,45 ± 1,92 mm, respectivamente) difería sólo de uno de los parentales (Prat en patas y plumas primarias, y Castellana en alas). Los espolones del cruce (33,58 ± 0,98 mm) eran significativamente más largos que los de las dos razas parentales (27,65 ± 0,81 y 26,39 ± 0,77 mm, respectivamente), siendo considerable el porcentaje de heterosis (24%). Aunque las diferencias en longitud de patas a favor de la Prat eran de esperar, al ser los animales de esta raza tradicionalmente seleccionados para producción de carne como capones, las diferencias en longitud de alas y plumas primarias son difíciles de explicar, puesto que la capacidad de vuelo de la Castellana no es peor que la de las otras razas, y las alas más largas de la Vasca no van acompañadas de plumas primarias más largas. Como era de esperar, las razas semipesadas (Villafranquina y Vasca) tenían espolones más largos que las razas ligeras (Prat y Castellana). La sobredominancia mostrada por este carácter es consistente con una característica sexual secundaria sometida a selección direccional intensa.

La pata derecha era consistentemente más larga que la izquierda, indicando DA, en las gallinas de las razas Castellana y Villafranquina (R-L = 0,83 ± 0,24 y R-L = 1,59 ± 0,35 mm, respectivamente), mientras que la diferencia R-L no difería significativamente de cero en las hembras de la Prat (0,68 ± 0,44 mm) y la Vasca (0,18 ± 0,42 mm), ni en los machos de ninguna raza (-4,48 ± 2,38, -0,81 ± 1,00, -2,02 ± 1,45 y -2,45 ± 2,32 mm, respectivamente). La prueba de Shapiro-Wilk indicó AS en las hembras de la Prat y en todos los machos. Hembras y machos tenían el mismo tipo de asimetría para la longitud de alas en las razas Castellana (FA; R-L = -0,81 ± 0,49 y R-L = 0,71 ± 1,01 mm), Villafranquina (FA; R-L = 1,07 ± 0,64 y R-L = 1,30 ± 1,26 mm), y Vasca (AS; R-L = -0,05 ± 0,69 y R-L = -0,92 ± 1,47mm), siendo el ala izquierda mayor que la derecha en las hembras de la Prat indicando DA (-1,24 ± 0,34 mm) y mostrando los machos AS (-0,10 ± 1,09 mm). La Castellana, la Villafranquina y la Vasca, mostraban también el mismo tipo de asimetría para la longitud de plumas primarias en gallinas (-3,19 ± 0,99, 1,72 ± 1,06 y 1,23 ± 1,20 mm) y en gallos (3,23 ± 1,56, -2,54 ± 2,09 y 0,97 ± 1,51 mm): DA, FA y FA, respectivamente; en las hembras de la Prat había DA para este carácter (-2,56 ± 0,81 mm) y FA en los machos (0,07 ± 2,58 mm). La diferencia R-L para la longitud de espolón tenía distribución normal en los machos de las cuatro razas, con FA en dos de ellas (-0,71 ± 0,98 mm en la Villafranquina y 0,72 ± 0,50 mm en la Vasca) y DA en las otras dos (-2,13 ± 0,83 mm en la Prat y 1,53 ± 0,63 mm en la Castellana). Las hembras del cruce C x P - F2 tenían FA para la longitud de patas (-0,06 ± 0,45 mm), alas (-0,75 ± 0,62 mm) y plumas primarias (0,52 ± 1,93 mm), mientras que los machos tenían FA para la longitud de espolón (-0,47 ± 0,93 mm) y DA para las otras tres longitudes (-1,50 ± 0,59, -2,28 ± 0,84 y -6,19 ± 2,68 mm, respectivamente). Aunque no era de esperar DA, ocurría en todos los caracteres junto con uno o dos de los otros tipos de asimetría. Estos resultados son consistentes con los de YANG y col (1997) y YANG y SIEGEL (1998) en dos líneas de Leghorn Blanca y sus cruces, mostran-

do que no todos los tipos de asimetría bilateral son FA. Por el contrario MOLLER y col (1995) sólo encontraron FA para longitud de patas, alas, y plumas primarias en cuatro poblaciones diferentes (dos comerciales de crecimiento rápido, una comercial de crecimiento lento, y una de gallo salvaje), de acuerdo con la idea de que las estructuras relacionadas con el movimiento deben ser simétricas.

En todos los caracteres, había correlación positiva y significativa (r = 0,55***) entre el valor |R-L| y la longitud, por lo que se usó el valor de la asimetría relativa para el análisis. No hubo diferencias significativas entre razas para ningún carácter en las hembras, ni para longitud de patas y de alas en los machos. La asimetría relativa para longitud de plumas fue significativamente mayor en los machos de la Prat (6,86 ± 1,15%) en comparación con la Castellana (3,62 ± 0,58%), mientras que para longitud de espolón la única diferencia significativa era entre la Villafranquina (14,20 ± 2,06%) y la Vasca (6,74 ± 0,91%). La diferencia en asimetría relativa entre los machos del cruce C x P - F2 y una de sus dos razas parentales (la Castellana) sólo fue significativa para longitud de plumas primarias (6,58 ± 1,10%). La asimetría relativa media de todas las longitudes fue similar en todas las razas y en el cruce C x P - F2, tanto en hembras como en machos, sugiriendo que no siempre existe asociación entre los niveles de heterocigosis y la asimetría de caracteres morfológicos. En contraste con este resultado, YANG y col. (1997) y YANG y SIEGEL (1998), encontraron que la asimetría general de los cruces fue menor que la de ambas líneas parentales, sugiriendo el valor potencial de FA como indicador del nivel de estrés genético. La asimetría relativa media a través de razas difería significativamente en las hembras para longitud de plumas primarias (3,92 ± 0,21%), longitud de alas (3,34 ± 0,17%), y longitud de patas (2,03 ± 0,12%). En los machos era máxima para longitud de espolones (10,98 ± 0,88%) y, similarmente a las hembras, era menor para longitud de patas (3,70 ± 0,46%), intermedia para longitud de alas (4,20 ± 0,33%), y mayor para longitud de plumas primarias (5,33 ± 0,39%), aunque los valores para longitud de patas y de alas no diferían significativamente. La asimetría relativa para la superficie de feomelaninas del extremo de alas en los machos de la Villafranquina fue todavía mayor (26,16 ± 3,48%), presentando este carácter DA. Los valores tan altos de asimetría relativa encontrados para longitud de espolones (utilizados para el combate) y superficie de feomelaninas (atracción sexual) concuerdan con el hecho de que este tipo de caracteres son más sensibles al estrés ambiental que los caracteres morfológicos sometidos a selección estabilizante.

Las hembras de la Villafranquina (368 ± 34 s) y de la Vasca (395 ± 29 s) tenían mayor duración de la inmovilidad muscular que la Prat (297 ± 22 s) y la Castellana (283 ± 26 s), mientras que los machos de la Prat (237 ± 27 s) diferían significativamente de la Villafranquina (357 ± 31 s) y de la Vasca (360 ± 31 s). La duración de la inmovilidad muscular era significativamente menor en las hembras del cruce C x P - F2 (200 ± 33 s) con un porcentaje elevado de heterosis negativa (-31%). El cociente de leucocitos era significativamente mayor en el cruce, tanto en hembras (0,58 ± 0,04) como en machos (0,66 ± 0,04), con un porcentaje significativo de heterosis (65% y 45%, respectivamente). Estos valores de inmovilidad muscular y cociente de leucocitos concuerdan con los encontrados por CAMPO y ÁLVAREZ (1991) y CAMPO y REDONDO (1997). Las aves con menor duración de la inmovilidad muscular tenían mayor cociente de leucoci-

tos y vice versa, sugiriendo una asociación negativa entre ambos caracteres; el coeficiente de correlación era -0,28, igual al encontrado por CAMPO y REDONDO (1996).

El coeficiente de correlación entre la asimetría relativa media de los diferentes caracteres y la inmovilidad muscular fue positivo y significativo en las hembras de la Villafranquina (r = 0,32*), en concordancia con los resultados obtenidos por MOLLER y col. (1995). Esta asociación fue consistente para los tres caracteres, sugiriendo que FA genera cambios asociados en los niveles de estrés psicológico. Un valor similar se encontró entre la asimetría relativa para longitud de patas y la duración de la inmovilidad muscular en los machos de la Vasca (r = 0,31*). Por el contrario, en las hembras y en los machos de la Prat había asociación negativa entre la asimetría relativa para longitud de alas y la inmovilidad muscular (r = -0,34* y r = -0,32*, respectivamente). También había asociación negativa y significativa entre la asimetría relativa para superficie de feomelaninas y la inmovilidad muscular en los machos de la Villafranquina (r = -0,44**). Los machos de esta raza tenían coeficiente de correlación positivo y significativo entre la asimetría relativa para superficie de feomelaninas y el cociente de leucocitos (r = 0,34*), sugiriendo que el valor de FA como indicador de estrés se reduce a algunos caracteres y poblaciones, especialmente aquéllas sometidas a condiciones extremas. Las hembras del cruce C x P - F2 y los machos de la Castellana tenían correlaciones negativas y significativas entre la longitud de plumas primarias y el cociente de leucocitos (r = -0,47** y r = -0,34*, respectivamente), mientras que los machos de la Villafranquina tenían asociación negativa y significativa entre la longitud de alas y el cociente de leucocitos (r = -0,50**). En los machos del cruce C x P - F2 había asociación positiva entre la longitud de patas y el cociente de leucocitos (r = 0,41*).

Bibliografía

CAMPO J.L., ÁLVAREZ C., 1991. Arch. Geflügelk. 55, 19-22.

CAMPO J.L., REDONDO A., 1996. Oult. Sci. 75, 155-159.

CAMPO J.L., REDONDO A., 1997. 5th Europ. Symp. Poult. Welfare, 163-164.

CAMPO J.L., GIL M.G., MUÑOZ I., ALONSO M., 2000. Poult. Sci. 79, 292-298.

GALLUP G.G., 1979. Anim. Behav. 27, 316-317.

GROSS W.B., SIEGEL H. S., 1983. Avian Dis. 27, 972-979.

JONES J.S., 1987. Nature 325, 298-299.

JONES R.B., FAURE J. M., 1981. Behav. Proc. 6, 47-55.

LEARY R.L., ALLENDORF F.W., 1989. TRENDS ECOL. EVOL. 4, 214-217.

LUCAS A.M., JAMROZ C., 1961. Agriculture Monograph 25. USDA, Washington.

MANNING J.T., OCKENDEN L., 1994. Nature 370, 185-186.

MANNING J.T., DAVIES D.A.R., HUGHES S., 1995. MS.

MANNING J.T., HAAN A., MANNING L., 1996. MS.

MOLLER A.P., SANOTRA G., VESTERGAARD K., 1995. Poult. Sci. 74, 1761-1771.

PALMER A.R., STROBECK C., 1986. Annu. Rev. Ecol. Syst. 17, 391-421.

PARSONS P.A., 1992. Heredity 68, 361-364.

SHAPIRO S.S., WILK M.B., 1965. Biometrika 52, 591-611.

SWADDLE J.P., WITTER M.S., CUTHILL I.C., 1994. Anim. Behav. 48, 986-989.

VAN VALEN L., 1962. Evolution 16, 125-142.

YANG A., SIEGEL P.B., 1998. J. Anim. Breed. Genet. 115, 105-111.

YANG A., DUNNINGTON E.A., SIEGEL P.B., 1997. Poult. Sci. 76, 1632-1636.

(Aceptado para su publicación el 25 de enero de 2001)