

ESTIMACIÓN DE LA HEREDABILIDAD DE LA ASIMETRÍA FLUCTUANTE EN AVES DE PUESTA. EFECTOS DE LA EDAD Y EL SEXO

J.L. Campo, S.G. Dávila, M.G. Gil y I. Muñoz

Departamento de Mejora Genética Animal, Instituto Nacional de Investigación Agraria y Alimentaria, Apartado 8111, 28080 Madrid

INTRODUCCIÓN

La asimetría fluctuante es el índice más recomendado de estabilidad durante el desarrollo (Palmer y Strobeck, 1992: *Acta Zool. Fenn.* 191, 57) y se considera un indicador del estrés genético o ambiental (Parsons, 1992: *Heredity* 68, 361), utilizándose como medida del bienestar y de la aptitud biológica de un animal (Moller, 1999: *Am. Nat.* 153, 556; Tuytens, 2003: *Anim. Welf.* 12:535). Aunque la asimetría fluctuante tiene un componente heredable, éste suele ser pequeño y la heredabilidad encontrada en la literatura (estimada por parentesco entre hermanos o progenitor-descendencia) generalmente varía entre 0,0 y 0,1 en distintas especies de vertebrados: salmón (Bryden y Heath, 2000: *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 2186), golondrina (Cadee, 2000: *J. Evol. Biol.* 13, 359), ratón (Leamy, 1999: *J. Evol. Biol.* 12, 146), ciervo (Kruuk y col., 2003: *J. Evol. Biol.* 16, 101) y hombre (Corruccini y Potter, 1981: *Am. J. Phys. Anthropol.* 55, 21). Las estimas de heredabilidad para la asimetría fluctuante pueden infraestimar la heredabilidad para la estabilidad durante el desarrollo (Whitlock, 1996: *Proc. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* 263, 849), porque la heredabilidad de la asimetría es su repetibilidad multiplicada por la heredabilidad de la estabilidad durante el desarrollo. Los objetivos de este estudio fueron estimar la heredabilidad de la asimetría fluctuante por REML en aves de puesta, y evaluar los efectos de la edad y el sexo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se utilizó una raza sintética de gallinas (Castellana Codorniz), originada a partir del cruce F_2 entre la Castellana Negra y la Prat Leonada (Campo, 1991: *Poult. Sci.* 70, 1469). En el Experimento 1 se usaron 1.073 aves (358 machos y 715 hembras), pertenecientes a dos generaciones consecutivas (236 y 837 aves, respectivamente) con genealogía completa, para estimar la heredabilidad de la asimetría fluctuante a las 36 semanas de edad. Para estudiar el efecto de la edad, se usaron 180 hembras en el Experimento 2 divididas en nueve grupos iguales de 20 aves, que fueron analizadas para la asimetría fluctuante a las 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 36 y 40 semanas. Un total de 180 machos fue analizado similarmente.

Se midieron cinco caracteres bilaterales, tres morfológicos (longitud de pata, ala y segunda pluma primaria) y dos sexuales secundarios (área de orejilla y barbilla). Los valores del lado derecho (D) e izquierdo (I) se tomaron en la misma sesión. La asimetría fluctuante se definió por el valor absoluto de la diferencia entre lados [$|D-I|$] y la asimetría relativa dividiendo el valor absoluto por la media del carácter [$2|D-I|/(D+I)$]. Se siguió el protocolo experimental indicado por Palmer (1994: *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*) para identificar la asimetría como fluctuante. La asimetría relativa no tenía distribución normal y se hizo la transformación arc-sen raíz cuadrada.

En el Experimento 1, se utilizó un modelo mixto de Henderson, con el sexo y la generación como efectos fijos, y el método indirecto de Miształ y Gianola (1987: *J. Dairy Sci.* 70, 716). El algoritmo libre de derivadas de Graser y col. (1987: *J. Anim. Sci.* 64, 1362) se utilizó para estimar los componentes de la varianza por REML. En el Experimento 2, se utilizó un ANOVA factorial edad-sexo y la prueba múltiple de Student-Newman-Keuls; cuando la interacción era significativa se estudiaba el efecto de la edad en cada sexo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la Tabla 1 se resumen las heredabilidades para la asimetría absoluta, la relativa, la relativa transformada y para cada carácter (Experimento 1). La asimetría relativa de los caracteres sexuales secundarios (alrededor del 10% del valor del carácter) era mucho mayor que la de los caracteres morfológicos (menos del 2% del valor del carácter). La heredabilidad era cero, o muy baja y no significativa, para la asimetría absoluta y relativa de los cinco caracteres. La heredabilidad de la asimetría relativa media fue $0,01 \pm 0,03$. La heredabilidad de D-I (una medida de asimetría direccional) era parecida a la de $|D-I|$. Adicionalmente, se calculó la heredabilidad de dos valores transformados de la asimetría absoluta, $|D-I|^{0,5}$, $\log|D-I|$, y la de tres índices alternativos de asimetría fluctuante, $(D^2+I^2)-0,5(D+I)^2$, $|\ln D-\ln I|$, $\log D-\log I$. La heredabilidad era similar en todos los casos a las anteriores.

La heredabilidad de cada carácter era generalmente mayor que la de la asimetría. La longitud de pata era altamente heredable, mientras que la heredabilidad de la longitud de ala era intermedia, y la de la longitud de pluma no difería de cero significativamente; tanto el área de orejilla como de barbilla eran poco heredables pero su heredabilidad era significativa. Las heredabilidades de cada lado eran muy similares para los cinco caracteres, y las correlaciones entre lados no diferían de 1 significativamente, siendo las fenotípicas (entre 0,78 y 1,00) menores que las genéticas (entre 0,97 y 1,00).

TABLA 1. Heredabilidades para la asimetría bilateral y para cada carácter a las 36 semanas de edad

Carácter	$ D-I $	$2 D-I /(D+I)$	$\text{arc sen } [2 D-I /(D+I)]^{0,5}$	$(D+I)/2$	D-I
Longitud pata (mm)	$0,01 \pm 0,03$	$0,02 \pm 0,03$	$0,02 \pm 0,03$	$0,56 \pm 0,07$	$0,01 \pm 0,03$
Longitud ala (mm)	$0,01 \pm 0,03$	$0,09 \pm 0,05$	$0,06 \pm 0,04$	$0,39 \pm 0,05$	$0,05 \pm 0,03$
Longitud pluma (mm)	$0,00 \pm 0,02$	$0,00 \pm 0,04$	$0,00 \pm 0,00$	$0,02 \pm 0,02$	$0,00 \pm 0,05$
Área orejilla (cm ²)	$0,01 \pm 0,02$	$0,00 \pm 0,07$	$0,01 \pm 0,03$	$0,17 \pm 0,04$	$0,02 \pm 0,02$
Área barbilla (cm ²)	$0,03 \pm 0,03$	$0,02 \pm 0,03$	$0,00 \pm 0,02$	$0,15 \pm 0,03$	$0,00 \pm 0,00$

La heredabilidad de la asimetría fluctuante no difería significativamente de cero en ningún caso, indicando que está determinada principalmente por factores ambientales. Para longitud de pata, ala y pluma, una baja heredabilidad concuerda con la elevada heterosis encontrada por Campo y col. (2000: Poultry Sci. 79, 453). Aunque la heredabilidad de la asimetría fluctuante ha sido el tema de considerable controversia, los valores más fiables encontrados en la literatura son muy bajos (Whitlock y Fowler, 1997: J. Evol. Biol. 10, 63), en concordancia con los encontrados en este estudio. El bajo nivel de heredabilidad observado en la asimetría fluctuante indica el bajo nivel de control genético sobre la estabilidad durante el desarrollo. La heredabilidad de este carácter es la de la asimetría fluctuante dividida por $0,6366-0,3634/(CV_{|D-I|})^2$. Para los cinco caracteres analizados era 0,02; 0,03; 0,00; 0,01 y 0,07, respectivamente, por lo que las estimas de heredabilidad encontradas para la asimetría fluctuante no infravaloraron las de la estabilidad durante el desarrollo. La heredabilidad estimada para la asimetría direccional concordaba muy bien con su valor esperado $h^2(1-r_{12}^G)/(1-r_{12}^P)$ (Roff and Reale, 2004: Evolution 58, 47), que era 0,00; 0,05; 0,00; 0,01 y 0,00, respectivamente. La correlación genética entre lados, que es una medida de los efectos de pleiotropía o desequilibrio gamético, no difería de 1, corroborando que la diferencia entre lados era puramente ambiental en origen. La varianza debida a dominancia era generalmente muy baja tanto para las asimetrías como para los caracteres; los caracteres morfológicos muestran

típicamente bajos porcentajes de esta varianza (Crnokrak y Roff, 1995: Heredity 75, 530) y por tanto deberían esperarse también bajos niveles para las asimetrías. Por tanto, la asimetría fluctuante era el resultado de efectos ambientales sin efectos genéticos aditivos o dominantes significativos.

En el Experimento 2, no había interacción significativa entre la edad y el sexo para la asimetría relativa de longitud de pata y área de orejilla (Tabla 2). El efecto de la edad fue significativo para longitud de pata, siendo el valor mínimo a las 24 semanas (0,72%) significativamente distinto al valor máximo a las 40 semanas (1,34%). El efecto del sexo era significativo para el área de orejilla, teniendo las hembras mayor asimetría relativa que los machos (13,39% y 8,61%, respectivamente). Había interacción para la asimetría relativa de longitud de ala, longitud de pluma y área de barbilla. Para longitud de ala, la variación asociada con la edad fue significativa en ambos sexos; en las hembras los valores a las 20 y 40 semanas (2,04% y 2,09%) eran mayores que el resto, mientras que en los machos el valor máximo era a las 16 semanas (2,32%). La diferencia entre sexos era significativa a esta edad, teniendo los machos mayor asimetría relativa que las hembras (2,32% y 1,11%). Para longitud de pluma y área de orejilla la variación asociada con la edad era significativa sólo en las hembras, siendo significativamente mayor el valor a las 20 semanas para ambos caracteres (3,12% y 21,94%). La diferencia entre sexos era significativa a esta edad, teniendo las hembras (3,12% y 21,94%) mayor asimetría relativa que los machos (1,30% y 6,39%).

Aunque había variación significativa con la edad para longitud de pata, longitud de ala, longitud de pluma (hembras) y área de barbilla (hembras), las únicas diferencias significativas ocurrían cerca de la edad adulta o cerca de la madurez sexual. Podían distinguirse tres tipos de variación en la asimetría fluctuante, en concordancia con los señalados por Swaddle y Witter (1997: Proc. Roy. Soc. Lond. Biol. Soc. 264, 329). Primeramente, la asimetría para longitud de pata (longitud de ala en machos) decrecía (aumentaba) tempranamente y luego aumentaba (decrecía) la mayoría del tiempo, En segundo lugar, la asimetría para longitud de ala y longitud de pluma en hembras seguía una tendencia aleatoria casi todo el tiempo. Finalmente, la asimetría para área de barbilla en hembras disminuía tempranamente y permanecía constante todo el tiempo. Moller (1994: Evolution 48, 658) encontró un grado similar de asimetría fluctuante para longitud de pata y longitud de ala en ambos sexos de la golondrina.

TABLA 2. Cuadrados medios indicando el efecto de la edad para cada sexo sobre la asimetría fluctuante

Fuentes variación	Longitud pata	Longitud ala	Longitud pluma	Área orejilla	Área barbilla
Edad (8)	0,0038**	0,0069***	0,1028**	0,0486	0,0702
Sexo (1)	0,0012	0,0001	0,0152	0,2518***	0,0846**
Interacción (8)	0,0012	0,0052**	0,0091**	0,0460	0,1042***
Residual (277)	0,0015	0,0021	0,0036	0,0244	0,0193
Hembras					
Edad (8)		0,0054**	0,0116***		0,1551***
Residual (171)		0,0018	0,0030		0,0194
Machos					
Edad (8)		0,0067**	0,0078		0,0157
Residual (171)		0,0024	0,0042		0,0176