



CANIS *et* FELIS

Revista veterinaria profesional
de animales de compañía

Revista bimestral * 22 Euros
Nº 130 - Octubre 2014

5 (2014) - Año XXII



**GENÉTICA DE PERROS Y GATOS: PATOLOGÍAS HEREDITARIAS
Y OTROS ASPECTOS DE INTERÉS EN LA CLÍNICA VETERINARIA**



Desde 1989 CIAB laboratorios de análisis
clínicos veterinarios sigue las normas
de control y garantía de calidad.

- Hematología
- Bioquímica
- Parasitología
- Microbiología
- Inmunología
- Diagnóstico por PCR
- Hormonas
- Perfiles funcionales

Recogemos muestras a nivel local y nacional



El laboratorio en tu clínica

www.ciab.es | rodrigo@ciab.es | 91 361 33 14

C/ Coslada, 12. Bajo Drcha. 28028 Madrid



CIAB

Centro de
Investigación y
Análisis Biológicos

Selección y cruzamiento en la mejora genética de las razas caninas

Cañón J, Cortés O

Laboratorio de Genética. Dpto. de Producción Animal. Facultad de Veterinaria, UCM.

La selección y el cruzamiento son las dos herramientas genéticas disponibles al servicio de la mejora de la especie canina. La selección consiste en explotar la diversidad genética dentro de razas, mientras que mediante el cruzamiento aprovechamos la diversidad genética que hay entre razas. La selección genética en la especie canina se caracteriza por la escasa disponibilidad de programas organizados, tal y como se conocen en la mayoría de las especies de animales domésticos, practicada de forma empírica utilizando la información fenotípica, en lugar de los méritos genéticos, para la toma de decisiones de selección. El interés por caracteres morfológicos y fene-rópticos, con una base genética relativamente simple, ha permitido avances rápidos, lográndose una gran divergencia entre razas para muchos de esos caracteres en un número reducido de generaciones. El cruzamiento ha sido frecuentemente utilizado para la creación de nuevas razas que reunieran características originalmente distribuidas entre varias. La utilización de un reducido número de reproductores en la formación de la nuevas razas, así como los apareamientos consanguíneos posteriores para fijar rápidamente características de interés, son dos causas que han conducido a muchas razas a niveles de consanguinidad elevados que han facilitado la aparición de numerosas patologías hereditarias.

INTRODUCCIÓN

Algunos de los principales problemas que se señalan actualmente en esta especie están directamente relacionados, o tienen su origen, en la genética; aunque habría que decir claramente que, aun siendo esto así, poco han tenido que ver los profesionales de la genética con la situación actual. Los problemas a los que nos referimos tienen que ver principalmente con tres aspectos: i) una selección hacia morfologías extremas, muy alejadas de los patrones originales, buscando características, podíamos decir, peculiares, que permitan un rápido reconocimiento como una nueva raza por las organizaciones caninas, ii) La utilización masiva de un número reducido de reproductores, a veces solo unos pocos. iii) La fragmentación de la especie en razas genéticamente aisladas, con censos muy reducidos, y niveles de consanguinidad que facilitan la aparición de patologías hereditarias.

Cuando tratamos la selección genética en la especie canina debemos ser conscientes de que tenemos dos perspectivas, al menos, desde las que analizar el tema: una primera, escasamente utilizada, es la selección basada en el conocimiento científico que para esta herramienta de mejora hemos acumulado hasta la actualidad. En segundo lugar, la práctica ancestral más utilizada, incluso actualmente, la selección empírica, basada simplemente en la elección de los reproductores que cumplen los requisitos de características observables (fenotipos) exigidos por los criadores para ser los padres de la siguiente generación. Aunque es esta segunda perspectiva la que, como decimos, es la más frecuentemente aplicada, consideramos que en una monografía técnica, como es el caso, resultaría de interés explicar los aspectos más relevantes en los que se basa la ciencia para llevar a cabo la mejora genética de las especies de animales domésticos, el perro incluido, aunque su aplicación haya sido esporádica por las peculiaridades en las que esta especie se cría. La aparente contradicción entre la ausencia de programas de selección basados en el conocimiento científico, y el aparente éxito en el logro de importantes modificaciones en la estructura morfológica o faneróptica en varias razas se explica por la elección de los caracteres que se han visto modificados, determinados por pocos genes con efecto grande sobre los mismos, lo que ha facilitado su selección y un progreso genético visible en pocas generaciones.

Tradicionalmente se ha utilizado en esta especie otra herramienta de mejora que combina la selección, como acabamos de comentar, basada en la elección de individuos provenientes de cruzamientos entre razas portadores de las características deseadas por el criador, con el apareamiento entre individuos estrechamente emparentados, con el objetivo de tratar de "fijar" en la descendencia las características seleccionadas en los parentales. Este asunto lo trataremos en el apartado de cruzamiento, consanguinidad o endogamia en esta especie.

En este capítulo estudiaremos estas dos herramientas de mejora disponibles en la cría de esta especie: en qué consisten, como se utilizan y, algunas de las consecuencias.

TEORÍA DE SELECCIÓN

La selección consiste simplemente en la elección como padres de los “mejores” individuos, y la forma más sencilla de seleccionarlos es utilizando como criterio sus propias características observables, es decir, sus propios valores fenotípicos. Recordemos que valor fenotípico implica dos conceptos: *valor* que se refiere a la medida de un carácter en unidades (centímetros, litros, kilogramos, etc., o categorías, 1, 2,.....), y *fenotipo* que es la expresión del carácter en el individuo. De esta forma, el valor observado cuando se mide el carácter en un individuo es el valor fenotípico de dicho individuo.

La mayoría de los caracteres de interés (morfológicos, de comportamiento, etc.) en la selección canina son de tipo cuantitativo, entendidos como aquellos que son consecuencia de una base genética compleja, en la que lo habitual es la acción conjunta de varios genes, modulada por el medio en el que dichos genes se expresan. Existe otro tipo de caracteres también considerados cuantitativos que, sin embargo, no son fraccionables (caracteres merísticos), como el tamaño de camada (no es posible tener una camada de 5,37 cachorros), o los caracteres denominados umbral, en los que el número de clases fenotípicas es reducido, es decir, no es posible hablar de una distribución continua para dichos caracteres. Ejemplo de estos denominados caracteres umbral serían la resistencia a enfermedades (sano vs enfermo), o la displasia de cadera.

La genética cuantitativa permite partir el valor fenotípico de un individuo, es decir, lo que observa el criador, en sus componentes genético, y no genético o ambiental. Surge así el modelo básico del que partimos, que asume que el valor fenotípico (P) es la consecuencia de sumar al valor genotípico (G) la desviación ambiental (E): $P = G + E$. El valor genotípico de un individuo es el valor asociado con el conjunto de genes (genotipo) de que es portador dicho individuo, mientras que la desviación ambiental representa las circunstancias no genéticas que afectan al valor fenotípico. En este modelo básico estamos ignorando, por un lado la posible existencia de correlación entre valor genotípico y desviación ambiental ($cov(G,E)$) que existiría si, por ejemplo, se produjera un tratamiento preferencial, es decir, que los genotipos buenos fueran tratados mejor que los malos, y también ignoramos la posible existencia de interacción entre el genotipo y el medio, es decir, que asumimos que las diferencias entre los diferentes genotipos se mantienen en cualquier ambiente. Obviamente debemos ser conscientes que ignorar estos elementos no implica su ausencia real, simplemente no los tenemos en cuenta a la hora de realizar nuestros cálculos, y en la medida que tengan una importancia relativa mayor peor calidad tendrán nuestras predicciones, alejándose de la realidad.

Uno de los objetivos de la genética cuantitativa es conocer el valor genético de un individuo como medida del valor esperado del carácter de interés en su descendencia, esto es de la capacidad de ese individuo de transmitir a la descendencia alelos “buenos” para el carácter de interés. Hay que recordar que los individuos no pasan a su descendencia los genotipos, sino los alelos de que son portadores, por lo que el comportamiento de un individuo como reproductor depende de los

alelos que transmite a su descendencia. por tanto, nuestro interés es conocer el comportamiento de un individuo como reproductor, lo que llamamos su valor mejorante, valor reproductivo, mérito genético aditivo, o simplemente mérito genético, que no es más que el valor de un individuo juzgado por el valor medio de su progenie, y se define como el doble de la media de los hijos desviada de la media de la población en la que se desenvuelve dicho individuo. Recordemos que la desviación de la media de los hijos de un reproductor con respecto a la media de la población en la que está ubicado dicho reproductor será debido al 50%, tanto a los genes que dichos hijos han recibido del reproductor de interés, como a los genes que han recibido del otro parental. De esta forma, esa desviación de la media de los hijos de un determinado reproductor respecto de la media de la población representará la mitad del mérito genético del reproductor de interés.

Salvo algunas excepciones, en la gran mayoría de las razas caninas la selección que practican los criadores se basa en la elección de los parentales en función de su valor fenotípico, no de su mérito genético, y en el comportamiento que hayan tenido sus familiares, generalmente los padres. Es decir, un criador a la hora de decidir sobre la selección o no de un individuo como reproductor suele dar relevancia a las características de sus padres, así como a las del propio individuo, en una proporción completamente arbitraria. Lo que aportaría el genetista al criador es la estimación del mérito genético de los individuos, candidatos a selección, para lo que utilizará todas las fuentes de información disponibles, es decir, fenotipos tanto del propio candidato como de todos sus parientes, así como todas las relaciones de parentesco.

La importancia relativa que cada una de estas fuentes de información aportan al mérito genético, teóricamente están optimizadas gracias al conocimiento de la ciencia de la genética cuantitativa, y dependen, entre otros factores, de la heredabilidad del carácter y del grado de parentesco de quien proporciona la información. Así, por ejemplo, en un carácter con una heredabilidad elevada la importancia relativa de la información de los parientes es inferior a la que tendrían en un carácter con heredabilidad reducida y un padre proporciona una información más precisa que un abuelo. Dicho de otra forma, si un carácter manifiesta una heredabilidad elevada, la información fenotípica del propio candidato a la selección proporcionará una buena estimación de su mérito genético. Sin embargo, el valor fenotípico de un individuo para un carácter con reducida heredabilidad será una información insuficiente para disponer de una estimación precisa del mérito genético del individuo, en este caso la información que proporcionan los parientes del candidato tendrá una contribución importante en el valor de su mérito genético. Conocer la magnitud de la heredabilidad de los principales caracteres también resulta de interés desde otra perspectiva, al reflejar el grado del parecido entre padres e hijos, de tal forma que un valor próximo a 1 de este parámetro genético indicaría que los hijos tendrían, en promedio, un valor similar al promedio del valor en sus padres, mientras que una heredabilidad reducida indicaría que la media de sus hijos sería similar a la de la población a la que pertenecen sus padres, independientemente del valor medio del carácter en los padres.

Los métodos estadísticos actuales que se utilizan para obtener estimaciones de los méritos genéticos permiten tener en cuenta toda la información fenotípica registrada de todos los parientes, de la que se eliminan los sesgos debidos a apareamientos preferenciales, tendencias genéticas en la población, y factores no genéticos que afectan de una forma sistemática al carácter de interés.

PROGRAMAS DE SELECCIÓN EN RAZAS CANINAS

Es evidente que las diferentes razas de esta especie han estado seleccionadas para caracteres muy diversos —comportamiento, temperamento, características físicas como coloraciones de la capa y mucosas, longitud y tipo de pelo, tamaño y formas de diferentes regiones del animal, etc.—, **pero** casi con la excepción de caracteres relacionados con diferentes formas de displasia (cadera, codo...) y algunos caracteres de comportamiento en poblaciones específicas como los perros utilizados como lazarillos por ejemplo, por la organización O.N.C.E. (Tabla I), para los que hay numerosos trabajos en diferentes razas (pastor alemán, labrador...) y países (Reino Unido, Alemania, Suecia, etc.), con propuestas de modelos para la utilización de méritos genéticos en lugar de los valores fenotípicos como un medio para lograr un mayor progreso genético, para el resto de caracteres morfológicos o de comportamiento, la selección que se practica, básicamente por los criadores,

TABLA I. VALOR DE LA HEREDABILIDAD PARA ALGUNOS DE LOS CARACTERES DE COMPORTAMIENTO DEL PERRO GUÍA DE LA ORGANIZACIÓN O.N.C.E.

Nombre	Heredabilidad (%)
Sensibilidad mental	6
Excitabilidad en entornos diferentes	8
Grado de distracciones	17
Sensibilidad auditiva	19
Respuesta al entrenador	15
Miedos	49
Miedo a detonaciones	38
Dominancia	35
Dependencia	5
Adaptabilidad al entorno	7
Adaptabilidad al cambio de rutina	27
Conducta social	40
Uso del olfato	24

y sin una organización o estructura definida de selección, se basa en la información individual, es decir, la aportada por el propio candidato a selección. Esto no quiere decir que en una primera etapa de la elección de futuros reproductores no se seleccione a un determinado animal por la información de sus padres, es decir, utilizando la información genealógica o de pedigrí, pero para decidir si ese animal se utiliza o no como reproductor la información que más pesa es el valor fenotípico (su comportamiento o morfología) del propio animal.

No existe información precisa sobre los principales parámetros técnicos de los programas de selección que se aplican en razas caninas, pero es obvio pensar que, dado el elevado número de razas caninas (>400) y su gran diversidad, existirá una enorme variabilidad en los objetivos que se persiguen, así como en los métodos que se utilizan para lograrlos. Incluso dentro de una misma raza, las prácticas de selección pueden ser muy diferentes en función del tipo de criador-propietario.

En 2013, en España, se registraron unos 57.000 cachorros, procedentes de unas 16.000 camadas (http://www.fci.be/uploaded_files/Statistics2013Europe28052014.pdf) y una característica frecuente del ámbito en el que se llevan a cabo las prácticas de selección en esta especie es la ausencia de una estructura de mejora genética definida, siendo las actuaciones individuales de decisión, tomadas con información fenotípica "bruta", es decir, sin ajustar o corregir para efectos de acción sistemática que nada tienen que ver con el potencial de transmisión genética de un posible reproductor. No existe información sobre méritos genéticos para ningún carácter ni dentro de los clubes caninos, ni en las sociedades caninas en las que se agrupan; por lo que no existe la posibilidad de seleccionar entre un elevado número de reproductores al disponer tan solo de valores fenotípicos de individuos que son difícilmente comparables unos con otros. Sería preciso que las organizaciones caninas fueran conscientes de la necesidad de registrar la información de los caracteres de interés de forma que pueda ser utilizada con herramientas informáticas, para lo cual es necesario, primero acordar los fenotipos a registrar, después la forma de medirlos o de valorarlos, finalmente registrarlos en bases de datos mediante aplicaciones comunes que permitan extraer la información para su posterior análisis de forma sencilla. El conocimiento del valor genético de un reproductor requiere dos fuentes de información, una habitualmente disponible cual es la información genealógica, y la otra es el registro de las medidas o puntuaciones de los caracteres de interés en la raza, siendo esta última fuente de información la que o no existe, o si existe no es fácilmente utilizable por no estar informatizada, no ser información homogénea, etc.

▣ OBJETIVO DE SELECCIÓN Y CRITERIO DE SELECCIÓN

La *Fédération Cynologique Internationale*, que es la Organización Canina Mundial, establece como objetivo general de las prácticas de cría en esta especie (http://www.fci.be/uploaded_files/29-2010-annex-en.pdf) la obtención de perros funcionalmente sanos, que puedan vivir una larga y feliz vida que proporcione un beneficio y placer al propio animal, su propietario, y a la sociedad.

Si en el pasado la selección en esta especie siempre perseguía objetivos de utilidad, en la actualidad el objetivo mayoritario es adecuarse a la compañía del ser humano, lo que también proporciona una serie de utilidades o beneficios, simplemente éstos han cambiado al haber cambiado nuestra forma de vida.

Es importante diferenciar entre dos conceptos diferentes: objetivo de selección y criterio de selección. Para ello vamos a utilizar un ejemplo tradicional en la especie canina: la displasia de cadera.

El objetivo en un programa de selección que llevara a una reducción de la frecuencia de aparición de la displasia de cadera canina (DCC) es minimizar el dolor, disfunción y angustia que dicha patología genera en los individuos que la padecen. Nuestro objetivo, por tanto, es aumentar la calidad de vida de los individuos de una raza, para lo cual podríamos tratar de medir de forma cuantitativa caracteres relacionados con dicha calidad de vida: dolor a lo largo de la vida del animal, grado de angustia o de alteración funcional, etc.. Pero estaríamos de acuerdo que, siendo ese el objetivo perseguido, son caracteres difíciles y costosos de medir. Por ello, lo que hacemos es recurrir a seleccionar indirectamente para calidad de vida mediante la selección directa de un carácter que esté altamente correlacionado con dicha calidad, que resulte más fácil y barato de medir y, a ser posible, que tenga una heredabilidad elevada. En nuestro ejemplo lo que hacemos es utilizar un diagnóstico clínico de la "calidad" de cadera como criterio para lograr el objetivo de aumentar la "calidad de vida". En resumen, la "calidad de vida" es nuestro objetivo de selección, y la puntuación clínica de la calidad de cadera el criterio de selección para lograr ese objetivo. Dos son las condiciones necesarias, que no suficientes, para que nuestro programa de selección tenga éxito: 1) que la correlación genética entre "calidad de vida" y puntuación para calidad de cadera sea elevada y, 2) que este último carácter tenga una heredabilidad elevada. Estas dos condiciones son necesarias, pero aún se requiere otra para que el programa tenga éxito, y es la que depende de la intensidad de selección, es decir, de la superioridad con respecto a la media de la población de los individuos que se utilicen como padres.

A pesar de que la gran mayoría de las razas caninas ancestrales o primarias surgen por algún tipo de necesidad utilitaria para el ser humano (guarda y vigilancia, caza, pastoreo, etc.) —lo que explica que nueve de los diez grupos de razas en la nomenclatura de la FCI estén constituidos por razas "utilitarias"— actualmente, una mayoría de criadores considera como principal objetivo de selección caracteres morfológicos y conformación, situándose en segundo lugar objetivos de comportamiento, salud y trabajo, aunque estas prioridades cambian en función del grupo cinológico de que se trate. Así, por ejemplo, parece razonable que el objetivo más importante en las razas de los grupos 6 y 7 (*Tabla II*) esté relacionado con diversas actividades de trabajo frente a la conformación y morfología de las razas integrantes de los grupos 2, 3 y 9. Otra cuestión diferente es qué caracteres se registran o valoran para reflejar las aptitudes del objetivo perseguido.

En una mayoría de las razas de caza se puede disponer de información que sobre caracteres de pruebas de trabajo, de caza o muestra, se registra en terrenos con

TABLA II. GRUPOS DE LAS RAZAS CANINAS RECONOCIDAS POR LA FCI (<http://www.fci.be/presentation.aspx>)

Grupo 1	Perro de pastor y perros boyeros (excepto perros boyeros suizos)	Grupo 2	Perros tipo pinscher y schnauzer - molosoides - perros tipo montaña y boyeros suizos
Grupo 3	Terriers	Grupo 4	Teckels
Grupo 5	Perros tipo spitz y tipo primitivo	Grupo 6	Perros tipo sabueso, perros de rastro y razas semejantes
Grupo 7	Perros de muestra	Grupo 8	Perros cobradores de caza, perros levantadores de caza, perros de agua
Grupo 9	Perros de compañía	Grupo 10	Lebreles

condiciones adecuadas para ejercer dichas pruebas. Sin embargo, para un gran número de razas integrantes de los grupos 2, 3 y 9, son los caracteres morfológicos que se puntúan durante las diversas exposiciones caninas quienes contribuyen de una manera más relevante a conformar el criterio por el que se rigen los diferentes tipos de criadores.

SELECCIÓN PARA EXTREMOS

Un documental de la BBC en el Reino Unido emitido en 2008 bajo el título *Pedigree Dog Exposed* (http://news.bbc.co.uk/2/hi/uk_news/7569064.stm) trajo a debate algunos de los aspectos controvertidos sobre las consecuencias de una intensa selección para algunas características morfológicas en determinadas razas, o la elevada prevalencia de patologías hereditarias como consecuencia del incremento en consanguinidad.

No es fácil entender que siendo el comportamiento y la salud las principales causas de sacrificio y rechazo de individuos en esta especie, la importancia relativa en la toma de decisiones de selección de los caracteres relacionados con comportamiento, bienestar, y salud sea muy inferior a la de los caracteres relacionados con el aspecto exterior del animal. Esta contradicción parece acentuarse al tener en cuenta que actualmente, la gran mayoría de estos animales son de compañía, criados por "amantes de los animales" que no les exigen actividad utilitaria alguna y para los que garantizar la máxima calidad de vida, minimizando los riesgos para la salud y bienestar de estos animales de compañía podría ser la mayor prioridad.

La selección para lo que algunos llaman morfologías exageradas, con la pretensión de cumplir estándares morfológicos definidos para razas puras, se ha asociado con el incremento de la frecuencia de aparición de numerosas alteraciones, como dificultades respiratorias, problemas cardiovasculares, alteraciones de la piel o musculoesqueléticas, etc.. De tal manera que se asocia perros con pedigrí, con una mayor probabilidad de presentar problemas que reducen su bienestar. Se está



Figura 1: Evolución del cráneo en el Bulldog Inglés durante los últimos 150 años.

llegando a situaciones en las que lo llamativo no es que una selección hacia conformaciones exageradas haya dado lugar a deformaciones anatómicas, lo llamativo es que estas deformaciones no se consideren anormales, mientras que su ausencia sí tiene dicha consideración. En las definiciones de los estándares de algunas razas se favorecen caras excesivamente cortas o achatadas (braquicefalia), que dan lugar a graves problemas en todo el tracto respiratorio como consecuencia de las dificultades para respirar, y con frecuencia un daño colateral del corazón (bulldog inglés) (Figura 1), cabezas excesivamente grandes que no permiten partos normales (bulldog inglés), razas enanas (razas toy) que multiplica la fragilidad de los huesos de las extremidades, razas gigantes que manifiestan elevadas prevalencias de osteocondrosis, displasia de cadera, y graves problemas gástricos que elevan significativamente las tasas de mortalidad, colas excesivamente cortas o en tirabuzón, frecuentemente logradas por una malformación vertebral que da lugar con frecuencia a cifosis, escoliosis, y estrechamiento del canal de la espina dorsal, que conducen a un incremento en la frecuencia de parálisis, y de las incontinencias urinarias y fecales. Para una completa revisión de estos aspectos recomendamos al lector el excelente informe realizado en 2009 por Rooney y Sargan, *Pedigree dog Breeding in the UK: A Major Welfare Concern?* (<http://www.rspca.org.uk/ImageLocator/LocateAsset?asset=document&assetId=1232712491490&mode=prd>).

SELECCIÓN CONTRA PATOLOGÍAS HEREDITARIAS

Tal vez los programas de selección que han adquirido un mayor nivel de implicación de organizaciones caninas y criadores son los relacionados con el control de determinadas patologías, aunque la ausencia de bases de datos nacionales con información individual sobre aspectos de las principales patologías caninas dificulta la puesta a disposición de los criadores de información relevante para la selección de animales funcionalmente sanos. Solo en el caso de determinadas patologías hereditarias, con gran impacto sobre el bienestar del animal, como la displasia de cadera en algunas razas, o patologías con modelos de herencia simple (ver capítulos 4 y 5 de esta monografía sobre patologías hereditarias en

el perro y gato) para las que, por tanto, existen métodos eficaces de diagnóstico genético (pruebas de ADN), han tenido algún tipo de consideración en los clubes u organizaciones caninas.

El éxito en la reducción de la prevalencia de patologías con herencia compleja, como la displasia de cadera, depende básicamente de tres factores, que son las tres variables que figuran en la expresión del progreso genético por generación (ΔG) siguiente: $\Delta G = i \cdot h^2 \cdot \sigma_p$. Si observamos esta expresión, el progreso genético en una generación de selección depende de la intensidad de selección (i), que no es más que el diferencial de selección estandarizado, es decir, la diferencia estandarizada entre la media de los individuos seleccionados y la media de la población a la que pertenecen dichos individuos seleccionados, de la heredabilidad del carácter (h^2), y de la variabilidad fenotípica del carácter (σ_p). Cuanto menor sea la proporción de individuos seleccionados, mayor será el diferencial de selección.

Aparentemente, la intensidad de selección puede aumentarse mientras lo permita la capacidad reproductiva, que en esta especie puede ser elevada. Hay que tener en cuenta que la capacidad reproductiva a la que nos referimos incluye la posibilidad de utilización de técnicas de reproducción asistida (inseminación artificial fundamentalmente), que puede incrementar de forma notable la capacidad reproductiva. Sin embargo, tenemos que ser conscientes de que, en la práctica, estaremos limitados por la magnitud del incremento en endogamia que se puede producir si el número de reproductores seleccionados es muy reducido. Hay que tener en cuenta (se verá más adelante) que la endogamia no solo puede afectar a la media de un carácter (reduciendo dicha media) a través de lo que se denomina depresión endogámica, también puede verse afectada la varianza genética (σ_A^2), ya que bajo endogamia ésta será: $\sigma_A^2 (1 - F)$, siendo F el coeficiente de endogamia en la población (observese que cuando la endogamia sea máxima ($F = 1$) habrá desaparecido la variabilidad genética en la población y, por tanto, cualquier posibilidad de evolución o selección).

Como consecuencia de ambos efectos, depresión endogámica y reducción de la variabilidad genética, será necesario llegar a un compromiso en el número de reproductores que se seleccionen para que el incremento en consanguinidad no represente un freno a la selección que pretendemos llevar a cabo. Finalmente, debemos ser conscientes de que la proporción seleccionada no depende solo del número de reproductores que se seleccionen, también depende del número de animales con registros de los caracteres de interés. De esta forma, cuando necesitamos un número fijo de reproductores la manera de incrementar la intensidad de selección es incrementando el número de animales con registro, es decir, con información sobre el carácter o caracteres de interés, siendo este el factor más limitante en esta especie, ya que la información que se registra no siempre está disponible, incluso es muy heterogénea como para ser utilizada en programas de selección.

Aunque la heredabilidad es una propiedad tanto del carácter de que se trate, como de la población en la que trabajamos, puede ser incrementada mediante técnicas

de manejo que permitan reducir la variabilidad ambiental, por ejemplo, en el caso de la displasia de cadera teniendo métodos de diagnóstico clínico precisos.

La tercera variable que afecta al progreso genético, variabilidad fenotípica del carácter (σ_p) es, como en el caso de la heredabilidad, una propiedad tanto del carácter, como de la población de análisis. En el caso de patologías hereditarias, con frecuencia, se reducen las categorías a dos o tres, de tal forma que se reduce la variabilidad fenotípica del carácter, lo que da lugar a una menor respuesta esperada en la reducción de la prevalencia de dicha patología. Este es el caso de la displasia de cadera que, aunque el número de categorías a las que se asigna un animal pueda ser en principio elevado —entre 5 y 10—, finalmente se agrupan los animales en dos (aptos-no aptos) o tres categorías; lo que reduce el término σ_p . Lo que está promoviendo esta forma de selección no es tanto una selección positiva, es decir que cuanto mejor calidad de cadera tuviera un reproductor, mayor número de descendientes tiene, sino que se hace una selección negativa, los animales que superan un umbral de mala calidad de cadera no son aptos para la reproducción.

■ CRUZAMIENTO, ENDOGAMIA O CONSANGUINIDAD

El cruzamiento entre razas que presentan características diferentes y, por tanto, posiblemente sean genéticamente distintas, ha sido una de las principales herramientas en la formación de una gran mayoría de las razas caninas creadas en los últimos 100 años. Si la selección en una raza permite la explotación de la variabilidad genética dentro de dicha raza, el cruzamiento lo que hace es explotar la variabilidad genética entre razas. Un criador que deseara reunir en una raza características presentes en dos o más razas lo que hacía era formar híbridos mediante el cruzamiento de dichas razas y proceder, posteriormente a seleccionar dentro de la población de híbridos en función de las características deseadas. Posteriormente, con cierta frecuencia, la forma intuitiva de lograr “fijar” lo que consideraban características adecuadas consistía en practicar apareamiento entre familiares estrechos (hermanos o medios hermanos, padre-hijo, tío-sobrino, etc.). Un ejemplo clásico de esta práctica es la formación del teckel (dachshund = perro tejonero) como fruto del deseo de cazar tejones. Para lograr lo que consideraban el perro con las características adecuadas se utilizó como razas paternas, sabuesos (basset) y terriers.

La descripción del párrafo anterior nos proporciona dos de los elementos que más van a incidir en una de las características genéticas de las razas caninas: elevada endogamia. Efectivamente, por un lado la población de híbridos era muy reducida, constituida por un número bajo de reproductores, además solo en unos pocos apareaban los rasgos requeridos por el criador por lo que solo unos pocos machos y hembras iban a constituir la base de la nueva raza. Además, con el fin de acelerar el proceso de fijación de alguna característica deseada, se cruzaban reproductores con un estrecho parentesco. En resumen, censos reducidos y apareamientos entre animales estrechamente emparentados, son las causas tradicionales que han contribuido al incremento de la consanguinidad en las razas caninas.

El coeficiente de consanguinidad o endogamia de un individuo es la probabilidad de que el par de alelos de que es portador en un gen sean idénticos por descendencia, esto es, provengan de un mismo ancestro, y la magnitud de dicha probabilidad coincide con la del grado de parentesco de sus padres. Por tanto, la endogamia o consanguinidad se genera cuando se cruzan animales que tienen algún grado de parentesco entre ellos, es mayor cuanto más próximo sea el parentesco, y el grado de parentesco entre apareamientos al azar será más elevado cuanto menor sea el censo de la población.

Los elevados niveles de endogamia y, por tanto, de pérdida de diversidad genética que se observan actualmente en muchas razas caninas (en algunas razas se predicen pérdidas del 90% de las variantes alélicas en tan solo seis generaciones, pérdidas que se explicarían fundamentalmente por la velocidad de expansión o contracción de la raza y por la variabilidad del tamaño de las familias) tienen tres orígenes: 1) el reducido número de reproductores (censo de fundadores) con que se constituyó. 2) El desequilibrio en la contribución genética de los reproductores fundadores, de tal manera que la representación genética en la raza actual de los fundadores puede ser muy desigual (censo efectivo de fundadores). 3) La pérdida de genes por azar al no transmitir un reproductor a su descendencia los dos alelos de que es portador.

Reducido censo de fundadores

Hemos comentado anteriormente el elevado número de razas caninas actualmente existentes (>400), sin embargo, el concepto y gestión actual de la raza es muy reciente (50-100 años). Aunque es cierto que desde que se inicia el proceso de domesticación de la especie comenzó un proceso de diversificación —como consecuencia de una especialización en las tareas de interés para el ser humano (guarda y vigilancia, caza y pastoreo...)—, ni estas eran muchas, ni las razas constituían poblaciones cerradas, lo cual reducía el aislamiento genético manteniendo censos de reproductores relativamente altos. Solo muy recientemente se ha producido una explosión de razas, ahora sí, muy aisladas unas de otras desde el momento que hay una gestión que controla de forma más precisa el origen de los animales que se inscriben en las sociedades o clubes caninos que exigen, entre otras restricciones, que ambos padres hayan sido previamente inscritos en el libro genealógico de la raza correspondiente. Estas razas, en muchas ocasiones, están constituidas por un reducidísimo número de animales fundadores, algunos machos y algunas hembras, por lo que, independientemente del actual número de reproductores en dicha raza, la endogamia que en ella se mantiene es consecuencia de la situación de partida. Debemos recordar que en una población cerrada, como aproximadamente son en la actualidad las razas caninas, con el paso de las generaciones la endogamia solo puede aumentar a tasas de $1 / 2N$, siendo N el censo efectivo de dicha raza, y algunos trabajos publicados en los que se utilizó la información genealógica disponible en las sociedades caninas muestran mayoría de valores de censos efectivos (N) inferiores a 100, incluso a 50, que es el censo efectivo que la FAO considera mínimo para la sostenibilidad genética de una población a medio

plazo. Un censo efectivo de 50 genera un incremento en consanguinidad de $\frac{1}{2 \cdot 50}$, es decir, un incremento del 1% en una generación. La única posibilidad de romper esta dinámica consistiría en prácticas que habitualmente no están aceptadas por las sociedades caninas como son el cruzamiento entre animales de razas genéticamente diferentes, lo que daría lugar al fenómeno opuesto a la depresión endogámica denominado vigor híbrido o heterosis.

Desequilibrio en la contribución genética de los reproductores

Otra de las causas que reducen los censos efectivos de las razas caninas, y que depende directamente de la gestión que los criadores hacen de los apareamientos es la utilización masiva, podríamos decir excesiva, de algunos reproductores, lo que provoca una drástica reducción del censo efectivo de la raza (N), y por tanto un mayor incremento de la endogamia. Este efecto se ve magnificado cuando se utilizan técnicas de reproducción asistida como la inseminación artificial.

Apareamiento entre animales emparentados

Finalmente, el aumento de la endogamia puede verse favorecido por los hábitos de algunos criadores que con la intención de fijar determinadas características, habitualmente morfológicas, realizan apareamientos entre parientes muy próximos, padres-hijos, hermanos o medios-hermanos, tíos-sobrinos, etc. lo que en algunos ámbitos denominan apareamientos consanguíneos.

El efecto de la endogamia sobre los caracteres y su influencia sobre el bienestar

Hasta ahora hemos comentado sobre los orígenes y causas por las que se explicarían los elevados niveles de endogamia que pueden encontrarse en algunas razas caninas. La cuestión ahora sería preguntarse si existen o no razones que justifiquen evitar estas situaciones de excesiva consanguinidad, es decir; ¿existen argumentos para tratar de evitar, en la medida de lo posible, elevados niveles de consanguinidad? ¿Es o no cierto, como frecuentemente se escucha, que un poco de consanguinidad es bueno?

Aunque la propia tradición existente en la mayoría de las sociedades humanas en contra del incesto nos haría pensar en la existencia de posibles consecuencias negativas observadas a lo largo de nuestra historia, vamos a tratar de exponer, de una manera más formal, las principales consecuencias del incremento en consanguinidad.

Podemos empezar por un efecto general negativo que se derivaría del llamado teorema fundamental de la selección natural de Fisher; que viene a establecer que la velocidad de incremento en eficacia biológica es igual a la magnitud de la variabilidad genética (aditiva) de la eficacia biológica. Por tanto, un aumento de endogamia, que es sinónimo de pérdida de diversidad genética, consecuencia del incremento de la frecuencia de homocigotos, reduciría la magnitud de la diversidad genética de la que depende la capacidad de adaptación frente a modificaciones en el medio en el que se desenvuelven los seres vivos.

La existencia de endogamia es una condición necesaria para que se produzca lo que se denomina depresión consanguínea, que no es más que la reducción que se observa en la media de los caracteres cuantitativos —mayor cuanto más elevada sea la correlación genética entre el carácter cuantitativo y la eficacia biológica, capacidad reproductiva o fitness. Esto se puede reflejar mediante una sencilla fórmula en la que la media de un carácter cuantitativo en una población¹ con un nivel de consanguinidad F se expresa en función de la media del carácter cuando en dicha población no existe endogamia:

$$M_F = M_0 - 2d\bar{p}\bar{q}F, \text{ en el caso de que solo contribuya un locus}$$

En estas expresiones M_F y M_0 representan respectivamente la media del carácter en una población con endogamia F , y la media en la misma población cuando el valor de la endogamia es 0. d representa el valor de la dominancia y $\bar{p}\bar{q}$ el producto de las frecuencias alélicas medias.

Lo primero en lo que debemos fijarnos es que la media de un carácter en una población bajo endogamia nunca supera a la media para ese carácter en la población sin endogamia. Por tanto, aumentando la endogamia de una población no es posible lograr incrementos en la media de un carácter cuantitativo, aunque sí podría observarse incrementos en determinadas razas o líneas como consecuencia del azar. Note que, en la mejor de las situaciones, es decir, cuando el término $2Fd\bar{p}\bar{q}$ nulo, la media del carácter en una población con o sin endogamia tomaría el mismo valor. Sin embargo, si dicho término no es nulo, la media bajo endogamia será inferior a la media de la población cuando no existía endogamia, y es esta reducción la que recibe el nombre de depresión consanguínea. Los factores de los que depende la magnitud de la depresión serán, de acuerdo con las fórmulas anteriores: 1) la magnitud de la consanguinidad, a mayor valor de F mayor depresión en la media del carácter. 2) La existencia de dominancia direccional en los loci que tienen efecto sobre el carácter. La exigencia de dominancia, concretamente de dominancia direccional, se refiere a que cuando son varios los genes que contribuyen a la expresión de un carácter se requiere no solo que el comportamiento de los alelos no sea aditivo, es decir; que exista un cierto efecto de dominancia de un alelo frente al otro, sino que la dirección de la dominancia se manifieste en el conjunto de los loci mayoritariamente en uno u otro sentido. Ya que podría darse el caso en el que el efecto de la dominancia en un gen fuera anulado por el efecto de dominancia en sentido contrario de otro de los genes que afectan al carácter. 3) Del producto de las frecuencias alélicas ($\bar{p}\bar{q}$), valor que es máximo cuando las frecuencias toman valores intermedios. De esta forma, la contribución de un gen que tenga fijada una de las alternativas alélicas a la depresión endogámica es nula.

Este fenómeno de depresión endogámica ha sido puesto de manifiesto en diversas publicaciones para caracteres como tamaño de camada, número de cachorros na-

¹ En este contexto debe entenderse por población el conjunto de razas que constituyen la especie canina.

cidos vivos o mortalidad desde el nacimiento hasta el destete. Sin embargo, a veces no es fácil detectar esta asociación negativa entre niveles de endogamia y estado de salud debido a que el cálculo de la consanguinidad se basa en la información genealógica disponible, y esta frecuentemente es muy incompleta, asumiendo que los animales fundadores, por definición aquellos que carecen de padres conocidos, no tienen ningún parentesco entre ellos, lo cual en muchas ocasiones está muy lejos de la realidad ya que en muchas razas el registro fiable de información genealógica es muy reciente con respecto a la constitución de la raza, de tal forma que la "carga" de endogamia de la que es portadora dicha raza no es detectada utilizando las genealogías recientes.

Existe otra consecuencia derivada del hecho de que dos individuos tengan un ancestro común y es el incremento de la probabilidad de que ambos puedan ser portadores de una réplica del mismo gen presente en el ancestro común de una generación previa. De esta forma, si dichos individuos se aparean pueden transmitir la misma réplica a sus hijos. Por tanto, un incremento de la endogamia da lugar a un aumento en la frecuencia de genotipos homocigotos, y esto unido al hecho bien conocido de la acumulación en el genoma de variantes alélicas deletéreas bajo la condición de recursividad implica la expresión de dichas variantes deletéreas al aparecer en homocigosis (ver capítulos 4 y 5 de esta monografía sobre patologías hereditarias en el perro y gato).

Cada vez existe un mayor número de pruebas genéticas que permiten identificar las mutaciones desfavorables (ver los capítulos 4 y 5 de esta monografía sobre patologías hereditarias en el perro y gato), de tal forma que es posible la detección de los animales que, siendo fenotípicamente sanos, son portadores, lo que permite una mejor gestión de los recursos genéticos al no tener que descartar necesariamente hijos de padres afectados.

CONCLUSIONES

Para finalizar este capítulo expondremos un resumen de las recomendaciones proporcionadas en informes independientes elaborados en 2009 y 2010:

1. Constituir en las sociedades caninas consejos de asesores independientes.
2. Hacer una evaluación de los estándares de todas las razas caninas desde el punto de vista de su implicación para el bienestar y la salud, y corregir los aspectos que puedan afectarlos negativamente.

3. Promover la creación de un registro sistemático, análisis y publicación en tiempo real de información epidemiológica y prácticas de diagnóstico veterinario.
4. Imponer restricciones tanto sobre apareamientos entre parientes próximos como sobre el número de descendientes a registrar de un reproductor.
5. Una valoración del estado sanitario, incluyendo mérito genético y pruebas de ADN, deberían ser obligatorios para los animales que fueran a ser utilizados como reproductores.
6. Desarrollar, dentro del cuerpo legislativo sobre bienestar animal, una normativa para las prácticas de la cría canina.
7. Crear o desarrollar dentro de las sociedades caninas programas de acreditación para criadores.
8. Fomentar programas de concienciación para criadores y compradores.
9. Desarrollar estrategias detalladas de cría y mejora genética para cada raza.

■ BIBLIOGRAFÍA

1. APGAW (Associate Parliamentary Group for Animal Welfare). A Healthier Future for Pedigree Dogs: The Report of the APGAW Inquiry into the Health and Welfare Issues Surrounding the Breeding of Pedigree Dogs. Associate Parliamentary Group for Animal Welfare, House of Commons, London. 2009; 54.
2. Falconer DS, Mackay, TFC. *Introducción a la Genética Cuantitativa*. Ed. Acribia, S.A. 1996.
3. Leroy G, Rognon X, Varlet A, et al. Genetic variability in French dog breeds assessed by pedigree data. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 123. 2006; 1-9.
4. Rooney NJ, Sargan DR. Pedigree dog Breeding in the UK: A Major Welfare Concern? Royal Society for the Prevention of Cruelty to Animals (RSPCA), Wilberforce Way, Southwater, Horsham, West Sussex, UK 2009;76.
5. RSPCA, 2010. Science Group Review of 2009. RSPCA, Wilberforce Way, Southwater, Horsham, West Sussex. <http://www.rspca.org.uk/ImageLocator/Locate Asset?asset=document&assetId=1232719184908&mode=prd>.