

GENETICA Y HERENCIA EN LA CANARICULTURA DE CANTO

INDICE:

- 1) INTRODUCCIÓN
- 2) HERENCIA Y SUS MECANISMOS: GENÉTICA
- 3) GENOTIPO CANORO: SISTEMA DE CONTROL DEL CANTO
- 4) MEJORA GENÉTICA
- 5) ASPECTOS GENÉTICOS EN EL DESARROLLO DE UNA ESTIRPE: CONSANGUINEIDAD, VIGOR HÍBRIDO Y CONTROL DE LA CONSANGUINEIDAD
- 6) CONCLUSIONES
- 7) BIBLIOGRAFÍA

1) INTRODUCCIÓN:

Interesa conocer cómo se transmiten las capacidades canoras a través de la herencia, mediante los genes heredados. La canaricultura del canario de canto Timbrado Español tiene la dificultad añadida sobre otros tipos de cría, de la complejidad de la actividad canora y el deficiente conocimiento de su fisiología; esto añade un plus de complejidad en la comprensión de la herencia del canto.

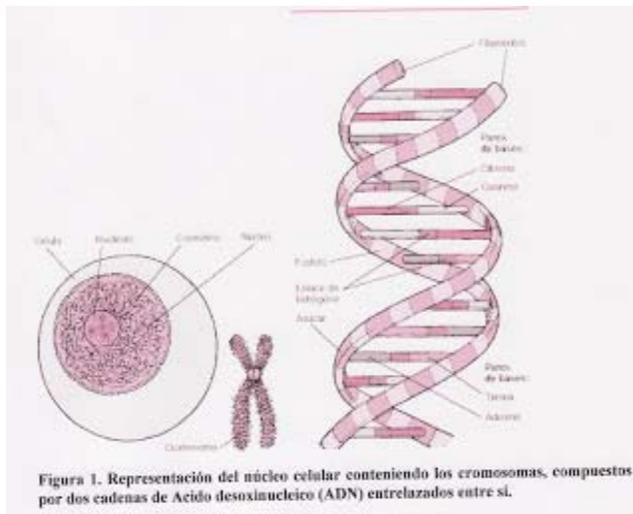
Todo programa de canaricultura tiene como objetivo la mejora genética. En este proceso de mejora genética, interesa mucho conocer que propiedades del canto son dependientes del genotipo y cuales de su interacción con los factores medioambientales más influyentes, hasta concretar el fenotipo. Así, al analizar cualquier aspecto del canto, podríamos distinguir si este es más dependiente de la dotación genética, y por tanto heredable, o de los factores ambientales modificables, en cuyo caso sería no heredable. Se hipotetiza que el canto aprendido sin la posibilidad de imitación de un modelo adulto, logra que la ejecución de dicho canto refleje mejor el genotipo de los canarios, sin verse falseado por la imitación del canto de otro pájaro. Así, la selección de los individuos, realizada según su canto, equivaldría a una selección de los genotipos más adecuados en el proceso de mejora genética. Otra hipótesis alternativa afirma que la discontinuidad lograda en el canto del Timbrado no es reflejo de los genes, sino del proceso de aprendizaje al que han sido sometidos, y que cualquier canario no discontinuo, cantarían una canción discontinua, si así lo aprendieran de un modelo adulto en el voladero; esta misma hipótesis añade que si un pájaro de línea discontinua fuera educado con machos no discontinuos, aquel cantarían de forma no discontinua. Estas hipótesis expuestas nos empujan a intentar conocer más profundamente el mecanismo del canto, su aprendizaje y su relación con el genotipo canoro del Timbrado.

En el presente artículo desarrollaremos los siguientes puntos de interés, relacionados con la genética del canto de nuestros canarios: haremos un repaso de la herencia y la genética aplicadas a los canarios; describiremos los componentes del genotipo canoro; por último, expondremos algunos criterios útiles para la mejora genética de nuestros canarios de canto, así como para la cría en consanguinidad y del fomento del "vigor híbrido".

2) HERENCIA Y SUS MECANISMOS: GENÉTICA.

En este apartado desarrollaremos aspectos sobre la herencia y genotipo, cromosomas y genes, herencia cualitativa y cuantitativa, heterocromosomas y autosomas, y sobre los gametos o células sexuales: Herencia y Genotipo: en sentido amplio y biológico, herencia significa la transmisión de los caracteres biológicos de los progenitores a sus descendientes. Tal como la conocemos hoy, la esencia de la herencia basada en la fecundación de las células sexuales masculinas y femeninas dando lugar al huevo, embrión, feto y, por último, al animal adulto, no fue conocida en profundidad hasta la mitad del siglo XX, cuando Watson y Crick en 1953 propusieron el modelo básico del ácido desoxirribonucleico (ADN) como soporte de la información genética¹. Es importante distinguir cual es esta información genética que se hereda desde un animal hasta sus descendientes. Conviene aclarar que las características morfológicas, de producción, de canto, etc., que presenta un determinado canario, son el

producto de la acción de la información genética escrita en sus genes y de la del medio ambiente en el que se ha desarrollado. Así, comprenderemos que dos canarios hijos de los mismos padres, puedan expresar distinto canto, no solamente por no tener idéntica información genética, sino dependiendo si han nacido en distinto mes del año, si han tenido distinta alimentación, si han crecido con distinta luminosidad en los jaulones, si han tenido distinto estímulo auditivo (profesor uno y el otro no, etc.): todos ellos son factores que constituyen el medio ambiente que ha influido sobre la información genética, muy similar de ambos hermanos. No siempre la variabilidad de las características concretas de un canario está altamente relacionada con sus genes: a la proporción de esas características que depende de sus genes, se le llama heredabilidad². Los caracteres con una alta heredabilidad permiten conocer a los ejemplares con mejores genes, a partir del conocimiento de sus cualidades. En general, los caracteres de canto en los canarios, así como de conformación y producción en el ganado, tienen una heredabilidad de tipo medio-alto, mientras que los caracteres reproductivos tienen una heredabilidad baja. Pues bien, a esta información que está en los genes, que regula todas las características de los canarios y que transmiten a sus descendientes, se le llama "genotipo"; a las características que concretamente presentan nuestros ejemplares, suma de la acción de la información genética mas la del ambiente, se le conoce como "fenotipo".



Lo que se hereda es el genotipo, no el fenotipo; es decir, en el canario cantor se heredan unas capacidades para el canto, pero no la canción concreta que tenga el macho, que puede haberla aprendido o no, ni las facultades de canto que haya desarrollado, gracias a la interacción con su medio ambiente.

b) Cromosomas y genes: las cadenas de ADN¹ dan lugar a los "cromosomas"³, que se agrupan por parejas a modo de trenzas: uno que se recibe de la madre y otro del padre. Estas dos cadenas o cromosomas poseen lugares, uno enfrente del otro, en donde se escribe por duplicado la información para desarrollar cada una de las características del animal, pudiendo ser estas informaciones idénticas o diferentes: si idénticas, se dice que hay "homocigosis" y, si diferentes, se dice que hay "heterocigosis" para una característica concreta. Dentro de un cromosoma, cada lugar con su información correspondiente recibe el nombre de "gen", y a los pares de lugares de los cromosomas emparejados con sus informaciones para un mismo carácter, recibe el nombre de "alelo". Cuando los dos genes de un alelo son idénticos u homocigóticos, se manifiesta sin problema en el fenotipo la característica en cuestión, pero si los dos genes la acción de uno de los dos genes del alelo, o que el fenotipo no exprese a ninguno de los genes del alelo, sino una mezcla de ambos: en el primer caso, se dice que el gen que se expresa en el fenotipo es "dominante" respecto al otro que se llama "recesivo", mientras que en el segundo caso, se dice que existe "codominancia" respecto a los dos genes; para que un gen recesivo se exprese en el fenotipo, es necesario que se presente en

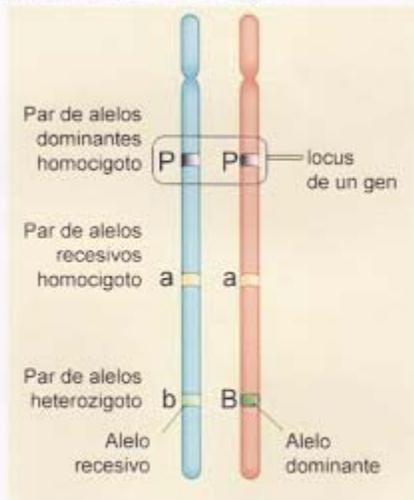


Figura 2. Representación de una pareja de cromosomas; dentro de ellos, el lugar o locus de los genes que componen los alelos, bien en homocigosis de genes dominantes, recesivos, o en heterocigosis.

homocigosis, como el blanco recesivo en los canarios. En el canario de color se dan muchas dominancias respecto a genes recesivos, como las siguientes: blanco dominante domina sobre el amarillo, oxidación sobre dilución, no pastel sobre pastel, no opal sobre opal, no satiné sobre satiné, no marfil sobre marfil, presencia de eumelanina negra sobre melanina marrón, negro bruno sobre ágata, ágata sobre isabela, plumaje intenso sobre plumaje nevado, etc. Estos genes pueden alterar su información por alguna circunstancia concreta, sufriendo lo que se llama "mutación", que se transmitirá igualmente a sus descendientes.

c) Herencia cualitativa y cuantitativa: La transmisión de los genes que regulan un carácter cualitativo, como son las características de color y textura de la pluma, que acabamos de citar, tanto los mutados como los no mutados, constituyen la llamada "herencia cualitativa". Esta se realiza, como es sabido, siguiendo las leyes de Mendel³. Sin embargo, existen otras características no cualitativas y más complejas, como aquellas que regulan todas las funciones relacionadas con el canto del canario, que están reguladas por la conjunción de numerosos genes que interactúan entre sí formando como una red. Estas funciones son las siguientes:

a) desarrollo, mantenimiento y funcionalidad del "Sistema de control del canto", compuesto por la "Red de núcleos cerebrales" que, posibilitan el "Modelo del mecanismo de aprendizaje" característico del canario, y por la "Modulación hormonal" sobre los núcleos cerebrales, sobre la anatomía de las estructuras relacionadas con la fonación, y sobre la coordinación neuromuscular necesaria para la ejecución del canto^{4, 5}.

b) control de los periodos de aprendizaje evolucionando entre las fases de canción plástica o de modificación activa del canto, a la de canción estable⁶.

c) diferenciación sexual del cerebro que es debido mas a esta red de genes y no tanto a una diferenciación hormonal, gónada-dependiente⁷.

d) comportamiento social derivado del uso del canto, para funciones de defensa territorial, de cortejo, de formación de colonias, etc⁸. Todos los genes involucrados en la regulación del canto a través de las funciones citadas se transmiten en conjunto sin seguir las leyes de la "herencia mendeliana" y se rigen por criterios de "herencia cuantitativa"; no se pueden estudiar gen a gen, sino mediante el uso exhaustivo de la estadística².

d) Heterocromosomas y autosomas: El número de cromosomas existentes dentro de los núcleos de las células es constante para cada especie, aunque varía de una especie a otra; así, mientras que el hombre posee 46 cromosomas o 23 parejas de ellos, el canario posee 40

cromosomas o 20 parejas: uno procede de la madre y otro del padre. La pareja de cromosomas que determinan el sexo reciben el nombre de cromosomas sexuales o "heterocromosomas", y el resto se llaman "autosomas". En la raza humana, la transmisión del cromosoma Y de la pareja de heterocromosomas XY de los varones (las hembras tienen XX) determina el sexo masculino, siendo por tanto los varones los que determinan el sexo; en los canarios la transmisión del cromosoma W de la pareja de heterocromosomas ZW de las hembras (los machos tienen ZZ) determina el sexo femenino: siendo la hembra, por tanto, quien determina el sexo, al transmitir el cromosoma W. Este cromosoma W de las aves hembras es muy reducido de tamaño y carece prácticamente de información genética, a excepción de determinar el sexo. Por esta circunstancia, dependiendo de si un gen que se hereda está en los cromosomas sexuales, o no, se dice que una cualidad se hereda "ligada al sexo" o "no ligada al sexo", respectivamente; en caso afirmativo, el gen en cuestión se alojará en el cromosoma Z y, dependiendo de que su descendiente sea macho o hembra, se le opondrá otro gen del otro cromosoma Z con el que hace pareja, en el primer caso, o no se le opondrá ningún otro gen, pues el cromosoma W de las hembras prácticamente carece de acción genética. En el canario se transmiten los siguientes factores ligados al sexo: marfil, pastel, satiné, melanina Isabela, melanina marrón, melanina ágata, melanina negro bruno, etc.

e) Gametos o células sexuales: ahora nos toca ver como esta información genética almacenada en los cromosomas, dentro del núcleo de las células de los progenitores, puede llegar a conformar un organismo nuevo al que transmiten dicha información. Efectivamente, tanto el macho como la hembra, tienen la capacidad de generar en sus órganos sexuales, testículos y ovarios, unas células llamadas sexuales o gametos -espermatozoides y óvulos- respectivamente, que se diferencian del resto de células del organismo en dos cosas: una por tener solo la mitad de cromosomas, 23 en el caso de las personas y 20 en el caso de los canarios: han perdido pues sus parejas de cromosomas correspondientes gracias a un proceso llamado "meiosis"¹; la otra es la de haber sufrido previamente un proceso de intercambio de genes entre las parejas de cromosomas procedentes de la madre y del padre, poseyendo los nuevos cromosomas de las células sexuales genes de ambos, mezclados al azar. Esta es la razón por la que la dotación genética de los espermatozoides y óvulos de un mismo individuo son distintos entre sí y, en consecuencia, dos hermanos de los mismos padres tienen distinto genotipo, pudiendo ser un canario magnífico cantor y su hermano de nido un pésimo cantor. Cuando un espermatozoide fecunda a un óvulo de canaria, se funden los dos núcleos de las células sexuales y dan lugar al huevo fecundado que, sumando los cromosomas de uno y otro, vuelve a tener el número normal de cromosomas de su especie. Este huevo fecundado, por división y diferenciación sucesivas gobernadas por el genotipo heredado y bajo la influencia del medio ambiente, da lugar a un nuevo individuo¹.

3) GENOTIPO CANORO: SISTEMA DE CONTROL DEL CANTO

La información que está en los genes y regula todas las funciones relacionadas con el canto de los canarios y que se transmiten a sus descendientes, conforma el genotipo canoro. En los siguientes párrafos compararemos el genotipo con el fenotipo canoro, hablaremos de los componentes del genotipo.

a) Genotipo y fenotipo canoro: como veremos más adelante, la dotación genética de cada pájaro cantor determina el desarrollo de una red de núcleos cerebrales relacionados con el control del canto que tienen una estructura y funciones canoras específicas para cada especie; también determina la formación del eje hipotálamo-hipofisario-genital que se encargará del control de las hormonas sexuales, como la testosterona, que modularán la función de esos núcleos y otras estructuras canoras. La red de núcleos cerebrales, junto con el eje hipotálamo-hipofisario-genital, conforman el llamado "Sistema de control del Canto". Este sistema hace posible el desarrollo de unos mecanismos naturales –mecanismos básicos del canto- que este genotipo sufre la interacción con factores medioambientales, que conduce al desarrollo de una estructura neuronal y un canto específicos para cada individuo, que conforman un determinado fenotipo canoro. De entre estos factores medioambientales, destacan por su importancia la experiencia auditiva, la experiencia social, los niveles sucesivos de testosterona en sangre



Figura 3. El genotipo canoro integra a un grupo amplio de genes que controlan el Sistema de Control del Canto (formado por la red de núcleos cerebrales y el eje hipotálamo-hipofisario-genital), el desarrollo del período sensible de aprendizaje, el sexo cerebral y el comportamiento social relacionado con el uso del canto. La red de núcleos cerebrales da lugar por interacción entre sus vías de neuronas a los mecanismos que hacen posible el aprendizaje, mantenimiento y renovación del canto.

-dependientes del funcionamiento de estructuras hipotalámicas, adrenales y testiculares estimulados por la duración de la luz del día (foto periodo)-, la alimentación y estado de salud.

Es importante tener en cuenta, por tanto, que cuando analizamos el canto de nuestros canarios, lo que estamos analizando es el resultado de la interacción entre sus genotipos y los factores medioambientales a los que han estado expuestos. La exposición, o no, a cualquiera de estos factores medioambientales y la diferente medida de la exposición durante el desarrollo, pueden modificar el resultado final del canto (fenotipo), aunque existiera una similitud significativa en el genotipo de los pájaros sobre los que actúan: por tanto, tenemos que tener en cuenta esta consideración, pues el canto no siempre refleja un determinado genotipo, sino que hay que conocer también los factores medioambientales que han influido durante el desarrollo.

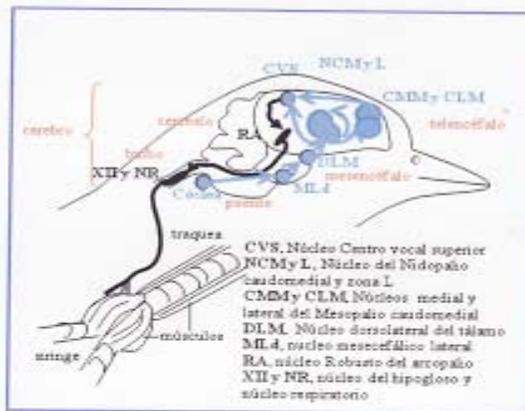


Figura 4. En un corte sagital se muestra el cerebro del canario, que posee diferentes núcleos y conexiones que conforman el "sistema de control del canto". En rojo las diferentes zonas cerebrales. En negro, los núcleos motores y sus conexiones que conforman la vía motora descendente: controla la ejecución del canto y la respiración. En azul, los Núcleos del telencéfalo anterior, otros inferiores, y sus extensiones que conforman la vía auditiva ascendente: transporta la información auditiva creada en la cóclea (oído), y participa en la discriminación, codificación y, probablemente, memorización del sonido. Ver explicación en el texto. (Modificado de figura de Mello CV, et al; Song-induced gene expression. A window of song auditory processing and perception. In: Behavioral Neurobiology of birdsong. An NY Acad Sci, 2004, Philip H and Marler P, Eds. 1016:263-281).

En consecuencia, si en la canaricultura alteráramos el normal funcionamiento del "sistema de control del canto", modificando los "mecanismos básicos del canto", -por ejemplo lesionando

algún núcleo cerebral-, el canto resultante sería un canto patológico, no una variación natural del canto estereotipado de la especie. Por el contrario, la modificación y optimización de los factores ambientales influyentes sobre estos “mecanismos básicos del canto” -como el aislamiento auditivo, el uso de sobre-estimulación auditiva mediante la audición prologada de la radio, la modificación de las horas de luz en el día o foto periodo y/o de la interacción social, la adecuación de un correcto estado de salud que garantice adecuados niveles de testosterona, etc.-, podrían optimizar de forma natural el canto. Red de núcleos cerebrales y su relación con el Modelo del mecanismo de aprendizaje o Mecanismos básicos del canto: La red de núcleos cerebrales, está formado por dos vías (Figura 4). La primera es la vía motora descendente, que envía sus neuronas hasta la siringe y músculos respiratorios, y controla la ejecución de canto y la respiración; la función de esta vía es necesaria para la producción del canto y su aprendizaje durante la fase sensorial-motora. La segunda es la vía auditiva ascendente, que transporta la información auditiva creada en la cóclea (oído) hasta los núcleos cerebrales, y participa en la discriminación, codificación y, probablemente, memorización del sonido, tanto del canto procedente de un modelo adulto como del propio canto vocalizado; así, participa en la fase sensorial del aprendizaje y puede ser el lugar donde se memoriza una “planilla auditiva”, así como donde se registrará la diferencia entre los sonidos oídos del modelo adulto y los vocalizados por el propio pájaro¹⁰. Esta percepción, memorización y comparación del propio canto respecto a otros ajenos le permite elaborar una información con la diferencia constatada - “error acústico”- y enviar a los núcleos motores unas órdenes para corregir dicho “error acústico”, conformándose así un mecanismo de ajuste automático del canto, Modelo de aprendizaje o “feed-back auditivo” (Figura 5). Estos conocimientos se han comprobado evidenciando que los estímulos auditivos del canto desencadenan en estas estructuras la expresión de genes zenk, que aumentan la plasticidad neuronal; es decir, desencadenan procesos moleculares y celulares asociados a genes que modifican los circuitos relacionados con el canto y la memorización.



Figura 5. Esquema del Modelo de Aprendizaje del Canario: El canto de un modelo adulto es oído, codificado y memorizado en los núcleos telencefálicos anteriores del aprendiz, dando lugar a la “Planilla Auditiva”: Fase sensorial del Aprendizaje. Estos núcleos, también son capaces de comparar dicha Planilla con el canto vocalizado por el propio canario, detectar las diferencias o “Error Acústico” y dar “Instrucciones” a los núcleos motores para adecuar el canto vocalizado a la Planilla Auditiva: Fase sensorial-motora del Aprendizaje. Las conexiones que hacen posible que la canción vocalizada sea oída por el propio canario, permitan su comparación con la Planilla Auditiva y que elaboren Instrucciones para modificar la vocalización, forman el “Feed-back” auditivo, necesario para el aprendizaje, durante la Fase sensorial-motora, y para el mantenimiento del canto (Modificado de M S Brainard. Ann N Y Acad Sci. 2004; In: Behavioral Neurobiology of birdsong. An NY Acad Sci. 2004. Philip H and Marler P, Eds.1016: 377-399).

a) Modulación hormonal sobre los núcleos cerebrales y del canto: Las hormonas son sustancias liberadas en el organismo, que producen un efecto biológico determinado en las células que tienen receptores específicos para cada una de ellas. La unión de las hormonas con sus receptores, induce un determinado efecto biológico; las hormonas no actúan sobre las células que no tienen sus receptores específicos.

Las hormonas esteroideas sexuales (andrógenos y estrógenos) son producidas en las glándulas suprarrenales y en las gónadas, pero, en los canarios, también, y de forma más importante, en el cerebro. La asociación entre las hormonas sexuales y el canto ha sido conocida desde antiguo, constatando la relación estrecha entre el periodo de cría y la producción de canto. Desde la década de los 70, se identificaron núcleos cerebrales relacionados con el canto¹¹,

constatándose también que estos núcleos estaban modulados por estas hormonas sexuales, al presentar ellos un número abundante de receptores a los andrógenos y estrógenos 12; receptores que son más abundantes durante la época de cría y menos después de ella13. Hoy se puede afirmar que el desarrollo y posterior atrofia de los núcleos cerebrales y del canto, son dependientes de la estacionalidad -duración del día o foto periodo-, y están determinados por los niveles sanguíneos de testosterona testicular14 (Figura 6). Se sabe también que el tamaño del repertorio del canto de los canarios, depende del tamaño de algunos de sus núcleos del telencéfalo anterior15. La testosterona es transportada al cerebro y allí es degradada por la enzima aromatasa a dos metabolitos activos que actúan sobre los receptores de los núcleos cerebrales aumentando su desarrollo y, en consecuencia, la producción de canto. Además, la testosterona induce una hipertrofia de los músculos siríngeos, preparándolos para un aumento en la producción del canto16, 17. Hay que tener presente que los niveles de testosterona pueden verse también alterados por las interacciones sociales (interacción con hembras, con otros machos, o necesidad de defender un territorio) y por el propio canto del ave18.

Como resumen podemos decir que las acciones de las hormonas esteroideas sexuales sobre el sistema de control del canto las podemos clasificar en tres tipos: 1) acción organizativa durante el desarrollo: organiza las estructuras cerebrales responsables de canto, dando lugar, probablemente, al dimorfismo sexual y al comportamiento canoro: los machos cantan más que las hembras. Efectivamente, el estímulo precoz con testosterona a hembras durante periodos críticos del desarrollo, da lugar a una estructura cerebral y a un comportamiento canoro masculino de forma permanente, aunque con menor repertorio de sílabas19; 2) acción estimulante: el aporte de testosterona en canarios adultos, estimula el crecimiento de los estructuras cerebrales relacionadas con el canto y estimula el rendimiento canoro, haciendo cantar también a las hembras. A diferencia de cuando se administra durante el desarrollo, estos cambios duran nada más que mientras los niveles de esta hormona permanecen altos:

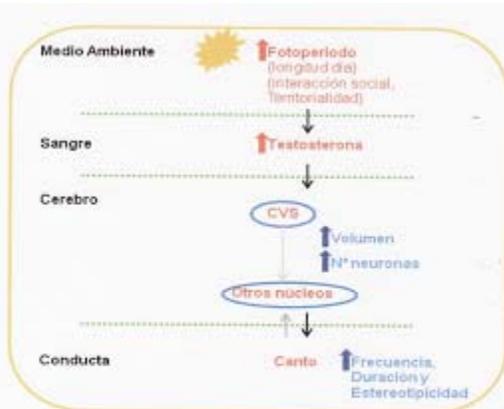


Figura 6. Resumen de las interacciones entre el fotoperíodo, Testosterona, Núcleos cerebrales y comportamiento canoro. CVS, centro vocal superior. Ver texto para explicación. (Modificado de una figura de Brenowitz EA. Plasticity of the adult avian song control system. In: Behavioral Neurobiology of birdsong. An NY Acad Sci, 2004. Philip H and Marler P, Eds. 1016:560-585).

los cambios no son permanentes20 ; y 3) produce neurogénesis: el aporte de testosterona al canario adulto da lugar a un aumento de la supervivencia y a un reclutamiento de nuevas neuronas hacia los núcleos cerebrales y a sus alrededores, contribuyendo a su desarrollo y reparación21.

4) MEJORA GENÉTICA:

Para avanzar en la mejora genética de nuestros canarios, según unas prioridades en las características de su canto y/o morfológicas, nos debemos basar en dos principios: seleccionaremos los individuos mejor dotados para las características que interesen y aparearemos estos individuos seleccionados²³. Además, es preciso trabajar con una población bien definida y uniforme, para lo cual es necesario que la población con la que trabajamos sea cerrada, es decir que sus individuos no se reproduzcan con animales ajenos a esta población. Por tanto, es conveniente aclarar una serie de conceptos básicos acerca de las poblaciones de canarios en los que intentamos conseguir una mejora genética, como son la relación entre la morfología y la actividad canora, la relación entre la transmisión del canto y el sexo, la raza, estirpe, línea, etc.

Las razas vienen definidas fundamentalmente por características morfológicas y, también, por características de comportamiento y producción: en el caso del canario de canto por su actividad canora. No se conoce ninguna característica/s genética/s que caracterice con garantía a una raza o que nos asegure que un animal pertenece a ella; además, los genes que regulan la actividad canora de los canarios no son bien conocidos y, probablemente, como otras actividades de producción en otros animales, sea regulada por un conjunto amplio de genes y su transmisión se rige según criterios de herencia cuantitativa.

La relación entre morfología y actividad canora, igual que la de producción en otros animales, es muy dudosa, puesto que probablemente influyan más en el canto la asociación de genes no conocidos que lo regulan, que los genes que regulan las características morfológicas; seleccionar una determinada morfología no resulta en mejor actividad canora, aunque seleccionar según la actividad canora deseada puede traer como consecuencia un tipo morfológico que después, como reflejo inevitable, asociaremos como bueno para la actividad canora: ejemplar, cuello corto, tórax y cabeza anchos para el timbrado, ??, etc.

Frecuentemente los criadores viejos relacionan la transmisión de los genes relacionados con el canto y el sexo de los pájaros: así, unos dicen que las hembras tienen más influencia en esta transmisión, otros, por el contrario, dan más preponderancia a los machos, mientras que otros reparten esta preponderancia a partes iguales de la siguiente forma: en los apareamientos, las hembras, al aparearse, aportan a la descendencia más de su padre, mientras que los machos lo hacen más de su madre; es decir, que las hembras tendrían más influencia en conformar la genética relacionada con el canto de los varones, mientras que los machos con la de las hembras (creencia acuñada en la frase "las hembras dan los machos y los machos dan las hembras"). Sin embargo, no parece probable que la herencia del canto tenga relación con el sexo, al ser esta una herencia poligénica y estar situados sus genes en diversos cromosomas; esto hace improbable la herencia ligada a heterocromosomas, e improbable también que haya algún tipo de dominancia para algún gen relacionado con el canto, que pudiera presentar alguna dominancia en el sexo masculino. No obstante, la última palabra la tendrán futuras investigaciones.

Dentro de cada especie, el siguiente escalón en la diferenciación según las características morfológicas y/o de producción o actividad canora es la raza (en los canarios, raza timbrado español, raza Mallinois, raza Roller, etc.), y dentro de esta se pueden diferenciar diversas estirpes, y a su vez dentro de las estirpes pueden diferenciarse diversas líneas⁹. La extirpe es una población cerrada dentro de una raza o variedad de ella sometida a un proceso de selección a lo largo de generaciones según las características preferidas, con una constitución genética definida, lo cual se consigue a partir de la tercera generación, y en la que se observa uniformidad entre sus animales, lo cual se consigue a partir de la quinta generación. La extirpe es la base fundamental de la mejora genética, tanto en población única como para cruzamientos con otras; en ella se seleccionan los reproductores, pero estos se aparean en general al azar: la raza es demasiado amplia y necesitamos una población más concreta con la que trabajar. Dentro de una estirpe pueden formarse sub-poblaciones, también cerradas, al

seleccionar unos apareamientos muy concretos entre algunos reproductores, también concretos, y dar lugar así a líneas determinadas, que suelen ser muy consanguíneas.

5) ASPECTOS GENÉTICOS EN EL DESARROLLO DE UNA ESTIRPE: CONSANGUINEIDAD, VIGOR HÍBRIDO Y CONTROL DE LA CONSANGUINEIDAD.

Consanguinidad y cruzamiento: El sistema de apareamiento mediante consanguinidad seguido de selección es un camino más corto y seguro que solo la selección para obtener buenos resultados y, a veces, el único camino para fijar mutaciones y caracteres, y dar lugar a la aparición de nuevas razas de canarios. Efectivamente, el "out-breeding", según la terminología anglosajona, o apareamiento de ejemplares sin ningún tipo de consanguinidad produce mucha "heterosis", pero el porcentaje de individuos de óptima calidad suele ser bajo, alrededor del 15%, fruto muchas veces del azar en las combinaciones de genes: no es, por tanto, un método aconsejable, aunque los individuos tendrán mayor "vigor híbrido": mayor resistencia inespecífica frente a las enfermedades y frente a medios adversos, incluido el estrés, comportamiento y actitud, con más viveza y actividad, mejor reproducción, etc., expresando el individuo con más facilidad la constitución genética seleccionada para una cualidad determinada. Se entiende por cruce⁹ el apareamiento de individuos de poblaciones diferentes. Estos cruces pueden usarse para diversos objetivos, como la introducción de genes nuevos (podrían introducir novedades en el canto o en las características morfológicas), sustitución de unas estirpes por otras mediante cruzamientos absorbentes (reemplazar una estirpe por otra de más valor, mediante retro-cruzamientos con la estirpe nueva), utilización de cierta complementariedad entre estirpes (conjunción de aspectos relacionados con el canto u otros aspectos), utilización del vigor híbrido (para bajar el grado de consanguinidad en poblaciones excesivamente consanguíneas), o para formación de nuevas estirpes o poblaciones sintéticas (estirpes producto de la síntesis de otras dos o tres). A veces, se utiliza el término de híbrido para denominar al producto del cruce, a sabiendas de no corresponderse con el verdadero significado que tiene esta palabra desde tiempos antiguos: cruce viable pero no fértil, de animales de dos especies distintas, como es el caso del asno y la yegua para producir el mulo. Sin embargo, al trabajar con poblaciones cerradas o estirpes –como hemos visto ser conveniente para la mejora genética de los canarios de canto-, iremos aumentando el nivel de consanguinidad progresivamente, en función del tamaño efectivo de la población: número de reproductores empleados en cada generación. Hablamos de consanguinidad o endogamia cuando existe un grado de parentesco entre dos seres vivos que pertenecen a la misma especie: están relacionados a través de un antecedente común²⁴; esto se puede ver analizando el árbol genealógico o pedigrí de los individuos, como veremos más adelante. El efecto principal de la consanguinidad es el aumento de la homocigosis y disminución de la heterocigosis. Esto produce efectos beneficiosos y perjudiciales en la cría de cualquier animal, por lo que es un método de cruzamiento que requiere un equilibrio entre estos dos tipos de efectos. El efecto beneficioso más importante de la consanguinidad como método de reproducción es el de producir un aumento de la aparición de homocigosis de caracteres óptimos recesivos. Los efectos negativos de la consanguinidad son variados: se pierde "heterosis", dando lugar a la aparición en homocigosis de genes recesivos para factores letales y de genes recesivos deletéreos con una frecuencia superior a lo normal, ya que muchos de estos genes permanecen ocultos en estado heterocigóticos en las poblaciones no endogámicas. La pérdida del vigor híbrido, da lugar a la "depresión endogámica", caracterizada en el canario por una disminución de la capacidad reproductora con una menor puesta, alteraciones de la incubación y, quizás, menor calidad de los huevos y del desarrollo de la descendencia, disminución del peso y de la talla, menor resistencia a las enfermedades, mayor sensibilidad a las variaciones ambientales, disminución de la vitalidad, etc.

Para controlar equilibradamente la consanguinidad es necesario llevar un estricto registro de ella mediante un árbol genealógico y utilizar programas de apareamiento sucesivos preestablecidos para obtener un grado deseado de consanguinidad. En consecuencia, debemos usar para nuestros ejemplares de canarios una hoja para apuntar el pedigrí; esto nos ayudará a reconocer el mecanismo por el que se transmite un determinado carácter y el grado de consanguinidad en los apareamientos que realicemos.

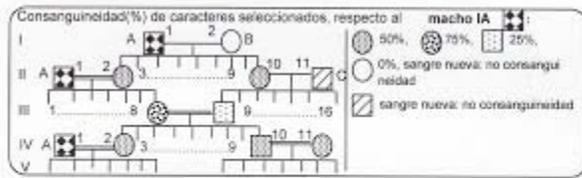


Figura 7. Representación esquemática de la reproducción sucesiva, a partir de una pareja de reproductores. Están representados los elementos más frecuentes que componen el "lenguaje" propio del Árbol genealógico.

La consanguinidad está tipificada según varias clases; estrecha o "inbreeding": de primer grado -padres/hijos, hermanos/hermanas- y de segundo grado -abuelos/nietos y hermanastros de padre o de madre-; mediana, de tercer grado -bisabuelo/ bisnieto y tío-sobrino- y cuarto grado entre primos hermanos; y amplia -desde grado 5º a 10º - que es la llamada "line-breeding".

Elementos que componen el lenguaje del árbol genealógico: el sexo masculino se representa por un cuadrado y el femenino por un círculo; las generaciones se representan por líneas horizontales y se numeran por números romanos, y cada miembro de una generación se numera con números árabes; los cruces se representan por un trazo horizontal que une a las parejas, y del trazo horizontal sale uno vertical que abarca a todos los hijos; con doble línea se representan los apareamientos consanguíneos: cada carácter que se estudie se representa rellenando el cuadrado o círculo con un sombreado determinado. En la Figura 7, representamos la terminología descrita.

6) CONCLUSIONES:

- 1) Las características canoras que muestra un ejemplar no son la expresión directa de su genotipo, sino de su fenotipo; es decir, de la conjunción del genotipo con el medio ambiente al que estuvo expuesto; en consecuencia, es importante conocer cuáles de estas características forman parte del genotipo y se transmiten, y cuáles no y no se transmiten.
- 2) La canaricultura de canto Timbrado Español requiere una sabiduría en la elección de los progenitores, pero también el arte de conjuntar los factores ambientales óptimos para que actúen sobre el genotipo de los pollos.
- 3) Las características de canto de los canarios están reguladas por la conjunción de numerosos genes que interaccionan entre sí, formando como una red; estos genes se transmiten en conjunto según criterios de "Herencia Cuantitativa", no según las leyes de Mendel.
- 4) El "Genotipo" de los canarios de canto regula la actividad canora a través de la función que realiza el "Sistema de Control del Canto" por medio de los "Núcleos Cerebrales" y su "Modulación Hormonal"; a través, también, del control de los "Periodos Sensitivos de Aprendizaje", de la "Diferenciación Sexual Cerebral" y del "Comportamiento Social".
- 5) La composición genética de hermanos de los mismos padres no es idéntica, debido al proceso de "Meiosis".
- 6) La red de núcleos cerebrales, estimulada por las hormonas sexuales, forma un "circuito" que permite al canario llegar a poseer un canto estereotipado adulto, gracias a que memoriza el canto que oye, lo compara con el que ejecuta él mismo, y es capaz de adaptar mediante entrenamiento su canto al memorizado: estos son los "Mecanismos Básicos del Canto".
- 7) La mejora genética de los canarios requiere seleccionar los individuos mejor dotados y aparearlos entre sí, dentro de una población cerrada y uniforme.
- 8) La posible asociación de una morfología determinada con una óptima actividad canora, no es causal.

9) No disponemos de datos objetivos que sustenten razonablemente una prioridad asociada al sexo en la transmisión del canto.

10) La canaricultura mediante poblaciones cerradas aporta la ventaja de lograr homocigosis de los caracteres canoros óptimos; sin embargo, el riesgo de "Depresión Endogámica" obliga a controlar el grado de consanguinidad; es necesario, pues, trabajar con árbol genealógico y esquemas concretos de reproducción.

BIBLIOGRAFÍA:

1) Carlos Buxadé Carbó. Mecanismos de la herencia. (En) Carlos Buxadé Carbó. Genética, patología, higiene y residuos animales. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid 1995. Pg. 33-51.

2) Jose Luís Campo Chavarri. Genética cuantitativa: partición del fenotipo. (En) Carlos Buxadé Carbó. Genética, patología, higiene y residuos animales. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid 1995. Pg. 93-107.

3) Jose Luís Campo Chavarri. Genética cualitativa: principios y ejemplos. (En) Carlos Buxadé Carbó. Genética, patología, higiene y residuos animales. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid 1995. Pg. 77-92.

4) Nottebohm F, T Stokes & CM Leonard. Central control of song in the canary. *J Comp Neurol* 1976; 165:457-486.

5) Todt D&H Hultsch. How song birds deal with large amount of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical song memory. *Biol Cybernetic* 1998; 79; 487-500.

6) Clayton DF. Role of gene regulation in song circuit development and song learning. *J Neurobiol* 1997; 33:549-571.

7) Wade J & APO Arnold. Functional testicular tissue does not masculinize development of the zebra finch song system. *Pro Natl Acad Sci. USA* 1996; 93:5264-5268.

8) Zann RA. The zebra finch: a synthesis of field and laboratory studies. Oxford University Press. Oxford 1996.

9) Gahr, M. Hormone dependent neural plasticity in the juvenile and adult song system. In: *An NY Acad Sci*, 2004. Philip H and Marler P, Eds. 1016:684-703.

10) Terpstra NJ, et al. Localized brain activation specific to auditory memory in a female song bird. *J Comp Neurol*, 2006; 494(5):784-791.

11) Nottebohm F, Stokes T M, Leonard C M; Central control of of song in the canary. *J Comp Neurol*, 1976; 165:457-486.

12) Arnold AP, Nottebohm F, Paff DW; Hormon concentrating cells in vocal control and others areas of the brain of the zebra finch; *J Comp Neurol*, 1976; 165:487-512

13) Gahr M, Metdorf R. Distribution and dynamics in the expression of androgen and estrogen receptors in vocal control systems of songbird; *Brain Res Bull*, 1997; 44:509-517

14) Smith GT, et al. Seasonal changes in testosterone, neural attributes of song control nuclei, and song structure in wild songbird. *J Neurosci*, 1997; 17:6001-600

15) Nottebohm, F, Kasparian, S and Pandacis, D. Brain space for a learned task. *Brain Res*, 1981; 213:99-109

16) Vicente Jerez G-C. Mecanismo del canto del canario. *Pájaros*, 2004; 61:37-44

- 17) Vicente Jerez G-C. Hinchamiento de la papada durante el canto o "papeo" y su influencia en el canto. *Pájaros*, 2006; 66: 16-18
- 18) Ball GF, Auger CJ, Bernard DJ, Charlier TD, Sartor JJ, Riter LV and Balthazart J. Seasonal plasticity in the song control system. Multiple brain sites f steroid hormone action and the importance of variation in song behavior. In: *An NY Acad Sci*, 2004. Philip H. and Marler P, Eds. 1016:586-610
- 19) Nottebohm F. A brain for all seasons: ciclical anatomical changes in son control nuclei of the canary brain; *Science*, 1981; 214:1368-1370
- 20) Goldman SA, Nottebohm F; Neuronal production, migration and differentiation in a vocal control nucleus of the adult female canary brain. *Proc Natl Acad Sci*, 1983; 80: 2390-2394
- 21) Alvarez Buylla A, Kirn JR; Birth, migration, incorporation and death of vocal control neurons in adult songbird. *J Neurobiol*, 1997; 33:585-601
- 22) Jesús Piedrahita Arilla. Predicción de la respuesta a la selección. (En) Carlos Buxadé Carbó. *Genética, patología, higiene y residuos animales*. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid 1995. Pg. 37-150.
- 23) Fernando Orozco Piñán. Conceptos básicos de las poblaciones donde se aplica la mejora. (En) Carlos Buxadé Carbó. *Genética, patología, higiene y residuos animales*. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid 1995. Pg. 15-32.
- 24) Miguel Angel Toro Ibáñez y Clara Díaz Martín. Consanguinidad y cruzamiento. (En) Carlos Buxadé Carbó. *Genética, patología, higiene y residuos animales*. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid 1995. Pg. 167-181.

Vicente Jerez Gómez-Coronado
Badajoz 13 de Mayo de 2009

Publicado por J. M. Sandua En <http://www.jmsandua.blogspot.com.es/> 