

Genética y comportamiento

-Domesticación en mamíferos-

A decorative graphic consisting of a solid teal horizontal bar at the top, followed by a white horizontal bar, and then three thin, parallel teal horizontal lines on the right side of the white bar.

Cavagna, Eleonora Inés – Giovanetti, María Pilar

Introducción

- La evolución biológica es un hecho histórico establecido, pero ¿qué factores son responsables del cambio evolutivo?
- La **evolución** es ante todo un proceso de cambio genético en el tiempo, y la **genética de poblaciones** es la disciplina biológica que suministra los principios teóricos de la evolución.
- Los cambios evolutivos a pequeña escala (en el seno de las poblaciones de las especies) contiene todo lo necesario para explicar la evolución.



- Las especies comprenden poblaciones de individuos que se cruzan entre sí, formando una comunidad de intercambio genético



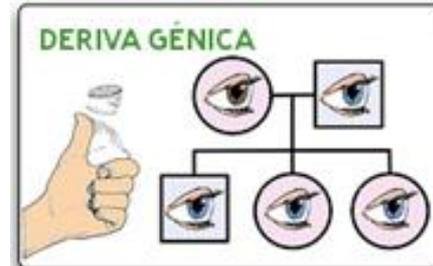
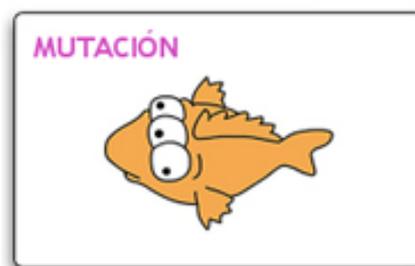
Población mendeliana



- En el seno de la población, algunos individuos dejan más descendientes que otros.
- El que un individuo deje más descendientes implica que sus variantes génicas (alelos) estarán más representadas en la siguiente generación.
- Las frecuencias de los distintos alelos cambiarán de una generación a otra, y este cambio será irreversible cuando se considera el conjunto de los genes de la población.

Por tanto, desde el punto de vista de la población, la evolución es un cambio acumulativo e irreversible de las proporciones de las diferentes variantes de los genes en las poblaciones.

¿Qué procesos hacen que las frecuencias alélicas (o génicas) de las poblaciones cambien en de generación en generación?



Domesticación

- Price (1984), la definió como un proceso por el cual una población de animales se adapta al hombre y al ambiente de cautiverio mediante una combinación de cambios genéticos, que suceden a lo largo de generaciones, y acontecimientos evolutivos inducidos por el ambiente, que se repiten en cada generación.
- **Síndrome de domesticación (SD):** conjunto de características morfológicas que se dan en la domesticación.
- Numerosos investigadores se han dedicado a estudiar e intentar dilucidar por qué la selección a favor del temperamento calmo se relaciona con cambios físicos y neuroquímicos, y qué efectos tienen las influencias genéticas y los cambios en el ambiente o aprendizaje sobre la conducta animal.
- El estudio de la domesticación requiere experimentos selectivos a largo plazo, cuyo objetivo final es producir animales con un comportamiento similar al de animales domésticos.



- En este trabajo nos centraremos en la domesticación de mamíferos realizada por hombre a lo largo de los años, tomando principalmente como modelos al lobo y al zorro.

Pero la selección en el proceso de domesticación,
¿involucraba únicamente rasgos comportamentales?

Hipótesis

La domesticación involucra cambios genéticos que generan modificaciones morfológicas y comportamentales en los animales. Como se trata de cambios fenotípicos muy diversos y aparentemente no relacionados, esperamos que los genes que intervienen en este proceso sean también numerosos.

Método

Revisión de papers y reviews completos consultando la base de datos de Google Académico, sin restricción de fecha, en los idiomas español e inglés.

1) Primeras observaciones en animales domésticos

- Darwin fue el primero en describir las características comunes entre los animales domésticos y planteó dos posibles explicaciones para esto:

-Explicación 1: el **ambiente favorable** de cautiverio (principalmente las dietas mejoradas) genera los cambios observados en la domesticación.

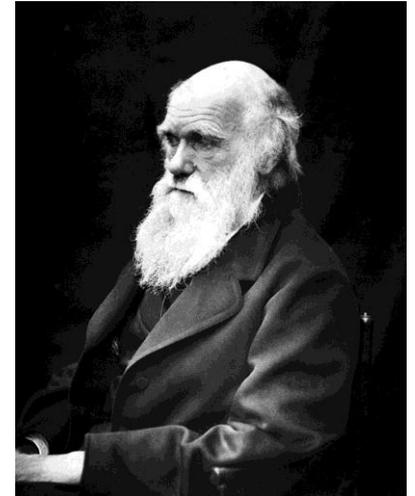


No explica qué características son producidas por el ambiente en cada generación y cuáles son heredades de generaciones anteriores

-Explicación 2: la **hibridación** entre individuos de la misma sp o de sp emparentadas origina los cambios en animales domésticos.



No explica por qué se dan particularmente las características de la domesticación y no otras en las especies domesticadas



- Belyaev (1979) estudió la domesticación en zorros y empleó la primera explicación de Darwin.



Los caracteres de la domesticación se producen por efectos del **ambiente más protegido** en el cautiverio, que modifican los niveles hormonales y con ello la expresión de genes

1° cambios epigenéticos  2° cambios genéticos

2) Explicaciones actuales del síndrome de domesticación

- La mayor parte se basan en uno o unos pocos rasgos fenotípicos del SD.
 - Wilkins et al. (2014) son los primeros en postular una hipótesis que establezca los fundamentos unificados de todas las características observadas en el SD.
- Todas las estructuras afectadas en el SD derivan de células de la cresta neural

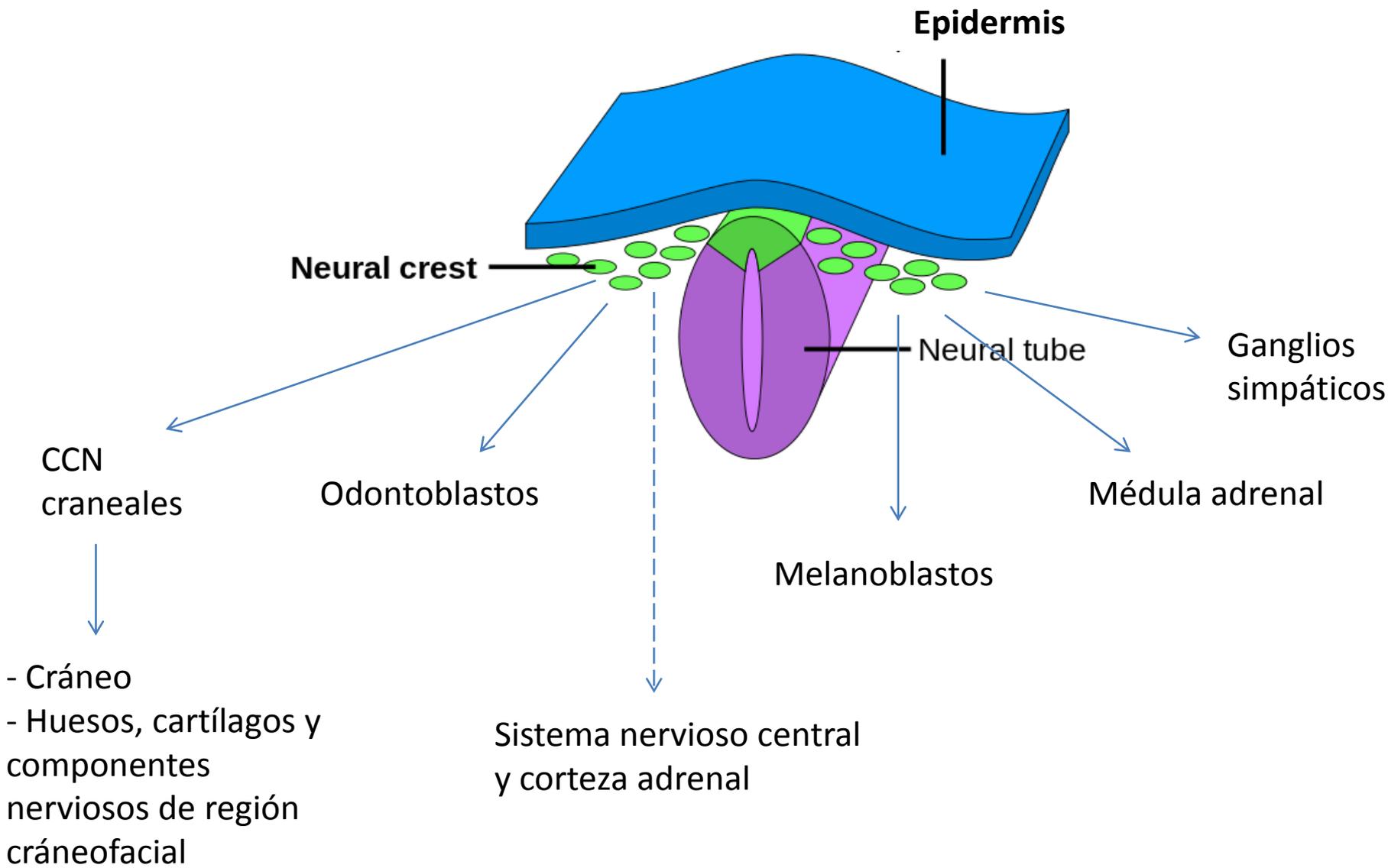


Hipótesis: Los múltiples cambios fenotípicos que caracterizan al síndrome de domesticación de mamíferos se deben a una deficiencia en las células de la cresta neural durante el desarrollo.

Wilkins et al. (2014): **Hipótesis de las células de la cresta neural (CCN)**

Premisa: la **presión primaria de selección** es la selección de la **conducta (masedumbre)**.

- En laboratorios la mansedumbre se logra con una reducción de la médula adrenal (libera las hormonas del estrés).
 - En las especies domésticas se ha registrado un hipofuncionamiento de la médula adrenal y con ello ↓ de las hormonas del estrés
- Vinculación de las funciones adrenales con el resto de características del SD en el desarrollo: **CÉLULAS DE LA CRESTA NEURAL**

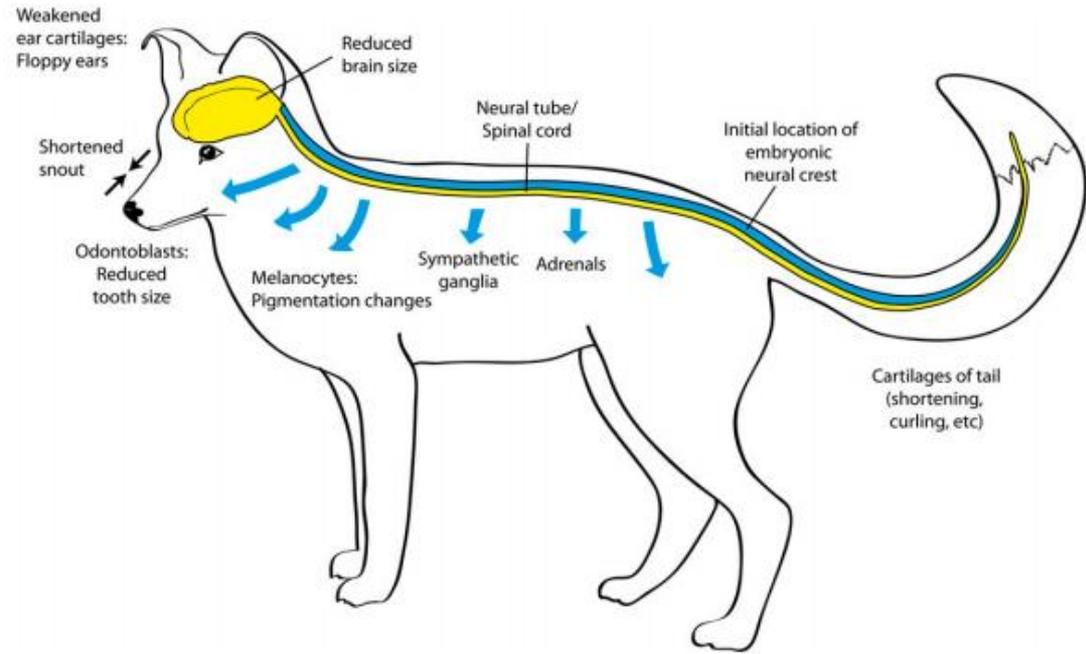


Selección de animales más dóciles



Selección de individuos con **reducción en las CCN**

Consecuencia:
desarrollo del resto de características del SD



Principalmente por defectos en la migración de las CCN

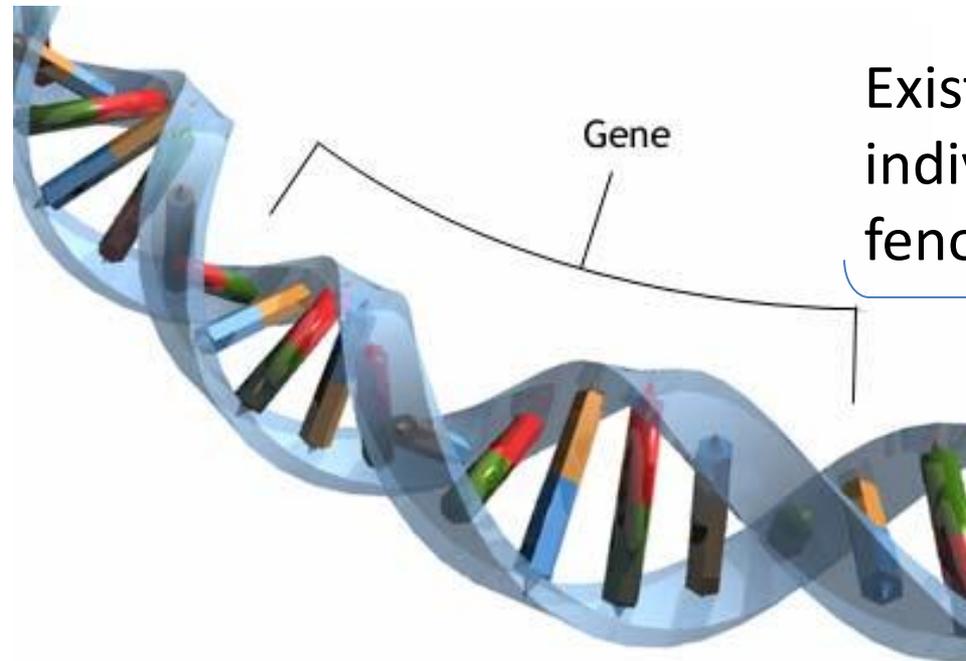
- Existe un amplio número de genes que intervienen en las interacciones y migración de las CCN.
- Las modificaciones en estos genes suelen ser letales o muy debilitantes, pero en el SD son no patológicas y de efecto moderado

- La respuesta a la domesticación es muy rápida



Existencia de varios alelos con un efecto individual pequeño producen el fenotipo

origen poligénico



3) Domesticación

- La domesticación es el proceso y la condición de adaptación genética, ambientalmente inducida por los seres humanos y el cautiverio.
- Estudios del ADN mitocondrial de perros domésticos sugieren el potencial para múltiples eventos de domesticación. Los datos arqueológicos apoyan la fecha del evento de domesticación: 15.000-20.000 años atrás.
- La domesticación en mamíferos implica **cambios fenotípicos** de tipo **morfológicos y comportamentales**.



Componentes morfológicos

Table 1 List of traits modified in the "domestication syndrome" in mammals*

Trait	Animal species	Location/source
Depigmentation (especially white patches, brown regions)	Mouse, rat, guinea pig, rabbit, dog, cat, fox, mink, ferret, pig, reindeer, sheep, goat, cattle, horse, camel, alpaca, and guanaco	Cranial and trunk
Floppy ears	Rabbit, dog, fox, pig, sheep, goat, cattle, and donkey	Cranial
Reduced ears	Rat, dog, cat, ferret, camel, alpaca, and guanaco	Cranial
Shorter muzzles	Mouse, dog, cat, fox, pig, sheep, goat, and cattle	Cranial
Smaller teeth	Mouse, dog, and pig	Cranial
Docility	All domesticated species	Cranial
Smaller brain or cranial capacity	Rat, guinea pig, gerbil, rabbit, pig, sheep, goat, cattle, yak, llama, camel, horse, donkey, ferret, cat, dog, and mink	Cranial
Reproductive cycles (more frequent estrous cycles)	Mouse, rat, gerbil, dog, cat, fox, goat, and guanaco	Cranial and trunk (HPG axis)
Neotenous (juvenile) behavior	Mouse, dog, fox, and bonobo	Cranial
Curly tails	Dog, fox, and pig	Trunk



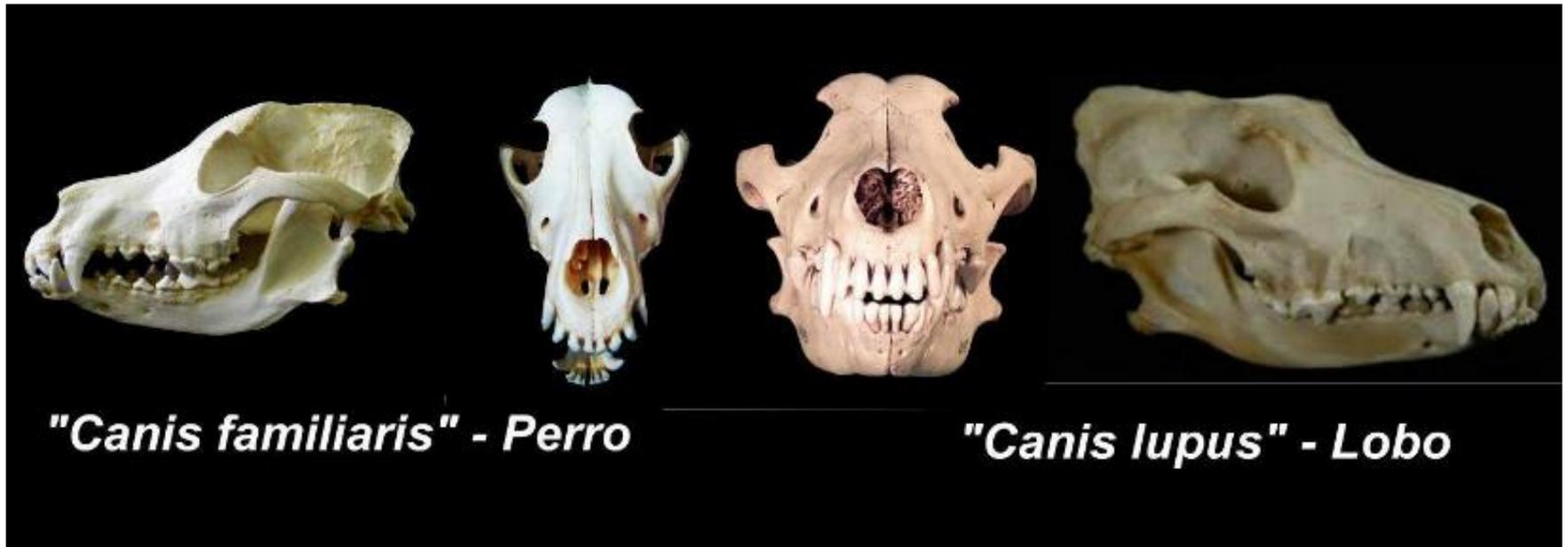
➤ Cambios en la pigmentación

- Todas las crías de animales domésticos muestran áreas de depigmentación relativa en su pelaje.
- Las áreas de depigmentación presentan una reducción en el número de melanocitos, que son células de pigmentación en vertebrados y que derivan de la CCNs.
- Al menos 125 genes que influyen, de los cuáles al menos 25 están involucrados en el desarrollo y migración de las CCNs.
- Las bases genéticas de los cambios en la pigmentación son complejas, con principales efectos pleiotrópicos y epistáticos.



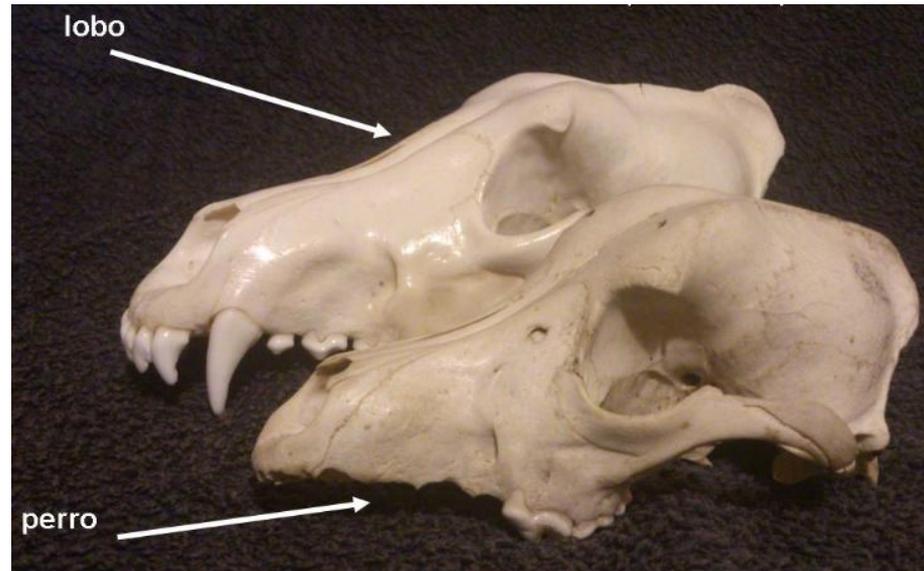
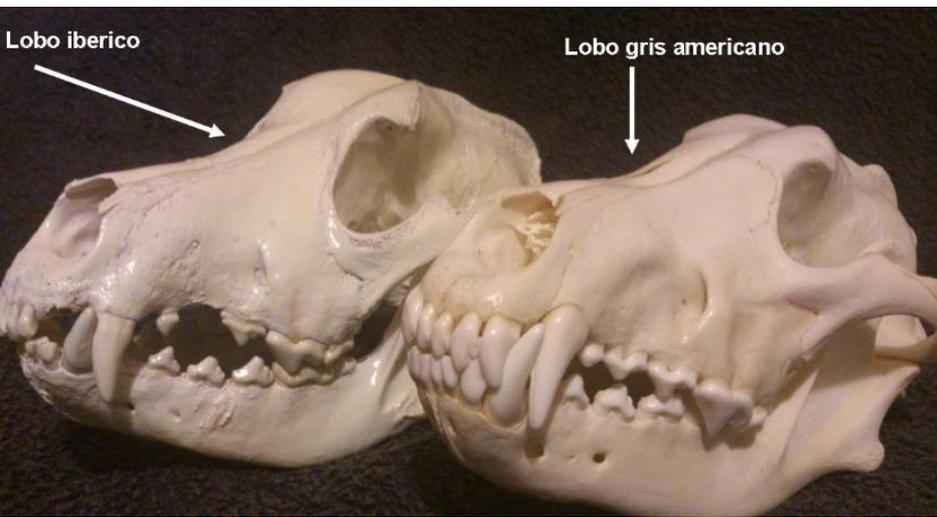
➤ Reducción de los huesos faciales

- Reducción de la mandíbula superior e inferior y del esqueleto facial relativo a sus ancestros wild-type.
- Estas estructuras óseas derivan de las CCNs craneales y el tamaño de las mandíbulas depende del número de estas células que llegan a región facial.



➤ Reducción del tamaño de los dientes

- Reducción del tamaño de los dientes relativa a los ancestros wild-type.
- La gran parte de los dientes se desarrollan a partir de odontoblastos que derivan de la CCNs.
- La reducción en el tamaño de los dientes es precedida por una reducción del número de las CCNs craneales.



➤ Orejas flexibles

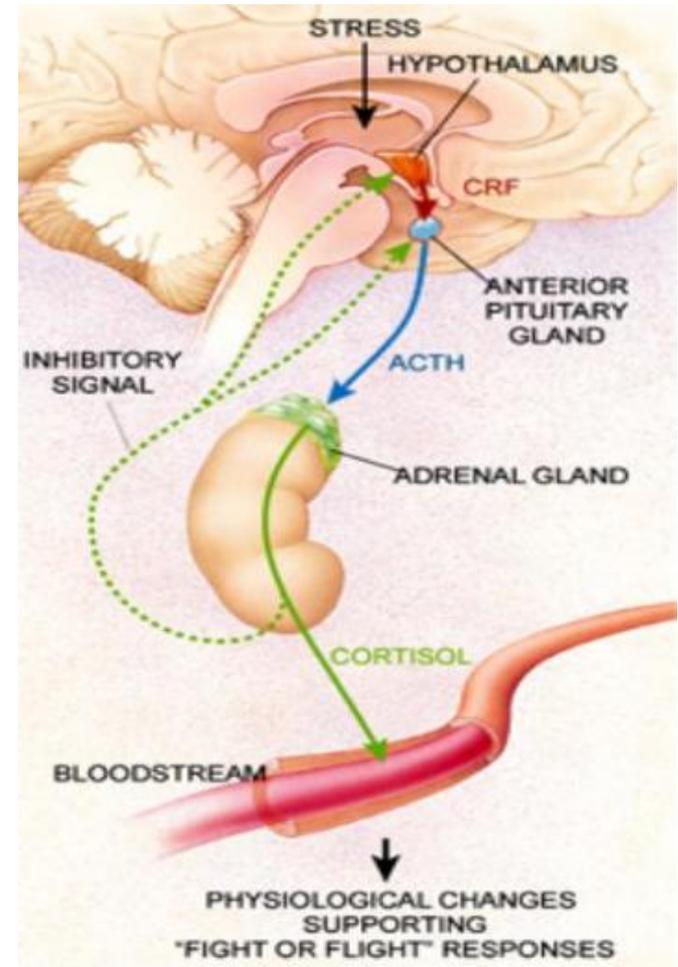
- Son un componente del SD identificado en casi todas las especies domesticadas.
- El pabellón de la oreja de los mamíferos está formado por cartílago y tejido conjuntivo que se desarrolla a partir de tejidos que surgen de las tres capas embrionarias como también de CCNs.
- Una deficiencia moderada de las CCNs que originan el cartílago produce el fenotipo de las orejas flexibles.



Componentes comportamentales y neurológicos del SD

- Mansedumbre

Existen dos formas en las que la deficiencia en el funcionamiento de la cresta neural puede determinar la mansedumbre y ambas involucran la reducción del funcionamiento en el eje hipotálamo-pituitario-adrenal (HPA).



A) Hipofuncionamiento y reducción de la médula adrenal:

- Interviene en la producción y liberación de las hormonas que se liberan en situaciones de estrés o estímulos amenazantes.
- Juega un papel importante en el feedback con el sistema nervioso central para realizar procesamientos cognitivos y para el aprendizaje en situaciones de miedo y estrés.
- Los tejidos de la médula adrenal derivan de las CCNs.

B) Efecto del hipofuncionamiento del sistema nervioso simpático en el desarrollo:

- El eje HPA en los primeros meses de vida de los mamíferos salvajes es inmaduro para desarrollar una respuesta completa al estrés y miedo, pero al madurar, las crías se vuelven muy reactivas y miedosas a animales extraños.
- En las crías de animales domésticos el periodo de maduración del HPA es más largo, por lo que tienen un periodo de socialización de mayor duración y los humanos son reconocidos como estímulos de bajo riesgo para cuando el eje HPA ha madurado.



- Cambios en el sistema nervioso central en animales domésticos

- Disminución del tamaño del cerebro respecto a los salvajes.



Disminución del número de CCNs craneales, las cuales cumplen un papel indirecto pero fundamental en el desarrollo del cerebro

- Alteraciones en las funciones reproductivas: ciclos estrales más frecuentes en hembras y pérdida de la estacionalidad en las crías.



Disminución del funcionamiento del eje hipotálamo-pituitario-gonadal generando efectos inhibitorios



Reducción del tamaño de la glándula pineal que regula los ciclos estrales con el cambio de duración del día.

- La glándula pineal de los animales domésticos es más pequeña que en los salvajes.

- Neotenias

Es el mantenimiento de rasgos juveniles por parte del adulto.

- En perros, la conducta de ligación a su dueño le impide la búsqueda del liderazgo de la jauría.
- Conservan comportamientos de lobos cachorros, como el hecho de ladrar mucho, siendo que los lobos adultos rara vez ladran.
- Ampliación del periodo de socialización.

Están determinadas por cambios en genes que dirigen la secuencia temporal de las distintas etapas del desarrollo.

Implica la retención de un conjunto de caracteres comportamentales y morfológicos en distintos sistemas de órganos.

Existen numerosos genes que intervienen en el desarrollo de neotenias, sugiriendo nuevamente un origen poligénico para los rasgos del SD.

Selection for Tameness

Reduced neural crest input
("mild neurocristopathy")

Reduction in adrenals
& sympathetic ganglia
→ Reduced stress,
Reduced fear of humans,
Learning: "humans OK".

White patches (melanocytes)
Floppy ears (chondrocytes)
Reduced muzzles, & jaws
(osteoblasts)
Reduced teeth (odontoblasts)

Reduced forebrain size

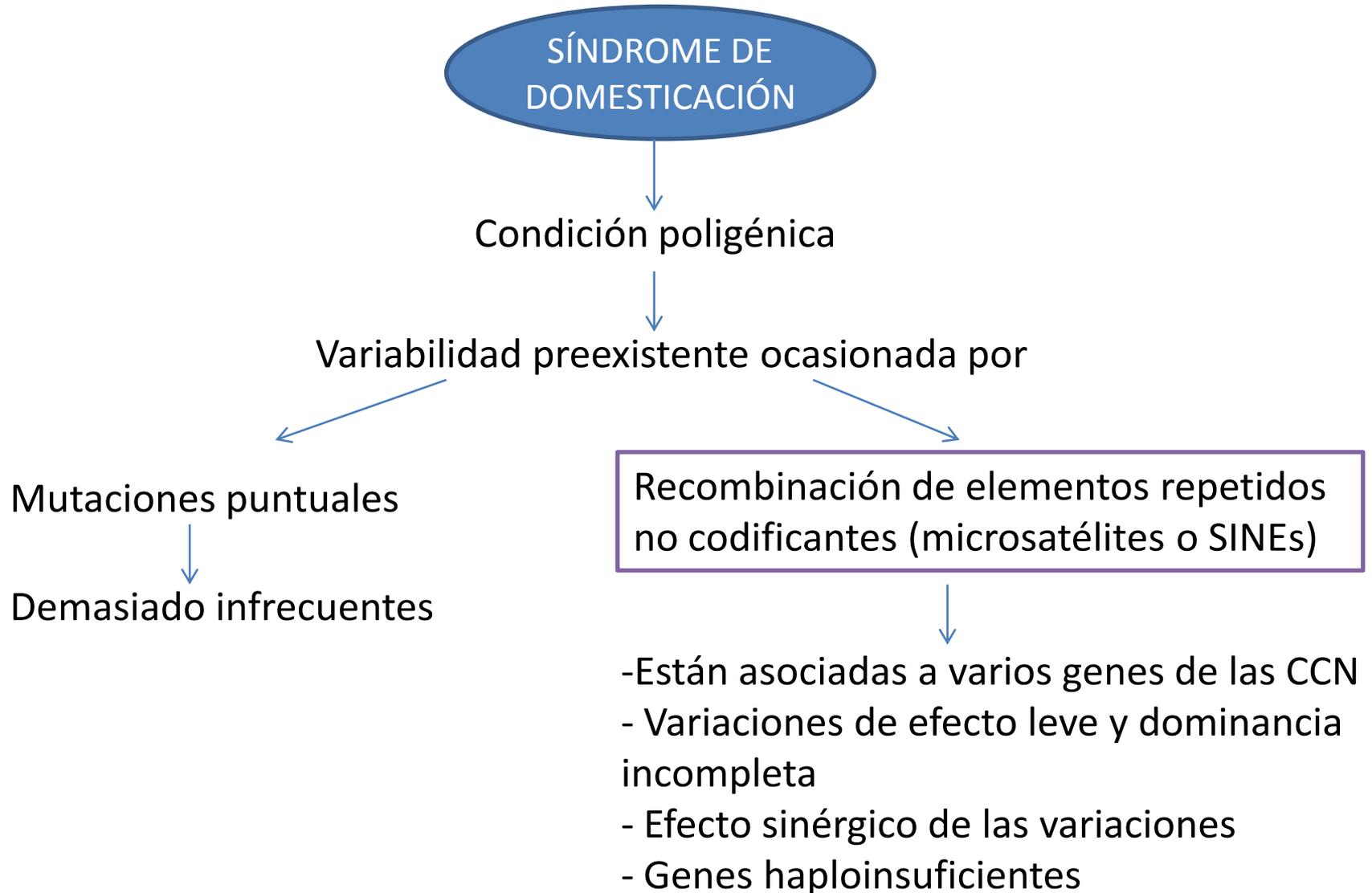
*Potential indirect
side-effect of reduced
neural crest input*

Direct developmental results of reduced neural crest input

Selected Traits

Unselected By-Products

Bases hereditarias del SD: cambios genéticos o epigenéticos



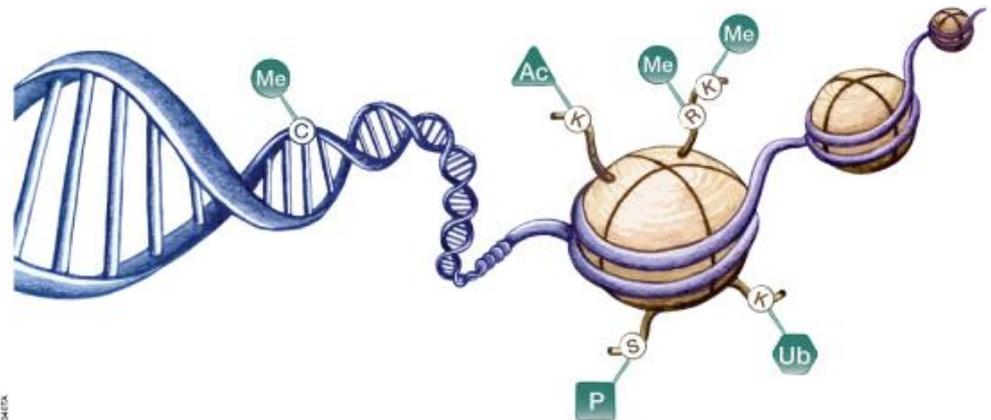
Bases hereditarias del SD: cambios genéticos o epigenéticos

Cambios
EPIGENÉTICOS

Existen evidencias de que el estrés de la madre genera cambios epigenéticos en la cromatina, y con ello cambios comportamentales en las crías.

Es importante conocer la **heredabilidad** de la variación para determinar si tienen o no potencial evolutivo

Genes que afectan la coloración del pelaje en ratones y zorros (Star gene) presentan una fuerte transmisibilidad transgeneracional de estados epigenéticos



Experimento farm-fox

- Consiste en experimentos de domesticación de zorros de plata que se realizan desde 1950.
- El único parámetro de selección fue la mansedumbre, pero igualmente se manifestaron en los zorros las mismas características de domesticación registradas en perros.
- Se establecieron grados de domesticación para clasificar a los animales. En la 30-35 generación de los zorros seleccionados, el 70-80% de los animales estaba en el más alto grado de domesticación.
- Caracterizaron medidas cuantitativas basadas en la evaluación de las conductas para establecer cepas domésticas y agresivas.
- Realizaron un mapa de ligamiento del genoma de los zorros, que servirá para caracterizar los genes que intervienen en la mansedumbre y conductas agresivas.



Conclusiones

- ✓ El síndrome de domesticación en mamíferos consiste en un **conjunto de características comportamentales y morfológicas**.
- ✓ Las características del SD parecen ser generadas por **modificaciones en un conjunto de genes de las células de la cresta neural** (origen poligénico), que llevan a la **reducción** de estas células.
- ✓ Las variaciones genéticas pueden producirse por mutaciones puntuales, recombinación de elementos repetidos no codificantes y mutaciones epigenéticas.
- ✓ Sería necesario establecer qué genes de las CCN son los que sufren variaciones y generan el SD, sin descartar posibles cambios epigenéticos o variaciones en regiones no codificantes del ADN.

Bibliografía

- Barbadilla, A. La Genética de poblaciones. Bioinformática, Universidad Autónoma de Barcelona. URL: <http://bioinformatica.uab.es/divulgacion/la%20genetica%20de%20poblaciones.pdf>
- Belyaev, D. K. 1978 . Destabilizing selection as a factor in domestication. *The Wilhelmine E. Key Invitational Lecture*.
- Cruz, F. , Vilá, C. , Webster, M. T. 2008. The legacy domestication: Accumulation of deleterious mutations in the Dog Genome. *Mol Biol Evol*; 25 (11): 2331-2336.
- Grandin, T. , Deesing, M. J. 1998. La Genética del comportamiento animal. Temple Grandin (comp), Genetics and the behavior of Domestic Animals. San Diego, California: Academic Press (capítulo 1).
- Kruska, D. C. (2005). On the evolutionary significance of encephalization in some eutherian mammals: effects of adaptive radiation, domestication, and feralization. *Brain, behavior and evolution*, 65(2), 73-108.
- Spady, T. C. , Ostrander, E. A. January 2008. Canine Behavioral Genetics: Pointing Out the Phenotypes and Herding up the Genes. *The American Journal of Human Genetics*, 82, 10–18.
- Trut, L., Oskina I., Kharlamova A. 2009. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia.
- Wilkins, A. S. , Wrangham, R. W. , Tecumseh Fitch, W . 2014. The “Domestication Syndrome” in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics. *The Genetics Society of America*. doi: 0.1534/genetics.114.165423

**MUCHAS GRACIAS POR SU
ATENCIÓN**



**CUALQUIER DUDA USEN
GOOGLE**