

## EDUCACION CONTINUADA

### Presentación

Se inicia en esta entrega una serie de análisis teóricos sobre las bases científicas que sustentan la técnica del mejoramiento animal. El primer artículo de la serie corresponde a uno de los estudios del profesor Terner presentado en el *Symposium* que sobre la Heterosis se llevo a cabo en Varsovia por el Instituto de Genética y Cría Animal de Jastrzebiec (Polonia). Le seguirán otros que han sido presentados a consideración del Consejo de Redacción de la revista.

Es opinión de la Dirección de la Revista que el tema es bastante importante y que las investigaciones que el Consejo de Redacción ha considerado con suficiente solidez por la rigurosidad de su exposición y por la relevancia de los puntos sometidos a análisis aportan elementos de gran valor para una mejor comprensión del curso actual de la ciencia de la genética de poblaciones y de una de sus técnicas derivadas, el mejoramiento animal.

## I. MICHAEL LERNER 1910 – 1977

A la edad de 17 años, I. Michael Lerner llegó a Vancouver (Canadá) desde Manchuria, siendo su lengua materna el ruso. En la universidad de Colombia británica obtuvo sus grados de B.S. y M.S., y la Universidad de California, en Berkeley (U.S.A.), le otorgó el Ph.D. en genética.

Dentro de sus primeros aportes importantes, se encuentra la elaboración de un índice de selección óptimo para aves de postura. Considerándose que, a partir de éste trabajo, en pocos años se logró doblar la producción de huevos en granjas comerciales.

En sus trabajos de investigación, dedicó especial atención al estudio de los elementos genéticos en relación con la teoría de la evolución natural, y en el campo de la zootecnia se reconoce a I. Michael Lerner un aporte decisivo al establecimiento de las bases científicas del mejoramiento animal que permitieron, por tanto, la transformación de éste de un arte en una verdadera técnica. Sus trabajos en la selección de aves para producción de huevos son los únicos experimentos críticos y bien documentados que se han hecho en animales de granja sobre la teoría para producir la respuesta a la selección.

Dentro de las múltiples publicaciones de éste investigador, podrían mencionarse las siguientes: "Heritability of all-or-none traits: viability of poultry" (Robertson, A. and I. M. Lerner. *Genetics*, 34: 395-411); "Heritability of threshold characters" (Dempster, E.R. and I. M. Lerner. *Genetics*, 35: 212-236. 1950); "Population genetics and animal improvement" (Cambridge University Press. 1950); "Genetics homeostasis" (John Wiley and sons, New York. 1954); "Modern developments in animal breeding"; éste último traducido al español con el título "La nueva zootecnia" (Lerner, I. M. y H. P. Donald. Trad. por E. Zorita. Edit. Academia, España 1969).

Pero incursionó también Lerner en otros campos del saber; debiendo destacarse que el interés primario a través de su vida fueron las humanidades; habiendo compartido su labor por varios años la zootecnia y, en dedicación de medio tiempo, el "Institute of Personality Assessment" de Berkeley; donde participó en el desarrollo de investigaciones, en la dirección de seminarios y en el estudio de literatura técnica sobre Psicología.

## LA HETEROSIS Y EL FUTURO DEL MEJORAMIENTO ANIMAL\*

I. Michael Lerner

Es objeto de este simposio un fenómeno muy importante pero mal conocido, y el propósito que nos ha convocado aquí es el de revisar nuestro actual conocimiento sobre él, arrojar alguna luz sobre sus bases biológicas, sobre todo, explorar sus potencialidades para el uso en la cría animal.

La heterosis es un tema que se ha discutido ampliamente desde la primera gran recopilación de escritos publicados hace más o menos veinte años (1). En varios

de los últimos volúmenes del *Animal Breeding Abstracts* existen referencias que incluyen un gran número de artículos reseña y textos en varios idiomas sobre heterosis. Sus bases moleculares, algunas de las cuales anticipó Haldane (2,3), han sido recientemente sujetas a un minucioso análisis (4). Su aplicación se ha difundi do en la cría de animales y en plantas. Los ejemplos de su ocurrencia son numerosos en las poblaciones naturales y en las especies domésticas. La evidencia de su existencia es anterior en muchas décadas y aún siglos a la invención del término, y las investigaciones experimentales, llevadas a cabo de una manera más o menos metódica, han sido realizadas desde hace mucho más de medio siglo. Y, por supuesto, en su amplio sentido, la heterosis no fue campo desconocido para Darwin y las generaciones de criadores que le precedieron.

\* Conferencia presentada en el Simposio sobre Heterosis, celebrado en Varsovia, Polonia, por la Academia Polaca de Ciencias, y coordinado por el Instituto de Genética y Cría Animal de Jastrzebiec, Septiembre 27 - Octubre 2, 1971. Artículo publicado en: *Perspectivas in Biology and Medicine*, Vol. 16 (4): 581-598, 1973.

Traducido por Colveza, centro de Transcripciones.

Todavía es posible decir que: 1. No hay un acuerdo general sobre el significado del término; 2. Hay muchas teorías e

ideas acerca de las bases biológicas de la heterosis pero sólo pocos hechos inobjetables; y 3. No hay pruebas de que los métodos que la incluyen, utilizados por el mejoramiento animal, sean, en efecto óptimos para todas las especies en todas las situaciones. Aún en la producción del maíz, donde los cruces entre líneas endocriadas comienzan a gozar de un monopolio a nivel mundial, no se ha establecido inequivocadamente ningún método por el cual la cría para el comportamiento heterótico sea operacionalmente el procedimiento más sano a seguir.

Estos tópicos son lo suficientemente conocidos como para no requerir elaboración de mi parte. En cualquier caso asumiré que sus aspectos más importantes para nuestra labor aquí, serán tratados por otros autores con más competencia y conocimiento de los detalles biológicos y prácticos que los que yo poseo. Ya que no poseo nuevos datos experimentales, o cualquier hipótesis nueva acerca de la heterosis, o cualquier concepto teórico fresco para presentar a ustedes, la pregunta de qué estoy haciendo aquí es obviamente pertinente.

Aunque es posible que tenga alguna contribución menor para hacer en esta reunión, esta no se basa en mi discusión sobre Homeostasis Genética previamente publicada (5), a la que probablemente deba mi presencia aquí, ni estaría relacionada con mi libro sobre selección (6), del cual estoy feliz al notar que puede ser conocido no sólo por aquellos que están familiarizados con el idioma Inglés, sino también por aquellos que pueden leer con mejor comprensión que yo su traducción polaca. Más bien, la esencia de mi discurso será una extensión de las consideracio-

nes realizadas por el profesor Hugh Donald y yo cuando nos embarcamos en el propósito de discutir la cría animal en un contexto social amplio (7). De nuevo, deseo recordar que este trabajo, en alguna forma alterado, en mayor parte como resultado de la supresión y en parte por el hecho de la transcripción, está disponible en Ruso, un idioma que yo conjuntamente con otros aquí presentes podemos reclamar con alguna familiaridad. Con este volumen como punto de iniciación, quiero para la discusión de algunos problemas generales y temas derivados que podrían considerarse con extrema larguezza como puntos de vista filosóficos y sociales, suministrar vagamente algún punto de referencia.

#### La heterosis en la literatura científica

No me siento obligado a examinar la vasta literatura que versa sobre este tema. Estoy seguro de que la mayoría de los *journals* que tratan los problemas de la cría animal en varios idiomas están más fácilmente disponibles para la mayoría de la audiencia que para mí, y en consecuencia veo poca razón para embarcarse en la tarea de localización y resumen de toda la literatura importante recientemente publicada en este campo. De hecho, mirando las últimas publicaciones del *Animal Breeding Abstracts*, encontré pocos reportes particularmente útiles para mis propósitos. Un buen número de ellos contienen muchos experimentos no definitivos sobre varias características económicas del individuo y sobre animales de laboratorio. Otros aparecen como artículos reseña muy admirables en su intención y ejecución pero que servirían para las necesidades de otros y no para el objeto de mi tema. No deseo cuestionar la importancia

de artículos tales como el de Mason (8) quien presentó una valiosa y exhaustiva (aunque no evaluativa) recopilación de información sobre ganado de carne. Ni es mi deseo minimizar la significancia de artículos tales como el de Pearson y McDowell (9), quienes logran una apreciación poco menos que hiperemotiva de la heterosis en ganado de leche, o la completa revisión de Sellier (10) sobre cerdos, o la todavía más reciente contribución de Wong, Boylan y Rempel (11), quienes compraron diferentes métodos de selección para mejorar el comportamiento de los cerdos cruzados. Este y otros trabajos, de algunos de los cuales surgen dudas acerca de la utilización práctica de la heterosis, son altamente informativos, como los numerosos reportes sobre estas mismas especies y sobre ovejas, que han surgido de la *Animal Breeding Research Organization* en Edimburgo y de otras instituciones. Aquí, desearía sólo llamar la atención hacia el artículo de King (12), apenas saliendo de la imprenta en el momento en que escribo este artículo, el cual plantea algunos problemas generales sobre la investigación en la cría animal. El folleto que contiene este artículo también incluye una bibliografía de las publicaciones del centro de Investigaciones de Edimburgo durante los últimos cinco años.

Debo por lo demás hacer mención específica de los resultados obtenidos con pollos y pavos. Al menos en el mundo occidental, la evaluación del estado del arte de la cría de estas especies ha llegado a ser oscurecido por el surgimiento de secretos comerciales de sus practicantes, un punto que siempre he tratado en mis publicaciones anteriores (7, 13).

Finalmente, quiero anotar que Manwell y Baker (4) revisaron recientemente *in extenso* mucha de la literatura en idioma Inglés sobre un gran número de especies. Me permito disentir de su presentación y en algún grado del énfasis que ponen en desollar ese caballo muerto llamado "mística de la heterosis". Menciono este punto particularmente porque colocarle el membrete de mística a las nociones, con las cuales uno no está de acuerdo, es un pasatiempo favorito no sólo en ciertas partes del mundo sino en todas partes; véase, por ejemplo, los comentarios de Heuts (14) sobre esto. En cualquier caso, parece existir poca razón para recorrer el mismo campo que Manwell y Baker han recorrido en su libro laboriosamente documentado.

No presumo de que les diré algo completamente nuevo. Me abstendré de hacer cualquier afirmación en ese sentido. No a causa de la sugerencia de Chargaff (15), de que en la ciencia lo que cuenta es ser el último, en lugar del primero, sino de acuerdo con el pensamiento expresado, creo yo, por el teórico político Inglés Thomas Hobbes, el autor de *Leviathan*, de que las cosas nunca dichas antes probablemente nunca serán dichas de nuevo.

Más aún, es probable que las afirmaciones que haré sean contrarias a las que yo he dicho o escrito en otra parte. Con todo el respeto debido a la importancia de esta ocasión particular, me temo, compartiré el sentimiento de André Lwoff (16): "yo no leo todo lo que he escrito para llegar a saber"; leer sus propios trabajos es "un castigo" suficiente para cualquier científico.

## La cría heterótica

Probablemente una discusión debe comenzar por la definición de términos. Este procedimiento es a menudo fatal para cualquier intento de provocar una discusión (lo cual es mi propósito), el estar de acuerdo sobre lo que se acepta como un hecho. No tengo deseos de tomar este riesgo tampoco deseo agregar algo más a la confusión terminológica para especificar de alguna manera nueva el significado preciso de "heterosis". Desearía más bien abandonar el uso de la palabra aquí, y en consecuencia ofrecer una definición, solamente para los propósitos limitados de esta discusión, que llamaría en un término corto "cría heterótica". Y lo haré así con pleno conocimiento del dictado del Mefistófeles de Goethe: "cuando el entendimiento está ausente, una palabra vendrá a la memoria".

Quiero usar este término para denotar cualquier sistema artificial de cría que esté basado en la premisa de que los individuos producidos por la unión de gametos provenientes de diferente pool de genes son superiores, con respecto a cualquier característica que pueda estar bajo consideración, a los individuos cuyos ancestros inmediatos se originan del mismo pool de genes. Los aspectos más importantes de esta definición en mi contexto incluyen lo siguiente:

1. La definición en si misma no apunta al origen evolucionario, al mecanismo formal, o a las bases bioquímicas del vigor híbrido. Esto es, "libre de cualquier hipótesis". Tal como fue el deseo de Shull (17) cuando acuñó el término "heterosis".

2. El término se aplica igualmente a las propiedades designadas por Dobzhansky (18) como "euheterotic" y "luxuriant" (correspondientes a heterosis adaptativa, y heterosis somática, en la terminología de Gustafsson (19). Es decir, ellas no sólo comprenden los componentes adaptativos Darwinianos, como el número de animales de una camada levantados hasta el destete, sino también a las características exhibidas por la mula estéril, las cuales no tienen ninguna consecuencia evolucionaria.

3. La escala de valores de superioridad es completamente operacional. Para un carácter que el criador desea seleccionar (por ejemplo, número de huevos). "superior" significa más. Para una característica que tiene un óptimo intermedio (tal como sería posiblemente la representada por el tamaño del huevo o la conformación corporal), y la superioridad puede ser medida por la mayor aproximación al promedio deseado. A pesar de esa aproximación global, tomando todos los individuos a la escala de valores hay que considerar la dificultad de la heterosis en cualquier intento de reducionismo, para hacer más fácil el manejo de las consecuencias operacionales al usarla con fines prácticos. Así, si existe competencia por el sustrato entre diferentes alelos, un heterocigótico puede ser considerado como superior si produce una cantidad intermedia de enzimas. O el costo de mantenimiento de un pollo pequeño puede hacer

\* N.T. Estos términos se conservan en su forma original por no encontrárseles una terminología precisa en Español.

ción realizada en las evaluaciones comparativas. Como dice Hammerton (22), "todos los modelos matemáticos simplifican: esta es su fortaleza. Ellos pueden, por sobresimplificación, distorsionar: este es su peligro". No tan a menudo, la sobresimplificación en la teorización sobre los sistemas de cría ha llevado a descuidar factores relativos a la eficiencia operacional en la producción de beneficios sociales a largo plazo. Y las diferencias en resultados, al respecto, entre países con diferente estructura política y económica no son tan grandes como considera, por ejemplo, Glembotsky (23). En una sociedad capitalista tales factores ceden la prioridad a aquellos que contribuyen a las ganancias a corto plazo de los empresarios individuales lo cual históricamente es una motivación para los esfuerzos en el mejoramiento animal. En una sociedad con una economía completamente planificada se genera el mismo problema por la irresistible presión sobre los administradores para llevar a cabo los planes impuestos, o para cumplir las sobre-optimistas predicciones de los administradores que planifican el nivel más alto, o por reforzar la fidelidad a un dogma. Ambas situaciones se deben a falla humana. Como expresó Bernal (24), uno de los líderes de occidente del movimiento para aprovechar la ciencia y la tecnología en servicio de la sociedad, "hay dos futuros, el futuro del deseo y el futuro del hecho, y la razón humana nunca ha aprendido a separarlos".

#### Balance Genético

Tal vez el principio más fundamental que debe tenerse en cuenta al comparar la cría heterótica con otros sistemas de cría, y, dentro de ella, al escoger el sistema de

selección o de apareamiento, es que todos los procedimientos orientados al mejoramiento más bien que el mantenimiento del mérito genético son, como ya lo expresé, esencialmente autodestructivos. Ningún método puede producir mejoramiento en la práctica indefinidamente. Desde el punto de vista de la teoría de los juegos, cualquier estrategia exitosa reduce el número de movimientos posibles en cuanto prosigue el juego (en este caso del mejoramiento animal). Más específicamente, según Mather (25), en el balance general entre la variabilidad y el avance, los cambios en uno se hacen a expensas del otro, lo que constituye un sistema cerrado en un hecho tan imperativo como la ley de la conservación de la energía. Tardío o temprano, los avances hechos a expensas de la variación genética se retardan o cesan. La única esperanza de derrotar este principio yace en el expediente algo improbable de mantener el sistema abierto por la introducción de variabilidad mutacional creada continuamente. Sin embargo, es irreal asumir que las potencialidades para esta técnica (la que en cualquier caso todavía no podemos manipular) son inagotables.

Aceptar este principio no implica, por supuesto, de ninguna manera que algunos métodos de cría no son más apropiados que otros en situaciones diferentes. Algunos pueden ser más eficientes para producir ganancias inmediatas, otros pueden ser menos costosos, y aún otros pueden permitir avances por un largo período o eventualmente, guiar a niveles más altos de producción. El punto importante es que ningún método escogido debe cerrar irrevocablemente la puerta a otros que pueden ser útiles o necesarios posteriormente.

superior al bajo peso corporal si lo que se considera es la productividad. Quizás, a manera de ilustración algo trivial, podría citar con Donald (20) el caso del ganado ruano, el cual es un heterocigótico que no posee ninguna ventaja natural. Aun, debido a las preferencias de los criadores de este color sobre los homocigóticos rojo o blanco, un exceso de heterocigóticos, en cuanto concierne al locus, se mantiene en algunas poblaciones de ganado, así como dentro de los criadores de pollos andaluces o caballos palominos. (Reconozco que estas situaciones ilustrativas pueden ocurrir dentro de poblaciones cerradas). Aun más, el concepto implicado en mi definición se aplica, sobre todo, a valores económicos que se derivan de componentes, algunos de los cuales contribuyen al "registro total" por ser altos, otros por ser intermedios, y aún otros por ser bajos.

4. Desearía enfatizar también que mi definición está formulada en términos aplicables a los sistemas de cría artificial. La heterosis, sin embargo, puede expresarse, por supuesto, dentro de un sólo pool de genes. No me ocuparé de esta situación.

5. Finalmente, mi definición incluye todos los sistemas de apareamiento utilizados para obtener vigor híbrido. Así, dos, tres, y cuatro cruces, si se realizan entre líneas endocriadas, cepas, razas o especies, o cualquier otro sistema de cría en el cual los padres (o abuelos) no provienen del mismo "todo-aislado" genéticamente caen dentro de la definición de cría heterótica dada aquí. Igualmente, la definición no establece diferencias entre procedimientos tales como la selección recurrente para habilidad combinatoria, de

un lado, y selección dentro de poblaciones cerradas para cruzamientos sucesivos, del otro. Así, el amplio sentido en el cual utilizaré el término me permitirá acercarme al objetivo no importando ninguna explicación biológica específica o explicaciones de la heterosis o cualquier detalle particular de los programas de cría.

#### Expectativa y realización.

Al comparar el valor de los diferentes esquemas utilitarios, se debe recordar que en la cría animal, como en muchas otras actividades humanas el deseo parece generalmente triunfante sobre la experiencia. La historia de las técnicas de mejoramiento animal es una historia de soluciones últimas para optimizar los avances de la genética que están en vía de entrar en colapso con cada descubrimiento científico relevante y con cada prueba empírica a grande escala, de tal manera que son reemplazadas por unas aún más últimas con cada generación de científicos. Las recetas para los eficientes sistemas de cría, no dudo, se remontan hasta los días anteriores a Bakewell. En la era mendeliana hubo una sucesión de pronósticos optimistas que jalonaron el desarrollo de nuestro conocimiento de la herencia en general y de la herencia poligénica en particular (21). Pero más tarde o más pronto, todos los sistemas popularmente aceptados se han encontrado inadecuados. A menudo resultan basados en evidencias insuficientes. En la mayor de las veces, ellos se destruyen así mismos en el sentido que agotan el medio que les permitió florecer. Un punto al cual retornaré en seguida. Algunas veces los sistemas no toman algún factor en cuenta, una falla correlacionada con el grado de cuantifica-

Así, para producir ganancias más rápidamente en White Leghorns que en líneas cruzadas, debe seleccionarse dentro de una población cerrada, de aquí no se sigue que todas las aves de corral, excepto las líneas más eficientes de Leghorns, deban desaparecer. Se debería cruzar razas, puede no ser necesario mantener todas las razas conocidas en estado de aislamiento, pero si al menos preservar o mantener en alguna forma la máxima variabilidad del material genético.

### La Complejidad de la Cría Heterótica

Tal vez el problema conceptual más importante en la cría heterótica, comparada con otros sistemas, se genera a partir de nuestro desconocimiento de los mecanismos precisos que controlan el comportamiento heterótico de las complejas características de origen poligénico. En la selección de una población cerrada creamos conocer a un nivel formal que estamos haciendo. Es decir, podemos hacer estimaciones, con alta o baja confiabilidad, sobre lo cual le sucede al pool genético, tal vez en términos de frecuencias génicas o de frecuencias fenotípicas. Esta es probablemente la razón por la cual salvaguardar las reservas génicas es un problema mucho más serio aquí que en la selección y en los apareamientos dentro de poblaciones cerradas. Y pienso que la necesidad de enfatizar la complejidad no es meramente la consecuencia de la amplitud de mi definición. Excepto para los casos conocidos de heterosis que incluyen solo un par de genes (si hay alguno en el mejoramiento animal), todos los sistemas de cría heterótica son llevados a cabo en virtud de la ignorancia del por qué o como trabaja.

De los numerosos ejemplos anotados por Manwell y Baker (4) y otros autores se ve claro que son muy pocas las predicciones *a priori* que pueden hacerse acerca de las características de importancia económica de las diferentes especies, en cuanto a la cantidad y aún la dirección de los cambios resultantes de la cría heterótica y aún debieramos estar en capacidad de extender nuestra información a la bioquímica de cada locus hasta el punto de conocer que tipo de banda presenta sobre el gel cada homocigótico y heterocigótico, y aún estamos lejos de conocer dónde las varias posibles combinaciones cigóticas de alelos encontrarán su expresión fenotípica en la escala de valores superiores en caracteres de importancia económica. Es concebible que podamos trazar los pasos metabólicos y las interacciones de desarrollo entre ellos que permiten llegar a las propiedades buscadas por el mejoramiento a partir de la segregación de cada locus, pero me parece difícil proyectar tanto hacia adelante. Mientras tanto, la cría heterótica ha de proceder por ensayo o error.

Esto no es de ningún modo una confesión de completa incapacidad. Idealmente, en una sociedad tecnológica no debiéramos tolerar decisiones basadas en dogmas u opiniones. Pero, aunque los niveles de producción, digamos, de maíz de que disfrutamos actualmente podrían haberse excedido si la inversión de esfuerzos y dinero en la selección y apareamientos dentro de una población cerrada hubieran sido de igual magnitud que la realizada en los cruzamientos, sería una estupidez desacreditar o denigrar de trabajo de los cultivadores de maíz quienes se han hecho posible la producción de hoy en día.

El uso de la cría heterótica del maíz se ha difundido ampliamente sobre bases empíricas. El desarrollo en pollos se realizó primordialmente por analogía al del maíz. Aparentemente no ha compensado su extensión a las especies de animales mayores, con relación a los resultados reveladores de las líneas endocriadas. El alto valor monetario de los animales, la amplitud del intervalo generacional y la impracticabilidad a gran escala, contribuyen a esta falla, así que la solución más deseable acerca de la forma de cría heterótica para ganado, ovejas, cerdos, pavos y, aún, pollos no está disponible todavía.

De tal manera, para expresarlo en términos filosóficos, la epistemología racionalística se podría usar para alcanzar los métodos óptimos de cría en una población cerrada (como, por ejemplo, para Dempster (26), buscar la intensidad de selección más eficiente), en tanto que para la cría heterótica solo es posible una epistemología empírica. Y la factibilidad para realizar investigaciones de un modo puramente fenomenológico (es decir, evitando juicios preconcebidos y elucidando los procesos estudiados por la observación de los fenómenos visibles) parece limitada cuando se trata de animales mayores debido precisamente a lo ya señalado. Ellos son en gran medida responsables de que nos encontremos en este desafortunado estado de conocimiento, en lo que a la cría heterótica se refiere, de la pléthora de reportes sin conclusiones firmes o generalizaciones razonables, y, tal vez, de la necesidad de realizar simposios como éste. Hacer el diagnóstico de la situación es fácil. Encontrar la cura es algo diferente.

Hay algunos aspectos de este problema que deseo considerar un poco más a

fondo. Primero, desearía sentar algunas proposiciones con relación a la cría heterótica. Segundo, quiero discutir el punto respecto al lugar que ocupa la cría heterótica en la escala de las prioridades sociales. Y finalmente, me gustaría concluir con unas pocas palabras de exhortación que suenan más optimistas que el resto de mi comentario.

#### Cuatro Proposiciones acerca de la Cría Heterótica

Algunas de las proposiciones que expondré son reiteraciones de lo que ya he anotado. Sin embargo, puede ser útil reunirlas de nuevo aquí. Pero antes de esto, desearía anotar que mi análisis en realidad muy general sobre la materia, es a plena conciencia de que una vasta proporción de animales domésticos son producidos actualmente por cría heterótica y que la industria animal parece estar comprometida en una u otra forma a nivel mundial con este sistema.

No deseo oponerme a esta tendencia sino más bien sugerir que, debido a que conocemos realmente muy poco acerca de lo que en verdad se está haciendo con nuestros recursos ganaderos, debemos proceder con mucha prudencia. Tengo la sensación de que estoy representando aquí el papel de excéptico, ya que nadie, a la luz de los registros, podría acusarme de sobreestimar la importancia de la heterosis en las poblaciones naturales o domésticas.

Las razones fundamentales de la necesidad de ser cuidadosos, además la posibilidad de disipar nuestros recursos genéticos, pueden resumirse en forma de cuatro proposiciones.

La primera de estas es que en los registros de las observaciones empíricas hay numerosos ejemplos de "euheterosis" y "luxuriance" aparentemente como resultado de la utilización de sistemas de aparentamiento heterótico en poblaciones naturales y domésticas. La mayoría de ellos, sin embargo, se refiere más a características individuales que a puntajes totales. Pueden encontrarse algunas evidencias similares a nivel bioquímico, morfológico y fisiológico en polimorfismos ocurridos en forma natural. Como consecuencia de la abundancia de observaciones empíricas sobre características individuales que muestran un comportamiento heterótico, se han adoptado ampliamente sistemas de cría asumiendo que las utilidades (y entiendo esto en sentido amplio, incluyendo situaciones en las cuales el criterio de que el éxito del sistema se extiende más allá de los beneficios personales acumulados por el empresario privado) también mostrarán este fenómeno. Sin duda, el peso completo de la evidencia no respalda invariablemente este punto de vista, tal como lo sugerí en mi comentario introductorio. Pero al carro de la victoria una vez que comienza su camino no siempre es fácil detenerlo. Es claro que se necesita información biológica más concreta y la contabilización de los costos, al comparar los diferentes esquemas de mejoramiento.

La segunda proposición es que nuestro conocimiento de los mecanismos biológicos, por medio de los cuales el animal alcanza la expresión de una cantidad de características importantes valoradas como superiores, según la definición dada, está más bien en un bajo nivel. Existe una gran variedad de hipótesis insustanciales para "explicar" la heterosis. Algunas de

ellas no son mutuamente excluyentes o necesariamente complementarias. Usualmente ellas representan diferentes niveles de consideración. A nivel genético formal, la dominancia, sobredominancia, ligamiento, epistasis y efectos citoplasmáticos se han considerado, todos ellos, como contribuyentes al comportamiento heterótico. A nivel fisiológico, la ventaja inicial del heterocigótico en el crecimiento, la mejor homeostasis del desarrollo o el más eficiente desenvolvimiento biológico, y otras hipótesis, se han propuesto. A nivel bioquímico se han incluido las teorías de heterosis en los eucariotas: evidencias experimentales y teóricas respecto al papel de la diversidad bioquímica en el desarrollo y reproducción, y la existencia de competencia por sustratos, además se ha considerado el papel de sustancias híbridas, o el de la variación en los requerimientos de calor y las sensibilidades de las diferentes formas alelicas en un locus. A un nivel evolucionario se han invocado explicaciones como la de conceptos de supergenes, coadaptación y balance de los sistemas genéticos, y los de otros fenómenos.

La más atractiva de las hipótesis genéticas, la ventaja del heterocigótico simple parece ser la más económica. Pero no existe una demostración inequívoca de que este mecanismo proporciona la condición necesaria y suficiente para el comportamiento heterótico en cualquier carácter zootecnicamente significativo en los animales domésticos. Esto no quiere decir que las hipótesis no pueden ser válidas en muchos casos, sino que los criadores de animales no pueden apoyarse en ella para excluir otras. Debido a esta incertidumbre, el criador debe ser pragmático en la escogencia de un sistema de cría.

Esto me lleva a una tercera proposición, la cual es prácticamente paralela a la formulación teórica anterior. Esta es la de que la información sobre la eficiencia neta de la cría heterótica todavía es muy escasa para permitir una escogencia completamente racional entre varios métodos de cría. Sin conocer la biología de la heterosis con suficiente profundidad, no podemos llegar a la formulación matemática general que permitiría una discriminación *a priori* entre las diferentes formas de cría heterótica con respecto a sus resultados probables. Para complicar aún más las cosas, la contabilización de los costos fiscales (además de la contabilización de los costos biológicos semejante a la usada en las soluciones operaciones para la cría cerrada) para asegurar la más alta eficiencia, involucra muchos imprevistos. Las prácticas de manejo están siempre bajo revisión. Las metas específicas de la cría animal están bajo cambios constantemente. La producción de grasa en los cerdos y en ganado lechero suministra los más notorios ejemplos de esto. En un sentido más amplio, los efectos de la competencia entre las especies por ocupar un lugar en la mesa del consumidor, no pueden ser evaluados para un futuro muy amplio. Así, el surgimiento de la carne de pavo como alimento común no era posible predecirlo hace cincuenta años. La tecnología reproductiva está siendo modificada constantemente. El surgimiento de la inseminación artificial y el almacenamiento del semen, lo que ha cambiado profundamente las potencialidades y el valor de las pruebas de progenie, no es el último avance que hará la zootecnia. Todos estos hechos incrementan las incertidumbres y las complejidades de la planeación (7, 27). En otras palabras, carecemos de medios propios para seleccionar estrategias ópti-

mas en nuestro propósito de mejorar los animales.

En el uso de métodos científicos para resolver problemas operacionales se pueden distinguir tres situaciones (28): 1. *De certeza*, cuando conocemos realmente los resultados del hecho; 2. Que involucra *riesgos*, cuando podemos calcular las probabilidades de los posibles resultados, y 3. *De incertidumbre*, cuando la evidencia disponible es insuficiente para calcular esas probabilidades. Si, por ejemplo, conocieramos cómo clonar\* animales de especies mayores, seríamos capaces de predicar las producciones de esas clonas en un ambiente probado previamente. La selección y los sistemas de apareamiento en una población cerrada, o la respuesta de las futuras generaciones a un medio ambiente incontrolado (ej.: respecto a factores metereológicos y a las enfermedades), poseen elementos de riesgo. Pero las decisiones que favorecen los cruces entre razas o líneas endocriadas, en la mayoría de los animales de granja, caen ampliamente en el área de incertidumbre.

La escogencia real entre las estrategias disponibles depende, en tales circunstancias, de otras consideraciones distintas a las puramente racionales. De hecho, ellas son dictadas quizás por gusto del administrador, o tal vez por alguna orden administrativa no relacionada con los verdaderos méritos de cada posibilidad. El criterio usado en la aplicación de la teoría de

\* N. T. Producir hijos (clonas) idénticos a sus padres, por analogía con las clonas: "conjuntos de células derivados por divisiones mitóticas sucesivas (es decir, no sexuales) a partir de una sola célula ancestral". (D. Michie).

los juegos a la administración de negocios incluye el concepto de *máxima utilidad* (el curso de acción escogido consiste en maximizar las mínimas ganancias posibles) o *mínima pérdida* (el curso de acción seguido pretende mantener al mínimo las pérdidas máximas posibles), o la escogencia puede basarse en el *índice de optimismo* (maximización de ganancias máximas). No expreso esto aquí para hacerme pasar como un experto en política de planeación, sino más bien para ilustrar mi opinión de que los administradores de empresas que se dedican a la cría animal, es decir aquellos encargados de tomar las decisiones, son forzados a actuar de alguna de estas maneras sin estar realmente en capacidad de considerar las consecuencias de sus decisiones. Esto quizá explique en parte muchas de nuestras fallas pasadas procurando lograr las metas propuestas en la cría animal o de la alta rata de abandono de los planes entre los criadores. Sólo podemos esperar estar algún día en capacidad de movernos del área de incertidumbre a la de riesgo, y posiblemente podamos llegar a la de certeza.

Deseo ocupar la cuarta, y final, proposición con las tácticas de investigación sobre cría heterótica. En ella se reconoce que hay una gran probabilidad de que nuestras respuestas a nuestras preguntas vendrán de otro material diferente al de las especies domésticas con las que trabajamos como criadores. A pesar de que los resultados obtenidos con unas especies no son aplicables a otras (por ejemplo, criar ovejas con base a los datos obtenidos de la *Drosophila*), no siempre es expediente para llevar a cabo investigaciones fundamentales sobre las especies de fácil experimentación. Las especies mayores no son al parecer el material más deseable

para encontrar las respuestas, acerca de la heterosis, que nos permitan llegar a la fase de evaluación con riesgo. Es cierto que los hallazgos bioquímicos obvian algunas dificultades pero no las eliminan completamente. Es por supuesto, fácil insistir en que deben hacerse inversiones en la investigación a gran escala en animales útiles con el propósito de identificar los fundamentos de los que carecemos para resolver los problemas de la cría animal. Es difícil visualizar en términos concretos que tipo de investigación debe realizarse. Así, por ejemplo, se debe intentar la exploración de sistemas de cría que puedan fijar el vigor híbrido en poblaciones cerradas sin recurrir a la complejidad de la cría heterótica. No deseo menospreciar las concepciones sobre ese aspecto, ni desalentar las modestas inversiones en grandes animales con este fin. Pero a nivel de la cría en grandes animales, uno aún puede preguntarse qué tipo de especulaciones en este sentido son razonables en estos momentos.

Supóngase que la creación de supergenes pueda suministrar alguna respuesta al problema. ¿En qué capacidad estamos dada la aparente naturaleza poligénica del fenómeno, para abordar tal tarea? Supóngase que la clonación de híbridos superiores para asegurar la permanencia de la combinación heterótica seguida por selección es nuestro principio orientador. ¿Cuántos de nuestros esfuerzos investigativos podría dedicarse a la busca de métodos para realizar dicha clonación en grandes animales? Permítanme asumir que la naturaleza de los sistemas de regulación de genes de grandes animales, pueden deducirse o establecerse experimentalmente. ¿Estamos cerca de la posibilidad de investigar exitosamente cómo manipular tales

sistemas para propósitos prácticos en la producción de alimentos a partir del ganado vacuno o porcino?

Es verdad que la mayoría de las primeras evidencias sobre la heterosis, cuando la investigación sobre la cría estuvo marcadamente divorciada de la ciencia biológica, vinieron de las especies domésticas. Sin embargo, hace ya casi un siglo cuando los experimentos con animales de laboratorio llegaron a la literatura científica sobre la cría, ya se había llegado a las mismas conclusiones. Probablemente los primeros de estos temas trataron los efectos de la endocria en ratas (29, 30) y en cobayos (iniciados por Rommel en 1906 y terminados por Wright (31). Pero en general, los de cría de animales domésticos y los institutos zootécnicos han huído hasta hace poco tiempo del trabajo con especies sin importancia económica. Esta no es ya la situación, y es así como rebaños de ovinos y bovinos coexisten felizmente con colonias de ratones y poblaciones de *Drosophila* y *Tribolium* en organizaciones de investigación de cría animal en todos los continentes. Esta es una saludable tendencia de la que tanto la biología como la zootecnia tienen mucho que ganar. En muchos lugares, sin embargo, esto necesita justificarse, especialmente cuando las asignaciones para las investigaciones de la cría están sujetas a las consideraciones de una misión orientadora.

En lo que he dicho no intento sugerir que podemos prescindir de las especies mayores con la realización de estudios en biología y economía. Al contrario, de mis primeros comentarios debiera haber quedado claro cuánto necesitamos conocer al respecto, información que sólo puede suministrar la investigación en las espe-

cies realmente útiles para la producción de alimentos. Pero al mismo tiempo debieramos considerar los propósitos de una inversión tal en investigación, a la luz del problema total del lugar del mejoramiento animal en la clase de mundo que les tocará habitar a quienes nos sucederán.

### El Futuro del Mejoramiento Animal

Aquellos que se preocupan por el futuro de la ganadería en si misma deben moderar sus consideraciones acerca de la clase de investigación que debe llevarse a cabo sobre la cría heterótica y cuanto debe gastarse en ella. Este no es el lugar para discutir en detalle la posición que ocupa la cría animal en la lista de prioridades en cuanto a lo que la humanidad quiere y necesita. Nos encontramos frente a problemas como la guerra y la violencia, conflictos sociales y justicia, pobreza y enfermedades, calidad ambiental, y otros que comprometen el alivio de los males sociales. No deseo imponer lo que es claramente una posición personal, parcial, sobre las prioridades y el vigor con que deben ser tratadas. Pero de un modo limitado, puede ser razonable formular algunas preguntas acerca del futuro de la cría animal como medio para combatir el hambre que se ve y el que no se ve.

Las aspiraciones de la tecnología moderna están dirigidas hacia el bienestar humano. Aún si en un estado capitalista el afán de obtener ganancias a corto plazo es parte de las motivaciones detrás de la cría animal, a largo plazo bajo cualquier sistema social dentro de nuestra perspectiva, la necesidad de satisfacer eficientemente las necesidades del hombre es el factor destinado a dirigir las decisiones. Y si el mejoramiento de los animales de granja

tiene como fin último incrementar la cantidad y calidad de la proteína para el consumo humano, es oportuno poner sobre el tapete el tema de cuáles serían los métodos más promisorios para llegar a esta meta. ¿No debieran las alternativas técnicas más eficientes tener prioridad en nuestros esfuerzos sobre el objetivo más restringido de satisfacer nuestro gusto gastronómico tradicional, en lugar del nutricional, para así poder reducir la producción animal?

El suministro de proteína a partir de los animales de granja involucra una compleja y larga cadena alimenticia. El uso de la tierra, la competencia entre el hombre y los animales de granja por el espacio para cosechar su alimento, la eliminación de los residuos animales e industriales, y un sinnumero de otros problemas complican el cuadro. Ahora se investigan ampliamente métodos más simples, baratos y potencialmente más efectivos para asegurar la cantidad de nutrientes esenciales para calmar el hambre del mundo, que los métodos disponibles actualmente en la producción animal.

¿Cómo esos métodos promisorios logran conseguir la prioridad investigativa con respecto a la realización en la cría animal? No conozco la respuesta y sólo desearía mencionar algunas de estas posibilidades. Una tabla de ejemplos comentados sobre la nueva tecnología de alimentos pueden encontrarse en el artículo de Altschul y Rosenfield (32).

Entre otras palabras, la técnica de extracción de proteína de alto valor nutricional a partir de hojas de plantas tiene ya bases industriales (33); sin embargo, está en duda su aceptabilidad general por el

consumidor. La proteína mejorada de los cereales (34, 35), debido al incremento en sus aminoacidos esenciales, ha alcanzado el estado en el que puede competir a gran escala con la proteína de origen animal. La suplementación de material vegetal con aminoacidos producidos sintéticamente, el desarrollo de la microbiología industrial para producir nutrientes tales como la proteína del petróleo (36) o el uso de métodos químicos y otros materiales para el mismo fin, no parecen ser imprácticos. En las últimas publicaciones se habla de la manofacturación de sustitutos de la leche a partir de plantas verdes por tratamientos físicos y químicos. También la manufacturación de proteína animal, no sobre praderas o en confinamiento sino a partir del cultivo de tejidos, está lo suficientemente avanzada a tal punto que empiezan a considerarse sus costos y fuentes de energía para su desarrollo (37). No sólo se han obtenido híbridos de células somáticas de animales sino que nuevas formas de plantas producidas por métodos análogos están en camino y, seguramente, aún los híbridos planta-animal están en la mira de los científicos (38). El cambio de la fotosíntesis del azúcar para la producción de proteína ha sido anunciado a nivel de laboratorio, si no es ya una realidad industrial.

Todas estas noticias temerarias están acompañadas por cambios en los patrones de la producción animal. De tal manera, parece que la cría animal para la producción de fibra está siendo desplazada gradual pero inexorablemente por la producción química de materiales para vestido. Las costosas especialidades en alimentos de origen animal están desapareciendo aún en las sociedades más opulentas, a pesar de la moda acerca de los llamados ali-

mentos orgánicamente producidos. Estos pueden ser más gustosos o más saludables y su uso puede contribuir a la polución, pero producir económicamente abundante proteína animal por este medio, en un mundo de crecimiento poblacional incontrolado, es una mera fantasía.

No deseo espaciarme en este punto o empeñarme en tanta futurología, tan de moda actualmente. Sólo deseo puntualizar que la orientación de la investigación en la cría heterótica debe examinarse en un contexto total que incluya, entre otras cosas, la relativa inconveniencia de los vacunos, porcinos y aún los pollos para elucidar la biología de la heterosis, como ya lo había anotado, y también para el futuro muy incierto de la producción animal en sí misma.

Estos aspectos requieren pensamientos serios. Pero con todo lo dicho y hecho, desearía evitar el posible error de que he venido aquí a sepultar al César, aunque mi alabanza es algo reservada. La cría animal, a pesar de la posible ineficiencia para cumplir sus objetivos básicos, está aquí y permanecerá aún por algunas generaciones. Mi punto de vista sobre su futuro inmediato sigue siendo igual a como lo expresé en mi libro junto con Hugh Donald (inexplicablemente fue omitido en la versión Rusa) y que no es necesario repetir aquí. Y de los varios problemas en el área del mejoramiento animal, los cuales han sido enunciados y discutidos aquí, el del lugar propio de la cría heterótica dentro de este esquema de cosas es aún probablemente una cuestión de capital importancia.

### Conclusión

Espero que nuestras deliberaciones aquí ayudaran a la ubicación de los investigadores y criadores. Debo repetir que si he tomado un tono pesimista en mi comentario es porque sospecho que un exceso de entusiasmo es más peligroso que un exceso de precaución.

En mi actual trabajo, en parte relacionado con la genética de las características de comportamiento en el hombre, he estado expuesto al ardid de la fiscalización mediante una lista de adjetivos usados en la evaluación de la personalidad. Ella está basada en las palabras que los encuestados seleccionan para calificar el tema de la encuesta. Tomo dicha lista de una reciente evaluación del estado actual de los programas de planificación familiar realizados por Berelson (39), la cual pienso que sirve claramente para resumir el estado de la cría heterótica en el mejoramiento animal. La daré aquí sin comentarios: impresionante, frustrante, desuniforme, inadecuado, dudoso o desconocido, indeciso, y promisorio. Pienso que cualquiera de nosotros puede encontrar aspectos de la cría heterótica descritos bastante bien por uno o más de estos adjetivos.

Para terminar, con una nota algo contradictoria, desearía adicionar otro punto a la discusión sobre los propósitos sociales del mejoramiento animal. He sugerido ciertamente que el futuro de las investigaciones de la cría heterótica deberán orientarse hacia la utilidad para satisfacer el déficit mundial de proteína para consumo humano. Pero retornando en cierto grado a la cuarta proposición, la investigación aplicada no debe perder de vista de que la satisfacción de que la curiosidad *per se*

puede tener también valor intelectual. La afirmación de Francis Bacon: el conocimiento es poder (la cual ha llegado a convertirse en proverbio) ha sido invocado a menudo para justificar los gastos en la investigación. Esto es ciertamente válido, pero no revela la historia completa. Pienso, que aunque nos encontráramos con que, en el terreno estrictamente operacional, tuvierámos que abandonar las técnicas de la cría heterótica, nos gustaría conocer las bases de la heterosis y el porqué varias características de individuos y poblaciones se comportan o no de manera heterótica. Y mientras estemos embarcados en la empresa de resolver los problemas de la cría animal, podemos también contribuir, así sea minimamente a este problema.

El metafísico escocés James Frederick Ferrier (40), quien acuñó el término filosófico "epistemología" para describir la teoría del conocimiento, también acuñó un término correlativo, desafortunadamente ahora en desuso. "agnosiología" o teoría de la ignorancia. Su primera afirmación axiomática al respecto fue: "la ignorancia es un defecto intelectual, imperfección, privación o deficiencia".

Desearía expresar la esperanza en que los estudios futuros de la cría heterótica jueguen su papel no sólo en satisfacer las necesidades materiales del hombre, sino también en la corrección del defecto, la imperfección la privación, o la deficiencia de nuestro conocimiento del mundo orgánico que nos rodea.

#### SUMMARY\*

The author submits the heterosis to a sharp analysis attempting "to throw some light on its biological basis, and above all, to explore its potentialities for use in animal breeding". Firstly the researcher shows how difficult is to offer a definition, given the risk for remove the possibilities of debate over what are accepted as facts and the complication which implies an attempt to "specifying in some novel manner the precise meaning of "heterosis". Then Lerner makes some statements about the features of his definition important in the context of the "heterotic breeding", a term used by him instead of that of "heterosis".

Perhaps the most important conceptual problem in heterotic breeding —said Lerner— is our lack of understanding of the precise mechanisms which control behaviour of complex polygenically controlled traits. Consequently the writer adds: "ideally, we should not tolerate in a technological society decisions based on unproved dogma or on guesses".

It is clear from the numerous examples taken from several experimental reports that very few a priori predictions can be made about economic characters of different species regarding the amount or even direction of changes resulting from heterotic breeding. The theoretical analysis leads the author to conclude that while a rationalistic epistemology could be used in the search for optimal methods of breeding closed populations, in heterotic breeding is only possible a empirical epistemology.

\* Elaborado por Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias.

## REFERENCIAS

1. Gowen, J. W. (ed.) (1952). *Heterosis*. Ames: Iowa State College Press.
2. Haldane, J. B. S. (1949). *Ric. Sci. Suppl.* 32: 54.
3. (1953). *The biochemistry of genetics*. London: Allen & Unwin.
4. Manwell, C. and C. M. A. Baker. (1970). *Molecular biology and the origin of species*. Seattle: Univ. Washington Press.
5. Lerner I. M. (1954). *Genetic homeostasis*. Edinburgh: Oliver & Boyd.
6. (1958). *The genetic basis of selection*. New York: Wiley.
7. Lerner, I. M. and H. P. Donald. (1966). *Modern developments in animal breeding*. London: Academic Press.
8. Mason, I. L. (1966). *Anim. Breed. Abstr.* 34: 453.
9. Pearson, L. and R. E. McDowell. (1968). *Anim. Breed. Abstr.* 36: 1.
10. Sellier, P. (1970). *Ann. Genet. Select. Anim.* 2: 145.
11. Wong, W. C., W. J. Boylan and W. E. Rempel (1971). *J. Anim. Sci.* 32: 605.
12. King, J. W. B. (1971). *Anim. Breed. Res. Org. Rep.* January, 21.
13. Lerner, I. M. (1962). *Proc. 12th world's Poultry Congr.* Sidney, 1:9.
14. Heuts, M. J. (1960). *Arch. Phil.* 23:59
15. Chargaff, E. (1971). *Science* 172: 637
16. Lwoff, A. (1966). In: John Cairns, Gunther S. Stent, and James D. Watson (eds). *Phage and the origins of molecular biology*. Cold Spring Harbor, N. Y.: Cold Spring Harbor Laboratory of Quantitative Biology. p. 88.
17. Shull, G. H. (1948). *Genetics* 33: 439
18. Dobzhansky, Th. (1950). *Genetics* 35: 288
19. Gustafsson, A. (1951). *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 16: 263.
20. Donald, H. P. 1955). *Proc. Roy. Soc., B.* 144: 192
21. Lerner I. M. (1966). In: G. Mendel Memorial Symposium 1865-1965, Prague: Academia. p. 189.
22. Hammerton. (1964). *Nature* 203: 63
23. Gembostsky, Y. L. (1970). In: I. M. Lerner and H. P. Donald. *Modern developments in animal breeding*. Moscow: Kolos p. 5.
24. Bernal, J. D. (1929). *The world, the flesh and the devil*. London: Kegan Paul.
25. Mather, K. (1949). *Proc. 8th Int. Congr. Genet. Stockholm.* p. 376.
26. Dempster, F. R. (1955). *Biometrics* 11: 535.
27. Churchman C. W. (1961). *Prediction and optimal decision*. Englewood Cliffs, N. J.: Prentice-Hall.
28. Ackoff, R. L. (1962). *Scientific method*. New York: Wiley.
29. Crampe, H. (1883). *Landwirtschaftliche Jahrbücher* 12: 389.
30. Ritzema, J. (1894). *Bos. Biol. Zentralbl.* 14:75.
31. Wright, S. (1922). *U. S. Dep. Agr. Bull.* 1090 and 1121
32. Altschul, A. M. and D. Rosenfield (1970). *Progress* 54: 76.
33. Pirie, N. W. (1966). *Science* 152: 1701
34. Nelson, O. E., E. T. Mertz and Lynn S. Bates. (1965). *Science* 150: 1469.
35. Munck, L., K. E. Karlsson, A. Hagberg and B. O. Eggum. (1965). *Science* 168: 985
36. Champagnat, A. (1965). *Scie. Amer.* 213: 10
37. Britz D. (1971). *Nature* 231: 201
38. Chedd, G. (1971). *New Sci.* 50: 262
39. Berelson, B. (1970). *Stud. Family Planning* 57: 1.
40. Ferrier, J. F. (1875). *Institutes of metaphysic*. 3d ed. Edinburgh: Blackwood.