

Como biblioteca, NLM brinda acceso a literatura científica. La inclusión en una base de datos de la NLM no implica respaldo ni acuerdo con los contenidos por parte de la NLM o los Institutos Nacionales de Salud.

Más información: [Descargo de responsabilidad de PMC](#) | [Aviso de derechos de autor de PMC](#)

PLOS ONE



[Más uno.](#) 2018; 13(5): e0195121.

Publicado en línea el 18 de mayo de 2018. doi: [10.1371/journal.pone.0195121](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195121)

PMCID: PMC5959059

PMID: [29775483](#)

El gen LDHA está asociado con la supervivencia de las palomas durante las competiciones de carreras

[Sherif Ramadan](#) , Curación de datos , Análisis

formal , Metodología , Software , Escritura – borrador original , Escritura – revisión y edición , ^{1,2} [Takeshi Miyake](#) , Conceptualización , Curación de datos , Análisis

formal , Investigación , Metodología , Administración de

proyectos , Software , Supervisión , Validación , Escritura – revisión y

edición , ³ [Junichi Yamaura](#) , Investigación , Recursos , ⁴ y [Miho Inoue-](#)

[Murayama](#) , Conceptualización , Adquisición de fondos , Administración de

proyectos , Recursos , Supervisión , Validación , Visualización , Escritura –

revisión y edición ^{1,5,*}

David A. Lightfoot, editor

[Información del autor](#) [Notas del artículo](#) [Información de derechos de autor y licencia](#) [Descargo de responsabilidad de PMC](#)

Datos asociados

[Materiales complementarios](#)

[Declaración de disponibilidad de datos](#)

Abstracto

Las carreras de palomas son un deporte popular en todo el mundo. Las palomas están bajo selección continua para mejorar la velocidad, la orientación espacial y la resistencia durante vuelos largos. Sin embargo, numerosos factores genéticos y no genéticos afectan la capacidad de supervivencia y la capacidad de localización, lo que hace que estos rasgos sean difíciles de controlar para los criadores. Los polimorfismos en el gen de la lactato deshidrogenasa A (*LDHA*) probablemente afecten las carreras de palomas y las capacidades de búsqueda de destino, debido a su papel en el rendimiento físico y mental. Además, el gen del polipéptido activador de adenilato ciclasa 1 (*ADCYAP1*) se ha asociado con cambios fisiológicos y de comportamiento que ocurren durante la migración de las aves. En este estudio, examinamos la asociación entre *LDHA* y *ADCYAP1* Genotipos con capacidad de supervivencia de palomas durante competiciones de carreras. La supervivencia se evaluó a través del valor genético estimado (EBV) de las distancias totales de carrera de cada individuo durante su vida atlética. *ADCYAP1* no fue polimórfico entre nuestras muestras, mientras que los genotipos *LDHA* se asociaron significativamente con valores desviados de EBV de distancia total de carrera más larga; los individuos portadores del genotipo *S+* tenían un EBV más alto (es decir, mayor capacidad de supervivencia). Por lo tanto, el locus *LDHA* podría ser útil para la selección asistida por marcadores, permitiendo a los criadores y entrenadores maximizar la calidad de las palomas. Además, los datos obtenidos de la reproducción también mejorarán nuestra comprensión del mecanismo genético subyacente a la

navegación y el vuelo de las especies de aves migratorias silvestres.

[Ir a:](#)

Introducción

Desde la domesticación de las palomas bravías (*Columba livia*), los criadores han estado utilizando la selección artificial para generar palomas con apariencias preferidas y una mejor capacidad de búsqueda [[1](#) , [2](#)]. Estas palomas se han utilizado históricamente para una variedad de tareas, incluido el deporte de las carreras de palomas, ahora popular a nivel mundial [[3](#) , [4](#)]. La cría de palomas mensajeras adecuadas es lucrativa, con un precio de 328.000 dólares por individuo en 2012 [[5](#)]. Las distancias de las carreras más importantes en Japón varían entre 100 y 1000 km, mientras que las carreras internacionales, como Diamond Elite y Golden Island One-loft en China, son de 300 millas y 310 millas, respectivamente [[6](#)]. Por lo tanto, las palomas mensajeras están bajo selección intensiva para mejorar la velocidad y la resistencia durante vuelos largos [[7](#)], junto con la capacidad de supervivencia general y la capacidad de orientación. Desafortunadamente, los dos últimos rasgos están controlados por diversos factores genéticos y no genéticos, lo que genera considerables dificultades a la hora de mejorarlos. Por ejemplo, las palomas mensajeras encuentran numerosos peligros ambientales durante las competiciones de carreras que afectan en gran medida la capacidad de supervivencia y la finalización exitosa de la carrera, siendo la depredación por aves rapaces salvajes un peligro principal. Los halcones peregrinos, un depredador común, matan principalmente a las palomas mensajeras durante el vuelo

cuando están lejos del área del palomar o durante vuelos de ejercicio [[8](#) – [10](#)]. Otras condiciones ambientales externas que influyen negativamente en la supervivencia incluyen el mal tiempo que desorienta a las palomas, las colisiones con objetos sólidos (por ejemplo, edificios, ventanas, vehículos, cables eléctricos) y enredos en redes. Los factores intrínsecos que afectan la capacidad de supervivencia pueden incluir desvíos, deseo/motivación insuficiente para regresar, agotamiento, falta de inteligencia y mala capacidad de localización [[11](#) , [12](#)].

Los marcadores genéticos se han utilizado para predecir el rendimiento en carreras en humanos [[13](#)], caballos [[14](#)], perros [[15](#)] y palomas [[6](#) , [16](#) , [17](#)]. Estos estudios han indicado que la isoforma A de la lactato deshidrogenasa, codificada por el gen de la lactato deshidrogenasa A (*LDHA*), es fundamental para el metabolismo aeróbico/anaeróbico de diferentes tejidos y, por tanto, para el rendimiento fisiológico general. LDHA cataliza la interconversión de piruvato y lactato, con nicotinamida adenina dinucleótido como coenzima [[18](#) - [20](#)]. El lactato en particular es un importante combustible celular, incluso para las células nerviosas del hipocampo. La función del lactato ahora se considera similar a la de una hormona, involucrada en procesos tan complejos como la formación de la memoria y la memoria de trabajo espacial [[21](#) , [22](#)]. Por lo tanto, los polimorfismos *de LDHA* pueden afectar potencialmente las capacidades de búsqueda y carrera de las palomas [[6](#) , [16](#) , [23](#)].

Otro gen importante que probablemente afecte el rendimiento de las palomas es el gen del polipéptido activador de adenilato ciclasa 1 (*ADCYAP1*), que codifica el polipéptido activador de adenilato ciclasa hipofisario (PACAP). *Los polimorfismos*

ADCYAP1 influyen en la expresión del gen del reloj y, por tanto, desempeñan un papel en la inquietud migratoria nocturna [24]. Durante la temporada de migración, las aves migratorias nocturnas mantienen altas funciones físicas y cognitivas en los momentos en que habitualmente duermen; esto se manifiesta como un vuelo prolongado, así como una mayor capacidad de navegación, capacidad de supervivencia y estado de alerta contra los depredadores [25]. En curruca curruca (*Sylvia atricapilla*), se observó una asociación significativa entre un locus de microsatélites ubicado en el 3' UTR de *ADCYAP1* y la inquietud migratoria [24]. Experimentos de comportamiento anteriores han demostrado que las palomas exhiben un comportamiento de retorno nocturno [26].

Para evaluar la capacidad de carrera se utilizan diversas medidas, como el tiempo de carrera, los ingresos de por vida, la clasificación y la distancia acumulada [27]. Se puede calcular un valor genético estimado (EBV) para los rasgos anteriores para expresar su grado de herencia [28]. El EBV es más adecuado que las mediciones fenotípicas directas para estudios de asociación [28 , 29]. Aquí, evaluamos la supervivencia de las palomas individuales calculando el EBV en función de las distancias totales acumuladas en la vida atlética de cada ave. El objetivo de este estudio fue analizar la asociación entre los polimorfismos *LDHA* y *ADCYAP1* con la capacidad de supervivencia, representada por el EBV calculado.

[Ir a:](#)

Materiales y métodos

Recogida de muestras y extracción de ADN.

Se recolectaron muestras de plumas ($n = 127$) de palomas mensajeras japonesas en Chiba, Japón, de cinco criadores de palomas pertenecientes a la Asociación Japonesa de Palomas Mensajeras. Todas las palomas analizadas pertenecían a la misma población, mantenida por un antiguo ejército japonés. También observamos que los cinco criadores involucrados se conocen entre sí, intercambian experiencias de manejo y cría e inscriben sus palomas en carreras similares. Por lo tanto, en los datos no aparece ninguna estratificación de la población. El ADN se extrajo de las raíces de las plumas utilizando el kit QIAGEN DNeasy Tissue (QIAGEN, Valencia, CA, EE. UU.).

Genotipado

Los microsatélites de *LDHA* y *ADCYAP1* se amplificaron utilizando cebadores directos marcados con fluorescencia (6-FAM) ([tabla 1](#)). La mezcla de reacción de PCR fue de 10 μ L, incluidos 20 ng de ADN genómico, 2x tampón I de GC, dNTP a 400 μ M cada uno, cebadores directos/inversos a 0,3 μ M y 0,5 U de ADN polimerasa LA-Taq (TaKaRa, Shiga, Japón). Las condiciones de termociclado fueron: desnaturalización a 94°C durante 1 min; 35 ciclos de 94°C durante 30 s, 55°C durante 45 s, 74°C durante 30 s para *LDHA* mientras que 94°C durante 30 s, 55°C durante 30 s, 74°C durante 1 min para *ADCYAP1* ; y extensión final a 74°C por 10 min. Los productos de PCR se sometieron a electroforesis en un secuenciador de ADN ABI 3130xl (Applied Biosystems, Foster City, CA, EE. UU.). Los tamaños de los fragmentos se estimaron en función del cebador directo marcado con fluorescencia en GENEMAPPER (Applied Biosystems, Foster City, CA, EE. UU.).

tabla 1

Secuencias de cebadores y microsatélites diana.

Gen (posición)	Microsatélite	Secuencia de cebadores	Referencia
<i>LDHA</i> (intrón 6)	(TTTAT) ₃₋₅	F5' - CCTGAAGGCTCTTCATCCAG - 3' R5' - TTGGGTGCACTCTTCTCAAA - 3'	dieciséis
<i>ADCYAP1</i> (3'-UTR)	(GA) ₁₂ AAA(GA) ₇	F5' - GATGTGAGTAACCAGCCACT - 3' R5' - ATAACACAGGAGCGGTGA - 3'	Este estudio

[Abrir en una ventana separada](#)

análisis estadístico

Categorizaciones de distancias de carrera totales acumuladas

Para investigar el rendimiento genético de las palomas mensajeras, generamos fenotipos binarios categóricos basados en las distancias de carrera totales (TD) acumuladas de 867 palomas mensajeras japonesas con pedigrí durante su vida atlética. Estos fenotipos binarios se analizaron utilizando las mejores predicciones lineales insesgadas categóricas (BLUP) [30] para obtener EBV de las palomas. Se eligieron artificialmente cinco umbrales (500, 1000, 2000, 3000 y 4000 km) para dividir TD, lo que resultó en cinco rasgos binarios categóricos: Race1 (Dist 500), Race2 (Dist 1000), Race3 (Dist 2000), Race4 (Dist 3000) y Race5 (Dist 4000), respectivamente ([Tabla S1](#)). Esta categorización nos permitió investigar la variación genética subyacente al fenotipo raza-distancia. Un TD más alto indica una mayor capacidad de supervivencia y capacidad de localización.

Estimación de heredabilidad y valor genético estimado (EBV)

Para estimar la heredabilidad y el EBV para los cinco rasgos raciales categóricos (Race1 a Race5), se utilizaron 867 palomas

mensajeras japonesas. Los sujetos nacieron entre 1989 y 2012 y estaban registrados en la Asociación Japonesa de Palomas Racing. Sus pedigríes se remontaron a cinco generaciones, lo que dio como resultado un total de 2.037 pedigríes. A continuación, se estimaron los EBV para el pedigrí que contenía las 127 palomas genotipadas [30 , 31] y se utilizaron para el estudio de asociación. Esta población de palomas es la misma que la de las aves investigadas en nuestro estudio anterior [16].

Los cinco rasgos raciales se analizaron utilizando modelos de rasgos categóricos no lineales (umbral) con el programa GSTM (Gibbs Sampling Threshold Model) [32], basado en Sorensen *et al.* [31]. Este programa se ha utilizado para análisis genéticos de varios rasgos categóricos en perros guía y caballos de pura sangre [27 , 33 , 34]. Se utilizó el siguiente modelo para realizar un análisis de rasgos categóricos no lineal:

$$L_{y_{oj}} = S m_i X_{y_{oj}} + u_j + m_{i_{y_{oj}}}$$

Donde L_{ij} es el pasivo distribuido normalmente asumido con el umbral t . Los valores categóricos del fenotipo de Y_{ij} comienzan con 1 [31]. Por ejemplo, la relación entre L_{ij} , Y_{ij} y t es la siguiente para fenotipos binarios: $Y_{ij} = 1$ ($L_{ij} \leq t$) y $Y_{ij} = 2$ ($t < L_{ij}$). Aquí, t representa las cinco características de carrera (500 km, 1000 km, 2000 km, 3000 km y 4000 km). $SEXO_i$ es el efecto del i ésimo sexo. u_j es el valor reproductivo del j ésimo individuo, siguiendo la distribución normal [$N(0, A\sigma^2_u)$]. A continuación, e_{ij} es el efecto residual [$N(0, I\sigma^2_e)$], A es la matriz de relaciones del numerador en BLUP [30], σ^2_u es la varianza genética aditiva y σ^2_e es la varianza residual. Bajo este modelo con L_{ij} , los EBV también se basan en una distribución

normal como Li_{ij} . La heredabilidad (h^2) se define entonces como $\sigma^2_u / (\sigma^2_u + \sigma^2_e)$.

El número total de muestreos de Gibbs en GSTM fue 5.050.000 con un período de prueba de 50.000 y un espaciamiento de 2.500; estos valores son suficientemente grandes para la convergencia de parámetros. Finalmente, las desviaciones de los EBV se calcularon con un promedio de 50,0 y una desviación estándar de 10,0, y luego se utilizaron para el estudio de asociación.

Se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) para el análisis de asociación entre genotipos *LDHA* con valores de EBV desviados (DEBV), en SAS versión 9.1.3 (SAS Institute Inc., Cary, NC, EE. UU.). Debido a que los genotipos *S/S* y *S/L* tenían una frecuencia baja, combinamos todos los genotipos que contenían el alelo menor (*S*) como el genotipo *S+* (*S+* = *S/S*, *S/M*, *S/L*), mientras que el resto se categorizó como *S-* genotipo (*S-* = *M/M*, *M/L*, *L/L*).

Declaraciones éticas

Todos los aspectos del estudio se realizaron de acuerdo con las pautas establecidas por el Ministerio de Educación, Cultura, Deportes, Ciencia y Tecnología de Japón (Aviso No. 71). El protocolo fue aprobado por el Comité de Ética de Experimentos con Animales del Centro de Investigación de Vida Silvestre de la Universidad de Kyoto (Permiso No. WRC-2017-002A).

[Ir a:](#)

Resultados

Los cinco rasgos raciales exhibieron estimaciones de heredabilidad (h^2) de moderadas a altas: 0,23, 0,25, 0,39, 0,28 y 0,20 para Race1, Race2, Race3, Race4 y Race5, respectivamente. Por lo tanto, los cinco rasgos complejos de interés son hereditarios, con influencia de factores tanto genéticos como no genéticos.

Amplificamos y secuenciamos un fragmento de ADN de 155 pb que incluye el microsatélite (GA)₁₂ AAA (GA)₇ en 3'UTR de *ADCYAP1* (número de acceso de GenBank: [MF099650](#)). Los sujetos no eran polimórficos en este locus de microsatélites. Para *LDHA*, el genotipado del microsatélite (TTTAT)₃₋₅ en el intrón 6 produjo tres alelos (*S*, 595 pb; *M*, 600 pb; *L*, 605 pb) y seis genotipos (*S/S*, *S/M*, *S/L*, *M/M*, *M/L*, *L/L*). Este sitio polimórfico se describió previamente en el intrón 5 [16]. La discrepancia posicional se debió a una actualización de la secuencia *LDHA* que agregó un primer exón no codificante (GenBank, Gene ID: 102094829).

El alelo *M* (0,614) y el genotipo *M/M* (0,354) tuvieron la frecuencia más alta, mientras que el alelo *S* (0,146) y el genotipo *S/L* (0,024) fueron los más bajos (Tabla 2). Los DEBV medios más altos y más bajos se registraron para Race5 (48.266) y Race3 (46.134), respectivamente (Tabla 3; para EBV y DEBV por 127 genotipos, consulte la tabla S2). Los genotipos *LDHA* se asociaron significativamente con los DEBV de tres rasgos raciales (Race3–5). Específicamente, los individuos *S* + exhibieron una mayor capacidad de supervivencia (mayor DEBV) durante las competiciones de carreras (Tabla 4; Figura 1).

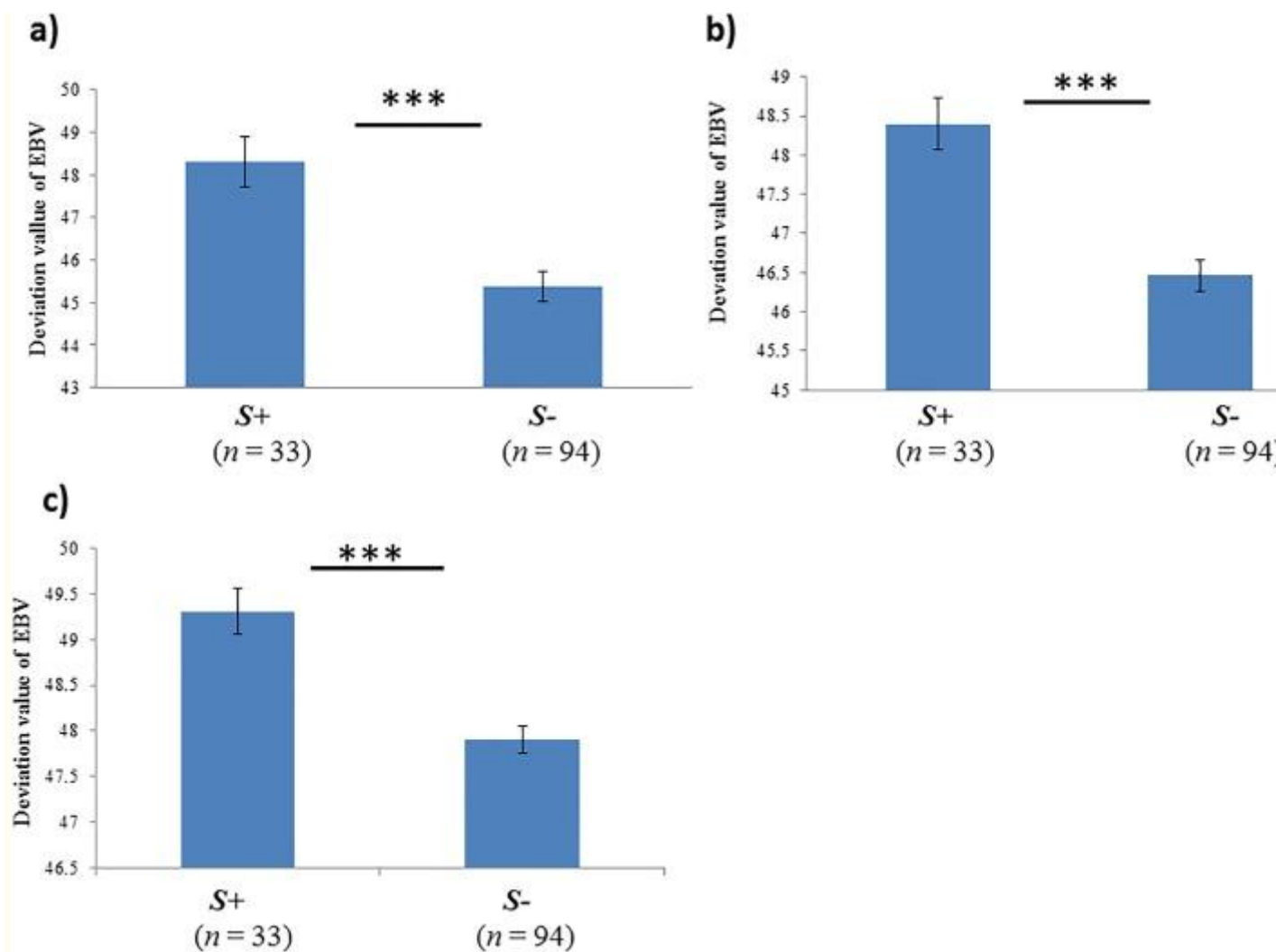


Figura 1

Genotipos LDHA (existencia del alelo S) y desviaciones del valor genético estimado (DEBV) bajo diferentes rasgos raciales.

a) Carrera 3, b) Carrera 4, yc) Carrera 5.

Tabla 2

Números y frecuencias observados de alelos y genotipos de LDHA .

Alelo/genotipo	Frecuencia alélica			Frecuencia de genotipo							S+	S-
	S	METRO	I	S/S	S/M	S/L	M/M	M/L	L/L			
Número	37	156	61	4	26	3	45	40	9		33	94
Frecuencia	0,14	0,614	0.24	0.03	0.20	0.02	0.35	0.31	0,07		0.26	0.74

Alelo/genotipo	Frecuencia alélica			Frecuencia de genotipo							
	<i>S</i>	<i>METR O</i>	<i>I</i>	<i>S/S</i>	<i>S/M</i>	<i>S/L</i>	<i>M/M</i>	<i>M/L</i>	<i>L/L</i>	<i>S+</i>	<i>S-</i>
	6		0	1	5	4	4	5	1	0	0

[Abrir en una ventana separada](#)

El locus *LDHA* se desvió del equilibrio de Hardy Weinberg ($P < 0,001$)

Tabla 3

Desviaciones medias, mínimas y máximas del DEBV para cinco rasgos de carrera de 127 palomas mensajeras.

Rasgos	Media ± DE	Mínimo	Máximo
Carrera1 (Distancia 500 km)	48,103±6,026	44.224	52.746
Carrera2 (Distancia 1000 km)	46,946±7,923	42.501	53.705
Carrera3 (Distancia 2000 km)	46,134±11,367	41.370	57.445
Carrera4 (Distancia 3000 km)	46,965±7,493	43.662	54.258
Carrera5 (Distancia 4000 km)	48,266±5,884	45.840	54.161

[Abrir en una ventana separada](#)

Tabla 4

Efecto de los genotipos *LDHA* (presencia del alelo *S*) sobre los cinco rasgos de carrera estudiados.

Rasgos de carrera	valor <i>p</i>
Carrera1 (Distancia 500 km)	0.987
Carrera2 (Distancia 1000 km)	0.611
Carrera3 (Distancia 2000 km)	0.001
Carrera4 (Distancia 3000 km)	0.001
Carrera5 (Distancia 4000 km)	0.001

[Abrir en una ventana separada](#)

[Ir a:](#)

Discusión

En este estudio, investigamos la asociación entre la supervivencia de las palomas mensajeras y los polimorfismos en dos genes, el novedoso *ADCYAP1* y el bien estudiado *LDHA*. Aunque no observamos polimorfismo en *ADCYAP1*, los polimorfismos de *LDHA* se asociaron significativamente con DEBV: los individuos portadores del genotipo *S+* exhibieron un DEBV más alto de tres rasgos relacionados con la distancia racial (Race3-5). La falta de relaciones significativas entre los genotipos *LDHA* y distancias de carrera más cortas (Race1 y Race2) puede deberse a que la supervivencia de las palomas importa menos entre 500 y 1000 km. Nuestros resultados corroboran múltiples estudios que han demostrado un vínculo significativo entre *LDHA* polimorfismos y habilidades de carreras de palomas / búsqueda de destino [[6](#) , [16](#) , [23](#)]. Estos datos están en línea con el conocimiento existente sobre la función LDHA. A través de su papel en la lanzadera de lactato astrocito-neurona (ANLS), la LDHA afecta el rendimiento físico y mental general. Esta vía implica el metabolismo de la glucosa a piruvato en los astrocitos (un tipo de célula glial del hipocampo), seguido de la reducción de piruvato a lactato por LDHA, que luego es liberado y absorbido por las neuronas cercanas como fuente de combustible [35]. El hipocampo tiene un papel bien conocido en la navegación espacial y la formación de la memoria a largo plazo [[36](#)].

Se encontraron frecuencias de alelo M más altas en las carreras japonesas (0,712) que en las palomas salvajes (0,334), una tendencia que es atribuible a la larga historia de selección artificial para alta velocidad y retorno rápido durante las competiciones de carreras [[16](#)]. En el estudio actual, la frecuencia del alelo M también fue mayor que la frecuencia del alelo S, pero S/S los individuos exhibieron una mayor capacidad

de supervivencia (es decir, mayor EBV). Este resultado probablemente se deba a nuestro rasgo de interés elegido y a una compensación entre seleccionar por velocidad versus seleccionar por capacidad de supervivencia. Específicamente, la distancia total acumulada en la carrera en la vida atlética de una paloma implica completar muchas carreras de manera segura, un factor que depende principalmente de la capacidad de supervivencia. Una alta capacidad de supervivencia indica una excelente capacidad de navegación, mayor resistencia y mayor resistencia contra los peligros ambientales (p. ej., depredadores salvajes y mal tiempo), pero no necesariamente una alta velocidad. Las palomas bravías salvajes tienen una mayor capacidad de supervivencia (lo que sugiere una mayor S frecuencia) que las palomas mensajeras, dada la intensa presión selectiva natural sobre las primeras por rasgos como la búsqueda de alimento, la búsqueda de refugio y la defensa contra depredadores. Sin embargo, la selección artificial intensa y extendida para alta velocidad en palomas mensajeras parece haber aumentado la frecuencia del alelo M a expensas del alelo S .

Los valores de h^2 de moderados a altos para nuestros cinco rasgos de carrera de palomas coincidieron con informes anteriores sobre el rendimiento en carreras de caballos, que exhibieron valores de h^2 de 0,05 a 0,29 [27], 0,12 a 0,25 [37] y 0,11 a 0,25 [27], 37, 38]. Sin embargo, nuestras estimaciones de h^2 fueron superiores a las estimaciones (0,06) de un estudio anterior sobre palomas mensajeras [4]. Esta considerable variación probablemente se deba a los numerosos factores que influyen en la estimación de la heredabilidad, incluidas las especies, las poblaciones, el tipo de rasgo y los métodos de medición de rasgos [27]. En el caso de este estudio, nuestra población de palomas descendió de un grupo

criado por el ejército japonés y, por lo tanto, no había estratificación poblacional en los datos. La población de prueba mostró una frecuencia menor de alelos *S* segregantes, con homocigotos ocasionales que exhiben una alta capacidad de supervivencia.

Podemos proporcionar algunas hipótesis sobre cómo el microsatélite en el intrón 6 *de LDHA* afecta los EBV de las distancias de carrera totales acumuladas. Este locus polimórfico está cerca del sitio donante de empalme GT y, por lo tanto, puede afectar el empalme del pre-ARNm para influir en la expresión del gen *LDHA*. Alternativamente, el microsatélite podría estar en desequilibrio de vinculación con algún locus funcional desconocido ubicado muy cerca de *LDHA*. Otros genes importantes que probablemente afecten el rendimiento de las palomas son los genes transportadores de serotonina (5-HTT) y ATP6 mitocondrial. El 5-HTT afecta la personalidad y el ATP6 afecta la producción de energía y la aptitud física y ambos rasgos son importantes para la supervivencia. Habíamos estudiado 5-*HTT* exon1 y *ATP6* entre las palomas mensajeras japonesas, pero no pudimos encontrar polimorfismo dentro de estos dos genes (datos no mostrados). Los futuros análisis de vinculación y genómica funcional deben incluir más genes candidatos (por ejemplo, receptor de dopamina D4 [[17](#)] o exones codificantes *de LDHA* [[23](#)]) y más poblaciones de palomas mensajeras para confirmar la relación entre la variación genética y rasgos complejos como la capacidad de supervivencia. No obstante, el locus de microsatélites aquí reportado debería resultar útil para la selección asistida por marcadores que puede maximizar la calidad genética de las palomas mensajeras y ampliará nuestro conocimiento sobre los

fundamentos genéticos de la supervivencia y la capacidad de navegación en especies de aves migratorias silvestres.

[Ir a:](#)

Información de soporte

Tabla S1

Categorización de 867 palomas mensajeras para los cinco umbrales de distancia.

(DOCX)

[Haga clic aquí para obtener un archivo de datos adicional.](#) ^{(14K,}
documento)

Tabla S2

Genotipos *LDHA* para el valor genético estimado (EBV) y desviaciones del EBV (DEBV) de 127 palomas mensajeras japonesas.

(DOCX)

[Haga clic aquí para obtener un archivo de datos adicional.](#) ^{(40K,}
documento)

[Ir a:](#)

Expresiones de gratitud

Agradecemos a Masatsugu Yamamoto, un famoso criador japonés de palomas mensajeras, quien amablemente nos proporcionó su vasta colección de registros de palomas mensajeras y sus pedigríes (6000 ancestros) que se remontan a finales de los años 1970.

[Ir a:](#)

Declaración de financiación

Este trabajo fue apoyado por los números de subvención JSPS KAKENHI 25290082, 25118005, 17H03624 para MI-M, el programa de apoyo de la Universidad de Kyoto para estudios de equipos de iniciativa basados en interacción (SPIRITS) para MI-M y el Ministerio de Educación Superior de Egipto para SR. Este trabajo fue apoyado por el Programa de Financiación para el Desarrollo Futuro de la Alianza de Coordinación de Investigación de la Universidad de Kyoto. Los financiadores no tuvieron ningún papel en el estudio.

[Ir a:](#)

Disponibilidad de datos

Todos los datos relevantes se encuentran en el documento y en sus archivos de información de respaldo.

[Ir a:](#)

Referencias

1. Darwin C. *Sobre el origen de las especies mediante la selección natural* . Londres: John Murray; 1859. [[Google Scholar](#)]
2. Shapiro MD, Domyan ET. Palomas domésticas . *Curr Biol* . 2013; 23 : 302–303. [[Artículo gratuito de PMC](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]
3. Ramadán S, Abe H, Hayano A, Yamaura J, Onoda T, Miyake T, et al. Análisis de la diversidad genética de razas de palomas egipcias . *J. Poult Ciencias* . 2011; 48 : 79–84. [[Google Académico](#)]
4. Jerolmack C. Arqueología animal: palomas domésticas y la dialéctica naturaleza-cultura . *QSR* . 2007; 3 . [[Google Académico](#)]

5. Smith T. China número uno en el mundo de las palomas mensajeras . *BHW* . 2012; 83 : 67–69. [[Google Académico](#)]
6. Proskura WS, Cichoń D, Grzesiak W, Zaborski D, Sell-Kubiak E, Cheng YH, et al. "Polimorfismo de un solo nucleótido en el gen LDHA como marcador potencial para el rendimiento deportivo de las palomas ". *J. Poult Ciencias* . 2014; 51 : 364–368. [[Google Académico](#)]
7. Biro D, Freeman R, Meade J, Roberts S, Guilford T. Las palomas combinan la brújula y la guía de puntos de referencia en la navegación de rutas familiares . *Proc Natl Acad Sci Estados Unidos* . 2007; 104 : 7471–7476. doi: [10.1073/pnas.0701575104](https://doi.org/10.1073/pnas.0701575104) [[Artículo gratuito de PMC](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]
8. Dixon A. *Ataques de aves rapaces a palomas mensajeras: Informe para la Confederación de Sindicatos de Palomas mensajeras de larga distancia de Gran Bretaña e Irlanda del Norte* . Lancaster, Reino Unido: Universidad de Lancaster; 2002. [[Google Académico](#)]
9. Palleroni A, Miller CT, Hauser M, Marler P. Depredación: adaptación del plumaje de la presa contra el ataque de un halcón . *Naturaleza* . 2005; 434 : 973–974. [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]
10. Santos CD, Cramer JF, Pârâu LG, Miranda AC, Wikelski M, Dechmann DK. La personalidad y los rasgos morfológicos afectan la supervivencia de las palomas ante los ataques de aves rapaces . *Ciencia. Representante* . 2015; 5 . [[Artículo gratuito de PMC](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]
11. Riviere B. Palomas mensajeras y palomas mensajeras . *Hno. Aves* . 1923; 17 : 118-138. [[Google Académico](#)]
12. Levi WM. *La Paloma* . Sumter SC: Levi Publishing Co; 1963. [[Google Académico](#)]
13. Yang N, MacArthur DG, Gulbin JP, Hahn AG, Beggs AH, Eastel S, et al. "El genotipo ACTN3 está asociado con el rendimiento deportivo de élite

humano ". *Soy J Hum Genet* . 2003; 73 : 627–

631. doi: [10.1086/377590](https://doi.org/10.1086/377590) [[Artículo gratuito de PMC](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

14. Tozaki T, Hill E, Hirota K, Kakoi H, Gawahara H, Miyake T, et al. "Un estudio de cohorte sobre el rendimiento en carreras de caballos de carreras de pura sangre japoneses utilizando información del genoma de ECA18" . *Anim Genet* . 2012; 43 : 42–52. doi: [10.1111/j.1365-2052.2011.02201.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2011.02201.x) [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

15. Huson HJ, Byers AM, Runstadler J, Ostrander EA. "Un SNP dentro de la enzima convertidora de angiotensina distingue entre perros de trineo de Alaska que realizan carreras de velocidad y distancia en un análisis de gen candidato" . *J Hered* . 2011; 102 : 19-27. [[Artículo gratuito de PMC](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

16. Ramadan S, Yamaura J, Miyake T, Inoue-Murayama M. Polimorfismo del ADN dentro del gen LDH-A en paloma (*Columba livia*) . *J. Poult Ciencias* . 2013; 50 : 194-197. [[Google Académico](#)]

17. Proskura WS, Kustos J, Dybus A, Lanckriet R. El polimorfismo en el gen del receptor de dopamina D4 está asociado con el rendimiento en las carreras de palomas . *Anim Genet* . 2015; 46 : 586–587. doi: [10.1111/age.12328](https://doi.org/10.1111/age.12328) [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

18. Van Hall G. Lactato como combustible para la respiración mitocondrial . *Acta Physiol* . 2000; 168 : 643–656. [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

19. Li SSL. Estructura, regulación y evolución de genes de lactato deshidrogenasa de vertebrados . *Seminal zoológico* . 1998; 37 : 1–6. [[Google Académico](#)]

20. Van Hall G, González-Alonso J, Sacchetti M, Saltin B. Metabolismo del sustrato del músculo esquelético durante el ejercicio: consideraciones metodológicas . *Proc Nutr Soc* . 1999; 58 : 899–912. [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

21. Newman LA, Korol DL, Oro PE. El lactato producido por la glucogenólisis en los astrocitos regula el procesamiento de la memoria . *Más uno* . 2011; 6 : e28427 doi: [10.1371/journal.pone.0028427](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028427) [[Artículo gratuito de PMC](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]
22. Proia P, Di Liegro CM, Schiera G, Fricano A, Di Liegro I. El lactato como metabolito y regulador en el sistema nervioso central . *Int J Mol Sci* . 2016; 17 : 1450. [[Artículo gratuito de PMC](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]
23. Dybus A, Pijanka J, Cheng YH, Sheen F, Grzesiak W, Muszyńska M. Polimorfismo dentro del gen LDHA en las palomas mensajeras y no mensajeras . *J Appl Genet* . 2006; 47 : 63–66. doi: [10.1007/BF03194601](https://doi.org/10.1007/BF03194601) [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]
24. Mueller JC, Pulido F, Kempenaers B. Identificación de un gen asociado con el comportamiento migratorio de las aves . *Proc R Soc Lond [Biol]* . 2011; 278 : 2848–2856. [[Artículo gratuito de PMC](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]
25. Rattenborg NC, Mandt BH, Obermeyer WH, Winsauer PJ, Huber R, Wikelski M, et al. Insomnio migratorio en el gorrión de corona blanca (*Zonotrichia leucophrys gambelii*) . *PLoS Biol* . 2004; 2 : 924–936. [[Artículo gratuito de PMC](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]
26. Lipp H. Búsqueda nocturna en palomas . *Comp Biochem Physiol A Physiol* . 1983; 76 : 743–749. [[Google Académico](#)]
27. Tozaki T, Miyake T, Kakoi H, Gawahara H, Hirota K, Nakano Y, et al. "Estimaciones de heredabilidad para el rendimiento en carreras de caballos de carreras pura sangre japoneses utilizando análisis de modelos lineales y no lineales " . *Genet de raza J Anim* . 2012; 129 : 402–408. doi: [10.1111/j.1439-0388.2011.00982.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2011.00982.x) [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]
28. Shin DH, Lee JW, Park JE, Choi IY, Oh HS, Kim HJ, et al. "Múltiples genes relacionados con el músculo identificados a través de un análisis conjunto de un estudio de asociación de todo el genoma en dos etapas para el rendimiento en carreras de 1.156 purasangres" . *Asiático-Australiano J Anim Sci* . 2015; 28 : 771

doi: [10.5713/ajas.14.0008](https://doi.org/10.5713/ajas.14.0008) [[Artículo gratuito de PMC](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

29. Mercieca S, Jilly B, Gáspárdy A. Conexión entre las medidas corporales y la velocidad de vuelo de la paloma mensajera . *Int J Agric Sc Tecnología de alimentos* . 2017; 3 : 9–18. [[Google Académico](#)]

30. Henderson C, editor Evaluación de toros y tendencias genéticas. Actas del Simposio sobre genética y cría de animales en honor al Dr. JL Lush, 1973; 1973: ASAS y ADSA.

31. Sorensen D, Andersen S, Gianola D, Korsgaard I. Inferencia bayesiana en modelos de umbral utilizando muestreo de Gibbs . *Genet Sel Evol* . 1995; 27 : 229–249. [[Google Académico](#)]

32. Miyake T, Oki H, Nishiura A, Ibi T, Sasaki Y. Programa informático para análisis genético con muestreo de Gibbs para modelos de umbral, GSTM. Biblioteca de programas informáticos. 1999.

33. Ruefenacht S, Gebhardt-Henrich S, Miyake T, Gaillard C. Una prueba de comportamiento en perros pastores alemanes: heredabilidad de siete rasgos diferentes . *Appl Anim Behav Sci* . 2002; 79 : 113-132. [[Google Académico](#)]

34. Oki H, Kusunose R, Nakaoka H, Nishiura A, Miyake T, Sasaki Y. Estimación de la heredabilidad y correlación genética para las respuestas de comportamiento mediante muestreo de Gibbs en el caballo de carreras pura sangre . *Genet de raza J Anim* . 2007; 124 : 185-191. doi: [10.1111/j.1439-0388.2007.00659.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2007.00659.x) [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

35. Valvona CJ, Fillmore HL, Nunn PB, Pilkington GJ. "La regulación y función de la lactato deshidrogenasa a: potencial terapéutico en tumores cerebrales ". *Patol cerebral* . 2016; 26 : 3–17. doi: [10.1111/bpa.12299](https://doi.org/10.1111/bpa.12299) [[Artículo gratuito de PMC](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

36. Herold C, Coppola VJ, Bingman VP. "La maduración de la investigación sobre la formación del hipocampo aviar: descubrimientos recientes de uno de los

navegantes más destacados de la naturaleza" . *Hipocampo* . 2015; 25 : 1193-1211. doi: [10.1002/hipo.22463](https://doi.org/10.1002/hipo.22463) [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

37. Rohe R, Savas T, Brka M, Willms F, Kalm E. Análisis genéticos de rasgos múltiples del desempeño en carreras de manitas alemanes con desentrañamiento de los efectos genéticos y del conductor . *Archivo de Tierzucht* . 2001; 44 : 579–588. [[Google Académico](#)]

38. Sobczynska M, Lukaszewicz M. Heredabilidad del mérito de carreras de los caballos árabes . *Animación. Ciencia. Papilla. Representante* . 2003: 233–239. [[Google Académico](#)]