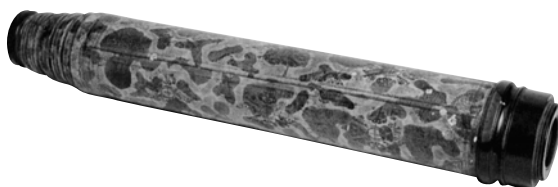


La ecología evolutiva

interfase de la ecología y la evolución



El ambiente en el que viven los organismos les genera una serie de problemas que deben resolver con el fin de crecer y reproducirse. Cada vez es más común encontrar ejemplos en los que se resalta lo increíblemente bien equipados que están los organismos para resolver tales desafíos. Estamos hablando del fenómeno de la adaptación, donde los organismos evolucionan soluciones a estos problemas, impulsados por el proceso de la selección natural. A dichas soluciones se les llama adaptaciones.

El concepto de adaptación tiene dos significados. El primero se refiere al proceso por el cual los organismos se adaptan a su ambiente y que produce esa sorprendente correspondencia entre la forma y la función de los atributos de los organismos. El término adaptación también se usa para hacer referencia a los atributos que permiten a los organismos realizar una función específica en un ambiente dado. En este sentido, una adaptación es un “atributo” que contribuye a realizar una función que afecta la supervivencia y el éxito reproductivo de un organismo.

La ecología evolutiva se encarga de estudiar la interfase de las presiones de selección y la modificación de los ambientes donde los organismos se desarrollan. Como podemos imaginar, las preguntas que se formula son múltiples. Pero el estudio ecológico de la evolución no sólo se interesa en la adaptación, también abarca el estudio de cómo surgen las especies (el proceso de la especiación) y su extinción. En cada uno de estos procesos los métodos, enfoques y bases conceptuales son diferentes. Así, la ecología evolutiva estudia las causas y las consecuencias de la diversidad de la vida, de las diferencias y similitudes entre los organismos,

de las características adaptativas y no adaptativas. Se hace preguntas tales como: ¿por qué hay tanta diversidad biológica?, ¿por qué existen en un mismo sitio organismos unicelulares microscópicos y multicelulares, en ambos casos de tipos muy diferentes —bacterias, amibas, algas, hongos, plantas, animales?, ¿por qué organismos tan distintos —desde bacterias hasta seres humanos— tienen organización celular, patrones de conducta, estructuras de poblaciones y de comunidades similares?

Genética de poblaciones y filogenia

El entendimiento fino de las bases moleculares de la genética, junto con el uso de herramientas evolutivas y estadísticas, nos ha permitido avances importantes en la comprensión de la evolución y los procesos ecológicos que determinan esta evolución. Nuestros estudios utilizan enfoques de genética de poblaciones y genética de la conservación para estudiar sistemas biológicos que tienen significado ecológico, así como sistemas de importancia clave en el área de la conservación de la biodiversidad. Las coníferas resultaban atractivas para su estudio evolutivo debido a que en México son los elementos más importantes de los bosques montanos, y a que juegan un papel primordial en la conservación de los recursos hídricos de las regiones más densamente pobladas. Además, México tiene una muy alta proporción de las especies de coníferas del mundo, en particular de los géneros *Pinus* (cerca de 50 especies de un total de 110) y *Abies* (conocidos como oyameles, con seis a ocho especies en México de un total de 30 en el mundo).

K. Boege, A. Córdoba, C. Cordero, C. A. Domínguez, H. Drummond, L. E. Eguiarte,



J. Fornoni, L. I. Falcón, G. García, J. P. Jaramillo, J. Núñez, D. Piñero, V. Souza y R. Torres

En pinos hemos trabajado con grupos de especies que aportan información a la filogenia o historia evolutiva del género y a los procesos de divergencia e hibridación de especies cercanas. Nos hemos concentrado en los grupos de pinos piñoneros, en los de alta montaña (*P. ayacahuite* y *P. strobiformis*), así como en aquellos de la subsección "Australes" que viven en la cuenca del Caribe. Estos trabajos nos han permitido conocer aspectos relacionados con su origen y demografía histórica. A lo largo del tiempo, en algunos casos las poblaciones se han expandido, en otros se han mantenido estables o los tamaños poblacionales han disminuido. Esto significa que algunas especies que actualmente son abundantes, como *P. cembroides*, eran raras en el pasado, mientras que otras, como *P. rzedowskii* o *P. pinceana*, que actualmente son escasas y son consideradas raras y en peligro, eran muy abundantes en el pasado.

Mientras los niveles de variación genética en los pinos mexicanos son relativamente altos, aun en las especies endémicas de distribución restringida, las poblaciones de oyamel (*Abies*) tienden a tener una variación genética más bien baja. En general, en las coníferas de México se ha encontrado una elevada diferenciación genética, más alta que la descrita en las de climas templados y fríos, y niveles de en-

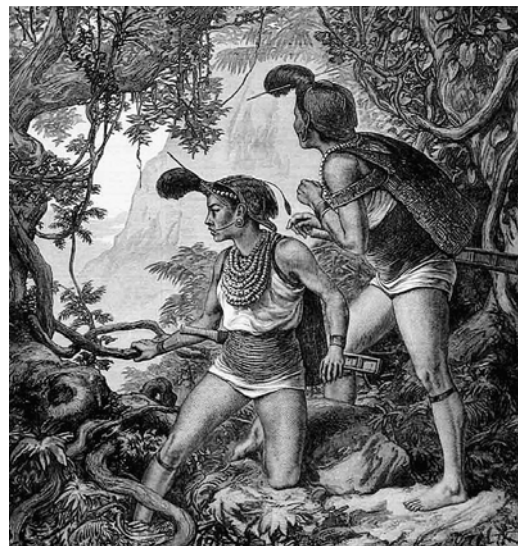
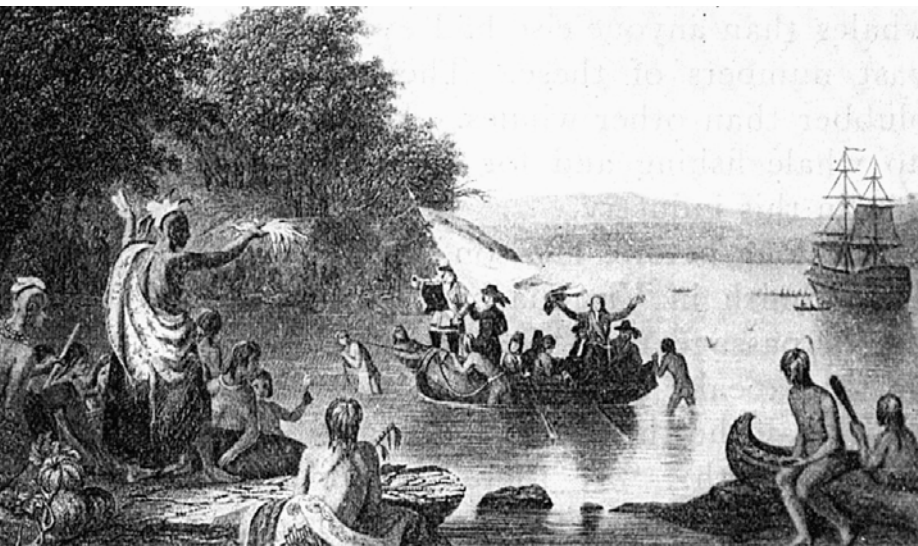
dogamia elevados en algunas de ellas, lo que a su vez puede contribuir aún más a la diferenciación genética —particularmente

en *Abies*, cuyas especies se originaron a partir del Mioceno, como recientemente lo mostramos. Dichos estudios reconocen un total de tres grupos genéticos de oyamel distribuidos en México: en el

noroeste (*A. concolor* y *A. durangensis* var. *durangensis*), oeste (*A. flincki*) y norte, centro y sur del país (*A. durangensis* var. *coahuilensis*, *A. guatemalensis*, *A. hickeli*, *A. religiosa* y *A. vejari*), respectivamente. También hemos avanzado en entender la filogenia de todo el género y en estimar su reloj molecular y las tasas de diversificación (especiación menos extinción) en el tiempo.

Se han trabajado aspectos de la genética evolutiva de otros grupos, principalmente de zonas áridas. En particular del género *Agave*, en donde encontramos que las poblaciones y las especies tienen altos niveles de variación genética y su diferenciación genética es variable, lo que sugiere que ha habido eventos activos de especiación y adaptación al ambiente. Por otra parte, los estudios de reloj molecular han demostrado que *Agave* es un género reciente, con tasas de diversificación notablemente altas, tal vez debidas a que ha coevolucionado exitosamente con sus principales polinizadores, murciélagos nectarívoros, fundamentalmente del género *Leptonycteris*. También se han concluido, en





colaboración con investigadores del Instituto de Biología, otros análisis filogenéticos y evolutivos de grupos importantes de plantas de México, como *Bursera*, las especies de *Acacia* asociadas a hormigas y la familia Cactaceae, en los cuales se ha determinado el momento en que se originaron y sus tasas de diversificación.

En el futuro se requiere un enfoque adaptativo comparado para seguir investigando los procesos evolutivos de estos grupos de especies; es necesario iniciar estudios de variación geográfica asociados al análisis de genes particulares involucrados con adaptaciones a distintos ambientes.

Ecología molecular

Los marcadores genéticos también se pueden usar para contestar preguntas en ecología: cómo se dispersan el polen y las semillas de las plantas, o cuáles son los patrones de paternidad en animales y plantas. También pueden ser usados para tratar de definir límites y memberships en las especies, y para entender sus relaciones con otras especies, de tal manera que se convierten en una herramienta útil para la sistemática en el estudio de los microorganismos, un campo de estudio conocido como “ecología molecular”. Actualmente, en el análisis de la ecología bacteriana se usan técnicas sofisticadas de ecología molecular que permiten comprender mejor la adaptación y composición de las comunidades microbianas, así como su estructuración en relación con los ambientes biogeoquímicos. Así sabemos que las comunidades bacterianas comparten patrones de distribución similares a los de las comunidades de macroorganismos.

Una pregunta que queremos responder es: ¿por qué hay tantas especies de bacterias? Para ello es necesario entender cuáles son los procesos evolutivos y ecológicos que separan a los organismos que forman las poblaciones, hasta convertirlos en especies diferenciadas entre sí, o sea el proceso de especiación. Hemos usado *Escherichia coli* como microorganismo modelo, una bacteria frecuente en el tracto digestivo y que crece bien en el laboratorio en medios ricos en nutrientes. Dado que se conoce con detalle su fisiología, sus atributos ecológicos importantes, su genética y su biología evolutiva, y que muchos de sus genomas completamente secuenciados están disponibles, se puede explorar hipótesis que permitan saber sobre su adaptación; actualmente estamos analizando con detalle su diversidad en México. Una de las preguntas tiene que ver con la evolución de la patógenesis: ¿por qué y cómo una bacteria que no hace daño evoluciona hasta ser potencialmente mortal?

El oasis de Cuatro Ciénegas (en el centro del desierto en Coahuila), un ecosistema extraordinariamente pobre en nutrientes —ultra oligotrófico, especialmente en cuanto a fósforo; la laguna de Alchichica, en Puebla, la de Bacalar y los ríos de Sian Ka'an, en Quintana Roo, forman también parte de nuestras investigaciones. Son ambientes ricos en comunidades bacterianas estructuradas, a veces llamadas microbialitos (entre los que se encuentran tanto los tapetes microbianos como los estromatolitos). Hemos logrado identificar que estas comunidades microbianas tienen una composición taxonómica diferente, pero que, sin embargo, funcionan de manera similar en cuanto a los ciclos de los



elementos básicos (carbono, oxígeno, nitrógeno, azufre y potasio). Lo anterior resulta fascinante y relevante para comprender cómo funcionan y se estructuran dichas comunidades ancestrales, de las más diversas del planeta, y hemos estimado valores de diversidad altos, equivalentes o mayores a los reportados para macroorganismos en arrecifes de coral o selvas tropicales. En todas estas comunidades, las cianobacterias son un grupo clave, ya que están involucradas en la adquisición de carbono y nitrógeno orgánico. También, en colaboración con otros institutos, en particular el Cinvestav de Irapuato, hemos estudiado con cuidado las adaptaciones de otros grupos bacterianos, como son el género *Bacillus*, donde hemos estudiado varios genomas completos, y el género *Pseudomonas*.

Nuestros estudios indican que en Cuatro Ciénegas las reglas del “juego evolutivo” son diferentes a las que observamos en *E. coli*. Mientras que esta bacteria vive en lugares ricos en fósforo y es sexualmente promiscua, los microorganismos de Cuatro Ciénegas tienen poco fósforo disponible y la sexualidad parece ser un evento rarísimo, pero evolutivamente relevante, ya que descubrimos que algunas de estas bacterias han obtenido de otros linajes bacterianos —por el proceso llamado de transferencia horizontal— diferentes adaptaciones para el uso eficiente del fósforo, llegando en algunas especies a su substitución por azufre en las membranas celulares. Por otra parte, hemos encontrado que, en este sitio, las redes de

interacciones ecológicas en las comunidades estructuradas que forman los tapetes microbianos y los estromatolitos impiden la entrada de nuevos miembros no coadaptados a estas redes alimentarias, por lo que cada localidad tiene un ensamble único de especies capaces de realizar todos los ciclos biogeoquímicos en pocos milímetros. Esto se puede deber a la larga historia de coexistencia y a la antigüedad de tales comunidades. Los estudios de reloj molecular, aunados a su complejidad y diversidad bacteriana, nos han llevado a concluir que Cuatro Ciénegas es una ventana al remoto pasado de la Tierra, tal vez hasta el precámbrico, y que su estudio, en efecto, nos va a llevar a entender por qué hay tantas especies.

La genética cuantitativa y ecológica y la conservación

Otra forma de estudiar la adaptación es empleando el marco teórico y metodológico de la genética cuantitativa para entender cómo la selección natural opera sobre diferentes atributos ecológicamente importantes, entre los cuales hemos estudiado con detalle la manera en que se defienden las plantas de sus enemigos naturales, y cómo la forma de reproducción (autogamia *vs.* entrecruzamiento) puede comprometer la evolución de dicha defensa.

La defensa química o física de las plantas involucra costos en “adecuación” —*fitness* en inglés—, son los llamados “costos de asignación”. También existen los “costos ecoló-



gicos", que se generan al modificar las interacciones con sus enemigos naturales, como los parásitos, o con competidores, y mutualistas como los polinizadores. La defensa también es costosa cuando es constitutiva (o sea que siempre se expresa, no importa el ambiente) y la abundancia de herbívoros en una localidad particular es baja. En estas circunstancias, la defensa inducida —por la actividad de los herbívoros— o la tolerancia al daño serían favorecidas por la selección natural. Sin embargo, las condiciones ambientales físicas y bióticas, la variabilidad genética en los caracteres defensivos o las correlaciones genéticas entre éstos pueden limitar la evolución de la defensa óptima en plantas. Los estudios en esta área se han llevado a cabo principalmente utilizando especies del género *Datura*, con mayor profundidad *D. stramonium*, el conocido toloache.

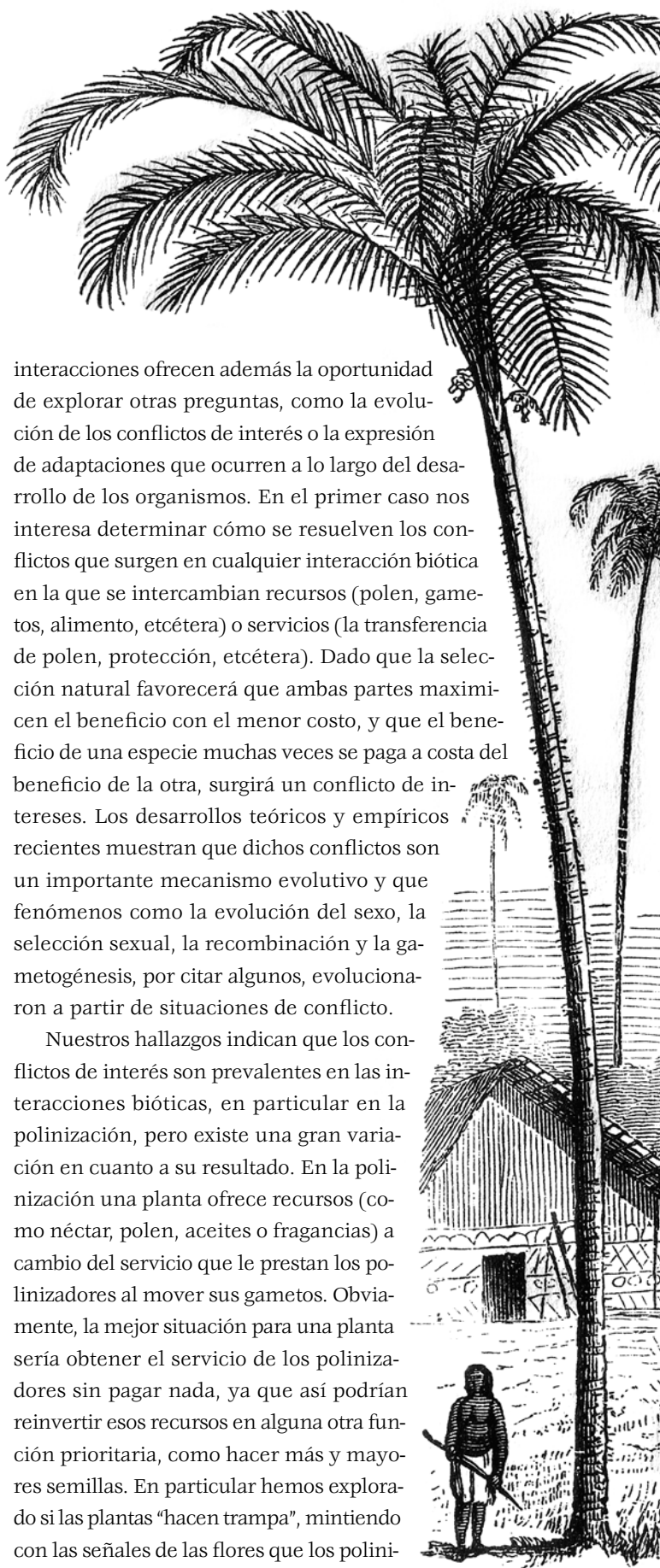
Así, tomando en consideración tales factores, hemos estudiado la evolución de las formas de defensa en un contexto geográfico, analizando la variación interpoblacional, y considerando el cambio en los tipos de herbívoros y en los factores ambientales. También la abordamos a escala macroevolutiva, empleando filogenias y métodos comparativos.

En cuanto a la conservación biológica, utilizando herramientas de la genética ecológica, hemos iniciado un proyecto de largo alcance en las selvas de Veracruz, el cual busca determinar el efecto de la fragmentación de la selva en la variación genética, la adaptación local y las interacciones bióticas (herbivorismo, parasitismo, polinización, dispersión) de especies de plantas con distintas historias de vida (hierbas, lianas, arbustos, árboles).

Esta investigación se complementa con estudios sobre la interacción de plantas y patógenos (especialmente hongos), y de herbívoros y plantas en sistemas tropicales, en donde se han realizado interesantes aportes empíricos en lugares recientemente fragmentados, al describir la distribución temporal y espacial de la interacción de plantas y patógenos y de plantas y herbívoros, y su relación con la historia de vida de los hongos y sus hospederos, y su coevolución. Tales trabajos han revelado que las enfermedades causadas por hongos son frecuentes en plantas tropicales.

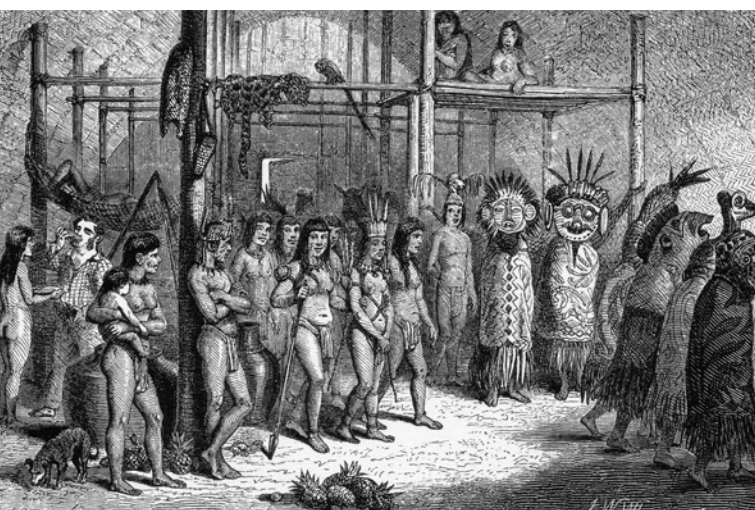
Selección natural y adaptación

También buscamos comprender la evolución de los fenotipos complejos y su relación con la selección natural usando como sistemas de estudio las interacciones bióticas de las plantas y animales, como son la ya mencionada defensa contra herbívoros, la polinización y la dispersión. Tales



interacciones ofrecen además la oportunidad de explorar otras preguntas, como la evolución de los conflictos de interés o la expresión de adaptaciones que ocurren a lo largo del desarrollo de los organismos. En el primer caso nos interesa determinar cómo se resuelven los conflictos que surgen en cualquier interacción biótica en la que se intercambian recursos (polen, gametos, alimento, etcétera) o servicios (la transferencia de polen, protección, etcétera). Dado que la selección natural favorecerá que ambas partes maximicen el beneficio con el menor costo, y que el beneficio de una especie muchas veces se paga a costa del beneficio de la otra, surgirá un conflicto de intereses. Los desarrollos teóricos y empíricos recientes muestran que dichos conflictos son un importante mecanismo evolutivo y que fenómenos como la evolución del sexo, la selección sexual, la recombinación y la gametogénesis, por citar algunos, evolucionaron a partir de situaciones de conflicto.

Nuestros hallazgos indican que los conflictos de interés son prevalentes en las interacciones bióticas, en particular en la polinización, pero existe una gran variación en cuanto a su resultado. En la polinización una planta ofrece recursos (como néctar, polen, aceites o fragancias) a cambio del servicio que le prestan los polinizadores al mover sus gametos. Obviamente, la mejor situación para una planta sería obtener el servicio de los polinizadores sin pagar nada, ya que así podrían reinvertir esos recursos en alguna otra función prioritaria, como hacer más y mayores semillas. En particular hemos explorado si las plantas "hacen trampa", mintiendo con las señales de las flores que los polini-



zadores usan para evaluar la cantidad y calidad de la recompensa (el néctar y el polen) que ofrecen las flores. En otras palabras, las plantas manipulan los sesgos sensoriales innatos o aprendidos de sus polinizadores. En algunas especies, como *Begonia gracilis*, la balanza parece inclinarse del lado de las plantas, ya que los polinizadores visitan a las flores femeninas, a pesar de que éstas no producen ninguna recompensa. El engaño se basa en que las flores femeninas imitan la forma y el color de las flores masculinas, que sí producen una recompensa. En el otro extremo, hemos encontrado que hay especies como *Turnera ulmifolia*, la damiana, en la que la selección natural favorece “la honestidad”. Es decir, las plantas que producen señales confiables sobre la cantidad de néctar disponible para los polinizadores producen más semillas que las que ofrecen señales poco confiables.

Una de las preguntas centrales de la biología evolutiva concierne la comprensión del proceso de adaptación, tanto en términos de su origen y mantenimiento como en la definición de lo que es una adaptación. Esta última tarea constituye un enorme desafío, ya que existe una larga tradición de “atomizar” a los individuos en atributos, algunos de los cuales llamamos adaptaciones porque están relacionados con una función determinada. Sin embargo, si nos detenemos un poco a pensar en lo que significa una adaptación, pronto nos daremos cuenta de que su caracterización no es un asunto sencillo. Por esta razón hablamos de “fenotipos complejos”, ya que una función particular requiere la acción concertada de un grupo de atributos que generalmente se encuentran correlacionados. Actualmente estamos tratando de desarrollar los métodos que nos permitan definir

qué atributos debemos considerar como parte de una unidad funcional, y cómo se podría analizar el efecto de la selección natural en esos módulos funcionales.

Una de las expresiones más elegantes de un fenotipo complejo surge al considerar la dinámica selectiva que ocurre a lo largo del ciclo de vida de los organismos. Por ejemplo, aunque una planta (o cualquier organismo) siempre está sujeta a la presión de sus enemigos naturales, sus prioridades llegan a variar en función de su estadio. Cuando son pequeñas puede ser más importante crecer para lograr establecerse, por lo que es posible que defenderse de los herbívoros sea secundario. Sin embargo, una vez establecidas, es más apremiante que las plántulas inviertan recursos en la defensa. Cuando llegan a una edad reproductiva, dependiendo de la historia de vida, las plantas podrían invertir muchos más recursos en defenderse de los herbívoros o, en el caso de las anuales, mejor dedicar todos sus recursos a un único evento reproductivo. Por ejemplo, el arbusto *Turnera ulmifolia*, crece en las zonas costeras de Veracruz, donde los juveniles producen menos tricomas (“pelos” que constituyen un tipo de defensa física) y néctar extrafloral (la recompensa que pagan a las hormigas que defienden la planta contra los herbívoros) que cuando son reproductivos. Actualmente estudiamos si existe variación genética en los patrones de su desarrollo (o sea, en sus trayectorias ontogenéticas) y cómo la selección natural opera sobre ellas.

Cooperación y conflicto entre parientes

Desde que Bill Hamilton propuso la teoría de selección por parentesco en los años sesentas del siglo pasado, uno de los grandes temas de investigación en ecología conductual es la evolución de la cooperación y el conflicto entre parientes. Actualmente se siguen investigando los aspectos adaptativos/funcionales de las relaciones entre hermanos, y las estrategias de los padres con relación al conflicto entre sus crías. Recientemente ha habido una tendencia hacia la investigación de los mecanismos conductuales en términos del desarrollo del comportamiento y la plasticidad fenotípica. En nuestras investigaciones sobre el conflicto entre crías hermanas del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*), dichas nuevas tendencias se han reflejado claramente en la exploración de los estímulos sociales que provocan el escalamiento de la agresión fratricida, los mecanismos conductuales que generan jerarquías lineales de dominancia, y las consecuencias del conflicto entre hermanos para su desarrollo y desempeño como adultos.

Los estudios recientes que más llaman la atención se basan en la observación a largo plazo de individuos marcados al nacer en la Isla Isabel, en Nayarit, que forman una población altamente filopátrica (los individuos que nacen en un lugar tienden a regresar a anidar en ese mismo lugar). La teoría ampliamente aceptada de los “malos inicios” (*poor starts*) señala que el estrés alimentario, hormonal y de otro tipo en la infancia genera costos que pueden expresarse en diferentes etapas de la vida adulta, afectando negativamente el metabolismo, la maduración sexual, el tamaño corporal, la competitividad, la longevidad y el éxito reproductivo. Se considera que hay “compromisos” (*trade off*, en inglés) entre diferentes costos, y es probable que la selección natural ajuste los costos de cada especie de acuerdo con sus características y su ecología con el fin de minimizar el impacto neto sobre su éxito reproductivo vitalicio.

Sorprende que los bobos que empiezan la vida mal, sufriendo diversos impactos por la dominancia agresiva del hermano mayor, no parecen presentar ningún costo en la vida adulta. Recibir hasta 60 picotazos fraternos al día, aprender a ser sumiso y perder la capacidad agresiva llevan a comer poco y crecer mal, por lo que la presencia de niveles



altos de corticosterona (la hormona del estrés) no es una sorpresa. Sin embargo, los análisis indican que las crías menores no difieren de sus hermanos en la vida adulta, por lo que durante los primeros veinte años de vida dichos pájaros no muestran déficit en tamaño corporal, respuesta inmunológica, mortalidad anual, reclutamiento, capacidad de defender el nido o dispersión natal. Además, dado que su éxito reproductivo es igual al de sus hermanos en todas

las edades, siendo de hecho “superior” en el caso de las hembras, parece que las crías menores no son inferiores en ningún aspecto importante del fenotipo.

¿Será que los efectos de malos inicios en otras especies son artefactos experimentales? No es probable que el fenómeno lo sea, pero los estudios futuros tendrán que identificar las especies y los contextos en donde los malos inicios “naturales” causan costos en la naturaleza, y documentar no sólo los mecanismos involucrados, sino también aquellos que permiten evadir los costos.

Evolución genital y selección sexual

Los genitales de la mayoría de los animales son estructuras complejas que muestran diferencias claras, incluso entre especies cercanamente emparentadas. Su complejidad sugiere que cumplen funciones que van más allá de la simple transferencia de gametos y su diversidad indica que han evolucionado de manera rápida y divergente. Por muchos años los biólogos explicaron la evolución de los genitales por medio de dos hipótesis. La de la llave-cerradura, la cual propone que los genitales son mecanismos de aislamiento que evitan apareamientos con la especie errónea, y la de la pleiotropía, en donde la diversidad estructural de los genitales no cumple ninguna función, sino que es producto de genes que también afectan otras características fenotípicas sobre las cuales sí actúa la selección natural.

Sin embargo, durante las tres últimas décadas han surgido nuevas ideas basadas en la selección sexual. Se sabe que en muchos organismos los machos compiten para lograr el mayor número de fertilizaciones, lo cual favorece la evolución de características conspicuas en los machos (por ejemplo, alas coloridas, cuernos y canto), y de conductas de elección por parte de las hembras. Actualmente se piensa que los genitales han evolucionado para cumplir fun-



ciones relacionadas con la competencia por parejas y la elección de las mismas.

Hemos puesto a prueba estas últimas ideas usando mariposas (diurnas y nocturnas), libélulas y chinches como modelos de estudio. Los hallazgos indican que, efectivamente, los genitales masculinos y femeninos son caracteres cuya forma y función se mantienen gracias a la selección sexual. Por ejemplo, los machos tratan de transferir el eyaculado de mayor tamaño a las hembras en situaciones de competencia con otros machos, como es el caso de las mariposas, o inducen a las hembras a expulsar el esperma que otros machos han eyaculado, algo que sucede en las libélulas. Así, hemos encontrado que en las hembras han evolucionado características que afectan el éxito de los machos.

Otros resultados indican que ambos sexos han coevolucionado a nivel genital. Es decir, la forma y función genital de cada sexo parecen ser soluciones evolutivas a lo impuesto por el sexo opuesto. Por ejemplo, en muchas especies de mariposas los “paquetes” de eyaculado transferidos por los machos (llamados espermatóforos) presentan envolturas gruesas que podrían provocar que las hembras posterguen su siguiente cópula (que casi seguro será con un macho distinto). También hemos recopilado evidencia que indica que en las hembras han evolucionado estructu-

ras genitales parecidas a espinas o sierras (llamadas “signa”), las cuales les permite abrir los espermatóforos.

Una fascinante pregunta reciente en cuanto a la selección sexual es saber hasta qué punto las hembras se ven beneficiadas por las adaptaciones masculinas genitales moldeadas por selección sexual, es decir, si perjudican o favorecen la adecuación de las hembras. Esta idea surge del hecho de que ambos sexos no siempre comparten los mismos intereses (como se mencionó ya al hablar de los conflictos de interés), por lo que lo óptimo para un sexo no es igual para el otro. Un ejemplo claro de esto es el número de cópulas: mientras que para las hembras unas pocas cópulas son suficientes para fertilizar todos sus huevos, éstas no maximizan la adecuación de los machos. La cuestión es investigar si los genitales masculinos se pueden entender bajo este contexto.

Por otro lado, la selección sexual parece ser la fuerza que ha favorecido la evolución y el mantenimiento de colores llamativos en un gran número de especies. Éstos, al igual que otras de las señales sexuales mencionadas anteriormente, son a menudo costosos de producción, por lo que sólo los individuos en buenas condiciones pueden desplegarlos. Según la teoría de historias de vida, debido a los compromisos que describimos ya, un aumento de la inversión en la reproducción en ese momento disminuye el potencial de reproducción en el futuro (a esto se llama “valor reproductivo residual”). Por lo tanto, para maximizar el éxito reproductivo total, los individuos deberían ajustar su inversión en las señales sexuales en función del ambiente, la calidad o atractivo de la pareja o las posibilidades de reproducciones futuras. En el bobo de patas azules, por ejemplo, el color de las patas es una característica bajo selección sexual que depende de los pigmentos carotenoides. Debido a que éstos se obtienen de la dieta y cumplen otras funciones vitales (como inmunoestimulantes y antioxidantes), posiblemente sólo las aves en buenas condiciones pueden mantener un color de patas azul turquesa. Nuestros estudios muestran que si el color de las patas de los machos cambia de azul turquesa a azul oscuro, las hembras disminuyen su tasa de cortejo y cópulas con tales machos, ponen huevos más pequeños y sus crías tienen una menor respuesta inmune. Es decir, las hembras evalúan continuamente a su pareja durante el cortejo y son capaces de ajustar en formas sutiles su inversión en los huevos en función de los cambios en el color de las patas del macho.

Se ha sugerido que los ornamentos que dependen de los carotenoides podrían indicar la capacidad de los machos de



defender el espermato del daño oxidativo. Nuestros estudios en el bobo de patas azules indican que el daño oxidativo en el ADN del espermato es mayor en los individuos viejos (con más de diez años de edad) que en los individuos jóvenes, y el daño en el espermato se relaciona negativamente con el color de las patas de los machos viejos.

Lo anterior sugiere que las hembras podrían evaluar los niveles de daño premutagénico de las parejas potenciales usando como indicador el color de patas que despliegan los machos.



Conclusiones

A un poco más de 150 años de la publicación de *El origen de las especies* de Darwin, los estudios de ecología evolutiva han florecido y son más vigorosos que nunca. La investigación y la enseñanza de la evolución y la ecología evolutiva en el Departamento de Ecología Evolutiva del Instituto de Ecología de la UNAM han tenido un fuerte impacto en esta disciplina, especialmente en México, donde han generado una escuela de estudios evolutivos con proyección internacional. 

Karina Boege, Alejandro Córdoba, Carlos Cordero, César A. Domínguez, Hugh Drummond, Luis E. Eguiarte, Juan Fornoni, Luisa I. Falcón, Graciela García Guzmán, Juan Pablo Jaramillo Correa, Juan Núñez Farfán, Daniel Piñero, Valeria Souza y Roxana Torres

Instituto de Ecología,
Universidad Nacional Autónoma de México.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Cordero C. y W. G. Eberhard. 2003. "Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research", en *Journal of Evolutionary Biology*, núm. 16, pp. 1-6.
Contreras-Garduño, J., A. Córdoba-Aguilar, A. Peretti y H. Drummond. 2009. "Selección sexual", en *Evolución biológica. Una visión actualizada desde la revista Ciencias*. Morrone, J. J., y P. Magaña, (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Domínguez, C. A. 1995. "Genetic conflicts-of-interest in plants", en *Trends in Ecology & Evolution*, núm. 10, pp. 412-416.

Drummond, H. 2006. "Dominance in vertebrate broods and litters", en *Quarterly Review of Biology*, núm. 81, pp. 3-32.

García-Guzmán G. y E. Morales. 2007. "Life-history strategies of plant pathogens: distribution patterns and phylogenetic analysis", en *Ecology*, núm. 88, pp. 589-596.

Hamilton W. D. 1964. "The genetical evolution of social behaviour", en *Journal of Theoretical Biology* núm. 7, pp. 1-16.

Moreno-Letelier, A. y D. Piñero. 2009. "Phylogeographic structure of *Pinus strobus* Engelm. across the Chihuahuan Desert filter-barrier", en *Journal of Biogeography*, núm. 36, pp. 121-131.

Núñez-Farfán, J., J. Fornoni y P. L. Valverde. 2007. "The Evolution of Resistance and Tolerance to Herbivores", en *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, núm. 38, pp. 541-566.

Souza V., L. Espinosa-Asuar, A. E. Escalante, L. E. Eguiarte, J. Farmer, L. Forney, L. Lloret, J. M. Rodríguez Martínez, X. Soberón, R. Dirzo y J. J. Elser. 2006. "An

endangered oasis of aquatic microbial biodiversity in the Chihuahuan desert", en *PNAS*, núm. 103, pp. 6565-6570.

Torres R. y A. Velando. 2010. "Color in a Long-lived Tropical Seabird: Sexual Selection in a Life-history Context", en *Advances in the Study of Behaviour* (Behavioral Ecology of Tropical Animals, Ed. Regina Macedo), vol. 42, pp. 155-188.

IMÁGENES

P. 28: Anteojo nocturno, siglo XVIII. P. 29: alegoría de la Marina científica, 1766. P. 30: caja de dibujo del cartógrafo Felipe Bauzá, reloj de fabrica Arnold, regla, siglo XVIII, goniómetro, siglo XVIII; la embarcación de Dumont D'Urville, 1840. P. 31: América del Norte, grabado siglo XIX. P. 32: Ravenet, experiencia de la gravedad del péndulo, expedición de Malaspina, siglo XVIII; Antonio Pineda tomando notas en su primer encuentro con los patagones, siglo XVIII; indio záparo, siglo XIX. Pp. 33-34: Henry Walter Bates, *The naturalist of the River Amazon*, 1863. P. 35: selva en el monte Corcovado, siglo XIX; grabado siglo XIX. P. 36: Henry Walter Bates, *The naturalist of the River Amazon*, 1863. P. 37: grabado siglo XIX.

EVOLUTIONARY ECOLOGY: THE INTERFACE BETWEEN ECOLOGY AND EVOLUTION

Palabras clave: adaptación, conflicto entre parientes, ecología molecular, genética cuantitativa, genética de poblaciones, selección natural, selección sexual.

Key words: Adaptation, Conflict between family members, Molecular Ecology, Quantitative Genetics, Population Genetics, Natural Selection, Sexual Selection.

Resumen: En este artículo describimos las preguntas que nos interesa resolver, algunos de nuestros resultados más interesantes y los procesos y patrones que queremos llegar a comprender.

Abstract: In this article we describe the questions we seek to answer, some of our more interesting results, and the processes and patterns we hope to eventually understand.

Todos los autores de este artículo son investigadores titulares del Departamento de Ecología Evolutiva del Instituto de Ecología de la UNAM, en donde estudian la adaptación y las causas de la biodiversidad de México en diferentes contextos y con diversos métodos. Su interés se centra en grupos de organismos que van desde bacterias a insectos y aves, pasando por plantas y hongos.

Recibido el 13 de abril de 2011, aceptado el 4 de mayo de 2011.