Marqueurs moléculaires et écologie du mouvement

Santiago C. González-Martínez, J.J. Robledo-Arnuncio

▶ **To cite this version:**

Santiago C. González-Martínez, J.J. Robledo-Arnuncio. Marqueurs moléculaires et écologie du mouvement. Ecosistemas, 2009, 18 (1), pp.44-51. hal-02657773

HAL Id: hal-02657773
https://hal.inrae.fr/hal-02657773

Submitted on 30 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

AEET
ASOCIACIÓN ESPAÑOLA DE ECOLOGÍA TERRESTRE

Ecosistemas 18 (1): 44-51. Enero 2009.
http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=595

REVISIONES

ecosistemas
REVISTA CIENTÍFICA Y TÉCNICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE
www.revistaecosistemas.net

Marcadores moleculares y ecología del movimiento

J.J. Robledo-Arnuncio [1], S.C. González Martínez [1]

(1) Departamento de Sistemas y Recursos Forestales, CIFOR-INIA, E-28040 Madrid, España.

Recibido el 11 de diciembre de 2008, aceptado el 28 de enero de 2009.

Robledo-Arnuncio, J.J., González-Martínez, S.C. (2009). Marcadores moleculares y ecología del movimiento. *Ecosistemas* 18 (1):44-51.
El estudio del movimiento es parte esencial del análisis ecológico a nivel de gen, individuo, población, comunidad y ecosistema. Los marcadores de ADN son herramientas muy útiles para el estudio del movimiento a todos estos niveles, permitiendo, por ejemplo, establecer relaciones de parentesco entre individuos, determinar el origen poblacional de individuos migrantes, estudiar sistemas de apareamiento, cuantificar la escala de interacciones interespecíficas, o caracterizar el patrón espacial de la dispersión y la competencia. A nivel de gen, los marcadores de ADN son imprescindibles para estudiar la estructura y el flujo genético dentro y entre poblaciones, así como su efecto combinado con otras fuerzas evolutivas y los factores bióticos y abióticos del medio sobre la adaptación local. En este artículo se revisan algunos métodos basados en marcadores de ADN que pueden resultar de utilidad en ecología del movimiento, identificándose áreas de estudio en las que se espera estos marcadores sean de especial utilidad en los próximos años.

Palabras clave: ecología espacial, dispersión, flujo genético, migración, adaptación local, microsatélites, SNP.

Robledo-Arnuncio, J.J., González-Martínez, S.C. (2009). Molecular markers and movement ecology. *Ecosistemas* 18(1):44-51.
The study of movement is central to ecological analysis at the gene, individual, population, community and ecosystem levels. DNA markers are very useful tools for the study of movement at all these levels, allowing, for instance, the determination of population origin of migrants, the study of mating systems, the quantification of the scale of interspecific interactions, or the characterization of dispersal and competence spatial patterns. At the gene level, DNA markers are necessary to study genetic structure and gene flow within and among populations, and to study their combined effects with other evolutionary forces and biotic and abiotic factors on local adaptation. We review in this paper some DNA-marker methods of potential utility in movement ecology, identifying study areas where they are expected to be especially useful during the next years.

Key words: spatial ecology, dispersal, gene flow, migration, local adaptation, microsatellites, SNP.

Introducción

La mayoría de los procesos característicos de la vida están ligados al movimiento, con causas que operan a múltiples escalas espaciales y temporales. El modo en que los individuos se desplazan determina sus opciones de supervivencia y reproducción, la distribución y escala de sus interacciones con el medio y, en consecuencia, la estructura y dinámica de poblaciones, comunidades y ecosistemas (Nathan et al. 2008). A nivel del individuo, el estudio del movimiento proporciona información sobre el desarrollo de su ciclo vital, su comportamiento y su interacción con los factores bióticos y abióticos del entorno. A nivel poblacional, el patrón de movimiento de un conjunto de individuos informa sobre procesos demográficos tales como la competencia intraespecífica, la organización social o la migración denso-dependiente. A nivel de comunidad, el movimiento de los individuos de las distintas especies y su eventual correlación proporcionan información sobre procesos ecológicos tales como el efecto combinado de la dispersión y la competición sobre la coexistencia, la dinámica espacial de relaciones antagónicas de tipo predador-presa o parásito-hospedante, o de mutualismos como la dispersión zoocora. El desarrollo durante las últimas décadas de la teoría de genética de poblaciones ha mostrado además la importancia del movimiento a un nivel inferior al del individuo, el del gen, para la evolución y la diversificación de la vida (Templeton 2006). El proceso evolutivo consiste en última instancia en la variación espacial y temporal de las frecuencias de las distintas variantes génicas. El movimiento de genes dentro y entre poblaciones, con un alcance potencial determinado por el desplazamiento de

Ecosistemas no se hace responsable del uso indebido de material sujeto a derecho de autor. ISSN 1697-2473.

individuos y propágulos, es una fuerza evolutiva que interacciona con la selección natural, la deriva genética y los procesos de endogamia, especialmente en ambientes heterogéneos (Lenormand 2002). El movimiento génico condiciona por tanto el grado de adaptación local de las poblaciones y es un proceso fundamental de la ecología evolutiva.

Los marcadores de ADN (regiones del ADN cuyo polimorfismo es posible determinar mediante métodos de laboratorio) son herramientas empíricas muy útiles para el estudio del movimiento en sus distintos niveles ecológicos. Por ejemplo, se usan con frecuencia a modo de etiquetas de identificación individual o 'códigos de barras', permitiendo establecer relaciones de parentesco entre individuos, determinar el origen poblacional de migrantes o caracterizar el patrón espacial de dispersión de polen y semillas. Pueden proporcionar además información histórica sobre las tasas de migración entre poblaciones o sobre el origen y las rutas de colonización más probables seguidas por los fundadores ancestrales de las poblaciones que actualmente ocupan una región o continente. En ecología evolutiva, los marcadores de ADN son imprescindibles para estudiar el patrón y la dinámica espacial de los genes y su interacción con factores ambientales.

Los métodos de laboratorio y modelos estadísticos necesarios para investigar el movimiento de individuos en el campo son a menudo similares a los requeridos para determinar la dinámica espacial de los genes, pero las regiones del ADN consideradas en cada caso pueden ser distintas. Los estudios del movimiento a nivel individual o superior utilizan en general marcadores denominados 'neutros', por no encontrarse sometidos a la selección natural, eligiéndose aquellos que por su elevado polimorfismo confieren mayor resolución en la diferenciación de individuos o poblaciones. En el caso del movimiento de genes, se utilizan tanto marcadores neutros como otros situados en las regiones del ADN correspondientes al gen o genes de interés, con objeto de revelar el patrón y la dinámica espacial de las variantes (alelos) que se piensa confieren una ventaja o desventaja selectiva respecto a determinado carácter fenotípico. A continuación se resumen una serie de cuestiones de ecología del movimiento de interés actual, junto con algunos métodos basados en marcadores de ADN que pueden resultar de utilidad para su estudio. Se dedica un apartado independiente a la ecología evolutiva del movimiento de genes.

Marcadores moleculares en ecología del movimiento

Estudio del movimiento en ecología

Una de las preguntas básicas al estudiar cualquier proceso ecológico con algún tipo de dinámica espacial es a qué escala y de acuerdo con qué patrón se produce el movimiento y la interacción de los distintos componentes del sistema de estudio. Así por ejemplo, la teoría neutral de la biodiversidad propone que es posible predecir el número y la abundancia de especies de una comunidad a nivel local en función de la tasa de inmigración, asumiendo que todas las especies en un determinado nivel trófico son equivalentes en sus interacciones ecológicas (Hubbell 2001). Para testar esta hipótesis, aún muy discutida frente a modelos de nicho (Gravel et al. 2006), es necesario asumir explícitamente tasas de migración o/y funciones de dispersión (p. ej. Hardy y Sonké 2004; Esther et al. 2008), siendo esencial una calibración realista de estas últimas, para lo cual los estudios empíricos basados en marcadores de ADN pueden ser de gran ayuda.

Otra de las cuestiones más debatidas en ecología espacial es cuál es el rango máximo de distancias de dispersión y con qué frecuencia se producen eventos de dispersión a larga distancia. De la probabilidad y el alcance máximo de la dispersión depende la estructura de las metapoblaciones, la resiliencia de las especies a la fragmentación del paisaje, o la capacidad para migrar en un hábitat heterogéneo y dinámico. Así, se ha mostrado que la rapidez de colonización de las plantas hacia el norte tras el último máximo glaciar, aparentemente imposible pero sugerida por el registro fósil, puede explicarse teóricamente con sólo suponer que una pequeña proporción de las semillas dispersadas cada año lo hacen a distancias de unos pocos kilómetros (Clark 1998). Este requisito teórico parece cumplirse en la realidad, según confirman las funciones netamente leptocúrticas estimadas mediante marcadores moleculares (González-Martínez et al. 2006; Robledo-Arnuncio y García 2007; Jones y Muller-Landau 2008). La habilidad de las especies para migrar es además un factor importante en su capacidad de respuesta al actual escenario de cambio climático global. Por otra parte, el riesgo de invasión de ecosistemas naturales por especies invasoras depende en gran medida del potencial dispersor de éstas.

Por estos y otros motivos, el ajuste de funciones de densidad de probabilidad de distancias de dispersión viene atrayendo la atención de ecólogos vegetales desde hace años, y con renovado interés desde que se cuenta con la potencia brindada por los marcadores moleculares (Austerlitz et al. 2004; Jones y Muller Landau 2008), si bien el ajuste del extremo de esta función (la dispersión a larga distancia) sigue suponiendo un reto difícil (Nathan 2005). En este campo, la combinación de métodos clásicos de observación y marcadores moleculares (análisis de parentesco) han proporcionando interesantes resultados sobre la contribución diferencial de distintos vectores animales al patrón espacial en la dispersión de semillas en plantas (Jordano et al. 2007). También en plantas, el análisis genético de progenies maternas permite el ajuste de funciones de dispersión polínica efectiva, necesarias para caracterizar espacialmente el sistema de reproducción (p. ej. Oddou-Muratorio et al. 2005), analizar su sensibilidad a la fragmentación (White et al. 2002), o predecir el riesgo de introgresión genética desde poblaciones artificiales (**Fig. 1**) o del escape de transgenes hacia poblaciones naturales (Devaux et al. 2006).

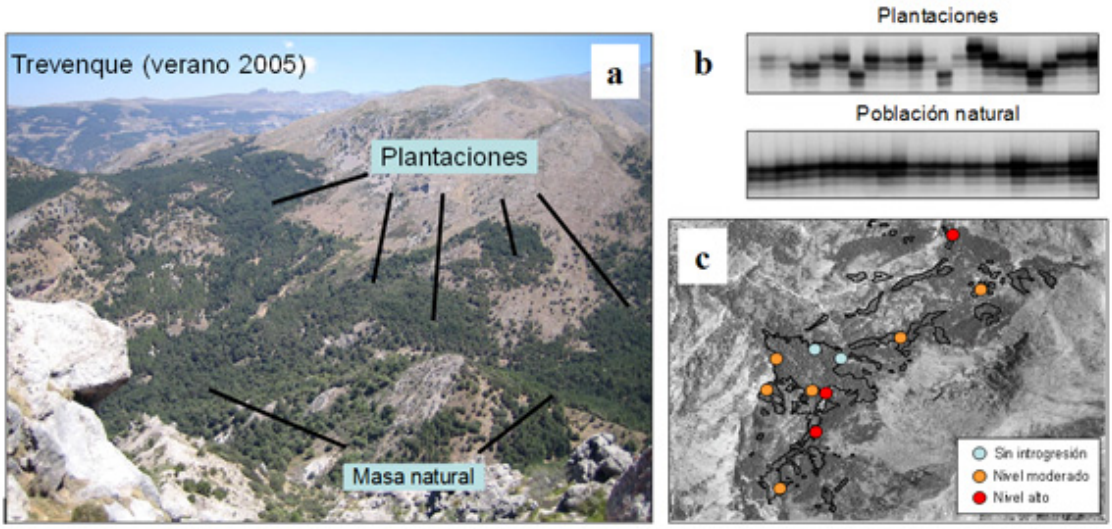

Figura 1. *Un ejemplo del uso de marcadores moleculares en ecología del movimiento con implicaciones en la conservación y uso de los recursos naturales. La variedad de pino silvestre de Sierra Nevada (Pinus sylvestris var. nevadensis) tiene una distribución muy reducida y se ve amenazada por la existencia de repoblaciones de origen no local en las proximidades (a). Con la ayuda de marcadores moleculares y dado que las repoblaciones presentaban alelos discriminantes (b), se logró identificar las zonas de la población natural con mayor introgresión genética y aquellas sin introgresión (c), información que se puede utilizar para definir reservas genéticas en esta especie (Juan J. Robledo-Arnuncio, Miguel Navascués, Santiago C. González-Martínez, Luis Gil, en preparación).*

En el reino animal, la caracterización del movimiento resulta de interés desde múltiples perspectivas. La propia definición de población depende del rango de desplazamiento de los individuos al alimentarse, reproducirse, escapar de predadores o parásitos e interaccionar socialmente. En este contexto, las aplicaciones de los marcadores de ADN incluyen, por ejemplo, la determinación de la estructura espacial de las interacciones sociales y reproductivas en hormigas (Ross 2001), la comprobación de la teoría de la 'distribución libre ideal' (*ideal free distribution*) en avispas parásitas (Tentelier et al. 2008), el estudio de la estructura y la dinámica espacial de grupos familiares de elefantes (Vidya y Sikumar 2005) o el proceso de dispersión y el comportamiento reproductivo de las aves (Double et al. 2007) y peces anádromos (Bentzen et al. 2001). De especial relevancia, dado su impacto social, es el uso de marcadores para determinar los movimientos (y orígenes) de grupos y pueblos humanos en el pasado, que se considera en la actualidad una herramienta de gran utilidad en antropología (ver, por ejemplo, Hamilton et al. 2005).

Aproximaciones metodológicas

Uno de los métodos de análisis basado en marcadores de ADN que se utiliza más ampliamente en ecología del movimiento es el análisis de parentesco, para el cual son óptimos los marcadores neutros altamente polimórficos, tales como los microsatélites nucleares. Mediante la comparación del genotipo de un individuo dado con el de todos los progenitores potenciales de una población o grupo de estudio, el análisis de parentesco puede llegar a identificar el padre, madre o pareja parental más probable del mismo para un nivel de significación dado (Marshall et al. 1998; Gerber et al. 2000). A partir de la asignación (o exclusión) de parentesco, es posible estimar distancias de dispersión, variables del sistema de reproducción tales como la tasa de autogamia o el número efectivo de padres de una progenie (Ritland 2002), o tasas de inmigración de individuos desde el exterior de la población de estudio (Slavov et al. 2005). Es posible además estimar conjuntamente parámetros fenotípicos o ambientales que afectan el éxito reproductor de los individuos, lo que permite ajustar los denominados gradientes de selección (Burczyk et al. 2006). El análisis de parentesco es uno de los métodos más frecuentemente utilizado para ajustar funciones de densidad de probabilidad de distancias de dispersión. Su mayor limitación es que requiere el muestreo y genotipado exhaustivo de todos los individuos reproductores de la población de estudio y que su nivel de resolución disminuye con el número de éstos últimos. Esta restricción impone unos límites en la escala de estudio que hacen muy difícil el estudio de la dispersión a larga distancia.

Un grupo de métodos con menores limitaciones logísticas y espaciales que el análisis de parentesco son los denominados métodos de asignación genética. Éstos últimos consisten en determinar la población de origen más verosímil de un individuo o grupo de individuos de entre una serie de poblaciones de origen potenciales predefinidas. Requieren conocer el genotipo del individuo o individuos de la muestra focal y de una muestra de individuos de cada una de las poblaciones de origen posibles, utilizando como función discriminante las frecuencias genotípicas esperadas en cada población bajo las hipótesis de equilibrio

de Hardy-Weinberg y equilibrio de ligamiento (Manel et al. 2005). Estos métodos se han utilizado para estimar tasas de migración entre poblaciones humanas, animales y de plantas. También se han usado para identificar individuos inmigrantes procedentes de poblaciones introducidas, como piscifactorías, o para demostrar la captura ilegal de animales (ver una revisión de métodos y aplicaciones en Manel et al. 2005). Los métodos de asignación genética son potencialmente útiles para el estudio de la dispersión a larga distancia, pero entre sus desventajas destaca su escasa resolución cuando las frecuencias alélicas no son muy divergentes entre las poblaciones o cuando las tasas de migración son bajas, estando además sujetos a posibles sesgos si faltan en la muestra alguno de los orígenes potenciales de inmigrantes (Paetkau et al. 2004).

Otra gran categoría de métodos basados en marcadores de ADN con aplicación en ecología del movimiento son los denominados métodos 'indirectos'. A grandes rasgos, consisten en la inferencia de parámetros como los coeficientes de la función de dispersión o la tasa de migración entre poblaciones mediante la comparación de la estructura genética espacial observada y la esperada teóricamente bajo determinado modelo demográfico en equilibrio. Por ejemplo, caso de contarse con una estimación independiente de la densidad efectiva de la población, es posible estimar la varianza de las distancias de dispersión a partir de la regresión entre los coeficientes de parentesco genético de pares de individuos y su distancia de separación espacial (Rousset 2000). Más recientemente, se ha utilizado de forma análoga la estructura genética espacial de la nube polínica para inferir la función de dispersión de polen en plantas (Austerlitz y Smouse 2001; Robledo-Arnuncio et al. 2006). Estos métodos tienen la ventaja de la economía de muestreo, pero presentan una baja precisión y en ocasiones una fuerte sensibilidad a la violación del modelo teórico subyacente, que suele ser bastante simple.

Marcadores moleculares en ecología evolutiva del movimiento de genes

Dispersión versus flujo genético

Los procesos de dispersión de individuos y/o propágulos sólo tienen consecuencias evolutivas cuando van acompañados de flujo genético, es decir, cuando suponen un cambio en las frecuencias alélicas o distribución de los genotipos entre y dentro de las poblaciones. Para ello, es necesario que los genotipos inmigrantes sean (i) diferentes a los locales y que (ii) sobrevivan hasta la edad reproductora, existiendo numerosos procesos post-dispersión que pueden suponer cambios dramáticos, a partir de una distribución inicial de los individuos/propágulos condicionada por los mecanismos de dispersión de las especies. Es precisamente con respecto a (i) que los eventos de dispersión a larga distancia adquieren importancia, ya que se espera que inmigrantes que viajan distancias largas estén más diferenciados genéticamente de los individuos locales que aquellos que proceden de poblaciones vecinas. Con respecto a (ii), en plantas, por ejemplo, se ha propuesto en repetidas ocasiones que son los patógenos y predadores de las semillas, junto con procesos de competencia inter- e intra-específica, los que condicionan el patrón de reclutamiento subsiguiente a la dispersión de semilla. Es típica la existencia de predación denso-dependiente relacionada con la distancia al origen (por ejemplo, los denominados efectos Janzen-Connell), estando el patrón de reclutamiento estrechamente relacionado con las distancias relativas de movimiento de semilla y predadores (Nathan y Casagrandi 2004). Por último, es necesario indicar que al igual que en el caso de los patrones de dispersión, tanto la cantidad como la distribución del flujo genético se ven afectados por factores ecológicos a diferentes escalas, desde gradientes microambientales de selección a la existencia de barreras ambientales o geográficas. Por ejemplo, Cavers et al. (2003) encontraron barreras ambientales y geográficas asociadas con diferencias morfológicas y aislamiento fenológico, todo ello contribuyendo a una marcada diferenciación genética en *Cedrela odorata*, un árbol neotropical.

Consecuencias microevolutivas del movimiento de genes

La existencia de flujo genético puede tener consecuencias beneficiosas o perjudiciales para la población receptora. Entre los efectos beneficiosos cabe destacar el denominado “rescate genético” (*genetic rescue*). Las poblaciones pequeñas pueden beneficiarse de la existencia de flujo genético debido tanto a efectos genéticos como demográficos (Alleaume-Benharira et al. 2006; Garant et al. 2007). Entre los primeros, cabe destacar el incremento de la varianza génica disponible para la selección, que puede contrarrestar los efectos estocásticos de la deriva genética aumentando la eficacia de la selección y posibilitando un mayor grado de adaptación local. El flujo genético puede además introducir nuevas variantes génicas beneficiosas en la población receptora a mayor velocidad que las obtenidas por mutación. Entre los efectos demográficos, el incremento del tamaño y densidad poblacional puede reducir los posibles efectos deletéreos de la endogamia y los efectos estocásticos de la deriva genética. De hecho, se piensa que los inmigrantes procedentes de poblaciones grandes adyacentes a poblaciones marginales puedan estar mejor adaptados que los residentes locales si la población marginal ha sufrido deriva genética y las diferencias ambientales entre poblaciones no son muy grandes (Alleaume-Benharira et al. 2006). Otro efecto demográfico importante es que la dispersión recurrente desde el área de distribución central de una especie puede mantener poblaciones en zonas con condiciones ambientales fuera de su rango ecológico y que de otra forma no sobrevivirían, abriendo la posibilidad de que surjan adaptaciones nuevas y que el nicho ecológico evolucione (Garant et al. 2007 y referencias allí citadas).Por otro lado, si la variación ambiental es muy fuerte, un flujo genético recurrente podría mantener alelos mal adaptados en las poblaciones receptoras (*migration load*), llegando, en casos extremos, a sustituir a los mejor adaptados a las condiciones ambientales locales (*gene swamping*), limitando el grado de adaptación local (Lenormand 2002). Este último caso se produce cuando la tasa de migración es elevada con respecto a los diferenciales de selección, lo que supone, en general, que los alelos con mayor éxito medio (considerando todas las poblaciones que intercambian genes) tiendan a fijarse

en todas las poblaciones, incluyendo aquellas donde no confieren una ventaja adaptativa. Es importante señalar que los alelos adaptados al ambiente local en las poblaciones más densas tendrían mayor probabilidad de fijarse en otras poblaciones que los alelos adaptados localmente en poblaciones de menor densidad. Este hecho tiene consecuencias importantes para la conservación de los acervos genéticos de las especies, ya que precisamente las poblaciones marginales (en sentido ecológico o de distribución) cuentan por lo general con densidades más bajas y se verían por tanto más expuestas a la pérdida de alelos locales debida a flujo genético, lo que implicaría la pérdida de posibles adaptaciones valiosas a condiciones ecológicas singulares. Además, las poblaciones marginales que reciban una gran cantidad de genotipos mal adaptados localmente reducirían su *fitness*, lo que implicaría una reducción adicional de la densidad, entrando en un proceso retroalimentado que puede terminar con la extinción de la población (*migration meltdown*, Lenormand 2002). Una cierta evidencia del mantenimiento de genotipos maladaptados en poblaciones marginales proviene del estudio de clinas latitudinales en árboles forestales, donde los ensayos en condiciones controladas muestran adaptación local en las poblaciones centrales mientras que en los extremos de las clinas persisten poblaciones subóptimas, es decir con mayor supervivencia en otros rangos de las especies analizadas (Savolainen et al. 2007).

El proceso de *migration meltdown* podría limitar el rango de distribución de las especies (Kirkpatrick y Barton 1997) y suponer la reducción del mismo, ya que cambios pequeños en las tasas de migración tienen, en ocasiones, consecuencias importantes en el equilibrio entre migración-selección y conducen al predominio o desaparición de una especie en un hábitat determinado (Ronce y Kirkpatrick 2001). Pero no siempre el incremento del flujo genético (y la introducción recurrente de genotipos mal adaptados) supone un límite al rango de distribución de una especie, ya que existe también un efecto demográfico positivo que tiene como consecuencia un incremento de la varianza genética (y, por tanto, del potencial de selección) y la purga de mutaciones deletéreas. Los modelos teóricos predicen que la *fitness* media en el rango de distribución de una especie es máxima con tasas de migración intermedias (Alleaume-Benharira et al. 2006; Lopez et al. 2008).

Otra consecuencia de la existencia de un equilibrio migración-selección es el establecimiento de clinas genéticas (muy abundantes en la naturaleza, ver por ejemplo, García-Gil et al. 2003 para pino silvestre o Berry y Kreitman 1993 para *Drosophila*) que tienen una transición más suave que el gradiente ambiental que las origina (May et al. 1975). Este proceso crea oportunidades para el desarrollo de nuevas adaptaciones, al poner en contacto genotipos diferentes en ambientes de transición ecológica o ecotonos. Tasas de recombinación elevadas en estos ambientes clinales favorecen la creación de nuevas combinaciones genéticas a la vez que reducen los efectos selectivos (al romper complejos génicos co-adaptados en otros ambientes y, por tanto, reducir la varianza de la *fitness*).

Aproximaciones metodológicas

Los métodos analíticos basados en marcadores de ADN neutrales, que según se ha indicado son los utilizados habitualmente para el estudio del movimiento a nivel de individuo o superior, se pueden utilizar también para evaluar el movimiento de genes a diferentes escalas. Existen además una serie de métodos indirectos, también basados en marcadores moleculares neutrales, que estiman directamente flujo genético histórico entre poblaciones, más concretamente $N_e\ m$ (el producto del número efectivo poblacional y la tasa de migración). Si bien los métodos clásicos asumen un modelo simplista de migración en isla, los más precisos no asumen ningún modelo de migración a priori y se basan en estimaciones de máxima-verosimilitud o Bayesianas y cadenas de Markov con muestreo Monte Carlo (por ej. Beerli y Felsenstein 2001). Otras aproximaciones se benefician de la relación aproximadamente lineal entre el logaritmo de la frecuencia media de alelos específicos de cada población y $N_e\ m$ (Slatkin 1985). Los valores históricos de flujo genético, $N_e\ m$, se han utilizado frecuentemente para evaluar el aislamiento efectivo de las poblaciones (cuando $N_e\ m < 1$) y para correlacionar atributos biológicos de las especies con su potencial para el intercambio de genes (ver, por ejemplo, Tabla 4.4 en Lowe et al. 2004).

Por último, destaca el desarrollo reciente de marcadores moleculares (ESTs, secuencias de genes nucleares, SNPs, etc; ver revisión en Krutovsky y Neale 2005) que por estar localizados en zonas codificantes de genes candidatos para caracteres adaptativos (tales como la sequía en plantas o el metabolismo primario en animales, Ford 2002) están potencialmente afectados por la selección natural y proporcionarán, en el futuro, una herramienta de gran utilidad para el estudio de procesos relacionados con el equilibrio migración-selección. Un ejemplo notable de este tipo de marcadores se puede encontrar en Ingvarsson et al. (2008), donde los autores encontraron dos polimorfismos no sinónimos en el gen de fenología *phyB2* de *Populus tremula* que explicaban 1,5 y 5 % de la variación en la fecha de formación de la yema de crecimiento y que, a su vez, presentaban un gradiente marcado de variación latitudinal en esta especie.

Conclusiones y Perspectivas

El uso de marcadores moleculares en ecología del movimiento está ayudando a investigar preguntas fundamentales para entender el funcionamiento de los ecosistemas. En particular, se conocen con detalle los patrones de movimiento a corta y media distancia y la estructura poblacional de muchos organismos, tanto plantas como animales, al igual que se ha avanzado en la comprensión de las fuerzas evolutivas que afectan los sistemas naturales a diferentes escalas. El desarrollo de nuevos marcadores adaptativos (por ejemplo, SNPs), que son fácilmente automatizables y muy abundantes en el genoma, permitirá en el futuro cercano el estudio del equilibrio entre selección y flujo genético con mayor precisión y proporcionará herramientas más informativas para la gestión y uso de los recursos naturales. Sin embargo, algunos de los puntos fundamentales de esta disciplina siguen sin tener una respuesta satisfactoria y no existen en la actualidad aproximaciones metodológicas que permitan acercarnos a las respuestas. Entre ellos destacan los relacionados con la estimación y detección de flujo genético a larga distancia, la evaluación de diferenciales de selección y análisis de los equilibrios de fuerzas (incluyendo el flujo genético) que condicionan la existencia de adaptación local y el desarrollo de modelos de simulación y predicción de la respuesta de los sistemas naturales a los cambios ambientales que consideren de forma explícita la capacidad de migración y adaptación de los individuos. También, gran parte de los estudios actuales se basan en una o pocas especies y no consideran las interacciones entre organismos, lo que supone una visión parcial y sesgada de la complejidad ecológica real, y se hace necesario el desarrollo de aproximaciones ecosistémicas. Por tanto, el desarrollo técnico que es patente en los últimos años tendrá que ir acompañado de un desarrollo metodológico de igual o mayor nivel, al que la comunidad científica de ecólogos, genetistas y especialistas en evolución tendrá que dar forma en los próximos años.

Referencias

Alleaume-Benharira, M., Pen, I.R., Ronce, O. 2006. Geographical patterns of adaptation within a species' range: interaction between drift and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology* 19:203-215.

Austerlitz, F., Smouse, P. 2001. Two-Generation analysis of pollen flow across a landscape. II. Relation between Ôft, pollen dispersal and interfemale distance. *Genetics* 157:851-857.

Austerlitz, F., Christopher. W.D., Dutech, C., Klein, E.K., Oddou-Muratorio, S., Smouse, P.E., Sork, V.L. 2004. Using genetic markers to estimate the pollen dispersal curve. *Molecular Ecology* 13:937-954.

Beerli, P., Felsenstein, J. 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:4563-4568.

Bentzen, P., Olsen, J.B., McLean, J.E., Seamons, T.R., Quinn, T.P. 2001. Kinship analysis of Pacific salmon: insights into mating, homing, and timing of reproduction. *Journal of Heredity* 92:127-136.

Berry, A., Kreitman, M. 1993. Molecular analysis of an allozyme cline: alcohol dehydrogenase in Drosophila melanogaster on the east coast of North America. *Genetics* 134:869-893.

Burczyk, J., Adams, W.T., Birkes, D.S., Chybicki, I.J. 2006. Using genetic markers to directly estimate gene flow and reproductive success parameters in plants on the basis of naturally regenerated seedlings. *Genetics* 173:363-372.

Cavers, S., Navarro, C., Lowe, A.J. 2003. A combination of molecular markers identifies evolutionarily significant units in Cedrela odorata L. (Meliaceae) in Costa Rica. *Conservation Genetics* 4:571-580.

Clark, J.S. 1998. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist* 152:204-224.

Devaux, C., Lavigne, C., Austerlitz, F., Klein, E.K. 2006. Modelling and estimating pollen movement in oilseed rape (Brassica napus) at the landscape scale using genetic markers. *Molecular Ecology* 16:487-499.

Double, M.C., Peakall, R., Beck, N.R., Cockburn, A. 2007. Dispersal, philopatry and infidelity: dissecting local genetic structure in superb fairy-wrens (Malurus cyaneus). *Evolution* 59:625-635.

Esther, A., Groeneveld, J., Enright, N.J., Miller, B.P., Lamont, B.B., Perry, G.L.W., Schurr, F.M., Jeltsch, F. 2008. Assessing the importance of seed immigration on coexistence of plant functional types in a species-rich ecosystem. *Molecular Ecology* 213:402-416.

Ford, M.J. 2002. Applications of selective neutrality tests to molecular ecology. *Molecular Ecology* 11:1245-1262.

Garant, D., Forde, S.E., Hendry, A.P. 2007. The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation. *Functional Ecology* 21:434-443. García-Gil, M.R., Mikkonen, M., Savolainen, O. 2003. Nucleotide diversity at two phytochrome loci along a latitudinal cline in Pinus sylvestris. *Molecular Ecology* 12: 1195-1206.

Gerber, S., Mariette, S., Streiff, R., Bodénès, C., Kremer, A. 2000. Comparison of microsatellites and amplified fragment length polymorphism markers for parentage analysis. *Molecular Ecology* 9:1037-1048.

González-Martínez, S.C., Burczyk, J., Nathan, R., Nanos, N., Gil, L., Alía, R. 2006. Effective gene dispersal and female reproductive success in Mediterranean maritime pine (Pinus pinaster Aiton). *Molecular Ecology* 15:4577-4588.

Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9:399-409.

Hamilton, G., Stoneking, M., Excoffier, L. 2005. Molecular analysis reveals tighter social regulation of immigration in patrilocal populations than in matrilocal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:7476-7480.

Hardy, O.J., Sonké, B. 2004. Spatial pattern analysis of tree species distribution in a tropical rain forest of Cameroon: assessing the role of limited dispersal and niche differentiation. *Forest Ecology and Management* 197:191-202.

Hubbell, SP. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. USA.

Ingvarsson, P.K., García, M.V., Lúquez, V., Hall, D., Jansson, S. 2008. Nucleotide polymorphism and phenotypic associations within and around the phytochrome B2 locus in European aspen (Populus tremula, Salicaceae). *Genetics* 178:2217-2226.

Jones, F.A., Muller-Landau, H.C. 2008. Measuring long-distance seed dispersal in complex natural environments: an evaluation and integration of classical and genetic methods. *Journal of Ecology* 96:642-652.

Jordano, P., García, C., Godoy, J.A., García-Castaño, J.L. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:3278-3282.

Kirkpatrick, M., Barton, N.H. 1997. Evolution of a species' range. *American Naturalist* 150:1-23.

Krutovsky, K.V., Neale, D.B. 2005. Forest genomics and new molecular genetic approaches to measuring and conserving adaptive genetic diversity in forest trees. En: Geburek, T., Turok, J. (eds.), *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe*, pp. 369-390. Arbora Publishers, Zvolen, Slovensko.

Lenormand, T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 17:183-189.

Lopez, S., Rousset, F., Shaw, F.H., Shaw, R.G., Ronce, O. 2008. Migration load in plants: role of pollen and seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Journal of Evolutionary Biology* 21:294-309.

Lowe, A., Harris, S., Ashton, P. 2004. *Ecological genetics. Design, analysis and application*. Blackwell Publishing, Oxford. UK.

Manel, S., Gaggiotti, O.E., Waples, R.S. 2005. Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques. *Trends in Ecology and Evolution* 20:136-142.

Marshall, T.C., Slate, J., Kruuk, L.E.B., Pemberton, J.M. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* 7:639-655.

May, R.M., Endler, J.A., McMurtrie, R.E. 1975. Gene frequency clines in the presence of selection opposed by gene flow. *American Naturalist* 109:659-676.

Nathan, R. 2005. Long-distance dispersal research: building a network of yellow brick roads. *Diversity and Distributions* 11:125-130.

Nathan, R, Casagrandi, R. 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connel and beyond. *Journal of Ecology* 92: 733-746.

Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., Smouse, P.E. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19052-19059.

Oddou-Muratorio, S., Klein, E.K., Austerlitz, F. 2005. Pollen flow in the wildservice tree, Sorbus torminalis (L.) Crantz. II. Pollen dispersal and heterogeneity in mating success inferred from parent-offspring analysis. *Molecular Ecology* 14:4441-4452.

Paetkau, D., Slade, R., Burden, M., Estoup, A. 2004. Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation-based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology* 13:55-65.

Ritland, K. 2002. Extensions of models for the estimation of mating systems using an independent loci. *Heredity* 88:221-228.

Robledo-Arnuncio, J.J., Austerlitz, F., Smouse, P.E. 2006. A new indirect method of estimating the pollen dispersal curve, independently of effective density. *Genetics* 173:1-14.

Robledo-Arnuncio, J.J., García, C. 2007. Estimation of the seed dispersal kernel from exact identification of source plants. *Molecular Ecology* 16:5098-5109.

Ronce, O., Kirkpatrick, M. 2001. When sources become sinks: migrational meltdown in heterogeneous habitats. *Evolution* 55:1520-1531.

Ross, K.G. 2001. How to measure dispersal: the genetic approach. The example of fire ants. En: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A., Nichols, J.D. (eds.). *Dispersal*, Oxford University Press, Oxford. UK.

Rousset, F. 2000. Genetic differentiation between individuals. *Journal of Evolutionary Biology* 13:58-62.

Savolainen, O., Pyhäjärvi, T., Knürr, T. 2007. Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology and Systematics* 38:595-619.

Slatkin, M. 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution* 39:53-65.

Slavov, G.T., Howe, G.T., Gyaourova, A.V., Birkes, D.S., Adams, W.T. 2005. Estimating pollen flow using SSR markers and paternity exclusion: accounting for mistyping. *Molecular Ecology* 14:3109-3121.

Templeton, A.R. 2006. *Population genetics and microevolutionary theory*. John Wiley and Sons, Hoboken, New Jersey.

Tentelier, C., Guillemaud, T., Ferry, S., Fauvergue, X. 2008. Microsatellite-based parentage analysis reveals non-ideal free distribution in a parasitoid population. *Molecular Ecology* 17:2300-2309.

Vidya, T.N.C., Sukumar, R. 2005. Social organization of the Asian elephant (Elephas maximus) in southern India inferred from microsatellite DNA. *Journal of Ethology* 23:205-210.

White, G.M., Boshier, D.H., Powell, W. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: An example from Swietenia humilis Zuccarini. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:2038-2042.