



¿CÓMO UNA ESPECIE EXÓTICA SE CONVIERTE EN INVASORA?

Julio E. Pérez¹, Juan A. Gómez², Carmen Alfonsi¹, Mauro Nirchio³, Carlos Muñoz⁴

¹Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
E-mail: jeperezr@yahoo.com, calfonsi@hotmail.com

²Departamento de Biología Marina y Limnología, Universidad de Panamá, Panamá.
E-mail:juanay@hotmail.com

³Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, Universidad de Oriente, Isla de Margarita, Venezuela. e-mail: mnirchio@cantv.net

⁴Departamento de Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile.
E-mail: carlos.munoz@unap.cl

RESUMEN

Se analizan los posibles mecanismos que permiten a una especie exótica convertirse en invasora: aumento de la variación genética, disminución de los enemigos naturales, regulación biótica, purga, mutaciones adaptativas, cambios epigenéticos. Se hace un especial énfasis a estos últimos cambios, para explicar el éxito de algunas especies exóticas.

PALABRAS CLAVES

Purga, mutaciones adaptativas, hibridación, variación, regulación biótica, cambios epigenéticos, bioinvasión.

ABSTRACT

Possible mechanisms that allow some exotic species to become invasive are analyzed: increase genetic variation, the enemy release, biotic regulation, purge, adaptive mutations, epigenetic changes. A key role is given to these changes to explain the success of alien species.

KEYWORDS

Purge, adaptive mutations, hybridization, variation, biotic regulation, epigenetic changes, bioinvasion.

INTRODUCCIÓN

La llegada a un nuevo ambiente y la posible invasión posterior de organismos exóticos puede ser el resultado de introducciones (con intervención humana) deliberadas o accidentales o por expansiones de ámbito (mediante fenómenos naturales). Las especies exóticas que llegan a establecerse y tienen la capacidad de invadir grandes áreas, son llamadas especies invasoras y se consideran como una de las principales causas de la disminución de la diversidad, provocando efectos dañinos para las poblaciones nativas entre los que se pueden mencionar alteraciones tróficas, deterioro del pool genético y la transmisión de enfermedades.

Existen características propias de algunos organismos exóticos que se considera favorecen las invasiones, entre ellas: reproducción vegetativa, alimentación omnívora, crecimiento rápido, cuidado parental de las crías, madurez sexual temprana, hábitos generalistas. A lo anterior se suma el que la introducción de especies ocurra en grandes números de individuos, semillas o cigotos y que la introducción se repita, desde diferentes poblaciones. Otro elemento clave para el éxito de un exótico es la disponibilidad de recursos que pueda utilizar en el nuevo ambiente y la presencia o ausencia de sus enemigos naturales (Pérez *et al.*, 2006a).

En general se acepta que la evolución requiere de variación genética para que ocurra y que la pérdida de ésta, debido al bajo número de exóticos en cada introducción, reduce el potencial adaptativo de las poblaciones pequeñas para evolucionar ante nuevas condiciones ambientales (Pérez *et al.*, 2006 a, b) (Fig. 1). Spielman *et al.*, (2004), compararon la heterocigosidad promedio de 170 taxa amenazados de extinción, con taxa relacionadas no amenazados, encontrando que en un 77% de las comparaciones la heterocigosidad fue menor en los taxa amenazados.

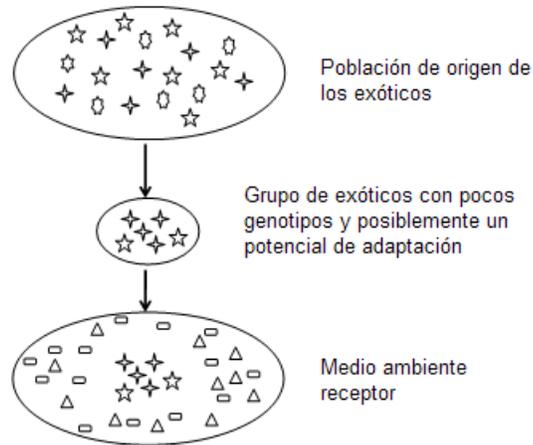


Fig. 1. Esquema de la introducción de un grupo de exóticos portadores de una baja variación genética. Los símbolos (☆☆☆) indican la variación genética de la población de origen de los exóticos y los símbolos Δ□ representan otras especies posiblemente presentes en el ambiente receptor.

Por otra parte algunos experimentos de campo, muestran evidencias de reducción en la adaptabilidad debido a la consanguinidad. Por ejemplo en la mariposa “Glanville fritillary”, *Melitaea cinxia*, Saccheri *et al.*, (1998) encontraron relación entre la consanguinidad (que reduce la variación genética) y la extinción de poblaciones naturales.

Las especies exóticas invasoras han aumentado su frecuencia a nivel mundial causando serios daños biológicos y económicos (Pimentel *et. al.*, 2000; Ricciardi & Atkinson, 2004; Scalera, 2009). Al mismo tiempo, ofrecen excelentes oportunidades para el estudio de cambios evolutivos rápidos, no solamente de las propias especies exóticas, sino también de las comunidades que ellas colonizan. Pero ¿Como algunas especies exóticas, evolucionan rápidamente y se convierten en invasivas, si su variación genética es baja? ¿Por qué algunas especies introducidas se establecen e invaden nuevos territorios mientras que otras fracasan en establecerse o permanecen como pequeñas poblaciones aisladas?

Una posible respuesta es la limitación de la evolvabilidad, la habilidad de adaptación de una población, en respuesta al estrés inducido ambientalmente, como una función del grado de canalización o plasticidad de caracteres ecológicamente importante. La evolvabilidad dependerá de la arquitectura genética de los rasgos subyacentes. Por arquitectura genética, entendemos la naturaleza y el número de genes, su modelo de regulación, y su dominancia, epistasia e interacciones pleiotrópicas que influyen una determinada adaptación (Gilchrist & Lee, 2007).

Como lo han indicado Prentis *et al.*, (2008) el comprender las bases genéticas de los caracteres que están envueltos en la adaptación rápida a condiciones ambientales nuevas, es un objetivo muy importante en la biología de las invasiones.

Impedimentos que han retardado la comprensión de las bioinvasiones.

En los estudios sobre las bioinvasiones, existen varios impedimentos que han retrasado estas investigaciones, entre ellos:

1.- El empleo de marcas proteínicas y de ADN para medir la variación genética en las poblaciones invasoras, ya que existe una ausencia de marcadores moleculares eficientes para medir la variación hereditaria en rasgos o caracteres adaptativos (McKay & Latta, 2002). Se requiere más investigación para establecer las bases genéticas de los caracteres relacionados con el establecimiento y la invasión de especies exóticas, caracteres con control poligénico muy influenciados por el ambiente.

2.- La visión reduccionista al analizar la adaptación y la selección en función de uno o unos pocos loci, sin tener en cuenta que en la Biología de Poblaciones los genes tienen sentido solamente en el contexto de los organismos.

3.- El Dogma Central de la Biología, que establece que la secuencia de bases del ADN es transcrita en ARN y esta es traducida a secuencias específicas de aminoácidos. De acuerdo al dogma, la información fluye en una sola dirección, lo que sugiere que las influencias ambientales no afectan los genes. Sin embargo existen numerosas investigaciones que demuestran lo contrario.

¿Por qué algunas especies introducidas se convierten en invasores exitosos.

Se proponen diferentes tipos de mecanismos que explicarían no solamente el aumento de la variación, sino también la capacidad de adaptación a nuevos ambientes, en los organismos exóticos introducidos.

a) Aumento de la variación. Aún cuando un aumento o una disminución en la adaptabilidad en una población, depende principalmente de los efectos de las mutaciones, existen otros mecanismos que permitirían a los organismos introducidos no solamente aumentar su variación (Fig. 2), sino también adaptarse a los nuevos ambientes (Pérez *et al.*, 2008):

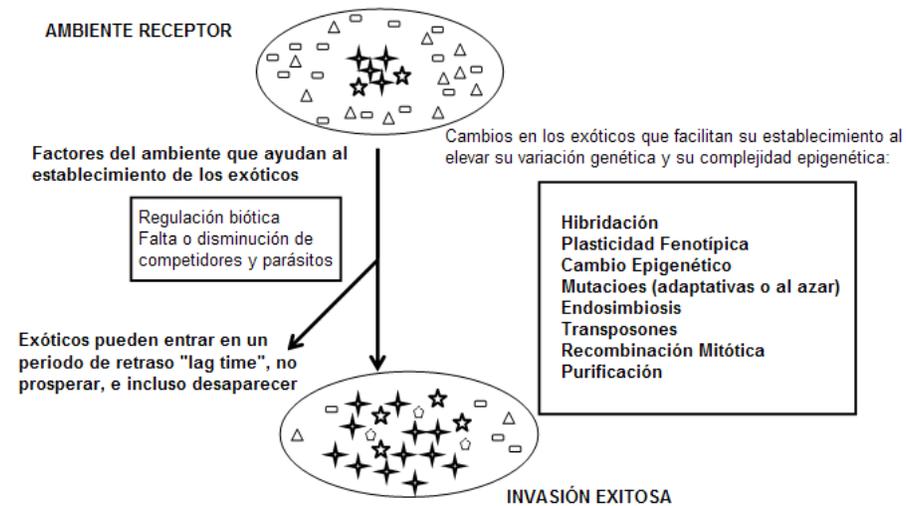


Fig. 2. Esquemas de los factores genéticos, epigenéticos y ambientales que determinan el resultado de un proceso de introducción de organismos exóticos. El símbolo \triangle representa la nueva variación.

Hibridación. A diferencia de las mutaciones, la hibridación incrementa la variación en cientos o miles de genes, en una sola generación. Se trata de un mecanismo para adaptaciones rápidas y mayores. Duplicación de genes y genomas, aún cuando, en general, no aumentan la variación genética de manera directa, permite la posibilidad de incrementarla sin la restricción de la selección natural. Por otra parte la alotetraploidía permite un aumento en gran escala de la variación. Cambios epigenéticos y plasticidad fenotípica, cambios adaptativos inducidos por variaciones del ambiente y que pueden en algunos casos, confundirse. Mutaciones adaptativas, un conjunto de procesos en los cuales las células responden a ambientes limitantes del crecimiento, produciendo mutantes compensatorios que crecen bien, aparentemente violando principios fundamentales de la evolución. Endosimbiosis, comprende la fusión de genomas completos de dos organismos y que se superpone con la transferencia horizontal de genes, la introducción de genes o partes de genes. Transposones, pequeños paquetes de ADN que pueden empalmarse en otras secuencias y suministrar oportunidades fortuitas para innovaciones evolutivas. Mutaciones somáticas y recombinación mitótica, una importante fuente de variación en especies que se reproducen principalmente asexualmente por fragmentación. Pequeños reguladores de ARN, MicroRNAs, siRNAs, and piRNA que pueden ejercer regulación a nivel de transcripción afectando ya sea la estructura de la cromatina (regulación epigenética) o, post-transcripción, estabilidad del ARNm o de la traducción.

Es de gran importancia señalar la proposición de Huang (2009) sobre la posible relación inversa, que existiría entre variación genética y complejidad epigenética. Los organismos multicelulares diferenciados en tejidos y células son epigenéticamente complejos y pueden tolerar menor variación genética (mutaciones de la línea germinal), mientras que los organismos unicelulares, siendo epigenéticamente simples pueden tolerar más. Por lo tanto cada nivel de complejidad alcanzará su máximo nivel de variación genética.

b) El escape de los enemigos naturales contribuye al éxito de las invasiones. La llamada “hipótesis de escape” sostiene que el trasplante de una especie desde su ambiente nativo la separa de sus enemigos naturales, tales como patógenos del suelo (Mitchell & Powers, 2003) o parásitos (Prenter *et al.*, 2004). Callaway *et al.*, (2004)

demonstraron que los microbios del suelo presentes en el área de distribución natural de la centaurea moteada (*Centaurea maculosa*) en Europa, le causan una inhibición más fuerte al crecimiento de la centaurea que ha invadido regiones de América del Norte, que los microbios del suelo de las regiones invadidas.

Con relación a los parásitos, Prenter *et al.*, (2004) dieron un soporte empírico, confirmando que las poblaciones invasoras están infectadas con menos parásitos que las poblaciones nativas, y que puede ocurrir la transmisión de parásitos desde las invasoras a las nativas, aumentando el éxito de las invasoras.

Invasores altamente exitosos probablemente explotan múltiples factores para su ventaja. Por ejemplo, Bachelet *et al.*, (2004) encontraron que la invasión exitosa del gasterópodo nassarido *Cyclope neritae* en la costa atlántica francesa se explica por una invasión recurrente, habilidad competitiva y pérdida de una pesada carga parasitaria.

c) Otra explicación a la invasión exitosa de algunas especies es ofrecida por el llamado concepto de regulación biótica (Gorshkov *et al.*, 2004), según el cual las especies de una comunidad han evolucionado colectivamente y poseen algunas restricciones de funcionamiento, que sirven para estabilizar la comunidad como un todo. Las especies invasoras no poseen esta información acerca de las restricciones ecológicas (Makarieva *et al.*, 2004). Los organismos exóticos pueden ser fuente de perturbación al actuar de una manera descontrolada con otros organismos, impidiéndole a la comunidad controlar eficientemente las condiciones ambientales. Si este efecto es suficientemente fuerte, el ambiente local de esta comunidad comenzará a deteriorarse. Tan pronto como el grado de deterioro llega a ser significativo, todos los habitantes de la comunidad perderán competitividad y las especies exóticas encontrarán al menos, las mismas condiciones de las otras especies.

d) Purga o purificación. A menudo la descendencia producida por el cruce de parientes cercanos es menos apta que la progenie del cruce de

individuos no emparentados (efecto llamado depresión consanguínea). Esta situación es común en las bioinvasiones debido al generalmente bajo número de exóticos introducidos. La pérdida de adaptabilidad ha sido explicada por el aumento de la probabilidad de la expresión de alelos recesivos deletéreos en la descendencia consanguínea (el modelo de “dominancia parcial”). Si la mayor parte de la depresión consanguínea se debe a alelos recesivos deletéreos, es posible que la severidad de la depresión pueda disminuir, si la selección elimina estos alelos de la población durante la consanguinidad (Swindell & Bouzat, 2006).

La purificación es una importante fuerza que afecta la evolución y la viabilidad de las poblaciones pequeñas. Sin embargo, existen numerosos hechos desconocidos en relación a las bases genéticas de la depresión consanguínea, de los efectos al azar asociados con los cuellos de botellas, y la variación en la eficiencia de la purificación en ambientes diferentes. En resumen, y aún cuando este proceso parece ser importante en poblaciones pequeñas, la literatura contiene una diversidad de respuestas ante la purificación, de manera que sus consecuencias, parecen impredecibles (Leberg & Firmin, 2008).

e) Presión del propágulo, que incluye tanto el número de individuos introducidos como el número de introducciones, en ocasiones de diferentes fuentes, producirá especies invasoras que no son, genéticamente pobres (Frankham, 2005). Incluso en ocasiones, debido a la hibridación entre individuos de poblaciones nativas divergentes, las poblaciones introducidas tendrán una mayor variación genética que las poblaciones nativas de la misma especie (Kolbe *et al.*, 2004). Sin embargo, esto no explica los numerosos casos de invasiones donde ocurrieron inoculaciones simples y exitosas, como son los casos en Venezuela, de la tilapia, *Oreochromis mossambicus*; del alga marina *Kappaphycus alvarezzi*; y del anfibio *Rana catesbiana*; en los Andes venezolanos (Pérez *et al.*, 2006b). Además es importante mencionar al pez sargento (*Cichla ocellaris*) depredador originario de América del Sur (Cuencas del Amazona y del Orinoco), introducido en el año 1967 en el Lago Gatún, en Panamá. A medida que la especie se diseminó, se produjo una dramática reducción de casi todos los consumidores secundarios (Zaret & Paine, 1973).

f) Las llamadas mutaciones adaptativas, constituyen otra posible explicación al éxito de algunas especies introducidas. El término mutaciones adaptativas se refiere a un conjunto de procesos en los cuales las células responden a ambientes con recursos limitados, produciendo mutantes compensatorios del crecimiento, violando, aparentemente principios fundamentales de la genética y la evolución (Hastings *et al.*, 2004). En general, este tipo de mutaciones parecen ser inducidas por el estrés (Rosenberg & Hastings, 2004). Aceptar incluso la posibilidad que no todas las mutaciones ocurren al azar ha sido una herejía para la mayoría de los biólogos. Los trabajos de Cairns & Foster (1991), y los publicados más recientemente por otros investigadores (Rosenberg, 2001; Bjedov *et al.*, 2003; Elena & Lenski, 2003; Rosenberg & Hastings, 2003, 2004; Hastings *et al.*, 2004) han aportado evidencia que demuestra que este tipo de mutaciones ocurren. Durante periodos de estrés nutricional, dentro de un cultivo bacteriano, es posible que algunas de las subpoblaciones incrementen su frecuencia de mutación por la supresión de sistemas de reparación del DNA y/o mecanismos que favorecen la acumulación de lesiones en el genoma (Pedraza-Reyes & Yasbin, 2004). De acuerdo con esta teoría, se ha demostrado que el sistema de reparación de bases erróneamente apareadas (MMR) se encuentra involucrado en la generación de mutantes adaptativos en *B. subtilis*, una bacteria que prolifera en el suelo (Pedraza-Reyes & Yasbin, 2004).

En eucariontes, Denver *et al.*, (2004) han sugerido que la respuesta al estrés celular provoca hipermutación en el gusano redondo *Caenorhabditis elegans*. Indudablemente una invasión es una situación estresante y refuerza la idea de que la evolución puede ser apresurada bajo estrés.

g) También debe tenerse en cuenta con especial consideración la posibilidad de cambios epigenéticos que permitirían a las especies introducidas establecerse en nuevos ambientes. Waddington (1953) acuñó el término epigenética, en contraste a genética, para referirse a los procesos mediante los cuales se presentan modificaciones heredadas de la función génica, que no se deben a cambios de la secuencia de las bases del ADN de los organismos. Las secuencias

permanecen inalteradas, solamente el ambiente mecánico, químico y factores bióticos, tales como la presencia de predadores afectan la expresión fenotípica (Kardong, 2003).

Los cambios epigenéticos y las bioinvasiones

Como lo han señalado Jablonka & Raz (2009), la adaptación puede ocurrir de manera rápida mediante la selección de variantes epigenéticas, sin ningún tipo de cambios genéticos. Como ocurre en los procesos en que se transfieren grupos metilos a bases nitrogenadas (C, previas y contiguas a G), condición reguladora del silenciamiento de los genes, lo que puede ocasionar alteraciones en la transcripción genética sin necesidad de que se produzca modificación en la secuencia de ADN. Esto tiene una particular importancia cuando las poblaciones son pequeñas y han perdido variación genética, como ocurre en las bioinvasiones. Las variantes epigenéticas surgen a menudo, cuando las condiciones ambientales cambian, de manera que varios individuos en la población puedan adquirir modificaciones similares, al mismo tiempo. Los mecanismos epigenéticos al parecer, permiten a un organismo responder al ambiente a través de cambios en la expresión génica (Jaenisch & Bird, 2003).

Veamos un ejemplo: Adam *et al.*, (2008) estudiaron la resistencia de *E. coli* ante tres diferentes antibióticos, entre ellos la ampicilina que actúa inhibiendo la síntesis de la pared celular. La frecuencia de supervivencia fue demasiado alta para suponer mutaciones espontáneas. Además se estudiaron posibles genes, cuya alteración de la expresión pudiera conferir supervivencia. El gen endógeno β -lactamasa que representa a un gen críptico, normalmente inactivo, pero que activo, es capaz de suministrar resistencia a la ampicilina. En contraste el gen glutamato decarboxilasa, se expresa normalmente pero cuando se sobreexpresa tiene la capacidad de aumentar la resistencia a la ampicilina (Adam *et al.*, 2008).

Bossdorf *et al.*, (2008) señalaron que existen numerosas evidencias que indican que los procesos epigenéticos constituyen un importante componente de la hibridación y poliploidización y por lo tanto, pueden jugar un papel clave en la especiación y en la biología de muchas especies invasoras. Los efectos epigenéticos desempeñan un importante papel en las hibridaciones. Los híbridos frecuentemente producen resultados complejos e impredecibles.

Grant-Downton & Dickinson (2005) han señalado que los híbridos aloploidos resultantes de cruces entre *Arabidopsis thaliana* y *A. arenosa* dieron origen a una especie alotetraploide estable y fértil, *A. suecica*. Los híbridos que actualmente se pueden producir al cruzar *A. thaliana* y *A. arenosa* muestran un amplio rango de fenotipos, no necesariamente intermedios entre los padres. Algunos de estos fenotipos, tales como la pigmentación fueron inestables en los híbridos, indicando cambios epigenéticos dinámicos.

Aseguran Jablonka & Raz, (2009) que en todos los casos investigados la aloploidia está acompañada de numerosos cambios epigenéticos, algunos de los cuales son heredados entre generaciones. El estrés genómico de la aloploidización y en menor grado de la autopoliploidización conducen a cambios epigenéticos y genéticos (Grant-Downton & Dickinson 2005, 2006).

Ho, (2009) ha propuesto una muy interesante aproximación al tema de las bioinvasiones. Señala esta autora que la estructura dinámica del sistema epigenético es la fuente de variación no al azar que dirige el cambio evolutivo ante nuevos desafíos ambientales. Estas novedades evolutivas son reforzadas (canalizadas) en las generaciones siguientes, mediante mecanismos citoplasmáticos / epigenéticos, independientemente de la selección natural. Cuando una población de organismos experimenta un nuevo ambiente, o adopta una nueva conducta, es visualizada la siguiente secuencia de acontecimientos:

- a) En una población que experimenta un ambiente nuevo, surge una respuesta novedosa durante el desarrollo en una gran proporción, si no todos los organismos, debido a la dinámica intrínseca del sistema epigenético.
- b) Esta respuesta es “canalizada” en sucesivas generaciones a través de mecanismos epigenéticos independientes de la selección natural y esto ha sido demostrado en experimentos de laboratorio.
- c) Después de varias generaciones, la respuesta puede ser “genéticamente asimilada” en el sentido que puede surgir aún en ausencia del estímulo.

CONCLUSIONES

Existen varios factores que, al parecer, explican el éxito de algunas especies exóticas introducidas, al invadir nuevos ambientes:

La ausencia o menor número de enemigos naturales (patógenos del suelo y parásitos) ayuda a las invasiones.

La ruptura de la regulación biótica de las comunidades favorece la invasión de especies exóticas que no tienen la adaptación genética al nuevo ambiente.

La presión del propágulo ayuda a las invasiones.

La reducida variación provocada por el, en general, bajo número de organismos exóticos introducidos, se ve aumentada por diversos mecanismos, entre ellos la complejidad epigenética.

Si la severidad de la depresión consanguínea es elevada, ésta puede disminuir por la selección en contra de los alelos deletéreos (purificación).

Las mutaciones adaptativas plantean un factor posiblemente de gran importancia en las invasiones, ya que por una parte elevan la variación y por la otra ayudan a la adaptación de los invasores.

Los organismos introducidos podrían estar “preadaptados” epigenéticamente al nuevo ambiente si éste no es muy diferente a su ambiente nativo.

Grandes diferencias ambientales podrían impedir la invasión o determinar un retraso o “lag” de la invasión hasta que surjan mutaciones adaptativas u otros mecanismos que le permitan establecerse.

REFERENCIAS

Adam, M., B. Murali, N.O. Glen, & S.S. Potter. 2008. Epigenetic inheritance based evolution of antibiotic resistance in bacteria. *BMC Evol. Biol.* 8: 52.

Bachelet G., B. Simon-Bouhet, C. Desclaux, P. Garcia-Meunier, G Mairesse, X. Montaudouin, H. Raigne, K. Randriabao, P.G. Saurian & F. Viard. 2004. Invasion of the eastern Bay of Biscay by the nassariid gastropod *Cyclope neritae*: Origin and effects on resident fauna. Mar. Ecol. Prog. Ser. 276: 147–159.

Bjedov, I., O. Tenaillon, B. Gerard, V. Souza, E. Denamur, M. Radma, F. Taddei & I. Matic. 2003. Stress-induced mutagenesis in bacteria. Science 300: 1382–1383.

Bossdorf, O., C.L. Richards & M. Pigliucci. 2008. Epigenetics for ecologists. Ecol. Lett. 11: 106–115.

Cairns, J., & P.L. Foster. 1991. Adaptive reversion of a frameshift mutation in *Escherichia coli*. Genetics 128: 695–701.

Callaway, R.M., G.C. Thelen, A. Rodriguez & W.E. Holben. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. Nature 427: 731–73.

Denver D.R., K. Morris, M. Lynch & W.K. Thomas. 2004. High mutation rate and predominance of insertions in the *Caenorhabditis elegans* nuclear genome. Nature 430: 679–682.

Elena, S.F., & R.E. Lenski. 2003. Evolution experiments with microorganisms: the dynamics and genetic bases of adaptation. Nature Rev. Genet. 4: 457–469.

Frankham R. 2005. Resolving the genetic paradox in invasive species. Heredity 94: 385.

Gilchrist G.W., & C.M. Lee 2007. All stressed out and nowhere to go: does evolvability limit adaptation in invasive species? Genetica 129: 127–132.

Grant-Downton, R.T., & H.G. Dickinson. 2005. Epigenetics and its implications for plant biology. 1. The epigenetic network in plants. Ann. Bot. 96: 1143–1164.

Grant-Downton, R.T., & H.G. Dickinson. 2006. Epigenetics and its implications for plant biology. 2. The “epigenetic epiphany” 2. Epigenetics, evolution and beyond. *Ann. Bot.* 97: 11-27.

Hastings P.J., A. Slack, J.F. Petrosino & S.M. Rosenberg. 2004. Adaptive gene amplification and point mutation are independent mechanisms of genetic change: Evidence for various stress-inducible mutation mechanisms. *PLoS Biology* 2(12),e399.

Huang, S. 2009. Inverse relationship between genetic diversity and epigenetic complexity. *Nature Precedings*: doi:10.1038/npre.2009.1751.2.

Gorshkov, V.G., A.M. Makarieva & V.V. Gorshkov. 2004. Revising the fundamentals of ecological knowledge: the biota-environment interaction. *Ecol. Complex.* 1: 17–36.

Ho, M-W. 2009. How development directs evolution, epigenetics and generative dynamics. ISIS Lecture. www.i-sis.org.uk.

Jablonka, E. & G. Raz. 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *Quat. Rev. Biol.* 84(2): 131-176.

Jaenisch, R. & A. Bird. 2003. Epigenetic regulation of gene expression: how the genome integrates intrinsic and environmental signals. *Nat. Genet.* 33: 245-254.

Kardong KV. 2003. Epigenomis: the new science of functional and evolutionary morphology. *Anim. Biol.* 53: 225–243.

Kolbe, J.J., R.E. Glor, L. Rodríguez, A. Chamizo, A. Larson & J.B. Losos. 2004. Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* 431: 177-181.

Leberg, P.L. & B.D. Firmin. 2008. Role of inbreeding depression and purging in captive breeding and restoration programmes. *Mol. Ecol.* 17: 334-343.

- McKay, J.K. & R.G. Latta. 2002. Adaptive population divergence: markers, QTL, and traits. *Trends Ecol. Evol.* 17: 285–291.
- Makarieva, A.M., V.G. Gorshkov, B.L. Li. 2004. Body size, energy consumption and allometric scaling: a new dimension in the diversity-stability debate. *Ecol. Complex.* 1: 139–175.
- Mitchell, C.E. & A.G. Power. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421: 625–627.
- Pedraza-Reyes, M. & R.E. Yasbin. 2004. Contribution of the mismatch DNA repair (MMR) system to the generation of Stationary-Phase-Induced Mutants of *Bacillus subtilis*. *J. Bacteriol.* 186: 6485-6491.
- Pérez, J.E., M. Nirchio, C. Alfonsi, & C. Muñoz. 2006a. Biological invasions. The genetic adaptation paradox. *Biol. Inv.* 8: 1115-1121.
- Pérez, J.E., C. Alfonsi, M. Nirchio, & J. Barrios. 2006b. The inbreeding paradox. *Interciencia* 31: 544-546.
- Pérez, J.E., C. Alfonsi, M. Nirchio & S. Salazar. 2008. Bioinvaders: The acquisition of new genetic variation. *Interciencia* 33: 935-940.
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga & D. Morrison. 2000. Environmental and economic cost of nonindigenous species in the United States. *BioSciences* 50: 53–65.
- Prenter, J., C. MacNeil, J.T.A. Dick & A.M. Dunn. 2004. Roles of parasites in animal invasions. *Trends Ecol. Evol.* 19: 385–390.
- Prentis, P.J., J.R.U. Wilson, E.F. Dormontt, D.M. Richardson, & A.J. Lowe. 2008. Adaptive evolution in invasive species. *Trends Plant Sci.* 13(6): 288-294.
- Ricciardi, A. & S.K. Atkinson. 2004. Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecol. Let.* 7: 781–78.

- Rosenberg, S.M. 2001. Evolving responsively: adaptive mutation. *Nature Rev. Genet.* 2: 504–515.
- Rosenberg, S.M. & P.J. Hastings. 2003. Modulating mutation rates in the wild. *Science* 300: 1382–1383.
- Rosenberg, S.M. & P.J. Hastings. 2004. Worming into genetic instability. *Nature* 430: 625–62.
- Saccheri, I.J., I.J. Wilson, R.A. Nichols, M.W. Bruford & P.M. Brakefield. 1999. Inbreeding of bottlenecked butterfly populations: estimation using the likelihood of changes in marker allele frequencies. *Genetics* 151: 1053–1063.
- Scalera, R. 2009. How much is Europe spending on invasive alien species? *Biol. Inv.* 12: 173-177.
- Spielman, D., B.W. Brook & R. Frankham. 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *PNAS* 101: 15261-15264.
- Swindell, W.R., & J.L. Bouzat. 2006. Ancestral inbreeding reduces the magnitude of inbreeding depression in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 60: 762-767.
- Waddington, C.H. 1953. Genetic assimilation of an acquire character. *Evolution* 7: 118–126.
- Zaret, T.M. & R.T. Paine. 1973. Species introduction in a Tropical Lake. *Science* 182: 449-455.

Recibido febrero de 2010, aceptado marzo de 2010.