



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**RELACIÓN ENTRE LA DISTANCIA DE MIGRACIÓN,
LA LONGEVIDAD, EL TAMAÑO DEL CEREBRO Y EL
TAMAÑO CORPORAL EN AVES: UNA
APROXIMACIÓN MACROEVOLUTIVA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

PRESENTA:

DANIEL EUSEBIO QUINTERO VALLEJO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. ALEJANDRO GONZÁLEZ VOYER



CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Índice.

1. Resumen.....	5
2. Introducción.....	6
3. Objetivo.....	13
4. Hipótesis.....	13
5. Métodos.....	13
5.1 Obtención de datos.....	13
5.2 Análisis de vías filogenéticos.....	16
6. Resultados.....	22
6.1. Bases de datos.....	22
6.2. Análisis de vías filogenéticos.....	23
7. Discusión.....	26
7.1 Relación entre la distancia de migración y la longevidad en las aves.....	28
7.2 Efecto del tamaño cerebral en otras variables.....	34
7.3 Limitaciones del estudio.....	36
8. Conclusiones.....	38
9. Referencias.....	39
10. Material suplementario.....	46

Hoja de datos del jurado.

1. Datos del alumno:

Quintero
Vallejo
Daniel Eusebio
55 72 00 04 28
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
314191009

2. Datos del asesor

Dr.
Alejandro
González
Voyer

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Laura Roxana
Torres
Avilés

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Bibiana Carolina
Montoya
Loaza

4. Datos del sinodal 3

Dr.
Erick Alejandro
García
Trejo

5. Datos del sinodal 4

Dr.
Sergio Iván
Ancoca Manríquez

6. Datos del trabajo escrito

Relación entre la distancia de migración, la longevidad, el tamaño del cerebro y el tamaño corporal en aves: Una aproximación macroevolutiva
46 pp
2021

Agradecimientos.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente a la Escuela Nacional Preparatoria número 9 "Pedro de Alba", a la Facultad de Ciencias y al Instituto de Ecología.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), por permitirme continuar con mi proyecto de tesis de manera eficiente durante la contingencia sanitaria del 2020.

A mi tutor, el Dr. Alejandro González Voyer, quien me ha guiado y apoyado en mi formación como futuro investigador y quien ha sido un ejemplo a seguir dentro del mundo de la biología.

A mis sinodales, que contribuyeron a mi tesis con sus comentarios y sugerencias sumamente útiles.

A mis compañerxs de laboratorio, quienes a pesar de no haber convivido tanto conmigo debido a la pandemia, siempre han tenido la mejor disposición de aconsejarme. Espero pronto convivir más con ustedes.

A mis compañerxs de la carrera, por ser un ejemplo a seguir y por hacer de mis días en la universidad la mejor etapa de mi vida hasta el momento.

A mi familia, quien siempre me ha apoyado y creído en mí en todo momento. A mi madre, que me enseñó que confiar en mí es de las cosas más importantes en la vida. A mi padre, quien me enseñó que en la vida hay que hacer lo que nos gusta y con todo el corazón. A mi hermano, la persona que más quiero y admiro en este mundo, quien me ha apoyado incondicionalmente desde el día en que nací

A mí, por mi capacidad de cuestionarme y crecer personalmente de manera increíble estos últimos años.

A Teresa Sánchez, por enseñarme el tipo de persona que quiero ser, te amo con todo mi corazón.

"Disfruta de los pequeños desvíos, porque es ahí donde encontrarás aquello que es más importante de lo que querías"

~ Gin Freecss

1. Resumen.

La evolución del tamaño del cerebro en los vertebrados ha sido un tema de gran interés dentro del campo de la biología evolutiva debido a que este órgano juega un papel importante en la flexibilidad conductual que permite a los organismos responder de manera rápida a cambios ambientales y además, presenta una gran variación de tamaño entre taxones, aún tomando en cuenta el tamaño corporal promedio de los individuos. Se ha propuesto que la variación en el tamaño del cerebro entre especies se encuentra sujeta al balance entre los costos y beneficios que un tamaño cerebral grande puede tener. Estudios previos proponen que uno de los beneficios de un poseer un tamaño del cerebro grande es otorgar una mayor flexibilidad conductual y, por lo tanto, una facilitación de respuestas conductuales que puedan hacer frente a nuevos desafíos socioecológicos que pueden reducir la mortalidad extrínseca y aumentar los niveles de longevidad. Sin embargo, desarrollar y mantener un cerebro de gran tamaño es energéticamente costoso, pues la cantidad de energía requerida para desarrollar y mantener el tejido somático cerebral es significativamente más alta que la requerida para otros órganos. Estudios previos han demostrado la existencia de una relación positiva entre el tamaño del cerebro y la longevidad, en aves. Por otra parte, también se ha observado que existe una relación negativa entre el tamaño del cerebro y la distancia de migración en las aves, una actividad muy demandante energéticamente. Sin embargo, a pesar de que ambas variables se relacionan de manera importante con el tamaño cerebral, a la fecha no existe ningún trabajo que analice la posible existencia de una relación entre la longevidad y la distancia de migración considerando la influencia del tamaño corporal y el tamaño cerebral.

El presente trabajo tiene como objetivo analizar la relación entre la longevidad máxima y la distancia de migración en las aves tomando en consideración rasgos de gran importancia como el tamaño corporal y el tamaño cerebral. La hipótesis del presente trabajo sugiere una posible relación positiva y directa entre la distancia de migración y la longevidad que lleva a pensar en la existencia de mecanismos fisiológicos desarrollados por las aves que les permiten mitigar los efectos negativos de los elevados gastos energéticos y fisiológicos que la migración conlleva, resultando así en una mayor longevidad gracias a la reducción de la mortalidad extrínseca como consecuencia de la actividad migratoria. Para lo anterior, utilicé un análisis de vías filogenético, el cual permite analizar la importancia de hipótesis evolutivas causales alternativas y distinguir entre efectos directos e indirectos entre las variables. El

análisis de vías filogenético a su vez toma en cuenta la no independencia de los datos debido a las relaciones filogenéticas de las especies.

Los resultados apoyan la existencia de una relación directa y positiva entre la distancia de migración y la longevidad en las aves, consistente con la hipótesis del presente trabajo. Este resultado sugiere que, la suma de los mecanismos fisiológicos que contrarrestan los efectos negativos de la migración derivados de los costos energéticos, y de la reducción en la mortalidad extrínseca por parte de la migración, podrían aumentar la longevidad máxima en las aves. A su vez, consistente con estudios previos, se observó una relación directa y positiva entre la masa cerebral y la longevidad y una relación directa y negativa entre la masa cerebral y la distancia de migración. Se propusieron los posibles mecanismos que podrían estar actuando de manera importante para que la longevidad en las aves se asocie directamente con una distancia de migración mayor. Sin embargo, la implementación de más información que no se encuentra disponible actualmente y la complementación de estudios comparados, experimentales y descriptivos, ayudarán a profundizar en este tema de investigación y en las preguntas que surjan en el futuro.

2. Introducción.

Dentro del campo de la biología evolutiva se busca analizar hipótesis que respondan a preguntas basadas en las diferencias de los rasgos a través del tiempo entre especies, poblaciones e individuos con el uso de herramientas analíticas poderosas (Stearns, 2000; Garamszegi, 2014). Uno de los temas que ha despertado más interés en los últimos tiempos es la evolución del tamaño del cerebro en los vertebrados, pues resulta importante conocer las variables que han intervenido en la evolución de este rasgo fenotípico que se relaciona con factores tanto fisiológicos como ecológicos. El tamaño del cerebro presenta una gran variación entre taxones, principalmente dentro de las aves y los mamíferos, la que puede ser explicada en parte por la fuerte correlación que mantiene con el tamaño corporal (Szarski, 1980; Van Dongen, 1998; Northcutt, 2002; Isler y van Schaik, 2009). Sin embargo, aun considerando el tamaño corporal de las especies, se presentan diferencias en el tamaño del cerebro, pues algunas especies tienen tamaños cerebrales mucho más grandes o mucho más pequeños de lo que podría esperarse dado su tamaño corporal (Overington et al., 2009). Dichas diferencias en tamaño del cerebro entre especies de vertebrados de un tamaño corporal similar han atraído el interés de las y los biólogos evolutivos y les han llevado a

estudiar los rasgos cognitivos, de historia de vida y ecológicos que pudieran explicar dicha variación (Lefebvre et al., 2004).

El alcance que ha tenido el estudio del cerebro en vertebrados se debe, en parte, al interés que ha surgido derivado de la idea de que una de las funciones adaptativas de un tamaño cerebral grande es otorgar una mayor flexibilidad conductual a las especies, que a su vez, podría reducir la mortalidad extrínseca de los organismos al permitir una expansión en el rango de distribución y al facilitar la construcción de respuestas conductuales que puedan hacer frente a nuevos desafíos socioecológicos, como por ejemplo la innovación y/o el aprendizaje (Sol et al., 2002; Lefebvre et al., 2004; Sol et al., 2005a; Sol et al., 2007; Sol, 2009; Maklakov et al., 2011; Benson-Amram et al., 2016). Sin embargo, a pesar de los beneficios que un cerebro grande pueda aportar, energéticamente hablando, este es un órgano extremadamente costoso, pues su tejido requiere casi un orden de magnitud mayor de energía por unidad de peso que muchos otros tejidos somáticos (Mink et al. 1981; Aiello y Wheeler, 1995; Isler y van Schaik 2006; Isler y van Schaik, 2009; Sol, 2009). Debido a esto, los recursos energéticos designados para la producción y el mantenimiento del tejido cerebral y el presupuesto total de la energía de una especie son factores que, se ha propuesto, pueden limitar la evolución del tamaño cerebral en los taxones de vertebrados (Isler y van Schaik, 2006; Isler y van Schaik, 2009).

Debido a lo anterior, es importante analizar tanto los beneficios como los costos que conlleva tener un tamaño cerebral grande para entender mejor la evolución de este rasgo. Gracias a la gran disponibilidad de datos y a la marcada variación en el tamaño del cerebro entre sus grupos taxonómicos, las aves son un excelente modelo de estudio para explorar los factores que podrían favorecer un cerebro grande dado un tamaño corporal (Lefebvre et al., 2004; Sol et al., 2007). Se sabe que, en comparación con otros vertebrados, las aves poseen cerebros relativamente grandes para su tamaño corporal, además de existir una gran variación entre taxones a nivel familia (Winkler et al., 2004). Por ejemplo, uno de los estudios que muestra esta gran variación del tamaño cerebral entre taxones es el de Nealen y Ricklefs (2011), que propone que un cerebro relativamente grande evolucionó de manera independiente en al menos seis linajes de aves: loros, cálaos, pájaros carpinteros, búhos, pelícanos y córvidos.

Trabajos previos proponen que uno de los beneficios de desarrollar un tamaño cerebral grande en las aves, dado su tamaño corporal, es un aumento en la longevidad debido a una

serie de cambios que permiten a los organismos ser más exitosos en ciertos ambientes, proporcionando así una explicación para la evolución de tamaños cerebrales grandes (Sol et al., 2002; Winkler et al., 2004; Sol et al., 2005a; Sol et al., 2007; Sol, 2009; Jiménez-Ortega, 2017; Minias y Podlaszczu, 2017; Jiménez-Ortega et al. 2020). Una mayor longevidad resultaría en una disminución del ritmo de vida como compensación de los altos costos energéticos de un desarrollo y mantenimiento de un tamaño cerebral grande, resultando así en tiempos de desarrollo prolongados, edades tardías de la primera reproducción y una priorización de la reproducción futura (Barrickman et al., 2008). Además, una vida prolongada permitiría aprovechar mejor el desarrollo de un tamaño cerebral grande, pues un periodo de tiempo extenso permitiría el uso de la flexibilidad conductual para hacer frente a los desafíos ambientales que se puedan presentar (Sol et al., 2016; Jiménez-Ortega et al., 2020). Por otro lado, algunos estudios sugieren que la actividad migratoria que realizan algunas especies de aves podría limitar la evolución del tamaño del cerebro debido a la alta demanda energética que dicho proceso conlleva (Moller, 2007; 2008, Sol et al., 2010; Vincze et al., 2015; Vincze, 2016). Para obtener una mejor comprensión de la evolución del tamaño cerebral es necesario tomar en cuenta ambas ideas en un mismo estudio.

Estudios recientes han documentado una fuerte correlación positiva entre el tamaño relativo del cerebro y la longevidad, es decir, que aves con cerebros más grandes para un determinado tamaño corporal, tienden a ser más longevas que aves con cerebros relativamente más pequeños (Sol, 2009; Jiménez-Ortega, 2017; Minias & Podlaszczu, 2017; Jiménez-Ortega et al. 2020). A pesar de que existen varias hipótesis que podrían explicar la correlación anterior, la hipótesis del búfer cognitivo es la que más apoyo ha recibido. Dicha hipótesis propone que el poseer un cerebro más grande favorece la construcción de respuestas conductuales frente a nuevos desafíos socioecológicos, a través de procesos cognitivos generales como la innovación o el aprendizaje, dando como resultado de esta flexibilidad conductual una reducción en la mortalidad extrínseca y un aumento de la longevidad, especialmente en periodos de estrés ambiental (Allman et al., 1993; Sol et al., 2007; Sol, 2009). La hipótesis del búfer cognitivo se ve apoyada por resultados que demuestran que las aves con tamaños cerebrales relativamente grandes tienen una mayor supervivencia que las aves con tamaños cerebrales pequeños tomando en consideración el tamaño corporal (Sol et al., 2007). La hipótesis del búfer cognitivo ha sido apoyada por diversos estudios que han demostrado que existe una correlación entre las respuestas innovadoras y el tamaño relativo del cerebro en diferentes especies (Sol, 2009). Los comportamientos novedosos por parte de las especies (es

decir, aquellos que no han sido antes documentados) podrían ser ventajosos en entornos complejos (con pocos recursos, muchos depredadores, condiciones ambientales extremas, etc.), nuevos o cambiantes, que continuamente desafían a los animales con problemas y oportunidades ecológicas (Sol, 2009). Como prueba de lo anterior, se ha encontrado que las especies de aves con cerebros más grandes, en relación con su masa corporal, son más exitosas para establecerse en entornos novedosos (Sol et al., 2002; 2005a). Debido a que también se ha reportado una correlación positiva entre el tamaño del cerebro y la longevidad en mamíferos, se cree que esta relación podría explicar de una buena manera la evolución de cerebros grandes en los vertebrados (Gonzalez-Lagos et al., 2010; Minias & Podlaszczu, 2017).

A pesar de que un tamaño cerebral grande puede resultar ventajoso, dicha característica podría no encontrarse presente en todos los animales debido a que desarrollar y mantener un tamaño del cerebro grande se encuentra limitado por el alto costo energético que esto representa, pues este no es el único rasgo para el cual se designa la energía obtenida (Isler y van Schaik 2006; Isler y van Schaik, 2009). Así, el desarrollo de un tamaño cerebral grande se encuentra restringido por el presupuesto energético que se asigna a diferentes componentes o atributos de historia de vida. Por ejemplo, se ha demostrado en aves y mamíferos que tamaños cerebrales relativamente grandes se asocian con periodos de cuidado parental prolongados, edades a la primera reproducción tardías y lapsos de desarrollo y madurez retrasados (Iwaniuk y Nelson, 2003; Barton y Capellini, 2011; González-Voyer et al., 2016). Específicamente en aves, se ha observado que un cerebro relativamente grande se relaciona con periodos de incubación prolongados, con un mayor tiempo de desarrollo embrionario, con tamaños de huevo más grandes y por lo tanto, con nidadas más pequeñas (Iwaniuk y Nelson, 2003; Jiménez-Ortega et al., 2020). Sin embargo, además de los aspectos de historia de vida, cualquier otra actividad que resulte energéticamente demandante podría limitar la evolución del tamaño del cerebro.

Para las aves en particular, la migración es un proceso energéticamente costoso (Moller, 2007; Skrip et al., 2015), lo que podría limitar la evolución de tamaños cerebrales grandes a través del grupo. Investigaciones previas documentaron que en las aves, la distancia que se recorre durante la migración es una limitación ecológica importante para el tamaño relativo del cerebro (Winkler et al. 2004). Recientemente se ha demostrado que existe una correlación negativa entre el tamaño relativo del cerebro y la distancia de migración en aves, es decir, que

el tamaño relativo del cerebro disminuye a medida que la distancia de migración aumenta (Winkler et al. 2004; Sol et al., 2005b, Sol et al., 2010; Vincze, 2016). Para explicar dicha correlación se han propuesto dos hipótesis no excluyentes que actúan en diferentes extremos del espectro de migración (i.e., tanto en aves residentes como en aves con distancias de migración largas) y que han sido apoyadas por los resultados de estudios comparativos recientes (Sol et al., 2005; 2010; Vincze, 2016).

La hipótesis de la disyuntiva energética propone que existe un conflicto energético entre los altos costos de desarrollar y mantener un tamaño de cerebro grande y el proceso de migración, pues este último se lleva a cabo a expensas de un gran aporte de energía por parte de los organismos, por lo cual, esta hipótesis predice una selección direccional que favorece tener un tamaño cerebral relativo más pequeño cuando la distancia de migración aumenta (Winkler et al., 2004; Vincze, 2016). Por otra parte, la hipótesis de la flexibilidad conductual menciona que las aves residentes, al no migrar, deben encontrar formas de afrontar las fuertes fluctuaciones y cambios bruscos en el ambiente en donde residen, siendo una mayor flexibilidad conductual otorgada por un tamaño relativo del cerebro más grande lo que podría ayudar a combatir ciertos retos, como conseguir nuevas fuentes de alimento a través de conductas relacionadas a la innovación o el aprendizaje (Winkler et al., 2004; Sol et al., 2005b).

Tomando en cuenta los resultados de los trabajos anteriormente mencionados y la evidente falta de estudios sobre el tema, resulta interesante analizar la existencia de una posible relación entre la distancia de migración y la longevidad en las aves tomando en cuenta el efecto del tamaño cerebral en las aves. Los análisis que exploren la relación entre longevidad, distancia de migración y tamaño del cerebro de forma integral son necesarios porque permitirían dilucidar de mejor manera los procesos evolutivos que han ocurrido a través del linaje de las aves. Actualmente solo existe un trabajo que explora la relación entre distancia de migración y longevidad en las aves, el cual ha documentado una correlación positiva (Moller, 2007); un resultado contrario a lo que se esperaría de acuerdo con todo lo antes mencionado.

La migración de las aves es un proceso asociado con altos niveles de estrés oxidante (daño fisiológico causado por la producción de especies reactivas del oxígeno) debido a los grandes requerimientos energéticos y fisiológicos que este conlleva (Moller, 2007; Skrip et al., 2015),

por lo cual, de acuerdo a la teoría del envejecimiento por radicales libres (Kirkwood y Kowald, 2012), la alta actividad metabólica relacionada con los vuelos migratorios de alta exigencia debería aumentar la cantidad de especies reactivas del oxígeno que se producen, dando como resultado daños acumulativos e irreversibles que conducen a un rápido deterioro somático y, por lo tanto, a una reducción en la longevidad (Sanz et al., 2006; Munshi-South y Wilkinson, 2010).

No obstante, la teoría del envejecimiento por radicales libres ha sido cuestionada en los últimos años debido a que existen especies que parecen no seguir la tendencia de un aumento en los niveles de especies reactivas del oxígeno relacionada con mayores tasas de senescencia (Speakman y Selman, 2011). Esto último ha llevado a proponer que los animales constantemente desarrollan mecanismos eficientes para hacer frente a los desafíos de estrés oxidante que se presenta a lo largo de su vida (Brand, 2000; Speakman y Selman, 2011; Costantini, 2014). Hablando específicamente de las aves, se ha sugerido que este grupo ha desarrollado mecanismos fisiológicos, como la hormesis o el desacoplamiento mitocondrial (explicados más adelante), que puedan actuar de manera independiente contrarrestando los efectos negativos causados por el estrés oxidativo favoreciendo longevidades elevadas a pesar de la alta actividad metabólica relacionada con la actividad del vuelo (Furness y Speakman, 2008; Moller, 2008; Munshi-South y Wilkinson, 2010; Jenni-Eiermann et al., 2014). Sin embargo, hasta ahora carecemos de un análisis que explore si estos mecanismos potenciales de amortiguamiento ante el estrés oxidante causado por el gasto metabólico involucrado en la migración han permitido la coevolución de cerebros grandes y distancias de migración largas en aves.

A diferencia de las aves residentes, que tienen que hacer frente a adversas persistentes en algún momento del año (e.g., climas extremos, y baja disponibilidad de recursos como alimento o refugios), las aves migratorias pueden aprovechar los recursos de los ambientes productivos en dos periodos diferentes del año, por lo cual, dichas ventajas podrían reducir la mortalidad extrínseca resultando en una mayor longevidad (Moller, 2007; Munshi-South y Wilkinson; 2010), en línea con la teoría evolutiva del envejecimiento (revisado en Speakman y Selman, 2011). En pocas palabras, la migración por parte de las aves a ambientes benignos podría aumentar la supervivencia y la longevidad debido a la reducción de la mortalidad extrínseca. La existencia de posibles mecanismos fisiológicos que serían capaces de contrarrestar los efectos negativos causados por la migración derivados de los altos costos

energéticos, actuando como una causa próxima, y la reducción en la mortalidad extrínseca derivada de la actividad migratoria, actuando como causa última, permiten plantear la idea de una posible relación positiva entre la distancia de migración y la longevidad máxima en las aves.

Los estudios que investigan la longevidad en vertebrados y su relación con otros rasgos, como por ejemplo, la distancia de migración, se han dividido en dos líneas de aproximación analítica con enfoques diferentes; el correspondiente al uso del método comparado controlado filogenéticamente y por otra parte, el estudio de los posibles mecanismos genéticos y fisiológicos involucrados (Munshi-South y Wilkinson, 2010). Para responder preguntas macroevolutivas que buscan desenredar las relaciones entre el tamaño corporal, el tamaño cerebral, la longevidad y la distancia de migración en aves, es imposible utilizar métodos experimentales debido al gran periodo de tiempo y de especies que abarcan los procesos evolutivos. Sin embargo, los métodos comparados filogenéticos permiten lidiar con dichos problemas y responder esas preguntas macroevolutivas utilizando asociaciones repetidas entre rasgos funcionales y variables ambientales o entre rasgos para evaluar hipótesis evolutivas propuestas, considerando la no independencia estadística de los datos debido a las relaciones filogenéticas entre especies (Gonzalez-Voyer y von Hardenberg, 2014). Lo anterior es posible debido al uso de filogenias recientes y altamente detalladas que reducen la probabilidad de cometer un error estadístico del tipo 1 (falso positivo) que podría arrojar resultados que apoyan la presencia de relaciones espurias (Felsenstein 1985).

En esta tesis puse a prueba por primera vez diferentes modelos evolutivos hipotéticos sustentados en hipótesis propuestas previamente con el fin de analizar la existencia de una posible relación entre la distancia de migración y la longevidad en el grupo de las aves, teniendo en cuenta otras variables importantes como lo son el tamaño cerebral y el tamaño corporal dentro de un mismo análisis. Para lo anterior, utilicé el análisis de vías filogenético, método comparado filogenético propuesto por von Hardenberg y Gonzalez-Voyer (2013). Este método permite analizar la importancia de modelos o hipótesis evolutivas causales alternativas con más de dos variables, además de analizar la estimación de los efectos directos e indirectos entre las variables, cosa que es una limitante para los modelos lineales comúnmente utilizados. Así, el análisis de vías filogenético es una herramienta poderosa que permite desenredar las relaciones de causa y efecto entre las variables de interés en los estudios macroevolutivos (Gonzalez-Voyer y von Hardenberg, 2014). Al igual que otros

métodos comparados filogenéticos, el análisis de vías también toma en consideración la no independencia de los datos debido a la ascendencia compartida de las especies, por lo cual, fue necesario utilizar una filogenia bien resuelta y con una elevada representación de especies (Jetz et al., 2012) para probar las hipótesis evolutivas propuestas en este estudio.

3. Objetivo.

Analizar las relaciones directas e indirectas existentes entre la masa corporal, la masa cerebral, la distancia de migración y la longevidad máxima en las aves, a partir de modelos hipotéticos causales utilizando métodos comparativos filogenéticos, para entender de mejor manera la evolución de dichos rasgos en las aves.

4. Hipótesis.

Existen estudios que sugieren que la migración en las aves podría haber seleccionado el desarrollo de un mecanismo fisiológico que permita contrarrestar los elevados gastos energéticos y fisiológicos que este proceso conlleva. Esto, sumado a que la migración permite la reducción de la mortalidad extrínseca, permite predecir la existencia de una relación positiva y directa entre la distancia de migración y la longevidad considerando el tamaño cerebral y corporal.

5. Métodos.

5.1 Obtención de datos.

La información para estimar el tamaño corporal y el tamaño cerebral la obtuve a partir de una base de datos proporcionada por el laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM construida a partir de artículos publicados y del *Handbook of the Birds of the World* (Del Hoyo et al., 1992). Los datos correspondientes al tamaño corporal se estimaron con valores promedio de la masa corporal de adultos expresados en gramos y con valores promedio de longitud del tarso de adultos expresados en centímetros. La información para la estimación del tamaño cerebral se recopiló en forma de la masa cerebral promedio en adultos expresados en gramos. Es importante mencionar que la información correspondiente al tamaño cerebral contiene tanto medidas directas como medidas indirectas de la masa del

cerebro. Estas últimas fueron calculadas como el producto de los valores de volumen endocraneal (mL) por la densidad del tejido cerebral fresco (1.036 g/mL), método propuesto por Iwaniuk y Nelson (2002) para estimar el tamaño cerebral dentro del grupo de las aves. Combinar medidas de la masa cerebral obtenidas a partir de diferentes métodos puede resultar inquietante, sin embargo, existen estudios que demuestran una fuerte correlación entre los valores del tamaño cerebral estimados por la técnica del volumen endocraneal y los estimados por el peso (Iwaniuk y Nelson, 2002; Overington et al., 2009; Sol et al., 2010).

La información correspondiente a la distancia de migración de las aves la obtuve a partir del trabajo publicado por Vincze (2016). Estos datos fueron calculados originalmente a partir de un método de centroide geométrico utilizando mapas de distribución para cada especie obtenidos en BirdLife International y NatureServe (2014) (<http://www.birdlife.org/datazone/info/spcdownload>). Los valores de distancia de migración corresponden a la distancia geográfica en kilómetros entre los centroides de los sitios de reproducción y los sitios de invierno para cada especie. Dentro de esta información se encuentran valores iguales a 0, los cuales corresponden a las aves con hábitos residentes.

La información correspondiente a la longevidad de las aves la recopilé de la base de datos en línea “AnAge” (Tacutu et al., 2018). Estos datos son valores promedio de la longevidad máxima por especie expresada en años. Es importante mencionar que consideré únicamente los valores de longevidad máxima promedio calculados a partir de observaciones de aves en vida silvestre. A pesar de que AnAge provee información medida a partir de observaciones de individuos en cautiverio, esta no fue incluida debido a que la mortalidad, tanto extrínseca como intrínseca, puede verse afectada por el entorno en el que las aves crecen y se desarrollan. A diferencia de las especies silvestres, los organismos que se encuentran en cautiverio viven en ambientes con condiciones climáticas controladas, son menos vulnerables a depredadores y enfermedades y reciben alimento a costa de ningún esfuerzo considerable de manera constante. Incluir valores de longevidad máxima promedio medidos en condiciones de cautiverio podría afectar de manera significativa la interpretación de los resultados obtenidos a partir del análisis de las relaciones evolutivas.

Utilizando los comandos base de Python (Van Rossum y Drake, 1995) y debido a la resolución de un problema metodológico explicado más adelante, generé dos bases de datos diferentes (correspondientes a las utilizadas en los análisis estadísticos) conjuntando la

información recopilada de las variables a analizar. Ambas bases de datos contenían valores de masa cerebral, longevidad máxima y distancia de migración; sin embargo, para la estima del tamaño corporal, una de las bases de datos contenía los valores de masa corporal mientras que la otra contenía valores de longitud del tarso como estima del tamaño corporal. Realicé un análisis exploratorio de datos en R (R Core Team, 2018) para identificar valores extremos que podrían corresponder a posibles errores de medición. Debido a que los datos no mostraron una distribución normal, para cumplir con los supuestos de la estadística paramétrica y de los métodos comparativos filogenéticos pensados a realizar, transformé los valores de masa corporal, masa cerebral, longitud del tarso y longevidad máxima usando el logaritmo base 10. Por otro lado, utilicé la raíz cuadrada para transformar las medidas de distancia de migración debido a que dentro de este conjunto de datos se encuentran valores iguales a 0, y por lo tanto, es imposible usar el logaritmo base 10.

Debido a que las especies forman parte de una filogenia estructurada y muestran diferencias en el grado de ancestría común, los datos no pueden considerarse como observaciones estadísticamente independientes (Felsenstein, 1985). No tomar en consideración dichas relaciones filogenéticas de las especies de interés en los análisis comparativos puede llevar a un aumento en la probabilidad de error tipo 1 debido a la sobreestimación de la cantidad de eventos evolutivos independientes (Felsenstein, 1985; Garamszegi, 2014). Para lo anterior, utilicé la filogenia construida a partir de información taxonómica y molecular propuesta por Jetz y colaboradores (2012). Dicha filogenia es sumamente utilizada en la actualidad, siendo la filogenia de aves más completa hasta el momento, pues integra un total de 9,993 especies actuales de aves (para más detalles ver Jetz et al., 2012). Extraje una muestra al azar de 500 árboles filogenéticos construidos por Jetz y colaboradores (2012) a partir de la base de datos en línea <https://birdtree.org/> (Jetz et al., 2012). Posteriormente me aseguré de que todas las especies comprendidas en las dos bases de datos finales estuvieran presentes en la filogenia utilizada. Finalmente, utilizando el paquete “phangorn” (Schliep, 2011) disponible en R (R Core Team, 2018) generé un árbol de máxima credibilidad de clados a partir de la muestra de 500 árboles filogenéticos, en el cual basé a la información filogenética utilizada en los análisis estadísticos.

5.2 Análisis de vías filogenéticos.

Para analizar las relaciones entre las variables y contrastar las dos hipótesis propuestas en este proyecto utilicé un análisis de vías filogenético, método comparado propuesto por von Hardenberg y Gonzalez-Voyer (2013). Dicho método estadístico permite analizar la importancia relativa de modelos alternativos de las relaciones causales entre las variables y las vías de influencia directa e indirecta entre estas, considerando la no independencia de los datos debido a las relaciones filogenéticas entre las especies (Gonzalez-Voyer y von Hardenberg, 2014). El análisis de vías filogenético, a diferencia de los modelos lineales multivariados convencionales, permite analizar la posibilidad de que un rasgo fenotípico sea tanto una respuesta como un predictor de otro rasgo en específico. Los modelos causales alternativos que se proponen para un análisis de vías filogenéticos se construyen a partir de herramientas matemáticas denominadas gráficos acíclicos dirigidos, en donde los cuadrados, conocidos como “vértices”, representan a las variables, y las flechas, conocidas como “bordes” representan los vínculos causales hipotéticos (Gonzalez-Voyer y von Hardenberg, 2014). Por ejemplo, la figura 1 representa un modelo que contiene 3 vértices (es decir, 3 variables diferentes), así, se observa una relación directa de A sobre B, una relación directa de B sobre C, y una relación indirecta de A sobre C.

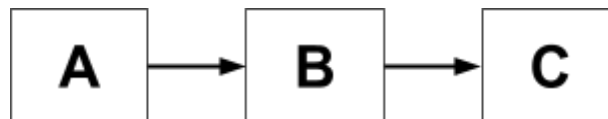


Figura 1. Ejemplificación de un modelo causal de un análisis de vías por medio de un gráfico acíclico dirigido.

El análisis de vías filogenético sigue el concepto de la d-separación, el cual especifica el conjunto mínimo de relaciones de independencia condicional que son válidas entre todas las variables del conjunto de modelos causales hipotéticos propuestos, es decir, solo aquellas relaciones que son estadísticamente independientes y condicionadas a un conjunto de otras variables dentro del mismo modelo (Gonzalez-Voyer y von Hardenberg, 2014). Si un modelo hipotético causal cumple todas las independencias condicionales del conjunto mínimo, se puede decir que este representa una explicación plausible de los patrones de correlación que se observan entre las variables. El método de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS) permite garantizar que las pruebas de independencia condicional se realicen con la corrección filogenética de los residuos adecuada para cada modelo en particular.

El estadístico C del análisis de vías filogenético, que es una medida de bondad de ajuste del modelo con los datos, se calcula en función de los valores de p de las pruebas de independencia condicional. Si el valor p del estadístico C se encuentra por debajo de 0.05, al menos una de las independencias condicionales del conjunto mínimo no se cumple y por lo tanto, el modelo hipotético causal no proporciona un buen ajuste a los datos y es rechazado (Gonzalez-Voyer y von Hardenberg, 2014). El criterio de información del estadístico C corregido para tamaños de muestra pequeños (CICc) permite comparar los modelos entre sí en función de su ajuste relativo a los datos siempre y cuando todos los modelos contengan el mismo tamaño de muestra. El parámetro ΔCICc indica el valor de CICc de un modelo dado menos el valor del modelo con el CICc más bajo. Se considera que los modelos que poseen valores de ΔCICc menores a 2 tienen un apoyo equivalente en los datos (Burnham y Anderson 2002). Para reducir la incertidumbre en la selección de modelos se recomienda realizar un promedio de los mejores modelos en vez de seleccionar solamente uno (von Hardenberg y Gonzalez-Voyer, 2013; van der Bijl, 2018).

El parámetro que indica la fuerza relativa de la evidencia existente para cada modelo en comparación con todos los demás se representa con el símbolo “I”. De manera complementaria, la probabilidad de cada modelo hipotético causal dado los datos y el conjunto de los modelos que se comparan se expresa con la letra “w”, que hace referencia al peso relativo del modelo, por lo cual, la suma del peso de todos los modelos debería arrojar un valor de 1 (Anderson y Burnham, 2004).

El método de d-separación en el que se basa el análisis de vías filogenético es una herramienta útil para desenredar los posibles problemas de multicolinealidad que se presenten (Gonzalez-Voyer y von Hardenberg, 2014). Sin embargo, si dichos problemas son muy fuertes debido a los altos niveles de correlación entre las variables, el funcionamiento de los métodos PGLS para probar las independencias condicionales de los modelos hipotéticos causales puede verse afectado. Una de las consecuencias de presentar un alto grado de multicolinealidad en los análisis estadísticos es reducir la capacidad de detectar efectos significativos (Freckleton, 2011). Debido a esto, realicé diferentes análisis PGLS entre las variables para encontrar posibles dichos problemas en mis datos. Uno de los resultados de la multicolinealidad es la inversión de signo que ocurre cuando el coeficiente de regresión entre un rasgo de interés y el agente selectivo es positivo (o negativo) cuando no se toma en

consideración alguna variable, mientras que dicho signo se vuelve negativo (o positivo) cuando dicha variable se incluye en los análisis estadísticos (Rogell et al., 2020). Hablando específicamente de los estudios macroevolutivos, suele suceder que el coeficiente de regresión entre un rasgo específico de interés y el agente selectivo es positivo (o negativo) cuando no se controla el tamaño corporal, mientras que se vuelve negativo (o positivo) cuando el tamaño corporal se incluye en el modelo estadístico. Es decir, el signo del coeficiente de regresión cambia al estimar la relación relativa entre el rasgo de interés y el agente selectivo al incluir el tamaño corporal en el modelo (Friedman y Wall 2005; Rogell et al., 2020).

En la tabla S1 del material suplementario se pueden observar los resultados de tres diferentes análisis PGLS en donde la variable de respuesta es la distancia de migración. En el primer análisis se presenta una relación negativa entre la distancia de migración y la masa cerebral, pero positiva, aunque no significativa, entre la distancia de migración y la masa corporal. Cuando dichas relaciones se analizan de manera separada, se observa que la relación entre la distancia de migración y la masa cerebral se mantiene negativa, pero la relación entre la distancia de migración y la masa corporal se presenta negativa.

A menudo existen fuertes relaciones alométricas entre el tamaño corporal y otros rasgos que pueden causar altos niveles de multicolinealidad (Rogell et al., 2020), por lo cual, lo anterior probablemente se deba a la fuerte correlación que mantiene la masa corporal con la masa cerebral, en particular en aves. Para solucionar dichos problemas estadísticos utilicé dos métodos diferentes, de los cuales se esperaba obtener resultados similares. El primero consistió en fijar un enlace causal de 0 entre la masa corporal y la distancia de migración debido a que al analizar la relación entre estas dos variables, se observa una relación no significativa, además es entre estas variables donde se presenta el problema de multicolinealidad, por lo cual, asigné un valor p de 1 para la independencia condicional en cuestión. Para este primer análisis de vías filogenético se utilizó la base de datos que contiene información de la masa corporal como estima del tamaño corporal. El segundo método consistió en utilizar valores de longitud del tarso, en lugar de la masa corporal, como medida para estimar el tamaño corporal de las aves con el fin de reducir el grado de multicolinealidad (en la Tabla S2 del material suplementario se observa una reducción en el valor de R^2 ajustado para la relación entre la masa cerebral y la longitud del tarso en comparación con la relación entre la masa cerebral y la masa corporal). Cabe resaltar que la longitud del tarso es

comúnmente utilizada como una medida del tamaño corporal (Senar y Pascual et al., 1997; Kölliker et al., 1999; Fairbairn et al., 2007).

Con base en la literatura y en el análisis de PGLS que mostraba que no hay relación entre el tamaño corporal y la distancia de migración (Tabla S1 del material suplementario) propuse diferentes modelos hipotéticos causales alternativos representados en gráficos acíclicos dirigidos para el análisis de vías en donde se fijó un enlace causal de 0 entre la masa corporal y la distancia de migración (figura 2). Así mismo, con base en la literatura también propuse diferentes modelos hipotéticos causales para el análisis de vías en donde se toma en consideración la longitud del tarso como estima del tamaño corporal (figura 3). Basándome en la hipótesis del búfer cognitivo (Allman et al., 1993; Sol et al., 2007; Sol, 2009), propuse modelos en los cuales se incluye una relación directa entre la masa cerebral y la longevidad máxima. Por otro lado, con base a los resultados de trabajos previos (Winkler et al. 2004; Sol et al., 2005b, Sol et al., 2010; Vincze, 2016), propuse modelos con una relación directa entre la masa cerebral y la distancia de migración. Los modelos que muestran una relación directa entre la distancia de migración y la longevidad máxima pretenden apoyar o refutar la hipótesis propuesta en la presente tesis. Sin embargo, también considera modelos que no presentan relación alguna entre la distancia de migración y la longevidad.

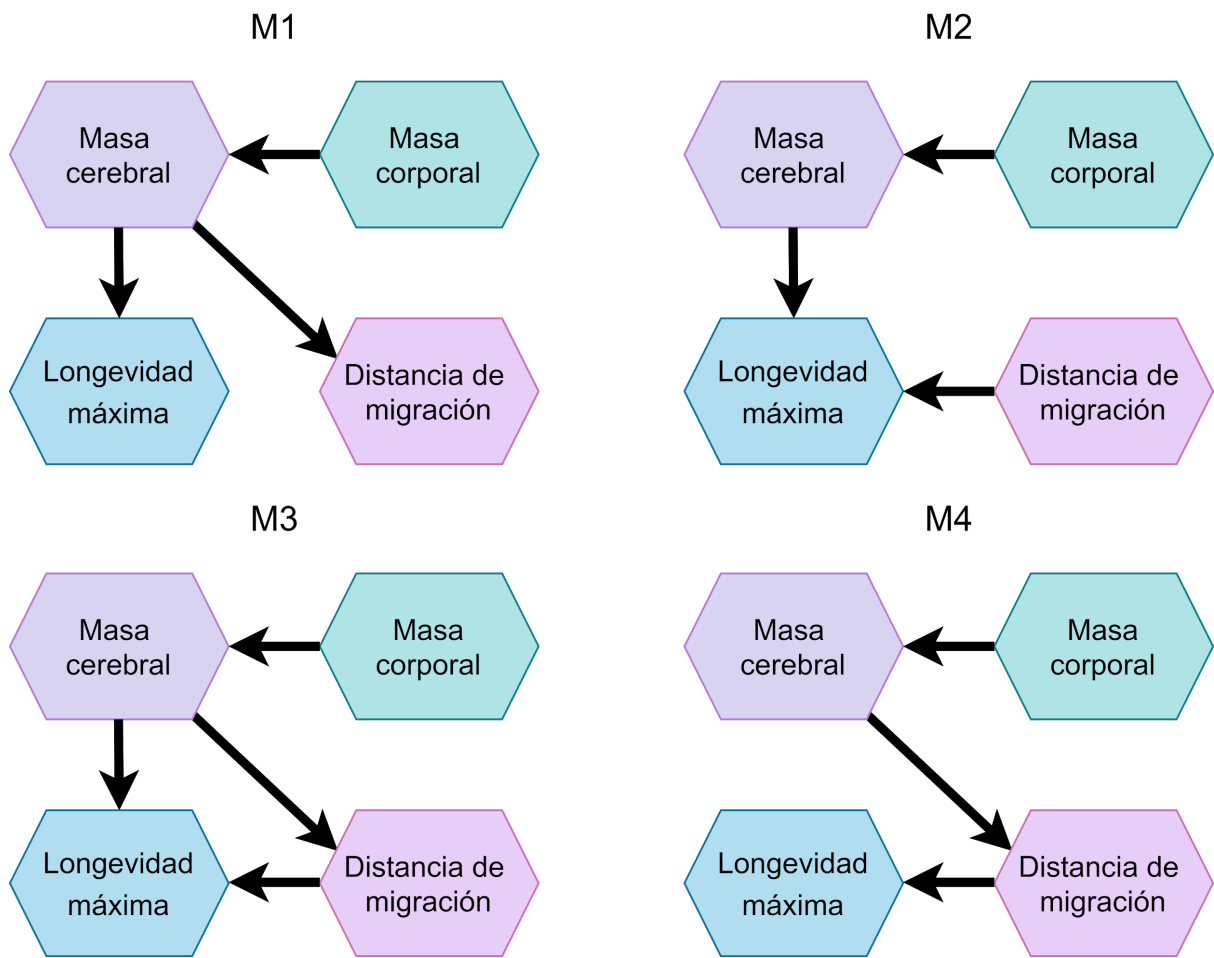


Figura 2. Conjunto de modelos hipotéticos causales en forma de diagramas acíclicos dirigidos propuestos para el análisis de vías en donde se fijó un enlace causal de 0 entre la masa corporal y la distancia de migración.

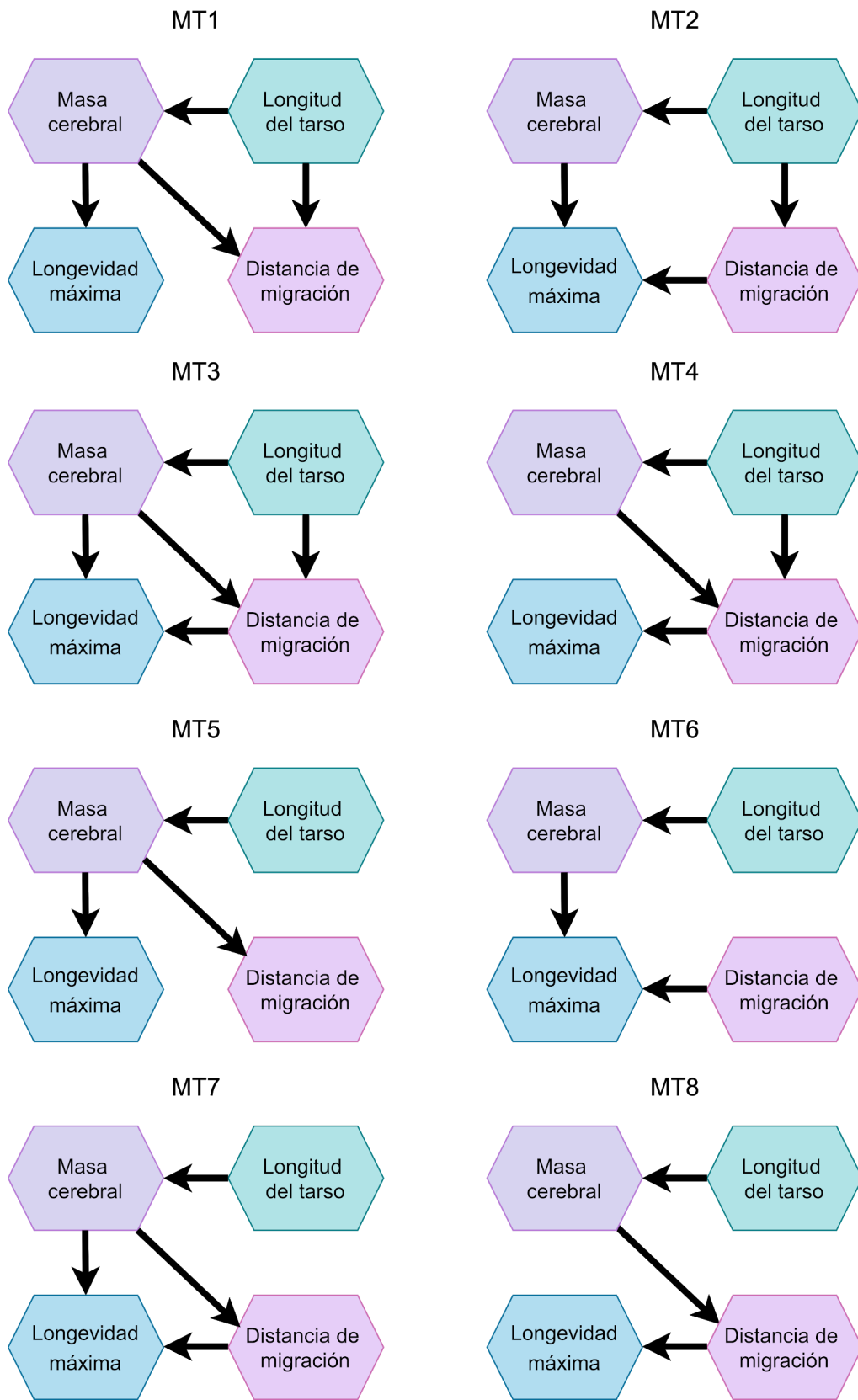


Figura 3. Conjunto de modelos hipotéticos causales en forma de diagramas acíclicos dirigidos propuestos para el análisis de vías en donde se utiliza la longitud del tarso como estima del tamaño corporal.

Los análisis de vías filogenéticas los realicé con el paquete “phylopath” (van der Bijl, 2018) disponible en R (R Core Team, 2018) y que utiliza las funciones del paquete “ape” (Paradis y Schliep, 2019) para la lectura de la información filogenética. Utilicé la lambda de Pagel (λ) como modelo de evolución de los rasgos de las especies para estimar la señal filogenética con respecto a un movimiento browniano de evolución (Freckleton et al., 2002). Un valor de λ de 1 indica que hay una alta señal filogenética (que coincide con lo esperado bajo un movimiento browniano), mientras que un valor de λ de 0 indica que no hay señal filogenética.

Los resultados del análisis de vías hechos en el paquete phylopath (van der Bijl, 2018) arrojan los modelos con el mayor apoyo estadístico, así como los coeficientes de regresión estandarizados correspondientes a las relaciones entre las variables. Únicamente contemplé realizar un promedio de los modelos con el mejor ajuste en los datos cuando estos cumplían con todas las independencias condicionales del conjunto mínimo (valor p del estadístico C mayor a 0.05) y poseían un valor de ΔCICc menor a 2. Al promediar diferentes modelos, si uno de estos no incluye alguna vía que sí esté presente en otro modelo, el coeficiente estandarizado de regresión de dicha vía se considera 0.

6. Resultados.

6.1 Bases de datos.

La base de datos correspondiente al análisis de vías filogenético para el cual se fijó un enlace causal de 0 entre la masa corporal y la distancia de migración ($p = 1$) comprendió un total de 378 especies, distribuidas en 21 órdenes, 83 familias y 249 géneros y para las cuales se cuenta con valores de masa corporal y masa cerebral (ambos medidos en gramos), de la longevidad máxima (años) y de la distancia de migración (kilómetros). Por otro lado, la base de datos que se utilizó para realizar el análisis de vías filogenético en donde se utilizó la longitud del tarso como estimador del tamaño corporal en lugar de la masa corporal comprendió un total de 260 especies, distribuidas en 19 órdenes, 72 familias y 189 géneros (ver tabla S4 del material suplementario). Esta última base de datos también incluye para cada especie datos de la masa cerebral (gramos), longevidad máxima (años) y de la distancia de migración (kilómetros), no obstante, en lugar de incluir valores de masa corporal como estimador del tamaño, contiene datos de la longitud del tarso (centímetros). Es importante

mencionar que, para ambas bases de datos, el orden mayormente representado es Passeriformes, con 148 especies en la base de datos que contiene información de masa corporal como estima del tamaño corporal, y con 117 especies para la base de datos que contiene información de longitud del tarso como estima del tamaño corporal.

6.2 Análisis de vías filogenético.

a) Masa corporal como estima del tamaño corporal.

De todos los modelos puestos a prueba en el análisis de vías filogenético en donde se fijó un enlace causal de 0 entre la masa corporal y la distancia de migración, únicamente los modelos M1 y M3 muestran un buen ajuste a los datos en función de los valores de p del estadístico C , pues estos son no significativos (es decir, $p > 0.05$), y por lo tanto, las independencias condicionales del conjunto mínimo de estos dos modelos se cumplen (Tabla 3). Por otro lado, de acuerdo con el valor p del estadístico C , el modelo M2 y M4 no se ajustaron bien a los datos, pues al menos una independencia condicional en cada uno de los modelos no se cumple, por lo cual, dichos modelos no representan hipótesis causales plausibles. A pesar de que tanto el modelo M1 y el modelo M3 presentan un buen ajuste a los datos (con un valor de $CICc$ de 24.74 y 17.27 respectivamente), no se realizó un modelo promedio entre estos dos debido a que el valor de $\Delta CICc$ entre estos dos modelos es de 7.47, además de que el modelo M3 representa en sí el 98% del peso del conjunto de modelos propuestos. Por lo tanto, los resultados indican que el modelo M3 es la hipótesis causal evolutiva mejor apoyada por los datos entre todas las puestas a prueba.

Tabla 3. Modelos puestos a prueba en el análisis de vías filogenético que toman en cuenta la masa cerebral. C = estadístico C ; p = valor p del estadístico C ; CIC = criterio de información del estadístico C ; $\Delta CICc$ = diferencia en valores de CIC ; k = número de independencias condicionales; q = número de parámetros estimados; w = peso del modelo; $n = 378$ especies.

Modelo	k	q	C	p	CICc	$\Delta CICc$	w
M3	2	8	0.88	0.93	17.27	0.00	0.98
M1	3	7	10.44	0.11	24.74	7.47	0.02
M2	3	7	31.06	0.00	45.36	28.09	0.00

La figura 4 muestra las relaciones evolutivas propuestas en el modelo M3, así como sus coeficientes estandarizados de regresión. Los resultados revelan que existe una relación directa y positiva entre la masa corporal y la masa cerebral. Además, este modelo considera una relación directa y positiva entre la masa cerebral y la longevidad, una relación directa y negativa entre la masa cerebral y la distancia de migración y finalmente, una relación directa y positiva entre la distancia de migración y la longevidad.

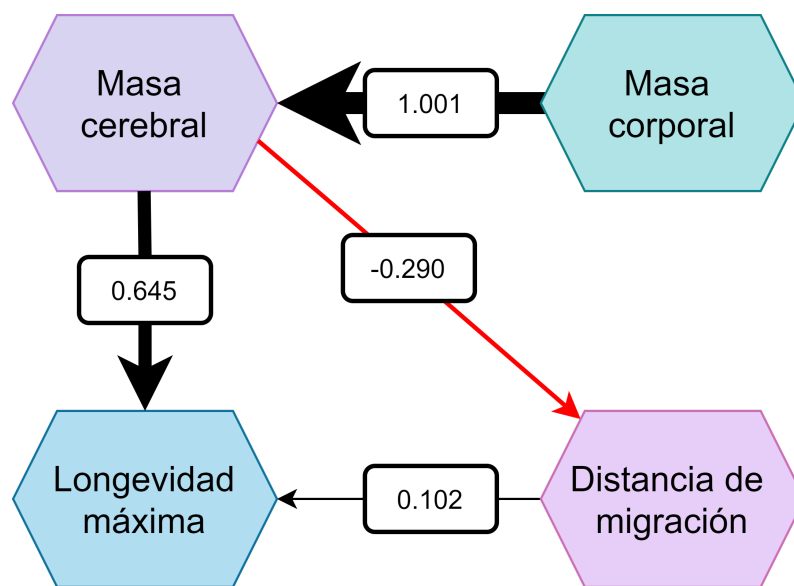


Figura 4. Modelo M3 para el análisis de vías filogenético en donde se fijó un enlace causal de 0 entre la masa corporal y la distancia de migración. El grosor de las flechas refleja la magnitud del coeficiente estandarizado de regresión entre pares de variables. El color de la flecha indica el signo de la relación entre variables, negro para relaciones positivas, y rojo para relaciones negativas.

b) Longitud del tarso como estima del tamaño corporal.

Los resultados del análisis de vías filogenético en donde se utilizaron medidas de longitud del tarso de las aves como estima del tamaño corporal muestran que los modelos MT7, MT5 y MT3 son los únicos que se ajustan adecuadamente a los datos de acuerdo con el valor p del estadístico C (Tabla 4) ($p > 0.05$), el revela que todas las independencias condicionales en dichos modelos se cumplen. Los modelos restantes, al no recibir un buen apoyo, no representan hipótesis evolutivas plausibles debido a que al menos una independencia condicional no se cumple en cada uno de estos (poseen un valor de p del estadístico C

significativo; Tabla 4). La diferencia entre los modelos MT7, MT5 y MT3 radica en la relación entre la longitud del tarso y la distancia de migración y la relación entre la distancia de migración y la longevidad máxima (Figura 3). El modelo MT7 sugiere una relación directa de la distancia de migración sobre la longevidad y ninguna relación entre la longitud del tarso y la distancia de migración. El modelo MT5 sugiere que no existe relación alguna entre la longitud del tarso y la distancia de migración ni entre esta última con la longevidad máxima. Finalmente, el modelo MT3 muestra una relación directa entre la longitud del tarso y la distancia de migración y entre la distancia de migración y la longevidad máxima.

Es importante notar que el modelo que se ajustó mejor a los datos dentro del análisis de vías filogenético en donde se fijó un enlace causal de 0 entre la masa corporal y la distancia de migración (M3, $w = 0.98$), mantiene una gran similitud con el modelo con el mejor ajuste en el análisis de vías filogenético donde se utilizó la longitud del tarso como estima del tamaño corporal (MT7, $w = 0.47$), pues ambos sugieren las mismas relaciones entre las variables.

Tabla 4. Modelos para el análisis de vías filogenético que toman en cuenta la longitud del tarso. C = estadístico C; p = valor p del estadístico C; CIC = criterio de información del estadístico C; Δ CICc = diferencia en valores de CIC; k = número de independencias condicionales; q = número de parámetros estimados; w = peso del modelo; n = 260 especies.

Modelo	k	q	C	p	CICc	Δ CICc	w
MT7	2	8	1.85	0.76	18.40	0.00	0.47
MT5	3	7	5.24	0.51	19.70	1.26	0.25
MT3	1	9	1.70	0.43	20.40	2.00	0.17
MT1	2	8	5.13	0.27	21.70	3.29	0.09
MT2	2	8	10.02	0.04	26.60	8.17	0.00
MT6	3	7	20.23	0.00	34.70	16.25	0.00
MT8	3	7	75.86	0.00	90.30	71.88	0.00
MT4	2	8	75.71	0.00	92.30	73.86	0.00

La figura 5 representa un modelo promedio construido a partir de los modelos MT5 y MT7, pues estos fueron los que presentaron un mejor ajuste a los datos, además de poseer un valor de ΔCICc menor a 2 (Tabla 4). Aunque el modelo MT3 también cumplía con todas las independencias condicionales necesarias, este no fue incluido en la promediación de los parámetros a partir de los modelos con mejor ajuste en los datos debido a que la única diferencia con respecto al modelo más apoyado (MT7) era una relación directa entre la distancia de migración y la longitud del tarso que no provee información adicional suficiente para incluirse dentro del modelo promedio, reflejándose en un coeficiente de regresión estandarizado muy bajo. Además, el w del MT3 fue considerablemente menor que el del modelo MT7. Los resultados revelan la existencia de una relación directa y positiva entre la longitud del tarso y la masa cerebral, una relación directa y positiva entre la masa cerebral y la longevidad, una relación directa y negativa entre la masa cerebral y la distancia de migración, una relación directa y negativa entre la longitud del tarso y la distancia de migración, y finalmente, una relación directa y positiva entre la distancia de migración y la longevidad.

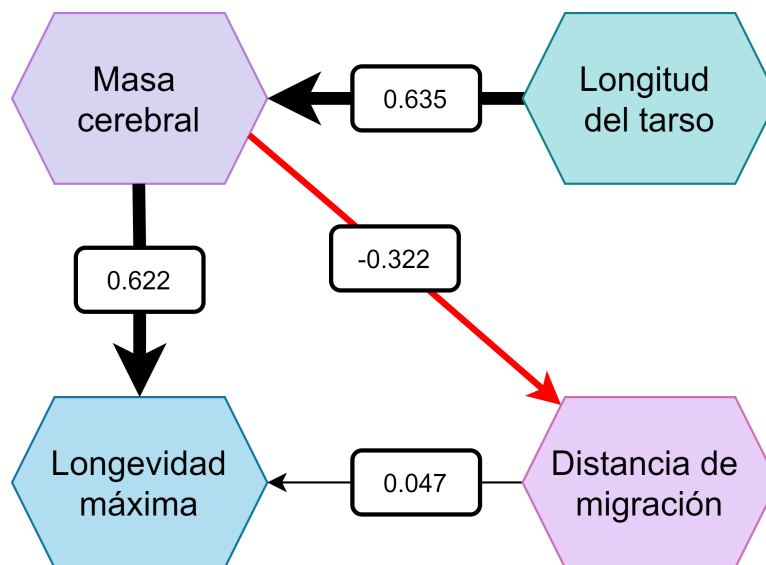


Figura 5. Modelo promedio de los dos modelos más apoyados (MT7 y MT5) y con una diferencia de CICc menor a 2 para el análisis de vías filogenético que incluye la longitud del tarso. El grosor de las flechas refleja la magnitud del coeficiente estandarizado de regresión entre pares de variables. El color de la flecha indica el signo de la relación entre variables, negro para relaciones positivas, y rojo para relaciones negativas.

7. Discusión.

El presente estudio es el primero en analizar simultáneamente la relación entre el tamaño del cerebro, el tamaño corporal, la longevidad y la distancia de migración en un alto número de

especies de aves, contrastando la importancia de diferentes modelos causales que analizan las relaciones directas e indirectas plausibles entre las variables anteriormente mencionadas y considerando la no independencia de los datos debido a las relaciones filogenéticas entre las especies. Los resultados del análisis de vías filogenético en donde se utilizó la masa corporal como estima del tamaño corporal (fijando un enlace causal de 0 entre la masa corporal y la distancia de migración) y del análisis de vías en donde se tomó a la longitud del tarso como estima del tamaño corporal son consistentes entre sí en cuanto a las relaciones inferidas entre las variables de interés y sus coeficientes estandarizados de regresión. Ambos análisis revelan que en las aves existe una relación directa y positiva entre la masa cerebral y la longevidad, una relación directa y negativa entre la masa cerebral y la distancia de migración, y por último, en línea con la hipótesis del presente trabajo, una relación directa y positiva entre la distancia de migración y la longevidad. Lo anterior apoya la hipótesis de la existencia de mecanismos fisiológicos que permiten contrarrestar los efectos negativos del proceso de migración en las aves, dando como resultado la posibilidad de aumentar la longevidad por medio de la reducción de la mortalidad extrínseca causada por la migración. Aunque dichas relaciones entre las variables ya habían sido descritas de forma individual en la literatura (Winkler et al. 2004; Sol et al., 2005b; Moller, 2007; Sol, 2009; Sol et al., 2010; Vincze, 2016; Jiménez-Ortega, 2017; Minias & Podlaszczu, 2017; Jiménez-Ortega et al., 2020), estos trabajos se enfocaban en probar las asociaciones entre pares de rasgos particulares.

Los métodos comparados filogenéticos son herramientas analíticas que permiten analizar relaciones entre rasgos de las distintas especies abarcando una gran cantidad de grupos taxonómicos en un mismo análisis. Comprobar de manera descriptiva la generalidad del patrón que sugiere que las aves presentan mecanismos fisiológicos para contrarrestar los efectos negativos de la migración sobre la longevidad es sumamente difícil, debido a que se debería obtener una muestra lo suficientemente representativa de un grupo o grupo de aves para realizar estudios en vida silvestre, lo cual es extremadamente complicado considerando la gran cantidad de especies y la amplia distribución de las aves. Además, se deberían tener sistemas apropiados que ayuden a cuantificar las variables relacionadas a la fisiología y energética de las aves y sus distancias de migración. De igual manera, al hacer estudios descriptivos en vida silvestre es prácticamente imposible controlar la variación de diferentes factores ecológicos (e.g., variaciones en el clima y en el tiempo, actividad antropogénica, etc.) que podrían tener un efecto significativo en las aves (y animales en general).

Como lo mencionan Sol y colaboradores (2010), aunque el vínculo causal entre las variables de interés se pueda inferir de manera razonable, no significa que los procesos evolutivos que operan en la actualidad sean los mismos que operaban en el pasado, por lo cual, se debe adoptar un enfoque retrospectivo que permita reconstruir el orden y dirección de los eventos que ocurrieron en el pasado, y que como consecuencia, condujeron a los patrones que observamos hoy en día. La ventaja de utilizar un análisis de vías filogenético es que justamente emplea un enfoque retrospectivo que permite separar los efectos directos de los efectos indirectos mediante el contraste de modelos hipotéticos causales alternativos, proveyendo así apoyo estadístico la hipótesis evolutiva que mejor se ajusta a los datos. Sin embargo, aunque se analicen las relaciones entre los rasgos que vemos hoy en día, es importante tomar en cuenta que los procesos evolutivos que operaron en el pasado podrían no ser los mismos que operan actualmente.

7.1 Relación entre la distancia de migración y la longevidad en las aves.

Los resultados indican que existe una relación directa y positiva entre la distancia de migración y la longevidad en las aves, es decir que, a medida que aumenta la distancia de migración, también aumenta la longevidad (Figuras 4 y 5). Lo anterior es consistente con los resultados del trabajo de Moller (2007), el único en haber analizado dicha relación antes del presente estudio, pues este presenta la existencia de una relación positiva entre la distancia de migración y la longevidad máxima. Sin embargo, el trabajo actual realiza aportaciones novedosas que permiten dilucidar con más detalle la relación entre estas últimas dos variables. En contraste con un estudio meramente correlativo, el uso del análisis de vías filogenético y la inclusión de algunas variables que se sabe que influyen en la longevidad, permitió determinar que la relación positiva entre la distancia de migración y la longevidad no es resultado de la asociación entre otras variables (al menos de las incluidas en los modelos), sino que probablemente se trata de una relación directa entre las mismas. Sumado a lo anterior, los análisis realizados en el presente estudio considerando el tamaño del cerebro de las aves como una variable dentro de los modelos evolutivos, pues esta se relaciona de manera positiva con la longevidad y de manera negativa con la distancia de migración, por lo cual, la exclusión de este rasgo en los análisis podría no revelar resultados importantes.

Aunada con los resultados de Moller (2007), la relación positiva entre la distancia de migración y la longevidad apoyada estadísticamente por nuestros datos otorga un mayor

apoyo a la hipótesis que propone que el proceso de migración en las aves podría haber seleccionado la aparición de mecanismos fisiológicos que permitan contrarrestar los daños acumulados en el organismo (y que pueden tener un efecto directo en la longevidad) debido a los elevados gastos energéticos y fisiológicos que este proceso de alta actividad metabólica conlleva. Lo anterior daría paso a que, como causa última, la migración reduzca la mortalidad extrínseca y, por lo tanto, exista un aumento en la longevidad.

Lo anterior es una excepción a la idea general de la teoría del envejecimiento por radicales libres, que menciona que un aumento en el estrés oxidante mediado por la producción de especies reactivas del oxígeno se relaciona con una alta tasa de senescencia causada por daños irreversibles y acumulables en macromoléculas, resultando en una longevidad reducida (Sanz et al., 2006; Munshi-South y Wilkinson, 2010). Sin embargo, en los últimos años teoría del envejecimiento por radicales libres ha sido considerablemente cuestionada debido a la acumulación de evidencia en contra de la idea general de que un aumento en la cantidad de especies reactivas de oxígeno se relaciona con mayores tasas de senescencia, además de que dicha relación parece ser demasiado simplista como para explicar un fenómeno tan complejo como lo es el proceso de envejecimiento en los animales (Speakman y Selman, 2011).

Por lo anterior, se ha propuesto mecanismos protectores podrían haber evolucionado en respuesta a la presión de selección ejercida por el estrés oxidativo (Speakman y Selman, 2011). Más específicamente, se ha observado que a pesar de las altas tasas metabólicas que se relacionan con la actividad del vuelo, las aves viven sustancialmente más tiempo que muchos organismos homeotérmicos no voladores de un tamaño corporal similar, característica que parece estar presente de igual forma en el grupo de los murciélagos (Munshi-South y Wilkinson, 2010; Lagunas-Rangel, 2020). Por lo anterior, también se ha propuesto que las aves han desarrollado mecanismos fisiológicos adaptativos que les permiten realizar un ejercicio de resistencia tan impresionante como lo es el vuelo de largas distancias, haciendo énfasis en la migración (Furness y Speakman, 2008; Moller, 2008; Munshi-South y Wilkinson, 2010; Jenni-Eiermann et al., 2014).

A pesar de que se ha sugerido en varias ocasiones la existencia de dichos mecanismos fisiológicos que permitirían hacer frente a los daños causados por los costos fisiológicos y energéticos que conlleva la migración en aves, estos no se han estudiado lo suficiente en un laboratorio ni descrito de manera detallada en algún estudio. Con el fin de contribuir a la

identificación de los mecanismos fisiológicos que podrían intervenir en la relación positiva entre distancia de migración y longevidad, a continuación, describo tres propuestas de estos posibles mecanismos a nivel conceptual, las cuales han recibido un buen apoyo y que podrían ser no necesariamente excluyentes entre sí, pues podrían llegar a actuar de manera simultánea.

El primer posible mecanismo consiste en la denominada “hormesis”, fenómeno en el que las respuestas adaptativas a dosis bajas de ciertos agentes estresantes, que de otro modo serían dañinas, mejoran la capacidad funcional de las células y los organismos (Vaiserman, 2011). Sin embargo, la palabra hormesis tiene dos usos diferentes, aunque ambos podrían ser explicaciones plausibles para los posibles mecanismos fisiológicos en cuestión. El primero se refiere a una relación bifásica entre la dosis y las respuestas, debido a que con dosis bajas de un cierto estresor se pueden presentar respuestas beneficiosas, mientras que, con dosis altas se pueden presentar respuestas perjudiciales (Costantini et al., 2010). El segundo uso, más específicamente denominado “hormesis condicionante”, menciona que la exposición de un organismo a niveles bajos de un estresor o estresores en algún momento de su vida (principalmente en las etapas tempranas) podría resultar beneficioso para ocasiones posteriores, pues dicho organismo tendría mayor capacidad de hacer frente a dosis altas del factor estresante en fases más avanzadas de su vida (Costantini et al., 2010).

La hormesis podría jugar un papel importante en la fisiología de las aves para lidiar con las posibles complicaciones resultantes de la actividad migratoria, y favorecer una mayor longevidad, pues es probable que a ciertos niveles de estrés oxidante causados por una alta actividad física se presenten respuestas beneficiosas, tal como se ha sugerido anteriormente (Costantini et al., 2010; Costantini, 2014). Costantini y colaboradores (2008) realizaron un experimento con palomas mensajeras (*Columba livia*) en donde se demostró una relación hormética relacionada con la actividad del vuelo, pues se observó que el daño oxidante (medido como niveles de hidroperóxidos en suero sanguíneo) disminuyó en las palomas que volaron distancias cortas mientras que aumentó en las palomas que volaron distancias largas y se mantuvo constante en el control de aves que no volaron. Aunque existe una carencia de estudios que analicen el proceso de la hormesis en las aves, en su libro, Costantini (2014) menciona una gran cantidad de trabajos que describen la presencia de fenómenos horméticos en varios organismos en donde los niveles de estrés oxidante causados por la liberación de radicales libres se reducen como consecuencia del ejercicio regular y moderado. Si la

hormesis realmente juega un papel importante en cómo las aves hacen frente a los efectos negativos ocasionados por la migración, se podría suponer que las aves migratorias lidian de una mejor manera con dichos problemas que las aves que son completamente residentes, pues las primeras han experimentado un mayor número de veces y con mayor intensidad dicha actividad.

A pesar de que actualmente no se conocen con exactitud las bases para el funcionamiento de la hormesis, se ha sugerido que dicho fenómeno actúa muy probablemente a través de efectos epigenéticos, mecanismos moleculares que presentan un vínculo entre los factores ambientales con el genoma de un organismo y las consecuencias en su estado de salud a lo largo de su vida (Costantini et al., 2010; Vaiserman 2010; 2011). Sumado a esto, Costantini y colaboradores (2010) han propuesto que la hormesis podría explicar respuestas no solamente individuales, sino también respuestas a nivel de población, y por lo tanto, la hormesis podría aumentar el potencial de la plasticidad fenotípica en las poblaciones animales, otorgándoles mayor flexibilidad para hacer frente a las perturbaciones ambientales. La hormesis podría proporcionar un mecanismo fisiológico importante para explicar la relación positiva y directa entre la distancia de migración y la longevidad en las aves, no obstante, hacen falta más estudios que implementen los experimentos adecuados para corroborar esta idea.

El segundo mecanismo que podría actuar en la fisiología de las aves para favorecer una mayor longevidad a pesar de los altos costos energéticos causados por la migración corresponde al desacoplamiento mitocondrial, proceso que ocurre cuando en la respiración celular por medio de la fosforilación oxidativa se presenta una fuga de protones controlada que provoca una disipación del gradiente electroquímico a través de la membrana de la mitocondria, y por lo tanto, una reducción en los niveles de síntesis de ATP acompañada de una menor liberación de especies reactivas del oxígeno (Brand, 2000; Andrews et al., 2005; Furness y Speakman, 2008). Dicho suceso ocurre tanto en condiciones in vitro como in vivo y suele llevarse a expensas de una alta inversión energética, por lo cual, se cree que su implementación, debido a sus altos costos, muy posiblemente debería generar un alto beneficio en el funcionamiento de los animales (Brand, 2000; Andrews et al., 2005; Furness y Speakman, 2008). La termogénesis fue estudiada como una de las posibles funciones del desacoplamiento mitocondrial debido a la gran cantidad de energía en forma de calor disipada que ocurre como consecuencia de la fuga de protones, no obstante, ya que este proceso ocurre

tanto en animales ectotérmicos como endotérmicos, se cree que esta podría no ser la única función (Brand, 2000; Furness y Speakman, 2008).

Se ha observado que el desacoplamiento mitocondrial se acompaña de una disminución en la cantidad de especies reactivas del oxígeno producidas en el proceso de respiración, por lo cual, se ha sugerido que dicho mecanismo podría proporcionar una explicación para el vínculo positivo entre las altas tasas metabólicas y la longevidad en algunos animales (Furness y Speakman, 2008; Speakman y Selman, 2011, Stier et al., 2014). En resumen, dicho proceso puede explicar que al mantener altos niveles de respiración mitocondrial cuando se produce poco ATP es posible reducir la producción de especies reactivas del oxígeno mientras el metabolismo está elevado (Stier et al., 2014). Las aves y los murciélagos podrían ser un claro ejemplo de lo anterior, ya que debido a sus altas tasas metabólicas se esperaría que estos organismos presentaran altos niveles de estrés oxidativo, y por lo tanto, una menor longevidad, aunque dichos grupos tienden a vivir más tiempo que los animales homeotérmicos no voladores de un tamaño corporal similar (Munshi-South y Wilkinson, 2010).

Jenni-Eiermann y colaboradores (2014) mencionan que, debido a las altas tasas metabólicas originadas por volar largas distancias, las aves migratorias podrían mostrar adaptaciones para establecer límites a la producción de especies reactivas del oxígeno y aumentar la capacidad antioxidante. Más específicamente, Furness y Speakman (2008) propusieron que el desacoplamiento mitocondrial podría explicar la relación positiva entre el metabolismo y la longevidad en las aves. Esto podría explicar la relación positiva y directa entre la distancia de migración y la longevidad observada en los resultados de esta tesis, pues este mecanismo permitiría disminuir la producción de las especies reactivas del oxígeno, causadas por la alta actividad del vuelo, y por lo tanto, disminuir los daños causados por un posible estrés oxidativo.

Se sabe que la fuga de protones que ocurre en el desacoplamiento mitocondrial es llevada a cabo por proteínas denominadas UCP (Andrews et al., 2005; Brand y Esteves, 2005), de las cuales se han encontrado homólogos en algunos grupos de aves e inclusive, se ha visto que la expresión de la UCP de *Gallus gallus* protege a las mitocondrias de la levadura contra los daños causados por las especies reactivas de oxígeno (Raimbault et al., 2001; Vianna et al., 2001; Talbot et al., 2004; Criscuolo et al., 2005). Sumado a lo anterior, Stier y colaboradores

(2014) observaron que las aves paseriformes que fueron tratadas con un desacoplador de las mitocondrias mostraron niveles reducidos de estrés oxidativo inducido por el frío en comparación con las aves paseriformes no tratadas, por lo cual, se propuso que el desacoplamiento mitocondrial podría funcionar como un mecanismo que permite a los animales mantener una homeostasis oxidativa. Sin embargo, de la misma forma que sucede con la hormesis, se necesita llevar a cabo estudios más específicos para corroborar la idea de que dicho proceso juega un papel importante en el vínculo directo entre la distancia de migración y la longevidad en las aves.

El tercer y último mecanismo fisiológico que podría explicar la relación directa y positiva entre la distancia de migración y la longevidad en las aves corresponde a la ingesta directa de antioxidantes, pues estas sustancias podrían reducir el daño generado por el estrés oxidativo producto los períodos largos del vuelo en la migración. El hecho de que el consumo de antioxidantes juegue un papel importante para contrarrestar los efectos negativos del estrés oxidativo parece plausible debido a que el forrajeo en las aves es un comportamiento extremadamente selectivo, por lo cual, la ingesta de ciertos alimentos podría estar acompañada de algunos beneficios para el funcionamiento del organismo, además de que los alimentos suelen ser la fuente de varias sustancias químicas con propiedades antioxidantes (Costantini, 2014). A pesar de que esta idea no se ha estudiado lo suficiente, Alan y colaboradores (2013) observaron que las aves ingieren diferentes tipos de antioxidantes en función de las frutas que seleccionan, siendo los tocoferoles los antioxidantes que podrían ser los más importantes al momento de mitigar el daño oxidativo en las aves durante la migración. Consistentes con estos resultados, Bolser y colaboradores (2013) sugirieron que las aves seleccionan frutas con alto contenido de polifenoles y antocianinas durante la migración para protegerse contra los efectos dañinos del estrés oxidativo causado por los vuelos de largas distancias. En los sitios de escala del proceso de migración, las aves podrían seleccionar alimentos que contengan sustancias químicas que les permiten potenciar sus defensas antioxidantes, y por lo tanto, prepararse para el próximo vuelo, por lo cual, las condiciones ambientales de estos sitios podrían jugar un papel importante en los desafíos que impone el estrés oxidativo en las aves migratorias (Costantini, 2014).

Como se mencionó anteriormente, y a favor de la hipótesis de la presente tesis, los posibles mecanismos fisiológicos que contrarresten los efectos negativos causados por los altos costos energéticos que la migración impone podrían frenar la disminución en la longevidad debido

al daño oxidante, siendo la reducción de la mortalidad extrínseca, por parte de la migración, la causa última de un aumento en la longevidad. Sin embargo, aunque no de manera excluyente, otros factores relacionados con aspectos de historia de vida podrían ser los responsables de observar una mayor longevidad en aves migratorias comparadas con las residentes. Por ejemplo, las aves migratorias, al necesitar grandes recursos energéticos y una condición física adecuada para emprender largas distancias de vuelo, podrían haber sido sometidas a una presión selectiva que habría generado una prolongación de los períodos de crecimiento y edades de la primera reproducción tardías, resultando de manera colateral en una mayor longevidad. No obstante, existe una carencia de estudios que analicen la relación entre la distancia de migración y períodos de crecimiento o edades a la primera reproducción, por lo que este sería un tema de bastante interés para desarrollar en un futuro.

7.2 Efecto del tamaño cerebral en otras variables.

Los análisis de vías filogenéticas permitieron revelar la existencia de relaciones directas entre el tamaño del cerebro de las aves y otras variables en un mismo modelo hipotético causal. Los resultados mostraron que la longevidad no se relaciona únicamente con la distancia de migración, sino que, en línea con estudios anteriores (Sol, 2009; Jiménez-Ortega, 2017; Minias & Podlaszczu, 2017, Jiménez-Ortega et al., 2020), existe una relación directa y positiva entre el tamaño del cerebro y la longevidad en las aves, teniendo incluso un coeficiente de regresión estandarizado más elevado que indica que la variable con una mayor influencia sobre la longevidad es el tamaño cerebral (Ver figura 4 y 5). Dicha relación otorga un mayor soporte a la hipótesis del búfer cognitivo, que ya se ha puesto a prueba anteriormente en aves y que menciona que una de las funciones adaptativas de poseer un cerebro de tamaño grande, dado un tamaño corporal, es facilitar la construcción de patrones de comportamiento a través de procesos cognitivos como la innovación o el aprendizaje para lidiar con las variaciones ambientales que se presenten a lo largo de la vida de un animal, reduciendo así la mortalidad extrínseca y aumentando las tasas de supervivencia y por lo tanto la longevidad (Allman et al., 1993; Sol et al., 2007; Sol, 2009). Existen varias hipótesis que podrían explicar de manera simultánea la relación positiva entre la longevidad y el tamaño del cerebro en los animales, pero, la que ha recibido un apoyo más sólido, incluso en las aves, es la hipótesis del búfer cognitivo (Sol, 2009; Minias y Podlaszczuk, 2017). Sin embargo, hay que considerar que la senescencia en los animales es un fenómeno complejo que muy probablemente se relaciona con muchas otras variables a pesar de que se tenga en

cuenta el tamaño del cerebro, como se demostró en este estudio y en el de Jiménez-Ortega y colaboradores (2020) al observar que el tamaño cerebral en las aves ejerce un efecto indirecto en la longevidad a través de diferentes rasgos de historia de vida. Sumado a esto, como lo menciona Sol (2009), el que un cerebro grande se asocie con una mayor longevidad no necesariamente se puede deber a un aumento en la supervivencia, pues, a pesar de que no se ha estudiado con detalle, la hipótesis del regulador fisiológico sugiere que los cerebros grandes otorgan una regulación fisiológica y hormonal más precisa en los organismos que podrían derivar en periodos de vida más largos.

Por otro lado, los resultados demuestran una relación directa y negativa entre el tamaño del cerebro y la distancia de migración en las aves, consistente con estudios previos (Winkler et al. 2004; Sol et al., 2005b, Sol et al., 2010; Vincze, 2016). Se han propuesto dos diferentes hipótesis para explicar el hecho de que las aves que poseen cerebros más grandes dado un tamaño corporal migran distancias más cortas. La hipótesis de la disyuntiva energética sugiere que tanto la migración como el desarrollo y mantenimiento de un cerebro de tamaño grande son procesos demasiado costosos energéticamente, por lo cual, existe un conflicto entre estas dos demandas que favorece un proceso de selección direccional (Winkler et al., 2004; Vincze, 2016). La segunda hipótesis, conocida como la hipótesis de la flexibilidad conductual, menciona que las aves residentes han desarrollado un tamaño cerebral grande porque esto les permite hacer frente a las fluctuaciones y cambios bruscos en el ambiente, a diferencia de las aves migratorias, cuya estrategia sería migrar a ambientes benignos cuando se requiera (Winkler et al., 2004; Sol et al., 2005b; Vincze, 2016).

El presente estudio no tuvo como objetivo contrastar las hipótesis anteriores, no obstante, Vincze (2016) concluyó que tanto la hipótesis de la disyuntiva energética como la hipótesis de la flexibilidad conductual podrían controlar de manera simultánea la evolución en los tamaños del cerebro de las aves actuando en ambos extremos separados del espectro migratorio, es decir, que en las aves residentes son las necesidades cognitivas las que regulan la evolución del tamaño cerebral mientras que en las aves migratorias son las limitaciones energéticas. Es importante mencionar que hay una gran cantidad de factores ambientales que podrían tener un efecto en el tamaño cerebral y el comportamiento migratorio en las aves que no son considerados debido a cuestiones metodológicas, por lo cual, no debería ser sorprendente el limitado poder explicativo de la asociación entre las variables.

7.3 Limitaciones del estudio.

El análisis de vías filogenético es una herramienta que ha sido popularizada dentro del campo de la biología evolutiva en los últimos años gracias al poder analítico que tiene. Sin embargo, hay que considerar que este método no elimina las limitaciones para inferir causalidad que se presentan en los análisis comparados. El análisis de vías filogenético, en lugar de generar nuevas hipótesis, más bien infiere causalidad con un enfoque basado en el contraste de hipótesis, por lo cual, los modelos hipotéticos de las relaciones entre las variables se deben presentar de manera previa y cuidadosa, de manera que estos sean biológicamente significativos y respaldados por un marco teórico sólido (von Hardenberg y Gonzalez-Voyer, 2013). Sumado a esto, la gran variedad de factores ambientales que pueden actuar sobre el tamaño corporal, el tamaño cerebral, la longevidad y la distancia de migración en las aves hace que el poder explicativo de los análisis comparados filogenéticos sea hasta cierto punto limitado. Sin embargo, contestar preguntas dentro de un contexto macroevolutivo con un enfoque experimental es prácticamente imposible de llevar a cabo. Los métodos filogenéticos también se encuentran limitados por los diferentes errores de medición que pueden llevar consigo los datos de las variables, ocasionando una estimación errónea de los parámetros estadísticos de los análisis. Por ejemplo, la distancia de migración de las aves muy probablemente sea una variable difícil de medir tomando en consideración las grandes diferencias de estrategias implicadas entre especies, poblaciones e individuos.

Una de las principales limitaciones del estudio, y en general del uso de los métodos comparados filogenéticos, es la cantidad de especies que se integran en los análisis, pues resulta difícil obtener datos de todos los taxones de un grupo específico. Mientras más grande y representativa sea una muestra es más plausible sugerir que las relaciones entre las variables que se observan en los resultados sean un patrón general dentro de un grupo taxonómico, pues los procesos evolutivos pueden ser diferentes entre órdenes o familias. En el presente estudio, en ambas bases de datos la familia Anatidae es el grupo con el mayor número de especies, por lo cual, es posible que los representantes de esta familia jueguen un papel importante en los resultados obtenidos a partir de los dos análisis de vías filogenéticos realizados.

Las aves poseen una amplia diversidad de patrones de historia de vida, de longevidad y variación en el metabolismo energético (Furness y Speakman, 2008). Los mecanismos

fisiológicos favorecidos en aves por incrementar la longevidad al hacer frente a las exigencias del proceso de migración pueden diferir entre grupos. Específicamente hablando de aquellos mecanismos que permiten lidiar con el daño causado por el estrés oxidativo, los animales presentan una gran variación en los patrones de actividad, por lo cual, es difícil generalizar los resultados de una especie a otra debido a que la evolución pudo haber favorecido diferentes estrategias de afrontamiento (Costantini, 2019). Es importante tomar en cuenta que las poblaciones de aves difieren en su exposición histórica a diferentes fuentes de mortalidad, pues no todas poseen la misma fisiología o los mismos depredadores (Williams et al., 2006).

Otra limitación del presente estudio es la falta de integración de diversos aspectos de historia de vida en los análisis, principalmente debido a la dificultad que representa obtener datos para todas las especies. De acuerdo con la teoría y la evidencia empírica, los animales no pueden maximizar de manera simultánea los diferentes rasgos de historia de vida, por lo cual, estos deben compensarse entre sí por medio de un cambio en la asignación de energía (Speakman y Selman, 2011; Lemaître et al., 2015). Para desenredar las relaciones evolutivas entre la masa corporal, la masa cerebral, la distancia de migración y la longevidad de las especies de aves podría ser útil la integración de otras variables que representen rasgos de historia de vida importantes, como aquellos que tienen que ver con la reproducción, pues se ha visto que la longevidad es un proceso que debe interpretarse dentro del contexto de la evolución de la historia de vida (Lemaître et al., 2015). Sin embargo, Jiménez-Ortega y colaboradores (2020) ya han demostrado que existe una relación directa y positiva entre el tamaño del cerebro y la longevidad en las aves, aun considerando aspectos de historia de vida (como la masa del huevo, el tamaño de puesta, el periodo de incubación y la edad al emplumado) y los efectos alométricos. Se sabe que los animales que desarrollan cerebros más grandes de lo esperado, dado un tamaño corporal, deben cumplir dicho presupuesto energético por medio de compensaciones de asignación de energía a otras funciones de mantenimiento o reproducción (Isler y van Schaik, 2009; Barton y Capellini, 2011; Gonzalez-Voyer et al., 2016; Sol et al., 2016; Jiménez-Ortega et al., 2020).

Si las aves realmente han desarrollado un mecanismo fisiológico para hacer frente a los efectos negativos de la migración, y por lo tanto, permitir aumentar la longevidad, este debería estar siendo afectado por las restricciones y compensaciones energéticas que supone la teoría de la historia de vida. El incremento de la energía asignada para dichos mecanismos fisiológicos podría verse reflejado en el decremento en la asignación de energía para otros

aspectos. Parte de la disyuntiva energética que existe entre el desarrollo de un cerebro grande y la migración de largas distancias podría deberse también en parte a lo costosos que podrían ser los mecanismos fisiológicos antes mencionados. Esta idea no es difícil de pensar cuando se toma en cuenta que procesos como el desacoplamiento mitocondrial conlleva una gran pérdida de energía debido a la disipación de esta en forma de calor (Brand, 2000; Furness y Speakman, 2008). Se ha observado que las variaciones en el daño oxidativo y en las defensas antioxidantes pueden afectar varios rasgos de historia de vida (revisado en Speakman y Selman, 2011).

Finalmente, los aspectos reproductivos también podrían jugar un papel importante en la evolución de las relaciones entre las variables analizadas en este estudio. Si una gran parte de los recursos energéticos son desviados a la reproducción los procesos de mantenimiento de un organismo, como los mecanismos horméticos o el desacoplamiento mitocondrial, podrían verse afectados. El número de especies reactivas del oxígeno que se producen podría aumentar considerablemente en los individuos que asignan una cantidad sustancial de energía para la reproducción o el crecimiento durante la vida temprana (Lemaître et al., 2015). Inclusive se ha visto que las especies de aves migratorias asignan más energía a la reproducción que las especies no migrantes, ya que la migración permite la reproducción en entornos estacionales con una cantidad abundante de recursos (Lemaître et al., 2015), resaltando así la importancia de las condiciones ambientales en las asignaciones de energía por parte de los organismos.

Todas las limitaciones mencionadas anteriormente se pueden sobrellevar con el aumento de información disponible con el que se pueda contar en algún futuro y con la complementación de estudios que utilicen tanto métodos descriptivos como experimentales. Sin embargo, los resultados en el presente trabajo se encuentran respaldados por una buena cantidad de información y el uso de herramientas analíticas robustas como lo son los métodos comparados filogenéticos, que han sido mejorados con el paso del tiempo para analizar de mejor manera los rasgos evolutivos de las especies dentro de un contexto biológico.

8. Conclusiones.

Los resultados del presente estudio revelan por primera vez la existencia de una relación positiva y directa entre la distancia de migración y la longevidad en las aves considerando la

influencia del tamaño cerebral y el tamaño corporal, así como las relaciones de parentesco entre las especies por medio de la inclusión de una filogenia. Dichos resultados son consistentes con la hipótesis propuesta en el presente trabajo, la cual, propone la idea de que la migración en las aves podría haber seleccionado la aparición de ciertos mecanismos fisiológicos que permitan mitigar los efectos negativos acumulados en los organismos debido a los grandes gastos energéticos y fisiológicos que esta actividad implica, y, como causa última, favorecer una mayor longevidad debido a la reducción en la mortalidad extrínseca derivada de los procesos migratorios. Lo anterior podría ser más apoyado en futuros estudios con la complementación de métodos comparados, descriptivos y experimentales. A su vez, la inclusión de información que actualmente no se encuentra disponible debido a problemas metodológicos podría ayudar a profundizar en el tema de investigación, pues la cantidad de datos disponibles se encuentra limitada para cierto número de especies. Consistente con estudios previos, los resultados arrojaron una relación directa y negativa entre la masa cerebral y la distancia de migración (Winkler et al. 2004; Sol et al., 2005b, Sol et al., 2010; Vincze, 2016). De igual manera, se observó una relación directa y positiva entre la masa cerebral y la longevidad, reforzando la hipótesis del búfer cognitivo en aves Sol, 2009; Jiménez-Ortega, 2017; Minias & Podlaszczu, 2017, Jiménez-Ortega et al., 2020). Un aumento en el número de datos y la inclusión de otras variables informativas de las que se carece actualmente podrían ser útiles para profundizar en los temas abordados en el presente estudio, así como para contestar más preguntas de investigación que pudieran generarse a partir de este estudio.

9. Referencias.

- Alan, R. R., McWilliams, S. R., & McGraw, K. J. (2013). The importance of antioxidants for avian fruit selection during autumn migration. *The Wilson Journal of Ornithology*, 125(3), 513-525.
- Allman, J., McLaughlin, T., & Hakeem, A. (1993). Brain weight and life-span in primate species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(1), 118-122.
- Anderson, D., & Burnham, K. (2004). *Model selection and multi-model inference*. Second. NY: Springer-Verlag, 63(2020), 10.
- Andrews, Z. B., Diano, S., & Horvath, T. L. (2005). Mitochondrial uncoupling proteins in the CNS: in support of function and survival. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(11), 829-840.

- Barrickman, N. L., Bastian, M. L., Isler, K., & van Schaik, C. P. (2008). Life history costs and benefits of encephalization: a comparative test using data from long-term studies of primates in the wild. *Journal of human evolution*, 54(5), 568-590.
- Barton, R. A., & Capellini, I. (2011). Maternal investment, life histories, and the costs of brain growth in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(15), 6169-6174.
- Benson-Amram, S., Dantzer, B., Stricker, G., Swanson, E. M., & Holekamp, K. E. (2016). Brain size predicts problem-solving ability in mammalian carnivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(9), 2532-2537.
- BirdLife International and NatureServe. 2014. Bird species distribution maps of the world. BirdLife International, Cambridge, U.K.
- Bolser, J. A., Alan, R. R., Smith, A. D., Li, L., Seeram, N. P., & McWilliams, S. R. (2013). Birds select fruits with more anthocyanins and phenolic compounds during autumn migration. *The Wilson Journal of Ornithology*, 125(1), 97-108.
- Brand, M. D., & Esteves, T. C. (2005). Physiological functions of the mitochondrial uncoupling proteins UCP2 and UCP3. *Cell metabolism*, 2(2), 85-93.
- Brand, M. D. (2000). Uncoupling to survive? The role of mitochondrial inefficiency in ageing. *Experimental gerontology*, 35(6-7), 811-820.
- Burnham KP., & Anderson DR. (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- Costantini, D., Dell'Ariceia, G., & Lipp, H. P. (2008). Long flights and age affect oxidative status of homing pigeons (*Columba livia*). *Journal of Experimental Biology*, 211(3), 377-381.
- Costantini, D., Metcalfe, N. B., & Monaghan, P. (2010). Ecological processes in a hormetic framework. *Ecology Letters*, 13(11), 1435-1447.
- Costantini, D. (2014). Oxidative stress and hormesis in evolutionary ecology and physiology. A marriage between mechanistic and evolutionary approaches, 362.
- Costantini, D. (2019). Understanding diversity in oxidative status and oxidative stress: the opportunities and challenges ahead. *Journal of Experimental Biology*, 222(13), jeb194688.
- Criscuolo, F., Gonzalez-Barroso, M. D. M., Maho, Y. L., Ricquier, D., & Bouillaud, F. (2005). Avian uncoupling protein expressed in yeast mitochondria prevents endogenous free radical damage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1565), 803-810.

- Del Hoyo, J., Del Hoyo, J., Elliott, A., & Sargatal, J. (1992). Handbook of the birds of the world (Vol. 1, No. 8). Barcelona: Lynx edicions.
- Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U., & Székely, T. (Eds.). (2007). Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H., & Pagel, M. (2015). Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist*.
- Freckleton, R. P. (2011). Dealing with collinearity in behavioural and ecological data: model averaging and the problems of measurement error. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 91-101.
- Furness, L. J., & Speakman, J. R. (2008). Energetics and longevity in birds. *Age*, 30(2-3), 75.
- Garamszegi, L. Z. (Ed.). (2014). Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice. Springer.
- Gonzalez-Lagos, C., Sol, D., & Reader, S. M. (2010). Large-brained mammals live longer. *Journal of evolutionary biology*, 23(5), 1064-1074.
- Gonzalez-Voyer, A., Gonzalez-Suárez, M., Vilà, C., & Revilla, E. (2016). Larger brain size indirectly increases vulnerability to extinction in mammals. *Evolution*, 70(6), 1364-1375.
- Gonzalez-Voyer, A., & Von Hardenberg, A. (2014). An introduction to phylogenetic path analysis. In *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology* (pp. 201-229). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Hackett, S. J., R. T. Kimball, S. Reddy, R. C. K. Bowie, E. L. Braun, M. J. Braun, J. L. Chojnowski, W. A. Cox, K. L. Han, J. Harshman, et al. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320:1763–1768.
- Hardenberg, A. V., & Gonzalez-Voyer, A. (2013). Disentangling evolutionary cause-effect relationships with phylogenetic confirmatory path analysis. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 67(2), 378-387.
- Isler, K., & van Schaik, C. (2006). Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *Journal of Human Evolution*, 51(3), 228-243.
- Isler, K., & van Schaik, C. P. (2009). The expensive brain: a framework for explaining evolutionary changes in brain size. *Journal of Human Evolution*, 57(4), 392-400.

- Iwaniuk, A. N., & Nelson, J. E. (2002). Can endocranial volume be used as an estimate of brain size in birds? *Canadian Journal of Zoology*, 80(1), 16-23.
- Iwaniuk, A. N., & Nelson, J. E. (2003). Developmental differences are correlated with relative brain size in birds: a comparative analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 81(12), 1913-1928.
- Jenni-Eiermann, S., Jenni, L., Smith, S., & Costantini, D. (2014). Oxidative stress in endurance flight: an unconsidered factor in bird migration. *Plos one*, 9(5), e97650.
- Jetz, W., G. Thomas, J. Joy, K. Hartmann, and A. Mooers. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491:444–448.
- Jiménez-Ortega, D., Kolm, N., Immler, S., Maklakov, A. A., & Gonzalez-Voyer, A. (2020). Long life evolves in large-brained bird lineages. *Evolution*.
- Jiménez-Ortega, D., (2017). Evolución del tamaño cerebral y su relación con historia de vida y longevidad en aves: Una aproximación macroevolutiva. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Kirkwood, T. B., & Kowald, A. (2012). The free-radical theory of ageing—older, wiser and still alive: modelling positional effects of the primary targets of ROS reveals new support. *Bioessays*, 34(8), 692-700.
- Kölliker, M., Heeb, P., Werner, I., Mateman, A. C., Lessells, C. M., & Richner, H. (1999). Offspring sex ratio is related to male body size in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology*, 10(1), 68-72.
- Lagunas-Rangel, F. A. (2020). Why do bats live so long?—Possible molecular mechanisms. *Biogerontology*, 21(1), 1-11.
- Lefebvre, L., Reader, S. M., & Sol, D. (2004). Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, behavior and evolution*, 63(4), 233-246.
- Lemaître, J. F., Berger, V., Bonenfant, C., Douhard, M., Gamelon, M., Plard, F., & Gaillard, J. M. (2015). Early-late life trade-offs and the evolution of ageing in the wild. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1806), 20150209.
- Maklakov, A. A., Immler, S., Gonzalez-Voyer, A., Rönn, J., & Kolm, N. (2011). Brains and the city: big-brained passerine birds succeed in urban environments. *Biology letters*, 7(5), 730-732.
- Martin, T. E. (2002). A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1488), 309-316.

- Minias, P., & Podlaszczuk, P. (2017). Longevity is associated with relative brain size in birds. *Ecology and evolution*, 7(10), 3558-3566.
- Mink, J. W., Blumenschine, R. J., & Adams, D. B. (1981). Ratio of central nervous system to body metabolism in vertebrates: its constancy and functional basis. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 241(3), R203-R212.
- Moller, A. P. (2007). Senescence in relation to latitude and migration in birds. *Journal of evolutionary biology*, 20(2), 750-757.
- Moller, A. P. (2008). Relative longevity and field metabolic rate in birds. *Journal of evolutionary biology*, 21(5), 1379-1386.
- Munshi-South, J., & Wilkinson, G. S. (2010). Bats and birds: exceptional longevity despite high metabolic rates. *Ageing research reviews*, 9(1), 12-19.
- Nealen, P. M., & Ricklefs, R. E. (2001). Early diversification of the avian brain: body relationship. *Journal of Zoology*, 253(3), 391-404.
- Northcutt, R. G. (2002). Understanding vertebrate brain evolution. *Integrative and comparative biology*, 42(4), 743-756.
- Overington, S. E., Morand-Ferron, J., Boogert, N. J., & Lefebvre, L. (2009). Technical innovations drive the relationship between innovativeness and residual brain size in birds. *Animal Behaviour*, 78(4), 1001-1010.
- Paradis E, Schliep K (2019). "ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R." *Bioinformatics*, **35**, 526-528.
- Raimbault, S., Dridi, S., Denjean, F., Lachuer, J., Couplan, E., Bouillaud, F., & Ricquier, D. (2001). An uncoupling protein homologue putatively involved in facultative muscle thermogenesis in birds. *Biochemical Journal*, 353(3), 441-444.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rogell, B., Dowling, D. K., & Husby, A. (2020). Controlling for body size leads to inferential biases in the biological sciences. *Evolution letters*, 4(1), 73-82.
- Sanz, A., Pamplona, R., & Barja, G. (2006). Is the mitochondrial free radical theory of aging intact?. *Antioxidants & redox signaling*, 8(3-4), 582-599.
- Schliep K.P. (2011). phangorn: phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics*, 27(4), 592-593

- Senar, J. C., & Pascual, J. (1997). Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea-Wageningen*, 85, 269-274.
- Skrip, M. M., Bauchinger, U., Goymann, W., Fusani, L., Cardinale, M., Alan, R. R., & McWilliams, S. R. (2015). Migrating songbirds on stopover prepare for, and recover from, oxidative challenges posed by long-distance flight. *Ecology and Evolution*, 5(15), 3198-3209.
- a.Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P., & Lefebvre, L. (2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(15), 5460-5465.
- Sol, D., Garcia, N., Iwaniuk, A., Davis, K., Meade, A., Boyle, W. A., & Szekely, T. (2010). Evolutionary divergence in brain size between migratory and resident birds. *PLoS One*, 5(3).
- b. Sol, D., Lefebvre, L., & Rodríguez-Teijeiro, J. D. (2005). Brain size, innovative propensity and migratory behaviour in temperate Palaearctic birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1571), 1433-1441.
- Sol, D., Sayol, F., Ducatez, S., & Lefebvre, L. (2016). The life-history basis of behavioural innovations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1690), 20150187.
- Sol, D., Székely, T., Liker, A., & Lefebvre, L. (2007). Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1611), 763-769.
- Sol, D., Timmermans, S., & Lefebvre, L. (2002). Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal behaviour*, 63(3), 495-502.
- Sol, D. (2009). Revisiting the cognitive buffer hypothesis for the evolution of large brains. *Biology letters*, 5(1), 130-133.
- Speakman, J. R., & Selman, C. (2011). The free-radical damage theory: Accumulating evidence against a simple link of oxidative stress to ageing and lifespan. *BioEssays*, 33(4), 255–259. doi:10.1002/bies.201000132.
- Stearns, S. C. (2000). Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87(11), 476-486.
- Stier, A., Massemin, S., & Criscuolo, F. (2014). Chronic mitochondrial uncoupling treatment prevents acute cold-induced oxidative stress in birds. *Journal of Comparative Physiology B*, 184(8), 1021-1029.

- Szarski, H. (1980). A functional and evolutionary interpretation of brain size in vertebrates. In *Evolutionary Biology* (pp. 149-174). Springer, Boston, MA.
- Tacutu, R., Thornton, D., Johnson, E., Budovsky, A., Barardo, D., Craig, T., Diana, E., Lehmann, G., Toren, D., Wang, J., Fraifeld, V. E., de Magalhaes, J. P. (2018). "Human Ageing Genomic Resources: new and updated databases." *Nucleic Acids Research* 46(D1):D1083-D1090.
- Talbot, D. A., Duchamp, C., Rey, B., Hanuise, N., Rouanet, J. L., Sibille, B., & Brand, M. D. (2004). Uncoupling protein and ATP/ADP carrier increase mitochondrial proton conductance after cold adaptation of king penguins. *The Journal of physiology*, 558(1), 123-135.
- Vaiserman, A. M. (2010). Hormesis, adaptive epigenetic reorganization, and implications for human health and longevity. *Dose-Response*, 8(1), dose-response.
- Vaiserman, A. M. (2011). Hormesis and epigenetics: is there a link?. *Ageing research reviews*, 10(4), 413-421.
- van der Bijl W (2018). "phylopath: Easy phylogenetic path analysis in R." *PeerJ*, 6, e4718. doi: [10.7717/peerj.4718](https://doi.org/10.7717/peerj.4718), R package version 1.1.2.
- Van Dongen, P. A. M. (1998). Brain size in vertebrates. In *The central nervous system of vertebrates* (pp. 2099-2134). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Van Rossum, G., & Drake Jr, F. L. (1995). *Python reference manual*. Centrum voor Wiskunde en Informatica Amsterdam.
- Vianna, C. R., Hagen, T., ZHANG, C. Y., Bachman, E., Boss, O., Gereben, B., ... & Bianco, A. C. (2001). Cloning and functional characterization of an uncoupling protein homolog in hummingbirds. *Physiological Genomics*, 5(3), 137-145.
- Vincze, O., Vágási, C. I., Pap, P. L., Osváth, G., & Møller, A. P. (2015). Brain regions associated with visual cues are important for bird migration. *Biology letters*, 11(11), 20150678.
- Vincze, O. (2016). Light enough to travel or wise enough to stay? Brain size evolution and migratory behavior in birds. *Evolution*, 70(9), 2123-2133.
- Williams, P. D., Day, T., Fletcher, Q., & Rowe, L. (2006). The shaping of senescence in the wild. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(8), 458-463.
- Winkler, H., Leisler, B., & Bernroider, G. (2004). Ecological constraints on the evolution of avian brains. *Journal of Ornithology*, 145(3), 238-244.

10. Material suplementario.

Tabla S1. Análisis PGLS realizados para encontrar posibles problemas de multicolinealidad al analizar las relaciones entre la distancia de migración, la masa corporal y la masa cerebral.

Variable de respuesta: Distancia de migración

Variable independiente	Estimado	Error estándar	Valor de t	Valor de p
Masa corporal	41.747	9.801	4.260	< 0.001
Masa cerebral	-79.048	15.109	-5.232	< 0.001

Variable de respuesta: Distancia de migración

Variable independiente	Estimado	Error estándar	Valor de t	Valor de p
Masa corporal	-6.431	3.668	-1.753	0.080

Variable de respuesta: Distancia de migración

Variable independiente	Estimado	Error estándar	Valor de t	Valor de p
Masa cerebral	-19.248	5.596	-3.440	< 0.001

Tabla S2. Análisis PGLS realizados para comparar la relación entre la masa cerebral y la masa corporal (n = 378 especies) y entre la masa cerebral y la longitud del tarso (n = 260 especies).

Variable de respuesta: Masa cerebral

Variable independiente	Estimado	Error estándar	Valor de t	Valor de p	R ² ajustado
Masa corporal	0.600	0.012	48.981	< 0.001	0.864
Longitud del tarso	1.789	0.094	19.107	< 0.001	0.584