

José Pablo Liedo Fernández y James R. Carey

Biodemografía: la colaboración de Estados Unidos y México en el nacimiento de una disciplina

Nuestra colaboración en la investigación ha demostrado la utilidad de las moscas de la fruta como modelo experimental para la biodemografía. Encontramos que las tasas de mortalidad se desaceleran en edades avanzadas, las diferencias en la trayectoria de la mortalidad de hembras y machos, y su relación con la reproducción. Este modelo ha permitido derivar principios generales de la mortalidad.

Introducción

Los conceptos y las técnicas demográficas se han utilizado en biología, ecología y evolución desde principios del siglo XX para construir tablas de vida y estudios de poblaciones. Sin embargo, la biodemografía se entiende como algo diferente: es una rama emergente de la demografía clásica (humana) que está más orientada a comprender las determinantes biológicas y demográficas de la mortalidad, el envejecimiento y la longevidad.

En este artículo presentamos cómo, a partir de la colaboración entre instituciones de Estados Unidos y México, fue posible desarrollar un modelo experimental para la investigación biodemográfica con implicaciones teóricas y empíricas. Describimos cómo el uso de las moscas de la fruta de la familia Tephritidae nos permitió responder preguntas fundamentales acerca de la dinámica de la mortalidad. Primero, hacemos una breve remembranza histórica sobre los orígenes de esta colaboración; luego, destacamos los resultados más importantes de nuestras investigaciones; finalmente, presentamos los principios generales sobre la mortalidad derivados de estos resultados y discutimos sus implicaciones.

Antecedentes de las investigaciones biodemográficas con moscas de la fruta

A finales de la década de 1980, el doctor James W. Vaupel, distinguido demógrafo entonces en la Universidad de Minesota y posteriormente fundador y director





James W. Vaupel.



Mosca del Mediterráneo (*Ceratitis capitata*). Fotografía: Ramón Wilson.

del Instituto Max Plank de Investigación Demográfica, estaba interesado en conocer la dinámica de la mortalidad en edades avanzadas. Él había observado que las tasas de mortalidad en personas de edad avanzada, en países desarrollados, tendían a ser menores que lo que predecía el modelo de Gompertz. Este modelo, que se conocía como ley de Gompertz, establecía que la probabilidad de morir se incrementaba conforme aumentaba la edad. El doctor Vaupel nos comentó acerca de su interés en la biodemografía experimental y señaló que sería muy valioso construir una tabla de vida con un número inicial de individuos muy grande, para poder observar las tendencias de la tasa de mortalidad en las edades más avanzadas.

Con la experiencia reciente que teníamos en la realización de estudios demográficos en especies plaga de moscas de la fruta, y debido a que sabíamos de la existencia de la planta de producción Moscamed, en Metapa, Chiapas, propusimos al doctor Vaupel que sería posible construir una tabla de vida con un millón de individuos de *Ceratitis capitata*, la mosca del Mediterráneo. En la Planta Moscamed se pro-

ducían (y se siguen produciendo) alrededor de 500 millones de moscas estériles por semana para aplicar la técnica del insecto estéril como parte de las acciones para evitar la introducción de esta plaga a México. Esta planta nos ofrecía la posibilidad de contar con material biológico suficiente para construir una tabla de vida. Fue así como, con el financiamiento del Instituto Nacional del Envejecimiento, de los Institutos Nacionales de Salud de Estados Unidos (NIH, por sus siglas en inglés), y con la colaboración del Programa Moscamed de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (Sagarpa) en México, nació el proyecto “Oldest-old mortality in the medfly”, que coloquialmente fue conocido como MEGAMED (MEGA por un millón, y MED por mosca del Mediterráneo). Este proyecto formó parte de un programa de investigación dirigido por el doctor Vaupel. Contamos con el financiamiento del NIH por 18 años consecutivos.

Aunque la disponibilidad del material biológico no fue una limitante, encontrar la manera de registrar la mortalidad de un millón de individuos, y que éstos se mantuvieran en condiciones más o me-



Mosca mexicana de la fruta (*Anastrepha ludens*). Fotografía: Enrique Antonio Hernández.

nos similares a lo largo de su vida, fue todo un reto metodológico. Después de varios intentos fallidos, pudimos desarrollar la metodología con la que construimos una tabla de vida con 1 203 646 individuos. A este proyecto siguieron otros de continuación que nos permitieron abordar las preguntas de investigación que fueron surgiendo. En un momento de la investigación, por varias razones decidimos cambiar la especie modelo por *Anastrepha ludens*, conocida como la mosca mexicana de la fruta.

Desaceleración de la tasa de mortalidad

El primer resultado que obtuvimos fue que la trayectoria de la tasa de mortalidad no se ajustaba al modelo de Gompertz. Era evidente que mostraba una desaceleración a partir de los 30 días de edad (la esperanza media de vida fue de 21 días) y una disminución después de los 60 días (véase la Figura 1).

Este descubrimiento tuvo un gran impacto por ser la demostración empírica de que la predicción de Gompertz no se cumplía. El artículo publicado en la revista *Science* (Carey y cols., 1992) había recibi-

do 412 citas hasta finales de julio de 2017. Nuestro estudio también demostró que para poder apreciar la trayectoria de la tasa de mortalidad en edades avanzadas se requería construir tablas de vida con un número inicial muy grande. En nuestro caso, se necesitaban más de 10 000 individuos y, más claramente, 100 000 individuos.

Posteriormente, como parte del programa de investigación dirigido por el doctor Vaupel, se observó que el fenómeno de desaceleración de la tasa de mortalidad en edades avanzadas se presentaba en otras especies de moscas de la fruta, *Drosophila*, insectos parasitoides, nematodos, levaduras y humanos (Vaupel y cols., 1998). Es decir, la desaceleración de las tasas de mortalidad parecía ser lo normal, y no un caso de excepción.

Efecto de la densidad

Una crítica a nuestro resultado con la mosca del Mediterráneo fue que la desaceleración podía deberse

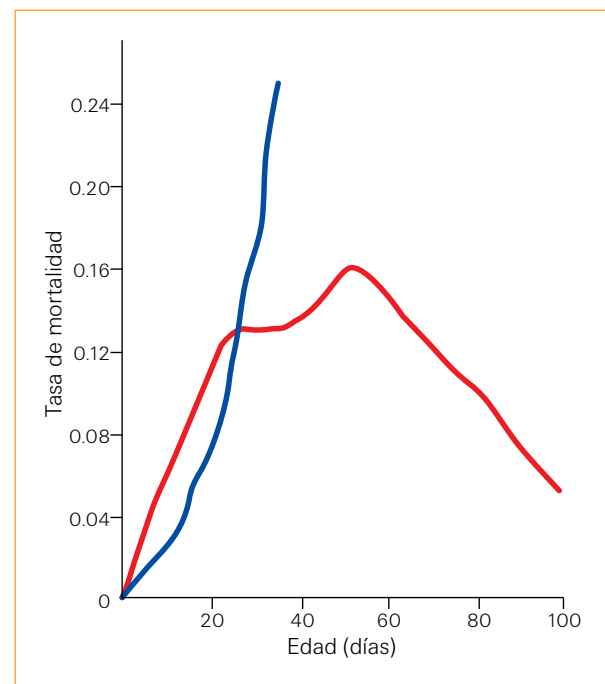


Figura 1. Desaceleramiento de la mortalidad. La línea azul muestra la predicción del modelo de Gompertz, según el cual la tasa de mortalidad aumenta conforme avanza la edad. La línea roja muestra la tasa de mortalidad de la mosca del Mediterráneo; es evidente el desaceleramiento de la tasa de mortalidad a mayor edad (Carey y cols., 1992).



a un cambio en la densidad. Conforme morían individuos en las jaulas, la densidad era menor, lo que en consecuencia resultaba en una menor mortalidad.

Para evaluar el efecto de la densidad montamos un experimento con distintas densidades iniciales. Pudimos observar que, en efecto, las tasas de mortalidad eran diferentes: a mayor densidad inicial, mayor mortalidad. Sin embargo, la trayectoria de la tasa de mortalidad era similar en todos los casos, pues se mostraba una desaceleración. Esto, junto con otros trabajos realizados en *Drosophila*, confirmó que se trataba de un fenómeno biológico real, y no un artificio experimental.

Diferencias entre sexos y costo de la reproducción

Una observación que llamó nuestra atención fue la diferencia entre machos y hembras. En los primeros días de edad, las hembras presentaron mayores tasas de mortalidad, pero aproximadamente a los 20 días las trayectorias se cruzaron; disminuyó la mortalidad en hembras mientras que en machos seguía aumentando (véase la Figura 2). La esperanza de vida a partir de la emergencia de los adultos fue mayor para los machos, pero los individuos que más vivieron fueron hembras.

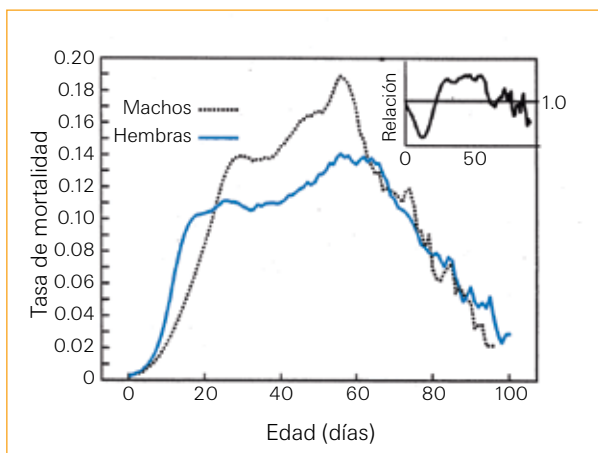


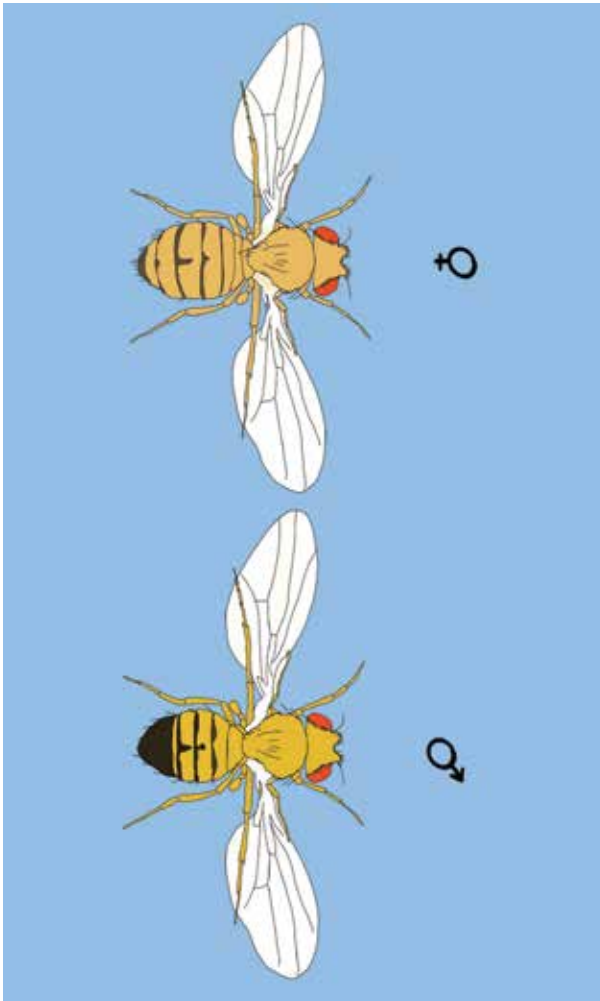
Figura 2. Tasa de mortalidad de hembras y machos de la mosca del Mediterráneo. En los primeros 20 días de edad se aprecia una mayor mortalidad en las hembras, pero ésta disminuye y es menor que la de los machos de los 20 a los 70 días. El recuadro muestra la relación hembra-macho en función de la edad (Carey y cols., 1995).

Un análisis posterior de los datos, junto con otros experimentos, nos llevó a lo que llamamos la paradoja de la longevidad de machos y hembras. Concluimos que la mayor longevidad de las hembras no es universal, y que la relación entre la longevidad de los sexos depende de diversos factores y de la manera en que se mide o expresa dicha longevidad. Es decir, no es lo mismo la esperanza de vida al emerger que la longevidad máxima, por citar un ejemplo.

Estos resultados nos motivaron a hacer una serie de estudios posteriores para determinar cómo participa la reproducción. Encontramos que la correlación entre fecundidad y longevidad era positiva hasta los 50 días de edad, y posteriormente no había correlación. Esto coincidía con lo reportado en la literatura, en la que se señalaba que para conocer el “costo de la reproducción” es necesario experimentar, y que no era posible deducirlo de la simple correlación entre fecundidad y longevidad de los individuos.

Evaluamos el efecto de la esterilización, aprovechando que esto es algo que se realiza de forma regular en la Planta Moscamed, mediante la exposición de los insectos, en estado de pupa, a la irradiación gamma. Encontramos que mientras para los machos la esterilización por irradiación resultó en un aumento de las tasas de mortalidad, en las hembras sucedió lo contrario, la esterilización redujo las tasas de mortalidad, principalmente en el periodo de mayor fecundidad (3 a 30 días). La consecuencia fue que en los machos la esterilización por irradiación disminuyó la esperanza de vida, mientras que en las hembras la aumentó.

Otro experimento consistió en evaluar el efecto del apareamiento. Se montaron jaulas únicamente con hembras, jaulas sólo con machos y jaulas con hembras y machos. En el primer caso, se observó que las hembras vírgenes tuvieron una menor mortalidad que las hembras con oportunidad de aparearse durante los primeros 20 a 25 días de edad (costo de la virginidad). Sin embargo, después de este periodo, las trayectorias de la mortalidad se invirtieron, pues se registraron mayores tasas de mortalidad en las hembras vírgenes que en las hembras apareadas (costo de la virginidad). En el caso de los machos no observamos diferencias, pero en estudios poste-



riores demostramos que la mortalidad de los machos en los primeros 20 días de edad fue más elevada para machos vírgenes que para machos con posibilidad de aparearse, posiblemente debido a la competencia intrasexual, característica de las especies con sistema de apareamiento lek-polígamo (los machos se agregan y pelean entre sí para establecer territorios, lo cual aumenta sus probabilidades de aparearse).

■ Efecto del alimento

■ Aunque el efecto de la dieta en la fecundidad de las moscas de la fruta había sido estudiado desde finales de la década de 1950 con fines de cría masiva en el laboratorio, no se habían realizado estudios demográficos. Nuestros experimentos demostraron que la dieta tiene un efecto muy importante en la

fecundidad, y ésta, a su vez, en la longevidad. Las hembras alimentadas con una dieta a base de azúcar y levadura (dieta completa) ponían más de 1 000 huevos en toda su vida, pero su longevidad era menor que la de las hembras alimentadas con una dieta limitada con sólo azúcar, que ponían menos de 50 huevos en toda su vida. En los machos, las diferencias no eran tan marcadas.

Cuando combinamos el efecto de la dieta con la esterilización, encontramos que las hembras estériles alimentadas con una dieta completa presentaron la menor mortalidad. Las hembras fértiles alimentadas con una dieta completa mostraron una baja mortalidad en los primeros 15 a 20 días de edad, pero posteriormente su mortalidad se aumentó al grado de alcanzar las más altas tasas en edades avanzadas (de los 25 días de edad en adelante). Por otro lado, las hembras fértiles alimentadas solamente con azúcar presentaron la más alta mortalidad en los primeros 20 días de edad. En el caso de las hembras estériles alimentadas con sólo azúcar, la mortalidad fue menor que la de las fértiles. En los machos los efectos no fueron significativos.

A partir de nuestros resultados, surgió la pregunta: ¿qué sucede si se mantiene un grupo de moscas con una dieta de solamente azúcar por un determinado tiempo, y posteriormente se les ofrece una dieta completa? Los resultados de esto fueron sorprendentes, pues encontramos que mientras las moscas no tuvieran acceso a una dieta con proteína, se mantenían en un estado de espera, con una baja mortalidad, y cuando se les administró una dieta con proteína, inmediatamente iniciaron la producción y puesta de huevos. Pocos días después de terminado el periodo de puesta de huevos, se observó una alta mortalidad. Encontramos que después de 30, 60 y hasta 90 días con una dieta de sólo azúcar, les era posible producir huevos viables en cantidades más que suficientes para que las poblaciones crecieran. Esto es impactante si consideramos que la esperanza de vida de una mosca con acceso a una dieta completa desde la emergencia es de 30 días. La reproducción a los 90 días significa esa esperanza de vida multiplicada por tres. También es impresionante si consideramos la posibilidad de adaptación de estos



insectos para sobrevivir en condiciones subóptimas por largos periodos y tener la capacidad y las reservas necesarias para poder reproducirse una vez que tienen acceso a una dieta favorable.

En las ciencias del envejecimiento y la mortalidad, existe un amplio consenso relativo a que la restricción dietética es un factor que puede extender la longevidad. Con la mosca mexicana de la fruta, *Anastrepha ludens*, pudimos confirmar que, efectivamente, si se intercalan periodos de dieta completa con periodos de sólo azúcar, el resultado es un aumento significativo de la esperanza de vida, lo cual también está relacionado con una menor fecundidad.

Facultativo

En biología, se refiere a características o atributos de la historia de vida que presentan variaciones en función de las condiciones ambientales; por ejemplo, el número de huevos por nido en aves, la diapausa en insectos y la elección de la dieta en muchas especies animales.

Principios básicos aprendidos

Estas investigaciones biodemográficas nos han permitido contribuir a la formulación de principios generales de la dinámica de la mortalidad. A continuación enlistamos cinco de estos principios con una breve explicación de cada uno. Para encontrar listados más extensos, con argumentación de fondo, véanse Carey y Liedo (1999), Carey (2001) y Carey y Vaupel (2005).

1) *Las tasas de mortalidad se desaceleran en edades avanzadas.* Nuestro estudio con la mosca del Mediterráneo fue pionero; a éste le siguieron otros con diversos tipos de organismos. Todas estas investigaciones, además de la información que hoy en día se tiene sobre la especie humana (en particular, mayores de 85 años), muestran una clara desaceleración de la tasa de mortalidad a edades avanzadas. Ello significa que la senescencia no puede definirse como un aumento en la probabilidad de morir conforme aumenta la edad, y sugiere que no hay una edad máxima para cada especie.

2) *La mortalidad es específica del sexo.* La mayor longevidad de las hembras no es universal. La manera como definimos la longevidad es determinante. Por ejemplo, en nuestro primer estudio la esperanza de vida de los machos al emerger fue mayor que la de las hembras, pero los últimos individuos en morir fueron hembras. Nuestros estudios posteriores también demostraron que las condiciones o los tratamientos afectaron la longevidad de diferente manera. Por

ejemplo, mientras que la irradiación disminuyó la esperanza de vida de los machos, en las hembras resultó en un aumento de la esperanza de vida.

3) *Las trayectorias de la mortalidad son facultativas.* Nuestros estudios con moscas de la fruta han mostrado que las trayectorias de las tasas de mortalidad pueden modificarse en función de las condiciones ambientales. Por ejemplo, en la etapa prerreproductiva, con una dieta limitada, las tasas de mortalidad resultaron muy bajas, y cuando se administró un alimento completo, después del periodo reproductivo más intenso, las tasas de mortalidad aumentaron de manera significativa.

4) *Existe compromiso entre la longevidad y la fecundidad.* Aunque la correlación entre la reproducción temprana y la longevidad es débil (o positiva) en caso del individuo, para la cohorte existe una correlación negativa significativa entre reproducción y longevidad. Es decir, a mayor fecundidad, menor longevidad, y viceversa. Esto pudimos comprobarlo en los estudios con moscas estériles, cuando comparamos individuos vírgenes con aquellos que tuvieron la posibilidad de aparearse y cuando utilizamos la alimentación como un disparador de la reproducción.

5) *La longevidad es indeterminada.* En ecología y demografía se ha considerado como un concepto válido el que las especies tienen una longevidad predeterminada; su sustento es que diferentes especies tienen diferentes esperanzas de vida. No obstante, nuestros estudios con moscas de la fruta nos han permitido estimar la esperanza de vida y hemos constatado que ésta varía, por lo que no existe una esperanza de vida característica de la especie. Debe entenderse que el que la longevidad sea indeterminada no es lo mismo a que sea ilimitada.

Implicaciones

Posiblemente, una de las contribuciones más importantes de la colaboración entre científicos de instituciones en Estados Unidos y México para este proyecto es el desarrollo del modelo biológico que ha permitido responder, de manera experimental, a preguntas específicas de la biodemografía. Esto nos ha llevado en los últimos años a utilizar nuestro

modelo para evaluar algunos compuestos con potencial de extender la longevidad (prolongevidad). En general, se acepta que el consumo de frutas y verduras, con alto contenido de fibras, antioxidantes y polifenoles, aporta beneficios a la salud, retrasa el envejecimiento y, por lo tanto, aumenta la longevidad. Entre los compuestos que hemos evaluado podemos destacar: tocoferol, resveratrol, extractos de arándano, orégano, *açaí* y setas. Nuestros estudios han demostrado que esos supuestos efectos benéficos dependen de las interacciones con el consumo de macronutrientes (grasas, azúcares, proteínas) y de su efecto en la reproducción.

Adicionalmente, en años recientes, y con la finalidad de conocer el estado de salud o la morbilidad en las moscas de la fruta, se diseñaron equipos y *software* para llevar a cabo el monitoreo de la actividad y el comportamiento de los individuos durante las 24 horas del día a lo largo de toda la vida de los insectos. Esto se realizó en colaboración con el grupo de Visión por Computadora del Instituto Nacional de Astrofísica, Óptica y Electrónica (INAOE).

Es bien sabido que los insectos, como las moscas de la fruta, son relativamente fáciles de criar en grandes números en el laboratorio. Por ello, han servido como excelentes modelos experimentales para la investigación básica y aplicada. Nuestro modelo de la mosca de la fruta ha demostrado esa utilidad en la biodemografía. Reconocemos que nuestras investigaciones han sido con unas pocas especies y bajo condiciones de laboratorio, pero creemos que

los principales conceptos o principios son generales y, por lo tanto, aplicables a un amplio rango de especies, incluido el ser humano.

Los resultados de nuestras investigaciones son una muestra clara de los beneficios de la colaboración entre las instituciones científicas de Estados Unidos y México. Sin esta relación, los estudios, con sus importantes contribuciones para la biodemografía, no hubieran sido posibles.

Agradecemos el apoyo y la confianza de James W. Vaupel a lo largo de estas investigaciones; a Hans-Georg Müller, Jane-Ling Wang, Lawrence Harshman, Sige Zou, Donald Ingram, Nikos Papadopoulos y Leopoldo Altamirano por su colaboración y contribuciones; a Azucena Oropeza, Reyna Bustamante, Sandra Rodríguez, Sergio Salgado, Ezequiel de León, Rodrigo Rincón y Gustavo Rodas por su excelente asistencia técnica, y al programa Moscamed-Moscafrut (DGSV, Senasica, Sagarpa) por las facilidades otorgadas. Los proyectos de investigación fueron financiados por el Instituto Nacional del Envejecimiento (NIA) de los Institutos Nacionales de Salud (NIH), la Fundación Ellison y el Instituto Max Plank de Investigaciones Demográficas.

José Pablo Liedo Fernández

El Colegio de la Frontera Sur.
pliedo@ecosur.mx

James R. Carey

Department of Entomology, University of California, Davis.
jrcarey@ucdavis.edu

Lecturas recomendadas

Carey, J. R. (2001), "Insect biodemography", *Annual Review of Entomology*, 46:79-110.
Carey, J. R. y J. W. Vaupel (2005), "Biodemography", en D. L. Poston y M. Micklin (eds.), *Handbook of Population*, Handbooks of Sociology and Social Research, Boston, Springer, pp. 625-658.
Carey, J. R. y P. Liedo (1999), "Mortality dynamics of insects: General principles derived from aging research on the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae)", *American Entomologist*, 45(1):49-55.
Carey, J. R., P. Liedo, D. Orozco y J. W. Vaupel (1992), "Slowing of mortality rates at older ageing large medfly cohorts", *Science*, 258:457-461.

Carey, J. R., P. Liedo, D. Orozco *et al.* (1995), "A male-female longevity paradox in medfly cohorts", *Journal of Animal Ecology*, 64(1):107-116.
Liedo, P., A. Oropeza y J. R. Carey (2010), "Demografía y sus implicaciones en los programas de control", en P. Montoya, J. Toledo y E. Hernández (eds.), *Moscas de la fruta: fundamentos y procedimientos para su manejo*, México, S y G Editores, pp. 81-90.
Vaupel, J. W., J. R. Carey, K. Christensen *et al.* (1998), "Biodemographic trajectories of longevity", *Science*, 280:855-890.