

# Genética de comunidades

M. Verdú<sup>1</sup>

(1) Centro de Investigaciones sobre Desertificación (CSIC-UV-GV), E-46470 Albal, Valencia, España.

➤ Recibido el 16 de diciembre de 2008, aceptado el 21 de enero de 2009.

## **Verdú, M. (2009). Genética de comunidades. *Ecosistemas* 18(1):17-22.**

Los estudios sobre los procesos responsables del ensamblaje de las especies en comunidades ecológicas tradicionalmente han considerado a las especies como unidades de estudio. Sin embargo, dentro de las especies existe gran cantidad de variación genotípica y fenotípica que puede finalmente ser decisiva en el resultado de las interacciones con el resto de especies en la comunidad (competencia, mutualismo, etc.) Recientemente se ha propuesto una nueva regla de ensamblaje de las comunidades que sugiere que la composición genética de una población afecta a la estructura y composición de la comunidad (es decir al fenotipo de la comunidad). Apoyando esta regla, varios estudios han demostrado que los cambios en la diversidad genética de poblaciones de plantas conllevan cambios predecibles en sus comunidades asociadas de herbívoros y predadores. Más allá de la visión poblacional, la nueva genética de comunidades pretende demostrar 1) que el genotipo particular de ciertos individuos es responsable del fenotipo de la comunidad, 2) que el fenotipo de la comunidad es heredable, y por lo tanto 3) que las comunidades evolucionan. Tras explicar estos tres conceptos, se discute el valor que esta aproximación puede tener desde el punto de vista de la biología de la conservación.

Palabras clave: diversidad genética, diversidad de especies, estructura de comunidades, evolución de comunidades, fenotipo extendido, reglas de ensamblaje.

## **Verdú, M. (2009). Community Genetics. *Ecosistemas* 18(1):17-22.**

Studies on the processes driving the assembly of species in ecological communities have traditionally considered the species as units of study. However, there is a large amount of genotypic and phenotypic variation within species that can ultimately be decisive in the outcome of interactions with other species in the community. (competition, mutualism, etc..). It has recently been proposed a new community assembly rule suggesting that the genetic composition of a population affects the structure and composition of the community (i.e. the phenotype of the community). Supporting this assembly rule, several studies have shown that changes in the genetic diversity of plant populations produce predictable changes in their associated communities of herbivores and predators. Beyond the population view, the new discipline of community genetics is aimed to demonstrate 1) that the particular genotypes of some individuals are responsible for the phenotype of the community, 2) that the phenotype of the community is heritable and therefore 3) that communities evolve. After explaining these three concepts, I discuss the value that this approach may have from the conservation biology perspective.

Keywords: genetic diversity, species diversity, community structure, community evolution, extended phenotype, assembly rules.

Un tema de importancia capital en ecología desde su fundación ha sido el explicar cómo se ensamblan las diferentes especies para formar una comunidad (McIntosh 1985). Dichos procesos se han intentado plasmar en las llamadas reglas de ensamblaje, que tratan de predecir qué especies de la biota van a componer finalmente la comunidad. A grandes rasgos, el ensamblaje de las comunidades está regido por factores de organización abióticos y bióticos. Los factores abióticos imponen filtros a la supervivencia de las especies, de tal manera que sólo aquellas que posean ciertas características fenotípicas pueden formar parte de la comunidad. Los factores bióticos, como la competencia o el mutualismo, determinan finalmente las especies que son excluidas o incluidas en la comunidad (Webb et al. 2002).

Hasta ahora estos mecanismos de ensamblaje de comunidades consideraban a las especies como las unidades de estudio que interactuaban entre sí, cuando es bien sabido que dentro de las especies existe mucha variación tanto fenotípica como genotípica. Así pues, es plausible que los organismos de una especie respondan a la interacción con organismos de otra especie de una manera distinta en función de los genotipos de los interactuantes. Es en este contexto donde recientemente se ha propuesto una nueva regla de ensamblaje de las comunidades que sugiere que la composición genética de una población afecta a la estructura de la comunidad. Esto es así porque las presiones de selección en una población pueden finalmente convertirse en presiones selectivas sobre la comunidad que depende de ella (Bangert y Whitham 2007).

Una clara predicción de esta regla es que la diversidad genética que presenta una especie en una determinada población estará correlacionada con la diversidad genética de las especies que dependen de ella en la comunidad. Este proceso es fácilmente explicable si consideramos que la variación genética de una especie dominante puede determinar el ambiente biótico experimentado por el resto de la comunidad.

Esta nueva perspectiva aporta un marco teórico que unifica los dominios de la genética de poblaciones y la ecología de comunidades que atendían por separado a la diversidad genética y a la diversidad de especies respectivamente (Vellend y Geber 2005). Bajo este marco, cada vez más estudios pretenden probar si la correlación existente entre diversidad de especies de un gremio (p. ej. plantas herbáceas) y otras propiedades a nivel de comunidad (p.ej. diversidad de herbívoros, predadores, etc) pueden estar operando a nivel genético. Así por ejemplo, Crutsinger et al. (2006) determinó experimentalmente en una planta dominante de campos abandonados (*Solidago altissima*) que el incremento en la diversidad genética de la población aumentaba la productividad ya que las mezclas con más genotipos fueron las más productivas.

Existen dos explicaciones a este fenómeno:

- Efecto de Selección: la mezcla está dominada por una especie con un genotipo productivo.
- Efecto de Complementariedad: El reparto de recursos o las interacciones positivas conllevan un mayor uso total de los recursos.

Ambos efectos son fácilmente cuantificables de una manera experimental que compare la productividad de la mezcla de genotipos con la sumatoria de productividades obtenidas con los genotipos por separado (ver método en Loreau y Hector (2001) y su aplicación para genotipos en Reusch et al. 2005). En general, el efecto de complementariedad ha sido más frecuentemente descrito como responsable de la relación entre diversidad genética y biomasa (Reusch et al. 2005; Crutsinger et al. 2006). Crutsinger et al. (2006) demostró que este incremento la diversidad genética y consecuentemente de la biomasa de *Solidago altissima*, tenía amplios efectos en la diversidad y estructura de la comunidad de predadores y herbívoros. De manera similar, Reusch et al. (2005) mostraron que la complementariedad entre los genotipos de la planta marina *Zostera marina* incrementó la biomasa de las mismas y que dicho incremento tuvo consecuencias que trascendieron de la población a la comunidad, ya que varias especies de la fauna invertebrada asociada se vieron favorecidas también. De estos trabajos se deduce claramente que la variación genética de una especie dominante puede determinar el ambiente biótico experimentado por el resto de la comunidad. Es en este punto donde la unificación de la genética de poblaciones con la ecología de comunidades adquiere su verdadero sentido.

Existen múltiples casos descritos en los que la diversidad genética se correlaciona con algún componente de las comunidades (diversidad, estructura) o de los ecosistemas (flujos de nutrientes). Sin embargo, sin manipulaciones experimentales es imposible saber si dicha correlación es debida o no a un tercer factor que incrementa tanto la diversidad genética como la variable medida a nivel de comunidad o ecosistema. Otro problema que se plantea con la mayoría de estos estudios, tanto observacionales como experimentales es que la diversidad genética está estimada mediante marcadores moleculares neutrales (microsatélites, RAPD's, etc). Por ello no se puede asociar la variación genética con ningún fenotipo particular que confiera propiedades a los individuos que trasciendan al nivel de comunidades o ecosistemas.

Ese es precisamente el paso que pretende dar la reciente disciplina conocida como *genética de comunidades*. A diferencia de lo explicado hasta ahora, la nueva genética de comunidades pretende trabajar con la identidad genética de los individuos y no con la diversidad genética de las poblaciones. Esta nueva visión pretende demostrar que el genotipo particular de ciertos individuos es responsable de los procesos que ocurren a nivel de comunidad o de ecosistema. Por ejemplo, en *Populus spp.* se han identificado las regiones del genoma que son responsables de la producción de sustancias fitoquímicas que defienden a los árboles de los insectos cecidógenos. Los árboles pertenecientes a genotipos susceptibles a los insectos atraen directa o indirectamente a una comunidad de hongos, insectos y aves muy diferente a la que atraen los árboles con genotipos resistentes (Whitham et al. 2006). Con el desarrollo de la genómica cada vez es más factible secuenciar masivamente el genoma de las especies y contar con secuencias de genes cuya función sea conocida, de tal manera que puedan realizarse estudios de asociación genotipo-fenotipo.

Originalmente, la genética de comunidades es definida por Antonovics (1992) como el estudio de la genética de las interacciones entre especies y sus consecuencias ecológicas y evolutivas. Con esta nueva disciplina, se abría una puerta para que los ecólogos pudieran estudiar el papel que jugaban las interacciones en el proceso evolutivo liberándose de las fuertes restricciones de reciprocidad en la interacción que imponía el modelo teórico de coevolución. Bajo este paraguas se desarrolló una perspectiva reduccionista y otra holística (Agrawal 2003).

La aproximación reduccionista se basa en el concepto individualista de la comunidad postulado por Gleason (1926) mediante el cual las especies se ensamblan en una comunidad de acuerdo a sus atributos individuales y está enfocada a documentar el cambio evolutivo rápido como producto de las interacciones interespecíficas. Estas interacciones median el cambio en abundancia de especies y consecuentemente alteran la composición genética de los miembros de la comunidad, proporcionando materia prima para que actúe la selección. Esta situación es típica en comunidades no en equilibrio, como las

perturbadas por el hombre. Por tal motivo, esta aproximación ha tenido su mayor aplicación en el campo de la agricultura, donde la perturbación antropogénica ha llevado a una fuerte selección en los rasgos de las especies como producto de las interacciones interespecíficas (Neuhauser et al. 2003). Así por ejemplo, incorporando la información ecológica (dinámica de regulación poblacional, tasas de mortalidad, sistema de apareamiento) a los modelos puramente genéticos de selección, se han podido conseguir mejores estimas de las tasas de evolución ocurridas dentro del contexto de las comunidades. Sin embargo, la complejidad matemática de esta aproximación junto con su visión reduccionista, ha hecho que las comunidades estudiadas sean extremadamente simples, de sólo dos especies, lo que limita su generalización a comunidades naturales más complejas.

En el extremo holístico, la genética de comunidades trata de entender cómo ciertos genes de una especie pueden alterar la composición y el funcionamiento de la comunidad ecológica. Aunque algunos de sus conceptos, tales como evolución y heredabilidad de comunidades, pueden recordar a la visión supraorganísmica de Clements (1936), lo cierto es que se trata más de una terminología confusa que de una coincidencia conceptual (Morin 2003). De hecho, la definición de comunidad usada por esta aproximación es la de "*Una asociación de especies interactuantes que viven en un área particular*" (Molles 1999) y no refleja en absoluto tendencias ni holistas (*sensu* Clements) ni reduccionistas (*sensu* Gleason). Esta aproximación es la que más desarrollo está experimentando en el campo de la ecología en los últimos años y la que se tratará aquí con más detalle. Tal desarrollo ha llevado a que actualmente se hable no sólo de genética de comunidades sino que se esté expandiendo hacia la genética de ecosistemas.

En última instancia, esta aproximación trata de presentar evidencias de que la variación genética heredable dentro de una especie tiene consecuencias en las comunidades y ecosistemas en los que habita. Tal efecto de los genes a niveles superiores del de población fue acuñado con el término de *fenotipo extendido*. Este término corresponde al título del famoso libro de divulgación científica escrito por Dawkins en 1982 y cuyo actual subtítulo es "*el largo alcance del gen*" (Dawkins 1999). Para Dawkins, el fenotipo extendido es todo lo que los genes pueden influir "para" tener mayor éxito. Así por ejemplo, mientras que el fenotipo de los castores es su cuerpo, el fenotipo extendido incluye también las presas que construyen en los ríos y que hace que los genes de los individuos buenos constructores tengan mayor éxito. Obviamente, la modificación de los cursos de agua realizadas por estos ingenieros de los ecosistemas tiene importantes efectos a nivel de la comunidad e incluso del ecosistema. Este ejemplo sirve para ilustrar que el fenotipo que se puede extender con efectos relevantes a nivel de comunidad no es el de cualquier especie si no fundamentalmente el de las especies claves. Esto nos lleva a pensar que la genética de comunidades es la versión genética del antiguo concepto de *especie clave* (Paine 1966) y cuya definición más aceptada es la de '*una especie que tiene un efecto desproporcionado en su ambiente en relación a su abundancia*' (Power et al. 1996) Sin embargo, la genética de comunidades no sólo trata con especies clave sino también con especies abundantes cuyos efectos genéticos trascienden a la comunidad y al ecosistema (Whitham et al. 2003).

Es precisamente en especies abundantes, como los árboles del género *Populus* donde se han desarrollado estudios más detallados de genética de comunidades. En estas especies se ha encontrado la base genética de la producción de sustancias químicas de defensa (taninos condensados) y gracias a ello se han podido desarrollar múltiples experimentos de la extensión que distintos fenotipos químicos tienen en la comunidad y en el ecosistema a través de la resistencia a la herbivoría que esos taninos confieren. De esta manera, se ha podido determinar que según su genotipo y, por consiguiente, su fenotipo químico, los distintos árboles interactúan con un gremio diferente de artrópodos y éstos a su vez con un diferente gremio de aves insectívoras (Bailey et al 2006). Otro efecto de los taninos condensados es que ralentiza la tasa de descomposición de la hojarasca, por lo que las comunidades microbianas del suelo varían en función del fenotipo químico de los árboles y consecuentemente el flujo de nutrientes en el ecosistema (Schweitzer et al. 2008 a,b). En resumen, podríamos decir que '*las comunidades y ecosistemas poseen un fenotipo que se puede predecir a partir de los genes de las especies claves o abundantes*' (Whitham et al. 2006).

Hasta aquí no hay nada especialmente sorprendente más allá de que la estructura y funcionamiento de las comunidades y ecosistemas están gobernadas por unas pocas especies importantes, algo que los ecólogos sabían desde hace tiempo. Sin embargo, la genética de comunidades da un paso más allá y predice que *el fenotipo de las comunidades es heredable* y por lo tanto, *las comunidades pueden evolucionar*.

## Heredabilidad y evolución de las comunidades

La *heredabilidad de las comunidades* ( $H^2_C$ ) en sentido amplio mide la proporción de la variación fenotípica de las comunidades que es determinada por la variación genética dentro de una especie. En otras palabras,  $H^2_C$  mide la tendencia que presentan los individuos emparentados a mantener comunidades de organismos similares y procesos ecosistémicos parecidos (Whitham et al. 2003).

Un ejemplo de cómo medir la heredabilidad de las comunidades se puede encontrar en Johnson y Agrawal (2005), quienes plantaron en condiciones ambientales controladas 926 individuos de *Oenothera biennis* pertenecientes a 14 clones (genotipos) que diferían en rasgos como la fenología y la arquitectura. Estos autores observaron que las diferencias genóticas entre plantas explicaban hasta el 41% de la variación en la diversidad de las comunidades de artrópodos asociadas a dichas plantas. Al tratarse de clones, esta heredabilidad ( $H^2_C = 0.41$ ) se pudo calcular fácilmente simplemente dividiendo el componente genético de la varianza por la varianza total. Cuando no se trabaja con clones, la heredabilidad de las comunidades se puede medir simplemente correlacionando la matriz de similitud genotípica entre los individuos de la especie clave con la matriz de similitud entre los fenotipos de las comunidades generadas por dichos individuos. Existen además métodos de ordenación que permiten calcular simultáneamente las coordenadas cartesianas de los individuos de las especies claves y de los fenotipos de sus comunidades asociadas, de tal manera que podemos usar tales coordenadas en modelos de ANOVA que descompongan la variación total dentro y entre clases genéticas (p.ej. entre genotipos, entre hermanos, etc), (Whitham et al. 2006).

Aunque los experimentos con clones o con parientes más o menos cercanos permiten estimar la heredabilidad del fenotipo extendido, en última instancia es deseable cuantificar la similitud existente entre las comunidades generadas por los padres y por sus hijos (heredabilidad en sentido estricto) para comprobar si las comunidades pueden evolucionar. En este nuevo contexto, la *evolución de las comunidades* se refiere a cómo las interacciones genéticas entre especies influyen en la eficacia biológica de los miembros de la comunidad y conllevan la evolución fenotípica de la comunidad.

La cuantificación de la tasa de evolución de las comunidades se puede realizar 1) estimando los cambios temporales en la heredabilidad de las comunidades, 2) midiendo los procesos de retroalimentación ecológica entre la especie clave y sus miembros dependientes en la comunidad; es decir, cuantificando cómo los efectos de la especie clave sobre la eficacia biológica de las otras especies de la comunidad revierten de nuevo en los genotipos de la especie clave y 3) cuantificando la covarianza genética, que es una medida de cómo la variación genética entre poblaciones de especies claves covaría con la variación genética de las poblaciones de sus especies dependientes en la comunidad.

Un ejemplo que puede ilustrar todos estos procesos en conjunto es el efecto cascada que supone para la comunidad y el ecosistema la herbivoría diferencial que ejercen los castores sobre los genotipos de *Populus* con bajos niveles de taninos. Tras 5 años de herbivoría diferencial, los genotipos con altos niveles de taninos triplicaron su abundancia en la población de *Populus*. Como resultado de esa sobre-representación de hojas llenas de taninos, las comunidades microbianas del suelo se inhibieron y la mineralización de nitrógeno se redujo. En último término, la menor disponibilidad de minerales en el suelo afectó a los propios *Populus*, que tuvieron que realizar una mayor inversión vegetativa (raíces finas que maximizan la absorción de nutrientes) y vieron afectada su propia eficacia biológica.

Como conclusión desde el punto de vista teórico es interesante destacar que, si existe una base genética subyacente a la estructura de las comunidades, entonces estamos muy cerca de tender el deseado puente entre ecología de comunidades y biología evolutiva (Johnson y Stinchcombe 2007).

## Aplicaciones a la conservación de la biodiversidad

Desde el punto de vista práctico, esta nueva aproximación de la genética de las comunidades tiene unas implicaciones inmediatas a la biología de la conservación. Si la identidad genética de los individuos de las especies claves caracteriza el fenotipo de una comunidad, entonces es esperable que plantas genéticamente similares mantengan comunidades similares. Esta *regla de similitud genética* (Bangert et al. 2006) debería proporcionar cierto poder predictivo sobre la diversidad, estructura y funcionamiento de las comunidades basado en el conocimiento de los genotipos de las especies claves. Esta herramienta sería especialmente útil para detectar los efectos que en la comunidad y en el ecosistema pueden tener las invasiones de genotipos extraños. Al igual que las especies invasoras pueden desplazar competitivamente a las especies nativas, los genotipos invasores de una especie pueden igualmente desplazar a los genotipos nativos y extender su fenotipo alterando la comunidad dependiente. El efecto de estas invasiones, denominadas *invasiones crípticas* por ser difícilmente detectables, ya se ha documentado en algunos casos (Saltonstall 2002). Si los genotipos nuevos pueden tener efectos en cascada sobre las comunidades y los ecosistemas que invaden, es especialmente preocupante el caso de las invasiones de organismos modificados genéticamente, ya que dichas modificaciones han sido especialmente diseñadas para tener efectos muy significativos, como resistencia a patógenos, crecimiento rápido o superioridad competitiva.

En definitiva, el incipiente campo de la genética de comunidades puede aportar muchas soluciones ante los retos ambientales planteados actualmente. Para ello, sin duda se beneficiará del vertiginoso desarrollo de la genómica y necesariamente deberá incorporar los conocimientos de historia natural que dan cuenta de las contingencias históricas de las interacciones biológicas.

## Referencias

- Agrawal, A.A. 2003. Community genetics: new insights into community ecology by integrating population genetics. *Ecology* 84:543-544.
- Antonovics, J. 1992. Toward community genetics. En: Fritz, R.S., Simms, E.L. (Eds.). *Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics*, pp. 426-449. University of Chicago Press, Chicago, IL. USA.
- Bangert, R.K., Turek, R.J., Rehill, B., Wimp, G.M., Schweitzer, J.A., Allan, G.J., Bailey, K.K., Martinsen, G.D., Keim, P., Lindroth, R.L., Whitham, T.G. 2006. A genetic similarity rule determines arthropod community structure. *Molecular Ecology* 15:1379-1392.
- Bangert, R.K., Whitham, T.G. 2007. Genetic assembly rules and community phenotypes. *Evolutionary Ecology* 21:549-560
- Bailey, J.K., Wooley, S.C., Lindroth, R.L., Whitham, T.G. 2006. Importance of species interactions to community heritability: A genetic basis to trophic-level interactions. *Ecology Letters* 9:78-85.
- Clements, F.E. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24:252-284.
- Crutsinger G.M., Collins, M.D., Fordyce, J.A., Gompert, Z., Nice, C.C., Sanders, N.J. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* 313:966-968.
- Dawkins, R. 1982. *The Extended Phenotype. The gene as the unit of selection*. The long reach of the gene. W.H. Freeman and Company. Oxford, U.K.
- Dawkins, R. 1999. *The Extended Phenotype. The long reach of the gene*. Oxford University Press. Oxford, U.K.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:7-26.
- Johnson, M.T.J., Agrawal, A.A. 2005. Plant genotype and the environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology* 86:874-885.
- Johnson, M.T.J., Stinchcombe, J.R. 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 22:250-257.
- Loreau, M., Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76 y 413:548
- McIntosh, R. 1985. *The background of ecology. Concept and theory*. New York: Cambridge University Press. USA.
- Molles, M.C. Jr. 1999. *Ecology*. McGraw-Hill, Boston, Massachusetts, USA.
- Morin, P.J. 2003. Community ecology and the genetics of interacting species. *Ecology*, 84:577-580.
- Neuhauser C., Andow, D.A., Heimpel, G.E., May, G., Shaw, R.G., Wagenius, S 2003. Community genetics: expanding the synthesis of ecology and genetics. *Ecology* 84:545-558.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75
- Power, M.E., Tilman, D., Estes, J.A., Menge, B.A., Bond, W.J., Mills, L.S., Daily, G., Castilla, J.C., Lubchenco, J., Paine, R.T. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46:609-620.
- Reusch, T.B.H., Ehlers, A., Haemmerli, A., Worm, B. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:2826-2831.
- Saltonstall, K. 2002. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:2445-2449.

Schweitzer, J.A., Bailey, J.K., Fischer, D.G., LeRoy, C. J., Lonsdorf, E.V., Whitham, T.G., Hart, S.C. 2008a. Soil microorganism-plant interactions; Heritable relationship between plant genotype and associated microorganisms. *Ecology* 89:773-781.

Schweitzer, J.A., Madritch, M.D., Bailey, J.K., LeRoy, C.J., Fischer, D.G., Rehill, B.J., Lindroth, R.L., Whitham, T.G. 2008b. Ecological impacts of foliar condensed tannins: a genes-to-ecosystem approach. *Ecosystems* 11:1005-1020.

Vellend, M. Geber, M.A. 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* 8:767-781

Webb, C.O., Ackerly, D.D. McPeck, M.A., Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review on Ecology and Systematics* 33:475-505.

Whitham, T.G., Young, W.P. Martinsen, G.D., Gehring, C.A., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M. Wimp, G.M., Fischer, D.G. Bailey, J.K., Lindroth, R.L., Woolbright, S., Kuske, C.R. 2003. Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype. *Ecology* 84:559-573.

Whitham, T.G., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Bangert, R.K., LeRoy, C.J., Lonsdorf, E.V., Allan, G.J., DiFazio, S.P., Potts, B.M., Fischer, D.G., Gehring, C.A., Lindroth, R.L., Marks, J.C., Hart, S.C., Wimp, G.M., Wooley, S.C. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: From genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 7:510-523