

REVISION

Desempeño fisiológico, estacionalidad y plasticidad fenotípica en pequeños mamíferos: microevolución de la capacidad de cambio en rasgos termorregulatorios

Physiological performance, seasonality and phenotypic plasticity in small mammals: microevolution of change capacity in thermoregulatory characters

ROBERTO F. NESPOLO

Departamento de Ecología, P. Universidad Católica De Chile, Alameda 340, Casilla 114-D, Santiago, Chile, e-mail: rnespolo@genes.bio.puc.cl

RESUMEN

Los ajustes fisiológicos que por aclimatación térmica modifican el fenotipo a corto plazo tendrían una importancia central en aquellos pequeños mamíferos que habitan ambientes térmicamente fluctuantes. Bajo la premisa de que esta capacidad de cambio es adaptativa, en las últimas décadas un gran número de trabajos ha reportado y discutido el patrón desde variadas perspectivas. Sin embargo, esta premisa ha estado siempre relegada a las discusiones y muy pocas veces se ha puesto a prueba teórica o empíricamente, a pesar de que la biología evolutiva y la genética cuantitativa han desarrollado extensamente las herramientas para hacerlo. Creo que esta desconexión histórica se debe a un número de factores ya mencionado previamente por varios autores, que se discuten aquí brevemente. El área ha alcanzado la madurez suficiente como para experimentar un cambio de paradigma en dirección a cuantificar y probar cuantitativamente hipótesis adaptativas en torno a la ecofisiología de la aclimatación. En este ensayo se exponen y desarrollan los recursos que permitirían en último término modelar la evolución de los caracteres termorregulatorios claves de los pequeños endotermos que habitan ambientes estacionales. Esto es, determinando la plasticidad fenotípica asociada a estas variables, usando la norma de reacción como caracter y estimando sus *varianzas genéticas aditivas* y *covarianzas*, para construir la *matriz de varianza-covarianza genética aditiva*. Estos elementos, junto con la estimación del gradiente de selección como un índice de la presión de selección natural permitiría completar el modelo que predice la respuesta evolutiva a la selección natural en una población.

Palabras clave: matriz de varianza-covarianza genética aditiva, gradiente de selección, norma de reacción, endotermia, tasa metabólica.

ABSTRACT

Physiological adjustments that change the short term phenotype due thermal acclimation should be of central importance in small mammals that inhabit seasonal thermal environments. Under the premise of adaptation, a great number of works have reported and discussed the pattern from several points of view in the last few decades. However, this premise always has been relegated to discussions and rarely was tested both theoretically and/or empirically, in spite of the fact that the tools needed to do it now are available from evolutionary biology and quantitative genetics theory. I think this historical disconnection is explained by a number of facts already mentioned by many authors, and discussed here briefly. This area has reached enough maturity to experience a change in paradigm in order to quantify and test adaptive hypotheses about acclimation ecophysiology. In this essay I expose the resources that at last, would permit the modelling of the evolution of key thermoregulatory traits of small endotherms inhabiting seasonal environments. That is, determining phenotypic plasticity associated to these variables and using the reaction norm as character itself, and by estimating *additive genetic variances* and *covariances* to build the *variance-covariance additive genetic matrix*. These elements, along with the estimation of the directional selection gradient as an index of natural selection pressure, would permit to complete the model that predicts the evolutionary response to selection in a population.

Key words: variance-covariance genetic additive matrix, selection gradient, reaction norm, endothermy, metabolic rate.

INTRODUCCION

La temperatura ambiental varía en escalas de tiempo y espacio desde unas pocas horas a cambios climáticos de largo plazo. Los organismos deben continuamente regular y mantener sus capacidades funcionales en la medida que su ambiente térmico varía. Las nuevas evidencias indican que las especies exhiben considerable plasticidad en sus respuestas a los cambios de temperatura, dependiendo de su severidad y duración (véase Johnston & Bennett 1996 para una revisión). Esta plasticidad es evidente fenotípicamente en organismos individuales y genotípicamente en poblaciones y especies durante la adaptación evolutiva a diversos ambientes térmicos. La estrecha dependencia térmica en la velocidad de los procesos biológicos de un organismo puede ser modificada y algunas veces aminorada por la aclimatación o aclimatización en períodos de semanas o meses a diferentes temperaturas. Además, el fenotipo fisiológico puede estar afectado permanentemente por la temperatura en ciertas fases ontogénicas críticas. En períodos prolongados de tiempo (evolutivo), las poblaciones pueden adap-

tarse genéticamente a medida que su ambiente térmico cambia, debido a migraciones o a cambios climáticos (véase Johnston & Bennett 1996 para una revisión).

La aclimatación térmica posee significados diferentes cuando se comparan vertebrados ectotermos con endotermos (Schmidt-Nielsen 1995). Entre otros factores, en ectotermos la temperatura ambiental es clave en determinar los patrones de actividad, crecimiento y reproducción (Adolph & Porter 1993, Atkinson 1994, Cossins & Bowler 1987, Porter & Adolph 1996, Sibly & Atkinson 1994). En endotermos sin embargo, los rasgos de historias de vida se ven menos influenciados por la temperatura ambiental debido a que mantienen una estrecha homeostasis térmica. Esta homeostasis es mantenida en gran parte gracias a la modulación facultativa de la conducta y mecanismos de compensación fisiológica que cambian la capacidad termogénica (Bartholomew 1964, Bozinovic & Merritt 1991, Cabanac 1975, Chaffee & Roberts 1971, Heldmaier et al. 1985, Heldmaier 1993, Fig. 1).

La variación en la capacidad termogénica total (MMR, Fig. 1) representa una de las principales

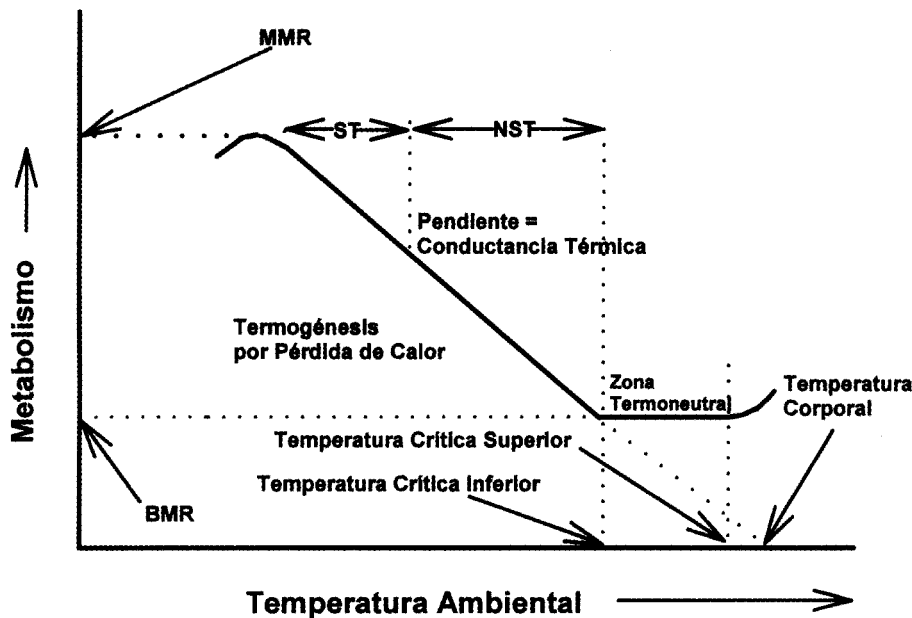


Fig. 1. Vías principales de producción de calor en un mamífero pequeño: tasa metabólica basal (BMR), metabolismo máximo de termorregulación (MMR), termogénesis independiente de los escalofríos (NST) y termogénesis por escalofríos (ST). La capacidad termogénica total (medida como MMR) se descompone en la suma $BMR + NST + ST$.

Main ways of heat production in a small mammal: basal metabolic rate (BMR), thermoregulatory maximum metabolic rate (MMR), nonshivering thermogenesis (NST) and shivering thermogenesis (ST). Total thermogenic capacity (measured as MMR) is decomposed in the sum $BMR + NST + ST$.

estrategias de aclimatación estacional en mamíferos no hibernantes. Esta variable se descompone en termogénesis independiente de escalofríos o nonshivering thermogénesis (NST), termogénesis por escalofríos o shivering thermogénesis (ST) y tasa metabólica basal, mínima o de reposo (BMR; Wunder & Gettinger 1996, Fig. 1). En ambientes estacionales, donde la sobrevivencia de los individuos depende en gran medida del desempeño y eficiencia de estos mecanismos de termorregulación, ellos debieran incidir de manera crucial sobre la adecuación biológica.

Aunque los estudios en capacidad termogénica y aclimatación térmica en pequeños mamíferos son numerosos (e.g., Blumberg & Sokoloff 1997, Dawson & Olson 1988, Haim 1996, Klaus et al. 1988, Lilly & Wunder 1979, Merritt 1995, McDevitt & Speakman 1996, Nespolo & Rosenmann 1997, Nespolo et al. 1999, Wunder & Gettinger 1996, Zegers & Merritt 1988) relativamente pocos autores han considerado su relevancia adaptativa mediante un análisis exhaustivo de las consecuencias del desempeño fisiológico sobre la adecuación biológica en vertebrados (Bauwens et al. 1995, Bennett 1991, Dohm et al. 1996, Garland 1988, Garland et al. 1988, Garland & Bennett 1990, Garland et al. 1990). En mamíferos, la totalidad de la literatura se refiere a especies introducidas o cepas de laboratorio, con tendencia al estudio de caracteres bioquímicos (Lacy & Lynch 1978, Lacy & Lynch, 1979, Lynch & Sulzbach 1984, Lynch et al. 1988, Lynch 1992, Lynch 1994, Nimmo et al. 1985, Snyder 1978). A excepción de Snyder (1978), que estudia el polimorfismo en patrones de migración electroforética de la hemoglobina para *Peromyscus*, y el trabajo de Hayes (1999) que mide selección natural en esta misma especie de altura, hasta la fecha, no he encontrado ningún trabajo donde se estudie el problema desde la perspectiva de la biología evolutiva contemporánea.

La práctica corriente en los estudios clásicos de aclimatación y fisiología comparativa es medir un valor fenotípico y éste compararlo entre especies o asociarlo a un modo de vida en particular (e.g., Schmidt-Nielsen 1995), y la relevancia adaptativa se acepta como un supuesto básico (Huey & Berrigan 1996). Esto sería reflejo de un aislamiento histórico entre biólogos evolucionistas y fisiólogos comparados (sensu Huey & Berrigan 1996). Dicha separación habría llevado a los fisiólogos comparados a ignorar sistemáticamente los avances desarrollados desde hace mucho por los genetistas y biólogos evolutivos, y como consecuencia actualmente se confunde una hipótesis adaptativa en base a variantes de la Hipótesis de Aclimatación Beneficiosa (Huey

& Berrigan 1996, Leroi et al. 1994, Huey et al. 1999) con la prueba de una hipótesis evolutiva (Gould & Lewontin 1979). Magnum & Hochachka (1998), muy influenciados por las aproximaciones bioquímico/molecular, concuerdan con el hecho de que el problema de la fisiología comparada es que ha estado dominada por la elucidación de mecanismos y su significancia adaptativa [beneficiosa], más que por la comprensión de la evolución de los mecanismos y las adaptaciones. Sin embargo, estos autores tratan prácticamente todos los problemas en los que están inmersos los estudios fisiológicos comparativos, mencionan el desdén histórico del estudio de la variabilidad individual (Bennett 1987, Hayes & Jenkins 1997, Pough 1988) e incluso citan los trabajos de Garland y colegas sobre desempeño fisiológico, adecuación biológica y selección natural sin siquiera mencionar las bases genéticas de la evolución fenotípica por selección natural, aspecto central y necesario en esta discusión (Schlichting & Pigliucci 1998). En otras palabras e ilustrativo de una tendencia general, Magnum & Hochachka (1998) saltan entre la mecanística fisiológica/molecular de la aclimatación y adaptación fisiológica, y la reconstrucción de los patrones macroevolutivos (filogenias) en estos rasgos pero evitan el necesario paso intermedio del estudio de la genética cuantitativa, la adecuación biológica y la selección natural para explicar la evolución a corto plazo, o evolución fenotípica, tema especialmente desarrollado por el paradigma evolutivo actual (Haldane 1932, Schlichting & Pigliucci 1998, Wright 1982).

Esta revisión tiene dos objetivos. Primero, resaltar el problema en que se debate la fisiología comparativa y la ecofisiología al no haber considerado durante mucho tiempo a la biología evolutiva y sus métodos, y segundo proponer una visión diferente del fenotipo fisiológico y su inserción en una metodología que permitiría además de cuantificar su valor adaptativo, predecir el curso de su evolución en relación a las presiones de selección existentes. Aunque las metodologías propuestas no son nuevas (por lo cual son explicadas en forma muy general), su aplicación a la fisiología comparada es sin duda reciente y sólo parcial.

NORMAS DE REACCION: UN DESCRIPTOR UNIVERSAL DE PLASTICIDAD FENOTIPICA

Siendo la aclimatación fisiológica un caso particular de plasticidad fenotípica (Huey & Berrigan 1996, Scheiner 1993, Schlichting & Pigliucci 1998), en lo que sigue se intentará situar dentro

de este contexto a los caracteres fisiológicos termorregulatorios que dan cuenta de la aclimatación térmica en pequeños mamíferos.

A pesar de que la plasticidad fenotípica ha sido destacada hace mucho como factor básico de la llamada síntesis evolutiva alternativa (Baldwin 1902, Goldschmidt 1940, Woltreck 1909; en Schlichting & Pigliucci 1998), sólo recientemente se han reconsiderado estos fenómenos dentro de los procesos ecológicos y evolutivos, lo cual se ve reflejado en la intensa investigación a la cual esta siendo sometido el tema (e.g., Agrawal et al. 1999, Blanckenhorn 1998, De Witt 1998, De Witt et al. 1998, Gilbert et al. 1998, Gotthard 1998, Gotthard et al. 1999, Hoffman & Pfennig 1999, Kaitaniemi et al. 1999, Kause et al. 1999, Leonard et al. 1999, Pigliucci & Schlichting 1998, Scheiner 1998, Sword 1999, Tollrian & Harvell 1999, Wu 1998). Según Stearns (1989), plasticidad fenotípica (P. F., en lo que sigue) es un término genérico referido a cualquier tipo de variación fenotípica ambientalmente inducida sobre un genotipo. Norma de reacción (Fig. 2) representaría un tipo especial de P. F. donde la variación es continua, en contraposición al polifenismo que se referiría a dos o más morfos discretos generados por un genotipo (Stearns 1989, Greene 1989, Lively 1986). Aunque la definición de P. F. es muy general, la mayor parte de los autores se refieren a ésta como a cambios inducidos durante el desarrollo que generan una forma adulta invariable (e.g., Collins & Cheek 1983, Partridge & Harvey 1988, Stearns & Koella 1986, Smith-Gill 1983, Tejedo & Reques 1994) y menos atención se ha dedicado (bajo ésta rúbrica) a los fenómenos que ocurren reversiblemente durante la vida de los individuos, más relacionados con la fisiología y la conducta (Huey & Berrigan 1996, Trussell 1996, Trussell 1997). Sin embargo, Scheiner (1993) en una visión más consensual denomina a los fenómenos reversibles como P. F. lábil y a los irreversibles como P. F. fija, y trata a la norma de reacción como una herramienta general aplicable a todos los casos de P. F. (para fenotipos discretos, la norma de reacción tendría forma de S, con su máxima pendiente en la zona de inflexión, Fig. 2D). Este autor reporta tres términos usados para rasgos continuos y cinco para rasgos discretos e intenta unificar esta pluralidad con un sólo modelo que cubre todos los casos. Siguiendo su razonamiento, cualquier norma de reacción puede ser descrita por la siguiente relación general:

$$z(a) = b_0 + b_1 a + b_2 a^2 + \dots + b_m a^m, \quad (1)$$

donde $z(a)$ es el fenotipo expresado en el ambiente medido como a , m es el número de ambientes menos uno, y $b_0, b_1, b_2 \dots b_m$ son los coeficientes del polinomio. La plasticidad es medida como el coeficiente de primer orden y los de orden superior (Scheiner 1993). Así, cuando la

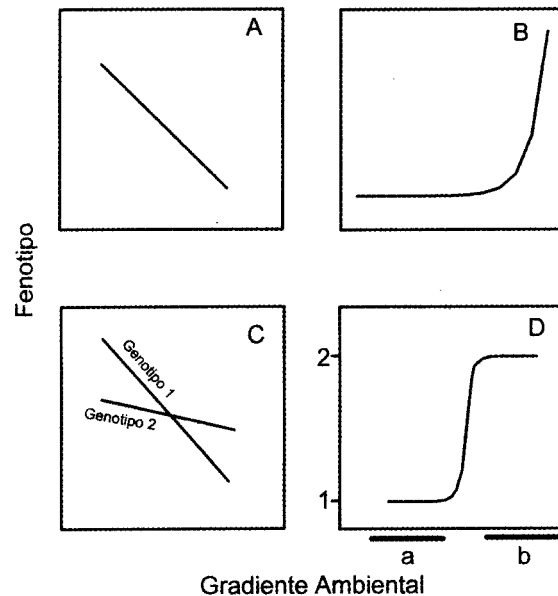


Fig. 2. Normas de reacción en su representación clásica: valor fenotípico en función del gradiente ambiental. A.- lineal (e.g., pigmentación de los segmentos y temperatura de incubación en *Drosophila*, Gilbert et al. 1998), B.- no lineal (exponencial, e.g., fotoperíodo y tiempo de desarrollo larval en una mariposa, Gotthard 1998), C.- interacción fenotipo-ambiente reflejada en el cruce de las normas de reacción de dos genotipos (e.g., arquitectura fenotípica y concentración de nutrientes en distintas cepas de la planta vascular, *Arabidopsis thaliana*, Pigliucci & Schlichting 1998) y D.- polifenismo: el ambiente cambia gradualmente pero los fenotipos son discretos (en este caso 1 y 2, inducidos por los ambientes a y b respectivamente, e.g., defensas inducibles contra depredadores, Tollrian & Harvell 1999).

Reaction norms in their classic representation: phenotypic value versus environmental gradient. A.- linear (e.g., pigmentation of segments and incubation temperature of *Drosophila*, Gilbert et al. 1998), B.- non linear (exponential, e.g., photoperiod and larval development time in a butterfly, Gotthard 1998), C.- phenotype-environment interaction reflected on crosses of reaction norms of two genotypes (e.g., phenotypic architecture and nutrient concentration in different strains of the plant *Arabidopsis thaliana*, Pigliucci & Schlichting 1998), and D.- polyphenism: environment changes gradually but phenotypes are discretos (in this case 1 and 2, both induced by the environments values a and b respectively, e.g., inducible defenses against predators, Tollrian & Harvell 1999).

norma de reacción es lineal (Fig. 2A), su tratamiento se simplifica considerablemente y se hacen aplicables metodologías clásicas para su análisis microevolutivo. En aquel caso, la ecuación (1) se reduce hasta el segundo término ($b_1 a$).

En micromamíferos, la norma de reacción de aclimatación (i.e., variable metabólica *versus* temperatura de aclimatación) de MMR parece presentar una forma lineal con la temperatura de aclimatación, esto dentro del rango de temperaturas que experimentan los animales en su ambiente. Por ejemplo, la norma de reacción del roedor *Abrothrix andinus* (Fig. 3) para MMR y temperatura ambiental es lineal, siendo $b_0 = 13.24 \pm 0.45$ mL O₂ / gh y $b_1 = -0.18 \pm 0.023$ ml O₂/gh°C (Nespolo & Rosenmann 1997). El factor b_1 -la pendiente de la recta- es un componente de gran valor explicativo pues entrega una medida de la razón de cambio metabólico en función de la temperatura, independiente de las temperaturas de aclimatación. En el caso de NST, Jansky (1973) estudió la respuesta de esta variable en ratas aclimatadas a distintas temperaturas ambientales y demuestra que también existe linealidad en la norma de reacción, aunque sus resultados están expresados en porcentaje de BMR lo cual no permite calcular una pendiente. En la literatura de

aclimatación fisiológica existe un número importante de estudios que reportan valores de variables metabólicas en pequeños mamíferos luego de ser aclimatados a distintas condiciones ambientales que permiten establecer la pendiente de la norma de reacción de aclimatación. En la Tabla 1 se muestra la pendiente de la norma de reacción de aclimatación ($=b_1$, véase Fig. 1A) no estandarizada por masa corporal, calculada para BMR, MMR y NST en distintas especies de roedores. Se observa una gran variabilidad en los valores de b_1 para MMR y NST (Tabla 1). En particular, resalta la magnitud de esta medida calculada para MMR en *Phyllotis xanthopygus*, superior a todas las otras especies mostradas, y en general los valores calculados en NST para otras especies de *Phyllotis* comparten esta diferencia. Una visión muy general como esta podría sugerir que este grupo de múridos posee una plasticidad excepcional probablemente debido a su origen biogeográfico. Por otro lado, *Peromyscus* presenta similares valores en la pendiente de N.R. en NST a igual fotoperíodo (2.01 vs 1.94 ml O₂/h°C en fotoperíodo de invierno y 0.83 vs 0.99 ml O₂/h°C en fotoperíodo de verano). Estas observaciones apoyan el tratamiento de la norma de reacción como rasgo fenotípico propio de una especie, y confirma la influencia del fotoperíodo en inducir los cambios metabólicos en forma conjunta con la temperatura de aclimatación (e.g., Heldmaier et al. 1981).

Como se mencionó antes, la capacidad termogénica total está dada por MMR, que consecuentemente muestra los mayores valores de pendiente en la norma de reacción (Tabla 1), y NST muestra magnitudes intermedias. La tasa metabólica basal se reconoce generalmente como invariante en función de la temperatura de aclimatación, sin embargo los valores calculados para *M. auratus* y *C. ludovicianus* (Tabla 1), presentan magnitudes sustancialmente superiores a cero, lo cual podría ser un elemento novedoso en torno a la bioenergética de la aclimatación en ambientes estacionales.

Según Schlichting & Pigliucci (1998), existen dos formas de control genético de la norma de reacción, sensibilidad alélica (respuesta graduada) y genes de plasticidad regulatoria (respuesta cuántica; análogos a la modulación fenotípica y conversión del desarrollo de Smith-Gill 1983, respectivamente). Considerando la naturaleza continua de la expresión de los rasgos fisiológicos termorregulatorios en relación a la temperatura ambiental, la forma más apropiada de considerar su norma de reacción es la sensibilidad alélica. Además, el detallado conocimiento que existe de la maquinaria de expresión génica en

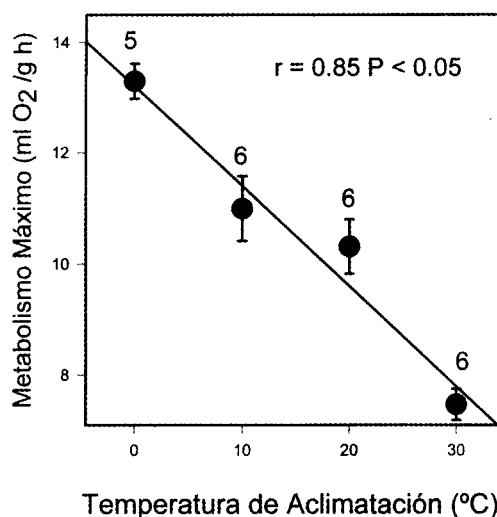


Fig. 3. Norma de reacción de aclimatación en la tasa metabólica máxima del roedor múrido *Abrothrix andinus*, el número de individuos se indica sobre cada punto ($X \pm DE$, datos de Nespolo & Rosenmann 1997).

Aclimation reaction norm of maximum metabolic rate of the murid rodent, *Abrothrix andinus* number of individuals are indicated above each point (data from Nespolo & Rosenmann 1997).

estas variables (véase Magnum & Hochachka 1998) sugiere que la norma de reacción total constituye un fenotipo por derecho propio, gobernado por un único arreglo genético, que reacciona gradualmente frente a cambios ambientales (Bradshaw 1965, Lynch 1992, Schlichting & Levin 1986, Schlichting & Pigliucci 1998), y no como estado de carácter donde un complejo genético detecta variaciones ambientales y cambia alternativamente hacia una u otra maquinaria fisioló-

gica de expresión, que constituye la aproximación alternativa a la evolución de la norma de reacción (véase Falconer 1952, Via & Lande 1985, Via & Lande 1987).

Considerada de esta forma, cada característica de la norma de reacción (curvatura, pendiente, intercepto) estaría sujeta a evolución por selección natural. En términos de los cinco atributos de la norma de reacción descritos por Schlichting & Pigliucci, la norma de reacción de aclimatación en

TABLA 1

Pendiente de la norma de reacción para MMR, NST y BMR (= fenotipos) en función de la temperatura de aclimatación (= ambiente), en roedores (= genotipos). Para hacerlos comparables, los valores de NST fueron corregidos según la definición de Wunder & Gettinger (1996), en que se considera el valor máximo de metabolismo luego de la inyección de norepinefrina

Reaction norm slope for MMR, NST and BMR (= phenotypes) with temperature acclimation (= ambient), in rodents (= genotypes). For comparative purposes, values of NST were corrected by Wunder & Gettinger (1996) definition, in which NST is considered as the maximum value of metabolism after norepinephrine injection

Especie	variable	fotoperíodo HL:HO	origen	pendiente N.R. ml O ₂ /h°C	Ref.
<i>Abrothrix andinus</i>	MMR	12:12	otoño	4.99	4
<i>Clethrionomys rutilus</i>	MMR	12:12	_____	1.76	8
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	MMR	_____	_____	2.26	2
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	MMR	12:12	verano	34.60	5
<i>Peromyscus maniculatus</i>	MMR	_____	_____	5.46	2
<i>Spalacopus cyanus</i>	MMR	12:12	_____	3.74	7
<i>Clethrionomys rutilus</i>	NST	12:12	_____	2.77	8
<i>Mesocricetus auratus</i>	NST	_____	lab.	0.07	3
<i>Mus musculus</i>	NST	12:12	lab	0.28	3
<i>Octodon degus</i>	NST	12:12	invierno	11.03	6
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	NST	12:12	verano	14.52	5
<i>Phyllotis darwini</i>	NST	12:12	otoño	14.58	6
<i>Peromyscus maniculatus</i>	NST	8:16	invierno	2.01	11
<i>Peromyscus maniculatus</i>	NST	16:8	verano	0.83	11
<i>Peromyscus maniculatus</i>	NST	8:16	invierno	1.94	11
<i>Peromyscus maniculatus</i>	NST	16:8	verano	0.99	11
<i>Phodopus sungorus</i>	NST	_____	lab.	3.99	10
<i>Spalacopus cyanus</i>	NST	12:12	lab.	5.00	7
<i>Abrothrix andinus</i>	BMR	12:12	otoño	1.31	4
<i>Cynomys ludovicianus</i>	BMR	_____	_____	5.34	9
<i>Dypodomys ordii</i>	BMR	_____	_____	-0.03	9
<i>Mesocricetus auratus</i>	BMR	_____	_____	3.55	9
<i>Microtus ochrogaster</i>	BMR	_____	_____	0.69	9
<i>Mus musculus</i>	BMR	_____	_____	0.39	9
<i>Peromyscus maniculatus</i>	BMR	_____	_____	0.47	9
<i>Reithrodontomys montanus</i>	BMR	_____	_____	-0.09	9
<i>Rattus norvegicus</i>	BMR	_____	_____	0.26	9
<i>Spalacopus cyanus</i>	BMR	12:12	_____	1.80	7

1.- Feist & Rosenmann 1976; 2.- Heimer & Morrison 1978; 3.- Jansky 1973; 4.- Nespolo & Rosenmann 1997; 5.- Nespolo et al. 1999; 6.- Nespolo, Opazo & Bozinovic (no publicados); 7.- Nespolo, Bacigalupe, Rezende & Bozinovic (no publicados). 8.- Rosenmann et al. 1975; 9.- Wunder & Gettinger 1996; 10.- Wiesinger et al. 1990; 11.- Zegers & Merritt 1988.

pequeños mamíferos poseería alta magnitud, un patrón descrito por decremento monotónico (linealidad y pendiente negativa); dada la capacidad de cambiar a estados alternativos durante la vida de un individuo su reversibilidad sería alta¹, y por último su competencia sería baja o nula dado que no se conoce la existencia de "ventanas" de tiempo durante las cuales se induzcan los cambios fisiológicos (Schlichting & Pigliucci 1998, pp 53).

EVOLUCION DE LA NORMA DE REACCION

Una forma de estudiar la evolución de norma de reacción de caracteres fisiológicos (Fig. 1) es considerar un atributo de ella, por ejemplo su pendiente, que podría ser determinada para BMR, NST y MMR (en adelante B, N y M, respectivamente) en una población focal. Si de estas medidas fenotípicas se estimaran sus varianzas (heredabilidad) y correlaciones genéticas (Falconer 1981), sería posible construir la matriz de varianza/covarianza genética aditiva, G (Lande 1979, Lande & Arnold 1983, Lynch & Walsh 1998, Stearns 1992). Esta es una matriz cuadrada en la cual están representadas las heredabilidades en la diagonal (h^2) y las correlaciones genéticas en el resto de las casillas (r). Tiene tantas columnas (y filas) como caracteres se consideren. Para los rasgos metabólicos mencionados, G será una matriz de 3 x 3 llevando en su diagonal los valores de h^2 para cada uno de estos rasgos:

$$\begin{bmatrix} h^2_B & r_{B,N} & r_{B,M} \\ r_{N,B} & h^2_N & r_{N,M} \\ r_{M,B} & r_{M,N} & h^2_M \end{bmatrix} = G$$

Esta matriz es parte de un modelo general que determina la respuesta evolutiva a la selección natural (Lande 1979, Arnold 1983),

$$[\bar{z}(t) - \bar{z}(0)] = G P^{-1} S \quad (2)$$

¹La norma de reacción de un organismo endotermo que experimenta periódicamente cambios estacionales en su ambiente térmico debiera ser flexible pues los cambios ambientales ocurren año tras año. Sin embargo no existen estudios que apoyen esta afirmación, probablemente porque no es simple ponerla a prueba. Dicho experimento debería demostrar que animales nacidos y crecidos en ambiente frío difirieran en su capacidad de cambio adulto respecto de animales nacidos y crecidos en calor. Sin embargo, como producto del agrupamiento, construcción de nidos y protección ejercida por la madre sobre la camada, el ambiente térmico real que experimenta una cría puede ser muy distinto que la temperatura de aclimatación que se le impone.

donde el paréntesis de la izquierda representa la respuesta a la selección ($\Delta \bar{z}$) formulada como el cambio evolutivo en la media multivariada entre una generación y otra, en este caso un vector de columna compuesto por tres magnitudes. El término de la derecha se compone de la matriz de varianza/covarianza genética aditiva, multiplicada por la inversa de la matriz de covarianza fenotípica (P^{-1}) y el diferencial de selección (S). Este último valor contiene la diferencia intrageneracional entre la media fenotípica después de un evento de selección menos la media fenotípica antes de la selección para cada rasgo (Lynch & Walsh 1998).

La expresión (2) combina de manera independiente todos los componentes de la evolución por selección natural, herencia (G), variación fenotípica (P), intensidad de selección (S) y respuesta a la selección a través de las generaciones, ($\Delta \bar{z}$). Su mensaje es que la adaptación puede ser medida, modelada y predicha en base a un número finito de información obtenible usando las metodologías apropiadas. Por ello, esta ecuación y sus componentes han constituido la piedra angular de los estudios teóricos en evolución desde que fue formulada por Lande en 1979 (Arnold 1983, Arnold & Wade 1984, Charlesworth 1990, Lande & Arnold 1983, Lande 1979, Lynch & Walsh 1998, Phillips & Arnold 1989, Turelli 1988, Turelli et al. 1988, Via & Lande 1985).

El diferencial de selección mide la integración de la fuerza indirecta de selección y la fuerza directa mientras que el gradiente de selección, (β) aísla la fuerza directa de selección sobre el carácter. Siendo $\beta = P^{-1} S$, la ec. (2) queda expresada como:

$$\Delta \bar{z} = G \beta \quad (3)$$

Entonces, β encapsula toda la información sobre la intensidad de selección natural, necesaria para predecir la respuesta direccional a la selección (Arnold 1983, Lande & Arnold 1983). En virtud de la identidad de Robertson-Price (Price 1970, Lynch & Walsh 1998), S puede calcularse como la covarianza entre la adecuación biológica relativa y el la media fenotípica. Por lo tanto, β es el vector de coeficientes de regresión parciales de la adecuación biológica relativa sobre los caracteres (Lande & Arnold 1983).

Dada la generalidad de su desarrollo teórico, el método de Lande & Arnold (1983) es aplicable a variados organismos, ambientes y rasgos. Para este caso, la ecuación (1) representa el fenotipo, la construcción de G se puede efectuar a través de métodos estándar de genética cuantitativa (véase Lynch & Walsh 1998), y la estimación de β a

través de captura, medición y recaptura de individuos (e.g., Grant & Grant 1995, Janzen 1993, O'Connor & Hayes 1999).

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Aunque la plasticidad fenotípica es un tema de interés reciente, la evolución fenotípica y la genética cuantitativa no lo son. La ausencia del enfoque evolutivo en los estudios fisiológicos comparativos y ambientales está siendo reconocida actualmente a través del rescate del método comparativo por medio de la aplicación de nuevas metodologías para el análisis interespecífico, el estudio de la varianza más que la media fenotípica como fuerza motriz de la selección natural, el uso de marcadores moleculares para caracterizar atributos genéticos de las poblaciones y el análisis de la genética cuantitativa de los rasgos fisiológicos. El Simposio de Fisiología Evolutiva de la Reunión Anual de la Sociedad de Biología Integrativa y Comparativa, celebrado en Boston durante Enero de 1999 y cuyos resultados se presentan en el número especial de *American Zoologist* aparecido en Junio de 1999 es un buen ejemplo de este vuelco, en el cual se puede encontrar un retrato representativo de todo lo mencionado con buen grado de integración. Otro ejemplo de la falta de estudios en esta área es el hecho de que la primera evidencia de selección natural direccional sobre un rasgo metabólico en mamíferos acaba de ser publicada (Hayes & O'Connor 1999), un tema que en otros organismos y/o sistemas, lleva décadas de intenso trabajo. Es de esperar que este giro incipiente en la investigación fisiológica comparada sea el pronóstico de una nueva dirección en las próximas décadas, y que este ensayo contribuya a la orientación de nuevos proyectos de investigación experimental y de terreno en Sudamérica.

AGRADECIMIENTOS

Este ensayo se desarrolló como consecuencia de una revisión bibliográfica llevada a cabo por el autor y apoyada por las valiosas interacciones con Pablo Marquet, Francisco Bozinovic y Ricardo Guíñez. Agradezco a todos ellos su fundamental aporte y a Conicyt por una beca doctoral.

LITERATURA CITADA

ADOLPH SC & WP PORTER (1993) Temperature, activity, and lizards life histories. *The American Naturalist* 142: 273-295.

- AGRAWAL AA, C KOBAYASHI & JS THALER (1999) Influence of prey availability and induced host-plant resistance on omnivory by western flower thrips. *Ecology* 80: 518-523.
- ARNOLD SJ (1983) Morphology, performance, and fitness. *The American Zoologist* 23: 347-361.
- ARNOLD SJ & MJ WADE (1984) On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution* 38: 709-719.
- ATKINSON D (1994) Temperature and organism size - a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25: 1-58.
- BARTHOLOMEW GA (1964) The roles of physiology and behaviour in the maintenance of homeostasis in the desert environment. *Symposium of the Society of Experimental Biology* 18: 7-29.
- BAUWENS D, T GARLAND, AM CASTILLA & R VAN DAMME (1995) Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution* 49: 848-863.
- BENNETT AF (1987) Inter-individual variability: an under utilized resource. En: Feder ME, AF Bennet, WR Burggren & RB Huey (eds) *New directions in Ecological Physiology*: 147-169. Cambridge University Press, Cambridge.
- BENNETT AF (1991) The evolution of activity capacity. *Journal of Experimental Biology* 160: 1-23.
- BLANCKENHORN WU (1998) Adaptive phenotypic plasticity in growth, development, and body size in the yellow dung fly. *Evolution* 52: 1394-1407.
- BLUMBERG MS & G SOKOLOFF (1997) Dynamics of brown fat thermogenesis in week-old rats: evidence of relative stability during moderate cold exposure. *Physiological Zoology* 70: 324-330.
- BOZINOVIC F & JF MERRITT (1991) Conducta, estructura y función de micromamíferos en ambientes estacionales: mecanismos compensatorios. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 19-28.
- BRADSHAW AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.
- CABANAC M (1975) Temperature regulation. *Annual Reviews of Physiology* 37: 415-439.
- COLLINS JP & JE CHEEK (1983) Effect of food and density on development of typical and cannibalistic salamander larvae in *Ambystoma tigrinum nebulosum*. *The American Zoologist* 23: 77-84.
- COSSINS & BOWLER (1987) *Temperature Biology of Animals*. Chapman & Hall, London. 339 pp.
- CHAFFEE RR & JC ROBERTS (1971) Temperature acclimation in birds and mammals. *Annual Reviews of Physiology* 33: 155-197.
- CHARLESWORTH B (1990) Optimization models, quantitative genetics, and mutation. *Evolution* 44: 520-538.
- DAWSON TJ & JM OLSON (1988) Thermogenic capabilities of the opossum *Monodelphis domestica* when warm and cold acclimated: similarities between american and australian marsupials. *Comparative Biochemistry and Physiology* 89A: 85-91.
- DE WITT TJ (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity: tests with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 465 - 480.

- DE WITT TJ, A SIH & DS WILSON (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 77-81.
- DOHM MR, JP HAYES & T GARLAND (1996) Quantitative genetics of sprint running speed and swimming endurance in laboratory house mice (*Mus domesticus*). *Evolution* 50: 1688-1701.
- FALCONER DS (1952) The problem of environment and selection. *The American Naturalist* 86: 293-298.
- FALCONER DS (1981) Introducción a la genética cuantitativa. Continental S.A., México. 430 pp.
- FEIST DD & M ROSENMAN (1976) Norepinephrine thermogenesis in seasonally acclimatized and cold acclimated red-backed voles in Alaska. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology* 54: 146-153.
- GARLAND T & AF BENNETT (1990) Quantitative genetics of maximal oxygen consumption in a garter snake. *American Journal of Physiology* 259: R986-R992.
- GARLAND T, F GEISER & RV BAUDINETTE (1988) Comparative locomotor performance of marsupial and placental mammals. *Journal of Zoology of London* 215: 505-522.
- GARLAND T, AF BENNETT & CB DANIELS (1990) Heritability of locomotor performance and its correlates in a natural population. *Experientia* 46: 530-533.
- GILBERT P, B MORETEAU, JR DAVID & SM SCHEINER (1998) Describing the evolution of reaction norm shape: body pigmentation in *Drosophila*. *Evolution* 52: 1501-1506.
- GOTTHARD K (1998) Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 21-39.
- GOTTHARD K, S NYLIN & C WIKLUND (1999) Seasonal plasticity in two satyrine butterflies: state-dependent decision making in relation to daylength. *Oikos* 84: 453-462.
- GOULD SJ & RC LEWONTIN (1979) The spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B* 205: 581-598.
- GRANT PR & BR GRANT (1995) Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution* 49: 241-251.
- GREENE E (1989) A diet-induced developmental polymorphism in a caterpillar. *Science* 243: 643-646.
- HAIM A (1996) Food and energy intake non-shivering thermogenesis and daily rhythm of body temperature in the bushy-tailed gerbil *Sekeetamys calurus*: the role of photoperiod manipulations. *Journal of Thermal Biology* 21: 37-42.
- HALDANE JBS (1932) *The causes of evolution*. Longmans, Green and Co. Limited. UK. 222 pp.
- HAYES JP & SH JENKINS (1997) Individual variation in mammals. *Journal of Mammalogy* 78: 274-293.
- HAYES JP & CSO O'CONNOR (1999) Natural selection on thermogenic capacity of high-altitude deer mice. *Evolution* 53: 1280-1287.
- HEIMER W & P MORRISON (1978) Effects of chronic and intermittent cold exposure on metabolic capacity of *Peromyscus* and *Microtus*. *International Journal of Biometeorology* 22: 129-134.
- HELDMAIER G (1993) Seasonal acclimatization of small mammals. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 86: 67-77.
- HELDMAIER G, S STEINLECHNER, J RAFAEL & P VSIANSKY (1981) Photoperiodic control and effects of melatonin on nonshivering thermogenesis and brown adipose tissue. *Science* 212: 917-919.
- HELDMAIER G, H BOCKLER, A BUCHBERGER, GR LYNCH, W PUCHALSKI, S STEINLECHNER & H WIESINGER (1985) Seasonal acclimation and thermogenesis. En: R Gilles (ed) *Circulation, Respiration and Metabolism*: 490-501. Springer Verlag.
- HUEY RB & D BERRIGAN (1996) Testing evolutionary hypotheses of acclimation. En: Johnson IA & AF Bennett (eds) *Animals and Temperature. Phenotypic and Evolutionary Adaptation*: 205-237. U. Press, Great Britain.
- HUEY RB, D BERRIGAN, GW GILCHRIST & JC HERRON (1999) Testing the adaptive significance of acclimation: a strong inference approach. *The American Zoologist* 39: 323-336.
- JANZEN FJ (1993) An experimental analysis of natural selection on body size of hatchling turtles. *Ecology* 74: 332-341.
- JOHNSTON IA & AF BENNETT (1996) *Animals and temperature: phenotypic and evolutionary adaptation*. Society of Experimental Biology. Seminar Series. Cambridge University Press, Cambridge.
- KAITANIEMI P, S NEUVONEN & T NYSSÖNEN (1999) Effects of cumulative defoliations on growth, reproduction, and insect resistance in mountain birch. *Ecology* 80: 524-532.
- KAUSE A, E HAUKIOJA & S HANHIMAKI (1999) Phenotypic plasticity in foraging behavior of sawfly larvae. *Ecology* 80: 1230-1241.
- KLAUS S, G HELDMAIER & D RICQUIER (1988) Seasonal acclimation of bank voles and wood mice: nonshivering thermogenesis and thermogenic properties of brown adipose tissue mitochondria. *Journal of Comparative Physiology B* 158: 157-164.
- LACY RC & CB LYNCH (1978) Genetic analysis of characters contributing to temperature regulation in *Mus musculus*. Part I covariance of relatives. *Behavioral Genetics* 8: 104.
- LACY RC & CB LYNCH (1979) Quantitative genetic analysis of temperature regulation in *Mus musculus*. I. Partitioning of variance. *Genetics* 91: 743-753.
- LANDE R (1979) Quantitative genetic analysis of multivariate evolution applied to brain: body size allometry. *Evolution* 33: 402-416.
- LANDE R & SJ ARNOLD (1983) The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- LEONARD GH, MD BERTNESS & PO YUND (1999) Crab predation, waterborne cues, and inducible defenses in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Ecology* 80: 1-14.
- LEROI AM, AF BENNETT & RE LENSKI (1994) Temperature acclimation and competitive fitness: an experimental test of the Beneficial Acclimation Assumption. *Proceedings of the National Academy of Science of USA* 91: 1917-1921.

- LILLY FB & BA WUNDER (1979) The interaction of shivering and nonshivering thermogenesis in deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 63C: 31-34.
- LIVELY CM (1986) Canalization versus developmental conversion in a spatially variable environment. *The American Naturalist* 128: 561-572.
- LYNCH CB (1992) Clinal variation in cold adaptation in *Mus domesticus*: verification of predictions from laboratory populations. *The American Naturalist* 139: 1219-1236.
- LYNCH CB (1994) Evolutionary inferences from genetic analyses of cold adaptation in laboratory and wild populations of the house mouse. En: CRB BOAKE (ed) *Quantitative Genetic Studies of Behavioral Evolution*: 278-304. University of Chicago Press.
- LYNCH CB & SULZBACH DS (1984) Quantitative genetic analysis of temperature regulation in *Mus musculus*. II. Diallel analysis of individual traits. *Evolution* 38: 527-540.
- LYNCH CB, DS SULBACH & MS CONNOLLY (1988) Quantitative genetic analysis of temperature regulation in *Mus domesticus* IV. Pleiotropy and genotype-by-environment interaction. *The American Naturalist* 132: 521-537.
- LYNCH M & B WALSH (1998) *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer, Sunderland. 980 pp.
- MAGNUM CP & PW HOCHACHKA (1998) New directions in comparative physiology and biochemistry: mechanisms, adaptations, and evolution. *Physiological Zoology* 71: 471-484.
- MCDEVITT RM & JR SPEAKMAN (1996) Summer acclimatization in the short-tailed field vole, *Microtus agrestis*. *Journal of Comparative Physiology B* 166: 286-293.
- MERRITT JF (1995) Seasonal thermogenesis and changes in body mass of masked shrews, *Sorex cinereus*. *Journal of Mammalogy* 76: 1020-1035.
- NESPOLO RF & M ROSENMAN (1997) Historia térmica de roedores: una aproximación experimental. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 363-370.
- NESPOLO RF, JC OPAZO, M ROSENMAN & F BOZINOVIC (1999) Thermal acclimation, maximum metabolic rate and nonshivering thermogenesis in *Phyllotis xanthopygus* (Rodentia) inhabiting the andean range. *Journal of Mammalogy* 80: 742-748.
- NIMMO MA, RH WILSON & DH SNOW (1985) The inheritance of skeletal muscle fibre composition in mice. *Comparative Biochemistry and Physiology* 81A: 109-115.
- PARTRIDGE L & PH HARVEY (1988) The ecological context of life history evolution. *Science* 241: 1449-1455.
- PHILLIPS PC & SJ ARNOLD (1989) Visualizing multivariate selection. *Evolution* 43: 1209-1222.
- PIGLIUCCI M & CD SCHLICHTING (1998) Reaction norms of *Arabidopsis*. V. Flowering time controls phenotypic architecture in response to nutrient stress. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 285-301.
- POUGH FH (1988) *Evolutionary physiology* (book review). *Science* 240: 1349-1351.
- PORTER WP & SC ADOLPH (1996) Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267-278.
- PRICE GR (1970) Selection and covariance. *Nature* 227: 520-521.
- ROSENMAN M, PR MORRISON & D FEIST (1975) Metabolic response of highland and lowland rodents to simulated high altitudes and cold. *Comparative Biochemistry and Physiology* 51A: 523-530.
- SCHEINER SM (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review in Ecology and Systematics* 24: 35-68.
- SCHEINER SM (1998) Evolution of phenotypic plasticity VII. Evolution in a spatially structured environment. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 303-320.
- SCHLICHTING CD & DA LEVIN (1986) Phenotypic plasticity: an evolving plant character. *Biological Journal of the Linnean Society* 29: 37-47.
- SCHLICHTING C & M PIGLIUCCI (1998) Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sinauer, Sunderland. 400 pp.
- SHMIDT-NIELSEN K (1995) *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press, Cambridge. 602 pp.
- SIBLY RM & D ATKINSON (1994) How rearing temperature affects optimal adult size in ectotherms. *Functional Ecology* 8: 486-493.
- SMITH-GILL SJ (1983) Developmental plasticity: developmental conversion versus developmental modulation. *The American Zoologist* 23: 47-55.
- SNYDER LRG (1978) Genetics of hemoglobin in the deer mouse *Peromyscus maniculatus* part 2: multiple alleles at regulatory loci. *Genetics* 89: 531-550.
- STEARNS SC (1989) The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* 39: 436-445.
- STEARNS S (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford. 249 pp.
- STEARNS SC & JC KOELLA (1986) The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40: 893-913.
- SWORD GA (1999) Density dependent warning coloration. *Nature* 397: 217.
- TEJEDO M & R REQUES (1994) Plasticity in metamorphic traits of natterjack tadpoles: the interactive effects of density and pond duration. *Oikos* 71: 295-304.
- TOLLRIAN R & CD HARVELL (1999) *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton. 383 pp.
- TRUSSELL GC (1996) Phenotypic plasticity in an intertidal snail: the role of a common crab predator. *Evolution* 50: 448-454.
- TRUSSELL GC (1997) Phenotypic plasticity in the foot size of an intertidal snail. *Ecology* 78: 1033-1048.
- TURELLI M (1988) Phenotypic evolution, constant covariance and the maintenance of additive variance. *Evolution* 42: 1342-1347.
- TURELLI M, JH GILLESPIE & R LANDE (1988) Rate tests for selection on quantitative characters during macroevolution and microevolution. *Evolution* 42: 1085-1089.
- VIA S & R LANDE (1985) Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-522.

- VIA S & R LANDE (1987) Evolution of genetic variability in a spatially heterogeneous environment: effects of genotype-environment interaction. *Genetic Research* 49: 147-156.
- WIESINGER, H, S KLAUS & G HELDMAIER (1990) Increased nonshivering thermogenesis, brown fat cytochrome-c oxydase extivity, GDP binding, and uncoupling protein mRNA levels after short daily cold exposure of *Phodopus sungorus*. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology* 68: 195 - 200.
- WRIGHT S (1982) Character change, speciation, and the higher taxa. *Evolution* 32: 427-443.
- WU R (1998) The detection of plasticity genes in heterogeneous environments. *Evolution* 52: 967-977.
- WUNDER BA & RD GETTINGER (1996) Effects of body mass and temperature acclimation on the nonshivering thermogenic response of small mammals. En: Geiser F, AJ Hilbert & SC Nicol (eds) *Adaptations to the Cold: Tenth International Hibernation Symposium*: 131-139. University of New England Press.
- ZEGERS DA & JF MERRITT (1988) Effect of photoperiod and ambient temperature on nonshivering thermogenesis of *Peromyscus maniculatus*. *Acta Theriologica* 33: 273-281.