

## Anfibios y lagartos de alta montaña: Ecofisiología evolutiva y límites altitudinales

CARLOS A. NAVAS<sup>1</sup>

**Resumen.** *A pesar de las difíciles condiciones ambientales de la alta montaña, varios grupos de vertebrados ectotérmicos han invadido alturas extremas. Presento y discuto un paradigma sobre como los vertebrados ectotérmicos han colonizado los ambientes de alta montaña. Se discute: 1) ¿qué tan extremos son los ambientes de alta montaña?, 2) ¿los problemas ecofisiológicos de la alta montaña limitan el desempeño organismal?, 3) ¿la adaptación fisiológica reduce posibles limitaciones?, 4) ¿los ajustes conductuales reducen el impacto climático de la alta montaña?, 5) ¿la plasticidad evolutiva limita la adaptación fisiológica?, y 6) ¿las diferencias entre taxa en la plasticidad fisiológica modulan los patrones de distribución altitudinal? Se concluye que los ambientes de alta montaña son extremos por lo drástico de variables ambientales, por la covariación de variables potencialmente adversas, y por el aumento de la varianza de las mismas. La termorregulación comportamental es más importante en lagartos que en anfibios, pero la fisiología termal de lagartos parece conservada, al menos desde el punto de vista de desempeño locomotor. Las diferencias en la estrategia de invasión de la alta montaña entre tipos de vertebrados ectotérmicos parecen haber influenciado el éxito en la extensión de los rangos altitudinales.*

**Palabras clave:** *Vertebrados ectotérmicos, gradientes altitudinales, termorregulación, Andes.*

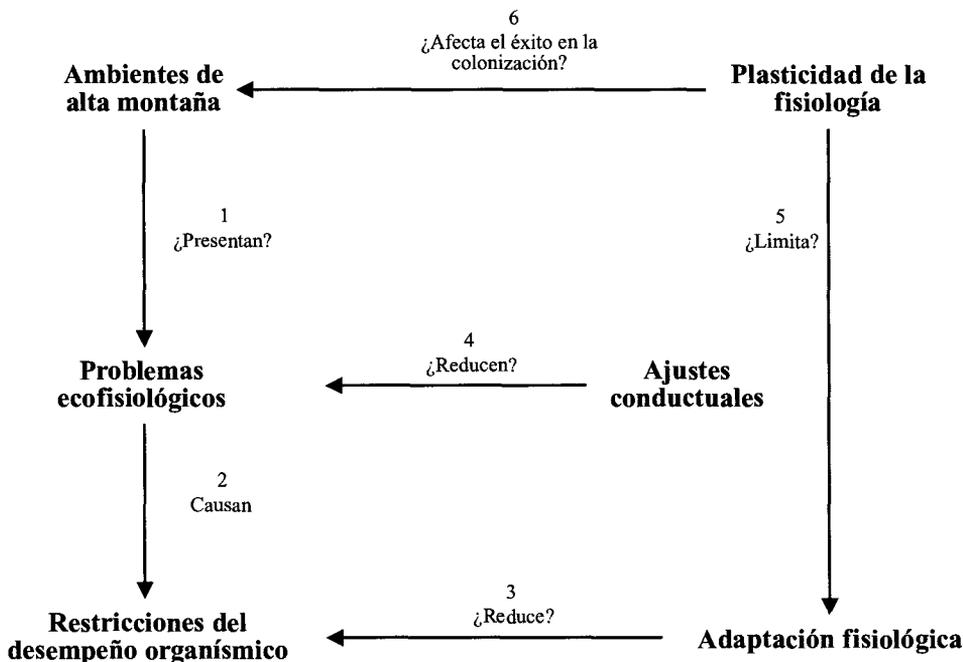
<sup>1</sup> Departamento de Fisiología, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão - Travessa 14 No 321, Cidade Universitária - CEP 05508-900, São Paulo, SP- Brasil. E-mail: [navas@usp.br](mailto:navas@usp.br)

## INTRODUCCIÓN

---

El objetivo último de la ecofisiología evolutiva es entender como los animales funcionan en sus ambientes, y qué procesos evolutivos han permitido la innovación ecológica en diferentes taxa. Los ambientes extremos son laboratorios naturales para estudiar procesos de innovación ecológica, porque en ellos ocurre exageración de mecanismos fisiológicos y estrategias conductuales particulares para lidiar con variables ambientales. Un tipo de ambiente extremo bien representado en América del Sur es el constituido por las grandes altitudes andinas, en las que florecen diversas comunidades biológicas que toleran valores drásticos de un número significativo de variables ambientales (Sarmiento 1986). Las alturas extremas de los Andes, incluso aquellas en regiones tropicales, son frías y expuestas a intensa radiación ultravioleta, velocidad de vientos altas, lluvia y cubrimiento celeste; mientras que la disponibilidad de oxígeno es limitada. La exageración de diversas características climáticas es interesante en el contexto de estudios ecofisiológicos de carácter evolutivo, particularmente desde el punto de vista de adaptación fisiológica y covariación ecológica.

A pesar de los aparentes desafíos ecológicos, los biomas altoandinos abrigan comunidades que, si bien depauperadas en comparación con aquellas de zonas bajas, presentan diversidad significativa de especies animales en diversos grupos sistemáticos (Duellman 1988, Fjeldså & Krabbe 1990, Mani 1968). La presencia de comunidades herpetológicas prósperas en los ecosistemas de altitud, compuestas principalmente por anfibios y lagartos, es sorprendente dado el rigor climático de las altas montañas y las características metabólicas de estos animales, particularmente su sensibilidad a la disminución de la temperatura (Labra & Vidal este libro). Es de imaginar, entonces, que las especies altoandinas hayan pasado por profundos ajustes evolutivos de la fisiología. Después de tres décadas de estudios ecofisiológicos con herpetofauna de alta montaña, tenemos cierta comprensión de los procesos relacionados con la evolución de la fisiología termal y el comportamiento termoregulador de anfibios y lagartos de altitud (Christian 1998, Marquet et al. 1989, Navas 1997, Pearson & Bradford 1976, Smith & Ballinger 1994, Smith et al. 1993, Swain et al. 1980), sus adaptaciones fisiológicas (Hou & Huang 1999, Navas 1996b, Ruiz 1987, Weber et al. 2002, véase Novoa en este libro) y los procesos que favorecen y limitan sus patrones de distribución altitudinal (Carothers et al. 1996, Carothers et al. 2001, Navas 2002). En este artículo integro la información disponible para construir un paradigma sobre cómo los vertebrados ectotérmicos colonizan y funcionan en los ambientes de alta montaña (Fig. 1) y discuto la ecofisiología evolutiva de la herpetofauna altoandina a partir de las seis ligaciones conceptuales propuestas en ese paradigma.



• Fig. 1. Mapa de conceptos que muestra los factores más relevantes de la ecofisiología evolutiva de vertebrados ectotérmicos. Los vínculos conceptuales son presentados como preguntas para resaltar opciones de investigación que pueden contribuir al entendimiento global de la adaptación de vertebrados ectotérmicos a los ecosistemas de altitud.

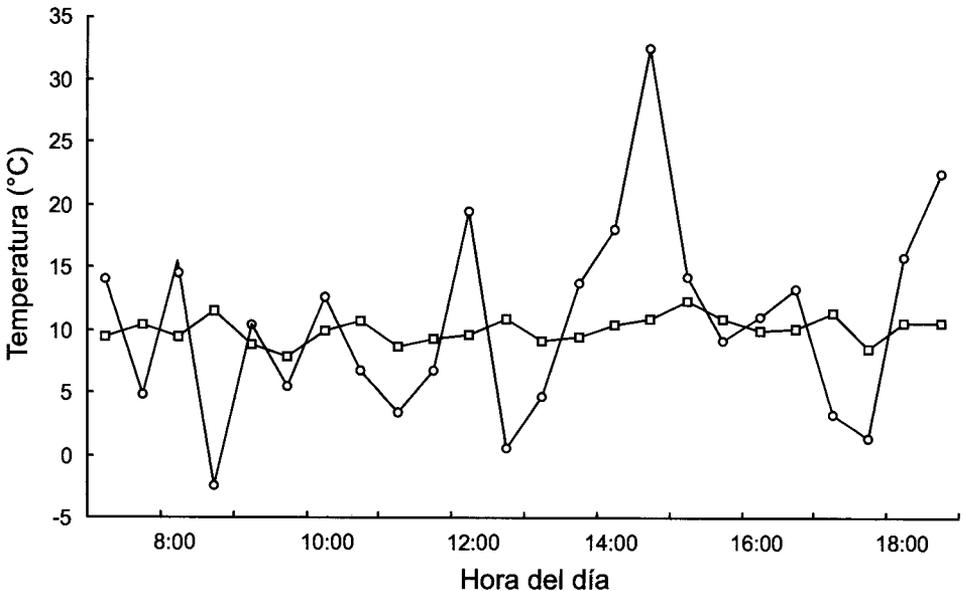
## 1. ¿Cuál es la naturaleza y magnitud de los problemas ecofisiológicos que la alta montaña impone a los vertebrados ectotérmicos?

El aumento del rigor climático con la elevación, particularmente con relación a las temperaturas extremas y la presión parcial de oxígeno baja, es un hecho comprobado por numerosos estudios (Halloy 1989, Sarmiento 1986) y no será tratado aquí (pero véanse Novoa et al en este libro). La discusión, en vez, enfocará un aspecto fundamental más frecuentemente ignorado en la literatura ecofisiológica: los gradientes macroecológicos, particularmente los altitudinales y latitudinales, incluyen no solo transiciones en las medidas de tendencia central de las variables ambientales (por ejemplo la media), sino también cambios en dispersión y predecibilidad que tienen implicaciones fisiológicas (Spicer & Gaston 1999). Los ajustes fisiológicos drásticos, mediados por la regulación de la expresión genética, ocurren antes de la llegada del invierno en algunas especies de anfibios en el género *Rana*, que aumentan la concentración de solutos plasmáticos y la producción de proteínas que promueven el congelamiento selectivo de la matriz intercelular (Storey 1997, Storey et al. 1992). Sin embargo, tal estrategia solo puede surgir en el contexto de ciclos anuales y predecibles, y

no, por ejemplo, en elevaciones tropicales donde la variación diaria supera la variación anual (Sarmiento 1986).

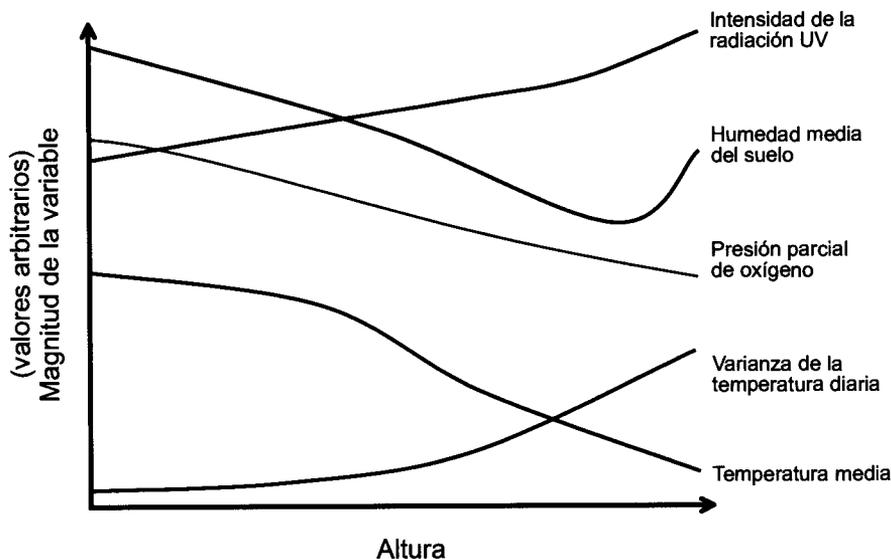
A lo largo de los gradientes altitudinales, particularmente los tropicales, la varianza termal aumenta drásticamente, mas depende significativamente de los patrones de actividad y de los microhábitats utilizados (Carey 1978, Navas 1996a). En términos de temperatura los cuerpos de agua son menos variables que los ambientes terrestres (Navas 1996a), pero los cuerpos de agua pequeños son susceptibles a variaciones extremas en factores bióticos y abióticos (Blaustein et al. 2001). Ignorar que la varianza de las características fisicoquímicas es una variable importante por si propia, puede llevar a conclusiones impropias en estudios ecofisiológicos, pues la varianza ambiental y su grado de predecibilidad determinan el tipo y la magnitud de los ajustes fisiológicos que los organismos deben efectuar en un dado ambiente (Fig. 2). Es importante destacar también que la varianza de la temperatura corporal de un animal ectotérmico en un ambiente fluctuante es influenciada por el tamaño corporal del animal. En ambientes similares lagartos de menor porte sufren variaciones de la temperatura corporal mayores que las de animales grandes (Carrascal et al. 1992).

Una consideración aparentemente trivial, mas poco discutida e investigada, es que los animales no están adaptados a variables sino a ambientes, y los



• Fig. 2. Simulación climática durante el día en dos ambientes hipotéticos. La temperatura media es 10 °C en los dos casos, pero uno de los ambientes (cuadrados) tiene una desviación standard igual a uno y el otro (círculos) igual a 10. Nótese que la necesidad de independencia termal del desempeño comportamental y el tipo de especialización fisiológica esperada será diferente en los dos ambientes.

ambientes extremos incluyen numerosas variables potencialmente limitantes. Los gradientes altitudinales están acompañados de compleja covariación ecofisiológica (Fig. 3). El proceso de adaptación fisiológica necesario para que vertebrados ectotérmicos consigan invadir y colonizar las grandes alturas andinas requiere adaptación simultánea de todas las covariables que componen este ambiente.



• Fig. 3. Ilustración del carácter multidimensional de la variación ecológica a lo largo de un gradiente altitudinal tropical. Las curvas muestran posibles tendencias de algunas variables que pueden afectar directamente las comunidades herpetológicas.

## 2. ¿Hasta dónde las condiciones fisicoquímicas de la alta montaña limitan el desempeño organismal de vertebrados ectotérmicos?

La disminución de la temperatura corporal afecta diversos aspectos de la fisiología organismal de vertebrados ectotérmicos incluyendo la velocidad máxima (Autumm et al. 1994, Van Berkum 1988, Wagner & Gleeson 1996), la probabilidad de eclosión exitosa (Ji et al. 2002, Shine 2002a), el desempeño vocal (Navas & Bevier 2001), la locomoción y la capacidad aeróbica (Navas 1996b, Navas & Bevier 2001, Navas et al. 1999, Rogowitz & Sanchez-Rivolea 1999). Además de los efectos agudos, la temperatura ambiental afecta aspectos relevantes de la historia natural de anfibios y lagartos, por el ejemplo tamaño en el momento de la eclosión, el tamaño adulto, la tasa de desenvolvimiento y el crecimiento, la probabilidad de alcanzar edad reproductiva, y la fecundidad (Adolph & Porter 1993, Grant & Dunham 1990, Luddecke 1997).

La concentración de oxígeno disminuye con la elevación y puede comprometer la actividad aeróbica en condiciones extremas. Los anfibios y los lagartos tienen tasas metabólicas bajas, de 10 a 20 veces menores que las de animales endotérmicos de tamaño similar, y posiblemente experimentan de manera menos drástica la reducción en presión parcial de oxígeno. No obstante, anfibios andinos exclusivamente acuáticos y de altitudes extremas, por ejemplo *Telmatobious*, un género particularmente diversificado en lago Titicaca (Benavides et al. 2002) pueden en teoría sufrir limitaciones de oxígeno debido a la baja concentración de este gas en el agua, particularmente durante la vocalización, una actividad que en numerosas especies es altamente energética y sustentada principalmente por vías metabólicas de carácter aeróbico (Taigen & Wells 1985, Wells & Taigen 1989).

Los efectos de los gradientes de humedad sobre la estructura de las comunidades de herpetofauna de alta montaña son relativamente poco entendidos. Parece existir un contraste entre zonas tropicales y templadas en lo referente a la relación altitud - humedad. En los páramos ecuatoriales el suelo es por lo general bastante húmedo y ofrece una variedad de microhábitats que pueden ser utilizados para la reproducción de anfibios, por ejemplo charcos temporales de diversos tamaños, desde fitotermas a lagos y lagunas, además de aguas corrientes de diferentes tipos y cauces (Navas 1996a). Por estas razones, la disponibilidad de sitios para reproducción o la susceptibilidad a la deshidratación no parece haber sido un factor limitante para la radiación altitudinal de anfibios en los trópicos, excepto en altitudes muy extremas donde la presencia de agua líquida posiblemente se convierte en factor restrictivo. Las montañas andinas de zonas templadas tienden a ser más áridas y posiblemente menos diversas en microhábitats acuáticos, de manera que el factor humedad puede ganar importancia en estas latitudes (Peafur & Duellman 1980).

Como mencioné, se conoce muy poco sobre los efectos de la varianza ambiental sobre el desempeño fisiológico y organismal de la herpetofauna, mas es claro que la variación termal per se podría limitar el desempeño organismal. El aumento de la varianza de la temperatura corporal con la altitud ha sido comprobado en algunas especies de lagartos (Brana 1991). Otro aspecto a ser mencionado es que diversas variables ambientales que comprometen el desempeño de los organismos lo hacen en diferentes escalas temporales. La temperatura, como ya indiqué, tiene efectos agudos y a largo plazo sobre el desempeño comportamental de la mayor parte de los vertebrados ectotérmicos estudiados (por ejemplo (Navas et al. 1999, Van Berkum 1986). Variaciones termales a corto plazo, comunes en las montañas tropicales, pueden afectar el desempeño comportamental de un ectotermo en el propio momento de su ocurrencia. Otras variables, como por ejemplo la intensidad de la radiación ultravioleta, afectan los individuos a largo plazo, eventualmente disminuyendo la expectativa de vida (Belden & Blaustein 2002). La disponibilidad de recursos tróficos, eventualmente disminuida en altitudes extremas, podrían limitar el tamaño de las poblaciones, y disminuir el

tiempo esperado hasta la extinción. Por ejemplo, las poblaciones en los extremos del rango ecológico de una especie podrían ser susceptibles a extinción y dependientes de continuos procesos de recolonización (Spicer & Gaston 1999). Las variables que ocasionan efectos agudos son más fáciles de detectar y de estudiar, mas no son las únicas importantes; mas todavía, pueden existir complejas interacciones entre variables ecológicas, que últimamente afectan la fisiología e historias de vida de los individuos, causando diferenciación entre poblaciones (Beaupre et al. 1993, Dunham et al. 1989).

### 3. ¿La adaptación fisiológica mejora el desempeño organismal de vertebrados ectotérmicos en las condiciones de alta montaña?

La adaptación termal con la altitud ha sido reportada en unos pocos lagartos. En *Anolis* existe compensación fisiológica de la ecología termal, pues la temperatura óptima corresponde con la temperatura de actividad (Van Berkum 1986). Este tipo de compensación, sin embargo, podría ser específica de *Anolis*, un género que mantiene temperaturas relativamente bajas y es poco heliotérmico. Tanto geckos (Huey et al. 1989) como algunos lagartos Agámidos (Hertz et al. 1983) son más rápidos a temperaturas mayores que las experimentadas durante la actividad. Como en estos grupos parece haber transcurrido suficiente tiempo evolutivo para que ocurra algún tipo de compensación, estos resultados sugieren que la adaptación termal es innecesaria o inviable. Trabajos adicionales sobre el metabolismo energético de lagartos sugieren, en general, inexistencia de ajustes en la tasa metabólica con altitud o latitud (Grenot et al. 1995, Hertz 1992, Labra & Rosenmann 1994, Patterson 1991, Rogowitz 1996), resultados que en conjunto sugieren que la fisiología termal y metabólica de lagartos tiende a ser conservada.

Los resultados con anfibios, en contraste, muestran claras tendencias adaptativas. Por ejemplo, *Eleutherodactylus portoricensis* (Schmidt 1927) una rana de montaña de Puerto rico, salta mejor que las congénicos de zonas bajas a temperaturas próximas a los 20 - 25 °C, pero su desempeño es peor a 30 °C (Beuchat et al. 1984), y varias otras especies de anuros saltan mejor a las temperaturas de actividad en el campo (Knowles & Weigl 1990). Especies de anuros en las familias Dendrobatidae, Hylidae, Bufonidae y Leptodactylidae, que viven entre los 2.600 y los 3.500 m en los páramos de la Cordillera Oriental de Colombia {*Atelopus* sp. nov., *Colosthetus supunctatus* (Dendrobatidae Cope 1866), *Eleutherodactylus bogotensis* (Leptodactylidae Peters 1863), e *Hyla. Labialis* (Hylidae Peters, 1863)} exhiben poquísima dependencia termal de la locomoción y son capaces de nadar a temperaturas (< 10 °C) que incapacitan especies congéneres de zonas bajas (Navas 1996b)}. A 10 °C, además, estas especies muestran tasas metabólicas durante la actividad mucho mayores que las de congéneres de zonas bajas (Navas 1996b). Como temperaturas menores a los 17 °C incapacitan muchas especies anfibios (Synder & Weathers 1975), las tendencias observadas

en especies de páramo sugieren especialización, convergencia evolutiva y por lo tanto adaptación. Otras especies de la familia Hylidae que exhiben diferentes temperaturas de actividad gracias a diferencias latitudinales, también muestran ajustes de la función de desempeño compatibles con las diferencias en temperatura de actividad (John-Alder et al. 1988).

Con respecto a la vocalización, un comportamiento reproductivo que es energéticamente costoso en muchas especies de anfibios (Taigen & Wells 1985), no existe reporte de independencia termal total, excepto en especies con bajas tasas de producción de sonido en las que los aspectos motivacionales deben predominar (Navas 1996c). En especies altoandinas que vocalizan intensamente, como el dendrobátido *Colostethus subpunctatus* y el hylídeo *Hyla labialis*, las tasas de vocalización son afectadas por la temperatura, como reportado para varias especies de anuros (Navas & Bevier 2001), mas la dependencia termal no es particularmente alta. Varios aspectos de la vocalización de estas dos especies sugieren cierto grado de adaptación termal (Luddecke & Sanchez 2002, Navas & Bevier 2001). Por otra parte, las temperaturas críticas máximas (temperatura más alta que permite la recuperación de una postura normal después de colocar el animal sobre la espalda) de anfibios de zonas bajas (ver Synder & Weathers 1975) son similares a las de especies de alta montaña {*T. culeus*, 32.6 (Hutchison 1982); *E. bogotensis*, 34.5; *C. subpunctatus*, 32.6 (Hutchison 1965); *H. labialis*, 38.5 (Hutchison 1965, Mahoney & Hutchison 1969)}. La relevancia ecológica de estos datos, no obstante, es poco clara, e infelizmente no existen datos similares publicados sobre las temperaturas críticas mínimas de alta montaña. En conjunto, los trabajos sobre desempeño vocal y locomotor de anfibios de alta montaña sugieren que la adaptación termal es común y ha evolucionado de forma independiente varias veces.

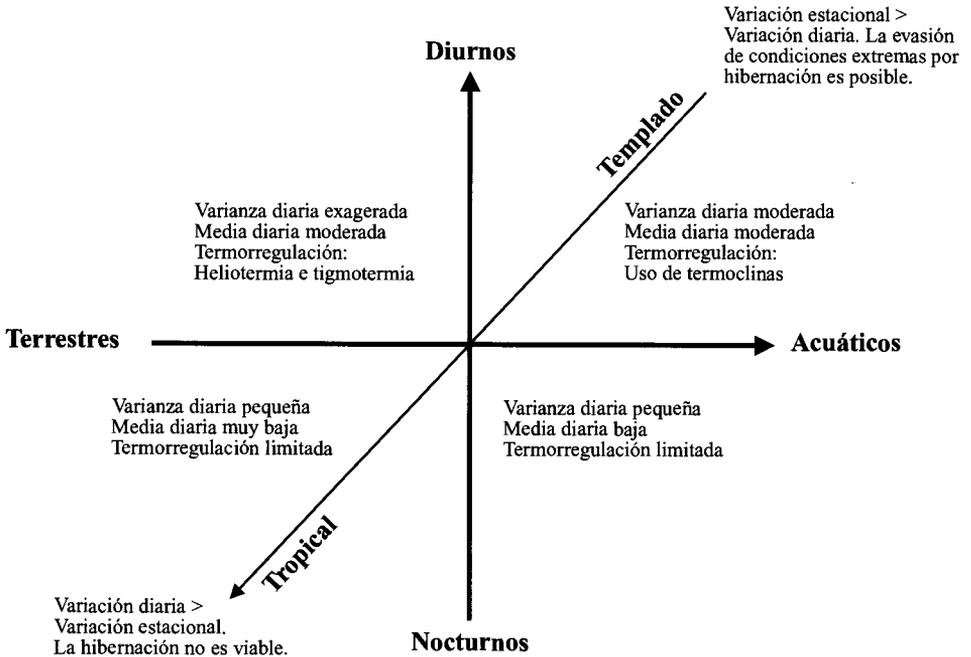
Con respecto a la captación de oxígeno, anuros del género *Telmatobius* (Leptodactylidae) tienen pliegues cutáneos que aparentemente aumentan el intercambio de gases respiratorios, y además poseen un número de modificaciones de la fisiología aparentemente relacionados con la captación de oxígeno, incluyendo una alta concentración de hemoglobina y de glóbulos rojos (Hutchison 1982, Hutchison et al. 1976, Ruiz 1987, Ruiz et al. 1989). Una población de *Telmatobius peruvianus* (Wiegmann 1834) localizada a 3800m presenta isoformas de hemoglobina aparentemente especializadas para el transporte de oxígeno en condiciones de baja presión parcial de ese gas (Weber et al. 2002). Estudios con *Bufo spinulosus* en los Andes Peruanos (Wiegman 1843) indican que individuos de poblaciones en altitudes extremas (> 3.200 m) presentan más y menores glóbulos rojos en comparación con los de poblaciones menos extremas (Ruiz et al. 1989). En conjunto, estos trabajos sugieren que los anuros sufren cierto estrés por la baja presión de oxígeno de las grandes elevaciones, que este es significativo y conducente a ajustes fisiológicos principalmente en elevaciones extremas. Existe la sugerencia de que fenómenos similares puedan ocurrir en lagartos del género *Liolaemus* (Hutchison 1982), pero el tema ha recibido poca atención.

#### 4. ¿El impacto de las condiciones ecológicas de la alta montaña sobre el desempeño de vertebrados ectotérmicos puede ser reducido por medio de ajustes comportamentales?

En la década de los cuarenta, dos artículos clásicos documentaron la importancia evolutiva de la termorregulación en lagartos (Bogert 1964, Cowles & Bogert 1944). La termorregulación permite mantener una temperatura corporal alta y constante, y un desempeño estable durante la actividad (Huey 1982, Labra & Vidal este libro). Las temperaturas de actividad de lagartos tienden a ser similares a lo largo de gradientes altitudinales porque la termorregulación comportamental compensa total o parcialmente la variación climática (Adolph 1990, Carothers et al. 1998, Hertz 1981, Marquet et al. 1989). Además, lagartos de elevaciones extremas pueden mantener temperaturas de actividad próximas a las de especies de ambientes tropicales. Por ejemplo, especies en el género *Sceloporus* consiguen mantener, mediante la exposición al sol, temperaturas de actividad superiores a los 30 °C entre 3.700 y 4.400 m (Lemos-Espinal & Ballinger 1995), habilidad también reportada en *Liolaemus multiformis* (Cope 1876 = *signifer* fide Laurent 1992) típico de elevaciones superiores a los 4.000 m en Perú (Pearson & Bradford 1976).

En contraste con lagartos, los anfibios tienen un tegumento permeable y la exposición al sol aumenta de la tasa de evaporación de agua. Esta característica permite evitar el calentamiento excesivo en condiciones de estrés termal (Brattstrom 1959), mas dificulta el aumento de la temperatura corporal (Kobelt & Linsenmair 1986, Lillywhite 1970, Lillywhite et al. 1998). Una consecuencia de este aspecto de la fisiología es que la temperatura de campo de los anfibios por lo general iguala la temperatura ambiental y pueden ser estimada utilizando modelos de agar conectados a cargadores de datos (Navas & Araujo 2000). Unas pocas especies de anfibios termorregulan tan eficientemente como lagartos, pues la permeabilidad de la piel se reduce mediante secreciones (Wygoda & Williams 1991). Algunas ranas arborícolas (Wygoda 1984) o de ambientes áridos (Navas et al. 2002) tienen permeabilidad cutánea reducida y se exponen al sol cuando las condiciones climáticas son apropiadas. Este podría ser el caso de algunas especies altoandinas que termorregulan oportunísticamente, por ejemplo *Hyla labialis*, especie heliotérmica que mantiene, entre los 2.600 y los 3.500 m. de altura, temperaturas corporales que ocasionalmente pueden pasar los 25 °C (Navas 1996a, Valdivieso & Tamsitt 1974). La exposición al sol ha sido reportada también en especies de alta montaña en los géneros *Rana* (Ranidae) (Vences et al. 2002) y *Bufo* (Bufonidae) (Carey 1978). Otros tipos de termoregulación han sido detectados en anuros Andinos. *Eleutherodactylus bogotensis* (3500 m) selecciona temperaturas altas en los gradientes termales que se forman debajo de las rocas en días soleados (Navas 1996a) y *Bufo spinulosus* selecciona substratos relativamente calientes (Sinsch 1989, Sinsch 1991). *Colostethus subpunctatus* (3500 m) aumenta la actividad vocal con la temperatura (Navas 1996c 1996d).

Como la termorregulación en anfibios de altitudes extremas tiende a ser oportunista y poco eficiente, y dado que muchas especies son más activas durante la noche que durante el día, la temperatura de actividad disminuye a lo largo de gradientes altitudinales (Navas 2002). Por otra parte, la temperatura de actividad en anfibios es claramente dependiente de la ecología de la especie. La Fig. 4 ilustra algunas de las más importantes relaciones entre hábitat, actividad y temperatura corporal en anfibios de alta montaña y la Fig. 5 presenta el intervalo de temperaturas de actividad de algunas especies de anfibios altoandinos. Nótese que los anfibios terrestres y nocturnos son los que experimentan de manera más intensa las bajas temperaturas de la alta montaña.



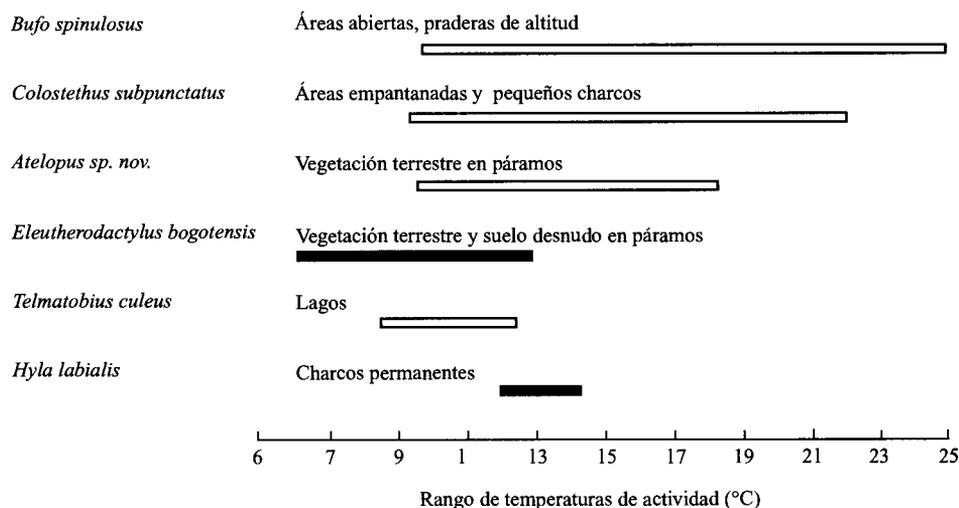
• Fig. 4. Influencia del tipo de microhábitat y los patrones de actividad en la ecología termal de vertebrados ectotérmicos de alta montaña a lo largo de gradientes latitudinales (modificado de Navas 1996a).

## 5. ¿La plasticidad de la fisiología limita el potencial adaptativo de vertebrados ectotérmicos a lo largo de gradientes altitudinales?

Como fue mostrado anteriormente, los ajustes de la fisiología termal han sido fundamentales para la colonización de hábitats de altitud tanto en anfibios como en algunos lagartos. Estos ajustes pueden ser de diversos tipos, incluyendo los derivados de variación genotípica adaptativa en la población y los originados

por plasticidad fenotípica. Los ajustes intraindividuales generalmente reversibles, conocidos como aclimatización, han sido desde hace tiempo reportados en la literatura herpetológica, incluso en el contexto específico de la alta montaña (Brattstrom 1968). Este tipo de respuestas es generalmente interpretada como adaptativa (ver crítica en Feder et al. 1984), y aparentemente engloban una serie de respuestas bioquímicas y celulares que mejoran la actuación de vertebrados ectotérmicos expuestos a un cambio relativamente prolongado de la temperatura de actividad (Gracey et al. 1996, Guderley & St. Pierre 1996). Este fenómeno ha sido reportado en anfibios de climas templados (Rome et al. 1992), pero no en lagartos o anfibios tropicales, incluyendo especies altoandinas (Feder 1982, Navas 1996b, Tsuji 1988, Wilson & Franklin 2000). Si este patrón es generalizado, la aclimatización debe ser relativamente poco importante en el caso de los anfibios de la alta montaña tropical. La aclimatización en lagartos de alta montaña ha recibido relativamente poca atención, mas algunas especies de zonas altas presentan cambios en la fisiología termal y metabólica después de la exposición artificial a temperaturas relativamente bajas (Patterson 1991, Tocher & Davison 1996). Esta tendencia, no obstante, no aparece en *Anolis* de elevaciones moderadas (Rogowitz 1996). Están disponibles en la literatura revisiones relativamente recientes sobre las implicaciones evolutivas de la aclimatización de vertebrados ectotérmicos (Garland & Adolph 1991, Huey & Berrigan 1996, Hutchison & Dupré 1992).

Como discutido en la sección 3, evidentemente ocurren ajustes evolutivos de la fisiología termal; no obstante, la teoría evolutiva postula requisitos, compro-

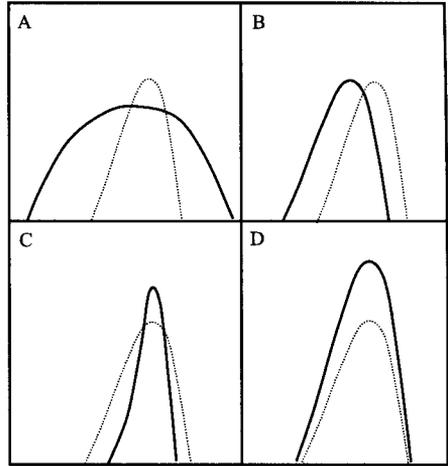
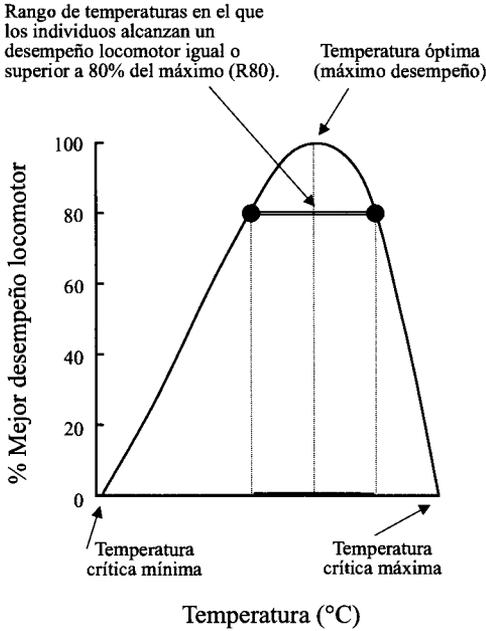


• Fig. 5. Rango de temperaturas de actividad en algunos anfibios altoandinos de diferentes hábitats. Las barras negras señalizan actividad principalmente nocturna (modificado de Navas 1997).

misos y factores limitantes que pueden restringir la adaptación termal. Por ejemplo, los conjuntos de variables fenotípicas funcionalmente integradas pueden tener pocos grados de libertad para la evolución independiente de cada variable (Shwenk & Wagner 2001). Además, las características fisiológicas adaptativas surgen solo si 1) existe variación, 2) esta es consistente entre individuos, 3) es heredable y 4) existe selección natural sobre la biología termal (véase Nespolo en este libro). Conociendo estos requisitos es posible someter a prueba hipótesis nulas relevantes en ecofisiología evolutiva, pues si en un grupo sistemático la coadaptación fisiología-ambiente no es evidente, alguna de las premisas anteriores no aplica (Angilletta Jr. et al. 2002). De estos conceptos nace la relevancia de realizar estudios sobre variación individual (Bennett 1987), repetibilidad del comportamiento y de la fisiología (Longphre & Gatten 1994, Runkle et al. 1994), heredabilidad de caracteres fisiológicos (Sorci et al. 1995, Tejedo et al. 2000), y la intensidad de la selección natural sobre los mismos (Sorci & Clobert 1999, véase el Prefacio). Lamentablemente los vertebrados ectotérmicos de alta montaña no han recibido suficiente atención desde este punto de vista.

La fisiología de la locomoción, estimada a través de velocidad máxima, distancia saltada y otras medidas, son tipos de variables ampliamente utilizadas en ecofisiología. Acompañando el raciocinio del párrafo anterior, los lagartos deben correr más rápido a la temperatura de actividad típica en el campo (Bennett 1980, Huey & Bennett 1987), y si la temperatura de campo es menor a lo esperado debido a la altitud, entonces la curva de desempeño locomotor contra temperatura debería sufrir algún tipo de ajuste. Estas curvas, también llamadas funciones de desempeño (Fig. 6), han recibido bastante atención en fisiología evolutiva (ver revisión en Angilletta Jr. et al. 2002, Bennett & Huey 1990). Si un taxon, por ejemplo un género, ocupa un gradiente altitudinal significativo, y ese gradiente envuelve diferencias en la temperatura de actividad, el estudio de las funciones de desempeño ofrece información sobre la plasticidad evolutiva de la fisiología en ese género. Diferentes razones pueden restringir la evolución de las funciones de desempeño que, sea dicho de paso, no están limitadas al desempeño locomotor. Estos autores también señalan que la capacidad para la evolución de funciones de desempeño varía significativamente entre taxa y entre características. Por ejemplo la relación temperatura - tasas de crecimiento y desarrollo parece ser más susceptible a evolución que la relación desempeño locomotor - temperatura.

La teoría evolutiva predice la existencia de compromisos evolutivos en los que dos o más características fisiológicas no pueden ser optimizadas simultáneamente. Así, la adaptación a temperaturas frías puede limitar la actividad a temperaturas altas, o la euritermia puede venir acompañada de disminución del desempeño absoluto. Si este tipo de compromisos no existiera, los vertebrados ectotérmicos deberán ser todos capaces de alcanzar el desempeño comportamental y fisiológico máximo a cualquier temperatura ecológicamente relevante, y sus funciones de desempeño serían líneas constantes. Este, ciertamente, no es el caso



• Fig. 6. Descripción de la función típica de desempeño en relación a la temperatura para un vertebrado ectotérmico. El panel a la derecha indica cuatro posibilidades de adaptación termal en la que la función de desempeño en líneas punteadas es la condición ancestral y la línea más gruesa es la función derivada. A) Expansión del R80 favoreciendo la euritermia, pero con cierta reducción del desempeño absoluto, suponiendo compromisos evolutivos entre estos dos posibles ajustes. B) Adaptación a temperaturas bajas mediante el desplazamiento a la izquierda de la función de desempeño. C) Especialización termal con aumento del desempeño absoluto, asumiendo el mismo compromiso evolutivo indicado en A. D) Aumento de la capacidad de actividad a temperaturas bajas mediante el aumento del desempeño absoluto, sin disminución de la especialización termal.

(Huey & Hertz 1984). La cuestión de los compromisos evolutivos en ectotermos fue abordada por Huey & Kingsolver (1993), quienes simularon los resultados de procesos evolutivos en especies hipotéticas que no podían aumentar simultáneamente su máximo desempeño locomotor y un rendimiento mayor o igual al 80% o R80 (Fig. 6). Estas dos opciones, en teoría, podrían resultar de selección natural favoreciendo el desempeño comportamental en ambientes termalmente variables (ver ejemplos en Fig. 6). Este trabajo sugiere que la especialización termal podría ser favorecida en varios contextos, incluso en ambientes termalmente fluctuantes, si favoreciera un mayor desempeño absoluto. Los trabajos posteriores en las mismas líneas han complementado estas ideas, al sugerir que el término *fluctuante* es relativo al tiempo intergeneracional de la especie. La extensión del R80 en funciones de desempeño es favorecida cuando existe heterogeneidad termal entre generaciones y si se asume un compromiso entre el desempeño total y el grado de habilidad para la euritermia. La especialización termal, en contraste, es favorecida cuando la variación termal intrageneracional es grande, o cuando la

premisa de compromisos evolutivos entre desempeño absoluto y extensión del R80 es relajada (Gilchrist 1995).

En el marco de la presente discusión, y teniendo en cuenta la discusión en la sección 3, cabe cuestionar porqué la fisiología termal de lagartos parece ser conservada. Los compromisos evolutivos podrían ser parte de la explicación, a pesar de que anfibios de alta montaña han ganado la habilidad de moverse a temperaturas bajas sin perder la capacidad para la actividad física en temperaturas altas. Otra posibilidad es que haya ocurrido una disminución de la variación genética debida a una larga historia evolutiva asociada a termoregulación comportamental (Navas 2002). Finalmente, es posible que las presiones de selección sean bajas y por tanto la coadaptación fisiología-ambiente no deba ser esperada al menos en lo tocante a locomoción. De hecho, la relación entre desempeño locomotor y adecuación Darwiniana en lagartos es más una premisa teórica que un hecho constatado empíricamente (Angilletta Jr. et al. 2002). Por otra parte, las temperaturas preferidas tienden a ser conservadas dentro de géneros de lagartos (Bogert 1949) y la situación actual puede reflejar una condición ancestral (Angilletta Jr. & Werner 1998). Alternativamente, el problema puede no ser evolutivo sino práctico, por ejemplo si en caso que las medidas de preferencias de temperaturas realizadas en el laboratorio no reflejan la situación en la naturaleza. La termorregulación no está exenta de costos ecológicos (Huey 1974) y en un hábitat estructural simplificado los animales podrían alterar el comportamiento de termoregulación. Finalmente, algunas especies de lagartos pueden explotar ambientes que ofrecen poca oportunidad para la termoregulación (Kingsbury 1993, Kingsbury 1994, Tanaka 1986), lo que también llevaría a falta de acoplamiento entre fisiología y ambiente. Esta hipótesis, sin embargo, difícilmente explicaría lo documentado para lagartos de montaña en la sección 3, pues los hábitats en cuestión parecen permitir la termorregulación.

## **6. ¿Hasta qué punto diferencias en la plasticidad evolutiva de la fisiología influyen en la capacidad de diferentes taxa para extender la distribución altitudinal?**

En los trópicos andinos la altitud extrema parece limitar de manera más dramática a los reptiles. Una estrategia basada en la termoregulación comportamental es viable solo hasta cierta elevación. En alturas extremas el número de horas por día con temperaturas apropiadas para la actividad posiblemente es limitado, lo que ocasionaría problemas en la mantención del balance energético. A partir de cierta elevación los ajustes fisiológicos serían necesarios pero no ocurren, lo que apoya la hipótesis de la plasticidad reducida en la fisiología termal en lagartos. Es interesante notar, sin embargo, que el patrón de diversidad herpetológica observado en las grandes elevaciones de los Andes tropicales no se repite más al sur, donde algunos géneros de lagartos como *Liolaemus* han experimentado impor-

tantes radiaciones (Schulte et al. 2000) y los anfibios son menos diversos (Peafur & Duellman 1980). Un factor relevante es que a medida que aumenta la variación climática anual, la reducción estacional de la actividad se torna una estrategia viable para la herpetofauna de climas templados. Esta situación, combinada con la menor diversidad de nichos apropiados para la reproducción de anfibios, puede contribuir a explicar los contrastantes patrones de diversidad de anfibios y lagartos altoandinos a lo largo de gradientes altitudinales.

Navas (1999, 2002) propuso que la distribución altitudinal de lagartos tropicales en las más extremas elevaciones andinas está limitada por la falta de oportunidad para termorregulación y por la tendencia de este grupo a tener una fisiología termal conservada. Un aspecto interesante es que uno de los géneros de lagartos altoandinos más diverso en regiones subtropicales es *Liolaemus*, y en este la viviparidad ha surgido repetida e independientemente (Schulte et al. 2000). Se ha propuesto que la reproducción ovípara limita la distribución altitudinal en este género (Carothers et al. 2001), y de hecho los efectos nocivos de las temperaturas bajas sobre el desenvolvimiento de embriones de lagarto son bien conocidos (Shine 2002b). Sin embargo, los huevos de algunas especies de lagartos ovíparos de montaña incuban y se desarrollan en temperaturas bajas para lagartos (Shine 1999), hallazgo compatible con la idea, levantada en la sección 5, de que la relación temperatura-tasa de desenvolvimiento y desarrollo es más susceptibles de evolución que otras funciones de desempeño comúnmente estudiadas. Si existe plasticidad evolutiva capaz de mejorar el desarrollo y el crecimiento de embriones de lagartos a temperaturas bajas, entonces la oviparidad no tendría por qué limitar la distribución altitudinal. Como la viviparidad es particularmente común en lagartos de alta montaña (Andrews 2000, Shine 2002b), surge la posibilidad de que los problemas con la oviparidad en grandes elevaciones no estén circunscritos a los efectos de la temperatura exclusivamente, sino a la combinación de condiciones de humedad, disponibilidad de oxígeno y humedad relativa, tres factores que interactúan de manera compleja (Navas 2002).

## Conclusiones y perspectivas para el futuro

---

Para que los vertebrados ectotérmicos, presumiblemente originados a partir de ancestros tropicales de zonas bajas, puedan ocupar comunidades de alta montaña, son necesarios ajustes comportamentales y fisiológicos. En este trabajo se propuso y discutió un modelo de carácter ecofisiológico-evolutivo para integrar la información que existe sobre estos ajustes y definir los caminos de investigación más promisorios para el futuro. Las consideraciones sobre los seis puntos levantados en el paradigma de la Fig. 1 permiten concluir que, si bien es claro que los ambientes de montaña son extremos y limitan la diversidad biológica, el énfasis

en las medias dificulta el entendimiento del problema, particularmente en el trópico donde la variación diaria es extrema. Por otra parte, preguntas básicas como ¿qué tan extremo es un ambiente de alta montaña? ganan complejidad al notar que diferentes microhábitats se caracterizan por regímenes microclimáticos diferentes, y que estas diferencias son exageradas en grandes altitudes. Además, la palabra *extremo* adquiere carácter relativo, pues el desafío fisiológico asociado a la invasión de un nuevo ambiente depende de la diferencia entre las situaciones consideradas ancestral y derivada para un dado taxon. Este punto, presentado en la literatura hace 35 años (Janzen 1967), aguarda pacientemente investigación adicional sobre la plasticidad evolutiva de la fisiología, sus causas y limitantes, la variación entre taxa y características, y la importancia de diferentes características fisiológicas en el contexto ecológico de la alta montaña.

Las comunidades herpetológicas que existen a lo largo de los gradientes altitudinales y latitudinales andinos constituyen modelos de investigación ideales para la investigación de la evolución de la fisiología termal de vertebrados ectotérmicos. Varias razones respaldan esta afirmación: 1) la mayor parte de las especies de los Andes pertenecen a géneros distribuidos a lo largo de gradientes altitudinales significativos, lo que facilita los estudios comparativos. 2) muchas regiones andinas presentan variación altitudinal muy marcada. Así, cambios en las condiciones ambientales ocurren en áreas geográficamente pequeñas y con vías de acceso, lo que facilita la investigación. 3) los anfibios y los reptiles coexisten a lo largo de porciones significativas de los gradientes altitudinales, facilitando el estudio de las diferentes estrategias adaptativas utilizadas por vertebrados ectotérmicos. 4) parte significativa de las especies de la alta montaña son descendientes de ancestros de zonas más bajas (Vuilleumier & Monasterio 1986), lo que permite el estudio de caracteres derivados y de convergencia evolutiva (Navas 1996b). Estos dos enfoques, junto con el estudio de las tasas de evolución basados en hipótesis filogenéticas y el análisis de las causas y correlaciones de la variación fisiológica, hacen parte de los más modernos enfoques en fisiología evolutiva (Feder et al. 2000, Garland & Carter 1994, Hochachka 2000).

Cabe, por último, resaltar que la investigación teórica de problemas relacionados con la colonización de la alta montaña por vertebrados ectotérmicos es extremadamente limitada, mas necesaria. Los modelos sobre intercambios de gases en huevos y los efectos de la temperatura sobre el mismo podrían contribuir al mejor entendimiento de los patrones de distribución de lagartos en las cadenas montañosas. Por otra parte, es necesaria mayor cooperación entre la ecofisiología y la fisiología comparativa, para entender los fundamentos fisiológicos de la variación evolutiva de las funciones de desempeño. Finalmente, cabe destacar que la ecofisiología evolutiva puede contribuir significativamente a elucidar porqué diferentes taxa han, o no han podido extender sus distribuciones altitudinales y, últimamente, entender los patrones de diversidad a lo largo de gradientes altitudinales y latitudinales.

Agradecimientos. Agradezco el apoyo financiero de FAPESP (Fundación de Apoyo a la Investigación del Estado de São Paulo, Brasil) durante la redacción de este artículo y responsable por varios de los artículos de mi autoría citados en este trabajo.

## LITERATURA CITADA

- A ▸ ADOLPH SC (1990) Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71: 315-327.
- ADOLPH SC & WP PORTER (1993) Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist* 142: 273-295.
- ANDREWS RM (2000) Evolution of viviparity in squamate reptiles (*Sceloporus spp.*): a variant of the cold-climate model. *Journal of Zoology* 250: 243-253.
- ANGILLETTA JR. MJ, PE NIEWIAROWSKI & CA NAVAS (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27: 249-268.
- ANGILLETTA JR. MJ & YL WERNER (1998) Australian geckos do not display diel variation in thermoregulatory behavior. *Copeia* 1998: 736-742.
- AUTUMM K, RB WEINSTEIN & JR FULL (1994) Low cost of locomotion increases performance at low temperature in a nocturnal lizard. *Physiological Zoology* 67: 238-262.
- B ▸ BEAUPRE SJ, AE DUNHAM & KL OVERALL (1993) Metabolism of a desert lizard: the effect of mass, sex, population of origin, temperature, time of the day, and feeding on oxygen consumption of *Sceloporus merriami*. *Physiological Zoology* 66: 128-147.
- BELDEN LK & AR BLAUSTEIN (2002) Population differences in sensitivity to uv-b radiation for larval long-toed salamanders. *Ecology* 83: 1586-1590.
- BENAVIDES E, JC ORTIZ & JW SITES (2002) Species boundaries among the *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) of the Lake Titicaca basin: Allozyme and morphological evidence. *Herpetologica* 58: 31-55.
- BENNETT AF (1980) The metabolic foundations of vertebrate behavior. *BioScience* 30: 452-456.
- BENNETT AF (1987) Inter individual variability: an underutilized resource. En: FEDER ME, AF BENNETT, W BURGGREN & RB HUEY (eds.) *New directions in ecological physiology*: 147-166. Cambridge University Press. Cambridge.
- BENNETT AF & RB HUEY (1990) Studying the evolution of physiological performance. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 7: 251-284.
- BEUCHAT CA, FH POUGH & MM STEWART (1984) Response to simultaneous dehydration and thermal stress in 3 species of Puerto Rican frogs. *Journal of Comparative Physiology B* 154: 579-586.
- BLAUSTEIN AR, EL WILDY, LK BELDEN & A HATCH (2001) Influence of abiotic and biotic factors on amphibians in ephemeral ponds with special reference to long-toed salamanders (*Ambystoma macrodactylum*). *Israel Journal of Zoology* 47: 333-345.
- BOGERT CM (1949) Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution* 3: 195-211.
- BOGERT CM (1964) "Little snakes with hands" Amphisbaenids are a taxonomic enigma. *Natural History* 73: 16-24.
- BRANA F (1991) Summer activity patterns and thermoregulation in the wall lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica* 1: 544-549.