

Artículos

¿Qué nos dice la forma de un organismo acerca del lugar donde vive?

María José Tulli¹, Félix B. Cruz² y Virginia Abdala³

¹ CONICET, Instituto de Herpetología-Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, San Miguel de Tucumán (4000), Argentina.

² Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA) CONICET – UNCOMA, Bariloche, Río Negro, Argentina.

³ Instituto de Biodiversidad Neotropical, UNT - CONICET; Cátedra de Biología General, Facultad de Ciencias Naturales e IML, UNT Miguel Lillo 205, San Miguel de Tucumán (4000), Argentina.

Para contestar este tipo de preguntas se usa un programa de investigación que se conoce con el nombre de ecomorfología.

¿Qué es la ecomorfología?

La ecomorfología es una disciplina biológica que estudia la interacción entre el organismo y el ambiente, resaltando la importancia del comportamiento como nexo que permite distinguir qué cambios morfológicos representan una adaptación (Bock & von Wahlert, 1965).

La pregunta más general que se hacen los ecomorfólogos es si la forma de los organismos es un reflejo de su modo de vida. Los estudios ecomorfológicos predicen que hay una correlación entre el diseño (fenotipo o morfología) y la ecología de los organismos, de modo tal que las demandas mecánicas impuestas por los rasgos ecológicos actúen sobre la variabilidad morfológica del sistema implicado.

¿Qué es el diseño?

La palabra diseño se usa mucho en el contexto de la anatomía comparada para referirse a la disposición ordenada de los elementos estructurales de un organismo de modo de posibilitar su funcionamiento coordinado. Es un término útil en el marco de las más variadas disciplinas, desde el arte hasta la ingeniería industrial, pasando por la arquitectura. Desde todas estas perspectivas se asocia diseño a organización, economía (de materiales por ejemplo), equilibrio, armonía entre las partes, exactamente lo que se percibe en los sistemas que conforman un organismo vivo.

La morfología de un organismo se liga a la ecología debido a que determina el límite individual de la habilidad de los organismos de realizar todas las funciones diarias (Figura 1, Arnold, 1983, modificado por Huey & Kingsolver, 1989).

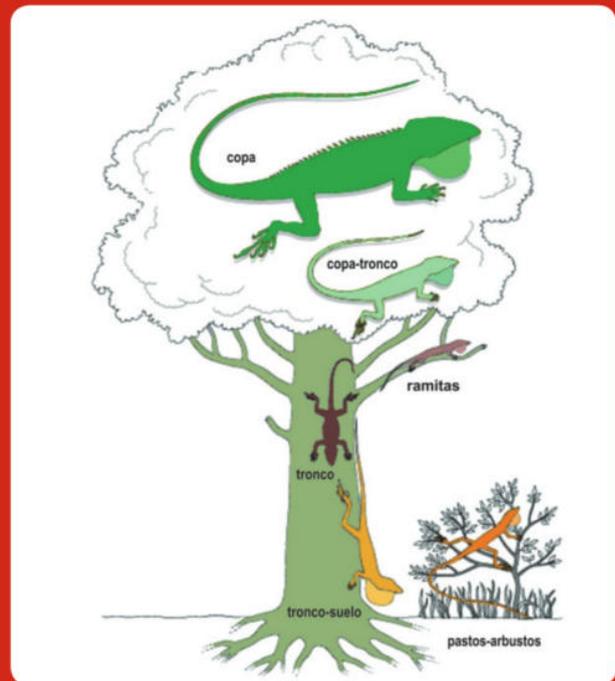


Figura 1. Diagrama de flujo que muestra la ruta a través de la cual la variación del fenotipo influye en el fitness de los organismos. El diseño (morfología-fenotipo) de un organismo afecta la ecología debido a que determina el límite individual de la habilidad de los organismos de realizar todas las funciones diarias.

¿QUÉ ES UN ANOLIS?

Los *Anolis* son lagartijas nativas del Caribe, América Central y del Sur. Constituyen uno de los géneros más diversos del mundo, con casi 400 especies descritas. Estas lagartijas son emblemáticas en los estudios ecomorfológicos desde hace más de 40 años, especialmente las caribeñas. Se ha mostrado que en cada isla de las Antillas Mayores (Española, Cuba, Jamaica y Puerto Rico) se han originado especies morfológica y ecológicamente diferentes y se ha denominado a cada una "ecomorfo" (Fig. 2; Losos, 2009)

Figura 2. Los ecomorfos (modificado de Losos, 2009) |



¿POR QUÉ ESTUDIAMOS ECOMORFOLOGÍA EN LAGARTIJAS?

El estudio de la relación entre la morfología y la ecología se ha incrementado en este último tiempo, sobre todo en lagartijas. Las lagartijas se encuentran en hábitats diversos, desde terrestres abiertos, asociados a superficies rocosas o gravas, hasta arena eólica suelta o firme; pueden estar asociadas a zonas con vegetación densa, tales como pastos altos ralos, hierbas, arbustos y árboles, e incluso a ríos y océanos. Algunas formas están restringidas a un tipo de hábitat, otras en cambio, pueden encontrarse en un amplio rango. Además, el uso creciente de lagartijas en este tipo de estudios podría atribuirse a la facilidad para colectarlas, observarlas, manipularlas y así poder tomar tanto registros morfológicos, como de capacidades, habilidades o desempeño (performance), por ejemplo máxima fuerza ejercida, máxima velocidad de carrera, e incluso las ecológicamente relevantes (habilidad para trepar una superficie vertical, correr, nadar, aceleración, etc.).

¿QUÉ SIGNIFICA DESEMPEÑO Y ADECUACIÓN EN ECOMORFOLOGÍA?

Se entiende por máxima performance o máximo desempeño a la capacidad de un organismo de realizar una función particular con su máximo rendimiento.

Por su parte, adecuación o *fitness* en el sentido darwiniano queda definido como la habilidad de los individuos de sobrevivir y reproducirse en un ambiente determinado, y en transmitir sus genes a la generación siguiente en este ambiente. El desempeño locomotor en un hábitat particular es un componente muy importante del *fitness* (adecuación) de los organismos.

¿POR QUÉ ECOMORFOLOGÍA EN LIOLAEMUS?

En nuestro país existe un género de lagartijas que, a semejanza de *Anolis*, presenta una gran diversidad y explota una gran variedad de hábitats: *Liolaemus*. Sus especies están ampliamente distribuidas en todas las regiones áridas y semiáridas de América del Sur, abarcando un amplio rango de climas, desde Perú, su distribución más boreal, hasta Tierra del Fuego, la más austral. *Liolaemus* es uno de los géneros de lagartijas iguánidas más rico y diverso del mundo, con casi 257 especies descritas (Abdala & Quinteros, 2014) y junto con *Phymaturus* (con 27 especies descritas) y *Ctenoblepharys* constituyen el linaje de los Liolaemini (Lobo et al., 2010; Morando et al., 2013).

¿CÓMO ESTUDIAMOS ECOMORFOLOGÍA EN *LIOLAEMUS*?

Las especies se seleccionan para su estudio de acuerdo a su variabilidad ecológica, ya que presentan tanto formas altamente especializadas para vivir en la arena (e.g. *Liolaemus cuyanus*, Fig. 3a) y en las hendiduras de las paredes rocosas (e.g. *Liolaemus baguali*, Fig. 3b) como generalistas, es decir que viven en cualquier parte (e.g. *Liolaemus koslowskyi*, Fig. 3c). Solamente dos especies son arborícolas, *Liolaemus tenuis* y *L. pictus* (Fig. 3d, e). Luego de analizar qué características deben estudiarse para comprender la capacidad para vivir en los diferentes hábitats, se obtienen los datos morfológicos, por ejemplo el largo hocico-cloaca (LHC), la medida de los dedos de la mano/pata (DI-V, d1-5), medidas del antebrazo (LR), brazo (LH), muslo (LF), pierna (LT), etc. (Fig. 4). Incluso se toman datos de morfología interna tales como la medida de músculos y tendones importantes en la locomoción (Fig. 5). Para la obtención de las variables morfológicas suelen utilizarse ejemplares depositados en colecciones biológicas. Además en ocasiones hay que realizar experimentos con animales vivos, por ejemplo para conocer a qué velocidad corren, cuál es la máxima fuerza de sujeción al sustrato que son capaces de ejercer, etc. Se usan pistas de carrera para medir la velocidad de las lagartijas (Fig. 6a) y dinamómetros para obtener la fuerza de sujeción (Fig. 6b). Con todos estos datos se completan matrices o planillas que luego son analizadas con una metodología estadística muy específica. En todos los casos de estudios con animales vivos, se deben respetar las normas éticas nacionales e internacionales que exigen no hacerlos sufrir, mantenerlos en condiciones de higiene y alimentación adecuadas, etc.



Figura 3. Uso de habitat en *Liolaemus*. **A.** *Liolaemus cuyanus* en arena. **B.** *Liolaemus baguali* en roca. **C.** *L. koslowskyi* sobre el suelo. **D.** *L. tenuis* sobre los árboles. **E.** *L. pictus* sobre los árboles.

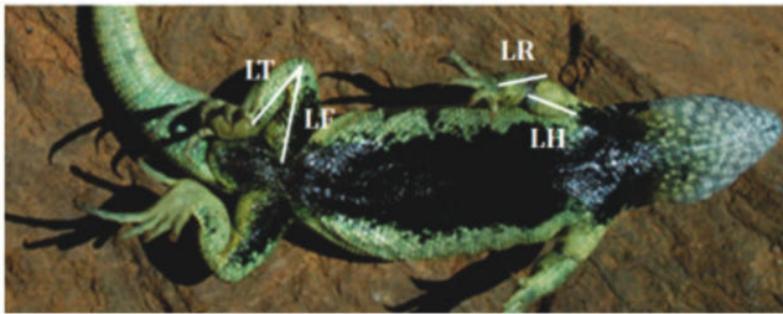
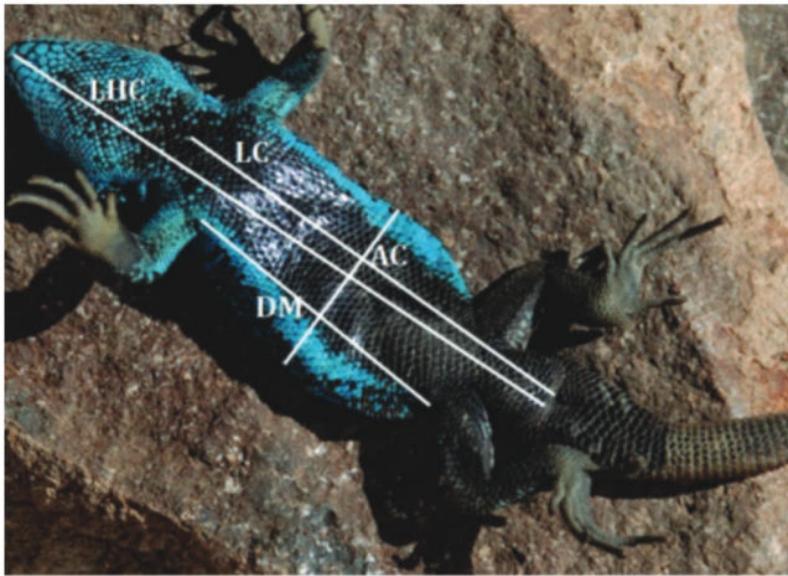


Figura 4. Lo que medimos por fuera (morfología extrema).

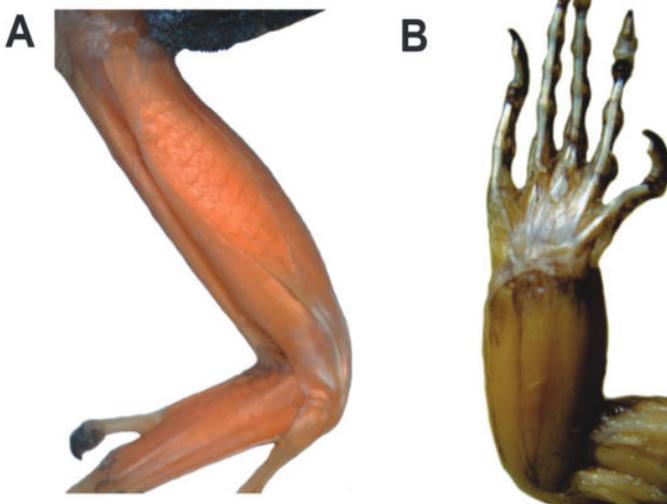


Figura 5. Lo que medimos por dentro (morfología interna).
A. Miembro posterior. B. Miembro anterior.

¿QUÉ ENCONTRAMOS?

Los estudios ecomorfológicos que hemos realizado en este grupo han buscado identificar rasgos morfológicos claramente asociados a aspectos ecológicos tales como el uso del hábitat. Nuestros resultados nos indican algunas tendencias. Así por ejemplo, las lagartijas saxícolas, llamadas así por vivir en sustratos rocosos como *Liolaemus petrophilus*, no son buenas corredoras, aunque ejercen mucha fuerza de sujeción sobre superficies rugosas. Probablemente esto se deba a que para trepar una pared rocosa vertical o afloramiento rocoso, el cuerpo debe mantenerse cerca del sustrato (Biewener, 2003; Tulli et al., 2011). Por su parte, las especies arenícolas y zambullidoras como *Liolaemus cuyanus* o *L. fitzingeri*, presentan uñas muy largas y bajas y un pie grande, rasgos que evitan que se hundan en la arena y les permiten correr a mayor velocidad, aumentando la superficie de contacto con el suelo arenoso

(Tulli et al., 2009, 2012). Las especies que viven en zonas de terreno duro, como la terrestre generalista *Liolaemus koslowskyi*, se mueven con facilidad sobre cualquier tipo de sustrato horizontal, a pesar de carecer de modificaciones apreciables en los segmentos distales de sus miembros. Esta homogeneidad morfológica da sustento a su inclusión en la categoría de generalistas, e indica que la locomoción en terrenos duros no implica un gran desafío para este grupo ecológico, lo que explicaría la falta de adaptaciones particulares en sus patas (Tulli et al., 2012). Entre las formas arborícolas hemos identificado modificaciones en la anatomía interna de los miembros asociadas al tamaño de la percha, dado que existen especies que viven en árboles de perchas de diámetro grande y especies que viven en árboles de perchas estrechas o de diámetro pequeño. Nuestros estudios han mostrado que *Liolaemus* pertenece a la primera categorización junto con otras formas tales como Iguana, *Urostrophus*; mientras que *Anolis* y *Polychrus* se encuentran entre las formas incluidas en la segunda categoría (Abdala et al., 2014).

Si comparamos nuestros resultados en *Liolaemus* con lo que sabemos de *Anolis* encontramos notables diferencias. Si bien ambos géneros se componen de una gran cantidad de especies, la respuesta a los desafíos ambientales es contrastante. *Anolis* muestra morfologías de su aparato locomotor que se pueden asociar claramente al lugar dónde viven. Por el contrario, las lagartijas del género *Liolaemus* presentan menos variación morfológica en los miembros, explicada mayormente por su historia filogenética. La reconstrucción del estado ancestral de los caracteres indica que a pesar de la inercia o poca variabilidad morfológica, los clados (linajes) han radiado dentro de los hábitats específicos en relación sólo a dos variables: la altura y la longitud de las uñas (Tulli et al., 2009). La inercia filogenética podría ser responsable de la marcada homogeneidad morfológica que caracteriza al género *Liolaemus* y que ha sido reportada previamente en relación a otros rasgos (Abdala & Moro, 2006).

Dado que la variabilidad morfológica en las lagartijas de *Liolaemus* parece estar restringida por la filogenia a patrones altamente conservativos, se puede postular para el grupo una morfología del tipo “aprendiz de todo y maestro en nada” (Goodman et al, 2007). Es decir, no hacen falta cambios particulares en su morfología para explotar

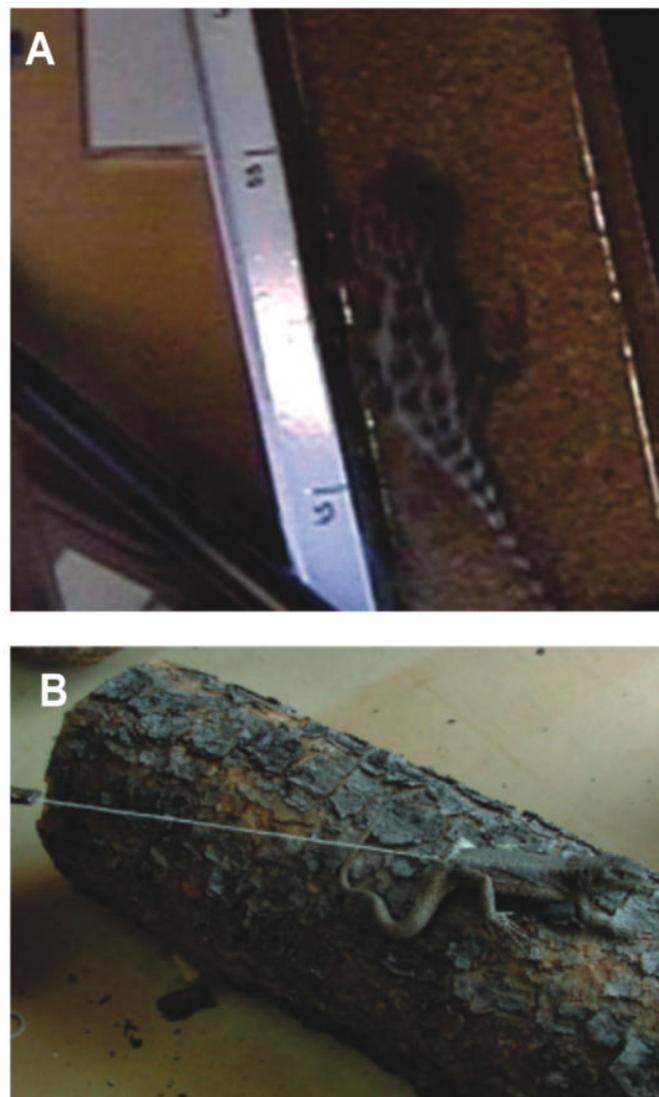


Figura 6. Las medidas de desempeño o performance. **A.** En una pista de carreras. **B.** Con un dinamómetro.

cualquier sustrato, encontrarse en una gran variedad de hábitats, exhibir una extraordinaria diversidad ecológica y una amplia distribución geográfica (Tulli et al., 2009; Lobo et al., 2010). Estos resultados son congruentes con otros estudios realizados en base a la morfología interna, incluyendo los músculos y tendones (Tulli et al., 2011b; Abdala et al., 2014) y externa, tales como la morfología de las uñas en lagartijas Iguánidas en general (Tulli et al., 2009), ya que en ambos casos la filogenia es la mejor explicación para la variabilidad morfológica observada.

Literatura citada

- Abdala C., Quinteros S. 2014. Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. Cuad Herpetol (en prensa).
- Abdala V., Moro, S. 2006. Comparative myology of the forelimb of *Liolaemus* sand lizards (Liolaemidae). Acta Zool Stockholm 87: 1 – 12.
- Abdala V., Tulli MJ, Russel AP, Powell LG, Cruz F. 2014. Anatomy of the crus and pes of Neotropical iguanian lizards in relation to digitally based grasping capabilities. Anat Rec 297: 297 – 409.
- Arnold SJ. 1983. Morphology, performance and fitness. Am Zool 23: 347 – 361.
- Biewener AA. 2003. Animal Locomotion. Oxford University Press, Oxford.
- Bock WJ, von Wahlert G. 1965. Adaptation and the form – function complex. Evolution 19(3): 269 – 299.
- Goodman BA, Krockenberger AK, Schwarzkopf L. 2007. Master of them all: performance specialization does not result in trade-offs in tropical lizards. Evol Ecol Res 9: 527-546.
- Huey RB; Kingsolver JG. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectoterm performance. Trends Ecol Evol 4: 131 – 135.
- Lobo F, Espinoza RE, Quinteros S. 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. Zootaxa 2549: 1-30.
- Losos JB. 2009. Lizards in an Evolutionary Tree. Ecology and Adaptive Radiation of Anoles. Berkeley: University of California Press.
- Morando M, Avila LJ, Perez CHF, Hawkins M, Sites Jr JW. 2013. A molecular phylogeny of the lizard genus *Phymaturus* (Squamata, Liolaemini): Implications for species diversity and historical biogeography of southern South America. Mol Phyl Evol 66: 694-714.
- Tulli MJ, Cruz FB, Herrel A, Vanhooydonck B, Abdala V. 2009. The interplay between claw morphology and habitat use in neotropical iguanian lizards. Zoology 112:379-392.
- Tulli MJ, Abdala V, Cruz FB. 2011. Relationships among morphology, clinging performance and habitat use in Liolaemini lizards. J Evol Biol 24:843-855.
- Tulli MJ, Herrel A, Vanhooydonck B, Abdala V. 2011b. Is phylogeny driving tendon length in lizards? Acta Zool 93: 319-329.
- Tulli MJ, Abdala V, Cruz FB. 2012. Effects of different substrates on the sprint performance of lizards. J Exp Biol 215:774-784.