



LA PLASTICITAT FENOTÍPICA

O LA CAPACITAT DE SER PROTEUS

Des dels inicis dels estudis genètics se sap que el fenotip és, a grans trets, la suma del genotip més l'ambient. Encara que aquesta màxima s'hagi repetit de manera constant al llarg de les dècades d'estudis de genètica, sempre hi ha hagut una minimització dels efectes que l'ambient pot causar en la morfologia d'individus que tenen una gran semblança genètica, potser per la possibilitat que determinats resultats poguessin ser considerats de tendència lamarckiana. La situació actual és diferent. Des de fa una quinzena d'anys estan apareixent cada vegada més publicacions sobre biologia evolutiva que consideren l'efecte de l'ambient com a generador de diferents morfologies en les espècies (**fig. 1**). Aquesta capacitat de poder presentar diferents morfologies segons l'ambient és coneguda per *plasticitat fenotípica*.

Escrit per

Gustavo A. Llorente
Departament de
Biologia Animal de
la Facultat de Biologia
de la Universitat de
Barcelona.

UNA de les primeres preguntes que sorgeixen és: com podem definir la plasticitat fenotípica? La resposta és clara: la plasticitat fenotípica és la capacitat que presenta el genotip d'un organisme de produir diferents fenotips com a resposta, bé als canvis ambientals o bé a l'exposició de l'organisme a diferents condicions ambientals.

Aquesta plasticitat es pot expressar amb canvis morfològics importants (**fig. 2**); però, generalment, queda definida pel que anomenen *norma de reacció*. Una norma de reacció descriu la trajectòria dins l'espai fenotip-ambient típic d'un genotip determinat (**fig. 3**). És a dir, reflecteix la variació fenotípica que pot expressar un determinat genotip quan és sotmès a variacions ambientals. La plasticitat fenotípica i la norma de reacció no són la mateixa cosa. La norma de reacció és una manera intuïtiva de visualitzar la plasticitat fenotípica. Una espècie poc plàstica té norma de reacció quan canvia d'ambient però no necessàriament ha de mostrar variabilitat fenotípica. Un dels usos de les normes de reacció consisteix a descriure com diferents espècies, especialment espècies properes filogenèticament, responen a diferents medis o a diferents situacions d'estress. Els diferents genotips que trobem dins d'una espècie mostren, moltes vegades, diferents normes de reacció amb relació a un caràcter fenotípic

determinat i en un medi ambient variable. Per cada genotip i per cada caràcter fenotípic, així com per cada variable ambiental, hi pot haver una norma de reacció diferent. Això comporta que les interrelacions entre els factors genètics i ambientals que donen lloc a diferents caràcters siguin molt complexes.

Dins de la plasticitat fenotípica es pot diferenciar entre plasticitat del desenvolupament i flexibilitat fenotípica. La flexibilitat fenotípica són canvis fenotípics reversibles que se succeeixen al llarg de la vida d'un mateix individu com a resposta a un canvi ambiental. Diversos estudis mostren aquesta flexibilitat. Així, guatlles sotmeses a dietes alternatives de baixa (3 %) i alta (45 %) quantitat de fibra, dobren la mida del pedrer en només catorze dies. El mateix cas passa a la natura en els capons reials (*Plegadis falcinellus*). Aquests ocells aquàtics varien de dieta al llarg de l'any. A la tardor mengen als arrossars i llur pedrer desenvolupa una capa muscular significativament més grossa i amb una capa queratinitzada a l'interior molt més dura que a la primavera, quan s'alimenten principalment de petits organismes, fonamentalment artròpodes, que són molt més tous. Un altre exemple el trobem en els eriçons de mar, que convergeixen vers un alt o baix diàmetre corporal segons la densitat de població i l'alta o baixa disponibilitat d'aliment.



Proteus:
Semidéu grec que tenia la qualitat de canviar de forma a voluntat per evitar ser capturat pels enemics.

El cas de les larves d'amfibi anurs

Hi ha molt interès pels treballs sobre plasticitat fenotípica. Actualment abasta moltes disciplines, com són la biologia del desenvolupament, la genètica, l'ecologia evolutiva i l'estudi del comportament, entre altres disciplines. Hi ha, fonamentalment, dos enfocaments diferents: un enfocament des de la biologia del desenvolupament, que estudia els mecanismes que durant aquest procés permeten l'expressió de determinats fenotips (integració entre gens i ambient), i un enfocament ecològic, que estudia quines condicions ecològiques afavoreixen l'evolució de la plasticitat fenotípica i quines conseqüències comporta.

Al nostre laboratori del Departament de Biologia Animal de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona, dins la línia de treball sobre plasticitat fenotípica (que portem a terme Àlex Richter-Boix, Albert Montori, Núria Garriga i jo mateix), fa més de vuit anys que treballem sobre diversos aspectes amb larves d'amfibi anurs.

Les larves d'amfibi anurs són ideals per estudiar manifestacions de la plasticitat fenotípica. En primer lloc, ocupen ambients discrets dels quals només poden escapar quan completen la metamorfosi. No són organismes sèssils com les plantes, però no poden fugir de l'hàbitat en el qual els ha tocat desenvolupar-se. Una mateixa espècie pot ocupar ambients molt diversos. Són abundants i fàcils de recollir al camp i de mantenir-los al laboratori. És fàcil dissenyar experiments en un temps curt, ja que tenen uns cicles de desenvolupament breus.

Figura 1

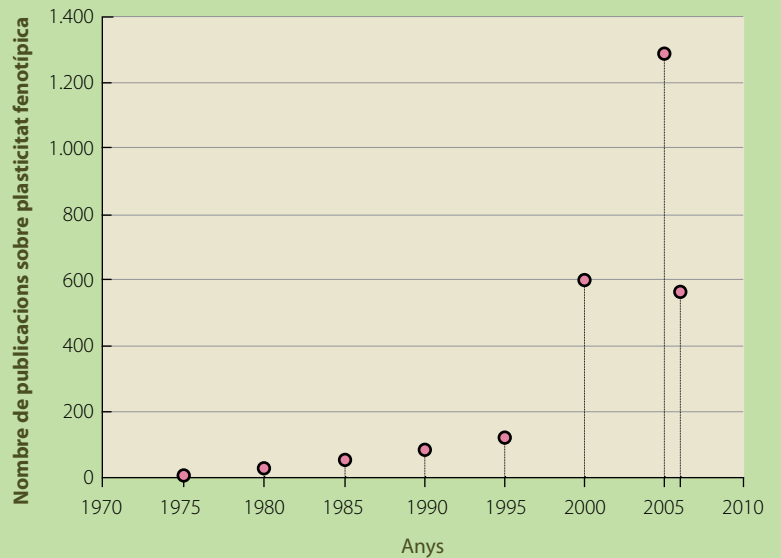


Figura 2

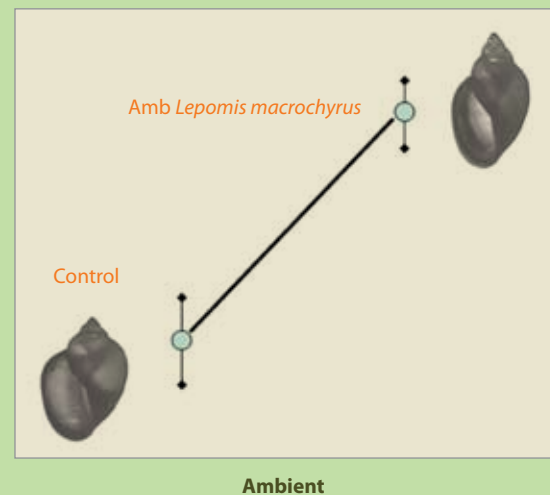
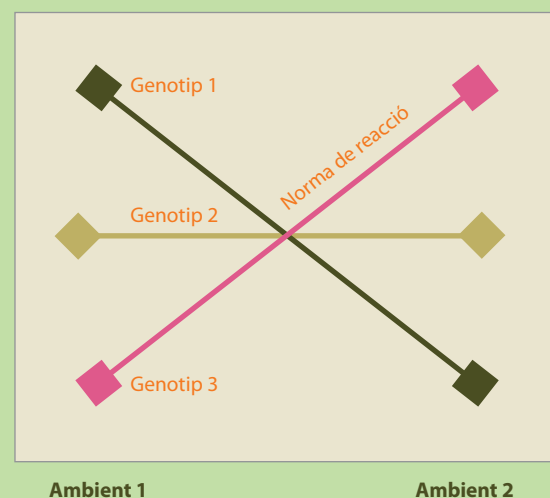


Figura 3



.....
Figura 1. Progressió al llarg dels anys de les publicacions aparegudes en revistes científiques sobre plasticitat fenotípica. **Figura 2.** Canvi de forma del cargol d'aigua dolça *Physa virgata*, quan està sol i quan està en contacte amb el peix depredador *Lepomis macrochyrus*. **Figura 3.** Normes de reacció de tres genotips diferents. Quan canvia l'ambient, els genotips responen de manera diferent segons una norma de reacció que els és pròpia.



Figura 4

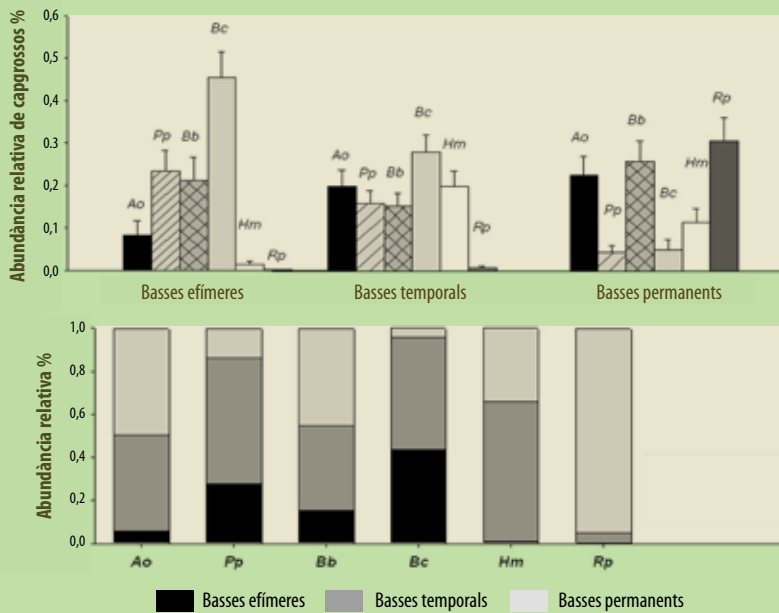


Figura 5



Figura 6

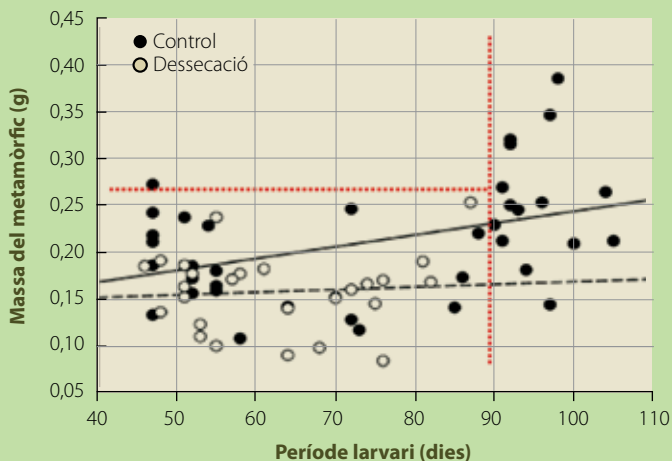


Figura 4. Ocupació diferencial dels diferents tipus de bassa pels capgrossos de les espècies d'amfibis anurs mediterrànies estudiades. Ao: *Alytes obstetricans*; Pp: *Pelodytes punctatus*; Bb: *Bufo bufo*; Bc: *Bufo calamita*; Hm: *Hyla meridionalis*; Rp: *Pelodytes punctatus*. **Figura 5.** La granoteta de punts (*Pelodytes punctatus*). **Figura 6.** Efectes de la desseccació de les basses sobre la durada del període larvari i la massa de l'individu metamòrfic.

També és relativament fàcil obtenir variables morfològiques, de conducta i d'història de vida. Finalment, és possible controlar el parentiu entre individus per dur a terme estudis de genètica quantitativa i d'heretabilitat de la plasticitat.

Un dels aspectes en els quals estem interessats és l'anàlisi de la magnitud de la plasticitat fenotípica en capgrossos sota diferents condicions d'estrès, i constatar, si és possible, si aquesta plasticitat és adaptativa o no. En principi, serà adaptativa si hi ha heterogeneïtat en l'ambient, si existeixen diferents fenotips vinculats a cada ambient i si l'eficàcia biològica dels fenotips alternatius per a cada ambient és similar. Cal suposar que si els avantatges de ser plàstic són tan grans, tots els fenotips haurien de ser plàstics o presentar una plasticitat il·limitada. Això no és així perquè hi ha costos associats a aquesta plasticitat, la qual cosa comporta l'existència de compromisos entre els fenotips i l'ambient.

Els nostres estudis s'han basat principalment en diverses espècies d'amfibis anurs de la zona mediterrània sobre poblacions procedents del massís del Garraf i de la serra de Collserola. Com és conegut, aquesta zona presenta un clima típicament mediterrani, amb una fluctuació tèrmica constant entre anys i amb un pic de temperatura màxim els mesos de juliol i agost, i unes mínimes els mesos de desembre i gener, intercalades amb primaveres i tardors suaus. Les precipitacions mostren unes grans fluctuacions intraanuals i interanuals.

En aquest tipus d'ambients, és freqüent que hi hagi una gran heterogeneïtat en el tipus de basses i la durada de l'aigua en aquestes (hidroperíode). Així, es genera un gradient de basses que van des de les efímeres de molt curta durada a les permanents, que presenten aigua durant tot l'any; passant per les temporals, amb aigua durant uns quants mesos, però que s'assequen a l'estiu. Cada tipus de bassa presenta unes característiques pròpies. No solament hi ha aquest gradient hídric de disponibilitat d'aigua, sinó que cada ambient presenta uns riscos diferents quant a la possibilitat de depredació. Les basses permanents presenten un bon nombre de depredadors, mentre que a les basses efímeres el risc de depredació és gairebé nul. D'altra banda, les diferents espècies d'amfibis que viuen a la zona fan una ocupació diferencial dels medis aquàtics disponibles (fig. 4). Així, la granoteta verda (*Pelodytes punctatus*) es troba pràcticament en aigües permanents, mentre que la granoteta de punts (*Pelodytes punctatus*) freqüenta diferents tipus d'ambients, i es podria considerar una espècie oportunista. Aquesta espècie hauria

de presentar una plasticitat fenotípica gran, ja que utilitza ambients molt diferents per desenvolupar-se i és sotmesa a situacions diferents. Si escull una bassa efímera no té risc de ser depredada, però té el gran risc que la bassa s'assequi abans d'assolir la metamorfosi. Els nostres experiments al laboratori sobre aquesta espècie (**fig. 5**) demostren que, quan es troba en una situació d'estrès de dessecació, la resposta és ràpida. Si comparem els capgrossos sotmesos a condicions de dessecació progressiva, que imiten les condicions d'una bassa efímera amb individus control sense cap tipus d'estrès degut a la dessecació, es pot veure que els capgrossos amb estrès hídric fan la metamorfosi abans (escurcen el període larvari), però això té un cost: la massa corporal (pes de l'individu metamòrfic) és més petita (**fig. 6**). Cal esmentar que els experiments sempre han estat realitzats a partir d'individus que procedeixen de la mateixa posta, de manera que es minimitza extraordinàriament la influència de la variabilitat genètica.

A més d'aquesta resposta en la durada del període larvari, els capgrossos, en condicions de dessecació, mostren una morfologia extraordinàriament diferent de la del control amb un cos deprimit i una cresta de la cua molt baixa (**fig. 7a i 7b**), la qual cosa representa un avantatge, tant des del punt de vista funcional com de reabsorció més ràpida de la cua, que afavoreix una metamorfosi més ràpida.

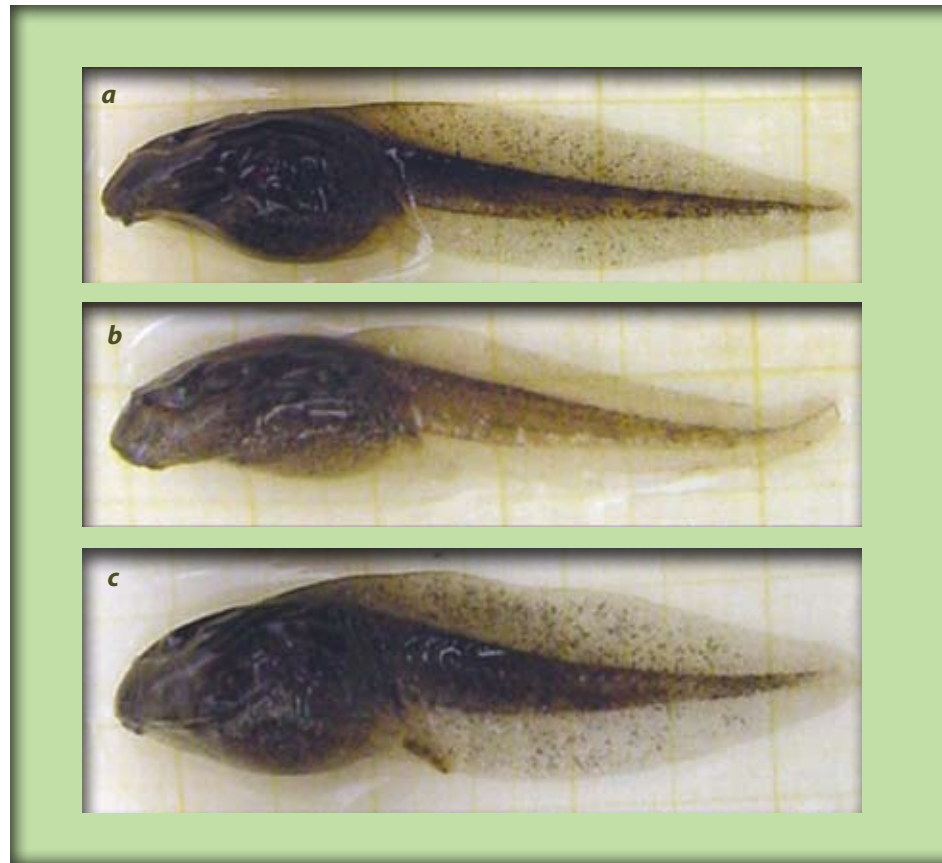
Els estudis fets en laboratori que analitzen diversos paràmetres de conducta, indiquen que els capgrossos de *Pelodytes* sotmesos a dessecació presenten una activitat més elevada, una cerca activa durant més temps d'aliment preferentment més ric en proteïnes, que potencien la metamorfosi. Totes aquestes respostes intervenen de manera important en l'acceleració de la metamorfosi, i alhora disminueix d'una manera significativa la mortalitat per dessecació i confereix la possibilitat d'aprofitar les basses efímeres per fugir de la presència de depredadors.

Depredadors i competència

La presència de depredadors és important, ja que la granoteta de punts també aprofita els ambients temporanis (i fins i tot alguns de permanents) on la presència de depredadors és notòria. A fi de veure la reacció dels capgrossos davant de depredadors de larves d'amfibis, com són les larves de libèl·lula, vam dur a terme un seguit d'experiments col·locant larves de *Pelodytes* en recipients amb la presència d'un depredador (que no les podia depredar perquè estava en una petita gàbia

perforada), utilitzant com a grup control sense depredadors altres larves de la mateixa posta.

Els resultats van mostrar un canvi important i significatiu en la morfologia de les larves. Les larves sotmeses a la presència d'un depredador van assolir una cresta de la cua molt grossa (**fig. 7c**), és a dir, els canvis morfològics observats estaven associats principalment a elements de la cresta caudal, que actuen com un esquer per al depredador. Hi ha estudis que demostren que



.....
Figura 7. Morfologia del capgròs: a) control, b) dessecació i c) competència.

les larves de libèl·lula ataquen els capgrossos fonamentalment per la base del cos, per on la presa no es pot escapar. Si agafen la larva per la cua, es pot trencar, i la larva pot fugir. Una larva pot arribar a perdre més del 30 % de la cua sense patir cap problema a l'hora d'arribar a la metamorfosi. La resposta conductual també va ser diferent, i es va constatar una gran reducció de l'activitat (fet que fa que la larva passi desapercebuda enfront d'un depredador que és estimulat pel moviment de la presa). A més, no mostraven cap preferència pel tipus d'aliment. Aquests canvis confereixen una capacitat de supervivència molt més gran.

Si analitzem un altre factor important, com és la resposta que tenen les larves de *Pelodytes* a la competència pels recursos (augmenten la densitat d'individus de la mateixa espècie), es pot consta-

tar també l'existència de plasticitat fenotípica en diferents trets morfològics. Així, es generen canvis associats amb l'obtenció i l'aprofitament dels recursos, com són la modificació del nombre de fileres de denticles, i n'augmenten el nombre; la forma dels denticles, més corbats i més amples; l'amplada de la boca (més ampla en situació de competència) i la variació en la longitud de l'aparell digestiu (intestí), més llarg quan augmenta el nombre d'individus (un intestí més llarg permet digerir l'aliment amb més eficàcia).

taxes de creixement i massa de les larves i el grau de plasticitat en comparar poblacions i famílies d'una determinada espècie. De tota manera, el conjunt d'estudis sobre aquesta qüestió fets fins ara no indiquen l'existència de grans costos de la plasticitat. Cal assenyalar que les condicions òptimes dels treballs fets en laboratori impedeixen valorar els costos amb precisió, encara que permeten incloure alguns aspectes sobre aquesta qüestió que són dignes de menció i que deixen entreveure que hi pot haver costos associats que

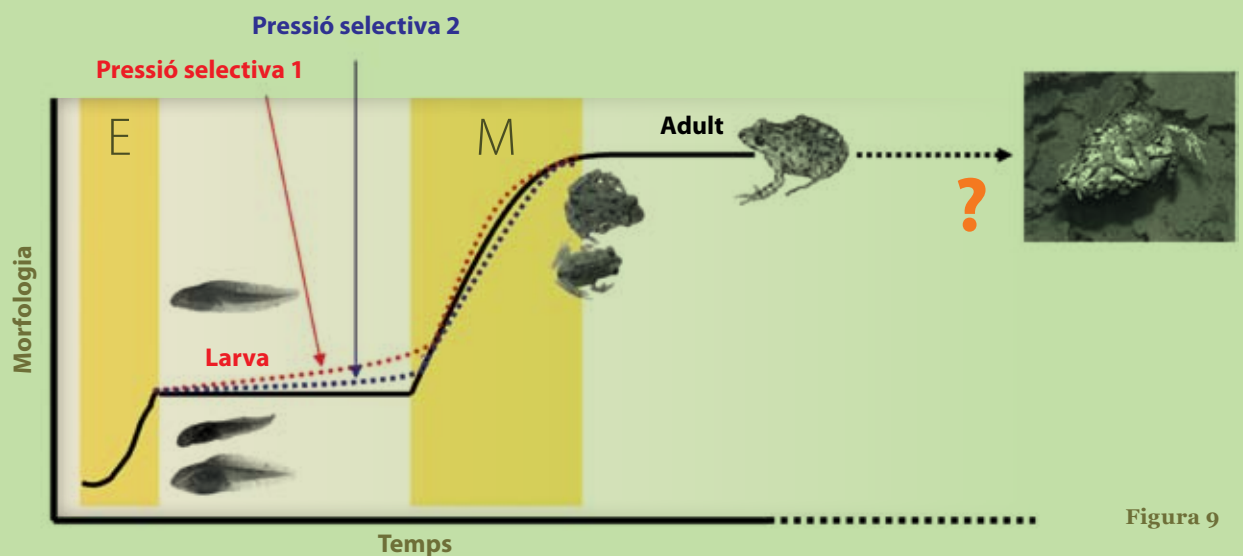


Figura 9

► **Figura 8.** Morfologia dels individus metamòrfics procedents del control i dels de condicions de dessecació.

▲ **Figura 9.** Trajectòries de desenvolupament de les larves. E: ou; M: individu metamòrfic i juvenil. Quan surten de l'ou, les larves poden patir diferents pressions selectives que donen trajectòries lleugerament diferents i morfologies pròpies. El mateix succeeix durant el període postmetamòrfic. Al final d'aquest període, un creixement diferencial fa que les morfologies diferents convergeixin cap a una morfologia adulta semblant (creixement compensatori).

En aquesta situació d'augment de densitat (que correspon a un augment de la competència intraespecífica), també hi ha respostes en la durada del període larvari, que és més llarg que el del control, i en la taxa de creixement, menor que la del control. Aquests canvis morfològics i fisiològics permeten treure un millor rendiment als recursos disponibles. Els resultats demostren que, en situació de competència, els capgrossos presenten una taxa d'ingestió més baixa, però una assimilació i un guany molt més elevats.

Costos de la plasticitat fenotípica

Aquests estudis demostren que hi ha una plasticitat fenotípica en aquesta espècie molt gran i de resposta ràpida als diferents ambients, que, possiblement és adaptativa. Ara bé, però, com he esmentat abans, és probable que hi hagi uns costos associats que són difícils de mesurar i sobre els quals s'està treballant avui. Entre aquests possibles costos, hi ha estudis que indiquen l'existència d'una correlació negativa entre les

conduïxen a l'existència de compromisos que limiten l'eficàcia biològica dels fenotips en els diferents ambients alternatius.

Durant els experiments de dessecació, els individus metamòrfics control i els experimentals van presentar morfologies molt diferents. Els experimentals tenien les potes més curtes i el cap més ample, mentre que els individus metamòrfics control tenien l'aspecte d'un exemplar juvenil en miniatura (**fig. 8**). Experiments sobre la capacitat de salt han demostrat una diferència entre els dos morfotipus. Es feia saltar els individus metamòrfics sobre una superfície horitzontal i s'anotaven les distàncies recorregudes a cada salt, el nombre de salts i la distància total recorreguda quan l'animal arribava a un període d'altura durant un temps determinat. El morfotipus control presentava més capacitat de salt que el de dessecació, encara que, quan es feia la correcció per la mida de l'individu metamòrfic, no s'observaven aquestes diferències. D'aquesta manera, el que en principi

representava un cost (menys capacitat de salt), si es corregeix, no es pot considerar així.

D'altra banda, és possible que hi hagi correccions posteriors en la fase postlarvària que tendeixen al fet que les morfologies diferents generades per la plasticitat fenotípica durant el desenvolupament larvari convergeixin en una forma de *consens* que potser seria la més eficaç des del punt de vista funcional per a la fase terrestre. Així, dos morfotipus tan diferents com són el de control i

en variar poc el trajecte de la corba a la fase larvària, i els trajectes durant la metamorfosi i la fase juvenil corregirien les formes corporals generades per aquestes pressions de selecció que es donen en l'estat larvari. Cal recordar que cada caràcter pot presentar una plasticitat fenotípica diferent i que una inversió més elevada en determinats caràcters implica una inversió menor en d'altres, i, per tant, s'ha de considerar l'existència d'una integració fenotípica entre tots els caràcters —que pot representar una limitació per a la plasticitat fenotípica pròpia. Per aquesta raó, cal estudiar l'existència de correlacions entre tots els caràcters estudiats, ja que canvis en la integració fenotípica poden afectar la funcionalitat de les estructures.

Un últim aspecte interessant són els estudis comparatius entre espècies i poblacions. Aquests estudis indiquen que les espècies exposades a una heterogeneïtat ambiental més elevada tenen una plasticitat més gran. En el nostre cas, les espècies que tenen la capacitat d'aprofitar des d'aigües efímeres a temporals per fer la posta (com *Pelodytes punctatus* o *Alytes obstetricans*, el tòtil), presenten una plasticitat més gran que les espècies especialistes més adaptades a aprofitar un tipus de recurs hídric. De la mateixa manera, poblacions d'una espècie que estiguin exposades a una heterogeneïtat ambiental més gran presenten més plasticitat que les poblacions que es troben en ambients més homogenis, com passa a les poblacions sueques de *Rana temporaria*.

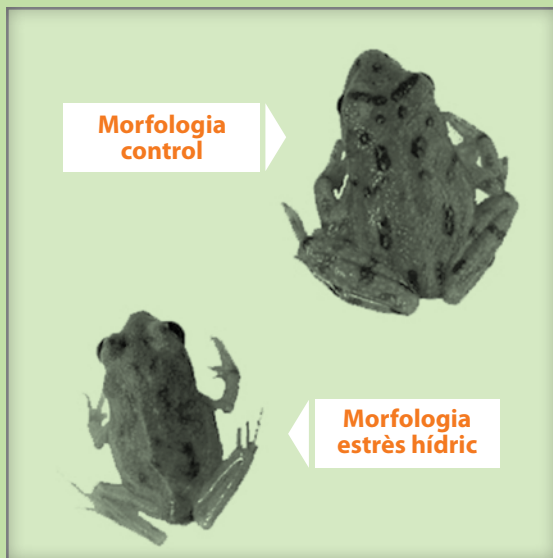
Encara queden moltes qüestions a respondre sobre la plasticitat fenotípica. En principi, molta d'aquesta plasticitat sembla que és adaptativa, però cal complementar els experiments de laboratori amb la recollida de dades de camp i catalogant les diferents morfologies trobades en basses de diferents ambients i de diferent hidroperíode, i veure si els resultats són coincidents amb els resultats obtinguts al laboratori. Aquest camp de treball dins de l'anomenada *biologia evolutiva* obre noves perspectives per a la interpretació de la biologia de les espècies i de l'evolució en general. I

Gustavo A. Llorente
(Barcelona, 1954)



Doctor en biologia i professor titular del Departament de Biologia Animal de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona. La seva activitat docent inclou diferents assignatures de la llicenciatura de biologia, tant de zoologia com d'altres assignatures impartides en col·laboració amb altres departaments, que tenen com a base una visió evolutiva de la biologia. El seu camp de treball en recerca és la biologia evolutiva d'amfibis i rèptils, així com diversos aspectes implicats en la biologia de la conservació d'aquests grups de vertebrats. Actualment treballa en la magnitud de la plasticitat fenotípica en els amfibis anurs. Ha participat en nombrosos projectes de recerca finançats i ha publicat més de cent cinquanta-cinc articles en revistes científiques estrangeres i espanyoles.

Figura 8



el de capgrossos de dessecació, una vegada a terra presentarien o bé efectes a llarg termini (amb una eficàcia biològica menor dels individus més petits, que serien seleccionats negativament) o bé un desenvolupament diferencial. Aquest desenvolupament podria corregir les diferències morfològiques de tal manera que, a la fi, s'obtingués un morfotipus únic que seria el que tindria una eficàcia biològica més gran (fig. 9). Aquest aspecte encara no està aclarit. Si observem la figura 9 es pot veure que diferents pressions de selecció fari-

Referències bibliogràfiques

- PIERSMA, T.; DRENT, J. (2003). «Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design». *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 18, núm. 5, p. 228-233.
- RICHTER-BOIX, A.; LLORENTE, G. A.; MONTORI, A. (2006). «Effects of phenotypic plasticity on post-metamorphic traits during pre-metamorphic stages in the anuran *Pelodytes punctatus*». *Evolutionary Ecology Research*, vol. 8, p. 309-320.
- (2007). «A comparative study of predator-induced phenotype in tadpoles across a pond permanence gradient». *Hydrobiologia*, vol. 583, p. 43-56.
- SCHLICHTING, C. D.; PIGLIUCCI, M. (1998). «Phenotypic Evolution A reaction norm perspective Sunderland», *Sinauer Associates Inc.*, vol. 9, núm. 2, p. 154-168.
- VIA, S. [et al.] (1995). «Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 10, p. 212-217.
- WEST-EBERHARD, M. J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.