

## Lecture transcript / Transcripción de la conferencia

<p><b>How will organisms adapt to global climate change?</b></p>	<p><b>¿Cómo se adaptarán los organismos al cambio climático global?</b></p>
<p>Hi! My name is Hannes Baumann, I'm a professor at the University of Connecticut, which is in the northeast of the United States, and I'm currently here in Chile on sabbatical.</p>	<p>Hola, me llamo Hannes Baumann, soy profesor de la Universidad de Connecticut, en el noreste de Estados Unidos, y actualmente me encuentro en Chile disfrutando de un año sabático.</p>
<p>Here, that is at the University of Concepción, and together with my collaborators Professor Mauricio Urbina and Cristian Gallardo we are about to conduct some exciting experimental work to better understand evolutionary adaptation to climate change. And a group of common little fishes – pejerreyes or silversides – we believe can teach us a lot about it. This is what I want to talk about in this lecture.</p>	<p>Aquí, es decir en la Universidad de Concepción, y junto con mis colaboradores el profesor Mauricio Urbina y Cristian Gallardo estamos a punto de llevar a cabo un emocionante trabajo experimental para comprender mejor la adaptación evolutiva al cambio climático. Y un grupo de pececillos comunes - los pejerreyes - creemos que puede enseñarnos mucho al respecto. De esto es de lo que quiero hablar en esta conferencia.</p>
<p>But let's rewind for a moment and start with the big, overarching premise here: Global climate change. It is real, it is man-made, and we see the increasingly worrisome signs all around us. How long have we already known this is happening? Well, the scientific consensus on climate change dates back to the 1970s. That's right, scientists have been sure about this for over five decades! And their main predictions from back then have held up remarkably well – the rate of warming, the extent of sea ice loss, and so on. But nobody feels joy in saying "I told you so". Because we just know that the unprecedented pace of global climate change poses one of the gravest – 'self-inflicted' - challenges that mankind has ever faced.</p>	<p>Pero rebobinemos un momento y empecemos por la premisa general: El cambio climático global. Es real, está provocado por el hombre y vemos signos cada vez más preocupantes a nuestro alrededor. ¿Desde cuándo sabemos que esto está ocurriendo? Bueno, el consenso científico sobre el cambio climático se remonta a la década de 1970. Así es, ¡los científicos están seguros de esto desde hace más de cinco décadas! Y sus principales predicciones de entonces se han mantenido extraordinariamente bien: el ritmo de calentamiento, la extensión de la pérdida de hielo marino, etcétera. Pero a nadie le gusta decir "te lo dije". Porque sabemos que el ritmo sin precedentes del cambio climático mundial plantea uno de los retos más graves - "autoinfligidos"- a los que se ha enfrentado jamás la humanidad.</p>
<p>Yes, to stave off the worst, humanity needs to end its addiction to fossil fuels – and fast. But it is also clear that global climate change - now set in motion - will continue for decades even if we could stop emitting CO<sub>2</sub> over night. This is why mankind will have no choice but to also adapt to the changes to come.</p>	<p>Sí, para evitar lo peor, la humanidad tiene que poner fin a su adicción a los combustibles fósiles, y rápido. Pero también está claro que el cambio climático global - que ya se ha puesto en marcha - continuará durante décadas aunque pudiéramos dejar de emitir CO<sub>2</sub> de la noche a la mañana. Por eso la humanidad no tendrá más remedio que</p>

	adaptarse también a los cambios que se avecinan.
<p>And this in turn means that we need to understand how organisms - the entire living world all around us on which we humans depend for life – how they will adapt to the unfolding global temperature rise. Will species and whole ecosystems perish, as the doomsayers tell us? Or will they simply adapt, as the optimists want us to believe? But even then, what would adaptation look like? Would we humans still recognize and – crucially – still be able to depend on those adapted natural systems the same way we are now? These are all big, important, and increasingly urgent questions for science.</p> <p>And there are no easy answers to any of them.</p>	<p>Y esto a su vez significa que tenemos que entender cómo se adaptarán los organismos -todo el mundo vivo que nos rodea y del que dependemos los seres humanos para vivir - al aumento de la temperatura global que se está produciendo. ¿Perecerán especies y ecosistemas enteros, como nos dicen los agoreros? ¿O simplemente se adaptarán, como quieren hacernos creer los optimistas? Pero incluso en ese caso, ¿cómo sería la adaptación? ¿Seguiremos los humanos reconociendo esos sistemas naturales adaptados y, lo que es más importante, podremos seguir dependiendo de ellos como hasta ahora? Todas estas preguntas son grandes, importantes y cada vez más urgentes para la ciencia.</p> <p>Y no hay respuestas fáciles para ninguna de ellas.</p>
<p>One thing is certain however, and that is that evolution continues to happen. Constantly. All the time. This incredible, marvelous process by which nature keeps selecting the best variants from an ever changing and recombining pool of genes – that has never stopped in earth’s history and is now going on as well. It must be, because climate change increasingly produces novel environments where the current types of genes may no longer be the fittest.</p>	<p>Sin embargo, una cosa es cierta: la evolución continúa. Constantemente. Todo el tiempo. Ese increíble y maravilloso proceso por el que la naturaleza sigue seleccionando las mejores variantes de un conjunto de genes en constante cambio y recombinación, que nunca se ha detenido en la historia de la Tierra y que ahora también está en marcha. Debe ser así, porque el cambio climático produce cada vez más entornos nuevos en los que los tipos de genes actuales ya no son los más aptos.</p>
<p>So what we want – what we need to know is where this evolutionary road will lead. How exactly are species and populations going to change? Will they all grow faster? Get smaller? Mature earlier? Have less productive populations? These are not just academic questions. Just think of one example – say, the world’s fish stocks – to immediately understand that such questions touch the lives of billions of people who rely on the sea for their food.</p>	<p>Así que lo que queremos, lo que necesitamos saber es adónde nos llevará este camino evolutivo. ¿Cómo van a cambiar exactamente las especies y las poblaciones? ¿Crecerán todas más deprisa? ¿Se harán más pequeñas? ¿Madurarán antes? ¿Tendrán poblaciones menos productivas? No se trata sólo de cuestiones académicas. Basta pensar en un ejemplo -por ejemplo, las poblaciones de peces del mundo- para comprender inmediatamente que estas cuestiones afectan a la vida de miles de millones de personas que dependen del mar para su alimentación.</p>
<p>So when scientists are asked to think about the problem, to - in essence - develop a crystal ball to foretell the future, they of</p>	<p>Por eso, cuando se pide a los científicos que reflexionen sobre el problema y desarrollen una bola de cristal para predecir el futuro, reconocen</p>

<p>course immediately concede that no such crystal ball exists. That's not how science works. There is no single scientific approach that could possibly accomplish that.</p>	<p>inmediatamente que no existe tal bola. La ciencia no funciona así. No hay ningún enfoque científico que pueda lograrlo.</p>
<p>Instead, when we think about the question of organisms adapting to climate change, we usually approach this in one of four general ways – which you see on the slide here. We know that each way is advantageous in some desired aspects while suffering from at least one cardinal flaw that somehow needs to be addressed otherwise. Let's look at these four approaches briefly and then focus on the one that we are pursuing here.</p>	<p>En cambio, cuando pensamos en la cuestión de la adaptación de los organismos al cambio climático, solemos enfocarlo de una de las cuatro formas generales que se ven en la diapositiva. Sabemos que cada una de ellas es ventajosa en algunos aspectos deseados, pero adolece de al menos un defecto cardinal que, de algún modo, hay que abordar de otro modo. Veamos brevemente estos cuatro enfoques y centrémonos en el que nos ocupa.</p>
<p>A first possibility is, naturally, to learn from our earth's past – specifically from the fossil record that goes back roughly 500 million years. We know that during that time frame the climate on earth has changed dramatically from much warmer to much colder than it is today.</p> <p>Paleontologists could therefore study changes in fossil organisms over time and compare those to the reconstructed changes in climate – hoping to draw parallels to what we might expect to happen now. The advantage here is that these are undoubtedly real world analogies – they definitely happened on earth before. The disadvantage is that we can only study a small number of traits such as size that are measurable in fossils – nobody for example can measure the metabolism of a fossil fish.</p> <p>And there is also the serious problem of a mismatch in resolution, because even rapid change on paleontological time scales spans tens of thousands of years, whereas manmade climate change unfolds within decades to centuries – orders of magnitude faster.</p>	<p>Una primera posibilidad es, naturalmente, aprender del pasado de la Tierra, concretamente de los registros fósiles que se remontan a unos 500 millones de años. Sabemos que durante ese periodo el clima de la Tierra ha cambiado drásticamente, pasando de ser mucho más cálido a mucho más frío que en la actualidad.</p> <p>Por tanto, los paleontólogos podrían estudiar los cambios en los organismos fósiles a lo largo del tiempo y compararlos con los cambios climáticos reconstruidos, con la esperanza de establecer paralelismos con lo que cabría esperar que ocurra ahora. La ventaja es que, sin duda, se trata de analogías del mundo real, ya que han sucedido en la Tierra con anterioridad. La desventaja es que sólo podemos estudiar un pequeño número de rasgos, como el tamaño, que son mensurables en los fósiles; nadie, por ejemplo, puede medir el metabolismo de un pez fósil.</p> <p>Además, existe el grave problema de la falta de resolución, ya que incluso los cambios más rápidos en las escalas paleontológicas abarcan decenas de miles de años, mientras que el cambio climático provocado por el hombre se desarrolla en décadas o siglos, es decir, órdenes de magnitud más rápidos.</p>
<p>A different way of studying evolutionary adaptation involves multi-generational experiments in the laboratory. There, scientists have the advantage of precisely</p>	<p>Otra forma de estudiar la adaptación evolutiva consiste en realizar experimentos multigeneracionales en el laboratorio. En ellos, los científicos tienen la ventaja de controlar con</p>

controlling what kind of new environment they expose organisms to, plus they could really study the ensuing phenotypic and genotypic changes in all detail from one generation to the next. This has been done for example on clonal strains of single cell algae that evolved so-called 'de-novo' adaptations to future oceanic CO<sub>2</sub> conditions. But the drawback here is obvious, too – it only allows studying organisms with very short generation times! In practice, this means bacteria, single cell eukaryotes and perhaps very small metazoans up to copepods. Everything else would simply take too much time. Even short-lived fish, for example, would have no more than one to two dozen generations within a decade – which is simply too few to meaningfully observe evolutionary change in a natural selection experiment.

There is another way, though, which is also experimental but doesn't require studying multiple generations. It could therefore be an alternative for longer-lived organisms - like this cute little mouse here in the picture. Instead of observing evolution *per se*, the idea here is to estimate the so-called 'evolutionary potential' – meaning how much a trait like *size or growth or fur color* could theoretically change from one generation to the next. This in turn is partially determined by the degree to which different genotypes – or genetic variants – contribute to the overall variability of a trait; a measure that is also called 'heritability'.

Because humans have been selectively breeding plants and animals for a long time, we understand that the rate of evolutionary change of a trait is basically a function of its heritability multiplied by the severity of selection – also known as the selection differential. In other words, the classic 'Breeders equation' here on the screen tells us that greatly heritable traits that are strongly selected from one generation to the next will evolve fastest, while weakly

precisión a qué tipo de nuevo entorno exponen a los organismos, además de poder estudiar con todo detalle los consiguientes cambios fenotípicos y genotípicos de una generación a la siguiente. Esto se ha hecho, por ejemplo, en cepas clonales de algas unicelulares que evolucionaron con las llamadas adaptaciones "de-novo" a las futuras condiciones oceánicas de CO<sub>2</sub>.

Pero el inconveniente también es obvio: ¡sólo permite estudiar organismos con tiempos de generación muy cortos! En la práctica, esto significa bacterias, eucariotas unicelulares y quizás metazoos muy pequeños, hasta copépodos. Todo lo demás llevaría demasiado tiempo. Incluso los peces de vida corta, por ejemplo, no tendrían más de una o dos docenas de generaciones en una década, lo que es demasiado poco para observar cambios evolutivos significativos en un experimento de selección natural.

Sin embargo, existe otro método, también experimental, que no requiere el estudio de múltiples generaciones. Por tanto, podría ser una alternativa para los organismos más longevos, como este simpático ratoncito de la imagen. En lugar de observar la evolución *per se*, la idea es calcular el llamado "potencial evolutivo", es decir, cuánto podría cambiar teóricamente un rasgo como el tamaño, el crecimiento o el color del pelo de una generación a otra. A su vez, esto viene determinado en parte por el grado en que los distintos genotipos -o variantes genéticas- contribuyen a la variabilidad global de un rasgo; una medida que también se denomina "heredabilidad".

Como el ser humano lleva mucho tiempo seleccionando plantas y animales, sabemos que la tasa de cambio evolutivo de un rasgo es básicamente una función de su heredabilidad multiplicada por la severidad de la selección, también conocida como diferencial de selección. En otras palabras, la clásica "ecuación de los criadores" que aparece en la pantalla nos dice que los rasgos muy heredables que se seleccionan fuertemente de una generación a la siguiente evolucionarán más rápido, mientras que los rasgos poco heredables y/o de selección débil producen un cambio evolutivo

<p>heritable traits and/or weak selection produce slow or undetectable evolutionary change.</p> <p>So even before the advent of modern molecular techniques, ambitious experimenters were able to produce lots of diverse crosses, keep track of the parentage and then statistically estimate the genotypic part of trait variance – which is the heritability.</p>	<p>lento o indetectable.</p> <p>Incluso antes de la llegada de las técnicas moleculares modernas, los experimentadores ambiciosos eran capaces de producir muchos cruces diversos, hacer un seguimiento del parentesco y luego estimar estadísticamente la parte genotípica de la varianza del rasgo, que es la heredabilidad.</p>
<p>But while estimating the evolutionary potential or heritability is all great, the obvious flaw here is the second part of the breeders equation - the selection differential. A breeder knows this, because he or she would select – say – for the tallest 10% of crops, or the meatiest chickens or more colorful fish.</p> <p>But when it's not artificial but natural selection, and when the gradient slowly shifts over decades – like it is the case with climate change - estimating the selection differential from one generation to the next becomes little more than an educated guessing game. Who knows?</p>	<p>Pero aunque estimar el potencial evolutivo o la heredabilidad está muy bien, el fallo obvio aquí es la segunda parte de la ecuación de los criadores: el diferencial de selección. Un criador lo sabe porque seleccionaría, por ejemplo, el 10% de los cultivos más altos, los pollos más carnosos o los peces más coloridos.</p> <p>Pero cuando no se trata de selección artificial, sino natural, y cuando el gradiente se desplaza lentamente a lo largo de decenios -como ocurre con el cambio climático-, calcular el diferencial de selección de una generación a otra se convierte en poco más que un juego de adivinanzas. ¿Quién lo sabe?</p>
<p>Which brings me to the fourth kind of approach, and this is the one that we are pursuing in this project and on which I will focus for the rest of the lecture. It is often and quite intuitively called a “Space-for-time approach” – which in reality encompasses more the general idea, a mind-set – not one specific experimental setup.</p>	<p>Lo que me lleva al cuarto tipo de enfoque, que es el que perseguimos en este proyecto y en el que me centraré durante el resto de la conferencia. A menudo, y de forma bastante intuitiva, se le denomina "enfoque espacio-temporal", que en realidad engloba más bien la idea general, una mentalidad, y no una configuración experimental concreta.</p>
<p>What does space-for-time mean? It means to recognize that the climate on earth not only changes over time, but also predictably over various spatial dimensions such as from low to high latitudes, from low to high altitudes or in the opposite direction with depth in the ocean. And life on earth has evidently adapted to these spatial climate gradients quite well.</p> <p>Of particular interest here are species that occur across large ranges of latitudes or</p>	<p>¿Qué significa espacio-tiempo? Significa reconocer que el clima en la Tierra no sólo cambia con el tiempo, sino también de forma predecible en varias dimensiones espaciales, como de latitudes bajas a altas, de altitudes bajas a altas o en la dirección opuesta con la profundidad en el océano. Es evidente que la vida en la Tierra se ha adaptado bastante bien a estos gradientes climáticos espaciales.</p> <p>Las especies que viven en grandes latitudes, altitudes o cualquier otro gradiente revisten un</p>

altitudes or any other gradient, and a “Space-for-Time” approach simply posits that we can study how they have adapted, what principles underlie this process to then perhaps predict what would ultimately happen over time. In other words, if populations of a little fish species can occur from subtropical to subpolar latitudes via local adaptation, why wouldn’t the same adaptation principles govern how this and other organisms adapt to climate change in time?

Of course, while the proponents of such an approach – like yours truly – herald its advantages, they also concede its central flaw: which is that “Space-for-Time” approaches might tell us how evolutionary adaptation will ultimately shape species responses to climate change, but they can’t tell us how long this would or should take.

“Space-for-Time” approaches are therefore no panacea, but they are one important tool in the scientific toolbox we have to predict how life will cope with man-made climate change.

So let’s start to look further into this – and one good starting point is to acknowledge that the topic of climate gradients and local adaptation has fascinated ecologists and naturalists for centuries. A German anatomist in the mid 1800s – Dr. Karl Bergmann – was among the first who formally described an obvious phenomenon on earth – which is that body size increases with increasing latitude, within and among species.

This pattern, known widely today as Bergmann’s Rule, is one of several, so-called eco-geographical rules – including Allen’s Rule of increasing appendage size with latitude, or specifically for fish, Jordan’s Rule of increasing vertebral number with latitude. This one is named after David Starr Jordan, the president of Stanford University in the early 20<sup>th</sup> century. Why exactly this is adaptive is still debated by the way – but one leading hypothesis is more vertebrae help fish swim better in colder, more viscous waters.

interés especial, y el enfoque "espacio-temporal" postula simplemente que podemos estudiar cómo se han adaptado, qué principios subyacen a este proceso para, quizás, predecir lo que acabará ocurriendo con el tiempo. En otras palabras, si las poblaciones de una especie de pececillo pueden pasar de latitudes subtropicales a subpolares gracias a la adaptación local, ¿por qué no iban a regir los mismos principios de adaptación la forma en que este y otros organismos se adaptan al cambio climático con el tiempo?

Por supuesto, aunque los defensores de este enfoque -como un servidor- anuncian sus ventajas, también reconocen su principal defecto: los enfoques "espacio-temporales" pueden decirnos cómo la adaptación evolutiva acabará dando forma a las respuestas de las especies al cambio climático, pero no pueden decirnos cuánto tiempo llevará o debería llevar.

Por tanto, los enfoques "espaciotemporales" no son la panacea, pero constituyen una herramienta importante de la caja de herramientas científicas de que disponemos para predecir cómo afrontará la vida el cambio climático provocado por el hombre.

Un buen punto de partida es reconocer que el tema de los gradientes climáticos y la adaptación local ha fascinado a ecologistas y naturalistas durante siglos. A mediados del siglo XIX, un anatomista alemán, el Dr. Karl Bergmann, fue uno de los primeros en describir formalmente un fenómeno evidente en la Tierra: el aumento del tamaño corporal con el aumento de la latitud, tanto dentro de las especies como entre ellas.

Este patrón, conocido hoy en día como la regla de Bergmann, es una de las llamadas reglas ecogeográficas, como la regla de Allen, según la cual el tamaño de los apéndices aumenta con la latitud, o la regla de Jordan, según la cual el número de vértebras aumenta con la latitud. Ésta debe su nombre a David Starr Jordan, presidente de la Universidad de Stanford a principios del siglo XX. Por cierto, todavía se discute por qué es exactamente adaptativo, pero una de las principales hipótesis es que un mayor número de vértebras ayuda a los peces a nadar mejor en aguas más frías y viscosas.

Anyway, these eco-geographical rules are known for such a long time because they describe obvious adaptive change in phenotypes along climate gradients. In other words: they are highly noticeable. However, we know today that another possibility exists, and it is much less obvious. In many cases, species do not change much phenotypically despite occurring across a strong environmental gradient.

Apparent similarity despite large-scale climate change is indeed as much a give-away of underlying local adaptation that the more noticeable eco-geographical rules mentioned before!

To formalize our thinking a bit, let's turn to another classic equation in evolutionary ecology, the one published by Falconer & Mackay in 1996. It distinguishes between four potential sources of phenotypic variability in a given trait. Here in the background, for example, you see two-weeks old larvae of the Atlantic silverside – a 'pejerrey' of the northern hemisphere – reared in a recent experiment. You can see that there is variability in sizes – or phenotypic variance – and generally speaking this may be due to

1. genetic variance, meaning the presence of different genotypes coding for slower or faster growth rates.
2. But some variation undoubtedly arises due to environmental influences such as different temperatures or feeding conditions that would elicit different growth even in genetically identical organisms. This is what we call the plasticity of a trait.
3. Third, as in all statistical models with two or more explanatory variables, interactions between variables can occur. In our example, some genotypes may perform qualitatively different depending on the kind of environment, leading to a gene-by-

En cualquier caso, estas reglas ecogeográficas se conocen desde hace tanto tiempo porque describen cambios adaptativos evidentes en los fenotipos a lo largo de gradientes climáticos. En otras palabras: son muy perceptibles. Sin embargo, hoy sabemos que existe otra posibilidad, y es mucho menos evidente. En muchos casos, las especies no cambian mucho fenotípicamente a pesar de encontrarse a lo largo de un fuerte gradiente ambiental.

La similitud aparente a pesar de los cambios climáticos a gran escala es, de hecho, un indicio de adaptación local subyacente, ¡tanto como las reglas ecogeográficas más evidentes antes mencionadas!

Para formalizar un poco nuestro pensamiento, recurramos a otra ecuación clásica de la ecología evolutiva, la publicada por Falconer y Mackay en 1996. Distingue entre cuatro fuentes potenciales de variabilidad fenotípica en un rasgo dado. Aquí, al fondo, por ejemplo, se ven larvas de dos semanas de edad del pejerrey del Atlántico -un "pejerrey" del hemisferio norte- criadas en un experimento reciente. Se puede ver que hay variabilidad en los tamaños -o varianza fenotípica- y, en términos generales, esto puede deberse a

1. Varianza genética, es decir, la presencia de diferentes genotipos que codifican tasas de crecimiento más lentas o más rápidas.
2. Pero, sin duda, parte de la variación se debe a influencias ambientales, como diferentes temperaturas o condiciones de alimentación, que provocarían un crecimiento diferente incluso en organismos genéticamente idénticos. Esto es lo que llamamos la plasticidad de un rasgo.
3. En tercer lugar, como en todos los modelos estadísticos con dos o más variables explicativas, pueden producirse interacciones entre las variables. En nuestro ejemplo, algunos genotipos pueden tener un comportamiento cualitativamente diferente en función del tipo de entorno, lo que da lugar a una interacción gen-entorno. La existencia de esta suele sugerir que los

environment interaction. The existence of this often suggests that organisms perform best in the environments that they encounter most frequently.

4. But there's a fourth term here, and that one is equally important although often overlooked. It's the covariance term  $Cov(G,E)$ , which occurs when genotypes influencing a trait's phenotypic expression are nonrandomly distributed across an environmental gradient that also modifies the phenotype of the trait. This term is very important and our focus here.

organismos rinden mejor en los entornos que encuentran con más frecuencia.

4. Pero aquí hay un cuarto término, igualmente importante aunque a menudo pasado por alto. Se trata del término de covarianza  $Cov(G,E)$ , que se produce cuando los genotipos que influyen en la expresión fenotípica de un rasgo se distribuyen de forma no aleatoria a través de un gradiente ambiental que también modifica el fenotipo del rasgo. Este término es muy importante y en él nos centraremos aquí.

Okay, let's look at an example. These graphs here show so called thermal reaction norms for a theoretical trait, let's call it growth rate for now. Temperature is on the x-axis. Each curve depicts how growth first increases with increasing temperature up to a maximum, after which it rapidly declines again. Some similar version of a thermal reaction norm can be found for almost any physiological trait in almost all ectotherms, in other words, organisms that are not mammals or birds.

What we see in each of the graphs on the left and the right side are the thermal growth reaction norms of a population or species adapted to high latitudes – meaning colder conditions - versus low latitudes, meaning warmer conditions.

Bien, veamos un ejemplo. Estos gráficos muestran las llamadas normas de reacción térmica para un rasgo teórico, llamémoslo tasa de crecimiento por ahora. La temperatura está en el eje x. Cada curva muestra cómo el crecimiento aumenta primero con el aumento de la temperatura hasta un máximo, tras lo cual vuelve a descender rápidamente. Se puede encontrar alguna versión similar de una norma de reacción térmica para casi cualquier rasgo fisiológico en casi todos los ectotermos, es decir, organismos que no son mamíferos ni aves.

Lo que vemos en cada uno de los gráficos de la izquierda y la derecha son las normas de reacción de crecimiento térmico de una población o especie adaptada a latitudes altas -es decir, condiciones más frías- frente a latitudes bajas, es decir, condiciones más cálidas.

In the example on the left, a gene-by-environment interaction occurs, because the population adapted to colder conditions has a thermal reaction norm shifted to the left and therefore also a lower thermal maximum than the population adapted to warmer conditions at lower latitudes. Notice that the reaction norms cross each other.

In contrast, the graph on the right side shows the alternative – covariance of genotypes and environment, because the higher latitude population simply consists of faster growing

En el ejemplo de la izquierda, se produce una interacción gen-ambiente, ya que la población adaptada a condiciones más frías tiene una norma de reacción térmica desplazada hacia la izquierda y, por tanto, también un máximo térmico más bajo que la población adaptada a condiciones más cálidas en latitudes más bajas. Obsérvese que las normas de reacción se cruzan.

Por el contrario, el gráfico de la derecha muestra la alternativa - covarianza de genotipos y ambiente, porque la población de latitudes más altas consiste simplemente en genotipos de crecimiento más

<p>genotypes at every temperature, thereby achieving a similar compensation of colder temperatures but through different means. And the reaction norms do NOT cross each other.</p>	<p>rápido a cada temperatura, consiguiendo así una compensación similar de temperaturas más frías pero a través de medios diferentes. Y las normas de reacción NO se cruzan entre sí.</p>
<p>How common is this? Well, it turns out that once an ecologist has trained its senses to the occurrence of gene-by-environment covariances, this phenomenon appears to be ubiquitous across the entire tree of life. This comprehensive review from 2009 counted 60 different species!</p>	<p>¿Qué tan común es esto? Bueno, resulta que una vez que un ecólogo ha entrenado sus sentidos para la ocurrencia de covarianzas gen-ambiente, este fenómeno parece ser ubicuo en todo el árbol de la vida. En esta exhaustiva revisión de 2009 se contabilizaron 60 especies diferentes.</p>
<p>Many believe that a man named Richard Levins deserves credit for being the first to recognize to this evolutionary 'compensation' mechanism. In the 1960s, when Dr. Levins studied fruitflies native to the island of Puerto Rico, he became keenly aware of some intriguing differences between the flies from high up in the mountains versus those closer to the coast.</p> <p>See, in the case of the flies, lower temperature during development makes for bigger flies, which is mostly a plastic – meaning an environmental effect, and this indeed leads to the mountain flies to be bigger than the flies on the coast. However, if reared under the same set of temperatures, the coastal flies are bigger. It turns out that for an insect as small as a fruitfly being bigger has the advantage of being less susceptible to desiccation – in other words, to dry out at hot weather.</p> <p>So, what evolution does here in the Puerto Rican fruitflies is to increase the proportion of genotypes coding for larger body size in the coastal fly populations to counteract the risks of stress from drying out. This counteracting – or countergradient variation as it has become known – is the ubiquitous evolutionary principle of local adaptation arising from the co-variance of genotypes and environmental conditions.</p>	<p>Muchos creen que un hombre llamado Richard Levins merece el crédito por ser el primero en reconocer este mecanismo de "compensación" evolutiva. En la década de 1960, cuando el Dr. Levins estudiaba las moscas de la fruta nativas de la isla de Puerto Rico, se dio cuenta de algunas diferencias intrigantes entre las moscas de las montañas y las de la costa.</p> <p>En el caso de las moscas, una temperatura más baja durante el desarrollo hace que las moscas sean más grandes, lo que es sobre todo un efecto plástico, es decir, ambiental, y esto hace que las moscas de la montaña sean más grandes que las de la costa. Sin embargo, si se crían a las mismas temperaturas, las moscas de la costa son más grandes. Resulta que para un insecto tan pequeño como la mosca de la fruta ser más grande tiene la ventaja de ser menos susceptible a la desecación, es decir, a secarse cuando hace calor.</p> <p>Así pues, lo que la evolución hace aquí en las moscas de la fruta de Puerto Rico es aumentar la proporción de genotipos que codifican un mayor tamaño corporal en las poblaciones de moscas costeras para contrarrestar los riesgos de estrés por desecación. Esta contrarrestación -o variación contragradiante, como se ha dado en llamar- es el principio evolutivo omnipresente de adaptación local que surge de la covarianza de genotipos y condiciones ambientales.</p>
<p>The covariance term can be positive or</p>	<p>El término de covarianza puede ser positivo o</p>

negative. If it's positive, then environmental and genotypic influences reinforce each other and we get a highly noticeable phenotypic gradient – one example being the increase in vertebral number with latitude in fishes. This is called co-gradient variation.

In the case of the fruitflies the covariance term is negative, because genotypic and environmental influences oppose each other, which is why the phenomenon is called countergradient variation and it often results in weak or barely existent phenotypic clines across otherwise strong environmental gradients.

And as we just mentioned, by now countergradient variation – even though hard to detect – has in fact been demonstrated for all kinds of organisms, from amphibians to fish to reptilians to crustaceans, insects and even plants.

But the reason I've brought this research to Chile has to do specifically with the fish for which countergradient variation was demonstrated first – and that was more than 30 years ago.

This is the Atlantic silverside – *Menidia menidia* – from the family of the New world silversides – or Atherinopsidae, which has about 100 species, most of them in South-America, where they are all commonly referred to as 'pejerreyes' –

Ah, see where this is going to go?

The man here at the upper left corner is David Conover, who studied local adaptation in Atlantic silversides intensively for decades and who has had an enormous influence on the entire field. I might be just a little biased, because I was David's post-doc back at Stony Brook University now more than 15 years ago.

In the 1980s, David noticed that Atlantic silversides in fall – at the end of their first and only growing season – all reach more or less a similar size, no matter whether they belong to populations in South Carolina, New York, or Nova Scotia. This similarity is indeed striking if

negativo. Si es positivo, las influencias ambientales y genotípicas se refuerzan mutuamente y obtenemos un gradiente fenotípico muy notable: un ejemplo es el aumento del número de vértebras con la latitud en los peces. Es lo que se denomina variación co-gradiente.

En el caso de las moscas de la fruta, el término de covarianza es negativo, porque las influencias genotípicas y ambientales se oponen entre sí, por lo que el fenómeno se denomina variación contragradiante y a menudo da lugar a clinas fenotípicas débiles o apenas existentes a través de gradientes ambientales que de otro modo serían fuertes.

Y como acabamos de mencionar, a estas alturas la variación contragradiante -aunque difícil de detectar- se ha demostrado de hecho en todo tipo de organismos, desde anfibios a peces, pasando por reptiles, crustáceos, insectos e incluso plantas.

Pero la razón por la que he traído esta investigación a Chile tiene que ver específicamente con el pez para el que se demostró por primera vez la variación contragradiante - y eso fue hace más de 30 años.

Este es el pejerrey del Atlántico - *Menidia menidia* - de la familia de los pejerreyes del Nuevo Mundo - o Atherinopsidae, que tiene alrededor de 100 especies, la mayoría de ellas en América del Sur, donde todos se conocen comúnmente como "pejerreyes" -.

Ah, ¿ves por dónde va esto?

El hombre de la esquina superior izquierda es David Conover, que estudió intensamente la adaptación local de los pejerreyes atlánticos durante décadas y ha tenido una enorme influencia en todo este campo. Puede que yo sea un poco parcial, porque hace ya más de 15 años que fui postdoctorado de David en la Universidad de Stony Brook.

En la década de 1980, David observó que los pejerreyes del Atlántico en otoño -al final de su primera y única temporada de crecimiento- alcanzan todos más o menos un tamaño similar, independientemente de que pertenezcan a poblaciones de Carolina del Sur, Nueva York o Nueva Escocia. Esta similitud es realmente

one knows the very steep latitudinal gradient in temperature and length of the growing season, over which this phenomenon occurs. It turns out that Atlantic silversides from the north have as little as 3 months to reach this similar adult size, whereas those in the south practically have all year. How is it possible that those in the north can reach the same size as those in the south in so much less time??

The answer is countergradient variation. The northern populations consist of faster growing genotypes than those from the south, and these genotypes outperform their southern conspecifics at every temperature! How do we know? Because Conover and colleagues performed so called 'Common garden experiments', where fish from all populations are reared at exactly the same environmental conditions. And under such standardized, common garden environmental conditions, any observed differences are by definition genetic differences.

The next graph summarizes what these experiments found. Temperature is on the x-axis and on the y-axis is growth capacity, which is the growth in length per day under unlimited (*ad libitum*) feeding conditions. The 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentiles are plotted here for 3 different populations: South Carolina, New York, and Nova Scotia. As you can see, growth increases with temperature from ~17 to 28°C in all three populations, after which it quickly declines again, which is exactly what we would generally expect from a thermal reaction norm of an ectotherm organism. But the most northern population from Nova Scotia grows much faster at every temperature than their more southern, lower latitude conspecifics. This is countergradient growth variation!

(As an aside: this was an incidental finding, because Davids first common garden experiments had other objectives in mind. But he simply looked at his fish growing up in the experiment and wondered how odd it is that

sorprendente si se conoce el pronunciado gradiente latitudinal de temperatura y duración del periodo de crecimiento, a lo largo del cual se produce este fenómeno. Resulta que los pejerreyes atlánticos del norte tienen tan sólo 3 meses para alcanzar este tamaño adulto similar, mientras que los del sur disponen prácticamente de todo el año. ¿Cómo es posible que los del norte alcancen el mismo tamaño que los del sur en tanto menos tiempo?

La respuesta es la variación contragradiante. Las poblaciones del norte están formadas por genotipos de crecimiento más rápido que las del sur, ¡y estos genotipos superan a sus congéneres del sur a cualquier temperatura! ¿Cómo lo sabemos? Porque Conover y sus colegas realizaron los llamados "experimentos de jardín común", en los que peces de todas las poblaciones se crían exactamente en las mismas condiciones ambientales. Y en estas condiciones ambientales estandarizadas y comunes, cualquier diferencia observada es, por definición, una diferencia genética.

El siguiente gráfico resume los resultados de estos experimentos. La temperatura está en el eje x y en el eje y está la capacidad de crecimiento, que es el crecimiento en longitud por día en condiciones de alimentación ilimitada (*ad libitum*). Aquí se representan los percentiles 10 y 90 de tres poblaciones diferentes: Carolina del Sur, Nueva York y Nueva Escocia. Como se puede ver, el crecimiento aumenta con la temperatura de ~17 a 28°C en las tres poblaciones, tras lo cual vuelve a disminuir rápidamente, que es exactamente lo que esperaríamos en general de una norma de reacción térmica de un organismo ectotermo. Pero la población más septentrional de Nueva Escocia crece mucho más rápido a cualquier temperatura que sus congéneres más meridionales y de latitudes más bajas. Se trata de una variación de crecimiento contragradiante.

(Como apunte: se trata de un hallazgo fortuito, porque los primeros experimentos de Davids en jardines comunes tenían otros objetivos. Pero él simplemente miraba a los peces que crecían en el experimento y se preguntaba qué extraño era que

the ones from higher latitudes were always bigger than those from lower latitude populations. As he was fond of saying to his students and post-docs: "*The biggest discoveries tend to begin NOT with a "Eureka!" but with a head-scratching "That's odd ..."*")

But why do we think that this stunning pattern is actually adaptive, meaning of fitness benefit to silversides? That is often a more intriguing and difficult question to answer than finding a pattern in nature in the first place. In the case of the Atlantic silverside, we are quite certain that fish from the north are selected for fast growth, because only fast growers reach the necessary body size at the end of fall to survive the winter. Size-selective overwinter mortality, in other words, punishes the too small individuals with starvation, therefore weeding out the too slow growers.

The final graph here on the right side tackles the important flip side question of this beautiful evolutionary riddle. Because explaining why high latitude populations need to grow faster is one thing, but it is equally important and intriguing to ask what prevents the southern populations from also selecting for fast growth as well. If fast growth would be a universally good thing then surely those fish from the south would find it adaptive as well, even though their growing season is long and winter mortality less severe and size-selective. In other words, there must be a trade-off to fast growth.

The graph on the right illustrates one such trade-off. In this study by Arnott et al. researchers measured the oxygen consumption of silverside juveniles from northern vs. southern populations at different swim speeds in a so called swim flume respirometer. Naturally, with increasing swim speed – here on the x-axis in body lengths per second – respiration rates go up. But what is striking about these measurements is that at every speed the fish from the south have a

los de latitudes más altas fueran siempre más grandes que los de poblaciones de latitudes más bajas. Como le gustaba decir a sus estudiantes y posdoctorandos: "Los mayores descubrimientos no suelen empezar con un "¡Eureka!", sino con un "Qué raro..." que nos hace rascarnos la cabeza").

Pero, ¿por qué pensamos que este sorprendente patrón es realmente adaptativo, es decir, que beneficia a los pejerreyes? Esta es a menudo una pregunta más intrigante y difícil de responder que la de encontrar un patrón en la naturaleza. En el caso del pejerrey del Atlántico, estamos bastante seguros de que los peces del norte son seleccionados por su rápido crecimiento, porque sólo los de crecimiento rápido alcanzan el tamaño corporal necesario al final del otoño para sobrevivir al invierno. En otras palabras, la mortalidad invernal selectiva por tamaño castiga a los individuos demasiado pequeños con la inanición, eliminando así a los de crecimiento demasiado lento.

El último gráfico de la derecha aborda la otra cara de la moneda de este hermoso enigma evolutivo. Explicar por qué las poblaciones de latitudes altas necesitan crecer más rápido es una cosa, pero es igualmente importante e intrigante preguntarse qué impide que las poblaciones del sur también seleccionen el crecimiento rápido. Si el crecimiento rápido fuera algo universalmente bueno, entonces seguramente esos peces del sur también lo encontrarían adaptativo, a pesar de que su estación de crecimiento es larga y la mortalidad invernal menos severa y selectiva en cuanto al tamaño. En otras palabras, el crecimiento rápido debe tener una contrapartida.

El gráfico de la derecha ilustra una de estas compensaciones. En este estudio de Arnott et al., los investigadores midieron el consumo de oxígeno de los juveniles de pejerrey de las poblaciones septentrionales frente a las meridionales a diferentes velocidades de natación en un respirómetro llamado "swim flume". Naturalmente, al aumentar la velocidad de nado (en el eje de abscisas, en longitudes corporales por segundo), aumentan las tasas de respiración. Pero lo sorprendente de estas mediciones es que, a

<p>lower active metabolism than those from the north! This in turn means that they would have more energy left to – say – escape a predator with a sudden burst or may sustain fast swimming speeds for longer. In fact, follow up research did indeed confirm that lower latitude silversides have a higher metabolic scope and better predator avoidance than those from the north.</p> <p>So in conclusion, northern silverside populations have no choice but invest all energy into fast growth to reach a minimum size at the end of the growing season, whereas low latitude populations can afford to grow slower but thereby have a higher metabolic scope and better predator avoidance.</p>	<p>cualquier velocidad, los peces del sur tienen un metabolismo activo más bajo que los del norte. Esto significa que les queda más energía para, por ejemplo, escapar de un depredador con un impulso repentino o mantener velocidades de nado rápidas durante más tiempo. De hecho, investigaciones posteriores confirmaron que los pejerreyes de latitudes más bajas tienen un metabolismo más alto y evitan mejor a los depredadores que los del norte.</p> <p>Así que en conclusión, las poblaciones de pejerrey del norte no tienen más remedio que invertir toda la energía en un crecimiento rápido para alcanzar un tamaño mínimo al final de la temporada de crecimiento, mientras que las poblaciones de baja latitud pueden permitirse crecer más lentamente, pero por lo tanto tienen un mayor alcance metabólico y una mejor evasión de los depredadores.</p>
<p>To let this sink in and wrap it up, let me just point out the eco-evolutionary research on Atlantic silversides spans decades of studies now. And over the course of this time many more traits have been found to show evidence of local latitudinal adaptation, including Energy acquisition (or metabolism), lipid storage, growth efficiency, sex determination and vertebral number – to name just the most important ones.</p>	<p>Para terminar, permítanme señalar que la investigación ecoevolutiva sobre los pejerreyes del Atlántico abarca ya décadas de estudios. Y en el transcurso de este tiempo se han encontrado muchos más rasgos que muestran evidencias de adaptación latitudinal local, incluyendo la adquisición de energía (o metabolismo), el almacenamiento de lípidos, la eficiencia del crecimiento, la determinación del sexo y el número de vértebras - por nombrar sólo los más importantes.</p>
<p>And because silversides are such great model organisms, they are now also becoming genetic models for marine fish, with a large groundswell of molecular studies now eager to find out exactly how this fine-scale genetic adaptation is possible in an environment like the ocean, where mixing and gene flow are traditionally thought of preventing such thing. But that's a story for another day.</p>	<p>Y como los pejerreyes son tan buenos organismos modelo, ahora también se están convirtiendo en modelos genéticos para los peces marinos, con una gran oleada de estudios moleculares deseosos de averiguar exactamente cómo es posible esta adaptación genética a pequeña escala en un medio como el océano, donde tradicionalmente se piensa que la mezcla y el flujo de genes impiden tal cosa. Pero esa es una historia para otro día.</p>
<p>Do you want to hear where our story goes next? Well, the start of that next chapter would probably be somewhere around 2008, which is when I first set foot on Long Island and found myself chatting with David Conover about a scientific question that would</p>	<p>¿Quieres saber cuál es el siguiente capítulo de nuestra historia? Bueno, el comienzo de ese próximo capítulo sería probablemente alrededor de 2008, que es cuando pisé por primera vez Long Island y me encontré charlando con David Conover sobre una cuestión científica que consumiría mis</p>

consume my next few years as a post-doc.

Simply put, David mused “We’ve been doing this research on Atlantic silversides now for at least two decades. Given all these findings, I always wondered why nobody has tried to do this somewhere else ...”

And indeed, you might ask, why should anyone?

The answer to that question and the scientific curiosity lay in the fact that the change in temperature with latitude is very different between the different major coastlines of the world. And particularly the North-American Atlantic and Pacific coasts have indeed very different latitudinal gradients in coastal sea surface temperature! That in itself is no surprise: on the Atlantic side we have the opposing influences of the warm Gulf stream current from the south and the cold Labrador current from the north creating what we know today is the world’s steepest latitudinal temperature gradient in the ocean. Almost one degree of temperature change per degree latitude! On the Pacific side, on the other hand, surface currents are relatively weak and seasonally wind-driven, and the large upwelling area in front of California further dampens the overall latitudinal cline to a much shallower gradient where average temperatures change by little more than a quarter of a degree Celsius per degree latitude.

And as it so happens, ‘pejerreyes’ – silversides – are living on both coasts! To be sure, the exact species are not identical, but they belong to the same family Atherinopsidae. And they not only look almost exactly the same, but also occupy the same trophic level and ecological niche. They both are abundant, nearshore, schooling forage fishes that eat similar planktonic food and have similarly short life-spans. So, topmelt – *Atherinops affinis* – are the taxonomic and ecological equivalent of Atlantic silversides on the Pacific coast – so much so that we may simply refer to them as Atlantic versus Pacific silversides.

próximos años como postdoctorado.

En pocas palabras, David reflexionó: "Llevamos al menos dos décadas investigando los pejerreyes del Atlántico. Teniendo en cuenta todos estos hallazgos, siempre me he preguntado por qué nadie ha intentado hacer esto en otro lugar...".

Y en efecto, cabe preguntarse, ¿por qué habría de hacerlo alguien?

La respuesta a esa pregunta y a la curiosidad científica reside en el hecho de que el cambio de temperatura con la latitud es muy diferente entre las distintas costas principales del mundo. En particular, las costas norteamericanas del Atlántico y del Pacífico presentan gradientes latitudinales de temperatura superficial del mar muy diferentes. Esto no es ninguna sorpresa: en la vertiente atlántica, las influencias opuestas de la corriente cálida del Golfo, procedente del sur, y de la corriente fría del Labrador, procedente del norte, crean lo que hoy conocemos como el gradiente de temperatura latitudinal más pronunciado del océano. ¡Casi un grado de cambio de temperatura por grado de latitud! En el Pacífico, por el contrario, las corrientes superficiales son relativamente débiles y estacionalmente impulsadas por el viento, y la gran zona de surgencia frente a California amortigua aún más el cline latitudinal general a un gradiente mucho menos pronunciado donde las temperaturas medias cambian poco más de un cuarto de grado Celsius por grado de latitud.

Y da la casualidad de que los pejerreyes viven en ambas costas. Las especies exactas no son idénticas, pero pertenecen a la misma familia Atherinopsidae. Y no sólo tienen un aspecto casi idéntico, sino que también ocupan el mismo nivel trófico y nicho ecológico. Ambos son peces forrajeros abundantes, que viven cerca de la costa, se alimentan de plancton similar y tienen una esperanza de vida igualmente corta. Así pues, el pejerrey - *Atherinops affinis* - es el equivalente taxonómico y ecológico del pejerrey atlántico en la costa del Pacífico, hasta el punto de que podemos referirnos a ellos simplemente como pejerreyes del Atlántico frente a pejerreyes del Pacífico.

<p>So, as a post-doc - about 15 years ago - I set out to test whether Pacific silversides would have similar local adaptation patterns of co- and countergradient variation than their Atlantic relatives. And what is the tool of choice to do that? Yes, conducting another common garden experiment.</p> <p>Actually, we conducted two. In 2008 and in 2009. The task seemed daunting at first because our laboratory was on the US east coast, while our fish were on the other side of the continent! But this turned out to be no problem. I tell you, as many researchers before me, I came to truly appreciate that silversides are great model organisms for experimentation.</p> <p>In short, we were able to travel to a total of five places on the US and Mexican Pacific coast, catch spawning ripe fish and then immediately fertilized a few thousand embryos by strip-spawning the adults – sometimes, right on the beach in these makeshift spawning containers. In each case we then transported these developing embryos in little thermos coolers across the country to our lab ...</p>	<p>Así que, como postdoctorado -hace unos 15 años- me propuse comprobar si los pejerreyes del Pacífico tendrían patrones de adaptación local de variación co y contra gradiente similares a los de sus parientes atlánticos. ¿Y cuál es la herramienta elegida para hacerlo? Sí, realizar otro experimento de jardín común.</p> <p>En realidad, realizamos dos. En 2008 y en 2009. Al principio, la tarea parecía desalentadora, porque nuestro laboratorio estaba en la costa este de Estados Unidos, mientras que nuestros peces se encontraban al otro lado del continente. Pero esto resultó no ser ningún problema. Como muchos investigadores antes que yo, llegué a apreciar de verdad que los pejerreyes son organismos modelo estupendos para la experimentación.</p> <p>En resumen, pudimos viajar a un total de cinco lugares de la costa del Pacífico estadounidense y mexicano, capturar peces maduros para el desove y fecundar inmediatamente unos cuantos miles de embriones mediante el desove en tiras de los adultos, a veces, directamente en la playa en estos contenedores de desove improvisados. En cada caso, transportamos estos embriones en desarrollo en pequeñas neveras térmicas a través del país a nuestro laboratorio ...</p>
<p>... where they were then reared to a common juvenile size at a common set of temperatures. At the end of the experiment – among many other things – we measured the length of all the fish to determine their growth rate.</p>	<p>... donde fueron criados a un tamaño juvenil común en un conjunto común de temperaturas. Al final del experimento - entre muchas otras cosas - medimos la longitud de todos los peces para determinar su tasa de crecimiento.</p>
<p>And look what we found, which is detailed in this 2011 paper in the Proceedings of the Royal Society. Just like all the other publications mentioned throughout this lecture, this one too you can access directly from the site of the lecture.</p>	<p>Y mira lo que encontramos, que se detalla en este artículo de 2011 en Proceedings of the Royal Society. Al igual que el resto de publicaciones mencionadas a lo largo de esta conferencia, a esta también puedes acceder directamente desde el sitio de la conferencia.</p>
<p>Look at these two graphs, which again show thermal reaction norms. Specifically they show thermal growth reaction norms in Pacific silversides on the left contrasted with Atlantic silversides on the right – a graph that you should recognize from before. In both</p>	<p>Mira estos dos gráficos, que muestran de nuevo las normas de reacción térmica. En concreto, muestran las normas de reacción de crecimiento térmico en los pejerreyes del Pacífico, a la izquierda, en contraste con los pejerreyes del Atlántico, a la derecha, un gráfico que debería reconocer de antes.</p>

cases, temperature is on the x-axis while growth capacity – remember, the length growth rate under excess food – is on the y-axis. Each graph shows the 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentiles of these reaction norms for several different populations along each latitudinal gradient. Red colors are further south, blue/black colors are further to the north.

What do you see? Well, sure, in both cases growth capacity increases with temperature, and in both cases northern populations grow faster than southern populations at all temperatures. So in both cases, we now find evidence for countergradient growth variation, because the increase in genetic growth capacity counters the decrease with latitude in environmental temperatures.

En ambos casos, la temperatura está en el eje de abscisas, mientras que la capacidad de crecimiento - recuerde, la tasa de crecimiento en longitud bajo exceso de alimento- está en el eje de ordenadas. Cada gráfico muestra los percentiles 10 y 90 de estas normas de reacción para varias poblaciones diferentes a lo largo de cada gradiente latitudinal. Los colores rojos están más al sur, los azules/negros más al norte.

¿Qué es lo que se ve? Bueno, claro, en ambos casos la capacidad de crecimiento aumenta con la temperatura, y en ambos casos las poblaciones del norte crecen más rápido que las del sur a todas las temperaturas. Así que en ambos casos encontramos pruebas de una variación de crecimiento contragradiante, porque el aumento de la capacidad de crecimiento genético contrarresta la disminución de las temperaturas ambientales con la latitud.

But what is obvious, too, is that these two patterns of countergradient variation appear to be very different. For starters, there seems to be just much less variability in Pacific than Atlantic silversides. Secondly, the average increase in growth with temperature – meaning the average reaction norm of the trait – is relatively shallow in Pacific silversides compared to the much steeper reaction norm in Atlantic silversides. And last, notice how the lines on the left side are almost parallel to each other, whereas on the right they greatly diverge at higher temperatures? So in other words, in Atlantic silversides the steepness of the reaction norm greatly increases with latitude, whereas on the Pacific side it does not. Why is this important?

Pero lo que también es obvio es que estos dos patrones de variación contragradiante parecen ser muy diferentes. Para empezar, parece haber mucha menos variabilidad en los pejerreyes del Pacífico que en los del Atlántico. En segundo lugar, el aumento medio del crecimiento con la temperatura -es decir, la norma de reacción media del rasgo- es relativamente poco profundo en los pejerreyes del Pacífico en comparación con la norma de reacción mucho más pronunciada en los pejerreyes del Atlántico. Y por último, ¿se da cuenta de que las líneas de la izquierda son casi paralelas entre sí, mientras que las de la derecha son muy divergentes a temperaturas más altas? En otras palabras, en los pejerreyes del Atlántico la inclinación de la norma de reacción aumenta considerablemente con la latitud, mientras que en el Pacífico no. ¿Por qué es esto importante?

Because, as we conclude in the paper ““Even though CnGV is the common mode of adaptation in both species/coasts, the reaction norms differed. They reflected the gradients in which they evolved.”

So, in other words, the principle is the same, but its strength scales with the strength of the underlying climate gradient! That seems

Porque, como concluimos en el artículo: "Aunque la CnGV es el modo común de adaptación en ambas especies y costas, las normas de reacción difieren. Reflejaban los gradientes en los que evolucionaron".

En otras palabras, ¡el principio es el mismo, pero su fuerza varía en función de la fuerza del gradiente climático subyacente! Eso parece importante, ¿no?

<p>important, no? Particularly if the same thing would be true for adaptation to climate change in time!</p>	<p>Sobre todo si lo mismo ocurre con la adaptación al cambio climático en el tiempo.</p>
<p>And this brings me - at last – to the reason why I have come to Chile. Because – think about it – it’s one thing to hypothesize that a relationship between gradient strength and adaptation strength exists, but if you only have 2 data points ... well, that’s a problem. As anyone intuitively understands, you need more than that. But at least 3 points! And I just happen to believe that the 3<sup>rd</sup> data point can be found right here in Chile.</p>	<p>Y esto me lleva -por fin- a la razón por la que he venido a Chile. Porque - piénsalo - una cosa es la hipótesis de que existe una relación entre la fuerza del gradiente y la fuerza de la adaptación, pero si sólo tienes 2 puntos de datos ... bueno, eso es un problema. Como cualquiera entiende intuitivamente, necesitas más que eso. ¡Pero al menos 3 puntos! Y da la casualidad de que creo que el 3er punto de datos se puede encontrar aquí mismo, en Chile.</p>
<p>This is why in 2022 we put our ideas formally in writing and applied for a research grant from the U.S. National Science Foundation – which fortunately granted our request just a few months ago. In short, we asked for funding to expand the silverside system – by conducting common garden experiments on the Chilean silverside <i>Odontesthes regia</i> – el pejerrey del mar – and thereby potentially find a new relationship between gradient and adaptation strength in the ocean.</p>	<p>Por eso, en 2022 pusimos nuestras ideas formalmente por escrito y solicitamos una beca de investigación a la Fundación Nacional de Ciencias de Estados Unidos, que afortunadamente accedió a nuestra petición hace sólo unos meses. En resumen, pedimos financiamiento para expandir el sistema del pejerrey - realizando experimentos de jardín común en el pejerrey chileno <i>Odontesthes regia</i> - el pejerrey del mar - y así potencialmente encontrar una nueva relación entre gradiente y fuerza de adaptación en el océano.</p>
<p>Why this pejerrey? Because it is a silverside species that is taxonomically and ecologically the equivalent to the silverside species from the northern hemisphere, and we therefore hope that it is the most comparable. Also, it has a large geographical distribution that ranges from southern Peru all the way down the southern Chile – spanning more than 30 degrees of latitude! It is a coastal species important as food for higher trophic marine organisms, and it is also of local importance for fishermen. There is already a good amount of literature on pejerrey to suggest that they will be similarly good models for experimentation, but to our knowledge this kind of common garden approach has never been attempted before.</p>	<p>¿Por qué este pejerrey? Porque es una especie de pejerrey taxonómica y ecológicamente equivalente a las especies de pejerrey del hemisferio norte, y por lo tanto esperamos que sea la más comparable. Además, tiene una amplia distribución geográfica que abarca desde el sur de Perú hasta el sur de Chile, ¡más de 30 grados de latitud! Es una especie costera importante como alimento para organismos marinos de mayor nivel trófico, y también tiene importancia local para los pescadores. Ya existe abundante bibliografía sobre el pejerrey que sugiere que será un buen modelo para la experimentación, pero que nosotros sepamos este tipo de jardín común nunca se ha intentado antes.</p>
<p>What you see on the left side is a representation of the latitudinal sea surface temperature gradient along the South-</p>	<p>Lo que se ve a la izquierda es una representación del gradiente latitudinal de la temperatura superficial del mar a lo largo de la costa</p>

American Pacific coast. Many years ago, an oceanography student and I actually set out and described all of the worlds coastal latitudinal gradients this way, using long-term average sea surface temperatures filtered for the worlds major continental coastlines. I still love this neat little paper in PLOS One, check it out, if you have time.

What it shows here – with temperature on the x-axis and latitude on the y-axis and long-term average temperature minima, mean, and maxima for each latitude – is that between 20 and 50 degrees south, average coastal temperatures change at a rate of about 0.35°C per latitude.

This is a rate much lower than on the North-American Atlantic coast, but somewhat higher than along the North-American Pacific coast.

sudamericana del Pacífico. Hace muchos años, un estudiante de oceanografía y yo describimos todos los gradientes latitudinales costeros del mundo de esta manera, utilizando las temperaturas medias a largo plazo de la superficie del mar filtradas para las principales costas continentales del mundo. Me sigue encantando este pequeño artículo en PLOS One, échale un vistazo, si tienes tiempo.

Lo que muestra aquí -con la temperatura en el eje x y la latitud en el eje y; y los mínimos, medios y máximos de temperatura media a largo plazo para cada latitud- es que entre 20 y 50 grados sur, las temperaturas costeras medias cambian a un ritmo de unos 0,35 °C por latitud.

Se trata de una tasa muy inferior a la de la costa atlántica norteamericana, pero algo superior a la de la costa pacífica norteamericana.

Does this therefore mean that adaptation strength in Chilean silversides will be intermediate between the two northern hemisphere species? Well, that's the hypothesis for now.

So here – one last time – is the whole concept in a nutshell. I call it the 'Tale of the 4 rates'. First – we simply need to measure the length growth over time for our fish from different populations.

Second, we would plot the growth capacity of each population and each temperature as schematically illustrated here for 3 populations and five temperatures. From this, we then also determine the maximum change in growth reaction norm – or  $\Delta\text{GRN}$  – for each population as illustrated here for one population.

¿Significa esto, por lo tanto, que la fuerza de adaptación en los pejerreyes chilenos será intermedia entre las dos especies del hemisferio norte? Bueno, esa es la hipótesis por ahora.

He aquí, por última vez, todo el concepto en pocas palabras. Yo lo llamo "la historia de las cuatro tasas". En primer lugar, simplemente tenemos que medir el crecimiento de la longitud a lo largo del tiempo de nuestros peces de diferentes poblaciones.

En segundo lugar, trazaríamos la capacidad de crecimiento de cada población y cada temperatura, como se ilustra esquemáticamente aquí para 3 poblaciones y cinco temperaturas. A partir de ahí, también determinamos el cambio máximo en la norma de reacción de crecimiento - o  $\Delta\text{GRN}$  - para cada población, como se ilustra aquí para una población.

Now it gets interesting. We now have this DGRN value for each population – and we can now relate it to the latitude that the population came from. This will derive the 3<sup>rd</sup> rate, which is the latitudinal change in  $\Delta\text{GRN}$ . We already know that on the northern hemisphere, this would result in a steep slope for Atlantic silversides and a very shallow slope for Pacific silversides. But how would

Ahora se pone interesante. Ahora tenemos este valor DGRN para cada población y podemos relacionarlo con la latitud de la que procede la población. Así obtendremos la 3ª tasa, que es el cambio latitudinal en la DGRN. Ya sabemos que en el hemisferio norte, esto daría como resultado una pendiente pronunciada para los pejerreyes del Atlántico y una pendiente muy poco pronunciada para los pejerreyes del Pacífico. Pero, ¿cómo se

<p>this look for Chilean silversides? We don't know yet.</p>	<p>vería esto para los pejerreyes chilenos? Aún no lo sabemos.</p>
<p>At last – the final and potentially new fourth rate – could be derived by relating all these species-specific latitudinal changes in <math>\Delta</math>GRN – now one point per species – to the overall strength of the latitudinal temperature gradient – that means in to the average rate of temperature change per latitude. If our hypothesis is correct, then Chilean silversides should fall in between the northern hemisphere Atlantic and Pacific silverside species.</p>	<p>Por último - la cuarta tasa final y potencialmente nueva - podría derivarse relacionando todos estos cambios latitudinales específicos de cada especie en la DGRN - ahora un punto por especie - con la fuerza general del gradiente latitudinal de temperatura - es decir en la tasa promedio de cambio de temperatura por latitud. Si nuestra hipótesis es correcta, entonces los pejerreyes chilenos deberían situarse entre las especies de pejerreyes del Atlántico y del Pacífico del hemisferio norte.</p>
<p>Our research would therefore find answers to two main questions: First, does the same principle of countergradient growth adaptation hold for a southern hemisphere organism? And second, if so, does it scale in strength with the strength of the climate gradient. Wouldn't that be incredibly exciting!?</p>	<p>Por lo tanto, nuestra investigación buscaría respuestas a dos preguntas principales: Primero, ¿es válido el mismo principio de adaptación al crecimiento contragradiante para un organismo del hemisferio sur? Y en segundo lugar, en caso afirmativo, ¿es su intensidad proporcional a la del gradiente climático? ¿No sería increíblemente emocionante?</p>
<p>In practice, what this means is that we need to find spawning ripe adult pejerrey de mar in 4 different latitudes and then grow their embryos at each of 4 different temperatures – until they reach a juvenile size of about 40 mm. At this size, we can measure growth as well as vertebral number via x-rays, measure sex ratios and also take already genetic samples of each fish – just thinking ahead of some steps of investigations still far in the future.</p>	<p>En la práctica, esto significa que tenemos que encontrar pejerreyes de mar adultos maduros para el desove en 4 latitudes diferentes y luego cultivar sus embriones a cada una de las 4 temperaturas diferentes, hasta que alcancen un tamaño juvenil de unos 40 mm. A este tamaño, podremos medir el crecimiento así como el número de vértebras mediante rayos X, medir la proporción de sexos y también tomar ya muestras genéticas de cada pez - sólo pensando en algunos pasos de investigaciones aún lejanas en el futuro.</p>
<p>Here is the rearing design again as a schematic, showing that we decided to target silverside populations in Iquique at 20°S, Coquimbo at 30°S, Concepcion at 37°S, and Puerto Montt at 42°S. Each at four temperatures, with 3 replicates each. And the final target number of fish in each replicate is 40 – hence, at the end of the experiment, we will have a target sample size of 1,920 fish. The rearing containers are modified 20L buckets – which have worked perfectly in all</p>	<p>Aquí está el diseño de crianza de nuevo como un esquema, mostrando que decidimos apuntar a las poblaciones de pejerrey en Iquique a 20°S, Coquimbo a 30°S, Concepción a 37°S, y Puerto Montt a 42°S. Cada una a cuatro temperaturas, con 3 réplicas cada una. Y el número final objetivo de peces en cada réplica es de 40 - por lo tanto, al final del experimento, tendremos un tamaño de muestra objetivo de 1.920 peces. Los recipientes de cría son cubos de 20 litros modificados, que han funcionado perfectamente en</p>

<p>our experiments before. They are fitted with mesh-screened holes to keep fish and food inside the bucket but allow water to exchange between the inside and outside of each bucket.</p>	<p>todos nuestros experimentos anteriores. Están equipados con agujeros de malla para mantener a los peces y la comida dentro del cubo, pero permiten el intercambio de agua entre el interior y el exterior de cada cubo.</p>
<p>The experiment will be conducted at the marine station in Dichato at the INCAR facility ... ... and because we need to be statistically robust we will do this again in two years, each between September and December 2023.</p>	<p>El experimento se llevará a cabo en la estación marina de Dichato, en las instalaciones del INCAR ... ... y porque necesitamos ser estadísticamente robustos lo haremos de nuevo en dos años, cada uno entre septiembre y diciembre de 2023.</p>
<p>With that I would like to thank you for your attention and encourage each of you to reach out to me via the email below if you have questions, want to know more, or if perhaps you are interested in joining the research team for a thesis project. I guarantee you – whatever we will find – it will be truly worthwhile. Thank you!</p>	<p>Con esto me gustaría agradecerles por su atención y animar a cada uno de ustedes a ponerse en contacto conmigo a través del correo electrónico a continuación si tienen preguntas, quieren saber más, o si tal vez están interesados en unirse al equipo de investigación para un proyecto de tesis. Les garantizo que, sea lo que sea lo que descubramos, merecerá la pena. Muchas gracias!</p>