

00376

2/20



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Respuestas genotípicas y fenotípicas de
Bouteloua gracilis (H.B.K.) Lag. ex
Steud., en función de la variación
ambiental de sequía y corte.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

(ECOLOGÍA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A:

BIOL. LEONARDO ESCALANTE GARCÍA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ARCADIO MONROY ATA

272975

MEXICO, D. F.

1999

TESIS CON
FALLA DE ...



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Arcadio Monroy Ata, por el apoyo ofrecido en cuanto a la dirección y a la realización del presente trabajo.

Al Dr. Juan Núñez Farfán y al Dr. Carlos Montaña Carubelli, por su colaboración como tutores y por sus valiosas aportaciones para llevar a buen término el trabajo.

Al Dr. Alfonso Valiente Banuet, Dra. Rocío Cruz Ortega, Dr. Francisco Gonzalez Medrano, y a la Dra. Ana Barahona Echeverría, por sus valiosas observaciones que llevaron a la culminación satisfactoria del trabajo.

A la FES-Zaragoza por las facilidades para la realización experimental del trabajo dentro de sus instalaciones.

RESUMEN.

La presente tesis, de la maestría en Ecología y Ciencias Ambientales, consiste de dos capítulos bajo el formato de artículo científico.

La temática trata sobre la variación ambiental espacial, la plasticidad fenotípica y su variación genética, y la evolución de las normas de reacción, para la especie *Bouteloua gracilis*.

En el primer capítulo se presenta una primera aproximación sobre el estudio de una población de *Bouteloua gracilis* ante cambios ambientales en el espacio, comprendiendo la sequía y la pérdida severa de tejido foliar, con el fin de evaluar la plasticidad y normas de reacción de siete características morfológicas cuantitativas.

Se encontraron efectos diferentes y significativos de los factores, así como de sus interacciones, sobre la plasticidad fenotípica para cada una de las características evaluadas.

Con base a lo anterior, en el capítulo dos se presenta un estudio donde se evalúa la posible variación genotípica dentro de la población en respuesta a cambios ambientales en la disponibilidad de humedad y de pérdida de tejido foliar.

Se encontró que existe variación genética en la plasticidad, lo que posibilita la evolución de las normas de reacción.

Como un paso siguiente en el estudio de esta especie se propone la evaluación de la plasticidad y su variación genética entre poblaciones, y si es posible a un nivel más fino, como es, por ejemplo, la interacción *QTL x Ambiente*.

INTRODUCCIÓN

En muchos estudios de selección natural a nivel fenotipo, la variación en los diferentes valores del fenotipo entre los individuos de una población, se analiza con base al efecto separado de los diferentes factores ambientales. Sin embargo, en la naturaleza los diferentes fenotipos del carácter expresados por los genotipos existentes dentro de una población son, en muchos casos, el resultado del efecto de la interacción, y no de la suma, de los diferentes factores ambientales, así como de la interacción del genotipo con el ambiente.

El presente trabajo trata sobre la variación ambiental espacial y la plasticidad fenotípica en las plantas. Para esto es necesario definir algunos términos. El fenotipo es lo que se expresa del genotipo. La plasticidad fenotípica es la diferencia entre los valores fenotípicos promedio que un genotipo o un individuo presenta entre dos o más ambientes diferentes. Al conjunto de los fenotipos expresados a través de diferentes ambientes, en el espacio o tiempo, se le denomina norma de reacción.

La vida sedentaria de las plantas implica que pocas veces se encuentren bajo condiciones ambientales favorables para su desempeño óptimo, debido a la constante variación ambiental en el espacio y tiempo que muchas veces las conducen a experimentar condiciones extremas (Bradshaw y Hardwick, 1989; Bradshaw y McNeilly, 1991; Chapin *et al.*, 1993; Parsons, 1993; Hoffmann y Parsons, 1994; Bijlsma y Loeschcke, 1997).

Sin embargo, estas condiciones extremas, o de estrés, al volverse repetitivas han sido exitosamente enfrentadas por las plantas a lo largo del tiempo a través de adaptaciones diversas, entre las cuales la plasticidad fenotípica ha jugado un papel importante (West-Eberhard, 1989; Moran, 1992; Leon, 1993).

Si la plasticidad fenotípica es un mecanismo a través del cual un genotipo puede expresar diferentes fenotipos al variar el ambiente, entonces, asumiendo selección estabilizante para la mayoría de las características cuantitativas, cada fenotipo puede ser seleccionado hacia un valor promedio óptimo dentro de cada ambiente localmente particular (Via, 1993a).

Por consiguiente, la plasticidad fenotípica adaptativa debe ser aquella que permita a los genotipos de una población producir un fenotipo que esté tan cerca como posible a cada óptimo. En consecuencia, la norma de reacción óptima es la que conecta esos óptimos ambientales. Con base a esto la selección natural actúa dentro de cada ambiente para ajustar el fenotipo promedio expresado ahí hacia su valor óptimo (Via, 1993a).

Conforme las condiciones cambian habrá un ajuste en el valor promedio del carácter dentro de al menos uno de los ambientes sin afectar el expresado en los otros ambientes. La norma de reacción entonces será correspondientemente ajustada. Esto último requiere que los caracteres no estén, al menos parcialmente, genéticamente correlacionados y que exista suficiente variación genética para todos los caracteres y sus combinaciones (Via, 1993a).

Así, la evolución del fenotipo implica la consideración de la plasticidad fenotípica como el mecanismo a través del cual las poblaciones producen fenotipos alternativos para sobrevivir ante la variación ambiental. En este sentido la plasticidad fenotípica evoluciona como un subproducto de la selección sobre los caracteres expresados dentro de los ambientes (Via, 1993a).

Con base a lo anterior, algunos autores (Gomulkiewicz y Kirkpatrick, 1992; Via, 1993a y b, 1994) proponen el modelo de “sensibilidad alélica”, el cual considera que el resultado de la plasticidad de una característica fenotípica es debido solo a la expresión alélica diferencial, a través de los ambientes, de los loci del carácter, es decir, de los genes que codifican para esa característica, llamados genes “estructurales”. Esto quiere decir que en ambientes diferentes todos los loci son expresados, pero los alelos individuales varían en su sensibilidad, esto es, hay efectos directos del ambiente sobre la expresión de los genes estructurales. Por consiguiente, se esperan cambios graduales en el fenotipo proporcionalmente al gradiente ambiental. Para este modelo la variación genética en la plasticidad se reduce a la variación en los efectos alélicos a través de los ambientes.

Sin embargo, otros autores (Thompson, 1991; Pigliucci y Schlichting, 1996; Pigliucci, 1997; Scheiner, 1993a y b; Schlichting, 1986; Schlichting y Pigliucci, 1993 y 1995) proponen el modelo del “control regulador”, el cual considera que la plasticidad resulta de la expresión de genes específicos al ambiente, que regulan a los genes que codifican la característica. Esto quiere decir que no todos los loci estructurales son

expresados en cada ambiente, esto es, la expresión del gen es mediada a través de la acción de loci reguladores que pueden controlar la expresión de los genes estructurales múltiples. Por consiguiente, distintos fenotipos serán producidos sobre cada lado de un umbral ambiental. En este modelo la variación genética en la plasticidad es debido a la variación en los loci reguladores, determinando ya sea, que diferentes números de loci de la característica sean activados en un ambiente dado, o que la intensidad de expresión de los alelos en el loci de la característica varíe a través de los ambientes.

Como se puede observar, ambos modelos son complementarios, por lo cual, existe consenso (Via *et al.*, 1995) en cuanto a que ambos pueden estar operando tanto en ambientes discretos como continuos. La única diferencia es sobre el blanco de la selección natural: si la selección actúa sobre los genes estructurales, lo hace indirectamente sobre los genes reguladores, y si actúa directamente sobre los genes reguladores, entonces lo hace separadamente de la selección que actúa sobre los genes estructurales.

En síntesis, al estar bajo control genético, el papel hipotético que la plasticidad fenotípica pueda estar desempeñando en los patrones evolutivos es: en la microevolución como un mecanismo para el mantenimiento de la variación genética, y en la macroevolución como un medio de generación de nuevos fenotipos (Pigliucci y Schlichting, 1996). De este modo, se puede decir que la evolución está operando en tiempos relativamente más rápidos que los que comúnmente se consideran.

El reconocimiento de, ya sea, genes estructurales o de genes reguladores para la plasticidad, y de variación genética para la plasticidad, implica que la variación de cada factor ambiental en lo individual o en conjunto tiene efectos diferentes sobre el rango de genotipos dentro de una población.

En este sentido, para determinar si los efectos de las variaciones en los factores ambientales y en los genotipos, así como de sus interacciones, pueden ser biológicamente importantes dentro de una población, el análisis multifactorial es una herramienta estadística útil que indica la significancia de tales efectos. De estos, la interacción *Genotipo x Ambiente* es la de mayor trascendencia ecológica y evolutivamente para las poblaciones de una especie (Via, 1994; Via *et al.*, 1995). De este modo, Via (1994) propone el modelo del análisis multifactorial para el estudio de la plasticidad fenotípica, y la correlación lineal para

determinar el grado de independencia y variación genética para la evolución de las normas de reacción.

Por ejemplo, en el análisis multifactorial, la interacción *Genotipo x Ambiente* ha sido una herramienta primordial para los productores de linajes nuevos o mejorados (Kang, 1996; Hill *et al.*, 1998).

Las significancias de las varianzas o cuadrados medios con base en la prueba *F* de las diferentes fuentes de variación, son descritas por la tabla de salida del ANOVA multifactorial. De esta tabla, la significancia de cada factor ambiental por separado indica que la plasticidad fenotípica es significativa al cambio ambiental (Via, 1994). La presencia de la interacción *Genotipo x Ambiente* indica que la diferencia en la respuesta promedio para los niveles del factor genotipo no es constante, es decir, varía a través de las combinaciones de los niveles de cada factor ambiental.

La significancia de la interacción *Genotipo x Ambiente* indica variación genética en la plasticidad, y por tanto, independencia genética, es decir, que para un genotipo su respuesta fenotípica en un ambiente es independiente de su respuesta en otro ambiente, no existe correlación, de manera que la norma de reacción a través de estos dos ambientes puede evolucionar (Via, 1994).

El grado de variación genética o independencia genética puede ser evaluado por la correlación de los valores fenotípicos promedio en un ambiente con los valores fenotípicos promedio en otro ambiente de cada genotipo de una población. Así, si el valor del coeficiente de correlación, o correlación genética (r_G), es bajo, la independencia genética es alta, y viceversa (Via, 1994).

Otra ventaja adicional del diagrama de dispersión de la correlación, es que se puede visualizar la ubicación relativa de cada genotipo y su relación respecto al genotipo óptimo que puede ser seleccionado dependiendo del tipo de selección natural que esté operando.

La presente tesis de maestría en Ecología y Ciencias Ambientales consiste de dos capítulos bajo el formato de artículo científico.

En el primer capítulo se presenta una primera aproximación sobre el estudio de una población de *Bouteloua gracilis* ante cambios ambientales en el espacio, comprendiendo la interacción de la disponibilidad de humedad con la pérdida de tejido foliar, con el fin de

evaluar la plasticidad y normas de reacción de siete características morfológicas cuantitativas.

Asimismo, en el capítulo dos se presenta un estudio donde se evalúa la posible variación genotípica dentro de la población, en respuesta a cambios ambientales en el espacio, como es la disponibilidad de humedad y pérdida de tejido foliar.

Bouteloua gracilis (H.B.K.) Lag. ex Steud., es una especie perenne, comúnmente conocida como zacate navajita, de la familia Graminae, que crece amacollado o cespitoso dependiendo del gradiente latitudinal, cuyos culmos erectos, delgados, lampiños y cortos llegan a medir entre 20 y 125 cm de altura, foliados en la base; las láminas foliares planas o más o menos involutas de 1 a 2 mm de amplitud y de 10 a 20 cm de largo, lampiñas, hispidas en la garganta de las vainas; comúnmente dos espigas, algunas veces 1 o 3 (raramente más), de 2.5 a 5 cm de largo; hasta 80 espiguillas de 5 mm de longitud, color moreno rojizo, algo encorvadas; lema fértil piloso con aristas delgadas y lóbulos agudos intermedios (Hitchcock, 1971; Sánchez, 1980).

El estudio de *Bouteloua gracilis* tiene importancia debido a que además de ser nativa de México, principalmente de las zonas áridas, resistente al pastoreo y a la sequía prolongada, rica en proteínas, dominante en pastizales extensos o codominante en asociación con otros elementos arbustivos o arbóreos, es también un complemento importante para la rehabilitación ecológica de la cubierta vegetal de las zonas áridas deterioradas. Además, a México se le considera el centro de dispersión de ésta especie.

Como un paso siguiente en el estudio de esta especie se propone la evaluación de la plasticidad y su variación genética entre poblaciones y a un nivel más fino, como es, por ejemplo, la interacción *Loci de características cuantitativas (QTL en ingles) x Ambiente*.

LITERATURA CITADA

- Bijlsma, R., y Loeschcke, V. (1997). Environmental Stress, Adaptation and Evolution. 344 pags.
- Bradshaw, A.D., y Hardwick, K. (1989). Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37:137-155.
- Bradshaw, A.D., y McNeilly, T. (1991). Stress tolerance in plants - the evolutionary framework., en Rozema, J., y Verkleij, J.A.C. (eds.) Ecological responses to environmental stresses. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pags: 2-5.
- Chapin, F.S.III., Autumn, K., Pugmaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, 142:S78-S92.

- Gomulkiewicz, R., y Kirkpatrick, M. (1992). Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolution*, 46(2):390-411.
- Hill, J., Becker, H.C., y Tigerstedt, P.M.A. (1998). Quantitative and ecological aspects of plant breeding. Chapman and Hall, London. U.K., pag:115-234.
- Hitchcock, A.S. (1971). Manual of the grasses of the United State. Dover Publications, Inc. New York. Vol. I. pags: 540-541.
- Hoffmann, A.A., y Parsons, P.E. (1994). Evolutionary genetics and environmental stress. Oxford University Press, U.S.A. 284 pags.
- Kang, M.S., y Gauch, H.G. (1996). Genotype-by-environment interaction. CRC Press. Inc. Florida, USA 416 pags.
- León, J.A. (1993). Plasticity in fluctuating environments., en Yoshimura, J., y Clark, C.W. (eds.) Adaptation in stochastic environmental. Vol. 98:105-121.
- Moran, N.A. (1992). The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *The American Naturalist*, 139(5):971-989.
- Parsons, P. (1993). Introduction: the stressful scenario. *The American Naturalist*, 142:S1-S4.
- Pigliucci, M. (1997). Plasticity genes, adaptive plasticity, and what do they have to do with each other... *American Journal of Botany*, 84(6):67-71.
- Pigliucci, M., y Schlichting, C.D. (1996). Reaction norms of *Arabidopsis*. IV. Relationships between plasticity and fitness. *Heredity*, 76:427-436.
- Sánchez, O.S. (1980). La Flora del Valle de México. Herrero, México, pag: 61
- Scheiner, S.M. (1993a). Plasticity as a selectable trait: reply to Via. *The American Naturalist*, 142(2):371-373.
- Scheiner, S.M. (1993b). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 24:35-68.
- Schlichting, C.D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17:667-693.
- Schlichting, C.D., y Pigliucci, M. (1993). Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *The American Naturalist*, 142(2):366-370.
- Schlichting, C.D., y Pigliucci, M. (1995). Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolutionary ecology*, 9:154-168.
- Thompson, J.D. (1991). Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(8):246-249.
- Via, S. (1993a). Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment?. *The American Naturalist*, 142(2):352-365.
- Via, S. (1993b). Regulatory genes and reaction norms. *The American Naturalist*, 142(2):374-378.
- Via, S. (1994). The evolution of phenotypic plasticity: What do we really know?., en Real, L. (ed.) Ecological genetics. Princeton Univ. Press. Princeton., pags: 35-57.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S.M., Schlichting, C.D., y Van Tienderen, P.H. (1995). Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(5):212-217.
- West-Eberhard, M.J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20:249-278.

CAPÍTULO I

Plasticidad Fenotípica de *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. ex Steud (Graminae).

Leonardo Escalante García

Palabras clave: *Bouteloua gracilis*; plasticidad fenotípica; norma de reacción; déficit hídrico; corte.

RESUMEN: El estudio de los factores ambientales adversos a las plantas puede ser una perspectiva útil con base en las respuestas fenotípicas o plasticidades, visualizándolas a través de las normas de reacción, para el entendimiento de la dinámica de los efectos de los factores, así como de sus interacciones. En este trabajo se evaluó si las interacciones entre factores ambientales son significativas sobre fenotipos de características ecológicamente importantes y que repercuten en la adecuación de *Bouteloua gracilis*. Por ello, se determinó para una población de hábitat templado la variación fenotípica con base en las respuestas de características cuantitativas, resultantes de las interacciones de la disponibilidad de humedad (representada por el riego), con la pérdida severa de tejido foliar (representado por el corte), en condiciones de invernadero, y con suelo de una zona árida. En los resultados se encontró que los tratamientos de corte y riego fueron significativos ($P \leq 0.05$) para la mayoría de las características evaluadas al final de la estación de crecimiento: cantidad de biomasa de la fracción aérea, cantidad de biomasa de la raíz, cantidad de biomasa total, longitud de la raíz más larga, y altura del vástago. En tanto que las interacciones entre los tratamientos igualmente fueron significativas ($P \leq 0.05$) para todas las características. También se encontró que el corte inhibe la plasticidad ante el cambio ambiental en humedad, mientras que la ausencia de corte ante el mismo cambio ambiental en humedad posibilita la plasticidad. Así, el forrajeo y la sequía pueden ser factores que al interactuar y ocasionar estrés acentuado sobre la especie juegan un papel importante en la generación de fenotipos alternativos.

INTRODUCCIÓN

Es reconocida la importancia que la variación ambiental, que implica condiciones extremas, tiene como factor de selección en la historia evolutiva de las especies (Bradshaw y Hardwick, 1989; Bradshaw y McNeilly, 1991; Bijlsma y Loeschcke, 1997).

Condiciones ambientales extremas o aquellas creadas por el hombre son confrontadas por los organismos (Chapin *et al.*, 1993; Parsons, 1993; Hoffmann y Parsons, 1994), por lo que es importante conocer el papel de la variación genética y fenotípica.

Las plantas son organismos que debido a su vida sedentaria están regularmente expuestas a muchos factores ambientales que pueden llegar a ser adversos, es decir, que disminuyen su adecuación, por lo que han desarrollado diversas adaptaciones entre las cuales se encuentra la plasticidad fenotípica (Schlichting, 1986), tanto a nivel morfológico, fisiológico y bioquímico.

Sin embargo, la plasticidad no es ilimitada, ya que podría involucrar límites funcionales en los extremos de la plasticidad y por tanto costos en la adecuación (DeWitt *et al.*, 1998). El concepto de adecuación es considerado en sentido general como la capacidad

reproductiva viable que un organismo, un genotipo, una población o una especie tiene en relación con el medio que habita. A mayor adecuación, mayor adaptación al medio

En un contexto ecológico y evolutivo, la plasticidad en los componentes de adecuación o características reproductivas (Arnold y Wade, 1981; Chiariello y Gulmon, 1991) está relacionada con la asignación de recursos hacia otras estructuras con funciones de crecimiento y mantenimiento vegetativo bajo ciertas condiciones ambientales en el espacio y tiempo (Bazzaz y Ackerly, 1992).

Bajo condiciones naturales estas características reproductivas y sus relaciones con otras estructuras son influenciadas por los diversos factores ambientales a los que comúnmente se enfrentan las plantas, como son, entre otros, la herbivoría, luz, temperatura, nutrientes y humedad, implicando respuestas a nivel morfológico, fisiológico y bioquímico (Chiariello y Gulmon, 1991).

Así, la variación de las condiciones ambientales en el espacio puede comprender situaciones adversas que durante la fenofase reproductiva conducen a cambios en la plasticidad entre las características reproductivas y no reproductivas (Chiariello y Gulmon, 1991) involucrando la planta entera (Hendrix, 1988) con efectos determinantes sobre las siguientes generaciones, lo que algunos autores denominan como efectos parentales ambientalmente inducidos (Miao y Bazzaz, 1990; Miao *et al.*, 1990 y 1991; Gutterman, 1992; Karron y Marshall, 1993; Lau y Stephenson, 1993; Platenkamp y Shaw, 1993; Purrington, 1993; Case *et al.*, 1996; Oxford, *et al.*, 1996).

Generalmente en los estudios de selección natural a nivel fenotipo se hace con base en la evaluación de la variación de los factores ambientales, pero separando el efecto de cada ambiente. Entonces, en un primer momento es importante evaluar como los factores ambientales interactúan, si es que interactúan, para producir un fenotipo particular.

El estudio de la plasticidad y su relación con la variación ambiental puede resultar en un enfoque útil, por ejemplo, en programas de restauración ecológica, ya que es importante la evaluación de la interacción entre los factores ambientales tanto bióticos como abióticos con las poblaciones naturales, con fines no solo de conocer los procesos biológicos y ecológicos, sino además con fines predictivos.

Una forma práctica de evaluar las interacciones puede ser a través del estudio de la plasticidad o respuestas fenotípicas ante la variación ambiental, visualizándolas a través de las normas de reacción, que indican las direcciones y magnitudes de las respuestas (Gomulkiewicz y Kirikpatrick, 1992; Gotthard y Nylin, 1995).

Así, la introducción de especies, y sus genotipos particulares, durante el repoblamiento de sitios deteriorados, no debe ser al azar, sino con base en la evaluación de sus respuestas adaptativas a una serie de factores ambientales determinados (Falconer, 1989).

Por lo anterior, la cuestión que se examinó en este trabajo, es si las interacciones entre factores ambientales son significativas sobre los fenotipos de características ecológicamente importantes y que repercuten en la adecuación de la especie *Bouteloua gracilis*. Esta especie es una perenne, endógama, y adaptada principalmente a zonas áridas y semiáridas (Coffin y Lauenroth, 1988), donde experimenta, entre otros, estrés por déficit hídrico (Wilson *et al.*, 1976; Briske y Wilson, 1977 y 1978; Wilson y Briske, 1979; Lauenroth *et al.*, 1987; Lauenroth *et al.*, 1994) y forrajeo (Dyer y Bokhari, 1976; Detling *et al.*, 1979; Thompson y Gardner, 1996) que afectan principalmente su reclutamiento natural.

La intensa pérdida de tejido foliar, por ejemplo, por sobrepastoreo, junto con la deficiente disponibilidad de humedad, son factores ambientales adversos que ocasionan un daño acentuado a la planta, lo cual se puede reflejar no solo en la parte vegetativa, sino en la parte reproductiva de la planta, es decir, en su adecuación, que en última instancia es un indicador de la adaptación de la especie o de una población al medio particular en el que se desarrolle.

El objetivo de este trabajo fue conocer en la especie *Bouteloua gracilis*, la variación en sus respuestas fenotípicas o plasticidades en función de la interacción entre dos factores ambientales, disponibilidad de humedad y corte, con dos niveles cada uno, cuantificando características morfológicas relacionadas a los componentes de adecuación, con base a la procedencia de los propágulos de una población cuyo hábitat local es templado, y que son crecidas en invernadero en suelo perteneciente a una zona semiárida.

Entonces, ¿cómo dos factores ambientales adversos, la pérdida de tejido foliar y la deficiente disponibilidad de humedad, interactúan para afectar la plasticidad en la adecuación

de las plantas de *Bouteloua gracilis*, sujetas a esos factores, en comparación a aquellas plantas en las que tales ambientes son más favorables?.

En este trabajo la pérdida intensa de tejido foliar es sustituida por corte en condiciones controladas de invernadero.

Con base a lo anterior se propone como hipótesis de trabajo que la diferencia entre si hay corte o no, tiene un efecto diferente sobre la variación en la humedad, es decir, que el efecto del corte es diferente en los niveles de disponibilidad de humedad, y viceversa, para las respuestas fenotípicas en los componentes de adecuación, resultando en una menor adecuación de *Bouteloua gracilis*.

El diseño experimental consistió de dos factores: disponibilidad de humedad (dos niveles: déficit hídrico o riego uno, de aquí en adelante R1, y humedad favorable o riego dos, de aquí en adelante R2) x corte (dos niveles: corte severo, de aquí en adelante C, y sin corte, de aquí en adelante Sc) = cuatro combinaciones experimentales o tratamientos (R1C, R1Sc, R2C y R2Sc), con diez repeticiones cada una = cuarenta repeticiones en total.

La distribución de los tratamientos y sus repeticiones fueron completamente al azar en el invernadero, realizando tal distribución por sorteo cada semana después de cada riego y corte.

Materiales y método

Se realizó un reconocimiento preliminar de las localidades probables de muestreo donde se ha reportado que habitan las poblaciones de *Bouteloua gracilis*. El germoplasma se colectó en un solo sitio, "Molino de las Flores", con clima localmente templado (Texcoco, Edo., de México) el 10 de noviembre de 1995. Los propágulos (espiguillas) fueron colectados en bolsas de papel y almacenados a temperatura ambiente. Estos propágulos corresponden a un muestreo de las plantas madre más grandes (maduras) encontradas en el sitio.

El experimento se llevó a cabo en el invernadero (con una orientación Norte-Sur) de la F.E.S.-Zaragoza, U.N.A.M., ubicado en la zona oriente de la ciudad de México.

Se determinó la fecundidad de las espiguillas (vanas o con cariopsis) con seis muestras tomadas al azar, de 100 espiguillas cada una. Se realizaron pruebas de germinación

en cajas Petri con cien cariopsis cada una, con cuatro repeticiones. Se germinaron a 30 °C en una incubadora VWR Scientific M1500E.

Se llenaron cuarenta macetas de PVC (cloruro de polivinilo) (22 cm., de diámetro por 23 cm., de altura) con suelo franco limoso interponiendo una bolsa negra de polietileno entre la maceta y el suelo con el fin de manipular adecuadamente las plantas durante su cosecha. El suelo utilizado pertenece a una zona semiárida sujeta a disturbios severos y comprendida dentro de un programa de restauración ecológica, donde se desea evaluar el desempeño de la especie *Bouteloua gracilis* con este tipo de sustrato (los análisis físicoquímicos del suelo de esta zona son reportados por Escalante, 1995). Cada maceta se etiquetó con cada combinación de tratamiento: riego 1 y corte (R1C), riego 1 y sin corte (R1Sc), riego 2 y corte (R2C), y riego 2 y sin corte (R2Sc), y se distribuyeron al azar sobre un bancal.

Con base a estudios fenológicos previos de *Bouteloua gracilis* con exposición a diferentes condiciones de humedad (Flores, 1994) se aplicaron dos regímenes totales de riego, de 360 mm., (R1), y de 450 mm., (R2), y dos aportes iniciales como reserva hídrica de 20 mm., y 40 mm., para cada riego, respectivamente, durante seis meses aproximadamente (24 semanas = 168 días) del 13 de mayo al 16 de noviembre de 1996. Con base a las dimensiones de las macetas empleadas el Riego 1 (R1) calculado fue de 490.6 cm³ o ml/semana, y el Riego 2 (R2) calculado fue de 591.6 cm³ o ml/semana.

El 24 de mayo se sembraron las espiguillas en suelo previamente humedecido: con el riego diario necesario hasta alcanzar la reserva hídrica o aporte inicial de cada tratamiento de riego, de modo que se consiguió la capacidad de campo constante en la superficie del suelo durante la primera semana para garantizar la germinación; después de este momento se adicionó la cantidad de riego correspondiente para cada maceta y complementando la humedad evaporada de cada riego por diferencia de peso entre una semana y otra. Como la germinación fue copiosa, se realizó un aclareamiento hasta una planta por maceta.

Los tratamientos de corte con tijeras (4.5 cm., desde la superficie del suelo) se iniciaron cuando casi todas las plantas alcanzaron el desarrollo de entre seis y siete hojas (6 de julio). El seguimiento fenológico de las plantas hasta el término de la estación de crecimiento alcanzó a comprender espigamiento, y fructificación para solo algunas plantas.

En el momento de la cosecha, a partir del 23 de noviembre, para cada tratamiento solo se cuantificaron las siguientes características: biomasa total y fraccionada en raíz y parte aérea (en peso seco), número de tallos y raíces adventicias, longitud del tallo y de la raíz más grande para cada planta. El material cosechado fue secado a 60 °C durante 48 horas en una estufa RJOSSA y la biomasa fue cuantificada con una balanza analítica Denver Instrument M-310.

Los datos se analizaron por un ANOVA desbalanceado de un factor (Modelo I de efecto fijo) y un ANOVA desbalanceado de dos factores (Modelo I) con el factor *riegos* de efecto fijo y el factor *pérdida de tejido foliar* de efecto fijo, para determinar significancias en las interacciones de los factores ambientales sobre las respuestas fenotípicas, usando el programa Excel (versión 5.0).

Resultados

En promedio la fecundidad de las plantas muestreadas fue de 28,16% ($s_e = 1.07$) y 71.84% de espiguillas vanas. El porcentaje de germinación de los cariopsis fue de 78.5% ($s_e = 3.52$).

La planta nueve del tratamiento R1Sc y las plantas siete y ocho del tratamiento R2Sc se marchitaron y perecieron a mediados del experimento.

La fenofase del crecimiento vegetativo se prolongó hasta finales de octubre. El primer culmo con la presencia de la primera espiga se registró el 1 de noviembre y continuaba aún pero muy lento cuando se cosecharon las plantas.

La fenofase reproductiva solo se presentó en el mejor tratamiento (R2Sc) para el desempeño de las plantas, pero únicamente en tres de ocho plantas sobrevivientes, ya que dos plantas se marchitaron a mediados del experimento.

Con base al ANOVA de dos factores se encontró que los tratamientos fueron significativos ($P \leq 0.05$) para la mayoría de las características: biomasa de la parte aérea, biomasa de la raíz, biomasa total, longitud de la raíz más larga y altura de la planta (tablas 1, 2, 3, 6 y 7 respectivamente). El tratamiento de riego no fue significativo ($P > 0.05$) para el número de raíces y el número de tallos (tablas 4 y 5).

TABLA 1: ANOVA de dos factores para la biomasa de la parte aérea de *Bouteloua gracilis*

Origen	S.C.	g.l.	C.M.	F	Probabilidad
PTF*	23.297	1	23.297	23.652	≤ 0.05
R	7.804	1	7.804	7.922	≤ 0.05
PTF x R	11.056	1	11.056	11.224	≤ 0.05
Error	32.504	33	0.984		
Total	74.661	36			

*PTF: pérdida de tejido foliar; R: riegos

TABLA 2: ANOVA de dos factores para la biomasa de la raíz de *Bouteloua gracilis*

Origen	S.C.	g.l.	C.M.	F	Probabilidad
PTF*	1.169	1	1.169	20.442	≤ 0.05
R	0.302	1	0.302	5.279	≤ 0.05
PTF x R	0.444	1	0.444	7.763	≤ 0.05
Error	1.887	33	0.057		
Total	3.803	36			

*PTF: pérdida de tejido foliar; R: riegos

TABLA 3: ANOVA de dos factores para la biomasa total de *Bouteloua gracilis*

Origen	S.C.	g.l.	C.M.	F	Probabilidad
PTF*	34.905	1	34.905	23.207	≤ 0.05
R	11.176	1	11.176	7.43	≤ 0.05
PTF x R	15.932	1	15.932	10.592	≤ 0.05
Error	49.635	33	1.504		
Total	111.65	36			

*PTF: pérdida de tejido foliar; R: riegos

TABLA 4: ANOVA de dos factores para el número de raíces adventicias de *Bouteloua gracilis*

Origen	S.C.	g.l.	C.M.	F	Probabilidad
PTF*	6959.733	1	6959.733	48.517	≤ 0.05
R	342.886	1	342.886	2.39	> 0.05
PTF x R	760.509	1	760.509	5.301	≤ 0.05
Error	4733.788	33	143.448		
Total	12796.918	36			

*PTF: pérdida de tejido foliar; R: riegos

TABLA 5: ANOVA de dos factores para el número de tallos de *Bouteloua gracilis*

Origen	S.C.	g.l.	C.M.	F	Probabilidad
PTF*	2733.425	1	2733.425	37.259	≤ 0.05
R	230.54	1	230.54	3.142	> 0.05
PTF x R	333.085	1	333.085	4.54	≤ 0.05
Error	2641.055	33	73.362		
Total	5938.108	36			

*PTF: pérdida de tejido foliar; R: riegos

TABLA 6: ANOVA de dos factores para la longitud de la raíz más larga de *Bouteloua gracilis*

Origen	S.C.	g.l.	C.M.	F	Probabilidad
PTF*	591902.756	1	591902.756	76.306	≤ 0.05
R	93516.674	1	93516.674	12.055	≤ 0.05
PTF x R	167238.782	1	167238.782	21.56	≤ 0.05
Error	255976.975	33	7756.878		
Total	1108635.189	36			

*PTF: pérdida de tejido foliar; R: riegos

TABLA 7: ANOVA de dos factores para la altura del vástago de *Bouteloua gracilis*

Origen	S.C.	g.l.	C.M.	F	Probabilidad
PTF*	2702090.374	1	2702090.374	330.034	≤ 0.05
R	135546.248	1	135546.248	16.555	≤ 0.05
PTF x R	242811.921	1	242811.921	29.657	≤ 0.05
Error	270180.888	33	8187.299		
Total	3350629.432	36			

*PTF: pérdida de tejido foliar; R: riegos

Las interacciones entre los tratamientos resultaron significativas ($P \leq 0.05$) para todas las características (tablas 1-7). La significancia de las interacciones entre los tratamientos puede observarse gráficamente cuando no hay paralelismo en las normas de reacción a través de los ambientes probados (figuras 1-7).

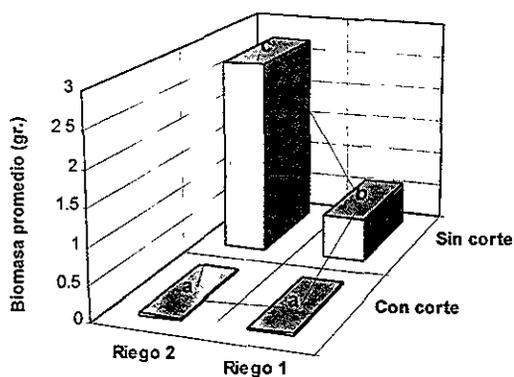


FIGURA 1.- Normas de reacción para la cantidad de biomasa promedio de la parte aérea del vástago de *Bouteloua gracilis* al final de la estación de crecimiento bajo los cuatro tratamientos. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas ($P > 0.05$).

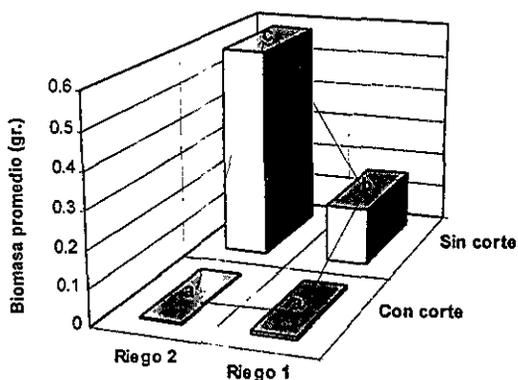


FIGURA 2.- Normas de reacción para la cantidad de biomasa promedio de la raíz del vástago de *Bouteloua gracilis* al final de la estación de crecimiento bajo los cuatro tratamientos. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas ($P > 0.05$).

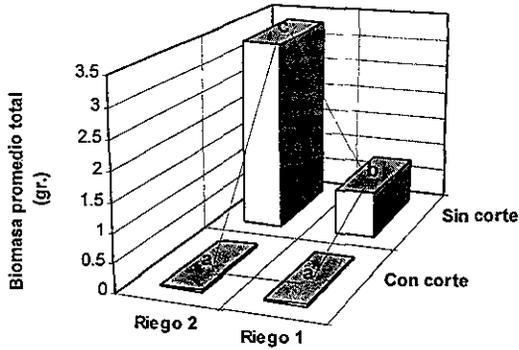


FIGURA 3.- Normas de reacción para la cantidad de biomasa promedio total del vástago de *Bouteloua gracilis* al final de la estación de crecimiento bajo los cuatro tratamientos. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas ($P > 0.05$).

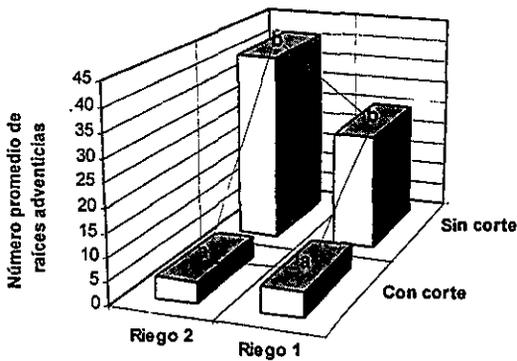


FIGURA 4.- Normas de reacción para el número promedio de raíces adventicias del vástago de *Bouteloua gracilis* al final de la estación de crecimiento bajo los cuatro tratamientos. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas ($P > 0.05$).

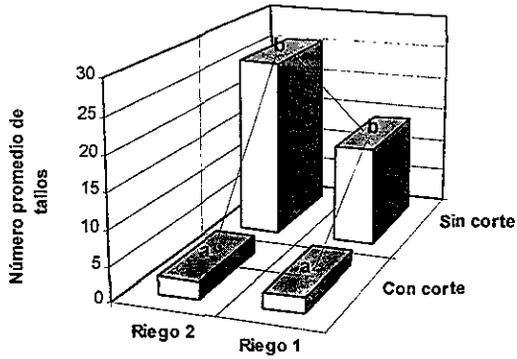


FIGURA 5.- Normas de reacción para el número promedio de tallos del vástago de *Bouteloua gracilis* al final de la estación de crecimiento bajo los cuatro tratamientos. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas ($P > 0.05$).

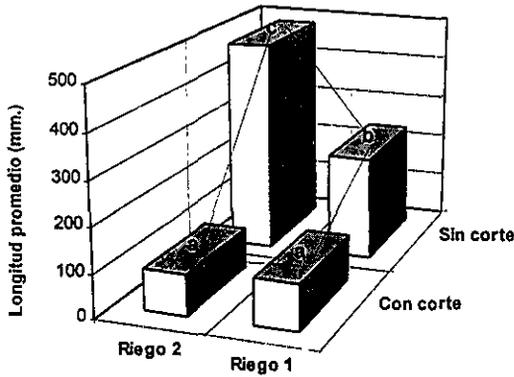


FIGURA 6.- Normas de reacción para la longitud promedio de la raíz mas larga del vástago de *Bouteloua gracilis* al final de la estación de crecimiento bajo los cuatro tratamientos. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas ($P > 0.05$).

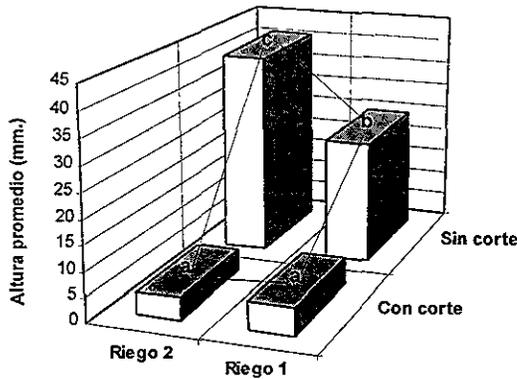


FIGURA 7.- Normas de reacción para la altura promedio del vástago de *Bouteloua gracilis* al final de la estación de crecimiento bajo los cuatro tratamientos. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas ($P > 0.05$).

Discusión

Es posible que la relación entre la varianza fenotípica con el grado de estrés tenga un significado evolutivo en el sentido de que a mayor estrés haya mayor varianza fenotípica, o a la inversa. De acuerdo a varios resultados se han encontrado ambas relaciones dependiendo del organismo en particular, la relación es tanto directa como inversa (Hoffmann y Parsons, 1994).

Con base a Schlichting (1986) el resultado significativo encontrado en los tratamientos para las biomásas de la parte aérea, de la raíz y total, así como para la longitud de la raíz más larga y la altura de la planta, indica que estas características son plásticas para este grupo de plantas, es decir, que han respondido a los tratamientos o cambio ambiental. De acuerdo a las varianzas resultantes, esta plasticidad para todas las características evaluadas es más grande cuando varía la intensidad de corte que cuando varía el aporte hídrico.

En tanto que la no significancia del tratamiento riego para el número de raíces y número de tallos, indica que estas dos características no son plásticas, es decir, que no respondieron a los tratamientos o cambio ambiental.

Seguendo a Schlichting (1986), el resultado significativo encontrado en la interacción entre los tratamientos para todas las características evaluadas, representa la varianza disponible de ese grupo de plantas para responder al cambio ambiental. En orden, fue mayor para el tamaño del vástago > longitud de la raíz más larga > número de raíces adventicias > número de tallos > biomasa total > biomasa de la fracción aérea > biomasa de la raíz.

Por lo anterior, la interacción significa que el grupo de plantas evaluadas presenta diferencias en sus cantidades de respuestas y en sus direcciones de respuesta entre los niveles de los factores ambientales probados.

Con base al ANOVA de un factor (gráficos del 1 al 7) la ausencia de diferencias significativas entre los tratamientos R1C y R2C en todas las características indica la ausencia de plasticidad fenotípica ante el cambio de humedad cuando existe intensa pérdida de tejido foliar en las plantas.

Lo anterior indica que las plantas ante la intensa pérdida de tejido foliar que puede implicar límites funcionales no necesitan asumir el costo de la plasticidad con el cambio ambiental en humedad, ya que se esperaría que el R1 de menor humedad, en comparación al R2 de mayor humedad, ocasionaría menor crecimiento o inhibiría el recrecimiento de renuevos y en consecuencia menor área foliar fotosintética y menor asignación de fotosintatos hacia la raíz (Lauenroth *et al.*, 1987), conduciendo a la reducción de la tasa de elongación de la raíz (Ishikawa y Evans, 1995) lo cual no ocurrió.

Mientras que el riego dos con mayor humedad tendría el efecto de un mayor recrecimiento de renuevos, implicando mayor área foliar fotosintética, y por tanto, una mayor biomasa en toda la planta y mayor asignación de fotosintatos hacia la raíz (Lauenroth *et al.*, 1987), lo cual tampoco ocurrió.

En otros estudios (Coffin y Lauenroth, 1992) bajo condiciones de campo con tratamientos de textura del suelo que implicaron diferencias en la disponibilidad de humedad hacia la planta, con pastoreo tampoco se encontraron diferencias significativas en el tamaño

de la planta y cobertura basal de *Bouteloua gracilis*, y en otras características del esfuerzo reproductivo el pastoreo no afectó significativamente sus promedios, o tuvo la tendencia a uniformizar o disminuir la variabilidad en los promedios entre los tratamientos de textura.

Para el caso de R1 y R2 en el nivel sin corte resultó un patrón más convincente en las diferencias significativas para la expresión de la plasticidad en la biomasa promedio, tanto de la parte aérea y de la raíz, de la biomasa total, y de la longitud de la raíz más grande y de la altura del vástago (gráficos del 1 al 7, respectivamente). Lo cual podría concordar con la reducción de la tasa de elongación de la raíz para el R1, menos húmedo, implicando una menor área foliar fotosintética y una menor asignación de fotosintatos.

Lo anterior indica que estas características son plásticas, es decir, las plantas responden a cambios en humedad cuando no hay pérdida de tejido foliar.

Asimismo, bajo condiciones de campo con tratamientos de textura del suelo, que implicaron diferencias en la disponibilidad de humedad hacia la planta, cuando el pastoreo fue excluido se encontraron diferencias significativas en el tamaño de la planta, cobertura basal y en otras características del esfuerzo reproductivo, es decir, la exclusión del pastoreo afectó significativamente sus promedios y tuvo la tendencia a aumentar la variabilidad (Coffin y Lauenroth, 1992).

Todo lo anterior quiere decir que para esta especie la variación fenotípica o la producción de fenotipos alternativos se ve reducida en condiciones difíciles, mientras que se incrementa al mejorar las condiciones.

Para el caso de la variación entre el corte y sin corte en el nivel de R1 o en el nivel de R2 en todas las características (gráficos del 1 al 7) las diferencias significativas son obvias para las mediciones hechas por arriba del terreno, y concordantes para las mediciones hechas por abajo del terreno debido al efecto de la severidad del corte por igual para ambos riegos.

Esto es debido a que el corte provoca tanto un cambio del pH, como un incremento de la respiración y exudación de las raíces, lo que conduce a un efecto todavía más adverso a la planta entera en metabolismo y biomasa total, incrementando también la actividad microbiana sobre las raíces muertas o en proceso de perecer (Dyer y Bokhari, 1976).

Por lo anterior, el efecto de menor humedad al disminuir la tasa de elongación de la raíz (Ishikawa y Evans, 1995), más el efecto de corte al incrementar la respiración y exudación de la raíz, acentúa los resultados adversos sobre las plantas.

Asimismo, es claro que la menor cantidad de tejido fotosintético debido al corte implica una menor producción y almacenamiento de fotosintatos en las hojas, de manera que su papel como *fuentes* fue deficiente ante la *demandas* de las raíces y posteriormente ante la *demandas* de los culmos o tallos reproductivos para la diferenciación reproductiva sexual.

De este modo, la constancia del corte semanal con el transcurso del tiempo, perjudicó el desarrollo de todas las plantas en ambos riegos, ya que cada vez más era menor su área foliar verde, es decir, menos hojas verdes y más hojas amarillas, dando la impresión de perecer pronto y no resistir próximos cortes, esto aunado a la supresión de la fenofase reproductiva sexual. De esta manera, las plantas podrían perecer o dedicar su desempeño solo al crecimiento vegetativo, pero aún así muy raquítico sin dejar descendencia o con muy lenta propagación vegetativa.

Con base en lo anterior, se puede decir que el tratamiento de corte aplicado, fue en forma significativa persistentemente estresante y estuvo en severidad por arriba del umbral de corte que puede resultar benéfico o no significativo para un recrecimiento y buen desarrollo reproductivo de la planta.

Generalmente se esperaría en las herbáceas, como las gramíneas, una mayor habilidad para el retoñamiento favorecido por el corte por abajo de un umbral que es favorable, ya que si bien, el corte o defoliación produce un lento crecimiento y una disminución en la reproducción de las plantas, se ha encontrado (Hendrix, 1988) que existe un umbral en severidad por arriba del cual el corte o la defoliación puede ser negativo, y un umbral por abajo del cual puede ser positivo o no significativo, tanto para el crecimiento como para la reproducción de las plantas.

En un estudio de tratamientos de corte en campo sobre tres especies de pastos (*Cenchrus ciliaris*, *Digitaria commutata*, y *Stipa lagascae*) (Chaieb *et al.*, 1996) se encontró que para el corte más severo, más del 65% de las raíces fueron encontradas en los primeros 15 cm. de profundidad del suelo (menor longitud), mientras que el corte

intermedio y ligero desarrollaron raíces significativamente más profundamente (mayor longitud).

Asimismo, se ha encontrado (Thornton y Millard, 1996) que una severidad incrementada de defoliación resultó en el decremento de la masa de la raíz, y que en el recrecimiento posterior a la defoliación, la adquisición de nitrógeno por las raíces desde el suelo es más importante que la removilización del nitrógeno almacenado en las raíces para el suministro hacia el tallo. Esto último tiene repercusiones en suelos pobres en nutrimentos como el utilizado en el presente experimento proveniente de una zona semiárida.

Por lo anterior, es posible que un segundo factor adicional como los nutrimentos del suelo o la textura, entre otros, haya incidido en el raquíto crecimiento de todas las plantas con corte, puesto que se ha encontrado (Coffin y Lauenroth, 1992) que la textura del suelo, cuando es gruesa, en comparación a la textura fina, tiene efectos significativamente más favorables en la variabilidad espacial de producción de semillas y otros indicadores del esfuerzo reproductivo de *Bouteloua gracilis*.

Además, la textura, entre gruesa y fina, puede ser mediada por el pastoreo por ganado, ya que, la importancia de la textura consiste en que está en estrecha relación con la dinámica hídrica del suelo y por tanto con su disponibilidad y accesibilidad hacia las raíces (Dodd y Lauenroth, 1997).

Con las diferencias significativas encontradas entre los tratamientos R1 y R2 en el nivel sin corte, tanto en biomasa, longitud de raíz y altura del tallo, se puede decir también que el efecto del riego fue un factor estresante y determinante, tanto que ninguna de las plantas en R1 presentó la fenofase reproductiva, mientras que, por lo menos, tres plantas en R2 sí la presentaron.

Sin embargo, el mejor tratamiento, R2Sc, tuvo un retraso en su fenología, es decir, hubo un retardamiento de la floración en comparación a la floración registrada a mediados de septiembre en otros estudios (Flores, 1994) (en otras latitudes se ha observado a finales de agosto) lo cual solo puede explicarse por la combinación de propágulos provenientes de plantas madres crecidas en un hábitat templado, con el tipo de suelo empleado proveniente de una zona semiárida. Este suelo, si bien es una constante para todos los tratamientos estaría obscureciendo o introduciendo ruido sobre tales tratamientos respecto al objetivo de

la observación de la fenofase reproductiva, puesto que el estrés por algún nutrimento o sequía, o por exceso de humedad, afecta en forma integrada (Chapin, 1991) la fisiología total de la planta, disminuyendo la tasa de crecimiento, así como la adquisición de otros recursos.

De este modo, lo que aún permanece por aclarar, es si lo que resultó en la fenofase vegetativa podría ser reflejo de lo que podría resultar en la fenofase reproductiva, o si las diferencias significativas resultantes no lo son a nivel reproductivo, lo cual es importante para probar la hipótesis propuesta originalmente.

CONCLUSIONES

1.- Los factores de riego y corte afectan todas las características examinadas de una población de *Bouteloua gracilis*, en un suelo diferente al de su origen

2.- En forma clara se observó que independientemente de los tratamientos de humedad, por lo menos en el primer período reproductivo, el tratamiento de corte inhibió la fenofase reproductiva, cuando semillas provenientes de una zona templada de suelo arenoso, son crecidas bajo condiciones de suelo proveniente de una zona semiárida

3.- Sin embargo, cuando las plantas no son cortadas, el tratamiento de sequía (R1) también inhibió la fenofase reproductiva bajo las condiciones del mismo suelo. Mientras que en el tratamiento de mayor humedad (R2) solo afectó en el sentido de retrasar la etapa reproductiva, lo cual, puede ser crítico en condiciones de campo.

4.- Como esta especie es perenne y como el estudio solo abarcó el primer período reproductivo, no se puede concluir si la plasticidad es o no es adaptativa al corte y sequía.

5.- Se puede decir, tentativamente que el suelo utilizado en este primer ensayo no permitió discernir las diferentes respuestas reproductivas de las plantas al sobreponerse a los tratamientos aplicados. En esas condiciones, para las semillas procedentes de "Molino de las Flores" solo donde existe mejor humedad su adecuación es favorable, lo cual difícilmente se puede conseguir durante todo el crecimiento en condiciones de campo en zonas semiáridas.

6.- Lo que si se verificó, como en otros estudios con otras especies (Scheiner y Teeri, 1985), es que la variación fenotípica es reducida en condiciones difíciles, pero se incrementa ante condiciones favorables.

BIBLIOGRAFÍA

- Arnold, S.J., y Wade, M.J. (1984). On the measurement of natural and sexual selection: applications *Evolution*, 38(4):720-734.
- Bazzaz, F.A., y Ackerly, D.D. (1992). Reproductive allocation and reproductive effort in plants., en Fenner, M. (ed.) Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. C.A.B International U.K., pags: 1-26.
- Bijlsma, R., y Loeschcke, V. (1997). Environmental Stress. Adaptation and Evolution. 344 pags.
- Bradshaw, A.D., y Hardwick, K. (1989). Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37:137-155.
- Bradshaw, A.D., y McNilly, T. (1991). Stress tolerance in plants - the evolutionary framework., en Rozema, J., y Verkleij, J.A.C. (eds.) Ecological responses to environmental stresses. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pags: 2-5.
- Briske, D.D., y Wilson, A.M. (1977). Temperature effects on adventitious root development in Blue grama seedlings. *Journal of range management*, 30(4):276-280.
- Briske, D.D., y Wilson, A.M. (1978). Moisture and temperature requirements for adventitious root development in Blue grama seedlings. *Journal of range management*, 31(3):174-178.
- Case, A.L., Lacey, E.P., y Hopkins, R.G. (1996). Parental effects in *Plantago lanceolata* L. II. Manipulation of grandparental temperature and parental flowering time. *Heredity*, 76:287-295.
- Coffin, D.P., y Lauenroth, W.K. (1988). The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. *Ecology*, 69:1609-1617.
- Coffin, D.P., y Lauenroth, W.K. (1992). Spatial variability in seed production of the perennial bunchgrass *Bouteloua gracilis* (GRAMINEAE). *American Journal of Botany*, 79(3):347-353.
- Chaieb, M., Henchi, B., y Boukhris, M. (1996). Impact of clipping on root systems of 3 grasses species in Tunisia *Journal of range management*, 49:336-339.
- Chapin, F.S.III. (1991). Integrated responses of plants to stress: A centralized system of physiological responses. *BioScience*, 41(1):29-36.
- Chapin, F.S.III., Autumn, K., Pugnaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, 142:S78-S92.
- Chiariello, N.R., y Gulmon, S.L. (1991). Stress effects on plant reproduction., en Mooney, H.A., Winner, W.E., y Pell, E.J. (eds.) Response of plants to multiple stresses. Academic press, Inc. U.S.A. pags:161-188.
- DeWitt, T.J., Sih, A., y Sloan, D.W. (1998). Cost and limits of phenotypic plasticity. *TREE*, 13:77-81
- Deling, J.K., Dyer, M.I., y Winn, D.T. (1979). Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia*, 41:127-134.
- Dodd, M.B., y Lauenroth, W.K. (1997). The influence of soil texture on the soil water dynamics and vegetation structure of a shortgrass steppe ecosystem. *Plant Ecology*, 133:13-28.
- Dyer, M.I., y Bokhari, U.G. (1976). Plant-animal interactions: studies of the effects of grasshopper grazing on Blue grama grass. *Ecology*, 57:762-772.
- Escalante, L.G. (1995). Caracterización y evaluación de las condiciones microambientales asociadas a microsítios que favorecen la germinación y establecimiento de *Bouteloua gracilis* (H.B.K.)Lag., en un agostadero de Santiago de Anaya, del Valle de Actopan, Estado de Hidalgo. Tesis Profesional, F.E.S.-Zaragoza. UNAM. México. 81 pags.
- Flores, E.P.B. (1994). Rangos de aporte hídrico al suelo que sustentan la instalación y desarrollo del pasto perenne *Bouteloua gracilis* (H.B.K.)Lag. ex Steud., bajo condiciones semicontroladas. Tesis Profesional, F.E.S.-Zaragoza. UNAM. México. 50 pags.
- Falconer, D.S. (1989). Introduction to quantitative genetics. Longman scientific & technical, U.K., pags:336-352.
- Gomulkiewicz, R., y Kirkpatrick, M. (1992). Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolution*, 46(2):390-411.
- Gotthard, K., y Nylin, S. (1995). Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos*, 74:3-17.
- Gutterman, Y. (1992). Maternal effects on seeds during development., en Fenner, M. (ed.) Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. C.A.B. International U.K., pags: 27-.

- Hendrix, S.D. (1988). Herbivory and its impact on plant reproduction.. en Lovett, J.D., y Lovet, L.D. (eds.) *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press., pags:246-263.
- Hoffmann, A.A., y Parsons, P.E. (1994). *Evolutionary genetics and environmental stress*. Oxford University Press, U.S.A. 284 pags.
- Ishikawa, H., y Evans, M.L. (1995). Specialized zones of development in roots. *Plant physiology*, 109:725-727.
- Karron, J.D., Marshall, D.L. (1993). Effects of environmental variation on fitness of singly and multiply sired progenies of *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 80(12):1407-1412.
- Lau, T.-C., y Stephenson, A.G. (1993). Effects of soil nitrogen on pollen reproduction, pollen grain size and pollen performance in *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany*, 80(7):763-768.
- Lauenroth, W.K., Sala, O.E., Milchunas, D.G., y Lathrop, R.W. (1987) Root dynamics of *Bouteloua gracilis* during short-term recovery from drought. *Functional Ecology*, 1:117-124.
- Lauenroth, W.K., Sala, O.E., Coffin, D.P., y Kirchner, T.B. (1994). The importance of soil water in the recruitment of *Bouteloua gracilis* in the shortgrass steppe. *Ecological Applications* 4(4):741-749.
- Miao, S.L., y Bazzaz, F.A. (1990). Responses to nutrient pulses of two colonizers requiring different disturbance frequencies. *Ecology*, 71(6):2166-2178.
- Miao, S.L., Bazzaz, F.A., y Primack, R.B. (1990). Effects of maternal nutrient pulse on reproduction of two colonizing *Plantago* species. *Ecology*, 72(2):586-596.
- Miao, S.L., Bazzaz, F.A., y Primack, R.B. (1991). Persistence of maternal nutrient effects in *Plantago mayor*: the third generation. *Ecology*, 72(5):1634-1642
- Oxford, G.S., Crawford, T.J., y Pernyes, K. (1996). Why are capitulum morphs associated with other characters in natural populations of *Senecio vulgaris* (grounsc)? *Heredity*, 76:192-197.
- Parsons, P. (1993). Introduction: the stressful scenario. *The American Naturalist*, 142:S1-S4.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J., y Collins, S.L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54:129-136.
- Platenkamp, G.A.J., y Shaw, R.G. (1993). Environmental and genetic maternal effects on seed characters in *Nemophila menziesii*. *Evolution*, 47(2):540-555.
- Purrlington, C.B. (1993). Parental effects on progeny sex ratio, emergence and flowering in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Journal of Ecology*, 81(4):807-811.
- Scheiner, S.M., y Teeri, J.A. (1985). Phenotypic flexibility and genetic adaptation along a gradient of secondary forest succession in the grass *Danthonia spicata*. *Canadian Journal of Botany*, 64:739-747.
- Schlichting, C.D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17:667-693.
- Thompson, D.C., y Gardner, K.T. (1996). Importance of grasshopper defoliation period on southwestern Blue grama-dominated rangeland. *Journal of range management*, 49:494-498.
- Thornton, B., y Millard, P. (1996). Effects of severity of defoliation on root functioning in grasses. *Journal of range management*, 49:443-447.
- Wilson, A.M., Hyder, D.N., y Briske, D.D. (1976). Drought resistance characteristics of Blue grama seedlings. *Agronomy Journal*, 68:479-484.
- Wilson, A.M., y Briske, D.D. (1979). Seminal and adventitious root growth of Blue grama seedling on the central plains. *Journal of range management*, 32(3):209-213.

CAPÍTULO II

Plasticidad Fenotípica y Evolución de las Normas de Reacción Bajo Variación Ambiental Espacial de Humedad y Corte para *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. ex Steud., (Graminae).

Leonardo Escalante García.

Palabras clave: *Bouteloua gracilis*; plasticidad fenotípica; norma de reacción; variación genética; correlación genética; déficit hídrico; corte.

RESUMEN. La evaluación del papel que los ambientes adversos juegan sobre la variación fenotípica, bajo las condiciones ecológicas naturales, tanto en tiempo como en espacio, y en relación a la adecuación desplegada entre las especies o poblaciones de una especie, puede resultar útil en el manejo de éstas en hábitats perturbados y con fines de restauración ecológica. Por lo cual, se determinaron los efectos de factores ambientales adversos, representados por la disponibilidad de humedad y corte severo, sobre características morfológicas ecológicamente importantes, respecto a su variación genética y plasticidad para *Bouteloua gracilis*, en suelo proveniente de una localidad templada, y con base a seis linajes de propágulos muestreados de sus respectivas plantas madre de la talla más grande, de la misma población. En los resultados, tanto en la cantidad de biomasa de las raíces y de los tallos cosechada al final de la estación de crecimiento, se observaron interacciones significativas ($P \leq 0.05$) para la variación genética en la plasticidad a través de casi todas las combinaciones de ambientes probadas, implicando de manera relativa estados del carácter, en forma parcial, genéticamente independientes para la evolución de las normas de reacción observadas, hacia una norma de reacción adaptativa óptima. Sin embargo, para la proporción de las biomásas no se observaron interacciones significantes ($P > 0.05$), por lo que, sus estados del carácter se encuentran genéticamente correlacionados. Pero, cuando el corte es una constante, ante la variación ambiental espacial en humedad, la norma de reacción resultó mal adaptativa, y su evolución hacia una norma de reacción óptima dependerá muy probablemente de la intensidad y frecuencia del corte. En general, la población procedente de un hábitat templado presenta suficiente variación genética en la plasticidad de estos caracteres para la evolución hacia una norma de reacción óptima adaptativa ante cambios ambientales espaciales que impliquen déficit hídrico y forrajeo persistente.

INTRODUCCIÓN

La heterogeneidad o variación ambiental, tanto biótica o abiótica, comprende los factores de selección (Moran, 1992) que han incidido en la ecología y evolución de las poblaciones de las especies, tanto a nivel microevolutivo como macroevolutivo (West-Eberhard, 1989) debido a su efecto determinante sobre la variación biológica, ya sea fenotípica o genotípica (Thompson, 1991; Hoffmann y Parsons, 1994; Bijlsma y Loeschcke, 1997).

Ante la variación ambiental espacial y temporal, dentro y entre generaciones, los fenotipos de una característica expresados por un genotipo (Schlichting, 1986), al ser moldeados por selección natural tienden a ser óptimos con una adecuación máxima dentro de cada ambiente particular o puede haber restricciones genéticas para su evolución (Gomulkiewicz y Kirikpatrick, 1992).

Lo anterior puede conducir a estrategias fenológicas o historias de vida diferenciadas entre las poblaciones o entre especies conforme se adaptan a cada ambiente (Bazzaz y Ackerly, 1992) incluyendo los ambientes más adversos (Bradshaw y Hardwick, 1989; Bradshaw y McNeilly, 1991).

El conocimiento de la plasticidad fenotípica y de su variación genética subyacente ante el cambio ambiental que experimentan las poblaciones (Via y Lande, 1985; Scheiner y Lyman, 1989 y 1991; Via, 1993a y b; Schlichting y Pigliucci, 1993; Scheiner, 1993a y b; Via, 1994; De Jong, 1995) tiene importancia para el conocimiento más preciso de su dinámica, sobre todo cuando actualmente la acción ambiental se da por condiciones extremas debido a alteraciones, degradación o contaminación del hábitat, y al cambio climático global, ya sea natural o provocado por el hombre (Chapin, 1993; Parsons, 1993).

Los productores de nuevos o mejores linajes de plantas, antes que nada, estudian y evalúan la interacción *Genotipo x Ambiente* (Kang y Gauch, 1996). Esto puede resultar en un enfoque útil, por ejemplo, en programas de restauración ecológica. De esta manera la introducción de especies y sus genotipos particulares no debe ser al azar sino con base en su evaluación en cada ambiente determinado, ya que la interacción del genotipo con el ambiente puede ser significativa sobre fenotipos de características ecológicamente importantes y que repercuten en la adecuación (Falconer, 1989).

Entonces, la evaluación de los factores ambientales tanto bióticos como abióticos, que interactúan con las poblaciones naturales, es importante con fines no solo de conocer los procesos biológicos y ecológicos, sino además con fines predictivos. Y una forma práctica puede ser a través del estudio de la plasticidad o respuestas fenotípicas ante la variación ambiental, y su variación genética subyacente, visualizándolas a través de las normas de reacción, que indican las direcciones y magnitudes de las respuestas (Gomulkiewicz y Kirikpatrick, 1992; Gotthard y Nylin, 1995).

En particular, dentro de las poblaciones de *Bouteloua gracilis* en zonas áridas y semiáridas se ha encontrado gran heterogeneidad ambiental a nivel de microsítios en el suelo que al implicar una diferente capacidad de retención de humedad de tales microsítios resulta en parches de plantas con fenotipos muy vigorosos y parches de plantas con fenotipos muy débiles (McGinnies *et al.*, 1988).

Bouteloua gracilis es una especie perenne que se autofecunda, por consiguiente con alta endogamia y posiblemente de baja variación genética. De tres flores por espiguilla, dos degeneran y una permanece funcional; y del total de flores funcionales, alrededor de 80 por espiga, aproximadamente el 30% contienen cariopsis y el resto son vanas (Riegel, 1941).

Esta especie está adaptada principalmente a zonas áridas y semiáridas (Coffin y Lauenroth, 1988) donde experimenta, entre otros, estrés por déficit hídrico (Wilson *et al.*, 1976; Briske y Wilson, 1977 y 1978; Wilson y Briske, 1979; Lauenroth *et al.*, 1987; Lauenroth *et al.*, 1994) y forrajeo (Dyer y Bokhari, 1976; Detling *et al.*, 1979; Thompson y Gardner, 1996), que afectan principalmente su reclutamiento natural.

Con base en lo anterior se llevó a cabo la siguiente línea de trabajo consistente en la interacción *Genotipo x Ambiente* sobre la especie *Bouteloua gracilis*. Por ello, se determinó para una población de esta especie la variación fenotípica y su variación genética con base a las respuestas en características cuantitativas, resultantes de las interacciones con la intensa pérdida de tejido foliar (representado por el corte) y con la disponibilidad de humedad en condiciones de invernadero. Para esta variación ambiental espacial se siguió el modelo multifactorial propuesto por Via (1994) para el estudio de la plasticidad fenotípica.

Así, el objetivo del presente trabajo fue determinar la variación genética en las respuestas fenotípicas o plasticidades de una población de *Bouteloua gracilis* de "Molino de las Flores" Texcoco, Edo. Mex., muestreando seis plantas madres de la talla más grande con base a un rango de dos ambientes o factores ecológicos importantes con dos niveles cada uno (con corte y sin corte, y con humedad adecuada y déficit hídrico) cuantificando características morfológicas relacionadas a los componentes de adecuación, bajo condiciones de invernadero.

El problema que se buscó aclarar, es si linajes descendientes de cada planta madre individual de *Bouteloua gracilis* interactúan con la pérdida de tejido foliar y con la disponibilidad de humedad para afectar características reproductivas.

Por consiguiente, los factores de corte persistente y disponibilidad de humedad, y planta madre individual, ¿son factores que al interactuar entre si posibilitan variación genética en la respuesta fenotípica o plasticidad de los componentes de adecuación de las plantas de *Bouteloua gracilis* sujetas a esos factores.?

Con base a lo anterior se propuso como hipótesis de trabajo que la pérdida de tejido foliar y la disponibilidad de humedad interactúan entre sí y con las plantas madres, por lo que hay variación genética en la plasticidad, es decir, hay variación genética en respuesta al ambiente de manera que las normas de reacción de las características evaluadas pueden evolucionar.

Materiales y método

Se colectaron espiguillas de seis plantas madres individuales de *Bouteloua gracilis*, de la talla más grande, en "Molino de las Flores", Texcoco, Edo., de México, el 1 de noviembre de 1996. El experimento se llevó a cabo en el invernadero de la F.E.S.-Zaragoza, U.N.A.M., ubicado en la zona oriente de la ciudad de México, con una orientación Norte-Sur. Como macetas se emplearon botellas desechables de refresco de 1.5 litros, cortadas en la base e invertidas, de 9 cm., de diámetro en su parte más ancha, por 29.5 cm., de altura, forrando cada maceta con plástico negro.

El diseño experimental consistió de tres factores: plantas madres de las cuales proceden los linajes (seis niveles) x riego (dos niveles: déficit hídrico, de aquí en adelante como R1, y humedad adecuada, de aquí en adelante como R2) x corte (dos niveles: con corte persistente, de aquí en adelante como C, y sin corte, de aquí en adelante como Sc) = 24 combinaciones experimentales o tratamientos, con seis repeticiones cada una = 144 unidades experimentales en total.

Se acondicionaron en un bancal 144 macetas con suelo franco arenoso. El suelo proviene del lugar de colecta, de hábitat templado. Ya que se ha probado que la profundidad máxima de germinación y emergencia no es mayor de 3 cm., los primeros cinco centímetros de suelo desde el tope de la maceta fueron esterilizados en un horno RIOSSA a 80 °C por media hora con el fin de matar posibles propágulos de la especie que se encontraran en el suelo. Cada maceta se etiquetó con cada combinación de tratamiento linaje-riego-corte o sin corte (R1C, R2C, R1Sc y R2Sc para cada una de los seis linajes) y se distribuyeron al azar. El 30 de junio de 1997 se sembraron los propágulos a 1 cm., de profundidad.

En el presente experimento se aplicaron 2 regímenes de riego, R1 y R2, con dos aportes iniciales como reserva hídrica de 20 mm., y 40 mm., para cada riego, respectivamente, durante 4 meses, del 30 de junio al 1 de noviembre de 1997. De acuerdo a

las dimensiones de las macetas el R1 consistió de una reserva hídrica de 20 mm. (692 ml.) durante la primera semana, con 490 ml., el primer riego y regando 50 ml., cada semana. El R2 consistió de una reserva hídrica de 40 mm. (1385 ml.) durante la primera semana, con 591 ml., el primer riego, y regando 80 ml para el tratamiento con corte, y 120 ml para el tratamiento sin corte, cada semana.

La distribución de los tratamientos y sus repeticiones se hicieron completamente al azar en el invernadero, realizando tal distribución por sorteo cada semana después de cada riego y tratamiento de corte.

Como la germinación fue copiosa se realizó un aclareamiento hasta una planta por maceta. Los tratamientos de corte con tijeras (4.5 cm., desde la superficie del suelo) se iniciaron cuando casi todas las plantas alcanzaron el desarrollo de alrededor de 8 hojas (6 de septiembre). El seguimiento fenológico de las plantas comprendió hasta espigamiento. Al final de la estación de crecimiento, en el momento de la cosecha, a partir del 3 de noviembre, para cada tratamiento solo se pudo cuantificar: número de culmos reproductivos, cantidad de biomasa de la fracción aérea y de la raíz, número de tallos y raíces adventicias, longitud del tallo y de la raíz más grandes para cada planta.

Se aplicó un ANOVA de dos factores (Modelo mezclado, III) para el número de culmos con el factor *riegos* de efecto fijo y el factor *linajes* de efecto al azar; y de tres factores (Modelo III) para las biomásas con el factor *riegos* de efecto fijo, el factor *pérdida de tejido foliar* de efecto fijo, y el factor *linajes* de efecto al azar, para determinar interacciones significativas entre *Genotipo* (linajes) x *Ambiente* (tratamientos), respectivamente, las cuales determinan si hay o no varianza genética en la plasticidad. Para cada par de los ambientes (niveles) dentro de cada factor de efecto fijo, y para las combinaciones nivel-factor de los dos factores de efecto fijo, se ejecutó la regresión lineal entre los valores fenotípicos promedio dentro de un ambiente para cada uno de los linajes, y los valores fenotípicos promedio dentro del otro ambiente de los mismos linajes. El valor del coeficiente de correlación corresponde al valor de la correlación genética, r_G , el cual determina el grado de variación genética y por lo tanto, si hay o no independencia genética para la evolución de la norma de reacción. Los cálculos anteriores fueron ejecutados con el programa Excel 5.0 y Statgraphics 5.

Resultados

Cantidad de biomasa de la fracción aérea.

Para la variable de respuesta fracción aérea (figura 1) se puede observar que con base al ANOVA de un factor dentro de cada linaje en el nivel Cc y entre riegos no hay diferencias significativas ($P > 0.05$) excepto en el linaje uno. Mientras que en el nivel Sc y entre riegos, si se encontraron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) dentro de cada uno de los linajes.

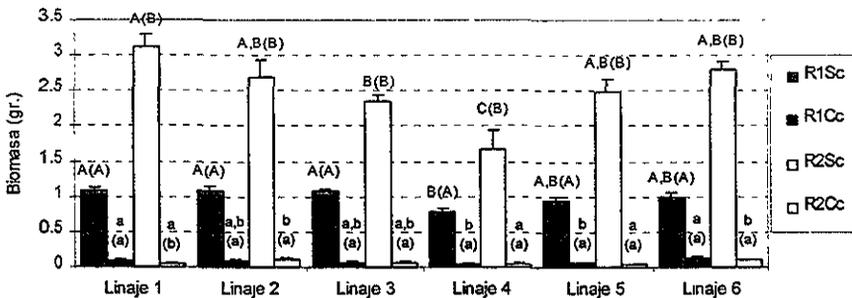


FIGURA 1.- Cantidad de biomasa promedio de la fracción aérea cosechada al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*. Barras de error se refieren al error estándar. R1Sc: riego uno sin corte con la columna alta; R1Cc: riego uno con corte; R2Sc: riego dos sin corte con la columna alta; R2Cc: riego dos con corte. Para cada tratamiento, letras comunes fuera del paréntesis indican diferencias no significativas entre linajes ($P > 0.05$). Dentro de cada linaje en el nivel Sc y en el nivel Cc, letras comunes dentro del paréntesis indican diferencias no significativas ($P > 0.05$).

Entre linajes no hay una separación notable con base a la significancia estadística, sin embargo, en general, se puede observar una tendencia de los linajes cuatro y cinco a responder similarmente con los valores más bajos y en forma diferente a los demás (figura 1).

Con base al ANOVA multifactorial para la biomasa de la fracción aérea (tabla 1) la variación genotípica debido al efecto de los linajes, la plasticidad debido a la interacción (figura 4) y al efecto separado de los riegos y de la pérdida de tejido foliar, y la variación genética en la plasticidad debido al efecto de todas las interacciones a través de los diferentes pares de ambientes examinados (figuras 2A, 3A, 5A-10A), fueron significativas ($P \leq 0.05$).

TABLA 1: ANOVA multifactorial para la cantidad de biomasa de la parte aérea al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

Origen	S.C.	G.L.	C.M.	F	P
Linajes	2.912	5	0.582	10.364	≤ 0,05
Riegos	20.79	1	20.79	90.03	≤ 0,05
PTF*	101.723	1	101.723	212.58	≤ 0,05
L x R	1.154	5	0.23	4.109	≤ 0.05
L x PTF	2.392	5	0.478	8.515	≤ 0,05
R x PTF	21.29	1	21.29	80.89	≤ 0,05
L x R x PTF	1.315	5	0.263	4.683	≤ 0.05
Residual	6.743	120	0.056		
TOTAL	158.323	143			

*PTF pérdida de tejido foliar, L: linajes; R: riegos

Para esta característica en las regresiones lineales de los tres tipos de interacción (figuras 2B-10B) se puede observar cómo los linajes responden diferencialmente en su valor fenotípico de acuerdo a los efectos diferentes de los factores ambientales probados, lo cual demuestra la variación genética en la plasticidad y los diferentes grados de independencia genética, es decir, que no hay restricción genética para la evolución de las normas de reacción. Es interesante observar cómo el linaje 4, y a veces el linaje 5, casi siempre responden con el valor fenotípico más bajo en ambos ambientes, en comparación a los otros linajes.

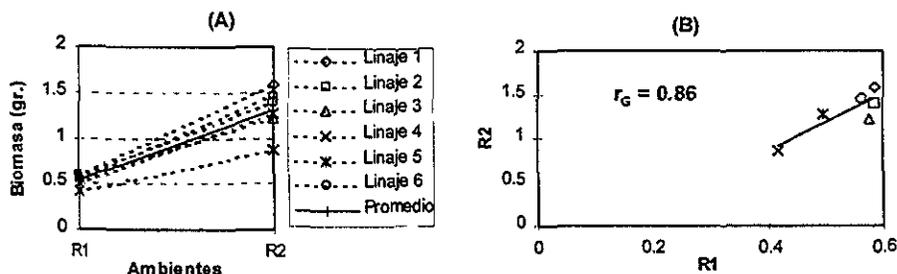


FIGURA 2.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) de la interacción Linajes x Riegos para la cantidad de biomasa de la fracción aérea al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

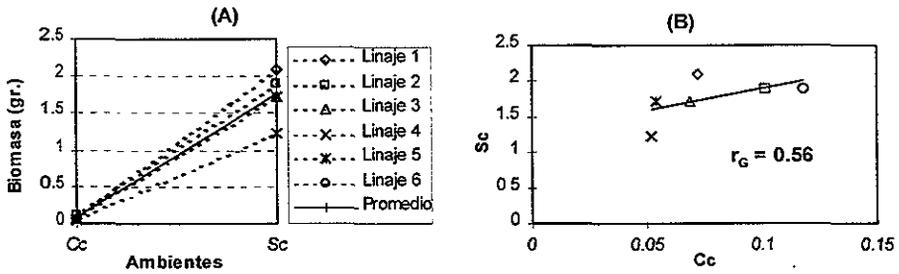


FIGURA 3.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) de la interacción Linajes x Pérdida de tejido foliar, para la cantidad de biomasa de la fracción aérea al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

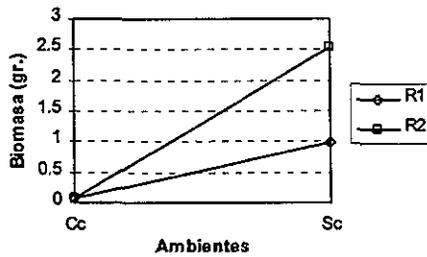


FIGURA 4.- Normas de reacción de la interacción Riegos x Pérdida de tejido foliar, para la cantidad de biomasa de la fracción aérea al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

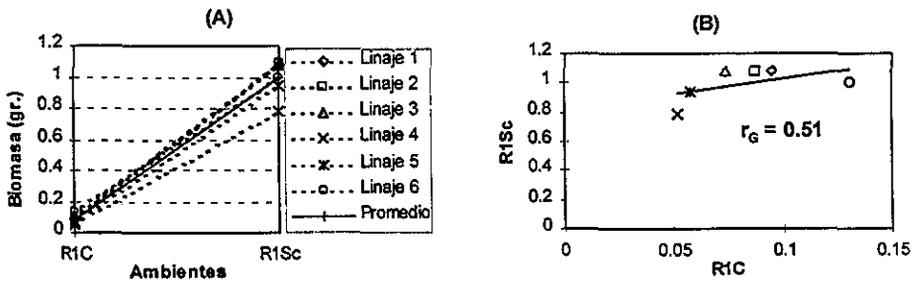


FIGURA 5.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R1C y R1Sc, para la cantidad de biomasa de la fracción aérea al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

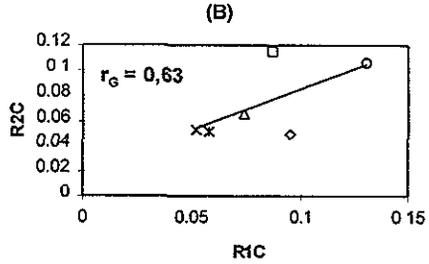
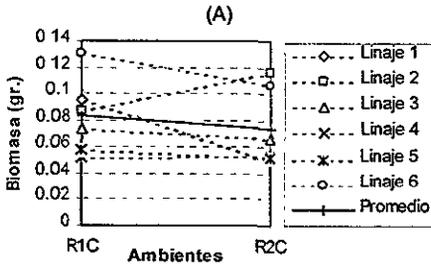


FIGURA 6.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R1C y R2C, para la cantidad de biomasa de la fracción aérea al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

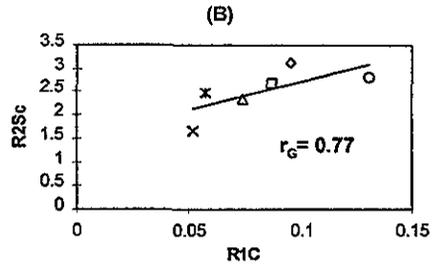
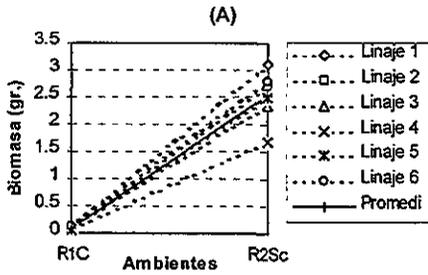


FIGURA 7.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R1C y R2Sc, para la cantidad de biomasa de la fracción aérea al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

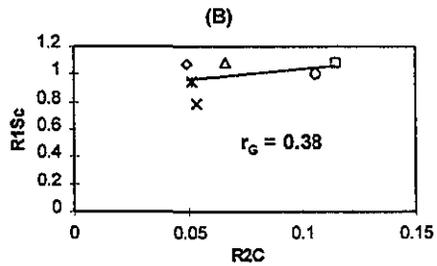
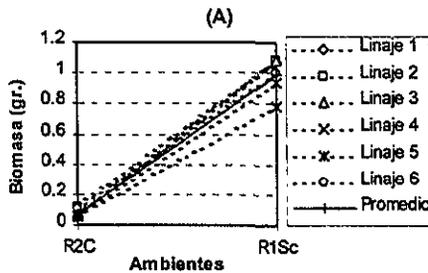


FIGURA 8.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R2C y R1Sc, para la cantidad de biomasa de la fracción aérea al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

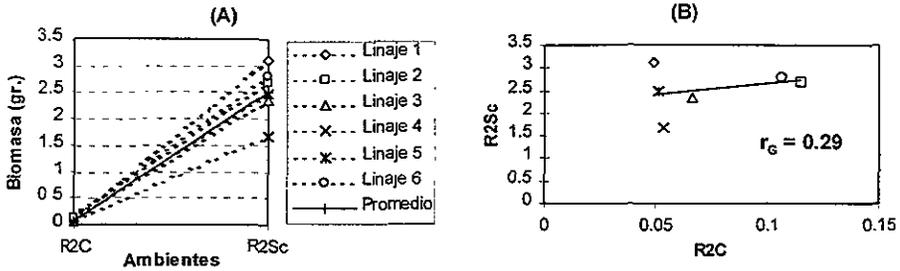


FIGURA 9.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R2C y R2Sc, para la cantidad de biomasa de la fracción aérea al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

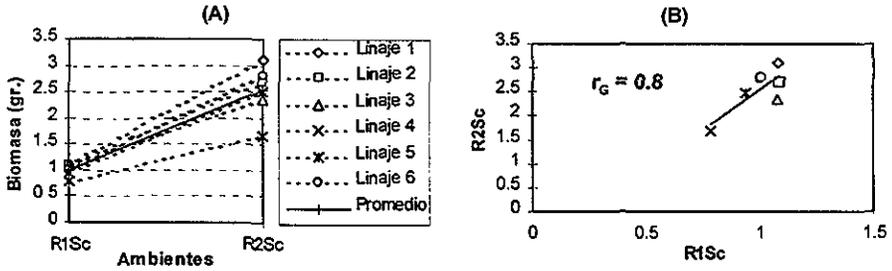


FIGURA 10.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R1Sc y R2Sc, para la cantidad de biomasa de la fracción aérea al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

Biomasa de la fracción de la raíz.

Para la variable de respuesta fracción de la raíz (figura 11) se puede observar que con base al ANOVA de un factor dentro de cada linaje en el nivel Cc y entre riegos no hay diferencias significativas ($P > 0.05$) excepto en el linaje uno. Mientras que en el nivel Sc y entre riegos, si se encontraron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) dentro de cada uno de los linajes.

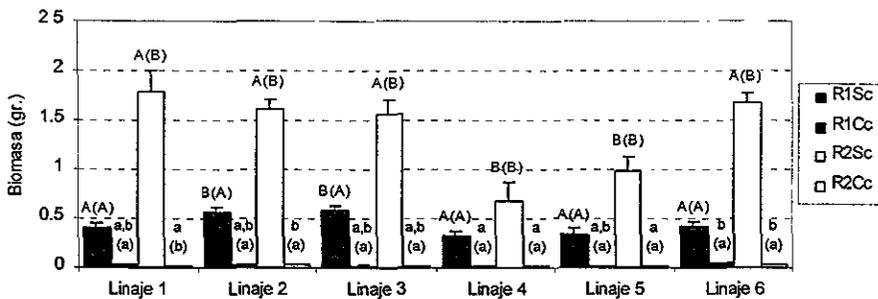


FIGURA 11.- Cantidad promedio de biomasa de la raíz al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*. Barras de error se refieren al error estándar. R1Sc: riego uno sin corte con la columna alta; R1Cc: riego uno con corte; R2Sc: riego dos sin corte con la columna alta; R2Cc: riego dos con corte. Para cada tratamiento, letras comunes fuera del paréntesis indican diferencias no significativas entre linajes ($P > 0.05$). Dentro de cada linaje en el nivel Sc y en el nivel Cc, letras comunes dentro del paréntesis indican diferencias no significativas ($P > 0.05$).

Similarmente que para la biomasa de la fracción aérea, en el nivel Sc la biomasa de la fracción de la raíz no presenta una separación notable entre los linajes con base en la significancia estadística, sin embargo, en general, se puede observar una tendencia de los linajes cuatro y cinco a responder similarmente con los valores más bajos y en forma diferente a los demás (figura 11).

En el ANOVA multifactorial para la biomasa de la raíz (tabla 2) la variación genotípica debido al efecto de los linajes; la plasticidad debido a la interacción (figura 14) y al efecto separado de los riegos y a la pérdida de tejido foliar; y la variación genética en la plasticidad debido al efecto de todas las interacciones a través de los diferentes pares de ambientes examinados (figuras 12A, 13A, 15A-20A) nuevamente fueron significativas ($P \leq 0.05$).

TABLA 2: ANOVA multifactorial para la cantidad de biomasa de la raíz al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

Origen	S.C.	G.L.	C.M.	F	P
Linajes	2.145	5	0.429	11.553	≤ 0,05
Riegos	7.88	1	7.88	35.76	≤ 0,05
PTF*	28.681	1	28.681	73.67	≤ 0,05
L x R	1.101	5	0.22	5.934	≤ 0,05
L x PTF	1.946	5	0.389	10.483	≤ 0,05
R x PTF	8.148	1	8.148	35.76	≤ 0,05
L x R x PTF	1.139	5	0.227	6.135	≤ 0,05
Residual	4.456	120	0.037		
TOTAL	55.499	143			

*PTF: pérdida de tejido foliar; L: linajes; R: riegos.

Para esta característica en las regresiones lineales de los tres tipos de interacción (figuras 12B-20B) se puede observar el mismo patrón de respuesta fenotípica que en la fracción aérea para los linajes 1, 2, 3 y 6, mientras que los linajes 4 y 5 su respuesta similar se acentúa, separándose todavía más de los linajes restantes.

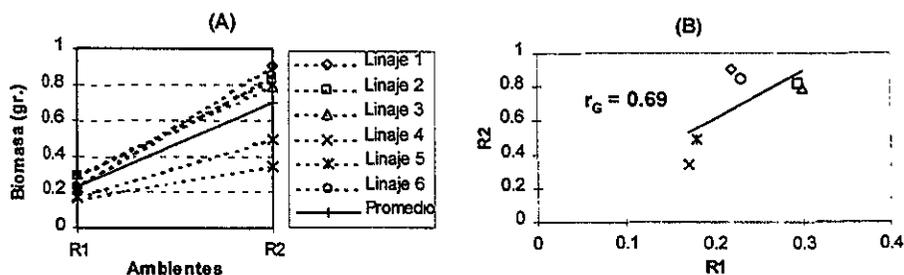


FIGURA 12.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) de la interacción Linajes x Riegos para la cantidad de biomasa de la raíz al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

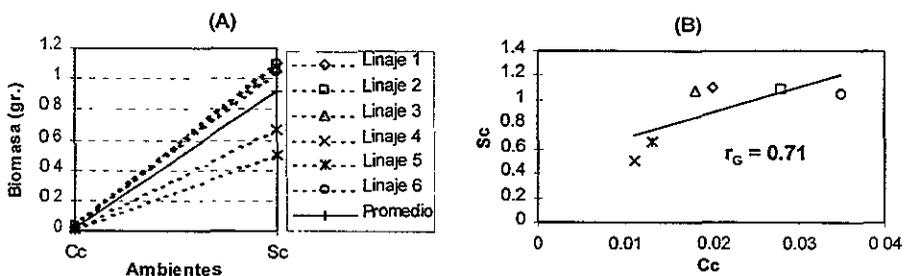


FIGURA 13.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) de la interacción Linajes x Pérdida de tejido foliar, para la cantidad de biomasa de la raíz al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

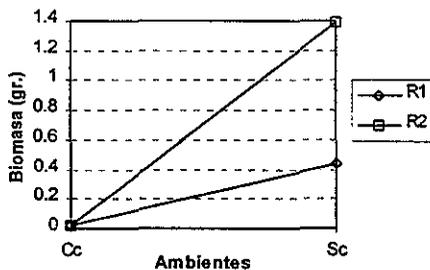


FIGURA 14.- Normas de reacción de la interacción Riegos x Pérdida de tejido foliar, para la cantidad biomasa de la raíz al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

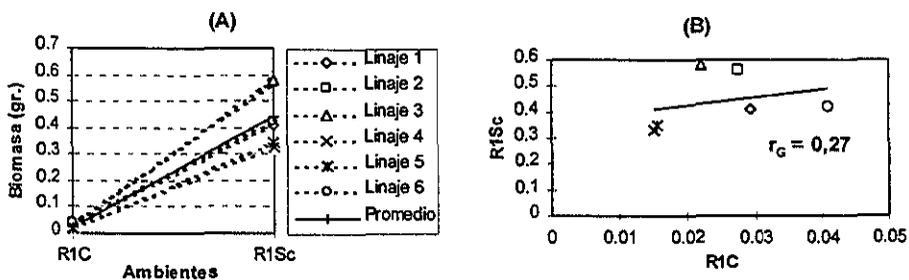


FIGURA 15.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes RIC y R1Sc, para la cantidad de biomasa de la raíz al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

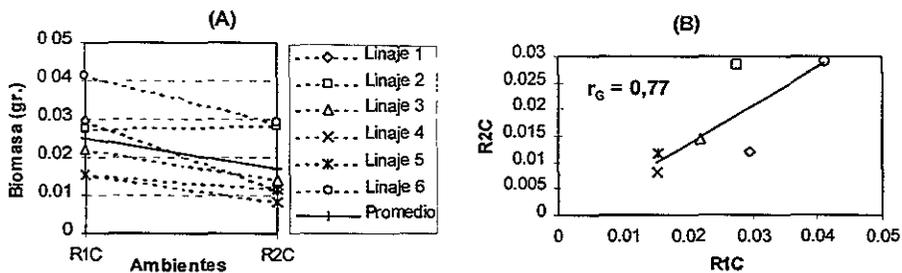


FIGURA 16.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes RIC y R2C, para la cantidad de biomasa de la raíz al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

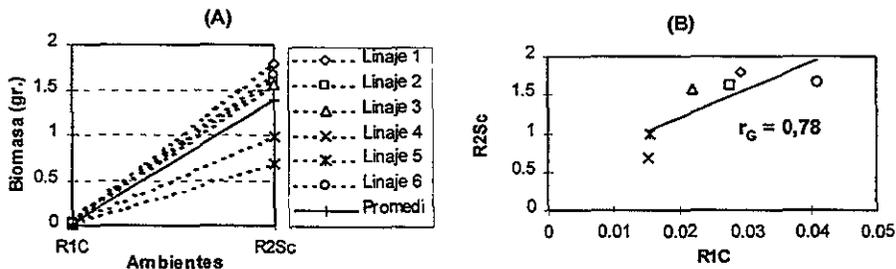


FIGURA 17.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R1C y R2Sc, para la cantidad de biomasa de la raíz al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

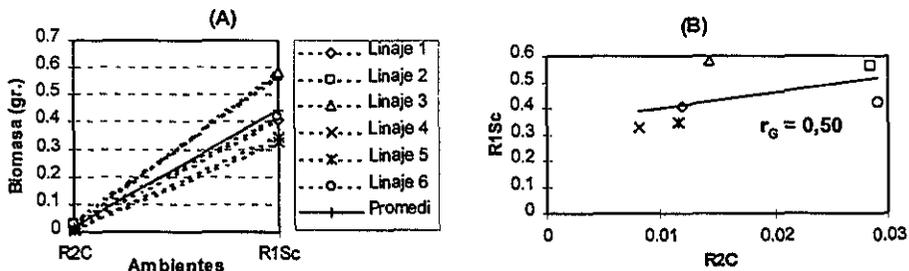


FIGURA 18.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R2C y R1Sc, para la cantidad de biomasa de la raíz al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

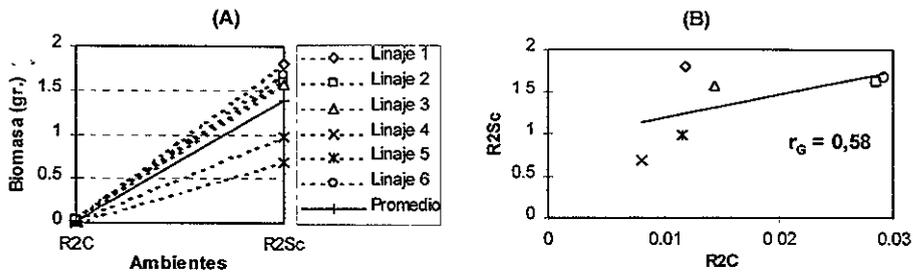


FIGURA 19.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R2C y R2Sc, para la cantidad de biomasa de la raíz al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

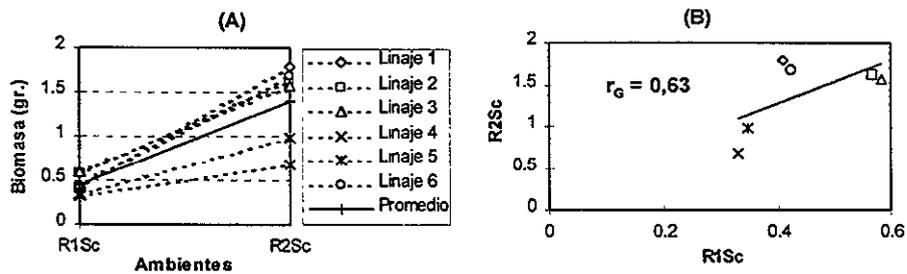


FIGURA 20.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R1Sc y R2Sc, para la cantidad de biomasa de la raíz al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

Proporción Raíz/Tallo (R/T)

Con base al ANOVA multifactorial para la proporción R/T (tabla 3) la variación genotípica debido al efecto de los linajes fue significativa ($P \leq 0.05$); la plasticidad debido al efecto de los riegos no fue significativa ($P > 0.05$), pero si debido al efecto de la pérdida de tejido foliar ($P \leq 0.05$); y la variación genética en la plasticidad debido al efecto de todas las interacciones de los linajes con los ambientes probados no fue significativa ($P > 0.05$).

TABLA 3: ANOVA multifactorial para la proporción raíz/tallo de *Bouteloua gracilis*.

Origen	S.C.	G.L.	C.M.	F	P
Linajes	0.4189	5	0.0837	6.148	≤ 0.05
Riegos	0.0059	1	0.0059	0.412	> 0.516
PTF*	1.87	1	1.87	62.333	≤ 0.05
L x R	0.0718	5	0.0143	1.054	> 0.3892
L x PTF	0.1504	5	0.03	2.207	> 0.0579
R x PTF	0.2124	1	0.2124	18.0	≤ 0.05
L x R x PTF	0.0593	5	0.0118	0.871	> 0.5031
Residual	1.6355	120	0.0136		
TOTAL	4.4245	143			

*PTF: pérdida de tejido foliar; L: Linajes, R: riegos.

Para esta característica, en las regresiones lineales (figuras 21B a 29B) los linajes descendientes de las plantas madres cuatro y cinco tienden a agruparse con los valores fenotípicos más bajos, tanto en el ambiente adverso como en el ambiente favorable. Mientras que los linajes descendientes de las demás plantas madre tienden a agruparse con los valores más altos igualmente en ambos ambientes.

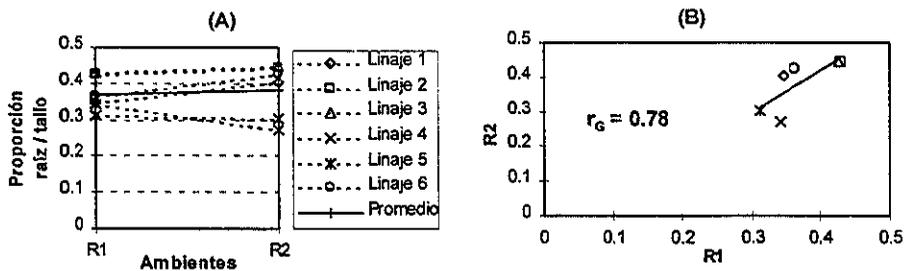


FIGURA 21.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) de la interacción Linajes x Riegos, para la proporción raíz/tallo al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

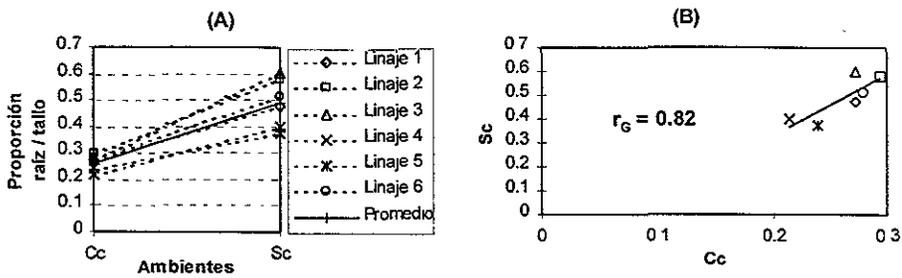


FIGURA 22.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) de la interacción Linajes x Pérdida de tejido foliar, para la proporción raíz/tallo al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

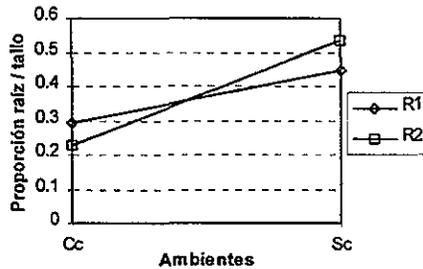


FIGURA 23.- Normas de reacción de la interacción Riegos x Pérdida de tejido foliar, para la proporción raíz/tallo al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

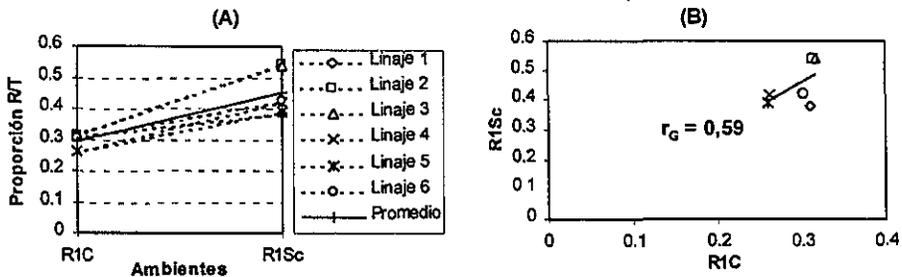


FIGURA 24.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R1C y R1Sc, para la proporción R/T al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

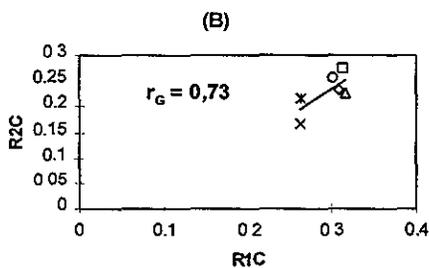
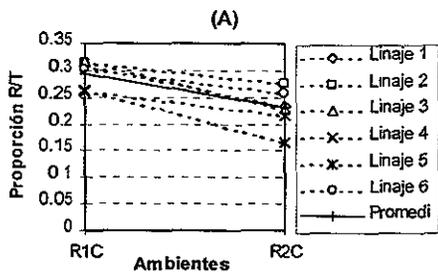


FIGURA 25.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R1C y R2C, para la proporción R/T al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

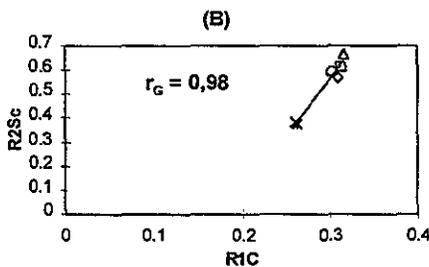
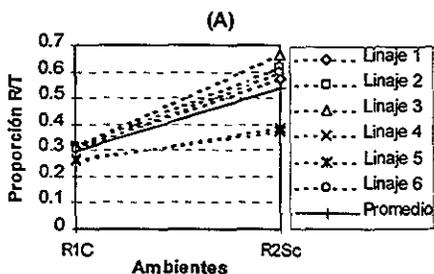


FIGURA 26.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R1C y R2Sc, para la proporción R/T al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

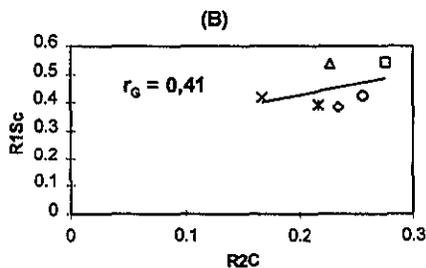
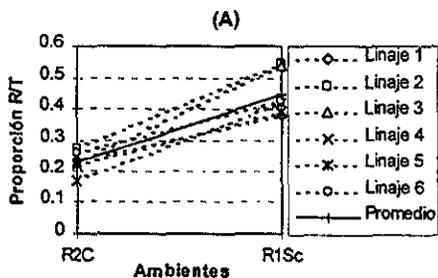


FIGURA 27.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R2C y R1Sc, para la proporción R/T al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

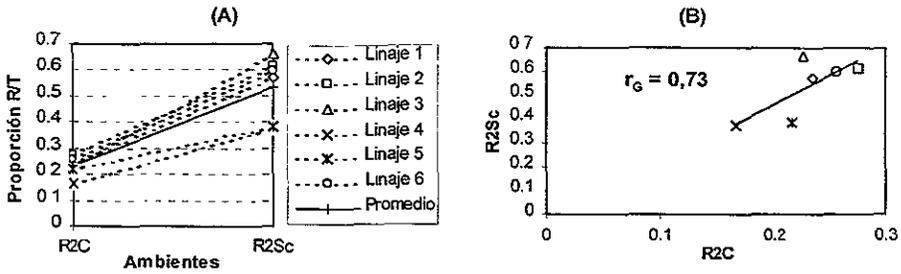


FIGURA 28.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R2C y R2Sc, para la proporción R/T al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

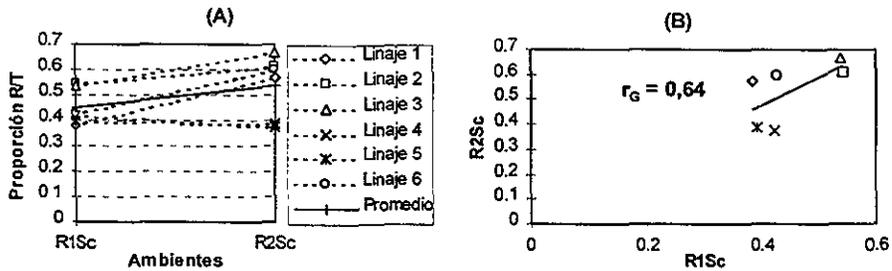


FIGURA 29.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) a través de los ambientes R1Sc y R2Sc, para la proporción R/T al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

Número de culmos reproductivos.

Solamente en las plantas sin corte se alcanzó a presentar la fenofase reproductiva inicial, pero no así en las plantas con corte. La fenofase reproductiva se presentó hasta finales de octubre, ya que el primer culmo con la presencia de la primera espiga se registró el 25 de octubre y continuaba todavía pero muy lento cuando se cosecharon las plantas, es decir, hubo un retraso en la floración.

En el tratamiento R1Sc solo en los linajes 2 y 4 no se observó la fenofase reproductiva, los demás linajes si presentaron la fenofase reproductiva, sobre todo en el tratamiento R2Sc, ya sea, con la presencia de culmos sin espigar o con espigas. Sin embargo, el espigamiento no fue desarrollado lo suficiente en todas las plantas como para

analizarlo estadísticamente. Solamente se pudo hacer con el número de culmos reproductivos como una variable cuantitativa métrica (Hartl y Clark, 1989).

Con base al ANOVA de un factor dentro de cada riego el linaje 1 resultó significativamente diferente ($P \leq 0.05$) a los demás linajes (figura 30). Mientras que dentro de cada linaje igualmente se encontraron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre los riegos.

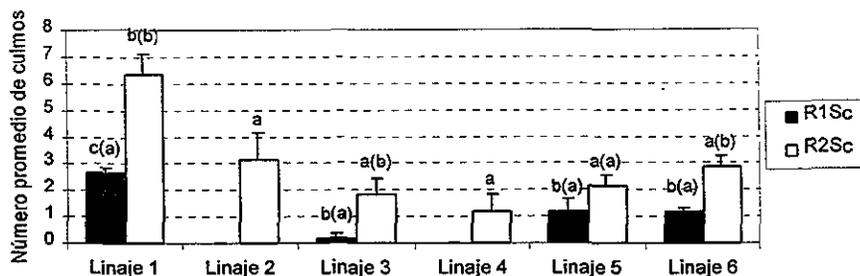


FIGURA 30.- Número promedio de culmos reproductivos de *Bouteloua gracilis* en el nivel sin corte (Sc) con variación en riegos al final de la estación de crecimiento. Letras comunes entre linajes (fuera del paréntesis) indican diferencias no significativas ($P > 0.05$). Letras comunes dentro de cada linaje (dentro del paréntesis) indican diferencias no significativas ($P > 0.05$).

Con base al ANOVA de dos factores para la característica número de culmos reproductivos (tabla 4) obtenidos solo cuando en ambos ambientes no hubo corte, éstos fueron significativos ($P \leq 0.05$) sobre la plasticidad fenotípica promedio, y para su variación genética en respuesta al ambiente.

TABLA 4: ANOVA de dos factores para el número de culmos de *Bouteloua gracilis*.

Origen	S.C.	G.L.	C.M.	F	P
Riegos	76.05	1	76.05	20.9	$\leq 0,05$
Linajes	113.61	5	22.72	15.261	$\leq 0,05$
L x R*	18.1	5	3.62	2.432	$\leq 0,05$
Residual	89.3	60	1.48		
TOTAL	297.1	71			

*L: Linajes; R: riegos

Para esta característica, en la única regresión lineal obtenida (figura 31B) se puede observar que para ambos ambientes el linaje descendiente de la planta madre uno tiene el mejor valor fenotípico, le siguen la seis y cinco, luego la tres y finalmente la cuatro. El linaje dos es el que se aparta de este patrón, ya que en el ambiente adverso (eje de las x s) su valor es cero, mientras que en el ambiente favorable (eje de las y s) es la segunda mejor, por lo que representa la variación genética potencial para la evolución de la norma de reacción de esta característica.

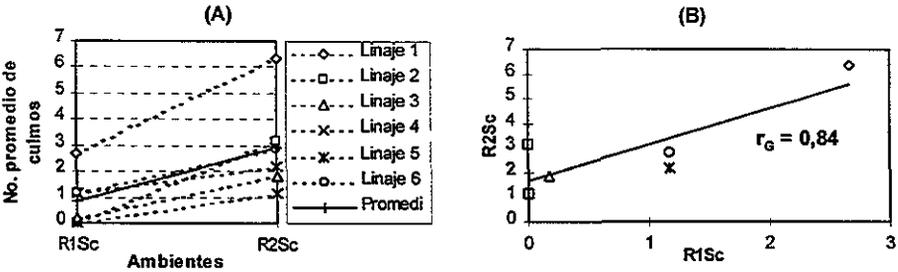


FIGURA 31.- Normas de reacción (A) y correlación genética (B) para la interacción Linajes x Riegos, en el nivel sin corte del número de culmos reproductivos al final de la estación de crecimiento de *Bouteloua gracilis*.

En general, de la varianza fenotípica total para tanto la biomasa de la fracción aérea (tabla 1), de la biomasa de la raíz (tabla 2) y del número de culmos (tabla 4), la proporción de las varianzas de la plasticidad (respuesta a los tratamientos o cambio ambiental) siempre fue mucho mayor, y la proporción de las varianzas del efecto medio del genotipo (los linajes) fue menor, pero todavía mayor a la proporción de las varianzas genéticas en la plasticidad (interacción). Adicionalmente, las varianzas para la fracción aérea siempre son mayores que las de la raíz.

Discusión

No se conoce ningún trabajo previo sobre el estudio de la evolución de la plasticidad fenotípica en esta especie.

Los ambientes probados en este experimento corresponden a tratamientos con condiciones óptimas y subóptimas, y tratamientos no ordenados, es decir, que no hay una

manera lógica de jerarquizar los tratamientos debido a cambios en varios factores simultáneamente (Pigliucci *et al.*, 1995b).

Biomasa de la fracción aérea.

Con base en Via (1994), los resultados para la biomasa de la fracción aérea implican que existe variación genotípica importante en la población, y por otro lado, los estados del carácter son en forma parcial genéticamente independientes para la evolución potencial de la norma de reacción actual hacia una norma de reacción adaptativa (figuras 2A-10A). Y el grado de independencia (figuras 2B-10B) corresponde a una variación genética baja para la interacción Linajes x Riegos (figura 2B), intermedia para la interacción Linajes x Pérdida de tejido foliar (figura 3B), mientras que para la interacción Linajes x Riegos x Pérdida de tejido foliar (figuras 5B-10B), en general, es intermedia y baja, y solo es alta a través de los ambientes R2C y R2Sc.

Biomasa de la raíz.

Igualmente para la biomasa de la raíz existe variación genotípica importante para esta característica en la población, y por otro lado, los estados del carácter son en forma parcial genéticamente independientes para la evolución potencial de la norma de reacción actual hacia una norma de reacción adaptativa (figuras 12A-20A). Y el grado de independencia (figuras 12B-20B) corresponde a una variación genética intermedia para tanto la interacción Linajes x Riegos (figura 12B) como para la interacción Linajes x Pérdida de tejido foliar (figura 13B), mientras que para la interacción Linajes x Riegos x Pérdida de tejido foliar (figuras 15B-20B) el grado de independencia corresponde a una variación genética intermedia para la mayoría de los pares de ambientes, que solo es alta a través de los ambientes R1C y R1Sc.

Biomasa de la proporción Raíz/Tallo.

De acuerdo a los resultados para esta característica, si bien existe variación genotípica importante, no la hay en la plasticidad, entonces los estados de este carácter son genéticamente dependientes, es decir, los estados del carácter están genéticamente correlacionados, de manera que existe restricción genética para la evolución de la norma de reacción (figuras 21A-29A). Por lo que el grado de independencia (figuras 21B a 29B) corresponde a una variación genética baja para tanto la interacción Linajes x Riegos (figura

21B), como para la interacción Linajes x Pérdida de tejido foliar (figura 22B), mientras que para la interacción Linajes x Riegos x Pérdida de tejido foliar (figuras 24B-29B), en general la variación genética tiende a ser intermedia, siendo la más baja para R1C y R2Sc.

La restricción genética para la evolución de la norma de reacción implica que los estados del carácter están alejados o pueden alejarse de la norma de reacción óptima. Esto podría conducir a una norma de reacción mal o poco adaptativa donde los estados del carácter dentro de cada ambiente son el resultado, más que por selección dentro de cada ambiente, de una disyuntiva entre los dos ambientes (Via, 1994). Es decir, cualquier presión selectiva dirigida hacia la modificación de la expresión fenotípica en un ambiente sin alterarla en el segundo (o empujándola en la dirección opuesta) encontraría resistencia a causa de la variación genética reducida (Pigliucci y Schlichting, 1996).

Por otro lado, las normas de reacción para estas mismas características observadas para la interacción Linajes x Riegos x Pérdida de tejido foliar, presentaron diferentes grados de variación genética en la plasticidad, sobresaliendo el grado intermedio.

La significancia de la variación genética en la plasticidad indica que el genotipo de cada característica interactúa con la variación ambiental, por lo que para casi todos los pares ambientales los estados del carácter pueden ser independientes en sus genotipos y así evolucionar su norma de reacción hacia una norma de reacción más adaptativa (Via, 1994). Tal independencia, particularmente solo es baja para la biomasa de la parte aérea cuando en ambos ambientes no hay corte, es decir, que cuando el ambiente es menos severo o más apropiado, hay menor necesidad de pagar costos en fenotipos alternativos.

Número de culmos reproductivos.

En cuanto al número de culmos reproductivos (figura 30) se encontró que solo en los tratamientos sin corte se expresó esta característica, y de éstos tratamientos, los del riego más húmedo, R2, fueron significativamente superiores a los del riego con déficit hídrico, R1. La variación genética en la plasticidad fenotípica que se encontró en respuesta al ambiente, implica que los estados del carácter son genéticamente independientes, de manera que hay potencial evolutivo para un cambio en la norma de reacción actual hacia una nueva norma de reacción adaptativa (figura 31A). Sin embargo, el grado de independencia corresponde a una variación genética baja (figura 31B), lo cual concuerda con otros estudios en relación a la

plasticidad reducida en componentes del esfuerzo reproductivo para esta especie (Coffin y Lauenroth, 1992).

De acuerdo a todo lo anterior, se tiene que la posible evolución hacia una norma de reacción adaptativa con base a la variación genética en la plasticidad podría depender entonces de la intensidad y frecuencia de la pérdida de tejido foliar.

Por otra parte, es conocido que los productores de nuevos o mejorados linajes de plantas evalúan su potencial genético con base en ensayos multiambientales que implican combinaciones de condiciones óptimas, estresantes y óptimas-estresantes, ya que existe una contribución potencial de los efectos de la interacción *Genotipo x Ambiente* al fenotipo de todos los caracteres cuantitativos; tal contribución debido a la variación genética diferencial resultante de la interacción, dependiendo del nivel de cada ambiente, puede posibilitar un cambio evolutivo (Hill *et al.*, 1998). Adicionalmente, de acuerdo a Pigliucci *et al.*, (1995b) los tratamientos no ordenados, en comparación a los tratamientos ordenados, imitan las condiciones en la naturaleza más cercanamente de manera que puede haber una mejor comprensión de la complejidad de las reacciones de las plantas en la vida real.

Bajo el escenario de ambientes con condiciones óptimas y subóptimas, y además no ordenadas, se han encontrado niveles superiores de variación genética en tanto ambientes más estresantes, intermedios o menos estresantes, o en ambientes no ordenados más que en ambientes ordenados debido a un cambio simultáneo en las variables (Pigliucci *et al.*, 1995b). En este trabajo como respuesta a la combinación de ambientes óptimos-subóptimos-no ordenados se encontró una gran variación fenotípica debido a grandes plasticidades, así como una importante variación genética en la plasticidad.

De este modo, la significancia en las plasticidades o respuestas fenotípicas de las cuatro características examinadas ante el cambio ambiental, y la significancia de variación genética en la plasticidad en tres características, indican que la población de esta especie posee la adaptación necesaria para el mantenimiento evolutivo de fenotipos alternativos (West-Eberhard, 1989; Moran, 1992); de igual modo la variación genética en la plasticidad encontrada provee el mecanismo para el mantenimiento de polimorfismo genético (Pigliucci y Schlichting, 1998) en la población natural.

En algunos trabajos con plantas que se entrecruzan se ha encontrado un mayor efecto de la interacción *Genotipo x Ambiente* sobre el efecto medio del genotipo (Pigliucci *et al.*, 1995a). Sin embargo, para las características evaluadas en esta especie, que se autocruza, la contribución del efecto medio del genotipo sobre la varianza total es mayor a la contribución de cada interacción individual (tablas 1-4) Esto quiere decir que la endogamia tiende a restar importancia a la interacción, es decir, reduce la variación genética en la plasticidad. No obstante, sumando la contribución de las interacciones se sobreponen a la contribución del genotipo.

Las varianzas más grandes de las diferentes fuentes de variación registradas para la fracción aérea en comparación a la fracción de la raíz, sugiere que la presión selectiva por los diversos factores ambientales sobre las características por arriba del suelo es más importante que la que actúa sobre las características por abajo del suelo para explicar las tendencias evolutivas de la planta en su conjunto.

Otro aspecto que es importante determinar, es el de saber bajo que condiciones la selección actúa sobre la plasticidad en sí, en comparación a la que actúa sobre la expresión del carácter dentro del ambiente (Pigliucci y Schlichting, 1996). De acuerdo a los resultados en las correlaciones, el hecho de que para algunos linajes su respuesta fenotípica, tanto en biomasa como en el número de culmos reproductivos, haya sido diferente dentro de cada ambiente en cada uno de los diferentes pares ambientales, es decir, que algunos linajes hayan respondido mejor en un ambiente que en el otro, aparentemente sugiere que la plasticidad para esas características puede evolucionar separadamente del valor fenotípico promedio y que hay diferentes trayectorias evolutivas alternativas.

Sin embargo, aunque hay una interrelación entre la adecuación y otras características fenotípicas en función del ambiente, es decir, que muchas características están conectadas a la adecuación de una manera jerárquica a través de vínculos directos e indirectos (Pigliucci y Schlichting, 1995c), esto no se pudo comprobar completamente en este trabajo de acuerdo a los datos que se pudieron registrar como es el número de culmos.

Para *Bouteloua gracilis* un mayor número de culmos no necesariamente representa un mayor número de propágulos reproductivos viables, y por consecuencia una mayor adecuación (Wilson *et al.*, 1981).

Para esto es necesario evaluar la adecuación en forma confiable cuantificando, además del número de propágulos, los porcentajes de germinación de cada una de los linajes descendientes para correlacionarlos con las respuestas plásticas de las características evaluadas (Scheiner, 1993; Pigliucci y Schlichting, 1996).

Por ejemplo, para el número promedio de culmos reproductivos (figura 31B) cuando el linaje descendiente de la planta madre dos presenta un valor fenotípico de cero en el ambiente adverso, R1Sc, los linajes tres, cinco y seis tienen un valor relativamente alto, mientras que en el ambiente favorable, R2Sc, el valor fenotípico promedio del linaje dos es más alto que el de los otros linajes, y como el linaje dos tiene mayor plasticidad (figura 31A) que esos linajes, entonces a través de este par ambiental el valor fenotípico promedio y la plasticidad serían seleccionadas separadamente.

En este sentido, el linaje descendiente de la planta madre uno con mayor número de culmos se caracteriza con igualmente mayor biomasa a través de los ambientes R1Sc-R2Sc, y con biomasa radicular relativamente moderada en el ambiente R1Sc, pero alta en el ambiente R2Sc, entonces aparentemente representa el genotipo con la mejor adaptación, ya que resultó ser el más plástico y con mayor adecuación sobre el amplio rango de condiciones evaluadas. Por lo que su genotipo y fenotipo en conjunto podrían resultar selectivamente favorecidos sobre las demás plantas. En tanto que los linajes descendientes de las plantas madre cuatro y cinco presentaron casi siempre la menor respuesta plástica.

De esta manera, la plasticidad fenotípica y la norma de reacción cuando hay interacción *Genotipo x Ambiente* se vuelven componentes importantes de la evolución fenotípica (Schlichting y Pigliucci, 1995) y de la dinámica de la población.

De acuerdo al modelo propuesto por Schlichting y Pigliucci (1995) la respuesta plástica del fenotipo ante la variación ambiental implica el uso de mecanismos a través de genes reguladores para recolectar y procesar la información del ambiente y poder ser predecible para las especie. Así, los genes para la plasticidad son genes que codifican para receptores de señales ambientales, tales receptores, como los fitocromos en las plantas, son los iniciadores de una cascada de efectos que dirigen al organismo hacia una serie de rutas alternativas del desarrollo (Pigliucci, 1997).

Lo anterior, sin embargo, puede resultar costoso mediante la reducción de la adecuación (León, 1993; DeWitt *et al.*, 1998). En este sentido, si bien *Bouteloua gracilis* es una perenne adaptada a zonas áridas con resistencia al déficit hídrico y al forrajeo intenso, para las plantas madre provenientes de una población cuyo hábitat es templado, al ser expuestas a los ambientes extremos adversos probados en invernadero, al menos en el primer año de crecimiento, el amplio rango en plasticidad o en los diferentes fenotipos expresados resultó a expensas de una reducción en la adecuación, ya que la fenofase reproductiva se presentó cuando no hubo corte y solo parcialmente.

De acuerdo a Thompson (1991) y a Getty (1996), el amplio rango en la plasticidad es debido a que los ambientes discretos y extremos, o muy diferentes, presentan distribución de señales ambientales menos traslapadas, pero intensas y muy grandes (más confiables) que posibilitan o discriminan perfectamente una respuesta fenotípica única incondicional en cada ambiente. En la población estudiada de *Bouteloua gracilis*, por ejemplo, las plantas sin corte, en general, obviamente rindieron más que las plantas con corte, y entre las plantas sin corte el rendimiento fue significativamente mayor con humedad adecuada que con déficit hídrico, así esta variación ambiental implicó ambientes menos o no traslapados. Sin embargo, entre las plantas con corte el rendimiento fue independiente del riego, o similar en ambos riegos, es decir, hay un probable traslapamiento de señales en esos ambientes, lo cual explica la falta de variación genética en la plasticidad.

Sin embargo, la variación genética significativa encontrada en la plasticidad permitirá con el transcurso del tiempo una distribución de señales ambientales variables con fenotipos óptimos adaptativos y adecuación máxima en cada ambiente. (Getty, 1996). Esto puede explicar por qué donde la plasticidad fenotípica y su varianza genética son más grandes y significativas, como entre $R/C-R/Sc$, se presenta la fenofase reproductiva, mientras que entre $R/C-R/C$ donde la plasticidad y su varianza genética son muy reducidas y no significativas no hay fenofase reproductiva, ya que el tratamiento de corte resultó persistentemente adverso.

Si la arquitectura genética o interrelación genética entre una serie de caracteres, incluyendo la adecuación, son alterados en la población por cambios diferentes o nuevos en el ambiente externo (Pigliucci y Schlichting, 1996), entonces la evaluación de tales cambios

ayuda a predecir la probable respuesta evolutiva de una población dada en un conjunto particular dado. Así, es reconocida la importancia que la plasticidad fenotípica tiene en la ecología y evolución de las poblaciones naturales (Via *et al.*, 1995). Lo anterior tiene como base los cambios genéticos ambientalmente inducidos, es decir, el interjuego de genes y ambientes que alteran los fenotipos, implicando que los fenotipos de las características sean lábiles a una escala de tiempo evolutivo relativamente corto, necesario para producir individuos ecológicamente especializados en la población ante la variación ambiental (Pigliucci y Schlichting, 1998).

Uno de los objetivos de saber que tipo de condiciones tienden a incrementar o decrementar la variación genética detectable es con el fin de entender la evolución en ambientes nuevos, ya que más variación genética es esperada en ambientes nuevos o relativamente escasos debido a que la selección no ha eliminado la variación genética disponible que implica mejor adaptación, es decir, una porción de la norma de reacción nunca ha estado bajo selección. Por lo que es en estos ambientes nuevos donde se puede expresar variabilidad genética oculta, acumulada en la forma de mutaciones previamente neutrales o casi neutrales o almacenada en la forma de interacciones epistáticas (Pigliucci, *et al.*, 1995b).

Para el presente caso, con base al análisis de varianza unifactorial y multifactorial se encontró la existencia de diferencias significativas entre las plantas madres que fueron tratadas con ambientes nuevos como el déficit hídrico y la pérdida severa de tejido foliar, en comparación a los ambientes más óptimos de su procedencia de hábitat templado y excluido del pastoreo.

Lo anterior implica variaciones genéticas en el fenotipo, aun cuando la especie al autofecundarse y probablemente presentar alta endogamia pueda tener uno o pocos linajes. En un estudio agronómico sobre esta especie se encontró gran variabilidad fenotípica en la altura de las plantas, en la altura y el número de culmos reproductivos por planta, en la biomasa y el tiempo a la antesis, como resultado de la combinación de factores genéticos y edáficos dentro del sitio de estudio (McGinnies *et al.*, 1988).

Así, los resultados en el presente trabajo muestran que al interactuar con el ambiente la población estudiada presenta mayor variabilidad genética a la que uno pudiera esperar.

Por ejemplo, considerando la humedad en el terreno, éste resulta en un mosaico de microambientes y de propiedades significantes del suelo para el crecimiento de las plantas, a lo cual corresponde un mosaico de genotipos y polimorfos que ocupan esos diversos nichos ecológicos (McGinnies et al., 1988)

CONCLUSIONES.

1.- Los factores de riego y corte interactúan significativamente para la plasticidad fenotípica de la población de *Bouteloua gracilis*.

2.- En todos los pares de ambientes examinados, la respuesta en la plasticidad fenotípica ante el cambio ambiental fue significativa para todas las características examinadas, excepto en R1C y R2C para la biomasa de la fracción aérea.

3.- La interacción entre el ambiente y las plantas madre probadas fue significativa para todos los pares de ambientes para ambas biomásas, excepto en R1C y R2C, y no fue significativa en ningún par de ambientes para la razón R/T. La interacción fue significativa entre los riegos solo en el nivel sin corte para el número de culmos reproductivos.

4.- En forma clara se observó que independientemente de los tratamientos de humedad, por lo menos en el primer período reproductivo, la pérdida intensa de tejido foliar inhibió la fenofase reproductiva en el nivel con corte.

5.- La pérdida intensa de tejido foliar puede ser un factor ambiental que restrinja la expresión de genes reguladores en esta especie durante su primera estación de crecimiento. Por lo cual, se hace necesario evaluarlo en las siguientes estaciones de crecimiento para conocer si el efecto de este factor persiste siempre, o la especie tiene el potencial genético para sobreponerse, y en que momento, a esta restricción.

6.- Existe suficiente variación genética en la plasticidad ante el cambio ambiental, tanto biótico como abiótico, para la población de "Molino de las Flores", de manera que los estados del carácter son, en forma relativa, genéticamente independientes para conducir a la evolución de una norma de reacción adaptativa ante esos ambientes variables.

7.- Cuando en estudios ecológicos no es posible explicar resultados con base a modelos tradicionales frecuentemente se invocan interacciones de orden superior. El

discernimiento genético entre los individuos dentro de las poblaciones para su respuesta a los factores ambientales, en tiempo y espacio, puede ayudar a explicar esos resultados, debido a que el interjuego genes-ambientes está presente en cada momento

BIBLIOGRAFÍA

- Bazzaz, F.A., y Ackerly, D.D. (1992). Reproductive allocation and reproductive effort in plants., en Fenner, M. (ed.) *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. C.A.B. International U.K., pags: 1-26.
- Bijlsma, R., y Loeschcke, V. (1997). *Environmental Stress, Adaptation and Evolution*.
- Bradshaw, A.D., y Hardwick, K. (1989). Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37:137-155.
- Bradshaw, A.D., y McNeilly, T. (1991). Stress tolerance in plants - the evolutionary framework., en Rozema, J., y Verkleij, J.A.C. (eds.) *Ecological responses to environmental stresses*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands, pags: 2-5.
- Briske, D.D., y Wilson, A.M. (1977). Temperature effects on adventitious root development in Blue grama seedlings. *Journal of range management*, 30(4):276-280.
- Briske, D.D., y Wilson, A.M. (1978). Moisture and temperature requirements for adventitious root development in Blue grama seedlings. *Journal of range management*, 31(3):174-178.
- Coffin, D.P., y Lauenroth, W.K. (1988). The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. *Ecology*, 69:1609-1617.
- Coffin, D.P., y Lauenroth, W.K. (1992). Spatial variability in seed production of the perennial bunchgrass *Bouteloua gracilis* (GRAMINEAE). *American Journal of Botany*, 79(3):347-353.
- Chapin, F.S.III., Autumn, K., Pugmaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, 142:S78-S92.
- De Jong, G. (1995). Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *The American Naturalist*, 145(4):493-512.
- DeWitt, T.J., Sih, A., y Sloan, D.W. (1998). Cost and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13:77-81
- Detling, J.K., Dyer, M.I., y Winn, D.T. (1979). Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia*, 41:127-134.
- Dyer, M.I. y Bokhari, U.G. (1976). Plant-animal interactions: studies of the effects of grasshopper grazing on Blue grama grass. *Ecology*, 57:762-772.
- Falconer, D.S. (1989). *Introduction to quantitative genetics*. Longman scientific & technical, U.K., pags:336-352.
- Getty, T. (1996). The maintenance of phenotypic plasticity as a signal detection problem. *The American Naturalist*, 148(2):378-385
- Gomulkiewicz, R., y Kirkpatrick, M. (1992). Quantitative genetics and the evolution of reactions norms. *Evolution*, 46(2):390-411.
- Gotthard, K., y Nylin, S. (1995). Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos*, 74:3-17.
- Hartl, D.L., y Clark, A.G. (1989). *Principles of populations genetics*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland USA, pag: 431.
- Hill, J., Becker, H.C., y Tigerstedt, P.M.A. (1998). *Quantitative and ecological aspects of plant breeding*. Chapman and Hall, London. U.K., pag:115-234.
- Hoffmann, A.A., y Parsons, P.E. (1994). *Evolutionary genetics and environmental stress*. Oxford University Press. U.S.A. 284 pags.
- Kang, M.S., y Gauch, H.G. (1996). *Genotype-by-environment interaction*. CRC Press. Inc. Florida, USA 416 pags.

- Lauenroth, W.K., Sala, O.E., Milchunas, D.G., y Lathrop, R.W. (1987) Root dynamics of *Bouteloua gracilis* during short-term recovery from drought. *Functional Ecology*, 1:117-124.
- Lauenroth, W.K., Sala, O.E., Coffin, D.P., y Kirchner, T.B. (1994). The importance of soil water in the recruitment of *Bouteloua gracilis* in the shortgrass steppe. *Ecological Applications* 4(4):741-749.
- León, J.A. (1993). Plasticity in fluctuating environments., en Yoshimura, J., y Clark, C.W. (eds.) *Adaptation in stochastic environmental*. Vol. 98:105-121.
- McGinnies, W.J., Laycock, W.A., Tsuchiya, T., Yonker, C.M., y Edmunds, D.A. (1988). Variability within a native stand of Blue grama. *Journal of range management*, 41(5):391-395.
- Moran, N.A. (1992). The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *The American Naturalist*, 139(5):971-989.
- Parsons, P. (1993). Introduction: the stressful scenario. *The American Naturalist*, 142:S1-S4.
- Pigliucci, M. (1997). Plasticity genes, adaptive plasticity, and what do they have to do with each other... *American Journal of Botany*, 84(6):67-71.
- Pigliucci, M., y Schlichting, C.D. (1998). Reaction norms of *Arabidopsis*. V. Flowering time controls phenotypic architecture in response to nutrient stress. *Journal of evolutionary biology*, 11:285-301.
- Pigliucci, M., y Schlichting, C.D. (1995c). Reaction norms of *Arabidopsis* (Brassicaceae). III. Response to nutrients in 26 populations from a Worldwide collection. *American Journal of Botany*, 82(9):1117-1125.
- Pigliucci, M., Whitton, J., y Schlichting, C.D. (1995a). Reactions norms of *Arabidopsis*. I. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of evolutionary biology*, 8:421-438.
- Pigliucci, M., Schlichting, C.D., y Whitton, J. (1995b). Reactions norms of *Arabidopsis*. II. Response to stress and unordered environmental variation. *Functional ecology*, 9:537-547.
- Pigliucci, M., y Schlichting, C.D. (1996). Reaction norms of *Arabidopsis*. IV. Relationships between plasticity and fitness. *Heredity*, 76:427-436.
- Riegel, A. (1941). Life history and habits of Blue grama. *Transactions Kansas Academy of Science*, 44:76-85.
- Scheiner, S.M., y Lyman, R.F. (1989). The genetics of phenotypic plasticity. I. Heritability. *Journal of evolutionary biology*, 2:95-107.
- Scheiner, S.M., y Lyman, R.F. (1991). The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection.. *Journal of evolutionary biology*, 4:23-50.
- Scheiner, S.M. (1993a). Plasticity as a selectable trait: reply to Via. *The American Naturalist*, 142(2):371-373.
- Scheiner, S.M. (1993b). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 24:35-68.
- Schlichting, C.D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17:667-693.
- Schlichting, C.D., y Pigliucci, M. (1993). Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *The American Naturalist*, 142(2):366-370.
- Schlichting, C.D., y Pigliucci, M. (1995). Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolutionary ecology*, 9:154-168.
- Thompson, J.D. (1991). Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(8):246-249.
- Thompson, D.C., y Gardner, K.T. (1996). Importance of grasshopper defoliation period on southwestern Blue grama-dominated rangeland. *Journal of range management*, 49:494-498.
- Via, S. (1993a). Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment?. *The American Naturalist*, 142(2):352-365.
- Via, S. (1993b). Regulatory genes and reaction norms. *The American Naturalist*, 142(2):374-378.
- Via, S. (1994). The evolution of phenotypic plasticity: What do we really know?., en Real, L. (ed.) *Ecological genetics*. Princeton Univ. Press. Princeton., pages: 35-57.
- Via, S., y Lande, R. (1985). Genotype-Environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39(3):505-522.
- Via, S., Goumulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S.M., Schlichting, C.D., y Van Tienderen, P.H. (1995).. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(5):212-217.

- West-Eberhard, M.J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20:249-278.
- Wilson, A.M., Hyder, D.N., y Briske, D.D. (1976). Drought resistance characteristics of Blue grama seedlings. *Agronomy Journal*, 68:479-484.
- Wilson, A.M., y Briske, D.D. (1979). Seminal and adventitious root growth of Blue grama seedling on the central plains. *Journal of range management*, 32(3):209-213.
- Wilson, A.M., Cuany, R.L., Fraser, J.G., y Oaks, W.R. (1981). Relationships among components of seed yield in Blue grama. *Agronomy Journal*, 73(6):1058-1062.