

PLASTICIDAD FENOTÍPICA ADAPTATIVA EN PLANTAS

Ernesto Gianoli*

Resumen

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un organismo de producir fenotipos diferentes en respuesta a cambios en el ambiente. Este concepto se visualiza en la norma de reacción, que es el rango de respuestas fenotípicas de un genotipo expresado en un gradiente ambiental. Históricamente, la teoría evolutiva ha sostenido el efecto del ambiente sobre el fenotipo, considerándolo como "ruido" al proceso fundamental de selección de genes. Recientemente esta tendencia se ha revertido, considerándose el valor adaptativo de las respuestas fenotípicas de los genotipos al ambiente. Si bien la plasticidad fenotípica puede simplemente describir cambios morfológicos y fisiológicos de los individuos, resulta de mayor interés estudiar el potencial valor adaptativo de dichos cambios. La plasticidad fenotípica es un fenómeno que se da en una escala ecológica y sus consecuencias a este nivel son evidentes, e.g. aumento de la tolerancia a hábitats extremos. Sin embargo, sus consecuencias evolutivas pueden ser significativas, al modular la acción de la selección natural. Esto ocurriría al moderar las diferencias en adecuación biológica de los genotipos de una población como resultado de la variación de su expresión fenotípica en los diferentes ambientes experimentados por la población. Este "empate global" en adecuación biológica entre genotipos causado por la plasticidad fenotípica limitaría la posibilidad de selección y contribuiría a mantener la variabilidad genética dentro de una población. Al margen de sus implicancias en procesos evolutivos, se considera que la plasticidad fenotípica es un carácter en sí misma, por lo que está sujeta a selección y puede evolucionar. El significado adaptativo de la plasticidad fenotípica se puede determinar a la escala del individuo, de la población y de la especie. En el primer caso, enmarcado dentro de una perspectiva ecofisiológica, se indaga por el significado funcional de las respuestas plásticas observadas en los fenotipos. En el segundo caso, orientado a la ecología evolutiva, se aborda la relación entre la norma de reacción y la adecuación biológica de genotipos representativos de una población. En el tercer caso, vinculado con la ecología clásica, se estudia el rol de la plasticidad fenotípica en los patrones de distribución de una especie.

Palabras clave: Plasticidad fenotípica, gradiente ambiental, ecología evolutiva.

* Departamento de Botánica,
Universidad de Concepción, Casilla
160-C, Concepción, Chile.



1. Marco conceptual-historia de plasticidad fenotípica adaptativa

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un organismo de producir fenotipos diferentes en respuesta a cambios en el ambiente (Schmalhausen 1949) (Fig. 1). El concepto de plasticidad fenotípica se visualiza a partir de la confección de la norma de reacción. Así, la norma de reacción de un genotipo dado es su rango de respuestas fenotípicas a lo largo de un gradiente ambiental (Woltereck 1909, citado en Schlichting & Pigliucci 1998). Tradicionalmente se grafica la norma de reacción situando los niveles de la variable ambiental en el eje X y los valores de expresión de un carácter fenotípico en el eje Y. La noción de la plasticidad fenotípica está presente ya en Darwin. En carta a K. Semper, en 1881, afirma: "I speculated whether a species very liable to repeated and great changes of conditions might not assume a fluctuating condition ready to be adapted to either condition". Asimismo, los trabajos de Baldwin, Woltereck y Johannsen -publicados con anterioridad a 1915- desarrollaron conceptual y empíricamente el campo de la plasticidad fenotípica como adaptación a ambientes variables (citados en Schlichting & Pigliucci 1998, cap. 2). Posteriormente, los trabajos de Clausen entregaron significativos aportes al entendimiento de la influencia relativa del ambiente, el genotipo y la interacción entre

ambos sobre las variantes fenotípicas en plantas a lo largo de gradientes altitudinales y geográficos (Clausen et al. 1947 y referencias allí citadas). A pesar de lo anterior, la síntesis moderna de la evolución (Huxley 1942) y su posterior actualización (Mayr & Provine 1980) soslayaron largamente el efecto del ambiente sobre la expresión fenotípica, considerándolo como "ruido" al proceso fundamental de selección de genes, las putativas unidades evolutivas (véase Sultan 1992). De acuerdo con la clásica visión neo-darwiniana, la adaptación a la variabilidad ambiental se da principalmente por medio del mecanismo de selección natural, generándose, en tiempo evolutivo, un ajuste entre los genotipos (y sus fenotipos expresados) y el ambiente. De este modo, dada la existencia de diferenciación genética al interior de las poblaciones, evolucionarían ecotipos adaptados a sus microhábitats particulares (Antonovics 1971, Chapin & Chapin 1981, Bennington & McGraw 1995, Linhart & Grant 1996). Sin embargo, se ha mostrado que la plasticidad fenotípica y la diferenciación de ecotipos no constituyen alternativas mutuamente excluyentes de adaptación a la heterogeneidad ambiental en las poblaciones (Scheiner & Goodnight 1984, Schlichting & Levin 1984, Macdonald & Chinnappa 1989, Andersson & Shaw 1994, Black-Samuelsson & Andersson 1997).

En la década del sesenta el influyente trabajo de Bradshaw (1965) inició el gradual retorno a la

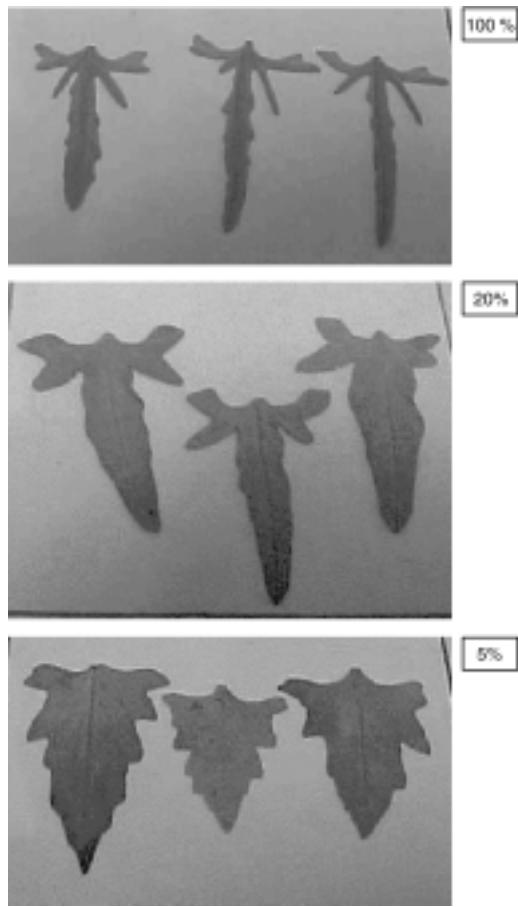


Figura 1. Ejemplo de plasticidad fenotípica en plantas. La figura muestra las variaciones en la forma de la hoja en la especie *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae) creciendo en diferentes ambientes de intensidad lumínosa: 100%, 20% y 5% de luz. En condiciones de sombra se aumenta la superficie de captación de radiación.

palestra del tema de la plasticidad fenotípica, considerando el valor adaptativo de la flexibilidad en las respuestas morfológicas y fisiológicas de los genotipos individuales a los ambientes que encuentran. Asimismo, el estudio teórico de Levins (1968) enfatizó el contexto de ambientes variables donde las poblaciones naturales se desarrollan y donde la evolución tiene lugar. Pero no fue hasta fines de los años ochenta que, a partir de sendos artículos de revisión (Schlichting 1986, Sultan 1987, Bradshaw & Hardwick 1989), ocurrió un incremento notable de trabajos dirigidos al estudio de la plasticidad fenotípica. Así,

una búsqueda en la base de datos BIOSIS del identificador “phenotypic plasticity” arroja un resultado promedio de 61 trabajos científicos por año entre 1985 y 1992; mientras que entre 1993 y 2002 el número promedio anual se eleva a 139 trabajos. Muchos de estos trabajos se han dirigido a las implicancias evolutivas de la plasticidad fenotípica (e.g. Thompson 1991, Nilsson 1995, Dudley & Schmitt 1996, Tucić et al. 1998). Si bien la plasticidad fenotípica puede estudiarse simplemente describiendo cambios morfológicos y fisiológicos de los individuos, resulta de mayor interés estudiar el potencial valor adaptativo de dichos cambios, distinguiendo así entre plasticidad fenotípica pasiva o inevitable (sensu Sultan 1995) y plasticidad fenotípica adaptativa. En la siguiente sección se describirá las distintas aproximaciones al estudio de la plasticidad fenotípica adaptativa.

2. Implicancias evolutivas de la plasticidad fenotípica

La plasticidad fenotípica es un fenómeno que se da en una escala ecológica, y sus consecuencias a este nivel son evidentes, e.g. aumento de la tolerancia a hábitats extremos (Thoday 1975, Macdonald et al. 1988, Sultan 1995). Sin embargo, además de la ya mencionada adaptación a ambientes heterogéneos, sus consecuencias evolutivas pueden ser significativas, al modular la acción de la selección natural (Sultan 1987). Esto ocurriría al moderar las diferencias en adecuación biológica (fitness) de los genotipos de una población dada, como resultado de la variación de su expresión fenotípica en los diferentes ambientes experimentados por la población (Sultan 1987). Este “empate global” en adecuación biológica entre genotipos causado por la plasticidad fenotípica limitaría la posibilidad de selección y contribuiría a mantener la variabilidad genética dentro de una población (Sultan & Bazzaz 1993a-c). Por otra parte, recientemente se ha inquirido por las consecuencias transgeneracionales de la plasticidad fenotípica en plantas, estimándose el potencial adaptativo de los efectos maternales de las respuestas plásticas (Agrawal 2001a, Gianoli 2002). Al margen de sus implicancias en procesos evolutivos, se considera que la plasticidad fenotípica es un carácter en

sí misma, por lo que está sujeta a selección y puede evolucionar (Schlichting & Levin 1986, Scheiner 1993, Pigliucci 1996). Sin embargo, existe aún debate sobre si efectivamente la plasticidad fenotípica es un carácter y puede evolucionar como tal o es sólo un subproducto de la selección en ambientes diferentes (véase Via et al. 1995 y de Jong 1995). Numerosos estudios teóricos (Via & Lande 1985, Scheiner & Lyman 1989, Falconer 1990, Gomulkiewicz & Kirkpatrick 1992, Gavrilets & Scheiner 1993, Van Tienderen & Koelewijn 1994, Van Tienderen 1997, Scheiner 1998, Tufto 2000) han abordado el tema de las condiciones y restricciones que determinarían la evolución de la plasticidad fenotípica o, más precisamente, de la norma de reacción. El significado adaptativo de la plasticidad fenotípica se puede determinar al menos desde tres aproximaciones distintas que además involucran diferentes escalas: 1) al nivel del individuo, 2) al nivel de la población, y 3) al nivel de la especie. En el primer caso, enmarcado dentro de una perspectiva ecofisiológica, se indaga por el significado funcional de las respuestas plásticas observadas en los fenotipos. En el segundo caso, orientado a la ecología evolutiva, se aborda la relación entre la norma de reacción y la adecuación biológica de genotipos representativos de una población. En el tercer caso, vinculado con la ecología clásica, se estudia el rol de la plasticidad fenotípica en los patrones de distribución de una especie.

2.1 Plasticidad fenotípica adaptativa a escala individual

Esta aproximación se dirige a evaluar el valor adaptativo de cada uno de los fenotipos producidos en cada ambiente. Esto no necesariamente involucra indagar por la correlación entre el atributo y la adecuación biológica de la planta, ya que al significado funcional de la plasticidad observada puede adscribirse

le un valor adaptativo. El significado funcional de un cambio particular en la morfología, fisiología o patrones de asignación de biomasa puede estimarse a partir del conocimiento de la ecofisiología de la adquisición de recursos de la planta (Givnish 1986, Chapin 1991). En general, la tendencia es a maximizar la explotación del recurso cuya disponibilidad es limitante. Ejemplos ilustrativos se mencionan a continuación.

La reducción del índice de área foliar de la planta frente a la menor disponibilidad de agua en el suelo reduce la pérdida de agua por transpiración (Grace 1997). Asimismo, el cambio en las tasas relativas de intercambio gaseoso a través de la regulación estomática puede maximizar la razón asimilación de CO₂ vs. pérdida de agua (Cowan 1986). Estas respuestas de la planta a la menor disponibilidad de agua difieren entre poblaciones de una misma especie de acuerdo a su historia ambiental (Gurevitch et al. 1986). Por otra parte, el aumento del área relativa de la hoja y de la asignación de biomasa aérea a bajas intensidades de luz incrementa la captura de fotones al maximizar la superficie fotosintéticamente activa (Crawley 1997). De modo complementario, el alargamiento de entrenudos (Fig. 2) y la reducción del número de ramas constituyen un síndrome de respuesta a situaciones de sombra (Hutchings & de Kroon 1994, Gianoli 2001, 2003). En condiciones de escasez de

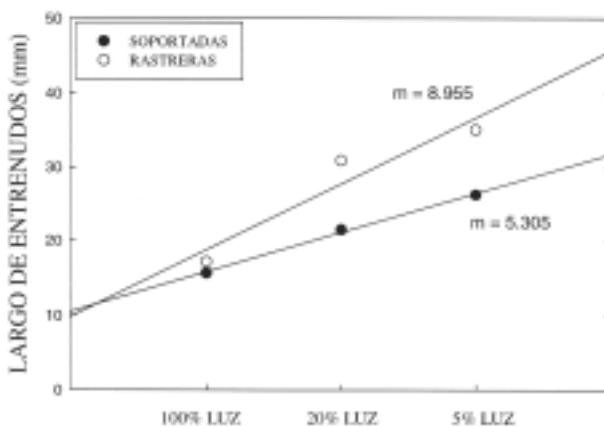


Figura 2. Norma de reacción del largo de entrenudos en la especie trepadora *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) frente a condiciones de sombra. Tanto en presencia de soporte (plantas soportadas) como en ausencia de él (plantas rastreadoras), el entrenudo se alarga como una forma de "búsqueda" de mejores condiciones de luz, evitando la sombra de plantas vecinas. La mayor pendiente de la norma de reacción de plantas rastreadoras indica una mayor plasticidad de éstas. Datos tomados de Gianoli (2001).

nutrientes, respuestas funcionales incluyen un aumento de la biomasa relativa de raíces (Sultan & Bazzaz 1993c) y una re-asignación de nitrógeno de tal forma que se privilegie la constancia en la concentración de nitrógeno foliar para mantener la capacidad fotosintética (Chapin 1980). Por cierto, la evaluación de las respuestas óptimas se complica cuando existe más de un factor limitante, encontrándose las plantas en situaciones de compromiso entre diferentes respuestas funcionales (Fig. 3). Por ejemplo, el desarrollo de pubescencia foliar para reducir la radiación incidente sobre la superficie de la hoja en ambientes áridos, y así evitar la pérdida de agua por transpiración, puede reducir las tasas fotosintéticas en más del 50% (Ehleringer & Björkman 1978). Más aún, se ha estudiado la influencia de ambientes múltiples (variaciones de luz, agua, nutrientes y herbivoría) sobre la norma de reacción para una variable ambiental en particular (Pigliucci et al. 1995, Schlichting & Pigliucci 1995, Sultan 2001). Estos trabajos muestran que los resultados son carácter-dependiente y variable ambiental-depen-

diente, configurándose un escenario complejo donde la predicción de trayectorias de normas de reacción es difícil.

En general, no es fácil establecer relaciones de causalidad entre estas modificaciones funcionales específicas y la adecuación biológica de la planta, debido a la interacción entre los caracteres que configuran el fenotipo y a la imposibilidad experimental de separar la contribución a la adecuación biológica de caracteres no medidos. Sin embargo, algunos autores han querido ir más allá, implementando novedosas manipulaciones experimentales para poner a prueba la hipótesis de plasticidad fenotípica adaptativa a este nivel. Por ejemplo, Schmitt y colaboradores (Schmitt et al. 1995, Dudley & Schmitt 1996, Schmitt et al. 1999), usando plantas mutantes y transgénicas que no presentaban la respuesta normal de alargamiento de tallo y entrenudos frente a señales de sombra por parte de plantas vecinas, verificaron que dicha respuesta confería una ventaja en adecuación biológica a las plantas que crecían en condiciones de alta densidad. Utilizando un análisis de selección fenotípica (Lande & Arnold 1983) Schmitt y colaboradores encontraron que esta ventaja en adecuación biológica se explicaba completamente por selección directa sobre el atributo altura de la planta en el ambiente de alta densidad. Sin embargo, en un ambiente de baja densidad las plantas elongadas tuvieron menor adecuación biológica, patrón explicado por un costo del fenotipo de evitamiento de la sombra. El costo del alargamiento del tallo ha sido verificado en otro sistema utilizando hormonas vegetales (Cipollini & Schultz 1999).

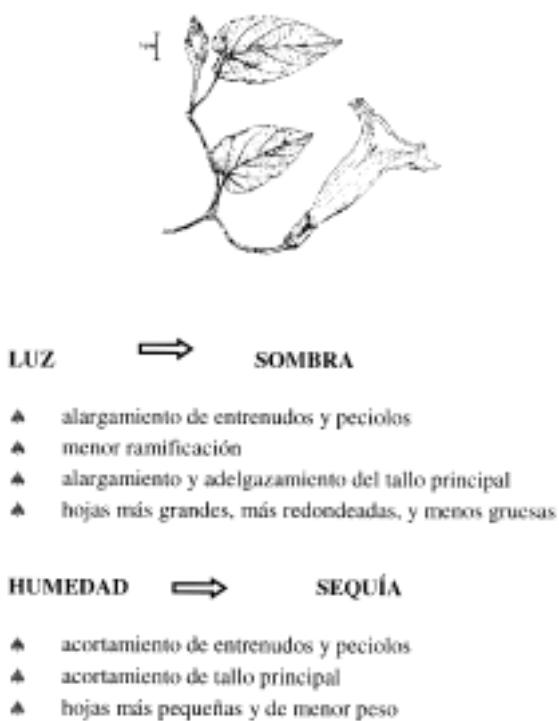


Figura 3. Ejemplo de compromisos en las modificaciones funcionales frente a diferentes factores ambientales. La disminución en la disponibilidad de luz y humedad del suelo generan patrones de respuestas morfológicas opuestos en plantas de *Convolvulus arvensis*. Datos de Gianoli (no publicado).

2.2 Plasticidad fenotípica adaptativa a escala poblacional

Los avances teóricos en el campo de la evolución de la plasticidad fenotípica descritos en una sección precedente no han tenido un correlato en el ámbito

empírico. Pocos trabajos experimentales han intentado evaluar cuantitativamente la selección de normas de reacción en una población (Lacey et al. 1983, Weis & Gorman 1990, Scheiner & Lyman 1991, Pigliucci & Schlichting 1996, Scheiner & Yampolsky 1998). Esto no es casual porque una evaluación rigurosa de la selección de normas de reacción en un contexto de ambientes variables involucra un protocolo exigente y complejo (Schlichting & Pigliucci 1998). Así, es necesario cumplir con las siguientes condiciones (ver Fig. 4): 1) obtener idealmente clones (o familias de medios hermanos [ver Weis & Gorman 1990, Andersson & Widén 1993]) de los organismos de estudio; 2) determinar en cada genotipo las normas de reacción de los caracteres para la variable ambiental de interés, evaluada en un rango relevante a lo observado en poblaciones naturales; 3) determinar la adecuación biológica de cada genotipo en cada ambiente, i.e., las normas de reacción de la adecuación biológica; 4) estimar la distribución de frecuencia de los ambientes experimentados por los organismos en las poblaciones naturales; 5) calcular el valor de la adecuación biológica total para cada carácter de interés (es decir, sumada a través de todos los ambientes y ponderada por la frecuencia de ocurrencia de estos); 6) determinar la relación entre la adecuación biológica total y la norma de reacción de cada genotipo, aplicando un análisis de selección fenotípica (Lande & Arnold 1983) evaluando así la intensidad y dirección de la selección sobre parámetros de la norma de reacción (elevación y pendiente, en el caso de normas de reacción lineales); 7) determinar la base genética de los parámetros de la norma de reacción (Scheiner & Lyman 1989). Esto último permite estimar, si el análisis de selección fenotípica ha detectado selección sobre plasticidad de algún carácter, la respuesta evolutiva de dicho carácter.

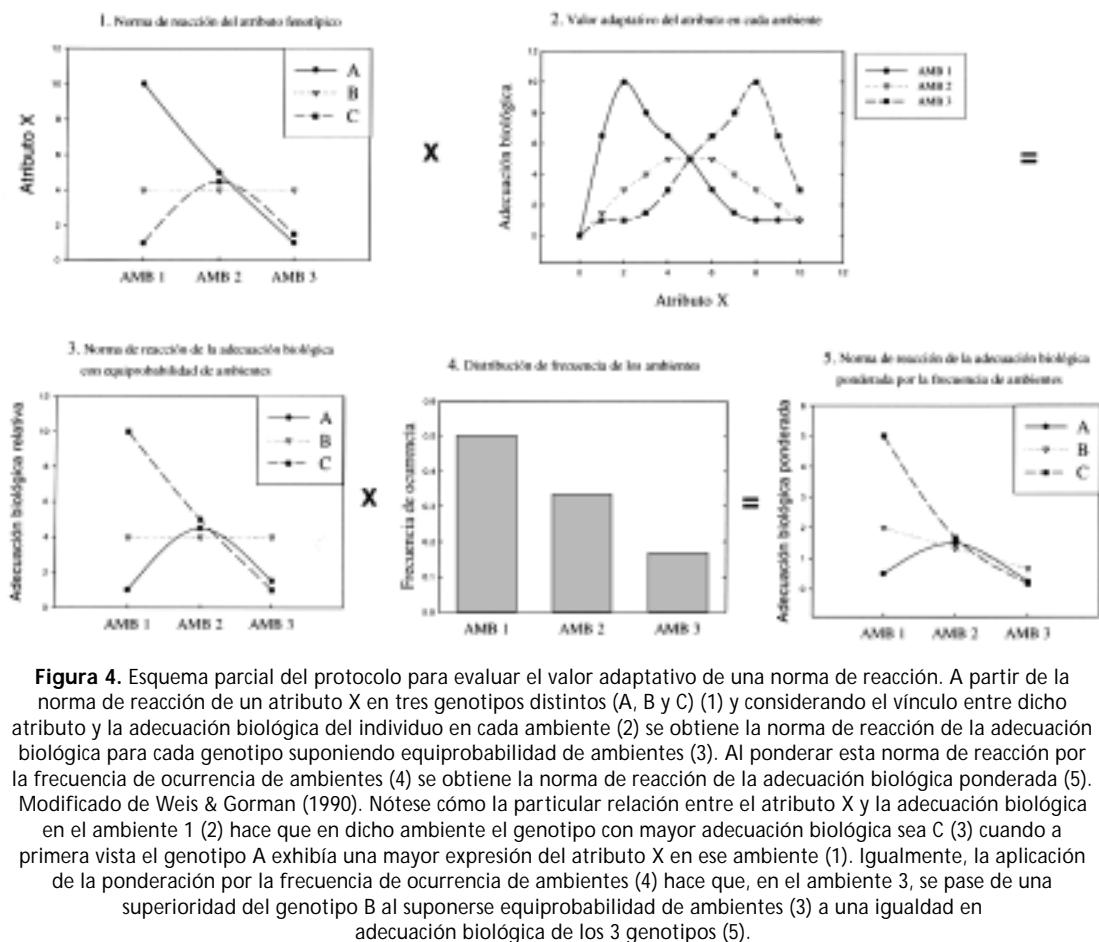
En vista de lo demandante de este protocolo, no es sorprendente que a la fecha ningún estudio publicado haya satisfecho completamente sus requerimientos. El trabajo de Weis & Gorman (1990) cumplió con cada una de las etapas y ponderó la adecuación biológica total por la frecuencia de ocurrencia de los ambientes en condiciones naturales. Sin embargo, en este trabajo no se pudo evaluar estadísticamente la significancia

de los coeficientes de selección por problemas de no-independencia de las estimaciones de la norma de reacción y la adecuación biológica total. En el estudio de Scheiner & Callahan (1999), donde se introduce el análisis de vías como herramienta para estudiar la selección de plasticidad fenotípica, medida como la diferencia en selección dentro de cada ambiente, existe una estimación gruesa de la frecuencia de ocurrencia de ambientes. Sin embargo, dicho método sólo es practicable para pocos caracteres y para ambientes tomados de a par; además, no se estima la base genética de dicha plasticidad. El supuesto de equiprobabilidad de ambientes (implícito en todos los otros trabajos) no es en ningún modo trivial pues es precisamente la frecuencia de ocurrencia de ambientes la que dictará la superioridad de un genotipo sobre otro en el caso de normas de reacción cruzadas (o interacción $G \times E$ significativa). Este aporte del trabajo de Weis & Gorman (1990) ha sido posteriormente incorporado en modelos teóricos (Gavrilets & Scheiner 1993).

En un estudio muy interesante sobre plasticidad frente a la disponibilidad de nutrientes, Pigliucci & Schlichting (1996) detectaron selección tanto sobre los caracteres como sobre su plasticidad. Sin embargo, existieron numerosas correlaciones genéticas significativas entre la expresión de un carácter en un ambiente y su expresión en otro. Adicionalmente, un análisis de componentes principales también encontró correlaciones significativas entre la plasticidad de algunos de los caracteres evaluados. Estos resultados sugieren la existencia de una restricción a la evolución de las normas de reacción (véase Via 1993).

2.3 Plasticidad fenotípica adaptativa a escala de especie

Muchos trabajos que vinculan la plasticidad fenotípica y el rango de distribución de una especie han apuntado a caracterizar la dinámica de colonización de nuevos hábitats de especies invasoras y malezas cosmopolitas. Por lo general, se elige comparar especies con rangos de distribución contrastante que sean congenéricas, para reducir el efecto de la filogenia en los patrones de plasticidad observados. La hipótesis general es que las especies con un rango de dis-



tribución amplia deberían presentar mayor plasticidad fenotípica que las especies de distribución limitada (Futuyma & Moreno 1988, van Tienderen 1997). En un estudio pionero, Baker (1965) concluyó que en dos especies muy cercanas del género *Eupatorium*, una maleza y otra de distribución restringida, la primera era claramente más plástica que la segunda. Similares resultados se han reportado en especies del género *Portulaca* en relación con la plasticidad frente a variaciones de luz, temperatura y nutrientes (Zimmerman 1976), en *Lonicera* trepadoras frente a la disponibilidad de soporte (Schweitzer & Larson 1999), y en cuatro especies monofiléticas del género *Polygonum* frente a variaciones de luz, agua y nutrientes (Sultan et al. 1998a,b; Sultan 2001). Sin embargo, otros trabajos con especies congenéricas no han encontrado una

relación directa entre la magnitud de la plasticidad fenotípica y la amplitud del rango de distribución de las especies (e.g. Fig. 5) (Walters & Field 1987, Larcher et al. 1991, Baskauf & Eickmeier 1994, Sala & Nowak 1997, González & Gianoli: manuscrito enviado).

Para el caso de especies de amplia distribución, dos modelos generales –ya delineados anteriormente– apuntan a explicar su éxito colonizador (ver Gray 1986, Sultan 1995). Por un lado, el modelo del ecotipo localmente adaptado supone que cada población de la especie, una vez establecida, experimenta cambios diferenciales en sus frecuencias alélicas como resultado de las presiones de selección locales. De este modo, la diferenciación en ecotipos especializados se acomodaría a las diferencias ambientales entre

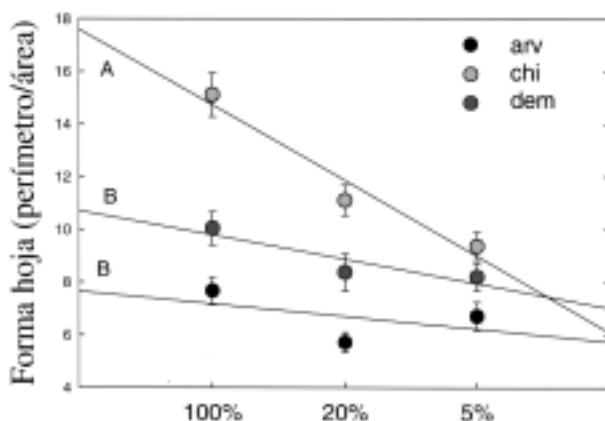


Figura 5. Comparación de normas de reacción de la forma de la hoja frente a variaciones en la intensidad luminosa de tres especies congénéricas de *Convolvulus* (Convolvulaceae): *C. arvensis* (arv, especie de amplia distribución geográfica), *C. chilensis* (chi, especie de rango de distribución intermedio) y *C. demissus* (dem, especie de rango de distribución restringido). La relación perímetro/área disminuye con la sombra para aumentar la superficie de captación de radiación fotosintética. Datos de González & Gianoli (no publicado).

hábitats, y el rango de distribución de la especie surgió del agregado total de estas poblaciones localmente adaptadas (e.g. Dudley 1996). Por otro lado, un modelo alternativo considera que los individuos de estas especies ampliamente distribuidas conservan el potencial de responder plásticamente a una amplia gama de cambios ambientales. Así, el rango de distribución de la especie surgió de la amplitud de la tolerancia ambiental (i.e., plasticidad fenotípica) de sus individuos (e.g. Novak et al. 1991, Sultan & Bazzaz 1993a-c). Se ha considerado que esta alternativa entra en juego cuando existe poca variabilidad genética en las poblaciones (Williams et al. 1995). En general, estas evaluaciones sobre el mecanismo detrás del rango de distribución de una especie han sido realizadas a lo largo de gradientes ecológicos, tanto latitudinales (Chapin & Chapin 1981, Li et al. 1998, Weber & Schmid 1998) como altitudinales (Galen et al. 1991, Williams et al. 1995, Cordell et al. 1998).

La evidencia acumulada no apoya la hipótesis de una relación necesariamente inversa entre plasticidad fenotípica y diferenciación ecotípica. Queda pendiente una explicación general que aborde las condiciones que favorecerían la evolución de plasticidad fenotípica o la formación de ecotipos localmente adaptados como la base del rango de distribución de una especie. Estudios teóricos y de revisión han discutido estas condiciones

(Bradshaw 1965, Levins 1968, Bradshaw & Hardwick 1989, van Tienderen 1991). Allí, el patrón de variación espacial y temporal (grano ambiental) es considerado un factor determinante para la naturaleza adaptativa de cada estrategia. Así, la ocurrencia de plasticidad fenotípica – la estrategia generalista– se espera cuando los ambientes muestran variaciones frecuentes, de corto plazo y/o espacialmente estocásticas i.e., ambientes de grano fino. A su vez, la formación de ecotipos –la estrategia especialista– se espera en ambientes más estables y homogéneos, i.e., ambientes de grano grueso. Sorprendentemente, a la fecha sólo tres trabajos han evaluado experimentalmente el grano ambiental y la magnitud de la plasticidad fenotípica. Sultan & Bazzaz (1993a-b) determinaron que dos poblaciones de *Polygonum persicaria* diferían significativamente en el grano ambiental con respecto a la intensidad lumínosa y la humedad del suelo. Sin embargo, los autores no realizaron una comparación entre las dos poblaciones, en las que se apreciaban diferencias significativas intra-poblacionales en los genotipos muestreados. Por otra parte, Gianoli (manuscrito en revisión) o explícitamente comparó la plasticidad fenotípica en individuos de la maleza *Convolvulus arvensis* provenientes de dos poblaciones (agrícola vs. ruderal) que diferían en el grano ambiental para la humedad del suelo pero no así para la intensidad lumínosa. Los experimentos indicaron que ambas poblaciones presentaron similares niveles de plasticidad fenotípica a la intensidad lumínosa, pero la población de grano fino para la humedad del suelo mantuvo mayores niveles de plasticidad frente a este factor ambiental que la otra población.

3. Conclusiones y proyecciones

El estudio de la plasticidad fenotípica ha experimentado un resurgimiento en los últimos quince años. Si bien la documen-

tación de todo tipo de modificaciones fenotípicas frente a diversos ambientes es interesante, el contextualizar dichos cambios desde una perspectiva ecológica o ecológico-evolutiva es de fundamental importancia, ya que inquierte por el significado de dicha plasticidad para la existencia exitosa de un individuo, una población, o una especie. El valor adaptativo de la plasticidad fenotípica es a menudo intuitivo y aparentemente simple de determinar. Sin embargo, tal como se ha mostrado en este capítulo, el estudio preciso y riguroso de la plasticidad fenotípica adaptativa involucra claridades conceptuales y protocolos de investigación demandantes. De hecho, son pocos los trabajos que realmente se han aproximado de manera experimental al concepto de plasticidad fenotípica adaptativa. Por tanto, una de las direcciones futuras en este tema no es otra que el fortalecimiento de la aproximación experimental con el fin de obtener un número mayor de antecedentes sólidos. Por otra parte, la identificación de la base genética de la plasticidad a escala molecular es otra línea de investigación promisoria en el campo (véase Wu 1998) y que contribuirá todavía más a la integración disciplinaria en el estudio de la plasticidad fenotípica. Finalmente, un desafío conceptual recientemente señalado (Agrawal 2001b) es el de incorporar a la plasticidad fenotípica en las interacciones biológicas recíprocas, analogando así a la coevolución pero a nivel fenotípico y a escala temporal ecológica.

Referencias

- AGRAWAL AA (2001a) Transgenerational consequences of plant responses to herbivory: an adaptive maternal effect? *American Naturalist* 157: 555-569.
- AGRAWAL AA (2001b) Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294:321-326.
- ANDERSSON S & RG SHAW (1994) Phenotypic plasticity in *Crepis tectorum* (Asteraceae): genetic correlations across light regimens. *Heredity* 72:113-125.
- ANDERSSON S & B WIDEN (1993) Reaction norm variation in a rare plant, *Senecio integrifolius* (Asteraceae). *Heredity* 73:598-607.
- ANTONOVICS J (1971) The effects of a heterogeneous environment on the genetics of natural populations. *American Scientist* 59:592-599.
- BAKER HG (1965) Characteristics and modes of origin of weeds. En: Baker HG & Stebbins GL (eds) *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York.
- BASKAUF CJ & WG EICKMEIER (1994) Comparative eco-physiology of a rare and a widespread species of *Echinacea* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 81:958-964.
- BENNINGTON CC & JB MCGRAW (1995) Natural selection and ecotypic differentiation in *Impatiens pallida*. *Ecological Monographs* 65:303-323.
- BLACK-SAMUELSSON S & S ANDERSSON (1997) Reaction norm variation between and within populations of two rare plant species, *Vicia pisiformis* and *V. dumetorum* (Fabaceae). *Heredity* 79:268-276.
- BRADSHAW AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155.
- BRADSHAW AD & K HARDWICK (1989) Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society* 37:137-155.
- CHAPIN FS (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology & Systematics* 11:233-260.
- CHAPIN FS (1991) Integrated responses of plants to stress. *Bioscience* 41:29-36.
- CHAPIN FS & MC CHAPIN (1981) Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. *Ecology* 62:1000-1009.
- CIPOLLINI DF & JC SCHULTZ (1999) Exploring cost constraints on stem elongation in plants using phenotypic manipulation. *American Naturalist* 153:236-242.
- CLAUSEN J, KECK DD & WM HIESEY (1947) Heredity of geographically and ecologically isolated races. *American Naturalist* 81: 114-133.
- CORDELL S, GOLDSTEIN G, MUELLER-DOMBOIS D, WEBB D & PM VITOUSEK (1998) Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia* 113:188-196.
- COWAN IR (1986) Economics of carbon fixation in higher plants. En: Givnish TJ (ed) *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, New York.
- CRAWLEY MJ (1997) Life history and environment. En: Crawley MJ (ed). *Plant Ecology*: 73-131. Blackwell, Oxford.
- DE JONG G (1995) Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *American Naturalist* 145:493-512.

- DUDLEY SA (1996) The response to differing selection on plant physiological traits: evidence for local adaptation. *Evolution* 50:103-110.
- DUDLEY SA & J SCHMITT (1996) Testing the adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *American Naturalist* 147:445-465.
- EHLERINGER JR & O BJÖRKMANN (1978) Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub, *Encelia farinosa*. *Oecologia* 36:151-162.
- FALCONER DS (1990) Selection in different environments: effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. *Genetical Research* 56:57-70.
- FUTUYAMA DJ & G MORENO (1988) The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology & Systematics* 19: 207-233.
- GALEN C, SHORE JS & H DEYOE (1991) Ecotypic divergence in alpine *Polemonium viscosum*: genetic structure, quantitative variation, and local adaptation. *Evolution* 45:1218-1228.
- GAVRILETS S & SM SCHEINER (1993) The genetics of phenotypic plasticity. V. Evolution of reaction norm shape. *Journal of Evolutionary Biology* 6:31-48.
- GIANOLI E (2001) Lack of differential plasticity to shading of internodes and petioles with growth habit in *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae). *International Journal of Plant Sciences* 162: 1247-1252.
- GIANOLI E (2002) Maternal environmental effects on the phenotypic responses of the twining vine *Ipomoea purpurea* to support availability. *Oikos* 99: 324-330.
- GIANOLI E (2003) Phenotypic responses of the twining vine *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae) to physical support availability in sun and shade. *Plant Ecology* 165: 21-26.
- GIVNISH TJ (1986) On the economy of plant form and function. Cambridge University Press, New York.
- GOMULKIEWICZ R & M KIRKPATRICK (1992) Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolution* 46:390-411.
- GRACE J (1997) Plant water relations. En: Crawley MJ (ed) *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford.
- GRAY AJ (1986) Do invading species have definable genetic characteristics? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 314:655-674.
- GUREVITCH J, TEERI JA & AM WOOD (1986) Differentiation among populations of *Sedum wrightii* (Crassulaceae) in response to limited water availability: water relations, CO₂ assimilation, growth, and survivorship. *Oecologia* 70:198-204.
- HUTCHINGS MJ & H De KROON (1994) Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* 25:159-238.
- HUXLEY JS (1942) *Evolution, The Modern Synthesis*. Allen and Unwin, London.
- LACEY EP, REAL L, ANTONOVICS J & DG HECKEL (1983) Variance models in the study of life histories. *American Naturalist* 122:114-131.
- LANDE R & SJ ARNOLD (1983) The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210-1226.
- LARCHER J, WAGNER G, NEUNER M, MÉNDEZ M, JIMÉNEZ MS & D MORALES (1991) Thermal limits of photosynthetic function and viability of leaves of *Persea indica* and *Persea americana*. *Acta Oecologica* 12: 529-41.
- LEVINS R (1968) *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton.
- LI B, SUZUKI J-I & T HARA (1998) Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia* 115:293-301.
- LINHART YB & MC GRANT (1996) Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology & Systematics* 27:237-277.
- MACDONALD SE & CC CHINNAPPA (1989) Population differentiation for phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex. *American Journal of Botany* 76:1627-1637.
- MACDONALD SE, CHINNAPPA CC & DM REID (1988) Evolution of phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex: comparisons among cytotypes and habitats. *Evolution* 42:1036-1046.
- MAYR E & WB PROVINE (1980) *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Harvard University Press, Cambridge.
- NILSSON T (1995) Phenotypic plasticity in *Saxifraga osloensis*: comparisons among populations. *Acta Botanica Neerlandica* 44:453-467.
- NOVAK SJ, MACK RN & DE SOLTIS (1991) Genetic variation in *Bromus tectorum* (Poaceae): population differentiation in its North American range. *American Journal of Botany* 78:1150-1161.
- PIGLIUCCI M (1996) How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends in Ecology & Evolution* 11:168-173.
- PIGLIUCCI M & CD SCHLICHTING (1996) Reaction norms of *Arabidopsis*. IV. Relationships between plasticity and fitness. *Heredity* 76:427-436.
- PIGLIUCCI M, WHITTON J & CD SCHLICHTING (1995) Reaction norms of *Arabidopsis*. I. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of Evolutionary Biology* 8:421-438.

- SALA A & RS NOWAK (1997) Ecophysiological responses of three riparian graminoids to changes in the soil water table. *International Journal of Plant Sciences* 158: 835-843.
- SCHEINER SM (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology & Systematics* 24:35-68.
- SCHEINER SM (1998) The genetics of phenotypic plasticity. VII. Evolution in a spatially-structured environment. *Journal of Evolutionary Biology* 11:303-320.
- SCHEINER SM & HS CALLAHAN (1999) Measuring natural selection on phenotypic plasticity. *Evolution* 53:1704-1713.
- SCHEINER SM & CJ GOODNIGHT (1984) The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evolution* 38:845-855.
- SCHEINER SM & RF LYMAN (1989) The genetics of phenotypic plasticity. I. Heritability. *Journal of Evolutionary Biology* 2:95-108.
- SCHEINER SM & RF LYMAN (1991) The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *Journal of Evolutionary Biology* 4:23-50.
- SCHEINER SM & LY YAMPOLSKY (1998) The evolution of *Daphnia pulex* in a temporally varying environment. *Genetical Research* 72:25-37.
- SCHLICHTING CD (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology & Systematics* 17:667-693.
- SCHLICHTING CD & DA LEVIN (1984) Phenotypic plasticity of annual Phlox: tests of some hypotheses. *American Journal of Botany* 71:252-260.
- SCHLICHTING CD & DA LEVIN (1986) Phenotypic plasticity: an evolving plant character. *Biological Journal of the Linnean Society* 29:37-47.
- SCHLICHTING CD & M PIGLIUCCI (1995) Lost in phenotypic space: environment-dependent morphology in *Phlox drummondii* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Sciences* 156:542-546.
- SCHLICHTING CD & M PIGLIUCCI (1998) *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates, Sunderland.
- SCHMALHAUSEN II (1949) *Factors of Evolution*. Chicago University Press, Chicago.
- SCHMITT J, DUDLEY SA & M PIGLIUCCI (1999) Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: phytochrome-mediated shade-avoidance responses in plants. *American Naturalist* 154:S43-S54.
- SCHMITT J, MCCORMAC AC & H SMITH (1995) A test of the adaptive plasticity hypothesis using transgenic and mutant plants disabled in phytochrome-mediated elongation responses to neighbors. *American Naturalist* 146:937-953.
- SCHWEITZER JA & KC LARSON (1999) Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species. *Journal of the Torrey Botanical Society* 126:15-23.
- SULTAN SE (1987) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* 21:127-178.
- SULTAN SE (1992) Phenotypic plasticity and the Neo-Darwinian legacy. *Evolutionary Trends in Plants* 6:61-71.
- SULTAN SE (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica* 44:363-383.
- SULTAN SE (2001) Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology* 82:328-343.
- SULTAN SE & FA BAZZAZ (1993a) Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution* 47:1009-1031.
- SULTAN SE & FA BAZZAZ (1993b) Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. II. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution* 47:1032-1049.
- SULTAN SE & FA BAZZAZ (1993c) Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment. *Evolution* 47:1050-1071.
- SULTAN SE, WILCZEK AM, BELL DL & G HAND (1998a) Physiological response to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Oecologia* 115:564-578.
- SULTAN SE, WILCZEK AM, HAHN SD & BJ BROSII (1998b) Contrasting ecological breadth of co-occurring annual *Polygonum* species. *Journal of Ecology* 86:363-373.
- THODAY JM (1975) Non-Darwinian "evolution" and biological progress. *Nature* 255:675-677.
- THOMPSON JD (1991) Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology & Evolution* 6:246-249.
- TUCIĆ B, TOMI V, AVRAMOV S & D PEMAC (1998) Testing the adaptive plasticity of *Iris pumila* leaf traits to natural light conditions using phenotypic selection analysis. *Acta Oecologica* 19:473-481.
- TUFTO J (2000) The evolution of plasticity and nonplastic spatial and temporal adaptations in the presence of imperfect environmental cues. *American Naturalist* 156:121-130.
- VAN TIENDEREN PH (1991) Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution* 45:1317-1331.
- VAN TIENDEREN PH (1997) Generalists, specialists, and the

- evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution* 51:1372-1380.
- VAN TIENDEREN PH & HP KOELEWIJN (1994) Selection on reaction norms, genetic correlations and constraints. *Genetical Research* 64:115-125.
- VIA S (1993) Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment? *American Naturalist* 142:352-365.
- VIA S, GOMULKIEWICZ R, DE JONG G, SCHEINER SM, SCHLICHTING CD & PH VAN TIENDEREN (1995) Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution* 10:212-217.
- VIA S & R LANDE (1985) Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39:505-522.
- WALTERS MB & CB FIELD (1987) Photosynthetic light acclimation in two rainforest *Piper* species with different ecological amplitudes. *Oecologia* 72: 449-456.
- WEBER E & B SCHMID (1998) Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *American Journal of Botany* 85:1110-1121.
- WEIS AE & WL GORMAN (1990) Measuring selection in reaction norms: an exploration of the *Eurosta-Solidago* system. *Evolution* 44:820-831.
- WILLIAMS DG, MACK RN & RA BLACK (1995) Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. *Ecology* 76:1569-1580.
- WU R (1998) The detection of plasticity genes in heterogeneous environments. *Evolution* 52:967-977.
- ZIMMERMAN CA (1976) Growth characteristics of weediness in *Portulaca oleracea* L. *Ecology* 57:964-974.

