

Variación fenotípica de plantas del Cerrado (Sabana brasileña) frente a la heterogeneidad ambiental

H.L. Pedroso ¹, L.C. Rocha-Filho ¹, C. Lomônaco ¹

(1) Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. 38.400-902.

➤ Recibido el 1 de septiembre de 2009, aceptado el 12 de diciembre de 2009.

Pedroso, H.L., Rocha-Filho, L.C., Lomônaco, C. (2010). Variación fenotípica de plantas del Cerrado (Sabana brasileña) frente a la heterogeneidad ambiental. *Ecosistemas* 19(1):24-36.

Variación fenotípica de plantas del Cerrado brasileño frente a la heterogeneidad ambiental - Este artículo es una revisión bibliográfica que presenta una síntesis comparando datos de cinco estudios desarrollados previamente, describiendo la variación de los caracteres vegetativos y reproductivos de siete especies de plantas en una Reserva Ecológica en Uberlândia, Minas Gerais (Brasil; 18°55'S; 48°17'O). La variación fenotípica fue investigada en un ecotono, donde el afloramiento de nacientes formaba una vereda en un área ocupada por la vegetación del cerrado sensu stricto (sabana brasileña). Todas las poblaciones de plantas analizadas presentaron algún tipo de alteración morfológica en respuesta a la heterogeneidad ambiental, caracterizando subpoblaciones, aspecto que sugiere un aumento de la variabilidad tanto de caracteres vegetativos como reproductivos. Existe una forma singular en la cual cada planta responde a los patrones edáficos de humedad encontrados en el ecotono. Además, los ajustes fenotípicos actúan de manera amplia, asociando las diversas características del organismo en un complejo proceso integrante.

Palabras claves: ecotono, genética cuantitativa, plasticidad fenotípica, subpoblaciones

Pedroso, H.L., Rocha-Filho, L.C., Lomônaco, C. (2010). Phenotypic variation of Brazilian Savannah plants in response to environmental heterogeneity. *Ecosistemas* 19(1):24-36.

Phenotypic variation of Brazilian Savannah plants in response to environmental heterogeneity. This article is a bibliographic research that presents a comparative data synthesis from five previous published studies and describes the phenotypic variation of vegetative and reproductive traits of seven plant species in an Ecological Reserve, in Uberlândia, Minas Gerais (Brasil; 18°55'S; 48°17'W). The phenotypic variation was investigated in an ecotone where the emergency of springs has originated a palm-swamp in an area occupied by the cerrado sensu stricto vegetation (Brazilian Savannah). All plant populations show some kind of morphological alteration of both reproductive and vegetative traits in response to environmental heterogeneity, which allows the characterization of subpopulations, an aspect that suggests an increase of the variability of both vegetative and reproductive traits. There is a unique way in which each plant interacts with the ecotone edaphic humidity pattern. Besides, phenotypic adjustments act in an extensive way, connecting the distinct organism traits in a complex integrative process.

Keywords: ecotone, phenotypic plasticity, quantitative genetics, subpopulations

Introducción

Las variaciones fenotípicas pueden resultar tanto de propiedades genéticas de la población como de la influencia del ambiente en la expresión de sus genotipos. El efecto genotípico provocado por la interacción con el ambiente se llama plasticidad fenotípica (Falconer, 1989). Plasticidad fenotípica significa, por lo tanto, cualquier tipo de variación fenotípica inducida por el ambiente, sin que sean necesarias alteraciones en los genes (Bradshaw, 1965; Stearns, 1989).

Especies con gran potencial para la plasticidad en caracteres ligados a la supervivencia presentan ventajas adaptativas en ambientes inestables, heterogéneos o de transición, puesto que los cambios producidos pueden facilitar la exploración de nuevos nichos, dando como resultado el aumento de la tolerancia ambiental (Antonovics, 2006; Levin, 2009). Así, para las

plantas, que carecen de los complejos mecanismos de movimiento y comportamientos peculiares de los animales, la plasticidad fenotípica es una herramienta adaptativa muy importante para soportar las variaciones climáticas y edáficas (Bradshaw, 1965).

La plasticidad, sin embargo, no siempre es adaptativa, y solamente lo es si representa un mecanismo mediante el cual el valor adaptativo relativo es mantenido o aumentado como consecuencia de la influencia ambiental (Dudley y Schmidt, 1996; Pigliucci y Schiliching; 1996, Maherali et al., 2009).

Durante mucho tiempo, se ha creído que la plasticidad fenotípica limitaría el potencial de los cambios evolutivos, por reducir el impacto de la selección natural en la estructura genética de las poblaciones (Wright, 1931). Sin embargo, a lo largo de las dos décadas pasadas, fueron desarrollados nuevos métodos de estudio y modelos matemáticos que describieron la relación entre la plasticidad fenotípica e importantes procesos biológicos como la especialización y la especiación (Via y Lande, 1985; Gomulkiewicz y Kirkpatrick, 1992; Pigliucci y Schiliching, 1996; Scheiner y Callahan, 1999; Lande, 2009). Como consecuencia, hubo un acentuado aumento del número de investigaciones sobre el potencial de la plasticidad de las plantas en diversos ecosistemas (Lortie y Aarsen, 1996; Black y Anderson 1997; Hoffmann y Franco, 2003; Scholz et al., 2008; Gourbière y Menu, 2009), algunas de ellas utilizando herramientas de genética cuantitativa, que investigan el potencial de una población que ocupa ambiente heterogéneo para la formación de ecotipos o de nuevas especies (Fuzeto y Lomónaco, 2000; Cardoso y Lomónaco, 2003; Volis, 2009).

Una vez que la selección natural actúa sobre el fenotipo, la plasticidad fenotípica actúa como un importante mecanismo generador de variabilidad en caracteres con baja heredabilidad, de acuerdo con las demandas ambientales (Scheiner y Callahan, 1999; Mal y Lovett-Doust, 2005). Por lo tanto, conocer los componentes ambientales de la variación es fundamental para la comprensión de cómo una población se estructura en el tiempo y en el espacio. Así, por ejemplo, las respuestas plásticas adaptativas de los individuos de una población que ocupan un ambiente heterogéneo pueden posteriormente favorecer la formación de los ecotipos (comprendidos como poblaciones localmente adaptadas) por medio de la selección disruptiva (Kover et al., 2009). Una vez formados, las divergencias entre los ecotipos pueden evolucionar en un proceso que culminaría con la especiación simpátrica (Mayr, 1982).

El Cerrado brasileño (Sabana brasileña), por su condición de formación vegetal compleja puede, naturalmente, favorecer la expresión de la plasticidad fenotípica por abrigar una gran variedad de fisionomías y presentar variación edáfica en cuanto a la textura, fertilidad, composición mineral y unidad, proporcionada por las diferencias en la profundidad de la tabla de agua (Eiten, 1972; Goodland y Pollard, 1973). Se espera, por lo tanto, que las áreas con mayor heterogeneidad ambiental posean mayor expresividad en la variabilidad fenotípica como consecuencia de los componentes ambientales de la variación. Por lo tanto, saber cómo las plantas nativas de este bioma responden a la heterogeneidad ambiental por medio de respuestas plásticas, podría ser muy útil para que los programas de manejo y conservación de reservas ecológicas sean elaborados con mayor eficacia.

En este contexto, este trabajo bibliográfico presenta una síntesis comparando datos de cinco trabajos ya publicados que describieron las variaciones morfológicas de seis especies de plantas del Cerrado brasileño en un área con gradiente de transición. Datos inéditos de *Matayba guianensis* Aubl. (Sapindaceae) también se utilizan en los análisis.

Material y métodos

Zona de estudio:

El estudio fue desarrollado en la Reserva Particular del Patrimonio Natural del Club "Caça and Pesca Itororó de Uberlândia", MG (18°55' S y 48°17' W), que tiene 127 ha. La reserva presenta áreas con las fisionomías de "campo sujo" (tipo de sabana brasileña formada de vegetación herbácea y arbustiva) y "cerrado sensu stricto" (con vegetación predominantemente arbustivo-arbórea), entrecortadas por una vereda. Ésta última se compone de vegetación predominantemente herbácea, que se establece en áreas de nacientes (Castro, 1980). Las veredas poseen suelos hidromórficos (formados por la acción del agua), mal drenados y con una espesa capa de sustancia orgánica semidecompuesta sobre una capa gris (gleizada), resultante de la oxirreducción (Sano y Almeida, 1998). En las áreas del cerrado *sensu stricto* que están en los alrededores de la vereda, predominan los oxisuelos rojos distróficos, moderadamente ácidos (Cardoso y Lomónaco, 2003). El clima de la región se caracteriza por dos estaciones bien definidas: una seca y otra húmeda, siendo comunes las heladas durante el invierno. Los índices pluviométricos oscilan anualmente alrededor de 1.550 mm. La temperatura media anual es de 22°C (Nimer y Brandão, 1989). Las recolecciones se concentraron en un área de 10 ha donde el ecotono de transición cerrado sensu stricto/vereda (**Fig. 1**) podría ser percibido visualmente por la gradual reducción de la cobertura vegetal arbóreo-arbustiva y por el sombreado vegetal, correspondiente a 20-50% en el cerrado sensu stricto y a 5-10% en la vereda (observación personal de los autores). Las plantas de las diferentes especies que ocupan esta área de transición forman poblaciones capaces de realizar flujo génico, dada su proximidad.



Figura 1. Campo de estudio en la Reserva Natural del Club Caça e Pesca, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. (Fotos del Dr. Kleber Del Claro)

Especies estudiadas:

Siete especies de plantas (**Fig.2**) de distintas familias fueran consideradas en el estudio:

- *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (A. Juss.) T.D. Penn. (Meliaceae) posee porte arbóreo-arbustivo, frutos rojos con cápsula loculicida y pericarpio carnoso, siendo tardíamente dehiscentes. La subespecie es dioica, presentando ovario con cuatro o cinco lóculos y sus semillas son elipsoides y totalmente cubiertas por arilo. Se encuentra en la región Neotropical, desde Costa Rica hasta el noreste de Argentina (Pennington et al., 1981; Barreiros y Souza, 1986).
- *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) posee porte arbustivo, hojas simples, lanceoladas, subcoriáceas, glabras en ambos los lados y ligeramente descoloridas. Sus flores son axilares, con pétalos y estambres blancos. Los frutos son elipsoides, rojos y coronados por sépalos persistentes (Bulow et al., 1994). Se encuentra en la región Neotropical desde México hasta el noroeste de Argentina, principalmente en las regiones centro-oeste y el sureste de Brasil (McVaugh, 1968).
- *Davilla elliptica* A. St.-Hill (Dilleniaceae) presenta porte arbustivo, siendo intensamente ramificada con hojas enteras, ásperas, alternas, elípticas y pecioladas. Sus flores son amarillas y efímeras con antesis diurna y sus frutos están envueltos por sépalos grandes y persistentes (Joly, 1987). Se encuentra extensamente en las áreas ocupadas por el Cerrado, prefiriendo suelos arenosos (Pott y Pott, 1994).
- *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) posee porte arbustivo, hojas enteras y opuestas, con estípulas intrapeciolares. Presenta flores amarillas, hermafroditas, zigomorfas y reunidas en racimos terminales (Joly, 1987). Está ampliamente distribuida en el bioma Cerrado, siendo frecuente en suelos arenosos (Lorenzi, 2000).
- *Senna velutina* (Vogel) H.S. Irwin and Barneby (Caesalpinoideae) posee porte arbustivo, hojas compuestas e inflorescencias terminales con flores pentámeras y hermafroditas. Sus pétalos son amarillos y sus frutos son de tipo dehiscente (Lorenzi, 2000). Su distribución geográfica aún es desconocida.
- *Camptosema coriaceum* (Benth.) (Fabaceae) presenta porte arbustivo con flores rojas y hojas compuestas, glabras, trifoliadas y pedunculadas. Sus frutos son vainas que poseen de 3 a 4 semillas. Su distribución geográfica todavía no se ha descrito.
- *Matayba guianenses* Aubl. (Sapindaceae) posee porte arbóreo-arbustivo con inflorescencias en panículas auxiliares. Sus frutos son capsulares y sus semillas poseen arilo. Se encuentra en toda Sudamérica, excepto Argentina (Reitz 1980).

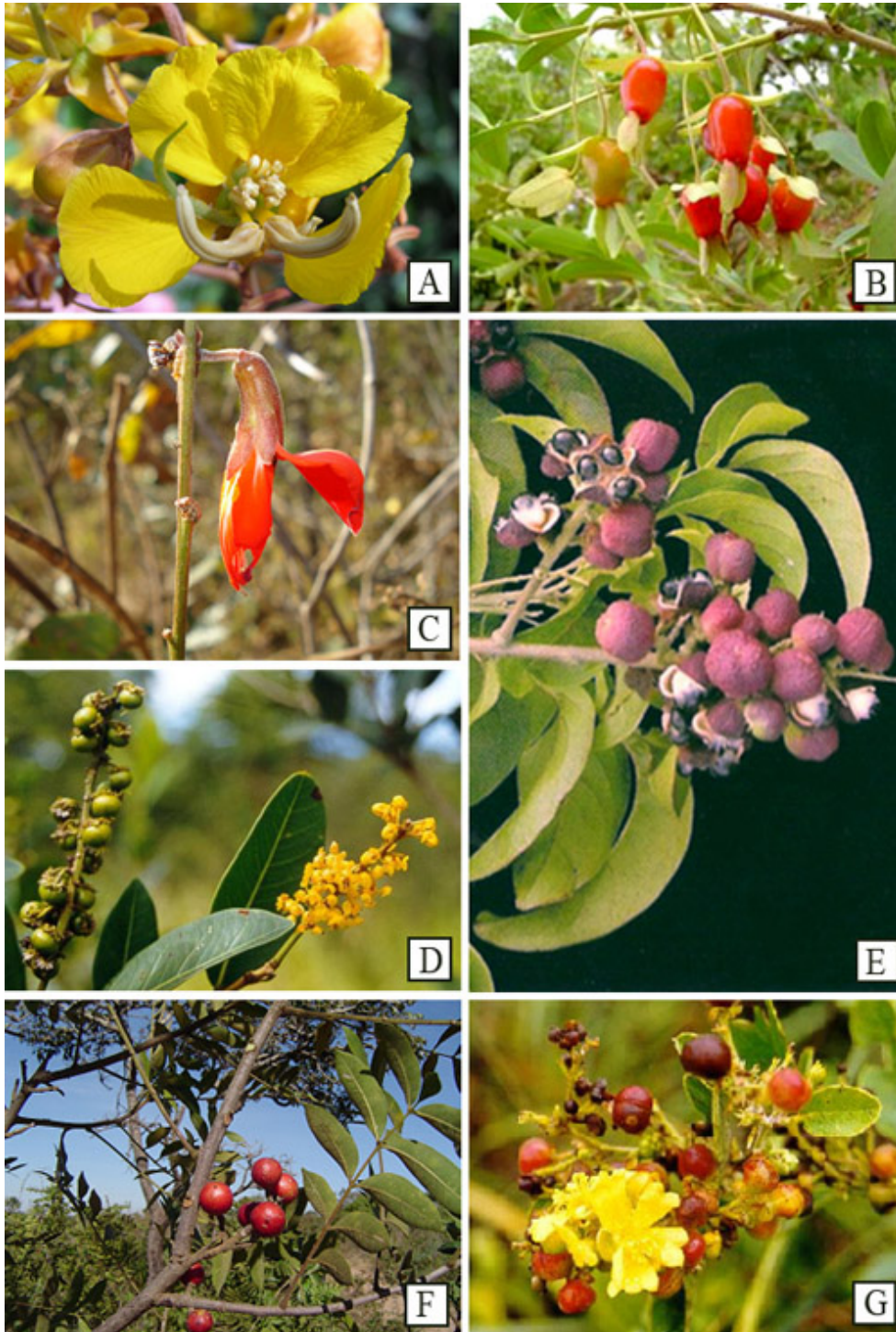


Figura 2. Plantas estudiadas: (A) *Senna velutina*, (B) *Eugenia calycina*, (C) *Camptosema coriaceum*, (D) *Byrsonima intermedia*, (E) *Matayba guianensis*, (F) *Cabralea canjerana subsp. polytricha* e (G) *Davilla elliptica*. (Fotos de Dr. Solange Cristina Augusto, Carolina Ferreira Gomes y Dr Ivan Schiavini da Silva).

Todas las plantas estudiadas son polinizadas por insectos, principalmente abejas, con excepción de *C. coriaceum*, que es polinizada por colibríes (observación personal de los autores).

Toma de datos:

Los individuos (de 20 a 80 según la especie) fueron identificados y marcados aleatoriamente para la obtención de características vegetativas y reproductivas en cada área. Las variables estudiadas fueron: altura de la planta; anchura y longitud de la hoja; biomasa fresca; número y longitud de los frutos; longitud de los inflorescencias; número de flores y de semillas por fruto; biomasa de la semilla y tasa de parasitismo. En cada individuo fueron también observadas las estructuras florales para la caracterización y la cuantificación de las fenofases de floración y de fructificación (del brote verde al fruto maduro). La densidad fue determinada en un área de 2.000 m² para cada zona de muestreo, estableciéndose parcelas para contar el número de individuos o para determinar las distancias mínimas entre individuos. Para la caracterización del formato de la hoja fue calculado un índice foliar (IF) utilizando la fórmula $IF=A.L^{-1}$, donde A es la anchura y L la longitud de las hojas. Hojas alargadas presentan $IF>1$, hojas anchas poseen $IF<1$, mientras que, en hojas redondeadas (tan anchas cuanto largas) el $IF=1$. Cuando las semillas presentaban daños hechos por los herbívoros, la tasa de depredación (Tp) fue calculada utilizando la fórmula $Tp=\{p / (p + np)\}^{-1} \times 100$, donde p es el número de las semillas parasitadas y np el número de semillas no parasitadas. Sólo la densidad y la biomasa de los frutos fueron obtenidas para todas las especies. Las otras variables fueron estimadas en la medida de lo posible.

Análisis estadísticos:

Las diferencias estadísticas entre las áreas de muestreo en las variables descritas anteriormente fueron verificadas con el uso de la prueba t (en las distribuciones normales) y con el uso de la prueba de Mann-Whitney (en las distribuciones no normales). Tablas de contingencia fueron construidas para verificar si existía sincronía de floración entre las áreas, considerando la frecuencia de las estructuras reproductivas en diferentes fenofases (Zar, 1984). Las pruebas estadísticas fueron realizadas utilizando el programa Systat (versión 10.2).

Resultados y Discusión

Todas las especies presentaron algún tipo de variación morfológica en respuesta a la heterogeneidad ambiental, caracterizando subpoblaciones, lo que sugiere un aumento de la variabilidad tanto en los caracteres vegetativos como en los reproductivos (**Tablas 1 y 2**). Aunque parte de la variabilidad encontrada podría ser atribuida a componentes genéticos de la variación, se cree que tal contribución no ha sido lo suficientemente fuerte para reducir las diferencias morfológicas observadas, considerando que la proximidad de las áreas estudiadas posibilitaría el flujo génico entre las plantas (Gonzalo-Turpin y Hazard, 2009). El uso del modelo de genética cuantitativa de Via y Lande (1985), que descompone la variación total de una característica poblacional en sus componentes genéticos, ambientales y de interacción entre ambos, aplicado a los datos recogidos en *C. canjerana* subsp. *polytricha* y *E. calycina* (**Figs. 3 y 4** respectivamente), corrobora esta afirmación (Fuzeto y Lomônaco, 2000; Cardoso y Lomônaco, 2003). Además, los resultados del modelo aplicado sugieren que las respuestas plásticas de los diversos genotipos de estas dos plantas a la heterogeneidad ambiental habían asegurado su desarrollo en condiciones heterogéneas, como ha sido sugerido por Ungerer et al. (2003) y True et al. (2004). Generalizando esta concepción para las demás especies evaluadas en este estudio, se puede creer que las variaciones fenotípicas observadas tengan su origen tanto por influencias genotípicas como ambientales e incluso que los individuos en las poblaciones estudiadas posean diferentes intensidades en su potencial para la plasticidad.

Especies estudiadas							
Características	Davilla	Byrsonima	Cabralea	Eugenia	Camptosema	Senna	Matayba
	elíptica ¹	intermedia ¹	canjerana ²	calycina ³	coriaceum ⁴	velutina ⁵	guianensis ⁶
Altura de la planta	V	C	C	NS	-	NS	C
Anchura de la hoja	C	NS	-	-	-	NS	NS
Longitud de la hoja	C	NS	-	-	-	NS	NS
Índice foliar	NS	C	-	-	-	NS	NS
Densidad	V	NS	C	C	C	V	NS

Tabla 1. Respuestas plásticas y morfológicas en caracteres vegetativos y en la densidad de individuos de siete especies nativas del Cerrado (Savana brasileña) que ocupan el ecotono de transición de las fitofisionomías de cerrado *sensu stricto* y vereda en la Reserva Ecológica del Club Caça e Pesca en Uberlândia, MG, Brasil. (las letras C y V indican que las características analizadas poseen valores significativamente mayores en las áreas del cerrado *sensu stricto* y vereda, respectivamente; NS significa que los valores no difieren significativamente entre las áreas y el símbolo – indica que la característica no fue analizada).¹Rocha y Lomônaco (2006),²Fuzeto y Lomônaco (2000),³Cardoso y Lomônaco (2003),⁴Vieira et al. (2004),⁵Saiki et al. 2008,⁶Rocha y Lomônaco (datos no publicados).

Especies estudiadas							
Características	Davilla	Byrsonima	Cabralea	Eugenia	Camptosema	Senna	Matayba
	elíptica ¹	intermedia ¹	canjerana ²	calycina ³	coriaceum ⁴	velutina ⁵	guianensis ⁶
Peso del fruto	V	C	C	NS	C	C	C
Número de frutos	NS	NS	-	NS	-	C	N
Longitud de la fruta	-	-	-	-	-	C	-
Inflorescencia	-	NS	-	-	-	NS	-
Número de flores	-	-	-	C	-	V	-
Número de frutos	-	-	NS	C	-	C	N
Número de semillas	-	-	NS	V	-	C	-
Peso de la semilla	-	-	C	C	-	C	-
Principio de floración	V	V	-	C	C	-	-
Parasitismo	-	-	C	C	C	V	NS

Tabla 2. Respuestas plásticas y morfológicas en caracteres reproductivos y tasa de parasitismo de siete especies nativas del Cerrado (Savana brasileña) que ocupan el ecotono de transición de las fitofisionomías cerrado *sensu stricto* y vereda en la Reserva Ecológica del Club Caça e Pesca en Uberlândia, MG, Brasil. (las letras C y V indican que las características analizadas poseen valores significativamente mayores en las áreas del cerrado *sensu stricto* y vereda, respectivamente; NS significa que los valores no difieren significativamente entre las áreas y el símbolo – indica que la característica no fue analizada).¹Rocha y Lomônaco (2006),²Fuzeto y Lomônaco (2000),³Cardoso y Lomônaco (2003),⁴Vieira et al. (2004),⁵Saiki et al. 2008,⁶Rocha y Lomônaco (datos no publicados).

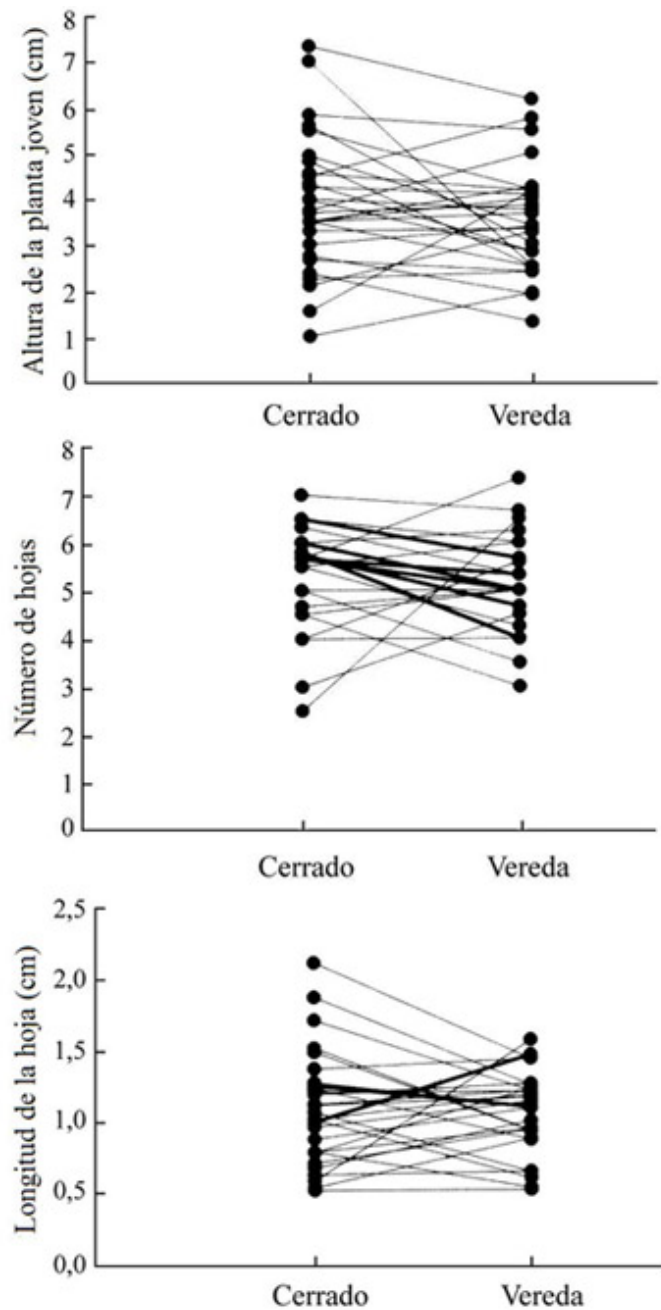


Figura 3. Normas de reacción de la altura de la planta joven, número y longitud de hojas de *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* cultivadas en suelos del cerrado *sensu stricto* y de vereda. (los círculos representan los valores medios obtenidos del análisis de plantas diferentes) (Fuzeto y Lomónaco, 2000).

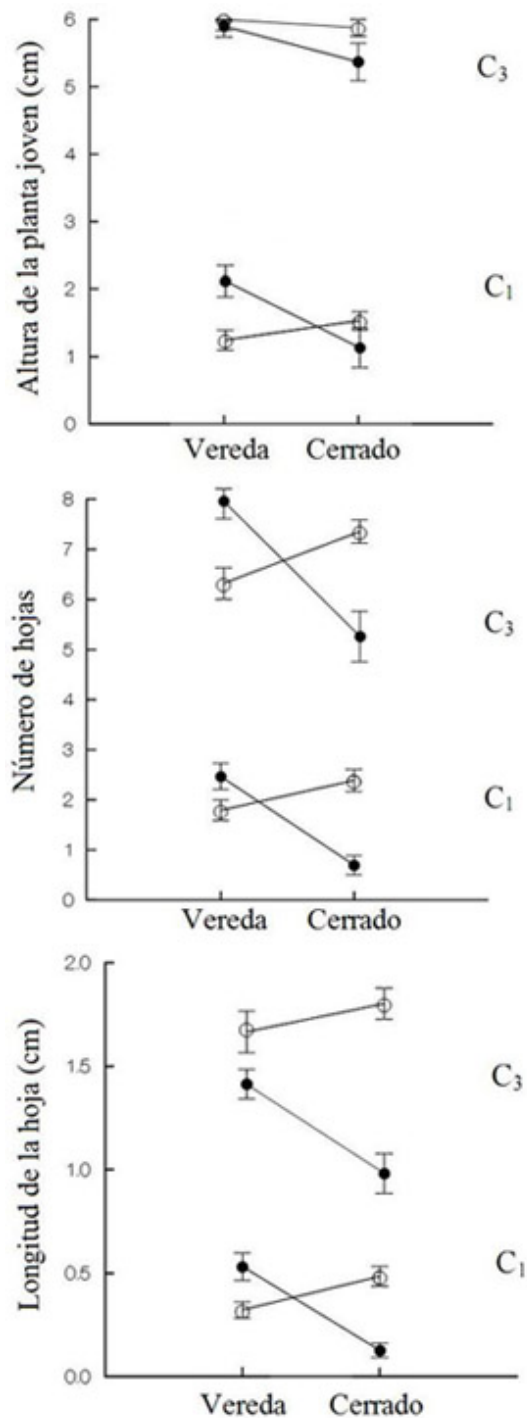


Figura 4. Normas de reacción de la altura de la planta joven, número y longitud de hojas de *Eugenia calycina* cultivadas en suelos del cerrado *sensu stricto* y de vereda (símbolos oscuros representan los valores medios de individuos colectados en plantas de la vereda y los símbolos claros representan los valores medios de individuos colectados en el cerrado *sensu stricto*) (C1= censo 1; C3= censo 3) (Cardoso y Lomónaco, 2003).

Hoffmann y Franco (2003) y Lemos-Filho et al. (2008) ya habían encontrado diferentes respuestas a las condiciones de crecimiento en especies de plantas de sabana y de floresta brasileñas, a pesar de ser cultivadas en condiciones idénticas. Estos autores indicaron la existencia de ecotipos y apuntaron las dificultades de las plantas de la floresta para sobrevivir en las condiciones más estresantes de la sabana. El contraste entre estos trabajos y los datos aquí presentados es que el flujo génico podría ser ampliamente realizado entre las plantas del cerrado *sensu stricto* y de la vereda, dada la pequeña distancia entre los sitios estudiados.

La caracterización de la gran variabilidad y del considerable potencial plástico entre individuos relativamente próximos tiene importantes implicaciones en la determinación de las áreas de preservación, conservación y manejo de la flora silvestre (Black

y Anderson, 1997). La pérdida de parte de la variabilidad genética de una población puede ocurrir cuando las áreas delimitadas para protección son inferiores al mínimo necesario para el mantenimiento/manutención de subpoblaciones. Esto es aplicable principalmente a subpoblaciones que no son fácilmente detectables morfológicamente, como ocurrió con *E. calycina* en este estudio. Además, las áreas heterogéneas tienden a poseer mayor diversidad de nichos, contribuyendo al aumento de la riqueza de especies.

Rausher (1988) afirma que basta con que la población presente una pequeña variabilidad para que cambios evolutivos puedan ocurrir por medio de selección disruptiva. De esta forma, puede pensarse que las presiones selectivas divergentes en los ambientes de la vereda y del cerrado *sensu stricto* contribuían a la formación de subpoblaciones. La asincronía del proceso de floración entre las áreas, observadas en todas las poblaciones donde esta característica fue evaluada, podrá también contribuir a que las divergencias entre las subpoblaciones sean gradualmente intensificadas (Kover et al., 2009).

El cerrado *sensu stricto* y la vereda se distinguen en muchos aspectos relacionados con la granulometría y química del suelo y con la cobertura vegetal, pero, sobretudo, se diferencian en razón de la humedad del terreno donde se instalan. Como las veredas se encuentran en las porciones más bajas de las vertientes, concentran mayor humedad a lo largo del año, dadas su proximidad a la capa freática y la tendencia al aporte de agua pluviométrica por desagüe superficial. Además, los análisis físico-químicos del suelo, realizados por Cardoso y Lomônaco (2003) indican un mayor porcentaje de arcilla en las muestras obtenidas en el borde de la vereda, lo que contribuiría al aumento de la humedad del suelo, considerando su gran capacidad de retención de agua. Así, diferencias en microtopografía, granulometría y química del suelo pueden justificar las divergencias de densidad observadas entre las dos áreas estudiadas.

D. elliptica predominó en el ambiente de la vereda, en contraposición a las demás especies, que habían sido más frecuentes en el cerrado *sensu stricto*, y a *B. intermedia*, que no difirió entre las áreas en cuanto a densidad. La mayor densidad poblacional en una de las zonas estudiadas parece reflejar costes menores para la supervivencia (Fuzeto y Lomônaco 2000, Saiki et al. 2008). De hecho, se ha podido observar la tendencia de *C. canjerana* subsp. *polytricha*, *D. elliptica*, *S. velutina* y *C. coriaceum* a producir frutos con mayor biomasa en las áreas en que presentan mayor densidad (**Tablas 1 y 2**).

La densidad está relacionada con la cantidad de flores producidas, según lo ocurrido en *S. velutina* (Rocha-Filho y Lomônaco, 2006; Saiki et al, 2008). La baja densidad de esta planta en el área de la vereda podría verse compensada por el aumento del número de flores para maximizar el éxito en la polinización. La inversión en la producción de flores ciertamente aumenta la atracción de las plantas para sus visitantes florales, que son principalmente abejas (Gottsberger y Silberbauer-Gottsberger, 1988; Maad, 2000). En *E. calycina*, un aumento de cerca del 43% en el número de flores por plantas del cerrado *sensu stricto* estuvo también asociado a las altas tasas de parasitismo encontradas allí (Cardoso y Lomônaco, 2003). Lo mismo ocurrió con *C. coriaceum*, que tuvo mayor tasa de depredación de semillas en las áreas del cerrado *sensu stricto*, donde los frutos eran mayores y habían sido producidos en mayor número (Vieira et al., 2004). Se percibe, de esta manera, que las diferencias encontradas entre los sitios estudiados para diversas características tienen importantes implicaciones ecológicas, desarrollando un complejo proceso integrante.

La síntesis de los datos mostrados en las **Tablas 1 y 2**, también deja patente la forma singular en la cual cada especie de planta responde a patrones edáficos de humedad. En algunas especies, las respuestas plásticas están restringidas a las características reproductivas (como en *S. velutina*) o apenas fueron detectadas, entre las estructuras vegetativas, para la altura de la planta (como en *M. guianensis* (**Tabla 3**) y *C. canjerana* subsp. *polytricha*). En otras especies, la forma de las hojas y la altura de las plantas se modificaron drásticamente (como en *B. intermedia*) o sólo la anchura y la longitud foliar (como en *D. elliptica*).

Características	Cerrado	Vereda	U	P	N
	Media ± (dp)	Media ± (dp)			
Altura de la planta	1,23+(0,19)	0,95+(0,15)	554,0	<0,001	50
Densidad	6,60+(5,11)	12,80+(11,74)	143,5	0,125	40
Anchura de la hoja	3,21+(3,21)	3,22+(0,62)	4.600,5	0,329	200
Longitud de la hoja	6,78+(1,62)	6,94+(1,62)	4.603,5	0,333	200
Índice foliar	0,03+(0,12)	0,04+(0,06)	4.492,0	0,805	200
Número de frutos	117,1+(93,5)	99,9+(77,3)	235,5	0,214	4.341
Masa fresca del fruto	1,58+(0,46)	1,29+(0,48)	6.608,0	<0,001	200
Número de semillas/frutos	2,32+(0,66)	2,48+(0,61)	4.368,0	0,085	480

Tabla 3. Caracterización y diferenciación de subpoblaciones de *Matayba guianensis* en las área diadass de la Reserva Ecológica la Reserva Ecológica del Club Caça e Pesca, en Uberlândia, M, Brasí resultados del test Mann-Whitney).

De manera similar, mecanismos de "trade-off" (Stearns 1989) entre el número y la biomasa de las semillas se dan en algunas especies (como en *E. calycina*), pero no en otras (como en *S. velutina* y *C. canjerana* subsp. *polytricha*). La producción de semillas mayores y en menor número puede ser una estrategia importante para la supervivencia en ambientes menos favorables, pues permite el éxito de la germinación y el desarrollo de las plántulas (Bullow et al. 1994). Los costes del aumento de la biomasa de las semillas a expensas de reducir el número de semillas producidas también fueron observados en una población de *Miconia fallax* DC. (Melastomataceae) que ocupaba un área del Cerradão (vegetación forestal del Cerrado brasileño), en relación a otra población del cerrado *sensu stricto* (Lomônaco y Reis, 2007).

Las dificultades de *C. canjerana* subsp. *polytricha* para sobrevivir en el área de la vereda se reflejaron no solamente en la disminución del porte de la planta sino también en la biomasa de los frutos producidos. En esta especie, la reducción en el peso de los frutos fue resultado de la disminución de la espesura del pericarpio carnoso y no de alteraciones en el número y peso de las semillas. Los experimentos de polinización cruzada, realizados por Fuzeto y Lomônaco (2000), entre las plantas de la vereda y del cerrado *sensu stricto* corroboraron la idea de que el efecto materno (i.e. la localización de la planta) estaría fuertemente influenciando las características del pericarpio, independientemente del genotipo de la planta madre.

Los datos discutidos en este trabajo ilustran la concepción de que la heterogeneidad ambiental puede estar asociada a un aumento de la variabilidad fenotípica de las características vegetativas y reproductivas de las plantas. Las diferentes subpoblaciones de cada especie formadas en el ecotono de transición responden de modo peculiar a la heterogeneidad ambiental.

Agradecimientos

Agradecemos a dos revisores anónimos sus valiosos comentarios para mejorar el manuscrito original. Además agradecemos al Dr. Jordi Bosch (Universitat Autònoma de Barcelona) por la revisión del texto.

Referencias

- Antonovics, J. 2006. Evolution in a closely adjacent plant population x long term persistence of pre reproductive isolation at a mine boundary. *Heredity* 97:33-37.
- Barreiros, H.D.S. y Souza, D.S.E. 1986. Notas geográficas e taxonômicas sobre Cabralea canjerana (Vell.) Mart. no Brasil (Meliaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 46:17-26.
- Black, S. y Anderson, S. 1997. Reaction norm variation between and within populations of two rare plant species, Vicia pisiformis and V. dumetorum (Fabaceae). *Heredity* 79:268-276.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155.
- Bulow, J.F.W., Carmona, R. y Parente, T.V. 1994. Armazenamento e tratamento de sementes de pitanga-vermelha-do-cerrado (Eugenia calycina). *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 29:961-970.
- Cardoso, G.L. y Lomônaco, C. 2003. Variações fenotípicas e potencial plástico de Eugenia calycina Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Revista Brasileira de Botânica* 26:131-140.
- Castro, J.P.C. 1980. As veredas e sua proteção jurídica. *Análise e Conjuntura* 10:321-331.
- Dudley, S.A. y Schmidt, J. 1996. Testing adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *American Naturalist* 147:445-465.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38:201-341
- Falconer, D.S. 1989. *Introduction to quantitative genetics*. Longman Science and Technology, New York. USA.
- Fuzeto, P.A. y Lomônaco, C. 2000. Potencial plástico de Cabralea canjerana subsp. polytricha (Adr. Juss.) Penn. (Meliaceae) e seu papel na formação de ecótipos em áreas de cerrado e vereda, Uberlândia, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 23:169-176.

- Gomulkiewicz, R. y Kirkpatrick, M. 1992. Quantitative genetics and evolution of reaction norms. *Evolution* 46:396-411.
- Gonzalo-Turpin, H. y Hazard, L. 2009. Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species Festuca eskia. *Journal of Ecology* 97:742-701.
- Goodland, R.J. y Pollard, R. 1973. The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *Journal of Ecology* 61:219-224.
- Gottsberger, G. y Silberbauer-Gottsberger, I. 1988. Evolution of flowers structure and pollination in Neotropical Cassinae (Caesalpinaceae) species. *Phyton* 28:293-320.
- Gourbière, S. y Menu, F. 2009. Adaptive dynamics of dormancy duration variability: evolutionary trade-off and priority effect to suboptimal adaptation. *Evolution* 63:1879-1892.
- Hoffman, W. y Franco, A. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology* 91:475-484.
- Joly, A.B. 1987. *Botânica: introdução à taxonomia vegetal*. Companhia Editora Nacional, São Paulo, Brasil.
- Kover, P.X., Rowntree, J.K., Scarcelli, N., Savriama, Y., Eldridge, T. y Schaal, B.A. 2009. Pleiotropic effects of environmental-specific adaptation in Arabidopsis thaliana. *New Phytologist* 183:816-825.
- Lande, R. 2009. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of Evolutionary Biology* 22:1434-1446.
- Lemos-Filho, J.P., Goulart, M.F. y Lovato, M.B. 2008. Populational approach in ecophysiological studies: the case of Plathymenia reticulata, a tree from Cerrado and Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20:205-216.
- Levin, D.A. 2009. Flowering-time plasticity facilitates niche shifts in adjacent populations. *New Phytologist* 183:661-666.
- Lomônaco, C. y Reis, N.S. 2007. Produção de frutos e sementes em Miconia falax DC. (Melastomataceae) e Matayba guianensis Aubl. (Sapindaceae) em duas áreas de Cerrado no Triângulo Mineiro. *Revista de Biologia Neotropical* 4:13-29.
- Lorenzi, H. 2000. *Plantas daninhas do Brasil – terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas*. Instituto Plantarum, Nova Odessa, Brasil.
- Lortie, C.J. y Aarssen, L.W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Science* 157:484-487.
- Maad, J. 2000. Phenotypic selection in hawk moth-pollinated Platanthera bifolia targets and fitness surfaces. *Evolution* 54:112-123.
- Maherali, H., Caruso, C.M. y Sherrard, M.E. 2009. The adaptive significance of ontogenetic changes in physiology: a test in Avena barbata. *New Phytologist* 183:908-918.
- Mal, T.K. y Lovett-Doust, J. 2005. Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in an invasive weed, Lythrum salicaria (Lythraceae), in response to soil moisture. *American Journal of Botany* 92:819-825.
- Mayr, E. 1982. Speciation and macroevolution. *Evolution* 36:1119-1132.
- McVaugh, R. 1968. The genera of American Myrtaceae, an interim report. *Taxon* 7:354-418.
- Nimer, E. y Brandão, A.M.P.M. 1989. *Balanço hídrico e clima da região dos Cerrados*. Fundação IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- Pennington, T.D., Styles, B.D. y Taylor, D.A.H. 1981. Meliaceae. *Flora Neotropica Monograph* 28:235-244.
- Pigliucci, M. y Schlichting, C.P. 1996. Reaction norms of Arabidopsis. IV. Relationship between plasticity and fitness. *Heredity* 76:427-436.

- Pott, A. y Pott, V.J. 1994. *Plantas do pantanal*. Embrapa-CPAC, Corumbá. Brasil.
- Rausher, M.D. 1988. Is coevolution dead? *Ecology* 69:898-901.
- Reitz, R. 1980. *Flora ilustrada catarinense*. Editora da UFG, Itajaí. Brasil.
- Rocha-Filho, L.C. y Lomônaco, C. 2006. Variações fenotípicas em subpopulações de *Davilla elliptica* A. St. Hill. (Dilleniaceae) e *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Acta Botanica Brasilica* 20:719-725.
- Saiki, P.T.O., Silva, B. y Lomônaco, C. 2008. Expressão de caracteres reprodutivos e vegetativos de *Senna velutina* (Vogel) H.S. Irwin and Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae) em dois ambientes distintos de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 31:363-369
- Sano, S.M. y Almeida, S.P. 1998. *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa-CPAC, Planaltina. Brasil.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C. y Salazar, A. 2008. Plant- and stand-level variation in biophysical and physiological traits along tree density gradients in the Cerrado. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20: 217-232.
- Scheiner, S.M. y Callahan, H.S. 1999. Measuring natural selection on phenotypic plasticity. *Evolution* 53:1704-1713.
- Stearns, S.C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 2:259-268.
- True, H.L., Berlin, I. y Lindquist, S.L. 2004. Epigenetic regulation of translation reveals hidden genetic variance to produce complex traits. *Nature* 431:184-187.
- Ungerer, M.C., Halldorsdottir, S.S. y Purugganan, M.D. 2003. Genotype-environment in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* 165:353-365.
- Via, S. y Lande, R. 1985. Genotype-environment interactions and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39:505-522.
- Vieira, C.U., Côbo, J.A., Baffi, M.A. y Lomônaco, C. 2004. Plasticidade fenotípica em sementes de *Camptosema coriaceum* (Fabaceae) em áreas de cerrado e vereda. *Arquivos do Instituto Biológico* 71:185-187.
- Volis, S. 2009. Plasticity, its cost and phenotypic selection under water and nutrient stress in two annual grasses. *Biological Journal of Linnean Society* 97:581-593.
- Wright, S. 1931. Evolution of Mendelian populations. *Genetics* 16:97-159.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall Inc., New Jersey. USA.