

La plasticidad

en las plantas

Jenaro M.
Reyes Matamoros
David
Martínez Moreno

Las plantas como organismos inmóviles no pueden eludir las condiciones ambientales desfavorables, lo cual ha originado que, a lo largo de su evolución, hayan desarrollado mecanismos que les permitan tolerar y superar las condiciones ambientales adversas (falta de agua, altas y bajas temperaturas, escasez de nutrimentos, depredación, etcétera). Entre los mecanismos adquiridos se encuentra la plasticidad. Debido a que la plasticidad es una medida de la cantidad o proporción en que las expresiones de las características manifiestas cambian a simple vista por los organismos debido al efecto de la variación ambiental, la plasticidad ha sido confundida con flexibilidad, estabilidad y regulación interna, llegando a la conclusión de que sólo se trata de homologías. Es conocido que la flexibilidad es la característica por la cual un organismo puede crecer y reproducirse en cualquier ambiente por variación de su forma o manteniendo una forma constante; estabilidad indica una condición en la cual no ocurren muchos cambios; y regulación interna es la tendencia de un sistema a mantener sus características morfológicas y fisiológicas constantes.

La plasticidad es un mecanismo que favorece a las especies ante condiciones heterogéneas, lo que hace que éstas respondan positivamente a la selección natural, definida como la preservación de las variaciones útiles y la eliminación de las nocivas; en términos generales es la descendencia con modificación.

Uno de los primeros en mencionar el término plasticidad fue Darwin (1859) en su libro *El origen de las especies*. Señala que en variedades y subvariedades de papa y dalia se presentan diferencias mínimas en estructura y desarrollo, lo cual hace que toda su organización presente cambios en su forma. Woltereck, en 1909, intuyó el término, mencionando que la plasticidad es una porción de los genes en organismos similares que responden cambiando en la forma debido a la heterogeneidad ambiental. No fue sino hasta 1965 cuando Bradshaw definió formalmente la plasticidad como una medida de la cantidad o proporción en que la expresión de las características de la forma cambian por efecto de la variación ambiental. Esta definición excluye la variación ocasionada por factores internos que influyen en el desarrollo del individuo, como su estado de desarrollo interno, el desarrollo de los órganos y la relación entre dos o más variables. Se debe aclarar que las variables ambientales pueden estar representadas por factores bióticos (enfermedades, depredación, etcétera) y abióticos (agua, luz, temperatura, humedad, sustrato, etcétera), que influyen en mayor o menor grado en el patrón de desarrollo, forma o funcionamiento de los organismos.

Las definiciones propuestas contemplan caracteres morfológicos, fisiológicos y ecológicos como respuesta a la heterogeneidad ambiental. Un ejemplo que involucra los tres caracteres es el mencionado por Schmid (1992), quien afirma que las plantas de las zonas áridas y semiáridas pueden cambiar su ruta metabólica de los ácidos tricarbóxicos (plantas MAC, las que dominan bajo condiciones de estrés hídrico) a la ruta metabólica C_3 , cuando las condiciones ambientales se tornan lo suficientemente húmedas, lo cual demuestra que estas plantas pueden, en determinado momento, invadir nuevos hábitats, dándoles ventajas ecológicas, creando con ello la posibilidad de que algunos individuos evolucionen con caracteres diferentes a los de los padres.

Otras hipótesis sobre la plasticidad incluyen a la heterocigota propuesta por Marshall y Jain (1968), quienes dicen que la plasticidad fenotípica y la variación genotípica representan medios alternativos de adaptación en las plantas ante variables ambientales, y que las especies con una mínima variabilidad pueden exhibir la mayor plasticidad y viceversa. La hipótesis ecológica de Schlichting y Levin (1984) sugiere que las especies con diferente ecología podrían tener dife-



rentes cantidades y patrones de plasticidad; estos mismos autores proponen la hipótesis de los parientes lejanos, planteando que el distanciamiento de las especies relacionadas podría tener diferentes cantidades y patrones de plasticidad. Por último, Lortie y Aarssen (1996) plantean la hipótesis de la especialización, la cual sustenta que la plasticidad de muchos caracteres no es producto de la selección, sino más bien producto de la adaptación especializada a condiciones ambientales particulares.

Lo anterior nos demuestra que la plasticidad juega un papel importante en el comportamiento de las plantas ante condiciones favorables o adversas, lo cual repercute en el éxito o la extinción de las especies.

ASPECTOS GENÉTICOS DE LA PLASTICIDAD

Las plantas poseen la capacidad de adaptarse a diferentes condiciones ambientales, ajustando su morfología y fisiología a través de la variación genética y la plasticidad en su forma. Schmid (1992) menciona que la variación de forma en las plantas puede estar o no relacionada con la variación genotípica y podría afectar caracteres ecológicos, morfológicos, fisiológicos, anatómicos, cariológicos y bioquímicos. Los cambios en caracteres morfológicos, fisiológicos y reproductivos han sido reportados para muchas especies de plantas.

La plasticidad de la forma constituye una parte importante de la habilidad de las plantas para sobrevivir en condiciones ambientales heterogéneas. Algunos estudios han comparado la plasticidad de la forma entre poblaciones silvestres de una sola especie, llegando a la conclusión de que la respuesta plástica en las especies es debida al efecto que el ambiente causa en los organismos.¹

Puesto que la plasticidad de la forma se refiere al hecho de que el mismo genotipo puede producir diferentes formas en ambientes heterogéneos, ésta juega un papel importante en la adaptación de las plantas a su ambiente natural representando una oportunidad para que las especies se distribuyan. Esto lo confirma Falconer (1986) diciendo que una baja correlación entre caracteres en dos ambientes refleja una alta plasticidad, teniendo como consecuencia que existan muchos cambios plásticos en la asignación que se consideran adaptativos. La asignación se restringe debido a que la correlación de caracteres medidos en distintos ambientes refle-



ja una baja plasticidad y retrasa la evolución de las respuestas plásticas, porque éstas se sujetan a la expresión genética, la cual puede acoplarse a múltiples caracteres, de modo que la integración en la forma puede ser mantenida dentro de un nuevo ambiente restringiendo así la evolución.

La mayoría de los trabajos llevados a cabo se ha enfocado a estudiar por separado las respuestas en la forma considerando factores bióticos y abióticos y la posible relación de éstos con la genética de cada especie en estudio.

Las diferencias en cuanto al tipo de respuesta por parte de los organismos demuestra el grado de plasticidad genotípica que pueden tener en ambientes heterogéneos. Thompson (1991) confirma esto diciendo que las bases genéticas de la plasticidad pueden ser complejas entre la interacción de diferentes tipos de genes y hace una crítica acerca de los modelos de Via y Lande (1985) quienes propusieron que las correlaciones genéticas de $+1$ o -1 entre los estados de caracteres (por ejemplo un carácter expresado en dos ambientes) podrían restringir la evolución de la plasticidad. Esta propuesta asume que la plasticidad está en función de la expresión diferencial de un solo gen en diferentes ambientes, lo cual implica que la selección es estabilizadora dentro de los ambientes, es decir, que es cuestionable asumir como válido el efecto de un solo gen, este efecto puede darse sólo bajo condiciones experimentales, des-

mintiendo el hecho de que ± 1 pueda jugar un papel importante en la evolución de la plasticidad. Por otro lado bajo una evolución drástica para una variable ambiental, ésta puede diferir como costo de la plasticidad. De ahí que surja la necesidad de llevar a cabo más estudios y confirmar si efectivamente existe un costo para la plasticidad.

LA PLASTICIDAD DE LOS CULTIVOS

La plasticidad es un mecanismo que no es tan fácilmente detectado desde el punto de vista genético, ya que los cambios en poblaciones naturales no son tan rápidos, debido a que las condiciones ambientales son más estables y homogéneas comparadas con los agrosistemas, donde el hombre altera las condiciones, y es aquí donde podemos encontrar cambios morfológicos y fisiológicos de las plantas como respuesta a la variación ambiental.

Cabría entonces preguntarse: ¿La plasticidad es un mecanismo que permite a las plantas tolerar y compensar los daños como respuesta a la manipulación del hombre? ¿Este mecanismo ayuda a incrementar la selección natural y como consecuencia la evolución en este tipo de agrosistemas?

Con respecto a la primera pregunta, la tolerancia puede ser entendida como la capacidad de las plantas para disminuir los efectos negativos del daño foliar, mientras que compensar significa neutralizar el daño causado sustituyéndolo por el incremento de otras estructuras. Los estudios llevados a cabo en plantas cultivadas presentan diversas respuestas al tipo de daño, por ejemplo, la pérdida del área foliar debido a la herbivoría o defoliación puede producir un incremento en la tasa fotosintética y compensar las pérdidas del tejido.

En maíz, el 25% de la pérdida por daño o defoliación debido a la herbivoría hace que las plantas produzcan hijuelos. Con una defoliación del 75% de las plantas de maíz se afecta la producción de grano. Además, el daño en tallo durante la etapa de floración afecta la producción de los híbridos de maíz.²

En experimentos con plantas de soya (*Glicine max* L.) se manifiesta una reducción en la asignación de asimilados a raíz, tallo y hojas. La defoliación en esta especie varía en relación con el estadio de desarrollo y cantidad de daño foliar. La remoción de un 33% del área total no causa efectos negativos en la producción de nuevas hojas y semillas. Sin embargo, si la defoliación es aplicada durante el estadio reproductivo R5 a R7, el tamaño de las estructuras se redu-

ce en un 34-53%. Además cuando la defoliación se lleva a cabo durante los estadios R4 y R5 se observa una fuerte disminución en la producción de semilla, contrastando con la falta de un efecto negativo de este carácter cuando las plantas son defoliadas al inicio del estadio reproductivo.³

En cacahuete (*Arachis hypogaea* L.), un 75% de defoliación aplicada a las once y quince semanas después de la siembra disminuye la producción de vainas, pero se observa una respuesta compensatoria en crecimiento e índice de área foliar cuando la defoliación ocurre en estadio vegetativo.⁴

Algunas respuestas compensatorias fueron documentadas en plantas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), la densidad por m² redujo significativamente el número de ramas, número de nudos, área foliar y producción de semilla, aumentando el número de ramas de segunda categoría.⁵

Con respecto a la segunda pregunta, tomando en cuenta que la plasticidad en la forma por sí misma está dentro del control genético y sujeta a la presión selectiva, la plasticidad tiene como fin incrementar la probabilidad de persistencia de una población (o varias) a través del tiempo, permitiendo así su distribución geográfica e incrementando la tolerancia a diferentes hábitats.

En los agrosistemas, donde las condiciones ambientales son modificadas drásticamente por la aplicación de las escardas (remoción de especies ajenas al cultivo) y por el manejo que se hace de las plantas con la finalidad de incrementar la producción del órgano con interés antropocéntrico, las plantas presentan diferentes normas de reacción, y si no presentan variación genética, su conocimiento nos brinda la oportunidad de estudiar cómo ocurre su evolución por medio de la selección. Además, la plasticidad puede ser adaptativa, ya que si los organismos presentan un amortiguamiento a las condiciones ambientales adversas y favorables por medio de caracteres morfológicos y fisiológicos, la plasticidad adaptativa contribuye al mantenimiento de la adecuación relativa a ambientes heterogéneos.

En algunos estudios en plantas cultivadas bajo condiciones de invernadero, se han cuantificado las respuestas por efecto de la defoliación simulando el daño que podrían causar los insectos por herbivoría. En maíz (*Zea mays* L.), al remover dos o tres hojas a las dos semanas después de la siembra se afecta la producción de raíz y vástago, la duración del periodo de floración y el peso total de la planta. Mientras que al inducir una infección con larvas de *Diatraea grandiaurella* en dos cultivos de maíz, se redujo su crecimiento y se afectó la cantidad de polen y el área foliar total, sin producir hijuelos.⁶



En plantas de soya (*Glycine max* L.), una defoliación del 70% disminuye la asignación a raíz, tallo y hojas debido en parte a una baja fijación de nitrógeno, afectando la tasa fotosintética. Pero la remoción de un 30-40% en estadio vegetativo e inicio de la floración y un 10% en estadio reproductivo, incrementa el número de ramas y la longitud de vainas, presentándose de esta manera un efecto compensatorio.⁷

En tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.), hasta un 30% de remoción de hojas no presentaron efectos significativos en la producción de frutos, pero con un valor superior a 30% de defoliación, la reducción de biomasa en frutos fue mayor en las plantas cultivadas y la tolerancia que se presentó se debe al almacenamiento en raíz y tallo.⁸

En gramíneas, Wallace y cols. (1984), al aplicar tres niveles de corte (2-5 cm, 3-6 cm y 10-15 cm) registraron diferencias en la conductancia estomática, la transpiración y la fotosíntesis afectando la morfología y el área foliar. Mientras que en plantas de *Danthonia spicata*, al someterlas a un gradiente de luz de 100, 22 y 6% se afectó la floración y sobrevivencia. Asimismo, en suelos fértiles e infértiles, la raíz de pastos de *Agrostis stolonifera* y *Scirpus sylvaticus* presentaron plasticidad morfológica reduciendo las alteraciones en la proporción raíz: vástago, dando ventajas a estas especies en hábitats competitivos o debido a la pérdida de sus partes por herbivoría.⁹

En plantas de trébol blanco (*Trifolium repens* L.), con un 60% de defoliación, la materia seca total y el contenido de nitrógeno total disminuyen considerablemente. Pero la remoción incrementa el peso seco del vástago a los siete días después del corte compensando de esta manera las pérdidas iniciales por herbivoría y, como consecuencia, no se presentan cambios en el peso seco del vástago a los 28 días después del corte de las plantas, lo cual puede ser interpretado como tolerancia.¹⁰

Finalmente, Martínez (1999) determina el efecto de la remoción apical sobre la morfología de las plantas de Amarantho en condiciones de campo e invernadero, bajo dos tratamientos de corte (10 y 40%) del ápice. Las plantas presentaron cambios morfológicos y de asignación de biomasa, demostrando una gran capacidad de tolerancia al corte y a la sobrecompensación como resultado del mismo, lo que se considera como una expresión de plasticidad de las especies debido a un incremento en el número de meristemos desarrollados para la producción de nuevas ramas y hojas.



G L O S A R I O

Asignación: distribución diferenciada de la savia elaborada durante el desarrollo de la planta.

Meristemo: tejido en activa multiplicación celular para formar y diferenciar los órganos de una planta.

Plantas MAC: las plantas MAC o CAM (Metabolismo Ácido de las Crusuláceas) llevan los dos ciclos, es decir, C_3 y C_4 . Dichas plantas son capaces de tolerar una sequía extrema.

Vástago: brote o tallo, en especial el que se forma en la base de la planta o en las axilas de las hojas.

B I B L I O G R A F Í A

¹ Hume, L. & P.B. Cavers, "Geographic variation in a widespread perennial weed, *Rumex crispus*. The relative amounts of genetic and environmentally induced variation among populations", *Canadian Journal Botany*, 60, 1982, pp. 1928-1937.

² Phillip, G. & W.B. Showers, "Corn growth response to larval Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) defoliation", *Iowa State Journal Research*, 62, 1987, pp. 279-292.

³ Board, F.J. & B.G. Harville, "Soybean yield component responses to a light interception gradient during the reproductive period", *Crop Science*, 33, 1993, pp. 772-777.

⁴ Jones, W.J., C.S. Barfield, K.J. Boote, G.H. Smerage & J. Mangold, "Photosynthetic recovery of peanuts to defoliation at various growth stages", *Crop Science*, 22, 1982, pp. 741-746.

⁵ Caprio da Costa, J., "Efecto de la densidad de la población en la morfología, asignación de materia seca y de la energía, y eficiencia en la producción de semilla en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.)". Tesis Doctoral. CP. Montecillo, Texcoco, 1981, p. 221.

⁶ Rosenthal, P.J. & S.C. Welter, "Tolerance to herbivory by a stem-boring caterpillar in architecturally distinct maize and wild relatives", *Oecologia*, 102, 1995, pp. 146-155.

⁷ Verma, R., A. Kawasthi & B.S. Chodhary, "Effect of artificial defoliation on plant growth and seed weight of soybean (*Glycine max* L.)", *Indian Journal of Agricultural Science*, 62, 1992, pp. 290-292.

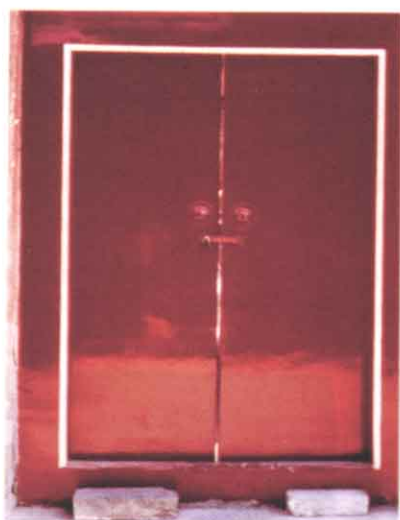
⁸ Welter, C.S. & J.W. Stegall, "Contrasting the tolerance of wild and domesticated tomatoes to herbivory: agroecological implications", *Ecol. Applications* 3, 1993, pp. 271-278.

⁹ Crick, C.J. & J.P. Grime, "Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology", *New Phytology* 107, 1987, pp. 403-414.

¹⁰ Rosenthal, P.J. & P.M. Kotanen, "Terrestrial plant tolerance to herbivory", *Tree*, 9, 1994, pp. 145-148.

Jenaro M. Reyes Matamoros es investigador del Departamento de Investigación en Ciencias Agrícolas del Instituto de Ciencias de la BUAP. David Martínez Moreno es investigador de la Escuela de Biología de la BUAP.





Long & Short