

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMPONENTES GENETICOS Y
AMBIENTALES DE CARACTERES
MORFOLOGICOS EN TRES POBLACIONES DE
Solanum americanum Mill.

Tesis sometida a la consideración del Programa de Estudios de
Posgrado en Biología para optar al grado de Magister Scientiae.

SERGIO ALEJANDRO MELGAR VALLADARES

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio" Costa Rica

1994

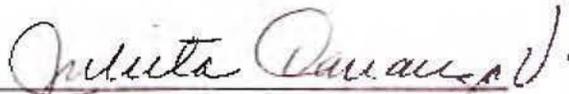
DEDICATORIA

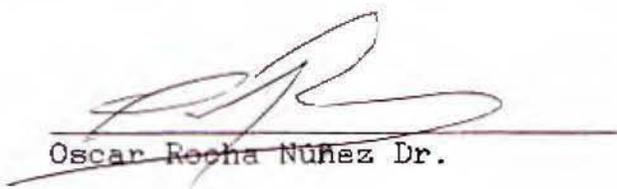
A mis padres y hermanos

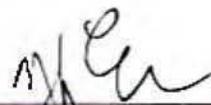
AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer al Servicio de Intercambio Académico Alemán, D.A.A.D por haber colaborado económicamente para la realización de mis estudios de posgrado y de la presente investigación. También a mi profesor consejero, Dr. Oscar Rocha por su apoyo y valiosa colaboración a través de todos los estudios. A los miembros del comité asesor, Dr. William Eberhard y Dr. Jorge Lobo por su incondicional apoyo. A las personas que facilitaron los lugares para hacer la investigación, Dr. Eduardo Jiménez, Dr. Luis Fournier y Sr. Miguel Cordero. En especial al Dr. Jiménez, pues en su finca se realizó la mayor parte del trabajo práctico. A los profesores y compañeros de la Escuela de Biología por su apoyo.

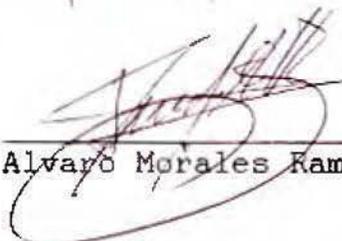
Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae.

Representante Decana del SEP 
Julieta Carranza Velásquez Dra.

Director de Tesis 
Oscar Rocha Núñez Dr.

Miembro del Comité 
William Eberhard Gable Dr.

Miembro del Comité 
Jorge Lobo Segura Dr.

Director del Programa 
Alvaro Morales Ramírez Dr.

Sustentante 
Sergio Melgar Valladares Lic.

INDICE

| | |
|---|------|
| DEDICATORIA | ii |
| AGRADECIMIENTOS | ii |
| HOJA DE APROBACION | iii |
| RESUMEN | vi |
| PREFACIO | viii |
| LISTA DE CUADROS | ix |
| LISTA DE FIGURAS | xii |
| Capítulo I | |
| EFECTOS GENETICOS Y AMBIENTALES | |
| EN LA VARIACION DE CARACTERES | |
| REPRODUCTIVOS EN TRES | |
| P O B L A C I O N E S D E | |
| <i>Solanum americanum</i> Mill. | 1 |
| RESUMEN | 2 |
| INTRODUCCION | 3 |
| MATERIAL Y METODOS | 7 |
| ESPECIE DE ESTUDIO | 7 |
| RECOLECCION Y MULTIPLICACION DEL MATERIAL | |
| EXPERIMENTAL | 7 |
| ENSAYO DE CAMPO | 8 |
| RESULTADOS | 10 |
| DISCUSION | 17 |
| BIBLIOGRAFIA | 42 |
| Capítulo II | |
| ANALISIS MULTIVARIADO DE | |
| COMPONENTES GENETICO Y | |
| AMBIENTAL DE VARIABLES DE | |
| I N F L O R E S C E N C I A E | |
| INFRACTESCENCIA EN TRES | |
| P O B L A C I O N E S D E | |
| <i>Solanum americanum</i> Mill. | 47 |
| RESUMEN | 48 |
| INTRODUCCION | 50 |
| MATERIAL Y METODOS | 53 |
| ESPECIE DE ESTUDIO | 53 |

| | | |
|--------------|--|-----|
| | RECOLECCION Y MULTIPLICACION DEL MATERIAL | |
| | EXPERIMENTAL | 53 |
| | ENSAYO DE CAMPO | 54 |
| | RESULTADOS | 56 |
| | DISCUSION | 63 |
| | BIBLIOGRAFIA | 85 |
| Capítulo III | EFFECTOS GENETICOS Y AMBIENTALES EN LA VARIACION DE CARACTERES VEGETATIVOS EN TRES POBLACIONES DE <i>Solanum americanum</i> Mill. | 89 |
| | RESUMEN | 90 |
| | INTRODUCCION | 91 |
| | MATERIAL Y METODOS | 93 |
| | ESPECIE DE ESTUDIO | 93 |
| | RECOLECCION Y MULTIPLICACION DEL MATERIAL | |
| | EXPERIMENTAL | 93 |
| | ENSAYO DE CAMPO | 94 |
| | RESULTADOS | 96 |
| | DISCUSION | 102 |
| | BIBLIOGRAFIA | 118 |
| APENDICE | | 122 |
| | I. CONCLUSIONES GENERALES | 122 |
| | II. BIBLIOGRAFIA | 124 |

RESUMEN

Se realizó un experimento de trasplantes recíprocos de clones de hierba mora (*Solanum americanum* Mill) para estudiar doce caracteres morfológicos de inflorescencia e infructescencia y seis vegetativos. Se estudiaron tres poblaciones situadas a lo largo del ámbito de distribución altitudinal de la especie en Costa Rica (208, 700 y 1290 msnm). Los resultados de los caracteres morfológicos de inflorescencia e infructescencia muestran que siete de ellos presentan simultáneamente diferencias genéticas entre poblaciones y diferencias debidas al ambiente donde crecieron. Siete variables mostraron diferencias genéticas entre plantas de cada población. Se estudiaron dos pares de caracteres muy correlacionados mediante un análisis de covarianza, para obtener información independiente de uno con relación al otro. Se encontró diferencias genéticas y ambientales en ambos pares. Las respuestas ambientales son semejantes a las diferencias genéticas entre poblaciones en siete de nueve casos, de manera que sugieren tener un origen adaptativo. Los caracteres de inflorescencia e infructescencia fueron estudiados desde un enfoque multivariado. Las tres poblaciones estudiadas se encuentran a lo largo del ámbito altitudinal de la especie en Costa Rica. Se obtuvieron los componentes genético y ambiental entre y dentro de poblaciones de las correlaciones entre las variables. Se encontró alta correlación únicamente en tres pares de variables, en todos los componentes estudiados. De aquí se concluyó que dichas variables miden el mismo carácter. El resto de las variables no estuvieron correlacionadas tan consistentemente, lo que sugiere que existe una buena proporción de variación particular de cada variable. Las correlaciones microambientales (dentro de localidades de siembra) fueron bajas en comparación con las correlaciones genéticas y ambientales entre poblaciones. Las

correlaciones entre variables cambiaron significativamente entre procedencias y entre localidades de siembra, lo cual puede tener origen y repercusiones en las respuestas a selección. Se hizo un análisis de factores de la matriz de covarianza total, para reducir el número de variables estudiadas. Se encontró que se formaron cuatro grupos de variables. Dos de los cuales presentaron diferencias significativas y paralelas de los componentes genético y ambiental entre poblaciones. Se realizó un análisis canónico discriminante para determinar los conjuntos de variables que separan mejor las combinaciones de procedencias y localidades de siembra. Se encontró que la primera variable canónica, basada en variables de tamaño de la flor, separa las localidades y las procedencias. Además, las diferencias entre localidades y procedencias son paralelas. La existencia de paralelismo entre los componentes genético y ambiental puede provenir de resultado de selección natural, aunque no puede descartarse que el azar esté actuando si los caracteres son selectivamente neutros. Se estudiaron seis caracteres morfológicos vegetativos, tres de hojas y tres de tallos, incluyendo variables que reflejan el diseño arquitectónico de la planta. Se encontró que existe contribución genética y ambiental a las diferencias entre poblaciones en todas las variables, a excepción del ancho de la hoja que no mostró diferencias genéticas entre poblaciones. Las contribuciones de ambos componentes fue paralela para tres de las seis variables analizadas por separado.

PREFACIO

La presente tesis se basa en un experimento de trasplantes recíprocos de clones entre tres poblaciones de hierba mora (*Solanum americanum* Mill.) en Costa Rica. Los resultados se encuentran distribuidos en tres capítulos, escritos con el formato de la revista de Biología Tropical. El primer capítulo contiene el informe del análisis por separado de 12 variables morfológicas de inflorescencia e infructescencia. El segundo capítulo involucra un análisis multivariado de dichos caracteres. El tercer capítulo consta del análisis por separado de cinco caracteres vegetativos.

LISTA DE CUADROS

| | | |
|-------------|--|----|
| Capítulo I. | 1. Condiciones ambientales de las tres poblaciones | 29 |
| | 2. Efectos incluidos en los modelos del análisis de varianza y su interpretación | 30 |
| | 3. Grados de libertad, valores de F y significancia de los efectos de los análisis de varianza | 31 |
| | 4. Valores del coeficiente de correlación entre las variables | 32 |
| | 5. Valores de F, grados de libertad y significancia de los efectos involucrados en el modelo de análisis de covarianza | 33 |
| | 6. Proporción de los componentes de varianza de los efectos aleatorios del análisis de varianza | 34 |
| | 7. Proporción de los componentes de varianza de los efectos aleatorios de las variables corregidas por las covariables | 35 |
| | 8. Proporción relativa de contribución de todos los efectos a la varianza total | 36 |
| | 9. Proporción relativa de contribución de todos los efectos a la varianza total, para las variables corregidas por medio del análisis de covarianza. | 37 |
| | 10. Estimación de promedios y errores estándar (en paréntesis) por el método de mínimos | |

| | | |
|--------------|---|----|
| | cuadrados de localidades y procedencias para todas las variables. | 38 |
| | 11. Resultados de las comparaciones múltiples de las variables con efectos significativos de localidad y procedencia | 39 |
| Capítulo II. | 1. Condiciones ambientales de las tres poblaciones | 73 |
| | 2. Componentes de variación estudiados en un experimento de trasplantes recíprocos de clones y su interpretación | 74 |
| | 3. Agrupamiento de las variables con base en el análisis global | 75 |
| | 4. Coeficientes de las variables en los factores rotados del total y de los componentes por separado | 76 |
| | 5. Resultados del análisis de varianza de los cuatro factores obtenidos a partir de la matriz de varianza-covarianza total | 77 |
| | 6. Resultados de las comparaciones múltiples de los promedios de los factores en el análisis de varianza, por el método de Scheffé | 78 |
| | 7. Matrices de correlaciones para cada uno de los componentes | 79 |
| | 8. Frecuencia en que dos variables aparecen en el mismo grupo de cada efecto con relación a la frecuencia total en que aparecen alguna de ambas | |

| | | |
|---------------|--|-----|
| | variables en los efectos | 81 |
| | 9. Promedios por localidad y procedencia de los centroides de las nueve combinaciones de localidad y procedencia de las primeras dos variables canónicas | 82 |
| Capítulo III. | 1. Condiciones ambientales de las tres poblaciones | 108 |
| | 2. Efectos incluidos en los modelos de análisis de varianza y su interpretación | 109 |
| | 3. Resultados de análisis de varianza de variables del tallo | 110 |
| | 4. Resultados de los análisis de varianza de las variables de hoja | 111 |
| | 5. Componentes de varianza de las variables de todos los efectos | 112 |
| | 6. Componentes de varianza de los efectos aleatorios del modelo de análisis de varianza | 113 |
| | 7. Estimaciones de los promedios de las localidades y procedencias | 114 |
| | 8. Análisis de varianza de datos de las ramas y hojas, con un modelo semejante al de las variables de inflorescencia e infructescencia | 115 |

LISTA DE FIGURAS

| | | |
|---------------|---|-----|
| Capítulo I. | 1. Variables morfológicas de inflorescencia e infructescencia | 40 |
| | 2. Diferencias entre dos promedios de plantas nativas contra las diferencias plásticas de esas mismas plantas crecidas en ambos ambientes | 41 |
| Capítulo II. | 1. Primeras dos variables canónicas que separan los promedios de las nueve combinaciones de localidad y procedencia | 83 |
| | 2. Correlaciones entre las variables para las nueve combinaciones de localidad y procedencia | 84 |
| Capítulo III. | 1. Rama de hierba mora con las variables estudiadas | 115 |
| | 2. Diferencias entre dos promedios de plantas nativas contra las diferencias plásticas de esas mismas plantas crecidas en ambos ambientes | 117 |

Capítulo I

EFECTOS GENÉTICOS Y AMBIENTALES EN
LA VARIACION DE CARACTERES
REPRODUCTIVOS EN TRES POBLACIONES DE
Solanum americanum Mill.

RESUMEN

Se realizó un experimento de trasplantes recíprocos de clones de hierba mora (*Solanum americanum* Mill) para estudiar doce caracteres morfológicos de inflorescencia e infructescencia. Se estudiaron tres poblaciones situadas a lo largo del ámbito de distribución altitudinal de la especie en Costa Rica (208, 700 y 1290 msnm). Siete caracteres presentan simultáneamente diferencias genéticas entre poblaciones y diferencias debidas al ambiente donde crecieron. Siete variables mostraron diferencias genéticas entre plantas de cada población. Se estudiaron dos pares de caracteres muy correlacionados mediante un análisis de covarianza, para obtener información independiente de uno con relación al otro. Se encontró diferencias genéticas y ambientales en ambos pares. Las respuestas ambientales son semejantes a las diferencias genéticas entre poblaciones en siete de nueve casos, de manera que sugieren tener un origen adaptativo.

INTRODUCCION

La variación en las poblaciones naturales de plantas posee dos componentes, genético y ambiental. La variación genética está determinada por las expresiones de los distintos genes que controlan el carácter. La variación ambiental es la modificación que pueda tener un carácter dependiendo del ambiente de crecimiento (Falconer 1981, Futuyma 1986).

Estos dos componentes de la variación pueden tener patrones de distribución espacial entre y dentro de poblaciones (Briggs & Walters 1984). El ambiente puede ser diferente entre poblaciones, o también puede existir heterogeneidad ambiental dentro de poblaciones (microambientes). La diferenciación genética, por su parte, puede ser dividida a ambas escalas, entre y dentro de poblaciones (Warwick & Briggs 1978, 1979, Venable & Burquez 1988). Parte de la diferenciación genética entre y dentro de poblaciones puede ser debida a efectos de selección natural, pero también pueden contribuir la deriva genética, la neutralidad de caracteres y la correlación genética entre caracteres (Hedrick 1983).

Se han encontrado en herbáceas múltiples factores ambientales que afectan diversos caracteres. Entre estos factores están la iluminación (Rice & Bazzaz 1989a,b, Sultan & Bazzaz 1993a, Sims & Pearcy, 1992, Widen & Anderson 1993), la humedad (Lechowicz & Blais 1988, Sultan & Bazzaz 1993b), los nutrimentos (Lotz & Blom 1986, Sultan & Bazzaz 1993c) y la temperatura (Hiesey 1953, Galen *et al.* 1991, Gurevitch 1992); por otro lado, la variación puede tener un componente genético. Existen varios estudios relacionados con la diferenciación genética entre poblaciones, los métodos

básicos empleados consisten en hacer crecer las poblaciones en condiciones ambientales uniformes y en el estudio de polimorfismos (Galen *et al.* 1991). Con la utilización de estos métodos, se ha encontrado que a veces, la diferenciación genética entre poblaciones está asociada a diferencias ambientales, en aspectos tales como temperatura (Neuffer & Bartelheim 1989, Gurevitch 1992), tipo de suelo (Turesson 1922, 1925, Lotz & Blom 1986) y humedad del suelo (Roy & Mooney 1982, Silander 1989, Rice & Mack 1991a).

Mediante un experimento de trasplantes recíprocos de clones es posible descomponer la variación fenotípica total en los componentes genético entre y dentro de poblaciones y ambiental entre poblaciones (Silander 1985). Es posible también determinar la existencia de variación genética de las respuestas al ambiente (Schlichting 1986), a los niveles entre y dentro de poblaciones. La existencia de esta variación genética de las respuestas al ambiente puede explicar el mantenimiento de la variación genética, en el caso de que ningún genotipo sea superior al resto en todos los ambientes (Sultan & Bazzaz 1993b).

El análisis de la variación en un experimento de trasplantes recíprocos involucra varios pasos. Primero, se debe conocer cuáles componentes contribuyen significativamente a la variación observada. Segundo, se cuantifica cada componente, para comparar la importancia que tiene cada uno en la variación total (Falconer 1981, Silander 1985, Schlichting 1986). Una vez determinado esto, puede estudiarse en qué ambientes y cuáles poblaciones son diferentes entre sí, mediante comparaciones múltiples entre los promedios de las procedencias y las localidades de siembra (Steel & Torrie 1980).

Los trasplantes recíprocos de clones permiten también

obtener evidencia de que tanto las diferencias entre poblaciones, como las respuestas al ambiente, se deben a selección natural (Galen et al. 1991). Una forma de hacerlo es por medio de la comparación del desarrollo de individuos nativos con los no nativos (Rice & Mack 1991b), pero también puede basarse en el estudio de los caracteres morfológicos. Si el origen es adaptativo, las diferencias genéticas entre las poblaciones estarán modificadas por selección natural en la misma dirección que la diferenciación ambiental. Entonces, un paralelismo entre diferencias genéticas y ambientales entre poblaciones, sugiere que ambas diferencias son producto de las mismas fuerzas de selección (Turesson 1922, Gurevitch 1992). Resultados como estos han sido encontrados en varios estudios con herbáceas, en las cuales plantas no nativas tienden a semejarse a las plantas nativas cuando son trasplantadas (Bonnier 1920, citado por Briggs & Walters 1984, Turesson, 1922, Clausen et al. 1941, Gurevitch 1992). Sin embargo, no puede descartarse que las diferencias se deban al azar en caracteres selectivamente neutros.

En el presente trabajo, se estudió la variación de doce caracteres morfológicos de inflorescencia e infructescencia en poblaciones naturales de hierba mora (*Solanum americanum* Mill.). En un estudio preliminar en caracteres de inflorescencia, se encontraron diferencias entre tres poblaciones situadas a lo largo del ámbito altitudinal de la especie en Costa Rica (Melgar, sin publicar). Se realizó un experimento de trasplantes recíprocos de clones para poder estudiar los componentes que determinan dicha diferenciación. Mediante dicho experimento se investigaron las diferencias genéticas entre y dentro de poblaciones y ambientales entre poblaciones; se estimaron las contribuciones de esas diferencias a la variación total; se compararon los valores de las procedencias y las localidades de siembra; y se compararon las plantas nativas con las no nativas, para

determinar la existencia de paralelismos.

MATERIAL Y METODOS

ESPECIE DE ESTUDIO:

La hierba mora (*Solanum americanum* Mill.) es una herbácea de vida corta o anual que raramente alcanza hasta 1.5 m de altura (Ogg *et al.* 1981) y es una de las especies de solanáceas más ampliamente distribuida (Woodson & Schery 1973), ya que se le encuentra en América, Eurasia y Australia (Edmonds 1972). Posee inflorescencias e infructescencias en forma de cimas extra axilares bastante condensadas (umbeliformes) (Ogg *et al.* 1981). La inflorescencia posee varias flores y el pedúnculo es delgado y no ramificado (Woodson & Schery 1973). Las flores miden hasta un cm de diámetro. Los frutos son bayas negras lustrosas con un diámetro de 4-5 (-15)mm (Stebbins & Paddock 1949, Woodson & Schery 1973), y posee un número de cromosomas $n=12$ (Woodson & Schery 1973). Algunos ensayos sugieren que esta planta es principalmente autopolinizada; sin embargo, la exogamia probablemente ocurre (Henderson 1974, Edmonds 1979). Durante los ensayos en el campo, se observó que las flores eran visitadas por abejas de las familias Halictidae y Megachilidae, en busca de polen. Es una especie común en áreas recientemente perturbadas y es muy variable (Ogg *et al.* 1981, Schilling 1981). En Costa Rica se encuentra en altitudes que van de cerca del nivel del mar hasta 1370 m, aunque es escasa a elevaciones inferiores a los 300 m (Heiser 1965).

RECOLECCION Y MULTIPLICACION DEL MATERIAL EXPERIMENTAL:

Se recolectaron 27, 22 y 21 plantas en las poblaciones de Orozina, Ciudad Colón y Moravia, respectivamente, entre los meses de agosto y octubre de 1992 (Cuadro 1).

La recolecta se realizó independiente del microambiente.

La distancia mínima entre una planta y otra fue de 100 m. Esto permitió disminuir la posibilidad de recolectar individuos emparentados (Harberd 1957, Heslop-Harrison 1964). Por lo tanto, cada planta recolectada fue considerada un genotipo distinto.

Las plantas en el campo se recolectaron completas. Se colocaron debidamente identificadas en bolsas plásticas y se agregó agua, para mantenerlas vivas durante el transporte. En el invernadero se dividieron los tallos en nueve fragmentos de por lo menos tres nudos, para tener replicados de los mismos genotipos. La base de cada fragmento fue sumergida 5 segundos, en una solución de Acido Indolbutírico, 500 ppm en alcohol al 70% (método de inmersión en solución concentrada, Hartmann y Kester 1987). Luego se sembraron en arena de río en recipientes plásticos individuales. Se mantuvieron en el invernadero por un mínimo de tres semanas hasta que enraizaron.

ENSAYO DE CAMPO:

Las plantas sobrevivientes al enraizamiento fueron 22, 20 y 18, para las poblaciones de Orotina, Ciudad Colón y Moravia, respectivamente. Tres réplicas de cada genotipo fueron trasplantadas a cada uno de los lugares de donde se recolectaron. La siembra se realizó del 21 al 29 de octubre de 1992. se limpió el terreno de otras plantas y se prepararon hileras con azadón. Se sembraron las plantas espaciadas 60 cm. Esto se hizo para evitar la competencia, debido a que ésta puede aumentar la varianza y de esta manera romper las relaciones existentes (Briggs & Walters, 1984). Se sembraron las plantas de manera que las plantas vecinas formaran un hexágono alrededor de cada planta. La disposición de las plantas en el campo fue al azar, se regaron cada cuatro días cuando no llovió durante ese período

y se eliminaron malezas periódicamente.

Se dejaron crecer los individuos sin fertilización ni fumigación hasta que alcanzaran la fase reproductiva. Hubo mortalidad de algunas réplicas y se cosecharon flores y frutos de 22, 17 y 18 genotipos procedentes de Orotina, Ciudad Colón y Moravia, respectivamente. Las plantas en el campo fueron cosechadas primero en Orotina, donde crecieron más rápidamente, luego en Ciudad Colón y por último en Moravia. Se conservaron inflorescencias e infructescencias en alcohol 70% hasta el momento de ser medidas. Para ello se utilizó un vernier y un estereoscopio con micrómetro ocular. Se midieron las siguientes variables: 1. Longitud del pedúnculo de la inflorescencia (LPI); 2. Ancho del pedúnculo de la inflorescencia (API); 3. Longitud del pedicelo de la inflorescencia (LPCI) 4. Diámetro de la corola (DC); 5. Longitud del pétalo mayor (LPET); 6. Longitud del pistilo (LPIS); 7. Longitud de estambres (LEST); 8. Longitud del pedúnculo de la infructescencia (LPF); 9. Ancho del pedúnculo de la infructescencia (APF); 10. Longitud del pedicelo de la infructescencia (LPCE); 11. Longitud del fruto (LF); 12. Ancho del fruto (AF) (Figura 1).

RESULTADOS

El procedimiento empleado permite evaluar la importancia de los efectos incluidos en el Cuadro 2. Los primeros tres se consideraron efectos fijos y el resto aleatorios (Taylor & Jansen 1988).

Para evaluar la significancia de las diferencias entre niveles de cada efecto, se realizaron análisis de varianza por separado para cada una de las variables. Para ver el patrón general de todas las variables se realizó un análisis conjunto para todas las variables (MANDEVA). Los análisis se realizaron con el procedimiento Modelos Generales Lineales del paquete estadístico SAS (PROC GLM, SAS Institute 1985).

Para los análisis de varianza por separado se empleó el máximo número de datos disponibles. Pero en algunos clones hacían falta inflorescencias o infructescencias, de manera que existen distintos números de mediciones. Esto conduce a diferencias en los grados de libertad entre ambos conjuntos de variables. Al mismo tiempo, un análisis múltiple de varianza elimina los individuos con datos incompletos en cualquiera de las variables. De manera que los grados de libertad fueron diferentes entre variables de inflorescencia, variables de infructescencia y el análisis múltiple de varianza.

El componente ambiental entre poblaciones (localidad), contribuye significativamente ($P < 0.05$) a la variación de todas las siete variables de inflorescencia, y una de las cinco variables de infructescencia. La diferencia genética entre poblaciones (procedencia) contribuye significativamente ($P < 0.05$) a la variación de seis variables de inflorescencia y cuatro de infructescencia. La variación genética dentro de poblaciones (genotipo), contribuye a la variación de dos

variables de inflorescencia y cinco de infructescencia. La diferenciación genética de las respuestas poblacionales al ambiente (interacción localidad-procedencia) contribuyó significativamente sólo en una de las variables estudiadas. Por otro lado, la diferenciación genética de las respuestas al ambiente entre genotipos (interacción localidad-genotipo) no contribuyó significativamente en ninguna de las variables estudiadas (Cuadro 3a y b). En el análisis múltiple de varianzas, se encontró que los efectos que contribuyen significativamente a la variación del conjunto de las doce variables son la localidad, procedencia y genotipo dentro de procedencia (Cuadro 3c).

Cuando se hicieron análisis de varianzas de variables altamente correlacionadas, los resultados fueron semejantes. Esto es debido a que gran parte de la variación en esas variables es compartida. Sin embargo, puede obtenerse información independiente si se elimina la variación común. Esto se logró mediante un análisis de covarianza, el cual elimina los efectos de una variable en el comportamiento de la otra (Wildt & Ahtola 1978). Es así como se corrigió el ancho del fruto por su longitud, la longitud del pétalo con el diámetro de la corola y la longitud del estambre con la del pistilo. Para el análisis de variables con covariables se emplearon los mismos efectos que para los análisis de varianzas.

De las doce variables estudiadas, se encontró que existen tres pares de variables que se encuentran altamente correlacionadas entre sí. Dichas variables son: ancho y longitud de fruto, longitud del pétalo mayor y diámetro de la corola y longitudes de estambre y pistilo (Cuadro 4). En los primeros dos pares de variables, la prueba de homogeneidad de pendientes del análisis de covarianza indicó que la relación entre cada par de variables no es diferente entre los

distintos efectos estudiados. Entonces puede suponerse que se está trabajando con una pendiente única, de manera que tiene sentido hacer comparaciones entre medias y obtener componentes de varianza. Existen en ambos casos efectos significativos de procedencia, localidad y genotipos dentro de procedencias. En ninguno de los casos existen interacciones significativas (Cuadro 5). Como puede observarse, los resultados del estudio de estas variables corregidas son semejantes a los obtenidos en los análisis de las variables por separado. Para la variable longitud de estambre corregida por la del pistilo, se encontraron interacciones significativas entre el pistilo (covariable) y la interacción localidad-procedencia. De manera que el modelo debe incluir pendientes separadas para cada una de las nueve combinaciones de localidad por procedencia. Esto significa que la relación entre la longitud del pistilo y los estambres es diferente entre las distintas combinaciones de localidad y procedencia. Si se ajustan las pendientes a ese nivel, pierde interés la estimación y comparación de promedios corregidos por la covariable, debido a que los resultados obtenidos variarán con el valor de la covariable considerado como fijo. Es por esto que no se estimaron ni compararon las medias corregidas de este par de variables.

A partir de las sumas de cuadrados de un análisis de varianza, puede estimarse el grado de contribución de cada efecto a la varianza total. Esto se conoce como una estimación del componente de varianza de dicho efecto. En un experimento de trasplantes de clones como el presente, la fracción del componente de varianza del efecto genético con relación a la varianza total, se conoce como el grado de determinación genética (o heredabilidad en sentido amplio) (Falconer 1981). En otras palabras, es la variación entre genotipos dentro de cada procedencia, dividido entre la suma de las variaciones de los tres componentes aleatorios. Para

estimar el grado de determinación genética, se estimaron los componentes de varianza mediante el procedimiento de componentes de varianza del paquete estadístico SAS (VARCOMP, SAS Institute 1985). Además, se estimaron los componentes de varianza del conjunto total de efectos (incluidos los considerados fijos) para ver su aporte relativo a la varianza total observada (Gurevitch 1992). Para obtener los componentes de varianza, se hizo una primera estimación con el método del estimador cuadrático no sesgado de varianza mínima (MIVQUEO, SAS Institute 1985). Por medio de este método se observó la presencia de componentes negativos de varianza, fenómeno común en modelos no balanceados, como el presente. Para eliminar dichos componentes negativos, se suprimió el efecto con menor grado de significancia y se volvieron a estimar los componentes de varianza. Dicho procedimiento se repitió hasta que se eliminaron todos los componentes negativos de varianza; se consideró que los efectos eliminados tienen un componente de varianza igual a cero (Gurevitch 1992). Con base en los modelos reducidos, la estimación final de componentes de varianza, se hizo por el método de máxima verosimilitud restringida (REML, SAS Institute 1985). Para la estimación de componentes de varianza de las variables corregidas, se eliminaron los componentes negativos por la técnica descrita anteriormente. Los componentes de varianza se obtuvieron con RANDOM del procedimiento GLM (SAS Institute 1985), debido a que el procedimiento VARCOMP no admite variables independientes continuas. Los resultados se presentan como proporciones.

En el análisis de los efectos aleatorios, existen diferencias en el grado de determinación genética entre las distintas variables (Cuadro 6). Las variables de pedúnculo y pedicelo de la inflorescencia, así como diámetro de la corola y longitud del pétalo, presentan un bajo grado de determinación genética. Las variables del pedúnculo y

pedicelo de la infructescencia muestran un grado intermedio de determinación genética, y las variables de longitud de estambres, longitud de pistilo y tamaño del fruto, muestran un alto grado de determinación genética. En las variables corregidas, se observa que existe un grado moderado de determinación genética para las variables del fruto, mientras que para la longitud del pétalo corregido por la corola, el valor es muy pequeño (Cuadro 7).

La magnitud de la contribución de cada efecto a la varianza total se refleja en los componentes de varianza de todos los efectos. El efecto de localidad tiene una mayor contribución a la varianza total de las siete características de las inflorescencias, con relación a la procedencia. En las cinco variables de infructescencia se observa lo opuesto, las diferencias entre procedencias contribuyen más que las diferencias entre localidades de siembra (Cuadro 8). Se observa que en las variables ancho del fruto corregida por longitud del fruto y longitud del pétalo mayor corregida por el diámetro de la corola, hay mayor contribución de la localidad de siembra que de la procedencia (Cuadro 9).

Los análisis de varianza permiten evaluar si en un efecto existen diferencias significativas, pero no permite determinar entre cuáles de los niveles de cada efecto se encuentran esas diferencias. Para hacer estas comparaciones, se estimaron las medias por medio del método de los cuadrados medios (LSMEANS, SAS Institute 1985). No se pudieron estimar los promedios con el modelo completo y por lo tanto se suprimió la interacción entre localidad y genotipo, la cual no fue significativa en ninguna de las variables. Luego se compararon las medias entre sí. Esto permitió también comparar las tres poblaciones en el efecto de localidad y el de procedencia, para aportar evidencia sobre diferenciación genética y plasticidad adaptativas de los caracteres. Se

determinaron y se compararon los promedios de las variables corregidas por el promedio de las covariables, mediante la estimación de medias por el método de los cuadrados mínimos (LSMEANS, SAS Institute 1985).

Se estimaron los promedios de los efectos de localidad y procedencia para las siete variables individuales y las dos variables corregidas, ambas con dichos efectos significativos, por el método de los mínimos cuadrados, y se compararon entre sí (Cuadros 10 y 11). En la localidad de Moravia se midieron los valores más altos para todas las nueve variables. La procedencia de Moravia tuvo el promedio significativamente mayor a una o las dos procedencias restantes en siete de los nueve casos (Cuadro 11).

Se compararon las diferencias ambientales de cada procedencia, con las diferencias fenotípicas de las plantas nativas (sembradas en su lugar de origen). Esto se hizo con el propósito de determinar si las plantas tienden a semejar a las plantas de propias del lugar cuando son trasplantadas allí. Para ello se estimaron los promedios de las combinaciones de localidad y procedencia, semejante al procedimiento descrito anteriormente. Para cada variable se estandarizaron los datos. Para ello se restó el promedio total y se dividió entre el promedio de los errores estándar de las estimaciones. En seguida, se restaron los valores fenotípicos de las plantas nativas, el mayor menos el menor, y se compararon estas diferencias con las diferencias ambientales del par de poblaciones comparadas. Se graficaron los resultados y se estimó el coeficiente de correlación y la pendiente.

Se encontró que 42 de 59 diferencias fueron en la misma dirección (Figura 2). Las diferencias tienden a ser no sólo en la misma dirección sino a tener las magnitudes

proporcionales. Cuando aumenta una la otra tiende a aumentar también ($r=0.5387$, $p<0.001$), aunque la pendiente es menor que uno ($b=0.48$). En la Figura 2, las variables se agruparon con base en las que tuvieron mayor correlación total (Melgar 1994). Se incluyeron las variables corregidas, como variables independientes. Aún si se contempla el comportamiento del promedio de los grupos de variables, se observa una fuerte tendencia a la existencia de valores positivos de la ordenada.

DISCUSION

Los efectos que explican la mayor parte de la variación del conjunto de variables son las diferencias genéticas entre y dentro de poblaciones y las respuestas al ambiente de siembra. Esto es confirmado en el análisis múltiple de varianza, en el cual se incluyeron todas las variables. Ninguna de las interacciones entre efectos fue significativa, con una única excepción.

La plasticidad fenotípica está formada por el efecto de localidad de siembra y las interacciones de este efecto con los componentes genéticos (Bradshaw 1965, Scheiner & Goodnight 1984, Schlichting 1986). Estas interacciones constituyen variación genética de la plasticidad (Schlichting 1986, Taylor & Aarssen 1988). En el presente trabajo no se encontró evidencia de que exista dicha variación ni entre ni dentro de poblaciones para todas las variables, con excepción de la longitud del pistilo. Esta falta de variación genética puede restringir la capacidad de respuesta de la plasticidad a presiones de selección, y puede ser originada por selección estabilizadora sobre las normas de reacción. Debe tomarse en consideración además, que la estimación del componente genético a partir de réplicas vegetativas, es una sobreestimación de la variación genética disponible para la selección (Falconer 1981), por lo que se puede concluir con certeza que la variación genética de la plasticidad está ausente. Por otro lado, la falta de variación genética de la plasticidad elimina una posibilidad mediante la cual se puede mantener la variación genética en las poblaciones naturales (Sultan & Bazzaz 1993b).

La importancia de las contribuciones de los componentes genético y ambiental a la variación de caracteres, ha sido estudiada en varias especies de plantas. Los resultados han

sido bastante heterogéneos, a pesar de que las plantas estudiadas, en general, han sido herbáceas de ciclo corto. Por ejemplo, Taylor & Aarssen (1988) estudiaron seis variables en la gramínea *Agropyron repens*. Encontraron que los efectos de localidad y genotipo son significativos en las seis variables, las interacciones en cinco y la procedencia en cuatro. Scheiner y Goodnight (1984) estudiaron los componentes genéticos dentro de poblaciones, y los efectos ambientales entre tratamientos de invernadero, en caracteres reproductivos de varias poblaciones de *Danthonia spicata*, en las que existe poca variación dentro de poblaciones, pero una variación grande debida a plasticidad entre tratamientos. Smythe & Hutchinson (1982) estudiaron cuatro variables en un experimento de transplantes de *Carex lyngbyei*. En este caso, todas las variables mostraron efectos de localidad y procedencia significativos, pero sólo una presentó efecto significativo de la interacción localidad-procedencia ($0.5 < p < 0.10$). Chapin & Chapin (1981) estudiaron otra especie del mismo género, *Carex aquatilis* y hallaron que la localidad fue significativa en 15 de 19 caracteres vegetativos, la procedencia en 18 y la interacción localidad-procedencia en 15. Se puede observar que aún en estudios hechos en especies relacionadas, los patrones varían. Lotz *et al.* (1990) estudiaron seis variables en *Plantago major*. El efecto de localidad fue significativo en dos de tres variables reproductivas, el de genotipo y la interacción localidad-procedencia en uno, pero el de procedencia y la interacción localidad-genotipo en ninguno. Aparentemente, las diferencias entre resultados dependen de factores como las variables medidas, la especie estudiada y las condiciones experimentales.

La importancia de las diferencias entre las condiciones ambientales del experimento sobre la variación de los resultados obtenidos, puede notarse en el estudio de Silander

(1985) con la gramínea *Spartina patens*. Este autor hizo dos experimentos de trasplantes, uno en un jardín común y el otro recíproco entre tres poblaciones. Las diferencias de varianzas entre subpoblaciones fueron significativas en el jardín común para dos de ocho caracteres vegetativos. Los mismos caracteres medidos en el experimento de trasplantes no mostraron diferencias significativas entre las subpoblaciones (Silander 1985). Es muy probable que la mayor heterogeneidad encontrada dentro de los ambientes de siembra en el experimento de trasplantes, causó una disminución de la sensibilidad del método de detección de diferencias en la varianza. Se observa, además, que las estimaciones de la varianza microambiental, son mayores en el experimento de trasplantes recíprocos que en el del jardín común para seis de ocho variables. Por tanto, las condiciones ambientales del experimento también pueden contribuir a diferencias observadas entre las contribuciones de los diferentes componentes, genético y ambiental, a la variación total. En el presente trabajo, por tratarse de condiciones de crecimiento en el campo, sería de esperar que existiera mayor contribución de la heterogeneidad ambiental al error. Por otro lado, las diferencias encontradas en los ambientes de siembra en un experimento de invernadero suelen ser altamente contrastantes, por lo que pueden ser superiores a las encontradas entre las poblaciones estudiadas en el presente trabajo. Esto puede inflar la estimación del efecto ambiental. Es por estas razones, que se espera que el presente trabajo muestre una menor importancia relativa de los efectos para explicar la variación total, comparado con un experimento de invernadero.

Varios caracteres de *Solanum americanum* han sido estudiados previamente en Guatemala. Spillari (1983) encontró diferencias entre plantas recolectadas en el campo con respecto a su contenido químico alimenticio. Sin

embargo, en este experimento no se separaron los componentes genético y ambiental. Velásquez (1986) encontró diferencias genéticas en contenido químico alimenticio entre procedencias en un experimento de jardín común. Vásquez (1984) observó diferencias genéticas entre plantas desarrolladas a partir de semillas recolectadas a 280, 1250 y 2700 m.s.n.m., en las variables porcentaje de germinación, altura del tallo y área foliar. Este experimento se llevó a cabo en un ambiente común. Vásquez (1983) obtuvo diferencias entre procedencias en un experimento de jardín común para las variables longitud del pedúnculo de la inflorescencia y longitud del pedicelo de la inflorescencia. Un resultado semejante se obtuvo en el presente trabajo. Zamora (1987) estudió siete variables en un experimento de campo en dos jardines experimentales, y halló significativos los efectos de procedencia en cuatro variables, de localidad en tres y de interacción localidad-procedencia en una. Estos resultados son semejantes a los obtenidos en el presente trabajo, en el sentido de que la localidad y la procedencia fueron efectos importantes, y la interacción localidad-procedencia fue significativa sólo en una variable. Sin embargo, los resultados de estos estudios deben interpretarse con precaución, ya que las plantas evaluadas provinieron de semillas recolectadas de plantas en el campo, sin control de la fertilización. Además, por ser de índole agronómica, se mezclaron los datos con los de otra especie emparentada y también empleada para fines alimenticios. *Solanum nigrescens* (Calderón y Stanley 1941, Henderson 1974, Martínez y Delgado 1984).

Existen otros trabajos en experimentos de trasplantes recíprocos, en los que se cuantifica la contribución de los diferentes componentes a la variación total de caracteres reproductivos. Se han empleado distintas especies y distintas condiciones experimentales, por lo cual se dificultan las comparaciones de las estimaciones entre

trabajos. Otra complicación surge del hecho de que cuando los modelos son complejos y presentan divisiones jerárquicas de los componentes (entre y dentro de poblaciones), las estimaciones del coeficiente de determinación genética varían de acuerdo a los efectos que cada autor decide incluir en la varianza genética y fenotípica (ver diferencias en Scheiner y Goodnight 1984. Silander 1985. Gurevitch 1992). La elección de los factores depende de cuál sea el interés de estimar el coeficiente de determinación genética. Por ejemplo, se puede estudiar la importancia del componente genotípico comparado con la variación total, o sólo con la variación dentro de los ambientes. Lo anterior se tomó en cuenta para modificar los resultados de Silander (1985) y compararlos con el presente trabajo. Los coeficientes estimados por Silander en *Spartina patens* (gramínea) están entre 0 y 0.48. En comparación, los valores encontrados en el presente trabajo van de 0 a 0.25.

En otros trabajos se estimaron coeficientes de determinación genética a partir de experimentos de jardines comunes. Por ejemplo, como Venable & Burquez (1989) obtuvieron valores entre 0.03 y 0.71 para caracteres del fruto en la compuesta *Heterosperma pinnatum*. Otros trabajos de estimaciones de heredabilidades en sentido estrecho de caracteres reproductivos también presentan estimaciones variables. Por ejemplo, Widen & Andersson (1993) estimaron heredabilidades entre 0.12 y 1.20, en *Senecio integrifolius*; Wolff & Van Delden (1989) hicieron estimaciones entre 0 y 1.09 en *Plantago lanceolata*; y Cheplick & Quinn (1988) obtuvieron estimaciones entre 0 y 0.56 en la gramínea *Amphicarpum purshii*. Los valores del presente trabajo son menos variables y de magnitud relativamente pequeña comparado con los encontrados en los otros trabajos mencionados.

Las estimaciones de las heredabilidades también pueden variar debido a diferencias entre poblaciones de una especie.

Por ejemplo, se ha encontrado gran variación entre estimaciones de heredabilidades de distintas poblaciones de *Danthonia spicata* (Scheiner & Goodnight 1964), y entre poblaciones de *Plantago lanceolata* (Wolff & Van Delden 1989).

Al estudiar todos los efectos en conjunto se observa que el error contribuyó de manera predominante a la variación total de todas las variables. Le siguen en importancia los efectos de genotipo, localidad y procedencia (con medianas 0.117, 0.049 y 0.042, respectivamente). La localidad es un efecto importante en cinco de las siete variables de inflorescencia. Este hallazgo es contrario a la información dada por Henderson (1974) quien indica que los factores climáticos parecen afectar poco el ámbito de tamaños de longitudes de anteras en especies del complejo *S. nigrum* (incluida *S. americanum*). Una posible explicación a esta discrepancia es que el trabajo de Henderson se relaciona con diferencias entre especies.

Existen otros trabajos semejantes en los que se estudiaron las contribuciones de los diferentes componentes a la variación total. Taylor & Aarssen (1988) en un estudio sobre variables de producción en la gramínea *Agropyron repens*, encontraron que el efecto ambiental fue más importante que la variabilidad genotípica con relación a la variación fenotípica total. La diferencia entre algunos de los resultados del presente trabajo con los de Taylor & Aarsen (1988) pueden deberse a varios factores. Entre los dos experimentos existen diferencias no sólo de especies, sino de variables medidas y de condiciones ambientales. El experimento de Taylor & Aarssen (1988) fue llevado a cabo bajo condiciones de laboratorio, con condiciones ambientales reguladas muy diferentes entre ellas, de manera que el efecto ambiental sobre el crecimiento de las plantas fue grande. Contrario a los resultados anteriores, Silander (1985)

observó que en *Spartina patens* (gramínea) las diferencias entre ambientes de siembra contribuyeron más que las diferencias entre subpoblaciones en sólo cuatro de las 14 variables reproductivas. Por lo tanto, no es posible hacer generalizaciones ya que la importancia de cada efecto depende aparentemente de las condiciones experimentales, las variables medidas y las especies estudiadas.

Uno de los objetivos de este trabajo fue hacer comparaciones entre los promedios de las tres procedencias y las tres localidades, para las variables con ambos efectos significativos. Se observó, en general, una congruencia entre las diferencias de los promedios de las tres poblaciones en ambos efectos (siete de nueve casos). Es decir, la población en donde se observa el promedio mayor en el efecto de localidad, también tendió a ser la que mostraba el mayor promedio en el efecto de procedencia. Esto quiere decir que las diferencias fenotípicas encontradas en el campo entre los promedios de las plantas de las tres procedencias, se deben en general a una contribución de ambos factores. Existen dos posibles razones que justifican lo anterior. Primero, puede ser que la diferenciación entre poblaciones debido a la deriva genética y la plasticidad coincidan por azar. Segundo, puede ser que la diferenciación entre poblaciones sea resultado de selección natural. En este caso, el fenotipo seleccionado en una población puede ser el resultado de diferenciación genética que se agregue a la diferenciación ambiental. La misma dirección de la diferenciación ambiental puede ser debida a selección natural, de manera que puede estar actuando a ambos niveles. En otros trabajos en especies herbáceas se ha encontrado paralelismo entre las diferencias genéticas y ambientales (Turesson 1925, Briggs & Walters 1984, Gurevitch 1992).

Las variables del tamaño de la flor en las plantas de la

procedencia ubicada a mayor altitud (Moravia), presentaron promedios generalmente mayores con relación a las otras procedencias. Turesson (1925) encontró diferentes patrones en diferentes especies, con relación al tamaño de la flor entre procedencias a distintas altitudes. Para ello, sembró plantas de distintas poblaciones a diferentes altitudes en un jardín común, y observó que plantas de *Silene maritima* procedentes de bajas altitudes tenían flores mayores que las de mayores altitudes, pero obtuvo resultados opuestos en *Campanula rotundifolia*, donde las flores mayores fueron encontradas en plantas procedentes de lugares alpinos o boreales. En ese trabajo no se mencionan semejanzas de tamaños de las flores entre procedencias de otras especies, ya que el propósito del trabajo era evidenciar las diferencias naturales encontradas, no las similitudes. Por lo que posiblemente existen especies en las que no hay diferencias visibles entre ecotipos con relación al tamaño de las flores. Aunque hay poca información al respecto, aparentemente no hay un patrón general interespecífico de tamaño de flor con relación a altitud.

El tamaño de la flor y el efecto causado por conjuntos de flores, influencia la distancia a la cual los insectos son atraídos por ella (Faegri & van der Pijl 1979). Asimismo, el tamaño de la flor está correlacionado positivamente con la visita de polinizadores en *Fragaria*, *Impatiens*, *Raphanus* y *Polemonium* (Bell 1985, Stanton & Preston 1988, Galen & Stanton 1989). Es posible que las diferencias en polinizadores o la competencia por ellos en los distintos ambientes, causan presiones de selección diferentes, que dan origen a las diferencias genéticas y ambientales observadas. Debe mencionarse que existen otras especies de plantas que pueden competir por visitas de polinizadores, y pueden cubrir las flores de hierba mora con su follaje.

Se ha observado que flores alteradas para convertirse en radialmente asimétricas, atraen menos polinizadores (Møller, no publicado, citado en Polak & Trivers 1994), por lo que la producción de flores más simétricas posiblemente sea un mecanismo compensatorio por el menor tamaño de la flor en la localidad y procedencia de Orotina.

La longitud de los estambres puede tener importancia en la eficiencia de la polinización. Por un lado, los estambres son vistosos y permanecen turgentes y de color amarillo aún después de vaciar su contenido, por lo que pueden colaborar en la atracción de los polinizadores (Buchmann & Cane 1989). Por otro lado, el tamaño de los estambres puede limitar el tamaño de las abejas que llegan a coleccionar el polen por sonicación, debido a que ellas deben sujetarse y asegurar que el polen sea descargado en su abdomen (Bowers 1975).

Las dos variables corregidas por su respectiva covariable, se comportaron de manera semejante a las otras variables. Ambas mostraron diferencias genéticas entre y dentro de poblaciones, y diferencias debidas a la localidad de siembra. Asimismo, se encontró que las diferencias genéticas entre poblaciones se asemejan a las diferencias entre localidades de siembra. Los valores estimados para la población de Moravia estuvieron entre los mayores tanto entre las localidades de siembra como entre las procedencias. En este caso; sin embargo, no interesan las posiciones relativas de los valores promedios estimados para cada procedencia o localidad. Es decir, si la localidad de Orotina presenta frutos más alargados, la estimación de la anchura corregida por la longitud va a dar un promedio menor en esa localidad. Por el contrario, la estimación de la longitud corregido por la anchura, va a dar un promedio mayor. Por lo tanto, lo interesante es ver el grado de determinación genética, de plasticidad y de coincidencia entre respuestas plásticas y

genéticas.

En el caso de la longitud del pétalo corregido por el diámetro de la corola, ambas variables están lógicamente correlacionadas. El diámetro de la corola está formado por la medición de los pétalos componentes. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas a nivel de localidad y procedencia: esto se explica porque se midió el pétalo mayor. En el análisis de covarianza, entonces, se está corrigiendo la longitud de un pétalo con una medida basada en las longitudes de ese mismo y dos pétalos más, como lo es el diámetro de la corola. Es así como este valor corregido puede interpretarse como un grado de asimetría. Los mismos resultados se obtuvieron cuando se hizo el análisis de ambas variables transformadas a logaritmos naturales, lo que descarta que la razón de este fenómeno sea que la varianza dependa de la media (Falconer 1981). Una posible razón de este resultado, es que se necesite de una mayor canalización en la población de menor altitud.

En el análisis anterior se están estudiando las diferencias genéticas y ambientales entre poblaciones. Un enfoque más completo debe tomar en cuenta cualquier tipo de interacción entre los factores procedencia y localidad, o sea las diferencias de respuesta de las distintas procedencias a los ambientes. Por lo que sería más directo comparar los fenotipos de las plantas nativas (crecidas en su lugar de origen) con las respuestas de las plantas de las otras poblaciones. Si se observa que las respuestas de las plantas no nativas tienden a ir en la misma dirección que las diferencias entre pares de poblaciones nativas, se apoyaría la hipótesis de plasticidad y diferenciación genética interpoblacional adaptativas. En el presente trabajo, se observa que para los caracteres con efectos significativos de procedencia y localidad, la mayoría de las diferencias entre

pares de poblaciones nativas tienen la misma dirección que las respuestas ambientales de las plantas no nativas.

Además de observar si coinciden la dirección entre las respuestas de las plantas no nativas con las diferencias entre las plantas nativas, es interesante estudiar la variación en magnitud de una con relación a la otra. Si dichas magnitudes fueran iguales, se observaría una línea con pendiente uno en la Figura 2; sin embargo, esto no se observa, ya que cuando las diferencias entre las poblaciones nativas son grandes, las diferencias por plasticidad tienden a ser relativamente menores. Esto se debe a que las diferencias entre plantas nativas incluyen los componentes ambiental y genético, los cuales tienden a tener la misma dirección; por lo que las diferencias entre plantas nativas siempre serán mayores que las de las plantas no nativas, en las cuales sólo se toman en cuenta las diferencias ambientales. De esta manera, la plasticidad fenotípica no será capaz de igualar a las diferencias fenotípicas entre poblaciones nativas.

Si las diferencias plásticas no fueran adaptativas, el patrón encontrado sería de una mayor plasticidad de las plantas no nativas en comparación con una diferenciación fenotípica de plantas nativas, como sería el caso del tamaño de la planta afectado por escasez de nutrientes, o direcciones opuestas entre dicha plasticidad y diferenciación fenotípica. La evidencia sobre el significado adaptativo de la plasticidad es útil para conocer su origen. Si la plasticidad es adaptativa, se pueden desechar las hipótesis de su relación con la inestabilidad de desarrollo (Schlichting & Levin 1984) y puede investigarse la relación existente con factores ambientales. Por otro lado, si no es adaptativa, puede investigarse si es neutra o debida a inestabilidad del desarrollo.

Existen varios estudios de poblaciones naturales de plantas en los que se comunican respuestas al ambiente semejantes a las diferencias genéticas entre poblaciones. Briggs & Walters (1984) mencionan que en una serie de trabajos llevados a cabo, las plantas de tierras bajas se modificaban a tal grado cuando se trasplantaban a tierras altas, que se transformaban en especies o subespecies alpinas o subalpinas relacionadas. Clausen et al. (1941) encontraron resultados similares en *Potentilla glandulosa* y en especies del género *Achillea*. Gurevitch (1992) encontró que las plantas de *Achillea lanulosa* de mayores altitudes tendían a semejarse a las plantas de menores altitudes en cuanto a la forma y tamaño de la hoja, como respuesta a un ambiente de crecimiento cálido. De igual manera, las plantas de bajas altitudes tendían a semejarse a las plantas de mayores altitudes cuando se hacían crecer en ambientes más fríos. En todos estos casos los datos sugieren que las morfologías pueden proveer ventajas adaptativas en cada ambiente (ver Gurevitch 1992).

CUADRO 1. CONDICIONES AMBIENTALES DE LAS TRES POBLACIONES.

| No. POBLACION | ALTITUD (m) | PRECIPITACION(mm) | TEMPERATURA(°C) |
|-----------------|-------------|-------------------|------------------|
| 1. OROTINA | 208 | 2323.4 | 26.0 |
| 2. CIUDAD COLON | 700 | 2587.8 | 23.4 |
| 3. MORAVIA | 1290 | 1924.6 | 19.9 |

CUADRO 2. EFECTOS INCLUIDOS EN LOS MODELOS DE ANALISIS DE VARIANZA Y SU INTERPRETACION.

| EFECTO | INTERPRETACION | OTRAS COMPONENTES NO TOMADOS EN CONSIDERACION |
|---|--|--|
| FIJOS: | | |
| 1. LOC: Localidad, ambiente de siembra. | Diferencias entre ambientes de siembra. | Diferencias de edad fisiológica entre procedencias al momento de la cosecha. |
| 2. PRO: Procedencia, población de recolecta. | Diferencias genéticas entre poblaciones recolectadas | Efectos ambientales residuales |
| 3. LOC*PRO: Interacción entre localidad y procedencia. | Diferencias genéticas de las respuestas de las poblaciones al ambiente. | |
| ALEATORIOS | | |
| 4. GEN(PRO): Genotipo dentro de procedencia, individuo recolectado de cada población. | Diferencias genéticas dentro de poblaciones | Efectos microambientales residuales. |
| 5. LOC*GEN(PRO): Interacción entre la localidad y el genotipo. | Diferencias genéticas de las respuestas de los genotipos dentro de procedencias al ambiente. | |
| 6. ERROR | Diferencias microambientales y error de medición | |

CUADRO 3. GRADOS DE LIBERTAD, VALORES DE F Y SIGNIFICANCIA DE LOS EFECTOS DE LOS ANALISIS DE VARIANZA.

| a. VARIABLES DE INFLORESCENCIA. | | | | | | | | | |
|---------------------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|-----------------------|---------------------|----------------------|--|--|
| EFECTO | LPI | API | LFC1 | DC | LPET | LEST | LPIS | | |
| LOCALIDAD (GL 2) | 14.75 (.0001) **** | 9.94 (.0001) **** | 8.98 (.0002) **** | 11.12 (.0001) **** | 17.91 (.0001) **** | 8.84 (.0002) *** | 7.47 (.0006) **** | | |
| PROCEDECIA (GL 2) | 4.62 (.0111) * | 3.89 (.0223) * | 6.82 (.0014) ** | 5.41 (.0053) ** | 7.41 (.0006) **** | 2.86 (.0602) ns | 7.58 (.0007) *** | | |
| GENOTIPO DENTRO PROC. (GL 54) | 1.13 (.2786) ns | 1.07 (.3584) ns | 1.36 (.0716) ns | 0.78 (.6570) ns | 0.99 (.4956) ns | 2.6 (.0001) **** | 2.35 (.0001) **** | | |
| LOC*PRO (GL 4) | 0.26 (.9052) ns | 1.83 (.1257) ns | 0.40 (.8061) ns | 1.02 (.3992) ns | 1.01 (.4059) ns | 2.19 (.0724) ns | 3.31 (.0122) * | | |
| LOC*GENOTIPO (PROC.) (GL 89) | 0.91 (.679) ns | 0.76 (.9266) ns | 0.67 (.9828) ns | 0.73 (.9476) ns | 0.72 (.9556) ns | 1.01 (.4602) ns | 0.76 (.9224) ns | | |

| b. VARIABLES DE INFRUCTESCENCIA. | | | | | |
|----------------------------------|--------------------|----------------------|--------------------|----------------------|-----------------------|
| EFECTO | LPF | APF | LPCF | LF | AP |
| LOCALIDAD (GL 2) | 1 (.3707) ns | 8.82 (.0002) *** | 0.91 (.4038) ns | 2.73 (.0679) ns | 0.34 (.7133) ns |
| PROCEDECIA (GL 2) | 2.04 (.1324) ns | 8.41 (.0003) *** | 4.87 (.0087) ** | 15.2 (.0001) **** | 16.22 (.0001) **** |
| GENOTIPO DENTRO PROC. (GL 55) | 1.79 (.0021) ** | 2.67 (.0001) **** | 1.51 (.0236) * | 2.48 (.0001) **** | 2.82 (.0001) **** |
| LOC*PRO (GL 4) | 1.45 (.2180) ns | 1.32 (.2643) ns | 0.82 (.5151) ns | 2.04 (.0907) ns | 1.69 (.1539) ns |
| LOC*GENOTIPO (PROC.) (GL 94) | 0.94 (.6287) ns | 1.27 (.0872) ns | 0.65 (.9902) ns | 0.93 (.6498) ns | 0.85 (.8024) ns |

| c. ANALISIS MULTIPLE DE VARIANZA. | |
|-----------------------------------|----------------------|
| EFECTO | LANERA DE VILAS |
| LOCALIDAD (GL 24) | 3.66 (.0001) **** |
| PROCEDECIA (GL 24) | 7.25 (.0001) **** |
| GENOTIPO DENTRO PROC. (GL 648) | 1.68 (.0001) **** |
| LOC*PRO (GL 48) | 1.15 (.2369) ns |
| LOC*GENOTIPO (PROC.) (GL 1056) | 0.98 (.6487) ns |

*=p<0.05; **=p<0.01; ***=p<0.001; ****=p<0.0001

CUADRO 4. VALORES DEL COEFICIENTE DE CORRELACION ENTRE LAS VARIABLES

| | LPI | API | LPCI | DC | LPET | LEST | LPIS | LPF | APF | LPCF | LF | AF |
|------------------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|---------------|----|
| INFLORESCENCIA | | | | | | | | | | | | |
| LPI | 1 | | | | | | | | | | | |
| API | 0.4816 (**) | 1 | | | | | | | | | | |
| LPCI | 0.4814 (**) | 0.3784 (**) | 1 | | | | | | | | | |
| DC | 0.3269 (**) | 0.3378 (**) | 0.4197 (**) | 1 | | | | | | | | |
| LPET | 0.3321 (**) | 0.3161 (**) | 0.3588 (**) | 0.9048 (**) | 1 | | | | | | | |
| LEST | 0.2736 (**) | 0.2155 (**) | 0.3551 (**) | 0.4066 (**) | 0.3623 (**) | 1 | | | | | | |
| LPIS | 0.2952 (**) | 0.2857 (**) | 0.3627 (**) | 0.4423 (**) | 0.3877 (**) | 0.6468 (**) | 1 | | | | | |
| INFRUCTESCENCIA | | | | | | | | | | | | |
| LPF | 0.2589 (**) | 0.1462 (*) | 0.0465 (NS) | 0.0139 (NS) | 0.0173 (NS) | 0.0135 (NS) | 0.0344 (NS) | 1 | | | | |
| APF | 0.1879 (**) | 0.3999 (**) | 0.0623 (NS) | 0.0778 (NS) | 0.1042 (NS) | 0.0098 (NS) | 0.1248 (NS) | 0.2775 (**) | 1 | | | |
| LPCF | 0.0958 (NS) | 0.027 (NS) | 0.0855 (NS) | 0.1489 (*) | 0.1894 (**) | 0.0878 (NS) | 0.0614 (NS) | 0.337 (**) | 0.1679 (*) | 1 | | |
| LF | -0.0879 (NS) | 0.0843 (NS) | -0.1846 (**) | -0.1443 (*) | -0.1451 (*) | -0.1031 (NS) | -0.0337 (NS) | 0.0616 (NS) | 0.259 (**) | 0.22 (**) | 1 | |
| AF | -0.0234 (NS) | 0.1642 (*) | -0.1330 (*) | -0.0664 (NS) | -0.0708 (NS) | -0.0616 (NS) | 0.0038 (NS) | 0.0937 (NS) | 0.3408 (**) | 0.2493 (**) | 0.924 (**) | 1 |

SE SUBRAYAN LOS COEFICIENTES DE CORRELACION DE LAS VARIABLES MAS CORRELACIONADAS, EN LAS CUALES SE HIZO UN ANALISIS DE COVARIANZA

*= $p < .01$; **= $p < .001$

CUADRO 5. VALORES DE F , GRADOS DE LIBERTAD Y SIGNIFICANCIA DE LOS EFECTOS INVOLUCRADOS EN EL MODELO DE ANALISIS DE COVARIANZA.

| VARIABLE | EFEECTO | VALOR DE F | GL | SIGNIFICANCIA (P) |
|----------|---------------------------|------------|----|-------------------|
| AF | LOCALIDAD | 3.85 | 2 | 0.0230 * |
| | PROCEDENCIA | 3.37 | 2 | 0.0364 * |
| | GENOTIPO DENTRO PROC. | 1.41 | 55 | 0.0476 * |
| | LOC*PRO | 0.08 | 4 | 0.9891 ns |
| | LOC*GENOTIPO DENTRO PROC. | 0.59 | 94 | 0.9978 ns |
| | LF | 722 | 49 | 1 0.0001 **** |
| LFET | LOCALIDAD | 7.87 | 2 | 0.0005 *** |
| | PROCEDENCIA | 4.12 | 2 | 0.0179 * |
| | GENOTIPO DENTRO PROC. | 1.38 | 54 | 0.0634 ns |
| | LOC*PRO | 0.29 | 4 | 0.8811 ns |
| | LOC*GENOTIPO DENTRO PROC. | 1.18 | 89 | 0.1769 ns |
| | DC | 910.12 | 1 | 0.0001 **** |

ns=p<0.05; **=p<0.01; ***=p<0.001; ****=p<0.0001

CUADRO 6. PROPORCION DE LOS COMPONENTES DE VARIANZA DE LOS EFECTOS ALEATORIOS DEL ANALISIS DE VARIANZA. EL GRADO DE DETERMINACION GENETICA CORRESPONDE AL EFECTO GEN(PRO).

| VARIABLES DE INFLORESCENCIA | | | | | |
|------------------------------|----------|----------|----------|----------|----------|
| | LPI | API | LPCI | DC | LPET |
| GEN(PRO) | 0.052666 | 0.012548 | 0.068574 | 0.000000 | 0.005467 |
| LOC*GEN | 0.014036 | 0.000000 | 0.000000 | 0.000000 | 0.000000 |
| ERROR | 0.933299 | 0.987452 | 0.931426 | 1.000000 | 0.994533 |
| LEST | | LPIS | | | |
| GEN(PRO) | 0.232237 | 0.228519 | | | |
| LOC*GEN | 0.000000 | 0.000000 | | | |
| ERROR | 0.767763 | 0.771481 | | | |
| VARIABLES DE INFRACTESCENCIA | | | | | |
| | LPF | APF | LPCF | LF | AF |
| GEN(PRO) | 0.102076 | 0.173781 | 0.144584 | 0.219775 | 0.270708 |
| LOC*GEN | 0.000000 | 0.12183 | 0.000000 | 0.000000 | 0.000000 |
| ERROR | 0.897924 | 0.704389 | 0.855416 | 0.780225 | 0.729292 |

LOS EFECTOS SIGNIFICATIVOS SE ENCUENTRAN EN NEGRITA

CUADRO 7. PROPORCION DE LOS COMPONENTES DE VARIANZA DE LOS EFECTOS ALEATORIOS DE LAS VARIABLES CORREGIDAS POR LAS COVARIABLES. EL GRADO DE DETERMINACION GENETICA CORRESPONDE AL EFECTO GEN(PRO).

| VARIABLE | COVARIABLE | GEN(PRO) | LOC*GEN | ERROR |
|----------|------------|----------|----------|----------|
| LF | LF | 0.119439 | 0.000000 | 0.880560 |
| LPET | DC | 0.035005 | 0.077964 | 0.887031 |

LOS EFECTOS SIGNIFICATIVOS SE ENCUENTRAN EN NEGRITA

CUADRO 3. PROPORCION RELATIVA DE CONTRIBUCION DE TODOS LOS EFECTOS A LA VARIANZA TOTAL.

| | LOC | PRO | LOC*PRO | GEN(PRO) | LOC*GEN | Error |
|------|-------|-------|---------|----------|---------|-------|
| LPI | 0.132 | 0.038 | 0.000 | 0.051 | 0.000 | 0.780 |
| API | 0.075 | 0.052 | 0.023 | 0.012 | 0.000 | 0.837 |
| LPCI | 0.105 | 0.064 | 0.000 | 0.059 | 0.000 | 0.772 |
| DC | 0.113 | 0.039 | 0.002 | 0.000 | 0.000 | 0.846 |
| LPET | 0.149 | 0.045 | 0.007 | 0.008 | 0.000 | 0.791 |
| LEST | 0.031 | 0.011 | 0.019 | 0.221 | 0.000 | 0.718 |
| LPIS | 0.039 | 0.038 | 0.065 | 0.196 | 0.000 | 0.662 |
| LPF | 0.000 | 0.020 | 0.000 | 0.096 | 0.000 | 0.884 |
| APF | 0.059 | 0.062 | 0.000 | 0.158 | 0.108 | 0.613 |
| LPCF | 0.003 | 0.030 | 0.000 | 0.138 | 0.000 | 0.829 |
| LF | 0.000 | 0.089 | 0.038 | 0.193 | 0.000 | 0.681 |
| AF | 0.000 | 0.099 | 0.015 | 0.241 | 0.000 | 0.644 |

LOS EFECTOS SIGNIFICATIVOS SE ENCUENTRAN EN NEGRITA

CUADRO 9. PROPORCION RELATIVA DE CONTRIBUCION DE TODOS LOS EFECTOS A LA VARIANZA TOTAL, PARA LAS VARIABLES CORREGIDAS POR MEDIO DEL ANALISIS DE COVARIANZA.

| VAR/COV | LOC | PRO | LOC*PRO | GEN(PRO) | LOC*GEN | ERROR |
|---------|---------|----------------|---------|----------------|---------|---------|
| AF/LF | .038218 | .029797 | .000000 | .113099 | .000000 | .818886 |
| LPET/DC | .065491 | .029375 | .000000 | .038481 | .055523 | .811130 |

LOS EFECTOS SIGNIFICATIVOS SE ENCUENTRAN EN NEGRITA

CUADRO 10. ESTIMACION DE PROMEDIOS Y ERRORES ESTANDAR (EN PARENTESIS) POR EL METODO DE MINIMOS CUADRADOS DE LOCALIDADES Y PROCEDENCIAS PARA TODAS LAS VARIABLES.

| | LOC | | | PRO | | |
|------------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| | OROTINA | C.COLON | MORAVIA | OROTINA | C.COLON | MORAVIA |
| VARIABLES DE INFLORESCENCIA | | | | | | |
| LPI (mm) | 8.9628 (0.3349) | 10.1357 (0.3913) | 11.5817 (0.3471) | 10.2325 (0.2776) | 9.4508 (0.3960) | 10.9969 (0.4219) |
| API (mm) | 0.6340 (0.0091) | 0.6378 (0.0106) | 0.6872 (0.0094) | 0.6723 (0.0075) | 0.6502 (0.0108) | 0.6366 (0.0115) |
| LPCI (mm) | 4.3159 (0.0848) | 4.3094 (0.0991) | 4.7880 (0.0879) | 4.2678 (0.0703) | 4.3831 (0.1002) | 4.7624 (0.1068) |
| DC (mm) | 7.3133 (0.1060) | 7.2446 (0.1238) | 7.9275 (0.1099) | 7.4070 (0.0879) | 7.2526 (0.1253) | 7.8258 (0.1335) |
| LPET (mm) | 4.0953 (0.0554) | 4.0427 (0.0647) | 4.4920 (0.0574) | 4.1176 (0.0459) | 4.0041 (0.0655) | 4.4082 (0.0698) |
| LEST (mm) | 2.0138 (0.0259) | 2.0510 (0.0303) | 2.1354 (0.0269) | 2.0408 (0.0215) | 2.0279 (0.0307) | 2.1314 (0.0327) |
| LPIS (mm) | 2.8067 (0.0350) | 2.7902 (0.0408) | 2.9838 (0.0362) | 2.9389 (0.0290) | 2.7217 (0.0413) | 2.9201 (0.0440) |
| VARIABLES DE INFRUCTESCENCIA | | | | | | |
| LEF (mm) | 12.9141 (0.2878) | 13.8408 (0.3665) | 13.0725 (0.3340) | 13.5818 (0.2838) | 12.7057 (0.3697) | 13.5399 (0.3845) |
| AEF (mm) | 0.7250 (0.0080) | 0.7485 (0.0102) | 0.7763 (0.0093) | 0.7741 (0.0079) | 0.7371 (0.0103) | 0.7386 (0.0107) |
| LPCF (mm) | 6.7999 (0.0927) | 6.7919 (0.1181) | 6.9221 (0.1076) | 6.6378 (0.0914) | 6.7467 (0.1191) | 7.1294 (0.1238) |
| LF (mm) | 6.1245 (0.0647) | 5.9800 (0.0824) | 5.8682 (0.0751) | 6.2761 (0.0638) | 5.8536 (0.0831) | 5.8430 (0.0864) |
| AF (mm) | 6.5909 (0.0679) | 6.5562 (0.0864) | 6.4929 (0.0787) | 6.8518 (0.0669) | 6.3310 (0.0872) | 6.4573 (0.0906) |
| VARIABLES CORREGIDAS | | | | | | |
| AE/LF | 6.5385 (0.0293) | 6.6406 (0.0373) | 6.6832 (0.0343) | 6.6558 (0.0294) | 6.5351 (0.0360) | 6.6713 (0.0395) |
| LPET/DC | 4.1759 (0.0240) | 4.1557 (0.0282) | 4.2830 (0.0256) | 4.1540 (0.0199) | 4.2134 (0.0285) | 4.2472 (0.0305) |

CUADRO 11. RESULTADOS DE LAS COMPARACIONES MULTIPLES DE LAS VARIABLES CON EFECTOS SIGNIFICATIVOS DE LOCALIDAD Y PROCEDENCIA.

| VARIABLES | EFECTOS | |
|-----------|---------------------|----------------------------|
| | LOCALIDAD | PROCEDENCIA |
| LPI | MOR <u>CCOL</u> ORO | <u>MOR</u> ORO |
| API | MOR <u>CCOL</u> ORO | ORO <u>CCOL</u> |
| | | ORO <u>CCOL</u> |
| | | <u>CCOL</u> MOR |
| LPCI | MOR ORO <u>CCOL</u> | MOR <u>CCOL</u> ORO |
| IC | MOR ORO <u>CCOL</u> | MOR ORO <u>CCOL</u> |
| LPET | MOR ORO <u>CCOL</u> | MOR ORO <u>CCOL</u> |
| LPIS | MOR ORO <u>CCOL</u> | ORO MOR <u>CCOL</u> |
| APF | MOR <u>CCOL</u> ORO | ORO <u>MOR</u> <u>CCOL</u> |
| AF/LF | MOR <u>CCOL</u> ORO | MOR ORO <u>CCOL</u> |
| LPET/DC | MOR ORO <u>CCOL</u> | <u>MOR</u> <u>CCOL</u> |
| | | <u>CCOL</u> ORO |

CCOL:CIUDAD COLON, MOR:MORAVIA, ORO:OROTINA
 LOS PROMEDIOS SE ENCUENTRAN ORDENADOS DESCENDENTEMENTE.
 SE SUBRAYAN LOS PROMEDIOS NO SIGNIFICATIVAMENTE DIFERENTES. $\alpha > 0.05$
 LAS COVARIABLES APARECEN A CONTINUACION DE LA VARIABLE.

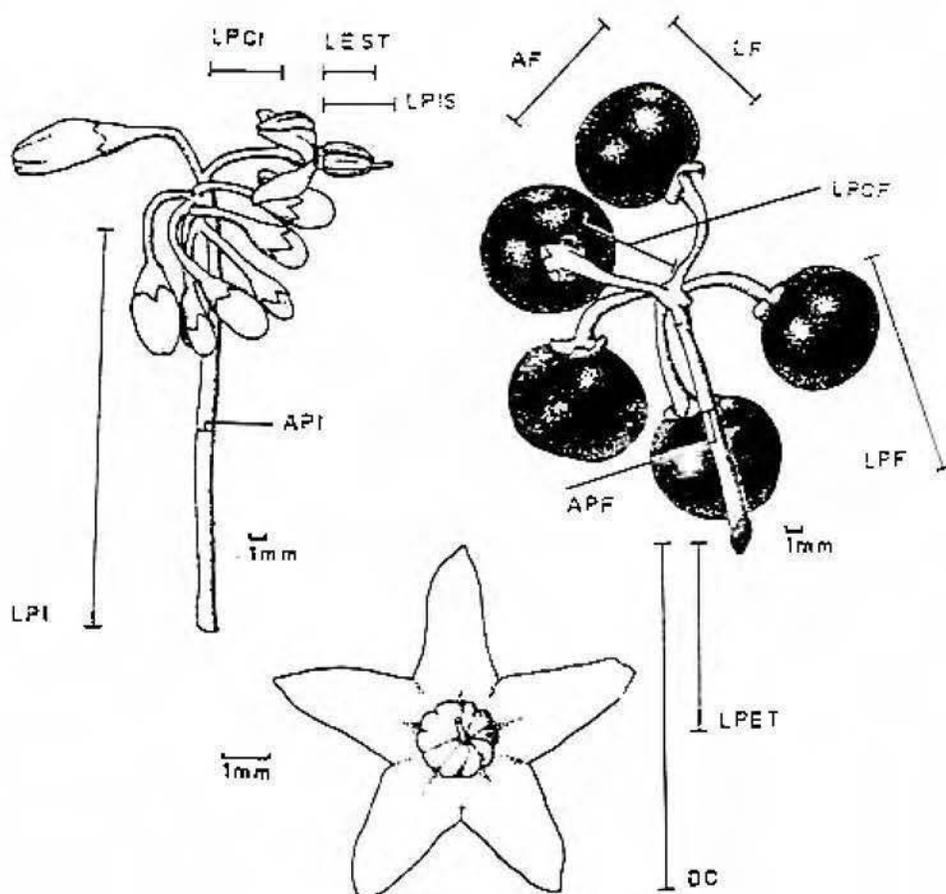


FIGURA 1. VARIABLES MORFOLOGICAS DE INFLORESCENCIA E INFRUCTESCENCIA. LPI: LONGITUD DEL PEDUNCULO DE LA INFLORESCENCIA; API: ANCHO DEL PEDUNCULO DE LA INFLORESCENCIA; LPCI: LONGITUD DEL PEDICELO DE LA INFLORESCENCIA; DC: DIAMETRO DE LA COROLA; LPET: LONGITUD DEL PETALO MAYOR; LPIS: LONGITUD DEL PISTILO; LEST: LONGITUD DE ESTAMERES; LPP LONGITUD DEL PEDUNCULO DE LA INFRUCTESCENCIA; APF: ANCHO DEL PEDUNCULO DE LA INFRUCTESCENCIA; LPCF: LONGITUD DEL PEDICELO DE LA INFRUCTESCENCIA; LF: LONGITUD DEL FRUTO Y AF: ANCHO DEL FRUTO.

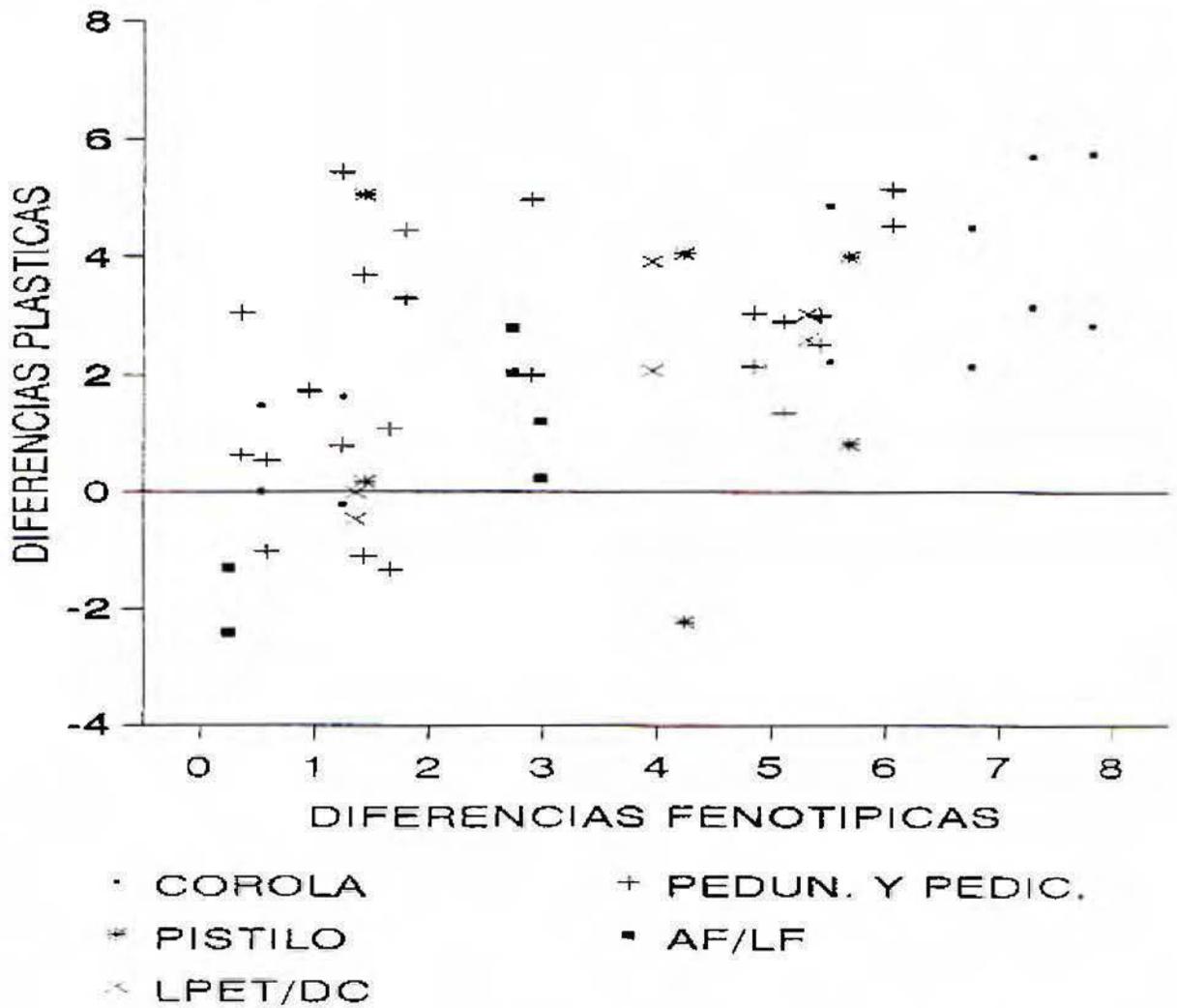


FIGURA 2. DIFERENCIAS ENTRE DOS PROMEDIOS DE PLANTAS NATIVAS CONTRA LAS DIFERENCIAS PLASTICAS DE ESAS MISMAS PLANTAS CRECIDAS EN AMBOS AMBIENTES. LAS VARIABLES SE ENCUENTRAN AGRUPADAS DE ACUERDO A CONJUNTOS DE MAYOR CORRELACION.

BIBLIOGRAFIA

- Bell, G. 1985. On the function of flowers. Proc. R. Soc. Lon. B 224:223-265.
- Bowers, K.A.W. 1975. The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae). Amer. J. Bot. 62(6):633-638.
- Bredshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Adv. Genet. 13:115-155.
- Briggs, D. & S.M. Walters. 1984. Plant variation and evolution. Cambridge University Press. London. 412 p.
- Buchmann, S.I. & J.H. Cane. 1989. Bees assess pollen returns while sonicating *Solanum* flowers. Oecologia 81:289-294.
- Calderón, S. y P.C. Stanley. 1941. Flora salvadoreña: lista preliminar de las plantas de El Salvador. Imprenta Nacional, San Salvador. 450 p.
- Clausen, J. K.K. Keck & W.M. Hiesey. 1941. Regional differentiation in plant species. Am. Nat. 75(758):231-250.
- Chapin, F.S. & M.C. Chapin. 1981. Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. Ecology 62(4):1000-1009.
- Ceplik, G.P. & J.A. Quinn. 1988. Quantitative variation of life history traits in amphicarpic peatnutgrass (*Amphicarpum purshii*) and its evolutionary significance. Amer. J. Bot. 75(1):123-131.
- Edmonds, J.M. 1972. A synopsis of the taxonomy of *Solanum* sect. *Solanum* (Maurella) in South America. Kew Bull. 27(1):95-114.
- Edmonds, J.M. 1979. Biosystematics of *Solanum* L., section *Solanum* (Maurella). In J.G. Hawkes, Lester, P.N. and Skelking, A.D. (ed.). The biology and taxonomy of the Solanaceae. Linnean Society Symposium series. Academic Press, London.
- Faegri, K & L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. 3rd. ed. Pergamon Press. Oxford. 244 p.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. Longman Scientific & Technical, England. 438 p.
- Futuyma, D.J. 1986. Evolutionary biology. 2nd ed. Sinauer Associates, Massachusetts. 600 p.

- Galen, C. & M.L. Stanton. 1989. Bumble bee pollination and floral morphology: factors influencing pollen dispersal in the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *Amer. J. Bot.* 76(3):419-426.
- Galen, C., J.S. Shore & H. Deyoe. 1991. Ecotypic divergence in alpine *Polemonium viscosum*: genetic structure, quantitative variation, and local adaptation. *Evol.* 45(5):1216-1228.
- Gurevitch, J. 1992. Sources of variation in leaf shape among two populations of *Achillea lanulosa*. *Genetics* 130:385-394.
- Harberd, D.J. 1957. The within population variance in gene-ecological trials. *New Phytol.* 56:269-280.
- Hartmann, H.T. & D.E. Kester. 1987. Propagación de plantas principios y prácticas. Continental, México. 760 p.
- Hartrick, P.W. 1983. Genetics of populations. Science Books International, Boston. 629 p.
- Heiser, C.G. 1955. The *Solanum nigrum* complex in Costa Rica *Ceiba* 4:293-299.
- Henderson, R.J.F. 1974. *Solanum nigrum* L (Solanaceae) and related species in Australia. *Contr. Queensland Herb.* No. 16. 80 p.
- Heslop-Harrison, J. 1964. Forty years of geneecology. *Adv. Ecol. Res.* 2:159-247.
- Hessey, W.M. 1953. Comparative growth between and within climatic races of *Achillea* under controlled conditions. *Evol.* 7:297-316.
- Lechowics, M.J. & P.A. Blais. 1988. Assessing the contributions of multiple interacting traits to plant reproductive success: environmental dependence. *J. Evol. Biol.* 1:255-273.
- Lotz, L.A.P. & C.W.P.M Blom. 1986. Plasticity en life-history traits of *Plantago major* L. ssp. *pleiosperma* Pilger. *Oecologia* 69:25-30.
- Lotz, L.A.P., H. Olff & P.H. van Tienderen. 1990. Within population variability in morphology and life history of *Plantago major* L. ssp. *pleiosperma* Pilger in relation to environmental heterogeneity. *Oecologia* 84:404-410.
- Martínez, A.B. y F.J. Delgado. 1984. Rendimiento y contenido de proteína en hierba mora (*Solanum* sp.) a diferentes etapas de desarrollo y números de cortes por etapa. *Tikalía* 3(2):78-83.

- Melgar, S.A. 1994. Análisis multivariado de componentes genético y ambiental de variables de inflorescencia e infructescencia en tres poblaciones de *Solanum americanum* Mill. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica. San José.
- Neuffer, B. & S. Bartelheim. 1989. Gen-ecology of *Capsella bursa-pastoris* from an altitudinal transect in the Alps. *Oecologia* 81:521-527.
- Igg, A.G., JR., B.S. Rogers & E.E. Schilling. 1981. Characterization of Black Nightshade (*Solanum nigrum*) and related species in the United States. *Weed Science* 29(1):27-32.
- Polak, M. & R. Trivers. 1994. The science of symmetry in biology. *TREE* 9(4):122-124.
- Eice, K.J. & R.N. Mack. 1991a. Ecological genetics of *Bromus tectorum*. I. A hierarchical analysis of phenotypic variation. *Oecologia* 88:77-83.
- Eice, K.J. & R.N. Mack. 1991b. Ecological genetics of *Bromus tectorum*. III. The demography of reciprocally sown populations. *Oecologia* 88:91-101.
- Eice, S.A. & F.A. Bazzaz. 1989a. Growth consequences of plasticity of plant traits in response to light conditions. *Oecologia* 78:508-512.
- Eice, S.A. & F.A. Bazzaz. 1989b. Quantification of plasticity of plant traits in response to light intensity: comparing phenotypes at a common weight. *Oecologia* 78:802-807.
- Ev. J. & H.A. Mooney. 1982. Physiological adaptation and plasticity to water stress of coastal and desert populations of *Heliotropium curassavicum* L. *Oecologia* 52:370-375.
- SAS Institute, Inc. 1985. SAS User's guide: statistics, version 5. SAS Institute Inc, USA. 956 p.
- Steiner, S.M. & J. Goodnight. 1984. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evol.* 38 (4):845-855.
- Shilling, E.E. 1981. Systematics of *Solanum* sect. *Solanum* (*Solanaceae*) in North America. *Syst. Bot.* 6(2):172-185.
- Shlichting, C.D. & D.A. Levin. 1984. Phenotypic plasticity of annual phlox: tests of some hypotheses. *Amer. J. Bot.* 71(2):252-260.
- Shlichting, C.K. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:667-693.

- Elander, J.A. 1985. The genetic basis of the ecological amplitude of *Spartina patens*. II. Variance and correlation analysis. *Evol.* 39(5):1034-1052.
- Elms, D.A. & R.W. Pearcy. 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *Amer. J. Bot.* 79(4) 449-455.
- Erythe S.R. & I. Hutchinson. 1989. Ecological plasticity in *Carex lyngbyei*: evidence from transplant experiments. *Can. J. Bot.* 67:3618-3624.
- Spillari Figueroa, M.M. 1983. Composición química de diferentes cultivares de hierba mora (*Solanum* spp), chipilín (*Crotalaria longirostrata*), y amaranto (*Amaranthus* spp). Tesis fitotecnista. Universidad Rafael Landívar, Guatemala.
- Stanton, M.L. & R.E. Preston. 1988. Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *Amer. J. Bot.* 75(4):528-539.
- Stebbins, G.L. & E.F. Paddock. 1949. The *Solanum nigrum* complex in Pacific North America. *Madroño* 10:70-81.
- Sultan, S.E. & F.A. Bazzaz. 1993a. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evol.* 47(4):1009-1031.
- Sultan, S.E. & F.A. Bazzaz. 1993b. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. II. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evol.* 47(4):1032-1049.
- Sultan, S.E. & F.A. Bazzaz. 1993c. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment. *Evol.* 47(4):1032-1049.
- Steel, R.G.D. & J.H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statistics: a biometrical approach. Mc Graw-Hill. New York. 633 p.
- Taylor, D.R. & L.W. Aarssen. 1988. An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (Graminae). *Amer. J. Bot.* 75(3):401-413.
- Wasson, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3:211-350.
- Wasson, G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. *Hereditas* 6: 147-236.

- Vásquez Solórzano, J.A. 1984. Estudio del proceso germinativo en hierba mora (*Solanum* sp.). Tesis Ing. Agr. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Vásquez Vásquez, F.J. 1983. Recolección y caracterización del germoplasma de hierba mora (*Solanum* sp.) de la vertiente del Pacífico de la República de Guatemala. Tesis Ing. Agr. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Velásquez Miranda, M. 1986. Caracterización agromorfológica de 35 cultivares de hierba mora (*Solanum* spp.) nativos de Guatemala, en el Valle de la Asunción. Tesis Ing. Agr. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Venable, D.L. & A. Burquez 1989. Quantitative genetics of size, shape, life-history, and fruit characteristics of seed-heteromorphic composite *Heterosperma pinnatum*. I. Variation within and among populations. *Evol.* 43(1):113-124.
- Warwick, S.I. & D. Briggs. 1978. The geneecology of lawn weeds. I. Population differentiation in *Poa annua* L. in a mosaic environment of bowling green lawns and flower beds. *New Phytol.* 81:711-723.
- Warwick, S.I. & D. Briggs. 1979. The geneecology of lawn weeds. III. Cultivation experiments with *Achillea millefolium* L. *Bellis perennis* L. *Plantago lanceolata* L., *Plantago major* L. and *Prunella vulgaris* L. collected from lawns and contrasting grassland habitats. *New Phytol.* 83:509-536.
- Widen, P. & S. Andersson. 1993. Quantitative genetics of life-history and morphology in a rare plant. *Senecio integrifolius*. *Heredity* 70:503-514.
- Wilde, A.R. & O. Ahtola. 1978. Analysis of covariance. Sage Publications, California. 93 p.
- Wolff, K & W. Van Delden. 1989. Genetic analysis of ecological relevant morphological variability in *Plantago lanceolata* L. IV. Response and correlated response to bidirectional selection for leaf angle. *Heredity* 62:153-160.
- Woodson, R.E. & R.W. Schery. 1973. Flora of Panama. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60(3):573-780.
- Zasora González, I.A. 1987. Evaluación preliminar de 16 variedades de hierba mora (*Solanum* sp.) bajo las condiciones de la ciudad capital y Sacatepéquez. Tesis Ing. Agr. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.

Capítulo II

ANALISIS MULTIVARIADO DE COMPONENTES
GENETICO Y AMBIENTAL DE VARIABLES DE
INFLORESCENCIA E INFRUCTESCENCIA EN
TRES POBLACIONES DE
Solanum americanum Mill.

RESUMEN

Se realizó un experimento de trasplantes recíprocos de clones con el objetivo de estudiar las diferencias entre poblaciones de hierba mora (*Solanum americanum* Mill.) desde un enfoque multivariado, basado en variables morfológicas de inflorescencia e infructescencia. Las tres poblaciones estudiadas se encuentran a lo largo del ámbito altitudinal de la especie en Costa Rica. Se obtuvieron los componentes genético y ambiental entre y dentro de poblaciones de las correlaciones entre las variables. De las 12 variables estudiadas, se encontró una alta correlación sólo en tres pares, la cual se observó en todos los componentes, por lo que se concluyó que dichas variables estaban midiendo el mismo carácter. El resto de las variables no estuvieron correlacionadas tan consistentemente, lo que sugiere que existe una buena proporción de variación particular de cada variable. Las correlaciones microambientales (dentro de localidades de siembra) fueron bajas en comparación con las correlaciones genéticas y ambientales entre poblaciones. Las correlaciones entre variables cambiaron significativamente entre procedencias y entre localidades de siembra, lo cual puede tener origen y repercusiones en las respuestas a selección. Se hizo un análisis de factores de la matriz de covarianza total, para reducir el número de variables estudiadas, y se encontró que se formaron cuatro grupos de variables. Dos de estos grupos presentaron diferencias significativas y paralelas entre poblaciones de los componentes genético y ambiental. Asimismo, se llevó a cabo un análisis canónico discriminante para determinar los conjuntos de variables que separan mejor las combinaciones de procedencias y localidades de siembra, y se encontró que la primera variable canónica, basada en variables de tamaño de la flor, separa las localidades y las procedencias, y que las diferencias entre localidades y procedencias son paralelas.

La existencia de paralelismo entre los componentes genético y ambiental puede provenir de resultado de selección natural, aunque no puede descartarse que el azar esté actuando si los caracteres son selectivamente neutros.

INTRODUCCION

Al igual que las varianzas, las correlaciones entre variables pueden tener componentes tanto genéticos como ambientales, y estos pueden distribuirse entre y dentro de poblaciones. Las correlaciones genéticas pueden darse debido a que las variables están midiendo caracteres gobernados por los mismos genes o genes muy ligados (Silander 1985). El ambiente puede causar correlación en la medida en que dos caracteres estén influenciados por las mismas diferencias en condiciones ambientales (Falconer 1981). Un ejemplo de correlación ambiental comúnmente encontrado en las plantas es la clorosis de las hojas y la reducción en el crecimiento producidos como síntomas típicos ante deficiencias de nitrógeno (Greulach 1973).

El estudio de las correlaciones entre variables medidas en una especie reviste importancia desde distintos puntos de vista. Desde un enfoque evolutivo, las relaciones entre variables pueden tener repercusiones en la evolución de las especies, por medio de restricciones en las respuestas a la selección (Wilson 1988, Arnold 1992). Dichas restricciones pueden darse debido a que los caracteres se encuentran genéticamente correlacionados por medio de pleiotropía, epistasis o desequilibrio gamético (Falconer 1981, Silander 1985). Por lo tanto, una selección simultánea sobre dos caracteres pero en sentido opuesto a la correlación genética, puede dar una respuesta limitada aún en presencia de cantidades significativas de variación genética aditiva (Cowley & Atchley 1990). Al contrario, selección en el mismo sentido de la correlación genética puede dar una respuesta acelerada a la selección (Falconer 1981). Las relaciones entre variables pueden cambiar debido al ambiente de crecimiento (Schlichting 1989, Waitt & Levin 1993). Estos cambios ambientales pueden traer como consecuencia que los

genes pleiotrópicos, ligados o con relaciones epistáticas sean capaces de responder de diferente manera en cada ambiente, cuando los caracteres gobernados por ellos son sujetos a selección simultánea (ver modelo en Stearns *et al.* 1991). De lo anterior se deduce que el estudio de los cambios en las correlaciones permite identificar posible dependencia ambiental, de la capacidad de respuesta a selección de caracteres seleccionados simultáneamente.

Las relaciones entre variables pueden ser diferentes entre poblaciones, esto puede ocurrir como consecuencia de diferenciación en frecuencias alélicas, producto de deriva o de distintas presiones de selección en los distintos caracteres (Falconer 1981, Silander 1985). La comparación de las relaciones entre variables para cada procedencia y ambiente de siembra, permiten evaluar la existencia de diferencias significativas con potenciales o repercusiones evolutivas (Schlichting 1989).

Si algunas variables se encuentran altamente correlacionadas, el estudio por separado de cada una de ellas podrá dar información redundante; esto ocurre si dichas variables están midiendo lo que es el mismo carácter (Cheplick & Quinn 1988). Para obtener evidencia de si esto ocurre así, pueden estudiarse las relaciones entre variables a nivel fenotípico, genético y ambiental, entre y dentro de poblaciones (Humphreys 1991). Correlaciones consistentemente altas en todos estos componentes sugieren que las variables están midiendo el mismo carácter.

Pueden analizarse las correlaciones entre las variables para conocer qué conjuntos de ellas contribuyen a separar mejor los fenotipos de cada procedencia criada en cada localidad (ver Análisis Canónico en Johnson & Wichern 1982, Manly 1986). Asimismo, puede estudiarse el comportamiento de

estos conjuntos de variables para determinar la dirección de las diferencias genéticas y ambientales. Un paralelismo entre ambas diferencias puede sugerir orígenes adaptativos de las mismas (Gurevitch 1992, Melgar 1994), aunque no puede descartarse el azar.

En el presente estudio se analizó un conjunto de 12 variables morfológicas de inflorescencia e infructescencia. Dichas variables fueron medidas en un experimento de trasplantes recíprocos de clones de hierba mora (*Solanum americanum* Mill.), entre tres poblaciones situadas a lo largo del ámbito altitudinal de la especie en Costa Rica (Melgar 1994). Se hizo un análisis de factores basado en la variación total para eliminar información redundante y reducir el número de variables y luego se obtuvieron los componentes genético y ambiental, entre y dentro de poblaciones de las correlaciones entre variables. Se realizó un análisis canónico para identificar las variables con mayor contribución de los componentes genético y ambiental entre poblaciones e identificar paralelismos entre ambos componentes. Por último, se determinó si existe variación de las correlaciones entre las variables debidas al componente genético y ambiental entre poblaciones. Todos estos análisis permiten visualizar algunas implicaciones evolutivas que tienen las correlaciones entre variables, con relación a la posibilidad de adaptación ante cambios ambientales.

MATERIAL Y MÉTODOS

ESPECIE DE ESTUDIO:

La hierba mora (*Solanum americanum* Mill.) es una herbácea de vida corta o anual que raramente alcanza hasta 1.5 m de altura (Ogg *et al.* 1981) y es una de las especies de solanáceas más ampliamente distribuida (Woodson & Schery 1973), ya que se le encuentra en América, Eurasia y Australia (Edmonds 1972). Posee inflorescencias e infrutescencias en forma de cimas extra axilares bastante condensadas (umbeliformes) (Ogg *et al.* 1981). La inflorescencia posee varias flores y el pedúnculo es delgado y no ramificado (Woodson & Schery 1973). Las flores miden hasta un cm de diámetro. Los frutos son bayas negras lustrosas con un diámetro de 4-8 (-15)mm (Stebbins & Paddock 1949, Woodson & Schery 1973), y posee un número de cromosomas $n=12$ (Woodson & Schery 1973). Algunos ensayos sugieren que esta planta es principalmente autopolinizada; sin embargo, la exogamia probablemente ocurre (Henderson 1974, Edmonds 1979). Durante los ensayos en el campo, se observó que las flores eran visitadas por abejas de las familias Halictidae y Megachilidae, en busca de polen. Es una especie común en áreas recientemente perturbadas y es muy variable (Ogg *et al.* 1981, Schilling 1981). En Costa Rica se encuentra en altitudes que van de cerca del nivel del mar hasta 1370 m, aunque es escasa a elevaciones inferiores a los 300 m (Heiser 1955).

RECOLECCION Y MULTIPLICACION DEL MATERIAL EXPERIMENTAL:

Se recolectaron 27, 22 y 21 plantas en las poblaciones de Orotina, Ciudad Colón y Moravia, respectivamente, entre los meses de agosto y octubre de 1992 (Cuadro 1).

La recolecta se realizó independiente del microambiente. La distancia mínima entre una planta y otra fue de 100 m. Esto permitió disminuir la posibilidad de recolectar individuos emparentados (Harberd 1957, Heslop-Harrison 1964). Por lo tanto, cada planta recolectada fue considerada un genotipo distinto.

Las plantas en el campo se recolectaron completas. Se colocaron debidamente identificadas en bolsas plásticas y se agregó agua, para mantenerlas vivas durante el transporte. En el invernadero se dividieron los tallos en nueve fragmentos de por lo menos tres nudos, para tener replicados de los mismos genotipos. La base de cada fragmento fue sumergida 5 segundos, en una solución de Acido Indolbutírico, 500 ppm en alcohol al 70% (método de inmersión en solución concentrada, Hartmann y Kester 1987). Luego se sembraron en arena de río en recipientes plásticos individuales. Se mantuvieron en el invernadero por un mínimo de tres semanas hasta que enraizaron.

ENSAYO DE CAMPO:

Las plantas sobrevivientes al enraizamiento fueron 22, 20 y 18, para las poblaciones de Orotina, Ciudad Colón y Moravia, respectivamente. Tres réplicas de cada genotipo fueron trasplantadas a cada uno de los lugares de donde se recolectaron. La siembra se realizó del 21 al 29 de octubre de 1992. Se limpió el terreno de otras plantas y se prepararon hileras con azadón. Se sembraron las plantas espaciadas 60 cm. Esto se hizo para evitar la competencia, debido a que ésta puede aumentar la varianze y de esta manera oscurecer las relaciones existentes (Briggs & Walters, 1984). Se sembraron las plantas de manera que las plantas vecinas formaran un hexágono alrededor de cada planta. La disposición de las plantas en el campo fue al azar, se

regaron cada cuatro días cuando hizo falta precipitación durante ese período, y se eliminaron malezas periódicamente. El efecto que pudieron tener estos tratamientos fue el de disminuir la diferenciación ambiental entre localidades, debido a que se homogenizó una porción del ambiente.

Se dejaron crecer los individuos sin fertilización ni fumigación hasta que alcanzaran la fase reproductiva. Hubo mortalidad de algunas réplicas y se cosecharon flores y frutos de 22, 17 y 18 genotipos procedentes de Orotina, Ciudad Colón y Moravia, respectivamente. Las plantas en el campo fueron cosechadas primero en Orotina, donde crecieron más rápidamente, luego en Ciudad Colón y por último en Moravia. Se conservaron inflorescencias e infructescencias en alcohol 70% hasta el momento de ser medidas. Para ello se utilizó un vernier y un estereóscopo con micrómetro ocular. Se midieron las siguientes variables: 1. Longitud del pedúnculo de la inflorescencia (LPI); 2. Ancho del pedúnculo de la inflorescencia (API); 3. Longitud del pedicelo de la inflorescencia (LPCI) 4. Diámetro de la corola (DC); 5. Longitud del pétalo mayor (LPET); 6. Longitud del pistilo (LPIS); 7. Longitud de estambres (LEST); 8. Longitud del pedúnculo de la infructescencia (LPF); 9. Ancho del pedúnculo de la infructescencia (APF); 10. Longitud del pedicelo de la infructescencia (LPCF); 11. Longitud del fruto (LF); 12. Ancho del fruto (AF).

RESULTADOS

Se obtuvieron matrices de correlaciones para estudiar las relaciones entre las variables. Primero, se obtuvo la matriz de correlación total y luego se tomaron en cuenta los distintos componentes que pueden ser estudiados en este experimento de trasplantes, y se obtuvo para cada uno la matriz de correlaciones. Dichos componentes están descritos en el Cuadro 2. Los primeros tres se consideraron efectos fijos y el resto aleatorios (Taylor & Aarssen 1988).

Algunas variables se encuentran más correlacionadas entre sí, debido a que pueden estar midiendo órganos o unidades. Se realizó un análisis de factores para encontrar estos conjuntos de variables más correlacionadas. Dicho análisis permite encontrar pocas variables, o factores, formados por los grupos de variables más correlacionadas. Dichos factores son variables subyacentes, representativas de grupos de variables reales altamente correlacionadas entre sí. De esta manera, se puede resumir la información de todas las variables en grupos, cada uno correspondiente a un factor (Johnson & Wichern 1982, Manly 1986). El propósito de estos análisis es determinar conjuntos de variables que representen medidas de un mismo órgano o unidad.

El análisis de factores de la matriz de correlaciones total permitió obtener cuatro grupos (Cuadros 3 y 4). Se le puso un nombre a cada factor, para resumir las características de las variables del grupo. Estos grupos representan las variables que en general tuvieron un comportamiento semejante, y por lo tanto, correlaciones altas entre ellas. Se hizo un análisis de varianza de los factores y se encontró que sólo el segundo factor (tamaño de la corola) y el cuarto (estambres y pistilos), presentan diferencias significativas entre localidades y procedencias,

simultáneamente (Cuadro 5).

Las correlaciones entre variables para cada uno de los componentes fueron calculadas con base en las varianzas y covarianzas entre variables. Dichos valores fueron estimados a partir de las matrices de sumas de cuadrados y productos cruzados tipo III por medio del comando PROC GLM, MANOVA/PRINTH PRINTE (SAS Inc, 1985), y las fórmulas de estimación de componentes de varianzas RANDOM en PROC GLM (SAS Inc, 1985). Para cada par de variables se dividió la covarianza estimada dentro de la raíz cuadrada de la multiplicación de las varianzas de ambos caracteres (Falconer 1981, Via 1984). Como resultado de este procedimiento, algunas de las estimaciones dieron valores mayores que uno, como se ha encontrado en otros trabajos con diseños no balanceados (Weis *et al.* 1987). Por medio del estudio de las correlaciones se puede observar si un par de caracteres varía de manera conjunta, en la misma dirección o en direcciones opuestas, para cada uno de los componentes del modelo (Cuadro 2). Así, puede estimarse el grado de correlación genética y ambiental entre y dentro de poblaciones, entre pares de variables. No se hicieron pruebas de significancia para las correlaciones, debido a que para diseños complejos y desbalanceados, no se conocen los errores estándar de los componentes de varianza (Via 1984). Así, las comparaciones entre variables fueron hechas de una manera exploratoria.

No se incluyó la interacción planta dentro de procedencia en el modelo, ya que para diez de las doce variables se obtuvo estimaciones de varianzas negativas. De cualquier manera, no fue un componente significativo en ninguna de las variables. Por otro lado, sólo se estimaron las correlaciones entre variables en las cuales el componente evaluado contribuyó significativamente a la varianza total, semejante a lo realizado por Widén & Andersson (1993). Las

matrices de correlación así obtenidas fueron estudiadas con la ayuda de un análisis de factores (Mitchell-Olds & Rutledge 1986).

Se hicieron análisis de varianza de cada factor para observar qué efectos descritos en el Cuadro 2 eran significativos (PROC GLM, SAS Institute Inc., 1985), y se compararon las estimaciones de los promedios para los efectos de localidad y procedencia, por el método de los cuadrados mínimos (SAS Institute Inc., 1985). Las comparaciones entre los promedios de los factores en las localidades y procedencias se observan en el Cuadro 6. Se puede notar que en todos los casos, la población de Moravia tuvo valores diferentes a los de Ciudad Colón. Además, dichas diferencias fueron paralelas para ambos factores en los efectos de procedencia y localidad.

Se estimaron las matrices de correlaciones respectivas para estudiar la variación conjunta de pares de caracteres entre procedencias, localidades, genotipos y microambiente (Cuadros 7A al 7D). Se estimaron sólo las correlaciones entre pares de variables en las que ambas tienen varianzas significativamente diferentes de cero. Dichas matrices fueron estimadas con base en los componentes de varianza, de manera que corresponden a las denominadas "correlaciones componente" (Via 1984).

En la matriz de correlaciones del error se encuentran las correlaciones debidas al microambiente, unidas a cualquier correlación debida al método de medición. En el microambiente se incluyen no sólo los factores abióticos sino también los bióticos que afectan a cada individuo, como lo son herbivoría y enfermedades. Se observa que las únicos pares de variables que presentan valores elevados de correlación por error son, en orden descendente, la longitud

y en ancho del fruto, la longitud y el ancho de los pétalos y la longitud de estambres y pistilo (correlaciones entre 0.6 y 0.9) (Cuadro 7A). Los demás pares de variables tienen valores relativamente bajos de correlación por error.

Las correlaciones entre las respuestas al ambiente corresponden a las correlaciones de localidad de siembra. Se formó sólo un grupo de ocho variables (Cuadros 4 y 7C), lo que se debió a que todas las variables que mostraron un efecto significativo de localidad, mostraron un comportamiento semejante. En la localidad de Moravia se encontraron los promedios mayores. Esto hace que las correlaciones entre variables sean muy altas. En el caso de las estimaciones de las varianzas y covarianzas, debido a que el modelo no es balanceado, muchas de las estimaciones de las correlaciones fueron mayores de uno. Esto, sin embargo, puede interpretarse como que hubo respuestas semejantes para todas las variables con efecto significativo de localidad.

Entre las matrices de correlaciones de los distintos componentes no se incluyó la matriz de la interacción localidad-procedencia, debido a que sólo una variable tuvo ese efecto significativo (Melgar 1994).

Los resultados del grado de homogeneidad de las estimaciones de las correlaciones entre los componentes, se resumieron en el Cuadro 8. En dicho cuadro se anota un número para cada par de variables, el numerador es la frecuencia en la cual ambas variables aparecen agrupadas en un factor (Cuadro 4) y el denominador es el total en que ambas variables pueden resultar agrupadas en un factor, lo cual ocurre cuando al menos una tiene algún efecto significativo. Se observa que los valores mayores están dados por las tres variables altamente correlacionadas, que existen valores altos entre variables de inflorescencia y

menores entre variables de infructescencia.

Se realizó un análisis canónico para estudiar qué variables contribuyen más a las diferencias fenotípicas entre cada procedencia crecida en cada localidad (Gurevitch 1992, Figura 1). Este análisis permite separar al máximo las combinaciones de localidad por procedencia. Se emplearon los promedios por planta, calculados a partir de las réplicas que las representaban en cada localidad. Los datos tienen cierto desbalance debido a que no todas las réplicas sobrevivieron para todas las plantas. En un análisis canónico, se obtienen variables nuevas (variables canónicas), que resumen el comportamiento de todas las variables, con base en sus correlaciones. Una variable canónica, por lo general, está resumiendo el comportamiento de conjuntos de variables.

Los promedios de las variables canónicas en las combinaciones de localidad y procedencia, están separados al máximo. La primera variable canónica, es la que permite la mejor separación entre los promedios de las combinaciones localidad por procedencia; la segunda es la siguiente variable que permite la mejor separación entre dichos promedios, con base en la variación restante y así sucesivamente. De esta manera, se puede resumir la información de todas las variables y determinar cuáles son más importantes para separar las combinaciones de localidad por procedencia.

Las primeras dos variables canónicas resumen una importante cantidad de la información total brindada por el conjunto de variables (70.8% de la varianza, Cuadro 9). Se puede observar que la variable canónica uno, separa de manera paralela las procedencias y las localidades, y que la mayor separación ocurre en las poblaciones extremas en altitud (Cuadro 9). Un valor grande de la primera variable canónica

significa que existe una corola grande, y la longitud del pedúnculo y pedicelo de la inflorescencia son grandes.

La variable canónica dos separa mejor las procedencias que las localidades (Figura 1, Cuadro 9), y está más correlacionada con variables del fruto. Las variables más correlacionadas son la longitud del pistilo, el ancho del pedúnculo del fruto y la longitud y ancho del fruto. La procedencia de Orotina muestra un mayor tamaño del fruto que las de Moravia y Ciudad Colón.

Se determinó si las relaciones entre las variables variaban de acuerdo a los ambientes de siembra (Schlichting 1989), y si existían diferencias entre las procedencias (Figura 2). Para ello, se obtuvieron por separado las matrices de correlación de todas las combinaciones de localidad por procedencia, las cuales se calcularon a partir de los datos promediados de plantas, como el caso anterior. Con base en estas matrices, se realizaron dos pruebas estadísticas. La primera fue la prueba de homogeneidad de las correlaciones transformadas a Z (Snedecor & Cochran 1980 p. 186), esta prueba se realizó para cada par de variables. La segunda fue una prueba de los patrones de correlación entre todas las características en conjunto, llamada la prueba de razón de verosimilitud para la homogeneidad de las matrices de covarianza (PROC DISCRIM, SAS Inc. 1985).

Se emplearon los promedios por planta, calculados a partir de las réplicas que las representaban en cada localidad. La comparación se realizó para cada localidad, y con las tres procedencias de esa localidad. Igualmente se realizó para cada procedencia, al comparar las tres localidades de cada una. Mediante este análisis, se puede determinar si existen cambios significativos en las relaciones entre variables entre procedencias o entre

localidades de siembra. El número esperado de correlaciones que por azar sólo den heterogeneidad significativa de un total de 66 correlaciones, es de 3.3 a un nivel de $P < 0.05$.

En la localidad de Orotina se encontraron 10 correlaciones entre caracteres que muestran cambios significativos entre procedencias, seguido de la localidad de Moravia con dos y la de Ciudad Colón con uno. Con respecto a las procedencias, del total de 66 correlaciones, se observa una heterogeneidad significativa para 3, 9 y 2 en las procedencias Orotina, Ciudad Colón y Moravia, respectivamente; además sólo una localidad y una procedencia tienen valores arriba de diferencias significativas, con relación a las esperadas por el azar. Por otro lado, los resultados de las pruebas de homogeneidad indican que todas las localidades y procedencias muestran diferencias significativas de las matrices de covarianza.

DISCUSION

Se encontró, en el estudio de las correlaciones entre variables a nivel global, que las variables pueden ser reunidas en cuatro grupos, correspondientes a cuatro factores. En el factor dos (corola) y en el cuatro (estambres y pistilos), las diferencias entre procedencias son paralelas a las diferencias entre localidades. Este mismo patrón se encontró en el análisis por separado de siete de las variables (Melgar 1994). Este paralelismo entre las diferencias genéticas y ambientales sugiere un origen adaptativo; posiblemente, la selección natural ha estado actuando directa o indirectamente sobre esos caracteres. Sin embargo, si las diferencias ambientales y genéticas son neutras, podría existir coincidencia sólo por el azar; la probabilidad de que por azar existan diferencias tanto en localidades como en procedencias es de 0.25. De esa probabilidad, la mitad sería de diferencias en la misma dirección, lo que daría 0.125; la proporción de factores con diferencias paralelas entre localidades y procedencias es mayor (0.5), lo que sugiere que el origen de las diferencias no es al azar.

Según Stanton & Preston (1988) el tamaño de la corola en *Raphanus sativus* está positivamente correlacionado con la visita de polinizadores y el peso de las anteras. En *Polemonium viscosum*, la corola se correlaciona positivamente con la longitud del estilo y la producción de polen y visitas de polinizadores (Galen & Stanton 1989). En el presente estudio, sin embargo, ambos grupos de variables quedaron separadas; esto indica que la relación es menos intensa entre esas variables, con respecto a otras plantas. Posiblemente esto se deba a que las mismas anteras se encuentran tan expuestas y su tamaño relativo es tan grande que pueden contribuir ellas solas a atraer visitantes (Buchmann & Cane

1989). Sin embargo, el hecho de que exista coincidencia entre diferencias genéticas y ambientales en ambos caracteres sugiere que ambos se encuentran sujetos a selección natural, muy probablemente de polinizadores.

Las medidas de tamaño del fruto se agruparon en el factor uno. Tanto la falta de diferencias significativas entre localidades, como las diferencias entre procedencias, coinciden con los análisis por separado de las variables (Melgar 1994). El grupo de variables del pedúnculo y pedicelo fueron reunidas en el factor tres; en este caso se observan diferencias significativas sólo entre localidades y no entre procedencias. Este factor tiene un comportamiento diferente al encontrado en las variables cuando fueron analizadas por separado (Melgar 1994). Cuatro de las cinco variables incluidas en el factor tres presentaron simultáneamente diferencias significativas entre procedencias y entre localidades. Sin embargo, las diferencias entre procedencias no tienen la misma dirección entre las variables. En dos variables, la procedencia de Orotina tiene un promedio mayor, mientras que en las otras dos, el promedio mayor se encuentra en la procedencia de Moravia, por lo tanto, el análisis de factores está reuniendo en un sólo factor a variables con comportamientos opuestos entre las procedencias. Esto ocurre debido a que las localidades de siembra contribuyen más a la variación total que las diferencias entre procedencias, de manera que las correlaciones son más influenciadas por el componente ambiental. Es así como un análisis de factores resultó ser un enfoque conservador, capaz de subestimar el número de conjuntos independientes de variables; por lo tanto, los cuatro factores representan un número mínimo de los conjuntos independientes de variables.

Estos resultados sugieren que el conjunto de variables

no es una simple repetición de la medición de un sólo carácter general, a pesar de que todos los órganos reproductivos tienen un origen anatómico común y se encuentran relacionados por aspectos genéticos y fisiológicos (Primack 1987). Por el contrario, se observa que existen subconjuntos de variables con distintos comportamientos. En el estudio por separado de las variables (Melgar 1994), se encontró que siete variables presentaron diferencias entre procedencias paralelas a las diferencias entre localidades de siembra. Este patrón pudo haberse debido a que las variables estaban midiendo el mismo carácter. Sin embargo, el presente análisis general de las relaciones entre variables, indica que por lo menos en dos grupos independientes de variables, de los cuatro grupos formados, se encuentran diferencias paralelas entre las procedencias y las localidades de siembra.

Se obtuvieron estimaciones de las correlaciones existentes entre los promedios de localidades, procedencias, genotipos y microambientes, para poder estudiar más a fondo las relaciones entre las variables. La variación conjunta de los pares de variables en los microambientes puede ser estudiada, con la razonable suposición de que los errores de medición no están correlacionados. Por lo tanto, el error de medición contribuye a la varianza y no a la covarianza, lo cual permite obtener valores bajos de las correlaciones.

Se observa que sólo tres pares de variables están altamente correlacionadas, esto sugiere que dichos pares de variables están midiendo lo que es el mismo carácter. Las correlaciones a nivel de microambientes son debidas a que las variables responden a los mismos factores microambientales. Una respuesta semejante esté asociada a correlaciones positivas y una opuesta a correlaciones negativas. Se observa que los grupos formados coinciden con los obtenidos

por el análisis global (Cuadro 4).

Las relaciones entre variables a nivel de localidades, son debidas a las respuestas a los mismos factores, o a factores correlacionados encontrados en los ambientes de siembra. Esta correlación corresponde a la denominada correlación plástica (Schlichting 1986, Waitt & Levin 1993); lo que puede ser debido a que las respuestas a los ambientes están dirigidas por el mismo conjunto de genes. Pero también existe la posibilidad de que cada conjunto de genes reaccione de manera independiente, pero semejante a los mismos factores ambientales. En todas las variables en las que la localidad contribuyó significativamente a la varianza total, la respuesta fue semejante. Esas mismas variables están divididas en tres grupos en el análisis global, de modo que probablemente son tres grupos independientes, pero con similares respuestas a las localidades de siembra.

Las diferencias entre genotipos dentro de procedencias, son las diferencias genéticas dentro de poblaciones. Una correlación positiva entre variables a este nivel significa que cuando un genotipo tiende a tener un valor alto en una variable, la otra variable también tiende a tener un valor alto. Esto puede ser debido a que estén afectadas por los mismos genes directa (pleiotropía) o indirectamente (epistasia), o a que existe una asociación de ligamiento entre los genes que gobiernan dichos caracteres (Silander 1985). En este caso se encuentra que existen siete variables con una contribución significativa de las diferencias entre genotipos dentro de procedencias (Cuadro 4), las cuales se encuentran divididas en dos grupos. Entre las variables de esos dos grupos existe muy poca correlación, la cual puede ser debida a diferencias entre los mecanismos genéticos que determinan dichas variables.

Las diferencias entre procedencias son otra forma de diferencias genéticas, pero a nivel poblacional (Humphreys 1991). Las correlaciones genéticas entre poblaciones son debidas a diferencias en frecuencias génicas entre loci pleiotrópicos o epistáticos, o a desequilibrio de ligamiento causado por aislamiento entre poblaciones. En todos los casos se observa que los grupos de variables formados varían entre los efectos, a excepción de los tres grupos de variables altamente correlacionados. De esos pares de variables, cuando aparece una de las variables, la otra se encuentra en el mismo grupo en casi todos los casos, en el resto de los datos, existe heterogeneidad (Cuadro B). Estos resultados sugieren que las variables medidas no se encuentran altamente integradas, a pesar de que existe continuidad ontogenética y relaciones funcionales entre las variables estudiadas de flores y frutos (Risika 1986).

En un estudio sobre correlaciones del componente genético entre poblaciones, Humphreys (1991) encontró que estas correlaciones fueron más fuertes que las correlaciones del componente microambiental. En el presente caso se encuentra un resultado semejante. A pesar de que el número de factores extraíbles para ambos componentes es ligeramente diferente, el porcentaje de la varianza explicada por el primer factor es de 80% para el componente genético entre poblaciones y 27% para el componente microambiental (Cuadro 6). Esto sugiere que existe una relación genética fuerte entre los caracteres, comparado con las relaciones plásticas debidas al microambiente. Sin embargo, la relación entre las variables a nivel localidades de siembra es aún mayor.

El porcentaje de la varianza explicado por el primer componente principal fue estimado en 100%. Este dato se encuentra inflado por el hecho de que algunas correlaciones fueron mayores de uno, producto del desbalance del modelo

estadístico. Sin embargo, estos valores reflejan un alto grado de integración de las variables en los diferentes componentes. El componente ambiental entre poblaciones, por lo tanto, provocó que las variables reaccionaran más intensamente y en la misma dirección. El componente genético dentro de poblaciones dio una varianza explicada por el primer componente principal de 38%, lo cual es un número relativamente pequeño, si se toma en cuenta que el máximo número posible de factores extraíbles fue menor que en el resto de componentes. De este análisis se desprende que los caracteres reaccionaron de manera integrada (correlacionada) principalmente en el componente ambiental entre poblaciones y luego en el componente genético entre poblaciones.

Si dos variables estuvieran midiendo el mismo carácter, sería de esperar que las correlaciones existentes entre ellos se mantuvieran, independientemente de que se estén estimando con base en las localidades, procedencias, genotipos o error. Esto ocurre en dos de las variables, mientras que en las demás hay diferencias que van desde uno hasta los cuatro componentes.

Un resumen de las frecuencias en que aparecen dos variables en el mismo grupo, con relación al máximo posible puede encontrarse en el Cuadro 8; aquí se puede observar que los tres pares de variables altamente correlacionados aparecen en los mismos grupos en casi todos los casos, la única excepción está en el par de variables longitud de estambres y del pistilo, porque aparecen en el mismo grupo en tres de cuatro posibles casos; valor semejante al encontrado entre las longitudes del pedúnculo y del pedicelo de la inflorescencia. De estas variables, la longitud del pétalo mayor y el diámetro de la corola prácticamente miden el mismo carácter, y se encuentran en el mismo grupo en todos los análisis de matrices de correlación.

La longitud y el ancho del fruto también fueron agrupadas siempre, de lo que se deduce que también están midiendo el mismo carácter (tamaño del fruto). La longitud de estambres y del pistilo, aparentemente miden en gran parte el mismo carácter, pero cierta parte de la variación presentada es propia de cada variable, lo que hizo que la longitud del pistilo tuviera diferencias genéticas entre procedencias, mientras que la longitud de los estambres no las presentó (Melgar 1994). Se observa entonces, que la mayoría de variables difirieron unas de otras con relación a uno o más de los componentes genéticos y ambientales entre y dentro de poblaciones.

El hecho de que existan diferencias entre las correlaciones genéticas entre caracteres tiene implicaciones con relación a las posibilidades de respuesta a selección. Mientras más correlaciones genéticas se presenten, existen más posibilidades de restricciones que limiten la evolución, siempre y cuando los caracteres no sean selectivamente neutros (Weis *et al.* 1987, Wolf & Van Delden 1989).

En el presente caso, se observan algunas correlaciones genéticas entre y dentro de poblaciones, las cuales tienen el potencial de restringir la evolución en caso de que sean inversas a las fuerzas de selección que operan simultáneamente en los dos caracteres (Arnold 1992). Otra posibilidad es que la selección favorezca el cambio en un carácter y la constancia en el otro. Esto tiene el potencial de ocurrir siempre que una buena parte de las covarianzas genéticas estén formadas por covarianzas aditivas. Por otro lado, la falta de correlaciones entre caracteres, no necesariamente implica que dichos caracteres estén controlados por diferentes bloques de genes, lo que es debido a que la correlación positiva causada por unos loci puede ser enmascarada por la correlación negativa causada por otros

loci (Falconer 1981).

El mismo principio podría aplicarse a las correlaciones genéticas de la plasticidad, donde podría restringirse la capacidad de respuesta a selección simultánea sobre la plasticidad de dos caracteres. Sin embargo, sólo en una variable de este estudio existe variación significativa de la plasticidad, por lo que no se espera que ningún par de variables muestre correlación genética de la plasticidad.

La primera variable canónica contiene el conjunto de variables que separan mejor los fenotipos de cada procedencia sembrada en cada localidad. Se observa que existen diferencias en la misma dirección entre las localidades y procedencias extremas en altitud, lo que se puede interpretar como la tendencia a que las respuestas a las localidades de siembra se asemejen a las diferencias genéticas entre procedencias. Esto sugiere ser una consecuencia de selección natural que actúa en la misma dirección tanto en las respuestas al ambiente como en las diferencias entre poblaciones. En particular, el tamaño de la corola y la longitud de los pedúnculos y pedicelos de la inflorescencia, son las variables que más diferencias muestran entre localidades y procedencias.

La segunda variable canónica tiene la mayor contribución restante, después de haber quitado la de la primera variable canónica a la varianza total, y se relaciona con variables del fruto, las cuales tienen diferencias genéticas, pero poca diferenciación ambiental entre poblaciones. En este caso, las diferencias ambientales y genéticas son en direcciones contrarias. La falta de diferencias entre localidades coincide con que estas variables no mostraron diferencias significativas entre localidades en el análisis por separado (Melgar 1994).

Con relación a las comparaciones entre las correlaciones y covarianzas entre procedencias y localidades de siembra, aparentemente existen diferencias a ambos niveles. Los resultados son semejantes a los encontrados por Schlichting (1989) en el sentido de que la prueba de relación de verosimilitud indica heterogeneidades significativas, mientras que las conversiones de las correlaciones a z mostraron menos diferencias.

La heterogeneidad significativa en las correlaciones entre localidades de plantas de la misma procedencia, significa que existen variaciones de las correlaciones entre caracteres, debidas al ambiente. Dichos cambios en las correlaciones entre caracteres deben ocurrir de una manera coherente, para asegurar la sobrevivencia de la planta en los nuevos ambientes (Schlichting 1986). Los cambios encontrados en correlaciones fenotípicas pueden tener un importante componente genético. Cheverud (1988) encontró una asociación aproximada entre correlaciones fenotípicas y genéticas. Por lo tanto, si los cambios involucran diferencias en las correlaciones genéticas, puede dar como resultado que dependa del ambiente la capacidad de respuesta a selección de una planta, cuando dos caracteres están siendo seleccionados simultáneamente. De esta manera, la capacidad de respuesta a la selección simultánea de dos caracteres puede estar restringida (Cheverud 1984, Stearns *et al.* 1991).

Por otro lado, la heterogeneidad significativa encontrada entre los valores de correlación de cada procedencia, significa que existen diferencias genéticas entre poblaciones con relación a las correlaciones entre caracteres. Esto puede ser el resultado de presiones de selección diferentes entre las distintas poblaciones, sobre conjuntos de caracteres (Falconer 1981). Cuando dos caracteres están siendo seleccionados simultáneamente, se

espera que con el tiempo se forme una correlación en dirección opuesta a las presiones de selección. De esta manera, la evolución simultánea de ambos caracteres llega a un límite, del cual no puede avanzar sino hasta que se desarrolle variación debida a mutaciones.

Otra posible fuente de correlaciones diferentes entre poblaciones puede ser el azar, esto en caso de que la correlación de ambos caracteres sea selectivamente neutra, el tamaño de las poblaciones sea pequeño, y que existan mecanismos de aislamiento genético entre las poblaciones. La consecuencia de ello es que las distintas poblaciones tienen distintos potenciales de afrontar ambientes diferentes, si las correlaciones entre variables no son selectivamente neutras.

Los análisis de las relaciones entre las variables revela que las diferencias genéticas entre procedencias y las debidas a las localidades de siembra, son paralelas por lo menos para dos de cuatro variables independientes. Esto sugiere que la selección natural opera en la misma dirección para modificar las respuestas al ambiente de las plantas de manera que se asemejen a las diferencias observadas entre poblaciones, aunque no puede descartarse que el azar puede dar el mismo resultado. Por otro lado, las variables que más contribuyeron a la separación entre localidades y procedencias fueron las que mostraron paralelismo a ambos niveles. Por último, las correlaciones entre variables variaron entre procedencias y entre localidades, lo que puede ser debido a selección o aislamiento y esto puede tener repercusiones en la evolución de las poblaciones cuando enfrentan ambientes diferentes.

CUADRO 1. CONDICIONES AMBIENTALES DE LAS TRES POBLACIONES.

| No. | POBLACION | ALTITUD (m) | PRECIPITACION (mm) | TEMPERATURA (°C) |
|-----|--------------|-------------|--------------------|------------------|
| 1. | OROTINA | 208 | 2323.4 | 26.0 |
| 2. | CIUDAD COLON | 700 | 2587.8 | 23.4 |
| 3. | MORAVIA | 1290 | 1924.6 | 19.9 |

CUADRO 2. COMPONENTES DE VARIACION ESTUDIADOS EN UN EXPERIMENTO DE TRASPLANTES RECIPROCOS DE CLONES Y SU INTERPRETACION.

| EFECTO | INTERPRETACION | OTRAS COMPONENTES NO TOMADOS EN CONSIDERACION. |
|--|--|---|
| FIJOS: | | |
| 1. LOC: Localidad, ambiente de siembra. | Correlación entre los promedios de los ambientes de siembra. | Correlaciones debidas a edad fisiológica entre procedencias al momento de la cosecha. |
| 2. PRO: Procedencia, población de recolecta. | Correlación entre promedios de las procedencias. Correlación genética entre poblaciones. | Correlaciones debidas a efectos ambientales residuales. |
| 3. LOC*PRO: Interacción entre localidad y procedencia. | Correlaciones entre diferencias genéticas de las respuestas ambientales de las poblaciones | Correlaciones debidas al método de medición de las variables. |
| ALEATORIOS | | |
| 4. GEN(PRO) Genotipo dentro de procedencia, individuo recolectado de cada población. | Correlaciones genéticas dentro de poblaciones | Correlaciones microambientales residuales. |
| 5. LOC*GEN(PRO). Interacción entre la localidad y el genotipo. | Correlaciones entre Diferencias genéticas de las respuestas de los genotipos dentro de procedencias al ambiente. | |
| 6. ERROR | Correlación restante al eliminar los demás componentes. | |

CUADRO 3. AGRUPAMIENTO DE LAS VARIABLES CON BASE EN EL ANALISIS GLOBAL.

| FACTORES | NOMBRE | CARACTERES MAS CORRELACIONADOS |
|----------|------------------------|--------------------------------|
| FACTOR 1 | TAMANO DEL FRUTO | LF, AF, LPCF |
| FACTOR 2 | TAMANO DE LA COROLA | DC, LPET |
| FACTOR 3 | PEDUNCULOS Y PEDICELOS | LPI, API, LPCI, LPF, APF |
| FACTOR 4 | ORGANOS SEXUALES | LEST, LPIS |

CUADRO 4. COEFICIENTES DE LAS VARIABLES EN LOS FACTORES ROTADOS DEL TOTAL Y DE LOS COMPONENTES POR SEPARADO EN NEGRITA SE ENCUENTRAN LOS COEFICIENTES MAYORES PARA CADA VARIABLE EN CADA EFECTO. LOS FACTORES SE IDENTIFICAN DE ACUERDO AL EFECTO A QUE PERTENECEN, ASI: TOT=TOTAL, ERR:ERROR, GEN:GENOTIPO DENTRO DE PROCEDENCIA, PRO=PROCEDENCIA Y LOC=LOCALIDAD.

| | LPI | API | LPCI | DC | LPET | LEST | LPIS | LPE | APP | LPCF | LF | AF | % VARIAN- ZA |
|------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------------|
| TOT1 | -0.070 | 0.120 | -0.159 | -0.053 | -0.055 | -0.048 | 0.014 | 0.057 | 0.305 | 0.244 | 0.930 | 0.991 | 29.5% |
| TOT2 | 0.181 | 0.185 | 0.208 | 0.838 | 0.962 | 0.191 | 0.208 | -0.034 | 0.054 | 0.185 | -0.087 | -0.026 | 19.7% |
| TOT3 | 0.658 | 0.648 | 0.440 | 0.176 | 0.160 | 0.088 | 0.155 | 0.429 | 0.466 | 0.162 | -0.005 | 0.084 | 10.7% |
| TOT4 | 0.230 | 0.194 | 0.378 | 0.318 | 0.212 | 0.762 | 0.770 | -0.074 | -0.028 | -0.008 | -0.045 | -0.021 | 9.4% |
| ERR1 | 0.767 | 0.747 | 0.780 | 0.250 | 0.192 | 0.140 | 0.190 | 0.134 | 0.216 | -0.175 | -0.033 | 0.025 | 27.1% |
| ERR2 | 0.032 | 0.052 | 0.041 | 0.062 | 0.059 | -0.004 | -0.040 | -0.085 | 0.187 | 0.267 | 0.960 | 0.957 | 19.5% |
| ERR3 | 0.140 | 0.208 | 0.099 | 0.902 | 0.941 | 0.117 | 0.171 | -0.077 | -0.056 | 0.207 | -0.096 | -0.017 | 11.1% |
| ERR4 | 0.168 | 0.163 | -0.114 | -0.010 | 0.023 | 0.001 | -0.016 | 0.815 | 0.634 | 0.697 | 0.090 | 0.163 | 9.9% |
| ERR5 | 0.090 | 0.104 | 0.193 | 0.222 | 0.113 | 0.878 | 0.849 | -0.086 | 0.127 | -0.043 | -0.044 | -0.001 | 8.5% |
| GEN1 | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | -0.256 | -0.086 | 0.065 | 0.727 | 0.407 | 0.958 | 0.968 | 38.3% |
| GEN2 | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | 0.887 | 0.824 | 0.474 | -0.212 | 0.758 | 0.193 | 0.065 | 32.8% |
| PRO1 | 0.432 | 0.816 | -0.574 | 0.078 | -0.270 | N.S. | 1.002 | N.S. | 1.111 | -0.636 | 1.039 | 1.063 | 80.0% |
| PRO2 | 0.999 | -0.965 | 0.888 | 1.023 | 1.021 | N.S. | 0.456 | N.S. | -0.383 | 0.864 | -0.281 | -0.083 | 41.0% |
| LOC1 | 0.995 | 1.033 | 1.026 | 0.995 | 1.001 | 1.061 | 1.072 | N.S. | 1.030 | N.S. | N.S. | N.S. | 100.0% |

NOTA: SE SELECCIONARON UNICAMENTE LOS FACTORES CORRESPONDIENTES CON RAICES CARACTERISTICAS MAYORES DE 1.
* VARIABLES SIN EFECTO SIGNIFICATIVO DEL COMPONENTE.

CUADRO 5. RESULTADOS DEL ANALISIS DE VARIANZA DE LOS CUATRO FACTORES OBTENIDOS A PARTIR DE LA MATRIZ DE VARIANZA-COVARIANZA TOTAL.

| | FACTOR 1 TAMAÑO DEL FRUTO | | | | | FACTOR 2 TAMAÑO DE LA COROLA | | | | |
|----------|------------------------------|--------|-------|--------|------|---------------------------------|-------|--------|------|--|
| | G.L. | S.C. | F | Pr>F | | S.C. | F | Pr>F | | |
| LOC | 2 | 1.02 | 0.75 | 0.4757 | N.S. | 27.96 | 15.02 | 0.0001 | **** | |
| PRO | 2 | 23.50 | 17.23 | 0.0001 | **** | 15.19 | 8.16 | 0.0004 | *** | |
| GEN(PRO) | 54 | 103.58 | 2.81 | 0.0001 | **** | 55.10 | 1.10 | 0.3252 | N.S. | |
| LOC*PRO | 4 | 5.19 | 1.90 | 0.1124 | N.S. | 2.86 | 0.77 | 0.5479 | N.S. | |
| LOC*GEN | 88 | 56.75 | 0.95 | 0.6101 | N.S. | 67.64 | 0.83 | 0.8400 | N.S. | |
| Error | 165 | 112.54 | | | | 153.61 | | | | |
| Total | 315 | 311.41 | | | | 310.11 | | | | |

| | FACTOR 3 PEDUNCULOS Y PEDICELOS | | | | | FACTOR 4 ORGANOS SEXUALES | | | | |
|----------|------------------------------------|--------|-------|--------|------|------------------------------|------|--------|------|--|
| | G.L. | S.C. | F | Pr>F | | S.C. | F | Pr>F | | |
| LOC | 2 | 15.56 | 12.65 | 0.0001 | **** | 5.15 | 4.01 | 0.0199 | * | |
| PRO | 2 | 1.41 | 1.15 | 0.3202 | N.S. | 4.49 | 3.50 | 0.0326 | * | |
| GEN(PRO) | 54 | 49.22 | 1.48 | 0.0312 | * | 71.78 | 2.07 | 0.0002 | *** | |
| LOC*PRO | 4 | 1.60 | 0.65 | 0.6269 | N.S. | 5.98 | 2.33 | 0.0581 | N.S. | |
| LOC*GEN | 88 | 52.22 | 0.96 | 0.5687 | N.S. | 39.00 | 0.69 | 0.9727 | N.S. | |
| Error | 165 | 101.49 | | | | 105.95 | | | | |
| Total | 315 | 227.99 | | | | 240.80 | | | | |

CUADRO 6. RESULTADOS DE LAS COMPARACIONES MULTIPLES DE LOS PROMEDIOS DE LOS FACTORES EN LOS ANALISIS DE VARIANZA. POR EL METODO DE SCHEFFE.

| VARIABLES | EFECTOS | |
|---------------------|--|----------------------------|
| | LOCALIDAD | PROCEDENCIA |
| 1. FRUTO | N. S. | ORO <u>MOR</u> <u>CCOL</u> |
| 2. COROLA | MOR <u>ORO</u> <u>CCOL</u> | MOR <u>CCOL</u> ORO |
| 3. PEDUNC. Y PEDIC. | MOR <u>CCOL</u> ORO | N. S. |
| 4. ORGANOS SEXUALES | MOR <u>ORO</u> <u>ORO</u> <u>CCOL</u> | MOR <u>ORO</u> <u>CCOL</u> |

CCOL: CIUDAD COLON, MOR: MORAVIA, ORO: OROTINA

LOS PROMEDIOS SE ENCUENTRAN ORDENADOS DESCENDIENTEMENTE.

SE SUBRAYAN LOS PROMEDIOS NO SIGNIFICATIVAMENTE DIFERENTES, $\alpha > 0.05$

N. S.: SIN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS

CUADRO 7. MATRICES DE CORRELACIONES PARA CADA UNO DE LOS COMPONENTES.

A. ERROR

| | LPI | API | LPCI | DC | LPET | LEST | LPIS | LPF | APF | LPCF | LF | AF |
|------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-------|--------|--------|--------|
| LPI | 1.000 | 0.496 | 0.461 | 0.304 | 0.289 | 0.222 | 0.274 | 0.202 | 0.128 | 0.076 | -0.038 | 0.010 |
| API | 0.496 | 1.000 | 0.432 | 0.360 | 0.326 | 0.242 | 0.257 | 0.141 | 0.257 | 0.056 | -0.015 | 0.080 |
| LPCI | 0.461 | 0.432 | 1.000 | 0.349 | 0.256 | 0.269 | 0.315 | 0.009 | 0.120 | -0.112 | -0.092 | -0.041 |
| DC | 0.304 | 0.360 | 0.349 | 1.000 | 0.894 | 0.334 | 0.381 | -0.011 | 0.050 | 0.039 | -0.155 | -0.060 |
| LPET | 0.289 | 0.326 | 0.256 | 0.894 | 1.000 | 0.245 | 0.284 | -0.012 | 0.060 | 0.085 | -0.146 | -0.060 |
| LEST | 0.222 | 0.242 | 0.269 | 0.334 | 0.245 | 1.000 | 0.602 | -0.031 | 0.078 | -0.044 | -0.058 | 0.003 |
| LPIS | 0.274 | 0.257 | 0.315 | 0.381 | 0.284 | 0.602 | 1.000 | -0.054 | 0.080 | -0.023 | -0.088 | -0.039 |
| LPF | 0.202 | 0.141 | 0.009 | -0.011 | -0.012 | -0.031 | -0.054 | 1.000 | 0.329 | 0.341 | 0.060 | 0.114 |
| APF | 0.128 | 0.257 | 0.120 | 0.050 | 0.060 | 0.078 | 0.080 | 0.329 | 1.000 | 0.262 | 0.193 | 0.258 |
| LPCF | 0.076 | 0.056 | -0.112 | 0.039 | 0.085 | -0.044 | -0.023 | 0.341 | 0.262 | 1.000 | 0.268 | 0.314 |
| LF | -0.038 | -0.015 | -0.092 | -0.155 | -0.146 | -0.058 | -0.088 | 0.060 | 0.193 | 0.268 | 1.000 | 0.903 |
| AF | 0.010 | 0.080 | -0.041 | -0.060 | -0.060 | 0.003 | -0.039 | 0.114 | 0.258 | 0.314 | 0.903 | 1.000 |

B. GENOTIPO DENTRO PROCEDENCIA

| | LEST | LPIS | LPF | APF | LPCF | LF | AF |
|------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| LEST | 1.000 | 0.792 | 0.141 | -0.310 | 0.536 | -0.086 | -0.153 |
| LPIS | 0.792 | 1.000 | 0.267 | -0.021 | 0.342 | 0.060 | -0.026 |
| LPF | 0.141 | 0.267 | 1.000 | 0.001 | 0.375 | 0.119 | -0.040 |
| APF | -0.310 | -0.021 | 0.001 | 1.000 | -0.053 | 0.542 | 0.593 |
| LPCF | 0.536 | 0.342 | 0.375 | -0.053 | 1.000 | 0.544 | 0.438 |
| LF | -0.086 | 0.060 | 0.119 | 0.542 | 0.544 | 1.000 | 0.976 |
| AF | -0.153 | -0.026 | -0.040 | 0.593 | 0.438 | 0.976 | 1.000 |

C. LOCALIDAD

| | LPI | API | LPCI | DC | LPET | LEST | LPIS | APF |
|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| LPI | 1.000 | 1.058 | 0.951 | 0.927 | 0.911 | 1.175 | 1.111 | 1.034 |
| API | 1.058 | 1.000 | 1.109 | 1.042 | 1.050 | 1.065 | 1.085 | 1.081 |
| LPCI | 0.951 | 1.109 | 1.000 | 1.037 | 1.042 | 1.088 | 1.171 | 1.029 |
| DC | 0.927 | 1.042 | 1.037 | 1.000 | 1.003 | 1.052 | 1.141 | 0.971 |
| LPET | 0.911 | 1.050 | 1.042 | 1.003 | 1.000 | 1.076 | 1.181 | 0.954 |
| LEST | 1.175 | 1.065 | 1.088 | 1.052 | 1.076 | 1.000 | 1.011 | 1.259 |
| LPIS | 1.111 | 1.085 | 1.171 | 1.141 | 1.181 | 1.011 | 1.000 | 1.126 |
| APF | 1.034 | 1.081 | 1.029 | 0.971 | 0.954 | 1.259 | 1.126 | 1.000 |

D. PROCEDENCIA

| | LPI | API | LPCI | DC | LPET | LPIS | APF | LPCF | LF | AF |
|------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| LPI | 1.000 | -0.467 | 0.709 | 1.109 | 0.954 | 0.995 | -0.013 | 0.702 | 0.223 | 0.405 |
| API | -0.467 | 1.000 | -1.521 | -1.028 | -1.398 | 0.261 | 1.352 | -1.519 | 1.192 | 1.069 |
| LPCI | 0.709 | -1.521 | 1.000 | 0.856 | 1.040 | -0.233 | -0.911 | 1.071 | -0.854 | -0.683 |
| DC | 1.109 | -1.028 | 0.856 | 1.000 | 0.958 | 0.532 | -0.283 | 0.848 | -0.199 | 0.014 |
| LPET | 0.954 | -1.398 | 1.040 | 0.958 | 1.000 | 0.196 | -0.707 | 1.053 | -0.524 | -0.322 |
| LPIS | 0.995 | 0.261 | -0.233 | 0.532 | 0.196 | 1.000 | 1.066 | -0.224 | 0.942 | 1.083 |
| APF | -0.013 | 1.352 | -0.911 | -0.283 | -0.707 | 1.066 | 1.000 | -1.084 | 1.424 | 1.326 |
| LPCF | 0.702 | -1.519 | 1.071 | 0.848 | 1.053 | -0.224 | -1.084 | 1.000 | -0.947 | -0.766 |
| LF | 0.223 | 1.192 | -0.854 | -0.199 | -0.524 | 0.942 | 1.424 | -0.947 | 1.000 | 0.989 |
| AF | 0.405 | 1.069 | -0.683 | 0.014 | -0.322 | 1.083 | 1.326 | -0.766 | 0.989 | 1.000 |

(CONTINUACION CUADRO 7)

CUADRO 8. FRECUENCIA EN QUE DOS VARIABLES APARECEN EN EL MISMO GRUPO DE CADA EFECTO CON RELACION A LA FRECUENCIA TOTAL EN QUE APARECEN ALGUNA DE AMBAS VARIABLES EN LOS EFECTOS.

| | LPI | API | LPCI | DC | LPET | LEST | LPIS | LPF | APF | LPCF | LF |
|------|-----|-----|------|-----|------|------|------|-----|-----|------|-----|
| LPI | | | | | | | | | | | |
| API | 2/3 | | | | | | | | | | |
| LPCI | 3/4 | 2/3 | | | | | | | | | |
| DC | 2/3 | 1/3 | 2/3 | | | | | | | | |
| LPET | 2/3 | 1/3 | 2/3 | 3/3 | | | | | | | |
| LEST | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 1/4 | | | | | | |
| LPIS | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 3/4 | | | | | |
| LPF | 0/4 | 0/4 | 0/4 | 0/4 | 0/4 | 1/3 | 1/4 | | | | |
| APF | 1/4 | 2/4 | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 2/4 | 1/4 | | | |
| LPCF | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 2/3 | 1/4 | | |
| LF | 0/4 | 1/4 | 1/4 | 0/4 | 0/4 | 0/4 | 1/4 | 0/3 | 2/4 | 0/3 | |
| AF | 0/4 | 1/4 | 1/4 | 0/4 | 0/4 | 0/4 | 1/4 | 0/3 | 2/4 | 0/3 | 3/3 |

CUADRO 9. PROMEDIOS POR LOCALIDAD Y PROCEDENCIA DE LOS CENTROIDES DE LAS NUEVE COMBINACIONES DE LOCALIDAD Y PROCEDENCIA DE LAS PRIMERAS DOS VARIABLES CANONICAS.

| VARIABLE CANONICA 1. VARIANZA EXPLICADA 46.02% | | VARIABLE CANONICA 2. VARIANZA EXPLICADA 24.74% | |
|---|-------------|---|-------------|
| LOCALIDAD | PROCEDENCIA | LOCALIDAD | PROCEDENCIA |
| -0.5847 | -0.5666 | -0.4148 | 0.6861 |
| -0.1678 | -0.1789 | -0.1401 | -0.6705 |
| 1.0411 | 1.0341 | 0.3064 | -0.2641 |

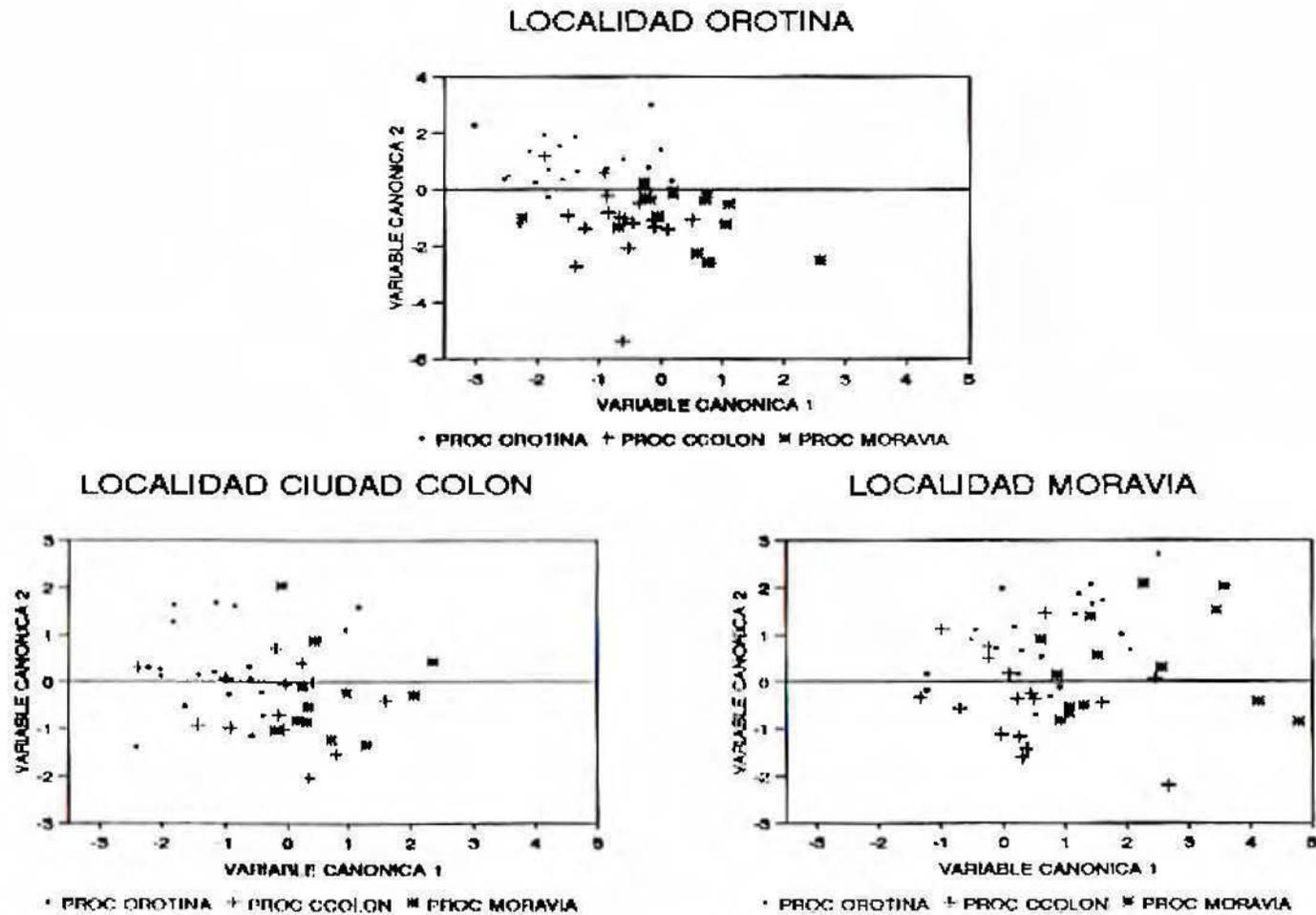


FIGURA 1. PRIMERAS DOS VARIABLES CANONICAS QUE SEPARAN LOS PROMEDIOS DE LAS NUEVE COMBINACIONES DE LOCALIDAD Y PROCEDENCIA.

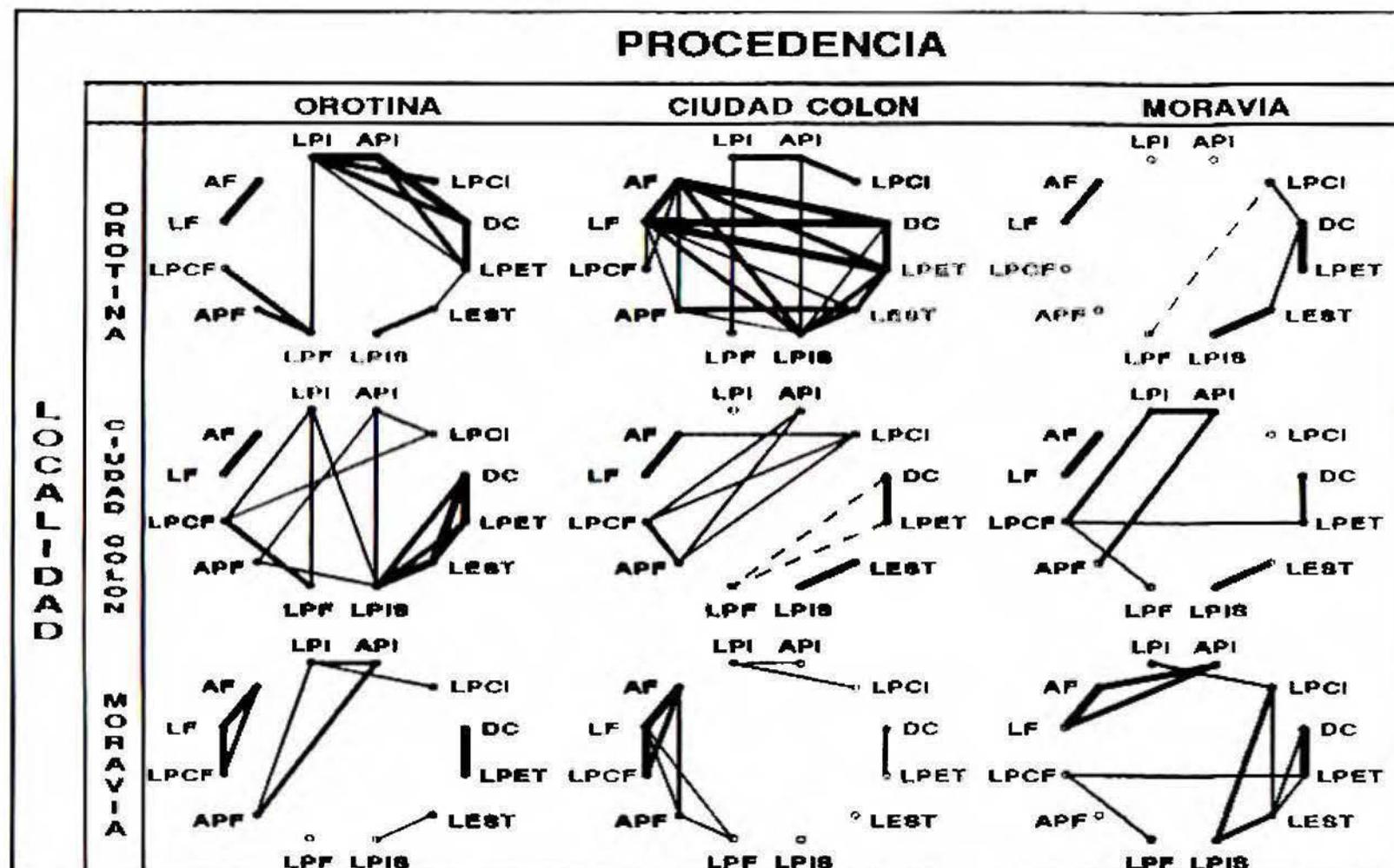


FIGURA 2. CORRELACIONES ENTRE LAS VARIABLES PARA LAS NUEVE COMBINACIONES DE LOCALIDAD Y PROCEDENCIA. LAS LINEAS CONTINUAS INDICAN CORRELACIONES POSITIVAS Y LAS DISCONTINUAS CORRELACIONES NEGATIVAS. LINEAS GRUESAS: $P < 0.01$, LINEAS DELGADAS: $P < 0.05$.

BIBLIOGRAFIA

- Arnold, S.J. 1992. Constraints on phenotypic evolution. *Amer. Nat.* 140:585-5107.
- Briggs, D. & S.M. Walters. 1984. *Plant variation and evolution*. Cambridge University Press, London. 412 p.
- Buchmann, S.I. & J.H. Cane. 1989. Bees assess pollen returns while sonicating *Solanum* flowers. *Oecologia* 81:289-294.
- Cowley, D.E. & W.R. Atchley. 1990. Development and quantitative genetics of correlation structure among body parts of *Drosophila melanogaster*. *Amer. Nat.* 135(2):242-268.
- Cheplick, G.P. & J.A. Quinn. 1988. Quantitative variation of life history traits in amphicarpic peanutgrass (*Amphicarpum purshii*) and its evolutionary significance. *Amer. J. Bot.* 75(1):123-131.
- Cheverud, J.M. 1984. Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection. *J. Theor. Biol.* 110:155-171.
- Cheverud, J.M. 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evol.* 42(5):958-968.
- Edmonds, J.M. 1972. A synopsis of the taxonomy of *Solanum* sect. *Solanum* (*Maurella*) in South America. *Kew Bull.* 27(1):95-114.
- Edmonds, J.M. 1979. Biosystematics of *Solanum* L., section *Solanum* (*Maurella*), p. 529-548. *In* J.G. Hawkes, P.N. Lester, and A.D. Skellerng (eds.). *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. Linnean Society Symposium series. Academic Press, London.
- Falconer, D.S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. Longman Scientific & Technical, England. 438 p.
- Galen, C. & M.L. Stanton. 1989. Bumble bee pollination and floral morphology: factors influencing pollen dispersal in the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *Amer. J. Bot.* 76(3):419-425.
- Greulach, V.A. 1973. *Plant function and structure*. Macmillan Publishing Co., New York. 575 p.
- Gurevitch, J. 1992. Sources of variation in leaf shape among two populations of *Achillea lanulosa*. *Genetics* 130:385-394.

- Harberd, D.J. 1957. The within population variance in genecological trials. *New Phytol.* 56:269-280.
- Hartmann, H.T. & D.E. Kester. 1987. *Propagación de plantas: principios y prácticas*. Continental, México. 760 p.
- Heiser, C.G. 1955. The *Solanum nigrum* complex in Costa Rica. *Ceiba* 4:293-299.
- Henderson, R.J.F. 1974. *Solanum nigrum* L. (Solanaceae) and related species in Australia. *Contr. Queensland Herb.* No. 16. 80 p.
- Heslop-Harrison, J. 1964. Forty years of genecology. *Adv. Ecol. Res.* 2:159-247.
- Humphreys, M.O. 1991. A genetic approach to the multivariate differentiation of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) populations. *Heredity* 66:437-443.
- Johnson, R.A. & D.W. Wichern. 1982. *Applied multivariate statistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey. 594 p.
- Manly, B.F.J. 1986. *Multivariate statistical methods: a primer*. Chapman and Hall, London. 159 p.
- Melgar, S.A. 1994. Efectos genéticos y ambientales en la variación de caracteres reproductivos en tres poblaciones de *Solanum americanum* Mill. Tesis de Maestría, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Mitchell-Olds, T. & J.J. Rutledge. 1986. Quantitative genetics in natural plant populations: a review of the theory. *Am. Nat.* 127(3) 379-402.
- Ogg, A.G., JR., B.S. Rogers & E.E. Schilling. 1981. Characterization of Black Nightshade (*Solanum nigrum*) and related species in the United States. *Weed Science* 29(1):27-32.
- Primak, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18 409-430.
- Riska, B. 1986. Some models for development, growth, and morphometric correlation. *Evol.* 40(6) 1303-1311.
- SAS Institute, Inc. 1985. *SAS User's guide: statistics, version 5*. SAS Institute Inc, USA. 956 p.
- Schilling, E.E. 1981. Systematics of *Solanum* sect. *Solanum* (Solanaceae) in North America. *Syst. Bot.* 6(2):172-185.

- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:667-693.
- Schlichting, C.D. 1989. Phenotypic plasticity in *Plox*. II. Plasticity of character correlations. *Oecologia* 78:496-501.
- Silander, J.A. 1985. The genetic basis of the ecological amplitude of *Spartina patens*. II. Variance and correlation analysis. *Evol.* 39(5):1034-1052.
- Snedecor, G.W. & W.G. Cochran. 1980. *Statistical methods*. 7th. ed. Iowa State University Press, Iowa. 507 p.
- Stanton, M.L. & R.E. Preston. 1988. Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *Amer. J. Bot.* 75(4):528-539.
- Stearns, S., G. de Jong & B. Newman. 1991. The effects of phenotypic plasticity on genetic correlations. *TREE* 6(4):122-126.
- Stebbins, G.L. & E.F. Paddock. 1949. The *Solanum nigrum* complex in Pacific North America. *Madroño* 10:70-81.
- Taylor, D.R. & L.W. Aarssen. 1988. An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (graminae). *Amer. J. Bot.* 75(3):401-413.
- Via, S. 1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II Genetic correlations in larval performance within and among host plants. *Evol.* 38(4):896-905.
- Wait, D.E. & D.A. Levin. 1993. Phenotypic integration and plastic correlations in *Phlox drummondii* (Polemoniaceae). *Amer. J. Bot.* 80(10):1224-1233.
- Weis, A.E., H.G. Hollenbach & W.G. Abrahamson. 1987. Genetic and maternal effects on seedling characters of *Solidago altissima* (compositae). *Amer. J. Bot.* 74(10):1475-1486.
- Widén, B. & S. Andersson. 1993. Quantitative genetics of life-history and morphology in a rare plant, *Senecio integrifolius*. *Heredity* 70:503-514.
- Wilson, J.B. 1988. The cost of heavy-metal tolerance. An example. *Evol* 42:408-413.
- Wolff, K. & W. Van Delden. 1989. Genetic analysis of ecological relevant morphological variability in

Plantago lanceolata L. IV. Response and correlated response to bidirectional selection for leaf angle. *Heredity* 62:153-160.

Woodson, R.E. & R.W. Schery. 1973. Flora of Panama. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60(3):573-780.

Capítulo III

EFECTOS GENETICOS Y AMBIENTALES EN
LA VARIACION DE CARACTERES
VEGETATIVOS EN TRES POBLACIONES DE
Solanum americanum Mill.

RESUMEN

Se realizó un experimento de trasplantes recíprocos de clones para estudiar los componentes genético y ambiental de la diferenciación de caracteres vegetativos, entre tres poblaciones naturales de *Solanum americanum* (Mill.). Estas poblaciones se encuentran situadas a lo largo del ámbito de distribución altitudinal de la especie en Costa Rica. Se estudiaron seis caracteres morfológicos vegetativos, tres de hojas y tres de tallos, y se incluyó variables que reflejan el diseño arquitectónico de la planta. Se encontró que existe contribución genética y ambiental a las diferencias entre poblaciones en todas las variables, a excepción del ancho de la hoja que no mostró diferencias genéticas entre poblaciones. Las contribuciones de ambos componentes fue paralela para tres de las seis variables analizadas por separado.

INTRODUCCION

La variación de los caracteres morfológicos se encuentra comúnmente estructurada entre y dentro de las poblaciones de plantas ampliamente distribuidas (Healop-Harrison 1969, Briggs & Walters 1984). Parte de esa variación puede permitir a los individuos sobrevivir a los ambientes que afronta (Turesson 1925), o ser consecuencia de un aislamiento y diferenciación aleatoria. Esta variación puede ser debida a respuestas de las plantas a los ambientes de siembra, o a diferenciación genética entre poblaciones (Falconer 1981).

La diferencia de altitud entre sitios que habita una especie puede contribuir a la diferenciación entre poblaciones, debido a aislamiento y a condiciones ambientales contrastantes. Las diferencias fisiológicas y morfológicas pueden permitir a las plantas adaptarse a ambientes contrastantes (Clausen *et al.* 1941). Evidencia empírica ha demostrado que la diferenciación adaptativa en plantas puede darse a distancias cortas (Jain & Bradshaw 1966) y en periodos tan cortos como decenas de años (Lotz *et al.* 1990). Si las diferencias morfológicas entre poblaciones son el producto de selección natural, se esperará que la diferencia genética entre poblaciones sea paralela a la diferenciación plástica de los individuos al ambiente (Gurevitch 1992, Melgar 1994).

Los caracteres vegetativos permiten a la planta llevar a cabo las funciones de transporte, fotosíntesis y sostén. La fotosíntesis es influenciada por aspectos fisiológicos y morfológicos de las hojas (Givnish 1979) y por la disposición espacial de las hojas, que depende de la arquitectura del tallo. Esta arquitectura puede ser expresada en medidas de longitud de los entrenudos y los ángulos entre las ramas.

En el presente trabajo se estudió la variación de caracteres vegetativos en tres poblaciones de hierba mora (*Solanum americanum* Mill.), situadas a diferentes altitudes, mediante un experimento de trasplantes recíprocos de clones. Se midieron caracteres de la hoja y de la arquitectura de los tallos. Se estimaron las contribuciones de los componentes genético y ambiental entre poblaciones, y se compararon las diferencias fenotípicas de las poblaciones nativas con las respuestas de las plantas no nativas al ambiente de crecimiento.

MATERIAL Y METODOS

ESPECIE DE ESTUDIO:

La hierba mora (*Solanum americanum* Mill.) es una de las especies solanáceas más ampliamente distribuida (Woodson & Schery 1973) y se le encuentra en América, Eurasia y Australia (Edmonds 1972). Es una herbácea de vida corta o anual y raramente alcanza hasta 1.5 m de altura. Posee inflorescencias e infructescencias en forma de cimas extra axilares bastante condensadas (umbeliformes) (Ogg et al. 1981). La inflorescencia posee varias flores y el pedúnculo es delgado y no ramificado (Woodson & Schery 1973). Las flores miden hasta un cm de diámetro. Los frutos son bayas negras lustrosas con un diámetro de 4-8 (-15) mm (Stebbins & Paddock 1949, Woodson & Schery 1973). Posee un número de cromosomas $n=12$ (Woodson & Schery 1973). Algunos ensayos sugieren que esta planta es principalmente autopolinizada; sin embargo, la exogamia probablemente ocurre (Henderson 1974, Edmonds 1979). Durante los ensayos en el campo, se observó que las flores eran visitadas por varias especies de abejas, de las familias Halictidae y Megachilidae. Es una especie común en áreas recientemente perturbadas y es muy variable (Ogg et al. 1981, Schilling 1981). En Costa Rica se encuentra en altitudes que van de cerca del nivel del mar hasta 1370 m, aunque es escasa a elevaciones inferiores a los 300 m (Heiser 1955).

RECOLECCION Y MULTIPLICACION DEL MATERIAL EXPERIMENTAL:

Se recolectaron alrededor de 20 individuos en tres localidades, entre los meses de agosto y octubre de 1992 (Cuadro 1).

La recolecta se realizó independiente del microambiente. La distancia mínima entre una planta y otra fue de 100m.

Esto permitió disminuir la posibilidad de recolectar individuos emparentados (Harberd 1957, Heslop-Harrison 1964). Por lo tanto, cada planta recolectada fue considerada un genotipo distinto.

Las plantas en el campo se recolectaron completas. Se colocaron debidamente identificadas en bolsas plásticas y se agregó agua, para mantenerlas vivas durante el transporte. En el invernadero se dividieron los tallos en nueve fragmentos de por lo menos tres nudos, para tener replicados de los mismos genotipos. La base de cada fragmento fue sumergida 5 segundos, en una solución de Acido Indolbutírico, 500 ppm en alcohol al 70% (método de inmersión en solución concentrada, Hartmann y Kester 1987). Luego se sembraron en arena de río en recipientes plásticos individuales. Se mantuvieron en el invernadero por un mínimo de tres semanas hasta que enraizaron.

ENSAYO DE CAMPO:

Tres réplicas de cada genotipo fueron trasplantadas a cada uno de los lugares de donde se recolectaron. La siembra se realizó del 21 al 25 de octubre de 1992; se limpió el terreno de otras plantas y se prepararon hileras con azadón. Se sembraron las plantas espaciadas 60 cm. Esto se hizo para evitar la competencia, debido a que ésta puede aumentar la varianza y de esta manera oscurecer las relaciones existentes (Briggs & Walters, 1984). Se sembraron las plantas de manera que las plantas vecinas formaran un hexágono alrededor de cada planta. La disposición de las plantas en el campo fue al azar, y se regaron cada cuatro días cuando hizo falta precipitación. No se agregó fertilizante ni pesticidas a las plantas en el campo.

Se dejaron crecer los individuos en el campo hasta que

alcanzaran la fase reproductiva y se cosecharon ramas. Las plantas en el campo fueron cosechadas primero en Orotina, donde crecieron más rápidamente y luego en Ciudad Colón y Moravia. Se recolectaron dos ramas por réplica y se realizaron las mediciones en los órganos desde el ápice hacia la base. Las mediciones se realizaron con un calibrador y un transportador. Las variables medidas fueron: 1. longitud de las primeras seis hojas; 2. anchura de las primeras seis hojas; 3. longitud de los primeros cinco entrenudos; 4. primeros cuatro ángulos 1, entre rama y tallo (Figura 1); 5. primeros tres ángulos 2, entre ramas consecutivas (Figura 1).

RESULTADOS

Se realizaron análisis de varianza para las medidas de las ramas y hojas, para conocer si los componentes genéticos y ambientales contribuyen significativamente a la variación observada, mediante el procedimiento GLM (SAS Inc., 1985). En dicho análisis se incluyeron los efectos enumerados en los Cuadros y las interpretaciones biológicas de los efectos se encuentran en el Cuadro 2. En las variables de tamaño de las hojas, se incluyó un análisis de covarianza para estudiar variación en la forma. Para dicho análisis se utilizó como variable dependiente el ancho de la hoja y como covariable la longitud. Este análisis se basa en la existencia de relaciones lineales entre variables. En el caso de la longitud y el ancho de la hoja, la linealidad de la relación fue comprobada por inspección visual. Por medio de este análisis pueden estudiarse diferencias en la forma de las hojas (Gurevitch 1992).

Los resultados de la evaluación de los efectos de las variables longitud de los entrenudos y los dos ángulos se encuentran en el Cuadro 3. Se pueden observar diferencias genéticas entre y dentro de poblaciones para estas tres variables y existen diferencias de la expresión de estas tres variables entre los ambientes de siembra, así como entre los microambientes dentro de cada parcela. Se entiende por microambiente el conjunto de factores bióticos y abióticos del lugar donde se encuentra sembrada cada réplica. Se observó diferencias entre las ramas de cada réplica, debidas al desarrollo y la posición desde el ápice hasta la base determinó diferencias sólo en las variables longitud del entrenudo y el ángulo 1.

Existen diferencias genéticas de la plasticidad entre

genotipos en las tres variables. Sin embargo, se observó diferencias genéticas de la plasticidad poblacional únicamente en la longitud del entrenudo. Las diferencias genéticas entre poblaciones de las longitudes de los entrenudos no son iguales para todas las posiciones. Por otro lado, las respuestas a los ambientes de las localidades de siembra no son homogéneas para las variables longitud del entrenudo y ángulo uno, entre las medidas hechas a distintas posiciones desde el ápice.

Las medidas de las hojas tienen un patrón de efectos significativos semejante entre ellas (Cuadro 4). La única diferencia entre ambas radica en que el ancho no mostró diferencias genéticas entre poblaciones, mientras que la longitud sí. Para el estudio del ancho corregido por la longitud, primero se evaluó la existencia de diferentes relaciones entre ambas variables en los distintos efectos del modelo, y se encontró que existen diferentes pendientes entre las rectas de regresión para cada rama. Debido a la dificultad de comparación entre poblaciones con un modelo tan complejo, se decidió simplificar el modelo y se hizo la suposición de pendientes homogéneas. La consecuencia de esto es que cualquier variación debida a las diferencias entre pendientes contribuye al error en el modelo simplificado. Sin embargo, la proporción de varianza explicada por el modelo reducido (94.1%), no disminuyó mucho con relación a la varianza explicada por el modelo completo (95.6%). Con la suposición de pendientes homogéneas, se encontró que todos los efectos, excepto rama y la interacción localidad por procedencia, muestran diferencias significativas de forma (Cuadro 4).

Debido a que se están haciendo seis análisis, la probabilidad conjunta de obtener algún efecto significativo es mayor que la probabilidad por separado informada en los

Cuadros 3 y 4 (Rice 1989). Para solucionar este problema, se aplicó el método secuencial de Bonferroni para controlar el nivel de significancia a 0.05% para cada efecto (Rice 1989) y se encontró que sólo debe descartarse la significancia del efecto de rama de la variable longitud de la hoja. El resto de los efectos son significativos a un nivel de probabilidad de 0.05% entre variables.

Para estudiar la importancia de cada efecto en explicar la variación total, se estimaron los componentes de varianza por medio del procedimiento VARCOMP (SAS, Inc. 1985). El método empleado fue el de máxima verosimilitud restringido (REML). Esto se hizo para el modelo completo, incluidos los efectos considerados fijos, y para los efectos aleatorios dentro de poblaciones. En el primer caso, se estudió la contribución relativa de cada efecto, y en el segundo, se obtuvieron estimaciones de los coeficientes de determinación genética o heredabilidades en amplio sentido (Falconer, 1981), dentro de poblaciones.

Los resultados de los componentes de las estimaciones de los componentes de varianza se encuentran en los Cuadros 5a y 5b, para las estimaciones de todos los efectos, y en el Cuadro 6 para la heredabilidad y los componentes ambientales dentro de poblaciones.

Para comparar los promedios de los caracteres entre localidades y entre procedencias, se realizaron estimaciones de los promedios por el método de los mínimos cuadrados (PROC GLM, LSMEANS; SAS, Inc. 1985). Los promedios estimados de esta manera fueron comparados entre sí para detectar diferencias estadísticamente significativas. (LSMEANS/PDIFF; SAS Inc. 1985). Se estimaron y compararon también los promedios entre las nueve combinaciones de localidades y procedencias. Esto fue con el objetivo de conocer si los

individuos no nativos tendieron a asemejarse a los nativos cuando fueron sembrados juntos.

Para poder obtener las estimaciones por el método de mínimos cuadrados hubo necesidad de simplificar el modelo del análisis de varianza. Se incluyó sólo los efectos de localidad, procedencia, genotipo dentro de procedencia y la interacción entre localidad y procedencia, para las variables de hoja solas. Además de estos efectos, se incluyó la longitud para el modelo del ancho corregido, y la posición para la longitud de entrenudos y los dos ángulos.

Las estimaciones de los promedios para las procedencias y localidades de siembra tienen patrones diferentes (Cuadro 7). Por un lado, en dos variables los promedios de localidades y procedencias mostraron patrones opuestos. Los promedios del ancho corregidos por la longitud de las hojas en las localidades de siembra, muestran un comportamiento opuesto al encontrado en las procedencias; a pesar de que en ambos efectos, las poblaciones extremas (Orotina y Moravia), son estadísticamente diferentes (Cuadro 7). Las hojas en la localidad de Moravia son más alargadas, al igual que en la procedencia de Orotina: la diferenciación genética entre las poblaciones para la forma de la hoja es opuesta a las respuestas ambientales en las localidades de siembra.

Los promedios de localidad y procedencia tampoco concuerdan en la variable ángulo 1, y ocurre el mismo fenómeno que en las hojas: las poblaciones extremas tienen ángulos diferentes entre ellas, pero el orden de magnitud es opuesto. Contrario a lo encontrado en las variables anteriores, los promedios de localidad y procedencia de la longitud del entrenudo, concuerdan en las relaciones entre las poblaciones (Cuadro 7).

Los análisis de varianza con modelos semejantes a los empleados para los caracteres reproductivos (Melgar 1994), se encuentran en el Cuadro 8.

Con el propósito de estudiar si las plantas sembradas en una población distinta a la original tienden a asemejarse a las plantas nativas, se realizaron los siguientes cálculos para todas las variables con efecto significativo de localidad y procedencia o interacción localidad-procedencia. Primero, se obtuvieron las estimaciones de mínimos cuadrados de los promedios de las nueve combinaciones de localidades y procedencias. Luego, para hacer comparables las medidas de todas las variables, se procedió a estandarizarlas. Para cada variable se procedió de la siguiente manera: a cada estimación se le restó el promedio total y se dividió entre el promedio de los errores estándar de todas las nueve estimaciones. Con los promedios estandarizados de esta manera, se procedió de la manera siguiente: a la estimación del promedio de una población nativa (sembrada en su lugar de origen) se le restó promedio de otra, el valor mayor menos el menor, con el propósito de obtener resultados con signo positivo. Esta diferencia se comparó con la resta de las diferencias plásticas de las dos poblaciones involucradas, en los dos ambientes comparados; la resta se hizo en el mismo orden. Esto se repitió con todos los datos y variables, incluido el ancho de la hoja corregido por la longitud (Figura 2).

Expresado en fórmulas es como sigue:

SIEMPRE QUE $\bar{x}_{11} > \bar{x}_{22}$

DIFERENCIA FENOTÍPICA ENTRE PROCEDENCIAS NATIVAS: $\bar{x}_{11} - \bar{x}_{22}$

DIFERENCIA PLÁSTICA DE LAS DOS PROCEDENCIAS: $\bar{x}_{12} - \bar{x}_{21}$

$\bar{x}_{12} - \bar{x}_{22}$

Donde, \bar{x}_{ij} = promedio de la combinación de procedencia j sembrada en la localidad i .

Este procedimiento da como resultado diferencias plásticas mayores que cero si la respuesta al ambiente se asemeja a la diferencia fenotípica entre poblaciones nativas. Asimismo, la magnitud de la similitud entre el valor de ambas diferencias cuantifica el grado en el cual las poblaciones se modifican para parecerse a las poblaciones nativas. Se encontraron valores positivos en 24 de 36 diferencias plásticas. Sin embargo, el coeficiente de correlación de Pearson no es significativamente diferente de cero ($r=0.1413; p>0.01$).

Para hacer comparables los resultados de variables vegetativas con los de variables reproductivas informadas previamente (Melgar 1994), se obtuvo un valor por réplica para cada variable. Dicho valor fue el quinto para la longitud y ancho de la hoja y la longitud del entrenudo, el cuarto para el ángulo 1 y el tercero para el ángulo 2. Se hizo un análisis de varianza con el mismo modelo empleado para las variables reproductivas.

DISCUSION

La variación de la morfología de las hojas ha sido estudiada en las poblaciones naturales (Jensen *et al* 1993). Sin embargo, la única manera de conocer cuánto de la variación se debe a modificaciones ambientales o a diferencias genéticas, es por medio de experimentos de trasplantes recíprocos o a un jardín común (Falconer 1981).

Existen trabajos previos en los que se han encontrado diferencias genéticas entre poblaciones, por ejemplo, en *Achillea lanulosa*, *Plantago major* y *Silene maritima*, la longitud y anchura de las hojas es menor en plantas de mayores altitudes, cuando son sembradas en un ambiente común (Gurevitch 1992, Turesson 1925). Esto posiblemente se dé como respuesta a la selección ante condiciones ambientales de mayor irradiación solar (Vogel 1970, Givnish & Vermeij 1976, Givnish 1979), a mayor contenido de luz ultravioleta B (UV-B, Barnes *et al* 1990) o a menor altura de las plantas vecinas en localidades situadas a mayor altitud.

Esta última posibilidad se respalda en dos fuentes de evidencia. Primero, la altura de varias especies de plantas es menor a mayores altitudes (Turesson 1925). Por otro lado, se observa que las plantas que crecen en competencia con plantas vecinas tienden a mostrar tanto longitudes como anchos mayores (Warwick & Eriggs 1979, Wolff & Van Delden 1989). Sin embargo, no en todos los casos se observa esto, por ejemplo, en *Polemonium viscosum* no existen diferencias entre poblaciones que crecen a distintas altitudes (Galen *et al* 1991).

En el presente trabajo se observa que la población de menor altitud tiene plantas con hojas de mayor longitud.

semejante a lo observado en otras especies citadas arriba. La anchura, sin embargo, no fue significativamente diferente entre las poblaciones. El ambiente de siembra también puede afectar el tamaño de las hojas, cuando las plantas son sembradas en ambientes con temperaturas controladas (Gurevitch 1992). Los resultados del presente trabajo muestran que tanto la anchura como la longitud, respondieron a las diferencias ambientales entre poblaciones. La longitud, por su parte, respondió de manera paralela a las diferencias entre las poblaciones; este hecho sugiere que las diferencias encontradas entre las poblaciones con relación a la longitud de las hojas son adaptativas.

Existen otros trabajos en los que se observa que la forma de la hoja varía entre y dentro de poblaciones (Wolff 1991). Se ha observado que la diferenciación genética puede darse entre subdivisiones de una población que crece en un ambiente parchado en *Plantago lanceolata* (Lotz *et al.* 1990). La forma de las hojas puede variar conjuntamente con la altura, como en el caso de *Achillea lanulosa* (Gurevitch 1992), *Capsella bursa-pastoris* (Neuffer & Bartelheim 1989) y *Solidago virgaurea* (Turesson 1925).

En el presente caso, las procedencias de mayor altitud presentaron hojas de forma más redondeada, semejante a lo observado en *Achillea lanulosa* (Gurevitch 1992). Sin embargo, en este caso las respuestas al ambiente fueron opuestas a las diferencias genéticas, pues el promedio de las plantas cuando fueron sembradas en Moravia produjeron hojas más alargadas. Contrario a esto, Gurevitch (1992) encontró respuestas al ambiente paralelas a las diferencias entre poblaciones en la forma de las hojas.

La longitud de los entrenudos muestra diferencias ambientales significativas: ésta fue menor en la localidad de

mayor altitud, Moravia. Esto coincide con lo encontrado por Barnes *et al.* (1990) en 12 especies de malezas y plantas cultivadas. Según estos autores, esta manifestación se ha hallado tanto en monocotiledóneas como en dicotiledóneas, como respuesta a un aumento en la irradiación con luz UV-B (280-320 nanómetros).

Este tipo de luz es más intenso a mayores altitudes, y aparentemente es uno de los factores que afecta la diferenciación ecotípica (Ziska *et al.* 1992). Debido a que la luz UV-B inhibe la fotosíntesis, una reducción de los entrenudos y cambios en el diseño arquitectónico podrían amortiguar los efectos adversos, mediante una menor exposición a ella. Esta idea es apoyada por la existencia de mecanismos fisiológicos guiados por luz UV-B, que regulan el crecimiento. Dichos mecanismos son un fotorreceptor UV-B y una acción directa de la luz UV-B sobre el metabolismo de reguladores de crecimiento, tales como el ácido indolacético (Barnes *et al.* 1990).

Los ángulos entre las ramas determinan la separación de las hojas entre sí, y la altura de la planta. Si el ángulo 1 es mayor, las hojas de las ramas están más separadas de las del tallo. Si el ángulo 2 es mayor, las hojas de la misma rama están más separadas horizontalmente entre sí, aunque la tensión que debe soportar el punto de unión de la rama es mayor. El grado en que las hojas reciben los rayos solares verticales es afectada tanto por la forma y ángulo de la hoja, como por los ángulos de las ramas. Las hojas más desarrolladas se encuentran en la axila de las ramas que forman el ángulo 1.

La irradiación solar es mayor a mayores altitudes, debido a que existe menos absorción por parte de los gases H_2O , O_3 y CO_2 y los aerosoles (Seemann *et al.* 1979). Puede

incluso llegar a ser dañina para la planta, por la cantidad de luz UV-B (Barnes *et al.* 1990). Posiblemente, esta sea la razón por la cual las plantas en el ambiente de mayor altitud presentaron un ángulo 1 menor. Sin embargo, pueden existir otros mecanismos para evitar daño por luz UV-B, tales como la producción más alta de compuestos protectores (por ejemplo flavonoides, Ziska *et al.* 1992). Es quizás esta el motivo por el cual la diferenciación entre procedencias no es paralela con las modificaciones ambientales del carácter.

El efecto del ángulo 2 sobre la captación de luz por parte de las hojas es más complejo. Aunque un menor ángulo provoca mayor bloqueo de la luz vertical entre hojas vecinas, provoca menos bloqueo lateral. Por otro lado, la intensidad del bloqueo lateral de la luz de unas hojas por otras depende también de la distancia entre ellas, y ésta de la longitud de entrenudos de la rama secundaria y la primaria. La existencia de un menor ángulo 2 posiblemente esté relacionado con una mejor utilización de la luz lateral y una protección a la luz vertical, en la localidad de mayor altitud, donde existe mayor irradiación de luz UV-B. El carácter aparentemente es adaptativo, pues existe una diferenciación entre procedencias paralela a las diferencias debidas a la localidad de siembra.

Los análisis de varianza, con modelos semejantes a los de las variables de inflorescencia e infructescencia, poseen una proporción de efectos significativos con relación al total de efectos en todas las variables (40%), semejante a los encontrados en los caracteres vegetativos (43%). Sin embargo, los caracteres reproductivos son más consistentes entre sí en el sentido de que la mayoría de los efectos significativos se encuentran en localidad, procedencia y genotipo (96% del total de efectos significativos; Melgar 1994). En cambio, en los caracteres vegetativos, el

porcentaje es menor (89%; Cuadro 8). La proporción de efectos significativos con relación al total de efectos en todas las variables, para la interacción entre localidad y procedencia y el efecto de genotipo dentro de procedencia tienen, valores semejantes entre caracteres vegetativos y reproductivos. Dos de los caracteres vegetativos tienen efecto significativo de la interacción localidad-genotipo, mientras que ninguno de los caracteres reproductivos presentó dicho efecto significativo. Los resultados tan diferentes entre estos caracteres vegetativos sugiere que tienen menos integración que los reproductivos (Primack 1987). Posiblemente, esto es debido a que poseen mayor independencia funcional.

Se han hecho varios trabajos que calculan heredabilidades de caracteres vegetativos y reproductivos (Scheiner & Goodnight 1984, Silander 1985, Cheplik & Quinn 1988, Venable & Burquez 1989). De cuatro especies estudiadas, *Amphicarpus purshii*, *Danthonia spicata*, *Heterosperma pinatum* y *Spartina patens*, las primeras dos mostraron un promedio de las heredabilidades mayor en caracteres vegetativos que reproductivos. Por el contrario, en las otras dos, el promedio de las heredabilidades fue mayor en caracteres reproductivos. Los promedios de heredabilidades para distintos caracteres pueden variar entre poblaciones de una misma especie, como ocurre en tres poblaciones de *Plantago lanceolata* (Wolff & Van Delden 1987). Estos autores encontraron promedios de heredabilidades de caracteres vegetativos mayores que los reproductivos en dos de tres poblaciones estudiadas. En el presente trabajo, las heredabilidades de los caracteres vegetativos fueron menores que los de los caracteres reproductivos (Cuadro 6, Melgar 1994). Si se hace la suposición de que las heredabilidades en amplio sentido poseen un componente aditivo aproximadamente constante, una baja heredabilidad en

caracteres vegetativos implica menor posibilidad de respuesta a la selección. Por otro lado, la baja heredabilidad de estos caracteres puede ser debida a una presión de selección muy intensa, que agotó la variación aditiva (Falconer 1981).

La proporción de coincidencias entre diferencias fenotípicas de plantas nativas con las diferencias plásticas de poblaciones no nativas, es mayor en variables de inflorescencia e infructescencia que para las variables de caracteres vegetativos (93% y 72%, respectivamente, Melgar 1994). Además, existe correlación significativa entre ambos valores en las variables de inflorescencia e infructescencia, mientras que para las variables vegetativas la correlación no es significativa. Esto indica que las plantas tuvieron modificaciones en la misma dirección de las diferencias de las poblaciones locales, pero la magnitud de esas diferencias es independiente de las de las diferencias entre poblaciones locales. Esto sugiere que la morfología de los caracteres vegetativos está menos fuertemente regulada por selección natural que los caracteres reproductivos.

Los caracteres vegetativos en este experimento de trasplantes recíprocos de clones, muestran un menor paralelismo entre las diferencias genéticas de poblaciones nativas y las diferencias debidas al ambiente de siembra, que los caracteres reproductivos. Esto sugiere que existe menos presión de selección sobre la morfología de los caracteres vegetativos que sobre la de los caracteres reproductivos, o que mecanismos morfológicos y fisiológicos alternativos pueden cumplir funciones semejantes. El grado de integración entre caracteres vegetativos también fue menor que en caracteres reproductivos, posiblemente por la mayor diversificación ontológica y funcional.

CUADRO 1. CONDICIONES AMBIENTALES DE LAS TRES POBLACIONES.

| No | POBLACION | ALTITUD (m) | PRECIPITACION(mm) | TEMPERATURA(°C) |
|----|--------------|-------------|-------------------|------------------|
| 1. | OROTINA | 208 | 2323.4 | 26.0 |
| 2. | CIUDAD COLON | 700 | 2587.8 | 23.4 |
| 3. | MORAVIA | 1290 | 1924.6 | 19.9 |

CUADRO 2. EFECTOS INCLUIDOS EN LOS MODELOS DE ANALISIS DE VARIANZA Y SU INTERPRETACION.

| EFECTO | SIGNIFICADO |
|--|---|
| 1. Loc: Localidad, ambiente de siembra. | Diferencias entre ambientes de siembra. |
| 2. Pro: Procedencia, población de recolecta. | Diferencias genéticas entre poblaciones recolectadas. |
| 3. Gen(pro): Genotipo dentro de procedencia, individuo recolectado de cada población. | Diferencias genéticas dentro de poblaciones |
| 4. Rep(gen): Réplica dentro de genotipo, individuo producto de multiplicación vegetativa de cada genotipo. | Diferencias microambientales. |
| 5. Rama(rep): Rama dentro de réplica, diferencias entre dos ramas tomadas de cada genotipo. | Diferencias ambientales durante el desarrollo. |
| 6. Loc*pro: Interacción entre localidad y procedencia. | Diferencias genéticas de las respuestas de las poblaciones al ambiente. |
| 7. Loc*gen: Interacción entre la localidad y el genotipo. | Diferencias genéticas de las respuestas de los genotipos dentro de procedencias al ambiente. |
| 8. Lon: Longitud de la hoja. | Efecto de la covariable en el caso del análisis del ancho de la hoja corregido. |
| 9. Pos: Posición ordinal desde el ápice de la rama. | Diferencias entre las medidas, debidas a la posición desde el ápice. |
| 10. Loc*pos: interacción entre localidad y posición. | Diferencias entre las posiciones de las respuestas al ambiente de siembra. |
| 11. Pro*pos: interacción procedencia por posición. | Diferencias genéticas entre poblaciones de las longitudes, cuando no tienen la misma dirección en todas las posiciones. |

CUADRO 3. RESULTADOS DE ANALISIS DE VARIANZA DE VARIABLES DEL TALLO. EL SIGNIFICADO DE LOS EFECTOS SE ENCUENTRA EN EL CUADRO 1. GL: GRADOS DE LIBERTAD, SC TIPO III: SUMA DE CUADRADOS TIPO III, F: VALOR CALCULADO DE F, Pr>F: SIGNIFICANCIA.

| A. ANGULO 1 | | | | | | |
|--------------|------|-------------|-------|--------|------|------|
| EFECTO | GL | SC TIPO III | F | | Pr>F | |
| LOC | 2 | 7919.30 | 24.47 | 0.0001 | | **** |
| PRO | 2 | 5584.00 | 17.26 | 0.0001 | | **** |
| GEN(PRO) | 55 | 51213.24 | 5.76 | 0.0001 | | **** |
| REP(GEN) | 89 | 39219.02 | 2.72 | 0.0001 | | **** |
| RAMA(REP) | 148 | 41146.54 | 1.72 | 0.0001 | | **** |
| POS | 3 | 7082.45 | 14.60 | 0.0001 | | **** |
| LOC*PRO | 4 | 1111.72 | 1.72 | 0.1433 | | N.S. |
| LOC*GEN(PRO) | 87 | 40587.82 | 2.88 | 0.0001 | | **** |
| LOC*POS | 6 | 2535.34 | 2.61 | 0.0159 | | * |
| PRO*POS | 6 | 993.38 | 1.02 | 0.4081 | | N.S. |
| ERROR | 2053 | 332159.38 | | | | |

| B. ANGULO 2 | | | | | | |
|--------------|------|-------------|-------|--------|------|------|
| EFECTO | GL | SC TIPO III | F | | Pr>F | |
| LOC | 2 | 34761.58 | 31.59 | 0.0001 | | **** |
| PRO | 2 | 18979.96 | 17.25 | 0.0001 | | **** |
| GEN(PRO) | 55 | 89832.59 | 3.30 | 0.0001 | | **** |
| REP(GEN) | 89 | 97344.19 | 1.99 | 0.0001 | | **** |
| RAMA(REP) | 148 | 118730.14 | 1.46 | 0.0005 | | *** |
| POS | 2 | 1217.38 | 1.11 | 0.3311 | | N.S. |
| LOC*PRO | 4 | 2219.69 | 1.01 | 0.4018 | | N.S. |
| LOC*GEN(PRO) | 88 | 95791.06 | 2.02 | 0.0001 | | **** |
| LOC*POS | 4 | 2181.05 | 0.99 | 0.4113 | | N.S. |
| PRO*POS | 4 | 2725.79 | 1.24 | 0.2926 | | N.S. |
| ERROR | 1416 | 779190.89 | | | | |

| C. LONGITUD DEL ENTRENUDO | | | | | | |
|---------------------------|------|-------------|---------|--------|------|------|
| EFECTO | GL | SC TIPO III | F | | Pr>F | |
| LOC | 2 | 1865.05 | 9.16 | 0.0001 | | **** |
| PRO | 2 | 5888.54 | 28.61 | 0.0001 | | **** |
| GEN(PRO) | 55 | 32866.65 | 5.75 | 0.0001 | | **** |
| REP(GEN) | 89 | 50893.04 | 5.53 | 0.0001 | | **** |
| RAMA(REP) | 148 | 45417.90 | 2.98 | 0.0001 | | **** |
| POS | 4 | 412884.28 | 1002.44 | 0.0001 | | **** |
| LOC*PRO | 4 | 7528.99 | 18.29 | 0.0001 | | **** |
| LOC*GEN(PRO) | 87 | 58101.62 | 6.60 | 0.0001 | | **** |
| LOC*POS | 8 | 2054.31 | 2.50 | 0.0107 | | * |
| PRO*POS | 8 | 8534.02 | 7.94 | 0.0001 | | **** |
| ERROR | 2689 | 278718.89 | | | | |

CUADRO 4. RESULTADOS DE LOS ANALISIS DE VARIANZA DE LAS VARIABLES DE HOJA. EL SIGNIFICADO DE LOS EFECTOS SE ENCUENTRA EN EL CUADRO 1. GL:GRADOS DE LIBERTAD, SC TIPO III: SUMA DE CUADRADOS TIPO III, F: VALOR CALCULADO DE F, Pr>F: SIGNIFICANCIA.

A. ANCHURA CORREGIDA POR LONGITUD

| EFFECTO | GL | SC TIPO III | F | Pr>F |
|--------------|------|-------------|----------|-------------|
| LOC | 2 | 85,78 | 12,59 | 0,0001 **** |
| PRO | 2 | 1414,86 | 207,60 | 0,0001 **** |
| GEN(PRO) | 55 | 2672,77 | 14,26 | 0,0001 **** |
| REP(GEN) | 87 | 731,94 | 2,47 | 0,0001 **** |
| RAMA(REP) | 144 | 551,75 | 1,12 | 0,1516 N.S. |
| LON | 1 | 134950,84 | 39602,22 | 0,0001 **** |
| LOC*PRO | 4 | 16,05 | 1,18 | 0,3186 N.S. |
| LOC*GEN(PRO) | 87 | 1001,36 | 3,38 | 0,0001 **** |
| ERROR | 3532 | 12035,85 | | |

B. LONGITUD DE LA HOJA

| EFFECTO | GL | SC TIPO III | F | Pr>F |
|--------------|------|-------------|-------|-------------|
| LOC | 2 | 11187,75 | 27,87 | 0,0001 **** |
| PRO | 2 | 7874,15 | 19,65 | 0,0001 **** |
| GEN(PRO) | 55 | 73778,83 | 6,70 | 0,0001 **** |
| REP(GEN) | 87 | 70704,96 | 4,06 | 0,0001 **** |
| RAMA(REP) | 144 | 36009,69 | 1,25 | 0,0259 * |
| LOC*PRO | 4 | 5050,36 | 6,30 | 0,0001 **** |
| LOC*GEN(PRO) | 87 | 75106,42 | 4,31 | 0,0001 **** |
| ERROR | 3533 | 707821,52 | | |

C. ANCHURA DE LA HOJA

| EFFECTO | GL | SC TIPO III | F | Pr>F |
|--------------|------|-------------|-------|-------------|
| LOC | 2 | 2561,89 | 30,79 | 0,0001 **** |
| PRO | 2 | 1,84 | 0,02 | 0,9781 N.S. |
| GEN(PRO) | 55 | 18084,98 | 7,03 | 0,0001 **** |
| REP(GEN) | 87 | 12752,66 | 3,52 | 0,0001 **** |
| RAMA(REP) | 144 | 6694,26 | 1,10 | 0,1986 N.S. |
| LOC*PRO | 4 | 1117,66 | 6,72 | 0,0001 **** |
| LOC*GEN(PRO) | 87 | 13235,56 | 3,66 | 0,0001 **** |
| ERROR | 3533 | 148866,69 | | |

CUADRO 5. COMPONENTES DE VARIANZA DE LAS VARIABLES DE TODOS LOS EFECTOS (METODO REML). EL SIGNIFICADO DE LOS EFECTOS SE ENCUENTRA EN EL CUADRO 1.

A. VARIABLES DE TALLO.

| EFECTO | ENT | | ANG 1 | | ANG 2 | |
|-----------|---------|-------|---------|-------|---------|-------|
| | VAR. | PROP. | VAR. | PROP. | VAR. | PROP. |
| LOC | 0,000 | 0,000 | 8,056 | 0,034 | 37,895 | 0,051 |
| PRO | 0,000 | 0,000 | 4,222 | 0,018 | 18,755 | 0,025 |
| GEN(PRO) | 0,000 | 0,000 | 9,719 | 0,041 | 22,512 | 0,031 |
| REP(GEN) | 10,932 | 0,030 | 10,745 | 0,046 | 24,293 | 0,033 |
| RAMA(REP) | 20,791 | 0,056 | 13,497 | 0,057 | 32,449 | 0,044 |
| POS | 199,566 | 0,540 | 3,661 | 0,016 | 0,000 | 0,000 |
| LOC*PRO | 5,190 | 0,014 | 0,511 | 0,002 | 0,000 | 0,000 |
| LOC*GEN | 25,508 | 0,069 | 19,876 | 0,084 | 42,871 | 0,058 |
| LOC*POS | 0,723 | 0,002 | 1,266 | 0,005 | 0,000 | 0,000 |
| PRO*POS | 3,440 | 0,009 | 0,025 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| ERROR | 103,745 | 0,280 | 153,715 | 0,696 | 558,698 | 0,758 |

B. VARIABLES DE LAS HOJAS.

| | LONGITUD | | ANCHO | | ANCHO/LONGITUD | |
|-----------|----------|-------|--------|-------|----------------|--------|
| | VAR. | PROP. | VAR. | PROP. | VAR. | PROP. |
| LOC | 4,758 | 0,018 | 1,327 | 0,025 | 0,050 | 0,009 |
| PRO | 1,895 | 0,007 | 0,000 | 0,000 | 0,983 | 0,172 |
| GEN(PRO) | 0,000 | 0,000 | 1,053 | 0,020 | -0,017 | -0,003 |
| REP(GEN) | 23,438 | 0,068 | 3,954 | 0,074 | 0,682 | 0,119 |
| RAMA(REP) | 3,920 | 0,015 | 0,405 | 0,008 | 0,223 | 0,039 |
| LOC*PRO | 3,077 | 0,012 | 0,393 | 0,007 | 0,000 | 0,000 |
| LOC*GEN | 27,537 | 0,104 | 4,599 | 0,086 | 0,372 | 0,065 |
| ERROR | 200,867 | 0,757 | 41,728 | 0,781 | 3,424 | 0,599 |

CUADRO 6. COMPONENTES DE VARIANZA DE LOS EFECTOS ALEATORIOS DEL MODELO DE ANALISIS DE VARIANZA (METODO REML). EL SIGNIFICADO DE LOS EFECTOS SE ENCUENTRA EN EL CUADRO 1.

| EFECTO | ANCHURA HOJA | | LONGITUD HOJA | | ANCHURA/LONGITUD | |
|---------|--------------|------------|---------------|------------|------------------|------------|
| | VARIANZA | PROPORCION | VARIANZA | PROPORCION | VARIANZA | PROPORCION |
| EN(PRO) | 1,169 | 0,023 | 0,000 | 0,000 | 0,682 | 0,145 |
| EP(GEN) | 3,999 | 0,077 | 23,674 | 0,093 | 0,223 | 0,047 |
| AMA | 0,404 | 0,008 | 3,932 | 0,015 | 0,000 | 0,000 |
| OC*GEN | 4,511 | 0,087 | 27,436 | 0,107 | 0,372 | 0,079 |
| EROR | 41,719 | 0,805 | 200,817 | 0,785 | 3,424 | 0,728 |

| EFECTO | ANGULO 1 | | ANGULO 2 | | LONGITUD DE ENTRENUDO | |
|---------|----------|------------|----------|------------|-----------------------|------------|
| | VARIANZA | PROPORCION | VARIANZA | PROPORCION | VARIANZA | PROPORCION |
| EN(PRO) | 9,996 | 0,046 | 20,647 | 0,030 | 0,000 | 0,000 |
| EP(GEN) | 10,730 | 0,049 | 24,419 | 0,036 | 11,180 | 0,069 |
| AMA | 13,555 | 0,062 | 32,507 | 0,048 | 20,771 | 0,129 |
| OC*GEN | 19,773 | 0,091 | 46,288 | 0,068 | 25,557 | 0,159 |
| EROR | 163,759 | 0,752 | 552,543 | 0,818 | 103,717 | 0,643 |

CUADRO 7. ESTIMACIONES DE LOS PROMEDIOS DE LAS LOCALIDADES Y PROCEDENCIAS. SE SUPERAN CONJUNTAMENTE LOS PROMEDIOS NO SIGNIFICATIVAMENTE DIFERENTES ENTRE SI ($P > 0.05$). LOS ERRORES ESTANDAR SE ENCUENTRAN ENTRE PARENTESIS. ANCH./LON SE REFIERE A LA ANCHURA CORREGIDA POR LA LONGITUD.

| | LOCALIDAD | | | PROCEDENCIA | | |
|--------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| | OROTINA | C.COLON | MORAVIA | OROTINA | C.COLON | MORAVIA |
| ANCHURA (mm) | <u>15.597</u> (0.213) | <u>14.090</u> (0.264) | <u>13.288</u> (0.198) | <u>14.123</u> (0.161) | <u>14.364</u> (0.277) | <u>14.488</u> (0.265) |
| LONGITUD (mm) | <u>32.741</u> (0.475) | <u>29.019</u> (0.589) | <u>25.340</u> (0.442) | <u>32.066</u> (0.360) | <u>28.833</u> (0.617) | <u>29.202</u> (0.590) |
| ANCH./LON (mm) | <u>14.590</u> (0.060) | <u>14.774</u> (0.075) | <u>14.265</u> (0.056) | <u>13.496</u> (0.046) | <u>15.128</u> (0.078) | <u>15.094</u> (0.075) |
| ENTRENUDOS (mm) | <u>25.999</u> (0.395) | <u>24.333</u> (0.541) | <u>23.262</u> (0.413) | <u>25.033</u> (0.319) | <u>25.868</u> (0.577) | <u>22.693</u> (0.524) |
| ANGULO1 (°) | <u>75.574</u> (0.506) | <u>80.525</u> (0.700) | <u>75.220</u> (0.525) | <u>76.890</u> (0.410) | <u>76.784</u> (0.724) | <u>81.145</u> (0.678) |
| ANGULO2 (°) | <u>87.399</u> (1.087) | <u>76.247</u> (1.504) | <u>76.591</u> (1.121) | <u>85.601</u> (0.866) | <u>78.210</u> (1.634) | <u>77.125</u> (1.436) |

CUADRO 8. ANALISIS VARIANZA DE DATOS DE LAS RAMAS Y HOJAS. CON UN MODELO SEMEJANTE AL DE LAS VARIABLES DE INFLORESCENCIA E INFRUCTESCENCIA. EL SIGNIFICADO DE LOS EFECTOS SE ENCUENTRA EN EL CUADRO 1.

| | | | | |
|--------------------|----|----------|---------|-------------|
| ANCHURA | | | | |
| LOC | 2 | 459.75 | 6,66 | 0,0016 ** |
| PRO | 2 | 6.05 | 0,09 | 0,9161 N.S. |
| LOC*PRO | 4 | 137,93 | 1,00 | 0,4093 N.S. |
| GEN(PRO) | 55 | 3478,04 | 1,83 | 0,0017 ** |
| LOC*GEN(PRO) | 87 | 4427.73 | 1.48 | 0,0159 * |
| LONGITUD | | | | |
| LOC | 2 | 2259.07 | 5.56 | 0,0046 ** |
| PRO | 2 | 1321.77 | 3,25 | 0,0410 * |
| LOC*PRO | 4 | 607,51 | 0,75 | 0,5607 N.S. |
| GEN(PRO) | 55 | 14740,28 | 1,32 | 0,0917 N.S. |
| LOC*GEN(PRO) | 87 | 21441.51 | 1.21 | 0,1424 N.S. |
| ANCHURA/LON | | | | |
| LOC | 2 | 20.41 | 2,47 | 0,0877 N.S. |
| PRO | 2 | 215,26 | 26,04 | 0,0001 **** |
| LOC*PRO | 4 | 10,13 | 0,61 | 0,6539 N.S. |
| GEN(PRO) | 55 | 589.69 | 2,59 | 0,0001 **** |
| LON | 1 | 5257,02 | 1272,00 | 0,0001 **** |
| LOC*GEN(PRO) | 87 | 606,58 | 1.69 | 0,0019 ** |
| ANGULO 1 | | | | |
| LOC | 2 | 640,93 | 1,78 | 0,1713 N.S. |
| PRO | 2 | 1226,32 | 3,41 | 0,0353 * |
| LOC*PRO | 4 | 531,20 | 0,74 | 0,5666 N.S. |
| GEN(PRO) | 55 | 17829,04 | 1,80 | 0,0023 ** |
| LOC*GEN(PRO) | 85 | 13299,45 | 0,87 | 0,7598 N.S. |
| ANGULO 2 | | | | |
| LOC | 2 | 7920.50 | 5,92 | 0,0034 ** |
| PRO | 2 | 3494.16 | 2,61 | 0,0769 N.S. |
| LOC*PRO | 4 | 697,79 | 0,26 | 0,9028 N.S. |
| GEN(PRO) | 53 | 37267,85 | 1,05 | 0,3999 N.S. |
| LOC*GEN(PRO) | 81 | 36028,94 | 0,66 | 0,9786 N.S. |
| ENTRENUDO | | | | |
| LOC | 2 | 491.14 | 1,45 | 0,2366 N.S. |
| PRO | 2 | 918,61 | 2,72 | 0,0688 N.S. |
| LOC*PRO | 4 | 1687,27 | 2,50 | 0,0445 * |
| GEN(PRO) | 55 | 9214,13 | 0,99 | 0,5003 N.S. |
| LOC*GEN(PRO) | 86 | 17320,71 | 1,19 | 0,1657 N.S. |

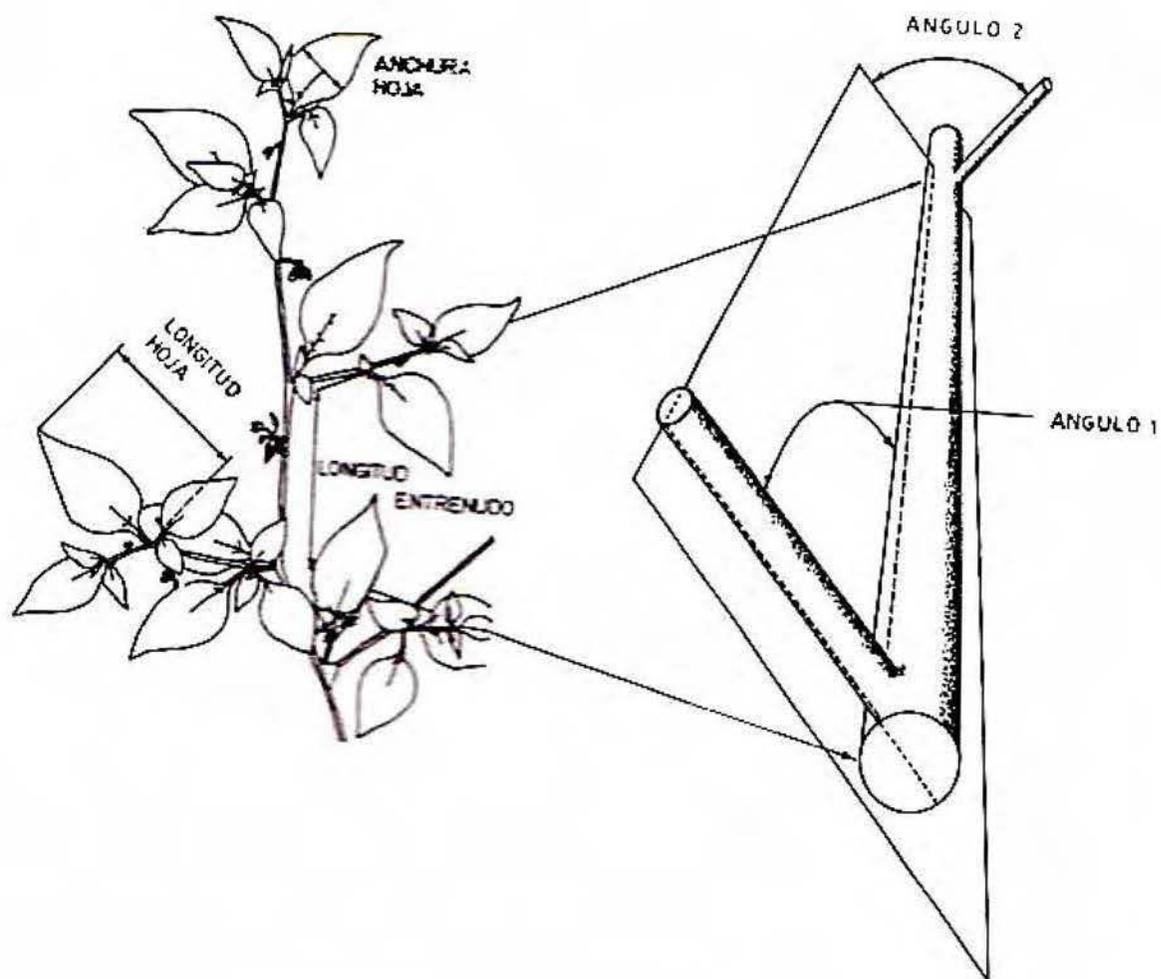


FIGURA 1.

RAMA DE HIERBA MORA CON LAS VARIABLES ESTUDIADAS. SE MUESTRA UN ESQUEMA EN PERSPECTIVA PARA INDICAR LOS DOS ANGULOS TOMADOS. EL ANGULO 1 ESTA SITUADO ENTRE UNA RAMA PRINCIPAL Y UNA SECUNDARIA, MIENTRAS QUE EL ANGULO DOS SE ENCUENTRA ENTRE DOS RAMAS SECUNDARIAS SUCESIVAS.

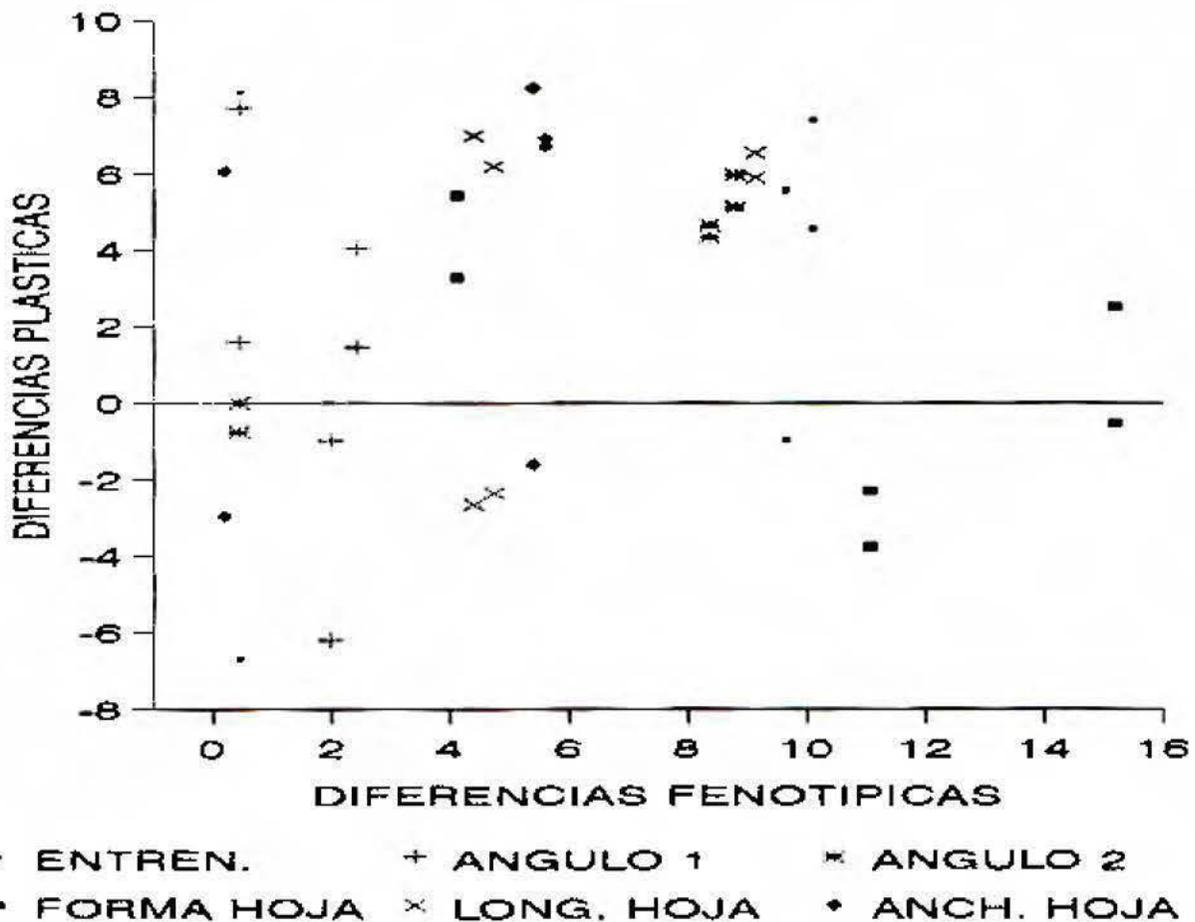


FIGURA 2. DIFERENCIAS ENTRE DOS PROMEDIOS DE PLANTAS NATIVAS CONTRA LAS DIFERENCIAS PLASTICAS DE ESAS MISMAS PLANTAS CRECIDAS EN AMBOS AMBIENTES. LAS VARIABLES SE ENCUENTRAN AGRUPADAS DE ACUERDO A CONJUNTOS DE MAYOR CORRELACION.

BIBLIOGRAFIA

- Barnes, P.W., S.D. Flint & M.M. Caldwell. 1990. Morphological responses of crop and weed species of different growth forms to ultraviolet-B radiation. *Amer. J. Bot.* 77(10):1354-1361.
- Briggs, D. & S.M. Walters. 1984. Plant variation and evolution. Cambridge University Press, London. 412 p.
- Clausen, J., E.E. Leck & W.M. Hiesey. 1941. Regional differentiation in plant species. *Am. Nat.* 75(758):231-250.
- Cheplik, G.P. & J.A. Quinn. 1988. Quantitative variation of life history traits in amphicarpic peanutgrass (*Amphicarpum purshii*) and its evolutionary significance. *Amer. J. Bot.* 75(1):123-131.
- Edmonds, J.M. 1978. A synopsis of the taxonomy of *Solanum* sect. *Solanum* (*Maurella*) in South America. *Kew Bull.* 27(1):95-114.
- Edmonds, J.M. 1979. Biosystematics of *Solanum* L., section *Solanum* (*Maurella*). p. 529-545. In J.G. Hawkes, P.N. Lester, and A.D. Skelking (eds.). The biology and taxonomy of the Solanaceae. Linnean Society Symposium series. Academic Press, London.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. Longman Scientific & Technical, England. 438 p.
- Galen, C., J.S. Shore & H. Deyoe. 1991. Ecotypic divergence in alpine *Polemonium viscosum*: genetic structure, quantitative variation, and local adaptation. *Evol.* 45(5):1218-1228.
- Givnish, T. 1979. On the adaptive significance of leaf form, p. 375-407. In Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B. & Raven, P.H. Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York.
- Givnish, T.J. & B.J. Vermeij. 1976. Size and shapes of liane leaves. *Amer. Nat.* 110:743-778.
- Gurevitch, J. 1991. Sources of variation in leaf shape among two populations of *Achillea lanulosa*. *Genetics* 130:385-394.
- Harberd, D.J. 1987. The within population variance in geneecological trials. *New Phytol.* 56:269-280.
- Hartmann, H.T. & D.E. Hester. 1987. Propagación de plantas:

- Heiser, C.G. 1955. The *Solanum nigrum* complex in Costa Rica. *Ceiba* 4:293-299.
- Henderson, R.J.F. 1974. *Solanum nigrum* L (Solanaceae) and related species in Australia. *Contr. Queensland Herb. No. 16*. 80 p.
- Heslop-Harrison, J. 1964. Forty years of genecology. *Adv. Ecol. Res.* 2:159-247.
- Jain, S.K. & A.D. Bradshaw. 1966. Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity* 21:407-441.
- Jensen, R.J., S.C. Hokanson, J.G. Isebrands & J.F. Hancock. 1983. Morphometric variation in oaks of the Apostle Islands in Wisconsin: evidence of hybridization between *Quercus rubra* and *Q. ellipsoidalis* (Fagaceae). *Amer. J. Bot.* 80(11):1358-1366.
- Lotz, L.A.P., H. Cliff & P.H. van Tienderen. 1990. Within-population variability in morphology and life history of *Plantago major* L. ssp. *pleiosperma* Pilger in relation to environmental heterogeneity. *Oecologia* 84:404-410.
- Melgar, S.A. 1994. Efectos genéticos y ambientales en la variación de caracteres reproductivos en tres poblaciones de *Solanum americanum* Mill. Tesis Maestría. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica, San José.
- Neuffer, B. & S. Bartelheim. 1989. Gen-ecology of *Capsella bursa-pastoris* from an altitudinal transect in the Alps. *Oecologia* 81:521-527.
- Ogg, A.G., JR., B.S. Rogers & E.E. Schilling. 1981. Characterization of Black Nightshade (*Solanum nigrum*) and related species in the United States. *Weed Science* 29(1):27-32.
- Primack, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:409-430.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evol.* 43(1):223-225.
- SAS Institute, Inc. 1985. SAS User's guide: statistics, version 5. SAS Institute Inc, USA. 956 p.
- Schilling, E.E. 1981. Systematics of *Solanum* sect. *Solanum* (Solanaceae) in North America. *Syst. Bot.* 6(2):172-185.
- Scheiner, S.M. & J. Goodnight. 1964. The comparison of phenotypic

- plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evol.* 38 (4):845-855.
- Seemann, J., Y.I. Chirkov, J. Lomas & B. Primault. 1979. *Agrometeorology*. Springer-Verlag, Berlin. 324 p.
- Silander, J.A. 1985. The genetic basis of the ecological amplitude of *Spartina patens*. II. Variance and correlation analysis. *Evol.* 39(5):1034-1052.
- Sultan, S.E. & F.A. Bazzaz. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norm of reaction to light. *Evol.* 47(4):1009-1031.
- Stebbins, G.L. & E.F. Paddock. 1949. The *Solanum nigrum* complex in Pacific North America. *Madroño* 10:70-81.
- Turesson, G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. *Hereditas* 6: 147-236.
- Venable, D.L. & A. Burquez. 1989. Quantitative genetics of size, shape, life-history, and fruit characteristics of seed-heteromorphic composite *Heterosperma pinnatum*. I. Variation within and among populations. *Evol.* 43(1):113-124.
- Vogel, S. 1970. Convective cooling at low airspeeds and the shapes of broad leaves. *J. Exp. Bot.* 21(66):91-101.
- Warwick, S.I. & D. Briggs. 1979. The genealogy of lawn weeds. III. Cultivation experiments with *Achillea millefolium* L., *Bellis perennis* L., *Plantago lanceolata* L., *Plantago major* L., and *Prunella vulgaris* L. collected from lawns and contrasting grassland habitats. *New Phytol.* 83:509-536.
- Wolff, K. 1991. Genetic analysis of morphological variability in three *Plantago* species with different mating systems. *Theor. Appl. Genet.* 81:111-118.
- Wolff, K. & W. Van Delden. 1987. Genetic analysis of ecological relevant morphological variability in *Plantago lanceolata* L. I. Population characteristics. *Heredity* 58:183-192.
- Wolff, K. & W. Van Delden. 1989. Genetic analysis of ecological relevant morphological variability in *Plantago lanceolata* L. IV. Response and correlated response to bidirectional selection for leaf angle. *Heredity* 62:153-160.
- Woodson, R.E. & R.W. Schery. 1973. Flora of Panama. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60(3):573-780.
- Ziska, L.H., A.H. Teramura & J.H. Sullivan. 1992. Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B

radiation. Amer. J. Bot. 79(8):863-871.

APENDICES
I. CONCLUSIONES GENERALES

1. Existe diferenciación genética y ambiental entre las tres poblaciones estudiadas en variables morfológicas, reproductivas y vegetativas.
2. Existe diferenciación fenotípica entre poblaciones, que en varios casos es una sumatoria en el mismo sentido de la diferenciación genética y cambios ambientales.
3. Las variables vegetativas se encuentran menos integradas que las reproductivas, posiblemente debido a mayor diversidad funcional.
4. Las diferencias genéticas y ambientales son paralelas en la mayoría de las variables morfológicas reproductivas, y menos en las variables morfológicas vegetativas. Posiblemente esto se deba a una mayor selección sobre la morfología en variables reproductivas (por polinizadores) y a la mayor posibilidad de respuestas fisiológicas alternativas en las vegetativas.
5. Se encontraron diferencias genéticas de la plasticidad fenotípica en variables vegetativas. En las variables reproductivas no se detectó dicha variación, excepto en un caso. Esto puede conducir a restricciones en la respuesta a la evolución de las variables reproductivas. La falta de variación genética pudo ser originada por fuertes presiones de selección estabilizadora.
6. En todas las variables estudiadas se encontró una variación genética baja dentro de poblaciones, en comparación con la encontrada en otras especies. Esto posiblemente sea resultado de los cuellos de botella que comúnmente afrontan las malezas como la hierba mora.
7. De las variables morfológicas de inflorescencia e infructescencia, sólo tres pares miden el mismo carácter. El resto contienen una parte importante de variación propia, ya que las relaciones entre ellas varían cuando se estudian a nivel de los diferentes componentes genéticos y ambientales.
8. Las correlaciones entre variables cambian de acuerdo al ambiente y a las características genéticas de las poblaciones. Esto puede repercutir en cambios ambientales de la capacidad de respuesta a selección de los caracteres seleccionados simultáneamente.
9. Las diferencias genéticas entre poblaciones de la forma de

las hojas dependen de la variación en su longitud, ya que la anchura no fue significativamente diferente.

II. BIBLIOGRAFIA

- Arnold, S.J. 1992. Constraints on phenotypic evolution. *Amer. Nat.* 140:S85-S107.
- Barnes, P.W., S.D. Flint & M.M. Caldwell. 1990. Morphological responses of crop and weed species of different growth forms to ultraviolet-B radiation. *Amer. J. Bot.* 77(10):1354-1360.
- Bell, G. 1985. On the function of flowers. *Proc. R. Soc. Lon. B* 224:223-265.
- Bowers, K.A.W. 1975. The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 62(6):633-638.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13:115-155.
- Briggs, D. & S.M. Walters. 1984. Plant variation and evolution. Cambridge University Press, London. 412 p.
- Buchmann, S.I. & J.H. Cane. 1989. Bees assess pollen returns while sonicating *Solanum* flowers. *Oecologia* 81:289-294.
- Calderón, S. y P.C. Stanley. 1941. Flora salvadoreña: lista preliminar de las plantas de El Salvador. Imprenta Nacional, San Salvador. 450 p.
- Clausen, J., K.K. Keck & W.M. Hiesey. 1941. Regional differentiation in plant species. *Am. Nat.* 75(758):231-250.
- Chapin, F.S. & M.C. Chapin. 1981. Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. *Ecology* 62(4):1000-1009.
- Cheplik, G.P. & J.A. Quinn. 1988. Quantitative variation of life history traits in amphicarpic peanutgrass (*Amphicarpum purshii*) and its evolutionary significance. *Amer. J. Bot.* 75(1):123-131.
- Cowley, D.E. & W.R. Atchley. 1990. Development and quantitative genetics of correlation structure among body parts of *Drosophila melanogaster*. *Amer. Nat.* 135(2):242-268.
- Cheplick, G.P. & J.A. Quinn. 1988. Quantitative variation of life history traits in amphicarpic peanutgrass (*Amphicarpum purshii*) and its evolutionary significance. *Amer. J. Bot.* 75(1):123-131.

- constraints on evolution by selection. *J. Theor. Biol.* 110:155-171.
- Cheverud, J.M. 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evol.* 42(5):958-968.
- Edmonds, J.M. 1972. A synopsis of the taxonomy of *Solanum* sect. *Solanum* (*Maurella*) in South America. *Kew Bull.* 27(1):95-114.
- Edmonds, J.M. 1979. Biosystematics of *Solanum* L., section *Solanum* (*Maurella*), p. 529-548. In J.G. Hawkes, P.N. Lester, and A.D. Skelting (eds.). *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. Linnean Society Symposium series. Academic Press, London.
- Faegri, K & L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3rd. ed. Pergamon Press. Oxford. 244 p.
- Falconer, D.S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. Longman Scientific & Technical, England. 438 p.
- Futuyma, D.J. 1986. *Evolutionary biology*. 2nd ed. Sinauer Associates, Massachusetts. 600 p.
- Galen, C. & M.L. Stanton. 1989. Bumble bee pollination and floral morphology: factors influencing pollen dispersal in the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *Amer. J. Bot.* 76(3):419-426.
- Galen, C., J.S. Shore & H. Deyoe. 1991. Ecotypic divergence in alpine *Polemonium viscosum*: genetic structure, quantitative variation, and local adaptation. *Evol.* 45(5):1218-1228.
- Givnish, T. 1979. On the adaptive significance of leaf form, p. 375-407. In Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B. & Raven, P.H. *Topics in plant population biology*. Columbia University Press, New York.
- Givnish, T.J. & G.J. Vermeij. 1976. Size and shapes of liane leaves. *Amer. Nat.* 110:743-778.
- Greulach, V.A. 1973. *Plant function and structure*. Macmillan Publishing Co., New York. 575 p.
- Gurevitch, J. 1992. Sources of variation in leaf shape among two populations of *Achillea lanulosa*. *Genetics* 130:385-394.
- Harberd, D.J. 1957. The within population variance in genecological trials. *New Phytol.* 56:269-280.

- Hartmann, H.T. & D.E. Kester. 1987. Propagación de plantas: principios y prácticas. Continental, México. 760 p.
- Hedrick, P.W. 1983. Genetics of populations. Science Books International, Boston. 629 p.
- Heiser, C.G. 1955. The *Solanum nigrum* complex in Costa Rica. *Ceiba* 4:293-299.
- Henderson, R.J.F. 1974. *Solanum nigrum* L (Solanaceae) and related species in Australia. *Contr. Queensland Herb. No. 16*. 80 p.
- Heslop-Harrison, J. 1964. Forty years of genecology. *Adv. Ecol. Res.* 2:159-247.
- Hiesey, W.M. 1953. Comparative growth between and within climatic races of *Achillea* under controlled conditions. *Evol.* 7:297-316.
- Humphreys, M.O. 1991. A genetic approach to the multivariate differentiation of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) populations. *Heredity* 66:437-443.
- Jain, S.K. & A.D. Bradshaw. 1966. Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity* 21:407-441.
- Jensen, R.J., S.C. Hokanson, J.G. Isebrands & J.F. Hancock. 1993. Morphometric variation in oaks of the Apostle Islands in Wisconsin: evidence of hybridization between *Quercus rubra* and *Q. ellipsoidalis* (Fagaceae). *Amer. J. Bot.* 80(11):1358-1366.
- Johnson, R.A. & D.W. Wichern. 1982. Applied multivariate statistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey. 594 p.
- Lechowics, M.J. & P.A. Blais. 1988. Assessing the contributions of multiple interacting traits to plant reproductive success: environmental dependence. *J. Evol. Biol.* 1:255-273.
- Lotz, L.A.P. & C.W.P.M. Blom. 1986. Plasticity en life-history traits of *Plantago major* L. ssp. *pleiosperma* Pilger. *Oecologia* 69:25-30.
- Lotz, L.A.P., H. Olf & P.H. van Tienderen. 1990. Within population variability in morphology and life history of *Plantago major* L. ssp. *pleiosperma* Pilger in relation to environmental heterogeneity. *Oecologia* 84:404-410.
- Manly, B.F.J. 1986. Multivariate statistical methods: a primer. Chapman and Hall, London. 159 p.

- Martínez, A.B. y F.J. Delgado. 1984. Rendimiento y contenido de proteína en hierba mora (*Solanum* sp.) a diferentes etapas de desarrollo y números de cortes por etapa. *Tikalía* 3(2):78-83.
- Melgar, S.A. 1994. Análisis multivariado de componentes genético y ambiental de variables de inflorescencia e infructescencia en tres poblaciones de *Solanum americanum* Mill. Tesis de Maestría, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Costa Rica, San José.
- Melgar, S.A. 1994. Efectos genéticos y ambientales en la variación de caracteres reproductivos en tres poblaciones de *Solanum americanum* Mill. Tesis de Maestría, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Costa Rica, San José.
- Melgar, S.A. 1994. Efectos genéticos y ambientales en la variación de caracteres vegetativos en tres poblaciones de *Solanum americanum* Mill. Tesis de Maestría, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José.
- Mitchell-Olds, T. & J.J. Rutledge. 1986. Quantitative genetics in natural plant populations: a review of the theory. *Am. Nat.* 127(3):379-402.
- Neuffer, B. & S. Bartelheim. 1989. Gen-ecology of *Capsella bursa-pastoris* from an altitudinal transect in the Alps. *Oecologia* 81:521-527.
- Ogg, A.G., JR., B.S. Rogers & E.E. Schilling. 1981. Characterization of Black Nightshade (*Solanum nigrum*) and related species in the United States. *Weed Science* 29(1):27-32.
- Polak, M. & R. Trivers. The science of symmetry in biology. *TREE* 9(4):122-124.
- Primak, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:409-430.
- Rice, K.J. & R.N. Mack. 1991a. Ecological genetics of *Bromus tectorum*. I. A hierarchical analysis of phenotypic variation. *Oecologia* 88:77-83.
- Rice, K.J. & R.N. Mack. 1991b. Ecological genetics of *Bromus tectorum*. III. The demography of reciprocally sown populations. *Oecologia* 88:91-101.
- Rice, S.A. & F.A. Bazzaz. 1989a. Growth consequences of plasticity of plant traits in response to light conditions. *Oecologia* 78:508-512.

- Rice, S.A. & F.A. Bazzaz. 1989b. Quantification of plasticity of plant traits in response to light intensity: comparing phenotypes at a common weight. *Oecologia* 78:802-807.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evol.* 43(1):223-225.
- Riska, B. 1986. Some models for development, growth, and morphometric correlation. *Evol.* 40(6):1303-1311.
- Roy, J. & H.A. Mooney. 1982. Physiological adaptation and plasticity to water stress of coastal and desert populations of *Heliotropium curassavicum* L. *Oecologia* 52:370-375.
- SAS Institute, Inc. 1985. SAS User's guide: statistics, version 5. SAS Institute Inc, USA. 956 p.
- Scheiner, S.M. & J. Goodnight. 1984. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evol.* 38 (4):845-855.
- Schilling, E.E. 1981. Systematics of *Solanum* sect. *Solanum* (Solanaceae) in North America. *Syst. Bot.* 6(2):172-185.
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:667-693.
- Schlichting, C.D. 1989. Phenotypic plasticity in *Plox*. II. Plasticity of character correlations. *Oecologia* 78:496-501.
- Schlichting, C.D. & D.A. Levin. 1984. Phenotypic plasticity of annual phlox: tests of some hypotheses. *Amer. J. Bot.* 71(2):252-260.
- Seemann, J., Y.I. Chirkov, J. Lomas & B. Primault. 1979. *Agrometeorology*. Springer-Verlag. Berlin. 324 p.
- Silander, J.A. 1985. The genetic basis of the ecological amplitude of *Spartina patens*. II. Variance and correlation analysis. *Evol.* 39(5):1034-1052.
- Sims, D.A. & R.W. Pearcy. 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *Amer. J. Bot.* 79(4):449-455.
- Smythe S.R. & I. Hutchinson. 1989. Ecological plasticity in *Carex lyngbyei*: evidence from transplant experiments. *Can. J. Bot.* 67:3618-3624.
- Snedecor, G.W. & W.G. Cochran. 1980. *Statistical methods*. 7th. ed. Iowa State University Press. Iowa. 507 p.

- Spillari Figueroa, M.M. 1983. Composición química de diferentes cultivares de hierba mora (*Solanum* spp), chipilín (*Crotalaria longirostrata*), y amaranto (*Amaranthus* spp). Tesis fitotecnista. Universidad Rafael Landívar. Guatemala.
- Stanton, M.L. & R.E. Preston. 1988. Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *Amer. J. Bot.* 75(4):528-539.
- Stebbins, G.L. & E.F. Paddock. 1949. The *Solanum nigrum* complex in Pacific North America. *Madroño* 10:70-81.
- Steel, R.G.D. & J.H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statistics: a biometrical approach. Mc Graw-Hill, New York. 633 p.
- Sultan, S.E. & F.A. Bazzaz. 1993a. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evol.* 47(4):1009-1031.
- Sultan, S.E. & F.A. Bazzaz. 1993b. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. II. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evol.* 47(4):1032-1049.
- Sultan, S.E. & F.A. Bazzaz. 1993c. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment. *Evol.* 47(4):1032-1049.
- Taylor, D.R. & L.W. Aarssen. 1988. An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (Graminae). *Amer. J. Bot.* 75(3):401-413.
- Turesson, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3:211-350.
- Turesson, G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. *Hereditas* 6: 147-236.
- Vásquez Solórzano, J.A. 1984. Estudio del proceso germinativo en hierba mora (*Solanum* sp.). Tesis Ing. Agr. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.
- Vásquez Vásquez, F.J. 1983. Recolección y caracterización del germoplasma de hierba mora (*Solanum* sp.) de la vertiente del Pacífico de la República de Guatemala. Tesis Ing. Agr. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.
- Velásquez Miranda, M. 1986. Caracterización agromorfológica de 35 cultivares de hierba mora (*Solanum* spp.) nativos de Guatemala. en el Valle de la Asunción. Tesis Ing. Agr. Uni-

versidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.

- Vanable, D.L. & A. Burquez. 1989. Quantitative genetics of size, shape, life-history, and fruit characteristics of seed-heteromorphic composite *Heterosperma pinnatum*. I. Variation within and among populations. *Evol.* 43(1):113-124.
- Via, S. 1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II Genetic correlations in larval performance within and among host plants. *Evol.* 38(4):896-905.
- Vogel, S. 1970. Convective cooling at low airspeeds and the shapes of broad leaves. *J. Exp. Bot.* 21(66):91-101.
- Wait, D.E. & D.A. Levin. 1993. Phenotypic integration and plastic correlations in *Phlox drummondii* (Polemoniaceae). *Amer. J. Bot.* 80(10):1224-1233.
- Warwick, S.I. & D. Briggs. 1978. The geneecology of lawn weeds. I. Population differentiation in *Poa annua* L. in a mosaic environment of bowling green lawns and flower beds. *New Phytol.* 81:711-723.
- Warwick, S.I. & D. Briggs. 1979. The geneecology of lawn weeds. III. Cultivation experiments with *Achillea millefolium* L. *Bellis perennis* L. *Plantago lanceolata* L., *Plantago major* L. and *Prunella vulgaris* L. collected from lawns and contrasting grassland habitats. *New Phytol.* 83:509-536.
- Weis, A.E., H.G. Hollenbach & W.G. Abrahamson. 1987. Genetic and maternal effects on seedling characters of *Solidago altissima* (compositae). *Amer. J. Bot.* 74(10):1476-1486.
- Widén, B. & S. Andersson. 1993. Quantitative genetics of life-history and morphology in a rare plant, *Senecio integrifolius*. *Heredity* 70:503-514.
- Wildt, A.R. & O. Ahtola. 1978. *Analysis of covariance*. Sage Publications, California.
- Wilson, J.B. 1988. The cost of heavy-metal tolerance. An example. *Evol* 42:408:413.
- Wolff, K. 1991. Genetic analysis of morphological variability in three *Plantago* species with different mating systems. *Theor. Appl. Genet.* 81:111-118.
- Wolff, K. & W. Van Delden. 1987. Genetic analysis of ecological relevant morphological variability in *Plantago lanceolata* L. I. Population characteristics. *Heredity* 58:183-192.
- Wolff, K & W. Van Delden. 1989. Genetic analysis of ecological

relevant morphological variability in *Plantago lanceolata* L.
IV. Response and correlated response to bidirectional
selection for leaf angle. *Heredity* 62:153-160.

Woodson, R.E. & R.W. Schery. 1973. Flora of Panama. *Ann.
Missouri Bot. Gard.* 60(3):573-780.

Zamora González, I.A. 1987. Evaluación preliminar de 16
variedades de hierba mora (*Solanum* sp.) bajo las condiciones
de la ciudad capital y Sacatepéquez. Tesis Ing. Agr.
Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.

Ziska, L.H., A.H. Teramura & J.H. Sullivan. 1992. Physiological
sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B
radiation. *Amer. J. Bot.* 79(8):863-871.