

307761

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

PLASTICIDAD FENOTIPICA EN EL TAMAÑO CORPORAL Y
TIEMPO DE DESARROLLO EN SPHENARIUM PURPURASCENS
(Ortóptera: Pyrgomorphidae)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
MIGUEL ANGEL MORENO GARCIA

DIRECTOR DE TESIS: DR. RAUL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

2002



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

**Plasticidad Fenotípica en el Tamaño Corporal y Tiempo de
Desarrollo en SPHENARIUM PURPURASCENS (Ortóptera: Pyrgomorphidae)**

realizado por **Miguel Angel Moreno García**

con número de cuenta 9754273-7, quién cubrió los créditos de la carrera de **Biología**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza

Propietario

Dr. Juan Servando Núñez Farfán

Propietario

Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo

Suplente

Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Suplente

Biol. Juan Enrique Fornoni Agnelli

Consejo Departamental de

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

Dra. Patricia Ramos Morales

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

**Plasticidad Fenotípica en el Tamaño Corporal y Tiempo de Desarrollo
en SPHENARIUM PURPURASCENS (Ortóptera: Pyrgomorphidae)**

A mis padres

Sr. Miguel Moreno y Ma. Esther García

Agradecimientos

Agradezco al Dr. Raúl Cueva del Castillo por haberme dirigido durante la realización de esta tesis. También agradezco todas sus enseñanzas y consejos, así como su apoyo en todo momento.

Quiero dar las gracias al Dr. Juan Núñez-Farfán y al Dr. Carlos Cordero, Dr. Eduardo Morales y al Biol. Juan Fornoni por las sugerencias en la corrección de la tesis, para ustedes mi respeto y admiración.

Agradezco al Sr. Heriberto y Alicia Pedraza por su apoyo e interés en mis estudios, muchas gracias.

A Guadalupe Andraca, Ana Cadena, Ivette Galicia, Armando López, Horacio Medina y Lucia Muñoz por la ayuda brindada en la manutención de los chapulines, sin su ayuda esto no hubiera salido.

A los miembros del Lab. de Genética Ecológica y Evolución: Alejandra Blanco, María Borbolla, Sandra Cuartas, Ana Martínez, Alfredo Montero, Eneida Montesinos, Paloma Neuman, Iliana Ramírez, Lorena Ruiz, Pedro Luis Valverde, Jesús Vargas y Judith Zamudio por su amistad, consejos y correcciones gramaticales.

Agradezco al H.H. Drin Tiim: Adrián, Adriana, Ana C., Axa, Beto, Carmen, Dalia, Daniel S., Emmanuel, Horacio, Israel, Magali, Manuel, Oscar, Paloma C., Pedro, Violeta y Yemeli, gracias por todo, por estar en las buenas las malas y las horribles. Con mucho cariño esta tesis también va para ustedes.

Por último agradezco a FUNDACIÓN UNAM por la beca otorgada durante la carrera y a PROBETEL por el apoyo para la realización de esta tesis.

Resumen

El tamaño corporal y tiempo de desarrollo en el chapulín *Sphenarium purpurascens* (Ortóptera: Pyrgomorphidae) están bajo presiones de selección sexual, como resultado de esta se esperaría que la variación genética en éstas características fuera mínima, sin embargo dichos atributos muestran una gran variación fenotípica. Se propone que el mantenimiento de la variación fenotípica en estos tres atributos podría explicarse por plasticidad fenotípica ya que un solo genotipo puede tener la capacidad de producir varios fenotipos alternativos en distintos ambientes.

El objetivo del presente trabajo fue separar el componente genético, ambiental y su interacción (G*E), y apreciar como influye cada uno de estos componentes en el fenotipo expresado. Se manipuló experimentalmente la cantidad de alimento consumido de medios hermanos de nueve familias genéticas en dos atributos de tamaño corporal (ancho de tórax y longitud de fémur III) y tiempo de desarrollo (característica de historia de vida) de *S. purpurascens*.

Se encontró variación genética en los valores promedios de ancho de tórax y longitud de fémur III. Los organismos que consumieron menor cantidad de alimento alcanzaron tamaños pequeños en ambos atributos y tardaron más tiempo en desarrollarse. Se detectó variación genética significativa para las normas de reacción ontogenéticas de la longitud de fémur III y en el tiempo de desarrollo (interacción Tiempo*Familia*Dieta significativa). La variación genética, ambiental y de interacción podría deberse a la heterogeneidad ambiental espacial y temporal de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

La plasticidad fenotípica puede resultar no adaptativa para los chapulines que expresen un tamaño corporal pequeño asociado a un largo periodo de desarrollo ya que podría afectar negativamente su éxito reproductivo, además podría reducir el impacto de la selección sexual en el tamaño corporal y tiempo de desarrollo, actuando como un "buffer". Sin embargo la presencia de variación genética para los dos atributos corporales y para las normas de reacción ontogenéticas en la longitud de fémur y el tiempo de desarrollo indica que el fenotipo de ambos atributos puede exhibir una respuesta evolutiva a la selección.

Introducción

En algunos casos diferentes genotipos responden a los cambios ambientales de distinta manera. Un solo genotipo puede tener la capacidad de producir varios fenotipos alternativos como resultado de su interacción (y sensibilidad) con diferentes ambientes. A esto se le conoce como plasticidad fenotípica (Stearns, 1993; Roff, 1997; Hoffman y Parsons, 1997; y Nylin y Gotthard, 1998). La plasticidad fenotípica puede ser estimada mediante las normas de reacción que representan el cambio sistemático en la media de la expresión de los valores fenotípicos producidos por el genotipo en diferentes rangos ambientales (Alatalo et al, 1990, DeJong, 1990 y Via *et al*, 1995); las normas de reacción también incluyen los componentes ambientales y genéticos tomando en cuenta la cantidad de plasticidad y la forma de expresión fenotípica (Fornoni, 1996). La forma experimental de obtener las normas de reacción es mediante la crianza de líneas isogénicas, clones o medios hermanos (Falconer y Mackay, 1996 y Pigliucci, 1996), exponiéndolos en distintos ambientes.

En distintos estudios con insectos y otros grupos de animales se ha encontrado plasticidad fenotípica en características morfológicas (Mousseau y Roff, 1995), en la preferencia de planta huésped (Janz et al, 1994), crecimiento y pigmentación (David et al, 1990) y se ha considerado a la plasticidad fenotípica una adaptación. Además puede originar diversificación de organismos en ambientes variables (Leclaire y Brandl, 1994). Dado que los organismos tienen que enfrentar el problema de como maximizar su adecuación en ambientes que están en constante cambio (Nager et al, 2000) los organismos con una constitución genética que permita variaciones fenotípicas para ajustarse a los diferentes cambios ambientales podrían tener una ventaja selectiva en un ambiente cambiante (Zhivotovsky et al, 1996 y Via, 1993). En este caso la

plasticidad fenotípica incrementaría la adecuación de un organismo. Aún así, la mejor forma de estimar el valor adaptativo de la plasticidad fenotípica es ver las ventajas en la adecuación (o componentes de ésta) de una norma de reacción en particular (Lacey et al, 1983). Sin embargo para Thompson (1991) la plasticidad fenotípica no es una adaptación, sino un “buffer” que restringe la evolución por selección natural. La plasticidad hará que la selección no actúe, o si actúa, que sea de una forma atenuada. Para Schlichting y Pigliucci (1998) la plasticidad también puede no ser adaptativa en un ambiente impredecible y la selección natural será la que determine su éxito. En este caso el fenotipo es expresado sin una concordancia directa con el ambiente.

En la mayoría de los estudios de plasticidad fenotípica y estabilidad en el desarrollo (ver Clarke, 1998) solo se toma en cuenta el fenotipo expresado en un momento dado (ver Ergon et al, 2001; pero ver Thompson, 1999), por lo regular el que resulta en la etapa adulta o reproductiva. Pero se ignoran los patrones y mecanismos de crecimiento que van produciendo el fenotipo de un organismo. De igual manera se ignoran las interacciones con el ambiente durante el desarrollo, a pesar de que las diferencias fenotípicas inducidas por el ambiente se suceden durante el desarrollo juvenil (Higgins y Rankin, 1996). Estos patrones nos permiten estudiar los efectos ambientales sobre el fenotipo, siguiendo las trayectorias ontogenéticas (Pigliucci y Schlichting, 1995) ya que muestran el desarrollo de un carácter a través del tiempo. Los organismos están expuestos a fluctuaciones ambientales que afectan su desarrollo e inducen variación fenotípica que puede generar diferencias en la adecuación. Las condiciones nutricionales resultan de suma importancia en las etapas tempranas del desarrollo ya que determinan la subsecuente trayectoria de la historia de vida de un organismo (Metcalf y Monogham, 2001). Tomando en cuenta lo anterior, Schlichting y Pigliucci (1998) han propuesto

el concepto de normas de reacción ontogenéticas, y las definen como el juego de ontogenias producidas por un solo genotipo cuando es expuesto a variaciones ambientales.

Dado que la ontogenia es un proceso constructivo y el fenotipo adulto es la suma de las actividades a lo largo de la vida de un organismo, los eventos que ocurren tempranamente en el desarrollo pueden influenciar significativamente el fenotipo de los últimos estadios (Mousseau y Dingle, 1991). En ocasiones las disyuntivas (trade offs), donde la selección natural puede favorecer a una característica pero no a dos o varias simultáneamente (Núñez-Farfán, 1993) se confunden con los efectos ambientales y con las interacciones genotipo-ambiente que pueden enmascarar estas disyuntivas genéticamente establecidas (Reznick, 1985). Por lo tanto la medición de la plasticidad fenotípica en las características de historia de vida durante el desarrollo tiene que ser estimada con la interacción G*E.

Los atributos corporales y características de historia de vida tienen efectos directos en la sobrevivencia, fecundidad, y otros componentes de la adecuación, están determinados por patrones de crecimiento a lo largo de la ontogenia de un organismo en función de mecanismos endógenos (i.e. fisiológicos, hormonales) y/o genéticos; y de factores ambientales (temperatura, recursos, etc.) (Lytle, 2001).

Se sabe que el tamaño corporal y tiempo de desarrollo en el chapulín *Sphenarium purpurascens* están bajo presiones de selección sexual (Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 1999), como resultado de esta selección se esperaría que la variación genética en dichas características fuera mínima, sin embargo muestran una gran variación fenotípica. Se propone que el mantenimiento de la variación fenotípica podría estar explicada por plasticidad fenotípica, expresada como resultado de la gran heterogeneidad y estacionalidad ambiental espacial y

temporal del hábitat de estos organismos. Debido a la plasticidad fenotípica la relación entre el genotipo y el fenotipo se desacopla dando como resultado que los genotipos tengan una diferente magnitud en respuesta al ambiente (Abrams et al, 1996), ocasionando que la variación se elimine lentamente. Por otro lado se consideró que la variación en el tamaño corporal y tiempo de desarrollo podrían deberse a diferencias genéticas (entre familias) o, que las diferencias en el tamaño corporal y tiempo de desarrollo solo se deba a la cantidad de alimento consumido, sin ningún efecto genético o de interacción. Así los chapulines con baja disponibilidad de alimento alcanzarán un menor tamaño corporal asociado a un largo tiempo de desarrollo.

El objetivo del trabajo fue separar el componente genético, ambiental y su interacción (G*E) de dos atributos de tamaño corporal (ancho de tórax y longitud de fémur III) y el tiempo de desarrollo (en días) mediante la manipulación experimental de la cantidad de alimento consumido de familias genéticas del chapulín *S. purpurascens*. Esto con la finalidad de estimar las proporciones de varianza explicada por la familia, por la cantidad de alimento consumido (ambiente) y la interacción. Así observar si existe variación genética, si existen respuestas plásticas en respuesta al ambiente y si existe variación genética para las normas de reacción ontogenéticas.

La especie de estudio.

Sphenarium purpurascens Charpentier (Ortóptera: Pyrgomorphidae), es un chapulín con amplia distribución en el centro, sur y sureste de la República Mexicana (Kevan, 1977). Es un insecto paulometábolo univoltino, el cual atraviesa cinco estadios ninfales antes de alcanzar la etapa adulta. Presenta alas vestigiales. Es un insecto polífago, se le encuentra sobre una gran

diversidad de plantas y pastos silvestres (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). El ciclo de vida empieza cuando las ninfas de primer estadio emergen, a mediados del mes de mayo (época de lluvias), alcanzando la madurez sexual a finales de agosto y principios de septiembre (Cano-Santana, 1994). La población llega a su máxima densidad en octubre (finales de época de lluvias), a partir del cual decrece, hasta desaparecer en el mes de enero. Durante estos meses se lleva a cabo la reproducción. Después de ovipositar en el suelo, la hembra muere (Cueva del Castillo et al, 1999) y la ooteca permanece latente en la tierra durante el invierno y primavera esperando las lluvias en el verano para eclosionar. Los adultos de ambos sexos muestran una gran variación en el tamaño corporal (de 8.5 mm hasta 13.4 mm de longitud en fémur III) (Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 1999). La especie presenta dimorfismo sexual, siendo los machos más delgados y de coloración más variable que las hembras.

La población de *S. purpurascens* estudiada se encuentra en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (México, D.F.). Esta reserva esta formada por sustrato rocoso y suelo arenoso-limoso. Cano-Santana (1994) describe una topografía muy accidentada donde existen promontorios rocosos, grietas y hoyos de gran tamaño, y sitios planos en áreas menos accidentadas. Sugiere que esta variación topográfica facilita una multiplicación de nichos. En el Pedregal de San Ángel las fluctuaciones espacio-temporales debidas a una marcada estacionalidad en las lluvias afectan la disponibilidad de recursos alimenticios para los insectos herbívoros. Provocando que los chapulines de esta población vivan en un ambiente espacial heterogéneo, lo que podría favorecer la presencia de plasticidad fenotípica, ya que un genotipo podría estar respondiendo de distinta manera a este ambiente heterogéneo(Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 1999).

Material y métodos

Se colectaron hembras grávidas al azar de *S. purpurascens* de la reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en Ciudad Universitaria. Las hembras se colocaron en macetas de 250 ml con tierra donde ovipositaron. Después de la oviposición, se extrajo manualmente la ooteca, se lavó con agua desinfectada y se volvió a colocar en macetas con tierra esterilizada para evitar posibles infecciones de patógenos. Las macetas se colocaron en un insectario con temperatura promedio de 21° C y con un fotoperiodo de 12 hrs. luz y 12 hrs. oscuridad.

Las macetas se regaron a partir del 11 de junio de 1999, fecha en que empezó la temporada de lluvias en el campo. A cada maceta se le agregó 10 ml de agua por día (para romper la latencia) hasta que eclosionaron los huevos. Las ninfas que emergieron de cada maceta fueron colocadas individualmente en cajas petri con un algodón húmedo que era cambiado cada tercer día. Con la intención de incrementar el tamaño de muestra, el experimento se repitió al año siguiente empezando el riego de macetas con ootecas en la misma fecha.

La mitad de las réplicas de cada familia fueron asignadas al azar a dos niveles de disponibilidad de alimento. En un nivel a los organismos se le proporcionó alimento diariamente (D), en el segundo nivel a los organismos se les proporcionó comida cada tercer día (T) simulando ambientes con baja disponibilidad de recursos alimenticios. El alimento consistió en hojas de alfalfa (*Medicago sativa*).

Al momento de emerger y en cada una de las mudas se obtuvieron las mediciones para el ancho de tórax y longitud de fémur III de cada individuo utilizando un vernier digital. Estas medidas fueron utilizadas como estimadores del tamaño general del organismo. Para estimar el

tiempo de desarrollo, se registró el intervalo de tiempo en días entre cada una de las mudas que los chapulines tuvieron a lo largo de su vida (hasta quinto estadio ninfal).

Análisis Estadísticos

Los datos de ancho de tórax, longitud de fémur III y tiempo de desarrollo de medios hermanos de nueve familias genéticas, fueron analizados mediante ANDEVAs de medidas repetidas (S.C. tipo III) con el paquete estadístico SUPERANOVA. Los datos fueron previamente transformados a logaritmo natural para cumplir con los supuestos de normalidad del error de los ANDEVAs. Se tomaron como fuentes de variación la Familia (efectos aleatorios); Dieta (efectos fijos), y la interacción Familia*Dieta (efectos fijos). La significancia de la familia se calculó sobre la interacción Familia*Dieta (el cociente $F = CM_{\text{genotipo}}/CM_{\text{interacción}}$). Este tipo de análisis permite estimar la variación debida al genotipo (Familia), al ambiente (Dieta) y la variación debida a la interacción entre los genotipos y el ambiente (Familia*Dieta). La significancia del término Dieta indicaría que el ambiente afecta el fenotipo; la significancia de la interacción indicaría variación genética para la plasticidad fenotípica, los genotipos responden de distinta manera a los diferentes ambientes (Schlichting, 1986). Al considerar el término Tiempo dado por el ANDEVA de medidas repetidas, la interacción triple (Tiempo*Familia*Dieta) indicaría si existe variación genética para las normas de reacción ontogenéticas. También se estimó la correlación entre los tres atributos estadio por estadio.

El análisis original incluía el sexo de los organismos como otra fuente de variación, sin embargo el poder de la prueba no permitió realizar el análisis, razón por la cual se eliminó esta fuente de variación.

Resultados.

Los resultados indican que el Factor Tiempo explicó la mayoría de la varianza fenotípica total en el ancho de tórax ($r^2 = 0.88$; Tabla 1) y longitud de fémur III ($r^2 = 0.91$; Tabla 2), para el tiempo de desarrollo la varianza explicada por el Tiempo baja ($r^2 = 0.28$; Tabla 3). La varianza explicada por la Dieta al resultar significativa, nos indica que exista respuesta plástica al ambiente en los tres rasgos, sin embargo no los afecta en la misma proporción. La interacción triple (Tiempo*Familia*Dieta) en la longitud del fémur III (Tabla 2) y tiempo de desarrollo (Tabla 3), explica poca parte de la varianza fenotípica total, pero al resultar significativa nos indica que existe variación genética para las normas de reacción ontogénicas

Las ANDEVAs muestran diferencias genéticas significativas para los valores promedios de ancho de tórax (Tabla 1) y longitud de fémur III (Tabla 2), las familias difirieron en el tamaño promedio en ambos atributos (Fig. 1a y 1b). No se detectaron diferencias genéticas significativas para el tiempo promedio de desarrollo (Tabla 3), el tiempo (días) de desarrollo es similar entre familias (Fig. 1c). La cantidad de alimento consumido indujo diferencias significativas en el valor promedio de los dos atributos corporales y el tiempo de desarrollo (Tabla 1,2 y 3), los organismos que consumen más alimento alcanzaron tórax más anchos y fémures más largos asociados a un tiempo de desarrollo corto, en comparación con los organismos que tuvieron baja disponibilidad de recursos. que tardan mas en desarrollarse con ancho de tórax y longitud de fémur pequeños (Fig. 2a. 2b y 2c). La interacción Familia*Dieta no fue significativa para ninguna de las tres características.

Tabla 1. ANDEVA de medidas repetidas para el ancho de tórax. Los términos significativos se muestran en negritas. Se muestran las varianzas explicadas por cada fuente de variación. R^2 del modelo 0.925

Fuente	g.l.	SC	CM	<i>F</i>	<i>P</i>	r^2
Familia	8	0.335	0.042	5.93	0.01	0.238
Dieta	1	0.475	0.475	36.78	0.0001	0.337
Familia*Dieta	8	0.056	0.007	0.547	0.81	0.040
Error	42	0.542	0.013			0.385
Tiempo	4	13.48	3.37	837.68	0.0001	0.833
Tiempo*Familia	32	0.158	0.005	17.45	0.06	0.010
Tiempo*Dieta	4	0.363	0.091	22.58	0.0001	0.022
Tiempo*Familia*Dieta	32	0.091	0.003	0.704	0.87	0.006
Tiempo*Error	168	0.676	0.004			0.042

Tabla 2. ANDEVA de medidas repetidas para la longitud de fémur III. Los términos significativos se muestran en negritas. Se muestran las varianzas explicadas por cada fuente de variación. R^2 del modelo 0.972

Fuente	g.l.	SC	CM	<i>F</i>	<i>P</i>	r^2
Familia	8	0.597	0.075	13.67	0.0006	0.534
Dieta	1	0.23	0.23	38.89	0.0001	0.206
Familia*Dieta	8	0.044	0.005	0.923	0.5	0.039
Error	42	0.248	0.006			0.222
Tiempo	4	19.375	4.84	2284.86	0.0001	0.914
Tiempo*Familia	32	0.109	0.003	1.01	0.48	0.005
Tiempo*Dieta	4	0.142	0.036	16.76	0.0001	0.007
Tiempo*Familia*Dieta	32	0.107	0.003	1.58	0.034	0.005
Tiempo*Error	168	0.356	0.002			0.017

Tabla 3. ANDEVA de medidas repetidas para el tiempo de desarrollo. Los términos significativos se muestran en negritas. Se muestran las varianzas explicadas por cada fuente de variación. R^2 del modelo 0.730

Fuente	g.l.	SC	CM	F	P	r^2
Familia	8	0.485	0.061	2.76	0.08	0.089
Dieta	1	3.435	3.435	105.07	0.0001	0.628
Familia*Dieta	8	0.176	0.002	0.672	0.71	0.032
Error	42	1.373	0.033			0.251
Tiempo	3	4.11	1.371	68.04	0.0001	0.283
Tiempo*Familia	24	1.379	0.057	1.456	0.18	0.095
Tiempo*Dieta	3	0.069	0.023	1.135	0.33	0.005
Tiempo*Familia*Dieta	24	0.947	0.039	1.959	0.009	0.065
Tiempo*Error	126	2.538	0.02			0.175

La significancia del factor Tiempo en la Tabla 1, 2 y 3 indica el crecimiento de los organismos lo largo del desarrollo. Y el tiempo (días) que tardaron en pasar de un estadio ninfal al siguiente no siempre fue el mismo, incrementándose en los últimos estadios ninfales.

Para el patrón de crecimiento durante la ontogenia No se detectaron diferencias genéticas significativas (Tiempo*Familia n.s.) para el ancho de tórax, longitud de fémur III y tiempo de desarrollo (Tablas 1; 2 y 3) en el patrón de crecimiento entre familias. La cantidad de alimento consumido generó diferencias durante la ontogenia en el ancho de tórax y longitud de fémur III entre tratamientos, haciendo que organismos con baja disponibilidad de recursos durante todo el desarrollo presentaran menor tamaño de tórax y de fémur. No se detectaron diferencias para el tiempo de desarrollo asociado a las diferencias en la dieta (Tiempo*Dieta n.s.; Tabla 3). El patrón que siguen los organismos en pasar de un estadio ninfal al siguiente es similar entre tratamientos, aun así los organismos del tratamiento T tardan más en pasar de un estadio al

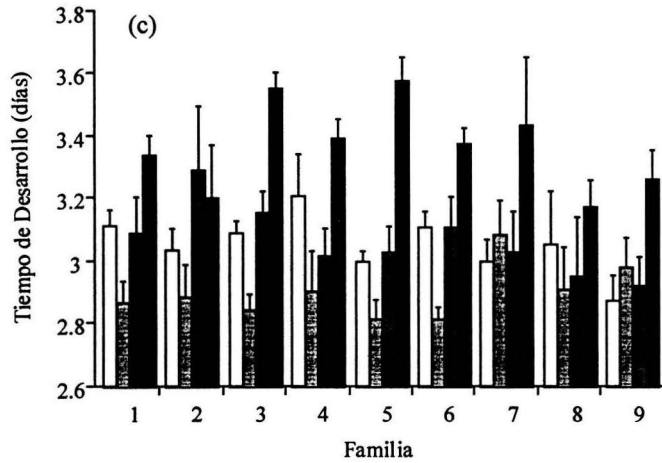
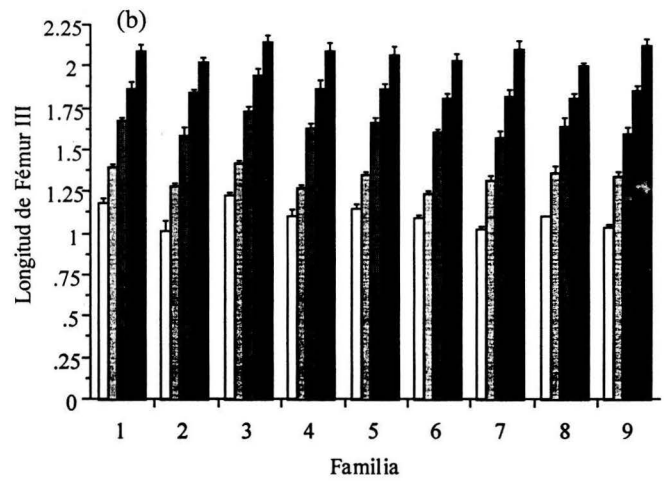
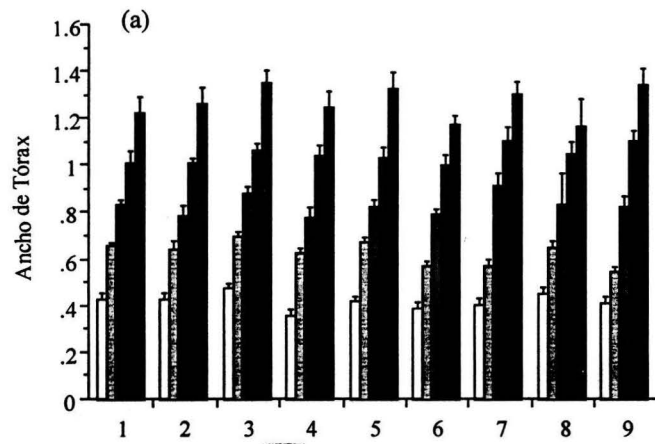


Figura 1. (a) Media de ancho de tórax para cada estadio ninfal de nueve familias de medios hermanos. (b) Media de la longitud de fémur III. (c) Media del tiempo de desarrollo entre cada estadio ninfal.

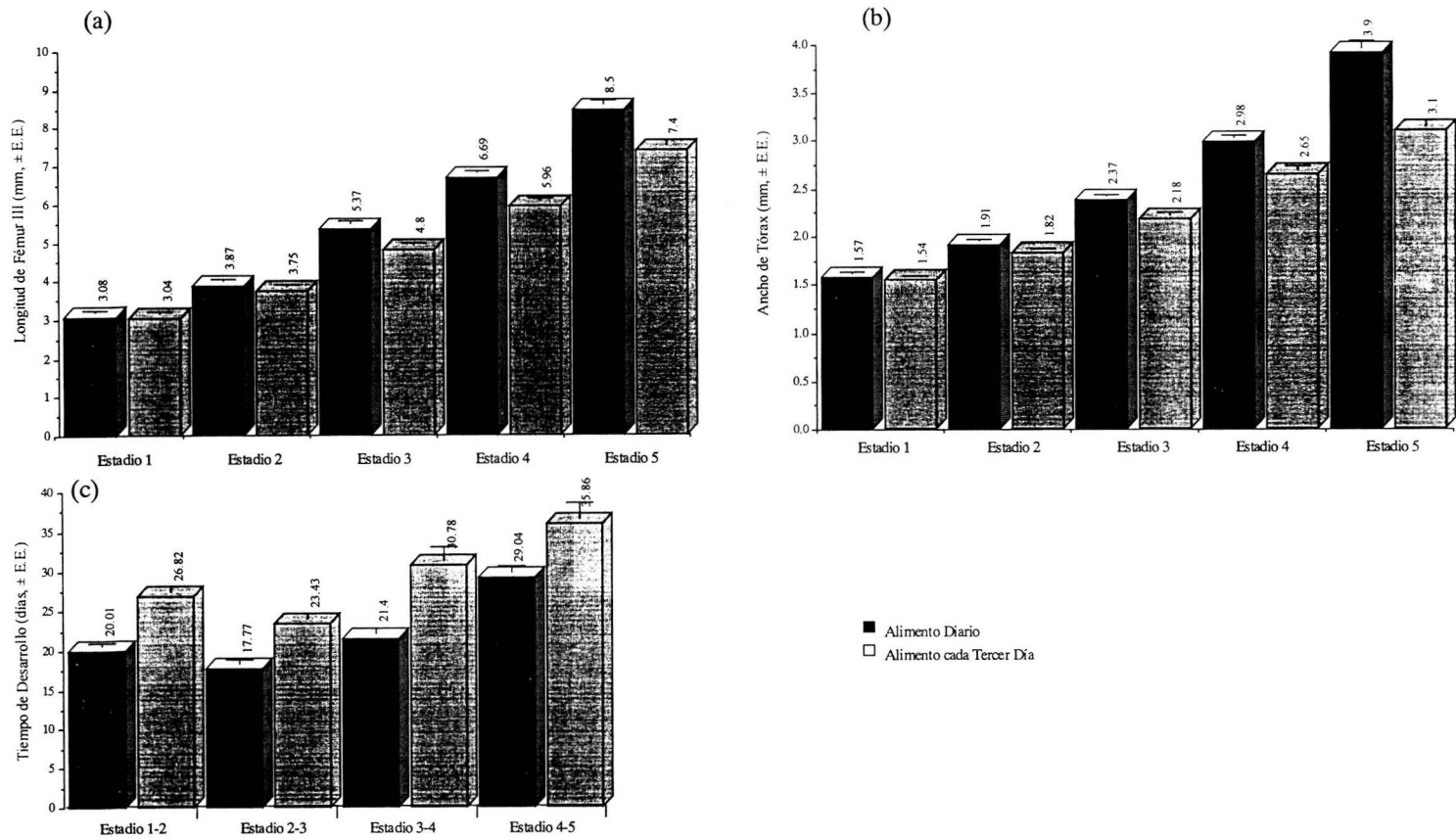


Figura 2. (a) Media del ancho de tórax alcanzado por los chapulines en cada estadio ninfal como función de alimento consumido. (b) Media de la longitud de fémur III. (c) Media del tiempo de desarrollo invertido entre cada muda.

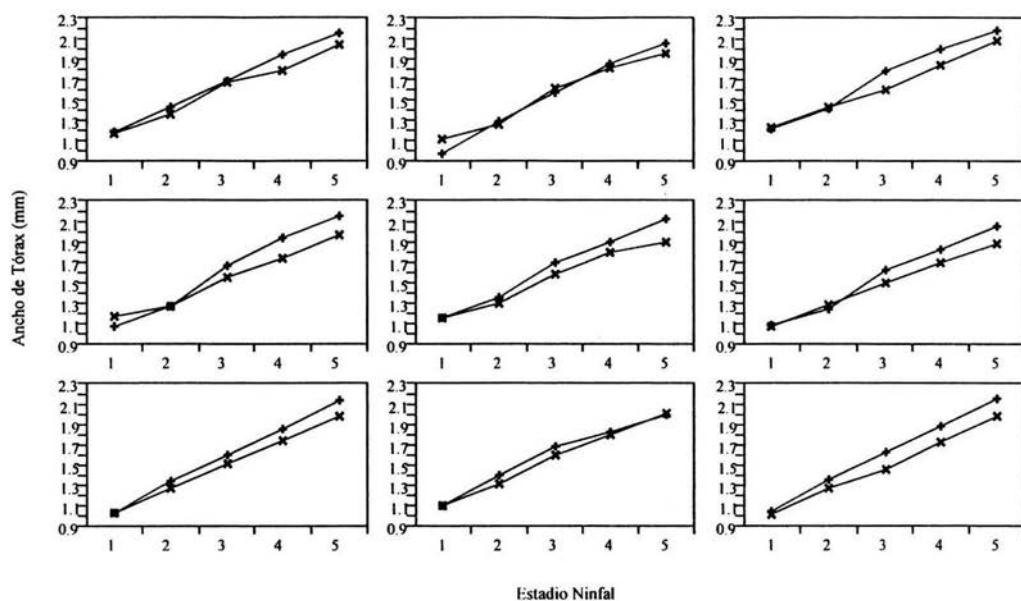


Figura 3. Normas de reacción ontogenéticas por familia del ancho de tórax como función de la cantidad de alimento consumido (+ D = alimento diario, x T = alimento cada tercer día).

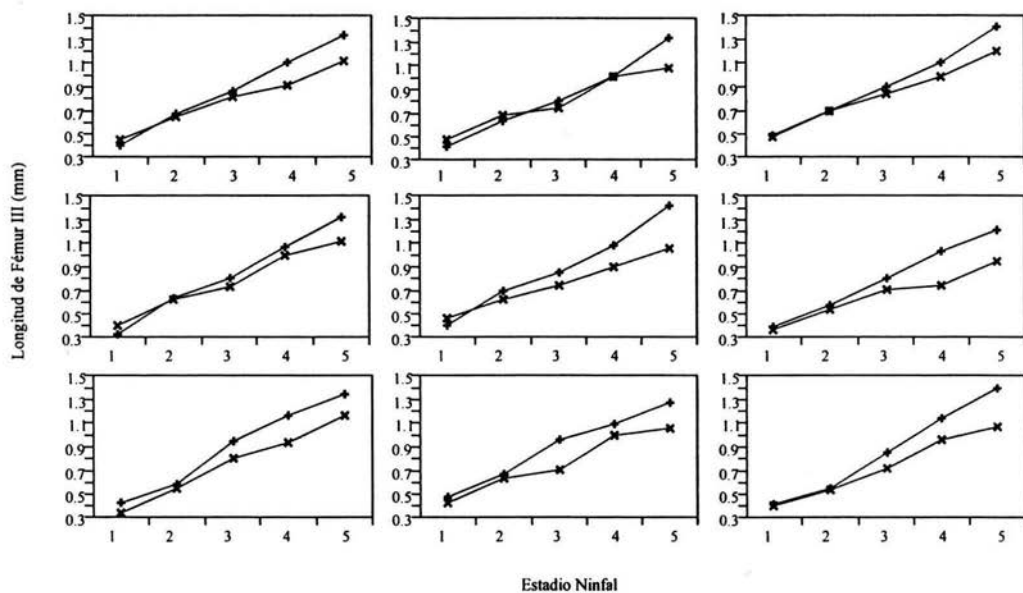


Figura 4. Normas de reacción ontogenéticas por familia de la longitud de fémur III como función de la cantidad de alimento consumido (+ D = alimento diario, x T = alimento cada tercer día).

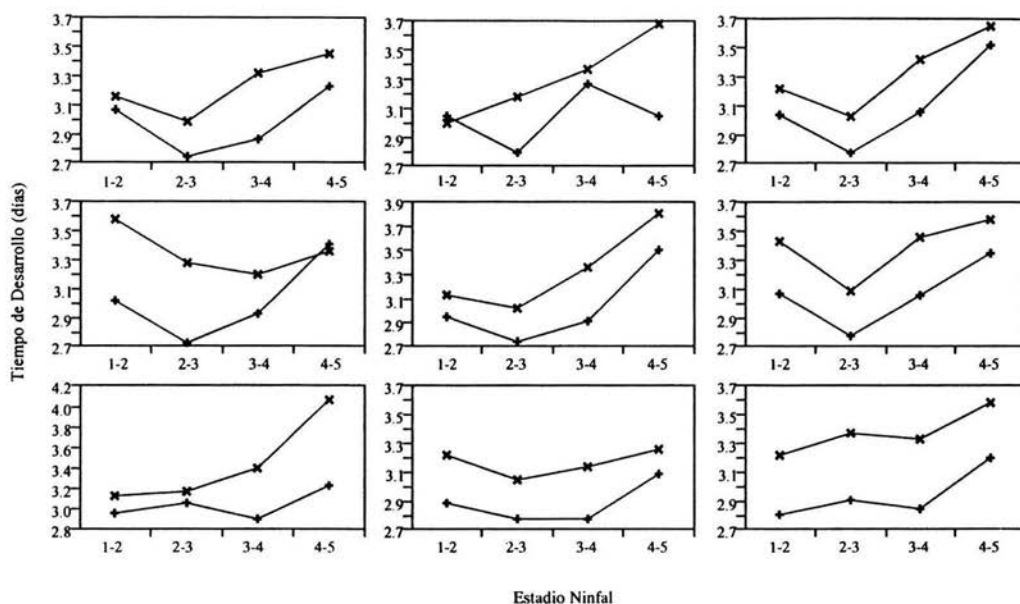


Figura 5. Normas de reacción ontogenéticas por familia del tiempo que tarda en pasar de un estadio ninfal al siguiente como función de la cantidad de alimento consumido (+ D = alimento diario, x T = alimento cada tercer día).

siguiente. Los organismos de diferentes familias no difirieron en el patrón de desarrollo del tórax al ser expuestos a diferentes niveles de alimentación (Tiempo*Familia*Dieta n.s.; Tabla 1; Fig. 3). Sin embargo la interacción Tiempo*Familia*Dieta de la longitud de fémur III y el tiempo de desarrollo mostró variación genética significativa para las normas de reacción ontogenéticas (Tabla 2 y 3; Fig. 4 y 5).

Las correlaciones genéticas entre el ancho de tórax, longitud de fémur III y tiempo de desarrollo resultaron ser bajas y la mayoría no significativas (Tabla 4).

La cantidad de alimento consumido por los organismos a los cuales se les proporcionaba cada tercer día fue menor que aquellos con alimentación diaria ($t = 2.340$; g.l. = 96; $P = 0.021$).

Tabla 4. (a) Correlaciones genéticas entre el ancho del tórax, longitud de fémur III y tiempo de desarrollo por estadio. (b) Correlación entre el ancho de tórax y longitud de fémur III en cada estadio.

(a)	Tórax	<i>P</i>	Fémur	<i>P</i>
Tiempo de Desarrollo 1-2	0.151	0.70	-0.287	0.45
Tiempo de Desarrollo 2-3	0.323	0.40	-0.590	0.09
Tiempo de Desarrollo 3-4	-0.378	0.32	-0.185	0.63
Tiempo de Desarrollo 4-5	0.064	0.87	0.190	0.62
(b)	Tórax-Fémur	<i>P</i>		
Estadio 1	0.455	0.218		
Estadio 2	0.643	0.062		
Estadio 3	0.472	0.199		
Estadio 4	0.195	0.616		
Estadio 5	0.785	0.012		

Discusión

El hecho de encontrar variación genética, respuestas plásticas en función al ambiente y variación genética en las normas de reacción ontogenéticas, puede explicar la gran variación fenotípica que se ha encontrado en la población natural de *S. purpurascens* de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

El ancho de tórax y la longitud de fémur III muestran un gran componente ambiental (33% y 20%; Tabla 1 y 2), sin embargo existen diferencias genéticas que permiten que ambos atributos puedan potencialmente exhibir una respuesta evolutiva a las presiones de selección (natural o sexual). Para el tiempo de desarrollo el ambiente explica buena parte de la variación fenotípica (63%; Tabla 3); la cantidad de alimento consumido generó respuestas plásticas, los organismos

sin deficiencias en la alimentación alcanzaron un mayor tamaño corporal y tiempo de desarrollo promedio corto en comparación con aquellos con menor disponibilidad de alimento.

Los organismos siguen diferentes patrones de desarrollo, alcanzando distintas longitudes de fémur III en cada estadio ninfal y con diferencias en el tiempo invertido entre cada muda. La longitud de fémur III y tiempo de desarrollo pueden variar a lo largo de la ontogenia de acuerdo a su potencial de crecimiento (Debat y David, 2001).

Las normas de reacción ontogenéticas nos permiten ver las diferencias inducidas por la cantidad de alimento consumido entre genotipos, la presencia de variación genética en estas indica que la respuesta fenotípica durante el desarrollo de la longitud del fémur III y tiempo de desarrollo podrían estar sujeta a selección. La heterogeneidad espacio-temporal en la disponibilidad de recursos alimenticios de la Reserva del Pedregal de San Ángel puede ser la causa de que exista dicha variación genética en las normas de reacción ontogenéticas.

Aunque se considera que las características asociadas con la adecuación y los patrones de desarrollo no presentan plasticidad fenotípica o son menos variables en el desarrollo (Clarke, 1998), el hecho de que los individuos muestren variaciones en características morfológicas y patrones de historia de vida en respuesta al estrés que ocasionan las deficiencias alimenticias podría representar una respuesta adaptativa para maximizar la adecuación (Plastow y Siva-Jothy, 1999).

Sin embargo las respuestas que muestran los chapulines en el desarrollo podrían resultar no adaptativas, porque el ambiente induce efectos negativos en el desarrollo propiciando que algunos individuos alcancen tamaños corporales cortos que pueden traer desventajas en elección

de pareja ya que los machos con mayor tamaño corporal podrían tener ventajas para someter a las hembras y evitar la competencia intraespecífica; y en las hembras es probable que un mayor tamaño corporal influya en la cantidad de huevos producidos, esto puede ser escogido por los machos, aunque se ha detectado que las hembras que maduran al principio de la temporada de reproducción tienen mayor número de apareamientos sin importar su tamaño (Cueva del Castillo, 2000). Un largo tiempo de desarrollo afectaría el poder llegar en el momento adecuado a la época reproductiva, al presentar un largo tiempo de desarrollo los individuos podrían no encontrar parejas viables como resultado de la escasez de alimento provocada por el fin de la época de lluvias que acota la época reproductiva de estos chapulines. Además se ha detectado que los machos con maduración temprana tienen mayor éxito de apareamiento (Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 1999). En el caso de las hembras, la maduración temprana no trae ventajas (Cueva del castillo y Núñez-Farfán, 2002), sin embargo la probabilidad de apareamiento es mayor si maduran cuando existe una alta disponibilidad de machos, el madurar después de este pico afectaría el éxito su reproductivo.

Cabe hacer notar que el fémur presenta variación genética en las normas de reacción ontogenéticas. Pero para el quinto estadio algunas familias alcanzan la misma longitud de fémur III (Fig. 4, familias 3, 4, 7 y 9). Esto puede disminuir la variabilidad fenotípica en la etapa adulta, lo que podría reducir el potencial de respuesta evolutiva (Gibson y Wagner, 2000) dado que la selección sexual (que solo estaría actuando en la etapa reproductiva) no podría detectar la variación generada durante el desarrollo.

Es probable que por un lado existan presiones de selección (temperatura, depredadores, competencia, etc.) a lo largo del desarrollo que afectan distintos rasgos de distintas formas

incluyendo a la plasticidad fenotípica (Nager et al, 2000). Pero al llegar al final del desarrollo las presiones de selección (i.e. sexuales) serán sobre el fenotipo maduro. Las respuestas plásticas generadas durante el desarrollo en función del ambiente no serían objeto directo de esta selección sexual una vez que los organismos hayan alcanzado la etapa adulta, como resultado la plasticidad podría mantenerse en la población.

La plasticidad fenotípica desacopla el genotipo del fenotipo, y como consecuencia el acervo genético es capaz de liberarse del impacto inmediato de la selección. Así la plasticidad fenotípica podría estar atenuando a la selección sexual detectada en los atributos corporales y tiempo de desarrollo dado que el genotipo está respondiendo de distinta manera al ambiente, manteniendo la variación en dichos atributos, así que otro de los costos que traería consigo la plasticidad fenotípica en los genotipos que la expresen, sería la lenta eliminación de la varianza genética. Además, no se encontraron diferencias genéticas en el tiempo de desarrollo pero sí variación genética en las normas de reacción ontogenéticas. Se debe considerar la posibilidad de que el tamaño adulto alcanzado con un tiempo de desarrollo final similar entre familias sea más importante que las variaciones que se suceden durante el desarrollo, así que cabría la posibilidad que el valor promedio y la norma de reacción ontogenética (del fémur y tiempo de desarrollo) puedan responder a la selección y evolucionar por separado. Se podría esperar que en esta población los distintos genotipos puedan converger en respuestas plásticas similares para características morfológicas y de historia de vida, así como para los mecanismos de desarrollo ontogenético (Hodin, 2000).

También la selección que está favoreciendo tamaño corporal grande y tiempos de desarrollo corto podría estar oponiéndose a otras fuerzas selectivas (depredadores, temperatura, etc.), por lo

tanto el tamaño corporal solo alcanzará una media óptima para cada ambiente. Las tasa a la que las características pueden evolucionar podría variar según las condiciones ambientales (Hoffman y Parsons, 1997) así que el ambiente va a ser tanto el que produzca las variaciones fenotípicas como el que ejerza una gran presión de selección (Lachmann y Jablonka, 1996).

Las generaciones de chapulines van de un ambiente a otro a través de un espacio y tiempo, cambios en los patrones de crecimiento para cada estadio ninfal podrían sugerir que los organismos necesitan de una combinación óptima entre el tiempo de desarrollo y el tamaño corporal alcanzado como adultos. Al no detectar correlación genética entre características (Tabla 4a y 4b), no existen disyuntivas entre los dos atributos de tamaño corporal con el tiempo de desarrollo, es posible que dichos atributos puedan estar sujetos a presiones de selección independientes entre sí. Así que un tiempo de desarrollo corto no necesariamente estaría asociado con un tamaño corporal pequeño. Un chapulín con un corto periodo de desarrollo y con tamaño corporal grande tendría mayor éxito reproductivo.

El genotipo contiene la información necesaria para la construcción de un organismo además determina y delimita los mecanismos necesarios para llevar a cabo dicha construcción; sin embargo el fenotipo expresado no solo reside en los genes sino es la combinación de éstos con el ambiente. Cada característica y mecanismo requiere de ciertas oportunidades para su funcionalidad y también cada característica y mecanismo debe lidiar con las limitaciones y cambios continuos del ambiente. La plasticidad fenotípica podría, en algún momento, representar la respuesta continua para estos cambios y limitaciones, y la norma de reacción que se espera es aquella que conecte los valores óptimos en cada ambiente para cada genotipo.

Las diferencias entre las distintas medias de los atributos analizados en este trabajo pueden ser utilizadas como un indicador de las estrategias de vida que puede seguir un organismo. La evolución de estas estrategias debe estar íntimamente asociada con la estacionalidad ambiental (Nylin *et al*, 1995). Los mecanismos de desarrollo que unen al genotipo con el fenotipo son fundamentales para entender el cambio evolutivo. Los eventos que ocurren tempranamente en el desarrollo pueden influenciar significativamente el fenotipo de los últimos estadios (Mousseau y Dingle, 1991). Para comprender los procesos de desarrollo se necesita entender los factores, las fuerzas y los mecanismos que operan a lo largo de la vida de un individuo (Robert *et al*, 2001).

No hay razón para decir que las variaciones fenotípicas y en los patrones de desarrollo siempre son debidas a plasticidad fenotípica y mucho menos decir que la plasticidad resultará adaptativa. La evolución de cualquier organismo en un ambiente cambiante involucra el desarrollo tanto de estructuras morfológicas y fisiológicas para controlar su desarrollo ontogénico y lograr una independencia de los ambientes externos (Zhivotovsky *et al*, 1996).

El valor adaptativo de la plasticidad fenotípica, dependerá del contexto ecológico de cada especie y el hábitat en que se desarrolle cada población. Se han hecho estudios diversos acerca de dicho poder de la plasticidad (ver Stirling *et al*, 1999; Gebhardt y Stearns, 1993 y David *et al*, 1990), y llegan a la conclusión de que estrategias alternativas de desarrollo pueden ser igualmente adaptativas en un ambiente dado (Horn *et al*, 1982) y en algunas ocasiones pueden no presentar ventajas en la adecuación de los organismos.

En el curso de la evolución las formas de respuesta de los genotipos cambian ante la heterogeneidad ambiental espacial y temporal. Los costos y beneficios que la plasticidad

proporcione va a dar como resultado la evolución de estas respuestas en la población de los chapulines del Pedregal de San Ángel.

Bibliografía

- Alatalo, R.V., L. Gustafsson and A. Lundberg. 1990. Phenotypic selection on heritable size traits: environmental variance and genetic response. *Am. Nat.* **135**: 464-471
- Abrams, P.A., O. Leimar, S. Nylin and C. Wiklund. 1996. The effect of flexible growth rates on optimal sizes and development times in a seasonal environment. *Am. Nat.* **147**: 381-395
- Cano-Santana, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófita. Tesis Doctoral, Centro de Ecología, UNAM, México.
- Clarke, G.M. 1998. The genetic basis of developmental stability. V. Inter- and intra-individual character variation. *Heredity* **80**: 562-567
- Cueva del Castillo, R. 2000. Selección sexual en *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). Tesis Doctoral, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Cueva del Castillo, R and J. Núñez-Farfán. 1999. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidea) correlated response to selection. *Evolution* **53**: 209-215
- Cueva del Castillo, R and J. Núñez-Farfán. 2002. Female mating success and risk of pre-reproductive death in a protandrous grasshopper. *Oikos* **96**: 217-224
- Cueva del Castillo, R., J. Núñez-Farfán and Z. Cano-Santana. 1999. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in central Mexico. *Ecol. Entomol.* **24**: 146-155
- David, J.R., P.Capy and J.P.Gauthier. 1990. Abdominal pigmentation in growth temperature in *Drosophila melanogaster*: similarities and differences in the norms of reaction of successive segments. *J.Evo.Biol* **3**: 429-445
- Debat, V. and P.David. 2001. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *TREE* **16**: 555-561
- DeJong, G. 1990. Quantitative genetics of reaction norms. *J. Ecol. Biol.* **3**: 447-468
- Ergon, T., X. Lambin and N.C. Stenseth. 2001. Life-history traits of voles in a fluctuating population respond to immediate environment. *Nature* **411**: 1043-1045
- Falconer, D.S and D.S. Mackey. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th Edition. Dover, New York.

- Fornoni, J. 1996. Evolución de la plasticidad fenotípica en *Datura stramonium* L. (Solanaceae). Informe Final RLB-Instituto de Ecología, UNAM.
- Gebhardt, M.D. and S.C.Stearns. 1993. Phenotypic plasticity for life history traits in *Drosophila melanogaster*. I. Effect on phenotypic and environment correlations. *J.Evol. Biol.* **6**: 1-16
- Gibson, G. and G.Wagner. 2000. Canalization in evolutionary genetics: a stabilizing theory? *BioEssays* **22**: 372-380
- Higgins, L.E. and M.A. Rankin. 1996. Different pathways in arthropod postembryonic development. *Evolution* **50**:573-582
- Hodin, J. 2000. Plasticity and Constraints in development and evolution. *J.Exp. Zool.* **288**: 1-20
- Hoffman, A.A.. and P.A. Parsons. 1997. *Extreme environmental change and evolution*. Cambridge University Press, U. K.
- Horn, H.S., J.T. Bonner, W. Dohle, M.J. Katz, M.A.R. Koehl, H. Meinhardt, R.A. Raff, W.E. Reif, S.C. Stearns and R. Strathmann. 1982. *Adaptive Aspects of Development. Group Report*. In J.T. Bonner (ed.). Evolution and Development. Dahlem Konferenzen. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. Pp. 215-235
- Janz, N., S. Nylin and N. Wedell. 1994. Host plant utilization in the comma butterfly: sources of variation and evolutionary implications. *Oecologia* **99**: 132-140
- Kevan, D.K.McE. 1977. The American Pyrgomorphidae (Orthoptera). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina.* **36**: 3-28
- Lacey, E.P., L.Real, J. Antovics & D.G. Heckel. 1983. Variance model in the study of life histories. *Am. Nat.* **122**: 114-131
- Lachman, M. and E. Jablonka. 1996. The inheritance of Phenotypes: an adaptation to fluctuating environments. *J.Theor. Biol.* **181**: 1-9
- Leclaire, M. and R. Brandl. 1994 . Phenotypic plasticity and nutrition in a phytophagous insect: consequences of colonizing a new host. *Oecologia* **100**: 379-385
- Lytle, D.A. 2001. Convergent growth regulation in arthropods: biological fact or statical artifact? *Oecologia* **128**: 56-61
- Metcalf, N.B. and P. Monaghan. 2001. Compensation for a bad start: grow now pay later? *TREE* **16**: 254-260

- Mousseau, T. A. and H. Dingle. 1991. Maternal effects in insect life histories. *Annu. Rev. Entomol.* **36**: 511-534
- Mousseau, T.A. and D.A.Roff. 1995. Genetic variation and environmental contributions to geographic variation in the ovipositor length of a cricket. *Ecology* **76**: 1473-11482
- Nager, G. N., L.F. Keller and A.J. van Noordwijk. 2000. *Understanding Natural Selection on Traits that are Influenced by Environmental Conditions*. In Mousseau, T.A, B.Sinervo & J.A. Endler (Eds). *Adaptative Genetic Variation in the Wild*. Oxford University Press.
- Núñez-Farfán, J. 1993. *Selección Natural en el Campo: revisión de la Evidencia Reciente*. En J. Núñez-Farfán y C. Cordero (eds.). *Tópicos de Biología Evolutiva*. Centro de Ecología, UNAM. Pp. 19-59
- Nylin, S. and K. Gotthard. 1998. Plasticity in life-history traits. *Ann. Rev. Entomol.* **43**: 63-83
- Nylin, S., P. Wickman and C. Wiklund. 1995. Life-cycle regulation and life history plasticity in the speckled wood butterfly: are reaction norms predictable?. *Biol. Journ. Linn. Soc.* **55**: 143-157
- Pigliucci, N. 1996. How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *TREE* **11**: 168-173
- Pigliucci, N. and C.D. Schlichting. 1995. Ontogenetic reaction norms in *Lobelia Siphilitica* (Lobeliaceae):response to shading. *Ecology* **76**: 2134-2144
- Pliastow, S. and M.T. Siva-Jothy. 1999. The ontogenetic switch between odonate life history stages: effects on fitness when time and food are limited. *Animal Behavior* **58**: 659-667
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* **44**: 257-267
- Robert, J.S., B. Hall and W.M. Olson. 2001. Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology. *BioEssays* **23**: 954-962
- Roff, D.A. 1997. *Evolutionary Quantitative Genetics*. Chapman & Hall, International Thomson Publishing. New York.
- Serrano-Limón, G. L. y J. Ramos-Elorduy. 1989. Biología de *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: acrididae). *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología.* **58**: 139-152
- Schlichting, C.D. and M. Pigliucci. 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.

- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 667-693
- Stearns, S.C. 1993. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. New York.
- Stirling, G., D. Roff and D. Fairbairn. 1999. Four characters in a trade-off: dissecting their phenotypic and genetic relations. *Oecologia* **120**: 492-498
- Thompson, D.B. 1999. Genotype-environment interaction and the ontogeny of diet-induced phenotypic plasticity in size and shape of *Melanoplus femurrubrum* (Orthoptera: Acrididae). *J. Evo. Biol.* **12**: 38-48
- Thompson, J.D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *TREE* **6**: 246-249
- Via, S. 1993. Regulatory genes and reaction norms. *Am. Nat.* **142**: 352-3365
- Via, S., R. Gomulkiewicz, G. DeJong, S.M. Scheiner, C.D. Schlichting and P.H. Van Tienderen. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *TREE* **10**: 212-217
- Zhivotovsky, L. A., M. W. Feldman and A. Bergman. 1996. On the evolution of phenotypic plasticity in a spatially heterogeneous environment. *Evolution.* **50**: 547-558