

Biología Poblacional del Gramón. III. Bases Genéticas y Ambientales de la Productividad y Arquitectura¹

R. Sarandon*

ABSTRACT

An experiment was performed with the aim of studying the genetic and environmental components of productivity and architecture of Bermuda grass (*Cynodon dactylon*) (L.) Pers., Gramineae) in the Pampean area. The response of five populations, geographically isolated, growing in six different environmental conditions, in a factor design of two climatic and three edaphic conditions, was tested. The results show that: 1) Climatic and edaphic conditions significantly influenced biomass production and allocation to aerial, subterranean and reproductive tissues; 2) the populations responded differently to similar environmental conditions, indicating genetic differences among them; 3) differences among populations are related to climatic and edaphic conditions at the original sites; 4) populations showed a different norm of reaction and a clear population-environment interaction; 5) the dependent variables with a high variation among population showed also high heretability values. This suggest that the source of genetic variability for productivity and architecture is large at the population level and, consequently, that Bermuda grass, in the Pampean area, has a high potential for response to selection.

Key words: *Cynodon dactylon*, ecology, genetics, heretability, productivity.

COMPENDIO

Con el objeto de determinar las bases genéticas y ambientales de la productividad y arquitectura del gramón, *Cynodon dactylon* (L.) Pers., Gramineae, en las poblaciones del área pampeana, se evaluó la respuesta de cinco poblaciones, separadas geográficamente, creciendo en seis condiciones ambientales distintas, en un diseño factorial (dos condiciones climáticas x tres edáficas). Los resultados indican que: 1) tanto las condiciones climáticas como edáficas modificaron significativamente la producción y la asignación de biomasa a los tejidos aéreos, subterráneos o reproductivos; 2) las poblaciones respondieron en forma diferente ante condiciones ambientales similares; 3) las diferencias entre las poblaciones están relacionadas con las condiciones edáficas y climáticas de sus localidades de origen; 4) las poblaciones mostraron una norma de reacción distinta y una interacción poblacional ambiente marcada; 5) los caracteres que más variaron entre poblaciones denotaron altos valores de hereditabilidad, lo que indica que, a nivel poblacional, la reserva de variabilidad genética para la productividad y la arquitectura es grande. Por lo tanto, el gramón, en el área pampeana, tiene aún una gran capacidad de respuesta a la selección.

Palabras claves: *Cynodon dactylon*, ecología, genética, hereditabilidad, productividad.

1 Recibido para publicación el 22 de mayo de 1990. Parte de la tesis presentada en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de la Plata, para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales con Orientación a la Ecología. Se agradece al Ing. Agr. A. von de Pahlen y al Dr. J. Crisci su dirección y asesoramiento en el proyecto de tesis doctoral; al personal de la Estación Experimental Regional Agropecuaria, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), de Pergamino, el apoyo en los viajes de campaña y el análisis de las muestras de suelo; al Dr. J. L. Frangi, el uso de las facilidades del laboratorio de ecología; al Ing. Agr. M. Arturi, en el análisis de los resultados; al Ministerio de Asuntos Agrarios (MAA), Provincia de Buenos Aires, las facilidades en la Estación Experimental de Gorina; al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET) y a la Comisión de Investigaciones Científicas (CIC), Provincia de Buenos Aires, por las becas otorgadas; y A.V.H. Calvetti, la confección de las figuras.

* Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva, Museo de La Plata, La Plata, Arg.

INTRODUCCION

En un estudio extensivo sobre el patrón de variación intraespecífica en la morfología, abundancia y arquitectura del gramón, *C. dactylon* (L.) Pers., en relación con las características ambientales presentes en el área pampeana, se identificaron ciertas correlaciones entre variables morfológicas y fisiológicas con variables climáticas y, además, o en su defecto, edáficas (18, 19). Sin embargo, el patrón de variación intraespecífico no podía ser explicado totalmente por el patrón de heterogeneidad ambiental (climática, edáfica) de la región. Se proponía, entonces, que las poblaciones deberían presentar respuestas genéticas diferentes a condiciones ambientales similares. Siguiendo las premisas de Turesson (9), una vez determinada la existencia de variación correlacionada con el ambiente, quedan por analizar sus causas.

La variación de un carácter (cualitativo o cuantitativo) puede deberse a causas genéticas o ambientales. La magnitud relativa de una u otra causa es importante para caracterizar las propiedades genéticas de la población o especie y entender, así, su adaptación al medio (5, 10). La técnica usual, para determinar la magnitud relativa de una u otra causa, consiste en hacer crecer las plantas en condiciones uniformes (3, 9). Debido a que las normas de reacción pueden ser diferentes para cada genotipo o población, y que esto puede ocasionar distintos resultados, según el ambiente en que se realice la prueba, conviene utilizar una serie de condiciones ambientales diferentes que permitan tener un conocimiento más claro del patrón de respuesta de la población (10, 20).

En este trabajo se presentan los resultados de un experimento en que se evalúa la respuesta de cinco poblaciones, separadas geográficamente, creciendo en seis condiciones ambientales distintas provistas en un diseño factorial. El análisis de la respuesta se ha centrado en el crecimiento o producción de biomasa y en la asignación de recursos a distintos compartimientos, debido a que estas características son importantes componentes de la estrategia adaptativa de una planta (6, 21) y de la agresividad de una maleza (1), sintetizando, además, la interacción planta-ambiente (24).

MATERIALES Y METODOS

Se recolectó material vivo (rizomas y estolones) en cinco de las poblaciones de gramón del área pampeana argentina. Las características generadas de cada localidad se presentan en el Cuadro I. (La población 5 es originaria de Pergamino (núm. 1), trasplantada en 1982 a la localidad de La Plata, por lo que no se incluye en el Cuadro I).

Las cinco poblaciones citadas se cultivaron en la Chacra Experimental de Gorina (La Plata, Arg.), en dos condiciones climáticas y tres edáficas siguiendo un diseño experimental de tipo factorial (12). Las condiciones climáticas fueron: 1) aire libre (AL) y 2) invernáculo (I) (condiciones más cálidas y secas). Las edáficas fueron: 1) testigo (T): con suelo de la estación experimental (primeros 20 cm); 2) fertilizado (F): suelo testigo con urea al 26% en una cantidad de 100 kg/ha (50 mg de urea en 100 ml de agua en cada maceta), aplicada 30 d después de haberse iniciado el experimento; y 3) textura gruesa (G): suelo testigo mezclado con un tercio de arena.

Se utilizaron macetas de aproximadamente 50 cm² de superficie y 4 l de capacidad. En cada maceta se colocaron tres trozos de rizomas de tres nudos cada uno. Se realizaron cuatro repeticiones por tratamiento,

haciendo un total de 120 macetas (factorial de cinco poblaciones x dos condiciones climáticas x tres edáficas x cuatro repeticiones = 120 macetas). El experimento fue visitado periódicamente hasta su finalización (150 d de crecimiento).

Al finalizar el experimento se obtuvo el peso seco (80°C, 48 h) de cada uno de los compartimientos (subterráneo, aéreo y reproductivo) presentes en cada maceta expresados en gramos por metro cuadrado. Con estos datos se calcularon el peso seco total, los porcentajes relativos correspondientes y la relación aérea/subterránea. También se midieron la altura de las inflorescencias (antes del corte) y el número de escapos florales en cada maceta. El análisis de los datos se realizó mediante un ANOVA de tres factores (12, 22). El análisis estadístico se efectuó sobre las variables con y sin transformación logarítmica (para las biomásas) o angular (para los porcentajes), dando los mismos resultados en ambos casos, por lo que se presentan los resultados sin transformación.

Para cada una de las variables se estimó la importancia relativa del componente genético y ambiental mediante el cálculo de la heredabilidad *sensu lato* (2, 5, 10). Para cada carácter se estimó:

$$h^2 = \tau g / \tau f = Vg / (Vg + Ve) \quad \text{Fórmula (1)}$$

utilizándose, como estimadores de las τ , las variancias respectivas:

$$Vg = (CM1 - CM8) / rsc \quad \text{y} \quad Ve = CM8 / rsc \quad \text{Fórmula (2)}$$

donde:

- h^2 = heredabilidad.
- τg = variancia genética.
- τf = variancia fenotípica.
- Ve = variancia ambiental.
- CM1 = cuadrado medio población en ANOVA.
- CM8 = cuadrado medio error en ANOVA.
- r = número de repeticiones (cuatro).
- s = número de condiciones edáficas (suelo = tres).
- c = número de condiciones climáticas (clima = dos).

RESULTADOS

Las macetas sometidas a condiciones de invernáculo (I) no llegaron a reproducirse, debido fundamentalmente a las condiciones de sequedad en que crecieron: elevada temperatura ambiente y bajo suministro de agua. Aquellas al aire libre (AL) crecieron mejor tanto en biomasa vegetativa como en reproductiva –todas llegaron a reproducirse.

Cuadro 1. Características generales de las localidades de origen de las poblaciones utilizadas. Biomasa del gramón en cada una de ellas, según muestreo realizado en enero de 1983.

Variable	Población			
	Pergamino	Junín	Rufino	Vdo. Tuerto
Clima				
Temperatura promedio	16.2	16.0	16.33	16.25
Precipitación	895	920.5	848.67	858
Suelo				
pH (1)	6.3	6.9	4.7	6.0
Materia orgánica (%) (2)	3.8	4.9	3.81	4.3
Nitrógeno (%) (3)	0.169	0.261	0.191	0.187
Sales (4)	3.8	2.25	0.01	1.50
Fósforo (5)	70	140	24.3	47.1
Arena (%)	14.9	18.5	44.9	41.8
Limo grueso (%)	41.3	24.6	28.8	26.9
Limo fino (%)	23.5	30.2	13.7	15.1
Arcillas (%)	20.3	26.7	12.6	16.2
Biomasa (g/m²)				
Total	3 552.95	2 854.99	4 049.02	2 669.59
Aérea	1 286.94	823.93	1 227.2	949.2
Subterránea	2 264.18	1 952.39	2 751.75	1 629.82
Reproductiva	1 834	78.67	70.07	90.57
Observaciones				
Usos	Pastura	Cultivo	Descanso	Pastoreo
Altura (cm)	5-10/30-40	30	30 - 40	5 - 10
Hábito	postrado/erecto	erecto	erecto	postrado
Distribución	agrupada	agrupada	uniforme	uniforme

Notas:

- (1) Potenciómetro 1:2.5
 (2) Walkley & Black I
 (3) Semimicrokjeldal
 (4) mmhos/cm, en pasta
 (5) ppm, Bray & Kurtz I

Todos los factores (variables independientes o fuentes de variación) influenciaron en uno u otro de los caracteres (o variables dependientes) considerados en el experimento, excepto en el número de inflorescencias o escapos florales (Cuadro 2). El clima fue, en general, el que más influyó en todo el conjunto y sobre todos los caracteres considerados en el experimento (Cuadro 2). La producción total de biomasa vegetativa fue significativamente menor en las macetas dentro del invernáculo (promedio de 447.19 g/m²) que al aire libre (779.42 g/m²). Lo mismo sucedió con la biomasa aérea (291.69 g/m² en I, contra 413.07 g/m² en AL) y la subterránea (154.55 en I contra 245.88 g/m² en AL), mientras que sólo llegaron a

reproducirse las crecidas al aire libre (promedio 17.09 g/m²).

Las poblaciones mostraron una marcada similitud en la cantidad de biomasa aérea absoluta producida (promedio 352.38 g/m²), aunque mostraron diferencias significativas en la biomasa total, variando desde 516.65 g/m² hasta 690.11 g/m², debido a una diferente producción de biomasa subterránea que varió entre 209.33 g/m² y 317.73 g/m² (Fig. 1). Las poblaciones mostraron, además, diferencias en las proporciones relativas de biomasa en cada compartimento, indicando así una diferente estrategia general de asignación de recursos (Cuadro 2). La relación entre biomasa

Cuadro 2. Resumen ANOVA para cada variable dependiente del experimento factorial.

Fuente variación	Aéreo	Subte.	Repro.	Total	Aéreo (%)	Subte. (%)	Repro. (%)	Ae/Sub	Alt.	N.Inf
Población (P)	1.94 N.S.	6.06 ***	6.17 ***	4.135 ***	2.92 *	2.83 *	3.55 *	1.08 N.S.	14.61 ***	2.41 N.S.
Suelo (S)	5.36 **	1.84 N.S.	3.86 *	3.844 *	7.28 **	7.37 **	0.30 N.S.	6.74 **	5.26 **	3.10 N.S.
Clima (C)	28.74 ***	140.90 ***	—	107.37 ***	47.60 ***	29.75 ***	—	35.30 ***	—	—
Interacciones dobles										
P x S	1.00 N.S.	0.94 N.S.	0.47 N.S.	0.753 N.S.	1.47 N.S.	1.53 N.S.	0.726 N.S.	1.58 N.S.	3.97 **	0.84 N.S.
P x C	2.49 *	0.54 N.S.	—	0.756 N.S.	3.03 *	2.82 *	—	1.45 N.S.	—	—
S x C	1.30 N.S.	3.42 *	—	2.579 N.S.	3.72 *	3.42 *	—	3.38 *	—	—
Interacciones triples										
P x S x C	0.58 N.S.	1.00 N.S.	—	1.00 N.S.	0.82 N.S.	0.78 N.S.	—	0.96 N.S.	—	—

Notas:

Valores de P y su significancia (N.S.: no significativo; * P < 0.05; ** P < 0.01 y *** P < 0.001).

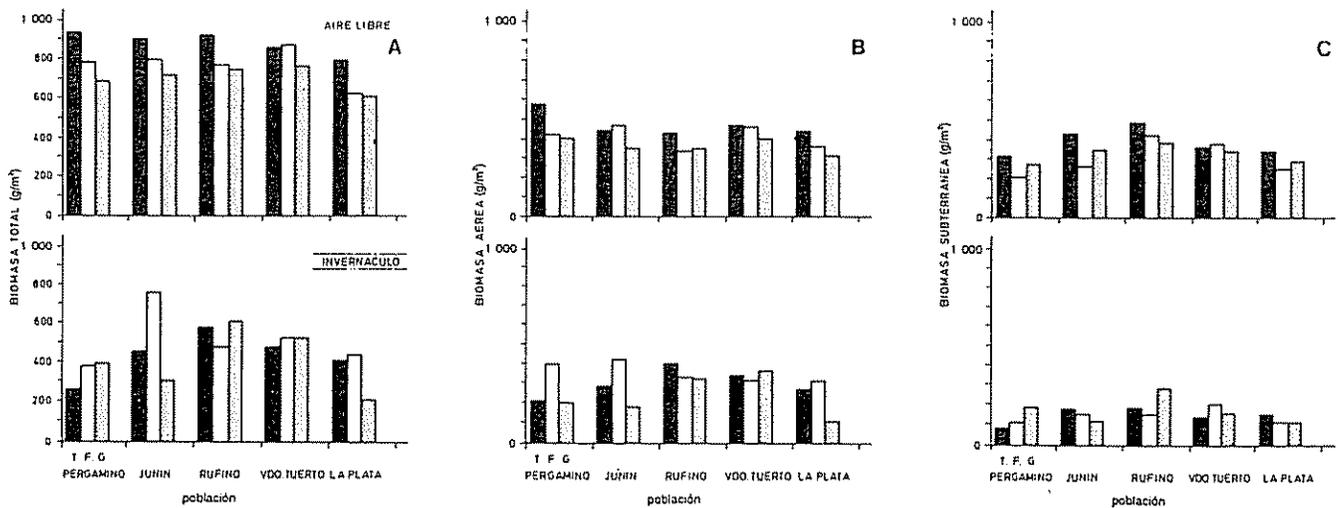


Fig. 1 a) Biomasa total; b) aérea; y c) subterránea producida (g/m^2) por cada población al aire libre e invernáculo, con suelo testigo (T), fertilizado (F) y de textura gruesa (G).

aérea:subterránea, sin embargo, no alcanzó a mostrar diferencias significativas entre poblaciones (promedio general A:S = 1.71). Hubo diferencias significativas entre poblaciones en la biomasa reproductiva (de 11.01 g/m^2 a 23.89 g/m^2) y en la altura de los escapos florales (de 18.92 cm a 25.33 cm). El número de inflorescencias, sin embargo, se mantuvo constante (promedio de 16.79 por maceta) (Cuadro 2, Fig. 2).

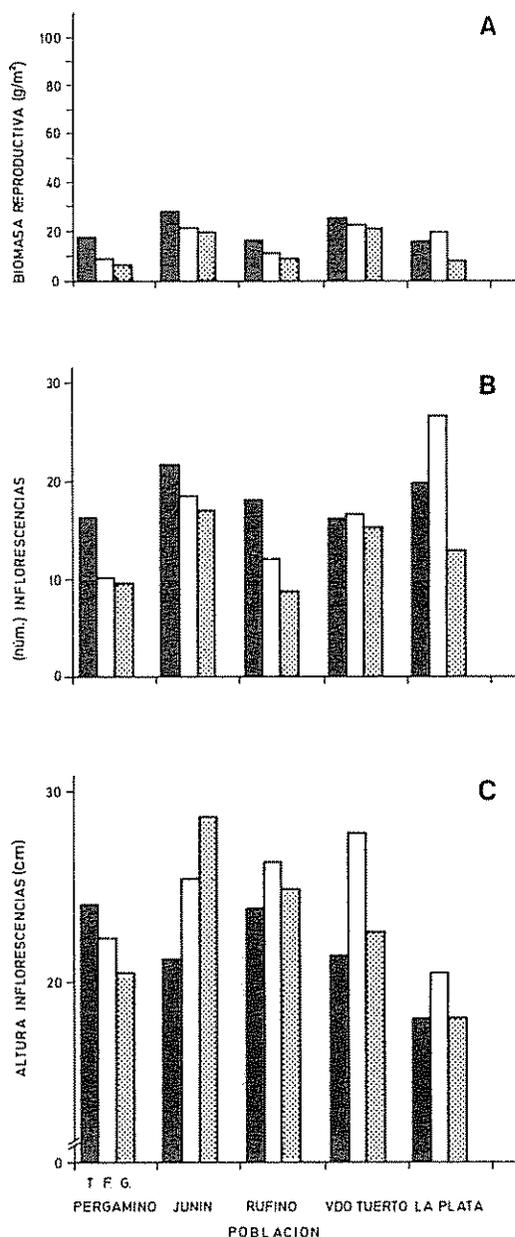


Fig. 2. a) Biomasa reproductiva (g/m^2); b) número de escapos florales; y c) altura de las inflorescencias (cm) de cada población por condición experimental (véanse referencias en Fig. 1)

El suelo (testigo, fertilizado o de textura gruesa) influyó significativamente en la biomasa aérea, variando desde 385.38 (T), 371.15 (F) y 300.61 (G) g/m^2 ; en la biomasa reproductiva, variando desde 20.78 (T), 17.19 (F) y 13.30 (G) g/m^2 ; y en la total, variando de 666.67 (T), 615.40 (F) y 557.85 (G) g por metro cuadrado. También fueron influenciados significativamente el porcentaje de biomasa aérea, el de biomasa subterránea, el cociente aéreo: subterráneo y la altura de las inflorescencias (Cuadro 2). No hubo diferencias significativas en la cantidad de biomasa subterránea producida (promedio general: 250.22 g/m^2), en el porcentaje de biomasa reproductiva (2.28%) ni en el número de escapos florales (17.56 inflorescencias por maceta) bajo las distintas condiciones edáficas (Figs. 1 y 2).

En general, hubo una disminución (7.69%) en la biomasa total acumulada en condiciones de suelo fertilizado respecto del suelo testigo, independiente de la población o del clima. Esto pudo deberse a que la fertilización se realizó únicamente al inicio del experimento, generando un desbalance en la relación fuente-destino que afectó negativamente la producción de biomasa al final del ciclo. También, se notó un aumento de la biomasa aérea porcentual, una disminución de la biomasa subterránea porcentual y un consiguiente aumento de la relación aérea:subterránea en las condiciones de suelo fertilizado con respecto al suelo testigo. Se observó una tendencia a la disminución de la biomasa producida bajo condiciones de suelo, desde la condición de testigo a fertilizado y, por último, a la de textura gruesa.

El Cuadro 3 resume los valores de hereditabilidad *sensu lato*, calculados para cada uno de los diez caracteres estudiados. La mayoría de los caracteres muestra valores altos de h^2 (cerca de 1), que coinciden con diferencias significativas entre poblaciones según el ANOVA respectivo entre poblaciones. Los caracteres que mostraron valores bajos de h^2 (cerca de 0) coinciden con diferencias significativas entre poblaciones, según el ANOVA respectivo entre poblaciones. Los caracteres que mostraron valores bajos de h^2 fueron: número de inflorescencias, biomasa aérea y relación biomasa aérea/subterránea (diferencias entre poblaciones no significativas en el ANOVA).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los resultados de la correlación biomasa-ambiente (19) indican que la textura y la fertilidad del suelo, así como las condiciones climáticas (temperatura y humedad) del sitio, se correlacionan positivamente con la biomasa presente en un lugar y con las proporciones relativas en cada compartimiento. En este experimento

Cuadro 3. Estimaciones de hereditabilidad "sensu lato". Significancia del ANOVA entre poblaciones (ver Cuadro 2).

Carácter	Vg	Ve	n ²	Sign. (ANOVA)
Biomasa total	3.97	1.267	0.758	***
B. aérea	0.59	0.630	0.484	N.S.
B. subterránea	1.62	0.319	0.835	***
B. reproductiva	0.514	0.006	0.988	***
B. aérea (%)	6.757	3.525	0.657	*
B. subterránea (%)	6.622	3.614	0.647	*
B. reproductiva (%)	0.314	0.123	0.720	*
B. aérea/subterráneo	0.002	0.026	0.072	N.S.
Núm. inflorescencia	7.808	5.534	0.585	N.S.
Altura	6.368	0.468	0.939	***

se variaron artificialmente las condiciones edáficas y climáticas, a fin de estimar su efecto en la respuesta de cada población. El objetivo del mismo ha sido cuantificar si las poblaciones responden de manera diferente a las mismas. Los resultados generales del análisis de los datos indican que:

- Tanto las condiciones climáticas como edáficas modificaron o influenciaron significativamente la producción y la asignación de biomasa. Esto indica que el rango de variabilidad ambiental del experimento fue suficientemente amplio como para poner en evidencia las diferencias genéticas entre poblaciones. Se encontraron mayores diferencias en las condiciones climáticas que en las edáficas, así ninguna población floreció en el ambiente de mayor estrés hídrico (invernáculo).
- Las poblaciones respondieron de forma distinta ante las mismas condiciones ambientales, lo que indica diferencias genéticas entre ellas. Algunas poblaciones produjeron de un 20% a un 30% más de biomasa total que otras, hecho que pone de manifiesto que las diferencias estadísticas tienen, también, un importante valor biológico.
- Las diferencias entre poblaciones parecieran estar relacionadas con las condiciones edáficas y climáticas de sus localidades de origen. Por ejemplo, las poblaciones originarias de ambientes de suelos con texturas gruesas: Pergamino, Rufino y Venado Tuerto (Cuadro 1), respondieron mejor a las condiciones de textura gruesa que a las otras dos condiciones (Fig. 1). Lo mismo sucedió con respecto al suelo fertilizado, ya que las poblaciones de Junín (núm. 2), Pergamino (núm. 1) y La Plata (núm. 5), originarias de condiciones de alta fertilidad

(mayor cantidad de materia orgánica, nitrógeno, fósforo y pH más neutro) en sus localidades de origen (Cuadro 1), respondieron positivamente al tratamiento con urea, aumentando su biomasa en relación con la condición de suelo-testigo.

- Las poblaciones respondieron, además, en forma diferente ante distintas condiciones ambientales, lo que indica una norma de reacción distinta y una interacción población ambiente marcada. Por ejemplo, la población de Junín (núm. 2) sufrió más las condiciones de sequedad que la de Rufino (núm. 3), al mismo tiempo que respondió mejor a las condiciones de fertilización que ésta última, proveniente de condiciones más secas (suelo de textura más gruesa y menores precipitaciones) y menos fértiles que aquella (Cuadro 1).

Estos resultados permiten inferir que las poblaciones presentes en cada localidad poseen una norma de reacción diferente unas de otras (al menos en cuanto a su productividad o tasa de crecimiento y a la asignación de biomasa), que puede relacionarse con las condiciones reinantes en sus respectivas localidades. Estos resultados coinciden con los hallados por otros autores que han trabajado con *C. dactylon*. Rochecouste (16, 17) realizó experiencias con "biótipos" de *Cynodon* caracterizados por una peculiar distribución de pelos en la lámina y vaina foliar, encontrando diferencias en el crecimiento, la fenología y la arquitectura. Las poblaciones mostraban además diferencias en el número de cromosomas (2:2n y 2:4n). Maroder *et al.* (11) reportan resultados similares para tres biótipos (con un número de cromosomas diferente) de *C. affinis*. Ramakrishnan y Singh (13, 14) trabajaron con "ecótipos edáficos", provenientes de

poblaciones ubicadas en ambientes que presentan valores extremos de Ca en el suelo, encontrando que la productividad y la respuesta a la competencia interespecifica de los mismos eran afectadas por las condiciones experimentales en relación con las condiciones edáficas de sus localidades de origen.

En este caso, también, existe variación en el contenido de nitrógeno, materia orgánica, sales y fósforo entre las localidades de origen de las poblaciones (Cuadro 1). Si bien se ha encontrado correlación biomasa:ambiente, y las diferencias en la respuesta de las poblaciones con las condiciones probadas (climáticas o edáficas) parecieran corresponder a las características de sus localidades de origen, cualquier interpretación del valor adaptativo de dichas características podría tener algún grado de especulación (7, 8). Una forma de comprobar si estas diferencias en la productividad y arquitectura son una respuesta adaptativa (producto de la selección natural) es a través de un experimento de trasplante recíproco a campo (2, 15). Idealmente debería evaluarse la respuesta a lo largo de varios ciclos de crecimiento. Esto resulta técnicamente muy difícil en especies con propagación vegetativa como el gramón, ya que podría producir resultados dudosos (15).

A pesar de existir un gradiente climático de mayor a menor "oceanidad" desde el NE al SE (4), el patrón de distribución espacial de los ambientes en el área pampeana está muy influenciado por el uso de la tierra (agricultura, ganadería, otros). Esto no permite visualizar tendencias claras de variación en la morfología, arquitectura y productividad (18). La habilidad del gramón para responder plásticamente a las condiciones ambientales, impide, en parte, la observación de discontinuidades en la respuesta de cada población. No parece que existan ecótipos de gramón en el área pampeana, ya que las poblaciones muestran, aparentemente, un continuo de situaciones intermedias (18).

En este contexto, es interesante destacar el trabajo de Wu y Antonovics (25) en cuanto a la respuesta de las plantas a la presencia de metales pesados en el suelo. A tal fin se compararon dos especies (*C. dactylon* y *Plantago lanceolata*) presentes en la misma localidad caracterizada por presentar un gradiente de condiciones de un bajo a un alto contenido de Cu en el suelo. Wu y Antonovics (25) hallaron que genótipos de *P. lanceolata*, provenientes de zonas de alta y baja contaminación con metales pesados, respondían diferencialmente a la presencia de ellos en condiciones experimentales: los genótipos provenientes de las áreas más contaminadas presentaban mayor resistencia a una alta concentración de metales pesados (Cu) en el medio

de cultivo. Sin embargo, no sucedía lo mismo con los genótipos de *C. dactylon* de una y otra zona, ya que ambos crecían normalmente en las condiciones de alto contenido de Cu en el suelo. Es decir, a pesar de que las condiciones edáficas eran lo suficientemente diferentes como para producir diferenciación en el caso de *P. lanceolata*, los genótipos de *C. dactylon* podían sobrevivir y crecer normalmente en ambos gracias a su comportamiento más plástico.

- Los caracteres que más variaron entre poblaciones mostraron altos valores de hereditabilidad *sensu lato*. Este valor mide la contribución de los factores genéticos al valor de un carácter en la población, en relación con el resto de los factores o causas de variación (5, 10). Debe quedar claro que la h^2 es una propiedad no sólo del carácter en sí, sino también de la población y de las circunstancias ambientales a que están sujetos los individuos, pues h^2 depende de las magnitudes relativas de unas y otras causas de variación. La magnitud de la variancia ambiental dependerá, por ejemplo, de las condiciones experimentales; condiciones más variables la aumentan y condiciones experimentales más uniformes la disminuyen (5, 10). Valores típicos de h^2 para distintos caracteres en animales domésticos indican que aquellos caracteres seleccionados (artificialmente) por los productores, presentan bajos valores de h^2 (cerca de cero), mientras que las características que nada tienen que ver con la supervivencia o reproducción muestran valores de h^2 cercanos a 1 (5:167). Puede interpretarse, en consecuencia, que la h indica la cantidad de variación genética disponible para la selección natural: a mayor h de un carácter, mayor es su potencialidad para cambiar por efecto o en respuesta a la selección natural (2, 5, 23).

En este sentido, llama la atención que variables relacionadas estrechamente con la productividad (como la biomasa total acumulada y su patrón de asignación) exhiban valores tan altos de h^2 . Indica que la reserva de variabilidad genética para estos caracteres es grande a nivel poblacional y que, por lo tanto, el gramón en el área pampeana tiene aún una gran capacidad de respuesta a la selección. Los valores de h^2 *sensu lato*, obtenidos en este trabajo, confunden en realidad los efectos aditivos (V_a), de dominancia (V_d) y epistáticos (V_i) (3, 5), que determinan la variancia genética total ($V_g = V_a + V_d + V_i$). El cálculo de h^2 *sensu stricto* se basa en el cociente V_a/V_f . Si los efectos de dominancia (V_d) y, además, o en su defecto, epistáticos (V_i) son importantes, los valores de h^2 obtenidos en este trabajo pueden estar sobrevaluando el efecto aditivo y, en consecuencia, la potencialidad para responder a la selección natural puede que sea mucho menor que la indicada.

LITERATURA CITADA

1. BAKER, H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In The genetics of colonizing species. H.G. Baker, G.L. Stebbins (Eds.). New York. Academic Press. p. 147-168.
2. BRADSHAW, A.D. 1984a. The importance of evolutionary ideas in ecology and vice versa. In Symposium of the British Ecological Society: Evolutionary Ecology (23) B. Sharrocks (Ed.) Oxford, Blackwell. p. 1-25
3. BRADSHAW, A.D. 1984b. Ecological significance of genetic variation between populations. In Perspectives on plant population ecology. R. Dirzo, J. Sarukhán (Eds.). Massachusetts, Sinauer Ass. p. 213-228.
4. BURGOS, J.J. 1968. El clima de la provincia de Buenos Aires en relación con la vegetación natural y el suelo. In Flora de la Provincia de Buenos Aires. A.L. Cabrera (Ed.). Buenos Aires. Colección Científica INTA. Tomo 4, pt. 1a., p. 33-39.
5. FALCONER, D.S. 1960. Introduction to quantitative genetics. New York, The Ronald Press.
6. GOULD, S.J.; LEWONTIN, R.C. 1979. The spondyls of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 205:581-598.
7. GRIME, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. New York, John Wiley. 222 p.
8. HARPER, J.L. 1982. After description. In The plant community and a working mechanism. E.I. Newman (Ed.). Blackwell, Oxford, British Ecological Society. Special Publication No. 1.
9. HESLOP-HARRISON, J. 1964. Forty years of geneecology. In Advances in ecological research. J.B. Cragg (Ed.). New York, Academic Press. v. 2 p. 159-247.
10. MARIOTTI, J.A. 1986. Fundamentos de genética biométrica: Aplicaciones al mejoramiento genético vegetal. Monografías de la OEA. Serie Biológica no. 32.
11. MARODER, H.L.; PETETIN, C.A.; PREGO, I.A.; CAIROLI, M.A. & SUAREZ, E. 1985. Características de biotipos de *Cynodon affinis*: Diferencias en el comportamiento de herbicidas. In Reunión Nacional de Fisiología Vegetal (16, La Plata, Arg.). Resúmenes no. 20.
12. PIMENTEL GOMES, F. 1978. Estadística experimental. Buenos Aires, Hemisferio Sur.
13. RAMAKRISHNAN, P.S.; SING, V.K. 1966. Differential response of the edaphic ecotypes in *Cynodon dactylon* (L.) Pers. to soil calcium. New Phytologist 65:100-108.
14. RAMAKRISHNAN, P.S.; GUPTA, U. 1972. Ecotypic differences in *Cynodon dactylon* (L.) Pers. related to weed-crop interference. Journal of Applied Ecology 9:333-339.
15. RAPSON, G.L.; WILSON, J.B. 1988. Non-adaptation in *Agrostis capillaris* L. (Poaceae). Functional Ecology 2:479-490.
16. ROCHECOUSTE, E. 1962a. Studies on the biotypes of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. I. Botanical investigation. Weed Research 2:1-23.
17. ROCHECOUSTE, E. 1962b. Studies on the biotypes of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. II. Growth response to trichloroacetic and 2-2-dichloropropionic acid. Weed Research 2:136-145.
18. SARANDON, R. 1988. Biología poblacional del gramón. I. Variabilidad morfológica y ambiente. Revista de la Facultad de Agronomía de la Plata 64. (En prensa)
19. SARANDON, R. 1989. Biología poblacional del gramón. II. Biomasa: Asignación de recursos y ambiente. Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata. Tomo 65 (En prensa).
20. SCHLICHTING, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annual Review of Ecology and Systematic 17:667-693.
21. SCHULZE, E.D.; CHAPIN, F.S. 1987. Plant specialization to environments of different resource availability. In E.D. Schulze, H. Zwolfer (Eds.). Ecological Studies 61:120-148.
22. SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. 1969. Biometría. Madrid, Blume.
23. SOLBRIG, O.I.; SOLBRIG, D.J. 1979. Introduction to population biology and evolution. Massachusetts. Addison-Wesley.
24. TOWNSEND, C.R.; CALOW, P. 1981. Physiological ecology: An evolutionary approach to resource uses. Massachusetts, Sinauer Ass.
25. WU, I.; ANTONOVICS, J. 1976. Experimental genetics in *Plantago lanceolata* and *Cynodon dactylon* from a roadside. Ecology 57:205-208.