

**DIVERGENCIAS DE RASGOS FISIOLÓGICOS EN RESPUESTA A LA  
DISPONIBILIDAD DE LUZ EN *Lippia alba* Y *Lippia organoides* PUEDEN  
EXPLICAR SU DISTRIBUCIÓN CONTRASTANTE?**

**ELIANA CAROLINA ORTEGA CORZO**

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA  
BUCARAMANGA  
2012**

**DIVERGENCIAS DE RASGOS FISIOLÓGICOS EN RESPUESTA A LA  
DISPONIBILIDAD DE LUZ EN *Lippia alba* Y *Lippia origanoides* PUEDEN  
EXPLICAR SU DISTRIBUCIÓN CONTRASTANTE?**

**ELIANA CAROLINA ORTEGA CORZO**

**Trabajo de grado presentado para optar por el título de Bióloga**

**DIRECTOR  
NELSON RODRIGUEZ LOPEZ  
Ph. D. Fisiología Vegetal**

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA  
BUCARAMANGA  
2012**

## CONTENIDO

|  | Pág.      |
|--|-----------|
| <b>INTRODUCCIÓN</b>  | <b>9</b>  |
| <b>1. MATERIALES Y METODOS</b>                                   | <b>13</b> |
| 1.1 Material vegetal y condiciones de crecimiento                | 13        |
| 1.2 Mediciones de variables fisiológicas y morfológicas          | 14        |
| 1.3 Estimación del índice de plasticidad fenotípica              | 14        |
| 1.4 Análisis de datos  | 15        |
| <b>2. RESULTADOS</b>   | <b>16</b> |
| 2.1 Rasgos fisiológicos  | 16        |
| 2.2 Rasgos morfológicos  | 17        |
| 2.3 Plasticidad fenotípica en rasgos fisiológicos y morfológicos | 17        |
| <b>3. DISCUSION</b>  | <b>18</b> |
| <b>4. CONCLUSIONES</b>   | <b>23</b> |
| <b>BIBLIOGRAFÍA</b>  | <b>24</b> |

## LISTA DE FIGURAS

|   | Pág. |
|---|------|
| <b>FIGURA 1.</b> Tasa fotosintética neta, conductancia estomática, relación concentración interna de CO <sub>2</sub> / concentración de CO <sub>2</sub> del ambiente, en <i>L. origanoides</i> y <i>L. alba</i> .                               | 33   |
| <b>TABLA 1.</b> Tasa transpiratoria, eficiencia en el uso del agua instantánea, temperatura foliar, déficit de presión de vapor entre la hoja y la atmósfera en <i>L. origanoides</i> y <i>L. alba</i> en respuesta a la disponibilidad de luz. | 34   |
| <b>FIGURA 2.</b> Eficiencia cuántica máxima del fotosistema II, Tasa de transporte de electrones en <i>L. origanoides</i> y <i>L. alba</i> en dos condiciones lumínicas   | 35   |
| <b>FIGURA 3.</b> Área foliar específica y Peso foliar específico, de <i>L. origanoides</i> y <i>L. alba</i> sometidas a dos condiciones lumínicas de crecimiento.   | 36   |
| <b>FIGURA 4.</b> Índice de plasticidad (IP) de los principales parámetros fisiológicos y morfológicos de <i>L. origanoides</i> y <i>L. alba</i> sometidas a dos condiciones lumínicas   | 37   |
| <b>FIGURA 5.</b> Normas de reacción de caracteres fisiológicos y morfológicos de <i>L. origanoides</i> y <i>L. alba</i> en diferentes condiciones lumínicas de crecimiento.   | 38   |

## RESUMEN

**TITULO: DIVERGENCIAS DE RASGOS FISIOLÓGICOS EN RESPUESTA A LA DISPONIBILIDAD DE LUZ EN *Lippia alba* Y *Lippia organoides* PUEDEN EXPLICAR SU DISTRIBUCIÓN CONTRASTANTE? \***

**AUTOR: Eliana Carolina Ortega Corzo\*\***

**PALABRAS CLAVE: Plasticidad fenotípica, *Lippia* sp, distribución.**

### CONTENIDO

Clones de *Lippia organoides* y *Lippia alba* provenientes de dos ambientes diferentes, fueron distribuidos aleatoriamente en dos tratamientos, con baja (65%) y alta (100%) disponibilidad lumínica (LB y LA respectivamente). Se evaluó la plasticidad fenotípica (PF) de caracteres ecofisiológicos y la fluorescencia de la clorofila. Se llevaron a cabo índices de plasticidad fenotípica (IP) con el fin de evaluar la plasticidad global entre ambas especies. Plantas que crecen en LA poseen en sus hojas mayor A,  $T_f$ , VPD que sus contrapartes, las cuales presentaron una mayor relación  $C_i/C_a$  y  $g_s$ . *L. alba*, presenta mayor sensibilidad estomática y una mejor eficiencia en el cierre de los estomas en LA. Por el contrario, *L. organoides* posee una mayor A, TTE,  $g_s$  y E en LA. No obstante, no se presentaron diferencias significativas en A/E entre las dos especies en condiciones de LA. Tampoco se presentaron diferencias significativas entre tratamientos ni entre especies en Fv/Fm. En *L. organoides* se evidencio una menor TTE en LB comparado con LA, siendo mayor este rasgo en *L. organoides* con respecto a *L. alba*. Adicionalmente, *L. organoides* posee un mayor PFE que *L. alba* en condiciones de LB. En *L. organoides* se presenta una mayor influencia de TTE, PFE en la variación de A. Por lo contrario, en *L. alba*, la VPD, TF y E son los rasgos más influyentes. En *L. organoides*, los rasgos más plásticos (IP>0.5) fueron: AFE, PFE, A y TTE, y en *L. alba* los mas plásticos fueron la VPD,  $T_f$  y E. No se evidenciaron diferencias significativas en el promedio de IP entre ambas especies. Por último, se concluye que la plasticidad fenotípica global de ambas especies es similar, sugiriendo que la acción de otro tipo de respuestas plásticas en otros factores ambientales es la que podría explicar la mayor distribución ecológica de *L. alba*.

---

\*Proyecto de Grado

\*\* Facultad Ciencias, Escuela de Biología, Director, Nelson Rodríguez López

## ABSTRACT

**TITLE: DIFFERENCES FEATURES PHYSIOLOGICAL IN RESPONSE TO AVAILABILITY OF LIGHT IN *Lippia alba* AND *Lippia organoides* CAN EXPLAIN YOUR DISTRIBUTION CONTRASTING?**

**AUTHOR: Eliana Carolina Ortega Corzo**

**KEY WORDS: Phenotypic plasticity, *Lippia sp.*, distribution.**

### CONTENT

Clones of *Lippia organoides*, and *Lippia alba* from two different environments were randomly distributed in two treatments: Low (65%) and high (100%) light availability (LB and LA respectively). Ecophysiological characters' phenotypic plasticity (PF) and chlorophyll fluorescence were measured. Indexes of phenotypic plasticity (IP) were estimated in order to assess the global plasticity between both species. LA plants presented a higher  $A$ ,  $T_f$ , VPD values in their leaves than LB plants, which presented a higher  $C_i/C_a$  relationship, and  $g_s$  value. *L. alba* presented a higher stomatal sensitivity, and a better closing stomata efficiency in LA conditions. *L. organoides* has a greater  $A$ , TTE,  $g_s$  and  $E$  values under LA conditions. However, there were not significant differences in  $A/E$  between both species in LA conditions, neither were founded in  $F_v/F_m$  parameters. *L. organoides* presented a lower TTE value for LB than for LA conditions, with *L. alba* value been higher overall. In addition, *L. organoides* possessed a greater PFE value than *L. alba* under LB conditions. The most influential traits on the photosynthetic rate were TTE, PFE for *L. organoides*; and VPD,  $T_f$ , and  $E$  on *L. alba*. The most plastic features ( $IP > 0.5$ ) were AFE, PFE,  $A$ , and TTE for *L. organoides*; and VPD,  $T_f$ , and  $E$  for *L. alba*. There were not significant differences on IP averages between the two species. Finally, we concluded that global phenotypic plasticity on both species is similar, suggesting that plasticity responses upon other factors could be explaining the larger ecological distribution of *L. alba*.

---

\* Work of Degree

\*\* Faculty of Sciences, Biology School, Director, Nelson Rodríguez López.

## INTRODUCCIÓN

La plasticidad fenotípica es una de las estrategias que las plantas poseen para responder a la variación ambiental. Además, puede favorecer la abundancia y distribución de las plantas en diferentes hábitats. Es así como una determinada especie o genotipo puede generar diferentes fenotipos bajo diferentes condiciones medio ambientales (Valladares *et al.*, 2006). La plasticidad fenotípica involucra ajustes en rasgos funcionales, morfológicos y reproductivos ante la disponibilidad de un o la interacción de varios recursos abióticos, sin variaciones genéticas evidentes (Gimeno *et al.*, 2010; Nicotra *et al.*, 2010; Matezans *et al.*, 2010; Ramirez *et al.*, 2010). Sin embargo, la expresión o respuesta plástica de rasgos funcionales y/o morfológicos puede estar asociada a una mayor eficiencia en el uso de los recursos en diferentes ambientes, inclusive en hábitats en donde la disponibilidad de recursos podría limitar su crecimiento, sobrevivencia y eficacia biológica (*fitness*).

Adicionalmente, aún existen controversias acerca de si las especies con una amplia distribución ecológica, podrían presentar mayor plasticidad en rasgos morfo-fisiológicos funcionales, en contraste con aquellas que muestran una limitada distribución (Sultan, 1995; Alpert & Simms, 2002; Paschke *et al.*, 2003; Niinemets & Valladares 2004). En contraste, ha sido sugerido que no existe una relación directa entre la amplitud ecológica y la magnitud de la plasticidad entre las diferentes especies estudiadas (Baskauf & Eichmeier, 1994; González & Gianoli, 2004). Además, la magnitud y el patrón de la plasticidad pueden variar en función del factor ambiental y la ontogenia de las plantas (Pigliucci & Schlichting, 1998). A pesar de lo anterior, si una mayor plasticidad en rasgos funcionales y/o morfológicos están relacionados con una mayor eficiencia en la captura y uso de la luz, la ganancia de carbono, y también, la eficiencia en el uso del agua, en especies estrechamente relacionadas en respuesta a la disponibilidad de la luz, particularmente, en especies con contrastante distribución ecológica, no se ha

comprobado en especies arbustivas aromáticas congénicas con potencial de uso agroindustrial.

En general, la aclimatación fisiológica es un tipo de plasticidad fenotípica en la cual se producen cambios mediados por el ambiente, siendo en muchos casos reversible (Chambel *et al.*, 2005). Plantas aclimatadas a ambientes con baja luz, sombrío mayor que 50% en algunos casos, muestran valores menores tanto en los puntos de compensación y saturación de la luz, y menor síntesis en componentes implicados en la tasa de transporte de electrones (Huang *et al.*, 2011). Además, plantas en luz baja, muestran que la tasa de cambio de disipación fotoquímica a disipación no fotoquímica aumenta (Wang & Bauerle, 2006). Por el contrario, plantas que crecen en luz alta, presentan una mayor síntesis en componentes implicados en la tasa de transporte de electrones, mayor concentración de nitrógeno por unidad de área foliar ( $N_{\text{área}}$ ), menor concentración de complejos antena y mayor concentración en la relación clorofila *a* y *b* (Pearcy, 2007; Niinemets, 2007; Niinemets, 2010b). Estas características observadas en plantas de sol y que varían entre especies, permiten una mayor eficiencia en la fotosíntesis, disipando en mayor proporción el exceso de energía por medio de calor y fluorescencia, evitando un daño severo en los centros de reacción (Bailey, 2004; Bertamina *et al.*, 2006) y reduciendo también la susceptibilidad a otros tipos de estrés (Skillman *et al.*, 2005). Teóricamente, la luz absorbida por las moléculas de clorofila (Chl) puede tomar tres rutas i) usarse en fotosíntesis, ii) disiparse en forma de calor (disipación no fotoquímica) iii) emisión de fluorescencia (Maxwell y Johnson, 2000; Stefanov y Terashima, 2008). Uno de los mayores mecanismos para disipar este exceso de energía es por medio del transporte de electrones fotosintético, este proceso disminuye el pH del lumen tilacoidal, generando una rápida disipación del exceso de energía siendo una de las vías más rápidas (en segundos) en la regulación de la captura de luz (Gilmores *et al.*, 1998; Niinemets y Kull, 2010). Sin embargo, los anteriores mecanismos de foto-protección pueden ser diferentes entre hojas que se

desarrollan a pleno sol y sombra, debido al proceso de aclimatación a la luz (Huang *et al.*, 2011).

De otro lado, plantas de una misma especie, que crecen en ambientes con diferencias en la disponibilidad de luz, presentan alteraciones morfológicas en sus hojas (Halik *et al.*, 2010; Huang *et al.*, 2011), o aclimatación morfológica a largo plazo (Ninemets y Kull, 1998; Aranda *et al.*, 2004; Yamashita *et al.*, 2002; Huang *et al.*, 2011), que puede generar una optimización en la fijación de carbono ante la variación de la luz (Rijkers *et al.*, 2000; Aranda *et al.*, 2004). En condiciones de luz alta, el área foliar específica disminuye y aumenta el peso foliar específico, por medio de un incremento en el grosor de esta y aumento del mesófilo de empalizada (Witkowski y Lamont, 1991; Wayne y Bazzaz, 1993; Smith *et al.*, 1997; Aranda *et al.*, 2004), que a su vez, su incremento está relacionado con una mayor capacidad fotosintética (Vats *et al.*, 2002).

Algunas del género *Lippia* sp. (Verbenaceae), son interesantes por su potencial uso agroindustrial. Además, de su gran diversidad, muchas especies de este género poseen contrastante distribución ecológica y son el objeto de estudio de la presente investigación. *L. origanoides*, es una especie abundante en ambientes poco favorables, pobre en nutrientes y alta disponibilidad de luz propios de ecosistemas semiáridos como el Cañón del Chicamocha en Santander, con una amplitud ecológica que se restringe a ese tipo de hábitats, caracterizados por una temperatura y radiación alta, una época seca muy marcada para los meses de diciembre y enero, con un bajo nivel de precipitación anual (730.8 mm), niveles altos de temperatura media anual (25.4 °C) y radiación lumínica (Albesiano *et al.*, 2003). Por el contrario, *Lippia alba*, es un subarbusto aromático, que posee una amplia distribución ecológica, encontrándose desde México hasta Argentina en ambientes lumínicos heterogéneos y se encuentra ampliamente distribuida en lugares con alta o media disponibilidad de agua en el suelo (Woodson *et al.*, 1973). Los clones de *L. alba*, se obtuvieron de una población localizada en

Guatiguará, Piedecuesta Santander, esta posee una mayor precipitación anual (1214.9 mm) y menor temperatura anual (19.4) con respecto al Cañón de Chicamocha (IDEAM, 2006).

Estudios preliminares demostraron que rasgos morfológicos y de asignación de biomasa en *L. alba* y *L. origanoides* mostraron diferencias específicas para algunos caracteres en su respuesta plástica a la luz, sin embargo, no se evidenciaron diferencias significativas entre ambas especies (Parra-Torres y Rodríguez-López, 2007). En este trabajo probamos si la diferenciación de la plasticidad de los rasgos funcionales en respuesta a la disponibilidad de luz confiere una mayor aclimatación a diferentes ambientes a *L. alba* que para el caso de *L. origanoides*. Se examinaron los parámetros fisiológicos y morfológicos asociados con el intercambio gaseoso, la fluorescencia de la clorofila y morfología foliar la planta en plantas sobre alta y baja disponibilidad de luz, con el fin de ampliar el conocimiento y una mejor interpretación sobre las preferencias de hábitats de estas dos especies y por consiguiente, una posible optimización y uso agrícola de ambas especies.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material vegetal y condiciones de crecimiento

El experimento fue realizado en el Centro Experimental de Guatiguará de la Universidad Industrial de Santander, ubicado en el municipio de Piedecuesta (Santander), en 6° 59' 16.20" latitud norte y 73° 2' 51.66" longitud oeste a una altura de 900 msnm durante el segundo semestre de 2011. El material vegetal fue obtenido a partir de dos plantas madres, originarias de una población de *L. origanoides* de la cuenca media del río Chicamocha y de una población de *L. alba* de la localidad de Guatiguará (Piedecuesta, Santander). Se obtuvieron 50 clones en ambas especies. Los clones de *L. alba* presentaban un peso promedio de 3.35 g  $\pm$  0.13 y una longitud de 10.93 cm  $\pm$  0.14 y los de *L. origanoides* un promedio de 6.84 g  $\pm$  0.22 y una longitud de 17.23 cm  $\pm$  0.18. En la base de la estaca se aplicó ácido indol butílico para ayudar a un rápido y efectivo enraizamiento. El trasplante de los clones se realizó a los 60 días a potes plásticos de 3 Kg en una mezcla de materia orgánica, arena y tierra (1:2:1). Los clones se mantuvieron en capacidad de campo y el estatus hídrico fue monitoreado por un sensor de humedad del suelo (Soil Moisture Meter Probe, Gempler's, USA) usando el mismo tipo de suelo, manteniéndose la temperatura y humedad relativa constante. Los clones de ambas especies se sometieron a dos tratamientos de luz: Pleno sol (Luz Alta, LA) y a una reducción del 65% de la radiación solar (Luz Baja, LB). El tratamiento de LB se obtuvo utilizando una malla de polisombra que provocaba una reducción del 65% de la luz adecuada a una estructura de madera (McConnaughay & Coleman, 1999) con respecto al pleno sol. La radiación fotosintéticamente activa (PAR) disponible para las plantas a lo largo del día, fue determinada mediante un sensor de radiación fotosintéticamente activa acoplado a un sistema de intercambio de gases portátil de fotosíntesis PP Systems-CIRAS-2. En el tratamiento de LA, la radiación fotosintéticamente activa PAR fue de 1371.1 ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y en el tratamiento de LB fue de 480.2 ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

## **Mediciones de variables fisiológicas y morfológicas**

Los parámetros fisiológicos, evaluados en hojas totalmente expandidas del tercio superior de la copa de las plantas, se obtuvieron mediante el uso de un analizador de gases en el infrarrojo portátil (IRGA) modelo CIRAS 2 (*Sistema PPSystems, UK*). Las mediciones de intercambio gaseoso se llevaron a cabo a partir de las 8-11 am en cuatro plantas de cada tratamiento. La cámara de sistema abierto utilizaba un área de  $2 \text{ cm}^2$  para la medición y registro de los datos de cada uno de los siguientes parámetros: tasa de fotosíntesis  $A$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); conductancia estomática  $g_s$  ( $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); tasa de transpiración  $E$  ( $\text{H}_2\text{O mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); temperatura foliar ( $T_f$  °C); concentración interna de  $\text{CO}_2$  en la cavidad sub-estomática mesofilar ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ); concentración externa de  $\text{CO}_2$  ( $C_a$ ,  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) y déficit de presión de vapor entre la hoja y la cámara (VPD mmPa). A partir de los parámetros obtenidos se realizó la estimación de la eficiencia del uso del agua instantánea ( $A/E$ ) y limitaciones difusivas o no difusivas mediante la relación ( $C_i/C_a$ ). La fluorescencia de la clorofila *a* del PSII, se midió en hojas adheridas a la planta con un fluorómetro Mini PAM (Walz, Effeltrich, Germany) usando el protocolo descrito por (Genty *et al.*, 1989). Las mediciones se llevaron a cabo en las mismas hojas en las cuales se midió el intercambio de gases. La eficiencia cuántica máxima del PSII ( $F_v/F_m$ ) se cuantificó en hojas adaptadas a la oscuridad resultado de la sustracción ( $F_m - F_o/F_m$ ), antes del amanecer, en donde  $F_m$  y  $F_o$  son la fluorescencia máxima y mínima de hojas adaptadas durante 30 minutos a la oscuridad. Los parámetros morfológicos evaluados en las hojas, en las cuales se llevo a cabo las mediciones de intercambio gaseoso y de la fluorescencia de la clorofila *a*, fueron el área foliar específica (AFE) y el peso foliar específico (PFE).

## **Estimación del índice de plasticidad fenotípica**

El índice de plasticidad (IP) de los diferentes rasgos evaluados en las dos especies se estimó de acuerdo con Valladares *et al.*, (2000; 2006).

### **Análisis de datos**

El experimento fue conducido mediante un diseño completamente al azar con seis repeticiones y fue analizado en esquema factorial 2\*2 (dos tratamientos de luz y dos especies). Los datos fueron sometidos a las pruebas de homogeneidad de varianzas y test de normalidad (Kolmogoroff-Smirnoff). Posteriormente, fueron analizados mediante un test de F (Análisis de varianza de dos vías, Luz, Especie y Luz\*Especie). Se aplicó el Test de Student-Newman-Keuls y prueba de T-Student. Todas las diferencias fueron consideradas significativas, si  $p < 0,05$ . El análisis estadístico se llevo a cabo por medio del software Statistica 8 (USA) y SPSS 17 (USA).

## RESULTADOS

### Rasgos fisiológicos

La  $A$ ,  $g_s$  y la relación  $C_i/C_a$  presentaron diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos ( $p < 0.05$ ). En general, se observó que, a pleno sol, la  $A$  fue significativamente mayor en los clones de *L. origanoides* y *L. alba* que sus contrapartes en LB. Además, si la  $A$  fue significativamente mayor en los clones de *L. origanoides* que en los clones de *L. alba* a pleno sol. En LB, no se observaron diferencias en la actividad fotosintética de ambas especies (Figura 1a).

La mayor  $A$  en *L. origanoides* fue consistente con los valores registrados de la  $g_s$  en LA y LB, sin embargo, se presentaron diferencias estadísticas entre tratamientos sólo en *L. alba* ( $P < 0.05$ ). La  $g_s$  presentó diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre las especies en LA mientras que en LB este rasgo fue similar en ambas especies (Figura 1 B). La  $g_s$  de los clones de *L. alba* en LA fue significativamente menor que en LB (Figura 1b). La relación  $C_i/C_a$ , un parámetro que nos indica las limitaciones difusivas o no difusivas para el ingreso del  $CO_2$  en la cámara sub-estomática foliar, presentó una reducción significativa en LA en ambas especies al compararlos con los clones de LB ( $P < 0,05$ ) (Figura 1c). Sin embargo, no se presentaron diferencias significativas en este rasgo, entre los clones de *L. origanoides* y *L. alba* en ambos tratamientos.

La evaluaciones de la fluorescencia de clorofila a, mostró que la relación  $F_v/F_m$ , no presentó diferencias significativas entre tratamientos ni entre especies ( $P < 0.05$ ). (Figura 2a). Sin embargo, en los clones de *L. origanoides* se evidencio una menor TTE en LB comparado con LA, presentándose en este ultimo tratamiento, un valor significativamente mayor de TTE en *L. origanoides* en comparación con *L. alba* ( $P < 0.05$ ). (Figura 2b).

## **Rasgos morfológicos**

El AFE y el PFE, presentaron diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos ( $P < 0.05$ ). El AFE es significativamente mayor en el tratamiento de LB comparado con LA, el caso contrario, se presenta con respecto al PFE, el cual es mayor en clones sometidos al tratamiento de LA. Por último, *L. origanoides* presenta un mayor PFE que *L. alba* en el tratamiento con LB, no obstante, en el tratamiento con LA, el PFE y el AFE fueron similares entre las especies.

## **Plasticidad fenotípica en rasgos fisiológicos y morfológicos**

En los diferentes tratamientos se observó una variación fenotípica en ambas especies inducida por la disponibilidad de la luz. En todos los parámetros fisiológicos y morfológicos se observó una respuesta plástica, que varió en su magnitud entre ambas especies, *L. origanoides* y *L. alba* (Figura 4 y 5) Los caracteres que presentaron mayor plasticidad tanto en *L. alba* como en *L. origanoides* fueron el AFE y el PFE. El que presentó menor plasticidad en ambas especies fue el Fv/Fm (Figura 4 y 5).

En *L. alba* los rasgos con mayor plasticidad ( $IP > 0.5$ ) fueron: PFE, AFE, A/E, Ci/Ca y  $g_s$ , y los rasgos que presentaron poca plasticidad fueron A, E, TTR. En *L. origanoides*, los rasgos más plásticos ( $IP > 0.5$ ) fueron: AFE, PFE, A y TTR y los que presentaron menos plasticidad fueron  $g_s$ , E, Ci/Ca, A/E. Según el promedio total de los índices de plasticidad (IP), la especie que evidencia mayor plasticidad es *L. alba* ( $IP = 0.40$ ) comparado con *L. origanoides* ( $IP = 0.33$ ).

## DISCUSIÓN

### Rasgos fisiológicos y morfológicos

En conjunto, los resultados obtenidos en este estudio demuestran que en ambas especies la mayor disponibilidad de luz aumentó la actividad fotosintética y, consecuentemente, incrementó la ganancia de carbono y el crecimiento. En condiciones de LA, las plantas exhiben una mayor TTE, siendo este patrón más evidente en *L. origanoides*. Igualmente, la mayor apertura estomática favoreció un mayor ingreso de CO<sub>2</sub> a las hojas, a pesar que, la relación Ci/Ca mostrara que en esas condiciones, las limitaciones estomáticas en ambas especies afectarían mucho más a *L. alba*. Además, en el presente trabajo no se evidenciaron daños en el aparato fotoquímico de ambas especies según la Fv/Fm. Resultados similares se encontraron en plantas de *Dalbergia nigra* y *Dalbergia miscolobium* (Barros *et al.*, 2010). Sin embargo, (Miyake *et al.*, 2009), reportó una disminución de este parámetro en plantas de tabaco y (Hallik *et al.*, 2011), reportó un aumento en *Inula salicina* y *Populus tremula*. La eficiencia cuántica máxima Fv/Fm es considerado un carácter que no muestra variación aparente entre las especies C<sub>3</sub> a menos que se presenten condiciones foto-inhedoras en los tratamientos (Bjork-man & Deming-Adams 1987; Barros *et al.* 2010). La disminución de este parámetro es un indicador de daño a nivel fotoquímico (Bilger *et al.* 1995; Maxwell & Jhonson 2000; Barros *et al.* 2010) pero podría estar también asociado a mecanismos de fotoprotección (Osmond *et al.* 1999).

La aclimatación fisiológica, es un tipo de plasticidad fenotípica en la cual se producen cambios fisiológicos mediados por el ambiente siendo en muchos casos reversible (Chambel *et al.* 2005). Los resultados permiten sugerir que *L. origanoides* posee mecanismos que pueden favorecer su mayor capacidad de aclimatación a ambientes con alta oferta de radiación. Sin embargo, también se puede aclimatar a ambientes con moderado sombrero. Lo anterior, puede ser

explicado, en parte, debido a que plantas que crecen en LA, generalmente presentan una mayor síntesis en componentes implicados en la TTE, mayor concentración de nitrógeno por unidad de área de hoja  $N_{\text{área}}$ , menor concentración de complejos antena, y mayor concentración en la relación clorofila a y b (Pearcy, 2007; Niinemets, 2007; Niinemets, 2010b). Estas características presentes en plantas de sol y que varían entre especies, permiten una mayor eficiencia en la fotosíntesis, disipando en mayor proporción el exceso de energía por medio de calor y fluorescencia, evitando un daño severo en los centros de reacción (Bailey, 2004; Bertamina *et al.*, 2006) y reduciendo también la susceptibilidad a otros tipos de estrés (Skillman *et al.*, 2005). Se podría inferir que probablemente *L. origanoides* presente una mayor aclimatación fisiológica que *L. alba* en condiciones de LA, resultados similares se encontraron en plantas de *Arabidopsis thaliana* (Bailey *et al.*, 2004), *Quercus alba* Wang y Bauerle, 2006) *Fagus sylvatica* (Parelle *et al.*, 2006) y *Dalbergia nigra* y *Dalbergia miscolobium* (Barros *et al.*, 2010). Dicha aclimatación se corrobora con la notable relación positiva entre A y TTE (datos no presentados).

Adicionalmente, las plantas que crecieron en LA mostraron una mayor A,  $T_f$ , VPD que sus contrapartes, las cuales evidenciaron una mayor relación  $C_i/C_a$  y  $g_s$ . Se sabe que la luz induce la apertura estomática pero también incrementa la  $T_f$ . Un aumento en  $T_f$ , incrementa a su vez la VPD en el aire de la cámara subestomática, generando posteriormente el cierre parcial de los estomas (Taiz y Zeiger, 2006). Sin embargo, esta sensibilidad del estoma al déficit de presión de vapor puede variar entre diferentes especies de plantas (Franz y Farquhar, 1999; Mielke *et al.*, 2005). En los resultados, se observa que un incremento en la radiación lumínica, aumenta el VPD, disminuyendo la  $g_s$  y la relación  $C_i/C_a$ , siendo más notable este patrón en *L. alba*. Los resultados coinciden con encontrado en *Ricinus communis* (Dai *et al.*, 1992) y en *Piper auritum* (Tinoco-Ojanguren y Pearcy, 1993). Los resultados permiten sugerir que, *L. alba*, podría poseer una mayor sensibilidad estomática y una mejor eficiencia

en el cierre de los estomas, en altas radiaciones lumínicas. Adicionalmente, a pesar que *L. origanoides* posea una mayor A en LA, también presenta una mayor  $g_s$  que reduce su eficiencia en el uso del agua.

Las variables integradoras, AFE y PFE, corroboran los resultados fisiológicos medidos, ya que se observa que el AFE aumentó en clones que crecieron en LB comparado con LA, mientras que PFE fue mayor en clones sometidos al tratamiento de LA. Plantas que crecen en condiciones de LB, incrementan su AFE, permitiendo mejorar la captura de luz (Valladares y Pearcy 2000; Wang & Bauerle 2005). Adicionalmente, en LB las especies intolerantes a la sombra, generalmente presentan una menor AFE que plantas tolerantes (Kull y Niinemets, 1993; Niinemets y Kull, 1994; Aranda *et al.*, 2004). Sin embargo, no se presentaron diferencias en este rasgo morfo-funcional entre las dos especies, por ende estas dos pueden ser similares en la aclimatación a la sombra. En condiciones de LA, el AFE disminuye y aumenta el PFE, por medio de un incremento en el grosor de la hoja y aumento del mesófilo de empalizada (Witkowski y Lamont, 1991; Wayne y Bazzaz, 1993; Smith *et al.*, 1997; Aranda *et al.*, 2004). Adicionalmente, un incremento en el mesófilo de empalizada de la hoja, está relacionado con una mayor capacidad fotosintética (Vats *et al.* 2002), lo anterior es consistente con el análisis de correlación de los resultados, en el cual se observó una relación positiva significativa entre A y PFE en ambas especies (datos no mostrados).

### **Plasticidad fenotípica**

Según varias hipótesis, una especie con amplia distribución ecológica, podría presentar mayor plasticidad fenotípica en caracteres funcionales, que una especie con una limitada distribución (Sultan, 1995; Alpert & Simms, 2002; Paschke *et al.*, 2003; Niinemets & Valladares 2004). Una alta plasticidad principalmente en rasgos fisiológicos podría estar asociado en un incremento en la capacidad de sobrevivir y crecer en áreas con una potencial radiación intensa

(Barros *et al.*, 2010; Valladares *et al.*, 2002). En el presente trabajo, los valores más altos de plasticidad en ambas especies se evidenciaron en los rasgos morfológicos en comparación con los fisiológicos, esto contrasta con los resultados obtenidos en plantas de *Dalbergia nigra* y *Dalbergia miscolobium* (Barros *et al.*, 2010). Posiblemente, las alteraciones morfológicas presentadas en este trabajo sean más importantes en el proceso de aclimatación en LA. También se observó una mayor plasticidad fenotípica en *L. alba* comparado con *L. origanoides*, en caracteres relacionados con el uso del recurso hídrico mediante una mayor regulación estomática y menor pérdida de agua vía transpiración. Especies que poseen una mayor eficiencia en el uso del agua, A/E, son características de ambientes áridos (Heschel *et al.*, 2004; Colombo, *et al.*, 2007). Sin embargo, en condiciones de LA, no se presentaron diferencias entre las dos especies. Los cambios en las radiaciones lumínicas generalmente están acompañados de aumentos en la  $T_f$  y VPD, pudiendo incrementar junto con la luz la E (Taiz y Zeiger, 2006). No obstante, *L. alba* presentó una mayor plasticidad en A/E ante un cambio en la disponibilidad de luz, este cambio en la plasticidad es similar al encontrado en *Fagus sylvatica* L. pudiendo ser un mecanismo de protección ante una alta radiación (Reynolds y Frochot, 2003). También resultados similares se encontraron en poblaciones de *Polygonum persicaria*, pues según (Heschel *et al.*, 2004) una mayor plasticidad en A/E, podría ser característico de poblaciones provenientes de ambientes con una mayor heterogeneidad en la disponibilidad hídrica. La población en la cual se obtuvieron los clones de *L. origanoides*, proviene del ambiente xerofítico del Cañón del Chicamocha en Santander. Este se caracteriza por presentar niveles altos de temperatura y radiación lumínica (Albesiano *et al.*, 2003). *L. origanoides* es una especie con menos amplitud ecológica, crece en ambientes poco favorables, pobre en nutrientes, con una escasa variabilidad lumínica y es dominante en suelos con baja disponibilidad de agua, especialmente en zonas semiáridas (Albesiano *et al.*, 2003). Por el contrario, los clones de *L. alba*, provenían de un ambiente con mayor precipitación, menor radiación lumínica, temperatura anual

(Albesiano *et al.*, 2003) y se encuentra ampliamente distribuida en lugares con alta o media disponibilidad de agua en el suelo (Woodson *et al.*, 1973). *L. organoides* al parecer presenta mayor plasticidad en caracteres relacionados con el transporte de electrones y capacidad fotosintética, rasgos que podrían permitir una mayor adaptación a ambientes con mayor radiación lumínica (Valladares *et al.*, 2002). Se podría inferir que *L. organoides* es una especie que está más especializada a condiciones áridas comparado con *L. alba*. En el presente trabajo no se observó que la plasticidad fenotípica global en respuesta a la disponibilidad de luz, pudiera estar acorde con la noción de mayor distribución ecológica de *L. alba*.

## CONCLUSIONES

Bajo las condiciones experimentales utilizadas en este trabajo, se corroboró la hipótesis que la diferenciación de algunos rasgos funcionales en respuesta a la disponibilidad de luz, confiere una mayor aclimatación a diferentes ambientes a *L. alba* que para el caso de *L. origanoides*. En ambas especies, plantas que son aclimatadas a diferentes condiciones lumínicas presentan cambios significativos a nivel fisiológico y morfológico. La plasticidad en caracteres morfológicos relacionados con el área y grosor de la hoja, podrían ser más relevantes en la aclimatación a diferentes condiciones de luz, que los relacionados con la fisiología. El aumento en la disponibilidad de luz, provocó aumentos en  $T_f$  y VPD causando una disminución en la conductancia estomática. En ambas especies los clones que crecieron en luz alta, presentaron modificaciones morfológicas y fisiológicas que le permiten una mejor aclimatación a estas condiciones. La  $F_v/F_m$  no presentó variación aparente en ambas especies, siendo un rasgo estable, en las dos condiciones lumínicas de crecimiento. *L. origanoides* en condiciones de LA presentan una mejor aclimatación a la luz, por medio de un incremento en la eficiencia del transporte de electrones y en la capacidad fotosintética. Estas características podrían ser esenciales en la adaptación hacia hábitats más áridos. *L. alba* presenta una mayor capacidad de aclimatarse a la luz, por medio de la regulación estomática, con el fin de evitar una mayor pérdida de agua, producto de un aumento en  $T_f$  y VPD de la hoja. Ambas especies son semejantes en la eficiencia del uso del agua, sin embargo *L. alba* se caracteriza por poseer una mayor plasticidad fenotípica en este rasgo. *L. alba* podría compensar su falta de plasticidad en rasgos relacionados con un aumento en la eficiencia fotoquímica, por medio de una mayor plasticidad en la conductancias estomática. A pesar de los resultados, se concluye que la plasticidad fenotípica global de ambas especies es similar, sugiriendo que la acción de otro tipo de respuestas plásticas en otros factores ambientales, es la que podría explicar la mayor distribución ecológica de *L. alba*.

## BIBLIOGRAFÍA

Albesiano, S., Rangel, J., Y Cadena, A. 2003. La vegetación del Cañón del Río Chicamocha (Santander, Colombia). *Caldasia*, 25 (1), pp. 74-75.

Alpert, P., Simms, L. 2002. The Relative Advantages of Plasticity and Fixity in Different Environments: When is it Good for a Plant to Adjust? *Evol Ecol.* 16:285-297.

Aranda, I., Pardo, F., Gil, L., Pardos, J.A. 2004. Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. *Acta Oecologica* 25 187–195.

Bailey, S., Horton, P y Walters, R.G. 2004. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the relationship between photosynthetic function and chloroplast composition. *Planta* 218: 793-802.

Bandoni, Arnaldo. 2000. Los recursos vegetales aromáticos en Latinoamérica, su aprovechamiento industrial para la producción de aromas y sabores. Argentina: Red de editoriales universitarias, p.p. 29-43, 149-171, 197-232.

Baker, N y Rosenqvist, E. 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities.

Barros, F., Goulart, F., Telles, S., Lovato, B., Valladares, F., Lemos-Filho, J. 2011. Phenotypic plasticity to light of two congeneric trees from contrasting habitats: Brazilian Atlantic Forest versus cerrado (savanna). *Plant Biology* 14 (2012) 208–215 a 2011 German Botanical Society and The Royal Botanical Society of the Netherlands.

Bertamina, M., Muthuchelianb, K., Rubinigga, M., Zorera, R., Velasco, R y Neduncheziana, N. 2006. Low-night temperature increased the photoinhibition of

photosynthesis in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) leaves. Environ. Exp. Bot. 57 (1–2), 25–31.

Bilger, W.U. y Schreiber, M. 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. Oecologia. 102: 425-432.

Chambel, M., Climent, J., Alía, R y Valladares, F. 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. Invest Agrar: Sist Recur For 14(3), 334-344.

Colom, M., Pini-Prato, E y Giannini R. 2006. Chlorophyll fluorescence and photosynthetic response to light in 1-year-old needles during spring and early summer in *Pinus leucodermis*. Trees 17:207–210 DOI 10.1007/s00468-002-0222-2.

Dai, Z., Edwards, G y Ku, M. 1992. Control of photosynthesis and stomatal conductances in *Ricinus communis* L. (Castor Bean) by leaf to air vapor pressure deficit. Plant physiology 99, 1426-1434.

Daia, Y., Shenb, Z., Liua, Y., Wanga, L., Hannawayc, H y Lua, H. 2009. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. Environmental and Experimental Botany 65, 177–182.

Fernández, M-E., y Gyenge, J. 2010. Técnicas de Medición en Ecofisiología Vegetal. Conceptos y Procedimientos. Buenos Aires: Ediciones INTA. Capítulo 7: Sistemas IRGA en la medición de intercambio gaseoso pp. 89-108. Capítulo 8: Técnicas de medición de intercambio de gases en plantas: Curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz y al CO<sub>2</sub> pp. 109-117. Capítulo 9: La fluorescencia modulada de la clorofila: método del pulso saturante pp. 119-127.

Franks, P. J. y Farquhar, G. D. 1999). A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C3 plants. *Plant, cell and environment*, 22, 1337-1349.

Gilmore A.M., Shinkarev V.P., Haylett T.L y Govindjee G. 1998. Quantitative analysis of the effects of intrathylakoid pH and xanthophyll cycle pigments on chlorophyll a fluorescence life-time distributions and intensity in thylakoids. *Biochemistry*, 37, 13582–13593.

Gonzalez, A.V y Gianoli, E. 2004. Morphological Plasticity in Response to Shading in Three *Convolvulus* Species of Different Ecological Breadth. *Acta Oecologica*. 26: 185-190.

Winnert, W., Pell, E., Mooney, H.A. 1991. The Response of Plants to Multiple Stresses. San Diego (California) p. 283-299.

Gupta, M. P., 1995. 270 Plantas medicinales iberoamericanas. Bogotá: CYTED-SECAB, 617p.

Hallik, L., Niinemets, Ü y Kull, O. 2011. Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: a comparison of leaf structure, pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics measured in the field. *Plant Biology* 14 88–99. German Botanical Society and The Royal Botanical Society of the Netherlands.

Heschel, M., Sultan, S., glover, S y sloan, D. 2004. Population differentiation and plastic responses to drought stress in the generalist annual *Polygonum persicaria*. *Int. J. Sci* 165 (5): 817-824.

Huang, D., Wu, L., Chen, J.R., y Dong, L. 2011. Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels. *Photosynthetica* 49 (4): 611-618.

Koehn, A., McDonald, G., Turner, D y Adams, D. 2010. Dynamic Phenotypic Plasticity in Photosynthesis and Biomass Patterns in Douglas-Fir Seedlings. United States Department of Agriculture / Forest Service Rocky Mountain Research Station Research Paper RMRS-RP-79.

Kull, O y Niinemets, Ü. 1993. Variation in leaf morphometry and nitrogen concentration in *Betula pendula* Roth., *Corylus avellana* L. and *Lonicera xylosteum* L. *Tree Physiol.* 12, 311–318.

Matesanz, S., Gianoli, E y Valladares, F. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1206 35–55 c\_ 2010 New York Academy of Sciences. doi: 10.1111/j.1749-6632.2010.05704.x

Maxweel, K y Johnson, N. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 51, No. 345, pp. 659-668.

Mielke, M., Furtado, A y Pinto-Gomes, F. 2005. Photosynthetic Traits of Five Neotropical Rainforest Tree Species: Interactions between Light Response Curves and Leaf-To-Air Vapour Pressure Deficit. *Brazilian archives of biology and technology*. Vol.48, n. 5: pp. 815-824.

Miyake, C., Amako, K., Shirashi, N y Sugimoto, T. 2009. Acclimation of tobacco leaves to high light drives the plastoquinone oxidation system-relationship among the fraction of open PSII centers, non-photochemical, quenching of Chl fluorescence and the maximum quantum yield of PSII in the dark. *Plant and cell physiology* 50 (4): 730-743.

Niinemets, Ü y Kull, O. 1994. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *For. Ecol. Manage.* 70, 1–10.

Niinemets, Ü y Kull, O. 1998. Stoichiometry of foliar carbon constituents varies along light gradients in temperate woody canopies: implications for foliage morphological plasticity. *Tree Physiol.* 18, 467–479.

Niinemets U" y Kull O. 2001. Sensitivity to photoinhibition of photosynthetic electron transport in a temperate deciduous forest canopy: Photosystem II centre openness, non-radiative energy dissipation and excess irradiance under field conditions. *Tree Physiology*, 21, 899–914.

Niinemets, Ü. y Valladares, F. 2004. Photosynthetic Acclimation to Simultaneous and Interacting Environmental Stresses Along Natural Light Gradients: Optimality and Constraints. *Plant Biol.* 6:254-268.

Niinemets U". 2007. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant, Cell and Environment*, 30, 1052–1071.

Oliveira D.N., Leitao, G., Bizzo, R., Lopes, D., Alviano, S., y Leitao S. 2007. Chemical and antimicrobial analyses of essential oil of *Lippia origanoides* H.B.K. *Food Chem*, 101, (1), p.p. 236-240.

Osmond, C B., Anderson, J., Ball, M. y Egerton, J. 1999. *Compromising efficiency: the molecular ecology of light-resource utilization in plants.* Blackwell Science. pp 1-24.

Parelle, J., Roudaut, J-P y Ducrey, M. 2006. Light acclimation and photosynthetic response of beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings under artificial shading or natural Mediterranean conditions.

Ann. For. Sci. 63 (2006) 257– 266 257 © INRA, EDP Sciences, 2006 DOI: 10.1051/forest:2006004.

Parra, E y Rodriguez-Lopez, N. 2007. Tesis de grado. Plasticidad fenotípica de *L. alba* y *L. organoides* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad de luz.

Paschke, M., Bernasconi, G., Schmid, B. 2003. Population Size and Identity Influence the Reaction Norm of the Rare, Endemic Plant *Cochlearia bavarica* Across A Gradient of Environmental Stress. *Evolution*. 3;57:496-508.

Pearcy R.W. 2007. Responses of plants to heterogeneous light environments. In: Pugnaire F.I., Valladares F. (Eds), Handbook of functional plant ecology. CRC Press, Boca Raton, USA, pp. 213– 257.

Pigliucci, M. 2005. Evolution of Phenotypic Plasticity: Where Are We Going Now? *Trends Ecol Evol*. 20:481-486.

Rijkers, T., Pons, T.L y Bongers, F. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Funct. Ecol*. 14, 77–86.

Rosema, A en Vries, G. 2011. Measuring fluorescence and photosynthesis. EARS Plant Photosynthesis Monitoring Ltd, Kanaalweg 1, Delft, Netherlands ([www.ears.nl](http://www.ears.nl)).

Ruiz, C. 2008. Tesis de grado. Estudio de los metabolitos secundarios volátiles de *Lippia organoides* H.B.K. en tres estados fenológicos.

Skillman, J.B., Garcia, M., Virgo, A y Winter, K. 2005. Growth irradiance effects on photosynthesis and growth in two cooccurring shade-tolerant neotropical perennials of contrasting photosynthetic pathways. – *Amer. J. Bot.* 92: 1811-1819.

Smith, W.K., Vogelmann, T.C., DeLucia, E.H., Bell, D.L., Shepherd, K.A., 1997. Leaf form and photosynthesis. Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? *BioScience* 47, 785–792.

Sultan, S.E. 1995. Phenotypic Plasticity and Plant Adaptation. *Act Bot Neerl.* 44:363-383.

Sultan, S.E. 2001. Phenotypic Plasticity for Fitness Components in *Polygonum* Species of Contrasting Ecological Breadth. *Ecology*. 82:328-343.

Stashenko, E., Jaramillo, B., y Martínez, J. 2004. Comparison of different extraction methods for the analysis of volatile secondary metabolites of *Lippia alba* (Mill). N. E. Brown, grown in Colombia, and evaluation of its in vitro antioxidant activity. *J. Chromatogr. A*. 1025: 93-103.

Stefanov D y Terashima I. 2008. Non-photochemical loss in PSII in high- and low-light-grown leaves of *Vicia faba* quantified by several fluorescence parameters including LNP,  $F_o/F'_m$ , a novel parameter. *Physiologia Plantarum*, 133, 327–338.

Taiz, L y Zeiger, E. 2006. *Fisiología vegetal*. Publicaciones de la Universitat Jaume.

Tezara, W., Coronel, I., Urich, R., Marín, O., Jaimez, R y Chacón, I. 2009. Plasticidad Ecofisiológica de árboles de cacao (*Theobroma cacao* L) en diferentes ambientes de Venezuela. *Memorias III CLAE e IXCEB, 10 a 17 de Setembro de 2009, São Lourenço – M.*

Terashima, I., Miyazawa, S.-I., Hanba, Y.T., 2001. Why are sun leaves thicker than shade leaves?—consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf. *J. Plant Res.* 114, 93–105.

Tinoco-Ojanguren, C y Pearcy, W. 1993. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest *Piper* species. *Oecologia* volume 94(3) 388-394.

Wang, G y Bauerle, W. 2006. Effects of light intensity on the growth and energy balance of photosystem II electron transport in *Quercus alba* seedlings. *Ann. For. Sci.* 63 111–118

Wayne, P. y Bazzaz, F.A. 1993. Birch seedling response to daily time courses of light in experimental forest gaps and shadehouses. *Ecology* 74, 1500– 1515.

Witkowski, E.T., Lamont, B.B., 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88, 486–493.

Woodson, R., Schery W y Moldenke, H. 1973. Flora of Panama. Part. IX. Family 168. Verbenaceae. *Annals of Missouri Botanical Garden.* 60(1): 41-148.

Valladares, F., Wright, J., Lasso, E., Kitajima, K., y Pearcy, R. 2000. Plastic Phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 81(7) pp. 1925–1936.

Valladares, F y Pearcy, R. 2000. The role of crown architecture for light harvesting and carbon gain in extreme light environments assessed with a realistic 3-D model. *Anales Jardín Botánico de Madrid* 58(1).

Valladares F., Chico J.M., Aranda I., Balaguer L., Dizengremel P., Manrique E. y Dreyer E. 2002a. Greater high light seedling tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees*, 16, 395–403.

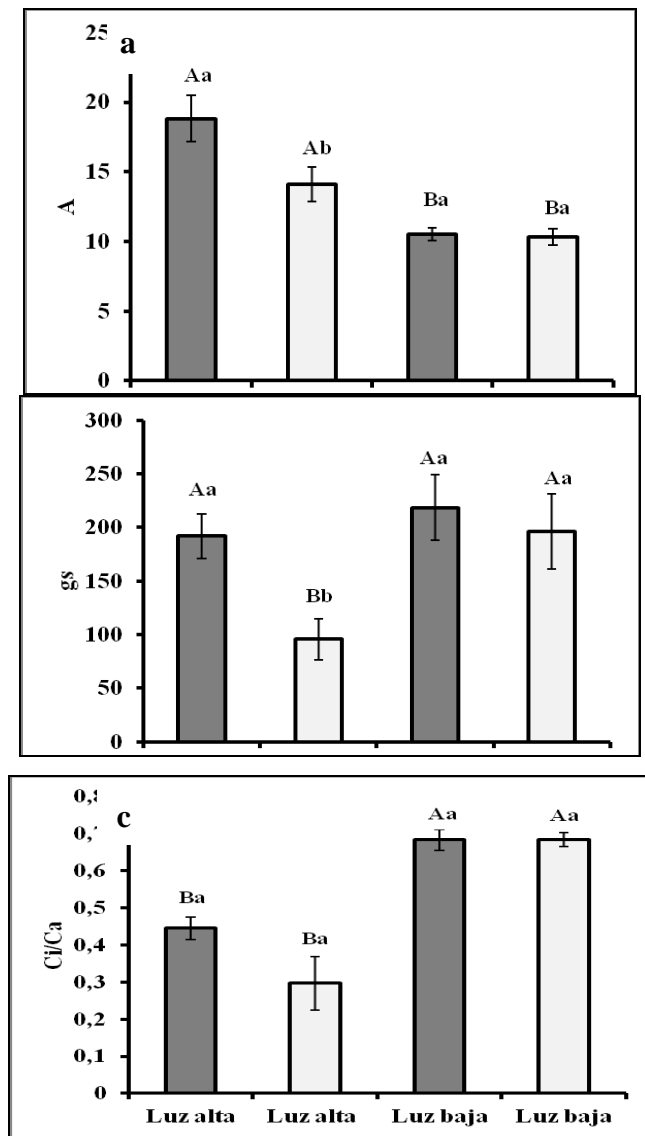
Valladares, F., Sanchez-Gomez, D y Zavala, M. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94, 1103–1116.

Vats, K., Pandey, S y Nagar, P. 2002. Photosynthetic response to irradiance in *Valeriana jatamansi* Jones, a threatened understory medicinal herb of Western Himalaya. *Photosynthetica* 40 (4): 625-628.

Xu, F., Guo, W., Wang, E., Xu, W., Du, N y Wang, Y. 2009. Leaf movement and photosynthetic plasticity of black locust (*Robinia pseudoacacia*) alleviate stress under different light and water conditions. *Acta Physiol Plant* 31:553–563.

Yamashita N., Koike N y Ishida A. (2002. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant, Cell and Environment*, 25, 1341–1356.

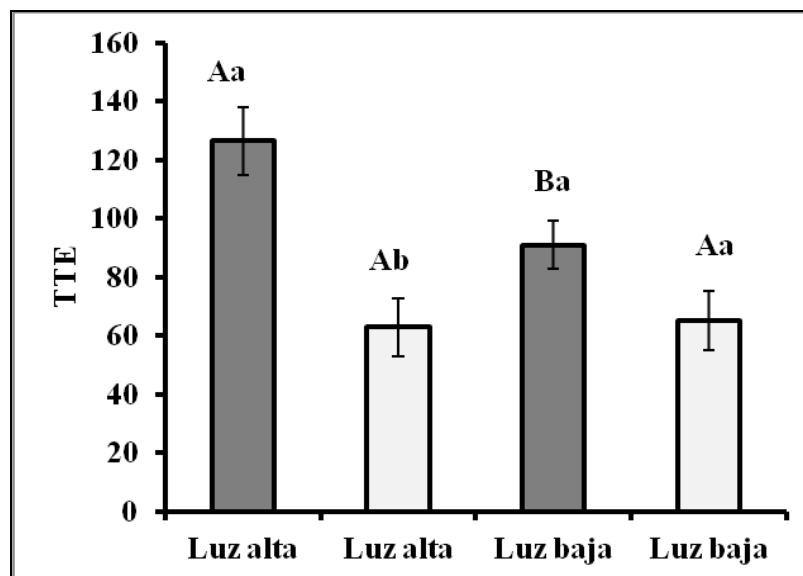
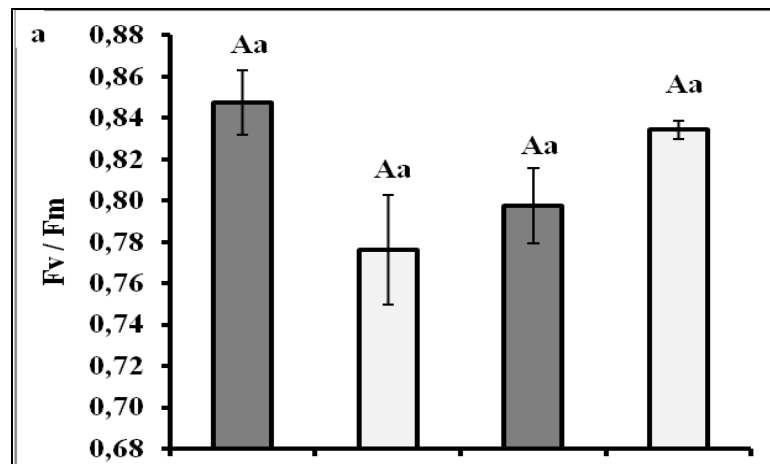
Zheng, S y Shangguan, Z. 2007. Photosynthetic physiological adaptabilities of *Pinus tabulaeformis* and *Robinia pseudoacacia* in the loess plateau.



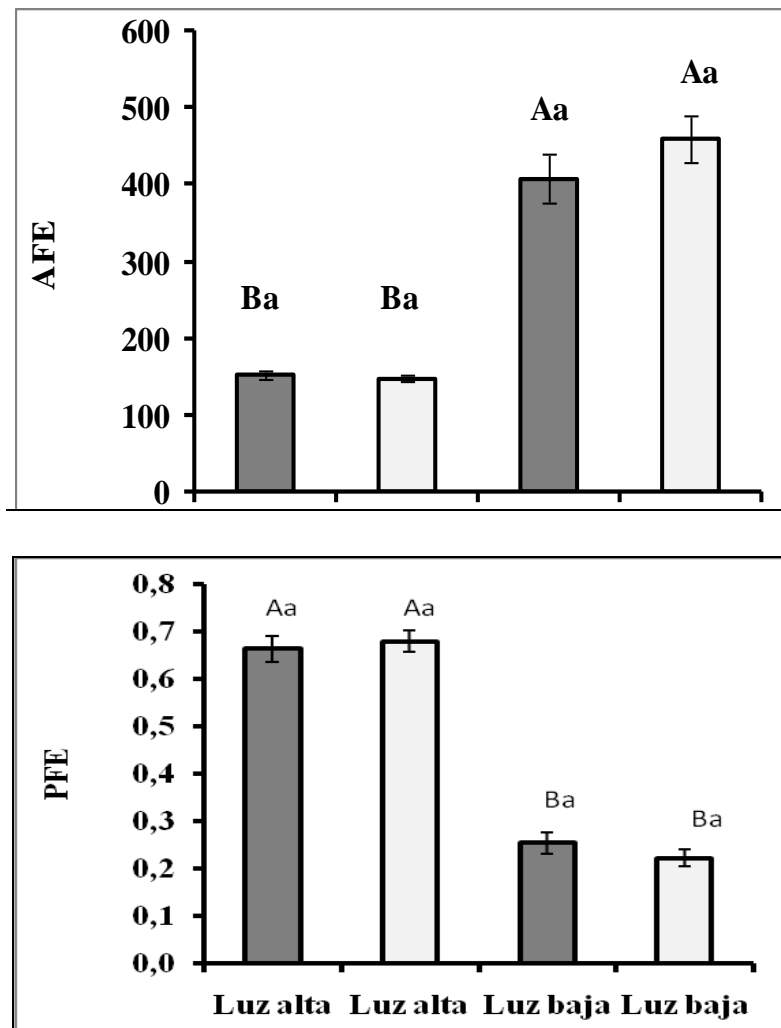
**Figura 1.** A (Tasa fotosintética neta  $\text{mmolCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ),  $g_s$  (conductancia estomática  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ),  $C_i/C_a$  (relación concentración interna de  $\text{CO}_2$ / concentración de  $\text{CO}_2$  del ambiente,  $\text{CO}_2\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) en clones de *L. origanoides* (Barras grises) y *L. alba* (barras blancas). Letras mayúsculas iguales indican que no hay diferencias significativas entre tratamientos de la misma especie. Letras minúsculas iguales indican que no hay diferencias significativas entre especies por cada tratamiento.

|                      | <i>L. origanoides</i>     |                           | <i>L. alba</i>            |                           |
|----------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
|                      | Luz alta                  | Luz baja                  | Luz alta                  | Luz baja                  |
| <b>Parámetros</b>    |                           |                           |                           |                           |
| <b>E</b>             | 4,57 ±0,38 <sup>Aa</sup>  | 3,84 ±0,28 <sup>Aa</sup>  | 2,66 ±0,43 <sup>Ab</sup>  | 3,78 ±0,39 <sup>Aa</sup>  |
| <b>A/E</b>           | 4,11 ±0,04 <sup>Aa</sup>  | 2,76 ±0,11 <sup>Aa</sup>  | 5,80 ±0,90 <sup>Aa</sup>  | 2,81 ±0,16 <sup>Ba</sup>  |
| <b>T<sub>f</sub></b> | 29,73 ±1,09 <sup>Aa</sup> | 26,3 ±0,63 <sup>Ba</sup>  | 30,18 ±0,93 <sup>Aa</sup> | 26,25 ±0,25 <sup>Ba</sup> |
| <b>DPV</b>           | 25,75 ±1,83 <sup>Aa</sup> | 17,05 ±3,05 <sup>Ba</sup> | 30,08 ±2,13 <sup>Aa</sup> | 19,71 ±0,57 <sup>Ba</sup> |

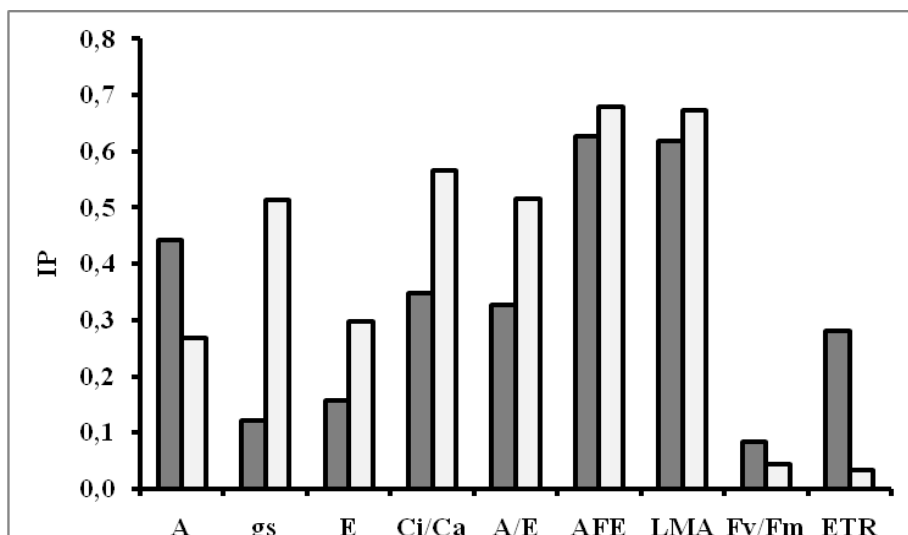
**Tabla 1.** Tasa transpiratoria (E), eficiencia en el uso del agua instantanea (A/E), temperatura foliar (T<sub>f</sub>- °C), déficit de presión de vapor entre la hoja y la atmósfera (DPV, mPA) en clones de *L. origanoides* y *L. alba* en respuesta a la disponibilidad de luz. Para todos los parametros, diferencias significativas (p<0.05). Letras mayúsculas iguales indican que no hay diferencias significativas entre tratamientos de la misma especie. Letras minúsculas iguales indican que no hay diferencias significativas entre especies por cada tratamiento.



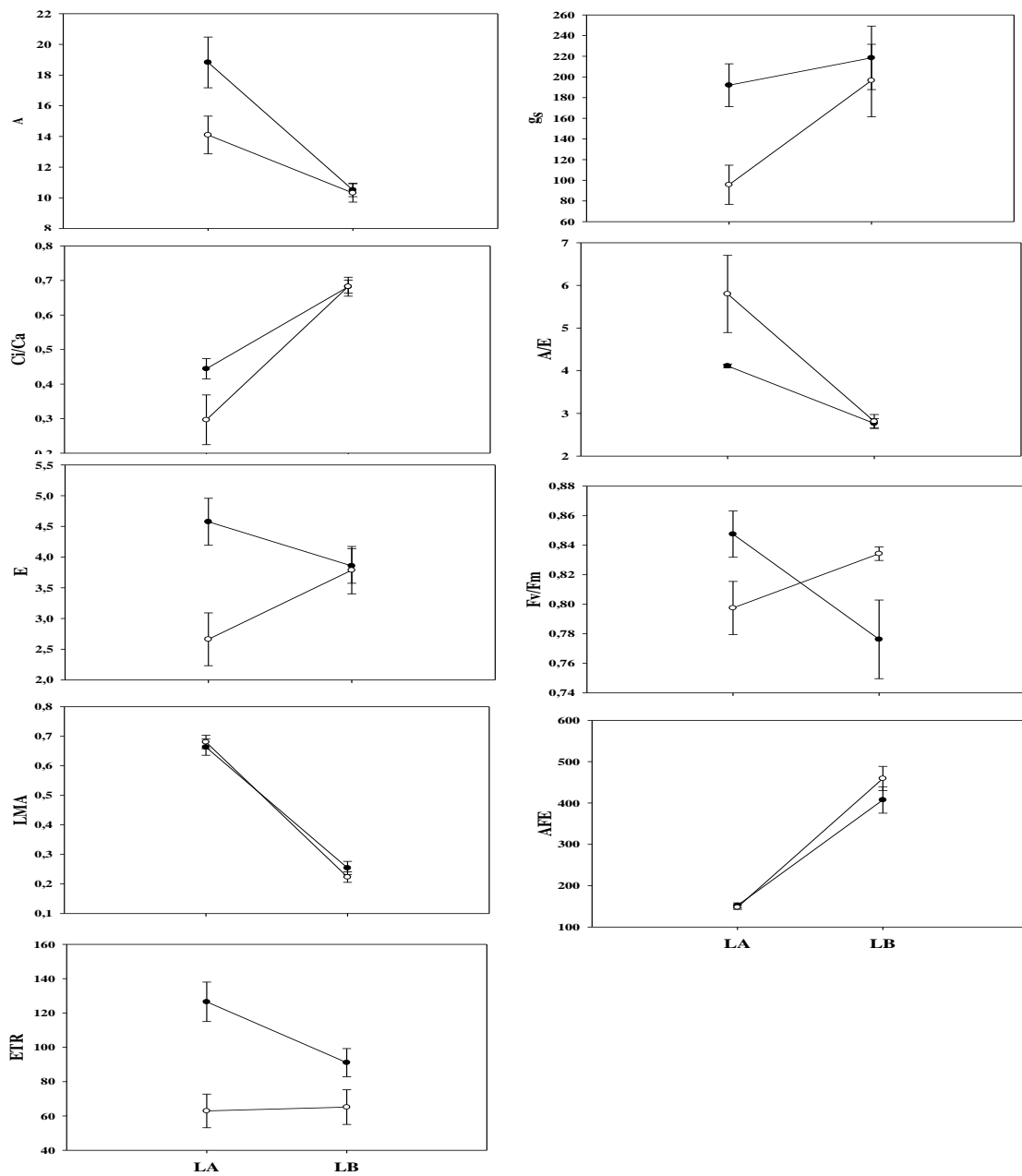
**Figura 2.** Rasgos fisiológicos de *L. origanoides* (barras grises) y *L. alba* (barras blancas) sometidas a dos condiciones lumínicas de crecimiento. Fv/Fm (eficiencia cuántica máxima del fotosistema II), TTE (tasa de transporte de electrones,  $\mu\text{mol e}^- \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Análisis realizados con T-Student  $P < 0.05$ . Letras mayúsculas iguales indican que no hay diferencias entre tratamientos de la misma especie. Letras minúsculas iguales indican que no hay diferencias entre especies por cada tratamiento.



**Figura 3.** Caracteres morfológicos de plantas de *L. origanoides* (barras grises) y *L. alba* (barras blancas) sometidas a dos condiciones lumínicas de crecimiento. AFE (área foliar / masa seca foliar, m<sup>2</sup>.kg<sup>-1</sup>) y PFE (Peso foliar específico, Kg.m<sup>-2</sup>). Análisis realizados con T-Student P<0.05. Letras mayúsculas iguales indican que no hay diferencias entre tratamientos de la misma especie. Letras minúsculas iguales indican que no hay diferencias entre especies por cada tratamiento.



**Figura 4.** Índice de plasticidad (IP) de los principales parámetros fisiológicos y morfológicos de *L. origanoides* (barras grises) y *L. alba* (barras blancas) sometidas a dos condiciones lumínicas de crecimiento. A (Tasa fotosintética neta),  $g_s$  (conductancia estomática), Ci/Ca (relación concentración interna de CO<sub>2</sub> respecto a la concentración de CO<sub>2</sub> ambiental), A/E (eficiencia instantánea del uso del agua), E (tasa de transpiración), AFE (área foliar específica), PFE (Peso foliar específico), Fv/Fm (Eficiencia cuántica máxima del fotosistema II).



**Figura 5.** Normas de reacción de caracteres fisiológicos y morfológicos en *L. organoides* (●) y *L. alba* (○), en diferentes condiciones lumínicas de crecimiento, 65% (LB) y 100% (LA). A (Tasa fotosintética neta),  $g_s$  (conductancia estomática),  $C_i/C_a$  (relación concentración interna de  $CO_2$  respecto a la concentración de  $CO_2$  ambiental), A/E (eficiencia instantánea del uso del agua), E (tasa de transpiración), AFE (área foliar específica), PFE (Peso foliar específico),

Fv/Fm (Eficiencia cuántica máxima del fotosistema II), TTR (tasa de transporte de electrones).