

**RESPUESTAS FENOTÍPICAS DE *Lippia alba* y *Lippia origanoides*
(Verbenaceae) A LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL SUELO.**

**RESPONSES PLASTICITYS OF *Lippia alba* y *Lippia origanoides*
(VERBENACEAE) IN TO AVAILABILITY OF WATER IN THE SOIL.**

ANDRÉS ALEJANDRO CAMARGO PARRA

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

2009

**RESPUESTAS FENOTÍPICAS DE *Lippia alba* y *Lippia origanoides*
(Verbenaceae) A LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL SUELO.**

**RESPONSES PLASTICITYS OF *Lippia alba* y *Lippia origanoides*
(VERBENACEAE) IN TO AVAILABILITY OF WATER IN THE SOIL.**

ANDRÉS ALEJANDRO CAMARGO PARRA

Trabajo de grado para optar al título de Biólogo

Director

NELSON RODRÍGUEZ LÓPEZ

MSc. Fisiología Vegetal

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

2009

Agradecimientos

Al CENIVAM y su directora a cargo Doctora Elena E. Stashenko, a COLCIENCIAS CO-432 CENIVAM, por su apoyo económico, a mi familia por su apoyo, a los Biólogos Iván Darío Camargo, John Jairo Díaz Olarte por su colaboración en los análisis estadísticos, a los integrantes del GIEFIVET.

CONTENIDO

	Página
INTRODUCCIÓN	1
MATERIALES Y MÉTODOS	3
Área y especies experimentales.	3
Diseño experimental.	3
Caracteres morfológicos y de asignación de biomasa evaluados.	4
Análisis estadístico.	5
Magnitud de la plasticidad fenotípica.	5
RESULTADOS	6
Caracteres morfológicos y de asignación de biomasa.	6
Tasa de crecimiento relativa.	7
Magnitud de la plasticidad.	7
DISCUSIÓN	7
Respuestas plásticas.	7
Tasas de crecimiento relativo e implicaciones ecológicas (RGR).	9
Magnitud de la plasticidad fenotípica y distribución ambiental	11
CONCLUSIÓN	12
BIBLIOGRAFÍA CITADA	13

LISTA DE FIGURAS

Pagina

- FIGURA 1:** Norma de reacción de caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en *Lippia alba* y *Lippia origanoides* en tres diferentes RWC. 30% (Bajo RWC), 70% (Medio RWC), 90% (Alto RWC). Las graficas demuestran la respuesta a cada uno de los tratamientos durante la ontogenia vegetativa. **18**
- FIGURA 2:** Tasa de crecimiento relativo (RGR), para *Lippia alba* (circulo negro) y *Lippia origanoides* (circulo blanco), en respuesta a la disponibilidad de agua en el suelo. Bajo: 30% RWC, Medio: 70%, Alto: 90% RWC. **19**
- FIGURA 3:** Índice de relativa distancia fenotípica (RPDI), para *Lippia alba* y *Lippia origanoides*, en respuesta a los diferentes tratamientos del contenido relativo de agua en suelo (RWC) durante la ontogenia vegetativa. * $P < 0.05$; ** $P < 0.001$. **20**
- FIGURA 4:** Ante la baja disponibilidad de humedad en suelo se presentan dos posible respuesta: evitarlo o tolerarlo. La estrategia de tolerancia conlleva a una limitación en el RGR e involucran diferentes mecanismos fisiológicos, comparado con la estrategia evitación que conlleva un crecimiento limitado e involucra caracteres morfológicos (Tomado y modificado de Valladares, 2004; Larcher, 1995). Estas respuestas son observó en *L. alba* en respuesta a la baja disponibilidad de agua en el suelo. **21**
- FIGURA 5:** Repuesta general del crecimiento de la raíz y el vástago a medida que disminuye el contenido relativo de agua en el suelo (Tomado y modificado de Kroon y Visser, 2004). **22**

FIGURA 6: Mecanismo de fisiológicos frente a la baja disponibilidad de agua en el suelo y las principales consecuencias de la disminución del RGR (Tomado y modificado de Chapin *et al.*, 1993).

23

FIGURA 7: Repuesta del crecimiento en respuesta a la disponibilidad de un factor ambiental particular y el crecimiento de especies que se encuentran de alta y baja disponibilidad de recurso ambiental (Tomado y modificado de Chapin *et al.*, 1993).

24

LISTA DE TABLAS

Página

TABLA 1: Características de la disponibilidad de humedad en suelo, temperatura y precipitación media anual en sitios de colecta para <i>Lippia alba</i> y <i>Lippia origanoides</i> .	25
TABLA 2: Mediciones realizadas a cada uno de los tres tratamientos del contenido relativo de agua en el suelo. RWC: Contenido relativo de agua (Porcentaje de retención de humedad en el suelo). AWC: Contenido actual de agua en el suelo (En términos de masa seca del suelo).	25
TABLA 3: ANOVA para caracteres morfológicos y de asignación de biomasa (A) <i>Lippia alba</i> y (B) <i>Lippia origanoides</i> , en respuesta a la disponibilidad de agua en el suelo (RWC). * $P < 0.05$; ** $P < 0.001$.	26
TABLA 4: Mediana de índice de plasticidad fenotípica a través de la ontogenia vegetativa en variables morfológicas de asignación de biomasa en <i>Lippia alba</i> y <i>Lippia origanoides</i> , en respuesta a la disponibilidad de agua en el suelo. * $P < 0.05$; ** $P < 0.001$.	27

RESUMEN

TITULO: RESPUESTAS FENOTIPICAS DE *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (Verbenaceae) A LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL SUELO.*

AUTORES: ANDRÉS ALEJANDRO CAMARGO PARRA Y NELSON RODRÍGUEZ LÓPEZ.**

PALABRAS CLAVES: fenotípica, distribución ecológica, ontogenia, agua, *Lippia* sp.

DESCRIPCION.

La capacidad de un genotipo particular de producir diferentes fenotipos es conocido como plasticidad fenotípica. Este trabajo evaluó la PF a través de la ontogenia vegetativa en dos especies de la familia Verbenaceae, *L. alba* ampliamente distribuida en hábitats favorables y *L. origanoides* ampliamente distribuida en hábitats con bajo disponibilidad de recursos. Se evaluó si la PF esta correlacionada con distribución ecológica, en respuesta al contenido relativo de agua en el suelo. Se distribuyeron aleatoriamente cuarenta plantas por tratamiento en tres tratamientos que variaron en la disponibilidad de agua en el suelo, evaluando distintos caracteres morfológicos y de asignación de biomasa, los resultados demuestran una falta de asociación entre PF y la distribución ecológica. Se observó una mayor PF en *L. alba* en la etapa temprana de la ontogenia vegetativa, demostrando que la PF a través de la ontogenia vegetativa no se presenta de forma uniformidad, la amplia distribución ecológica de esta especie se explica por una mayor PF y asignación de biomasa en los diferentes componentes de la tasa de crecimiento relativa (RGR), ya que estos pueden ser ventajosos para alcanzar una rápida madurez sexual y colonizar nuevos hábitats con condiciones favorables. Contrario a nuestra hipótesis de trabajo *L. origanoides* presentó una mayor PF durante la ontogenia vegetativa, los resultados demuestran una posible estrategia de tolerancia al estrés que le permite un bajo desempeño en el RGR en hábitats con baja disponibilidad de recursos.

* Trabajo de grado

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Director, Víctor Hugo Serrano Cardoso

ABSTRACT

TITTLE: RESPONSES PLASTICITYS OF *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (VERBENACEAE) IN TO AVAILABILITY OF WATER IN THE SOIL. *

AUTHORS: ANDRÉS ALEJANDRO CAMARGO PARRA Y NELSON RODRÍGUEZ LÓPEZ.**

KEY WORDS: Phenotypic Plasticity, distribute ecology, ontogeny, water, *Lippia* sp.

DESCRIPTION

The capacity of genotype to produced different phenotypes is denominated Phenotypic Plasticity (PP). The present study evaluates the PP during the vegetative ontogeny in two species of the family Verbenaceae, *L. alba* which occurs in favorable habitats and *L. origanoides* which occurs in unfavorable habitats. We compare the PF and its ecological distribution, in responses to availability of water in the soil. The forty plants were distributed randomly into three different treatments which had different availabilities of water in the soil. The results indicate a lack of association between the PF and the ecological breadth. *L. alba* presents a big PF in the early stage of the ontogeny demonstrating that it doesn't exist uniformity in the PF through the vegetative ontogeny, the wide ecological distribution in this specie is explained for a bigger allocation of mass in the component the relative growth rate RGR, because this might be an advantage for reaching sexual maturity faster and colonized new favorable habitats. Contrary to our hypothesis of work *L. origanoides* presents a bigger PF, during the vegetative ontogeny and mechanisms of tolerance to stress that allow a lower rate in the RGR in unfavorable habitats.

* Work of Degree

** Faculty of Science, Biology School, Director, Victor Hugo Serrano Cardoso

INTROUCCION

La plasticidad fenotípica (PF) es la capacidad de un genotipo particular de producir diferentes fenotipos en respuesta a la variación ambiental (Pigliucci, 2001; Diggle, 2002; Fuller, 2003; DeWitt y Scheiner, 2004). En plantas la variación ambiental sobre un genotipo determinado involucra cambios en su morfología, fisiología y patrones de asignación de biomasa (Gianoli, 2004; Pigliucci, 2001; 2005; Sultán, 2000). La PF en plantas puede determinarse a través de la ontogenia, transición de fase vegetativa a fase reproductiva, o en el estado adulto de su desarrollo, donde se observa una mayor expresión de los caracteres asociados con la variación del fenotipo, en respuesta a la heterogeneidad ambiental (Grime y Mackey, 2002; Sultan 2000, McConnaughay y Coleman, 1999), algunos autores han sugerido que la PF aumenta a través de la ontogenia (Pigliucci, *et al.*, 2006), y principalmente en la etapa adulta donde existen diversos caracteres morfológicos, de asignación de biomasa o fisiológicos que aportan al *fitness* (Sultán, 2000).

Las diferencias en la distribución ecológica de las especies vegetales se presenta como consecuencia de la divergencias en los patrones de PF (Alpert y Simms, 2002). Por lo tanto, especies con una amplia distribución ecológica presentarían una mayor PF, que las especies de limitada distribución (Futuyma y Moreno, 1988; Gianoli, 2004; Niinemets y Valladares, 2004). Sin embargo, algunas especies de restringida distribución presentan una amplia respuesta en su expresión fenotípica con respecto a la variación ambiental (González y Gianoli, 2004). La hipótesis de distribución ecológica se ha evaluado, en estado adulto, de especies congénicas de las familia Polygonaceae en respuesta a la disponibilidad de humedad en el suelo (Sultan *et al.*, 1998a; Sultan *et al.*, 1998b; Sultan y Bazzaz, 1993). En esos trabajos ha sido reportado, que las diferencias inter específicas e intra poblacionales en los patrones de PF, están asociados a una mayor distribución ecológica. No obstante, otros autores sugieren que la hipótesis de PF asociada con la distribución ecológica debe ser evaluada a través de la ontogenia, ya que la PF puede manifestarse de forma uniforme ó no, durante la misma (Wright y McConnaughay, 2002).

La disponibilidad de agua en el suelo es uno de los factores ambientales de mayor importancia para las plantas, ya que determina la abundancia y distribución de las especies vegetales en los diferentes hábitats (Larcher, 1995).

Además, la disponibilidad hídrica varía espacial y temporalmente proporcionando diferentes patrones de PF en plantas, que contribuyen a las diferencias en la distribución ecológica entre especies (Cook *et al.*, 1980; Sultan y Bazzaz, 1993). Varios autores han reportado que la disponibilidad de agua en el suelo, establece el grado de respuesta fenotípica en plantas, principalmente en los caracteres asociadas a la raíz, que determinan el establecimiento y distribución geográfica de las especies vegetales (Guan, *et al.*, 2004; Sultan y Bazzaz, 1993; Gianoli, 2004; Fuller, 2003; Pigliucci, 2001). *L. alba* y *L. origanoides*, son especies promisorias en la producción de metabolitos secundarios aromáticos de interés para la industria farmacéutica y cosmética (Stashenko *et al.*, 2003). Sin embargo, son pocos los estudios ecofisiológicos realizados hasta el momento con estas especies congénéricas. *L. alba*, se encuentra ampliamente distribuida, presentándose en lugares con alta a media disponibilidad de agua en el suelo (Kintzios, 2002, Woodson *et al.*, 1973).

En tanto que, *L. origanoides*, se encuentra como una especie dominante en suelos con baja disponibilidad de agua en el suelo, especialmente, en zonas semiáridas (Albesiano *et al.*, 2003). En el presente trabajo consideramos que la amplia distribución ecológica, en *L. alba* estaría asociada con una mayor expresión fenotípica durante su ontogenia vegetativa, comparada con *L. origanoides*, especie de limitada distribución, en respuesta a la de disponibilidad de agua en el suelo. Para probar esa hipótesis nosotros respondimos dos interrogantes: *i* ¿La expresión de la PF es uniforme a través de la ontogenia entre dos especies congénéricas de la familia Verbenaceae? y *ii*. ¿La magnitud de la PF asociada a la distribución ecológica es mayor en *L. alba* que en *L. origanoides*?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área y especies experimentales.

La investigación se realizó bajo condiciones de invernadero en el área experimental del Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, de la Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia. Se propagaron por medio de estacas, 120 clones de *L. alba* y 120 clones de *L. origanoides*. La longitud de los clones fue de 20 cm y el peso de 5 ± 0.5 g. (Albuquerque *et al.*, 2001). Los clones de *L. alba* se obtuvieron a partir de una población ubicada en la Granja Experimental Guatiguará de la Universidad Industrial de Santander, municipio de Piedecuesta (Santander) ($6^{\circ} 59' 16.20''$ norte y $73^{\circ} 2' 51.66''$ oeste). Los clones de *L. origanoides* se obtuvieron a partir de una población ubicada en la zona del Cañón del río Chicamocha, corregimiento de Pescadero ($6^{\circ} 48' 42.6''$ norte y $73^{\circ} 00' 29.6''$ oeste), municipio de Piedecuesta, Santander.

Las características climáticas de estas dos localidades se reportan en la Tabla 1. Los clones se plantaron en recipientes plásticos con un diámetro de 40.5 cm. y 17 cm. de profundidad. El sustrato utilizado contenía una mezcla de tierra, arena y materia orgánica, en proporción (1:3:1) para todos los tratamientos. Las condiciones ambientales de luz, temperatura y humedad relativa en suelo, fueron las mismas para el crecimiento de los clones durante un periodo 15 días y posteriormente se distribuyeron de forma aleatoria en cada uno de los tratamientos.

Diseño experimental.

Se estableció un diseño experimental de bloques al azar, unifactorial con tres niveles que variaron en la disponibilidad de agua en el suelo. Para establecer los diferentes tratamientos, se determinó la capacidad de retención de humedad del sustrato (CRH) (Guan *et al.*, 2004).

En cada tratamiento, las plantas se irrigaron hasta saturación (100% CRH) y posteriormente, por evaporación del agua, se alcanzaron los valores de contenido relativo de agua en el suelo (RWC: Soil water content) requeridos

para cada tratamiento (Guan *et al.*, 2004). El primer tratamiento se mantuvo a una saturación constante del 90% CRH, el segundo a una saturación constante del 70% CRH y el tercer a una saturación constante del 30% CRH. Para el primer tratamiento se irriego con 500ml de agua por planta, transcurrido 24 horas. Para el segundo tratamiento, se irriego con 500ml de agua transcurrido 48 horas y para el tercer tratamiento, se procedió de igual forma irriegando con 500ml agua transcurrido 72 horas. Para evitar la excesiva evaporación del suelo, las irriegaciones de cada uno de los tratamientos se realizaron a las 6:00 p.m. (Guan *et al.*, 2004). Cada tratamiento se conformo con un total de 40 clones de ambas especies. La cantidad de agua disponible en suelo en cada uno de los tratamientos se interpretó en términos RWC.

Los valores en cada uno de los tratamientos de CRH se corroboraron con mediciones sucesivas realizadas con un sensor de humedad del suelo Water Marker (Irrometer, USA). Los rangos de RWC utilizados en los tres tratamientos se presentan en la Tabla 2.

Caracteres morfológicos y de asignación de biomasa evaluados.

Los clones crecieron durante un periodo total 75 días posteriores a la fecha de siembra, bajo los diferentes tratamientos de RWC. El primer muestreo destructivo se realizo el día 30 bajo los diferentes tratamientos de RWC, el segundo y último muestreo se realizó el día 45. En cada uno de los muestreos, se colectaron un total de 15 plantas por tratamiento para un total de 45 replicas por especie, posteriormente se separaron en cada una de las diferentes estructuras de la planta (raíz, vástago y hojas) y a continuación se secaron a una temperatura de 80°C durante 72 horas, hasta peso constante, para determinar la biomasa en cada una de las estructuras de la planta (Guan *et al.*, 2004). Los caracteres morfológicos medidos fueron: Altura apical (AP), número hojas (NH), longitud promedio de ramas (LPR), área foliar (AF), área foliar específica (SLA).

El AF se estimó a través del programa Eye, Leaf & Symptom Area Software (Bakr, 2005). El SLA fue el resultado de la estimación del AF dividido en la biomasa seca de hojas.

Con el registro de la de la biomasa seca en cada una de las estructura de la planta se estimaron los siguientes caracteres de asignación de biomasa: Fracción biomasa hojas (FMH: biomasa hojas/biomasa total), fracción biomasa vástago (FMV: biomasa vástago/biomasa total), fracción biomasa raíz (FMR: biomasa raíz/biomasa total) y biomasa raíz/ biomasa vástago (R/S: biomasa raíz/biomasa vástago) (Camargo y Rodríguez, 2006; Poorter y Nagel, 2000). La tasa de crecimiento relativo (RGR) se estimó a través de la aproximación funcional (Hunt y Parsons, 1974).

Análisis estadístico.

Los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa se sometieron a una prueba de normalidad. Para los caracteres AP, NH y LPR fue necesaria una transformación a logaritmo natural (Ln) para cumplir con las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianzas. Posteriormente, se llevó a cabo un análisis de varianza (ANDEVA), para los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa que determinaría si existen diferencias significativas en cada una de las especies, en cada uno de los tratamientos durante la ontogenia vegetativa y la interacción tratamiento por muestreo.

Un efecto significativo del tratamiento sobre un carácter es indicativo de plasticidad fenotípica, mientras que, un efecto significativo en la interacción tratamiento por muestreo, indica variación fenotípica durante la ontogenia vegetativa. Como algunas variables de asignación de biomasa varían con el tamaño de la planta, se utiliza la biomasa total como una covariante (Coleman *et al.*, 1994).

Magnitud de la plasticidad fenotípica

La cuantificación de la magnitud de la plasticidad fenotípica inter específica se realizó, mediante el índice de distancias fenotípicas relativa (RDPI: Relative distance plasticity index) (Valladares *et al.*, 2006). El RDPI se calculó a partir de la menor y mayor respuesta fenotípica en cada uno de los tratamientos de RWC, para los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa durante la ontogenia vegetativa (Valladares *et al.*, 2006). Para las comparaciones de los

RDPI en cada una de las especies, se utilizaron los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa de ambas especies, realizando una comparación no paramétrica para en cada uno de los muestreos realizados durante la etapa vegetativa. (i.e., *U* Mann-Whitney; Camargo y Rodríguez, 2006).

RESULTADOS

Caracteres morfológicos y de asignación de biomasa

Los diferentes caracteres evaluados en *L. alba* y *L. origanoides* presentaron variación fenotípicas en respuesta a los diferentes tratamientos de RWC (Figura 1). El ANDEVA demuestra un efecto significativo en la disponibilidad de agua en suelo, sobre los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en ambas especies, excepto en FMV, para *L. origanoides* (Tabla 3b). La ontogenia vegetativa de ambas especies, demuestran diferencias significativas sobre los diferentes caracteres evaluados, indicador plasticidad a través de la ontogenia, excepto en el AF para *L. origanoides* (Tabla 3b). Las normas de reacción para ambas especies presentan variación y diferencias significativas en el fenotipo promedio (Figura 1, Tabla 3). Sin embargo, *L. alba* presentó, una mayor expresión fenotipo en caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en los diferentes tratamientos de RWC (Figura 1). Los caracteres asociados con la captación de luz, NH, AF, LPR y SLA, presentaron una mayor respuesta en los tratamiento de alto y medio RWC, contrarios los resultados observados en el tratamiento de bajo RWC en *L. alba* durante su fase vegetativa (Figura 1b, c, d, g, Tabla 3a), los resultados observados en *L. origanoides* para estos caracteres demuestran poca variación y expresión fenotípica durante la fase vegetativa (Figura Figura 1b, c, d, g, Tabla 3b).

Los caracteres asociados con la captura del recurso hídrico, FMR y R/S demuestra una mayor asignación de biomasa en respuesta a la disminución del RWC, en *L. alba* (Figura 1j), al inicio de la ontogenia vegetativa contrario a lo observado en los clones de *L. origanoides* que no presentaron variación alguna (Figura 1e, día 30). Posterior al día 30, la relación R/S aumenta los tratamientos de medio y alta RWC, para ambas especies (Figura 1e día 45).

Tasa de crecimiento relativa

Presentó un mayor desempeño para los clones de *L. alba* en el tratamiento de alto RWC, comparado con *L. origanoides* que demuestra un mayor desempeño en los tratamientos de bajo y medio RWC (Figura 2).

Magnitud de la plasticidad

El análisis de la magnitud de la PF en términos del RDPI durante la ontogenia vegetativa demuestra diferencias significativas en ambas especies, y una mayor plasticidad en *L. origanoides* (Tabla 4). La variación ínter específica de los índices de plasticidad, presentó diferencias significativas en varios caracteres morfológicos y de asignación de biomasa durante la ontogenia vegetativa. Para *L. alba* en los caracteres BT, FMH, FMR y R/S, en el día 30 (Figura 3a). En tanto que, *L. origanoides* presentó una mayor PF en los caracteres LPR, NH, AF, BT, SLA y R/S, en el día 45 (Figura 3b).

DISCUSIÓN

Respuestas plásticas

El rango de respuesta fenotípica observado en *L. alba* y *L. origanoides*, en las normas de reacción durante la ontogenia vegetativa, en los diferentes tratamientos de RWC demuestran, variación en caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en ambas especies, influenciados drásticamente por la disponibilidad de agua en el suelo, estos resultados apoyan el postulado de McConnaughay y Coleman (1999) y Wright y McConnaughay (2002), quienes reportan que las repuestas fenotípicas no se comporta de forma uniforme a través de la ontogenia y varían en función del crecimiento, influenciado drásticamente por la variación ambiental, que ajusta el crecimiento y trayectoria de la ontogenia en plantas.

La norma de reacción para los caracteres asociados con la captación de luz, como el NH, LPR, AF y SLA, demuestran un aumento a través de la ontogenia vegetativa en los tratamientos de alto y medio RWC para ambas especies, según Valladares (2004) estos caracteres, los cuales denomina arquitecturales, permiten una mejor captación de luz en respuesta a una buena disponibilidad

hídrica en el suelo, una disminución en dichos caracteres en función de la disminución del RWC, evidencian mecanismos de evasión al estrés hídrico, estrategia que permite disminuir, la pérdida excesiva de agua por evaporación del agua en las hojas, esta reducción en estos caracteres tendrían ventajas en habitats con escasez de nutrientes o agua y sugiere una mayor capacidad de supervivencia en habitats con baja disponibilidad de recursos (Figura 4) (Larcher, 1995; Chapin, 1991; Chapin *et al.*, 1993; Valladares, 2004).

Los resultados obtenidos a partir de la asignación de biomasa, son concordantes con la predicción de la teoría de partición óptima, la cual ha sugerido un balance funcional en la asignación de biomasa, los cuales podrían ser considerados adaptativos, ya que permite la captura de un recurso limitante durante el crecimiento de la planta (Poorter y Nagel, 2000; Reich, 2002), esta teoría establece, un cambio en la dirección de asignación de biomasa de órgano particular, en respuesta a la disminución o limitación de un recurso ambiental importante (i. e., la planta cambiara la asignación de biomasa hacia la raíz si el recurso ambiental limitante es el agua o nutrientes), (Camargo y Rodríguez, 2006; Poorter y Nagel, 2000; Reich, 2002). Resultados reportados por McConnaghay y Coleman (1999), quienes evaluaron la asignación de biomasa en tres especies anuales (*Abutilon theophrastis*, *Chenopodium album* y *Polygonum pensylvanicum*), en respuesta a la disponibilidad de agua, luz y nutrientes, demostraron que la asignación de biomasa era concordante con la teoría de partición óptima, indicando que la asignación de biomasa hacia las hojas principalmente, SLA no fue significativo entre los diferentes tratamientos de disponibilidad de agua en el suelo durante la trayectoria ontogenia de dichas especies contrarios a los resultados reportados en este trabajo, para el área foliara específica en las hojas (SLA), también determinaron diferencias significativas y un aumento en la asignación de biomasa a la raíz (FMR) en función de la disminución del RWC, resultados similares a los reportados en este trabajo, de igual forma que los resultados reportados por González y Gianoli (2004), Bell y Sultán (1999), en especies congénicas de la familia Convolvulaceae y Polygonaceae respectivamente, estos resultados demuestran que la relación R/S aumenta a medida que disminuye el RWC, debido a una asignación de biomasa constante hacia la raíz, que le permite una

mayor exploración del recurso hídrico (Figura 5), estos resultados son similares a los observados en *L. alba* durante la etapa temprana de la ontogenia vegetativa (30 días), demostrando un balance funcional, en la asignación de biomasa en la raíz y la disminución de un recurso particular en etapas tempranas de la ontogenia vegetativa (Gedroc, *et al.*, 1996).

Resultados reportados por Guan *et al.*, (2004), para *Mosla chinensis*, especie aromática de amplia distribución en zonas semiáridas en el sudeste de China, demuestran que la relación R/S, no era significativa en cada uno de los tratamientos de RWC, e invariante en la asignación de biomasa a la raíz, frente a la disminución o aumento del RWC, resultados similares a los reportados en este trabajo durante la ontogenia vegetativa de *L. origanoides* (figura 1e), estas respuestas sugieren desde el punto de vista funcional, que especies de hábitats semiáridas, demuestran poca variación fenotípica frente a condiciones ambientales limitantes, y que algunos caracteres como en este caso la raíz, demuestran procesos de asignación de biomasa lentos y “aparentemente” invariantes que determinan su distribución y adquisición de recursos bajo condiciones ambientales limitantes, y sugieren la presencia de mecanismos de tolerancia que permiten su prevalencia en condiciones ambientales estresantes. Desde el punto de vista adaptativo estas respuestas son comunes en especies de hábitats estresantes (i. e., ambientes mediterráneos) y determinan la permanencia de poblaciones vegetales, que compiten por diversos recursos ambientales en ecosistemas áridos (Cook *et al.*, 1980; Larcher, 1995; Bell y Sultán 1999; Kroon y Visser, 2003).

Tasas de crecimiento relativo e implicaciones ecológicas (RGR)

Los resultados obtenidos para los caracteres de asignación de biomasa en *L. alba* sugieren, que su amplia distribución ecológica en hábitats favorables se debe a una mayor PF en estos caracteres; los cuales son de gran importancia ecológica, principalmente los asociados al RGR que le permiten amoldarse rápidamente a condiciones medioambientales óptimas para su crecimiento (Pigliucci, 2001; Sultán, 2004), permitiéndole un mayor aporte sobre los

componentes asociados al *fitness* en la etapa adulta de la planta (Poorter y Nagel, 2000).

En este contexto *L. alba*, presento un mayor desempeño del RGR en el tratamiento de alto RWC, al igual que sus diferentes componentes (BT, AF y FMH), que a su vez determina el tiempo fenológico de madures sexual, y permiten en condiciones ambientales favorables una rápida y mayor asignación de biomasa a dichos componentes, que favorecería la dispersión a nuevos hábitats que no presentan deficiencias hídricas o deficiencias en varios factores que favorezcan su crecimiento (Poorter y Nagel, 2000; Poorter, 2002).

Los resultados obtenidos en *L. origanoides* para los tratamiento de bajo RWC sugieren mecanismo de tolerancia en condiciones ambientes limitantes, que permiten su supervivencia en condiciones ambiental limitantes, debido una menor asignación de biomasa a los diferentes componentes asociados al RGR (BT, AF y FMH). Una menor asignación de biomasa a los componentes del RGR, sugieren ajustes fisiológicos como en la conductancia estomatica, tasa fotosintética, asignación de biomasa foliar (Chapín *et al.*, 1993), acumulación de metabolitos secundarios (Kintzios, 2002), una mayor cutícula foliar que evita la perdida excesiva de agua por evaporación bajo condiciones de estrés luminoso y hídrico (Peñuelas y Lluisa, 1999a, 1999b), este tipo de ajuste es conocido como síndrome de tolerancia al estrés, característica que permiten la tolerancia a hábitats áridos y semiáridos (Chapin, 1991; Chapin *et al.*, 1993), como el caso de *L. origanoides*, es de aclarar que este trabajo no se cuantifico mediciones del tipo fisiológico. Aunque esta planta presenta varias características de una planta adaptada a condiciones ambientales limitantes, la información ecofisiológica disponible es limitada para establecer una sólida hipótesis de que está especie tolera condiciones ambientales estresantes.

En consideración con el bajo desempeño observado en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo, en *L. alba*, sugieren la ausencia de mecanismos fisiológicos que permitirían tolerar habitats con baja disponibilidad de agua en el suelo (Figura 6) (Kroon y Visser, 2003; Valladares, 2004). Estos resultados en términos de RGR, en ambas especie son concordantes con los

postulados por Chapín *et al.*, (1993), quien establece que las plantas distribuidas en condiciones ambientales favorables presentaran un mayor RGR, debido a la ausencia de competencia por recursos, contrario a especies que se encuentren en condiciones ambientales desfavorables, sujetas a la competencia por recurso ambiental, mecanismos de tolerancia y costos de cada uno de los mecanismos que permiten su prevalencia bajo estas condiciones (Figura 7).

Magnitud de la plasticidad fenotípica y distribución ambiental

Los resultados observados durante la fase vegetativa de *L. alba* y *L. origanoides* en términos de RDPI no demuestran una clara asociación de PF y distribución ecológica en las especies evaluadas, siendo concordante con otro estudio realizado en especies congénéricas con diferencias en su distribución ecológica, donde se analizaron la expresión de caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en plantas de la familia Convolvulaceae (Gonzales y Gianoli, 2004). Las diferencias inter específicas en la PF total del RDPI, es una clara idea de la falta de asociación entre PF, amplitud ecológica y uniformidad a través ontogenia vegetativa, nuestros resultados demuestran una mayor PF en *L. alba* en el día 30 y posteriormente en *L. origanoides* en el día 45. Se encontró que algunos caracteres como el SLA, FMH y R/S permiten en términos de RDPI diferenciar las especies en términos de PF (Figura 3); estos resultados demuestran que la variación en el RWC, ajustan en gran medida el crecimiento y trayectoria de la ontogenia en ambas especies (Wright y McConnaughay, 2002).

En consideración con la hipótesis de nuestro trabajo los resultados demostraron que *L. origanoides* presentó una mayor PF; esta especie presenta una limitada distribución ambiental, en habitats de baja disponibilidad de agua en el suelo (Albesiano *et al.*, 2003), resultado contradictorio a los reportados por (Guan *et al.*, 2004; Sultan, 1998a; Sultan 1998b; Sultan y Bazzaz, 1993; Sultan, 2001; Bell y Sultan, 1999), quienes reportan que la PF está correlacionada con una mayor distribución ecológica. Estos resultados son una clara idea de la presencia de mecanismos de tolerancia y especialización en

especies de habitats con baja disponibilidad de recursos, pero la ausencia de datos ecofisiológicos limitan la predicción de especies de habitats semiáridos como *L. origanoides*.

CONCLUSIÓN

Este trabajo no apoya la hipótesis PF y su asociación con la distribución ecológica en *L. alba* y *L. origanoides*, de igual forma que su no existe uniformidad a través de la ontogenia vegetativa, ya que este último componente está determinado por la variación del RWC sobre el crecimiento y trayectoria de la ontogenia de ambas especies, esto es corroborado por las diferencias interespecíficas interpretados en términos de PF durante los dos puntos de la ontogénica vegetativa. El RGR para *L. alba* explica la amplia destrucción en hábitats de alta disponibilidad de agua en el suelo, debido a una mayor asignación de biomasa en cada uno de sus componentes, que permiten una rápida transcendencia en la colonización de habitats con condiciones favorables. Un mayor índice de plasticidad en *L. origanoides* debe estar asociados a mecanismo de tolerancia al estrés que le permiten adaptarse a condiciones ambiental adversas. Estas respuestas fenotípicas deben interpretar e inferirse escala a ecológica ya que presentan un impacto directo sobre las poblaciones vegetales, que permiten aumentar la tolerancia a hábitats extremos, contribuyendo al *fitness* de los genotipos dados en una población. Es claro que variaciones ambientales como la disponibilidad de agua en el suelo, nutrientes, luz y temperatura o la interacción entre ellos, podrían influenciar drásticamente la respuesta en la PF de estas especies y determinar diferencias relacionadas con su distribución ecológica.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

ALPERT P, SIMMS E. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evol. Ecol.* 2002; 16: 285-297.

ALBESIANO S, RANGEL C, CADENA A. La vegetación del cañón del río Chicamocha (Santander, Colombia). *Caldasia.* 2003; 25: 73-99.

ALBUQUERQUE H. Enraizamento de estacas de erva-cidreira quimiotipo III(citral-limoneno). *Hort. Brasileira.* 2001; 19 (2): 245.

BAKREM A. New software for measuring leaf area, and area damaged by *Tetranychus urticae* Koch, *J. Appl. Entomol.* 2005; 129: 173-175.

BELL D, SULTAN S. Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum*: A comparative study. *Amer. J. Bot.* 1999; 86: 807-819.

CAMARGO I, RODRÍGUEZ N. Nuevas perspectivas para el estudio de la asignación de biomasa y su relación con el funcionamiento de plantas en ecosistemas neotropicales. *Acta. biol. Colom.* 2006; 11: 75-87.

CHAPIN S. Integrated responses of plants to stress. *Bioscience.* 1991; 41: 29-36.

CHAPIN S, AUTUMN K, PUGNAIRE F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *Am Nat.* 1993; 42: 78-92.

COOK J, MARK A, SHORE B. Responses of *Leptospermum scoparium* and *L. ericoides* (Myrtaceae) to waterlogging. *New Zealand J. Bot.* 1980; 18: 233-246.

COLEMAN J McCONNAUGHAY K, ACKERLEY D. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends Ecol Evol.* 1994; 9: 187-191.

DEWITT T, SCHEINER S. Plasticity. Functional and Conceptual Approaches. Oxford University Press; 2004.

DIGGLE P. Developmental morphologists perspective on plasticity. *Evol. Ecol.* 2002; 16: 267–283.

FUTUYMA D, MORENO G. The Evolution of Ecological Specialization. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1988; 19: 207-233.

FULLER T. The Integrative Biology of Phenotypic Plasticity. *Biol Philos.* 2003; 18: 381–389.

GIANOLI E. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En: Cabrera, H. M. editor. *Fisiología ecológica en plantas: mecanismos y respuestas a estrés en ecosistemas*. Valparaíso, Chile. 2004; 13-25.

GONZÁLEZ A, GIANOLI E. Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta Oecologica.* 2004; 26:185-190.

GUAN B, GE Y, CHANG J. Phenotypic plasticity of *Mosla chinensis* and *M. scabra* (Labiatae) response to soil water status. *Bot Bull Acad Sinica.* 2004; 45: 229-236.

GRIME J, MACKEY J. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evol. Ecol.* 2002; 16: 299–307.

HUNT R, PARSONS I. Computer program for deriving growth functions in plant growth analysis. *J Appl Ecol.* 1974; 11: 297-304.

KINTZIOS S. *Oregano: The Genera Origanum and Lippia*. Medicinal and Aromatic Plants Industrial profiles; 2002.

KROON H, VISSER E. W. *Root Ecology* (Eds.). Springer Verlag Berlin Heidelberg; 2003.

LARCHER W. Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of function groups (3rd edition). Springer Verlag. Berlin Heidelberg; 1995.

McCONNAUGHAY K, COLEMAN J. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resources gradients. *Ecology*. 1999; 80: 2581-2593.

NIINEMETS U, VALLADARES F. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. *Plant Biol*. 2004; 6: 254-268.

PEÑUELAS J, LLUSIÀ J. Seasonal emission of monoterpenes by the Mediterranean tree *Quercus ilex* in field conditions. Relations with photosynthetic rates, temperature and volatility. *Physiol. Plantarum*. 1999a; 105: 641-647.

PEÑUELAS J, LLUSIÀ J. Short-term responses of terpene emission rates to experimental changes in *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* in summer field conditions. *Environ. Exp. Bot*. 1999b; 42: 61-68.

PIGLIUCCI M. Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. John Hopkins University Press, Baltimore; 2001.

PIGLIUCCI M. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. *Trends Ecol Evol*. 2005; 20: 481-486.

PIGLUCCI M, SCHLICHTING C. Ontogenetic reaction norm in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae): response to shading. *Ecology*. 1995; 76: 2134-2141.

POORTER H. Plant Growth and Carbon Economy. En: John Wiley & Sons, Ltd; 2002.

Encyclopedia of Life Sciences. Chichester.

[http://www.els.net/\(doi:10.1038/npg.els.0003200\)](http://www.els.net/(doi:10.1038/npg.els.0003200)).

POORTER H, NAGEL O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Aust J Plant Physiol.* 2002; 27: 595–607.

REICH P. Root Shoot Relations: Optimality in Acclimation and Adaptation or the “Emperor’s New Clothes”? En: Weisel Y, Eshel A, Kafkafi U, editors. *Plant Roots, The Hidden Half.* New York: Marcel Dekker, Inc; 2002.

SULTAN S. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant. Ecology, Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2004; 6: 227-23.

SULTAN S. Phenotypic plasticity for plant development, function, and life-history. *Trends Plant Sci.* 2000; 5(12): 537-542.

SULTAN S, WILCZEK A, BELL D, HAND G. Physiological response to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Oecologia.* 1998a; 115: 564-578.

SULTAN S, WILCZEK M, HAHN D, BROSI B. Contrasting ecological breadth of co-occurring annual *Polygonum* species. *J Ecol.* 1998b; 86: 363-373.

SULTAN S, BAZZAZ F. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution.* 1993; 47: 1009-1031.

STASHENKO E, JARAMILLO B, MARTÍNEZ J. Comparación de la composición química y de la actividad antioxidante in vitro de los metabolitos secundarios de plantas de la familia Verbenaceae. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 2003; 27: 579-597.

VALLADARES F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante.* Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A, Madrid; 2004.

VALLADARES F, SÁNCHEZ D, ZAVALA M. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J Ecol.* 2006; 94 (6): 1103–1116.

WATER MARKER (IRROMETER, Moisture incator). IRROMETER COMPANY, INC. www.irrometer.com.

WRIGHT S, McCONNAUGHAY. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biol.* 2002; 17: 119-131.

WOODSON R, SCHERY, MOLDENKE H. Flora of Panama. Part IX. Family 168. Verbenaceae. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1973; 60 (1): 41- 148.

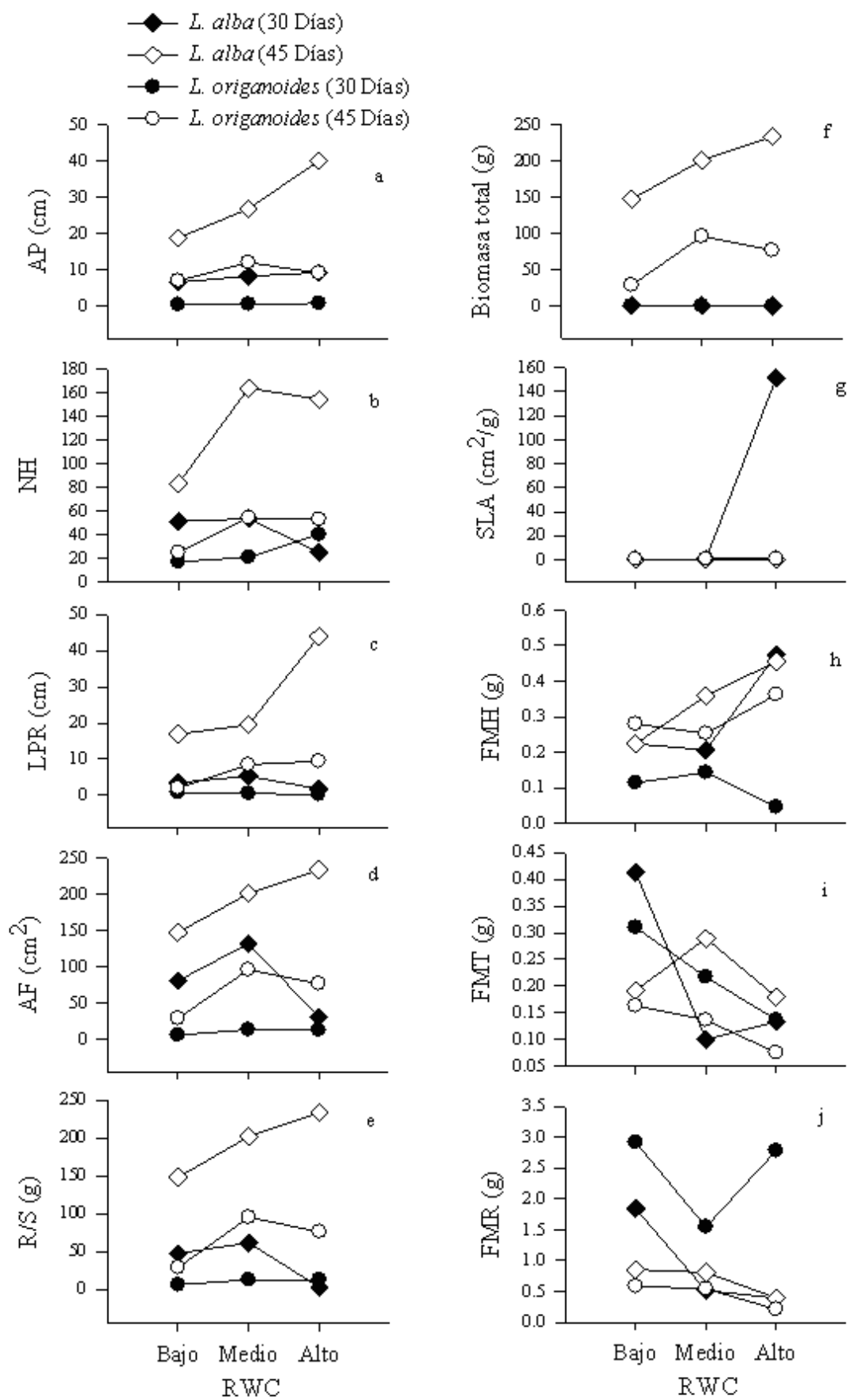


Figura 1.

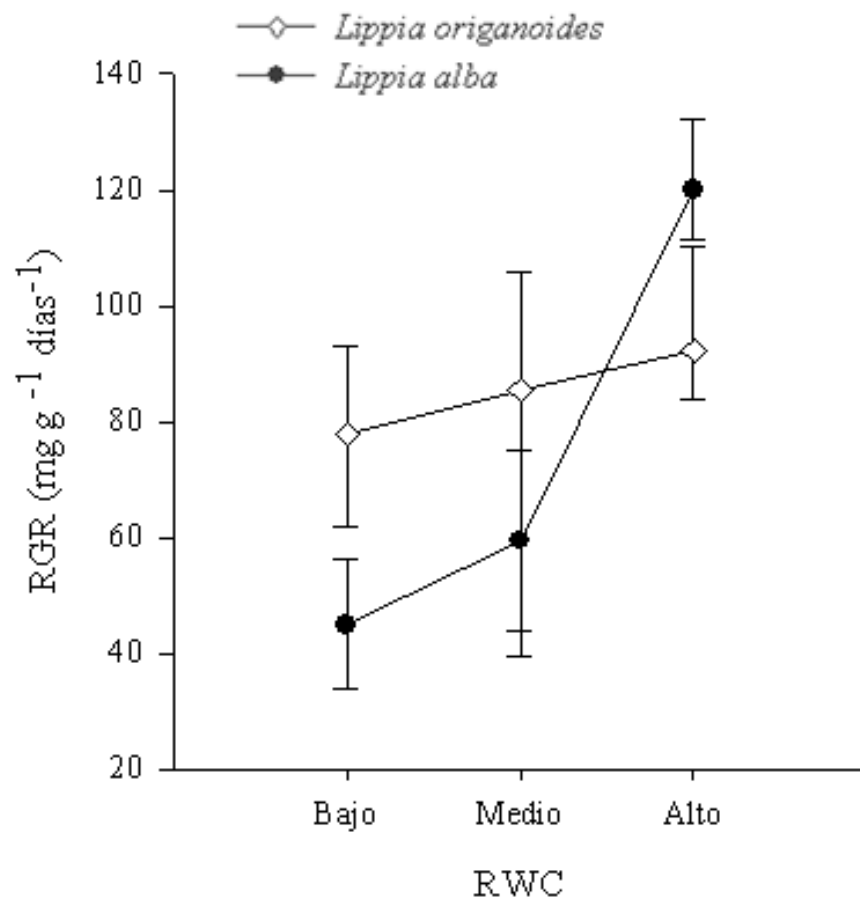


Figura 2.

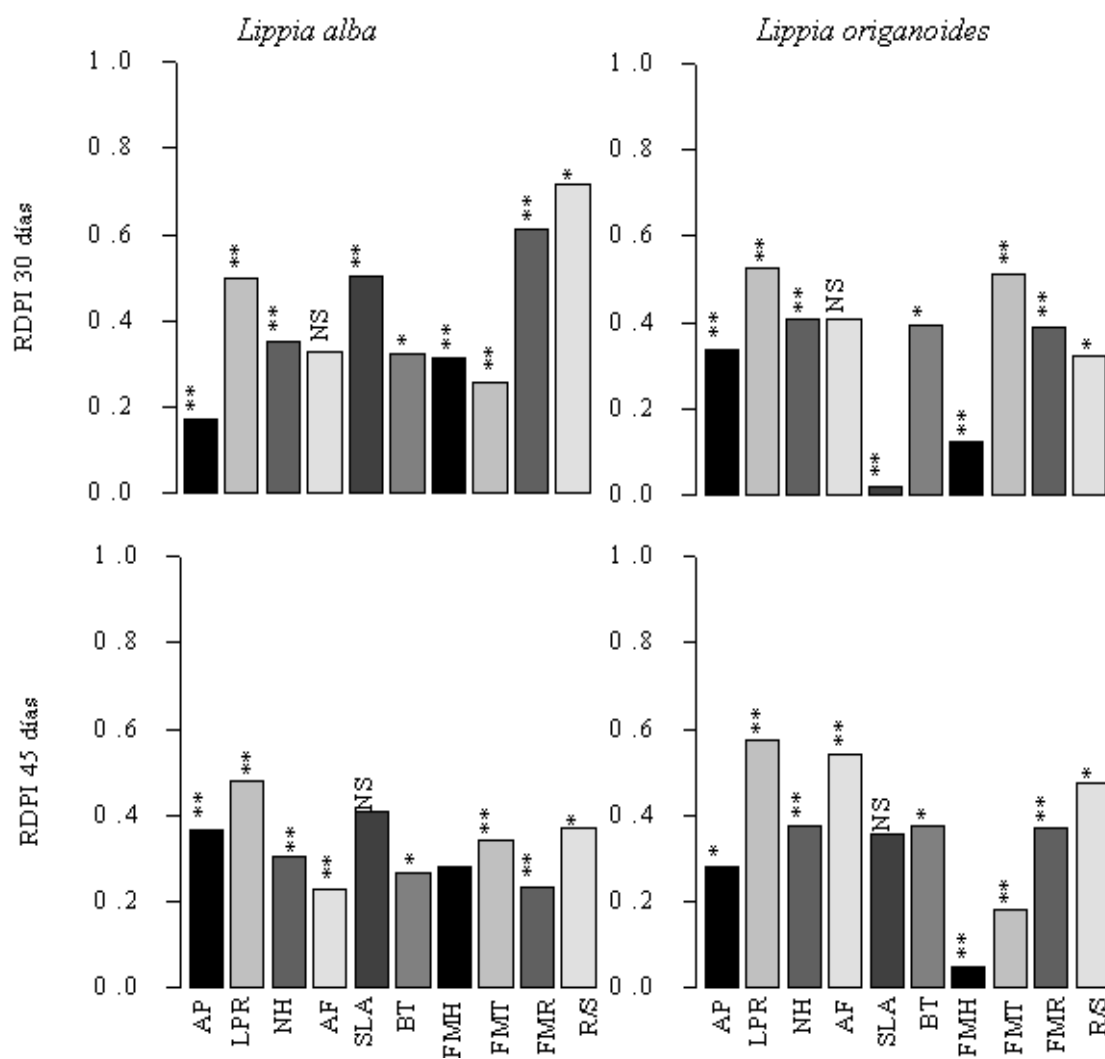


Figura 3.

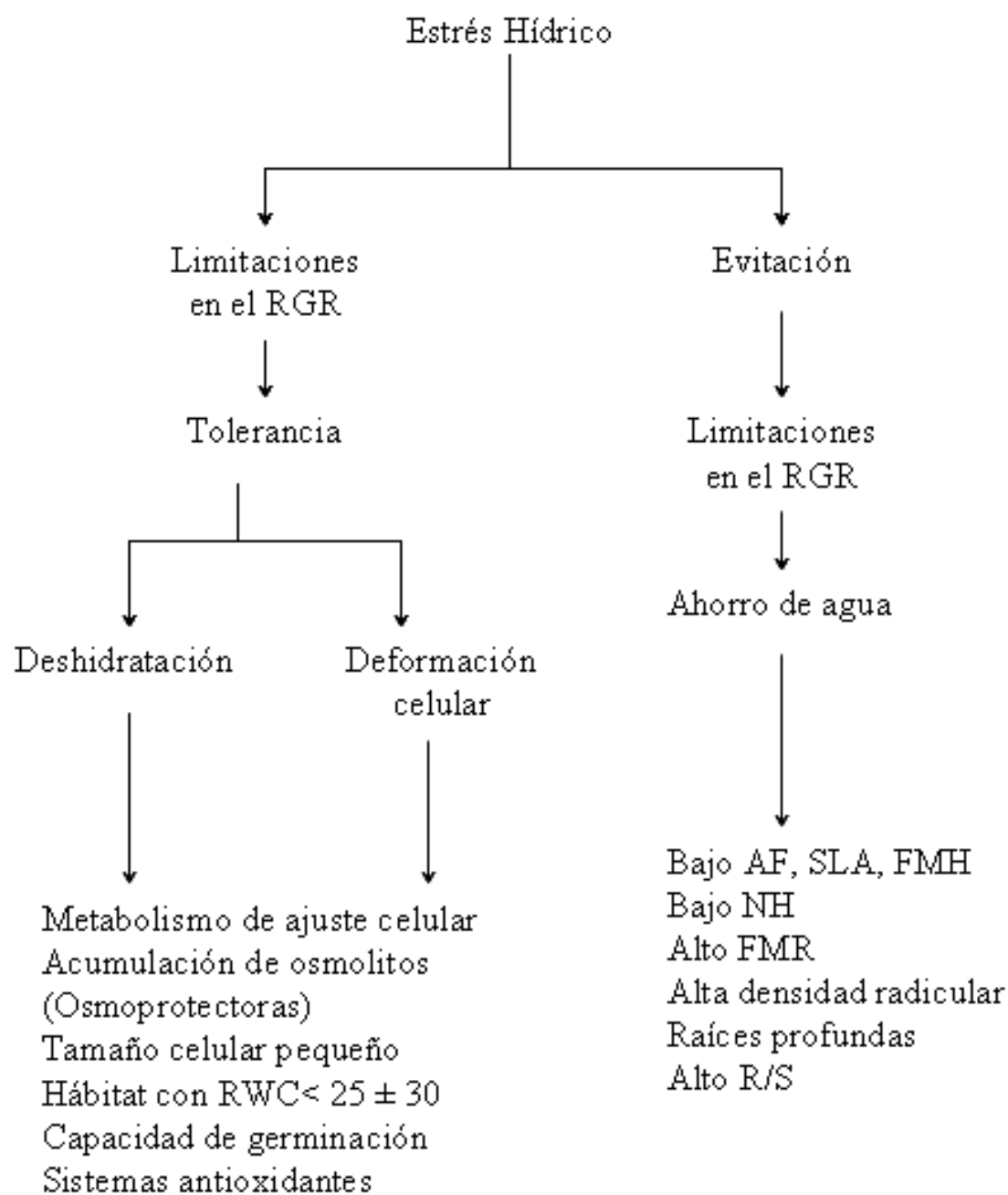


Figura 4.

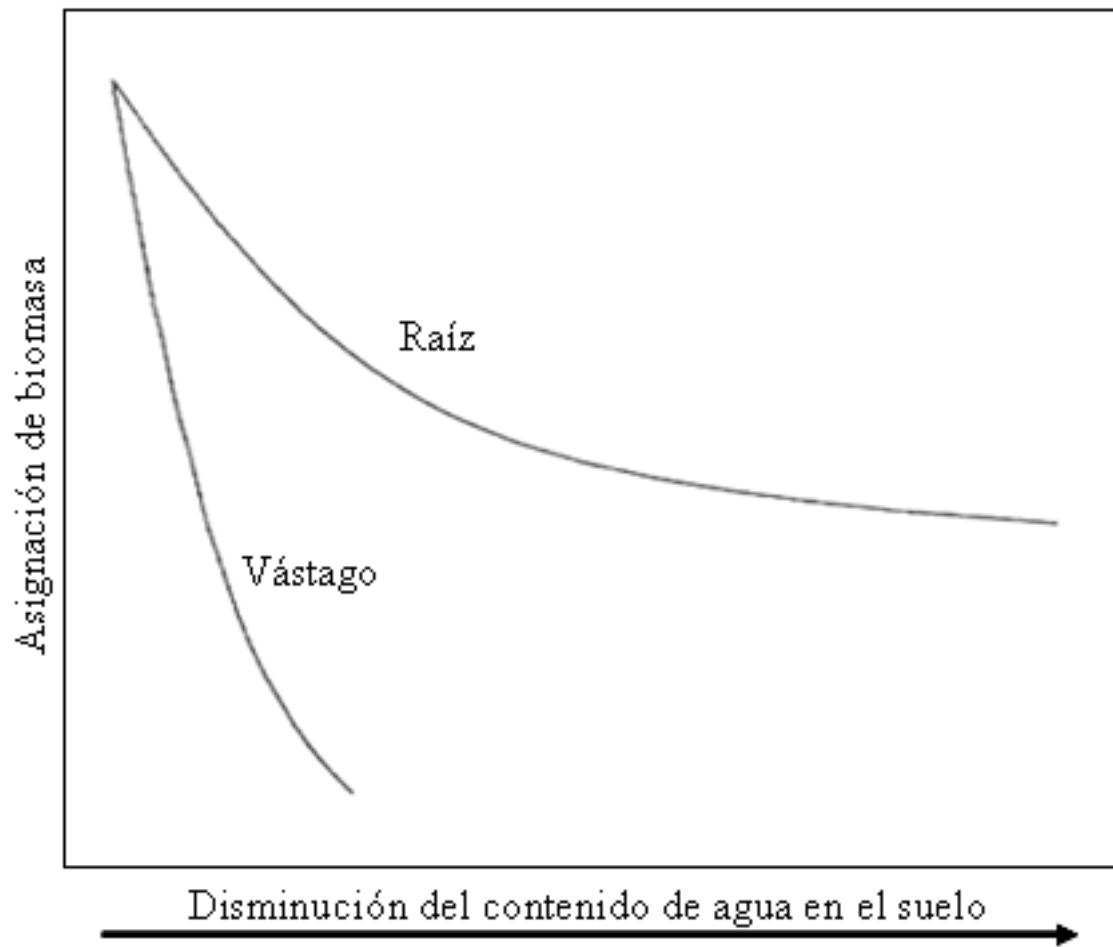


Figura 5.

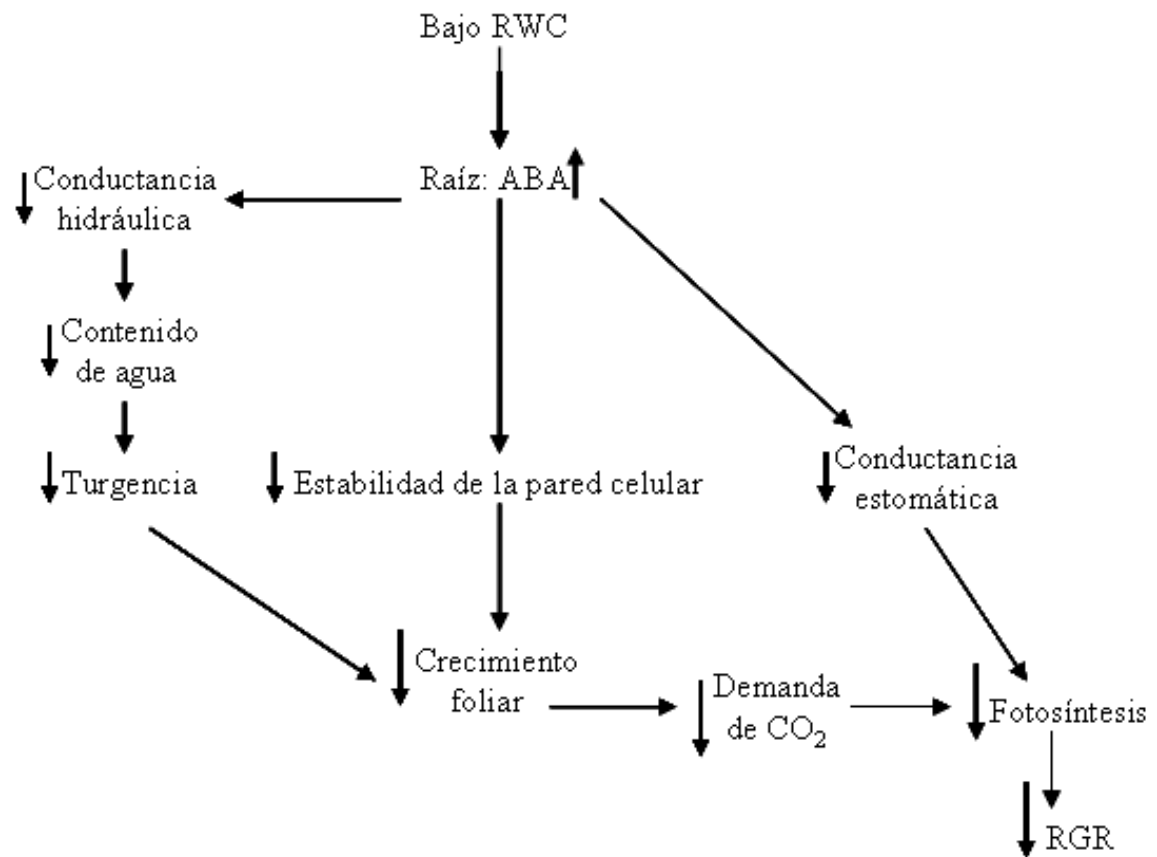


Figura 6.

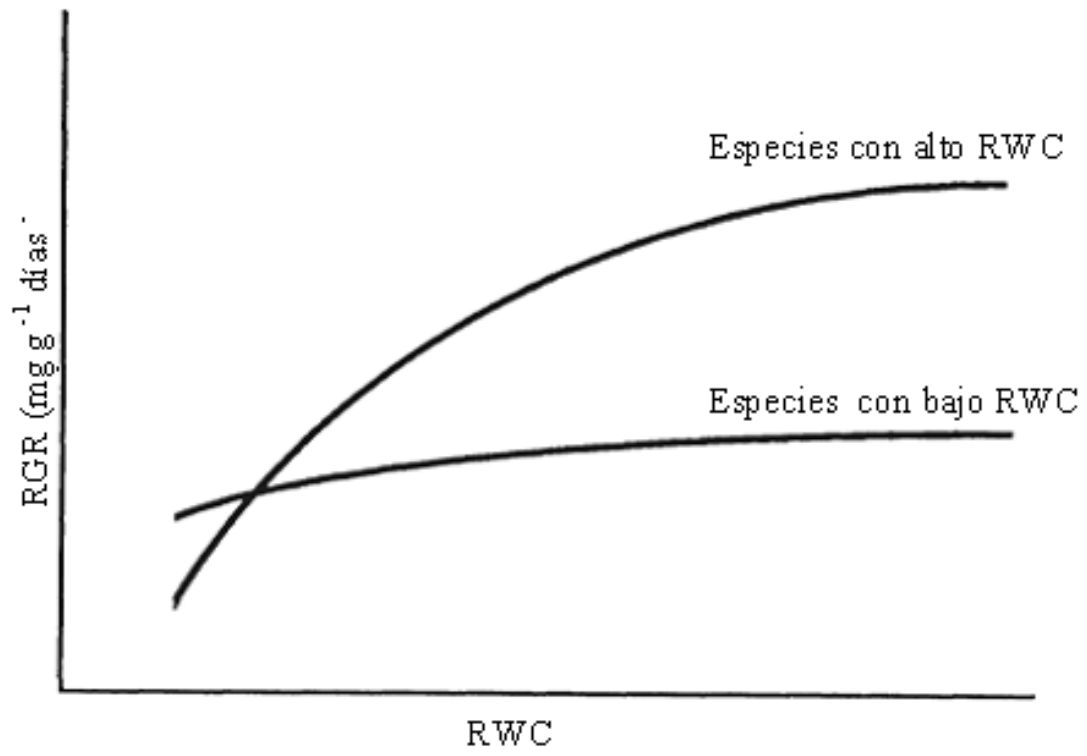


Figura 7.

Especies	Características sitios de colectas
<i>Lippia alba</i>	Piedecuesta (Santander, Colombia). Precipitación anual 1214,9 mm, temperatura media anual 19.3 ⁰ C, (IDEAM, 2000, 2006) Piedecuesta, Cañón del Chicamocha,
<i>Lippia origanides</i>	(Santander, Colombia). Precipitación anual 730, 8 mm, temperatura, media anual 25.4 ⁰ C (Albesiano <i>et al.</i> , 2003)

Tabla 1.

	Tratamiento		
	Alto	Medio	Bajo
RWC%	90	70	30
AWC	1078.93 - 997.31	1078.93 - 783.15	1078.93 - 353.70

Tabla 2.

	Covariante		Tratamiento		Muestreo		Tratamiento x Muestreo	
	gl		gl		gl		gl	
	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>A) Lippia alba</i>	F	P	F	P	F	P	F	P
AP	8.968	*	165.39	**	77.963	*	69.61	**
LPR	9.222	*	56.611	**	49.427	*	459.617	**
NH	0.188	NS	116.93	**	86.175	*	228.684	**
AF	0.488	NS	105.32	*	217.93	*	277.843	**
SLA	12.55	**	25.142	*	64.216	*	1959.409	**
BT	-	-	28.819	*	9.168	*	69.416	**
FMH	-	-	90.157	*	43.451	**	1287.946	**
FMV	-	-	46.026	*	27.079	*	393.278	**
FMR	-	-	314.35	*	55.874	*	1349.602	**
R/S	-	-	129.79	*	31.042	*	284.766	**
<i>B) Lippia origanoides</i>	F	P	F	P	F	P	F	P
AP	1.291	NS	7.796	*	57.812	*	3.451	*
LPR	4.554	*	16.055	**	10.117	*	124.995	**
NH	0.989	NS	153.99	**	39.844	*	40.352	**
AF	0.132	NS	119.63	**	57.489	*	2.478	NS
SLA	3.154	NS	1367.5	**	54.386	*	209.942	**
BT	-	-	53.663	**	5.839	*	11.532	**
FMH	-	-	197.39	**	20.604	NS	216.042	**
FMT	-	-	0.662	NS	21.829	*	128.383	**
FMR	-	-	450.28	**	18.831	*	53.49	**
R/S	-	-	10.858	**	5.208	NS	19.244	**

Tabla 3.

	<i>L. alba</i>	<i>L. origanoides</i>	P
30 días	0.40724	0.34292	**
45 días	0.32664	0.35651	**
Mediana RDPI	0.33373	0.37499	**

Tabla 4.