

Plasticidad fenotípica en *Lippia alba* (VERBENACEAE) en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos condiciones lumínicas

KATTIA PALACIO LÓPEZ

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
BUCARAMANGA
2007**

Plasticidad fenotípica en *Lippia alba* (VERBENACEAE) en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos condiciones lumínicas

KATTIA PALACIO LÓPEZ

**Trabajo de grado presentado como requisito
para el título de Bióloga**

**Profesor: Nelson Rodríguez-López, M.Sc
Director**

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
BUCARAMANGA
2007**

AGRADECIMIENTOS

A quienes iluminaron mi camino con sabiduría y seguridad, Maria Auxiliadora, Dios y mi Ángel de la Guarda.

A mis padres, Tania López y Fabio Palacio, Martha Mendoza y Augusto López por su confianza, paciencia, apoyo, cariño y consejos durante toda mi carrera.

A mis tíos Alexis e Iván López por su constante apoyo y ánimo en los momentos difíciles.

A Pedro Miguel Infante por su paciencia y compañía en todos los momentos del desarrollo de este proyecto.

A Iván Camargo por todo su tiempo, sus sugerencias y apoyo estadístico en la realización de este proyecto.

A mis amigos y compañeros Julián Villabona, Erika Amaya, Natalia Sierra, Vanessa Castro, Raúl Rodríguez, Catalina Bernal, por su apoyo y compañía en todos estos años de formación.

Al Dr. Gianoli y Dr. Valladares por su atención a mis continuas consultas y aportes a este proyecto.

A todos mis profesores durante mi carrera, por su valiosa formación académica.

CONTENIDO

INTRODUCCION	9
1. MATERIALES Y METODOS	12
1.1 Objeto de estudio	12
1.2 Sitio de estudio	12
1.3 Tratamientos establecidos	13
1.4 Parámetros evaluados	13
1.5 Estimación de la PF de los caracteres y las poblaciones	14
1.6 Análisis estadístico	15
2. RESULTADOS	16
2.1 Efecto del agua y las poblaciones en dos condiciones lumínicas	16
2.2 Variación fenotípica de las poblaciones en las condiciones experimentales	16
2.3 Estimación de la PF en respuesta al agua en dos condiciones lumínicas	17
3. DISCUSION	18
4. CONCLUSIONES	22
BIBLIOGRAFIA	23

LISTA DE FIGURAS

TABLA 1. Datos climáticos de las poblaciones	30
TABLA 2. ANOVA en cada una de las condiciones lumínicas en <i>Lippia alba</i>	31
FIGURA 1. Normas de reacción en dos poblaciones de <i>Lippia alba</i> en luz baja con disponibilidad hídrica baja y alta	32
FIGURA 2. Normas de reacción en dos poblaciones de <i>Lippia alba</i> en luz alta con disponibilidad hídrica baja y alta	33
FIGURA 3. Índice de plasticidad basado en distancias fenotípicas relativas para dos poblaciones de <i>Lippia alba</i>	34

RESUMEN

TITULO: Plasticidad fenotípica en *Lippia alba* (verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos condiciones lumínicas*

Autor: Kattia Palacio López**

Palabras claves: Normas de reacción, morfología, asignación de biomasa, luz, agua.

La plasticidad fenotípica, propiedad de un genotipo para producir diferentes fenotipos ante diferentes ambientes, es uno de los medios por los cuales las plantas pueden ajustar su morfología y fisiología, permitiéndoles enfrentarse a la heterogeneidad ambiental de sus condiciones naturales. En el presente estudio se evaluó la plasticidad fenotípica (PF) a la disponibilidad hídrica, bajo dos condiciones de disponibilidad lumínica, a través de normas de reacción morfológicas y del índice de plasticidad fenotípica, RDPI, en caracteres morfológicos y de asignación de biomasa. Este estudio consideró clones de dos poblaciones colombianas de *Lippia alba* (VERBENACEAE) con diferencias en la heterogeneidad en el régimen de precipitación; las localidades consideradas fueron Turbaco en Bolívar y Guatiguará en Santander. El experimento se desarrolló en condiciones semicontroladas en invernadero, siguiendo un diseño experimental completamente aleatorizado, bajo un esquema factorial de dos * dos (disponibilidad hídrica y poblaciones). La mayoría de los caracteres evaluados mostraron PF a la disponibilidad hídrica en cada una de las condiciones lumínicas. No obstante, algunos caracteres de la población proveniente de condiciones naturales más homogéneas presentaron una marcada reducción de plasticidad. Lo anterior sugiere una posible relación entre el amplio rango de distribución de *Lippia alba*, PF y eventos de adaptación local.

* Proyecto de Grado.

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Nelson Rodríguez López

ABSTRACT

TITLE: PHENOTYPIC PLASTICITY IN *Lippia alba* (VERBENACEAE) IN RESPONSE TO WATER AVAILABILITY IN TWO LIGHT CONDITIONS*

Author: Kattia Palacio López **

Key words: Reaction norms, morphology, biomass allocation, light, water.

The phenotypic plasticity, a property of a genotype to produce different phenotypes when grow in different conditions, is one possible way for plants to adjust their morphology and physiology to cope with the environmental heterogeneity of their natural conditions. In this study we tested the phenotypic plasticity (PF) to water availability, under two different light availability, using reaction norms and the phenotypic plasticity index, RDPI, of morphological and biomass allocation traits. This study considers clones of two Colombian populations of *Lippia alba* (VERBENACEAE); that have differences in the heterogeneity of precipitation. The place considered were Turbaco in Bolivar and Guatiguará in Santander. The experiment was conducted in a greenhouse under semi-controlled conditions in a random experimental design, under a factorial design of two * two (water availability and populations). The majority of the traits showed PF. Although, some traits of the populations that come from more homogenous conditions showed a significant reduction in plasticity. This could suggest a relationship between the wide ecological breadth of *Lippia alba*, PF and local adaptation events.

* Proyecto de Grado.

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Nelson Rodríguez López

INTRODUCCIÓN

La plasticidad fenotípica (PF), entendida como la habilidad que posee un mismo genotipo para producir diferentes fenotipos en respuesta a diferentes condiciones ambientales, es uno de los medios por los cuales las plantas pueden ajustar su morfología y fisiología permitiéndoles enfrentarse a la heterogeneidad ambiental de su ambiente natural (Pigliucci, 2001; Smekens y Van Tienderen, 2001; Gianoli, 2004).

La PF funciona como una propiedad de las normas de reacción de un genotipo, las cuales muestran la variación fenotípica producida por genotipos expuestos a diferentes ambientes. (Pigliucci y Schlichting, 1995; Cheplick, 2003). La PF se puede cuantificar a través de índices tales como el índice de plasticidad basado en distancias fenotípicas relativas (RDPI) el cual estima la magnitud de la plasticidad en un rango de 0 a 1, teniendo como base el valor absoluto de la diferencia de las respuestas fenotípicas de un carácter bajo dos condiciones ambientales diferentes, dividido en la suma de las mismas respuestas, así: $RDPI = \frac{Abs(a-b)}{a+b}$ (Valladares, 2006)

Se ha postulado que las especies con estrategia especialista (i.e., con una restringida distribución ecológica) presentarían menor tolerancia a la variación ambiental; mientras que, especies con estrategia generalista (i.e., de amplia distribución ecológica) presumiblemente tolerarían grandes cambios ambientales (Futuyma y Moreno, 1988; González y Gianoli, 2004). Estudios acerca de la relación entre la PF y la amplitud ecológica de las especies han evidenciado que especies con estrategia generalista presentan mayor magnitud de PF que especies con estrategia especialista (Schlichting y Levin, 1984; Sultan, 2001; Geng *et al.*, 2006). Sin embargo, el rango de distribución de una especie con estrategia generalista puede surgir por la adaptación de poblaciones a condiciones locales; es decir, la amplia distribución ecológica surge del agregado de ecotipos localmente adaptados (Pigliucci 2001; Galen *et al.*, 1991; Sultan, 1995). De ese modo un ecotipo estaría entonces, en el extremo opuesto del espectro de plasticidad de cierta especie, con un genotipo plástico (Pigliucci, 2001).

En condiciones naturales factores abióticos como la luz y el agua varían espacial y temporalmente en los diferentes ambientes, restringiendo el crecimiento y la distribución de las plantas (Sultan y Bazzaz, 1993). Se ha evidenciado que las variaciones en la disponibilidad de estos recursos, ocasionan cambios morfológicos y alteraciones en la asignación de biomasa, entre otros mecanismos

de respuesta ante los cambios ambientales (Evans y Poorter, 2001; Valladares *et al.*, 2002; Sivamani *et al.*, 2000).

Lippia alba (Mill.) NE Brown, perteneciente a la familia Verbenaceae, es una planta aromática tropical, de gran interés y promisoría para la industria de aceites esenciales, sin embargo, es poco estudiada desde una perspectiva ecológica o ecofisiológica. Se ha reportado que esta especie experimenta un amplio rango de distribución ecológica para la luz y el agua ya que habita tanto en lugares secos y con alta irradianza como en lugares húmedos y sombreados (Vit *et al.*, 2002).

La hipótesis que se propuso para este trabajo fue: La población de *Lippia alba*, proveniente de Turbaco, una localidad que presenta un régimen heterogéneo de precipitación, presenta mayor PF que la población de *Lippia alba*, proveniente de Guatiguará, una localidad con un régimen de precipitación más homogéneo, cuando crecen en dos condiciones luminosas diferentes. Para corroborar la hipótesis planteada anteriormente, se planteó el siguiente objetivo: evaluar la PF de dos poblaciones de *Lippia alba*, en respuesta a la disponibilidad hídrica bajo dos condiciones luminosas diferentes.

1. MATERIALES Y MÉTODOS

1.1 Objeto de estudio

Lippia alba (Verbenaceae) es una planta herbácea originaria de América del sur (Brasil), distribuida en todo centro y sur América (Pezo y González, 1998). Las poblaciones empleadas en este estudio provienen de Turbaco, Bolívar (10° 19' 50.02" N y 75°24' 44.06" O) y de Guatiguará, Santander (6° 59'16.20"N y 73 2' 51.66" O), TUR y GUA, sitios caracterizados por presentar diferencias en altura, irradianza, precipitación y temperatura (Tabla 1) (IDEAM, Hijmans, *et al.*, 2004). Estas dos localidades presentan diferencias en la heterogeneidad ambiental del recurso hídrico (Tabla 1. ver coeficiente de varación - CV) (Hijmans, *et al.*, 2004).

1.2 Sitio de estudio

El trabajo se desarrolló en las instalaciones de la Universidad Industrial de Santander (UIS), en el área de crecimiento de plantas del Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, Bucaramanga, Colombia. Se utilizó un suelo franco-arcilloso-arenoso cuya composición fue de 3:1:1 (suelo, arena y materia orgánica). El material vegetal se propagó a partir de 20 plantas madre por

población, las cuales estaban previamente establecidas en el sitio de trabajo. Se utilizaron ramas para obtener cuatro a cinco estacas por planta, obteniéndose un total de 160 clones de *Lippia alba*. Para la propagación se utilizó el enraizador ácido α -naftalenacético (NAA) y micorrizas.

1.3 Tratamientos establecidos

A partir de dos condiciones luminosas, luz baja (LB, obtenido mediante el uso de una malla de polisombra de reducción del 67% de luz) y luz alta (LA, plena exposición solar), se establecieron dos condiciones hídricas en el sustrato, disponibilidad hídrica baja (S) (40% de saturación de agua) y disponibilidad hídrica alta (H) (80% de saturación de agua), generando los siguientes tratamientos para las dos poblaciones: LBS (luz baja con disponibilidad hídrica baja), LBH (luz baja con disponibilidad hídrica alta), LAS (luz alta con disponibilidad hídrica baja) y LAH (luz alta con disponibilidad hídrica alta). Cada condición experimental anteriormente descrita, contó con 20 clones de cada población. Los clones, fueron distribuidos aleatoriamente entre los tratamientos, crecieron en baldes individuales de 5L con 5 kg de sustrato por un periodo de 90 días; los clones se mantuvieron bajo temperatura ambiente, registrada diariamente por medio de un termómetro de máxima y mínima (Brixco); la temperatura promedio para LB fue de 22 C y para LA fue de 26 C. El potencial hídrico del suelo se monitoreó con un sensor de humedad del suelo (Watermark, USA).

1.4 Parámetros evaluados

Se realizó un muestreo destructivo en cada uno de los tratamientos establecidos cuando 14 de las 20 plantas por tratamiento (el 80% de las plantas), presentó al menos una flor, con el fin de asegurar que los clones se encontraran en un mismo estado ontogénico (Coleman, 1994). Se evaluó la PF mediante la medición de caracteres morfológicos y de asignación de biomasa. Caracteres morfológicos: longitud de ramas (LRM), longitud de la raíz (LR), altura total de la planta (AT), número de flores (NFL), de hojas (NF) y el área foliar específica (SLA) calculada por medio del área de las hojas usando un software especializado (Bark, 2005). Caracteres de asignación de biomasa: fracción de masa seca de flores (FMFL, masa de flores/masa seca total), fracción de masa seca de hojas (FMF, masa de hojas/masa seca total), fracción de masa seca de ramas (FMRM, masa de ramas/masa seca total), fracción de masa seca de raíz (FMR, masa seca de raíz/masa seca total), biomasa total (BM, masa seca total de la planta). Para la determinación de la biomasa seca, las plantas fueron separadas en raíz, vástago, hojas y flores, posteriormente fueron sometidas a secado en una estufa de ventilación forzada a una temperatura de 80 C por 72 horas y pesado con una balanza analítica (Poorter y Nagel, 2000).

1.5 Estimación de la PF de los caracteres y las poblaciones

La PF se estimó para cada carácter, en cada población, a través del índice de plasticidad basado en distancias fenotípicas relativas, RDPI (Valladares, 2006). Posteriormente, se estimó la PF media para cada población en luz baja y en luz

alta, considerando el valor promedio del índice de plasticidad obtenido para cada uno de los 11 caracteres evaluados en cada población (Valladares, *et al.*, 2000).

1.6 Análisis estadístico

Un ANOVA de dos vías (SPSS 12.0) fue empleado para analizar los efectos del agua y las poblaciones sobre caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en los dos niveles de luz para las poblaciones de *Lippia alba*. Algunas variables fueron transformadas con el fin de cumplir las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianza del ANOVA (Zar, 1999). La LRM, AT se transformó con Ln; el NFL, NF, con $\sqrt{(x+5)}$; la FMFL, FMR con $P' = \text{ASENO } P'$; la BM con $\log_e(x+1)$; el SLA dividiendo el área foliar en la biomasa foliar transformada, la FMF se transformó dividiendo la biomasa de hojas en la biomasa total transformada.

Las respuestas fenotípicas promedio de cada carácter, para cada población, se estimó a través de normas de reacción, donde la elevación de las pendientes reflejan la PF de los genotipos frente a los diferentes ambientes (Pigliucci, 2001). Para comparar la PF de los caracteres entre cada población y la PF media entre las mismas, obtenidos a partir del RDPI, se realizó una prueba de Mann-Whitney-*U*.

2. RESULTADOS

2.1 Efecto del agua y las poblaciones en dos condiciones lumínicas

Los caracteres morfológicos de ambas poblaciones, en LB y LA, con excepción del carácter LR, exhibieron plasticidad en respuesta a la disponibilidad de hídrica (Tabla 2). La mayoría de los caracteres de asignación de biomasa excepto FMFL, FMRM en LB y sólo FMFL en LA, exhibieron plasticidad en respuesta a la disponibilidad de hídrica (Tabla 2). La interacción agua por población, que indica variación en la plasticidad de las poblaciones, presentó diferencias significativas en LB para los caracteres LRM, NF, SLA, FMF, BM en LB (Tabla 2). Mientras que, en LA esta variación se observó en los caracteres LRM, AT, NFL, FMRM, BM (Tabla 2.).

2.2 Variación fenotípica de las poblaciones en las condiciones experimentales

Las normas de reacción muestran que en LB, GUA presentó mayores valores promedio en los caracteres fenotipicos LRM, AT, NF, FMF, FMRM y BM ante la variación de la disponibilidad hídrica; mientras que, TUR lo hizo para los caracteres de LR, SLA, FMFL y FMR (Fig. 1).

En LA, bajo la condición hídrica S, GUA presentó mayores valores promedio en los caracteres fenotípicos LRM, AT, NFL, SLA, FMRM, FMR y BM. Contrario a lo anterior, en la condición hídrica H, TUR presentó mayores valores promedio en los caracteres fenotípicos tanto morfológicos como de asignación de biomasa, excepto en NF y SLA. (Fig. 2).

El patrón de la plasticidad de los caracteres evaluados para las poblaciones GUA y TUR, fue similar bajo las condiciones experimentales de este trabajo. No obstante, el carácter FMFL, presentó un patrón de plasticidad contrarios entre las poblaciones, i.e. mientras TUR aumentó su PF en el tratamiento de mayor disponibilidad hídrica (H), GUA la disminuyó (Fig. 1 y 2).

2.3 Estimación de la PF en respuesta al agua en dos condiciones lumínicas

La estimación del RDPI para cada población presentó diferente magnitud de la PF para cada carácter evaluado bajo las diferentes condiciones experimentales. La PF media no presentó diferencias significativas entre las poblaciones (Fig. 3). Sin embargo, sí se presentaron diferencias significativas para algunos caracteres entre poblaciones en cada una de las condiciones experimentales. En LB con diferente disponibilidad hídrica los caracteres que presentaron diferencias significativas entre las poblaciones fueron LR, NFL, NF, SLA, FMFL, FMF y FMRM (Fig. 3A); mientras que en LA, con diferente disponibilidad hídrica, los caracteres que presentaron diferencias significativas fueron LRM, AT, NFL, NF, FMFL, FMRM y FMR (Fig. 3B). Considerando a estos caracteres, TUR presentó mayor número

de caracteres plásticos en respuesta a la disponibilidad hídrica bajo las dos condiciones lumínicas (Fig.3).

3. DISCUSION

Este estudio presenta que la mayoría de caracteres morfológicos y de asignación de biomasa evaluados en las poblaciones de *Lippia alba*, provenientes de Turbaco y de Guatiguará, respondieron con PF a la disponibilidad hídrica bajo las dos condiciones lumínicas. La población de TUR, que en condiciones naturales posee una mayor fluctuación ó heterogeneidad ambiental que la población de GUA, presentó mayor número de caracteres plásticos y mayor PF media bajo las condiciones experimentales utilizadas en este trabajo. Esos resultados podrían corroborar la hipótesis de una mayor magnitud de PF en genotipos provenientes de ambientes con variaciones frecuentes o heterogéneas, que aquellos provenientes de ambientes más estables y homogéneos (Bradshaw y Hardwick, 1989; Gianoli, 2004). Sin embargo, las poblaciones de TUR y GUA, no presentaron diferencias en su PF media, lo que indica que estas poblaciones presentan una capacidad similar para contrarrestar los cambios ambientales.

Contrario a esto, las poblaciones de TUR y GUA, se diferenciaron significativamente en algunos caracteres morfológicos y de asignación de biomasa según los resultados arrojados por el RDPI y la prueba de *U*. Lo anterior sugiere, al igual que lo reportado por Rendón y Núñez-Farfán (2001) para *Anoda cristata*,

que posiblemente las poblaciones de TUR y GUA se diferencian entre ellas por la respuesta plástica de algunos caracteres fenotípicos individuales y no por la respuesta fenotípica media en cada tratamiento a través de mecanismos individuales.

Adicionalmente, las poblaciones presentaron un desempeño contrario ante las condiciones experimentales a las que fueron sometidas. TUR presenta mayor productividad, es decir mayor acumulación de BM, en LAH; mientras que GUA presentó mayor BM en LBH. Esa divergencia en el desempeño en la acumulación de biomasa entre las poblaciones nos indica que estas dos poblaciones presentan una diferencia en la habilidad individual para enfrentar o responder a diferentes condiciones ambientales. Así mismo, lo anterior se corroboró con la expresión de un patrón contrario de la PF para el carácter FMFL en LB y LA con diferente disponibilidad hídrica. Consideraciones similares, han sido reportadas para especies congenericas del genero *Polygonum* sp. y *Mosla* sp. sometidas a diferentes condiciones experimentales (Sultan, 2001; Guan *et al.*, 2004) .

De otro lado, la disminución de la disponibilidad lumínica se contrarresta con el incremento de la asignación de biomasa asignada hacia las hojas ó las ramas, con el fin de maximizar la captura de luz (Sultan, 2003; Griffith y Sultan, 2004; Kroon *et al.*, 2005). En este trabajo, las poblaciones presentaron diferentes mecanismos para contrarrestar los efectos negativos que provoca la baja disponibilidad

lumínica. La población de TUR presentó mayor plasticidad en la FMRM carácter que permite evadir condiciones de baja disponibilidad lumínica (Sack y Grubb, 2002; Sultan, 2003). Contrario a esto, la población de GUA presentó mayor expresión de la PF del carácter FMF, carácter responsable de procesos de fotosíntesis, transpiración y captación total de carbono y del carácter SLA, quien refleja la cantidad de carbono fijado en la superficie foliar y se ha reportado como indispensable en la respuesta ante condiciones limitantes como lo son la disponibilidad hídrica y lumínica, debido a su relación con la captación de luz en las hojas (Zhang, 1997; Porter, 2002, Sánchez *et al.*, 2006).

Los resultados del carácter LR observado en ambas poblaciones en LB, comparado con lo observado en ese mismo carácter en LA indican que, las poblaciones presentan un mecanismo de respuesta diferente a las condiciones hídricas del suelo en LB, así: TUR aumenta la LR a medida que incrementa la disponibilidad hídrica en el suelo; mientras que, GUA tiende a mantener constante la respuesta de ese carácter, independiente de la disponibilidad hídrica del suelo. De ese modo, podemos sugerir que el carácter LR en TUR posee una respuesta o mecanismo morfológico especialista al factor local más abundante (Kroon *et al.*, 2005). Mientras que el carácter FMR en ambas poblaciones, tanto en LA como en LB, sigue la predicción de la teoría de partición óptima, i.e. mayor asignación de biomasa hacia el órgano relacionado con el recurso limitante, con el fin de maximizar la captura del recurso deficiente; de este modo el carácter se torna especialista al factor local limitante (Stuefer *et al.*, 1996).

Estudios han evidenciado que la magnitud y el patrón de las respuestas plásticas de especies con estrategia generalista pueden variar entre poblaciones (Sultán, 1995; González y Gianoli, 2004; Pigliucci, 2001). En especies con estrategia generalista, la habilidad de colonizar múltiples ambientes se puede dar por alta PF de algunos caracteres ecológicos; lo que refleja una visión genética poblacional del problema de “ecotipos” versus “generalistas”; en el cual no hay un genotipo plástico o no plástico a través de varios caracteres medidos, sino que éstas consideraciones son validas respecto a un carácter ecológicamente relevante (Pigliucci, 2001).

En este trabajo, lo anterior, se evidenció mediante las diferencias en la plasticidad de algunos caracteres que causan diferenciación poblacional, tales como FMRM y LR, que presentaron una marcada reducción en la PF a la disponibilidad hídrica, para GUA en LB. Lo anterior, se puede asociar con la disminución en la variabilidad del recurso hídrico que sufre esta población bajo condiciones naturales (i.e., GUA presenta un menor CV estacional a la precipitación, Tabla 1). Pigliucci (2001), plantea que un genotipo plástico generalista puede incurrir en un ecotipo especialista cuando pierde plasticidad en algunos caracteres adaptados a las condiciones naturales.

Adicionalmente, la disminución de PF del carácter FMR en LA para TUR, podría sugerir, a su vez, procesos de especialización; sin embargo, esto sería contrario a lo planteado para poblaciones provenientes de condiciones heterogéneas como TUR, debido a que una reducción de PF se espera para aquellas poblaciones provenientes de ambientes más homogéneos. Varios trabajos (McConnaughay y Coleman 1999; Wrigth y McConnaghay, 2002, Pardos *et al.*, 2005) han sugerido que las respuestas plásticas a la variación en la disponibilidad de agua serían de menor magnitud ya que este recurso puede ser modulado fisiológicamente vía actividad estomática (Bernachi *et al.*, 2000) ó por mayor asignación de biomasa al sistema radicular (Poorter y Nagel, 2000). De esta manera, la especialización en este caso, posiblemente involucre un mayor papel de la regulación fisiológica a través de la asignación diferencial de biomasa a las raíces en esta población.

4. CONCLUSIONES

Bajo las condiciones experimentales del presente trabajo, no se evidenciaron diferencias significativas en la magnitud de la PF media entre las poblaciones de *Lippia alba*, provenientes de Guatiguará y Turbaco. Las poblaciones sí presentan diferencias significativas en la magnitud y el patrón de PF de algunos de caracteres tales como FMFL, FMRM, FMR, FMF, SLA, LR, como un posible resultado de la adaptación local de esos caracteres en respuesta al factor hídrico. De este modo, la PF asociada con los diferentes valores fenotípicos promedio de las poblaciones evaluadas de *Lippia alba* en respuesta al factor hídrico, podrían

explicar, en parte, el amplio rango de distribución de esta especie, el cual, probablemente, es el resultado de la combinación de las respuestas plásticas y la adaptación local de algunos caracteres morfológicos y de asignación de biomasa.

BIBLIOGRAFIA

Bakr, E. 2005. A new software for measuring leaf area and area damaged by *Tetranychus urticae*. Koch Journal of applied entomology. 129: 173 – 175

Bernacchi, C., Coleman, J., Bazzas, F., McConnaughay, K. 2000. Biomass allocation in old-field annual species grow in elevated CO₂ environments: no evidence for optimal partitioning. Global Change Biology. 6: 855 – 863.

Bradshaw A., Hardwick, K. 1989. Evolution and stress genotypic and phenotypic components. Biol J Linn Soc. 37: 137 – 155.

Cheplick, G. 2003. Evolutionary significance of genotypic variation in developmental reaction norms for perennial grass under competitive stress. Evolutionary ecology. 17: 175 – 196.

Coleman, J., McConnaughay, K., Ackerly, D. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. Trends Ecol. Evol. 9: 187-191.

Evan, J., Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: relative importance of specific leaf and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*. 24: 755 – 767.

Galen, C. Shore, J. y Deyoe, H. 1991. Ecotypic divergence in alpine *Polemonium viscosum*: genetic structure, quantitative variation, and local adaptation. *Evolution*. 45: 1218 – 1228

Geng, Y., Pan, X., Xu, C., Zhang, W., Li, B., Chan, J. 2006. Phenotypic plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener. *Acta Oecologica*.30: 380 - 385

Gianoli, E. 2004. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *Int. J. Plant Sci*. 165: 825 – 832.

Gonzalez, A., Gianoli, E. 2004. Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta oecologica*. 26: 184 – 190.

Gianoli E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En: H.M. Cabrera, editor. Fisiología Ecológica en Plantas. Editorial de la Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso. 13-26.

Griffith, T. Sultan, S. 2004. Shade tolerance plasticity in response to neutral vs green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *New Phytologist*. 166: 141 – 148.

Guan, B., Ge, Y., Chang, J. 2004. Phenotypic plasticity of *Mosla chinensis* and *M. scabra* (Labiatae) response to soil water status. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 45:229 - 236

Hijmans, R., Guarino, L., Jarvis, A., O'Brien, R., y P. Matéu. 2004. DIVA-GIS versión 4. Disponible en línea: www.diva-gis.org.

Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J., Groenendael, J. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*. 166:73-82

McConnaughay, K. Coleman, J. 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*. 80:2581 – 2593.

Pardos, M. Jimenez, M., Aranda, I., Puertotas, J., Pardos, J. 2005. Water relations of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings in response to shading and moderate drought. *Ann. For. Sci.* 62:377 – 384.

Pezo, L. y Gonzáles, A. 1998. Caracterización Agronómica de Pampa Orégano *Lippia alba* (Mill). *Folia Amazónica.* 9: 181 - 192

Pigliucci, M., Schlichtinh, C. 1995. Ontogenetic reaction norms in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae): response to shading. *Ecology.* 76: 2134-2144

Pigliucci, M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Baltimore: The Jhon Hopkins University Press.

Poorter, H. y Nagel, O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology.* 27: 595 - 607

Poorter, H. 2002. Plant growth and carbon economy. Nacmillan Publishers Ltd, Nature Publishing group/ www.els.net

Rendón, B., Nuñez-Farfán, J. 2000. Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of annual *Anoda cristata* (Malvaceae) growing in two contrasting habitats. *Plant Ecology*. 00: 1-9.

Sack, L. Grubb, P. 2002. The combined impacts of deep shape and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Ecophysiology. Oecologia*. 131: 175-185.

Sanchez, D., Valladares, F., Zavala, M. 2006. Funcional traits and plasticity in response to Light in seedling of four Iberian forest tree species. *Tree Physiology*. 26: 1-9

Smekens, M., Van Tienderen, M. 2001. Genetic variation and plasticity of *Plantago coronopus* under saline conditions. *Acta Oecologica*. 22: 187 – 200

Schlichting, C. Levin, D. 1984. Phenotypic plasticity of annual Phlox: Test of some hypothesis. *Amer. J. Bot.* 71: 252-260

Sivamani, E. Bahield, A. Wraith, J. Al-Niemi, T. Dyer, W. Hua, T. Qu, R. 2000. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley HVA1 gene. *Plant Science*. 155:1-9.

Stuefer, J. de Kroon, H., During, H.. 1996. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology*. 10: 328-334.

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

Sultan, S. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Bot. Neerl.* 44: 363 - 383

Sultan, S. 2001. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*. 82: 328-343.

Sultan, S. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution y development*. 5: 25 -33

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

Valladares, F. Sanchez, D. Zavala, M. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of ecology*. 94: 1 – 14

Vit, P. Silva, B. Melendez, P. 2002. *Lippia alba* N.E.Br. Ficha botánica de interés apícola en Venezuela, No. 2 Cidron. *Revista de la facultad de Farmacia*. 43: 13 – 14

Wright, S., McConnaughay, K. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology*. 17: 119 – 131

Zar, JH. 1999. *Biostatistical Análisis*. 4 ed. New Jersey. Prentice Hall, Inc..

Zhang, Y. 1997. A physiologically based simulation model for *loblolly pine*. 1^a ed, Athens, GA: University of Georgia. 127 p. Ph. D., dissertation.

	Alt (msnm)	Tmn (C)	Tmx (C)	TM (C)	Pa (mm)	Ph (mm)	Ps (mm)	Pth (mm)	Pts (mm)	CV (mm)	Rn (W/m ² /h)
GUA	1283	16.8	26.1	21.4	1123	149	51	362	164	32.6	1643
TUR	84	22.7	32.1	27.4	1175	216	9	502	34	69.3	1845

TABLA 1. Datos climáticos de las poblaciones

Poblaciones **GUA** = Guatiguará. **TUR** = Turbaco. Datos: **Alt**: Altitud sobre el nivel del mar, **Tmn**: Temperatura mínima, **Tmx**: Temperatura máxima, **TM**: Temperatura media anual, **Pa**: Precipitación anual, **Ph**: Precipitación del periodo mas húmedo, **Ps**: Precipitación del periodo mas seco, **Pth**: Precipitación del trimestre mas húmedo, **Pts**: Precipitación del trimestre mas seco, **CV**: Coeficiente de variación de la precipitación estacionaria, **Rn**: Radiación total.

Caracteres	Luz baja (LB)				Luz alta (LA)				
	Agua (A)	Población (P)	A*P	E	Agua (A)	Población (P)	A*P	E	
Morfológicos	LRM	0.826*	8.323***	0.486*	0.115	3.837***	0.806*	1.072*	0.181
	LR	0.84	0.609***	0.12	0.039	0.55	0.048	0.075	0.045
	AT	0.569**	4.750***	0.96	0.047	2.579***	0.049	0.482**	0.043
	NFL	4.878*	3.885*	0.815	0.814	35.543***	0.342	5.015*	1.09
	NF	53.317***	35.266***	7.672*	1.825	99.571***	5.682	1.672	1.463
	SLA	1595095.429***	110045.998	318928.795**	29201.744	144905.993***	79992.762**	4821.414	5829.93
Asignación de Biomasa	FMFL	0	71.058	10	33.133	28	74.103*	32.803	17.959
	FMF	1.264***	0.349**	0.319**	0.035	0.820***	0.094*	0.014	0.021
	FMRM	0.001	2.326***	0	0.26	1.394***	0.064	0.518***	0.037
	FMR	246.784***	871.993***	0.908	16.200	408.914***	0.268	3.081	21.589
	BM	0.543**	1.594***	0.248*	0.058	2.489***	0.003	1.088***	0.068

* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$

TABLA 2. ANOVA en cada una de las condiciones lumínicas en *Lippia alba*.

Se muestran los efectos de las poblaciones y el agua en cada una de las condiciones lumínicas sobre caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en *Lippia alba*. Valores correspondientes de MSE.

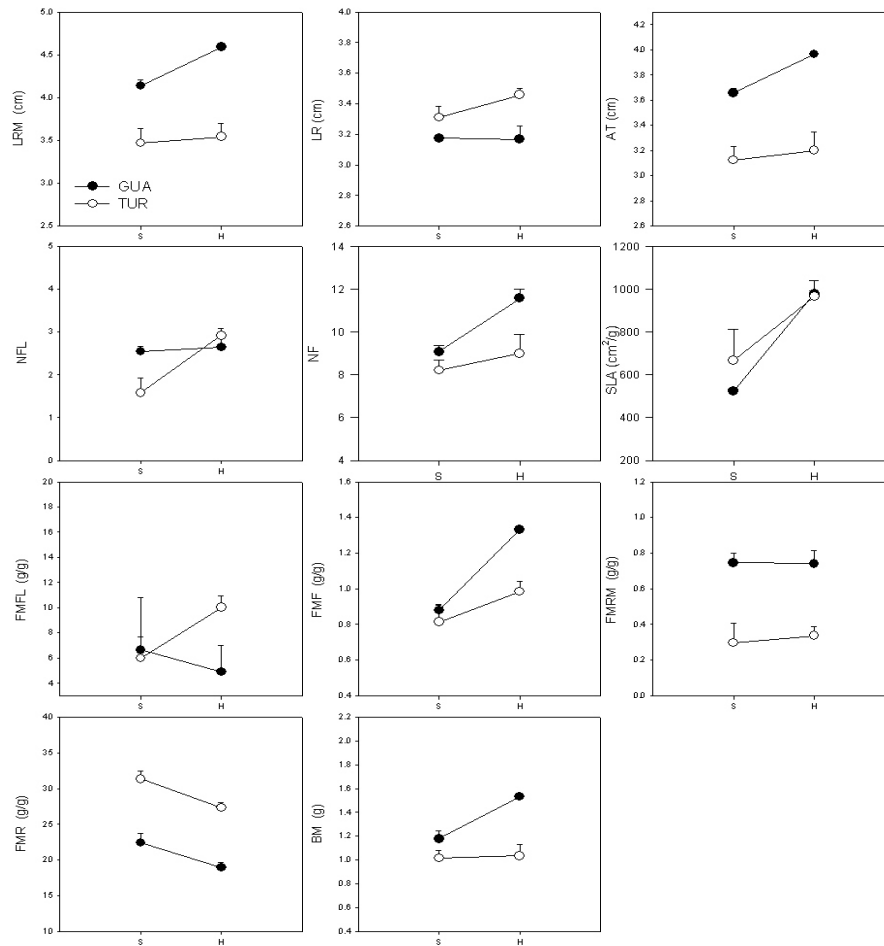


FIGURA 1. Normas de reacción en dos poblaciones de *Lippia alba* en luz baja con disponibilidad hídrica baja y alta

Se muestran las medias para 14 plantas por tratamiento multifactorial por población para caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en dos poblaciones de *Lippia alba* creciendo en luz baja (LB), con disponibilidad hídrica baja (S) y alta (H).

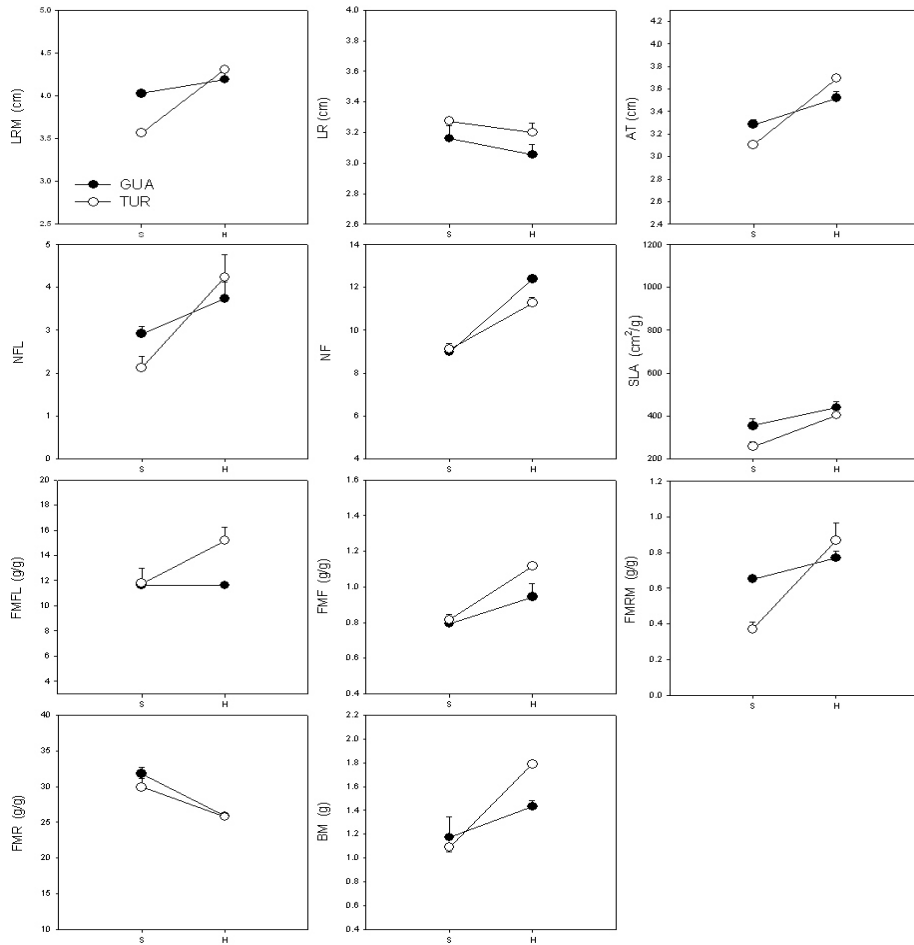


FIGURA 2. Normas de reacción en dos poblaciones de *Lippia alba* en luz alta con disponibilidad hídrica baja y alta.

Se muestran las medias para 14 plantas por tratamiento multifactorial por población para caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en dos poblaciones de *Lippia alba* creciendo en luz alta (LA), con disponibilidad hídrica baja (S) y alta (H).

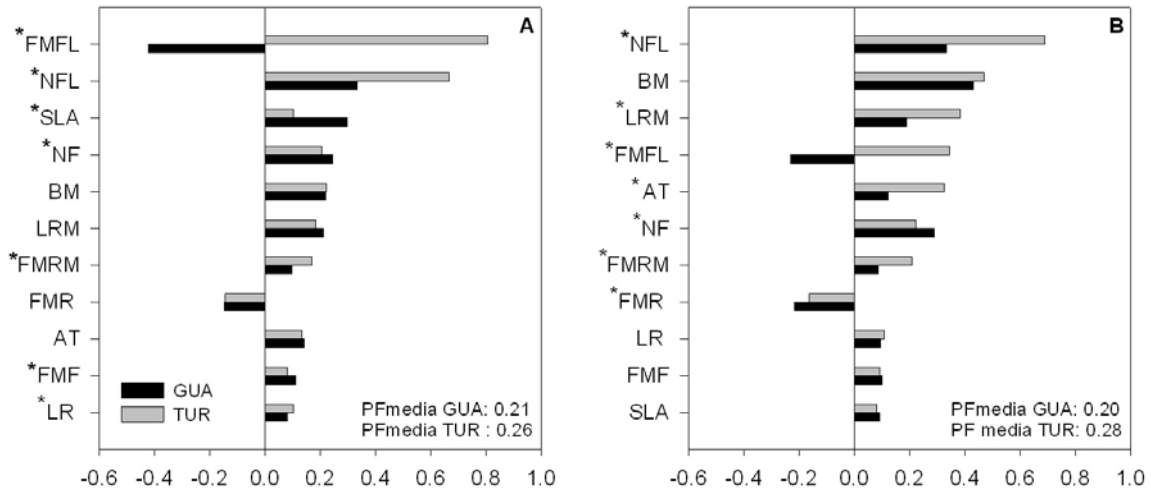


FIGURA 3. Índice de plasticidad basado en distancias fenotípicas relativas para dos poblaciones de *Lippia alba*

Se muestran los valores de plasticidad fenotípica frente al factor agua según el índice RDPI. **A.** Luz baja con diferente disponibilidad hídrica; **B.** Luz alta con diferente disponibilidad hídrica. Los signos negativos reflejan las pendientes negativas según las normas de reacción. Asteriscos indican diferencias significativas ($P < 0.05$, Mann-Whitney U).