

**PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN PLANTAS DE *LIPPIA DULCIS* TREVIR
(VERBENACEAE) SOMETIDAS A DÉFICIT HÍDRICO.**

JAVIER MAURICIO VILLAMIZAR CÚJAR



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

**PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN PLANTAS DE *LIPPIA DULCIS* TREVIR
(VERBENACEAE) SOMETIDAS A DÉFICIT HÍDRICO.**

JAVIER MAURICIO VILLAMIZAR CÚJAR

**Trabajo de Investigación presentado como requisito parcial para optar al título de
Biólogo**

Director:

Nelson facundo Rodríguez

Licenciado en Biología y Química

Codirector:

Wilmer Tezara Fernández

Doctor en Ciencias

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

BUCARAMANGA

2007

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	1
1. OBJETIVOS	4
1.1 OBJETIVO GENERAL	4
1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	4
2. JUSTIFICACIÓN	5
3. METODOLOGÍA	6
3.1 MATERIAL VEGETAL	6
3.2 TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL	6
3.3 CARACTERES MORFOLÓGICOS, DE ASIGNACIÓN DE BIOMASA Y FISIOLÓGICO	7
3.4 NORMAS DE REACCIÓN Y ESTIMACIÓN DEL ÍNDICE DE PLASTICIDAD FENOTÍPICA	8
3.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	10
4. RESULTADOS	11
4.1 EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA	11
4.2 PLASTICIDAD FENOTÍPICA	11

4.3	NORMAS DE REACCIÓN	13
4.4	ONTOGENIA	13
5.	DISCUSIÓN	15
5.1	PLASTICIDAD MORFOLÓGICA, EN LA ASIGNACIÓN DE BIOMASA Y FISIOLÓGICA EN RELACIÓN A LA TOLERANCIA A LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA	15
5.2	EFEECTO ONTOGENÉTICO EN LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA	18
6.	CONCLUSIONES	19
7.	AGRADECIMIENTOS	21
8.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	22

LEYENDAS DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Tratamientos evaluados en el experimento (21 de Abril a Julio 3 de 2006). CRH: Contenido relativo de humedad en el suelo (porcentaje de la capacidad de retención de agua del suelo); CAA: Contenido actual de agua el suelo (Basado en el peso seco del suelo); SC: Saturación constante.	27
Tabla 2. ANOVA de dos vías para el rango de efecto de la disponibilidad hídrica sobre los caracteres estudiados: número de hojas, longitud de las ramas, longitud de la raíz, área foliar específica, razón del área foliar, longitud específica de la raíz, fracción de masa de la raíz, fracción de masa de las hojas, razón biomasa de la raíz / biomasa foliar, y la máxima eficiencia cuántica del fotosistema II.	28
Tabla 3. Plasticidad fenotípica (estimada mediante RDPI) para cada uno de los caracteres entre los tratamientos bajo – moderado y moderado – alto. Se subrayan los caracteres que presentaron la menor y mayor plasticidad fenotípica, respectivamente. Sólo se presentan los caracteres en los que previamente en la ANOVA se evaluó una plasticidad fenotípica significativa. Los valores presentados corresponden a las medias del RDPI.	29

LEYENDAS DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Normas de reacción para caracteres morfológicos, de asignación de biomasa y fisiológico, en los tratamientos de agua, CRH: alto (W80%), moderado (W60%), y bajo (W20%).	30
Figura 2. Índice de plasticidad fenotípica basado en las distancias fenotípicas relativas (RDPI), en el cual los signos negativos permiten interpretar los cambios en la dinámica del patrón de plasticidad. La gráfica exhibe en el extremo superior derecho las medias del RDPI para cada carácter en cada una de las cinco edades ontogénicas, frente a las interacciones de los tratamientos, Bajo-Moderado (BM), y Moderado-Alto (MA). Los asteriscos indican las diferencias significativas (Mann-Whitney U, $p < 0,05$). Caracteres morfológicos: número de hojas (NH), longitud de las ramas (LRM), longitud de la raíz (LR), área foliar específica (AFE), y la razón del área foliar (RAF); caracteres de asignación: fracción de masa foliar (FMF), y razón biomasa de la raíz / biomasa foliar (R/F); carácter fisiológico: eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm).	31

RESUMEN

TITULO:

PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN PLANTAS DE *LIPPIA DULCIS* TREVIR (VERBENACEAE) SOMETIDAS A DÉFICIT HÍDRICO.*

AUTOR:

Javier Mauricio Villamizar Cújar**

Palabras claves:

Lippia dulcis, plasticidad fenotípica, asignación de biomasa, déficit hídrico.

DESCRIPCIÓN

Evaluamos la plasticidad fenotípica de clones de *Lippia dulcis* sometidos a déficit hídrico, a través de la fase de crecimiento vegetativa, empleando normas de reacción morfológicas, de asignación de biomasa y fisiológicas, y el índice de plasticidad de distancias relativas, con el objetivo de evaluar la magnitud de su respuesta fenotípica, esperando hallar una mayor plasticidad en los caracteres morfológicos debido al déficit hídrico. Los caracteres morfológicos: número de hojas, longitud de las ramas, longitud total de la raíz, área foliar específica y la razón del área foliar; de asignación: fracción de masa foliar y la razón de biomasa de la raíz/masa foliar; y el carácter fisiológico: eficiencia fotoquímica del fotosistema II, presentaron una significativa plasticidad fenotípica bajo déficit hídrico. No fue observada una mayor plasticidad fenotípica en los caracteres morfológicos comparada con los caracteres de asignación. Nuestros resultados sugieren que en las plantas de *L. dulcis* (i) los modelos de asignación de biomasa y captura recursos no son mutuamente excluyentes en las predicciones al déficit hídrico, ya que los dos modelos se evaluaron en la respuesta de *L. dulcis*, y presentan igual relevancia a la disponibilidad hídrica, (ii) los caracteres se expresan y responden a su ambiente de forma diferente a lo largo de la ontogenia de la planta, y (iii) *L. dulcis*, regula su respuesta plástica a la disponibilidad de agua en el sustrato maximizando la capacidad de exploración del suelo por parte de la raíz, exhibiendo un óptimo hídrico y fotosintético al 60% de humedad edáfica.

* Trabajo de Investigación.

** Facultad de Ciencias, Programa de Biología, Director: Nelson Facundo Rodríguez.

ABSTRACT

TITLE:

PHENOTYPIC PLASTICITY IN PLANTS OF *LIPPIA DULCIS* TREVIR (VERBENACEAE) SUBJECTED TO WATER DEFICIT.*

AUTHORS:

Javier Mauricio Villamizar Cújar**

Key Words:

Lippia dulcis, phenotypic plasticity, biomass allocation, water deficit.

DESCRIPTION

We evaluate the phenotypic plasticity of *Lippia dulcis* clones subjected to water deficit, during the vegetative growth phase, using morphological, biomass allocation and physiological reaction norms, and the relative distance plasticity index, in order to evaluate the magnitude their phenotypic responses, hoping to find a bigger plasticity in the morphology traits by water deficit. The morphological traits: number of leaves, longitude of the branches, total longitude of the root, specific leaf area and leaf area ratio; the partition traits: leaf mass fraction and root/leaf ratio; and the physiological trait: photochemical efficiency of photosystem II, under water deficit, showed significant phenotypic plasticity. We were not observed a bigger phenotypic plasticity in morphological compared with allocation traits. Our results suggest that in *L. dulcis*, (i) the models the biomass allocation and resources captation are not mutually exclusive in the prediction to water deficit, because that two models were evaluated in the answer of *L. dulcis* and they showed the same relevance to the water availability, (ii) during the plant ontogeny, the traits are expressed and they respond to environmental in a different way, (iii) *L. dulcis*, regulates its plastic answer to the water availability in the soil maximizing the capacity of exploration of the soil on the part of the root, showing on photosynthetic and hidric experimental optimal in the 60% edafic moisture.

* Investigation

** Faculty of Sciences, Program of Biology, Nelson Facundo Rodríguez.

INTRODUCCIÓN

La capacidad que posee un genotipo particular de expresar más de un fenotipo frente a la variación ambiental, es conocida como plasticidad fenotípica (PF) (Sultan 2001, González & Gianoli 2004, Pigliucci *et al.* 2006).

La plasticidad fenotípica es una propiedad de caracteres específicos en ambientes específicos, un genotipo dado puede ser plástico para un determinado carácter en un gradiente ambiental, pero otros caracteres del mismo genotipo pueden no ser plásticos en el mismo gradiente (Pigliucci 2001, Richards *et al.* 2006).

Se han propuesto dos teorías fundamentales para explicar cómo las plantas maximizan la captura de recursos a través de PF: la teoría de asignación óptima (TAO) y la teoría de forrajeo óptimo (TFO). La TAO, señala que las plantas frente a la variabilidad en la disponibilidad de recursos como la luz, el dióxido de carbono (CO₂), agua o nutrientes responden con plasticidad en la asignación de biomasa, esta plasticidad maximiza la tasa de crecimiento a través de una mayor asignación de biomasa hacia el órgano involucrado en la captura del recurso deficiente (Bloom *et al.* 1985, Dewar 1993). La TFO, señala que las plantas pueden incrementar la capacidad de responder a la variabilidad en la disponibilidad de los recursos locales mediante ajustes flexibles en la forma de crecimiento (i.e. plasticidad de caracteres morfológicos) (Bazzaz 1991, Cain *et al.* 1996).

Estas dos teorías al parecer no son mutuamente excluyentes (Cain *et al.* 1996). Además de alterar el patrón de asignación de biomasa hacia un órgano particular, las plantas pueden al mismo tiempo alterar la morfología y disposición de los órganos de forrajeo con el fin de maximizar la captura (i.e. “forrajeo”) de los recursos distribuidos heterogéneamente (Cain *et al.* 1996).

Sin embargo, la plasticidad morfológica ha sido citada en varias ocasiones como una alternativa que utilizan las plantas para regular la captura de recursos que no requieren ajustes en la asignación de biomasa (Khurana & Singh 2000, Wright & McConnaughay 2002). Así, se ha reportado plasticidad ontogenética (Wright & McConnaughay 2002) en la asignación de biomasa en respuesta a la variación en la disponibilidad de luz y nutrientes, pero no de CO₂ o agua (McConnaughay & Coleman 1999). Este fenómeno ha sido explicado mediante la modulación fisiológica que realizan los estomas para la captura y uso eficiente de esos recursos por las plantas (Bernacchi *et al.* 2000).

Acorde con lo anterior se ha sugerido que como respuesta a la variación en la disponibilidad hídrica en el suelo, debería esperarse una mayor plasticidad en caracteres morfológicos que en caracteres de asignación de biomasa (Wright & McConnaughay 2002). Sin embargo, otros trabajos han encontrado mayor variabilidad en caracteres de asignación de biomasa (Troughton 1960, Tomlinson & Anderson 1998). En estos trabajos la PF es comúnmente determinada mediante la comparación de fenotipos de plantas que crecen bajo un gradiente de disponibilidad de un factor o varios factores ambientales. Debido a que muchos caracteres varían dramáticamente a través del curso del desarrollo y crecimiento de las plantas, la variación de los caracteres inducida ambientalmente puede ser identificada comparando plantas a un tamaño y punto común en la ontogenia, en lugar de realizarlo a una misma edad (Evans 1972). No obstante, en estos trabajos no hay una cuantificación apropiada de la plasticidad fenotípica, esta solo se limita a encontrar diferencias en las trayectorias ontogenéticas de diferentes ambientes (Camargo & Rodríguez-López 2006).

Una alternativa para la apropiada cuantificación de la plasticidad ha sido formulada por Valladares *et al.* (2006). Esta propone un método para cuantificar la plasticidad fenotípica que permite la comparación estadística

entre grupos (i.e. especies o puntos en la ontogenia de una misma especie) expuestos a diferentes ambientes y esta basada en un índice que relaciona las distancias fenotípicas expresadas en mencionados ambientes (i.e. índice de plasticidad fenotípica basado en distancias relativas, RDPI, Valladares *et al.* 2006).

L. dulcis fue utilizada en este estudio para evaluar nuestra hipótesis de trabajo la cual indica que la plasticidad fenotípica es mayor en caracteres morfológicos comparada con la plasticidad de los caracteres de asignación de biomasa, en respuesta a la disponibilidad hídrica. La cuantificación de distancias fenotípicas relativas a través de la ontogenia vegetativa de esta especie nos permitió una evaluación integral de la capacidad de ajuste plástico de dicha hierba a la disponibilidad hídrica.

1. OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar, cuantificar y comparar la plasticidad fenotípica de caracteres morfológicos y de asignación de biomasa a través de la ontogenia vegetativa en clones de *L. dulcis* como respuesta a la variación en la disponibilidad de agua en el suelo.

1.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

1.2.1 Comparar la PF de caracteres morfológicos, fisiológicos y de asignación de biomasa, a través de la ontogenia vegetativa en clones de *L. dulcis*, como método de evaluación integral de la capacidad de ajuste plástico de dicha hierba.

1.2.2 Determinar en que etapa de la ontogenia se presenta plasticidad fenotípica.

2. JUSTIFICACIÓN

La especie *Lippia dulcis* fue seleccionada para este estudio, debido a que su distribución ecológica se ha asociado a un elevado requerimiento hídrico (Orellana *et al.* 2000), un alto requerimiento hídrico sugiere que estas plantas están adaptadas a dichas condiciones y que por ende se esperaría una respuesta de la planta para regular las condiciones hídricas del suelo en caso de menores disponibilidades del recurso (i.e. mantenimiento de la homeostasis, Larcher 2003), convirtiéndose en un sujeto apto para probar la hipótesis de esta investigación. Además, la especie posee un gran potencial para la agro industria Colombiana, al tratarse de una hierba fuertemente aromática, con hojas y flores intensamente dulces (Morton 1981). De acuerdo a lo reseñado, es necesario dilucidar la respuesta de *L. dulcis* al déficit hídrico, a portas de su agro industrialización.

3. METODOLOGÍA

3.1 MATERIAL VEGETAL.

Lippia dulcis Trevir (Verbenaceae), es una hierba estolonífera perenne, rastrera o decumbente, de hasta 40 cm de altura, la cual crece en matorrales, bosques húmedos tropicales y campos abandonados, siempre y cuando exista suficiente humedad (Orellana *et al.* 2000).

3.2 TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL.

El experimento fue realizado entre el 21 de abril y 3 de julio de 2006, en el área experimental del Laboratorio de Ecofisiología Vegetal de la Universidad Industrial de Santander. Se obtuvieron mediante propagación vegetativa 90 clones de *L. dulcis*, cuyo peso promedio fue de $0,75 \pm 0,25$ g, provenientes de 15 plantas madre, empleando bolsas plásticas de dos kg de suelo cuya composición fue 3:1:1 (suelo, arena y materia orgánica). Los clones se irrigaron diariamente hasta el momento de la aplicación de los tratamientos hídricos, bajo radiación (plena exposición solar), y temperatura ambiente máxima:mínima: $30^{\circ}\text{C}/14^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$. El experimento fue realizado con un diseño aleatorio. Cuando el 50% de los clones presentó las primeras dos hojas completamente expandidas (22 días después de la propagación), fueron distribuidas aleatoriamente en tres tratamientos (30 clones /tratamiento) que se diferenciaron en el contenido relativo de humedad en el suelo (CRH) así: 1) W_{80} : 80% (alto), 2) W_{60} : 60% (moderado) y 3) W_{20} : 20% (bajo). Los tratamientos fueron establecidos, previa determinación de la capacidad de retención de agua en el suelo (CRA) (Guan *et al.* 2004), y testificados en base al peso seco el cual fue de 50,20%. Siendo interpretados en términos del CRH y medidos en términos de la CRA (Gituru

et al. 2002). En cada tratamiento las plantas fueron irrigadas hasta lograr la saturación constante (SC) (100% CRA) y se esperó a que por evaporación del agua, se lograran los valores del CRH requeridos para cada tratamiento (Guan *et al.* 2004). El primer tratamiento fue establecido y mantenido a una SC del 80% CRA, el segundo tratamiento a una SC del 60% CRA, y el tercer tratamiento a una SC del 20% CRA (Tabla 1). A cada clon le fueron adicionados 500 ml de agua, cada 24 horas para el primer tratamiento, cada 48 horas para el segundo tratamiento, y cada 72 horas para los clones del tercer tratamiento. La humedad en el suelo fue evaluada a diario mediante el uso de higrómetro analítico (MOISTURE METER SOIL, Lincoln, NE 68505).

3.3 CARACTERES MORFOLÓGICOS, DE ASIGNACIÓN DE BIOMASA Y FISIOLÓGICO.

Se realizaron cinco muestreos destructivos en clones de *L. dulcis* durante la misma etapa fenológica “ontogenia vegetativa” (días 39, 45, 59, 66, 73), muestreando seis clones por tratamiento, en cada cosecha. Se cuantificó la biomasa seca de las diferentes fracciones de material vegetal: hojas, tallos, ramas, y raíces de cada clon, secándose a 80°C durante 72 h, en una estufa de ventilación forzada y pesados en balanza analítica.

El área foliar promedio para cada planta fue estimada antes del secado, mediante el uso de escáner marca Genios ColorPage-Vovid III V2. Las imágenes obtenidas fueron luego medidas con el uso del programa Compu Eye, Leaf & Symptom Area Software (Bakr 2005).

Se evaluaron seis caracteres morfológicos y tres caracteres de asignación de biomasa. Caracteres morfológicos: número de hojas (NH), longitud de las ramas (LRM) y longitud total de la raíz (LR). Según Paz (2003), Poorter & Nagel (2000), Ryser & Eek (2000), Villar *et al.* (2004), fueron estimadas: la razón del área foliar: RAF: cm^2 (hoja) g^{-1} (planta), el área foliar específica: AFE: cm^2 (hoja) g^{-1} (hoja) y la longitud específica de la raíz: LE: cm (raíz) g^{-1} (raíz). Caracteres de asignación de biomasa: razón biomasa de la raíz/biomasa foliar: R/F: gr (raíz) gr^{-1} (hojas), la fracción del área foliar: FMF: g (masa foliar) g^{-1} (masa de la planta) y la fracción de masa de la raíz: FMR: g (raíz) g^{-1} (planta).

Carácter fisiológico: se estimó la eficiencia fotoquímica máxima del fotosistema II (F_v/F_m), en tres hojas completamente expandidas (5:00 am), previamente marcadas, del estrato superior de las plantas, mediante el uso de fluorímetro no modulado Handy PEA (Hansatech Instruments Ltd). Dicha variable de fluorescencia fue integrada al experimento, debido a que efectivamente proporciona un eficaz e instantáneo estimativo del estado fisiológico de la planta cuando se expone a factores estresantes (i.e. déficit hídrico) (Maxwell & Johnson 2000), ya que es una variable directamente correlacionada con la eficiencia fisiológica de la maquinaria fotosintética, y por lo tanto representa una medida de productividad primaria, incidente en la expresión de los dos grupos de caracteres de crecimiento en comparación.

3.4 NORMAS DE REACCIÓN Y ESTIMACIÓN DEL ÍNDICE DE PLASTICIDAD FENOTÍPICA.

Fue evaluada cualitativamente la PF mediante la construcción de normas de reacción para cada uno de los caracteres en evaluación. Para probar la hipótesis planteada, se calculó la PF para cada carácter a través de la ontogenia, por la estrecha relación entre ésta y la magnitud de plasticidad expresada en cada muestreo (Schlichting & Pigliucci 1998) y se comparó la cantidad de PF expresada por los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa. Lo anterior se corroboró mediante la fragmentación de la PF expresada por cada variable en la interacción entre los tratamientos, bajo a moderado y moderado a alto, explorando sus cambios de patrón durante la ontogenia vegetativa de *L. dulcis*, mediante la estimación del índice de plasticidad (IP) de distancias relativas RDPI, el cual se establece en un rango de cero a uno (Valladares *et al.* 2006). El RDPI se calcula por medio de las distancias fenotípicas absolutas entre los individuos de un mismo genotipo y diferentes ambientes, dividido por uno de los dos valores fenotípicos, en el cual el RDPI sería la sumatoria de: $(\text{abs}(a-b) / (a+b)) / n$. Siendo: abs, el valor absoluto; n, el numero de distancias o pares de individuos y a y b, dos individuos de una misma especie en dos tratamientos diferentes. Una vez calculadas dichas distancias fenotípicas, fue calculada la mediana, correspondiente al IP, para cada carácter, y fue usada la prueba estadística de Mann-Whitney-U, para establecer si se presentaron diferencias significativas a través de la ontogenia de cada carácter individual y entre el grupo de caracteres morfológicos (1) y de asignación de biomasa (2) que exhibieron una PF significativa. Se estimó la media de la plasticidad fenotípica, para cada carácter en la interacción de los tratamientos (bajo – moderado, moderado – alto), así, como en cada edad ontogénica, calculado como el promedio del RDPI.

No se presentan los resultados del test de U, para la comparación de los grupos de caracteres morfológicos vs de asignación de biomasa en una tabla debido a la ausencia de significancia.

3.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.

Se realizó una ANOVA de dos vías, para los caracteres evaluados. Como fuentes de variación, fueron evaluadas, la edad ontogenética (cinco muestreos) y el agua (W_{20} , W_{60} , W_{80}). Estableciendo comparaciones a un tamaño y estadio común. Para lograr que todos los caracteres cumplieran con las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianza, previo a la prueba de ANOVA, fueron transformados con LN, los caracteres: NH, LRM, LR, R/F, y LE, y con \sqrt{x} , los caracteres: RAF, FMR y FMF (Zar 1999). Para evaluar el efecto de la ontogenia en los patrones de asignación de biomasa y siguiendo las recomendaciones de Evans (1972) y Wrigth & McConnaughay (2002), al realizar una aproximación funcional de la variación fenotípica de *L. dulcis* a la disponibilidad hídrica, y establecer comparaciones de plantas a un mismo tamaño, inicialmente se usó la covariante biomasa total en el análisis estadístico, pero al no hallarse diferencias significativas en la expresión de dicho carácter, fue excluido del análisis. Para los análisis estadísticos fue empleado el software SPSS (versión 13.0 para Windows).

4. RESULTADOS

4.1 EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA.

El gradiente de agua empleado afectó significativamente varios de los caracteres evaluados en los clones de *L. ducis* (Fig 1). En la tabla 2, se presentan los resultados del ANOVA, observando diferencias significativas a los tratamientos en la expresión de todos los caracteres morfológicos, de asignación de biomasa y fisiológico, excepto en LE y FMR. Los muestreos realizados en la ontogenia vegetativa ejercieron un efecto significativo en los caracteres morfológicos NH, LRM, LR, AFE, RAF y LE, en los caracteres de asignación FMF y R/F, así, como en el Fv/Fm. El NH, fue el único carácter significativo en la interacción tratamiento vs muestreo.

4.2 PLASTICIDAD FENOTÍPICA.

Los IP, fueron bajos para todos los grupos de caracteres (Tabla 3), exhibiendo medias del RDPI para los intervalos de disponibilidad hídrica muy similares en la ontogenia vegetativa, con la excepción del Fv/Fm, que presentó una plasticidad evidentemente inferior a los demás caracteres (Fig 2); evidenciándose de forma casi general, un constante cambio en el signo y magnitud del RDPI, en la interacción bajo – moderado (B-M) y moderado – alto (M-A), producto de los cambios en las trayectorias de los caracteres en la norma de reacción frente al gradiente hídrico empleado (Fig 1).

No fue evidenciada una diferencia significativa en el test de U, para la comparación de la PF expresada entre los grupos de caracteres morfológicos (grupo 1) y de asignación (grupo 2) (Tabla 3), pero sí en la expresión individual de la mayoría de dichos caracteres a lo largo de la ontogenia

vegetativa de *L. dulcis*. Los caracteres con mayor plasticidad reportada a partir de las medias de su RDPI, fueron, la LRM, la RAF y la R/F, entretanto la razón Fv/Fm, fue el carácter que expresó las medias mas bajas en el RDPI, para las interacciones B-M y M-A, a lo largo de la ontogenia vegetativa (Tabla 3).

Los RDPI para cada carácter evaluado a través del curso de la ontogenia vegetativa de *L. dulcis* en el intervalo de disponibilidad hídrica B-M y M-A, son presentados en la figura 2. Hallando como caracteres significativos en el test de U, a los 39 días, tan solo el carácter FMF, cuyo patrón positivo de plasticidad correspondió a un aumento en biomasa con el incremento en el CRH. Para los 45 días, como caracteres altamente significativos, se halló la RAF, con un patrón de plasticidad positivo, presentando una mayor expresión con el incremento del CRH; la LRM, con signo negativo en el rango B-M y signo positivo en M-A, disminuyó con un CRH moderado (W_{60}), y se incrementó con el CRH W_{80} ; la Fv/Fm, presentó signo positivo en el rango hídrico B-M y signo negativo en M-A, respuesta en la cual el Fv/Fm se incrementó en el CRH W_{60} , y se redujo al CRH W_{20} y W_{80} . Al día 59, no se presentaron diferencias significativas en la magnitud de la expresión fenotípica de los caracteres evaluados. No obstante, se presentaron cambios en el patrón de plasticidad a la disponibilidad de agua.

En el día 66, al inicio del surgimiento de botones florales, como carácter altamente significativo y cuyo patrón de plasticidad fue positivo, el NH presentó un mayor número de unidades en el tratamiento W_{80} ; con una expresión significativa los caracteres FMF y RAF presentaron como patrón análogo un continuo signo negativo para el rango B-M y signo positivo en M-A, describiendo un decrecimiento en el tratamiento de moderado CRH (W_{60}). En los 73 días de la ontogenia, los clones de *L. dulcis* ya en plena floración, solo presentaron como carácter moderadamente significativo al Fv/Fm, con

un patrón de plasticidad de continuo signo negativo, evaluando su decrecimiento con el incremento en la disponibilidad hídrica.

4.3 NORMAS DE REACCIÓN.

Las normas de reacción confirmaron de manera general los patrones de variación descritos en el RDPI, así, como un incremento en la magnitud de plasticidad de todos los caracteres a lo largo de la ontogenia a la disponibilidad de agua, excepto el Fv/Fm (Fig 1). En los caracteres morfológicos, el NH, expresó una significativa alteración en las trayectoria de su norma de reacción, y redujo su expresión en el tratamiento W_{60} , al igual que en la LRM, y LR (Fig 1a, b, c); asimismo, fue evidenciada una reducción en la expresión fenotípica de los caracteres AFE, RAF con el déficit hídrico (W_{20}) (Fig 1d, e). Los patrones de plasticidad en la asignación de biomasa, fueron cualitativamente y cuantitativamente antagónicos, hallando como el carácter foliar FMF, redujo su biomasa con la limitación hídrica, acentuándose en el tratamiento del CRH W_{20} (Fig 1f). Entretanto, el carácter R/F, se incrementó con la reducción del CRH, exhibiendo su máxima expresión fenotípica con un bajo CRH (W_{20}). Por lo tanto, el incremento significativo en biomasa alocada hacia la raíz evaluado en la R/F frente a bajo CRH (W_{20}) ocurre en detrimento de la biomasa foliar, evaluada en el FMF (Fig 1f, h).

El carácter fisiológico, eficiencia fotoquímica máxima del FSII (Fv/Fm, en hojas adaptadas a la oscuridad), mostró una mayor expresión en moderada disponibilidad hídrica (CRH W_{60}) y disminución a baja y alta disponibilidad hídrica (CRH W_{20} , y W_{80}). Es así, que todos los valores indican posible estrés, y se encontró en el tratamiento W_{80} a los 73 días, un valor cercano a 0,65 lo cual sugiere posible fotoinhibición.

4.5 ONTOGENIA.

Fue evidenciado un notorio efecto ontogénico independiente de los tratamientos en la expresión del carácter de asignación: R/L evaluado en el decrecimiento general en su magnitud plástica el día 73 (Fig 1h). Igualmente, el carácter morfológico: NH, alteró su patrón de plasticidad el día 73, con reducción en unidades a moderada disponibilidad hídrica (W_{60}); y el AFE, redujo evidentemente sus pendientes y patrón de expresión entre los 59-73 días (Fig 1a, d). Y el carácter fisiológico Fv/Fm, decayó gradualmente durante la ontogenia vegetativa, a partir del día 59 (Fig 1j).

5. DISCUSIÓN

5. 1 PLASTICIDAD MORFOLÓGICA, EN LA ASIGNACIÓN DE BIOMASA Y FISIOLÓGICA EN RELACIÓN A LA TOLERANCIA A LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA.

La disponibilidad de agua es una de las mas importantes limitantes de la fotosíntesis y productividad de las plantas (Tezara *et al.* 1999). Las plantas pueden reducir su crecimiento en suelos secos debido a la deshidratación de los tejidos y a la reducción en la disponibilidad de minerales (Caldwell 1994). Situación en la cual al limitarse el crecimiento, las plantas como dinámica de la expresión plástica morfológica reducen el diámetro de las raíces, lo cual incrementaría efectivamente su longitud y el área de superficie radicular gramo por tejido invertido para la toma de los recursos (Ryser & Eek 2000). Patrón evidenciado en el incremento de la LR durante el déficit hídrico (W_{20}), como estrategia que valida las asunciones de la TFO, en la alteración en morfología radicular, al maximizar la eficiencia en la captura de recursos (Espeleta & Donovan 2002, Villar Salvador 2003), como método de compensación morfológica con flexibilidad fenotípica en la tolerancia al estrés (Sultan 2001). Es así, que las evidencias empíricas y teóricas sugieren que la PF en la raíz sería una propiedad que habría evolucionado para ayudar a las plantas a tolerar la heterogeneidad espacial y temporal del suelo (Callaway *et al.* 2003, Hodge 2006) y como mecanismo adaptativo que permitiría que las plantas lograran un balance en los costos de construcción y mantenimiento de la raíz vs los beneficios de la eficiencia de exploración y transporte de los recursos (Ryser & Eek 2000).

En muchas regiones, para muchos cultivos, el exceso de agua es uno de los mayores limitantes de su productividad (Jackson & Colmer 2005), afectando el rendimiento de las cosechas (Setter & Waters 2003), al limitar el suministro de oxígeno en el suelo, restringiendo su exploración por las raíces (Doussan *et al.* 2003). Respuesta evaluada en el tratamiento W_{80} , en el cual se habría generando algún grado de anoxia radicular, propiciando ajustes en la LR. Por lo tanto, frente al 80% del CRH, las raíces alteraron su patrón de crecimiento incrementando su longitud, como estrategia plástica morfológica que les permitió tratar de escapar a algún grado de anoxia radicular, al lograr maximizar la exploración de áreas del substrato con una mejor oxigenación, limitando con ello el crecimiento foliar.

Nuestro análisis experimental indica que fue alterada la expresión fenotípica de los caracteres AFE y RAF, con detrimento frente a la limitación hídrica, acentuado al déficit hídrico (W_{20}), tal como ha sido reseñado para *Amaranthus* (Liu & Stützel 2004); soportando las predicciones de la TAO en *L. dulcis*. Es así, que se considera que la reducción en el AFE, en condiciones de sequía sería una estrategia para mejorar la eficiencia en el uso del agua (Wright *et al.* 1994) al reducir el área en contacto con el medio incidente, reduciendo la evapotranspiración foliar.

Se ha descrito como la raíz en la limitación hídrica puede incrementar su biomasa y potencial de adquisición de agua y nutrientes minerales (Caldwell 1994, Poorter & Nagel 2000). Es así, que nosotros hallamos que incorporada a la alteración en la morfología radicular reseñada, se incrementó la R/F en la limitación hídrica, validando la TAO, como ajuste plástico en la búsqueda de eficiencia en la captura del agua. Por lo tanto, la presunción de partición óptima para el R/F, fue consecuencia del incremento de asignación de biomasa hacia la raíz, en el re direccionamiento de la biomasa foliar evaluada en el decrecimiento en la FMF.

Liu & Stützel (2004), reportaron como a nivel foliar para *Amaranthus*, se observó un efecto negativo en la asimilación de carbono y crecimiento, bajo déficit hídrico. Respuesta que pudimos evidenciar en la alteración significativa de las variables foliares, como el decrecimiento evaluado en la FMF, carácter que fue un importante regulador en la expresión plástica de *L. dulcis*, los días 39 y 66.

Cornic (1994) ha reportado como el Fv/Fm es muy resistente al estrés hídrico. Contrastando con ello, hallamos una significativa reducción del Fv/Fm en el déficit hídrico (W_{20}), ya que para dicha situación se ha señalado un decrecimiento progresivo en las tasas fotosintéticas por unidad de masa seca foliar (Poorter & Nagel 2000), al inducir el cierre estomático y reducir la disponibilidad de CO₂ en los cloroplastos (Cornic 1994). Expresión fisiológica que como generalidad sería consistente con la reducción del AFE y RAF en la acentuación del déficit hídrico.

La reducción en el Fv/Fm en alto CRH W_{80} , ajusta dicho tratamiento como generador de estrés hídrico por saturación. Los mayores valores para el Fv/Fm hallados en moderada disponibilidad hídrica (W_{60}), indica que dicho tratamiento sería el nivel óptimo fotosintético y óptimo hídrico experimental en la expresión fisiológica de *L. dulcis*, aún cuando dicho Fv/Fm no alcanzó el valor óptimo reportado para plantas no estresadas (0,83) (Krause & Weis 1991). Dicho óptimo hídrico (W_{60}), habría guiado la menor expresión en LR, como mecanismo de economía del crecimiento de *L. dulcis*.

El único caso donde el Fv/Fm se ve afectado negativamente fue el día 45 (W_{80}), posiblemente por el efecto de anoxia radical por un exceso de agua como posible error en el control de dicho tratamiento. Exceptuando este punto (día 45 W_{80}) en general el Fv/Fm indica que la especie y sus clones es muy resistente al déficit hídrico y indica que no hubo indicios reales en fotoinhibición. Aun cuando los máximos valores de este parámetro fueron

0.78 posiblemente a que el pulso saturante fue muy bajo ($2500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La baja plasticidad evaluada en el Fv/Fm, contrasta con los resultados del test de U para el RDPI, el cual señala como dicho Fv/Fm fue un importante regulador en la expresión plástica de *L. dulcis* a los 45 y 73 días de la ontogenia vegetativa.

5.2 EFECTO ONTOGENÉTICO EN LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA.

Hunt (1990), reportó cómo durante la fase de crecimiento vegetativa (etapa juvenil) de muchas plantas herbáceas se presentan elevadas razones raíz/vástago, las cuales declinan con la madurez. Dicho patrón se evaluó en el carácter R/F (73 días), señalando un importante efecto ontogénico en la expresión fenotípica de la raíz. El NH, invirtió su patrón de respuesta con depresión en W_{60} a los 73 días, así, como el AFE, igualmente alteró las pendientes de sus trayectorias fenotípicas de forma independiente a los tratamientos, los días 59, 66 y 73 de la ontogenia; respuesta que correlacionamos con el surgimiento de los primeros botones florales al inicio de la etapa reproductiva de *L. dulcis*. Etapa para la cual Taiz & Zeiger (2002), describen la translocación de la biomasa almacenada (i.e. tallo y raíz), al movilizar dichas reservas en demanda del inicio de la formación de las flores y frutos, lo cual conllevaría a que se experimenten procesos de senescencia foliar, cuyo proceso degenerativo, induce la movilización de los nutrientes foliares hacia otros órganos de la planta (i.e. hojas juveniles, flores y frutos) (Peñarrubia & Moreno 2001), reservas que una vez agotadas, inducirían procesos de degradación de clorofilas, pérdida de cloroplastos funcionales (Thomas *et al.* 2001), con posible incremento en la densidad tisular, decrecimiento en el AFE y como consecuencia en la RAF (Galmés *et al.* 2005), de las concentraciones de nitrógeno foliar y bajas tasas fotosintéticas. Fenómeno que consideramos así mismo, generador de la reducción del Fv/Fm, a los 59, 66 y 73 días de la ontogenia.

6. CONCLUSIONES

Nuestros resultados sugieren que *L. dulcis* exhibe una notable tolerancia a la disponibilidad hídrica, característica que en su hábitat natural le podría significar una ventaja competitiva potencial, que repercutiría en su éxito ecológico al afrontar las fluctuaciones hídricas que se viven en su ambiente local y en las condiciones ambientales actuales.

Se evidenció la capacidad plástica de *L. dulcis* para alterar sus patrones de respuesta a la disponibilidad de agua, con ajustes en la asignación de biomasa y en la morfología radicular, logrando alterar su patrón (i.e. NH), duración y la magnitud de las interacciones mediadas por cada carácter al gradiente de agua empleado, así, que en cualquier caso, la PF es una propiedad de caracteres específicos respecto a las influencias medioambientales específicas (Chambel *et al.* 2005), que puede o no presentar relevancia en una determinada edad ontogénica, así, que un carácter con baja PF como el Fv/Fm, pudo actuar como importante regulador de la expresión plástica de *L. dulcis* al agua. Los caracteres expresan y responden al ambiente de forma diferente a lo largo de la ontogenia de la planta.

L. dulcis desplegó plasticidad significativa tanto para caracteres morfológicos, de asignación de biomasa y fisiológico, como respuesta a la disponibilidad de agua, sin embargo, las evidencias no permitieron probar positivamente las predicciones de Wright & McConnaughay (2002), al evidenciar como *L. dulcis* a la variación en la disponibilidad del agua presenta la misma magnitud en plasticidad morfológica y de asignación, denotando como la expresión de los

dos grupos de caracteres presentaron igual relevancia en la expresión reguladora al agua. Igualmente, nuestros resultados sugieren la expresión de la misma cantidad de plasticidad a través de la ontogenia vegetativa, al no existir una notoria variación en el RDPI que soporte lo contrario.

La diferencia significativa detectada en el NH, en la interacción tratamiento vs muestreo, señala como esto podría afectar de manera considerable el balance de carbono de las plantas. Aun cuando existan diferencias significativas por tratamiento o por muestreos.

L. dulcis, presentó un importante efecto ontogénico en la expresión de los caracteres NH, AFE, R/L y Fv/Fm, indiferente de la condición del recurso agua.

Los modelos de asignación óptima y captura u forrajeo óptimo no son mutuamente excluyentes en las predicciones a la disponibilidad de agua, ya que el modelo de asignación óptima guió la respuesta alométrica de las hojas a la disponibilidad hídrica como mecanismo de regulación del uso eficiente del agua y a que dichos modelos en conjunto fueron evaluados en la expresión plástica de la raíz, como estrategias que maximizan la capacidad de captura del agua, y con igual relevancia en el ajuste que realiza *L. dulcis* a la disponibilidad del agua. Sin embargo aun cuando *L. dulcis* es una especie restringida a condiciones de humedad estables, exhibe una capacidad de compensación morfológica en la expresión radicular que le permite flexibilizar su respuesta plástica a la limitación en la humedad del sustrato. Esta especie exhibe un óptimo fotosintético e hídrico experimental a un 60% de CRH del suelo.

7. AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis padres y familia por su paciencia y fe en mis capacidades, a mi abuelo Joaquín Cújar, cuya compañía para este gran día fue mi sueño y lo cual siento así en este momento, así, como a mi amigo Camilo Leuro de quien siempre tendré en mi mente su alegría.

Los autores agradecen al biólogo Iván Darío Camargo-Rodríguez por sus sugerencias e invaluable colaboración, al Doctor Fernando Valladares por su gentileza, apoyo con material bibliográfico y ayuda en la mejoría de la redacción del manuscrito de mi tesis, y a COLCIENCIAS (CO-432) – CENIVAM por el apoyo financiero para la ejecución del proyecto. JMVC, agradece a la Escuela de Biología de la UIS por mi formación profesional.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAKR, E.M. 2005.** A new software for measuring leaf area, and area damaged by *Tetranychus urticae* Koch. *Journal of Applied Entomology* 129:173-175.
- BAZZAZ, F.A. 1991.** Habitat selection in plants. *American Naturalist* 137:116–130.
- BERNACCHI, C.J., COLEMAN, J.C., BAZZAZ, F.A. & MCCONNAUGHAY, K.D.M. 2000.** Biomass allocation in old-field annual species grown in elevated CO₂ environments: no evidence for optimal partitioning. *Global Change Biology* 6:855-863.
- BLOOM, A.J., CHAPIN, F.S. & MOONEY, H.A. 1985.** Resource limitation in plants-an economic Analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:363-392.
- CAIN, M.L., DUDLEY, D.A. & EVANS, J.P. 1996.** Spatial models of foraging in clonal plant species. *American Journal of Botany* 83:76-85.
- CALDWELL, M.M. 1994.** Exploiting nutrients in fertile microsites. *En Exploitation of environmental heterogeneity by plants* (M. M. Caldwell & R.W. Pearcy, eds.). Academic Press, New York, p.325-347.
- CALLAWAY, R.M, PENNINGS, S.C. & RICHARDS, C.L. 2003.** Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84:1115-1128.
- CAMARGO, I.D. & RODRIGUEZ-LOPEZ, N. 2006.** New perspectives to study the biomass allocation and its relationship with the functioning of plants in neotropical ecosystems. *Acta Biológica Colombiana* 11:75-87.
- CHAMBEL, M. R., CLIMENT, J., ALÍA, R. & VALLADARES, F. 2005.** Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investigación Agraria: Sistema de Recursos Forestales* 14:334-344.

- CORNIC, G. 1994.** Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. *En: Photoinhibition o Photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field.* (N.R Baker & J.R Bowyer, eds.). Oxford: BIOS Scientific Publishers, United Kingdom, p.297-313.
- DEWAR, R.C. 1993.** A root: shoot partitioning model based on carbon–nitrogen–water interactions and Münch phloem flow. *Functional Ecology* 7:356-368.
- DOUSSAN, C., PAGÉS, L. & PIERRET, A. 2003.** Soil exploration and resource acquisition by plant roots: an architectural and modeling point of view. *Agronomie* 23:419-431.
- ESPELETA, J.F. & DONOVAN, L.A. 2002.** Fine root demography and morphology in response to soil resources availability among xeric and mesic sandhill tree species. *Functional Ecology* 16:113-121.
- EVANS, G.C. 1972.** *The Quantitative Analysis of Plant Growth.* University of California Press, CA, p.734.
- GALMÉS, J., CIFRE, J., MEDRANO, H. & FLEXAS, J. 2005.** Modulation of relative growth rate and its components by water stress in Mediterranean species with different growth forms. *Oecologia* 145:21-31.
- GITURU, W.R., WANG, Q.F., WANG, Y. & GUO, Y.H. 2002.** Pollination ecology, breeding system, and conservation of *Caldesia grandis* (Alismataceae), an endangered marsh plant in China. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 43:231-240.
- GONZÁLEZ, A.V. & GIANOLI, E. 2004.** Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta Oecologica* 26:185-190.
- GUAN, B.H., YING, G.E. & CHANG, J. 2004.** Phenotypic plasticity of *Mosla chinensis* and *M. scabra* (Labiatae) response to soil water status. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 45:229-236.
- HODGE, A. 2006.** Plastic plants and patchy soils. *Journal of Experimental Botany* 57:401-411.

- HUNT, R. 1990.** Basic growth analysis. Unwin Hyman, Londres, Reino Unido.
- JACKSON, M.B. & COLMER, T.D. 2005.** Response and Adaptation by Plants to Flooding Stress. *Annals of Botany* 96:501-505.
- KHURANA, E. & SINGH, J.S. 2000.** Influence of seed size on seedling growth of *Albizia procera* under different soil water levels. *Annals of Botany* 86:1185-1192.
- KRAUSE, G.H. & WEIS, E. 1991.** Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42:313-349.
- LARCHER, W. 2003.** Physiological plant ecology. 4th ed. Springer, Berlin, p.513.
- LIU, F. & STÜTZEL, H. 2004.** Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Scientia Horticulturae* 102:15–27.
- MAXWELL, K. & JOHNSON, G.N. 2000.** Chlorophyll fluorescence a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51:659-668.
- MCCONNAUGHAY, K.D.M. & COLEMAN, J.E. 1999.** Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology* 80:2581-2593.
- MORTON, J. 1981.** Atlas of Medicinal Plants of Middle America. (C.C. Thomas, eds.). New York, p.746.
- ORELLANA, A.D., MARTÍNEZ, J.V. & CÁCERES, A. 2000.** Agrotecnología para el cultivo del orozuz o hierba dulce. *En* Fundamentos de agrotecnología de cultivo de plantas medicinales Iberoamericanas (J.V. Martínez, H.Y. Bernal & A. Cáceres, eds.). Publicación del Convenio Andrés Bello (CAB) y Tecnología para el desarrollo (CYTED) Santafé de Bogotá, DC., Colombia, p.269-276.

- PAZ, H. 2003.** Root/Shoot Allocation and Root Architecture in Seedlings: Variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica* 35:318-332.
- PEÑARRUBIA, L. & MORENO, J. 2001.** Senescence in Plants and Crops. *En: Handbook of Plant and Crop Physiology.* (M. Pessarakli, eds.). The University of Arizona Tucson, Arizona NewYork, p. 181-202.
- PIGLIUCCI, M. 2001.** Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. John Hopkins University Press, Baltimore, p.356.
- PIGLIUCCI, M., MURREN, C.J. & SCHLICHTING, C.D. 2006.** Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *The Journal of Experimental Biology* 209:2362-2367.
- POORTER, H. & 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.
- RICHARDS, C.L., BOSSDORF, O., MUTH, N.Z., GUREVITCH, J. & PIGLIUCCI, M. 2006.** Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology letters* 9: 981-993.
- RYSER, P. & EEK, L. 2000.** Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany* 87:402-411.
- SCHLICHTING, C.D. & PIGLIUCCI, M. 1998.** Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sinauer Associates, Sunderland, p.387.
- SETTER, T.L. & WATERS, I. 2003.** Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant and Soil* 253:1-34.
- SULTAN, S.E. 2001.** Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology* 82:328-343.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. 2002.** *Plant Physiology.* 3rd ed., Sinauer Associates, Inc, Sunderland, USA, p.690.

- TEZARA, W., MITCHELL, V.J., DRISCOLL, S.D. & LAWLOR, D.W. 1999.** Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 40:914-917.
- THOMAS, H., OUGHAM, H., HÖRSTENSTEINER, S. 2001.** Recent advances in the cell biology of chlorophyll catabolism. *Advanced Botanical Research* 35:2-52.
- TOMLINSON, P.T. & ANDERSON, P.D. 1998.** Ontogeny affects response of northern red oak seedlings to elevated CO₂ and water stress. II. Recent photosynthate distribution and growth. *New Phytologist* 140:493-504.
- TROUGHTON, A. 1960.** Further studies on the relationship between the shoot and root systems of grasses. *Journal of the British Grassland Society* 15:41-47.
- VALLADARES, F., SÁCHEZ, D. & 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.
- VILLAR, R., RUIZ-ROBLETO, J., QUERO, J.L., POORTER, H., VALLADARES, F. & MARAÑÓN T. 2004.** Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. *En* Valladares F, *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S. A, Madrid, p.191-227.
- VILLAR-SALVADOR, P. 2003.** Importancia de la calidad de planta en los proyectos de revegetación. *En* Restauración de Ecosistemas Mediterráneos, (J.M. Rey, T. Espigares & J.M. Nicolau eds). Universidad de Alcalá / Asociación Española de Ecología Terrestre, p.65-86.
- WRIGHT, S. & MCCONNAUGHAY, K.D.M. 2002.** Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology* 17:119-131.
- WRIGHT, G.C., RAO, R.C.N. & FARQUHAR, G.D. 1994.** Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in peanuts under water deficit conditions. *Crop Science* 34:92-97.
- ZAR, J.H. 1999.** Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey, p.663.

Agua en el suelo	Tratamientos			
	W_{20}	W_{60}	W_{80}	SC
CRH (%)	20-100	60-100	80-100	90-100
CAA (%)	6,0-50,20	27,8-50,20	31,8-50,20	40,8-50,20

Tabla 1

Carácter	Tratamiento (T)		Muestreo (M)		T X M	
	(df= 2)		(df= 4)		(df= 8)	
	F	P	F	P	F	P
Morfológicos						
Número de hojas	7.138	***	13.466	***	2.557	*
Longitud de las ramas	7.729	***	3.013	*	.800	NS
Longitud de la raíz	2.832	*	9.564	***	.403	NS
Área foliar específica	3.295	*	3.641	**	.112	NS
Razón del área foliar	10.928	***	8.449	***	.155	NS
Longitud específica de la raíz	1.581	NS	3.569	*	.252	NS
Asignación de biomasa						
Fracción de masa de la raíz	.968	NS	.804	NS	.419	NS
Fracción de masa foliar	8.421	***	6.723	***	.288	NS
Razón biomasa de la raíz/biomasa foliar	6.514	**	3.638	**	.343	NS
Fisiológico						
Eficiencia cuántica del fotosistema II	4.094	*	7.731	***	1.103	NS

Tabla 2

CARÁCTER	BAJO - MODERADO	MODERADO - ALTO
Morfológico		
Número de hojas	0,261	0,259
Longitud de las ramas	<u>0,308</u>	<u>0,351</u>
Longitud de la raíz	0,245	0,244
Razón del área foliar	<u>0,301</u>	<u>0,312</u>
Área foliar específica	0,147	0,125
Asignación de biomasa		
Fracción de masa foliar	0,233	0,216
Razón masa de la raíz/masa foliar	<u>0,345</u>	<u>0,304</u>
Fisiológico		
Eficiencia cuántica del fotosistema II	<u>0,035</u>	<u>0,049</u>
Media	0,234	0,232

Tabla 3

Figura 1

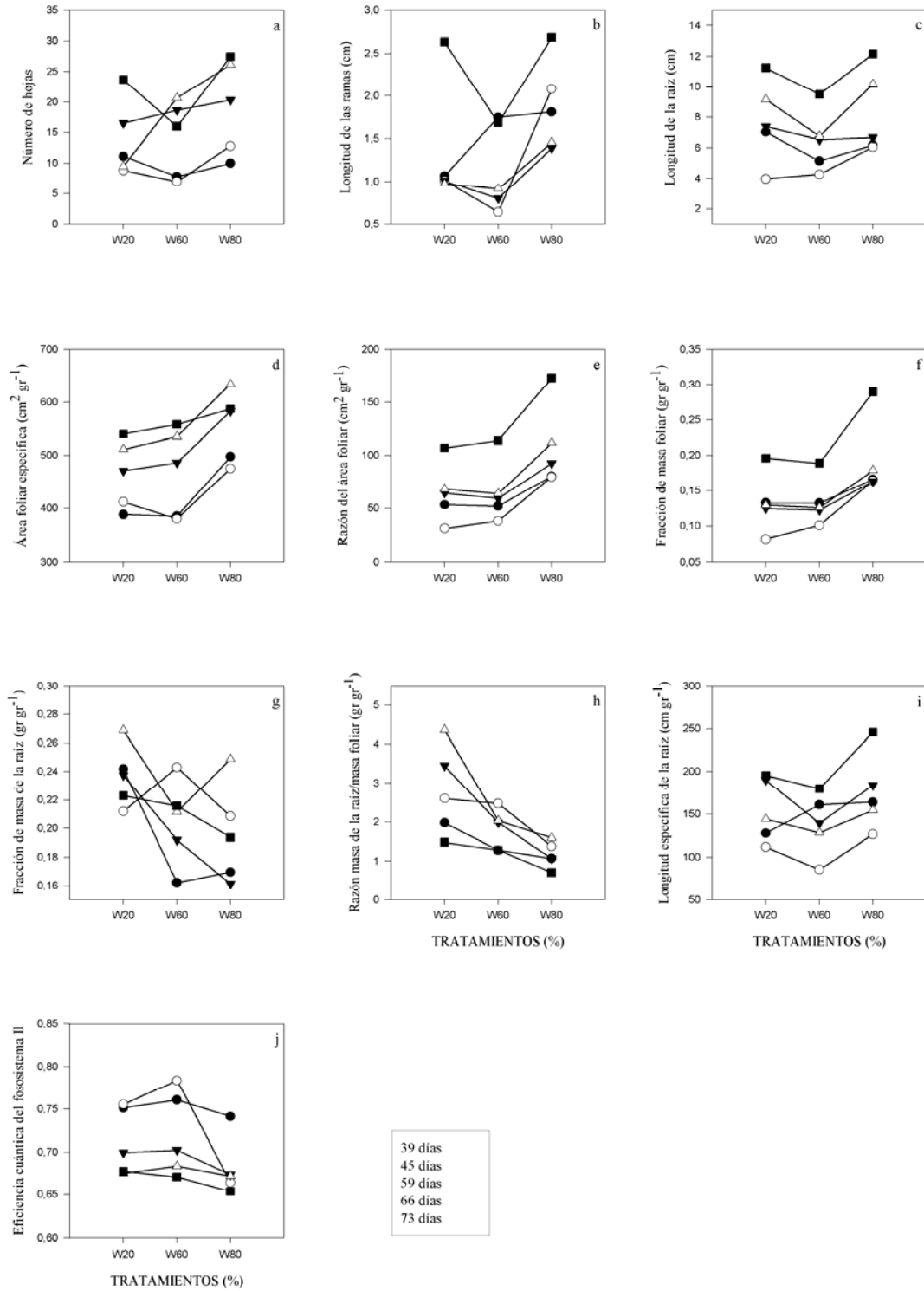
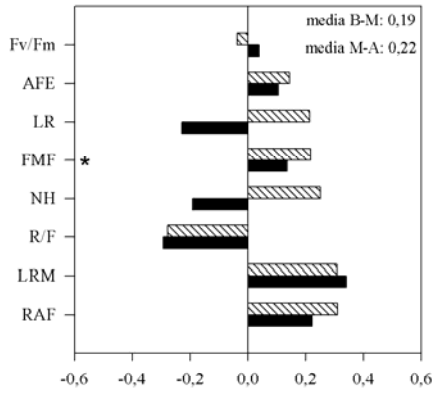
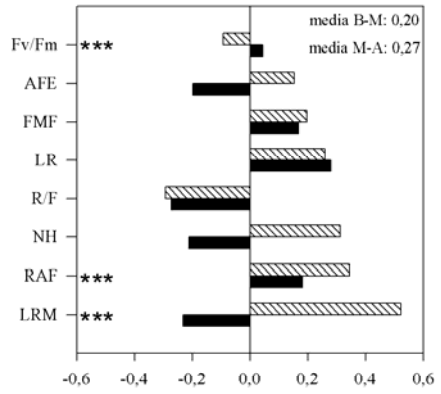


Figura 2

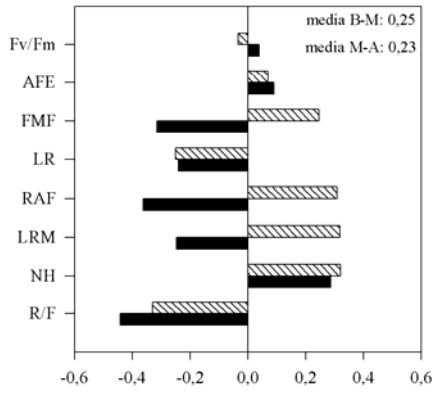
39 días



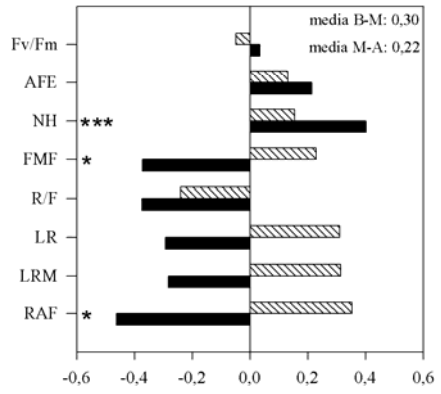
45 días



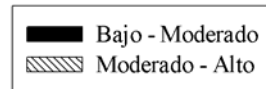
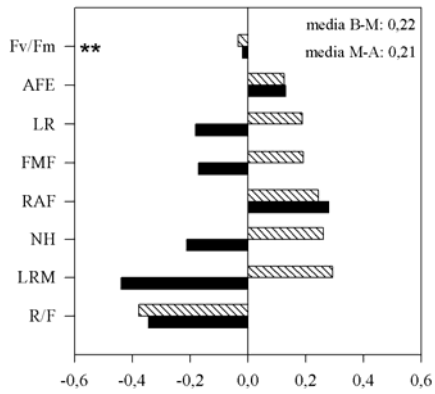
59 días



66 días



73 días



RDPI