

**CRECIMIENTO Y VARIACIÓN FENOTÍPICA EN PLANTAS JOVENES DE
Tabebuia chrysantha Y *T. rosea* (BIGNONACEAE) EN RESPUESTA A LA
DISPONIBILIDAD DE LUZ**

MARIA ALEJANDRA ORDOÑEZ REY

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

**CRECIMIENTO Y VARIACIÓN FENOTÍPICA EN PLANTAS JOVENES DE
Tabebuia chrysantha Y *T. rosea* (BIGNONACEAE) EN RESPUESTA A LA
DISPONIBILIDAD DE LUZ**

MARIA ALEJANDRA ORDOÑEZ REY

Informe Pasantía de Investigación presentada para optar al título de Bióloga

**Tutor NELSON RODRÍGUEZ LÓPEZ
MSc. Fisiología Vegetal**

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

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCION	12
1. MATERIALES Y METODOS	15
1.1 Diseño experimental, variables de crecimiento y de asignación de biomasa.	15
1.2 Análisis estadístico	16
1.3 Cuantificación de la plasticidad y comparación inter-específica	17
1.4 Arquitectura de la planta	17
2. RESULTADOS	17
2.1 Crecimiento y asignación de biomasa	17
2.2. Tasa de crecimiento relativo y sus componentes	18
2.3 Plasticidad fenotípica	18
2.4 Análisis arquitectural	19
3. DISCUSION	20
4. CONCLUSIONES	22
REFERENCIAS	22

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Biomasa seca total acumulada en plantas jóvenes de <i>T. chrysantha</i> y <i>T. rosea</i> en respuesta a la disponibilidad de luz, al final del experimento.(n=7± e.s)	27
Figura 2. TRC para cada una de los intervalos durante la colecta de las dos especies en los dos tratamientos.	27
Figura 3. Tasa relativa de crecimiento (TRC) para <i>Tabebuia chrysantha</i> (circulo blanco) y <i>Tabebuia rosea</i> (circulo negro), en respuesta a diferente disponibilidad lumínica, 35% (LB) y 100% (LA).	28
Figura 4. Coeficientes de respuesta al crecimiento (CRC) para la TRC en <i>T. chrysantha</i> (barras blancas) y <i>T. rosea</i> (barras negras).	28
Figura 5. Norma de reacción de caracteres de asignación de biomasa en <i>Tabebuia chrysantha</i> (izquierda) y <i>Tabebuia rosea</i> (derecha), creciendo en dos ambientes con diferente disponibilidad de luz, 35% (LB) y 100% (LA). Las graficas muestran la respuesta de cada carácter examinado en las diferentes colectas. Los caracteres analizados son: (a,f) área foliar (AF); (b,g) área foliar específica (AFE); (c,h) fracción de masa de la hoja (FMH); (d,i) fracción de masa de la raíz (FMR); (e,j) fracción de masa del tallo (FMT).	29
Figura 6. Norma de reacción de caracteres morfológicos en <i>Tabebuia chrysantha</i> (izquierda) y <i>Tabebuia rosea</i> (derecha) en respuesta a la disponibilidad de luz, 35% (LB) y 100% (LA) en cada época de colecta. Los caracteres analizados son: (a,g) altura de la planta; (b,h) diámetro de la base del tallo(DT); (c,i) número de hojas(NH); (d,j) número de entrenudos (NE); (e,k) longitud del peciolo (LP); (f,l) longitud de la raíz (LR).	30

Figura 7. Índice de plasticidad fenotípica (IP) de caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en plantas jóvenes de *T. chrysantha* (barras blancas) y *T. rosea* (barras negras), en respuesta a la disponibilidad de luz. Caracteres morfológicos: altura de plantas (Altura) Longitud del peciolo (LP), diámetro del tallo (DT), área foliar (AF); número de entrenudos (EN); número de hojas (NH). Caracteres de asignación de biomasa: Fracción de masa foliar (FMH); fracción de masa de la raíz (FMR); fracción de masa del tallo (FMT); masa seca de la raíz (MSR); masa seca de la hoja (MSH); masa seca del tallo (MST). Razones alométricas: razón de área foliar (RAF); área foliar específica (AFE); razón raíz-parte aérea (R/PA); razón altura-diámetro tallo (A/DT). 31

Figura 8. Eficiencia en la absorción de luz (E_a) durante el transcurso del día. Los puntos blancos representan la especie *T. Chrysantha* y los puntos negros, *T. rosea*. A. Tratamiento 1 (LB); B. Tratamiento 2 (LA). 32

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Asignación de biomasa en los diferentes órganos de plantas jóvenes de <i>T. chrysantha</i> y <i>T. rosea</i> . Letras mayúsculas iguales en una misma línea indica que no hay diferencias entre los tratamientos LB y LA para cada especie ($P < 0,05$) por el test de U-Mann-Whitney. Letras minúsculas iguales en una misma línea indica que no hay diferencias para un mismo tratamiento entre las dos especies ($P < 0,05$) por el test de U-Mann-Whitney. Los valores representan la media ($n=7$).	33

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
Anexo 1. Variación de los componentes de TRC a lo largo de la ontogenia. Los círculos blancos representan el tratamiento 1 (LB) y los círculos negros representan el tratamiento 2 (LA). a, d. Área foliar específica (SLA); b, e. Fracción de masa de la hoja (LWF); c, f. Tasa asimilatoria neta (ULR)	34
Anexo 2. Kruskal Wallis para caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en (A), <i>T. chrysantha</i> y (B), <i>T. rosea</i> , en respuesta a la disponibilidad de luz. *P<0,05; **P<0,01; ***P<0,001.	35
Anexo 3. Arquitectura y modelo 3-D de las plantas de <i>Tabebuia chrysantha</i> y <i>Tabebuia rosea</i> .a. Modelo de la hoja; b. Modelo de planta en vista lateral, azimut=0 y altitud=0; c. Modelo de la planta en vista superior, azimut=0 y altitud=90.	36

RESUMEN

TITULO: CRECIMIENTO Y VARIACIÓN FENOTÍPICA EN PLANTAS JOVENES DE *Tabebuia chrysantha* Y *T. rosea* (BIGNONACEAE) EN RESPUESTA A LA DISPONIBILIDAD DE LUZ *

AUTOR: MARIA ALEJANDRA ORDOÑEZ REY **

PALABRAS CLAVE: *Tabebuia* sp. – Luz- Tasa Relativa de Crecimiento- Asignación de biomasa- Plasticidad Fenotípica

DESCRIPCION:

La luz es el factor más importante que limita el crecimiento de las plantas en el bosque seco tropical. El género *Tabebuia* sp. es óptimo para programas de recomposición vegetal en áreas degradadas y fragmentadas, por esa razón, la implementación de estrategias de reforestación y el uso adecuado de estas especies requiere de estudios que permitan determinar las demandas eco-fisiológicas de las plantas en el ambiente en el que suelen estar expuestas. En este trabajo se analizó la tasa de crecimiento relativa (TRC), la asignación de biomasa, la variación fenotípica en la plantas de las especies *Tabebuia chrysantha* y *T. rosea* en dos ambientes de disponibilidad de luz: baja y alta. Se evaluaron los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa a través de la ontogenia para determinar el coeficiente de respuesta al crecimiento y el aporte de los mismos a la TRC, mediante pruebas no paramétricas; y se calculó el índice de plasticidad fenotípica. Se realizó un modelo arquitectural de las plantas para simular la eficiencia en la captura de luz en el software Y-plant. El proceso de asignación de biomasa para las especies del género *Tabebuia* sp. que se estudiaron cumplen con la predicción del equilibrio funcional. La TRC y la biomasa seca total variaron a lo largo de las evaluaciones realizadas. *Tabebuia rosea* muestra el mayor crecimiento en condición de alta disponibilidad lumínica, por otro lado, *Tabebuia chrysantha* exhibe mayor crecimiento en condiciones baja de luz. La plasticidad fenotípica fue mayor en *T. rosea*, no obstante, algunos rasgos morfológicos, arquitecturales y de asignación de biomasa presentan mayor plasticidad en *T. chrysantha*. Los resultados obtenidos sugieren que la disponibilidad de luz evoca alteraciones en los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa, modificando los rasgos arquitecturales de la planta y por ende permitiéndoles tolerar ambientes adversos.

*Trabajo de Grado, Modalidad Pasantía de Investigación

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Tutor, Nelson Rodríguez López

ABSTRACT

TITLE: GROWTH AND PHENOTYPIC VARIATION IN YOUNG PLANTS *Tabebuia chrysantha* AND *T. rosea* (Bignoniaceae) IN RESPONSE TO THE AVAILABILITY OF LIGHT *

AUTHOR: MARIA ALEJANDRA ORDOÑEZ REY **

KEY WORDS: *Tabebuia* sp. - Light - Relative Growth Rate - Biomass allocation - Phenotypic plasticity

DESCRIPTION:

Light is the most important factor limiting plant growth in tropical dry forest. The genus *Tabebuia* sp. is optimal for plant restructuring programs in areas degraded and fragmented, for that reason, the implementation of strategies for reforestation and the proper use of these species requires studies to determine the eco-physiological demands of the plants in the environment in which they are often exposed. In this paper we analyzed the relative growth rate (RGR), biomass allocation and phenotypic variation in plant species *Tabebuia chrysantha* and *T. rosea* in two light availability environments: low and high. We evaluated the morphological and biomass allocation through ontogeny to determine the growth response factor and the contribution to the RGR by nonparametric tests, and it was calculated the rate of phenotypic plasticity. We performed an architectural model to simulate plant efficiency in capturing light in the Y-plant software. The process of biomass allocation to the genus *Tabebuia* sp. that was studied is good for predicting the functional equilibrium. The RGR and total dry biomass varied during the assessments. *Tabebuia rosea* shows the greatest growth in high light availability status; on the other hand, *Tabebuia chrysantha* exhibited greater growth in low light conditions. The phenotypic plasticity was greater in *T. rosea*; however, some morphological features, architectural and biomass allocation have greater plasticity in *T. chrysantha*. The results obtained suggest that the availability of light show alterations in morphological trades and biomass allocation, modifying the architectural features of the plant and thus allowing them to tolerate harsh environments.

* Work of Degree, Research Internship

** Faculty of Sciences, Biology School, Tutor, Nelson Rodríguez López.

INTRODUCCIÓN

En la actualidad, el BST se constituye en uno de los ecosistemas más amenazados en el Neotrópico (Quezada et al, 2009). En Colombia está considerado entre los tres ecosistemas más degradados, fragmentados y menos conocidos (IAvH, 1998). En el BST se encuentran especies arbóreas de maderas finas de gran demanda en el mercado, algunas de ellas se ubican dentro de la familia *Bignoniaceae*, compuesta por especies estrictamente leñosas, distribuidas en Centro y Sudamérica. Entre esas especies se destacan *Tabebuia rosea* y *T. chrysantha* conocidos popularmente como guayacán rosado y amarillo e inclusive con otros nombres de acuerdo con la región o país (Justiniano et al. 2000). Sin embargo, las poblaciones silvestres de esas especies están cada vez más reducidas en sus hábitats naturales.

Varios autores sugieren que algunas especies del género *Tabebuia* sp. son óptimas para programas de recomposición vegetal en áreas degradadas y bosques fragmentados (Lorenzi; 1992; Saldías et al. 1994; Vargas et al. 2000; Justiniano et al. 2000). Así mismo, indican que la implementación de estrategias de reforestación y el uso adecuado de estas especies, requiere de más estudios que permitan determinar las demandas eco-fisiológicas de las plantas en el ambiente en el que suelen estar expuestas (Kuptz et al. 2010), así como las características intrínsecas que las determinan lo cual permite optimizar el establecimiento de las mismas dentro del bosque (Villar et al. 2004). En ese escenario, uno de los factores ambientales que más influye en la regeneración de áreas deforestadas y/o fragmentadas es la luz, ya que afecta la foto-morfogénesis y la acumulación de biomasa de las plantas, especialmente, en las fases juveniles para la supervivencia bajo el dosel del bosque (Endres et al. 2010; Kuptz et al. 2010). En esta fase, el crecimiento suele tener una dinámica exponencial y suele reflejar diferencias significativas entre especies cuando se cultivan en condiciones similares (Villar et al. 2004).

Las predicciones de la teoría del equilibrio funcional (Brouwer, 1962a, 1962b 1963), sugieren que la asignación de biomasa en las plantas ocurre en respuesta a la disminución de los recursos disponibles por encima o debajo del suelo. Algunos autores, entre ellos Poorter y Nagel (2000) y Valladares et al. (2004), indican que una mayor asignación de biomasa a las hojas supone una disminución en la asignación a las raíces (plasticidad en la asignación de biomasa), y que los cambios en los patrones de asignación están altamente influenciados cuando se modifica la luz disponible para las plantas. Además, se puede presentar plasticidad morfológica expresada generalmente como una producción de pocas hojas, con mayor área y más delgadas en la sombra respecto a las hojas y mayor elongación y distancia de entrenudos que en plantas formadas a pleno exposición solar (Valladares *et al.* 2004).

Una aproximación simplificada para determinar las diferencias entre especies se puede realizar mediante la colecta o muestreos destructivos de plantas sobre un período de tiempo determinado o etapa de desarrollo de interés y, luego, calcular el incremento de la biomasa por unidad de área foliar y unidad de tiempo. Este rasgo es denominado como tasa asimilatoria neta (TAN, incremento de masa seca por unidad de área foliar/día) (Poorter, 2002). Otro rasgo importante que puede ser afectado por la disponibilidad de recursos para las plantas es la tasa de crecimiento relativo (TRC). La TRC es definida como la tasa de incremento en biomasa por unidad de masa vegetal presente y permite estimar la ganancia de carbono de las plantas por unidad de área foliar y unidad de tiempo en un periodo determinado (Poorter, 2002). Los componentes de la TRC son la fracción de masa foliar (FMH), es decir, cantidad de la biomasa total que la planta asigna hacia hojas, la razón de área foliar (RAF), i.e. la cantidad de área foliar dividida por el masa seca total de la planta, y el área foliar específica (AFE) que se define como la cantidad de área foliar por biomasa seca foliar total de la planta (Evans 1972, Villar et al. 2004). Existe un acuerdo casi general que este último rasgo es de gran trascendencia funcional y ecológica pues se considera que es el factor que más

contribuye a la TRC tanto en plantas herbáceas como en plantas leñosas, explicando cerca del 80% de la variación de la misma (Villar et al. 2004).

Adicionalmente, la TRC y la acumulación de biomasa de las plantas depende en gran medida de la manera como realizan la captación y uso de la luz. Rasgos morfológicos tales como la arquitectura de la copa, el índice de área foliar, la disposición espacial y temporal del área fotosintética foliar de la planta y su hábito foliar, i.e. siempre-verdes, semi-caducifolias o caducifolias, (Percy *et al.*, 2004), pueden influir sobre el crecimiento potencial de la planta (Villar et al. 2004). Por lo tanto, la capacidad para la captura de luz es un rasgo importante en las plantas bajo condiciones de reducida disponibilidad de luz y depende de la cantidad total de luz sobre su dosel, su distribución espacial, así como del arreglo arquitectural de las hojas dentro del dosel. Modelos funcionales estructurales como Y-plant (Percy & Yang, 1996) son muy importantes en la ecología y la silvicultura de especies arbóreas ya que combinan de manera arquitectónica, los modelos geométricos del dosel de las plantas, con sub-modelos de las funciones fisiológicas (Percy *et al.*, 2004b). De esa manera, permite estudiar las consecuencias de la plasticidad arquitectural y su papel funcional entre la captura de luz y la foto-inhibición causada por condiciones de estrés en las plantas (Valladares and Percy, 1997, 1999).

Hasta el momento, poco se sabe acerca la contribución relativa de los componentes de la TRC en las fases juveniles de plantas de *T. rosea* y *T. chrysantha*. Por ello, se pretende probar si existen diferencias en la contribución relativa de los componentes de la TRC y cómo son afectados por la disponibilidad de luz, mediante el parámetro denominado coeficiente de respuesta al crecimiento (CRC). En este trabajo, se examinó si la expresión plástica de rasgos morfológicos foliares, arquitecturales y la asignación de biomasa explicarían las variaciones en el crecimiento y acumulación de biomasa ante la variación en la disponibilidad de luz en plantas juveniles de las especies *T. rosea* y *T. chrysantha*.

MATERIALES Y METODOS

El experimento fue realizado en las instalaciones del Parque Tecnológico y Experimental Guatiguará de la Universidad Industrial de Santander, ubicado en el municipio de Piedecuesta (Santander), en 6° 59' 16,20" LN y 73° 2' 51,66" LO a una altura de 900 metros sobre el nivel del mar (msnm). El experimento se estableció durante la época seca, a partir del mes de diciembre del año 2011 y se concluyó en el mes de abril del año 2012. Esa temporada se caracteriza por una alta radiación, aumento de temperatura. Sin embargo, se presentaron precipitaciones en marzo y abril.

Se utilizaron plántulas de dos meses de edad de *T. rosea* y *T. chrysantha*. El trasplante de la bolsa al pote de 24,5 cm de alto y 28 cm de diámetro se realizó a mano, en un mezcla 1:2:1 de tierra, arena y materia orgánica el día 26 de Noviembre de 2011; ese mismo día se tomaron 10 plantas no sembradas de cada especie para determinar las condiciones iniciales. Los tratamientos de luz a los que se sometieron las plantas fueron: (i) Luz Baja (LB), y (ii) Luz Alta (LA) o plena exposición solar (100%). El primer tratamiento se obtuvo mediante la utilización de malla polisombra adecuada a una estructura de madera (McConnaughay & Coleman, 1999) que provocaba una reducción de la luz en un 65%. Para confirmar lo anterior, se realizaron mediciones de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) al medio día, el mismo día de los muestreos, mediante un sensor de radiación fotosintética (Hobo, USA). En el tratamiento de luz alta la RFA en días claros fue de 1370,1 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) mientras que el tratamiento de luz baja fue de 485,2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Diseño experimental, variables de crecimiento y de asignación de biomasa

Se distribuyeron aleatoriamente 30 plantas de cada especie (60 plantas por tratamiento) en los dos tratamientos (120 plantas en total). Se realizaron 4 muestreos destructivos (día 90, 120, 150 y 180 después del trasplante definitivo en los vasos y en los tratamientos). De cada especie de cada uno de los tratamientos se utilizaron siete individuos por cada muestreo destructivo. Las plantas fueron

separadas en hojas, tallo y raíz. Cada uno de los órganos de cada una de las plantas se sometió a secado en un horno por 72 horas, hasta peso constante. Se evaluaron 8 rasgos morfológicos : altura hasta el ápice (A), diámetro de la base del tallo (DT), número de hojas (NH), número de entrenudos (EN), número de ramas (NR), longitud del peciolo (LP), área foliar (AF) y longitud de la raíz principal (LR) y 4 rasgos de asignación de biomasa: masa seca del tallo (MST), masa seca de la raíz (MSR), masa seca de las hojas (MSH), y biomasa total (BT) Adicionalmente se obtuvieron las siguientes fracciones: fracción de masa de la raíz (FMR), fracción de masa del tallo (FMT), fracción de masa de las hojas (FMH) y las razones alométricas: área foliar específica (AFE), raíz/parte aérea (R/PA) y altura/diámetro del tallo (A/DT). El área foliar se obtuvo a partir del escaneo de las hojas, previo al secado del material foliar y se calculó con el programa *Compu-Eye* (Bakr, 2005) y con el analizador de imágenes de *Photoshop*. Los datos obtenidos de área, biomasa foliar y biomasa total se utilizaron para calcular la tasa de crecimiento relativo (TRC), el área foliar específica (AFE), la fracción de masa foliar (FMH) y la tasa de asimilación neta (TAN) mediante la aplicación de Excel "Tool for classical plant growth analysis v.1.1" (Hunt, 2002). Una vez obtenidos el TRC, el TAN, el AFE y el FMH, se calcularon los componentes CRC_{TAN} , CRC_{AFE} y CRC_{FMH} de los tratamientos 1 y 2, para determinar cual de ellos tiene mas incidencia en la variación observada en los tratamientos.

Análisis estadístico

Los datos de los caracteres evaluados no cumplieron las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianzas, por ello se realizó un análisis de varianza de Kruskal Wallis, para probar si existían diferencias significativas en los caracteres para los factores luz, muestreo y la interacción luz por muestreo. Las diferencias significativas causadas por el factor luz, nos indica aquellos caracteres que presentan plasticidad fenotípica (PF), mientras que las diferencias significativas causadas por la interacción luz por muestreo, indican que la

plasticidad fenotípica variaba entre las colectas o muestreos.

Cuantificación de la plasticidad y comparación inter-específica

El índice de plasticidad (IP) fue estimado mediante el procedimiento sugerido por Valladares *et al.*,(2000) y Valladares *et al.*, (2006), para cada uno de los caracteres que presentaron variaciones significativas en cada uno de los muestreos según los resultados obtenidos mediante el análisis de varianza.

Arquitectura de la planta

Se utilizaron varios de los caracteres morfológicos de acuerdo con Pearcy & Yang, (1996) para el uso del software Y-Plant. A partir del uso del software se obtuvo el parámetro: Eficiencia en la absorción de luz (Ea).

RESULTADOS

1. Crecimiento y asignación de biomasa

Al final del experimento (día 180) se encontró que las plantas de *Tabebuia rosea* alcanzaron una BST de 84g al sol y 44g a la sombra, en comparación con las *T. chrysantha* que no superaron los 10g de BST en ambos tratamientos (Fig. 1 y Tabla1).

La disponibilidad de luz tuvo un efecto significativo sobre algunos rasgos de asignación de biomasa y razones alométricas de las plantas entre sus distintos órganos (Tabla 1). En *T. chrysantha*, los rasgos FMR, FMH, R/PA y BST presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$). Entre tanto, en las plantas de *T. rosea*, se presentaron diferencias significativas en la FMH, RAF y BST ($p < 0,05$) entre LB y LA (Tabla 1).

Al comparar las plantas de ambas especies en LB, se observó que la FMR, FMT, R/PA y BST fueron significativamente mayores en las plantas de *T. rosea*, mientras que, los rasgos FMH y RAF fueron significativamente mayores en esas

condiciones en las plantas de *T. chrysantha*. En esta misma especie, bajo plena exposición solar, la FMH y la RAF fueron significativamente mayores que en las plantas de *T. rosea*. Mientras que la FMT y la BST fue significativamente mayor en las plantas de *T. rosea* en contraste con las plantas de *T. chrysantha*.

2. Tasa de crecimiento relativo y sus componentes

En la figura 2, se presentan los valores estimados para la TRC de cada especie durante las cuatro evaluaciones. Para el primer intervalo (60-90 d), la TRC fue mayor en las plantas de *T. rosea* en el tratamiento LA ($0,067 \pm 0,011$) y la menor fue para *T. chrysantha* en LB ($0,0062 \pm 0,01$). Para el segundo y tercer intervalo, las TRC de *T. rosea* fueron mayores que las de *T. chrysantha*, en el segundo, es mas alta en LB y en el tercero en LA.

En el intervalo tres, que corresponde al quinto mes de desarrollo, las plantas presentaron el menor crecimiento. En el ultimo periodo, la mayor TRC la adquirió *T. rosea* en LA ($0,104 \pm 0,013$), seguida por *T. chrysantha* en LB ($0,082 \pm 0,019$), la menor fue para *T. chrysantha* en LA ($0,035 \pm 0,012$).

En general (Fig.3), se encontró que *T. rosea* presenta una mayor tasa de crecimiento ($0,061 \pm 0,016$) cuando se encuentra a plena exposición solar, contrario a *T. chrysantha* que presenta una mayor TRC ($0,0325 \pm 0,013$) bajo condiciones de luz baja. Los componentes de la TRC varían notablemente a lo largo del tiempo (Anexo 1). Los CRCs para cada especie se muestran en la figura 4. Tanto para *T. chrysantha* como para *T. rosea* el CRC_{TAN} presenta una mayor coeficiente de respuesta a la luz ($1,14 \pm 1,01$ y $4,39 \pm 3,05$ respectivamente).

3. Plasticidad fenotípica

La disponibilidad de luz influyó sobre la expresión de la PF en algunos caracteres evaluados en ambas especies (Fig. 5,6). El Análisis de Kruskal Wallis en variables morfológicas y de asignación de biomasa (Anexo 2) mostró que a nivel general,

para *T. chrysantha*, ningún carácter se vio afectado por la luz, contrario a lo que sucede con los muestreos realizados a lo largo del tiempo que dieron un efecto significativo para todos los caracteres excepto A/DT y AFE (Anexo 2,A). Para el caso de *T. rosea*, los caracteres A/DT, DT, EN, MSR, MST, MSR, AFE, RAF y BST tuvieron un efecto significativo frente a la disponibilidad de luz (Anexo 3,B). El efecto de los muestreos fue significativo en todos los caracteres, excepto en FMR y R/PA (Anexo 1,B). La interacción luz por muestreo reflejó que los todos los caracteres fueron significativos para ambas especies, excepto DT y AFE para *T. chrysantha* y FMR y R/PA para *T. rosea* (Anexo 2).

La variación inter-específica en el índice de plasticidad fenotípica arrojó diferencias en varios caracteres a través de los intervalos de tiempo en los que se colectaron las especies (Fig.7). Durante los cuatro muestreos, los caracteres de asignación de biomasa MSH, MST, MSR, presentaron los valores mas altos de plasticidad. Los caracteres morfológicos expresaron menos del 40% del valor máximo de plasticidad, con excepción de AF para *T. chrysantha* en el intervalo dos (Fig. 7); además, esta especie expresó mayor plasticidad en altura en los días 120, 150 y 180 en comparación *T. rosea*. En el día 120, la diferencia de plasticidad entre ambas especies fue tan sólo de 0,01. Finalmente, se evidenció que *T. rosea* fue la especie con mayor plasticidad fenotípica en respuesta a la disponibilidad de luz.

4. Análisis arquitectural

La arquitectura de las plantas es diferente de acuerdo a la especie; la morfología y la ubicación espacial de las hojas conforman distintos tipos de arreglos (Anexo 3). Con relación a la eficiencia en la absorción de luz (E_a : $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), ambas especies inician su fotosíntesis entre las 6 y 7 de la mañana (Fig. 8); esta eficiencia es mayor para la especie *T. rosea* tanto en LB ($0,63 \pm 0,17$) como LA ($0,64 \pm 0,08$) en comparación con *T. chrysantha*. Dentro de la especie *T.*

chrysantha, se observó una mayor eficiencia en el tratamiento de sombra con $0,59 \pm 0,07$ y $0,48 \pm 0,09$ para plena exposición.

A baja disponibilidad de luz, la eficiencia en la captura de luz de ambas especies se solapa (Fig. 8A), mientras que a plena exposición solar la diferencia entre la eficiencia fue más notoria (Fig. 8B).

DISCUSION

De acuerdo a Endres *et al.* (2010), la asignación de biomasa hacia diferentes partes de la planta puede ser mejor visualizada cuando se expresa en términos de biomasa total, esto se ve reflejado en este trabajo ya que existe una fuerte correlación entre los caracteres de biomasa con BST. Según el modelo de equilibrio funcional, las plantas responden a un decrecimiento en los recursos por encima del suelo (luz, CO₂) incrementando la asignación de biomasa a los tallos, mientras que responden a un decrecimiento en los recursos por debajo del suelo (agua, nutrientes) incrementando la asignación de biomasa a las raíces (Poorter & Nagel, 2000). Además, Poorter *et al.* (2012) indican que cuando incrementa la luz disminuye la FMT, mientras que la FMH lo hace ligeramente, contrario a la FMR que incrementa de manera consistente en la raíz. En este experimento, *T. chrysantha* a nivel general no es concordante con la hipótesis del equilibrio funcional, pues no varía significativamente en todos los niveles de luz. Este mismo resultado fue reportado por McConnaughay y Coleman (1999) en un estudio de asignación de biomasa en la etapa vegetativa de diferentes especies anuales. Sin embargo, al evaluar la asignación de biomasa por intervalos, los dos últimos sí cumplen con la predicción del equilibrio funcional, lo que sugiere, al igual que en los estudios de Evans (1972), Poorter & Pothmann (1992) y Poorter *et al.* (2012), que el proceso de asignación de biomasa en esta especie está influenciado por la

ontogenia de la planta. De igual manera, ocurrió con las plantas de *T. rosea*, lo cual reafirma lo mencionado anteriormente.

Desde la perspectiva de plasticidad fenotípica, la capacidad de las plantas de responder a las variaciones medio ambientales desfavorables se apreció a lo largo de este trabajo. Los resultados sugieren que, tanto *T. chrysantha* como *T. rosea*, presentaron cambios que buscan maximizar la captación de luz como el aumento de AFE y RAF en condiciones de baja disponibilidad luz. Resultados similares se observaron para dos especies del género *Lippia sp.* bajo los mismos parámetros aquí usados (Parra y Rodríguez, 2007).

La expresión de la PF evaluada a lo largo del desarrollo del experimento indica que *T. rosea* exhibe una mayor plasticidad frente que su especie congénérica *T. chrysantha*, a pesar de tener ambas el mismo rango de distribución ecológica. Además, la PF no estuvo limitada a la fase temprana ni final de la misma. *T. chrysantha* presentó mayor PF en el carácter AF en los primeros tres muestreos (90, 120 y 150 días). La respuesta de ese rasgo importante en las plantas se puede explicar, en parte, al hecho de que es un rasgo implicado en la captura de luz (Poorter y Nagel, 2000), que además juega un rol importante en la arquitectura de la planta (Valladares, 2001).

Las hojas de sol y sombra de la misma especie a menudo presentan una diferencia de hasta cinco veces la capacidad fotosintética (Björkman, 1981), sin embargo, este estudio revela que a pesar de tener arquitecturas contrastantes se presentó un solapamiento de E_a por parte de *T. chrysantha* y *T. rosea* en condiciones de baja luz en varios momentos del día. Las plantas que poseen un menor LP y una mayor AF provocan un efecto de auto-sombreamiento, que si bien les permite protegerse de la desecación, disminuye notablemente la eficiencia fotosintética (E_a) (Percy *et al.* 2004); tal es el caso de *Tabebuia chrysantha* en el tratamiento de LB.

CONCLUSIONES

El proceso de asignación de biomasa para las especies del género *Tabebuia* sp. utilizadas en este trabajo se vio afectado por la época de colecta de la plantas.

T. rosea muestra una mayor TRC en condición de alta disponibilidad luz, por otro lado, *T. chrysantha* exhibe mayor crecimiento en condiciones bajas de luz. Se encontró que la TAN para ambas especies es el componente de la TRC que más contribuye en la TRC de las plantas en ambas especies.

La PF en ambas especies hace que se modifiquen los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa, modificando la arquitectura de la planta y por ende permitiéndoles tolerar ambientes adversos.

Los resultados presentados aquí son preliminares y dan una primera aproximación acerca del desempeño ecofisiológico de las plantas de las especies bajo estudio y su potencial de uso para la recuperación de áreas de bosque fragmentadas o para reforestación comercial.

BIBLIOGRAFIA

- BAKR E. M. 2005. A new software for measuring leaf area, and area damaged by *Tetranychus urticae* Koch. *Journal of Applied Entomology* 129 (3), 173-175.
- BJÖRKMAN O. 1981. Responses to different quantum flux densities. *Physiological Plant Ecology I. Responses to the Physical Environment* (eds O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler), pp. 57–107. Springer, Heidelberg/ New York.
- BROUWER R. 1962a. Nutritive Influences on the Distribution of Dry Matter in the Plant. *Neth J Agric Sci.* 1962a; 10:361-376.
- BROUWER R. 1962b. Nutritive Influences on the Distribution of Dry Matter in the Plant. *Neth J Agric Sci.* ;10:399-408.
- BROUWER R. 1983 Functional Equilibrium: Sense or Nonsense? *Neth J Agri Sci.*;31:335-348.

- CALLE Z. & MURGUEITIO E. 2007 .El roble morado o guayacán rosado: explosión de belleza en los paisajes ganaderos. Carta Fedegan N°109
- CAMARGO ID, RODRIGUEZ N. 2006. Nuevas perspectivas para el estudio de la asignación de biomasa y su relación con el funcionamiento de plantas en ecosistemas neotropicales. *acta biol.colomb.* vol.11, suppl.1, pp. 75-87. ISSN 0120-548X.
- CATIE. 1997. *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) Nichol. Nota técnica sobre manejo de semillas forestales. No. 23. CATIE, Costa Rica. 2 p.
- ENDRES L, CAMARA CA., FERREIRA VM, SILVA JV. 2010. Morphological and photosynthetic alterations in the Yellow-ipe, *Tabebuia chrysotricha* (Mart. Ex DC.) Standl., under nursery shading and gas exchange after being transferred to full sunlight.
- EVANS GC. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications.
- GIANOLI E. 2004. Plasticity of traits and correlations in two populations shading *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences*, 162: 1247-1252.
- GIANOLI E., PALACIO-LÓPEZ K. 2009. Phenotypic integration may constrain phenotypic plasticity in plants. *Oikos*, 118: 1924-1928
- INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT, IAVH. 1995. exploración ecológica a los Fragmentos de bosque seco en el Valle del Río Magdalena (Norte del Departamento del Tolima). Grupo de Exploraciones Ecologicas Rapidas, IAVH, Villa de Leyva. pag. 56
- INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT, IAVH. 1997. Caracterización ecológica de cuatro remanentes de Bosque seco Tropical de la región Caribe colombiana. Grupo de Exploraciones Ecologicas Rapidas, IAVH, Villa de Leyva. pag. 76
- INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT, IAVH. 1998. Bosque seco Tropical (Bs-T) en Colombia. Programa de Inventario de la Biodiversidad Grupo de Exploraciones y Monitoreo Ambiental GEMA.
- JUSTINIANO MJ, FREDERICKSEN TS, NASH D. 2000. Ecología y Silvicultura de Especies Menos Conocidas – Tajibos o Lapachos *Tabebuia* spp. Gomes ex A.P. de Candolle, Bignoniaceae. Boletín BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia.

- KITAJIMA K. 2002. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology*. British Ecological Society 16, 433–444.
- KUPTZ D, GRAMS TE., GÜNTER S. 2010. Light acclimation of four native trees species in felling gaps within a tropical mountain rainforest. *Trees* 24:117–127.
- LORENZI H. 1992. *Arvores Brasileiras*. Editorial Plantarum. Sao Paulo, Brasil. 241 pp.
- McCONNAUGHAY K, COLEMAN J. 1999 Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resources gradients. *Ecology*.;80:2581-2593.
- MENDOZA CH. 1999. Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región Caribe y el valle del Rio Magdalena, Colombia. *Caldasia* 21:70-94.
- MORA S. A., VALDEZ H. J., ÁNGELES P. G., MUSÁLEM S. M. & VAQUERA H. H. (2006) Establecimiento y desarrollo de plántulas de *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae) en una selva subcaducifolia manejada de la costa Pacífica de México. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744)* Vol. 54 (4): 1215-1225, December 2006
- NICOTRA AB, CHAZDON RL, SCHLICHTING CD. 1997. Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical *Piper* (Piperaceae) species. *American Journal of Botany*, 84: 1542-1552.
- PEARCY RW, YANG W. 1996. A three dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia*, 108: 1-12
- PEARCY RW., VALLADARES F., WRIGHT S. • LASSO DE PAULIS E. 2004. A functional analysis of the crown architecture of tropical forest *Psychotria* species: do species vary in light capture efficiency and consequently in carbon gain and growth? *Ecophysiology* 139: 163-177 DOI 10.1007/s00442-004-1496
- PIGLIUCCI M, PRESTON K. 2004. *Phenotypic integration: Studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. New York, Oxford University.
- 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. *Aust. J. Plant Physiol.*, **27**, 595–607.
- POORTER H. 2002. *Plant Growth and Carbon Economy*. En: John Wiley & Sons, Ltd

- POORTER H, POTHMANN P. 1992. Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing species as dependent on ontogeny. *New Phytologist* 120: 159–166.
- POORTER H., NIKLAS K., REICH P., OLEKSYN J., POOT P. AND MOMMER L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* (2012) 193: 30–50 doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x
- QUEZADA M, SANCHEZ-AZOFEIFA G, ALVAREZ-AÑORVE M, STONER K.E., et al. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, vol. 258 1014–1024
- RUIZ J, FANDIÑO MC, CHAZDON RL. 2005. Vegetation Structure, Composition, and Species Richness Across a 56-year Chronosequence of Dry Tropical Forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37:520-530
- SALA OE, CHAPIN III FS, ARMESTOJJ, BERLOW E, BLOOMFIELD J, DIRZO R, HUBER-SANWALD E, HUENNEKE LF, JACKSON RB, KINZIG A, LEEMANS R, LODGE DM, MOONEY HA., OESTERHELD M, POFF NL, SYKES MT, WALKER BH., WALKER M, WALL DH. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, Vol. 287 no. 5459 pp. 1770-1774
- SALDÍAS M, JOHNSON J, LAWRENCE A., QUEVEDO R & GARCÍA B. 1994. Guía par el uso de árboles en sistemas agroforestales para Santa Cruz, Bolivia. Centro de Investigación Agrícola Tropical, Bolivia. pp. 36-37.
- VALLADARES F. Luz y evolución vegetal. *Invest. y Ciencia*. 2001;73-79.
- VALLADARES F, ARANDA I, SANCHEZ-GOMEZ D. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas 335-369. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8.
- VALLADARES F, SÁNCHEZ D, ZAVALA M. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J Ecol.*; 94(6):1103-1116.
- VARGAS IG, LAWRENCE A, EID M. 2000. Árboles y arbustos para sistemas agroforestales en los valles interandinos de Santa Cruz, Bolivia. FAN-Universidad de Reading-CIAT- Darwin Initiative. Editorial FAN. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- VILLAR R, RUIZ-ROBLEDO, J; QUERO, J.L.; POORTER H, VALLADARES F,

MARAÑÓN T. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas 191-227. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8.

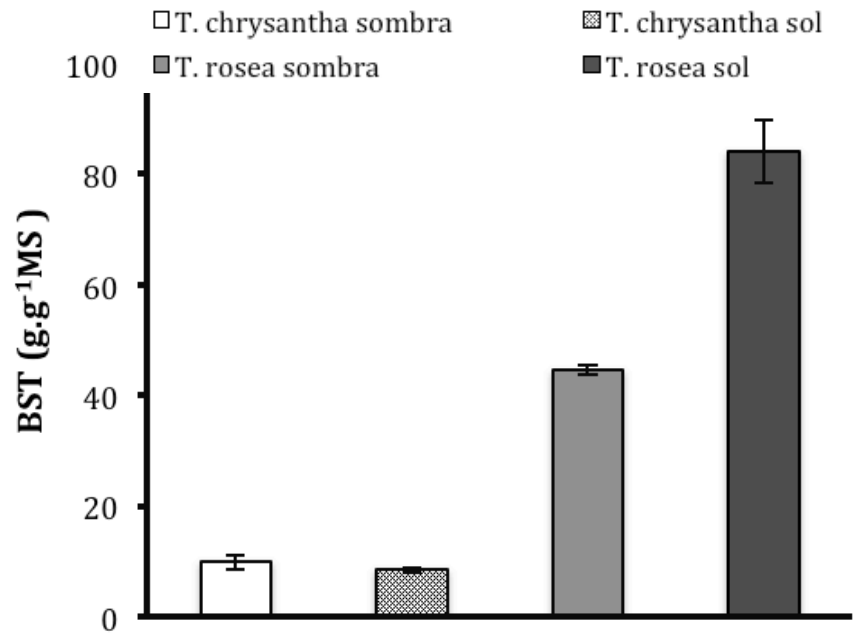


Figura 1.

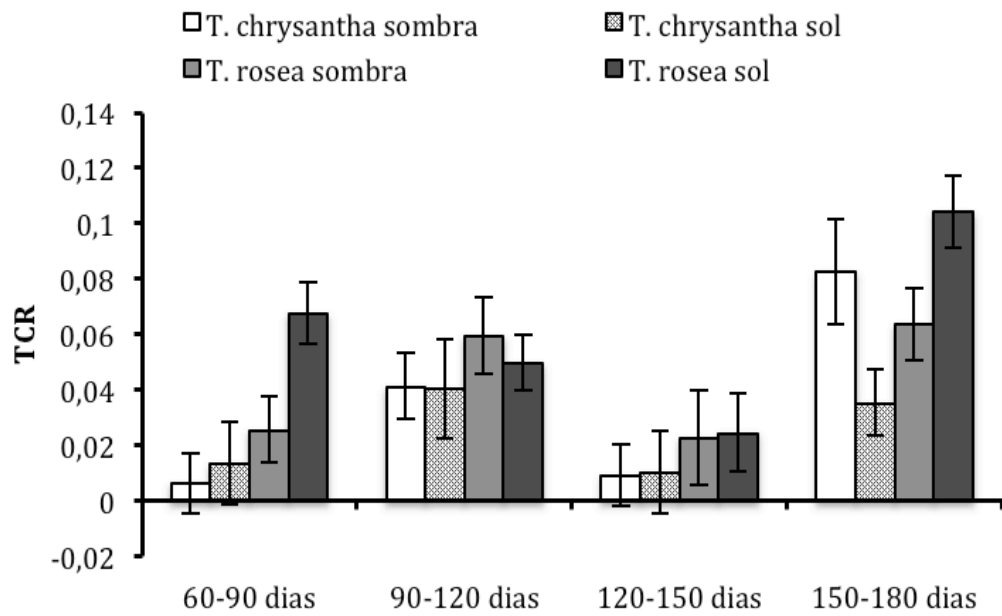


Figura 2.

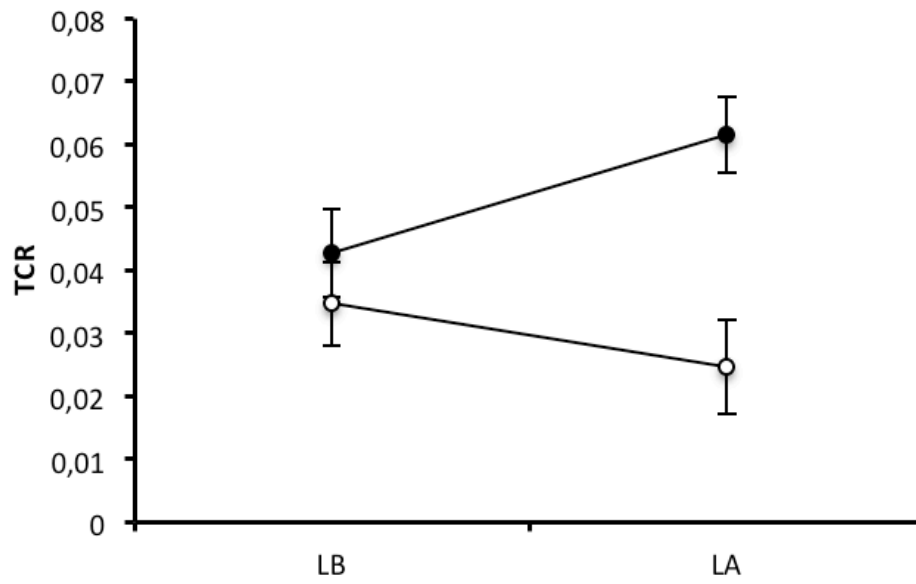


Figura 3.

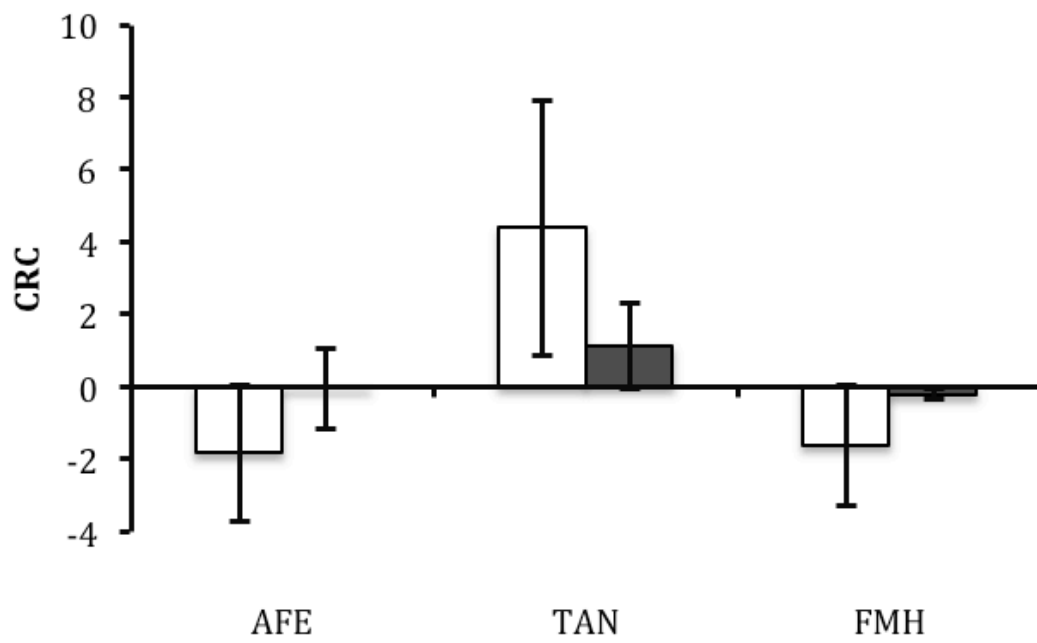


Figura 4.

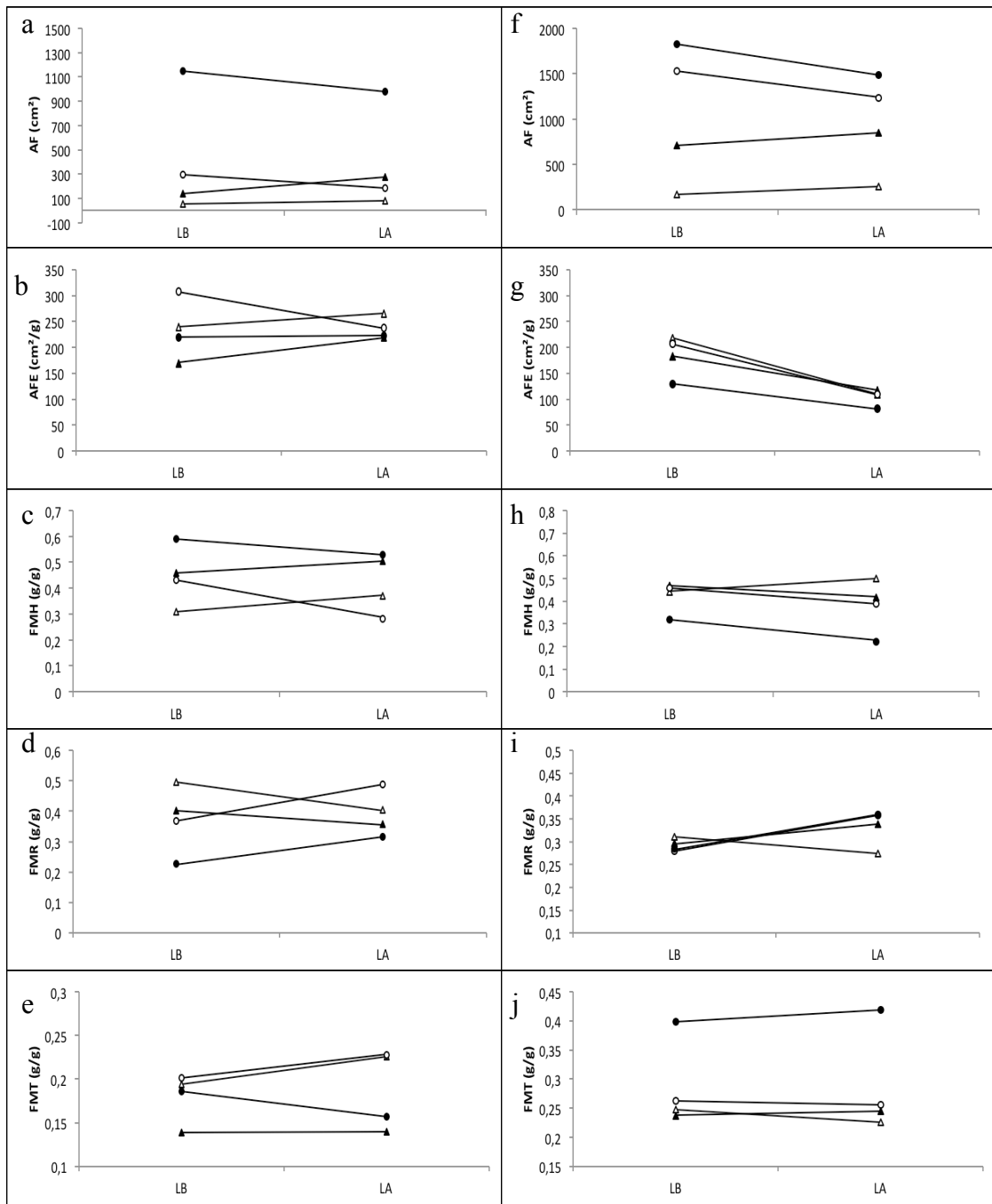
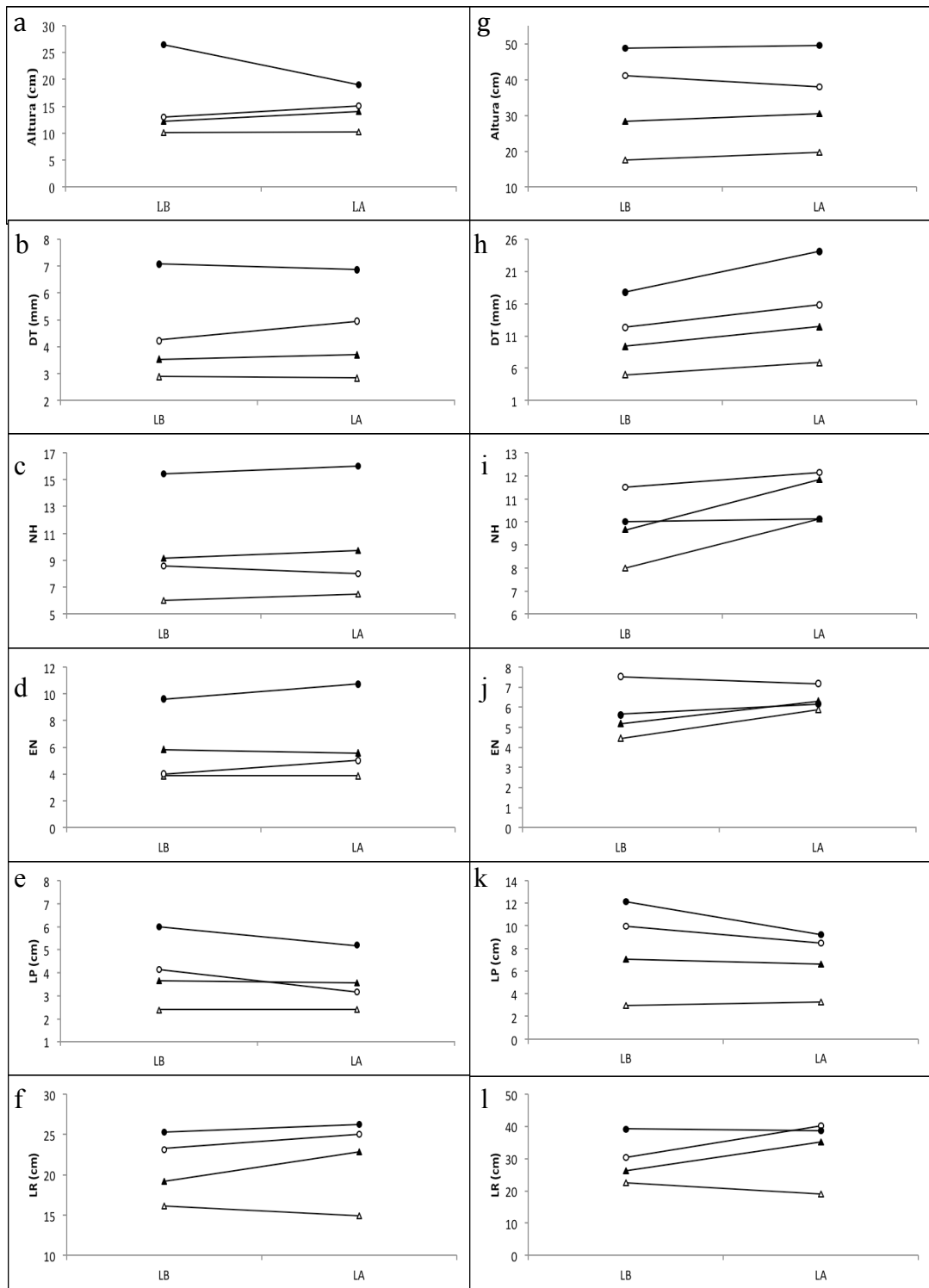


Figura 5.



—△— dia 90 —▲— dia 120 —○— dia 150 —●— dia 180

Figura 6.

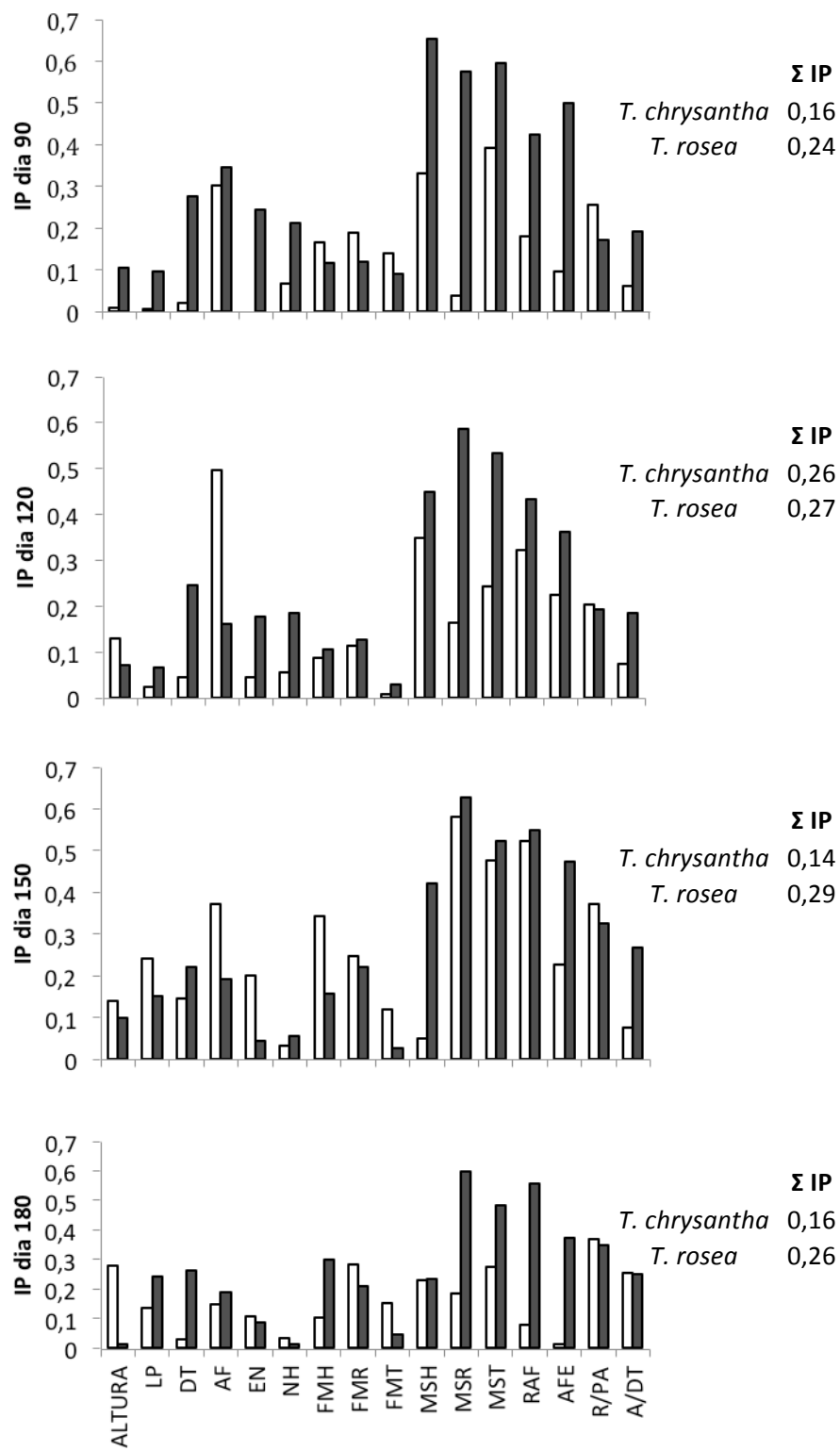


Figura 7.

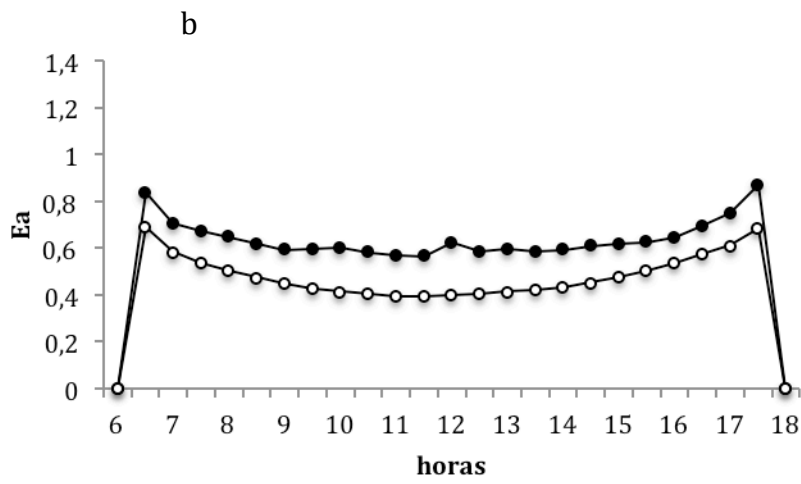
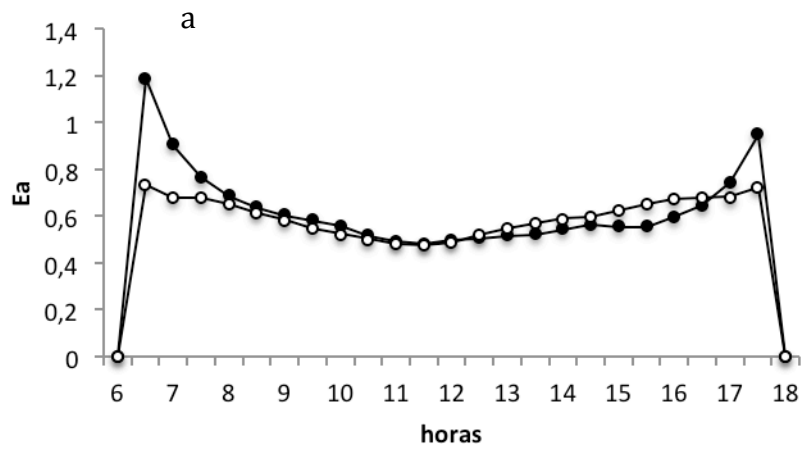


Figura 8.

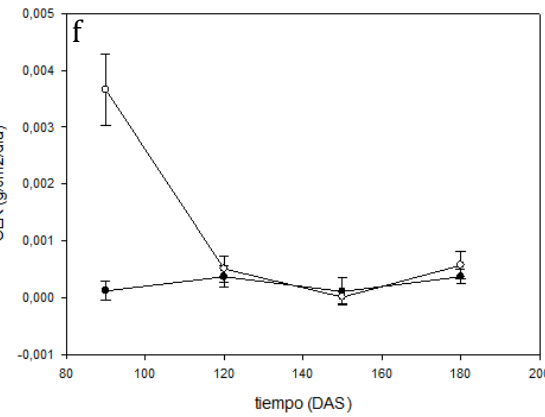
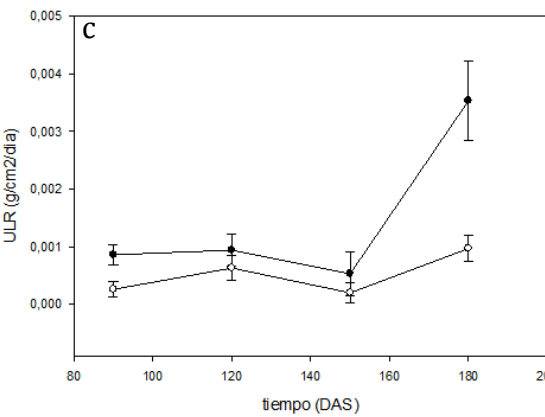
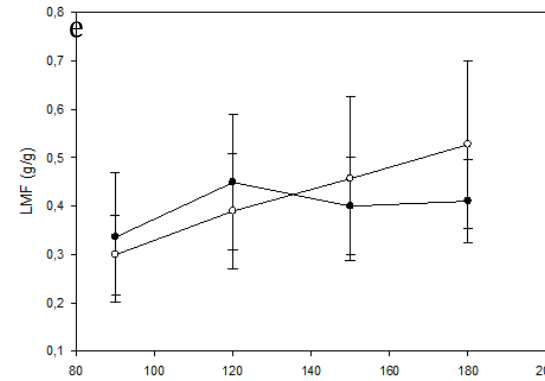
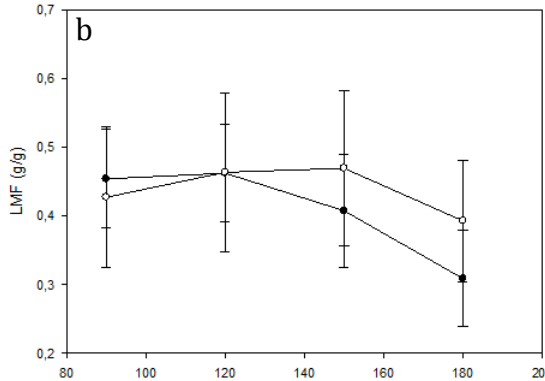
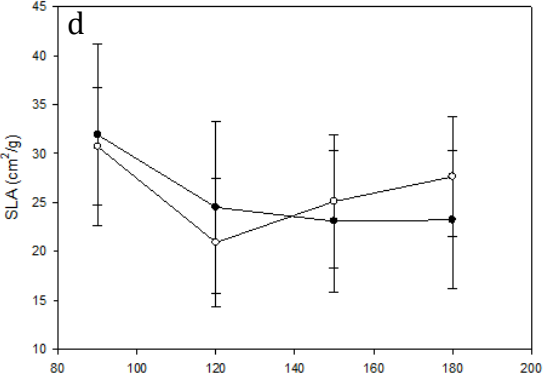
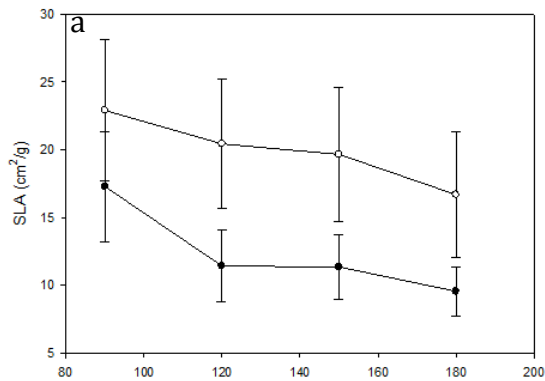
Tabla 1.

Parámetros	<i>T. chrysantha</i>				<i>T. rosea</i>			
	LB		LA		LB		LA	
FMR	0,22	Bb	0,32	Aa	0,28	Aa	0,35	Aa
FMT	0,19	Ab	0,16	Ab	0,39	Aa	0,42	Aa
FMH	0,59	Ab	0,53	Ba	0,32	Aa	0,22	Bb
RAF	128	Aa	118	Aa	41	Ab	18	Bb
R/PA	0,29	Bb	0,46	Aa	0,39	Aa	0,61	Aa
BST	9,81	Ab	8,47	Ab	44,52	Ba	84,04	Aa

Anexo 1.

T. rosea

T. chrysantha



Anexo 2.

Variable	Luz		Muestreo		Luz*Muestreo	
	C-S	P	C-S	P	C-S	P
A) <i>T. chrysantha</i>	(gl=1)		(gl=3)		(gl=7)	
Altura	0,07	ns	0,03	***	0,064	***
DT	0	ns	0,136	***	0,009	***
A/DT	0,08	ns	0,091	ns	0,066	ns
NH	0,052	ns	0,13	***	0,111	***
EN	0	ns	0,301	***	0,075	***
LP	0,245	ns	0,054	***	0,082	***
LR	0,001	ns	0,138	***	0,039	***
MSR	0,076	ns	0,156	***	0,31	***
MST	0,057	ns	0,427	***	0,099	***
MSH	0,061	ns	0,371	***	0,248	*
AF	0,018	ns	0,416	***	0,705	***
RAF		ns		**		***
AFE	0,146	ns	0,394	ns	0,154	ns
BST	0,705	ns	13,8	***	0,203	***
FMH	0,054	ns	0,96	***	0,246	***
FMR	0,067	ns	0,658	***	0,312	***
FMT	0,023	ns	0,451	***	0,077	**
R/PA	0,12	ns	1,729	***	0,767	**
B) <i>T. rosea</i>	(gl=1)		(gl=3)		(gl=7)	
Altura	0,026	ns	0,053	**	0,02	***
DT	0,003	*	0,006	***	0,007	***
A/DT	0,044	*	0,044	**	0,021	***
NH	0,08	ns	0,184	***	0,02	***
EN	0,002	*	0,189	***	0,056	***
LP	0,133	ns	0,293	***	0,063	***
LR	0,184	ns	0,154	***	0,137	**
MSR	0	*	0,019	***	0,102	*
MST	0,09	*	0,411	***	0,003	***
MSH	0,057	*	0,283	***	0,133	***
AF	0,871	ns	0,846	***	0,097	*
RAF		***		***		***
AFE	0,481	*	0,189	***	0,033	***
BST	7,57	*	22,5	***	0,08	***
FMH	0,208	ns	0,871	***	0,145	***
FMR	0,154	ns	0,021	ns	0,084	ns
FMT	0,003	ns	0,848	***	0,009	***
R/PA	0,389	ns	0,051	ns	0,195	ns

Anexo 3.

