

LA CONTRIBUCIÓN DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN LA ACLIMATACIÓN
FOLIAR DE *Lippia alba* Y *L. origanoides* NO PRESENTA DIFERENCIAS ANTE LA
DISPONIBILIDAD DE LA LUZ

VIVIANA LORENA RODRÍGUEZ CAICEDO

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
BUCARAMANGA
2013

LA CONTRIBUCIÓN DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN LA ACLIMATACIÓN
FOLIAR DE *Lippia alba* Y *L. origanoides* NO PRESENTA DIFERENCIAS ANTE LA
DISPONIBILIDAD DE LA LUZ

VIVIANA LORENA RODRÍGUEZ CAICEDO

TRABAJO DE GRADO PRESENTADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGA

DIRECTOR
PH. D NELSON RODRÍGUEZ LÓPEZ

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
BUCARAMANGA

2013

DEDICATORIA

Este trabajo está enteramente dedicado a mis padres José Rodríguez y Elba Caicedo, y a mi hermano Andrey Rodríguez, porque creyeron en mí y porque me sacaron adelante, dándome ejemplos dignos de superación y entrega, porque en gran parte gracias a ustedes, hoy puedo ver alcanzada mi meta, ya que siempre estuvieron impulsándome en los momentos más difíciles de mi carrera, y porque el orgullo que sienten por mí, fue lo que me hizo ir hasta el final. Va por ustedes, por lo que valen, porque admiro su fortaleza y por lo que han hecho de mí.

Gracias por haber fomentado en mí el deseo de superación y el anhelo de triunfo en la vida.

Sencillamente ustedes son la base de mi vida y eternamente les estaré agradecida.

Mil palabras no bastarían para agradecerles su apoyo, su comprensión y sus consejos en los momentos difíciles.

Espero no defraudarlos y contar siempre con su valioso apoyo, sincero e incondicional.

Los amo infinitamente.

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

AGRADECIMIENTOS

Al apoyo parcial de COLCIENCIAS (Colombia) y del CSIC (España) mediante el proyecto: Divergencias y límites en la aclimatación y la plasticidad fenotípica de arbustos aromáticos del genero *Lippia sp.* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad de recursos en el Neotrópico Suramericano: Un abordaje ecofisiológico.

Al Laboratorio de Histotecnía, Escuela de Biología, UIS.

Al D.Sc. Arturo Plata Gómez, por el apoyo en el Laboratorio de Óptica, Escuela de Física , UIS.

Al D.Sc Ivan Camargo por asesoría estadística.

A la B.Sc. Mariany Gutierrez por su colaboración y apoyo durante el desarrollo del proceso de anatomía foliar.

A la B.Sc Carolina Ortega por apoyo en la fase experimental.

A su majestad el rey D.Sc. Nelson Rodríguez por permitirme hacer parte de su equipo de trabajo, creer y confiar en mi en un momentos difíciles, y paciencia en momentos críticos.

A mi little sister Angie Tamara por ser mi compañera y compartir momentos importante, brindandome una amistad sincera y leal entre risas y llantos.

A mi Cachetes, mi abuelita Ernestina Ortiz por sus abrazos y ocurrencias reconfortantes cuando me abrumaba la distancia geográfica que me separaba de mi familia.

TABLA DE CONTENIDO

INTRODUCCIÓN.....	12
1. MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
1.1 Localidad, material vegetal y condiciones experimentales.....	15
1.2 Evaluación de rasgos fisiológicos, morfológicos y anatómicos.....	16
1.2.1 Rasgos morfológicos.....	17
1.2.2 Rasgos anatómicos y arquitectura de la red hidráulica foliar.....	18
1.3 Evaluación de la plasticidad fenotípica.....	19
1.4 Diseño experimental y análisis estadístico.....	19
2. RESULTADOS.....	20
2.1 Rasgos fisiológicos.....	20
2.2 Rasgos morfológicos y anatómicos foliares.....	20
2.3 Plasticidad fenotípica.....	22
3. DISCUSIÓN.....	23
3.1 Plasticidad y aclimatación foliar a pleno sol y a la sombra.....	23
3.2 Implicaciones de la plasticidad fenotípica en la amplitud ecológica de <i>L. alba</i> y <i>L. origanoides</i>	26
4. CONCLUSIONES.....	29
BIBLIOGRAFÍA.....	36

LISTA DE TABLAS

- Tabla 1 Valores de suma de cuadrados medios del ANOVA de dos vías para los rasgos fisiológicos y morfo-anatómicos foliares de *L. alba* y *L. organoides* en respuesta a diferentes niveles de disponibilidad de luz. * $p < 0,05$ y ns=no significativo estadísticamente.30
- Tabla 2 Valores medios de los rasgos fisiológicos y morfo-anatómicos foliares de los fenotipos de sol y sombra de *L. alba* y *L. organoides* en respuesta a diferentes niveles de disponibilidad de luz. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de la especie; y diferentes letras minúsculas indican diferencias significativas entre las especies dentro del tratamiento.....31
- Tabla 3 Valores propios y varianza acumulada de los más importantes componentes principales (CP) de 17 rasgos fisiológicos y morfo-anatómicos foliares de los fenotipos de sol y sombra de *L. alba* y *L. organoides* en respuesta a la disponibilidad de luz. En negrita son los rasgos relevantes para cada PC.....33
- Tabla 4 Índices de plasticidad de los rasgos fisiológicos, y morfo-anatómicos foliares de los fenotipos de sol y sombra de *L. alba* y *L. organoides* en respuesta a diferentes niveles de disponibilidad de luz. * $p < 0,05$ y ns=no significativo estadísticamente.....34

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Gráfico de dispersión de los dos primeros componentes principales (CP) para los fenotipos de sol y sombra de *L. alba* y *L. origanoides* en respuesta a diferentes niveles de disponibilidad de luz. PC1y PC2 explican el 60,8 y 15,7% de la varianza, respectivamente.32
- Figura 2. Norma de reacción de la tasa fotosintética y los rasgos subyacentes morfo-anatómicos que presentaron diferencias significativas en sus índices de plasticidad para *L. alba* y *L. origanoides* en respuesta a la disponibilidad de luz (Sombra= 35% y Sol= 100%).35

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

RESUMEN

TÍTULO: LA CONTRIBUCIÓN DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN LA ACLIMATACIÓN FOLIAR DE *Lippia alba* Y *L. origanoides* NO PRESENTA DIFERENCIAS ANTE LA DISPONIBILIDAD DE LA LUZ *

AUTORES: RODRÍGUEZ Caicedo Viviana Lorena **

PALABRAS CLAVE: Aclimatación, plasticidad fenotípica, asimilación de carbono, amplitud ecológica, índice de plasticidad, disponibilidad de luz.

Se diseñó un experimento para probar si una mayor respuesta plástica en rasgos morfo-anatómicos y fisiológicos foliares en *L. alba* a diferencia de su congénere *L. origanoides*, contribuyen a su mejor desempeño y aclimatación en hábitats con baja y alta disponibilidad de luz. Así, el objetivo de este trabajo fue examinar la plasticidad fenotípica foliar y su contribución para la aclimatación en respuesta a la disponibilidad de luz. Se obtuvieron 50 clones de cada especie que crecieron bajo plena exposición solar (Sol) y en sombra (65% de la radiación solar, Sombra). La evaluación de los índices de plasticidad entre los fenotipos de sol y sombra en ambas especies mostró una variación inter-específica significativa para los rasgos fisiológicos A y C_i/C_a , y para los rasgos morfo-anatómicos Área, DE, ELF, PEM y PES. Sin embargo, no se presentaron diferencias significativas entre los IPs totales de los rasgos fisiológicos, morfológicos, anatómicos y el IP total entre ambas especies. En este estudio no fue posible comprobar si la mayor respuesta plástica en rasgos morfo-anatómicos y fisiológicos foliares en *L. alba* a diferencia de su congénere *L. origanoides*, contribuyen a su mejor desempeño, aclimatación en hábitats con baja y alta disponibilidad de luz. La falta de diferenciación en la plasticidad fenotípica foliar entre ambas especies permitió corroborar que sólo algunos rasgos fisiológicos (plasticidad fisiológica) permitió la aclimatación a la alta luz y los morfo-anatómicos (plasticidad morfológica) a la sombra dentro de cada especie. Finalmente, la mayor amplitud ecológica de *L. alba* en diferentes ambientes heterogéneos en relación a la disponibilidad de luz, estaría determinada por su mayor grado de aclimatación como resultado mayor plasticidad en algunos rasgos morfo-anatómicos y fisiológicos, sino a la contribución relativa asociada a la mayor FMF e IAF, a nivel de planta entera, en contraste con su congénere *L. origanoides*.

* Trabajo de grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Ph.D. RODRÍGUEZ-L Nelson.

ABSTRACT

TITLE: The leaf acclimation of *Lippia alba* and *L. organoides* to cope variation in light availability no show differences in phenotypic plasticity *

AUTHORS: RODRÍGUEZ Caicedo Viviana Lorena **

KEY WORDS: Acclimation, Phenotypic plasticity, Carbon Assimilation, Ecological Breadth, Plasticity index, Light availability.

In the present study was designed an experiment to test whether a major plastic response in leaf morpho-anatomical traits and physiological in *L. alba* unlike to its congener *L. organoides* contribute to its better performance and acclimation in habitats with low and high light availability. Thus, the objective of this study was to examine phenotypic plasticity and its contribution to leaf acclimation in response to light availability. From 50 clones were obtained cuttings of each species, which were grown under full sunlight (sun) and shade (65% reduction of solar radiation, Shade). Assessing plasticity indices between sun and shadow phenotypes in both species show a significant inter-specific variation for physiological traits A and C_i / C_a , and also morpho-anatomical traits Area, DE, ELF, PEM and PES. However, there were no significant differences between the total IPs physiological traits, morphological, anatomical, and for the total IP between both species. In this study it was not possible to check whether the greater plastic response traits of the leaf morpho-anatomical and physiological traits in *L. alba* unlike its congener *L. organoides* contribute to its better performance and acclimation in habitats with low and high light availability. The lack of differentiation in foliar phenotypic plasticity between both species corroborated only some physiological traits (physiological plasticity) allowed acclimation to high light and morpho-anatomical (morphological plasticity) to the shade inside each species. Finally, the broadest ecological of *L. alba* to different heterogeneous environments in relation to the availability of light, not only can be determined by its higher degree of acclimation as a result of greater plasticity in some morpho-anatomical and physiological traits, but to their relative contributions associated with increased FMF and IAF, whole plant level, in contrast to its congener *L. organoides*.

*Thesis

**Faculty of Sciences. Biology Department. Director: Ph.D. RODRÍGUEZ-L

INTRODUCCIÓN

Las plantas por su naturaleza sésil, usualmente, se hallan sometidas a condiciones adversas y heterogéneas, en relación a la disponibilidad de recursos abióticos. No obstante, pueden presentar una gran capacidad para ajustarse, mediante modificaciones morfológicas, fisiológicas y bioquímicas, a las condiciones específicas de diferentes hábitats, y generar diferentes fenotipos, i.e. plasticidad fenotípica (Gianoli, 2004; Valladares y Niinemets, 2008). En sentido estricto, la plasticidad fenotípica se refiere al potencial de rasgos específicos de un genotipo para responder a diferentes ambientes, que a su vez, pueden afectar el desempeño y éxito reproductivo de organismos individuales (Richards *et al.*, 2006). De ese modo, un genotipo puede presentar un patrón y una magnitud en la plasticidad de un rasgo en un ambiente determinado, que puede ser diferente para otros rasgos, bajo la misma condición ambiental, e inclusive, para el mismo rasgo en ambientes diferentes (Bradshaw, 1965; Sultan, 1995; Pigliucci, 2001; Mori y Niinemets, 2011).

Desde una perspectiva ecofisiológica, a nivel de individuo, la plasticidad fenotípica indaga por el significado funcional de las respuestas plásticas observadas en los fenotipos; mientras que, a nivel de especie, permite definir el rol de la plasticidad fenotípica en los patrones de distribución de una determinada especie vegetal (Gianoli, 2004). La magnitud y el patrón de la plasticidad de rasgos morfológicos y fisiológicos se consideran entonces muy importantes ya que pueden contribuir en el desempeño (i.e. captura de carbono, crecimiento y sobrevivencia) de fenotipos ventajosos que pueden ampliar su rango ecológico (Donohue *et al.*, 2001, Sultan 2001; Richards *et al.*, 2006). De ese modo, teóricamente, las especies con un amplio rango de distribución deberían presentar mayor plasticidad fenotípica que las especies de distribución restringida (Futuyma y Moreno, 1988; Van tienderen, 1997).

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

Muchas herramientas conceptuales y metodológicas han sido desarrolladas para estudiar la asociación entre plasticidad fenotípica y los rangos de distribución de las especies. Un aspecto conceptual notable es que la plasticidad en los rasgos morfológicos y fisiológicos puede ser distinta a la plasticidad observada en el *fitness*; sin embargo, contribuyen o controlan la plasticidad del *fitness* (Richards *et al.*, 2006). Según Pigliucci (2001), no hay contradicción entre la plasticidad que presentan tanto los rasgos morfológicos como fisiológicos y la escasez de ella en rasgos considerados como componentes del *fitness* lo cual puede ser ventajoso para las plantas en una determinada condición de crecimiento. En ese sentido, la menor o mayor plasticidad de los rasgos morfológicos y fisiológicos contribuyen, además, directa o indirectamente, en la adquisición de recursos y, a la vez, influyen sobre el desempeño de las plantas (Sultan , 1995; Sultan *et al.*,1998) permitiendo a ciertas especies alcanzar una mayor amplitud en su tolerancia ecológica (Richards *et al.*, 2006). Así, las diferencias tanto en la magnitud como en el patrón de la plásticidad que pueden exhibir los rasgos morfológicos, fisiológicos foliares pueden contribuir para la asimilación de carbono, la tasa de crecimiento y la sobrevivencia de las plantas mediante fenotipos ventajosos e incrementar la amplitud del rango ecológico para una determinada especie (Donohue *et al.*, 2001; Sultan, 2001; Richards *et al.*, 2006).

En general, la disponibilidad de luz es el recurso ambiental más heterogéneo para las plantas debido a su variación temporal (estacional y diurna), espacial (dentro del dosel de una misma planta) o causada por la plantas vecinas (Pearcy, 2007) influyendo sobre el desempeño fisiológico, el crecimiento y el *fitness*. Es así como entre plantas tolerantes e intolerantes a la sombra se presentan diferencias en la respuesta plástica a la disponibilidad de luz y, por consiguiente, en su capacidad de aclimatación a ese recurso ambiental (Kitajima, 1994; Kubiske *et al.*, 1996). Usualmente, las plantas se aclimatan a condiciones de baja disponibilidad de luz aumentando su eficiencia en el uso de ese recurso a través de ajustes morfológicos foliares asociados con aumento del área foliar específica (AFE) y la concentración de clorofila por unidad de biomasa (Sims y Pearcy, 1994; Poorter y

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

Nagel, 2000; Evans y Poorter, 2001). Así pues, las hojas desarrolladas en ambientes con baja luz, capturan ese recurso de forma similar a las hojas de sol, con menor inversión de biomasa, mayor inversión de nitrógeno en clorofilas, disminución de la concentración de la enzima Ribulosa 1,5 Bisfosfato Carboxilasa Oxigenasa (RUBISCO), reducción de la tasa respiratoria, una menor demanda de energía para la fijación de carbono y menores costos de construcción y de mantenimiento, que sus contrapartes formadas a pleno sol (Givnish, 1988, Sterck *et al.*, 2006).

Usualmente, la aclimatación foliar a una mayor disponibilidad de luz, i.e. pleno sol, favorece el incremento de la tasa fotosintética máxima (A_{max}) asociada a una mayor espesura de las hojas y mayor contenido de nitrógeno por unidad de área foliar (Björkman, 1981; Murchie *et al.*, 2005). Además, se evita el aumento de la temperatura foliar, asociado a la mayor captura de la luz, mediante el incremento de la tasa transpiratoria y/o pérdida convectiva de calor debido a una menor resistencia de la capa de aire limitrofe asociada a hojas con menor área superficial (Givnish *et al.*, 2004). Entre tanto, las diferencias y limitaciones observadas en diferentes especies para la aclimatación de su hojas a condiciones de pleno sol, pueden estar asociadas con limitaciones difusivas para el ingreso y conductancia del CO_2 al cloroplasto, especialmente, por el cierre estomático, debido a su sensibilidad al déficit de presión de vapor, que pueden jugar un papel decisivo en la ganancia de carbono fotosintético, disminuyendo la relación entre la concentración interna de CO_2 en la cámara subestomática (C_i) y la concentración ambiental alrededor de las hojas (C_a), particularmente, en hojas hipoestomáticas (Hanba *et al.*, 2002; Warren y Adams, 2004; Flexas *et al.*, 2007b).

En estudios previos, Parra-Torres y Rodríguez-López (2007) compararon clones de *Lippia alba*, una especie generalista que habita en lugares de alta y baja disponibilidad de luz (Woodson *et al.*, 1973), y *L. origanoides*, una especie especialista adaptada a hábitats semiáridos con alta radiación solar (Albesiano *et al.*, 2003), y no presentaron diferencias en la plasticidad fenotípica en respuesta a la disponibilidad de luz, pero sí hubo diferencias en la tasa de crecimiento relativa

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

(TCR). Parra-Torres y Rodríguez-López (2007), concluyeron que la mayor distribución de *L. alba* estaría asociada a una mayor TCR la cual depende directa e indirectamente de la función fisiológica de rasgos morfo-fisiológicos, i.e. tasa asimilación neta (TAN), el área foliar específica (AFE) y la fracción de masa foliar (FMF), del dosel foliar de las plantas (Poorter, 2000). Sin embargo, las informaciones aún son escasas acerca de cómo la plasticidad de los rasgos fisiológicos y morfológicos foliares contribuyen en la aclimatación de esas dos especies arbustivas aromáticas, productoras de aceites esenciales con una alta actividad biológica, a los diferentes hábitats naturales con diferencias en la disponibilidad de la luz.

En atención a todo lo anterior, se diseñó un experimento para probar si una mayor respuesta plástica en rasgos morfo-anatómicos y fisiológicos foliares en *L. alba* a diferencia de su congénere *L. origanoides*, contribuyen a su mejor desempeño y aclimatación en hábitats con baja y alta disponibilidad de luz. Por lo tanto, el objetivo principal de este trabajo fue examinar la plasticidad fenotípica foliar, i.e. la respuesta plástica integral de las hojas, y su contribución para la aclimatación en respuesta a la disponibilidad de luz. (alta y baja).

1. MATERIALES Y MÉTODOS

1.1 Localidad, material vegetal y condiciones experimentales

El estudio se realizó en el Centro Experimental Guatiguará de la Universidad Industrial de Santander, ubicado en el municipio de Piedecuesta, Santander, Colombia (6° 59' 16.20" 5 LN y 73° 2' 51.66" LW, altitud 900 msnm), durante el segundo semestre de 2011.

En este estudio se obtuvieron estacas de una única planta madre tanto de *L. alba* como de *L. origanoides*, provenientes de un jardín de la zona urbana (6°59'16,20" Norte y 73°2' 51,66"Oeste) y de una población ubicada en la zona del

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

Cañón del río Chicamocha, corregimiento de Pescadero 6°48'42.6" Norte y 73°00'29,6" Oeste), municipio de Piedecuesta, Santander, respectivamente. A partir de las estacas se obtuvieron 50 clones de cada especie, de acuerdo con los procedimientos sugeridos por Parra-Torres y Rodríguez-López, (2007) y Palacio-López y Rodríguez-López, (2007). El estado hídrico del suelo se mantuvo en capacidad de campo durante 60 días y fue monitoreado por un sensor de humedad del suelo (Soil Moisture Meter Probe, Gempler's, USA). Los clones fueron trasplantados a vasos plásticos con 3 Kg del sustrato obtenido de la mezcla de suelo, materia orgánica y arena (3:1:1). Los vasos se distribuyeron aleatoriamente en cada uno de los tratamientos que se describen a continuación: Clones bajo plena exposición solar (PS) y sometidos a una reducción del 65% de la radiación solar (SO) obtenida a través de una malla polisombra adecuada a una estructura de madera (McConnaughay y Coleman, 1999). La determinación de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) disponible para la plantas en cada tratamiento mediante el uso de un sensor de radiación fotosintéticamente activa acoplado a un sistema de intercambio de gases portátil de fotosíntesis modelo CIRAS 2 (Sistema PP Systems, UK) durante siete días diferentes desde las 9:00 h a las 15:00 h. El promedio de la RFA durante el periodo registrado fue de 1371.1 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y de 480.2 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) a PS y en la SO, respectivamente.

1.2 Evaluación de rasgos fisiológicos, morfológicos y anatómicos

Los rasgos fisiológicos se evaluaron en hojas completamente expandidas en cinco clones por especie en cada uno de los tratamientos mediante el uso de un analizador de intercambio de gases en el infrarrojo portátil modelo CIRAS 2 (PP Systems, UK) a 380 μmolmol^{-1} de CO_2 , 21% de O_2 y PPFD de 1200-300 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Antes de iniciar las mediciones de intercambio gaseoso, se obtuvo la irradiancia de saturación lumínica para cada especie (PAR: 1200 $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) a temperatura constante de la hoja 25°C. Los rasgos fisiológicos que se midieron durante las evaluaciones del intercambio gaseoso foliar fueron la tasa fotosintética

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

neta (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), la conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), la tasa de transpiración (E , $\text{H}_2\text{O mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), la concentración interna de CO_2 en la cavidad sub-estomática del mesófilo foliar (C_i , μmolmol^{-1}), la concentración externa de CO_2 (C_a , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$), el déficit de presión de vapor entre la hoja y la cámara (DPV, KPa), la temperatura foliar (T_f , $^{\circ}\text{C}$), la humedad relativa (HR, %). La eficiencia del uso del agua instantánea se calculó como la relación (A/E , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} / \text{H}_2\text{O}$) y las limitaciones difusivas y bioquímicas mediante la relación entre la a concentración interna de CO_2 en la cavidad sub-estomática del mesófilo foliar y la concentración externa de CO_2 (C_i/C_a).

1.2.1 Rasgos morfológicos

Los rasgos morfológicos se evaluaron en las mismas hojas utilizadas para la evaluación de los rasgos fisiológicos, y en los tres clones restantes para completar un total de ocho repeticiones. La hojas fueron fijadas en FAA 70% (Formol, Ácido Acético, Alcohol). Seguidamente se diafanizaron y se procedió a su tinción con safranina fast-green (Berlyn y Miksche 1976). Posteriormente, fueron escaneadas con una resolución de 600 dpi utilizándose una impresora multifuncional (CANON MP 190). Las imágenes fueron procesadas con el programa Image J (Abramoff et al., 2004) y se realizaron las mediciones relacionadas con el tamaño de la hoja: Área (cm^2), Perímetro (cm^2), Largo (cm) y Ancho (cm^2). Además, se calcularon los siguientes índices: Perímetro²/Área, Largo/Ancho (Sack et al., 2003). Posteriormente, cada hoja, fue en un microscopio Carl Zeiss Jena equipado con una cámara digital GenICam y las fotomicrografías se tomaron con el software Compu-Eye Camera Manager. El procesamiento de las imágenes para el conteo de estomas y tricomas se llevó a cabo con el programa Image J (Abramoff et al., 2004). La densidad promedio de estomas [DE ad, (No de estomas/ mm^2)] y [DE ab (N° de estomas/ mm^2)] se estimó mediante el conteo de los mismos en 3 zonas abaxiales y abaxiales de la hoja: base, parte media y ápice, en un área de $0,36 \text{ mm}^2$. La densidad promedio de tricomas tectores (DTt) y secretores (DTs),

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

mediante el conteo de los mismos en la base, mitad y ápice de superficie abaxial y adaxial de la hoja, en un área de 0,36 mm². Además, se determinó el área foliar específica (AFE, m².Kg⁻¹) mediante la obtención de 16 discos foliares mediante el uso de un sacabocados de 1.0 cm de diámetro.

1.2.2 Rasgos anatómicos y arquitectura de la red hidráulica foliar

Los rasgos anatómicos se evaluaron en una hoja completamente expandida, formada en el mismo nudo de las hojas utilizadas en las evaluaciones fisiológicas y morfológicas, del estrato superior de cada clon en cada uno de los tratamientos, para un total de ocho plantas por especie. Se tomó la sección central del limbo foliar y se incluyó en FAA 70% (Formol, Ácido Acético, Alcohol). Luego de 72 h, se procesaron esas muestras y se incluyeron en parafina Paraplast (McCormick®) (Ruzin, 1999). El material fue seccionado a 7µm de espesura mediante el uso de un micrótopo rotatorio modelo SPENCER 820 (America Optical Corporation, USA). Para la observación de los tejidos vegetales, las secciones en parafina fueron teñidas con safranina-fastgreen (Johansen, 1940; Ruzin, 1999). Los montajes permanentes se observaron con un microscopio Carl Zeiss Jena equipado con una cámara digital GenICam y las fotomicrografías se tomaron con el software µEye Camera Manager. El procesamiento de las imágenes se llevó a cabo con el programa Image J (Abramoff *et al.*, 2004). De cada montaje se tomaron tres medidas de la espesura de la lámina foliar (ELF), parénquima empalizada (PEM), parénquima esponjoso (PES), epidermis abaxial (Eab), epidermis adaxial (Ead) y cutícula (C).

La arquitectura de la venación se estimó a partir de las imágenes obtenidas anteriormente para determinar el tamaño de la hoja (Ellis *et al.*, 2009) y de midieron las longitudes de las venas de primer (Dv 1°) y segundo orden (Dv 2°) en un área de 100 mm², para posteriormente calcular la densidad de las venas medidas y determinar la densidad de las venas mayores (DVM: Dv 1°+ Dv 2°).

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

1.3 Evaluación de la plasticidad fenotípica

Se graficaron las normas de reacción para determinar el patrón de respuesta correspondientes a los rasgos que mostraron una interacción significativa (Tratamiento*Especie) en el ANOVA. El índice de plasticidad (IP) para todos los rasgos evaluados se estimó utilizando el IP sugerido (Valladares *et al.*, 2000b), mediante el cálculo de la diferencia entre el valor máximo y el mínimo entre fenotipos dividido por el valor máximo. Estas aproximaciones metodológicas se aplicaron con el fin de utilizar la mayor evidencia disponible para la evaluación de la plasticidad en los rasgos evaluados.

1.4 Diseño experimental y análisis estadístico

En este estudio se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado con ocho repeticiones bajo un esquema factorial 2x2 (dos ambientes lumínicos y dos especies). Los datos de las variables que cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se analizaron mediante una prueba de análisis de varianza de dos vías (ANOVA) utilizando el software R (R Development Core Team 2008). Además, se aplicó una prueba de comparación de medias (prueba de T $p < 0,05$) para hacer contrastes específicos que indagaron las diferencias significativas entre tratamientos dentro de la especie y diferencias significativas entre las especies dentro del tratamiento. Las variables que no cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza fueron transformados utilizando \sqrt{x} (Largo, Ancho, DTt ad, DTt ab, Dv 2°, DVM), Ln (Área) y 1/x (PEM, C). Las variables que a pesar de ser transformadas no cumplieron con normalidad (ELF, PES y Dv1°) fueron analizadas utilizando la prueba no paramétrica ANOVA Kruskal-Wallis. Los datos obtenidos mediante la estimación del IP fueron analizados mediante el test de medias U de Mann-Whitney.

2. RESULTADOS

2.1 Rasgos fisiológicos

Fueron observados efectos significativos de la variación de la luz en rasgos asociados con el intercambio gaseoso en la A , la g_s , las relaciones A/E y C_i/C_a , en ambas especies (Tabla 1). Sólo se observaron diferencias significativa entre especies y de la interacción (luz*especie) sobre la E (Tabla 1). Los incrementos en A fueron del 38% y 81% en los fenotipos de sol a diferencia de sus contrapartes en la sombra para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente (Tabla 2). Mientras que, la g_s aumentó en un 94% el fenotipo de sombra de *L. alba* que sus contrapartes a pleno sol; sin embargo, ese rasgo no presentó diferencias entre los fenotipos de *L. origanoides*. La E aumentó un 20% para el fenotipo de sombra de *L. alba* contrario a lo ocurrido en el fenotipo de sol de *L. origanoides* con un aumento del 26%. Entre tanto, la A/E fue mayor en los fenotipos de sol, 68% y un 44%, para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente, en relación a sus contrapartes en la sombra (Tabla 2). En ambas especies, la C_i/C_a fue mayor en los fenotipos de sombra, un 133% y 75%, para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente (Tabla 2).

2.2 Rasgos morfológicos y anatómicos foliares

La variación de la luz y la especie presentaron efectos significativos sobre los rasgos morfológicos asociados con el tamaño de las hojas de forma independiente, excepto en la relación Largo/Ancho. Entre tanto, la interacción luz*especie sólo presentó efectos significativos sobre DE ad y DTt ad (Tabla 1). El AFE sólo presentó alteraciones significativas en respuesta al factor lumínico (Tabla 1). Los rasgos asociados con el tamaño de la hoja, vistos de manera conjunta, presentaron un aumento significativo en los fenotipos de sombra, 175%

y 61%, en *L. alba* y en *L. origanoides*, respectivamente. Un aumento significativo en el perímetro²/área del 14% y del 19% se verificó en los fenotipos de sombra tanto de *L. alba* como de *L. origanoides*, respectivamente. Sin embargo, la relación Largo/Ancho de la hoja, no mostró alteraciones significativas (Tabla 2). Además, se observaron aumentos significativos del orden de 123% y 50% en la DE ab para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente. La DE ad del fenotipo de sol en *L. alba* aumentó hasta en un 42% que sus contrapartes en la sombra. En el caso de *L. origanoides* no se observaron estomas en la superficie adaxial de las hojas (Tabla 2). La DTt aumentó significativamente en los fenotipos de sol para ambas especies en un 42% y 19% en la superficie adaxial que sus contrapartes en la sombra para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente (Tabla 2). Igualmente, se observó una respuesta similar en la superficie abaxial con aumentos del 49% y 35% respectivamente. En ambas especies, los fenotipos de sol presentaron un aumento en la DTs abaxial en comparación con sus contrapartes en la sombra hasta en un 82% y un 67% para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente. Para esta última especie fue mayor en un 50% en la superficie adaxial bajo el mismo tratamiento. Se observó un aumento significativo en el AFE hasta en un 207% y un 173% en los fenotipos de sombra para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente (Tabla 2).

El ANOVA permitió determinar que los rasgos anatómicos fueron afectados significativamente por el factor luz ($p < 0,05$). El factor especie y la interacción luz*especie sólo afectaron significativamente a los rasgos ELF, PEM y PES ($p < 0,05$). Los fenotipos de sol de ambas especies presentaron un aumento significativo en la ELF en un 878% y un 84% para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente. El PEM aumentó en los fenotipos de sombra hasta en un 966% y un 113% para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente. En los fenotipos de sol para ambas el PES aumentó en 852% y en 102% para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente en comparación con sus contrapartes. La E ad aumentó un 48% y un 40% en los fenotipos de sol para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente.

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

Adicionalmente, en esos fenotipos de *L. origanoides* se presentó un aumento hasta del 45% en la E_{ab} , mientras que, en *L. alba* no hubo diferencias entre los fenotipos. La C_a aumento en los fenotipos de sol un 25% y un 118% para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente.

Se observaron efectos de los factores luz y especie, de forma independiente, sobre los rasgos de la red hidráulica foliar, excepto en la D_v 1° ($p < 0,05$). En ningún rasgo de la red hidráulica se presentó interacción significativa luz*especie (Tabla 1). La D_v 2° en los fenotipos de sol presentó un aumento significativo del 38% y 37% para *L. alba* y *L. origanoides*, respectivamente, en relación a sus contrapartes en la sombra (Tabla 2).

El ACP permitió verificar que el primer componente, el cual permite discriminar las variaciones por causadas por el factor luz, explican el 61% de la variación de los datos y que el segundo componente, el cual permite discriminar las variaciones entre las especies, sólo explica en un 16% esa variación (Figura 1). En ambas especies, las diferencias observadas entre los fenotipos de sol y sombra, fueron el resultado de las variaciones en los rasgos asociados con el tamaño de la hoja, PEM, AFE y C_i/C_a , que favorecen la aclimatación bajo condiciones de sombra. Mientras que, los fenotipos de sol en ambas especies, se aclimataron a la mayor disponibilidad de luz, especialmente, por una mayor variación en los rasgos fisiológicos (A , E , g_s) y en los rasgos morfológicos (DE_{ab} y E_{ab}). Sin embargo, la magnitud de la respuesta fue diferente entre los fenotipos de sol de ambas especies pero similar bajo condiciones de sombra (Figura 1).

2.3 Plasticidad fenotípica

El ANOVA permitió verificar una interacción significativa (luz*Especie) sólo para los rasgos E , DT_{ad} , ELF, PEM y PES (Tabla 1). La evaluación de los IPs entre los fenotipos de sol y sombra tanto en *L. alba* como en *L. origanoides* mostró una variación inter-específica significativa para los rasgos fisiológicos A y C_i/C_a , y

también para los rasgos morfo-anatómicos Área, DE, ELF, PEM y PES (Tabla 4). El valor del IP para la A fue significativamente mayor para *L. origanoides* y la relación C_i/C_a fue mayor para el caso de *L. alba* (Tabla 4). Los IPs para los rasgos morfo-anatómicos Área, DE ad, DE ab, ELF, PEM y PES fueron significativamente mayores para las hojas de *L. alba* que para sus contrapartes en *L. origanoides* (Tabla 4). En general, la magnitud de la respuesta plástica en los rasgos anatómicos, particularmente ELF, PEM, PES, fue mayor en ambas especies en comparación con la observada en los rasgos morfológicos y fisiológicos (Tabla 4). Además, no se presentaron diferencias significativas entre los IPs totales de los rasgos fisiológicos, morfológicos y anatómicos de ambas especies (Tabla 4). Esos mismos resultados se observaron para el IP total entre *L. alba* y *L. origanoides* (Tabla 4).

En el presente estudio, se consideró que la ganancia de carbono fotosintético, i.e. A , es un rasgo importante y crucial para el desempeño de las plantas ante la disponibilidad de luz (Figura 2). Así pues, se observó mediante las normas de reacción que los individuos de *L. origanoides* presentaron una mayor respuesta plástica en A pero una menor plasticidad en C_i/C_a , que en sus contrapartes de *L. alba* (Figura 2). Igualmente, se evidenció que los rasgos subyacentes que contribuyeron con el patrón de respuesta plástica observada estuvo relacionada con la respuesta plástica de algunos rasgos morfológicos (Área y DE ab) y anatómicos (ELF, PEM y PES).

3. DISCUSIÓN

3.1 Plasticidad y aclimatación foliar a pleno sol y a la sombra

Analizados de manera integral, los resultados obtenidos en este trabajo confirman que hay diferencias en la capacidad de aclimatación a la alta irradiancia en las especies bajo estudio. Sin embargo, se verificó que éstas se aclimatan de

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

manera similar a condiciones de baja luz. El grado de aclimatación fue mediado por distintos mecanismos y ajustes morfo-anatómicos y fisiológicos (Evans y Poorter, 2001). Además, la plasticidad fenotípica foliar total fue similar tanto para *L. alba* y *L. origanoides*. Igualmente, se constató que la plasticidad de los rasgos fisiológicos, morfológicos y anatómicos, no se diferenció entre ellas; pero sí fue posible evidenciar respuestas plásticas significativas en algunos rasgos particulares. La mayor capacidad de aclimatación foliar a la alta disponibilidad de luz, en *L. origanoides* se evidenció por el aumento de la A , asociada al aumento de la g_s , la E y reducciones del tamaño de la hoja, la DE_{ab} , la DTs_{ab} y en el PEM que en sus contrapartes de *L. alba*. Las hojas anfiestomáticas de *L. alba* presentaron un mayor ajuste estomático que evito la pérdida excesiva de agua en contraste con las hojas hipoestomática de *L. origanoides* que no evitaron un aumento en la tasa transpiratoria con efectos sobre la A/E . Esos resultados confirman que la respuesta plástica a la disponibilidad de luz depende del tipo rasgo evaluado, es rasgo dependiente (Gianoli, 2004; González y Gianoli, 2004).

Contrario a lo esperado, las hojas de *L. origanoides* formadas en pleno sol no aumentaron marcadamente la ELF y el PES en respuesta a la alta radiación lo cual sí fue necesario en sus contrapartes de *L. alba*. Aunque el fenotipo de las hojas de sol presentó un mesófilo más espeso, no hubo aumento del PEM, lo cual explica en parte por qué las hojas de *L. alba* a pleno sol no de utilizaron la oferta del recurso disponible para aumentar la saturación en la asimilación de carbono. No obstante, las hojas de sol en ambas especies si aumentaron la espesura de la cutícula y la epidermis (Baker, 1974). Mediavilla *et al.*, (2001), indicaron que los incrementos en la ELF y en el PES aumentan la superficie celular del mesófilo foliar y por consiguiente la velocidad de difusión del CO_2 debido a una disminución de la resistencia a la fase líquida, lo cual explica en gran medida, la mayor A en condiciones de alta irradiancia en árboles mediterráneos. Entre tanto Dickinson (2000), sugiere que el desarrollo de un mayor PEM en hojas de sol es positivamente correlacionado con la capacidad fotosintética. A pesar de esas

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

divergencias, nuestros resultados permiten sugerir que la menor ELF y PES, no limitaron la ganancia de carbono en *L. origanoides* como si evidenció en *L. alba*.

La marcada reducción del área foliar unitaria en las hojas de sol en *L. alba* en relación a las de su congénere, le permite mantener una capa de aire límite delgada para evitar el sobre-calentamiento, mediante el aumento de la disipación de calor. Esa estrategia explica en parcialmente su habilidad para ocupar hábitats con alta disponibilidad de luz pero no excesiva, a diferencia de *L. origanoides* que muestra una mayor tolerancia a la excesiva irradiación tal como ocurre en su hábitat natural. Una de las posibles razones que explica esa diferencia puede estar relacionada a la mayor DE_{ab} y de las DTs_{ab} en *L. origanoides* que a su vez favorecería la reducción de la temperatura foliar vía un aumento de la E y la síntesis (Blanco-Moreno, 2006) y emisión de los compuestos volátiles orgánicos (VOCs) que cumplen la función fisiológica foto-protectora (Asensio *et al.*, 2007; Niinemets *et al.*, 2010b) bajo condiciones de alta radiación, temperatura y déficit hídrico.

A diferencia de los fenotipos de hojas de sol, fenotipos de hojas de sombra en ambas especies, se aclimataron de forma similar mediante ajustes morfo-anatómicos y fisiológicos asociados con un aumento del tamaño de la hoja (Área, perímetro, largo y ancho), PEM, AFE y menores limitaciones difusivas, i.e. mayor g_s y relación C_i/C_a ; asociada a una menor demanda de evapotranspiración como ha sido confirmado en otros estudios de especies congénéricas *Miconia sp.* (Rodríguez-Marques, *et al.*, 2000). La construcción de hojas más delgadas y amplias en la sombra aumenta la captura de luz (Boardman, 1977; Araus *et al.*, 1986; Givnish *et al.*, 2004) y mantienen un balance de carbono adecuado para tolerar la baja disponibilidad de ese recurso (Givnish, 1988, Valladares y Niinemets, 2008). Además, el aumento del PEM, asociado a un alargamiento de sus células, es clave para el desempeño fotosintético de las hojas bajo condiciones de baja luz. Estos ajustes permiten canalizar una mayor cantidad de luz a las capas más internas del mesófilo lo cual favorece la ganancia de carbono

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

(Vogelman *et al.*, 1996; Smith *et al.*, 1997), así como fue confirmado en este estudio para ambas especies.

En suma, los resultados indican que hay una menor capacidad de aclimatación de las hojas de *L. alba* a pleno sol, debido a una menor limitación difusiva para el ingreso de CO₂ a la cámara sub-estomática foliar y, posterior, fijación de carbono fotosintético. En contraste, la mayor aclimatación y desempeño foliar de *L. origanoides* en ambientes con alta radiación que puede estar asociado, además, a una mayor eficiencia en el uso de la oferta de luz y a otros mecanismos eficientes para la disipación del exceso de energía, que sus contrapartes en *L. alba*.

3.2 Implicaciones de la plasticidad fenotípica en la amplitud ecológica de *L. alba* y *L. origanoides*

Algunos autores sugieren que la amplitud ecológica de una especie es determinada por la extensión de un gradiente ambiental que las especies ocupan exitosamente (Futuyma y Moreno, 1988; Brown *et al.*, 1996). En diversos estudios se ha reportado que plantas que exhiben una PF alta, a diferencia de aquellas que exhiben una PF baja, pueden ampliar su rango de distribución ecológica (Walters y Field, 1987; Sala y Nowak, 1997; Sultan, 2001). Las dos especies comparadas en este estudio presentan diferencias marcadas en su distribución o amplitud ecológica. *L. origanoides*, es una especie adaptada a hábitats en donde prevalece la alta radiación, elevada temperatura, déficit hídrico y escasez de nutrientes en el suelo (Moldenke, 1965, Albesiano *et al.*, 2003; Dos Santos *et al.*, 2004). A su vez, *L. alba* es una especie generalista que se puede encontrar en hábitats con alta o baja disponibilidad de luz, pero con mayor disponibilidad de nutrientes y agua en el suelo (Gupta, 1995; Kitnzios, 2002; Vit *et al.*, 2002).

Se evidenció que no hubo diferencias en la PF foliar entre *L. alba* y *L. origanoides*, y que sólo se presenta una respuesta plástica en algunos rasgos

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

morfo-anatómicos y fisiológicos particulares. Lo anterior confirma que bajo ciertas condiciones la PF foliar total puede ser ventajosa o desventajosa bajo otras (Alpert y Simms, 2002). Así, la respuesta plástica de rasgos fisiológicos asociados al intercambio gaseoso, especialmente la A, independientemente, de las limitaciones estomáticas, permitieron optimizar el uso de la energía luminosa para el proceso fotosintético en condiciones de pleno sol, especialmente, en *L. origanoides*. Además, se notó claramente que los rasgos morfo-anatómicos (ELF, PEM y PES tamaño de las hojas y los aumentos en la DE ab presentaron una alta plasticidad para responder a la alta o baja disponibilidad de luz. En conjunto, esas respuestas plásticas serían cruciales para la aclimatación foliar y así mejorar el desempeño ambas especies en hábitats de alta radiación, que generalmente, están acompañados de otras limitaciones micro-climáticas (baja humedad relativa, altas temperaturas y déficit de agua en suelo), lo cual implica un compromiso *-trade off-* entre lograr una tasa fotosintética óptima con el menor gasto de agua transpirada posible, maximizando su eficiencia (Roelfsema y Hedrich, 2005), especialmente, en el caso de *L. origanoides*. Las variaciones en esos rasgos explican, en gran medida, la abundancia, sobrevivencia y distribución restringida de *L. origanoides* para tolerar hábitats xerofíticos y ser considerada una especie con características de “síndrome de tolerancia al estrés” (Chapin, 1991, Camargo-Parra y Rodríguez-Lopez, 2008).

La aclimatación foliar a la baja disponibilidad de luz en ambas especies fue favorecida por los ajustes plásticos de los rasgos supra-citados, que se integran por el aumento en el AFE, lo que sugiere un incremento de la captura de energía por unidad de biomasa y maximizando su área foliar (Lusk, 2004), particularmente, en *L. alba*. La reducción en los rasgos anatómicos foliares asociados con la ELF mostraron un decrecimiento acentuado del PES y un aumento del PEM, i.e. número de capas y longitud del mesofilo, epidermis, así como por el incremento del tamaño de las células (Garnier y Laurent., 1994). La ausencia de *L. origanoides* en hábitats de baja disponibilidad lumínica puede ser el resultado de un accidente

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

histórico más que a la carencia de habilidad para enfrentar con este tipo de ambientes, ya que al igual que *L. alba*, presentó el mismo desempeño en baja luminosidad como se pudo comprobar mediante el análisis de las diferentes herramientas metodológicas utilizadas.

De modo general, una mayor plasticidad en las normas de reacción de los rasgos subyacentes relacionados con la *A* en *L. alba*, a pesar que la plasticidad en ese rasgo fuese menor comparado con el registrado en *L. origanoides*, se puede considerar mucho más ventajoso y le permitiría explotar más eficientemente la heterogeneidad de la luz en diferentes ambientes. En contraste, *L. origanoides* si presentó una mayor plasticidad en *A* pero menor plasticidad en sus rasgos subyacentes demuestran que tiene le confieren una mayor capacidad de tolerancia al estrés, esta menor plasticidad probablemente es ventajosa en sus hábitats naturales en donde un uso conservador de los recursos es crucial (Goulart *et al.*, 2011). Lo anterior, resalta la importancia de tener en cuenta tanto la magnitud como el patrón de plasticidad observado en la predicciones de la asociación entre plasticidad y el desempeño de los rasgos subyacentes y un rasgo asociado con el *fitness* que puede tener efectos tanto en la aclimatación como en la distribución ecológica de una especie.

En conjunto, los resultados registrados para ambas especies apoyan los resultados relatados por Parra-Torres y Rodríguez-López (2007), quienes atribuyeron el éxito colonizador y la mayor amplitud ecológica de *L. alba* a su mayor TCR en contraste con la exhibida por *L. origanoides*. Lo anterior es asociado con su mayor índice de área foliar (IAF) y fracción de masa foliar (FMF) asignada al dosel que a su vez favorece la mayor ganancia de carbono a nivel de planta entera. En conjunto esos resultados y los presentados aquí confirman y, explican en parte, el mayor éxito en la distribución de *L. alba* en contraste con *L. origanoides*. Además, poseen gran relevancia ya que sugiere la existencia de diferencias genéticas en rasgos de gran importancia ecológica entre las dos especies que favorecen sus adaptaciones en sus hábitats naturales.

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

4. CONCLUSIONES

En este estudio no fue posible comprobar, si la mayor respuesta plástica en rasgos morfo-anatómicos y fisiológicos foliares en *L. alba* a diferencia de su congénere *L. origanoides*, contribuyen a su mejor desempeño y aclimatación en hábitats con baja y alta disponibilidad de luz. La falta de diferenciación en la PF foliar entre ambas especies permitió corroborar que sólo algunos rasgos fisiológicos (plasticidad fisiológica) permitieron la diferenciación entre las especies y los morfo-anatómicos (plasticidad morfológica) entre los fenotipos foliares de sol y de sombra dentro de cada especie. Las modificaciones en los rasgos morfo-anatómicos y fisiológicos contribuyeron a la mayor aclimatación foliar de *L. origanoides* para maximizar la ganancia de carbono en alta irradiancia; mientras que, las modificaciones observadas, especialmente, en los rasgos morfo-anatómicos contribuyeron en la aclimatación a la baja disponibilidad de luz en ambas especies.

La mayor plasticidad de algunos rasgos morfo-anatómicos subyacentes favorecieron el mantenimiento de la ganancia de carbono en baja luz en las hojas de ambas especies, pero un menor PEM en pleno sol en *L. alba* podrían reducir su habilidad para mantener tasas de asimilación de CO₂ que le permita competir y colonizar sitios de alta intensidad lumínica como si lo hace *L. origanoides*. Finalmente, concluimos que la mayor amplitud ecológica de *L. alba* en diferentes ambientes heterogéneos en relación a la disponibilidad de luz, no sólo estaría determinada por su mayor grado de aclimatación como resultado de una mayor plasticidad en algunos rasgos morfo-anatómicos y fisiológicos, sino a la contribución relativa de los mismos asociada a la mayor FMF e IAF, a nivel de planta entera, en contraste con su congénere *L. origanoides*.

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

Tabla 1. Valores de suma de cuadrados medios del ANOVA de dos vías para los rasgos fisiológicos y morfo-anatómicos foliares de *L. alba* y *L. origanoides* en respuesta a diferentes niveles de disponibilidad de luz. * $p < 0,05$ y ns=no significativo estadísticamente.

Rasgos				
Rasgos fisiológicos		Luz	Especie	Luz*Especie
	A	194,563*	20,261 ^{ns}	25,043 ^{ns}
	g_s	19375,313*	6480,000 ^{ns}	11640,313 ^{ns}
Intercambio gaseoso	E	0,094 ^{ns}	3,300*	3,300*
	A/E	19,834*	2,011 ^{ns}	2,439 ^{ns}
	C_i/C_a	0,450*	0,016 ^{ns}	0,025 ^{ns}
Rasgos morfológicos				
	Área	12,790*	5,835*	0,094 ^{ns}
Tamaño de la hoja	Perímetro	721,563*	140,986*	5,893 ^{ns}
	Largo	3,480*	1,559*	1,513E-005 ^{ns}
	Ancho	1,693*	0,770*	0,001 ^{ns}
Forma de la hoja	Perímetro ² /Área	110,986*	244,653*	2,531E-006 ^{ns}
	Largo/Ancho	0,047 ^{ns}	0,020 ^{ns}	0,008 ^{ns}
Estomas	DE ad	4068,471*	134947,918*	4068,471*
	DE ab	133389*	91619*	1235 ^{ns}
Tricomas	DTt ad	24,852*	14,131*	4,441*
	DTt ab	72,737*	20,235*	4,124 ^{ns}
	DTs ad	189,005*	868,090*	47,215 ^{ns}
	DTs ab	9936,270*	2558,270*	40,725 ^{ns}
Área foliar específica	AFE	48,161*	0,338 ^{ns}	0,472 ^{ns}
Rasgos anatómicos				
Anatomía Foliar	ELF	845275,297*	564127,250*	570269,014*
	PEM	0,004316*	0,000254*	0,000309*
	PES	106020,800*	70249,608*	67747,977*
	E ad	14,5166*	0,1441 ^{ns}	0,0660 ^{ns}
	E ab	22,5221*	2,6508 ^{ns}	0,2549 ^{ns}
	C	0,376*	0,030 ^{ns}	0,093*
Red hidráulica foliar	Dv 1°	0,0004 ^{ns}	0,0005 ^{ns}	0,0004 ^{ns}
	Dv 2°	0,196*	0,057*	0,002 ^{ns}
	DVM	0,120*	0,047*	0,004 ^{ns}

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

Tabla 2. Valores medios de los rasgos fisiológicos y morfo-anatómicos foliares de los fenotipos de sol y sombra de *L. alba* y *L. origanoides* en respuesta a diferentes niveles de disponibilidad de luz. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de la especie; y diferentes letras minúsculas indican diferencias significativas entre las especies dentro del tratamiento.

Rasgos		<i>L. alba</i>		<i>L. origanoides</i>	
Rasgos fisiológicos		Sol	Sombra	Sol	Sombra
Intercambio gaseoso	A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	14,6 \pm 1,2 ^{Aa}	10,6 \pm 0,6 ^{Ba}	18,8 \pm 1,5 ^{Aa}	10,4 \pm 0,4 ^{Ba}
	g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	107 \pm 18 ^{bb}	218 \pm 35 ^{Aa}	192 \pm 19 ^{Aa}	206 \pm 31 ^{Aa}
	E ($\text{H}_2\text{O mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	3,5 \pm 0,2 ^{bb}	4,2 \pm 0,2 ^{Aa}	4,8 \pm 0,2 ^{Aa}	3,8 \pm 0,2 ^{Ba}
	A/E ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)	4,2 \pm 0,3 ^{Aa}	2,5 \pm 0,1 ^{Ba}	3,9 \pm 0,2 ^{Aa}	2,7 \pm 0,1 ^{Ba}
	Ci/Ca	0,31 \pm 0,1 ^{bb}	0,68 \pm 0,0 ^{Aa}	0,44 \pm 0,0 ^{Bb}	0,67 \pm 0,0 ^{Aa}
Rasgos morfológicos					
Tamaño de la hoja	Área (cm^2)	0,8 \pm 0,1 ^{bb}	2,2 \pm 0,1 ^{Ab}	1,8 \pm 0,1 ^{Aa}	2,9 \pm 0,1 ^{Ba}
	Perímetro (cm^2)	7,6 \pm 0,3 ^{bb}	16,3 \pm 0,7 ^{Ab}	11,0 \pm 0,5 ^{Ba}	21,3 \pm 1,2 ^{Aa}
	Largo (cm)	1,5 \pm 0,0 ^{bb}	2,2 \pm 0,1 ^{Ab}	1,9 \pm 0,0 ^{Ba}	2,6 \pm 0,0 ^{Aa}
	Ancho (cm)	1,1 \pm 0,0 ^{bb}	1,6 \pm 0,0 ^{Ab}	1,4 \pm 0,0 ^{Ba}	1,9 \pm 0,1 ^{Aa}
Forma de la hoja	Perímetro ² /Área	25,6 \pm 1,4 ^{Ba}	29,3 \pm 0,9 ^{Aa}	20,0 \pm 0,5 ^{Bb}	23,8 \pm 1,1 ^{Ab}
	Largo/Ancho	1,7 \pm 0,1 ^{Aa}	1,9 \pm 0,1 ^{Aa}	1,8 \pm 0,1 ^{Aa}	1,9 \pm 0,1 ^{Aa}
Estomas	DE ad (Estoma mm^{-2})	152 \pm 12 ^A	107 \pm 6 ^B	----	----
	DE ab (Estoma mm^{-2})	261 \pm 17 ^{Ab}	117 \pm 11 ^{Bb}	355 \pm 11 ^{Aa}	236 \pm 8 ^{Ba}
Tricomas	DTt ad (Tricoma tector mm^{-2})	8,4 \pm 0,3 ^{Aa}	5,9 \pm 0,3 ^{Ba}	6,3 \pm 0,3 ^{Ab}	5,3 \pm 0,2 ^{Ba}
	DTt ab (Tricoma tector mm^{-2})	11,2 \pm 0,3 ^{Aa}	7,5 \pm 0,3 ^{Ba}	8,9 \pm 0,6 ^{Ab}	6,6 \pm 0,4 ^{Ba}
	DTs ad (Tricoma secretor mm^{-2})	29,9 \pm 2,0 ^{Aa}	27,4 \pm 2,1 ^{Aa}	21,9 \pm 1,1 ^{Ab}	14,6 \pm 1,3 ^{Bb}
	DTs ab (Tricoma secretor mm^{-2})	73,3 \pm 3,9 ^{Ab}	40,3 \pm 2,5 ^{Bb}	93,4 \pm 4,7 ^{Aa}	55,9 \pm 3,5 ^{Ba}
Área foliar específica	AFE ($\text{m}^2 \text{Kg}^{-1}$)	1,5 \pm 0,3 ^{bb}	4,6 \pm 0,3 ^{Aa}	1,5 \pm 0,1 ^{Bb}	4,1 \pm 0,1 ^{Aa}
Rasgos anatómicos					
Anatomía Foliar	ELF (μm)	659,4 \pm 49,7 ^{Aa}	67,4 \pm 3,4 ^{Ba}	126,9 \pm 6,1 ^{Ab}	68,8 \pm 5,0 ^{Ba}
	PEM (μm)	0,003 \pm 0,000 ^{bb}	0,032 \pm 0,002 ^{Aa}	0,015 \pm 0,001 ^{Ba}	0,032 \pm 0,004 ^{Aa}
	PES (μm)	231,4 \pm 27,8 ^{Aa}	24,3 \pm 1,6 ^{Ba}	45,7 \pm 3,0 ^{Ab}	22,6 \pm 1,7 ^{Ba}
	E ad (μm)	5,9 \pm 0,3 ^{Aa}	4,0 \pm 0,7 ^{Ba}	5,2 \pm 0,5 ^{Aa}	3,7 \pm 0,3 ^{Ba}
	E ab (μm)	4,8 \pm 0,5 ^{Aa}	3,6 \pm 0,5 ^{Aa}	4,8 \pm 0,6 ^{Aa}	3,3 \pm 0,3 ^{Ba}
	C (μm)	0,55 \pm 0,1 ^{Aa}	0,44 \pm 0,1 ^{Aa}	0,59 \pm 0,10 ^{Aa}	0,27 \pm 0,10 ^{Bb}
Red hidráulica foliar	Dv 1° (mm mm^{-2})	0,108 \pm 0,001 ^{Aa}	0,108 \pm 0,000 ^{Ab}	0,092 \pm 0,009 ^{Aa}	0,107 \pm 0,000 ^{Ab}
	Dv 2° (mm mm^{-2})	0,617 \pm 0,012 ^{Aa}	0,445 \pm 0,010 ^{Ba}	0,517 \pm 0,011 ^{Ab}	0,376 \pm 0,018 ^{Bb}
	DVM (mm mm^{-2})	0,699 \pm 0,010 ^{Aa}	0,553 \pm 0,008 ^{Ba}	0,599 \pm 0,016 ^{Ab}	0,500 \pm 0,013 ^{Bb}

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. organoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

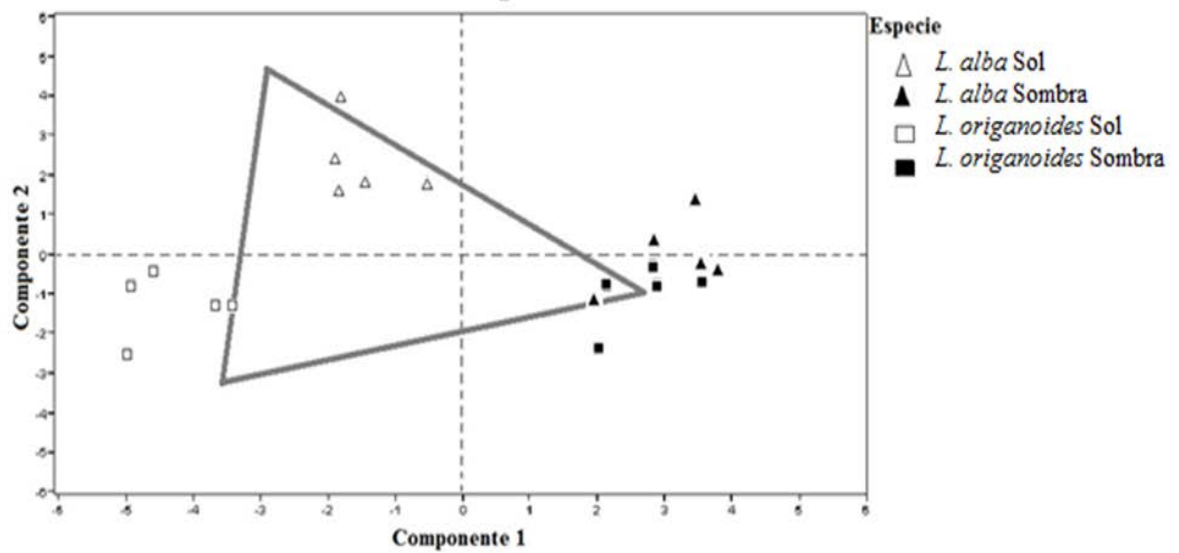


Figura 1. Gráfico de dispersión de los dos primeros componentes principales (CP) para los fenotipos de sol y sombra de *L. alba* y *L. organoides* en respuesta a diferentes niveles de disponibilidad de luz. PC1y PC2 explican el 60,8 y 15,7% de la varianza, respectivamente.

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

Tabla 3. Valores propios y varianza acumulada de los más importantes componentes principales (CP) de 17 rasgos fisiológicos y morfo-anatómicos foliares de los fenotipos de sol y sombra de *L. alba* y *L. origanoides* en respuesta a la disponibilidad de luz. En negrita son los rasgos relevantes para cada PC.

Rasgos	Componentes Principales	
	CP1	CP2
Área	0,29318	0,12634
Perímetro	0,28111	0,00482
Largo	0,28402	0,11728
Ancho	0,28319	0,12354
DE ab	-0,20706	0,30257
ELF	-0,25636	-0,22995
PEM	0,28701	-0,05177
PES	-0,24785	-0,23012
E ab	-0,14402	0,26828
E ad	-0,24146	0,1236
C	0,19238	-0,32445
DVM	-0,26825	-0,11392
AFE	0,27539	-0,21273
A	-0,17984	0,45258
g_s	0,19339	0,30501
E	0,09351	0,45369
C_i/C_a	0,28181	-0,02220
% Varianza explicado	60,8	15,7
Varianza acumulada	60,8	76,5

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. organoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

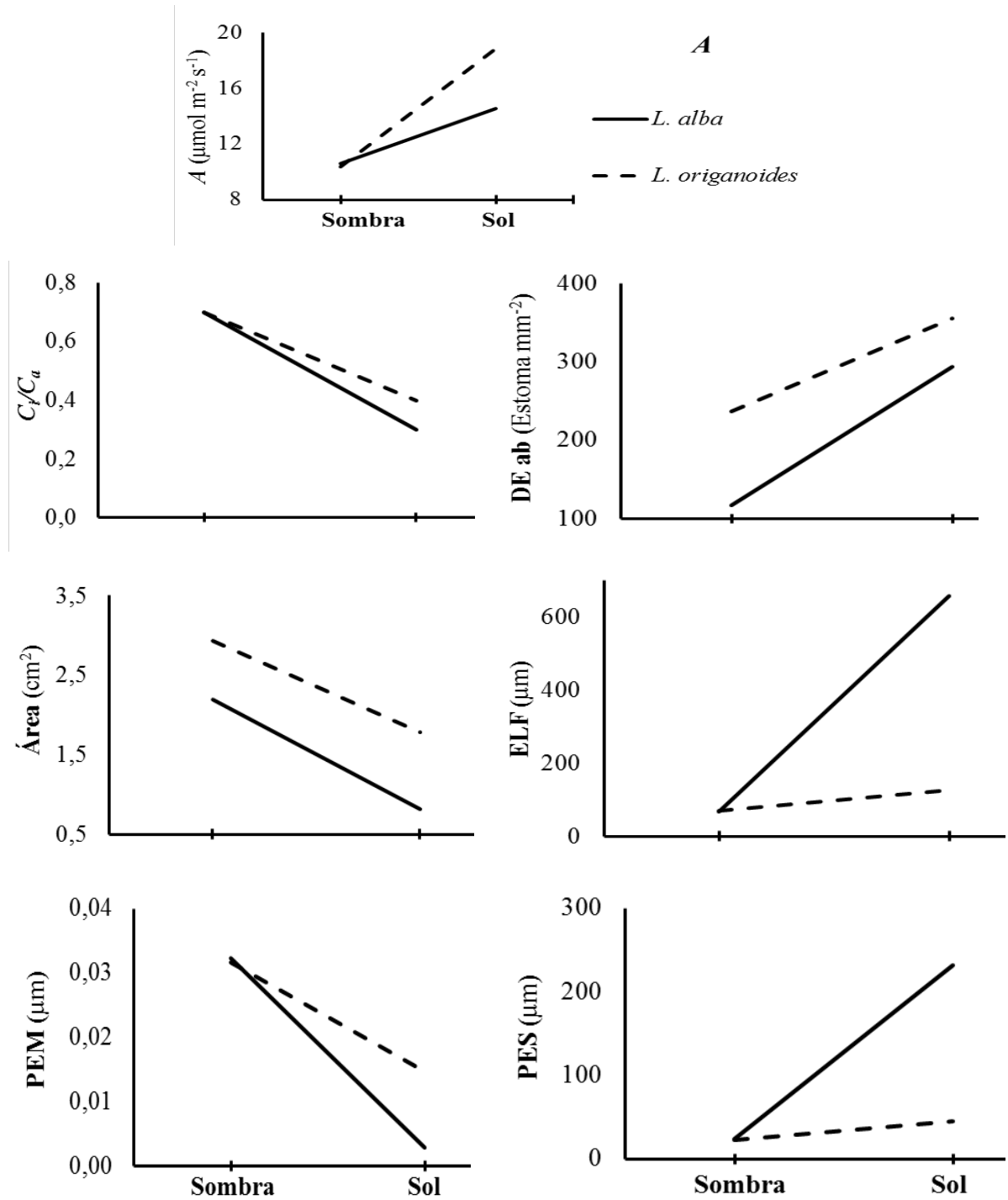
Tabla 4. Índices de plasticidad de los rasgos fisiológicos, y morfo-anatómicos foliares de los fenotipos de sol y sombra de *L. alba* y *L. organoides* en respuesta a diferentes niveles de disponibilidad de luz. * $p < 0,05$ y ns=no significativo estadísticamente.

Caracteres fisiológicos		<i>L. alba</i>	<i>L. organoides</i>	P < 0,05
Intercambio gaseoso	A	0,26±0,03	0,43±0,05	0,041*
	g_s	0,41±0,10	0,28±0,08	0,309 ^{ns}
	E	0,17±0,04	0,19±0,07	0,840 ^{ns}
	A/E	0,39±0,06	0,30±0,03	0,224 ^{ns}
	C _i /C _a	0,53±0,09	0,34±0,03	0,041*
Media		0,38±0,06	0,32±0,03	0,418 ^{ns}
Caracteres morfológicos				
Tamaño de la hoja	Área	0,63±0,02	0,39±0,03	0,000*
	Perímetro	0,53±0,03	0,48±0,03	0,328 ^{ns}
	Largo	0,30±0,01	0,25±0,02	0,160 ^{ns}
	Ancho	0,28±0,02	0,24±0,03	0,441 ^{ns}
Forma de la hoja	Perímetro ² /Área	0,17±0,04	0,14±0,05	1,000 ^{ns}
	Largo/Ancho	0,13±0,02	0,11±0,02	0,441 ^{ns}
Estomas	DE ad	0,26±0,07	0,00±0,00	0,000*
	DE ab	0,58±0,05	0,33±0,03	0,000*
	DTt ad	0,29±0,05	0,16±0,04	0,104 ^{ns}
Tricomas	DTt ab	0,33±0,03	0,24±0,07	0,234 ^{ns}
	DTs ad	0,21±0,03	0,32±0,06	0,206 ^{ns}
	DTs ab	0,45±0,02	0,39±0,04	0,103 ^{ns}
AFE	AFE	0,67±0,03	0,61±0,04	0,229 ^{ns}
Media		0,37±0,05	0,28±0,05	0,195 ^{ns}
Caracteres anatómicos				
Anatomía Foliar	ELF	0,89±0,01	0,45±0,04	0,001*
	PEM	0,91±0,01	0,50±0,05	0,000*
	PES	0,88±0,02	0,50±0,03	0,001*
	E abaxial	0,30±0,06	0,35±0,07	0,505 ^{ns}
	E adaxial	0,40±0,06	0,29±0,06	0,234 ^{ns}
	Cutícula	0,29±0,06	0,50±0,08	0,064 ^{ns}
Red hidráulica foliar	Dv 1°	0,01±0,00	0,15±0,09	0,462 ^{ns}
	Dv 2°	0,28±0,02	0,27±0,04	0,878 ^{ns}
	DVM	0,21±0,02	0,17±0,03	0,505 ^{ns}
Media		0,46±0,11	0,35±0,05	0,382 ^{ns}
IP Total		0,40±0,03	0,32±0,02	0,093 ^{ns}

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

Figura 2. Norma de reacción de la tasa fotosintética y los rasgos subyacentes morfo-anatómicos que presentaron diferencias significativas en sus índices de plasticidad para *L. alba* y *L. origanoides* en respuesta a la disponibilidad de luz (Sombra= 35% y Sol= 100%).



BIBLIOGRAFÍA

- ABRAMOFF M; MAGELHAES P; RAM S. 2004. Image Processing with imagej. Biophotonics International.
- ALBESIANO S; RANGEL-CH JO; CADENA A. 2003. La vegetación del cañón del río Chicamocha (Santander, Colombia). *Caldasia*. 25(1): 73-99.
- ALPERT P. Y SIMMS E. 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evol Ecol*.16:285-297.
- ARAUS J.L.; ALEGRE L.; TAPIA L. AND CALAFELL R. 1986. Relationship between leaf structure and gas exchange in wheat leaves at different insertion levels. *J. Exp. Bot.*, 37: 1323-1333.
- ASENSIO D.; PEÑUELAS J.; OGAYA R.; LLUSIÀ J. 2007. Seasonal soil VOC exchange rates in a Mediterranean holm oak forest and their responses to drought conditions. *Atmospheric Environment*. 41: 2456-2466.
- BAKER H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annu Rev Ecol Syst*. 5:1–24
- BERLYN G.R; MIKSCHE J. R. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. Iowa State University Press, Ames, IA. 336 pp.
- BJORKMAN O. 1981. Responses to different quantum flux densities. In *Physiological Plant Ecology*. I. responses to the Physical Environment. (Eds O.L. Lange, P.S. Nobel, C. B. Osmond and H. Ziegler.) *Encycl. Plant Physiol*. New Ser.(Springer-Verlag: New York.).12A: 57-107.
- BLANCO-MORENO. D. 2006. Composicion y rendimiento del aceite esencial de *Lippia origanoides* (Verbenaceae) en el Cañón del Chicamocha, Santander. Tesis. Escuela de Biología. Universidad Industrial de Santander.

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

BOARDMAN N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annu. Rev. Plant. Physiol. 28, 355-77.

BRADSHAW A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In Advances in genetics (E.M. Caspary & J.M. Thoday, eds.). Academic Press, New York. p.115-155.

BROWN,S; SATHAYE J; CANNEL M. Y KAUPPI P.E. 1996. Mitigation of carbon emissions to the atmosphere by forest management. Commonwealth Forestry Review 75.

CAMARGO-PARRA A; RODRÍGUEZ-LÓPEZ N. 2008. Respuestas fenotípicas de *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (Verbenaceae) a la disponibilidad de agua en el suelo. Acta biol Colom.13: 133-148.

CHAPIN F.S. III. 1991. Integrated responses of plants to stress: A centralized system of physiological responses. BioScience. 41:29-36.

DICKINSON, W. 2000. Integrative plant anatomy. San Diego, CA: Harcourt/ Academic Press.

DONOHUE K; PYLE E.H; MESSIQUA D; HESCHEL M.S. & SCHMITT J. 2001. Adaptive divergence in plasticity in natural populations of *Impatiens capensis* and its consequences for performance in novel habitats. Evolution. 55(4): 692-702.

DOS SANTOS F.J.B; ARIMATÉIA J; GRAÇAS A.M; DE OLIVEIRA E.H; DE LIMA S.D; DE A.M. REIS F. 2004. Composition and biological activity of essential oils from *Lippia origanoides* H.B.K. J. Essent. Oil Res.16:504-506.

ELLIS B; DALY D.C; HICKEY L.J; MITCHELL J.D; JOHNSON K.R; WILF P; WING S.L. 2009. Manual of Leaf Architecture. S.I.:Cornell University Press, Ithaca, NY.

EVANS J.R; POORTER H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. Plant, Cell and Environment. 24: 755-767.

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. organoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.

Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

FLEXAS J; DIAS-ESPEJO A; GALMÉS J; KALDENHOFF R; MEDRANO H; RIBAS-CARBÓ M. 2007b. Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves. *Plant, Cell and Environment*. 10: 1284-1298.

FUTUYMA D.J; MORENO G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*19: 207-233.

GARNIER E; Y LAURENT G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128: 725-736.

GIANOLI E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. H.M. Cabrera, ed. *Fisiología ecológica en plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*. Valparaíso Chile: Ediciones Universitarias de Valparaíso, pp. 13-25.

GIVNISH T. 1988. Adaptation to sun vs. Shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*.15: 63-92

GIVNISH T.J; MONTGOMERY RR; GOLDSTEIN G. 2004. Adaptive radiation in the Hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses, and whole-plant compensation points. *American Journal of Botany*, 91: 228-246.

GONZÁLEZ A; GIANOLI E. 2004. Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breath. *Acta Oecol.* 26: 184-190.

GOULART M.F; LOVATO M.B; VASCONCELLOS F; VALLADARES F Y LEMOS-FILHO J.P. 2011. Which extent is plasticity to light involved in the ecotypic differentiation of a tree species from savanna and forest?. *Biotropica*. 43(6): 695–703.

GUPTA MP. 270 Plantas medicinales Iberoamericanas (Primera Edición). Cytod-Secab, Bogotá; 1995.

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

HANBA Y.T; KOGAMI H; TERASHIMA I. 2002. The effect of growth irradiance of leaf anatomy and photosynthetic in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell and Environment*, 25:1021-1030.

JOHANSEN, D. 1940. *Plant microtechnique*. New York: mcgraw-Hill Book Co.

KITAJIMA, K. 1994. Relative importance of photosynthetic and allocation traits as correlates of seedling shade tolerance of 15 tropical tree species. *Oecologia*.98: 419-428.

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

KUBISKE M.E; ABRAMS M.D; & MOSTOLLER S.A. 1996. Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis in relation to the drought and shade tolerance of tree species in open and understory environments. *Trees*.11(2): 76-82

LUSK CH. 2004. Adaptación a la sombra en especies arbóreas siempreverdes. En: Cabrera HM (ed) *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso, Chile. 235-247.

MCCONNAUGHAY KDM. COLEMAN JS; 1999. Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*. 80(8): 2581-2593.

MEDIAVILLA S.; ESCUDERO A. Y HEILMEIER H. 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology*. 21: 251-259.

MOLDENKE H. N. (1965). Materials toward a monograph of the genus *Lippia* .I. *Phytologia*, 12 (1), 48–71

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

MORI A; NIINEMETS Ü. 2011. Plant responses to heterogeneous environments: scaling from shoot modules and whole-plant functions to ecosystem processes. *Ecological Research*.25: 691-692.

MURCHIE E.H; HUBBART S; PENG S; HORTON P. 2005. Acclimation of photosynthesis to high irradiance in rice: gene expression and interactions with leaf development. *Journal of Experimental Botany*. 56(411), 449-460.

PALACIO-LÓPEZ K; RODRÍGUEZ-LÓPEZ N. 2007. Plasticidad fenotípica en *Lippia alba* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos ambientes lumínicos. *Acta biol. Colomb*. 13(1):187-198.

PARRA-TORRES E; RODRÍGUEZ-LÓPEZ N. 2007. Plasticidad fenotípica de *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad de luz. *Acta biol. Colomb*. 12(5) 91-102.

PEARCY R. 2007. Response of plants to heterogeneous light environments. In: Valladares F, Pugnaire F, eds. *Plant Functional Ecology*, Segunda ed. Boca Ratón: USA: Taylor & Francis group, pp. 213-257.

PIGLIUCCI M. 2001. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Baltimore: John Hopkins University Press.328pp.

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.

R DEVELOPMENT CORE TEAM (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

RICHARDS CL; BOSSDORF O; MUTH NZ; 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.

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. origanoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

RODRIGUEZ-MARQUES A; SOUZA Q; PASSOS J; FERNANDEZ G.W. 2000. Variations in leaf characteristics of tow species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under different light intensities. *Tropical Ecology*. 41(1):47-60.

ROELFSEMA, M.R.G. AND HEDRICH, R. 2005 In the light of stomatal opening: new insights into 'the Watergate'. *New Phytologist*. 167, 665-691.

RUZIN S. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. New York: Oxford University Press.

SACK L; COWAN P; JAIKUMAR N; HOLBROOK N. 2003. The “hydrology” of leaves: co-ordination of structure. *Plant Cell*. 26:1343-1356.

SALA A; Y NOWAK RS. 1997 Ecophysiological responses of three riparian graminoids to changes in the soil water table. *International Journal of Plant Sciences*. 158: 835-843.

SIMS D.A; PEARCY R.W. 1994. Caling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole plant performance 1. Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant, Cell Environ*. 17:889-900.

SMITH W.K; VOGELMANN T.C; DELUCIA E.H; BELLAND D.T Y SHEPHERD K.A. 1997. Leaf form and photosynthesis. *Bioscience*. 47: 785-793.

STERCK F.J; POORTER L; SCHIEVING F. 2006. Leaf traits determine the growth–survival trade-off across rain forest tree species. *The American Naturalist*. 167(5): 758-765.

SULTAN S.E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Bot. Neerland*. 44: 363-383.

SULTAN S.E; WILCZEK A.M; BELL D.L; HAND G. 1998. Physiological response to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Oecologia*. 115(4): 564-578.

La contribución de la plasticidad fenotípica en la aclimatación foliar de *Lippia alba* y *L. organoides* no presenta diferencias ante la disponibilidad de la luz.
Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología Vegetal & Ecosistemas Terrestres-GIEFIVET

- SULTAN S.E. 2001. Phenotypic Plasticity for Fitness Components in Polygonum Species of Contrasting Ecological Breadth. *Ecology*.82(2): 328-343.
- VALLADARES F; WRIGHT S.J; LASSO E; KITAJIMA K; PEARCY R.W. 2000b. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from Panamanian rainforest. *Ecology*. 81(7):1925-1936.
- VALLADARES F; NIINEMETS Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 39: 237-257.
- VAN TIENDEREN P.H. 1997. Generalists, specialists, and the evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution*. 51(5): 1372-1380.
- VIT P; SILVA B. Y MELÉNDEZ P. 2002. *Lippia alba* N.E.Br. Ficha botánica de interés apícola en Venezuela, No. 2 Cidrón. *Rev. Fac. Farm.* 43: 13-14.
- VOGELMANN T.C; BORNMAN J.F. Y YATES D.J. 1996. Focusing of light by leaf epidermal cells. *Physiologia Plantarum*. 98:43-56.
- WALTERS, M.B. AND FIELD, C.B. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rainforest Piper species with different ecological amplitudes. *Oecologia*. 72: 449-456.
- WARREN C; ADAMS M. 2004. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Sciences*. 9:270-274.
- WOODSON R.E; SCHERY R.W; MOLDENKE H.N. 1973. Flora of Panama Part IX. Family 168. Verbenaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 60(1):41-148.