

**Plasticidad Fenotípica de *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad de luz**

**EDWIN PARRA TORES**

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

**Plasticidad Fenotípica de *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (Verbenáceae) en respuesta a la disponibilidad de luz**

**EDWIN PARRA TORRES**

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

**MSc. NELSON FACUNDO RODRIGUEZ LOPEZ  
Director**

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

## **AGRADECIMIENTOS**

A Nelson Facundo Rodríguez López, por darme la oportunidad de trabajar en su grupo de investigación, por su enseñanza y por su apoyo y colaboración en todo momento.

A Iván Darío Camargo Rodríguez por sus valiosas discusiones en el laboratorio y por sus contribuciones en este trabajo.

A CENIVAM por el financiamiento de este trabajo.

A los miembros del Grupo de investigación fisiología vegetal tropical (GIEFIVET) por su apoyo y colaboración en la realización de este proyecto

A mis padres Hermes Parra Barragán y Rumalda Torres Ramírez por su comprensión, paciencia, cariño, enseñanzas y apoyo brindados en el transcurso de la carrera.

A los profesores de la Escuela de Biología UIS por su trabajo, compromiso y dedicación.

## CONTENIDO

Introducción	9
1. Materiales y Métodos	11
1.1 Diseño experimental, variables de crecimiento y de asignación de biomasa.	13
1.2. Cuantificación de la plasticidad y comparación interespecífica.	14
2. Resultados	15
3. Discusión	21

## LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

<b>TABLA 1.</b>	Anova	17
<b>TABLA 2.</b>	Mediana de índice de plasticidad	19
<b>FIGURA 1.</b>	Normas de reacción	15-16
<b>FIGURA 2.</b>	Tasa de crecimiento relativo (RGR)	18
<b>FIGURA 3.</b>	Índice de plasticidad fenotípica (RDPI)	20

## RESUMEN

**TITULO:** Plasticidad Fenotípica de *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (Verbenáceae) en respuesta a la disponibilidad de luz \*

**AUTOR:** Edwin Parra Torres\*\*

**Palabras clave:** Ontogenia, amplitud ecológica, expresión fenotípica, luz, Índice de Plasticidad de Distancias Relativas (RDPI)

La distribución ecológica de la especie es usualmente relacionada con la magnitud de la plasticidad fenotípica (PF). Con el fin de examinar la posible relación entre la magnitud de la PF y la amplitud ecológica en respuesta a la disponibilidad de luz, en este trabajo se evaluó la PF a través de la ontogenia en clones de *Lippia alba* y *Lippia origanoides*, especies congenéricas que presentan diferencias en su distribución. Clones de cada especie fueron distribuidos aleatoriamente en tres tratamientos, baja (33%), media (53%), y alta (100%) disponibilidad lumínica. Se evaluó la PF de caracteres morfológicos y de asignación de biomasa a través de la ontogenia por medio de un ANOVA y la comparación inter-específica se realizó a través del índice de plasticidad fenotípica (RDPI). *L. alba* y *L. origanoides* presentaron variación de la plasticidad a través de la ontogenia en varios de los caracteres estudiados. La comparación interespecífica a través del RDPI mostró que la mayor PF de *L. alba* sobre *L. origanoides* en algún estado de la ontogenia no fue consistente ni uniforme a través de esta. Estos resultados sugieren una falta de asociación entre la magnitud de la PF en respuesta a la disponibilidad lumínica. Además, indican que la mayor distribución de *L. alba*, se debe a un mayor desempeño en la tasa de crecimiento relativa y consecuentemente a una mayor acumulación de biomasa total, que posiblemente, favorecen alcanzar rápidamente su madurez sexual y así la colonización de nuevas áreas.

\* Proyecto de Grado.

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

## ABSTRACT

**TITLE:** Phenotypic Plasticity of *Lippia alba* and *Lippia origanoides* (Verbenáceae) in response to availability of light\*

**AUTOR:** Edwin Parra Torres \*\*

**Key words:** Ontogeny, ecological breadth, Phenotypic expression, Light, relative distance plasticity index (RDPI).

The Species distribution is usually related to the magnitude of the phenotypic plasticity (PF). In order to assess the possible relationship between the magnitude of the PF and the ecological breadth and responsiveness to the light availability, the PF during the ontogeny in clones of *Lippia alba* and *Lippia origanoides* were evaluated. Both species are related and show spatial differences in their distribution. Three random treatments of light availability were set up, low (33%), medium (53%), and high (100%). We evaluated the PF of morphologic and biomass allocation traits during the ontogeny in clones of *Lippia alba* and *Lippia origanoides* through the ANOVA and the interspecific comparison were carried out through relative distance plasticity index (RDPI). *L. alba* y *L. origanoides* displayed variation of the plasticity through the ontogeny in several of the studied traits. The interspecific comparison through RDPI showed that the greater PF of *L. alba* in comparison to *L. origanoides* in some state of the ontogeny was not consistent nor uniform. These results suggest a lack of association between the magnitudes of the PF in response to the availability of light. In addition, they indicate that the greater distribution of *L. alba* could be cause by a greater performance in the relative rate of growth and the greater accumulation of total biomass, therefore, it would likely contribute *L. alba* to reach its sexual maturity faster and the colonization of new areas.

\* Proyecto de Grado.

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

## INTRODUCCION

Las plantas como organismos inmóviles no pueden eludir fácilmente las condiciones ambientales desfavorables; por esa razón, a lo largo de su evolución han desarrollado mecanismos que les permiten tolerar las condiciones ambientales adversas (Brock *et al.*, 2005). Debido a esto, muchos organismos presentan modificaciones en su morfología y fisiología originados por cambios en su ambiente natural (Smekens y Van Tienderen, 2001). A lo anterior, se le denomina plasticidad fenotípica (PF), definida como la capacidad que tiene un mismo genotipo para producir diferentes fenotipos en respuesta a la variación ambiental (Sultan, 2001; Gianoli, 2004; Pigliucci, 2005).

La distribución ecológica de las especies ha sido asociada con la PF, por lo que se asume que especies con una amplia distribución ecológica tendrían una mayor PF que especies con una limitada distribución (Sultan, 1995; Alpert y Simms, 2002, Paschke *et al.*, 2003; Niinemets y Valladares 2004). Esa hipótesis ha sido probada en numerosos estudios evaluando la plasticidad en un punto particular del desarrollo (e.g., en el estado adulto o la madurez sexual) de las plantas (González y Gianoli, 2004; Guan *et al.*, 2004, Griffith y Sultan, 2006). Sin embargo, algunos reportes indican que no hay una asociación entre la amplitud ecológica y la magnitud de la plasticidad fenotípica (Baskauf y Eichmeier, 1994; González y Gianoli, 2004).

Una causa probable, por la cual no se cumple la hipótesis planteada anteriormente, se debe al hecho de que la plasticidad fenotípica puede no expresarse uniformemente a través del ciclo de vida de las plantas (Schlichting y Pigliucci M, 1998; McConnaughay y Coleman, 1999; Wright y McConnaughay, 2002). Por lo tanto, una prueba robusta de la hipótesis de asociación entre plasticidad y la amplitud del rango ecológico de las plantas debería involucrar la estimación de la plasticidad a través de la ontogenia (Wright y McConnaughay, 2002).

De otro lado, uno de los factores de mayor importancia y que define la distribución y adaptación de las plantas a diferentes ambientes, es la disponibilidad de la luz, ya que este factor ambiental no solo es un recurso importante de energía, sino que también causa un estímulo que gobierna el desarrollo y, ocasionalmente, también es un factor que produce estrés en muchas especies vegetales (Larcher, 1995). Además, la luz es un elemento del ambiente que varía, tanto temporal como espacialmente. En ese sentido, esa variación ambiental es el escenario propicio para que se evidencie plasticidad entre y dentro de las especies vegetales (Bazzaz y Morse, 1991).

*Lippia alba* y *Lippia origanoides*, especies pertenecientes a la familia Verbenaceae, son productoras de aceites esenciales con gran potencial para la

industria (Stashenko *et al.*, 2003). Estas especies se diferencian especialmente por su amplitud ecológica, ya que *L. alba*, posee una amplia distribución ecológica, encontrándose desde México hasta Argentina, en lugares con alta y baja disponibilidad de luz (Woodson *et al.*, 1973). En tanto que, *Lippia origanoides*, domina zonas de vida desfavorables, siendo reportada en sitios de suelos muy secos, pobres en nutrientes y de alta incidencia lumínica (Albesiano *et al.*, 2003).

En este estudio, examinamos y comparamos la plasticidad fenotípica durante la ontogenia vegetativa de clones de *L. alba* y *L. origanoides*, con el fin establecer si existe relación entre la amplitud ecológica y la PF en estas especies. De ese modo, en este trabajo se plantearon las siguientes preguntas: i) ¿Es uniforme la expresión de plasticidad a través de la ontogenia vegetativa de estas dos especies? y ii) ¿Es la plasticidad de *L. alba* (con mayor distribución ecológica) mayor que la expresada por *L. origanoides* en diferentes puntos de su ontogenia vegetativa?

## 1. MATERIALES Y METODOS

La investigación fue realizada en el área experimental del Laboratorio de Ecofisiología Vegetal de la Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia. Se propagaron por medio de estacas, 160 clones de *Lippia alba* y de *Lippia origanoides*, los cuales se obtuvieron de plantas madre que se encontraban establecidas en la granja experimental Guatiguará de la Universidad Industrial de

Santander, ubicada en el municipio de Piedecuesta (Santander), en 6° 59'16.20" latitud norte y 73° 2' 51.66" longitud oeste a una altura de 900 m. s. n. m y en la localidad de Pescadero (región semiárida del cañón del río Chicamocha) ubicada a 6° 48' 42.6" latitud norte y 73° 00' 29.6" longitud oeste a una altura de 500 m.s.n.m respectivamente. Se homogenizó la longitud (20 cm) y el peso ( $4.5 \pm 1.5$ g) de las estacas utilizadas para la propagación (Albuquerque, 2001; Ehlert *et al.*, 2002).

Para favorecer la pronta aparición de raíces se aplicó ácido indol-butírico. Con la aparición de las dos primeras hojas totalmente expandidas, 20 días después de la siembra, se procedió a trasplantar los clones en bolsas de 3 kg (un clon por bolsa), las cuales contenían una mezcla 1:3:1 de tierra, arena de río y materia orgánica. Esta mezcla se mantuvo constante para las dos especies en todos los tratamientos. Las plantas se mantuvieron bajo temperatura, humedad relativa natural y a capacidad de campo mediante riego constante (si era necesario).

Los tratamientos de luz a los que se sometieron los clones de ambas especies fueron: (1) baja disponibilidad de luz (33%), (2) media disponibilidad de luz (53%) y (3) alta disponibilidad de luz (100%). El segundo y el tercer ambiente de luz, fueron creados mediante la utilización de tela polisombra adecuada a una estructura de madera (McConnaughay y Coleman, 1999), las mediciones de la disponibilidad de luz se realizaron con un fotómetro Li-250 [LiCor, USA]. La

temperatura promedio día/noche registradas en el área experimental durante la ejecución del experimento fueron de 30 °C/20 °C ± 1 °C.

### **1.1. Diseño experimental, variables de crecimiento y de asignación de biomasa.**

Se distribuyeron aleatoriamente 50 clones de cada especie (100 clones por tratamiento) en los tres tratamientos (300 clones en total). Se realizaron cinco muestreos destructivos que iban hasta la floración, en cinco individuos por tratamiento de cada especie a través de la ontogenia, en los días 10, 19, 31, 40 y 63, después del trasplante definitivo. Los clones fueron separados en hojas, tallo y raíz. Cada uno de los órganos de cada uno de los clones se sometió a secado en una estufa a 70°C, aproximadamente por 72 horas, hasta peso constante. Se evaluaron 10 variables: Número de hojas (NH), número de ramas (NR), longitud promedio de ramas (LPR), área foliar (AF), área foliar específica (AFE), razón de área foliar (RAF), fracción de masa seca de la raíz (FMR), la fracción de masa seca foliar (FMH), biomasa total (BMT) y la tasa de crecimiento relativo (TCR).

La medición del área foliar se realizó a través del programa Eye, Leaf & Symptom Area Software (Bakr, 2005), previa al secado del material foliar. La tasa de crecimiento relativo (TCR), se estimó a través de la aproximación funcional (Hunt y Parsons, 1974).

Los datos registrados de los caracteres evaluados, excepto la TCR, se sometieron a una transformación del logaritmo natural (Ln), para cumplir con las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianzas. Posteriormente, se realizó un análisis de varianza (ANOVA), para probar si existían diferencias significativas de los caracteres para los factores luz, muestreo y la interacción luz por muestreo. Las diferencias significativas de un carácter causado por el efecto del factor luz, nos indica que se presenta PF; mientras que, un efecto significativo en la interacción luz por muestreo, nos indica si la PF varía a través de la ontogenia. Como algunas variables morfológicas varían con el tamaño de la planta la biomasa total se utilizó como una covariante (Coleman *et al.*, 1994).

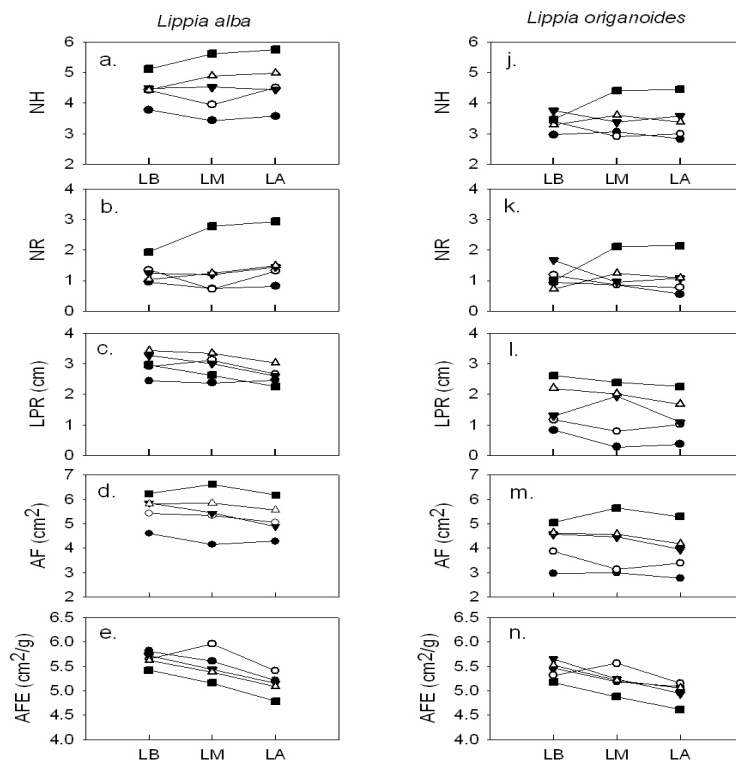
## **1.2. Cuantificación de la plasticidad y comparación interespecífica**

El índice de plasticidad basado en distancias fenotípicas relativas (RDPI) (Valladares *et al.*, 2006) fue calculado para los caracteres que presentaron plasticidad o cuya plasticidad varió a través de la ontogenia según los resultados obtenidos mediante el ANOVA. El RDPI se calculó entre los tratamientos de luz donde se observó la menor y la mayor expresión para cada carácter. Para la comparación del RDPI entre ambas especies, se utilizaron aquellos caracteres que simultáneamente presentaron diferencias significativas, según el ANOVA, por efecto del factor luz y la interacción luz por muestreo. Posteriormente, se utilizó el test de *U*-Mann-Whitney (Camargo y Rodríguez, 2006), para la comparación interespecífica de los caracteres a los cuales se les estimó el RDPI.

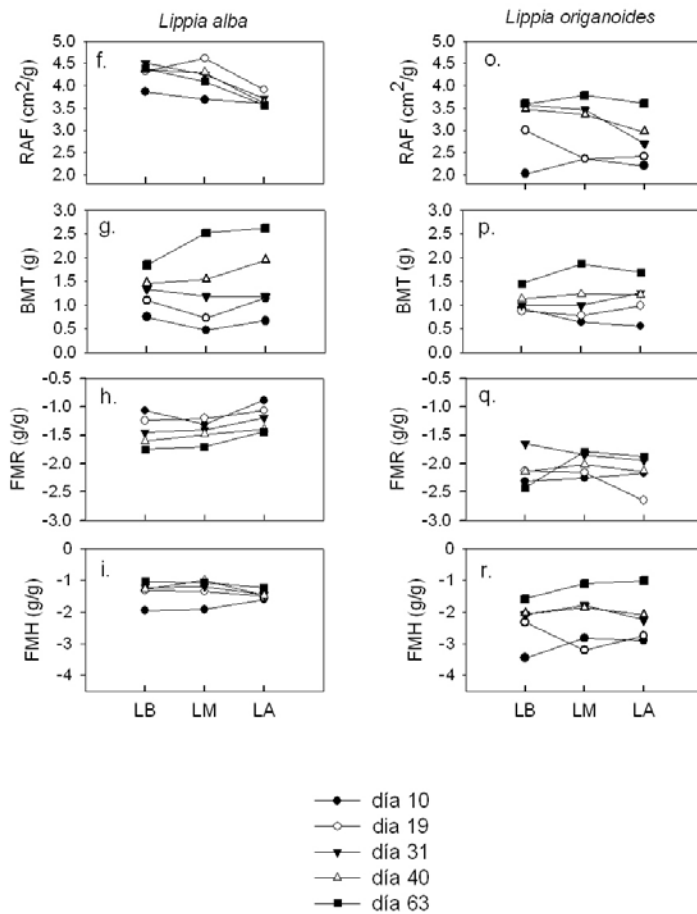
## 2. RESULTADOS

La disminución de la disponibilidad de luz tuvo un efecto significativo sobre la expresión de la PF en varios caracteres de ambas especies (Fig. 1).

**Figura 1.** Normas de reacción



día 10  
 día 19  
 día 31  
 día 40  
 día 63



Norma de reacción de caracteres de *Lippia alba* y *Lippia origanoides*, creciendo en tres ambientes de diferente disponibilidad de lumínica, 33% (LB), 53% (LM) y 100% (LA). Las gráficas muestran la respuesta de cada carácter examinados a través de la ontogenia. Los caracteres analizados son: (a, j) número de hojas (NH); (b, k) número de ramas (NR); (c, l) promedio de ramas (LPR); (d, m) área foliar (AF); (e, n) área foliar específica (AFE); (f, o) razón de área foliar (RAF); (g, p) biomasa total (BMT); (h, q) fracción de masa de raíz (FMR) y (i, r) fracción de masa de la hoja (FMH).

El ANOVA mostró un efecto significativo de la luz sobre todos los caracteres evaluados en *L. alba*, excepto en NH, NR y FMR (Tabla 1A). Para los muestreos realizados durante la ontogenia vegetativa hubo un efecto significativo en todos los

caracteres (Tabla 1A). Mientras que, para la interacción luz por muestreo, se encontraron diferencias significativas en AFE, BMT y FMH (Tabla 1A).

**Tabla 1.** ANOVA para caracteres de (A) *Lippia alba* y (B) *Lippia organoides*, en diferentes niveles de disponibilidad de luz.

Variable	Covariante		Luz		Muestreo		Luz x Muestreo		Error	
	MS	P	MS	P	MS	P	MS	P	gl	MS
A) <i>Lippia alba</i>	(gl = 1)		(gl = 2)		(gl = 4)		(gl = 8)			
NH	2,541	**	0,739	NS	0,373	**	0,084	NS	59,000	0,062
NR	0,466	NS	0,350	NS	1,381	**	0,216	NS	59,000	0,230
LPR	0,510	*	1,362	**	1,546	**	0,212	NS	59,000	0,115
ÁF	2,861	*	1,898	*	0,744	*	0,118	NS	59,000	0,090
AFE	0,065	*	1,405	**	0,147	**	0,070	*	59,000	0,009
RAF	0,334	NS	1,898	*	0,744	*	0,118	NS	59,000	0,090
BMT	—	—	0,406	*	6,413	**	0,312	**	60,000	0,086
FMH	—	—	0,148	*	1,116	*	0,136	*	60,000	0,083
FMR	—	—	0,138	NS	0,752	**	0,032	NS	60,000	0,132
B) <i>Lippia organoides</i>	(gl = 1)		(gl = 2)		(gl = 4)		(gl = 8)			
NH	0,991	*	0,046	NS	0,451	NS	0,431	*	59,000	0,178
NR	0,877	NS	0,078	NS	0,388	NS	0,735	**	59,000	0,224
LPR	0,191	NS	0,782	NS	2,592	**	0,343	NS	59,000	0,335
AF	2,746	**	0,848	*	2,318	**	0,341	NS	59,000	0,226
AFE	0,196	NS	1,371	*	0,398	*	0,120	NS	59,000	0,093
LAR	0,054	NS	0,848	*	2,318	**	0,341	NS	59,000	0,226
BMT	—	—	0,023	NS	2,003	**	0,144	*	60,000	0,060
FMH	—	—	0,130	NS	7,668	*	0,564	*	60,000	0,200
FMR	—	—	0,146	NS	0,572	**	0,257	NS	60,000	0,140

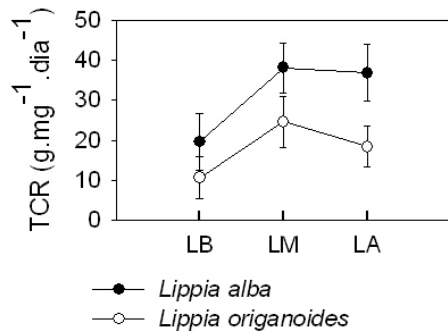
\* P < 0.05; \*\*P < 0.001

En el caso de *L. organoides*, se registraron diferencias significativas en respuesta a la disponibilidad de luz sólo en los caracteres AF, AFE y RAF (Tabla 1B). El efecto de los muestreos fue significativo en todos los caracteres, excepto en NH y

NR (Tabla 1B). Estos dos últimos caracteres, mostraron diferencias significativas para la interacción Luz por Muestreo, al igual que BMT y FMH (Tabla 1B).

La TCR en *L. alba* fue mayor en todos los tratamientos de luz, comparada con la observada en *L. origanoides*. Sin embargo, sólo en los tratamientos de LM y LA se presentaron diferencias estadísticas significativas entre las especies (Fig. 2).

**Figura 2.** Tasa de crecimiento relativo



Tasa de crecimiento relativo (TCR) para *Lippia alba* (círculo blanco) y *Lippia origanoides* (círculo negro), en respuesta a diferente disponibilidad lumínica, 33% (LB), 53% (LM) y 100% (LA).

La PF total entre *L. alba* y *L. origanoides* no mostró diferencias significativas ( $p=0.054$ ) (Tabla 2). Sin embargo, la PF no fue uniformemente expresada en ambas especies a través de la ontogenia, encontrándose diferencias significativas en los días 10, 19 y 40 (Tabla 2; Fig. 3a, b, d). *L. alba* mostró mayor plasticidad en los días 10 y 40 (Tabla 2; Fig. 3a, d) mientras que, *L. origanoides* sólo presentó una mayor plasticidad en el día 19 (Fig. 3b; Tabla 2).

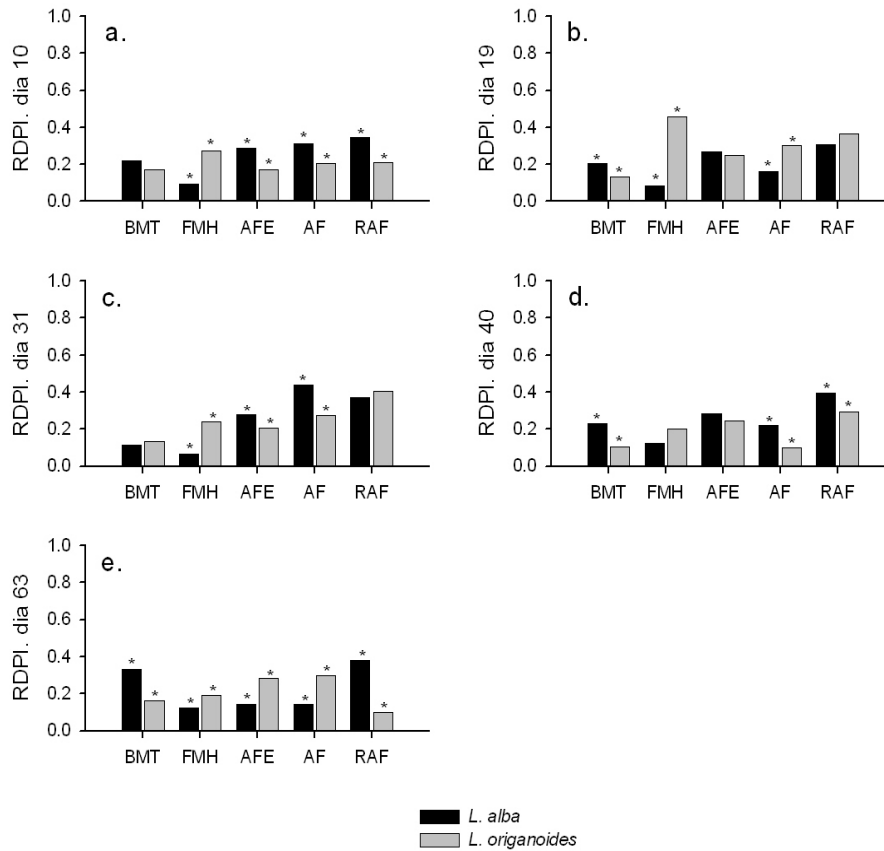
**Tabla 2.** Mediana del índice de plasticidad fenotípica a través de la ontogenia en variables morfológicas y de asignación de biomasa en *Lippia alba* y *Lippia origanoides* en un gradiente lumínico.

	<i>L.</i>		P
	<i>L. alba</i>	<i>origanoides</i>	
día 10	0.282	0.212	0.012*
día 19	0.240	0.268	0.013*
día 31	0.256	0.226	0.792
día 40	0.243	0.158	0.002**
día 63	0.193	0.204	0.179
Mediana RDPI	0.249	0.206	0.054

Así mismo, la variación interespecífica en los índices de plasticidad fenotípica, arrojó diferencias significativas en varios caracteres a través del desarrollo ontogénico de ambas especies (Fig. 3). *L. origanoides*, mostró mayor plasticidad en FMH a través de la ontogenia (Fig. 3). Además, expresó mayor plasticidad en AF en los días 19 y 63 (Fig. 3b, e) y SLA en el día 63 (Fig. 3e).

Por otro lado, *L. alba* acumuló mayor BMT al compararse con *L. origanoides*, lo cual favoreció la mayor expresión de la PF para ese carácter a través de la ontogenia (Fig. 1g, p; Fig. 3).

**Figura 3.** Índice de Plasticidad Fenotípica



Índice de plasticidad fenotípica (RPDI), para *Lippia alba* (barras negras) y *Lippia origanoides* (barras grises), en respuesta a diferentes niveles de luminosidad. Los caracteres analizados son: biomasa total (BMT); área foliar (AF); área foliar específica (AFE); razón de área de la hoja (RAF); fracción de masa de la hoja (FMH). \* P < 0.05 (Prueba de U Mann-Whitney)

### 3. DISCUSION

La importancia ecológica de la capacidad de organismos sésiles como las plantas de responder a la variación ambiental se apreció a lo largo de este trabajo. Los resultados sugieren que, tanto *L. alba* como *L. origanoides*, presentaron cambios morfológicos típicos de plantas que buscan maximizar la captación de luz (Sultan y Bazzaz, 1993; Poorter y Nagel, 2000; Ryser y Eek, 2000; Valladares *et al.*, 2003). Lo anterior se corroboró en este trabajo mediante la disminución en el NR, NH, un aumento en RAF y AFE; este último carácter implica que la hoja invierte menos biomasa por unidad de área (Poorter, 2002). Además, se encontró que no hubo plasticidad en la asignación de biomasa de la raíz a través de la ontogenia. Resultados similares fueron encontrados por McConnaughay y Coleman, (1999), quienes examinaron la asignación de biomasa vegetativa en tres especies anuales, en respuesta a la disponibilidad de luz. Ellos encontraron que la respuesta de asignación de biomasa en *Chenopodium album* fue concordante con la teoría de partición óptima, ya que la asignación de biomasa hacia la raíz no presentó diferencias significativas entre los tratamientos de luz. No obstante, sí fue evidente el aumento de LAR en ambientes de baja disponibilidad lumínica.

En este trabajo, a pesar de que la PF fue evaluada a través de la ontogenia, la ausencia de diferencia ínter-específica en la PF total estimada mediante el RDPI, demuestra que no hubo una clara asociación entre la amplitud ecológica y la PF de las especies aquí estudiadas. Lo anterior, fue observado en estudios realizados

en el estado adulto de plantas pertenecientes a los géneros *Echinacea sp* y *Convolvulus sp*, de distribución ecológica contrastante, en donde se analizaron caracteres fisiológicos y morfológicos, respectivamente (Baskauf y Eichmeier, 1994; González y Gianoli, 2004).

En algunas especies anuales, se ha encontrado una mayor expresión de la PF en fases tempranas o tardías de la ontogenia. Gedroc *et al.* (1996), reportó que el incremento en la asignación de biomasa a la raíz en respuesta a disponibilidad de nutrientes, se presentó en una fase temprana de la ontogenia en plantas de *Chenopodium album* y *Abutilon theophrasti*. Mientras que, *Polygonum pensylvanicu*, sometida a distintos niveles de disponibilidad lumínica, la respuesta de LAR fue confinada a un estado avanzado de su ontogenia (McConnaughay y Coleman, 1999). En este trabajo, los resultados indican que, la expresión de la PF de *L. alba*, la especie con mayor distribución ecológica, no presentó un marcado patrón de la PF comparada con la de *L. origanoides.*, ya que no se expresa homogéneamente en estas especies a través de la ontogenia; además, ésta no estuvo limitada a la fase temprana ni final de la misma.

Contrario a lo planteado en nuestra hipótesis, *L. origanoides*; presentó mayor PF a través de la ontogenia en caracteres como, FMH, AF (i.e., día 19 y 63) y AFE (i.e., día 63). Lo anterior, puede ser explicado, en parte, debido a que esta especie se encuentra en sitios de alta incidencia lumínica, razón por la cual estos caracteres

deben poseer una mayor plasticidad, ya que estos están implicados en la captura de luz (Poorter y Nagel, 2000; Ryser y Eek, 2000). Además, estos caracteres podrían favorecer la tolerancia a esas altas condiciones de luminosidad que no sólo se alcanzan mediante adaptaciones fisiológicas de las hojas, sino también mediante determinadas características arquitecturales que sirven para evitar parte de la radiación incidente (Valladares, 2001). Teóricamente, *L. origanoides* se podría clasificar como un ecotipo localmente adaptado, que además presenta plasticidad neutral, como lo plantea Pigliucci (2001). No obstante, se conoce que *L. origanoides* tiene una alta producción de metabolitos secundarios, especialmente terpenoides, bajo condiciones naturales, con limitada disponibilidad hídrica y de nutrientes en el suelo (Blanco-Moreno *et al.*, 2003). Lo anterior, sugiere que, la expresión de esas características por parte *L. origanoides*, sumada a la expresión de PF en los caracteres anteriormente mencionados, serían fundamentales para su supervivencia en hábitats con una alta oferta de radiación en ambientes semiáridos o áridos.

La habilidad que tienen algunas plantas para colonizar diversos ambientes, es posible gracias a una alta expresión de la PF en algunos caracteres de importancia ecológica (Pigliucci, 2001). Entre esos caracteres se encuentran la TCR que es definido por la AFE, FMH y la URL (razón de unidad de área). En este contexto, la especie con mayor amplitud ecológica (*L. alba*) presentó el mejor desempeño evidenciado mediante la mayor expresión de la TCR, en ambientes de

media y alta disponibilidad lumínica, sumado a una mayor acumulación de biomasa. La suma de estos caracteres podrían explicar su mayor distribución ecológica; ya que la mayor expresión de esos permiten que las plantas reduzcan su ciclo vegetativo y así aseguran colonizar nuevas áreas (Poorter, 2002).

Los resultados de este trabajo no apoyan la expectativa teórica de que la magnitud de la PF en respuesta a la disponibilidad lumínica se encuentre asociada directamente con la amplitud ecológica de *L. alba* y *L.origanoides*. Posiblemente, la amplitud ecológica de estas especies depende de otros factores ambientales, tales como la disponibilidad hídrica del suelo, la disponibilidad de nutrientes, la temperatura, entre otros. Sin embargo, sí se corroboró que la PF no es uniforme a través de la ontogenia de ambas especies. Además, el predominio de la PF de *L. alba* no fue consistente a través de la ontogenia comparada con la PF expresada por *L.origanoides*. Este estudio deja claro la importancia de realizar la evaluación a través de la ontogenia de la PF, ya que ésta generalmente, es analizada en el estado adulto de las plantas, perdiéndose así información valiosa, ya que estos cambios se pueden presentar en primeras etapas del desarrollo.

## BIBLIOGRAFIA

- ALBESIANO S, RANGEL-CH J.O., CADENA, A.** La vegetación del cañón del río Chicamocha (Santander, Colombia). *Caldasia*. 2003; 25: 73-99
- ALBUQUERQUE HÁ.** Enraizamiento de estacas de erva-cidreira quimiotipo III (citral-limoneno). *Horticultura Brasileira*. 2001; 19 (2): 245
- ALPERT P, SIMMS EL.** The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust?. *Evol Ecol*. 2002; 16: 285–297.
- BAKR EM.** A new software for measuring leaf area, and area damaged by *Tetranychus urticae* Koch, *J Appl Entomol*. 2005; 129: 173-175.
- BASKAUF C, EICKMEIER W.** Comparative ecophysiology of a rare and widespread species of *Echinaceae* (Asteraceae). *Am J Bot*. 1994; 81: 958-964
- BAZZAZ FA, MORSE SR.** The response of annual plants to multiple stresses. En WINNER W, PELL E, MOONEY HA, editores. *The response of plants to multiple stresses*. San Diego (California); 1991. p. 283-299
- BLANCO MORENO DC.** Composición y rendimiento del aceite esencial de *Lippia organoides* en el ambiente semiárido del cañón del río Chicamocha, Santander, Colombia. (Tesis de pregrado). Bucaramanga: Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Industrial de Santander; 2006.
- BROCK MT, WEINING C, GALEN C.** A comparison of phenotypic plasticity in the native dandelion *Taraxacum ceratophorum* and its invasive congener *T. officinale*. *New Phytol*. 2005; 166, 173–183

- CAMARGO ID, RODRÍGUEZ N.** Nuevas perspectivas para el estudio de la asignación de biomasa y su relación con el funcionamiento de plantas en ecosistemas neotropicales. *Acta Biol Colom.* 2006; 11: 75-87.
- COLEMAN JS, McCONNAUGHAY KDM, ACKERLEY D.** Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends Ecol Evol.* 1994; 9: 187–191.
- EHLERT PAD, CHAVES FCM, MING LC, da SILVA MAS.** Effect of substrata on the development of stem cuttings of *Lippia alba* (mill.) n. e. br. -limonene-carvone chemotype. *Acta Hort.* 2002;(ISHS) 576:259-262.
- GEDROC JJ, MCCONNAUGHAY KDM, COLEMAN JS.** Plasticity in root/shoot partitioning: Optimal, ontogenetic, or both?. *Funct Ecol.* 1996; 10 : 44-50.
- GIANOLI E.** Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En: CABRERA HM, editor. *Fisiología ecológica en plantas: mecanismos y respuestas a estrés en ecosistemas.* Valparaíso (Chile); 2004. p. 13-25
- GONZÁLEZ AV., GIANOLI E.** Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta Oecologica.* 2004; 26:185–190.
- GRIFFITH TM, SULTAN SE.** Plastic and constant developmental traits contribute to adaptive differences in co-occurring *Polygonum* species. *Oikos.* 2006; 114: 5-14.
- GUAN B., G. Y, CHANG J.** Phenotypic plasticity of *Mosla chinensis* and *M. scabra* (Labiatae) response to soil water status. *Bot Bull Acad Sinica.* 2004; 45: 229-236.
- HUNT R, PARSONS IT.** A computer program for deriving growth-funtions in plant growth-analysis. *J Appl Ecol.* 1974; 11: 297-304

- LARCHER W.** Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of function groups (3<sup>rd</sup> edition). Springer Verlag. Berlin-Heidelberg. 1995.
- McCONNAUGHAY KD Y COLEMAN JS.** Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resources gradients. *Ecology*. 1999; 80: 2581-2593
- NIINEMETS U, VALLADARES F.** Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. *Plant Biol*. 2004; 6: 254-268.
- PASCHKE M, BERNASCONI G, SCHMID B.** Population size and identity influence the reaction norm of the rare, endemic plant *Cochlearia bavarica* across a gradient of environmental stress. *Evolution*. 2003; 57: 496–508
- PIGLIUCCI M.** Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. John Hopkins University Press, Baltimore. 2001
- PIGLIUCCI M.** Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. *Trends Ecol Evol*. 2005; 20: 481-486
- POORTER H.** Plant Growth and Carbon Economy. En: John Wiley & Sons, Ltd. Encyclopedia of Life Sciences. Chichester; 2002. <http://www.els.net/> (doi: 10.1038/npg.els.0003200).
- POORTER H, NAGEL O.** The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Aust J Plant Physiol*. 2000; 27, 595–607.

- RYSER P, EEK L.** Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *Am J Bot.* 2000; 87: 402-411.
- SCHLICHTING CD y PIGLIUCCI M.** Phenotypic evolution: A reaction norm perspective. Sunderland, MA: Sinauer Associates; 1998
- SMEKENS MJ, VAN TIENDEREN MH.** Genetic variation and plasticity of *Plantago coronopus* under saline condition. *Acta Oecologica.* 2001; 22: 187-200
- STASHENKO EE, JARAMILLO BE, MARTÍNEZ JR.** Comparación de la composición química y de la actividad antioxidante in vitro de los metabolitos secundarios de plantas de la familia Verbenáceae. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 2003; 27: 579-597
- SULTAN SE.** Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Act Bot Neerl.* 1995; 44: 363–383.
- SULTAN SE.** Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology.* 2001; 82: 328–343
- SULTAN SE, BAZZAZ FA.** Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution.* 1993; 47: 1009–1031.
- VALLADARES F.** Luz y evolución vegetal. *Investigación y Ciencia.* 2001; diciembre: 73-79.

**VALLADARES F, WRIGHT SJ, LASSO E, KITAJIMA K, PEARCY RW.** Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from Panamanian rainforest. *Ecology*. 2000; 87(7): 1928-1936.

**VALLADARES F, HERNANDEZ LG, DOBARRO I, GARCIA-PEREZ C, SANZ R, PUGNAIRE FI.** The ratio of leaf to total photosynthetic area influences shade survival and plastic response to light of green-stem leguminous shrub seedlings. *Ann Bot*. 2003; 91: 1-8

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

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

**WOODSON RE, SCHERY RW, MOLDENKE HN.** Flora of Panama. Part IX. Family 168. Verbenaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1973; 60 (1): 41-148.