

RESPUESTAS FENOTÍPICAS DE *Lippia alba* Y *Lippia origanoides* (VERBENACEAE) A LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL SUELO

Responses Plasticitys Of *Lippia alba* Y *Lippia origanoides* (Verbenaceae) In To Availability Of Water In The Soil

ANDRÉS ALEJANDRO CAMARGO PARRA¹, NELSON FACUNDO
RODRÍGUEZ LÓPEZ¹.

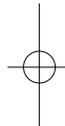
¹Grupo Nacional de Investigación de Ecofisiología y Metabolismo
Vegetal Tropical-GIEFIVET-CENIVAM. Escuela de Biología, Facultad
de Ciencias, Universidad Industrial de Santander, Calle 9a Carrera 27,
Bucaramanga, Colombia.
aacamargo@tux.uis.edu.co; fisional@uis.edu.co

Presentado 24 de enero de 2008, aceptado 11 de junio de 2008, correcciones 29 de octubre de 2008.

RESUMEN



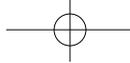
La capacidad de un genotipo particular de producir diferentes fenotipos es conocido como plasticidad fenotípica (PF). Este trabajo evaluó la PF a través de la ontogenia vegetativa en dos especies de la familia Verbenaceae, *Lippia alba* ampliamente distribuida en habitats favorables y *Lippia origanoides* ampliamente distribuida en habitats con bajo disponibilidad de recursos. Se evaluó si la PF está correlacionada con distribución ecológica, en respuesta al contenido relativo de agua en el suelo. Se distribuyeron aleatoriamente 40 plantas por tratamiento en tres tratamientos que variaron en la disponibilidad de agua en el suelo, evaluando distintos caracteres morfológicos y de asignación de biomasa, los resultados demuestran una falta de asociación entre PF y distribución ecológica. Se observó una mayor PF en *L. alba* en la etapa temprana de la ontogenia vegetativa, demostrando que la PF a través de la ontogenia vegetativa no se presenta de forma uniforme, la amplia distribución ecológica de esta especie se explica por una mayor PF y asignación de biomasa en los diferentes componentes de la tasa de crecimiento relativa (RGR), ya que estos pueden ser ventajosos para alcanzar una rápida madurez sexual y colonizar nuevos habitats con condiciones favorables. Contrario a nuestra hipótesis *L. origanoides* presentó una mayor PF durante la ontogenia vegetativa, los resultados demuestran una posible estrategia de tolerancia al estrés que le permite un bajo desempeño en el RGR en habitats con baja disponibilidad de recursos.



Palabras clave: plasticidad fenotípica, distribución ecológica, ontogenia, agua, *Lippia* sp.

ABSTRACT

The capacity of genotype to produced different phenotypes is denominated Phenotypic Plasticity (PP). The present study evaluates the PP during the vegetative ontogeny in two species of the family Verbenaceae, *Lippia alba* which occurs in favorable habitats and



134 Artículo - *Respuestas fenotípicas de Lippia alba y Lippia origanoides (Verbenaceae) a la disponibilidad de agua en el suelo.* Camargo Parra, Rodríguez López.

L. origanoides which occurs in unfavorable habitats. We compare the PP and its ecological distribution, in response to availability of water in the soil. Forty plants were distributed randomly into three different treatments which had different availabilities of water in the soil. The results indicate a lack of association between the PP and the ecological breadth. *L. alba* presents a big PP in the early stage of the ontogeny demonstrating that it does not exist uniformity in the PP through the vegetative ontogeny, the wide ecological distribution in this specie is explained for a bigger allocation of mass in the component the relative growth rate RGR, because this might be an advantage for reaching sexual maturity faster and colonized new favorable habitats. Contrary to our hypothesis of work *L. origanoides* presents a bigger PP, during the vegetative ontogeny and mechanisms of tolerance to stress that allow a lower rate in the RGR in unfavorable habitats.

Key word: Phenotypic Plasticity, distribute ecology, ontogeny, water, *Lippia* sp.

INTRODUCCIÓN

La plasticidad fenotípica (PF) es la capacidad de un genotipo particular de producir diferentes fenotipos en respuesta a la variación ambiental (Pigliucci, 2001; Diggle, 2002; Fuller, 2003; DeWitt y Scheiner, 2004). En plantas la variación ambiental sobre un genotipo determinado involucra cambios en su morfología, fisiología y patrones de asignación de biomasa (Gianoli, 2004; Pigliucci, 2001; Pigliucci, 2005; Sultan, 2000). La PF en plantas puede determinarse a través de la ontogenia, transición de fase vegetativa a fase reproductiva, o en el estado adulto de su desarrollo, donde se observa una mayor expresión de los caracteres asociados con la variación del fenotipo, en respuesta a la heterogeneidad ambiental (Grime y Mackey, 2002; Sultan 2000, McConnaughay y Coleman, 1999), algunos autores han sugerido que la PF aumenta a través de la ontogenia (Pigliucci *et al.*, 2006), y principalmente en la etapa adulta donde existen diversos caracteres morfológicos, de asignación de biomasa o fisiológicos que aportan al *fitness* (Sultan, 2000). Las diferencias en la distribución ecológica de las especies vegetales se presenta como consecuencia de la divergencias en los patrones de PF (Alpert y Simms, 2002). Por lo tanto, especies con una amplia distribución ecológica presentarían una mayor PF, que las especies de limitada distribución (Futuyma y Moreno, 1988; Gianoli, 2004; Niinemets y Valladares, 2004). Sin embargo, algunas especies de restringida distribución presentan una amplia respuesta en su expresión fenotípica con respecto a la variación ambiental (González y Gianoli, 2004). La hipótesis de distribución ecológica se ha evaluado, en estado adulto, de especies congénicas de las familia Poligonaceae en respuesta a la disponibilidad de humedad en el suelo (Sultan *et al.*, 1998a; Sultan *et al.*, 1998b; Sultan y Bazzaz, 1993). En esos trabajos ha sido reportado, que las diferencias inter-específicas e intra poblacionales en los patrones de PF, están asociados a una mayor distribución ecológica. No obstante, otros autores sugieren que la hipótesis de PF asociada con la distribución ecológica debe ser evaluada a través de la ontogenia, ya que la PF puede manifestarse de forma uniforme o no, durante la misma (Wright y McConnaughay, 2002). La disponibilidad de agua en el suelo es uno de los factores

ambientales de mayor importancia para las plantas, ya que determina la abundancia y distribución de las especies vegetales en los diferentes hábitats (Larcher, 1995). Además, la disponibilidad hídrica varía espacial y temporalmente proporcionando diferentes patrones de PF en plantas, que contribuyen a las diferencias en la distribución ecológica entre especies (Cook *et al.*, 1980; Sultan y Bazzaz, 1993). Varios autores han reportado que la disponibilidad de agua en el suelo, establece el grado de respuesta fenotípica en plantas, principalmente en los caracteres asociadas a la raíz, que determinan el establecimiento y distribución geográfica de las especies vegetales (Guan *et al.*, 2004; Sultan y Bazzaz, 1993; Gianoli, 2004; Fuller, 2003; Pigliucci, 2001). *L. alba* y *L. origanoides*, son especies promisorias en la producción de metabolitos secundarios aromáticos de interés para la industria farmacéutica y cosmética (Stashenko *et al.*, 2003). Sin embargo, son pocos los estudios ecofisiológicos realizados hasta el momento con estas especies congénéricas. *L. alba*, se encuentra ampliamente distribuida, presentándose en lugares con alta a media disponibilidad de agua en el suelo (Kintzios, 2002; Woodson *et al.*, 1973). En tanto que, *L. origanoides*, se encuentra como una especie dominante en suelos con baja disponibilidad de agua en el suelo, especialmente, en zonas semiáridas (Albesiano *et al.*, 2003). En el presente trabajo consideramos que la amplia distribución ecológica, en *L. alba* estaría asociada con una mayor expresión fenotípica durante su ontogenia vegetativa, comparada con *L. origanoides*, especie de limitada distribución, en respuesta a la de disponibilidad de agua en el suelo. Para probar esa hipótesis nosotros respondimos dos interrogantes: i. ¿La expresión de la PF es uniforme a través de la ontogenia entre dos especies congénéricas de la familia Verbenaceae? y ii. ¿La magnitud de la PF asociada a la distribución ecológica es mayor en *L. alba* que en *L. origanoides*?

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA Y ESPECIES EXPERIMENTALES

La investigación se realizó bajo condiciones de invernadero en el área experimental del Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia. Se propagaron por medio de estacas, 120 clones de *L. alba* y 120 clones de *L. origanoides*. La longitud de los clones fue de 20 cm y el peso de $5 \pm 0,5$ g (Albuquerque *et al.*, 2001). Los clones de *L. alba* se obtuvieron a partir de una población ubicada en la Granja Experimental Guatiguará, Universidad Industrial de Santander, municipio de Piedecuesta (Santander; $6^{\circ}59'16,20''$ Norte y $73^{\circ}2'51,66''$ Oeste). Los clones de *L. origanoides* se obtuvieron a partir de una población ubicada en la zona del Cañón del río Chicamocha, corregimiento de Pescadero ($6^{\circ}48'42,6''$ Norte y $73^{\circ}00'29,6''$ Oeste), municipio de Piedecuesta, Santander. Las características climáticas de estas dos localidades se reportan en la Tabla 1. Los clones se plantaron en recipientes plásticos con un diámetro de 40,5 cm y 17 cm de profundidad. El sustrato utilizado contenía una mezcla de tierra, arena y materia orgánica, en proporción (1:3:1) para todos los tratamientos. Las condiciones ambientales de luz, temperatura y humedad relativa en suelo, fueron las mismas para el crecimiento de los clones durante un periodo 15 días y posteriormente se distribuyeron de forma aleatoria en cada uno de los tratamientos.

136 Artículo - *Respuestas fenotípicas de Lippia alba y Lippia origanoides (Verbenaceae) a la disponibilidad de agua en el suelo. Camargo Parra, Rodríguez López.*

Especies	Características sitios de colectas
<i>Lippia alba</i>	Piedecuesta (Santander, Colombia). Precipitación anual 1214,9 mm, temperatura media anual 19,3 °C, (IDEAM, 2000; IDEAM, 2006).
<i>Lippia origanoides</i>	Piedecuesta, Cañón del Chicamocha, (Santander, Colombia). Precipitación anual 730,8 mm, temperatura, media anual 25,4 °C (Albesiano <i>et al.</i> , 2003).

Tabla 1. Características de la disponibilidad de humedad en suelo, temperatura y precipitación media anual en sitios de colecta para *Lippia alba* y *Lippia origanoides*.

DISEÑO EXPERIMENTAL

Se estableció un diseño experimental de bloques al azar, unifactorial con tres niveles que variaron en la disponibilidad de agua en el suelo. Para establecer los diferentes tratamientos, se determinó la capacidad de retención de humedad del sustrato (CRH; Guan *et al.*, 2004). En cada tratamiento, las plantas se irrigaron hasta saturación (100% CRH) y posteriormente, por evaporación del agua, se alcanzaron los valores de contenido relativo de agua en el suelo (RWC: *Soil water content*) requeridos para cada tratamiento (Guan *et al.*, 2004). El primer tratamiento se mantuvo a una saturación constante del 90% CRH, el segundo a una saturación constante del 70% CRH y el tercer a una saturación constante del 30% CRH. Para el primer tratamiento se irrigo con 500 mL de agua por planta, transcurrido 24 horas. Para el segundo tratamiento, se irrigo con 500 mL de agua transcurrido 48 horas y para el tercer tratamiento, se procedió de igual forma irrigando con 500 mL agua transcurrido 72 horas. Para evitar la evaporación excesiva del suelo, las irrigaciones de cada uno de los tratamientos se realizaron a las 6:00 p.m. (Guan *et al.*, 2004). Cada tratamiento se conformó con un total de 40 clones de ambas especies. La cantidad de agua disponible en suelo en cada uno de los tratamientos se interpretó en términos RWC. Los valores en cada uno de los tratamientos de CRH se corroboraron con mediciones sucesivas realizadas con un sensor de humedad del suelo Water Marker (Irrometer, USA). Los rangos de RWC utilizados en los tres tratamientos se presentan en la Tabla 2.

	Tratamiento		
	Alto	Medio	Bajo
RWC%	90	70	30
AWC	1078,93 - 997,31	1078,93 - 783,15	1078,93 - 353,70

Tabla 2. Mediciones realizadas a cada uno de los tres tratamientos del contenido relativo de agua en el suelo. RWC: Contenido relativo de agua (Porcentaje de retención de humedad en el suelo). AWC: Contenido actual de agua en el suelo (En términos de masa seca del suelo).

CARACTERES MORFOLÓGICOS Y DE ASIGNACIÓN DE BIOMASA EVALUADOS

Los clones crecieron durante un periodo total 75 días posteriores a la fecha de siembra, bajo los diferentes tratamientos de RWC. El primer muestreo destructivo se realizó el día 30 bajo los diferentes tratamientos de RWC, el segundo y último muestreo se realizó el día 45. En cada uno de los muestreos, se colectaron un total de 15 plantas por tratamiento para un total de 45 réplicas por especie, posteriormente se separaron en cada una de las diferentes estructuras de la planta (raíz, vástago y hojas) y a

continuación se secaron a una temperatura de 80 °C durante 72 horas, hasta peso constante, para determinar la biomasa en cada una de las estructuras de la planta (Guan *et al.*, 2004). Los caracteres morfológicos medidos fueron: Altura apical (AP), número hojas (NH), longitud promedio de ramas (LPR), área foliar (AF), área foliar específica (SLA).

El AF se estimó a través del programa *Eye, Leaf & Symptom Area Software* (Bakrem, 2005). El SLA fue el resultado de la estimación del AF dividido en la biomasa seca de hojas. Con el registro de la biomasa seca en cada una de las estructura de la planta se estimaron los siguientes caracteres de asignación de biomasa: Fracción biomasa ho-jas (FMH: biomasa hojas/biomasa total), fracción biomasa vástago (FMV: biomasa vástago/biomasa total), fracción biomasa raíz (FMR: biomasa raíz/biomasa total) y biomasa raíz/ biomasa vástago (R/S: biomasa raíz/biomasa vástago; Camargo y Rodríguez, 2006; Poorter y Nagel, 2002). La tasa de crecimiento relativo (RGR) se estimó a través de la aproximación funcional (Hunt y Parsons, 1974).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa se sometieron a una prueba de normalidad. Para los caracteres AP, NH y LPR fue necesaria una transformación a logaritmo natural (Ln) para cumplir con las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianzas. Posteriormente, se llevó a cabo un análisis de varianza (ANDEVA), para los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa que determinaría si existen diferencias significativas en cada una de las especies, en cada uno de los tratamientos durante la ontogenia vegetativa y la interacción tratamiento por muestreo. Un efecto significativo del tratamiento sobre un carácter es indicativo de plasticidad fenotípica, mientras que, un efecto significativo en la interacción tratamiento por muestreo, indica variación fenotípica durante la ontogenia vegetativa. Como algunas variables de asignación de biomasa varían con el tamaño de la planta, se utiliza la biomasa total como una covariante (Coleman *et al.*, 1994).

MAGNITUD DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA

La cuantificación de la magnitud de la plasticidad fenotípica interespecífica se realizó, mediante el índice de distancias fenotípicas relativa (RDPI: Relative distance plasticity index; Valladares *et al.*, 2006). El RDPI se calculó a partir de la menor y mayor respuesta fenotípica en cada uno de los tratamientos de RWC, para los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa durante la ontogenia vegetativa (Valladares *et al.*, 2006). Para las comparaciones de los RDPI en cada una de las especies, se utilizaron los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa de ambas especie, realizando una comparación no paramétrica para en cada uno de los muestreos realizados durante la etapa vegetativa. (i.e., U Mann-Whitney; Camargo y Rodríguez, 2006).

RESULTADOS

CARACTERES MORFOLÓGICOS Y DE ASIGNACIÓN DE BIOMASA

Los diferentes caracteres evaluados en *L. alba* y *L. origanoides* presentaron variación fenotípicas en respuesta a los diferentes tratamientos de RWC (Fig. 1). El ANDEVA

138 Artículo - *Respuestas fenotípicas de Lippia alba y Lippia organoides (Verbenaceae) a la disponibilidad de agua en el suelo. Camargo Parra, Rodríguez López.*

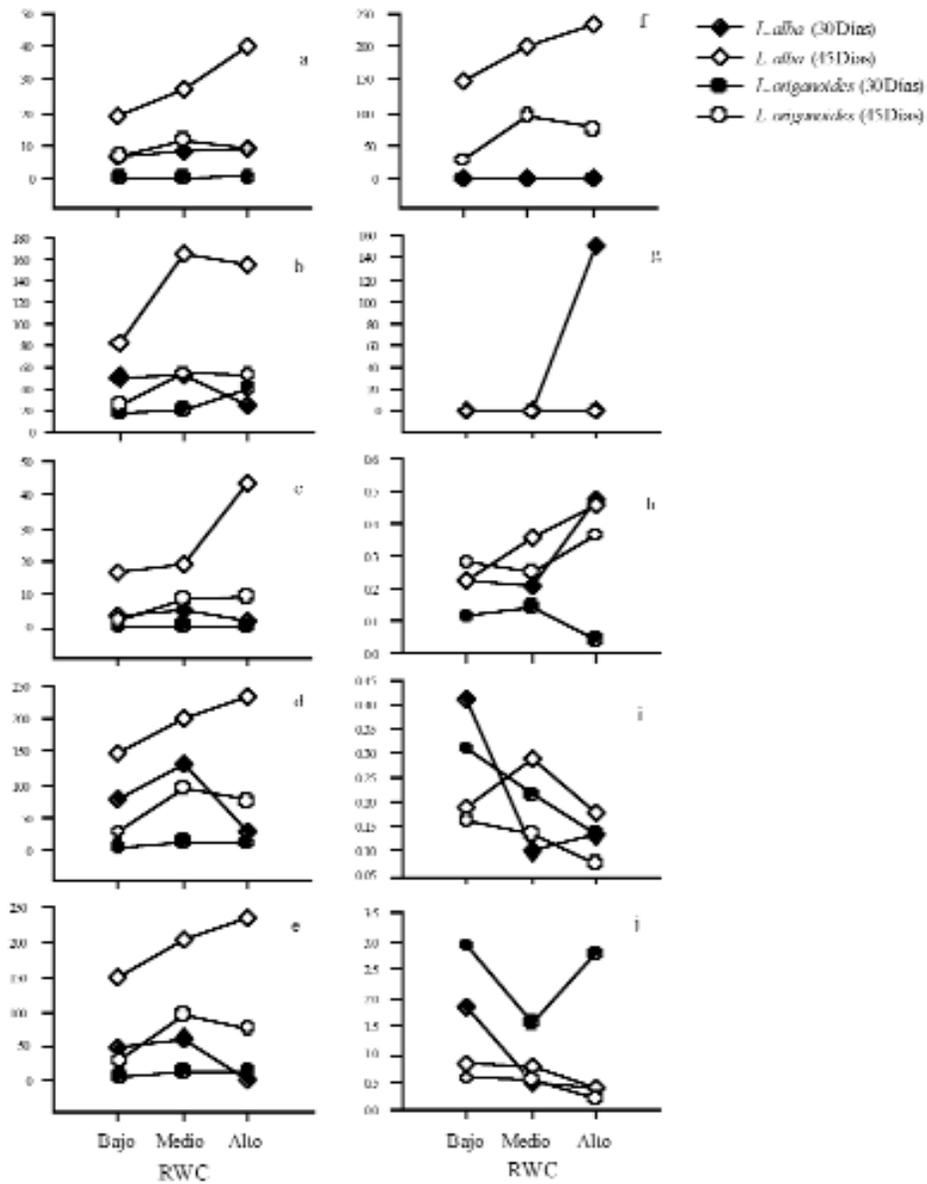


Figura 1. Norma de reacción de caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en *Lippia alba* y *Lippia organoides* en tres diferentes RWC. 30% (Bajo RWC), 70% (Medio RWC), 90% (Alto RWC). Las gráficas demuestran la respuesta a cada uno de los tratamientos durante la ontogenia vegetativa.

demuestra un efecto significativo en la disponibilidad de agua en suelo, sobre los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en ambas especies, excepto en FMV, para *L. organoides* (Tabla 3b). La ontogenia vegetativa de ambas especies, demuestran diferencias significativas sobre los diferentes caracteres evaluados, indicador plástici-

dad a través de la ontogenia, excepto en el AF para *L. origanoides* (Tabla 3b). Las normas de reacción para ambas especies presentan variación y diferencias significativas en el fenotipo promedio (Fig. 1; Tabla 3). Sin embargo, *L. alba* presentó, una mayor expresión fenotípica en caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en los diferentes tratamientos de RWC (Fig. 1).

Los caracteres asociados con la captación de luz, NH, AF, LPR y SLA, presentaron una mayor respuesta en los tratamiento de alto y medio RWC, contrarios los resultados observados en el tratamiento de bajo RWC en *L. alba* durante su fase vegetativa (Fig. 1b, c, d, g; Tabla 3a), los resultados observados en *L. origanoides* para estos caracteres demuestran poca variación y expresión fenotípica durante la fase vegetativa (Fig. 1b, c, d, g, Tabla 3b).

Los caracteres asociados con la captura del recurso hídrico, FMR y R/S demuestra una mayor asignación de biomasa en respuesta a la disminución del RWC, en *L. alba* (Fig. 1j), al inicio de la ontogenia vegetativa contrario a lo observado en los clones de *L. origanoides* que no presentaron variación alguna (Fig. 1e; día 30). Posterior al día 30, la relación R/S aumenta los tratamientos de medio y alta RWC, para ambas especies (Fig. 1e; día 45).

	Covariante gl		Tratamiento gl		Muestreo gl		Tratamiento x Muestreo gl	
	1	2	1	2	1	2	1	2
A) <i>Lippia alba</i>	F	P	F	P	F	P	F	P
AP	8,968	*	165,39	**	77,963	*	69,61	**
LPR	9,222	*	56,611	**	49,427	*	459,617	**
NH	0,188	NS	116,93	**	86,175	*	228,684	**
AF	0,488	NS	105,32	*	217,93	*	277,843	**
SLA	12,55	**	25,142	*	64,216	*	1959,409	**
BT	-	-	28,819	*	9,168	*	69,416	**
FMH	-	-	90,157	*	43,451	**	1287,946	**
FMV	-	-	46,026	*	27,079	*	393,278	**
FMR	-	-	314,35	*	55,874	*	1349,602	**
R/S	-	-	129,79	*	31,042	*	284,766	**
B) <i>Lippia origanoides</i>	F	P	F	P	F	P	F	P
AP	1,291	NS	7,796	*	57,812	*	3,451	*
LPR	4,554	*	16,055	**	10,117	*	124,995	**
NH	0,989	NS	153,99	**	39,844	*	40,352	**
AF	0,132	NS	119,63	**	57,489	*	2,478	NS
SLA	3,154	NS	1367,5	**	54,386	*	209,942	**
BT	-	-	53,663	**	5,839	*	11,532	**
FMH	-	-	197,39	**	20,604	NS	216,042	**
FMT	-	-	0,662	NS	21,829	*	128,383	**
FMR	-	-	450,28	**	18,831	*	53,49	**
R/S	-	-	10,858	**	5,208	NS	19,244	**

Tabla 3. ANDEVA para caracteres morfológicos y de asignación de biomasa (A) *Lippia alba* y (B) *Lippia origanoides*, en respuesta a la disponibilidad de agua en el suelo (RWC). * P< 0,05; ** P< 0,001.

TASA DE CRECIMIENTO RELATIVA

Presentó un mayor desempeño para los clones de *L. alba* en el tratamiento de alto RWC, comparado con *L. origanoides* que demuestra un mayor desempeño en los tratamientos de bajo y medio RWC (Fig. 2).

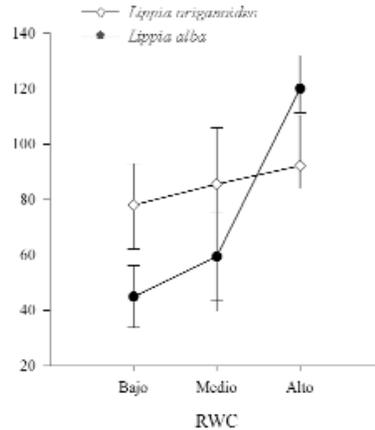


Figura 2. Tasa de crecimiento relativo (RGR), para *Lippia alba* (círculo negro) y *Lippia origanoides* (círculo blanco), en respuesta a la disponibilidad de agua en el suelo. Bajo: 30% RWC, Medio: 70%, Alto: 90% RWC.

MAGNITUD DE LA PLASTICIDAD

El análisis de la magnitud de la PF en términos del RDPI durante la ontogenia vegetativa demuestra diferencias significativas en ambas especies, y una mayor plasticidad en *L. origanoides* (Tabla 4). La variación ínterespecífica de los índices de plasticidad, presentó diferencias significativas en varios caracteres morfológicos y de asignación de biomasa durante la ontogenia vegetativa. Para *L. alba* en los caracteres BT, FMH, FMR y R/S, en el día 30 (Fig. 3a). En tanto que, *L. origanoides* presentó una mayor PF en los caracteres LPR, NH, AF, BT, SLA y R/S, en el día 45 (Fig. 3b).

	<i>L. alba</i>	<i>L. origanoides</i>	P
30 días	0,40724	0,34292	**
45 días	0,32664	0,35651	**
Mediana RDPI	0,33373	0,37499	**

Tabla 4. Mediana de índice de plasticidad fenotípica a través de la ontogenia vegetativa en variables morfológicas de asignación de biomasa en *Lippia alba* y *Lippia origanoides*, en respuesta a la disponibilidad de agua en el suelo. * P < 0,05; ** P < 0,001.

DISCUSIÓN**RESPUESTAS PLÁSTICAS**

El rango de respuesta fenotípica observado en *L. alba* y *L. origanoides*, en las normas de reacción durante la ontogenia vegetativa, en los diferentes tratamientos de RWC demuestran, variación en caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en am-

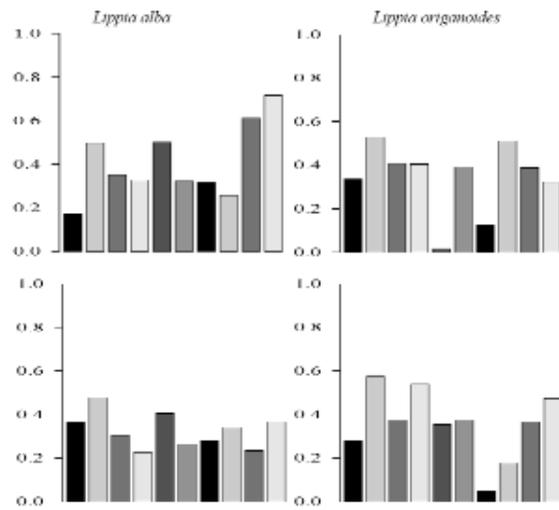


Figura 3. Índice de relativa distancia fenotípica (RPDI), para *Lippia alba* y *Lippia origanoides*, en respuesta a los diferentes tratamientos del contenido relativo de agua en suelo (RWC) durante la ontogenia vegetativa. * $P < 0.05$; ** $P < 0.001$.

bas especies, influenciados drásticamente por la disponibilidad de agua en el suelo, estos resultados apoyan el postulado de McConnaughay y Coleman, 1999 y Wright y McConnaughay, 2002, quienes reportan que las repuestas fenotípicas no se comporta de forma uniforme a través de la ontogenia y varían en función del crecimiento, influenciado drásticamente por la variación ambiental, que ajusta el crecimiento y trayectoria de la ontogenia en plantas.

La norma de reacción para los caracteres asociados con la captación de luz, como el NH, LPR, AF y SLA, demuestran un aumento a través de la ontogenia vegetativa en los tratamientos de alto y medio RWC para ambas especies, según Valladares, 2004, estos caracteres, los cuales denomina arquitecturales, permiten una mejor captación de luz en respuesta a una buena disponibilidad hídrica en el suelo, una disminución en dichos caracteres en función de la disminución del RWC, evidencian mecanismos de evasión al estrés hídrico, estrategia que permite disminuir, la pérdida excesiva de agua por evaporación del agua en las hojas, esta reducción en estos caracteres tendrían ventajas en habitats con escasez de nutrientes o agua y sugiere una mayor capacidad de supervivencia en habitats con baja disponibilidad de recursos (Fig. 4; Larcher, 1995; Chapin, 1991; Chapin *et al.*, 1993; Valladares, 2004).

Los resultados obtenidos a partir de la asignación de biomasa, son concordantes con la predicción de la teoría de partición óptima, la cual ha sugerido un balance funcional en la asignación de biomasa, los cuales podrían ser considerados adaptativos, ya que permite la captura de un recurso limitante durante el crecimiento de la planta (Poorter y Nagel, 2002; Reich, 2002), esta teoría establece, un cambio en la dirección de asignación de biomasa de órgano particular, en respuesta a la disminución o limitación de un recurso ambiental importante (i. e., la planta cambiara la asignación de biomasa hacia la raíz si el recurso ambiental limitante es el agua o nutrientes; Camargo y



Figura 5. Repuesta general del crecimiento de la raíz y el vástago a medida que disminuye el contenido relativo de agua en el suelo (Tomado y modificado de Kroon y Visser, 2004).

resultados similares a los reportados en este trabajo durante la ontogenia vegetativa de *L. origanoides* (Fig. 1e), esta repuestas sugieren desde el punto de vista funcional, que especies de habitats semiáridas, demuestran poca variación fenotípica frente a condiciones ambientales limitantes, y que algunos caracteres como en este caso la raíz, demuestran procesos de asignación de biomasa lentos y “aparentemente” invariantes que determinan su distribución y adquisición de recursos bajo condiciones ambientales limitantes, y sugieren la presencia de mecanismos de tolerancia que permiten su prevalencia en condiciones ambientales estresantes. Desde el punto de vista adaptativo esta repuestas son comunes en especies de habitats estresantes (i. e., ambientes mediterráneos) y determinan la permanencia de poblaciones vegetales, que compiten por diversos recursos ambientales en ecosistemas áridas (Cook *et al.*, 1980; Larcher, 1995; Bell y Sultan 1999; Kroon y Visser, 2003).

TASAS DE CRECIMIENTO RELATIVO E IMPLICACIONES ECOLÓGICAS (RGR)

Los resultados obtenidos para los caracteres de asignación de biomasa en *L. alba* sugieren, que su amplia distribución ecológica en hábitats favorables se debe una mayor PF en estos caracteres; los cuales son gran importancia ecológica, principalmente los asociados al RGR que le permiten amoldarse rápidamente a condiciones medioambientales óptimas para su crecimiento (Pigliucci, 2001; Sultan, 2004), permitiéndole un mayor aporte sobre los componentes asociados al fitness en la etapa adulta de la planta (Poorter y Nagel, 2002). En este contexto *L. alba*, presentó un mayor desempeño del RGR en el tratamiento de alto RWC, al igual que sus diferentes componentes (BT, AF y FMH), que a su vez determina el tiempo fenológico de madures sexual, y permiten en condiciones ambientales favorables una rápida y mayor asignación de biomasa a dichos componentes, que favorecería la dispersión a nuevos hábitats que no presentan deficiencias hídricas o deficiencias en varios factores que favorezcan su crecimiento (Poorter y Nagel, 2002; Poorter, 2002).

Los resultados obtenidos en *L. origanoides* para los tratamiento de bajo RWC sugieren

mecanismo de tolerancia en condiciones ambientales limitantes, que permiten su supervivencia en condiciones ambientales limitantes, debido a una menor asignación de biomasa a los diferentes componentes asociados al RGR (BT, AF y FMH). Una menor asignación de biomasa a los componentes del RGR, sugieren ajustes fisiológicos como en la conductancia estomatática, tasa fotosintética, asignación de biomasa foliar (Chapín *et al.*, 1993), acumulación de metabolitos secundarios (Kintzios, 2002), una mayor cutícula foliar que evita la pérdida excesiva de agua por evaporación bajo condiciones de estrés luminoso y hídrico (Peñuelas y Lluisa, 1999a; Peñuelas y Lluisa, 1999b), este tipo de ajuste es conocido como síndrome de tolerancia al estrés, característica que permite la tolerancia a hábitats áridos y semiáridos (Chapin, 1991; Chapin *et al.*, 1993), como el caso de *L. origanoides*, es de aclarar que este trabajo no se cuantificaron mediciones del tipo fisiológico. Aunque esta planta presenta varias características de una planta adaptada a condiciones ambientales limitantes, la información ecofisiológica disponible es limitada para establecer una sólida hipótesis de que esta especie tolera condiciones ambientales estresantes.

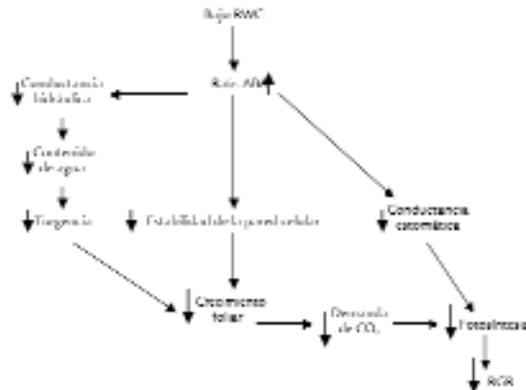


Figura 6. Mecanismo de fisiológicos frente a la baja disponibilidad de agua en el suelo y las principales consecuencias de la disminución del RGR (Tomado y modificado de Chapin *et al.*, 1993).

En consideración con el bajo desempeño observado en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo, en *L. alba*, sugieren la ausencia de mecanismos fisiológicos que permitirían tolerar hábitats con baja disponibilidad de agua en el suelo (Fig. 6) (Kroon y Visser, 2003; Valladares, 2004). Estos resultados en términos de RGR, en ambas especies son concordantes con los postulados por Chapín *et al.*, 1993, quien establece que las plantas distribuidas en condiciones ambientales favorables presentarán un mayor RGR, debido a la ausencia de competencia por recursos, contrario a especies que se encuentren en condiciones ambientales desfavorables, sujetas a la competencia por recurso ambiental, mecanismos de tolerancia y costos de cada uno de los mecanismos que permiten su prevalencia bajo estas condiciones (Fig. 7).

MAGNITUD DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA Y DISTRIBUCIÓN AMBIENTAL

Los resultados observados durante la fase vegetativa de *L. alba* y *L. origanoides* en términos de RDPI no demuestran una clara asociación de PF y distribución ecológica en las

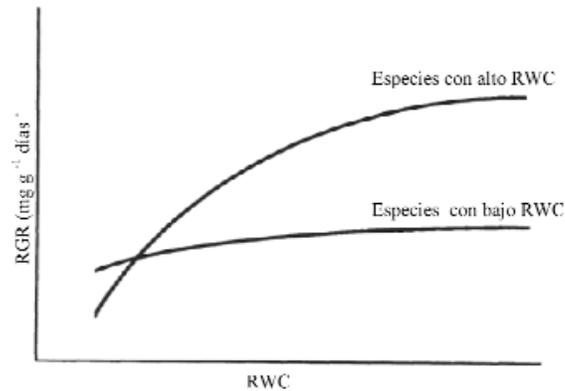


Figura 7. Respuesta del crecimiento en respuesta a la disponibilidad de un factor ambiental particular y el crecimiento de especies que se encuentran de alta y baja disponibilidad de recurso ambiental (Tomado y modificado de Chapin *et al.*, 1993).

especies evaluadas, siendo concordante con otro estudio realizado en especies congenericas con diferencias en su distribución ecológica, donde se analizaron la expresión de caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en plantas de la familia Convolvulaceae (González y Gianoli, 2004). Las diferencias interespecíficas en la PF total del RDPI, es una clara idea de la falta de asociación entre PF, amplitud ecológica y uniformidad a través ontogenia vegetativa, nuestros resultados demuestra una mayor PF en *L. alba* en el día 30 y posteriormente en *L. origanoides* en el día 45. Se encontró que algunos caracteres como el SLA, FMH y R/S permiten en términos de RDPI diferenciar las especies en términos de PF (Fig. 3); estos resultados demuestran que la variación en el RWC, ajustan en gran medida el crecimiento y trayectoria de la ontogenia en ambas especies (Wright y McConnaughay, 2002). En consideración con la hipótesis de nuestro trabajo los resultados demostraron que *L. origanoides* presentó una mayor PF; esta especie presenta una limitada distribución ambiental, en hábitats de baja disponibilidad de agua en el suelo (Albesiano *et al.*, 2003), resultado contradictorio a los reportados por (Guan *et al.*, 2004; Sultan, 1998a; Sultan 1998b; Sultan y Bazzaz, 1993; Sultan, 2001; Bell y Sultan, 1999), quienes reportan que la PF está correlacionada con una mayor distribución ecológica. Estos resultados son una clara idea de la presencia de mecanismos de tolerancia y especialización en especies de hábitats con baja disponibilidad de recursos, pero la ausencia de datos ecofisiológicos limitan la predicción de especies de hábitats semiáridos como *L. origanoides*.

CONCLUSIÓN

Este trabajo no apoya la hipótesis PF y su asociación con la distribución ecológica en *L. alba* y *L. origanoides*, de igual forma que su no existe uniformidad a través de la ontogenia vegetativa, ya que este último componente está determinado por la variación del RWC sobre el crecimiento y trayectoria de la ontogenia de ambas especies, esto es corroborado por las diferencias interespecífica interpretados en términos de PF durante los dos puntos de la ontogénica vegetativa. El RGR para *L. alba* explica la am-

146 Artículo - *Respuestas fenotípicas de Lippia alba y Lippia organoides (Verbenaceae) a la disponibilidad de agua en el suelo.* Camargo Parra, Rodríguez López.

plia destrucción en hábitats de alta disponibilidad de agua en el suelo, debido a una mayor asignación de biomasa en cada uno de sus componentes, que permiten una rápida transcendencia en la colonización de hábitats con condiciones favorables. Un mayor índice de plasticidad en *L. organoides* debe estar asociado a mecanismos de tolerancia al estrés que le permiten adaptarse a condiciones ambientales adversas. Estas respuestas fenotípicas deben interpretarse e inferirse a escala ecológica ya que presentan un impacto directo sobre las poblaciones vegetales, que permiten aumentar la tolerancia a hábitats extremos, contribuyendo al *fitness* de los genotipos dados en una población. Es claro que variaciones ambientales como la disponibilidad de agua en el suelo, nutrientes, luz y temperatura o la interacción entre ellos, podrían influenciar drásticamente la respuesta en la PF de estas especies y determinar diferencias relacionadas con su distribución ecológica.

AGRADECIMIENTOS

Al CENIVAM y su directora a cargo Doctora Elena E. Stashenko, a COLCIENCIAS CO-432 CENIVAM, por su apoyo económico, a mi familia por su apoyo, a los Biólogos Iván Darío Camargo, Jhon Jairo Díaz Olarte por su colaboración en los análisis estadísticos, a los integrantes del GIEFIVET.

BIBLIOGRAFÍA

- ALPERT P, SIMMS E. 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.
- ALBESIANO S, RANGEL C, CADENA A. La vegetación del cañón del río Chicamocha (Santander, Colombia). *Caldasia.* 2003;25:73-99.
- ALBUQUERQUE H. Enraizamento de estacas de erva-cidreira quimiotipo III(citral-limoneno). *Hort Brasileira.* 2001;19 (2):245.
- BAKREM A. New software for measuring leaf area, and area damaged by *Tetranychus urticae* Koch, *J Appl Entomol.* 2005;129:173-175.
- BELL D, SULTAN S. Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum*: A comparative study. *Amer J Bot.* 1999;86:807-819.
- CAMARGO I, 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.
- CHAPIN S. Integrated responses of plants to stress. *Bioscience.* 1991;41:29-36.
- CHAPIN S, AUTUMN K, PUGNAIRE F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *Am Nat.* 1993;42:78-92.
- COOK J, MARK A, SHORE B. Responses of *Leptospermum scoparium* and *L. ericoides* (Myrtaceae) to waterlogging. *New Zealand J Bot.* 1980;18:233-246.
- COLEMAN J McCONNAUGHAY K, ACKERLEY D. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends Ecol Evol.* 1994;9:187-191.
- DEWITT T, SCHEINER S. *Plasticity. Functional and Conceptual Approaches.* Oxford University Press; 2004.
- DIGGLE P. Developmental morphologists perspective on plasticity. *Evol Ecol.* 2002;16:267-283.

- FUTUYMA D, MORENO G. The Evolution of Ecological Specialization. *Ann Rev Ecol Syst.* 1988;19:207-233
- FULLER T. The Integrative Biology of Phenotypic Plasticity. *Biol Philos.* 2003;18:381-389.
- GIANOLI E. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En: Cabrera, H. M. editor. *Fisiología ecológica en plantas: mecanismos y respuestas a estrés en ecosistemas.* Valparaíso, Chile. 2004;13-25.
- GONZÁLEZ A, GIANOLI E. Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta Oecologica.* 2004; 26:185-190.
- GUAN B, GE 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.
- GRIME J, MACKEY J. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evol Ecol.* 2002;16:299-307.
- HUNT R, PARSONS I. Computer program for deriving growth functions in plant growth analysis. *J Appl Ecol.* 1974;11:297-304.
- KINTZIOS S. *Oregano: The Genera Origanum and Lippia.* Medicinal and Aromatic Plants Industrial profiles; 2002.
- KROON H, VISSER E. W. *Root Ecology* (Eds.). Springer Verlag Berlin Heidelberg; 2003.
- LARCHER W. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of function groups* (3rd edition). Springer Verlag. Berlin Heidelberg; 1995.
- MCCONNAUGHAY K, COLEMAN J. 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.
- PEÑUELAS J, LLUSIÀ J. Seasonal emission of monoterpenes by the Mediterranean tree *Quercus ilex* in field conditions. Relations with photosynthetic rates, temperature and volatility. *Physiol Plantarum.* 1999a;105:641-647.
- PEÑUELAS J, LLUSIÀ J. Short-term responses of terpene emission rates to experimental changes in *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* in summer field conditions. *Environ Exp Bot.* 1999b;42:61-68.
- 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.
- PIGLIUCCI M, SCHLICHTING C. Ontogenetic reaction norm in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae): response to shading. *Ecology.* 1995;76:2134-2141.
- POORTER H. *Plant Growth and Carbon Economy.* En: John Wiley & Sons, Ltd; 2002.
- POORTER H, NAGEL O. 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.* 2002;27:595-607.
- REICH P. Root Shoot Relations: Optimality in Acclimation and Adaptation or the “Emperor’s New Clothes”? En: Weisel Y, Eshel A, Kafkafi U, editors. *Plant Roots,*

148 Artículo - *Respuestas fenotípicas de Lippia alba y Lippia organoides (Verbenaceae) a la disponibilidad de agua en el suelo. Camargo Parra, Rodríguez López.*

The Hidden Half. New York: Marcel Dekker, Inc; 2002.

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.

SULTAN S. Promising directions in plant phenotypic plasticity. Perspectives in Plant. Ecology, Perspect. Plant Ecol Evol Syst. 2004;6:227-23.

SULTAN S. Phenotypic plasticity for plant development, function, and life-history. *Trends Plant Sci.* 2000;5(12):537-542.

SULTAN S, WILCZEK A, BELL D, HAND G. Physiological response to complex environments in annual Polygonum species of contrasting ecological breadth. *Oecologia.* 1998a;115:564-578.

SULTAN S, WILCZEK M, HAHN D, BROSI B. Contrasting ecological breadth of co-occurring annual Polygonum species. *J Ecol.* 1998b;86:363-373.

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

STASHENKO E, JARAMILLO B, MARTÍNEZ J. Comparación de la composición química y de la actividad antioxidante *in vitro* de los metabolitos secundarios de plantas de la familia Verbenaceae. *Rev Acad Colomb Cienc.* 2003;27:579-597.

STEVENS K, PETERSON R, STEPHENSON G. Morphological and anatomical responses of *Lythrum salicaria* L. (purple loosestrife) to an imposed water gradient. *Inter. J Plant Sci.* 1997;158:172-183.

VALLADARES F. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A, Madrid; 2004.

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

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

WOODSON R, SCHERY, MOLDENKE H. Flora of Panama. Part IX. Family 168. Verbenaceae. *Ann Mo Bot Gard.* 1973;60(1):41-148.