

**PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN *Lippia alba* (VERBENACEAE)  
EN RESPUESTA A LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA  
EN DOS AMBIENTES LUMÍNICOS**

**Phenotypic Plasticity in *Lippia alba* (Verbenaceae) in Response to  
Water Availability in Two Light Environments**

KATTIA PALACIO-LÓPEZ<sup>1</sup>, BSc; NELSON RODRÍGUEZ-LÓPEZ<sup>1</sup>, M.Sc.  
<sup>1</sup>Escuela de Biología, Grupo Nacional de Investigación en Ecofisiología  
y Metabolismo Vegetal Tropical -GIEFIVET, Universidad Industrial de  
Santander, Bucaramanga, Colombia  
kattiapalacio@yahoo.com; fisionel@uis.edu.co

Presentado 31 de julio de 2007, aceptado 4 de septiembre de 2007, correcciones 15 de febrero de 2008.

**RESUMEN**

La plasticidad fenotípica es uno de los medios por los cuales las plantas pueden ajustar su morfología y fisiología, permitiéndoles enfrentar la heterogeneidad ambiental bajo condiciones naturales. El presente estudio evaluó la plasticidad fenotípica (PF) en respuesta a la disponibilidad hídrica del suelo, bajo dos condiciones de luz, en clones de dos poblaciones de *Lippia alba* (Verbanaceae) contrastantes en la heterogeneidad del régimen de precipitación en su hábitat natural, a través de normas de reacción morfológicas y de asignación de biomasa. El experimento se desarrolló en condiciones semi-controladas en invernadero, siguiendo un diseño experimental completamente aleatorizado, bajo un esquema factorial dos \* dos (disponibilidad hídrica y poblaciones). La mayoría de los caracteres evaluados mostraron PF. No obstante, algunos caracteres de la población proveniente de condiciones naturales más homogéneas presentaron una reducción de plasticidad marcada. Lo anterior sugiere una posible relación entre el amplio rango de distribución de *Lippia alba*, PF y eventos de adaptación local.

**Palabras clave:** normas de reacción, morfología, asignación de biomasa, luz, agua.

**ABSTRACT**

The phenotypic plasticity is one possible way for plants to adjust their morphology and physiology to cope with the environmental heterogeneity of their natural conditions. This study tested the phenotypic plasticity (PF) in response to soil water availability, under two light conditions, in clones of two populations of *Lippia alba* (Verbanaceae), which show differences in the precipitation heterogeneity, using morphological and biomass allocation reaction norms. The experiment was conducted in a greenhouse under semi-controlled conditions in a random experimental design, under a factorial design of two \* two (water availability and populations). The majority of the traits showed PF. Although, some traits of the populations that come

from more homogenous conditions showed a significant reduction in plasticity. This could suggest a relationship between the wide ecological breadth of *Lippia alba*, PF and local adaptation events.

**Key words:** reaction norms, morphology, biomass allocation, light, water.

## INTRODUCCIÓN

La plasticidad fenotípica (PF), entendida como la habilidad que posee un mismo genotipo para producir diferentes fenotipos en respuesta a diferentes condiciones ambientales, es uno de los medios por los cuales las plantas pueden ajustar su morfología y fisiología permitiéndoles enfrentarse a la heterogeneidad ambiental de su ambiente natural (Pigliucci, 2001; Smekens y Van Tienderen, 2001; Gianoli, 2004a).

La PF se puede evaluar a través de las normas de reacción de un genotipo, las cuales muestran la variación fenotípica producida por genotipos expuestos a diferentes ambientes (Pigliucci y Schlichting, 1995; Cheplick, 2003). A su vez, la PF se puede cuantificar a través de índices tales como el índice de plasticidad basado en distancias fenotípicas relativas (RDPI), el cual estima la magnitud de la plasticidad en un rango de 0 a 1, teniendo como base el valor absoluto de la diferencia de las respuestas fenotípicas de un carácter bajo dos condiciones ambientales diferentes, dividido por la suma de las mismas respuestas ( $RDPI = \text{Abs}(a-b)/a+b$ , siendo a y b dos niveles diferentes de un factor ambiental determinado; Valladares, 2006).

Se ha postulado que las especies especialistas (*i.e.*, con una distribución ecológica restringida) presentarían menor tolerancia a la variación ambiental; mientras que, especies generalistas (*i.e.*, con amplia distribución ecológica) presumiblemente tolerarían grandes cambios ambientales (Futuyma y Moreno, 1988; González y Gianoli, 2004). Estudios acerca de la relación entre la PF y la amplitud ecológica de las especies han evidenciado que especies generalistas presentan mayor magnitud de PF que especies con una estrategia especialista (Schlichting y Levin, 1984; Sultan, 2001; Geng *et al.*, 2006). Sin embargo, el rango de distribución de una especie generalista a su vez puede surgir por la adaptación de poblaciones a condiciones locales; es decir, la amplia distribución ecológica surge del agregado de ecotipos localmente adaptados (Pigliucci 2001; Galen *et al.*, 1991; Sultan 1995). De ese modo un ecotipo estaría entonces, en el extremo opuesto del espectro de un genotipo plástico adaptativo (Pigliucci, 2001).

En condiciones naturales factores abióticos como la luz y el agua varían espacial y temporalmente en los diferentes ambientes, restringiendo el crecimiento y la distribución de las plantas (Schulze *et al.*, 1987; Sultan y Bazzaz, 1993). Evidencias indican que en diversas especies vegetales las variaciones en la disponibilidad de estos recursos, pueden ocasionar cambios morfológicos y alteraciones en la asignación de biomasa (Evans y Poorter, 2001; Valladares *et al.*, 2002; Sivamani *et al.*, 2000).

*Lippia alba* (Mill.) NE Brown, perteneciente a la familia Verbenaceae, es una planta aromática tropical, de gran interés y promisoría para la industria de aceites esenciales; sin embargo, la especie ha sido poco estudiada desde una perspectiva ecológica o ecofisiológica. Se ha reportado que esta especie experimenta un amplio rango de distribución ecológica para la luz y el agua, habita tanto en lugares secos y con alta irra-

dianza como en lugares húmedos y sombreados (Vit *et al.*, 2002). Con el fin de entender los mecanismos del amplio rango de distribución de *Lippia alba*, este trabajo evaluó la PF en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos ambientes lumínicos para dos poblaciones que presentan diferencias en la heterogeneidad frente a la precipitación estacionaria de sus hábitats originarios. Para ello, formulamos la siguiente pregunta: ¿Existen diferencias en la magnitud y en el patrón de PF en dos poblaciones de *Lippia alba* en respuesta a la disponibilidad hídrica bajo dos ambientes lumínicos? La hipótesis que planteamos en este trabajo consideró que si *Lippia alba* posee un amplio rango de distribución ecológica debida a su PF, sus poblaciones deberían responder plásticamente a las condiciones experimentales, donde aquellas poblaciones provenientes de un ambiente heterogéneo en el régimen de precipitación, como la población de Turbaco, región Caribe del norte de Colombia, departamento de Bolívar, deberían presentar mayor PF que aquellas establecidas en un ambiente más homogéneo, como la población de Guatiguará, región nororiental de Colombia, departamento de Santander.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### OBJETO DE ESTUDIO

*Lippia alba* (Verbenaceae) es una planta herbácea originaria de América del Sur (Brasil), distribuida en todo Centro y Sur América (Pezo y González, 1998). Las poblaciones empleadas en este estudio provienen de Turbaco, Bolívar (100° 19' 50.02" N y 75° 24' 44.06" O) y de Guatiguará, Santander (6° 59' 16.20" N y 73° 2' 51.66" O), TUR y GUA, respectivamente. Estas dos localidades presentan diferencias en la heterogeneidad ambiental del recurso hídrico, precipitación. Además, presentan diferencias en su altura sobre el nivel del mar, radiación solar y temperatura. (Tabla 1; Hijmans, *et al.*, 2004).

	Alt (msnm)	Tmn (C)	Tmx (C)	TM (C)	Pa (mm)	Ph (mm)	Ps (mm)	Pth (mm)	Pts (mm)	CV (mm)	Rn (W/m <sup>2</sup> /h)
GUA	1283	16.8	26.1	21.4	1123	149	51	362	164	32.6	1643
TUR	84	22.7	32.1	27.4	1175	216	9	502	34	69.3	1845

Tabla 1. Datos climáticos de las localidades o hábitats de las poblaciones de *Lippia alba*. Poblaciones GUA=Guatiguará. TUR=Turbaco. Datos: Alt: Altitud sobre el nivel del mar, Tmn: Temperatura mínima, Tmx: Temperatura máxima, TM: Temperatura media anual, Pa: Precipitación anual, Ph: Precipitación del periodo más húmedo, Ps: Precipitación del periodo más seco, Pth: Precipitación del trimestre más húmedo, Pts: Precipitación del trimestre más seco, CV: Precipitación estacionaria, Rn: Radiación total.

### SITIO DE ESTUDIO

El trabajo se desarrolló en las instalaciones de la Universidad Industrial de Santander (UIS), en el área de crecimiento de plantas del Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, Bucaramanga, Colombia. Se utilizó un suelo franco-arcilloso-arenoso cuya composición fue de 3:1:1 (suelo, arena y materia orgánica). El material vegetal se propagó a partir de 20 plantas madre por población, las cuales estaban previamente establecidas en el sitio de trabajo. Se utilizaron ramas para obtener cuatro a cinco estacas por planta, obteniéndose un total de 160 clones de *Lippia alba*. Para la propagación se utilizó el enraizador ácido indol Butírico (AIB; NAA).

#### TRATAMIENTOS ESTABLECIDOS

A partir de dos condiciones luminosas, luz baja (LB, obtenido con malla de polisombra de reducción del 67% de luz) y luz alta (LA, plena exposición solar), se establecieron dos condiciones hídricas en el sustrato, disponibilidad hídrica baja (S; 40% de saturación de agua) y disponibilidad hídrica alta (H; 80% de saturación de agua) generando los siguientes tratamientos para las dos poblaciones: luz baja con disponibilidad hídrica baja (LBS), luz baja con disponibilidad hídrica alta (LBH), luz alta con disponibilidad hídrica baja (LAS) y luz alta con disponibilidad hídrica alta (LAH). Cada tratamiento utilizado en el experimento, contó con 20 clones de cada población. Los clones, fueron distribuidos aleatoriamente entre los tratamientos; crecieron en baldes individuales de 5 L con 5 kg de sustrato por un periodo de 90 días; los clones se mantuvieron bajo temperatura ambiente, registrada diariamente por medio de un termómetro de máxima y mínima (Brixco); la temperatura promedio para LB fue de 22 °C y para LA fue de 26 °C. El potencial hídrico del suelo se monitoreó con un sensor de humedad del suelo (Watermark, USA).

#### PARÁMETROS EVALUADOS

Se realizó un muestreo destructivo en cada uno de los tratamientos establecidos cuando 14 de las 20 plantas por tratamiento (el 80% de las plantas), presentó al menos una flor, con el fin de asegurar que los clones se encontraran en un mismo estado ontogénico (Coleman *et al.*, 1994). Se evaluó la PF mediante la medición de caracteres morfológicos y de asignación de biomasa. Caracteres morfológicos: longitud de la raíz (LR), altura total de la planta (AT), número de flores, número de hojas y el área foliar específica (SLA, calculada como el área foliar construida por una cantidad de biomasa determinada). Para la estimación de este último carácter se evaluó el área de las hojas usando un *software* especializado (Bark, 2005). Caracteres de asignación de biomasa: fracción de masa seca de flores (FMFL, masa de flores/masa seca total), fracción de masa seca de hojas (FMF, masa de hojas/masa seca total), fracción de masa seca de ramas (FMRM, masa de ramas/masa seca total), fracción de masa seca de raíz (FMR, masa seca de raíz/masa seca total), biomasa total (BM, masa seca total de la planta). Para la determinación de la biomasa seca, las plantas fueron separadas en raíz, vástago, hojas y flores, posteriormente fueron sometidas a secado en una estufa de ventilación forzada a una temperatura de 80 °C por 72 horas y pesado con una balanza analítica (Poorter y Nagel, 2000).

#### CUANTIFICACIÓN DE LA PF DE LOS CARACTERES Y LAS POBLACIONES

La PF en respuesta al factor agua se estimó para cada carácter, en cada población, a través del índice de plasticidad basado en distancias fenotípicas relativas, RDPI (Valladares, 2006). Posteriormente, se estimó la PF media para cada población en luz baja y en luz alta, considerando el valor promedio del RDPI obtenido para cada uno de los 11 caracteres evaluados en cada población (Valladares, *et al.*, 2000).

#### ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se empleó un análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías para analizar los efectos del agua y las poblaciones sobre caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en

los dos niveles de luz para las poblaciones de *Lippia alba*. Algunas variables fueron transformadas con el fin de cumplir las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianza del ANDEVA (Zar, 1999). La LRM, AT se transformó con Ln; el NFL, NF, con  $\sqrt{(x+5)}$ ; la FMFL, FMR con  $P^2 = \text{ASENO } P^2$ ; la BM con  $\log_e(x+1)$ ; el SLA dividiendo el área foliar en la biomasa foliar transformada, la FMF se transformó dividiendo la biomasa de hojas en la bio-masa total transformada. Las respuestas fenotípicas promedio de cada carácter, para cada población, se estimaron a través de normas de reacción, donde sus pendientes reflejan la PF de los genotipos frente a los diferentes ambientes (Pigliucci, 2001). Para comparar la PF de los caracteres entre cada población y la PF media entre las mismas, obtenidos a partir del RDPI, se realizó una prueba de Mann-Whitney-U.

## RESULTADOS

### EFFECTO DEL AGUA Y LAS POBLACIONES EN DOS AMBIENTES LUMÍNICOS

Los caracteres morfológicos en ambas poblaciones, en LB y LA, fueron afectados significativamente por la disponibilidad de agua, excepto el carácter LR (Tabla 2). Los caracteres de asignación de biomasa presentaron diferencias significativas en respuesta al factor agua, excepto la FMFL y la FMRM en LB y solo la FMFL en LA (Tabla 2). En LB, GUA mostró una mayor expresión de LRM, AT, NF, FMF, FMRM y BM ante la variación de la disponibilidad hídrica, S y H; mientras que, TUR lo hizo para los caracteres de LR, SLA, FMFL y FMR (Fig. 1). En LA, bajo la condición hídrica S, GUA presentó mayor expresión fenotípica en los caracteres de LRM, AT, NFL, SLA, FMRM, FMR y BM. Contrario a lo anterior, en la condición hídrica de H, TUR presentó mayor expresión en todos sus caracteres morfológicos y de asignación de biomasa, excepto en NF y SLA (Fig. 2).

Caracteres	Luz baja (LB)				Luz alta (LA)				
	Agua (A)	Población (P)	A*P	E	Agua (A)	Población (P)	A*P	E	
Morfológicos	LRM	0.826*	8.323***	0.486*	0.115	3.837***	0.806*	1.072*	0.181
	LR	0.84	0.609***	0.12	0.039	0.55	0.048	0.075	0.045
	AT	0.569**	4.750***	0.96	0.047	2.579***	0.049	0.482**	0.043
	NFL	4.878*	3.885*	0.815	0.814	35.543***	0.342	5.015*	1.09
	NF	53.317***	35.266***	7.672*	1.825	99.571***	5.682	1.672	1.463
	SLA	1595095.429***	110045.998	318928.795**	29201.744	144905.993***	79992.762**	4821.414	5829.91
Asignación de Biomasa	FMFL	0	71.058	10	33.133	28	74.103*	32.803	17.959
	FMF	1.264***	0.349**	0.319**	0.035	0.820***	0.094*	0.014	0.021
	FMRM	0.001	2.326***	0	0.26	1.394***	0.064	0.518***	0.037
	FMR	246.784***	871.993***	0.908	16.200	408.914***	0.268	3.081	21.589
	BM	0.543**	1.594***	0.248*	0.058	2.489***	0.003	1.088***	0.068

\*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001

Tabla 2. ANDEVA para los efectos de las poblaciones y el agua en cada una de las condiciones lumínicas sobre caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en *Lippia alba*. Valores correspondientes de MSE. Caracteres: longitud de la raíz (LR), altura total de la planta (AT), número de flores, de hojas, área foliar específica (SLA), fracción de masa seca de flores (FMFL), de hojas (FMF), de ramas (FMRM), de raíz (FMR), biomasa total (BM).

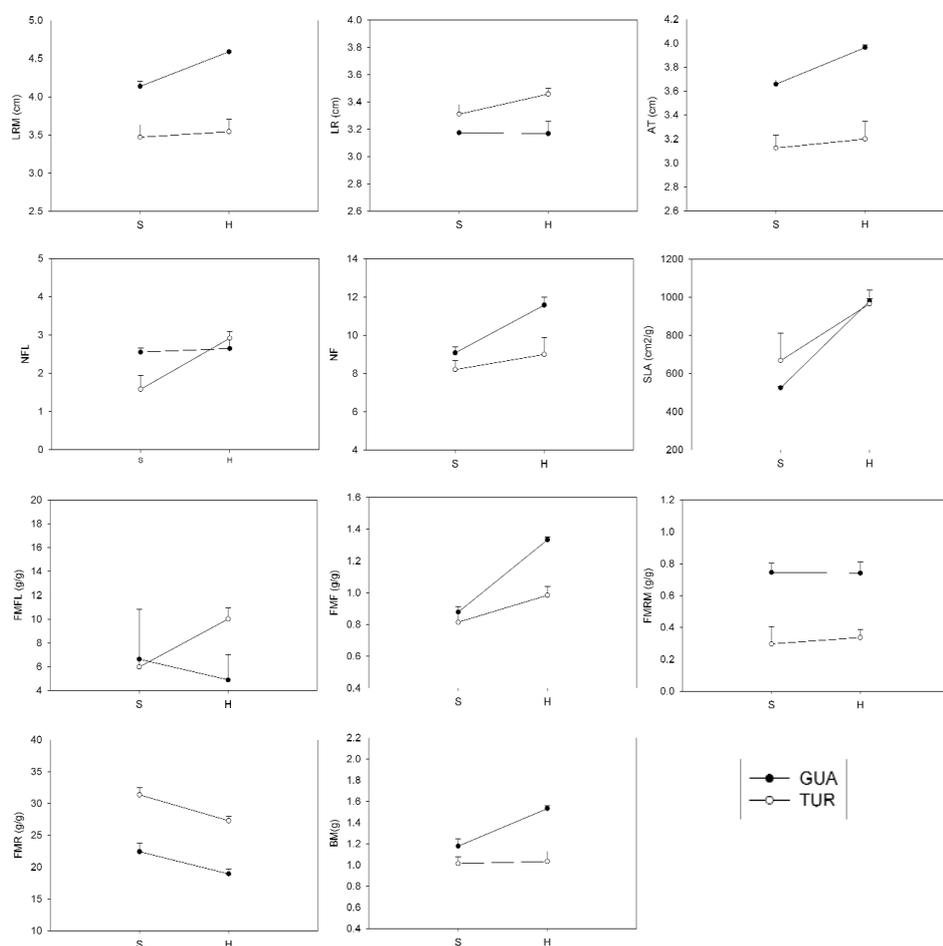


Figura 1. Normas de reacción para caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en dos poblaciones de *Lippia alba* creciendo en luz baja (LB), con disponibilidad hídrica seca (S) y húmedo (H). Se muestran las medias para 14 plantas por tratamiento multifactorial por población. Caracteres: longitud de la raíz (LR), altura total de la planta (AT), número de flores, de hojas, área foliar específica (SLA), fracción de masa seca de flores (FMFL), de hojas (FMF), de ramas (FMRM), de raíz (FMR), biomasa total (BM).

#### DIFERENCIACIÓN POBLACIONAL EN PLASTICIDAD

EL ANDEVA mostró una variación en la plasticidad de las poblaciones estudiadas de *Lippia alba* mediante la significancia en la interacción agua por población para LRM, NF, SLA, FMF, BM en LB y de LRM, AT, NFL, FMRM, BM en LA (Tabla 2). Las normas de reacción muestran diferencias en el patrón y en la magnitud de la plasticidad para el carácter FMFL en los dos ambientes lumínicos con diferente disponibilidad hídrica (Fig. 1; Fig. 2).

#### CUANTIFICACIÓN DE PF EN RESPUESTA AL AGUA EN DOS AMBIENTES LUMÍNICOS

Las poblaciones no presentaron diferencias significativas en la PF media de los caracte-

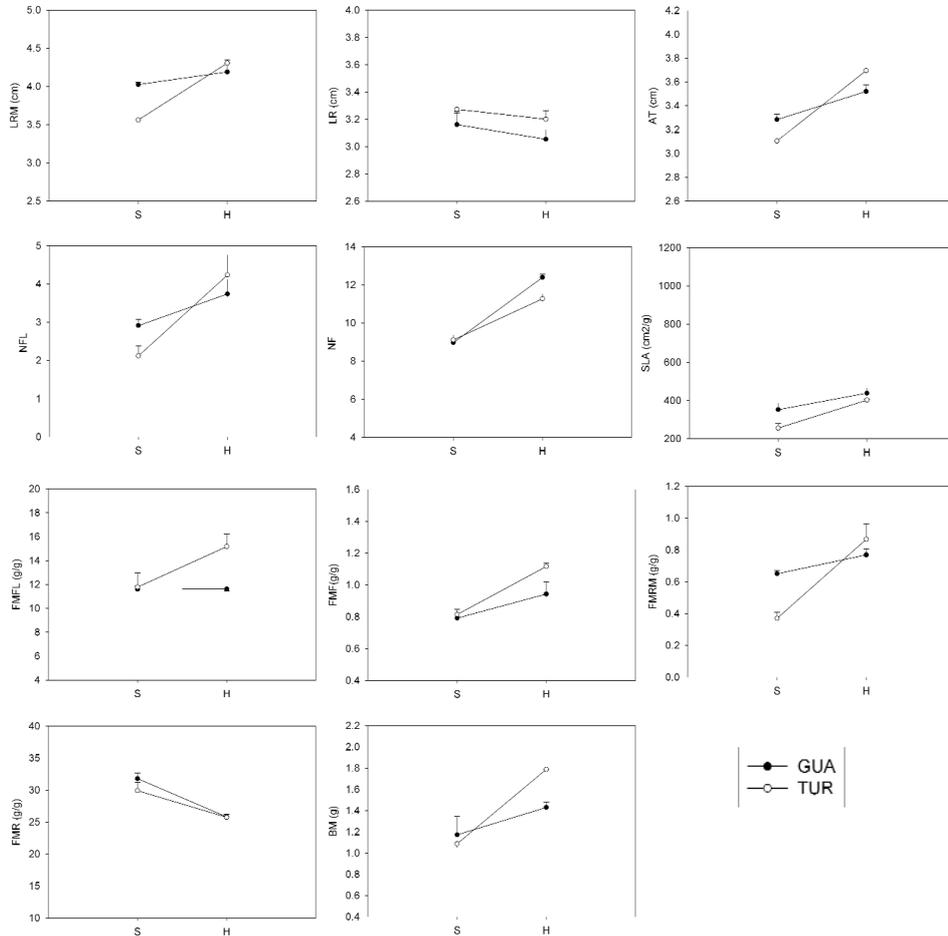


Figura 2. Normas de reacción para caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en dos poblaciones de *Lippia alba* creciendo en luz alta (LA), con disponibilidad hídrica seca (S) y húmedo (H). Se muestran las medias para 14 plantas por tratamiento multifactorial por población. Caracteres: longitud de la raíz (LR), altura total de la planta (AT), número de flores, de hojas, área foliar específica (SLA), fracción de masa seca de flores (FMFL), de hojas (FMF), de ramas (FMRM), de raíz (FMR), biomasa total (BM).

teres en los diferentes ambientes (Fig. 3). Los caracteres que presentaron diferencias significativas entre las poblaciones fueron LR, NFL, NF, SLA, FMFL, FMF y FMRM en LB con diferente disponibilidad hídrica (Fig. 3A); mientras que en LA, con diferente disponibilidad hídrica, los caracteres que presentaron diferencias significativas fueron LRM, AT, NFL, NF, FMFL, FMRM y FMR (Fig. 3B). Considerando a estos caracteres, TUR presentó mayor número de caracteres plásticos en las dos condiciones lumínicas (Fig. 3). En los tratamientos de LB y LA, se observó un patrón de respuesta contrario en la PF del carácter FMFL, ya que mientras TUR aumenta su PF a medida que aumenta la disponibilidad hídrica, GUA la disminuye (Fig. 3; Mann-Whitney-U.  $P = 0,05$ ).

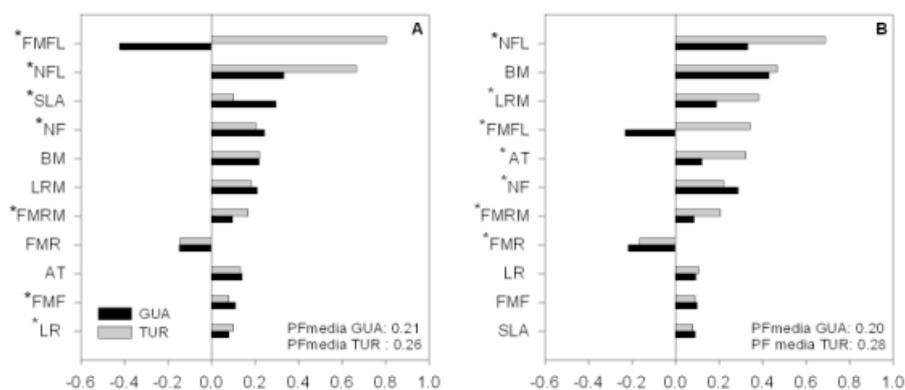


Figura 3. Plasticidad fenotípica frente al factor agua según el índice de plasticidad basado en distancias fenotípicas relativas para dos poblaciones de *Lippia alba*. A. Luz baja con diferente disponibilidad hídrica; B. Luz alta con diferente disponibilidad hídrica. Los signos negativos indican un cambio en el sentido de la plasticidad. Asteriscos indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ , Mann-Whitney U). Caracteres: longitud de la raíz (LR), altura total de la planta (AT), número de flores, de hojas, área foliar específica (SLA), fracción de masa seca de flores (FMFL), de hojas (FMF), de ramas (FMRM), de raíz (FMR), biomasa total (BM).

## DISCUSIÓN

Este estudio mostró que la mayoría de caracteres morfológicos y de asignación de biomasa, medidos para las poblaciones de *Lippia alba* provenientes de Turbaco y de Guatiguará, respondieron con PF a la disponibilidad hídrica en las dos condiciones lumínicas. La población de TUR, que en condiciones naturales posee una mayor fluctuación o heterogeneidad ambiental que la población de GUA, presentó mayor número de caracteres plásticos. Cualitativamente, este resultado podría corroborar la hipótesis de una mayor magnitud de PF en genotipos provenientes de ambientes con variaciones frecuentes o heterogéneas, que aquellos provenientes de ambientes más estables y homogéneos (Bradshaw y Hardwick, 1989; Gianoli, 2004b). Sin embargo, las poblaciones de TUR y GUA, no presentaron diferencias significativas en su PF media, lo que indica que estas poblaciones presentan una capacidad similar para contrarrestar los cambios ambientales. Contrario a esto, las poblaciones de TUR y GUA, se diferenciaron significativamente en algunos caracteres morfológicos y de asignación de biomasa según los resultados arrojados por el RDPI y la prueba de U. Lo anterior sugiere, al igual que lo reportado por Rendón y Núñez-Farfán (2001) para *Anoda cristata*, que posiblemente las poblaciones de TUR y GUA se diferencian entre ellas por la respuesta plástica al factor agua de algunos caracteres fenotípicos individuales y no por la respuesta fenotípica global en cada tratamiento de luz.

Las divergencias poblacionales son también evidentes en un desempeño contrario ante las condiciones experimentales a las que fueron sometidas. TUR presenta mayor productividad, es decir mayor acumulación de BM, en LAH; mientras que GUA presentó mayor BM en LBH. Esa divergencia en el desempeño en la acumulación de biomasa entre las poblaciones nos indica que estas dos poblaciones presentan una diferencia en

la habilidad individual para enfrentar o responder a diferentes condiciones ambientales. Lo anterior se corroboró con la expresión de un patrón contrario de la PF para el carácter FMFL en LB y LA con diferente disponibilidad hídrica. Resultados similares han sido reportadas para especies congénicas del género *Polygonum* sp. y *Mosla* sp. sometidas a diferentes condiciones experimentales (Sultan, 2001; Guan *et al.*, 2004).

La disminución de la disponibilidad lumínica se contrarresta con el incremento de la asignación de biomasa asignada hacia las hojas ó las ramas, para maximizar la captura de luz (Sultan, 2003; Griffith y Sultan, 2004; Kroon *et al.*, 2005). En este trabajo, las poblaciones presentaron diferentes mecanismos para contrarrestar los efectos negativos que provoca la baja disponibilidad lumínica. La población de TUR presentó mayor plasticidad en la FMRM carácter que permite evadir condiciones de baja disponibilidad lumínica (Sack y Grubb, 2002; Sultan, 2003). Contrario a esto, la población de GUA presentó mayor expresión de la PF del carácter FMF, carácter responsable de procesos de fotosíntesis, transpiración y captación total de carbono y del carácter SLA, quien refleja la cantidad de carbono fijado en la superficie foliar y se ha reportado como indispensable en la respuesta ante condiciones limitantes como lo son la disponibilidad hídrica y lumínica, debido a su relación con la captación de luz en las hojas (Zhang, 1997; Porter, 2002, Sánchez *et al.*, 2006).

Los resultados del carácter LR observado en ambas poblaciones en LB, comparado con lo observado en ese mismo carácter en LA indican que, las poblaciones presentan un mecanismo de respuesta diferente a las condiciones hídricas del suelo en LB, así: TUR aumenta la LR a medida que incrementa la disponibilidad hídrica en el suelo; mientras que, GUA tiende a mantener constante la respuesta de ese carácter, independiente de la disponibilidad hídrica del suelo. De ese modo, podemos sugerir que el carácter LR en TUR posee una respuesta o mecanismo morfológico especialista al factor local más abundante (Kroon *et al.*, 2005). Contrario a esto, el carácter FMR se torna especialista al factor local limitante, debido a que en ambas poblaciones, tanto en LA como en LB, sigue la predicción de la teoría de partición óptima, *i.e.* mayor asignación de biomasa hacia el órgano relacionado con el recurso limitante, con el fin de maximizar la captura del recurso deficiente (Stuefer *et al.*, 1996).

Estudios han evidenciado que la magnitud y el patrón de las respuestas plásticas de especies generalistas pueden variar entre poblaciones (Counts, 1993; Sultán, 1995; González y Gianoli, 2004b; Pigliucci, 2001). En especies generalistas, la habilidad de colonizar múltiples ambientes se puede dar por alta PF de algunos caracteres ecológicos, lo que refleja una visión genética poblacional del problema de ecotipos y generalistas, en el cual no hay un genotipo plástico o no plástico a través de varios caracteres medidos, sino que éstas consideraciones son válidas respecto a un carácter ecológicamente relevante (Pigliucci, 2001). En este trabajo, esto se evidenció mediante las diferencias en la plasticidad de algunos caracteres que causan diferenciación poblacional, tales como FMRM y LR, que presentaron una reducción en la PF a la disponibilidad hídrica, para GUA en LB. Lo anterior, se puede asociar con la disminución en la variabilidad del recurso hídrico que sufre esta población bajo condiciones naturales (*i.e.*, GUA presenta un menor CV estacional a la precipitación, Tabla 1.

Pigliucci (2001), plantea que un genotipo plástico generalista podría incurrir en un ecotipo especialista cuando pierde plasticidad en algunos caracteres adaptados a las

condiciones naturales. La disminución de PF del carácter FMR en LA para TUR, podría sugerir, a su vez, procesos de especialización; sin embargo, esto sería contrario a lo planteado para poblaciones provenientes de condiciones heterogéneas como TUR, debido a que una reducción de PF se espera para aquellas poblaciones provenientes de ambientes más homogéneos. Varios trabajos (McConnaughay y Coleman 1999; Wrigth y McConnaghay, 2002, Pardos *et al.*, 2005) han sugerido que las respuestas plásticas a la variación en la disponibilidad de agua serían de menor magnitud ya que este recurso puede ser modulado fisiológicamente vía actividad estomática (Bernachi *et al.*, 2000) o por mayor asignación de biomasa al sistema radicular (Poorter y Nagel, 2000). De esta manera, la especialización en este caso, posiblemente involucre un mayor papel de la regulación fisiológica a través de la asignación diferencial de biomasa a las raíces en esta población.

### CONCLUSIONES

Bajo las condiciones experimentales del presente trabajo, no se evidenciaron diferencias significativas en la magnitud de la PF media entre las poblaciones de *Lippia alba*, provenientes de Guatiguará y Turbaco. Sin embargo, GUA y TUR presentan diferenciación poblacional en la PF al factor hídrico a través de la magnitud y el patrón de expresión de algunos de caracteres tales como FMFL, FMRM, FMR, FMF, SLA, LR. De este modo, la PF asociada con los diferentes valores fenotípicos promedio de las poblaciones evaluadas de *Lippia alba* en respuesta al factor hídrico, podrían explicar, en parte, el amplio rango de distribución de esta especie, el cual, es el resultado de la combinación de respuestas plásticas y posiblemente la especialización de algunos caracteres morfológicos y de asignación de biomasa. Estudios posteriores que involucren la medición de la adecuación y trasplantes recíprocos entre estas poblaciones podrían dilucidar con precisión si la especie ha sufrido procesos de especialización a ecotipos.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos al biólogo Iván Camargo-Rodríguez por sus sugerencias y apoyo estadístico. A Fernando Valladares, CSIC, España, por sus comentarios y sugerencias. A los evaluadores anónimos del manuscrito por sus recomendaciones. Este trabajo fue soportado por COLCIENCIAS - CO 432 - CENIVAM.

### BIBLIOGRAFÍA

- BARK E. A new software for measuring leaf area and area damaged by *Tetranychus urticae*. Koch. J Appl Entomol. 2005;129:173-175.
- BERNACHI C, COLEMAN J, BAZZAZ F, MCCONNAUGHAY K. Biomass allocation in old-field annual species grow in elevated CO<sub>2</sub> environments: no evidence for optimal partitioning. Global Change Biol. 2000;6:855-863.
- BRADSHAW A, HARDWICK K. Evolution and stress genotypic and phenotypic components. Biol J Linn Soc. 1989;37:137-155.

- CHEPLICK G. Evolutionary significance of genotypic variation in developmental reaction norms for perennial grass under competitive stress. *Evol Ecol.* 2003;17:175-196.
- COLEMAN J, MCCONNAUGHAY K, ACKERLY D. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends Ecol Evol.* 1994;9:187-191.
- COUNTS R. Phenotypic plasticity and genetic variability in annual *Zizania* species along a latitudinal gradient. *Can J Bot.* 1993;71:145-154.
- EVANS J, POORTER H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: relative importance of specific leaf and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environ.* 2001;24:755-767.
- GALEN C, SHORE J, DEYOE H. Ecotypic divergence in alpine *Polemonium viscosum*: genetic structure, quantitative variation, and local adaptation. *Evolution.* 1991;45:1218-1228.
- GENG Y, PAN X, XU C, ZHANG W, LI B, CHAN J. Phenotypic plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener. *Acta Oecol.* 2006;30:380-385.
- GIANOLI E. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *Int J Plant Sci.* 2004a;165:825-832.
- GIANOLI E. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En: H.M. Cabrera, editor. *Fisiología Ecológica en Plantas*. Editorial de la Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso. 2004b. p. 13-26.
- GONZÁLEZ A, GIANOLI E. Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta Oecol.* 2004;26:184-190.
- HIJMANS R, GUARINO L, JARVIS A, O'BRIEN R, MATÉU P. 2004. DIVA-GIS versión 4. Disponible en línea: [www.diva-gis.org](http://www.diva-gis.org).
- KROON H, HUBER H, STUEFER J, GROENENDAEL J. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytol.* 2005;166:73-82.
- MCCONNAUGHAY K, COLEMAN J. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology.* 1999;80:2581-2593.
- PEZO L, GONZÁLES A. Caracterización agronómica de pampa orégano *Lippia alba* (Mill). *Fol Amazon.* 1998;9:181-192.
- PIGLIUCCI M, SCHLICHTING C. Ontogenetic reaction norms in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae): response to shading. *Ecology.* 1995;76:2134-2144.
- PIGLIUCCI M. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Baltimore: The John Hopkins University Press; 2001.
- 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.
- POORTER H. 2002. Plant growth and carbon economy. Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing group/ [www.els.net](http://www.els.net)
- RENDÓN B, NUÑEZ-FARFÁN J. Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of annual *Anoda cristata* (Malvaceae) growing in two contrasting habitats. *Plant Ecol.* 2000;00:1-9.
- SACK L, GRUBB P. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia.* 2002;131:175-185.

- SÁNCHEZ D, VALLADARES F, ZAVALA M. Functional traits and plasticity in response to Light in seedling of four Iberian forest tree species. *Tree Physiol.* 2006;26:1-9.
- SMEKENS M, VAN TIENDEREN M. Genetic variation and plasticity of *Plantago coronopus* under saline conditions. *Acta Oecol.* 2001;22:187-200.
- SCHLICHTING C, LEVIN D. 1984. Phenotypic plasticity of annual Phlox: Test of some hypothesis. *Amer J Bot.* 2001;71:252-260.
- SCHULZE E, RIBICHAUX R, GRACE J, RUNDEL P, EHLERINGER J. Plant water balance . *BioScience.* 1987;37:30-37.
- SIVAMANI E, BAHIELD A, WRAITH J, AL-NIEMI T, DYER W, HUA T, QU R. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley HVA1 gene. *Plant Sci.* 2000;155:1-9.
- STUEFER J, DE KROON H, DURING H. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Funct Ecol.* 1996;10:328-334.
- SULTAN S, BAZZAZ F. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution.* 1993;47:1009-1031.
- SULTAN S. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Bot Neerl.* 1995;44: 363-383.
- SULTAN S. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology.* 2001;82:328-343.
- SULTAN S. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evol Dev.* 2003;5:25-33.
- VALLADARES F, WRIGHT J, LASSO KITAJIMA K, PEARCY R. Plastic Phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panama rainforest. *Ecology.* 2000;81:7,1925-1936.
- VALLADARES F, CHICO J, ARANDA I, BALAGUER L, DIZENGREMEL P, MANRIQUE E, DREYER E. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robar* over *Fagus sylvatica* is linked to greater physiological plasticity. *Trees.* 2002;16:395-403.
- VALLADARES F, SANCHEZ D, ZAVALA M. Quantitative Estimation of Phenotypic Plasticity: Bridging the Gap Between the Evolutionary Concept and Its Ecological Applications. *J Ecol.* 2006;94:1-14
- VIT P, SILVA B, MELENDEZ P. 2002. *Lippia alba* N.E.Br. Ficha botánica de interés apícola en Venezuela, No. 2 Cidron. *Rev Fac Farm Univ Cent Venez.* 2002;43:1-14
- WRIGHT S, MCCONNAUGHAY K. 2002. Interpreting Phenotypic Plasticity: The Importance of Ontogeny. *Plant Species Biol.* 17:119-131
- ZAR JH. *Biostatistical Análisis.* 4 ed. New Jersey. Prentice Hall, Inc; 1999.
- ZHANG Y. A Physiologically Based Simulation Model for Loblolly Pine [Ph. D., Dissertation]. 1<sup>a</sup> Ed, Athens, GA: University of Georgia; 1997.