

**AUTORIZACIÓN DE LOS AUTORES PARA LA CONSULTA, LA  
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL  
TEXTO COMPLETO**

Puerto Colombia, 25 de Abril de 2020

Señores

**DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS**

Universidad del Atlántico

**Asunto: Autorización Trabajo de Grado**

Cordial saludo,

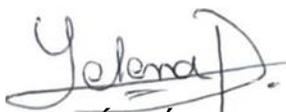
Yo, **YELENA SOFÍA PÁJARO ESQUIVIA**, identificado(a) con **C.C. No. 1.140.891.816** de **BARRANQUILLA**, autor(a) del trabajo de grado titulado **INFLUENCIA DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN RESPUESTA A LA DISPONIBILIDAD DE LUZ Y AGUA SOBRE LA ACLIMATACIÓN DE PLÁNTULAS DE ASPIDOSPERMA POLYNEURON MÜLL. ARG. (APOCYNACEAE) PROVENIENTES DE DOS LOCALIDADES DEL DEPARTAMENTO DEL ATLÁNTICO, COLOMBIA** presentado y aprobado en el año **2019** como requisito para optar al título Profesional de **BIÓLOGO**; autorizo al Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico para que, con fines académicos, la producción académica, literaria, intelectual de la Universidad del Atlántico sea divulgada a nivel nacional e internacional a través de la visibilidad de su contenido de la siguiente manera:

- Los usuarios del Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico pueden consultar el contenido de este trabajo de grado en la página Web institucional, en el Repositorio Digital y en las redes de información del país y del exterior, con las cuales tenga convenio la Universidad del Atlántico.
- Permitir consulta, reproducción y citación a los usuarios interesados en el contenido de este trabajo, para todos los usos que tengan finalidad académica, ya sea en formato CD-ROM o digital desde Internet, Intranet, etc., y en general para cualquier formato conocido o por conocer.

Esto de conformidad con lo establecido en el artículo 30 de la Ley 23 de 1982 y el artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, "Los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores", los cuales son irrenunciables, imprescriptibles, inembargables e inalienables.

Atentamente,

Firma



**YELENA SOFÍA PÁJARO ESQUIVIA**

**C.C. No. 1.140.891.816 de BARRANQUILLA**

**DECLARACIÓN DE AUSENCIA DE PLAGIO EN TRABAJO ACADÉMICO PARA GRADO**

*Este documento debe ser diligenciado de manera clara y completa, sin tachaduras o enmendaduras y las firmas consignadas deben corresponder al (los) autor (es) identificado en el mismo.*

Puerto Colombia, **25 de Abril de 2020**

Una vez obtenido el visto bueno del director del trabajo y los evaluadores, presento al **Departamento de Bibliotecas** el resultado académico de mi formación profesional o posgradual. Asimismo, declaro y entiendo lo siguiente:

- El trabajo académico es original y se realizó sin violar o usurpar derechos de autor de terceros, en consecuencia, la obra es de mi exclusiva autoría y detento la titularidad sobre la misma.
- Asumo total responsabilidad por el contenido del trabajo académico.
- Eximo a la Universidad del Atlántico, quien actúa como un tercero de buena fe, contra cualquier daño o perjuicio originado en la reclamación de los derechos de este documento, por parte de terceros.
- Las fuentes citadas han sido debidamente referenciadas en el mismo.
- El (los) autor (es) declara (n) que conoce (n) lo consignado en el trabajo académico debido a que contribuyeron en su elaboración y aprobaron esta versión adjunta.

Título del trabajo académico:	<b>INFLUENCIA DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN RESPUESTA A LA DISPONIBILIDAD DE LUZ Y AGUA SOBRE LA ACLIMATACIÓN DE PLÁNTULAS DE ASPIDOSPERMA POLYNEURON MÜLL. ARG. (APOCYNACEAE) PROVENIENTES DE DOS LOCALIDADES DEL DEPARTAMENTO DEL ATLÁNTICO, COLOMBIA</b>
Programa académico:	<b>BIOLOGÍA</b>

Firma de Autor 1:							
Nombres y Apellidos:	<b>YELENA SOFÍA PÁJARO ESQUIVIA</b>						
Documento de Identificación:	CC	X	CE		PA	Número:	<b>1.140.891.816</b>
Nacionalidad:					Lugar de residencia:		
Dirección de residencia:							
Teléfono:					Celular:	<b>3127608852</b>	



**FORMULARIO DESCRIPTIVO DEL TRABAJO DE GRADO**

<b>TÍTULO COMPLETO DEL TRABAJO DE GRADO</b>	<b>INFLUENCIA DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN RESPUESTA A LA DISPONIBILIDAD DE LUZ Y AGUA SOBRE LA ACLIMATACIÓN DE PLÁNTULAS DE <i>ASPIDOSPERMA POLYNEURON</i> MÜLL. ARG. (APOCYNACEAE) PROVENIENTES DE DOS LOCALIDADES DEL DEPARTAMENTO DEL ATLÁNTICO, COLOMBIA.</b>
<b>AUTOR(A) (ES)</b>	<b>YELENA SOFÍA PÁJARO ESQUIVIA</b>
<b>DIRECTOR (A)</b>	<b>YAMILETH DOMÍNGUEZ HAYDAR</b>
<b>CO-DIRECTOR (A)</b>	<b>NELSON RODRÍGUEZ LÓPEZ</b>
<b>JURADOS</b>	<b>SORAYA VILLALOBOS HERNÁNDEZ JORGE LEYVA ROJAS</b>
<b>TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR ALTÍTULO DE</b>	<b>BIÓLOGO</b>
<b>PROGRAMA</b>	<b>BIOLOGÍA</b>
<b>PREGRADO / POSTGRADO</b>	<b>PREGRADO</b>
<b>FACULTAD</b>	<b>CIENCIAS BÁSICAS</b>
<b>SEDE INSTITUCIONAL</b>	<b>SEDE NORTE</b>
<b>AÑO DE PRESENTACIÓN DEL TRABAJO DE GRADO</b>	<b>2019</b>
<b>NÚMERO DE PÁGINAS</b>	<b>75</b>
<b>TIPO DE ILUSTRACIONES</b>	<b>MAPAS, TABLAS, GRÁFICOS</b>
<b>MATERIAL ANEXO (VÍDEO, AUDIO, MULTIMEDIA O PRODUCCIÓN ELECTRÓNICA)</b>	<b>NO APLICA</b>
<b>PREMIO O RECONOMIENTO</b>	<b>FINANCIACIÓN POR 5 MILLONES: “PRIMERA CONVOCATORIA INTERNA DE APOYO ECONÓMICO PARA EL DESARROLLO DE TRABAJOS DE GRADO EN INVESTIGACIÓN FORMATIVA-NIVEL PREGRADO Y POSTGRADO” CÓDIGO CB31-TGI2018</b>

INFLUENCIA DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN RESPUESTA A LA  
DISPONIBILIDAD DE LUZ Y AGUA SOBRE LA ACLIMATACIÓN DE  
PLÁNTULAS DE *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (APOCYNACEAE)  
PROVENIENTES DE DOS LOCALIDADES DEL DEPARTAMENTO DEL  
ATLÁNTICO, COLOMBIA.

YELENA SOFÍA PÁJARO ESQUIVIA



UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO  
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA  
BARRANQUILLA

2019

INFLUENCIA DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN RESPUESTA A LA  
DISPONIBILIDAD DE LUZ Y AGUA SOBRE LA ACLIMATACIÓN DE  
PLÁNTULAS DE *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (APOCYNACEAE)  
PROVENIENTES DE DOS LOCALIDADES DEL DEPARTAMENTO DEL  
ATLÁNTICO, COLOMBIA.



YELENA SOFÍA PÁJARO ESQUIVIA

TRABAJO DE GRADO

DIRECTORA

Dra. YAMILETH DOMÍNGUEZ HAYDAR  
UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO

CODIRECTOR

Dr. NELSON RODRÍGUEZ LÓPEZ  
UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO  
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA  
BARRANQUILLA

2019

Nota de aceptación

---

---

---

---

---

---

---

---

Presidente de jurado

---

Jurado

---

Jurado

Barranquilla, 2019

## AGRADECIMIENTOS

*Esta tesis fue posible gracias al esfuerzo y confianza depositadas por muchas personas quienes dieron parte de su tiempo y entrega a la realización de este proyecto.*

*Primeramente, deseo manifestar mi profundo agradecimiento y reconocimiento a los directores de esta tesis, la Dra. Yamileth Domínguez Haydar y el Dr. Nelson Rodríguez López, Investigadores de las Universidades del Atlántico e Industrial de Santander respectivamente, quienes me dieron la oportunidad de aprender un poco de su formación científica. Gracias por su confianza y apoyo académico.*

*Agradezco inmensamente a mis padres, Jesús Pájaro Beleño y Aurelia Esquivia Morales y a mi tía Carmen Esquivia, Por todo su amor, ayuda y compañía brindada en el transcurso de toda mi formación profesional. A ellos dedico el fruto de este trabajo.*

*Mi sincero agradecimiento a mis tíos Alex Esquivia y Maribel García por su absoluta disposición a cooperar cuando lo necesité.*

*Deseo manifestar un especial agradecimiento a los profesores Rafael Borja Acuña y Roberto García Alzate, que se mostraron siempre dispuestos a brindarme su tiempo y apoyo y sin cuya colaboración se me habría dificultado mucho la realización de fases muy importantes del proyecto.*

*Resalto y agradezco las pequeñas contribuciones de múltiples personas que de una u otra manera me orientaron, acompañaron y ayudaron cuando lo necesité. A Marcos Siado, Jairo Cabarcas, Joel Sarmiento, Jeferson Durán, Lucía Ferrer y Junior Jiménez, ¡Muchas Gracias!*

*Durante el desarrollo de esta investigación conté con la valiosa participación de la Doctora Clara Tinoco Ojanguren, investigadora del Instituto de Ecología de la Universidad nacional Autónoma de México, cuyas explicaciones, sugerencias y correcciones ayudaron a mejorar enormemente el análisis de la información y a enriquecer el trabajo en general. A ella le doy las gracias por recibirme en su laboratorio, por su contribución académica a la investigación y por su amabilidad y amistad durante mi estancia en el Instituto.*

*Finalmente, quiero hacer una mención especial a dos personas que pusieron todo de sí para cooperar durante los momentos más difíciles de este trabajo. A mi gran amigo, Anubis Vélez Mendoza, gracias infinitas por todo el apoyo brindado en la construcción de los invernaderos y en el manejo de softwares informáticos. A mi novio, Luis Bernal Vega, le agradezco su compañía, ayuda y entrega infinita e incondicional de inicio a fin durante la travesía que fue la realización de este trabajo de grado. Agradezco también a todas las personas que han contribuido en mi formación profesional en la Biología, a los grandes maestros que me han inspirado en la superación profesional, ¡mil gracias!*

## RESUMEN

*Aspidosperma polyneuron* es una especie nativa de bosques caducifolios y actualmente está catalogada como “en peligro” a nivel mundial y se requieren estudios autoecológicos locales de su respuesta al estrés producido por factores abióticos de primer nivel que permitan el desarrollo de estrategias efectivas para su propagación; por tanto, en este trabajo se investigó la influencia de la plasticidad fenotípica y el papel diferencial de las características fisiológicas y morfológicas, en la aclimatación de plántulas de la especie ante un gradiente experimental de luz y agua. Para esto, se estableció un diseño experimental de bloques al azar con seis niveles que variaron en la disponibilidad de luz (100%, 55% y 10%) y agua (capacidad de campo y 30% de saturación). Posterior a seis meses de la aplicación de los tratamientos, se cosecharon seis individuos tomados al azar por cada uno para estimar las variables fisiológicas y morfológicas correspondientes. La plasticidad se estimó con el índice de distancias fenotípicas relativas simplificado (RDPIs) y los datos se analizaron mediante comparaciones paramétricas y no paramétricas, según el caso. Se encontró que: a) la respuesta plástica de las plántulas fue mayor en las procedentes de Tocagua que las de Luriza para la mayoría de rasgos medidos; b) los rasgos morfológicos fueron más plásticos que los fisiológicos; c) no hubo correlación entre la plasticidad fenotípica de los rasgos y la supervivencia de las poblaciones bajo sombra y sequía. Estos resultados sugieren que la plasticidad morfológica tiene una importancia comparativamente mayor para la aclimatación a las diferentes condiciones ambientales en las plántulas durante el estadio ontogenético estudiado. Además, las diferencias en las respuestas plásticas de los rasgos en las plántulas de las dos procedencias podría estar reflejando procesos de diferenciación intrapoblacional, sin embargo, se requiere una mejor comprensión de las bases genéticas y del contexto ambiental en el que se expresan los fenotipos estudiados.

**Palabras clave:** plasticidad fenotípica, aclimatación, índice RDPIs, normas de reacción.

## ABSTRACT

*Aspidosperma polyneuron* is a native species of deciduous forests and it is currently listed as "endangered" worldwide. Local autoecological studies of its response to stress caused by first-rate abiotic factors are required for the development of effective strategies for its propagation; therefore, this work investigated the influence of phenotypic plasticity and the differential role of physiological and morphological characteristics in the acclimatization of seedlings of the species to an experimental light and water gradient. For this, a randomized experimental block design was established with six levels that varied in the availability of light (100%, 55% and 10%) and water (field capacity and 30% saturation). After six months from the application of the treatments, six individuals were collected at random from each one to estimate the corresponding physiological and morphological variables. Plasticity was estimated with the Simplified Relative Phenotypic Distance Index (RDPIs) and the data were analyzed using parametric and nonparametric comparisons, as appropriate. It was found that: a) the plastic response of the seedlings was greater in those from Tocagua than from Luriza for most of the measured traits; b) the morphological features were more plastic than the physiological ones; c) there was no correlation between the phenotypic plasticity of the traits and the survival of the populations under shade and drought. These results suggest that morphological plasticity has a comparatively greater importance for acclimatization to different environmental conditions in seedlings during the studied ontogenetic stage. In addition, the differences in the plastic responses of the traits in the seedlings of the two provenances could be reflecting processes of intra-population differentiation, however, a better understanding of the genetic bases and the environmental context in which the studied phenotypes are expressed is required.

**Key words:** phenotypic plasticity, acclimatization, RDPIs index, reaction norms.

## CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN .....	16
1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA .....	18
2. JUSTIFICACIÓN .....	20
3. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE .....	23
3.1 La ecofisiología y su aplicación a la restauración de bosque seco .....	23
3.2 Estrés hídrico y plasticidad a la sombra. Interacción entre la luz y el agua .....	24
3.3 Plasticidad fenotípica como mecanismo para la aclimatación .....	27
3.4 Plasticidad adaptativa, no adaptativa y maladaptativa .....	28
3.5 Variables fisiológicas y estructurales .....	29
3.6 La especie en estudio .....	31
3.7 Antecedentes de estudios en ecofisiología .....	33
4. OBJETIVOS .....	35
5. METODOLOGÍA .....	36
5.1 Zonas de procedencia de las plántulas .....	36
5.2 Sitio de estudio y condiciones iniciales .....	37
5.3 Diseño experimental .....	38
5.4 Medida de rasgos fisiológicos .....	40
5.5 Medidas de rasgos morfológicos .....	41
5.6 Supervivencia .....	42
5.7 Análisis de datos .....	42
5.7.1 Cálculo de la plasticidad fenotípica .....	42
5.7.2 Supuestos para análisis de varianza .....	43
5.7.3 Diferencias en la magnitud y respuesta plástica de los rasgos .....	44

5.7.4 Contribución de la plasticidad de los rasgos a la aclimatación .....	44
6. RESULTADOS.....	45
6.1 Supervivencia de plántulas.....	45
6.2 Respuesta de las plántulas al gradiente de luz y agua.....	47
6.2.1 Caracteres morfológicos.....	47
6.2.3 Caracteres fisiológicos .....	49
6.3 Plasticidad fenotípica.....	50
7. DISCUSIÓN .....	58
7.1 Efectos combinados del estrés hídrico y lumínico sobre los rasgos y la supervivencia.....	58
7.2 Plasticidad morfológica y fisiológica .....	60
8. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES .....	65
BIBLIOGRAFÍA.....	67
ANEXOS.....	79

## LISTA DE TABLAS

	Pág.
<b>Tabla 1.</b> Estrategias de resistencia al déficit hídrico y principales mecanismos involucrados. Modificado de Vilagrosa <i>et al.</i> (2005).....	25
<b>Tabla 2.</b> Principales caracteres fisiológicos y estructurales asociados al déficit hídrico y lumínico. Modificado de Quero <i>et al.</i> (2008) y Villamizar <i>et al.</i> (2012). .....	30
<b>Tabla 3.</b> Tratamientos generados por la combinación de dos factores y tres niveles.....	39
<b>Tabla 4.</b> Medias y errores estándar (EE) de las variables morfológicas (A) y fisiológicas (B) examinadas para Luriza y Tocagua. Las celdas vacías corresponden a los tratamientos que no se pudieron medir por la restricción del tamaño foliar. Los códigos de letras indican diferencias significativas entre los niveles del tratamiento combinado Luz y agua (one-way ANOVA, test-Tukey, $P < 0,05$ ). Mayor orden alfabético de las letras indica mayor valor del rasgo. ....	48
<b>Tabla 5.</b> Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del suministro hídrico, la irradiación y la procedencia y sus interacciones al final del experimento. Se muestran los valores de mínimos de cuadrados. Diferencias significativas son mostradas en asteriscos (* $P < 0,05$ ; ** $P < 0,01$ ; *** $P < 0,001$ ). ...	50
<b>Tabla 6.</b> Resultados del ANOVA de dos vías para los efectos de la procedencia y el tipo de rasgo en la plasticidad fenotípica. Diferencias significativas son mostradas en negrita. ....	52
<b>Tabla 7.</b> Correlación de Spearman entre supervivencia y plasticidad fenotípica a la sombra y sequía. Correlaciones significativas son mostradas con asteriscos (** $P < 0,01$ ). ....	57

## LISTA DE FIGURAS

	Pág.
<b>Figura 1.</b> Propuesta para la selección de especies en el ámbito de la restauración ecológica. Fuente: Vilagrosa <i>et al.</i> (2005). .....	24
<b>Figura 2.</b> Estrategias de las plantas frente al estrés hídrico. Fuente: Valladares <i>et al.</i> (2004). .....	26
<b>Figura 3.</b> Predicciones cualitativas de la respuesta de una población al cambio ambiental según el nivel de plasticidad fenotípica y la tasa de microevolución en una población. El fondo color degradado indica que las poblaciones pueden mostrar una respuesta mixta. Fuente: Matezans y Valladares (2004). .....	29
<b>Figura 4.</b> Vista panorámica del árbol. Fuente: google imágenes. ....	32
<b>Figura 5.</b> Hojas, frutos y semillas de <i>A. polyneuron</i> . Fuente: Cárdenas y Salinas (2007). ....	32
<b>Figura 6.</b> Localización de las zonas de procedencia de las plántulas. ....	37
<b>Figura 7.</b> Plántula de Carreto. ....	38
<b>Figura 8.</b> Esquema de la aplicación de los tratamientos a los dos grupos en el diseño experimental. ....	39
<b>Figura 9.</b> Valores promedio y desviación estándar de PAR por tratamiento lumínico <b>(A)</b> y humedad del suelo por tratamiento hídrico <b>(B)</b> . ....	40
<b>Figura 10.</b> Proporción de supervivencia acumulada en el tiempo para Luriza (A) y Tocagua (B) según la combinación de irradiancia x disponibilidad de agua estudiada. El análisis se realizó con el límite de producto de Kaplan-Meier. Los códigos de letras indican grupos homogéneos (prueba de $\chi^2$ ). ....	46
<b>Figura 11.</b> Valores RDPIs en respuesta a la disponibilidad hídrica y lumínica de variables fisiológicas y estructurales para las plántulas de las procedencias estudiadas. Se presenta la media $\pm$ error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre variables. ....	51
<b>Figura 12.</b> Plasticidad fisiológica y morfológica general en respuesta a la disponibilidad hídrica y lumínica para cada localidad. Letras distintas indican diferencias significativas (one-way ANOVA, test-Tukey, $P < 0,05$ ). ....	52
<b>Figura 13.</b> Normas de reacción para caracteres morfológicos de plántulas procedentes de Luriza. Se muestra la media $\pm$ error estándar en respuestas a las	

6 combinaciones de los tratamientos de luz y agua. AP, altura total; DBT, diámetro de la base del tallo; NH, número de hojas; LR, longitud de las ramas; LRL, longitud de las raíces laterales; LRP, longitud de la raíz principal; AF, área foliar; VR, volumen de raíces, LER, longitud específica de la raíz; PPR, proporción del peso de la raíz; PPT, proporción del peso del tallo; PPH, proporción del peso de la hoja; AFE, área foliar específica; RAF, razón del área foliar; PS<sub>total</sub>, peso seco total.....53

**Figura 14.** Normas de reacción para caracteres morfológicos para las plántulas procedentes de Tocagua. Se muestra la media  $\pm$  error estándar en respuestas a las 6 combinaciones de los tratamientos de luz y agua. AP, altura total; DBT, diámetro de la base del tallo; NH, número de hojas; LR, longitud de las ramas; LRL, longitud de las raíces laterales; LRP, longitud de la raíz principal; AF, área foliar; VR, volumen de raíces, LER, longitud específica de la raíz; PPR, proporción del peso de la raíz; PPT, proporción del peso del tallo; PPH, proporción del peso de la hoja; AFE, área foliar específica; RAF, razón del área foliar; PS<sub>total</sub>, peso seco total.....54

**Figura 15.** Normas de reacción de rasgos fisiológicos de plántulas procedentes de Luriza. Se muestra la media  $\pm$  error estándar en respuestas a las 6 combinaciones de los tratamientos de luz y agua.  $\square_{\text{hoja}}$ , potencial hídrico de la hoja; A, tasa de fotosíntesis; E, tasa de transpiración; T<sub>hoja</sub>, temperatura de la hoja; EUA, uso eficiente del agua; Ci/Ca, relación entre la concentración interna y externa de CO<sub>2</sub>; g<sub>s</sub>, conductancia estomática; Ci, concentración interna de CO<sub>2</sub>. .....55

**Figura 16.** Normas de reacción de rasgos fisiológicos de las plántulas procedentes de Tocagua. Para  $\square_{\text{hoja}}$  y T<sub>hoja</sub>, se muestran la media  $\pm$  error estándar en respuestas a las 6 combinaciones de los tratamientos de luz y agua. Para el resto de caracteres, los valores promedio  $\pm$  EE de los tratamientos en los que fue posible realizar las mediciones.  $\square_{\text{hoja}}$ , potencial hídrico de la hoja; A, tasa de fotosíntesis; E, tasa de transpiración; T<sub>hoja</sub>, temperatura de la hoja; EUA, uso eficiente del agua; Ci/Ca, relación entre la concentración interna y externa de CO<sub>2</sub>; g<sub>s</sub>, conductancia estomática; Ci, concentración interna de CO<sub>2</sub>. .....56

## INTRODUCCIÓN

Las condiciones ambientales a las cuales están expuestas las plantas son altamente variables tanto espacial como temporalmente (Valladares *et al.*, 2007). Como consecuencia de dicha heterogeneidad, se puede observar una variación fenotípica remarcable entre los individuos del mismo genotipo que se desarrollan en diferentes hábitats (Avramov *et al.*, 2007); por tanto, la tolerancia diferencial al estrés ambiental entre plantas es un aspecto crucial que subyace los patrones geográficos de la vegetación (Chapin *et al.*, 2002). La tolerancia a un estrés dado es reducida típicamente por otros tipos de estrés co-ocurrentes o por factores bióticos tales como herbivoría, competencia con plantas vecinas, etc. (Sánchez-Gómez *et al.*, 2006b; Valladares *et al.*, 2007); sin embargo, el conocimiento de la tolerancia a los distintos tipos de estrés abiótico es aún muy escaso para muchas plantas silvestres importantes, y la tolerancia a estreses simultáneos está pobremente entendida a pesar de la coexistencia ubicua de múltiples factores estresantes en la naturaleza (Niinemets y Valladares, 2004).

La variación del fenotipo funciona como un medio para afrontar la heterogeneidad ambiental (Valladares *et al.*, 2007). Su cuantificación ayuda a explicar los procesos involucrados en la respuesta de las especies a cambios en el ambiente abiótico y biótico que las rodea (Valladares *et al.*, 2006). Además, ha sido ampliamente reconocida por su importancia ecológica y evolutiva para organismos sésiles como las plantas (Núñez-farfán *et al.*, 2003; Sultan, 2004; Nicotra *et al.*, 2010; Gratani, 2014; Hernández-Verdugo *et al.*, 2015; Moczek, 2015). En este sentido, la plasticidad fenotípica (PF) es considerada el medio principal por el cual las plantas hacen frente a la hostilidad ambiental, y esta toma lugar en un contexto ecológico en el cual las plantas están expuestas a múltiples factores ambientales (Valladares *et al.*, 2007). Sin embargo, esta se ha cuantificado en diversos organismos atendiendo su respuesta ante un solo factor, y han sido menos frecuentes los estudios combinando varios factores (Valladares *et al.*, 2007).

Debido a que generalmente los hábitats en que viven las especies vegetales son temporal y espacialmente variables, la habilidad de las plantas de ajustar su fenotipo a las condiciones cambiantes del ambiente puede constituir un mecanismo adicional para asegurar su sobrevivencia y reproducción (Sultan, 1987; Hernández-Verdugo *et al.*, 2015). Además, los individuos de una especie pueden presentar elevados niveles de variación fenotípica dentro y entre sus poblaciones y en sus patrones de respuesta a las condiciones heterogéneas del ambiente, dando lugar a ecotipos que presentan diferencias en sus respuestas a determinados factores abióticos (Villar, 2003; Hernández-Verdugo *et al.*, 2015), incluso en ambientes con desafíos ambientales comparables (Valladares *et al.*, 2007).

La luz y el agua son los principales recursos para las plantas en su ambiente natural, ya que ambos controlan sus patrones de distribución y varios procesos durante su ciclo de vida tales como el crecimiento, la floración, germinación, fotosíntesis, transpiración, entre otros (Quero *et al.*, 2006; Avramov *et al.*, 2007; Flores-Luna *et al.*, 2012). Así mismo, una forma de entender la habilidad de las plantas de cambiar el fenotipo en respuesta al estrés, es explorando las relaciones en la respuesta de los distintos tipos de rasgos (morfológicos y fisiológicos) en diferentes condiciones ambientales, para exhibir el mecanismo usado por las especies para optimizar la adquisición de recursos (Quero *et al.*, 2006).

A pesar de que generalmente la plasticidad es una fuente de amplia variación fenotípica que puede promover la divergencia adaptativa y, por tanto, la evolución y la especiación (Moczek, 2015), no todas las respuestas plásticas son adaptativas, es decir, que aumenten la eficacia biológica de la planta, sino que pueden ser neutrales (no adaptativo; Ghalambor *et al.*, 2007) o tener un efecto negativo en el fitness o la supervivencia (maladaptativo; Valladares *et al.*, 2007) por tanto, el fin último de este trabajo es evaluar el tipo de influencia que tiene la respuesta plástica en el rendimiento de las plantas ante distintos gradientes ambientales mediante las correlaciones entre índices de plasticidad con

indicadores de desempeño como la supervivencia en tratamientos de luz y agua para establecer la posible relación entre estos dos parámetros y así, estimar el tipo de contribución.

## 1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La perturbación y transformación de los hábitats debido al cambio climático y las actividades antropogénicas están imponiendo una presión sin precedentes en los ecosistemas a nivel mundial. Esto es particularmente alarmante en los ecosistemas secos que son vulnerables a la desertificación, que es uno de los problemas más serios en los que se ven involucrados muchas regiones a nivel mundial (Reynolds *et al.*, 2007; Bestelmeyer *et al.*, 2015). El Bosque seco tropical (BST) constituye uno de los ecosistemas más amenazados en el neotrópico (Quesada *et al.*, 2009), ya que debido a la fertilidad de sus suelos es centro de poblaciones humanas y objeto de intensa transformación para la agricultura (Mendoza, 1999). En Colombia está catalogado como uno de sus ecosistemas más amenazados ya que actualmente queda menos del 4% de la cobertura original de BST maduro en el país y otro 5% corresponde a lo que se puede denominar remanentes de BST con algún grado de intervención. Lo cual quiere decir que más del 90% de los bosques secos del país han sido talados, más del 60% de estas tierras deforestadas se encuentra actualmente bajo usos agrícolas o ganaderos, más del 70% de estas tierras presenta degradación y erosión y más del 65%, desertificación (García *et al.*, 2014).

Por lo anterior, es evidente la enorme necesidad que hay de restaurar el BST y sus servicios ecosistémicos en todas las regiones en las que ocurre en el país. En particular, los bosques secos estabilizan los suelos, previenen la erosión y regulan el agua, lo cual evita la desertificación y asegura la productividad de los sistemas agrícolas, ganaderos y naturales (Pizano y García, 2014). Dada la marcada estacionalidad de lluvias del BST, su restauración puede ser más difícil que la de otros tipos de ecosistemas y dada la alta prioridad de conservación y restauración es que está considerado, es de vital importancia el estudio de la

respuesta ecofisiológica de las especies vegetales que allí se encuentran como resultado de las condiciones ambientales que pueden experimentar en un proceso de restauración (Pizano y García, 2014).

Una de las primeras consideraciones en cuanto a la restauración de estos bosques es la selección de las especies de plantas a introducir. En general, se recomienda que las especies a utilizar estén adaptadas a las condiciones específicas del terreno (Vilagrosa *et al.*, 2005). Sin embargo, la utilización de especies presentes en las proximidades de la zona a repoblar o en hábitats comparables, no garantiza que el sitio concreto de repoblado tenga un hábitat adecuado a la especie, especialmente en terrenos degradados (Vilagrosa *et al.*, 2005). Sin embargo, las propiedades que deben caracterizar a una planta idónea para su introducción en medios secos aún no han sido claramente definidas y probablemente su definición dependa en gran medida de la estrategia ecofisiológica de la especie implicada en el territorio específico (Vilagrosa *et al.*, 2005).

Dada su posición latitudinal y altitudinal, en el BST frecuentemente se alcanzan extremos de múltiples factores abióticos que someten a la vegetación a condiciones desafiantes e impredecibles (Ceccon *et al.*, 2006). Esto condiciona a las especies de plantas a desarrollar estrategias de politolerancia para mitigar el impacto de los mismos (Niinemets y Valladares, 2006). Por tanto, la respuesta plástica de múltiples rasgos en las especies ante factores estresantes y su papel en la aclimatación de las mismas al medio, juega un papel fundamental en la comprensión de las estrategias ecofisiológicas de adaptación (Falcão *et al.*, 2015) y, por tanto, es de mucha utilidad para la preservación de especies en peligro o con un interés económico potencial y para la selección y producción de plántulas en los proyectos de reforestación.

Dada la disponibilidad de nutrientes y la fertilidad de sus suelos, el BST alberga un gran diversidad y riqueza de plantas que, debido a la fuerte estacionalidad climática, poseen una serie de adaptaciones morfológicas y fisiológicas en

respuesta al estrés hídrico, ocasionando una mayor diversidad estructural y fisiológica de formas de vida, constituyendo patrones complejos de tipo ecofisiológico (Bullock *et al.*, 2009). Pero debido a la larga historia de transformación de este bosque, especialmente en Colombia, muchas de sus especies nativas presentan algún grado de amenaza y algunas de éstas se encuentran en peligro de extinción a nivel mundial (Rodríguez *et al.*, 2012). Tal es el caso de *Aspidosperma polyneuron*, (conocida comúnmente como Carreto). Es una especie leñosa, nativa de bosques caducifolios (Ribeiro da Silva *et al.*, 2010), que se encuentra distribuida en Colombia por la costa atlántica, el valle del río Magdalena y el piedemonte magdalenense de las cordilleras oriental y central (Cárdenas y Salinas, 2007). Su madera tiene múltiples usos para la construcción de vigas, puertas, ventanas, muebles y carrocerías. Debido a esto, la especie ha sido sometida a una intensa explotación que trajo consigo que las poblaciones naturales se vieran drásticamente reducidas, por lo que actualmente se encuentra catalogada como “en peligro” a nivel tanto nacional (libro rojo de plantas de Colombia; Cárdenas y Salinas, 2007) como mundial (lista roja de especies amenazadas de la IUCN; IUCN, 2019). Considerando la gran degradación de su hábitat, y dada su prioridad de conservación, es primordial su estudio para fomentar su uso en programas de recuperación de áreas degradadas y, de esta manera, preservar la especie.

## 2. JUSTIFICACIÓN

*Aspidosperma polyneuron* es un árbol de crecimiento lento. Le toma de 10 a 15 años para incrementar 5 cm en diámetro a la altura del pecho (DAP: 1,3 m aproximadamente) y tarda casi 50 años en llegar a su etapa fértil, con alternancia en la floración y fructificación por periodos de dos hasta cuatro años y aunque produce abundantes semillas, las tasas de germinación son muy heterogéneas (35-70%), además, son de difícil recolección debido a la altura de los árboles que pueden alcanzar hasta 40 m en condiciones naturales (Ribas *et al.*, 2005; Torezan *et al.*, 2005; Valeiro *et al.*, 2008; Damasceno *et al.*, 2011). Todas estas condiciones, sujetas a la biología de la especie, representan serios

problemas para su regeneración natural; además, debido a su categorización de amenaza y la desaparición de su hábitat es importante velar por la protección, conservación y repoblación de la especie.

Actualmente, el 60% de las localidades colombianas donde se ha registrado han sido consideradas como regiones con intensa explotación, especialmente a lo largo de la costa atlántica (Cárdenas y Salinas, 2007). Las únicas medidas de conservación que protegen al Carreto son, por un lado, el establecimiento del Parque Nacional Natural Tayrona, el cual posee poblaciones naturales de *A. polyneuron* y, por otro, la resolución 19986 de 1984 expedida por la Corporación para la Defensa de la Meseta de Bucaramanga (CDMB) con la cual se prohíbe el aprovechamiento de sus poblaciones naturales dentro de los territorios de su jurisdicción y ha vetado su comercialización bajo cualquier modalidad.

En el departamento del Atlántico son pocas las localidades que todavía conservan poblaciones remanentes de Carreto. Entre estas se encuentran la vereda Luriza, localizada en el municipio de Usiacurí y el corregimiento San Juan de Tocagua, en el municipio de Luruaco, separados entre sí por 10 km aproximadamente. Ambos sitios difieren con respecto a las características del territorio en términos de disponibilidad de agua, precipitación, humedad, topografía, tipo de suelo, etc. (Alvear, 2012; Hanna, 2012) y las dos zonas presentan amenazas para la conservación del bosque seco que allí se encuentra, tales como deforestación, quema, ganadería, agricultura y, para el caso de Tocagua, canteras, llegando así a la degradación de muchas áreas (IAvH, 2011; Hanna, 2012).

Existen varias medidas de conservación propuestas, tales como la creación de planes de manejo desarrollados conjuntamente por las corporaciones autónomas regionales y la academia, desarrollar programas de propagación ex situ en jardines botánicos, identificar poblaciones remanentes, incentivar el enriquecimiento con plántulas de la especie en áreas degradadas de su hábitat natural, entre otros (Cárdenas y Salinas, 2007). Sin embargo, a pesar de su

importancia, son pocos los esfuerzos que se están realizando actualmente a nivel nacional, y ninguna de estas estrategias será viable sin la realización de estudios autoecológicos locales que permitan el desarrollo de estrategias efectivas para su propagación.

En condiciones naturales, las poblaciones de *A. polyneuron* pueden crecer tanto en bosques secos espinosos como en bosques húmedos tropicales (donde por lo general no es muy abundante; Cárdenas y Salinas, 2007). Estos sitios pueden resultar ser muy contrastantes con respecto a la disponibilidad de muchos factores abióticos clave que condicionan el desarrollo de las plantas, tales como el agua y la luz y esto puede estar asociado con una alta plasticidad fenotípica que le permitiría a las distintas poblaciones de la especie aclimatarse diferencialmente a las condiciones del medio donde se encuentre (Avramov *et al.*, 2007). Esta información es de mucha utilidad a la hora de la planeación de los proyectos de reforestación, ya que, conociendo los niveles de respuesta plástica de distintos tipos de rasgos ante determinados factores estresantes, se puede establecer si una especie es apta o no para su introducción en un medio determinado. Por tanto, el conocimiento del nivel de plasticidad de *A. polyneuron* y su influencia en la aclimatación de la especie ante factores abióticos de primer nivel tales como la luz y el agua, tiene múltiples aplicaciones en el desarrollo de programas de recuperación de la especie.

Sumado a todo esto, a nivel tanto departamental como nacional, existen muchos vacíos de información ecofisiológica relacionada con la plasticidad fenotípica de especies arbóreas nativas del bosque seco tropical y se requieren prácticas de restauración efectivas con plantas nativas capaces de adaptarse a las condiciones alteradas actuales tales como *A. polyneuron*, especie de gran importancia ecológica y económica, prioritaria como objeto de investigación para su introducción en programas de recuperación de áreas degradadas.

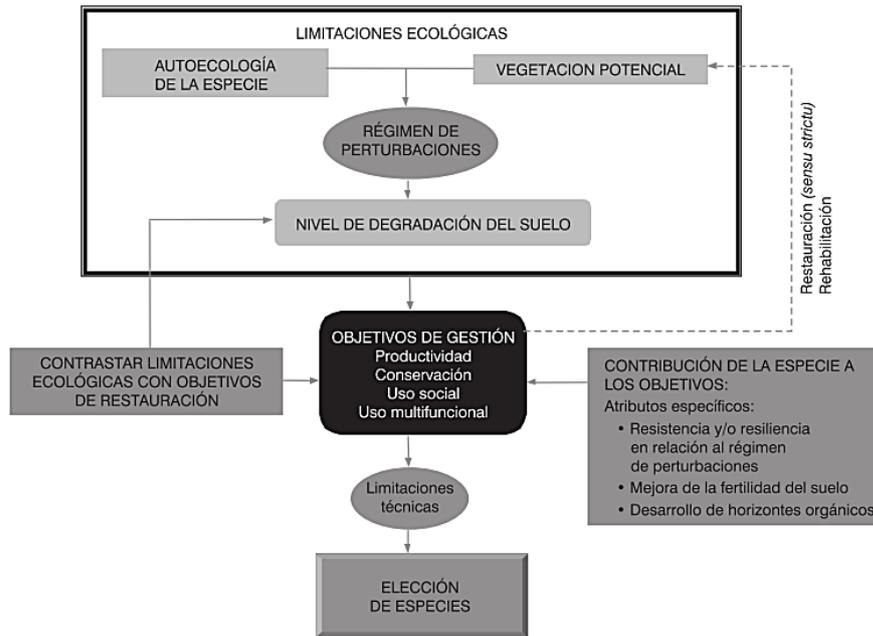
Por tanto, en el presente trabajo, se planteó como pregunta de investigación: ¿Cómo la plasticidad de rasgos morfológicos y fisiológicos contribuye a la

aclimatación ante la disponibilidad de luz y agua en plántulas de *A. polyneuron* provenientes de dos localidades del departamento del Atlántico?

### 3. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE

#### 3.1 La ecofisiología y su aplicación a la restauración de bosque seco

La ecofisiología vegetal es una rama de la ecología que estudia los procesos fisiológicos de las plantas bajo la influencia de factores ambientales (Pardos, 2004). Con base en esto, dada la distribución actual altamente fragmentada y reducida del BST, se hace necesaria la puesta en marcha de planes de restauración que restituyan la estructura vegetal característica de cada región. Sin embargo, el establecimiento de especies leñosas depende de una variada gama de factores bióticos y abióticos que se deben tener en cuenta y, para atenuar estas dificultades, es necesaria una comprensión de los mecanismos ecofisiológicos de adaptación que permitan predecir el potencial de una planta para persistir en entorno alterado. En este sentido, la selección de las especies a introducir en determinado proyecto juega un papel fundamental para la optimización del potencial forestal del territorio en la restauración, ya que existen múltiples riesgos de inadaptación o, al contrario, un comportamiento invasor que podrían mostrar algunas especies alóctonas (Vilagrosa *et al.*, 2005). Por tanto, gracias a la ecofisiología, es posible determinar la contribución de una especie determinada a los objetivos de la restauración ya que permite medir el nivel de resistencia y/o resiliencia frente a factores de estrés asociados con sistemas degradados (Fig. 1), por lo cual, la comprensión de los principios ecofisiológicos básicos siempre se debe tener presente dentro de los esfuerzos para restaurar la vegetación de ecosistemas significativamente alterados.



**Figura 1.** Propuesta para la selección de especies en el ámbito de la restauración ecológica. Fuente: Vilagrosa *et al.* (2005).

### 3.2 Estrés hídrico y plasticidad a la sombra. Interacción entre la luz y el agua

El estrés hídrico causado por sequías estivales es el factor principal que limita el establecimiento de plántulas y, en el BST, el desarrollo de las mismas se ve condicionado por dos aspectos relacionados con el agua: la limitación hídrica y la estacionalidad de las precipitaciones (Ceccon *et al.*, 2006). No obstante, las plantas presentan mecanismos para enfrentar dicho estrés hídrico, ya sea evitándolo, eludiéndolo o adaptándose al mismo de manera que lo pueda tolerar (Tabla 1) (Valladares *et al.*, 2004).

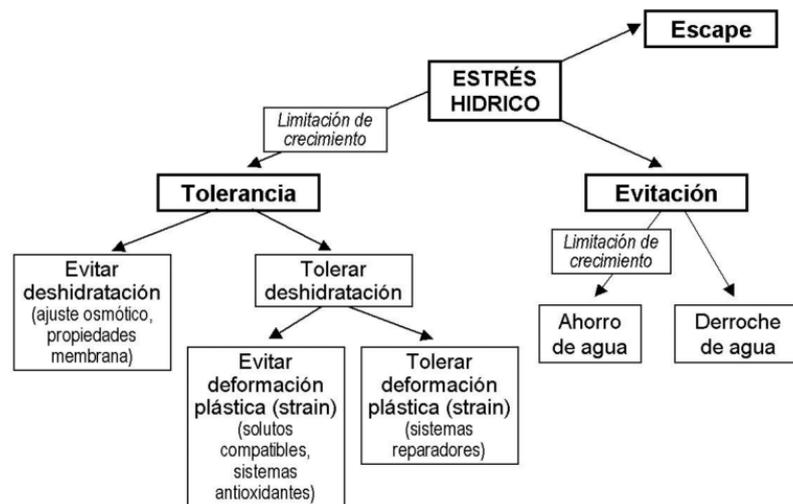
**Tabla 1.** Estrategias de resistencia al déficit hídrico y principales mecanismos involucrados. Modificado de Vilagrosa *et al.* (2005).

Estrategia		Principales mecanismos
<b>Escapar</b>	Eluden el estrés	-Completan el ciclo de vida antes de la llegada del estrés. -Entran en dormancia vegetal parcial.
<b>Evitar</b>	Evitan que les afecte el estrés	-Mecanismos de economía hídrica. -Mecanismos de derroche de agua.
<b>Tolerar</b>	Toleran el estrés en sus tejidos	-Mantienen el crecimiento mediante ajuste osmótico y cambios en las propiedades de la membrana. -Evitan deformaciones plásticas como daños metabólicos. -Toleran deformaciones plásticas (sistemas reparadores).

El nivel hídrico que las plantas pueden tolerar en determinado sustrato está íntimamente relacionado con la capacidad de campo, que es el contenido de agua o humedad que es capaz de retener el suelo luego de saturación o de haber sido mojado abundantemente y drenado libremente, evitando pérdida por evapotranspiración hasta que el potencial hídrico del suelo se estabilice (alrededor de 24 a 48 horas después) (Pérez *et al.*, 2015).

En la figura 2 se puede observar que mientras todas las estrategias de tolerancia conllevan una limitación mayor o menor del crecimiento, solo la estrategia de ahorro de agua conlleva un crecimiento limitado en el caso de la evitación del estrés. Según Valladares *et al.* (2004), las especies que derrochan agua son en general más productivas y tienen mecanismos que les permiten una eficaz extracción del agua del sustrato y una elevada conductividad hidráulica interna para abastecer con rapidez toda la parte aérea de la planta. Esto les confiere una gran competitividad, pero no es siempre una estrategia viable en medios secos, particularmente cuando la carencia de agua es crónica. Por tanto, en ecosistemas de BST tienden a predominar las especies tolerantes al estrés hídrico, especialmente las caducifolias, que son las que tienen mayor eficiencia en el uso de agua, debido a que son capaces de aprovechar con intensidad los

poco predecibles pulsos de disponibilidad hídrica, sobre todo en la época seca (Hasselquist *et al.*, 2010).



**Figura 2.** Estrategias de las plantas frente al estrés hídrico. Fuente: Valladares *et al.* (2004).

Por otro lado, las plantas también presentan plasticidad frente a la disponibilidad de luz, ya que estas ajustan su morfología y fisiología a diferentes niveles: a nivel de distribución de copas (e.g. proporción altura-diámetro), a nivel de la arquitectura de copas (e.g. patrón de ramas, disposición de las hojas, área foliar), a nivel de la fenología foliar (e.g. la longevidad y los patrones de emergencia), a nivel del área foliar específica (e.g. peso específico), a nivel de las propiedades ópticas de la hoja (e.g. absorbancia, transmitancia) y, finalmente, a nivel de las propiedades de intercambio de gases (e.g. fotosíntesis, respiración) (Valladares, 2003). Altos niveles de radiación en la mayoría de ambientes secos pueden causar fotoinhibición y sobrecalentamiento de las superficies fotosintéticas, comprometiendo de este modo la supervivencia de las plantas (Valladares, 2003). En este sentido, la plasticidad fenotípica sirve como un mecanismo para lidiar con esta problemática debido a que permite ampliar el rango de tolerancia de las especies a los diferentes niveles de luz (Valladares, 2003).

La luz y la disponibilidad de agua están entre los principales factores que limitan la productividad de especies de bosque seco y, por lo tanto, contribuyen

significativamente a la composición final de la masa forestal. Existen pocas especies cuya estrategia adaptativa les permite tolerar la sequía y la sombra intensa al mismo tiempo, del mismo modo que la aclimatación del fenotipo a un extremo ambiental parece limitar la posibilidad de aclimatación a otros factores ambientales (Rodríguez, 2007).

### 3.3 Plasticidad fenotípica como mecanismo para la aclimatación

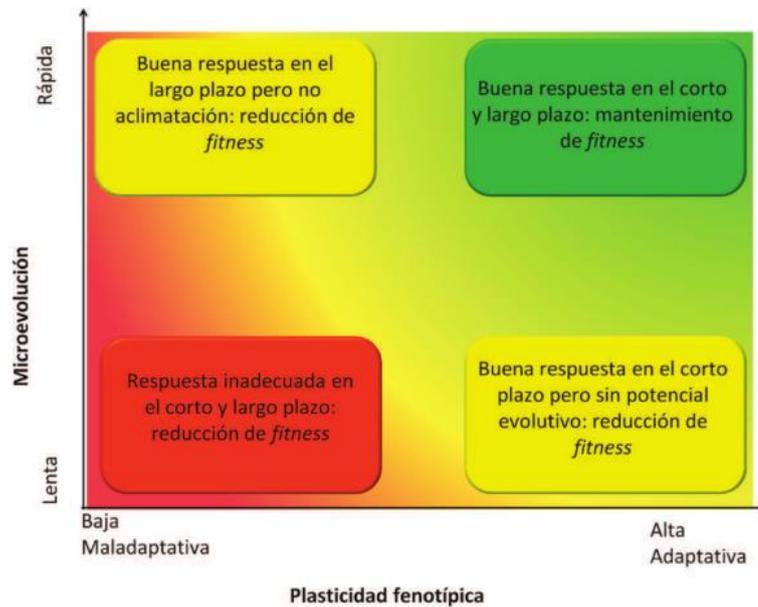
La plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo dado para producir diferentes valores fenotípicos para un determinado rasgo bajo diferentes condiciones ambientales y se visualiza usando las normas de reacción: la trama de expresión del rasgo fenotípico contra las condiciones ambientales (Valladares *et al.*, 2006). La plasticidad se ha convertido en tema central de la investigación ecológica y evolutiva debido a la urgencia para predecir la respuesta de las especies ante el cambio global, la alteración de los ecosistemas y las interacciones de las especies mediadas por rasgos (Bradshaw, 2006). En este sentido, la plasticidad corresponde a un medio para hacer frente a la heterogeneidad ambiental debido a que, en ciertos casos, aumenta la respuesta o función del rasgo bajo un ambiente dado y es particularmente adecuada para la aclimatación en organismos sésiles (Sultan, 2000).

Un paso crucial en los enfoques ecológicos de la plasticidad es la estimación cuantitativa de la variación fenotípica inducida por el ambiente, lo cual es de particular relevancia en estudios entre diferentes especies y distintas poblaciones. La selección de un estimador cuantitativo tiene mucha importancia tanto en la forma en que se evalúa la plasticidad como en las implicaciones ecológicas y evolutivas que pueden extraerse. Uno de los métodos más célebres y completos para estimarla es el índice de distancias fenotípicas relativa simplificado (RDPIs: Relative distance plasticity index simplified), que permite calcular distancias fenotípicas absolutas entre individuos del mismo genotipo y diferentes entornos, dividido por uno de los dos valores fenotípicos, lo cual resulta muy útil para la exploración de la plasticidad con un fuerte poder

estadístico para probar las diferencias de plasticidad entre los genotipos (Valladares *et al.*, 2006).

### 3.4 Plasticidad adaptativa, no adaptativa y maladaptativa

La plasticidad fenotípica, como propiedad de genotipos individuales, puede ser adaptativa, maladaptativa o neutral con respecto al fitness del individuo (Ghalambor *et al.*, 2007). Es adaptativa cuando las respuestas fenotípicas incrementan el desempeño de la planta, neutral (no adaptativa) cuando no tiene efecto alguno en el rendimiento de la planta y maladaptativa cuando implica una reducción de la respuesta o función del rasgo ante un ambiente determinado (Fig. 3) (Matezán y Valladares, 2004). Todas estas variantes del efecto de la plasticidad en las plantas pueden, a nivel individual, ya sea amortiguar los cambios ambientales o disminuir el rendimiento o la supervivencia de la misma a lo largo del ciclo de vida de una planta. De la misma manera, a nivel poblacional (y en última instancia, a nivel específico) la plasticidad puede modificar la amplitud ecológica de una especie y la capacidad de establecerse en hábitats diversos (Matezán y Valladares, 2004). En este sentido, los fenotipos pueden ser ventajosos bajo valores extremos de un factor abiótico dado pero, al mismo tiempo, pueden ser maladaptativos para extremos de otro factor, por tanto, la plasticidad se puede convertir en perjudicial cuando los valores extremos de ambos factores toman lugar simultáneamente, como en el caso de sombra y sequía (Valladares *et al.*, 2007). De hecho, las especies de plantas capaces de tolerar más de un estrés abiótico son, en general, muy escasas (Niinemets y Valladares, 2006) y se ha argumentado que la combinación de poca luz y sequía, en particular, plantea un fuerte filtro ecológico (Valladares y Pearcy, 2002) por tanto es un tema que requiere ardua investigación.



**Figura 3.** Predicciones cualitativas de la respuesta de una población al cambio ambiental según el nivel de plasticidad fenotípica y la tasa de microevolución en una población. El fondo color degradado indica que las poblaciones pueden mostrar una respuesta mixta. Fuente: Matezán y Valladares (2004).

### 3.5 Variables fisiológicas y estructurales

La selección de los rasgos a medir a la hora de evaluar la plasticidad fenotípica, juega un papel fundamental al momento de establecer la relación entre los factores tanto abióticos como bióticos y los resultados observados. Los rasgos fisiológicos y estructurales asociados al déficit hídrico y lumínico, evidencian el nivel de plasticidad presentado con respecto al nivel de estrés, lo cual es de vital importancia en el marco de las investigaciones que procuran establecer el impacto del entorno en una determinada especie. La tabla 2 muestra los principales rasgos asociados a estos dos factores.

**Tabla 2.** Principales caracteres fisiológicos y estructurales asociados al déficit hídrico y lumínico. Modificado de Quero *et al.* (2008) y Villamizar *et al.* (2012).

<b>Variable</b>	<b>Abreviatura</b>	<b>Unidades</b>	<b>Descripción</b>
<b>Variables estructurales</b>			
<b>Altura total de la planta</b>	AT	cm	Indicador del crecimiento general de la planta.
<b>Diámetro de la base del tallo</b>	DBT	cm	Indicador del crecimiento secundario de la planta.
<b>Número de hojas</b>	NH		Indicador de la ganancia de estructuras fotosintéticas.
<b>Área foliar</b>	AF	cm <sup>2</sup>	Variable de crecimiento y estimador de la asignación a la captura de luz.
<b>Longitud de las ramas</b>	LR	cm	Indicador de cambios en la estructura y morfología de las ramas a la oferta ambiental.
<b>Longitud de la raíz principal</b>	LRP	cm	Estimador de la alteración de la longitud de la raíz frente a la heterogeneidad del sustrato.
<b>Área foliar específica</b>	AFE	cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup>	Parámetro que refleja aspectos funcionales de la morfología de las hojas, tal como la densidad y grosor de la hoja.
<b>Razón del área foliar</b>	RAF	cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup>	Principal determinante de la tasa de crecimiento relativo de las plantas.
<b>Longitud específica de la raíz</b>	LER	cm g <sup>-1</sup>	Estimador de la longitud de la raíz frente a la alteración del suministro de agua y nutrientes en el suelo, correlacionado directamente con la capacidad de captura de recursos.
<b>Peso seco total</b>	PS <sub>total</sub>	g	Estimador del crecimiento absoluto.
<b>Proporción del peso de la hoja</b>	PPH		Proporción de la biomasa total que la planta destina a biomasa foliar.

<b>Proporción de peso del tallo</b>	PPT		Proporción de la biomasa total que la planta destina a biomasa del tallo.
<b>Proporción del peso de la raíz</b>	PPR		Proporción de la biomasa total que la planta destina a biomasa de raíces.
<b>Variables fisiológicas</b>			
<b>Potencial hídrico foliar</b>	$\Psi_{\text{hoja}}$	MPa	Medida del estado hídrico de la hoja.
<b>Tasa de asimilación de CO<sub>2</sub></b>	A	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Tasa de fotosíntesis máxima expresada en unidades de superficie.
<b>Tasa de transpiración.</b>	E	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Pérdida de agua en forma de vapor a través de los estomas.
<b>Conductancia estomática</b>	$g_s$	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Conductancia de la difusión de CO <sub>2</sub> y vapor de agua a través de los estomas.
<b>Eficiencia en el uso del agua</b>	EUA		Relación entre la asimilación de CO <sub>2</sub> y la pérdida de vapor de agua.

### 3.6 La especie en estudio

*A. polyneuron* Müll. Arg. es una especie perteneciente a la familia Apocynaceae en el orden de las Gentianales. Es nativa de la región neotropical, en países como Colombia, Venezuela, Perú, Brasil, Argentina y Paraguay, propio de bosques caducifolios (Cárdenas y Salinas, 2007). Se encuentra catalogada desde 1998 por la IUCN como “en peligro” (IUCN, 2015), debido a que sus poblaciones naturales fueron sometidas a una intensa explotación con fines madereros y su hábitat se vio seriamente degradado por actividades agrícolas y silvopastoriles (García *et al.*, 2015). Se conoce comúnmente como Carreto, Carreto blanco, Costillo, Costillo acanalado (a nivel nacional), Comulá, Cumulá o Quimulá (Cundinamarca y Tolima). Es un árbol maderable, famoso de Colombia, de madera fina, duradera y resistente a la humedad. Se usa para tablas, corrales, ebanistería, vigas, puentes, construcciones hidráulicas, etc.

Esta especie puede crecer tanto en bosques secos espinosos o en bosques húmedos tropicales, donde por lo general no es muy abundante (Cárdenas y Salinas, 2007).

Posee una Altura de hasta 30 o 40 m con copa densa, baja y redonda (Fig. 4). Su corteza externa es corchosa y fisurada mientras que la interna es estriada; el tronco no es muy recto y las ramas poseen lenticelas. Las hojas son simples alternas, pecioladas y lanceoladas (Fig. 5), de color verde claro con borde entero y limbo ondulado, brillosas con poco látex, con olor resinoso, haz brillante y nervaduras muy apretadas. Sus flores son hermafroditas, actinomorfas y pequeñas (menor de 1 cm), en inflorescencias cimosas-panículas terminales o axilares. La corola es amarillenta-blanca, con escamas por fuera. Los frutos en cápsula, son uno o dos folículos leñosos comprimidos, cilíndricos, verdes, lechosos y dehiscentes. Las semillas son pequeñas y aladas. Estas alas son membranosas, delgadas y transparentes de color marrón pálido, de forma angostamente oblonga, con un corto funículo (Devia *et al.*, 2014).



**Figura 4.** Vista panorámica del árbol. Fuente: google imágenes.



**Figura 5.** Hojas, frutos y semillas de *A. polyneuron*. Fuente: Cárdenas y Salinas (2007).

### 3.7 Antecedentes de estudios en ecofisiología

Las investigaciones ecofisiológicas de las plantas en BST son críticas para el desarrollo de estrategias y planes de restauración y conservación a nivel mundial (Quesada *et al.*, 2009). En gran medida, los estudios de carácter botánico que se han hecho en ecosistemas de BST en Colombia, han estado encaminados a la realización de inventarios florísticos que pretenden comprender cómo varía la composición y estructura de las especies vegetales propias de cada región biogeográfica del país (Mendoza-C., 1999; Marulanda *et al.*, 2003; Fernández *et al.*, 2013; Londoño y Torres, 2014; Alvarado y Otero, 2015; Sanmartín *et al.*, 2016; Vitola *et al.*, 2017). Por tanto, en una revisión bibliográfica sobre el tema a nivel nacional, se puede observar que la mayoría de investigaciones arrojan resultados con respecto al número de especies y su representatividad en distintas áreas (Rodríguez *et al.*, 2012), arrojando mayoritariamente resultados que expresan cartográficamente el número de especies por regiones o listados de plantas nativas e introducidas que se encuentran en este ecosistema (Rodríguez *et al.*, 2012). Con respecto a la ecofisiología de plantas de BST, son pocos los estudios que se han realizado, siendo la mayoría de los existentes publicados en Brasil y México (Ceccon *et al.*, 2006; Hasselquist *et al.*, 2010; Souza *et al.*, 2010; Flores-Luna *et al.*, 2012; Medeiros *et al.*, 2014; Falcão *et al.*, 2015) y muy pocos son los trabajos publicados en Colombia sobre este tema. La mayoría de datos que se obtienen actualmente en la bibliografía corresponden a investigaciones realizadas en especies propias de ecosistemas mediterráneos, siendo España el país líder en publicaciones (Valladares *et al.*, 2002a; Aranda *et al.*, 2003; Niinemets y Valladares, 2006; Quero *et al.*, 2006; Sánchez-Gómez *et al.*, 2006a; Sánchez-Gómez *et al.*, 2006b; Quero *et al.*, 2008; Sánchez-Gómez *et al.*, 2008).

Quero *et al.* (2006) estudiaron los efectos de la sombra y la sequía, y sus interacciones sobre variables estructurales y fisiológicas a nivel de hoja para cuatro especies leñosas mediterráneas del género *Quercus*; Valladares *et al.* (2000a) estudiaron la plasticidad sobre diferentes rasgos foliares de dos especies leñosas mediterráneas sometidas a dos niveles de luz y nutrientes; por

otro lado Quero *et al.* (2008) evaluaron la respuesta plástica a la luz y al agua de 4 especies mediterráneas. Esto evidencia el hecho de que la mayoría de la información ecofisiológica actual se basa en especies no propias de ecosistemas tropicales, especialmente de BST; aunque sobresalen algunos trabajos publicados tales como el de Hasselquist *et al.* (2010) quienes determinaron las relaciones hídricas de árboles perennes y caducifolios de bosque seco tropical.

Con respecto a las investigaciones basadas en la especie de estudio, debido a que esta se encuentra en peligro de extinción, la mayoría se centran en la conservación y manejo de la misma, predominando los estudios de variabilidad genética en poblaciones remanentes, propagación mediante técnicas biotecnológicas y distribución espacial en fragmentos de bosque, la mayoría de estos realizados en Brasil (Fonseca *et al.*, 2004; Marilza y Pires, 2004; Ribas *et al.*, 2005; Torezan *et al.*, 2005; Valeiro *et al.*, 2008; Damasceno *et al.*, 2011; Otegui *et al.*, 2016).

Dentro de la línea ecofisiológica, destacan los trabajos realizados por Rubens Ribeiro *et al.* (2010), quienes definieron el estado sucesional (basado en la respuesta plástica a la intensidad lumínica) en el cual la especie puede usarse en proyectos que pretendan recuperar áreas degradadas; y por Gomes y Ribeiro (2015) que evaluaron el efecto del tratamiento hídrico en el crecimiento y desarrollo inicial de *A. polyneuron*. En Colombia, los trabajos publicados sobre la especie se centran en protocolos para su propagación y en el status poblacional de la misma (García *et al.*, 2015). Muy pocos son los trabajos publicados dentro de la línea ecofisiológica, y la respuesta de la especie ante factores de estrés ha sido abordada desde un solo factor, sin evaluar la posible adaptabilidad que puede existir ante combinaciones de los mismos ni las posibles diferencias en la respuesta plástica y la contribución de la misma a la aclimatación.

Existen vacíos de información ecofisiológica tanto a nivel latinoamericano como nacional, especialmente de los ecosistemas tropicales que actualmente se

encuentran altamente amenazados y se requieren prácticas de restauración con especies nativas capaces de adaptarse a las condiciones alteradas actuales, por lo cual se hace necesaria la comprensión de procesos ecofisiológicos básicos que permitan su establecimiento asertivo y predecir las respuestas de las especies ante el cambio global.

#### 4. OBJETIVOS

##### GENERAL

Evaluar el efecto de la plasticidad fenotípica de rasgos morfológicos y fisiológicos ante la disponibilidad hídrica y lumínica en plántulas de *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. provenientes de dos localidades del departamento del Atlántico.

##### ESPECÍFICOS

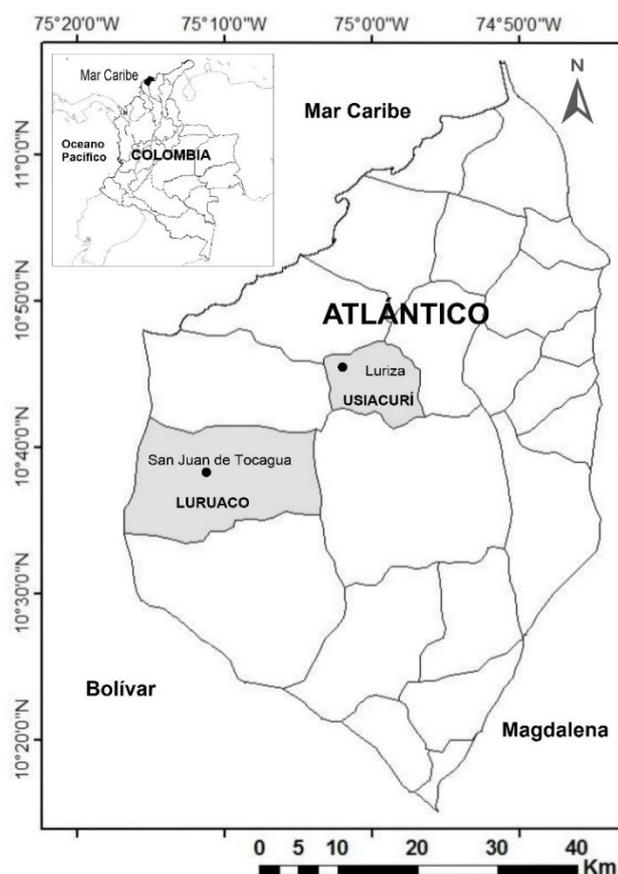
- Estimar el grado de respuesta plástica de rasgos morfológicos y fisiológicos a la disponibilidad hídrica y lumínica.
- Establecer si existen diferencias en la plasticidad fenotípica en función de la procedencia y tipo de rasgo.
- Determinar la contribución de la plasticidad de los rasgos morfológicos y fisiológicos en la aclimatación a la disponibilidad de luz y agua.

## 5. METODOLOGÍA

### 5.1 Zonas de procedencia de las plántulas

Se seleccionaron para este estudio dos sitios del departamento del Atlántico. Luriza está localizada a 9 km de la cabecera municipal de Usiacurí, Atlántico (Fig. 6). Su ubicación geográfica es  $10^{\circ}45'278''$  N y  $75^{\circ}01'590''$  O. Presenta una altitud de 137 m.s.n.m y hace parte del distrito Montes de María y Piojó, que pertenece a la región biogeográfica del cinturón árido pericaribeño (Hernández *et al.*, 1992). Tiene una extensión de 837,17 ha donde se presentan fragmentos de bosque seco secundario. Presenta precipitación anual entre 600 y 700 mm y una temperatura promedio anual de  $26^{\circ}\text{C}$  a  $28^{\circ}\text{C}$ , con una humedad relativa que oscila entre 60 y 90% (IDEAM). En la zona se presenta un déficit hídrico importante, lo que produce un cambio sorprendente entre los eventos climáticos más conspicuos (sequía y lluvia) (Simanca y Martínez, 2010).

San Juan de Tocagua está situado dentro de las coordenadas geográficas  $10^{\circ}38'16.3''\text{N}$   $75^{\circ}11'13.2''\text{W}$ , a 9,1 Km de la cabecera municipal de Luruaco, ubicada en la zona suroeste del departamento del Atlántico (Fig. 6). Presenta una altitud de 88 m.s.n.m, la temperatura media anual varía alrededor de los  $28^{\circ}\text{C}$ , con una humedad relativa de 76% (Montenero, 2008). Morfológicamente el corregimiento cuenta con un relieve variado, encontrando pequeñas serranías conformadas por colinas con alturas inferiores a los 450 m con fuertes pendientes, terrenos ondulados, con topografía de pendientes suaves y sitios planos (Montenero, 2008). En su jurisdicción se encuentra la ciénaga San Juan de Tocagua que ocupa un área de 300 ha y los arroyos Platanal, Guayacán e Iraca.



**Figura 6.** Localización de las zonas de procedencia de las plántulas.

## 5.2 Sitio de estudio y condiciones iniciales

La investigación se llevó a cabo bajo condiciones de invernadero en el área experimental de ecofisiología vegetal que se instauró en la Universidad del Atlántico. Se construyeron tres invernaderos de PVC utilizando mayas polisombra del 90, 45 y 0% de reducción de luz. En julio del 2018, se recolectaron plántulas en el mismo estadio ontogenético (14 días de germinación aproximadamente) homogéneas en tamaño y número de hojas (2-4) (Fig. 7) en diferentes puntos de los sitios de estudio con el fin de garantizar la mayor representatividad posible de la variabilidad genética de la población en el experimento. Después de la colección en campo, fueron trasplantadas a bolsas de plástico individuales de 30 cm de diámetro y 50 cm de altura (para evitar en la medida de lo posible la restricción del crecimiento radicular) utilizando un

sustrato con una mezcla de arena y materia orgánica en proporciones 1:1. Inicialmente, las plántulas fueron regadas diariamente a capacidad de campo (CC) y mantenidas bajo plena exposición solar durante un mes. La capacidad de campo del suelo utilizado se calculó gravimétricamente empleando la ecuación 1. Para esto se utilizaron cinco recipientes con 100 g de suelo que fueron humedecidos en exceso (colocándolos en una cubeta con agua para que esta ascendiera por capilaridad y humedeciera de manera equitativa todo el sustrato) y dejados drenar libremente por 24 h, para posteriormente ser secados en un horno por 24 h a 105 °C (Flores-Luna *et al.*, 2012). La CC promedio del suelo utilizado en las bolsas, en unidades de porcentaje de humedad, fue de 61,47 ± 10,99.

$$\% \text{humedad del suelo a CC} = \frac{\text{masa de suelo saturado} - \text{masa de suelo seco}}{\text{masa de suelo seco}} \quad (1)$$



**Figura 7.** Plántula de Carreto.

### 5.3 Diseño experimental

El experimento fue establecido mediante un diseño factorial 3x2x2 (Luz, agua, localidad) completamente aleatorizado. Cada unidad experimental (réplica) es representada por una planta en cada bolsa (Fig. 8). A partir de las tres condiciones luminosas, luz baja (LB, 10% de luz incidente), luz media (LM, 55% de luz incidente) y luz alta (LA, 100% de luz disponible), se establecieron dos condiciones hídricas en el sustrato diferenciadas por el porcentaje de humedad del suelo: 20% (S, bajo) y 61% (CC) generando los tratamientos observados en

la tabla 3. Los individuos fueron distribuidos aleatoriamente entre los tratamientos, resultando en 20 plántulas por cada uno (120 por localidad, 240 en total).



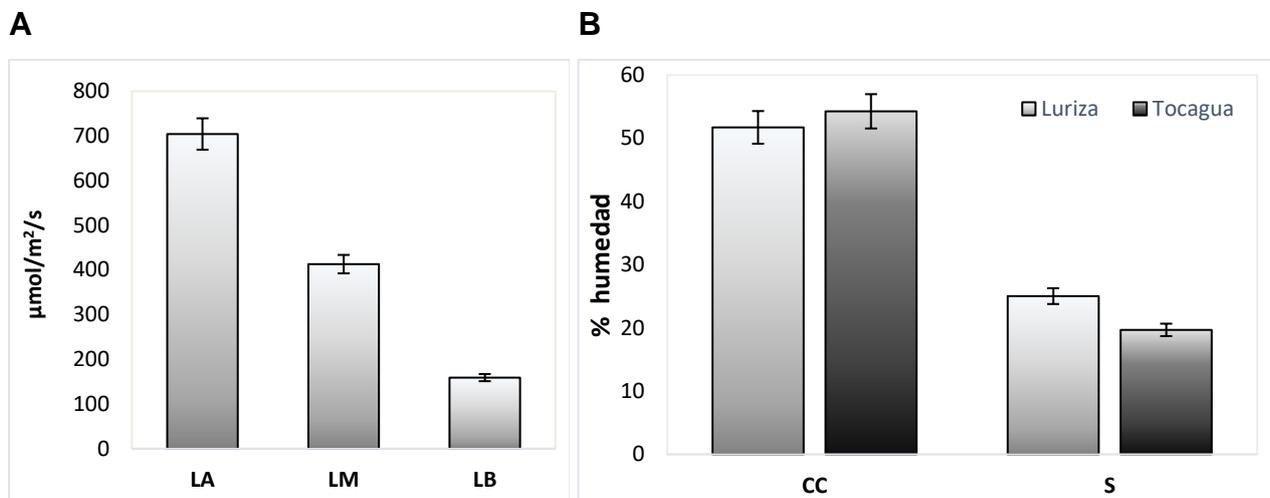
**Figura 8.** Esquema de la aplicación de los tratamientos a los dos grupos en el diseño experimental.

**Tabla 3.** Tratamientos generados por la combinación de dos factores y tres niveles.

Tratamiento	Abreviatura
Intensidad alta de luz y bajo nivel de agua en suelo.	LAS
Intensidad alta de luz y capacidad de campo.	LAC
Intensidad media de luz y bajo nivel de agua en el suelo	LMS
Intensidad media de luz y capacidad de campo	LMC
Intensidad baja de luz y bajo nivel de agua en suelo.	LBS
Intensidad baja de luz y capacidad de campo.	LBC

Para confirmar la reducción de los niveles de luz, se realizaron múltiples mediciones de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) durante los meses de septiembre-octubre de 2018 y enero-febrero de 2019 de 8:00 a 16:00 utilizando un data logger HOBO modelo S-LIA-M003 (Onset, Pocasset, MA, USA). Los valores medios obtenidos en cada invernadero se muestran en la figura 9A. Para el caso del agua, para obtener el nivel establecido en los tratamientos con déficit hídrico, se regaron las plántulas inicialmente a CC y se procedió con la reducción en el suministro de agua. Después de este periodo inicial de retención, se midió el contenido relativo de agua en el suelo hasta que, por evaporación, se alcanzaran los porcentajes de saturación del experimento (Saha *et al.*, 2016). El porcentaje de humedad del suelo se monitoreó día de por medio utilizando un higrómetro de suelo (Soil Moisture Meter, MO750, Extech) y una vez los porcentajes bajaban del nivel establecido, se procedía al riego hasta alcanzarlos

nuevamente. La figura 9B muestra los valores promedio medidos durante todo el experimento.



**Figura 9.** Valores promedio y desviación estándar de PAR por tratamiento lumínico **(A)** y humedad del suelo por tratamiento hídrico **(B)**.

#### 5.4 Medida de rasgos fisiológicos

Después de 6 meses desde el inicio del experimento se seleccionaron 6 individuos al azar por cada tratamiento para la toma de datos fisiológicos. Se realizaron mediciones del estado hídrico de las plantas al amanecer (5:30-6:30 am) mediante la evaluación del potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_{\text{hoja}}$ ) por el método de la bomba de presión tipo Scholander (plant water status console, serie 3005, SOILMOISTURE). La medición de los parámetros de intercambio gaseoso se realizó entre las 10:00 am y 1:00 pm, con luz solar, en hojas maduras, completamente expandidas mediante un sistema portable de fotosíntesis (LI-6800) ajustado para brindar una concentración constante de  $\text{CO}_2$  ( $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ). Para la toma de estos datos se tuvieron en cuenta a las hojas que tuvieran un área igual o mayor a  $6 \text{ cm}^2$ , debido a que el equipo así lo requería, por esto, las mediciones se realizaron en los tratamientos cuyas plántulas cumplían con este requisito (L-LAC, L-LAS, L-LMC, L-LMS, L-LBC, L-LBS, T-LAC, T-LMC y T-LMS). Cada valor generado por una planta, es el promedio de seis mediciones tomadas en dos hojas (3 mediciones por hoja). Los parámetros medidos y/o determinados fueron: tasas de fotosíntesis (A) y transpiración (E), conductancia

estomática ( $g_s$ ) y relación entre las concentraciones interna ( $C_i$ ) y la externa ( $C_a$ ) de  $CO_2$ , dentro de la cámara sub-estomática foliar y fuera de ella ( $C_i/C_a$ ). Adicionalmente se tomaron datos de la temperatura foliar ( $T_{hoja}$ ) mediante un termómetro infrarrojo (Extech) en el mismo lapso. A partir de la medida de la tasa de fotosíntesis y la tasa de transpiración, se determinó la eficiencia de uso del agua instantánea ( $EUA = \text{tasa fotosintética}/\text{tasa transpiratoria}$ ) que permite determinar el balance entre la pérdida de agua y la toma de  $CO_2$  y por tanto el uso de estrategias para la conservación de agua en la planta (Quero *et al.*, 2004).

### 5.5 Medidas de rasgos morfológicos

Se realizaron muestreos destructivos después de 6 meses posteriores al inicio del experimento en 6 individuos tomados al azar en cada tratamiento. Las plántulas fueron cosechadas y separadas en hoja, tallo y raíz para estimar el área foliar (AF) y el peso seco (PS) de las diferentes fracciones de materia vegetal ( $PS_{hoja}$ ,  $PS_{tallo}$ ,  $PS_{raiz}$ ). Para la primera, se digitalizó la imagen de la hoja mediante un escáner y se analizó posteriormente con el programa Compu Eye, Leaf & Symptom Area (Bakr, 2005); mientras que para la segunda, cada uno de los órganos de cada una de las plántulas fue sometido a secado en un horno a  $80^\circ C$  por 72 horas para ser posteriormente pesados en una balanza analítica. Adicionalmente, se estimaron los siguientes caracteres morfológicos: altura total de la planta (AP: longitud desde la base del tallo hasta la rama más alta), diámetro de la base del tallo (DBT: medido con un vernier digital), número de ramas (NR), longitud de las ramas (LR: longitud entre el ápice de la rama y el punto de unión de la rama al tallo), número de hojas (NH), longitud de la raíz principal y de las raíces laterales (LRP y LRL: estimadas con el programa rootgraph; Cai *et al.*, 2015), volumen de las raíces (VR: estimado como la diferencia de volumen del agua en una probeta con y sin la raíz) razón del área foliar (RAF: área foliar/peso total), área foliar específica (AFE: área foliar/peso de las hojas), longitud específica de la raíz (LER: longitud de la raíz/peso de la raíz) y las proporciones del peso de la hoja (PPH:  $PS_{hoja}/PS_{total}$ ), tallo (PPt:  $PS_{tallo}/PS_{total}$ ) y raíz (PPR:  $PS_{raiz}/PS_{total}$ ).

## 5.6 Supervivencia

Se realizaron cinco censos de mortalidad pasados 1, 2, 3, 4 y 6 meses desde el inicio del experimento. La supervivencia fue estimada como la diferencia entre el primer y el último censo en cada tratamiento. Se catalogaron como muertos a todos los individuos que hubieran perdido toda su estructura aérea, que no tuvieran hojas fotosintéticamente activas (es decir, verdes o flexibles) o que tuvieran un tallo quebradizo fácilmente rompible con presión de los dedos. El porcentaje de supervivencia se estimó como el cociente de las plantas vivas del último censo con el número de plantas vivas en el primero multiplicado por 100. Además, se usó el producto de Kaplan-Meier para estimar la función de supervivencia a partir de los tiempos de supervivencia en el conjunto de datos de mortalidad. Se utilizaron análisis independientes para cada combinación de luz, agua y localidad. La prueba de chí-cuadrado ( $\chi^2$ ) se utilizó para evaluar diferencias significativas en las funciones de supervivencia entre localidades y los niveles de irradiancia o agua.

## 5.7 Análisis de datos

### 5.7.1 Cálculo de la plasticidad fenotípica

Para determinar la respuesta fenotípica de los rasgos morfológicos y fisiológicos ante los distintos tratamientos, se calculó el índice RDPIs como la sumatoria del valor absoluto de la diferencia entre dos valores medios para cada combinación de tratamientos, dividido por la suma de estos dos valores, dividido por el número total de combinaciones (Ecuación 2; Valladares *et al.*, 2006). Este índice tiene la ventaja de que los cambios en las variables expresadas en diferentes unidades y con diferentes rangos, pueden ser comparados en una escala de 0 a 1, es decir, cuando el índice es más próximo a 1, mayor respuesta plástica de la especie para esa variable (Valladares *et al.*, 2006). Debido a que la determinación de los parámetros fisiológicos de intercambio gaseoso (A, E, EUA, Ci, Ci/Ca y  $g_s$ ) se realizó con las condiciones de radiación de cada invernadero

a diferentes intensidades lumínicas, el cálculo de la PF de sus variables se realizó entre los tratamientos hídricos establecidos dentro de cada invernadero de manera independiente. Posterior a esto, se hicieron comparaciones con el test t-student y, al no encontrarse diferencia significativa en las medias por localidad y tratamiento de luz, se calculó el promedio para cada rasgo.

$$RDPIs = \sum(d_{ij} \rightarrow |i'j' - x_{ij}|) / n \quad (2)$$

Donde:

- **n**= número total de distancias
- **d<sub>ij</sub> → |i'j' - x<sub>ij</sub>|**= valor absoluto de la diferencia de dos valores de un rasgo, tomados en dos individuos pertenecientes a diferentes ambientes.
- **x<sub>i'j'</sub> + x<sub>ij</sub>**= Suma de dos valores de un rasgo, tomados en dos individuos pertenecientes a diferentes ambientes.

Además se evaluó cualitativamente la plasticidad fenotípica mediante la construcción de normas de reacción para cada uno de los caracteres, comparando visualmente los patrones de plasticidad. Una mayor pendiente de la trayectoria fenotípica, indica una mayor plasticidad (Villamizar *et al.*, 2012). Además, se estimó la plasticidad fenotípica en respuesta a la luz (PFluz) para el subconjunto de plántulas sometidas a capacidad de campo (tratamientos: LAC, LMC, LBC) y la plasticidad fenotípica en respuesta al agua (PFagua) para el subconjunto de plántulas sin restricciones de luz (tratamientos: LAC, LAS). Finalmente se estimó la plasticidad general para las plántulas de cada localidad como la media aritmética de los resultados del índice para cada tipo de rasgo.

### 5.7.2 Supuestos para análisis de varianza

Se utilizó el programa SPSS (IBM Corp. 2016) para comprobar los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los datos tanto de plasticidad como de magnitud de los rasgos. El primero se corroboró mediante los test de Shapiro-Wilk (cuando  $n < 50$ ) y Kolmogorov-Smirnov (cuando  $n > 50$ ), que consisten en medir el ajuste de los datos a una recta probabilística normal y determinar si son o no paramétricos y, para el segundo, se realizó el test de homogeneidad de varianzas de Levene que consiste en evaluar la igualdad de las varianzas para

dos o más grupos, donde se pone a prueba la hipótesis nula de que las varianzas poblacionales son iguales. Algunas variables fueron transformadas con el fin de cumplir las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianzas (Zar, 1999). DBT, LRL, VR, RAF, AFE, LER, A, EUA,  $g_s$  y  $T_{hoja}$  fueron transformadas con el Ln; LR y NH con  $\text{Ln}(x+1)$ ; AP y  $PS_{total}$  con  $\text{ArcTan}(x)$  y AF con  $1/\sqrt{x}$ .

### 5.7.3 Diferencias en la magnitud y respuesta plástica de los rasgos

Se realizó un análisis ANOVA de tres vías con los factores localidad, luz y agua para establecer la influencia que tenía cada uno de estos y sus interacciones en la magnitud expresada por cada rasgo en cada tratamiento. Además, para comparar las medias de los rasgos en cada tratamiento de luz y agua por localidad, se realizaron pruebas ANOVA de una vía y test HSD de Tukey usando como factor el tratamiento combinado luz-agua para realizar comparaciones múltiples entre los niveles asociados a este factor. Por otra parte, para establecer si existen diferencias en la magnitud de la plasticidad fenotípica expresada por las plántulas según la procedencia y el tipo de rasgo, se realizó un análisis de varianza ANOVA de dos vías. De la misma manera se realizó un ANOVA de una vía y una prueba de Tukey para contrastar diferencias entre la plasticidad expresada por cada variable y tipo de variable. En todos los casos P valores inferiores a 0,05 representaron la aceptación de la hipótesis alternativa. Todos los análisis fueron realizados en el software SPSS versión 22.

### 5.7.4 Contribución de la plasticidad de los rasgos a la aclimatación

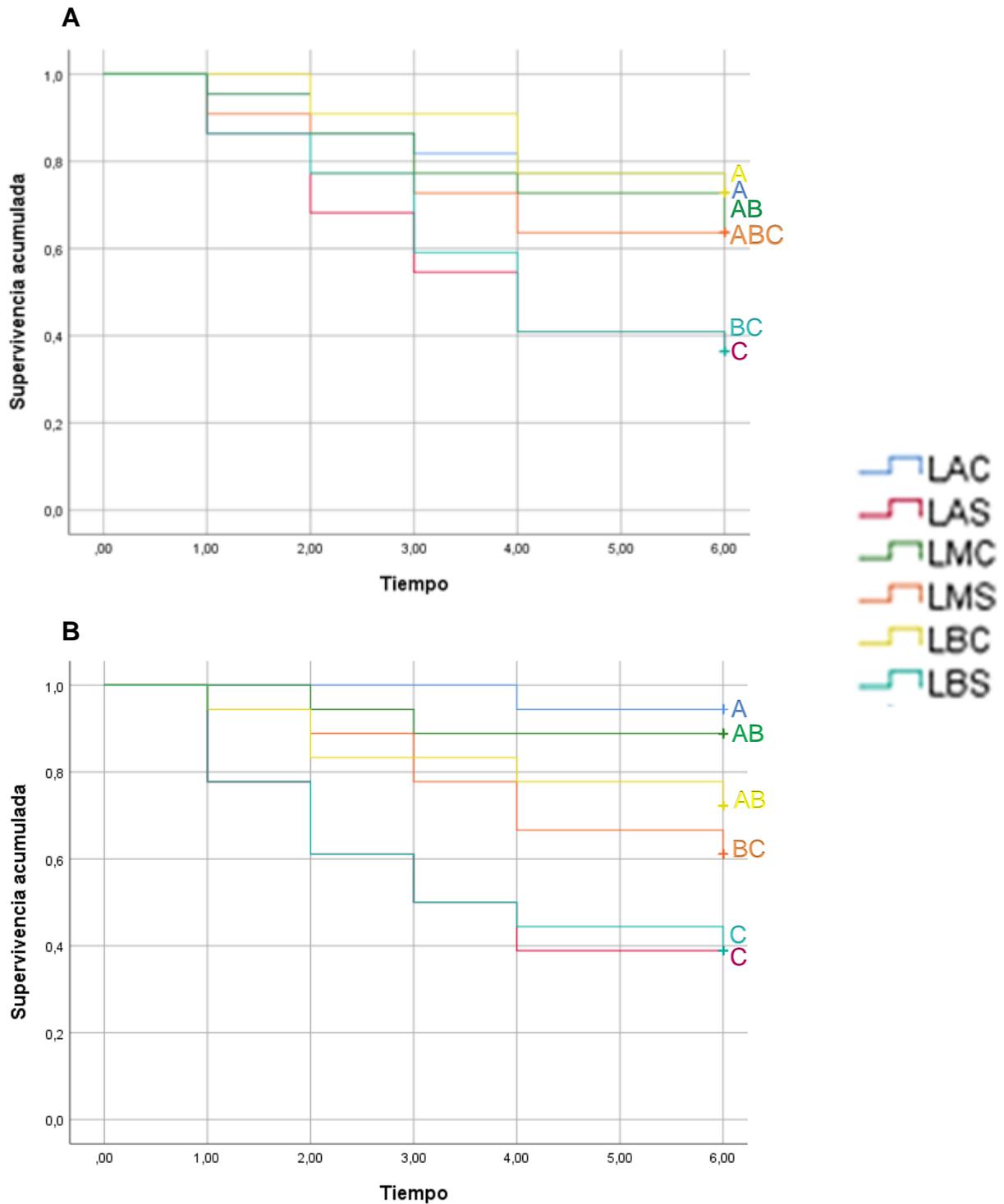
Se usó el coeficiente de correlación de Spearman para probar las relaciones específicas entre el desempeño de las plántulas bajo sombra y sequía y la plasticidad fenotípica a la luz y al agua de los rasgos estudiados. Se contrastaron los valores de PFluz y PFagua vs desempeño bajo sombra y sequía, el cual se estableció como los porcentajes de supervivencia final bajo 10% de luz y buenas condiciones hídricas (LBC) y 100% de luz en condiciones hídricas estresantes (LAS). Este coeficiente mide el grado de asociación entre dos variables y oscila entre -1 y 1 indicando asociaciones negativas o positivas respectivamente donde

cero significa no correlación. De esta manera, permite saber si el grado de plasticidad de los rasgos y la supervivencia poseen una relación directa, inversa o nula e inferir el tipo de contribución de la plasticidad a la aclimatación de la especie. El análisis se realizó con un nivel de significancia del 5% y bajo la hipótesis alternativa que existe una correlación entre las variables estudiadas en el programa SPSS.

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Supervivencia de plántulas

Se encontró una diferenciación marcada en la supervivencia de las plántulas según el tratamiento luz x agua impuesto para Luriza (Fig. 10A) y Tocagua (Fig. 10B). El nivel hídrico tuvo el mayor impacto en la supervivencia para ambas localidades (agua x supervivencia  $\chi^2$ ,  $P < 0,05$ ) lo que se observa en la formación de grupos diferenciados según los códigos de letras entre los tratamientos de CC y S. El tratamiento de luz media resultó ser el más favorable para la tolerancia a la sequía en ambas localidades, presentando el porcentaje de supervivencia más elevado durante todo el experimento (62,37%) entre los tratamientos de menor disponibilidad de agua (LAS, LMS, LBS). En contraste, no hubo diferencias estadísticas significativas en la supervivencia para ambas localidades a 10, 55 y 100% de luz solar (luz x supervivencia  $\chi^2$ ,  $P > 0,05$ ). En términos de las localidades, ambas tuvieron el mismo porcentaje de supervivencia en el tratamiento de déficit hídrico, mientras que en CC las plántulas Tocagua sobrevivieron más, sin embargo, no hubo diferencias significativas a nivel intraespecífico (Localidad x supervivencia  $\chi^2$ ,  $P > 0,05$ ).



**Figura 10.** Proporción de supervivencia acumulada en el tiempo para Luriza (A) y Tocagua (B) según la combinación de irradiancia x disponibilidad de agua estudiada. El análisis se realizó con el límite de producto de Kaplan-Meier. Los códigos de letras indican grupos homogéneos (prueba de  $\chi^2$ ).

## 6.2 Respuesta de las plántulas al gradiente de luz y agua

### 6.2.1 Caracteres morfológicos

La reducción en la disponibilidad de luz y agua impuso cambios estructurales en las plántulas y afectó su desempeño morfológico. La tabla 4A muestra los patrones generales de la diferenciación de los rasgos estructurales entre los 6 tratamientos para las plántulas de Luriza y Tocagua. En general, en la mayoría de los rasgos morfológicos, las plántulas procedentes de Luriza expresaron una magnitud mayor con respecto a las de Tocagua (excepto RAF, AFE, LER y PPT) y se observa la tendencia general de los rasgos a decrecer con el nivel hídrico y lumínico, siendo LAC el tratamiento que más favoreció el crecimiento y desempeño morfológico y LBS el que más estrés representó, reflejando que el impacto de la sequía en los rasgos morfológicos fue más significativo bajo luz baja que en LA y LM. Sin embargo, PPH, PPT y PPR permanecieron aproximadamente constantes a través del gradiente de luz y agua evidenciando que la proporción de masa que planta destina esas fracciones persiste a lo largo del gradiente. Además se observa que el cambio en AFE se realizó principalmente en función de la luz sin efectos del nivel hídrico (Tabla 5), siendo LB el tratamiento que presentó los mayores valores para este rasgo. AFE refleja el grosor de la hoja (Aranda *et al.*, 2005a) , la proporción relativa de tejidos asimiladores, conductores y mecánicos (Loretta Gratani, 2014) y la irradiación es conocida por ser el principal factor que promueve cambios en este parámetro (Niinemets y Kull, 1994; Aranda *et al.*, 2005a; Gratani, 2014).

La localidad representó un factor importante en los resultados morfológicos ya que en 13 de los 15 parámetros medidos hubo diferencias significativas para las plántulas de Luriza y Tocagua (Tabla 5), demostrando así la influencia que tiene la procedencia en la respuesta morfológica de *A. polyneuron* ante gradientes hídricos y lumínicos. La luz, el agua y su interacción, por su parte, también representaron factores significativamente influyentes en las respuestas morfológicas de la mayoría de variables, excepto PPT y PPR que no fueron afectados por ninguno de estos factores.

**Tabla 4.** Medias y errores estándar (EE) de las variables morfológicas (A) y fisiológicas (B) examinadas para Luriza y Tocagua. Las celdas vacías corresponden a los tratamientos que no se pudieron medir por la restricción del tamaño foliar. Los códigos de letras indican diferencias significativas entre los niveles del tratamiento combinado Luz y agua (one-way ANOVA, test-Tukey,  $P < 0,05$ ). Mayor orden alfabético de las letras indica mayor valor del rasgo.

**A**

Rasgo	LA				LM				LB			
	CC		S		CC		S		CC		S	
	Media	EE	Media	EE	Media	EE	Media	EE	Media	EE	Media	EE
<b>Luriza</b>												
AP	213,16 ± 33,16	B	135,61 ± 13,75	AB	190,09 ± 34,44	AB	108,00 ± 6,98	A	162,00 ± 20,55	AB	126,83 ± 13,56	AB
DBT	6,72 ± 0,86	C	4,27 ± 0,31	ABC	6,23 ± 0,67	BC	3,69 ± 0,19	AB	4,27 ± 0,47	ABC	3,05 ± 0,32	A
LR	67,06 ± 13,60	B	26,69 ± 11,87	AB	56,91 ± 18,88	B	20,97 ± 6,13	AB	12,00 ± 5,49	AB	5,69 ± 3,31	A
NH	20,17 ± 1,96	B	12,17 ± 2,60	AB	11,83 ± 1,74	AB	14,83 ± 0,60	AB	15,00 ± 2,62	AB	10,00 ± 0,71	A
AF	25,83 ± 3,34	A	4,89 ± 0,81	C	8,73 ± 1,67	BC	4,93 ± 0,72	BC	9,02 ± 0,83	B	6,49 ± 1,03	BC
LRP	35,83 ± 3,28	A	30,99 ± 6,13	A	43,67 ± 7,18	A	33,55 ± 2,62	A	43,34 ± 6,80	A	31,98 ± 3,43	A
LRL	19,07 ± 1,86	C	5,93 ± 1,22	A	13,78 ± 2,21	BC	12,45 ± 1,79	ABC	12,49 ± 3,34	ABC	6,34 ± 1,07	AB
VR	4,92 ± 1,32	AB	1,68 ± 0,64	AB	6,50 ± 1,84	B	1,28 ± 0,15	AB	2,25 ± 0,60	AB	1,22 ± 0,48	A
RAF	4,91 ± 1,32	B	2,78 ± 0,38	AB	1,75 ± 0,21	A	2,92 ± 0,13	AB	4,92 ± 1,41	AB	6,42 ± 1,22	B
AFE	19,41 ± 3,71	A	14,74 ± 2,60	A	11,42 ± 1,52	A	11,80 ± 0,98	A	16,17 ± 3,85	A	25,29 ± 6,41	A
LER	18,49 ± 5,32	A	39,09 ± 9,87	AB	19,84 ± 4,01	A	49,92 ± 8,19	AB	50,87 ± 11,46	AB	96,65 ± 25,81	B
PStotal	7,22 ± 1,73	B	2,33 ± 0,87	AB	5,80 ± 1,64	B	1,68 ± 0,24	AB	3,08 ± 0,90	AB	1,35 ± 0,38	A
PPH	0,25 ± 0,03	AB	0,21 ± 0,02	AB	0,16 ± 0,02	A	0,26 ± 0,02	AB	0,31 ± 0,03	B	0,28 ± 0,03	AB
PPT	0,31 ± 0,02	A	0,29 ± 0,03	A	0,34 ± 0,01	A	0,28 ± 0,02	A	0,27 ± 0,02	A	0,30 ± 0,02	A
PPR	0,44 ± 0,03	A	0,50 ± 0,04	A	0,50 ± 0,03	A	0,46 ± 0,02	A	0,43 ± 0,02	A	0,42 ± 0,03	A
<b>Tocagua</b>												
AP	204,95 ± 24,25	B	106,60 ± 11,28	A	213,39 ± 63,04	AB	128,00 ± 5,27	AB	97,67 ± 6,31	A	98,57 ± 11,89	A
DBT	5,88 ± 0,71	C	3,49 ± 0,26	ABC	5,18 ± 0,87	BC	3,48 ± 0,24	ABC	2,94 ± 0,17	AB	2,72 ± 0,24	A
LR	61,21 ± 8,19	B	22,00 ± 1,50	B	42,94 ± 15,60	B	23,12 ± 4,12	B	4,91 ± 1,55	A	4,80 ± 2,81	A
NH	19,67 ± 2,40	C	10,00 ± 1,90	ABC	15,67 ± 3,07	BC	13,83 ± 2,28	BC	5,00 ± 0,78	A	6,67 ± 0,87	AB
AF	26,67 ± 2,33	A	2,64 ± 0,29	C	8,50 ± 1,75	AB	3,34 ± 0,61	BC	3,52 ± 0,90	BC	4,00 ± 0,52	BC
LRP	34,50 ± 4,00	A	25,61 ± 3,12	A	33,21 ± 6,14	A	20,23 ± 3,61	A	27,33 ± 5,90	A	22,08 ± 2,73	A
LRL	14,47 ± 2,40	C	3,11 ± 0,70	A	13,32 ± 2,50	BC	6,72 ± 1,62	AB	7,44 ± 0,59	BC	3,06 ± 0,30	A
VR	4,18 ± 1,25	B	1,05 ± 0,09	AB	2,75 ± 1,14	AB	1,28 ± 0,15	AB	0,73 ± 0,11	A	0,95 ± 0,24	A
RAF	5,70 ± 1,25	A	2,88 ± 0,29	A	3,12 ± 0,55	A	3,28 ± 0,58	A	6,51 ± 1,43	A	6,34 ± 1,04	A
AFE	18,68 ± 2,10	AB	17,26 ± 2,60	AB	15,62 ± 3,87	A	13,36 ± 1,89	A	35,22 ± 9,01	B	23,84 ± 1,68	AB
LER	20,52 ± 3,78	A	70,27 ± 13,12	B	41,58 ± 13,05	AB	49,65 ± 9,27	AB	121,39 ± 32,80	B	90,45 ± 13,59	B
PStotal	5,80 ± 1,28	C	0,98 ± 0,15	AB	4,57 ± 1,93	BC	1,07 ± 0,16	AB	0,55 ± 0,07	A	0,72 ± 0,14	A
PPH	0,30 ± 0,04	A	0,18 ± 0,02	A	0,23 ± 0,04	A	0,24 ± 0,01	A	0,20 ± 0,02	A	0,26 ± 0,03	A
PPT	0,33 ± 0,01	A	0,39 ± 0,02	A	0,35 ± 0,02	A	0,37 ± 0,02	A	0,33 ± 0,03	A	0,35 ± 0,01	A
PPR	0,37 ± 0,04	A	0,43 ± 0,02	A	0,42 ± 0,03	A	0,39 ± 0,02	A	0,48 ± 0,02	A	0,39 ± 0,03	A

**B**

Rasgo	LA				LM				LB			
	CC		S		CC		S		CC		S	
	Media	DE										
<b>Luriza</b>												
$\Psi$ hoja	-0,65 ± 0,09	C	-1,03 ± 0,14	AB	-0,65 ± 0,03	C	-0,94 ± 0,05	AB	-0,67 ± 0,08	BC	-1,02 ± 0,11	A
A	9,57 ± 1,50	B	7,43 ± 0,78	AB	4,73 ± 0,58	AB	4,13 ± 0,78	AB	3,91 ± 0,55	AB	3,12 ± 0,30	A
E	4914,38 ± 375,36	B	3874,80 ± 199,64	AB	4034,37 ± 387,83	AB	3070,38 ± 415,70	A	4058,20 ± 369,36	AB	3579,90 ± 302,59	AB
EUA	0,002 ± 0,00	AB	0,002 ± 0,00	AB	0,001 ± 0,00	B	0,001 ± 0,00	AB	0,001 ± 0,00	AB	0,001 ± 0,00	A
Ci	295,60 ± 8,90	A	267,79 ± 5,54	A	317,51 ± 9,79	A	290,55 ± 3,95	A	343,00 ± 12,08	A	340,92 ± 5,22	A
Ci/Ca	0,71 ± 0,02	A	0,67 ± 0,01	A	0,78 ± 0,02	A	0,73 ± 0,01	A	0,82 ± 0,01	A	0,84 ± 0,01	A
gs	0,16 ± 0,02	A	0,11 ± 0,01	A	0,13 ± 0,02	A	0,08 ± 0,02	A	0,14 ± 0,02	A	0,12 ± 0,01	A
Thoja	33,11 ± 0,86	C	33,89 ± 0,85	C	29,90 ± 0,45	C	28,83 ± 0,82	AB	29,19 ± 0,32	A	27,18 ± 0,43	A
<b>Tocagua</b>												
$\Psi$ hoja	-0,41 ± 0,06	C	-0,88 ± 0,11	AB	-0,51 ± 0,06	C	-0,91 ± 0,15	AB	-0,73 ± 0,05	BC	-0,98 ± 0,05	A
A	6,97 ± 1,11	A	-- ± --	--	6,59 ± 0,82	A	4,48 ± 0,34	A	-- ± --	--	-- ± --	--
E	5543,46 ± 414,12	B	-- ± --	--	4236,24 ± 341,11	AB	3945,55 ± 198,78	A	-- ± --	--	-- ± --	--
EUA	0,001 ± 0,00	A	-- ± --	--	0,002 ± 0,00	A	0,001 ± 0,00	A	-- ± --	--	-- ± --	--
Ci	337,54 ± 11,03	A	-- ± --	--	307,60 ± 10,82	A	318,46 ± 8,62	A	-- ± --	--	-- ± --	--
Ci/Ca	0,80 ± 0,02	A	-- ± --	--	0,75 ± 0,03	A	0,80 ± 0,02	A	-- ± --	--	-- ± --	--
gs	0,20 ± 0,02	A	-- ± --	--	0,15 ± 0,02	A	0,13 ± 0,01	A	-- ± --	--	-- ± --	--
Thoja	32,37 ± 0,82	C	33,33 ± 0,99	C	29,85 ± 0,39	C	28,98 ± 0,58	AB	24,68 ± 0,37	A	27,37 ± 0,44	A

### 6.2.3 Caracteres fisiológicos

Los rasgos fisiológicos de intercambio gaseoso no expresaron un alto grado de variabilidad en la respuesta para las 8 variables medidas (Tabla 4B). Entre tratamientos, solo hubo diferencias en  $\Psi_{\text{hoja}}$ , A, E, EUA y  $T_{\text{hoja}}$ , siendo CC el que obtuvo los mayores valores con respecto a S. Además, se resalta el resultado del potencial hídrico que exhibió una respuesta marcada al gradiente de luz, resultando en valores comparativamente menores en LB incluso en los tratamientos de capacidad de campo. En contraste,  $C_i$ ,  $C_i/C_a$  y  $g_s$  no variaron significativamente entre tratamientos. A diferencia de los rasgos morfológicos, entre las dos localidades no hubo diferencias significativas entre los parámetros fisiológicos, solamente  $g_s$  y  $C_i/C_a$  mostraron una interacción significativa con este factor (Tabla 5). A nivel fisiológico, la intensidad lumínica representó un factor más importante en comparación al nivel hídrico afectando a 6 de los 8 caracteres (solo  $\Psi_{\text{hoja}}$  y  $g_s$  no se vieron influenciadas), mientras que el segundo solo influenció significativamente en  $\Psi_{\text{hoja}}$  y E. Finalmente, la interacción luz x agua, al igual que en los morfológicos, juega un rol importante en el desempeño fisiológico ya que influencia en 5 de los 8 rasgos evaluados.

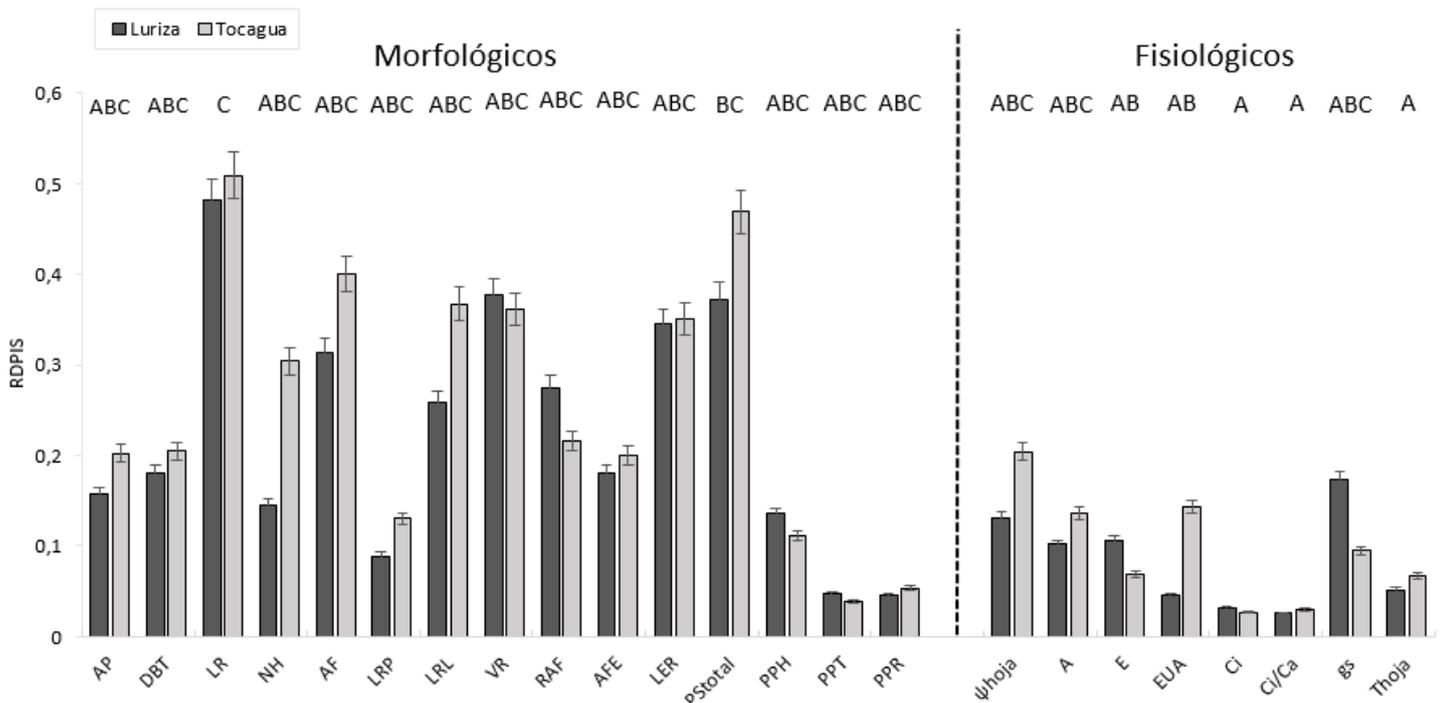
**Tabla 5.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del suministro hídrico, la irradiación y la procedencia y sus interacciones al final del experimento. Se muestran los valores de mínimos de cuadrados. Diferencias significativas son mostradas en asteriscos (\*P<0,05; \*\*P<0,01; \*\*\*P<0,001).

Rasgo/Factor	Localidad	Luz	Agua	Loc x Luz	Loc x Agua	Luz x Agua	Loc x Agua x Luz	
Morfológicos	AP	0,0000263 *	0,0000247 *	0,00008715 ***	0,00001836 *	1,104E-06	0 ***	0,000008333
	DBT	0,614 **	1,171 ***	2,23 ***	0,013	0,045	0,96 ***	0,038
	LR	2,725 ***	1,196 *	10,394 ***	0,011	0,517	1,176 **	0,084
	NH	1,244 **	1,75 ***	0,585	0,876 **	0,005	0,928 **	0,372
	AF	0,22 ***	0,058 **	0,51 ***	0,024	0,008	0,18 ***	0,035 *
	LRP	1590,109 **	13,426	1427,297 **	165,992	0,331	34,581	46,269
	LRL	3,792 ***	1,558 **	14,505 ***	0,014	0,896	1,644 **	0,091
	VR	3,065 *	5,343 ***	9,969 ***	0,363	1,506	4,545 ***	0,625
	RAF	0,784	3,243 ***	0,008	0,015	0,531	1,37 **	0,031
	AFE	0,008 *	1,998 ***	0,016	0,239	0,189	0,86 **	0,32
	LER	2,779 *	6,177 ***	7,646 ***	0,094	0,182	4,381 ***	0,46
	PStotal	1,189 ***	0,931 ***	1,523 ***	0,108	0,013	0,223 *	0,139
	PPH	0,003	0,009	0	0,014	0,002	0,029 **	0,014
	PPT	0,053 ***	0,004	0,002	0	0,01	0,003	0,003
PPR	0,032 *	0,001	0,001	0,013	0,003	0,02	0,003	
Fisiológicos	$\Psi_{hoja}$	0,147	0,08	2,329 ***	0,065	0,006	0,508 ***	0,018
	A	0,002	1,776 *	0,194	1,262	0,058	1,717 ***	1,208 **
	E	2414826,32	18445266,58 ***	1987532,425 **	2453068	1379288,24	8590586,154 ***	5914048,295 **
	EUA	0,182	1,25 ***	0,019	1,513 **	0,219	0,654 **	0,611 **
	Ci	5090,485	12322,695 ***	402,09	10035,173 **	1766,357	818,124	4660,702 **
	Ci/Ca	0,023 *	0,059 ***	0,00005615	0,048 **	0,013	0,005	0,023 ***
	gs	0,748 *	0,366	0,23	0,024	0,176	0,084 **	0,394
	Thoja	0,031	0,379 ***	0	0,017	0,03 *	0,013	0,021 *

### 6.3 Plasticidad fenotípica

Se encontró una gran variabilidad en la respuesta plástica de los 23 rasgos entre las plántulas de las dos localidades para los tratamientos de luz y de agua (Fig. 11). Los cambios en la disponibilidad hídrica y lumínica indujeron un alto nivel de respuesta plástica para variables morfológicas como LR y PS<sub>total</sub> con valores RDPIs cercanos a 0,5. En cambio, otras variables morfológicas (LRP, PPH, PPT, PPR) presentaron un índice de plasticidad más bajo en torno a 0,1. En cuanto a las fisiológicas, estas presentaron una respuesta plástica general mucho más

baja, siendo la tasa de fotosíntesis la de mayor valor (cercano a 0,3). Agrupando todas las variables independientemente de su tipo (morfológica o fisiológica), no se encontraron diferencias significativas entre las dos localidades (falta de interacción significativa del factor localidad, Tabla 6). Sin embargo, en las dos localidades se encontró que, pese a ser baja, la respuesta plástica de las variables morfológicas fue significativamente mayor que la de las fisiológicas (Tabla 6, Fig. 12). Además, a pesar de que las plántulas de Tocagua expresaron menores valores para casi todos los rasgos (Tabla 4), se observa que la magnitud del cambio entre tratamientos (respuesta plástica) fue mayor que la de Luriza en casi todas las variables reflejando, preliminarmente, posibles diferencias en el patrón de respuesta de la especie según la procedencia.



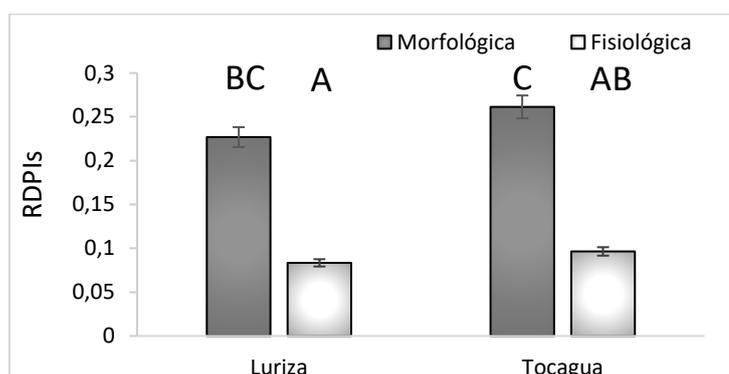
**Figura 11.** Valores RDPIs en respuesta a la disponibilidad hídrica y lumínica de variables fisiológicas y estructurales para las plántulas de las procedencias estudiadas. Se presenta la media  $\pm$  error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre variables.

Con respecto a la interacción genotipo ambiente expresada en las normas de reacción de las figuras 13 y 14, se observan diferencias en la magnitud (referida como la cantidad o el grado de respuesta al cambio ambiental que puede ser grande o pequeño) y el patrón (dirección de la respuesta del carácter que puede

ser de aumento o disminución) de la plasticidad de múltiples rasgos. En los caracteres morfológicos, variables como NH, LRL, PPH y PPR para el caso de Luriza y LR, AF, PPH, PPR, LER y  $PS_{total}$  para Tocagua, exhibieron patrones complejos con pendientes opuestas entre los tratamientos de CC y S, lo cual refleja contrastes en la dirección del cambio fenotípico a lo largo de los tres ambientes lumínicos con diferente disponibilidad hídrica.

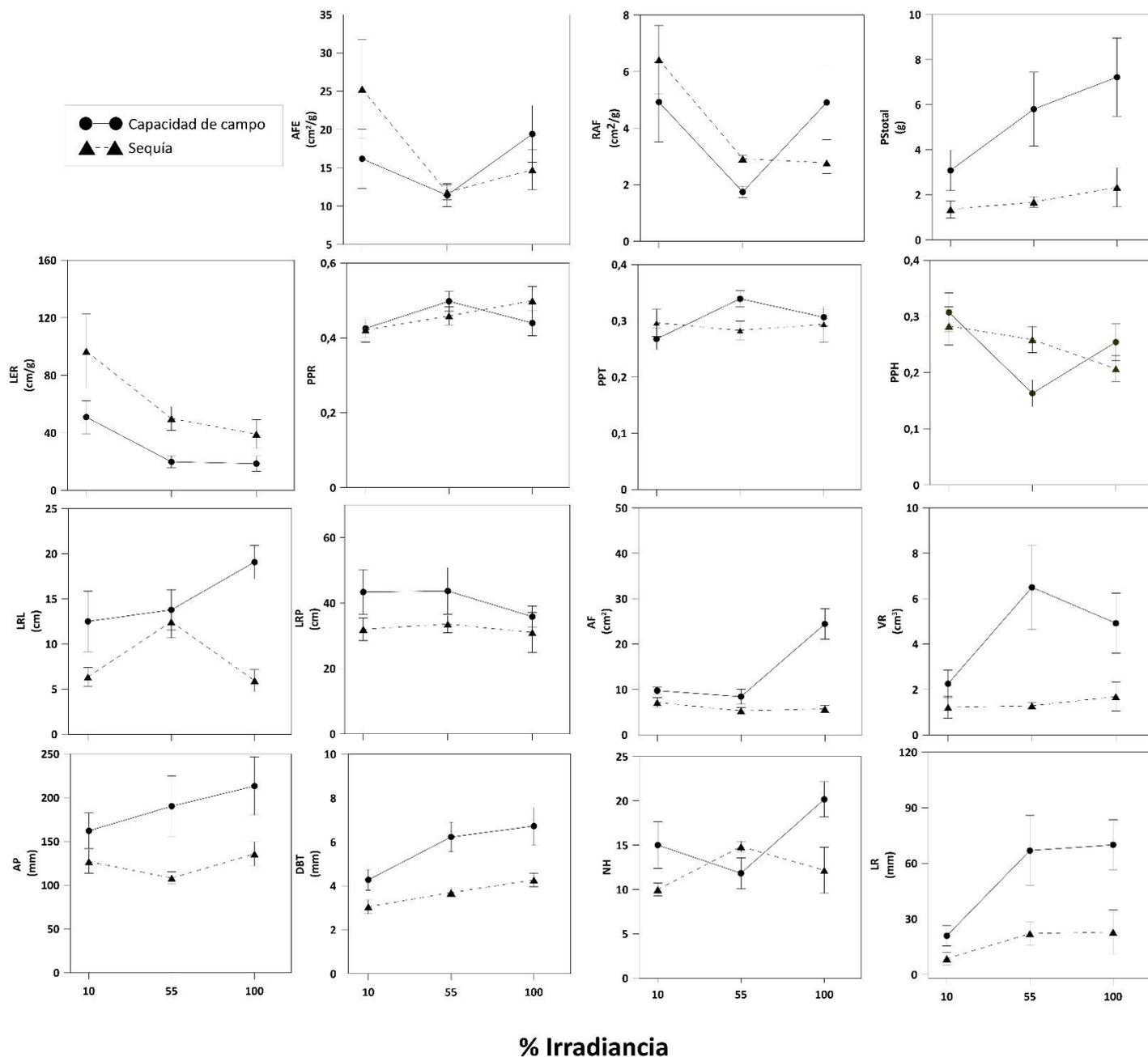
**Tabla 6.** ANOVA de dos vías entre la procedencia y el tipo de rasgo en la plasticidad fenotípica. Diferencias significativas son mostradas en negrita.

FACTOR	GL	MC	Sig.
Localidad	1	0,033	0,086
Rasgo	1	0,337	<b>0</b>
Localidad x rasgo	1	0,055	<b>0,03</b>

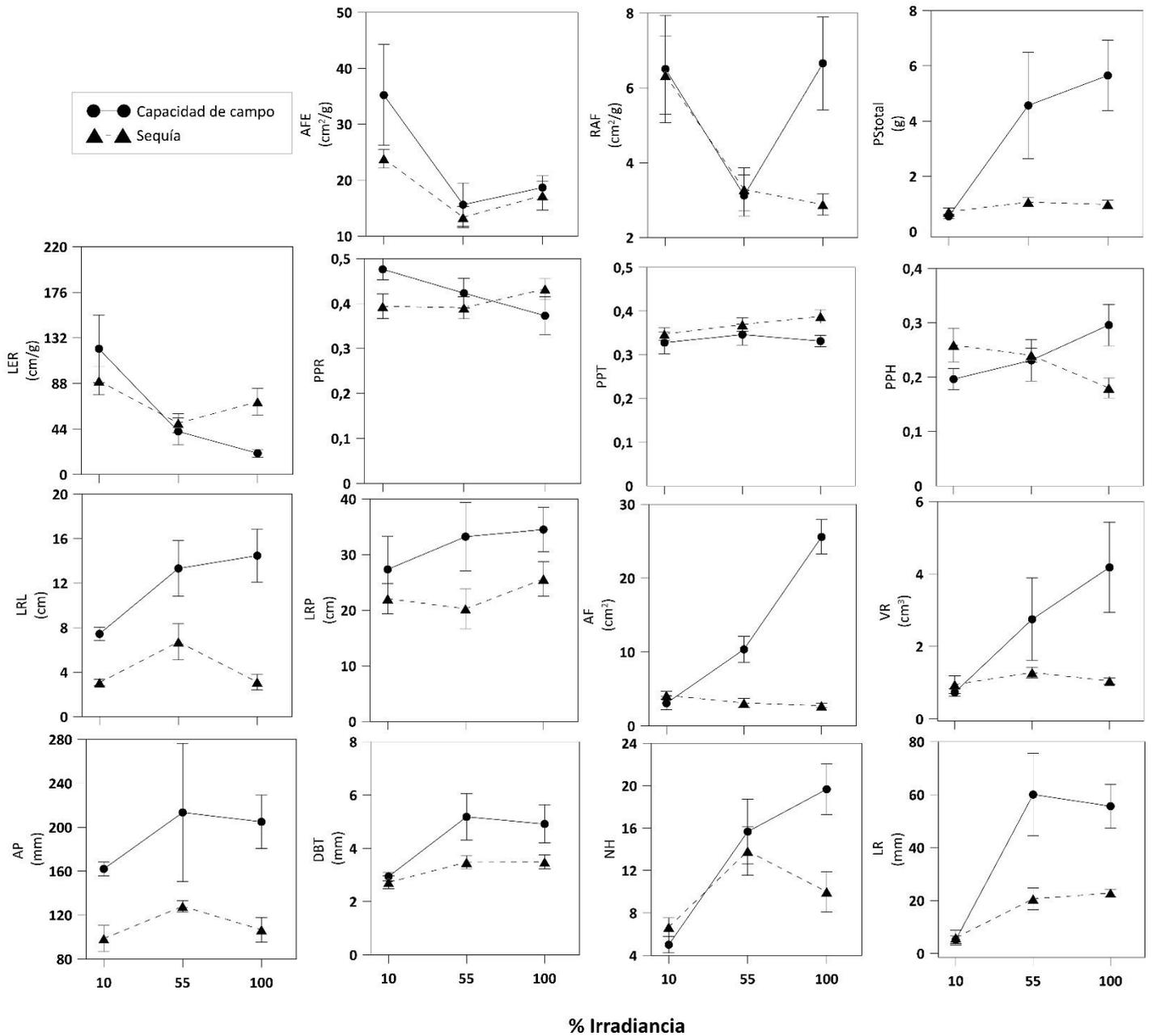


**Figura 12.** Plasticidad fisiológica y morfológica general en respuesta a la disponibilidad hídrica y lumínica para cada localidad. Letras distintas indican diferencias significativas (one-way ANOVA, test-Tukey,  $P < 0,05$ ).

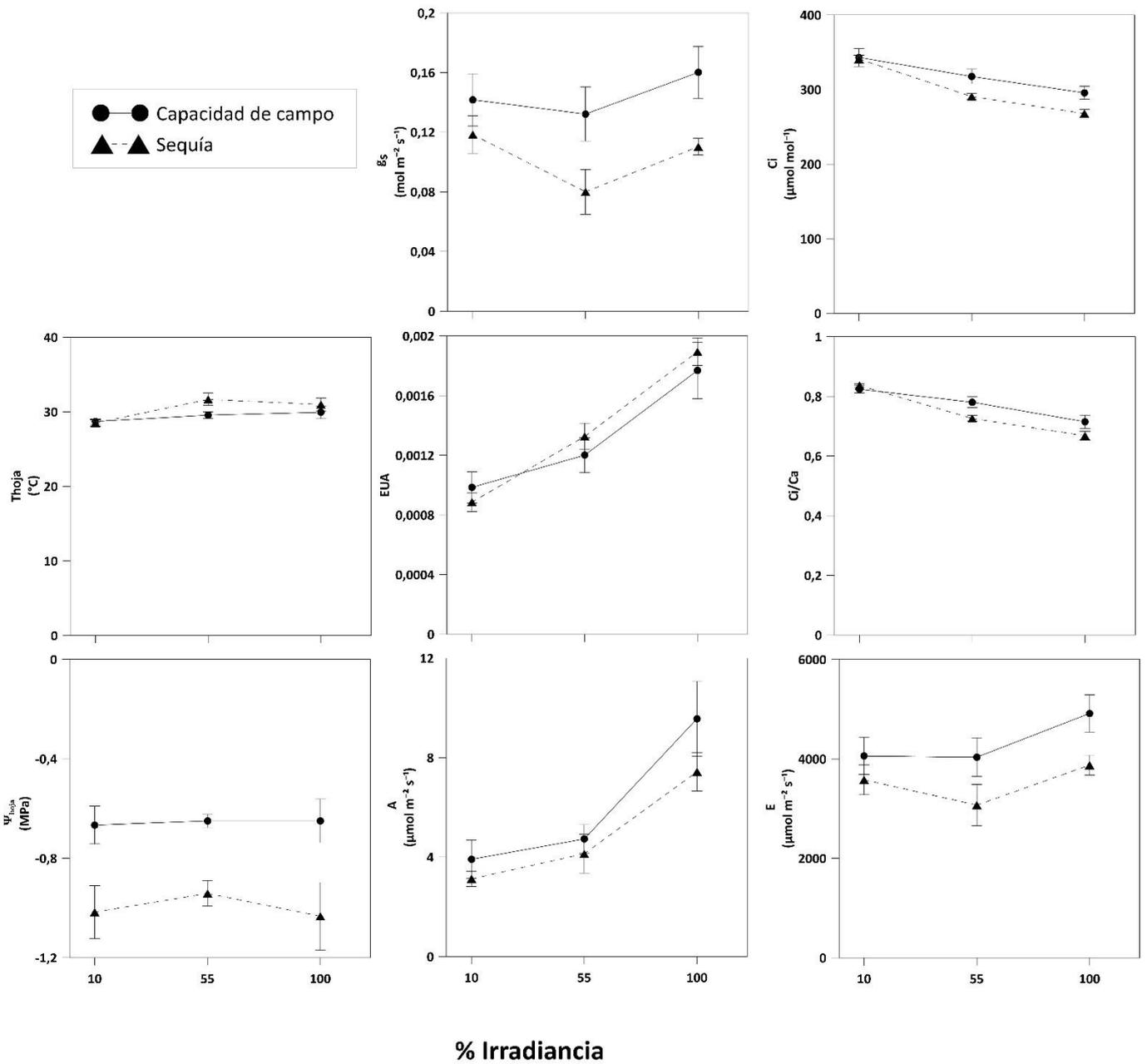
Por su parte, las variables fisiológicas (Fig. 15 y 16) mostraron un comportamiento más constante en comparación al anterior. La magnitud y pendiente es muy similar para todos los rasgos entre los tratamientos de CC y S, lo cual refleja gráficamente el bajo grado de plasticidad que expresaron dichas variables ante los tratamientos impuestos (Fig. 11).



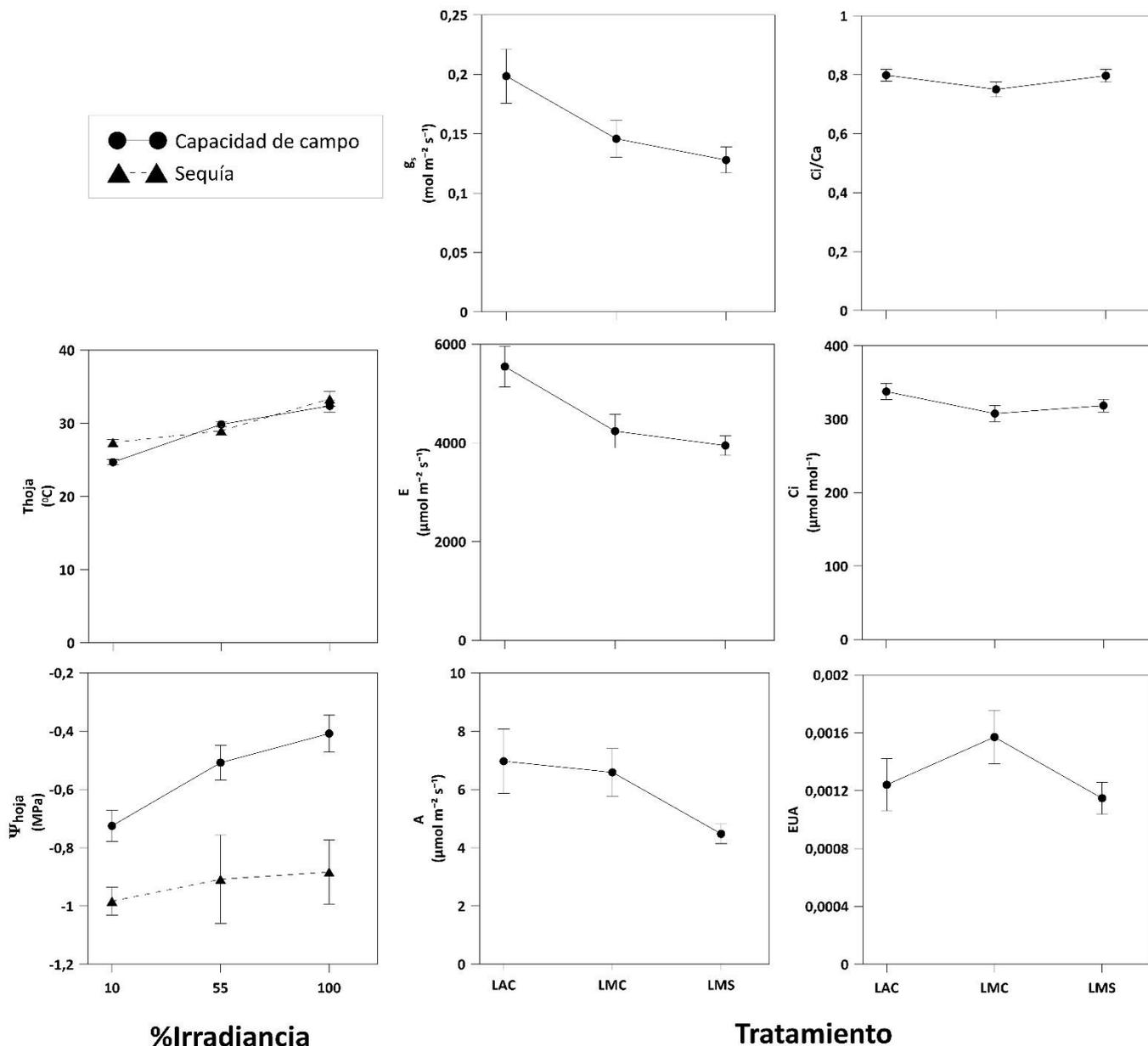
**Figura 13.** Normas de reacción para caracteres morfológicos de plántulas procedentes de Luriza. Se muestra la media  $\pm$  error estándar en respuestas a las 6 combinaciones de los tratamientos de luz y agua. AP, altura total; DBT, diámetro de la base del tallo; NH, número de hojas; LR, longitud de las ramas; LRL, longitud de las raíces laterales; LRP, longitud de la raíz principal; AF, área foliar; VR, volumen de raíces, LER, longitud específica de la raíz; PPR, proporción del peso de la raíz; PPT, proporción del peso del tallo; PPH, proporción del peso de la hoja; AFE, área foliar específica; RAF, razón del área foliar; PS<sub>total</sub>, peso seco total.



**Figura 14.** Normas de reacción para caracteres morfológicos para las plántulas procedentes de Tocagua. Se muestra la media  $\pm$  error estándar en respuestas a las 6 combinaciones de los tratamientos de luz y agua. AP, altura total; DBT, diámetro de la base del tallo; NH, número de hojas; LR, longitud de las ramas; LRL, longitud de las raíces laterales; LRP, longitud de la raíz principal; AF, área foliar; VR, volumen de raíces, LER, longitud específica de la raíz; PPR, proporción del peso de la raíz; PPT, proporción del peso del tallo; PPH, proporción del peso de la hoja; AFE, área foliar específica; RAF, razón del área foliar; PS<sub>total</sub>, peso seco total.



**Figura 15.** Normas de reacción de rasgos fisiológicos de plántulas procedentes de Luriza. Se muestra la media  $\pm$  error estándar en respuestas a las 6 combinaciones de los tratamientos de luz y agua.  $\Psi_{hoja}$ , potencial hídrico de la hoja; A, tasa de fotosíntesis; E, tasa de transpiración;  $T_{hoja}$ , temperatura de la hoja; EUA, uso eficiente del agua;  $C_i/C_a$ , relación entre la concentración interna y externa de  $CO_2$ ;  $g_s$ , conductancia estomática;  $C_i$ , concentración interna de  $CO_2$ .



**Figura 16.** Normas de reacción de rasgos fisiológicos de las plántulas procedentes de Tocagua. Para  $\Psi_{hoja}$  y  $T_{hoja}$ , se muestran la media  $\pm$  error estándar en respuestas a las 6 combinaciones de los tratamientos de luz y agua. Para el resto de caracteres, los valores promedio  $\pm$  EE de los tratamientos en los que fue posible realizar las mediciones.  $\Psi_{hoja}$ , potencial hídrico de la hoja; A, tasa de fotosíntesis; E, tasa de transpiración;  $T_{hoja}$ , temperatura de la hoja; EUA, uso eficiente del agua;  $C_i/C_a$ , relación entre la concentración interna y externa de  $\text{CO}_2$ ;  $g_s$ , conductancia estomática;  $C_i$ , concentración interna de  $\text{CO}_2$ .

Con respecto a la contribución de la plasticidad de los rasgos morfológicos y fisiológicos en la aclimatación a la disponibilidad de luz y agua, a excepción de la eficiencia en el uso del agua, no se encontró relación significativa entre la plasticidad del resto de variables estudiadas y la supervivencia (Tabla 7), por lo que no se puede establecer con precisión la influencia de la plasticidad ante los factores estudiados y la aclimatación de las plántulas.

**Tabla 7.** Correlación de Spearman entre supervivencia y plasticidad fenotípica a la sombra y sequía. Correlaciones significativas son mostradas con asteriscos (\*\* $P < 0,01$ ).

Rasgo	$\rho$
AP	-0,4
DBT	-0,2
LR	0,8
NH	-0,2
AF	-0,8
LRP	-0,2
LRL	-0,8
VR	-0,6
RAF	0,4
AFE	0,6
LER	-0,4
Pstotal	-0,8
PPH	-0,4
PPT	0,8
PPR	-0,2
$\Psi_{\text{hoja}}$	-0,2
A	0,4
E	-0,4
<b>EUA</b>	<b>1 **</b>
Ci	0,4
Ci/Ca	0,4
gs	-0,8
Thoja	0,8
General	-0,2

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1 Efectos combinados del estrés hídrico y lumínico sobre los rasgos y la supervivencia.

En este estudio se encontró que, en la mayoría de caracteres morfológicos y algunos fisiológicos medidos para las plántulas de *A. polyneuron* provenientes de Luriza y Tocagua, los efectos de la sequía se vieron mayormente acentuados bajo LB que en LA, evidenciando que la sequía se puede agravar no solo con luz excesiva sino también con luz limitante. A pesar de la mayor demanda de evaporación en el sol, hubo una reducción del potencial hídrico en los tratamientos de luz baja y las plantas de sombra también exhibieron menor longitud de las raíces tanto principal como laterales en comparación con las de LA, por tanto, la mayor posibilidad de las plantas de sol para rehidratarse de la noche a la mañana, podría ser responsable de su capacidad de mantener un potencial hídrico foliar más alto que las plantas de sombra en los tratamientos de sequía. Esta situación se vería agravada en condiciones de campo debido al aumento de la competencia subterránea por agua con árboles establecidos, lo cual incrementaría las tasas de mortalidad en plántulas silvestres (Valladares y Pearcy, 2002).

El hecho de que la sequía haya sido más perjudicial para la expresión de los caracteres morfológicos en condiciones más sombrías se podría explicar debido a los conflictos entre las demandas simultáneas de asignación de recursos para hacer frente a las limitaciones superficiales (falta de luz) y subterráneas (falta de agua). Existen varios mecanismos subyacentes que potencialmente explican este patrón. Para tolerar la sequía, las especies típicamente asignan una gran fracción de su biomasa a las raíces, lo que no se puede lograr bajo condiciones de luz limitantes, y lo mismo se aplica al ajuste osmótico que involucra azúcares para hacer frente a suelos secos que difícilmente se logra con una ganancia limitada de carbono con poca luz (Aranda *et al.*, 2005b; Robson *et al.*, 2009; Holmgren *et al.*, 2012). sin embargo, debido a que no se tomaron datos de las tasas de fotosíntesis máxima, no se puede establecer exactamente si tuvieron

un menor desempeño fisiológico o no, ni por tanto, corroborar si se están llevando a cabo procesos de compensación (Simth y Huston, 1989) o facilitación (Prider y Facelli, 2004).

A pesar de lo anterior, LAC fue el tratamiento que más favoreció el desempeño tanto morfológico como fisiológico, puesto que tuvo las mayores tasas de fotosíntesis, altura total, número de hojas y longitud de raíces, reflejando que existe una relación positiva en la especie entre los rasgos de acumulación de carbono y los parámetros de intercambio gaseoso, cuando estas se encuentran en ambientes con buena disponibilidad hídrica y el 100% de la intensidad de luz disponible. Por tanto, la competitividad de la especie en campo, durante la fase de plántula, se vería favorecida en ambientes con dichas condiciones tales como el bosque seco en época de lluvia.

Por otra parte, el aumento en el área foliar por unidad de materia seca se ha interpretado como un mecanismo para optimizar la recolección de luz en ambientes con intensidad lumínica baja (Aranda *et al.*, 2005b; Gratani, 2014), puesto que tiende a maximizar la ganancia de carbono (Aranda *et al.*, 2007). Sin embargo, la mayor área foliar por volumen derivada de una mayor AFE en las plántulas de sombra sería menos eficiente para controlar las pérdidas de agua en condiciones de sequía (Aranda *et al.*, 2005b). La mayor influencia de la irradiación sobre el nivel hídrico en la determinación de este carácter demuestra el papel notable de la luz en la aclimatación de las plántulas a los ambientes de sombra, a pesar del riesgo creciente de una menor tolerancia a la sequía. Por lo tanto, los cambios en el AFE pueden interpretarse como un mecanismo homeostático que prioriza la optimización del factor limitante, que en este caso es la captura de luz (Aranda *et al.*, 2005b; Aranda *et al.*, 2007).

La supervivencia, por su parte, mostró que los efectos interactivos de la disponibilidad de luz y agua en el desempeño de las plántulas de sequía tienden a ser no lineales, y los efectos negativos de la sequía son menores en condiciones de irradiación intermedia y se vuelven más severos a niveles de luz

más altos o más bajos (Fig. 10). Este resultado sugiere que los efectos positivos de la sombra en la conservación del estado hídrico de la planta, son más probables a ocurrir en niveles de luz intermedios y pueden perderse bajo sombra profunda. Esto ocurre debido a que, a altos niveles de irradiación, una menor humedad del aire reduce la conductancia estomática, que, en combinación con altas temperaturas del aire, puede disminuir fuertemente las tasas de fotosíntesis y eventualmente puede dañar el aparato fotosintético, especialmente en suelos secos (Valladares *et al.*, 2005). La sombra mejora estos efectos negativos de la sequía, pero solo hasta cierto punto. Los experimentos controlados en invernadero han demostrado que las condiciones limitantes combinadas de luz y agua pueden reducir directamente la fotosíntesis de las plantas, reducir la ganancia potencial de carbono y afectar negativamente la regulación osmótica y la eficiencia del uso del agua (Aranda *et al.*, 2007), por tanto, en condiciones de estrés hídrico, las plantas de esta especie tienen mayor potencial de desarrollo inicial cuando son sometidas a ambientes con 50% de luminosidad.

La selección de plantas con estas características como *A. polyneuron*, permite su uso como especies secundarias en áreas degradadas con déficit hídrico en proceso de recuperación, tal como el BST en época seca. La etapa de sucesión secundaria temprana está compuesta por especies forestales que se producen en condiciones de sombra media o luminosidad no demasiado intensa, que ocurren en pequeños espacios, bordes de claros grandes, bordes de bosque o sotobosque densamente sombreados (Ribeiro *et al.*, 2010), donde se observa la iluminación más ideal para que esta especie sobreviva la sequía, es decir, una condición cercana al 50% de brillo.

## 7.2 Plasticidad morfológica y fisiológica

La teoría de búsqueda óptima de recursos esenciales predice que una planta debe modular su morfología y ajustar su fisiología para estar igualmente limitada por todos los recursos esenciales (Tilman, 1988). Dado un genotipo, la plasticidad fenotípica es la característica que permite tales modulaciones y ajustes. Por lo tanto, no solo el conjunto intrínseco de rasgos de las especies

sino también su plasticidad fenotípica en respuesta a la irradiancia y la disponibilidad de agua pueden contribuir a explicar las diferencias intra e inter-específicas en el rendimiento de las plántulas bajo sequía y sombra (Sánchez-Gómez *et al.*, 2008).

Los resultados de este trabajo muestran que la mayoría de caracteres fisiológicos y morfológicos medidos en las plántulas de Luriza y Tocagua respondieron plásticamente a los tratamientos hídricos y lumínicos impuestos; sin embargo, las plántulas difirieron en la magnitud de su respuesta fenotípica según su procedencia ya que Tocagua presentó una PF mayor a la de Luriza para 16 de los 23 rasgos medidos (Fig. 11). Bradshaw y Hardwick (1989) proponen que genotipos provenientes de ambientes con variaciones frecuentes o heterogéneas presentan una mayor plasticidad fenotípica que aquellos provenientes de ambientes más estables y homogéneos y, tentativamente, este resultado podría reflejar que, en condiciones naturales, la población de Tocagua posee una mayor fluctuación o heterogeneidad ambiental que la de Luriza y, por tanto, una mayor respuesta plástica. Sin embargo, no presentaron diferencias significativas en su PF media (Tabla 6), lo que indica que presentan una capacidad similar para contrarrestar los cambios ambientales. A pesar de esto, las poblaciones de Luriza y Tocagua, se diferenciaron significativamente en algunos caracteres morfológicos y fisiológicos según los resultados arrojados por el RDPIs y el ANOVA de dos vías (localidad x rasgo,  $P < 0,05$ , Tabla 6) y la prueba de Tukey (Fig. 12).

Lo anterior sugiere que, al igual que lo reportado por trabajos anteriores (Rendón y Nuñez-Farfán, 2000; Palacio-lópez y Rodríguez-lópez, 2008), posiblemente las plántulas de Luriza y Tocagua se diferencian entre ellas por la respuesta plástica de algunos caracteres fenotípicos individuales (NH, AF, LRL, RAF,  $PS_{total}$ ,  $\Psi_{hoja}$ , EUA Y  $g_s$ ) y no por la respuesta fenotípica global, lo cual puede ser indicio de procesos de diferenciación intrapoblacionales entre ambas localidades puesto que las diferencias entre poblaciones pueden reflejar diferentes presiones selectivas sobre la plasticidad (Valladares *et al.*, 2007) y, a pesar de que no

existe una diferenciación geográfica o climática muy marcada, existe abundante evidencia de que las especies y poblaciones de plantas pueden diferir notablemente en el alcance de sus respuestas plásticas a desafíos ambientales comparables (Schlichting y Levin, 1984; Valladares *et al.*, 2000b; Balaguer *et al.*, 2001; Valladares *et al.*, 2007); sin embargo, para determinar con precisión las implicaciones ecológicas y evolutivas de los patrones de plasticidad, es importante comprender mejor las bases genéticas y el contexto ambiental en el que se expresan los fenotipos en campo (Sultan, 2004).

Algunos caracteres clave para contrarrestar los tratamientos de estrés hídrico y lumínico combinados expresaron niveles de plasticidad relativamente bajos. La PPH, carácter responsable de procesos de fotosíntesis y transpiración (Palacio-lópez y Rodríguez-lópez, 2008) y el AFE, quien refleja la cantidad de carbono fijado en la superficie foliar (Aranda *et al.*, 2007), no alcanzaron 0,2 en valores del RDPIs para ninguna de las dos localidades, al igual que otros rasgos como LRP, PPT, PPR, A, E, EUA, Ci, Ci/Ca,  $g_s$  y  $T_{hoja}$ . Esto ocurre debido a que la magnitud de la diferencia en la respuesta fenotípica de estas variables fue muy baja entre los tratamientos, lo cual refleja similitudes en las respuestas plásticas para las plántulas de ambas procedencias. Van Kleunen y Fischer (2005) expresan que la posible respuesta plástica en un rasgo dado puede ser grande, pero la plasticidad observada puede reducirse por limitación de recursos o estrés ambiental, en otras palabras, la plasticidad en respuesta a un factor dado puede estar directamente limitada por un rango dado de valores de otro factor (es decir, la plasticidad está limitada funcionalmente). Los niveles extremos o perjudiciales en un determinado factor abiótico pueden influir negativamente en las respuestas plásticas a otro, lo que se ha visto en la baja plasticidad en respuesta a la luz de las plántulas leñosas bajo la limitación de la disponibilidad de agua (Valladares *et al.*, 2007).

Por otra parte, se ha reportado en múltiples trabajos (principalmente para especies mediterráneas) que la baja plasticidad está relacionada con una estrategia conservativa de uso de recursos (Valladares *et al.*, 2000a; Valladares

*et al.*, 2002a; Quero *et al.*, 2006; Valladares *et al.*, 2007; Sánchez-Gómez *et al.*, 2008) sobre todo en especies leñosas de lento crecimiento, lo cual les permite ser más competitivas en los ambientes pobres y secos (Hobbie, 1992; De la Riva *et al.*, 2014). Por tanto, esta estrategia ecológica le permitiría a las plántulas de *A. polyneuron* mejorar la eficiencia entre la inversión de recursos en los diferentes tejidos de la planta frente a su perdurabilidad y grado de resistencia a diferentes tipos de estrés ambiental (Freschet *et al.*, 2010). En resumen, las respuestas plásticas a los factores abióticos pueden reducirse en situaciones de uso conservador de los recursos impuestos por hábitats estresantes que experimentan cambios ambientales impredecibles (Valladares *et al.*, 2007). No obstante, algunas variables como NH, AF, LRL y  $PS_{total}$ , respondieron plásticamente de manera diferente entre Luriza y Tocagua por lo que las diferencias en la plasticidad fenotípica de ambas localidades puede que estén ligadas al tipo de rasgo estudiado.

Por otro lado, se encontraron diferencias significativas entre la PF de rasgos morfológicos y fisiológicos (Tabla 6). La plasticidad fisiológica y morfológica puede tener un papel diferente en la adaptación de la planta a los cambios ambientales. En particular, la plasticidad morfológica está más vinculada a una mayor capacidad de las plantas para sobrevivir y crecer en los sotobosques forestales al tener un papel importante en la adquisición de recursos (Crick y Grime, 1987; Gratani *et al.*, 2006; Sánchez-Gómez *et al.*, 2006a). Mientras que la plasticidad para los rasgos fisiológicos puede permitir que las plantas crezcan y se reproduzcan en entornos variables espacial o temporalmente ya que está más vinculada a una mayor capacidad para colonizar parches y áreas abiertas porque garantiza ajustes del intercambio de gases en respuesta a los cambios ambientales a corto plazo (Valladares *et al.*, 2002b; Gratani, 2014).

Mientras los resultados muestran que la plasticidad fisiológica parece ser de poca relevancia, la plasticidad de los rasgos morfológicos fue de importancia comparativamente mayor para la aclimatación a las diferentes condiciones ambientales en las plantas estudiadas. Resultados similares se han encontrado

en estudios previos (Peperkorn *et al.*, 2005). En relación a la mayor respuesta plástica de rasgos morfológicos, en condiciones de campo, las plántulas comienzan a crecer en las condiciones típicas del bosque seco tropical bajo diferentes ambientes lumínicos, según donde han sido dispersadas las semillas, pero en general en condiciones favorables de humedad del suelo, ya que la época de floración, fructificación y germinación coincide con la época de lluvia (Julio-Septiembre). Con la llegada de la época seca (con altas temperaturas y escasas lluvias), se produce un fuerte descenso en la disponibilidad de agua y las plántulas reducen su crecimiento y/o ajustan su morfología para soportar las condiciones del medio. Por tanto, es de esperar que se produzcan cambios estructurales que, aunque no inmediatos, ocurren principalmente cuando las plántulas se encuentran en los primeros meses de crecimiento y sus hojas están en expansión, y puesto que el periodo de sequía impuesto (6 meses) fue concordante con el tiempo de sequía medio para el BST, fue posible apreciar la mayor plasticidad morfológica de la especie para superar el estrés ambiental.

Finalmente, en los resultados del coeficiente de Spearman, solamente se encontró una correlación negativa significativa entre la PF de EUA y la supervivencia, mientras que, para el resto de rasgos no se encontró correlación alguna (Tabla 7). Este resultado refleja que el desempeño general de la especie bajo sombra y sequía no sigue una relación lineal definida con la respuesta plástica de la mayoría de rasgos estudiados, por lo que no se puede afirmar que a mayor o menor plasticidad, mayor o menor supervivencia respectivamente. La falta de significancia estadística para determinar la contribución de la plasticidad de los rasgos morfológicos y fisiológicos en la aclimatación a la disponibilidad de luz y agua pudo verse influenciada por varios factores. En primer lugar, puede estar relacionado con el hecho de que la especie tenga la capacidad de aclimatarse al ambiente independientemente de la plasticidad de sus características, sin embargo, se recomienda ampliar la toma de datos a una escala temporal más amplia para asegurar esta hipótesis. Y en segundo lugar, los estudios con plántulas tienen limitaciones obvias. Se requieren más estudios sobre árboles jóvenes y adultos para comprender mejor los mecanismos

subyacentes a las contribuciones específicas de la plasticidad en la aclimatación y rendimiento a lo largo de los gradientes ambientales. Finalmente, La medida en que la plasticidad fenotípica puede facilitar la supervivencia en condiciones ambientales aún no se conoce porque los resultados son a veces controvertidos (Gratani, 2014). Por lo tanto, es importante identificar los rasgos funcionales de la planta en los que la plasticidad puede desempeñar un papel determinante en la respuesta de la planta al cambio ambiental, así como en las consecuencias ecológicas a nivel de ecosistema para la competencia entre especies silvestres e invasoras, considerando que las especies con una mayor plasticidad adaptativa pueden tener más probabilidades de sobrevivir en nuevas condiciones ambientales (Gratani, 2014).

Es claro el peligro que actualmente representa la presión antrópica para la supervivencia de esta especie y el conocimiento de sus respuestas a cambios en el ambiente abiótico, como el que se determinó en este estudio, es información básica en la planeación de los proyectos de restauración, ya que, el conocimiento de los niveles de respuesta plástica de *A. polyneuron* ante factores abióticos de primer nivel, tiene múltiples aplicaciones en el desarrollo de programas de recuperación de la especie puesto que permite establecer el tipo de ecosistema y el estadio sucesional en el que sería más apropiado su introducción y, de esta manera, desarrollar estrategias efectivas para su propagación.

## 8. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Los resultados de este trabajo destacan el papel de la plasticidad fenotípica como determinante potencial de diferencias intraespecíficas en el rendimiento de plántulas de *A. polyneuron* bajo gradientes hídricos y lumínicos. Al contrario de algunos estudios anteriores, la sombra profunda no solo no mejoró el rendimiento

de las plántulas bajo sequía, sino que lo disminuyó. Además, la baja respuesta plástica general de los rasgos puede estar relacionada con una estrategia conservativa de uso de recursos para la especie. Sin embargo, este estudio se ha centrado en una etapa de vida ecológicamente crucial de las plantas leñosas en los ecosistemas de bosque seco tropical y, en consecuencia, las conclusiones derivadas de los resultados tienen una serie de limitaciones: (I) los patrones de asignación de biomasa en especies cambian con la ontogenia y (II) los cambios ontogenéticos con respecto a la tolerancia a la luz y al agua, la funcionalidad de los rasgos y las variaciones en el patrón y magnitud de la plasticidad pueden llevar a resultados contrastantes con las mismas especies estudiadas en etapas posteriores de la vida. Finalmente, puesto que los datos se obtuvieron únicamente a partir de gradientes de irradiación y agua, los resultados están restringidos a un entorno ecológico particular y se tienen muy pocos conocimientos sobre los rasgos funcionales y la plasticidad que confieren tolerancia a otros factores ambientales estresantes bajo entornos ecológicos diferentes, por tanto, se recomienda ampliar el alcance en nuevos trabajos sobre esta y más especies del bosque seco, con el fin de llegar a comprender las respuestas plásticas para predecir y gestionar los efectos del cambio climático en las especies nativas de ecosistemas en peligro.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alvarado, D. P. y Otero, J. T. 2015. Distribución Espacial Del Bosque Seco Tropical En El Valle Del Cauca, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 20(3): 141–153.
- Alvear, W. B. 2012. Plan de desarrollo 2012-2020 “ SIEMPRE ADELANTE”. Alcaldía municipal, Usiacurí, Atlántico, Colombia. 88 p.
- Aranda, I., Ramírez-Valiente, J. A. y Rodríguez-Calcerrada, J. 2003. Características funcionales que influyen en la respuesta a la sequía de las especies del género *Quercus*: variación inter- e intra-específica. *Tree Physiology*, 25(1): 1–14.
- Aranda, I., Aldea, A., Míguez, M. P., Puértolas, J., Jiménez, M. D., Alberto, J. y Carrión, P. 2005a. Efecto de la luz y la sequía sobre la anatomía foliar de plantas de alcornoque (“*Quercus suber*” L.). *Cuadernos de la Sociedad española de Ciencias Forestales*, 20: 117–121.
- Aranda, I., Castro, L., Pardos, M., Gil, L. y Pardos, J. A. 2005b. Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management*, 210: 117–129.
- Aranda, I., Pardos, M., Puértolas, J., Jiménez, M. D. y Pardos, J. A. 2007. Water-use efficiency in cork oak (*Quercus suber*) is modified by the interaction of water and light availabilities. *Tree Physiology*, 27(5): 671–677.
- Avramov, S., Pemac, D. y Tucić, B. 2007. Phenotypic plasticity in response to an irradiance gradient in *Iris pumila*: Adaptive value and evolutionary constraints. *Plant Ecology*, 190(2): 275–290.
- Bakr, E. 2005. A new software for measuring leaf area, and area damaged by *Tetranychus urticae* Koch. *Journal of Applied Entomology*, 129(3): 173–175.
- Balaguer, L., Balaguer, L., Manrique, E., y Manrique, E. 2001. Population

- divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology*, 15: 124–135.
- Bestelmeyer, B. T., Okin, G. S., Duniway, M. C., Archer, S. R., Sayre, N. F., Williamson, J. C. y Herrick, J. E. 2015. Desertification, land use, and the transformation of global drylands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(1): 28–36.
- Bradshaw, A. D. y Hardwick, K. 1989. Evolution and stress—genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37: 137–155.
- Bradshaw, A. D. 2006. Unraveling phenotypic plasticity - why should we bother?. *New Phytologist*, 170: 644-647.
- Bullock, S. H., Mooney, H. A. y Medina, E. 2009. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge. 450 p.
- Cai, J., Zeng, Z., Connor, J. N., Huang, C. Y., Melino, V., Kumar, P. y Miklavcic, S. J. 2015. RootGraph: A graphic optimization tool for automated image analysis of plant roots. *Journal of Experimental Botany*, 66(21): 6551–6562.
- Cárdenas, D. y Salinas, N. R. 2007. *Libro Rojo de plantas de Colombia. Volúmen 4. Especies maderables amenazadas: primera parte. Serie de libros rojos de especies amenazadas de Colombia*. Bogotá, Colombia. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI - Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 232 p.
- Ceccon, E., Huante, P. y Rincón, E. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(2): 305–312.
- Chapin, S. F., Matson, P. A. y Mooney, H. A. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York, New Yor, USA.
- Crick, J. y Grime, J. P. 1987. Morphological plasticity and mineral in two

herbaceous nutrient capture of contrasted species ecology. *New Phytologist*, 107: 403–414.

- Damasceno, J. O., Ruas, E. A., Rodrigues, L. A., Ruas, C. F., Bianchini, E., Pimenta, J. A. y Ruas, P. M. 2011. Genetic differentiation in *Aspidosperma polyneuron* (Apocynaceae) over a short geographic distance as assessed by AFLP markers. *Genetics and Molecular Research : GMR*, 10(2): 1180–1187.
- De la Riva, E. G., Pérez-Ramos, I. M., Navarro-Fernández, C. M., Olmo, M., Marañón, T. y Villar, R. 2014. Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas*, 23(2): 82–89.
- Devia, C. A., Moncaleano, A. M. y Niño, L. M. 2014. Flora del bosque seco de los archipiélagos Islas del Rosario y San bernardo. Incoder- Universidad Jorge Tadeo Lozano. Cartagena, Colombia. 99 p.
- Falcão, H. M., Medeiros, C. D., Silva, B. L. R., Sampaio, E. V. S. B., Almeida-Cortez, J. S. y Santos, M. G. 2015. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. *Forest Ecology and Management*, 340: 62–69.
- Fernández, F., Bernate, J. F. y Melo, O. 2013. Diversidad arbórea y prioridades de conservación de los bosques secos tropicales en el sur del departamento del Tolima en el valle del río Magdalena, Colombia. *Actualidades Biológicas*, 35(99): 161–183.
- Flores-Luna, W., Estrada-Medina, H., Jiménez-osornio, J. y Pinzón-lópez, L. 2012. Effect of Water Stress on Growth and Water use Efficiency of Tree Seedlings of Three Deciduous Species. *Terra Latinoamericana*, 30(4): 343–353.
- Fonseca, M. G., Martini, a M. Z. y Dos Santos, F. A. M. 2004. Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast

- Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 15(1): 41–48.
- Freschet, G. T., Cornelissen, J. H. C., van Logtestijn, R. S. P. y Aerts, R. 2010. Evidence of the “plant economics spectrum” in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98(2): 362–373.
- García, H., Corzo, G., Isaacs, P. y Etter, A. 2014. Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: insumos para su gestión. 229-251 p. En: Pizano, C y García, H. (Ed.), *el bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de investigaciones biológicas Alexander Von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia. 353 p.
- García Lozano, D., Mesa López, N. y Ocampo Guerrero, M. 2015. Estandarización del protocolo de desinfección para la micropropagación de *Aspidosperma polyneuron*. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 17(2): 76–84.
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P. y Reznick, D. N. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21(3): 394–407.
- Gomes da Silva, R. y Ribeiro da Silva, M. 2015. Effects of water management on growth, irrigation efficiency and initial development of *Aspidosperma polyneuron* seedlings. *African Journal of Agricultural Research*, 10(35): 3562–3569.
- Gratani, L., Covone, F. y Larcher, W. 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees*, 20: 549–558.
- Gratani, L. 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Advances in Botany*, 2014: 1–17.
- Hanna, M. J. 2012. Plan De Desarrollo Municipal De Luruaco. 2012-2015. Gabinete Municipal De Luruaco. Atlántico, Colombia. 116 p.
- Hasselquist, N. J., Allen, M. F. y Santiago, L. S. 2010. Water relations of

evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia*, 164: 881–890.

Hernández, C., Hurtado, G., Ortiz, Q. y Walschbulger, C. 1992. Unidades biogeográficas de Colombia. 100-151 p. En: Halffter, G. (Ed.). *Diversidad biológica de Iberoamérica volumen I*. Acta Zoológica Mexicana, México. 390 p.

Hernández-Verdugo, S., González-Sánchez, R. A., Porras, F., Parra-Terraza, S., Valdez-Ortiz, A., Pacheco-Olvera, A. y López-España, R. G. 2015. Plasticidad fenotípica de poblaciones de chile silvestre (*Capsicum annuum* Var. *glabriusculum*) en respuesta a disponibilidad de luz. *Botanical Sciences*, 93(2): 275–290.

Hobbie, S. E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, 70(10): 336–339.

Holmgren, M., Gómez-Aparicio, L., Quero, J. L. y Valladares, F. 2012. Non-linear effects of drought under shade: Reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia*, 169(2): 293–305.

IAvH, Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander Von Humboldt. 2011. Declaratoria distrito regional de manejo integrado Luriza. Bogotá D. C., Colombia, 6 p.

IBM Corp. Released 2016. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 24.0. Armonk, NY: IBM Corp.

IUCN. Lista roja de especies amenazadas de la IUCN versión 2019. <http://www.iucnredlist.org>. Consultado el 21 de Agosto de 2019.

Londoño, V. y Torres, A. 2014. Estructura y composición de un bosque seco tropical en regeneración en Bataclán (Cali, Colombia). *Colombia Forestal*, 18(1): 71–85.

Marilza de Carvalho, V. y Pires da Silva Machado, M. de F. 2004. Esterase

polymorphism in remanant populations of *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg. (APOCYNACEAE). *Sociedad de Investigações Florestais*, 28(5): 625–631.

Marulanda, L. O., Uribe, A., Velásquez, P., Montoya, M. Á., Idárraga, Á., López, M. C. y López, J. M. 2003. Estructura y composición de la vegetación de un fragmento De bosque seco en San Sebastián, Magdalena (Colombia).I. Composición de plantas vasculares. *Actualidades Biológicas*, 25(78): 17-30.

Matezans, S. y Valladares, F. 2004. El papel de la plasticidad fenotípica en la respuesta de la vegetación mediterránea al cambio global. 377–384 p. En: Herrero, A. y Zavala, M. A. (Ed.). *Los Bosques y la Biodiversidad Frente al Cmbio Climático: Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación en España*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, España. 614 p.

Medeiros, C. D., Angeles, L., Pereira, S. C. F., Pernambuco, U. De, & Almeida-cortez, J. S. 2014. Physiologic plasticity of *Aspidosperma pyriformium* Mart. (Apocynaceae) on different successional stages. *Universidade Federal de Minas Gerais*, (August): 2–3.

Mendoza-C., H. 1999. Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región Caribe y el Valle del río Magdalena, Colombia. *Caldasia*, 21(1): 70–94.

Moczek, A. P. 2015. Developmental plasticity and evolution—quo vadis? *Heredity*, 115(4): 302–305.

Montenero, A. E. R. 2008. Plan de dedsarrollo Luruaco-Atlántico 2008-2011. “Un salto hacia el progreso social”. Atlántico, Colombia. 262 p.

Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F. y Kleunen, M. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15: 684–692.

- Niinemets, Ü. y Valladares, F. 2006. Tolerance To Shade, Drought, and Waterlogging of Temperate Northern Hemisphere Trees and Shrubs. *Ecological Monographs*, 76(4): 521–547.
- Niinemets, Ü. y Valladares, F. 2004. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: Optimality and constraints. *Plant Biology*, 6: 254–268.
- Niinemets, Ü. y Kull, K. 1994. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *Forest Ecology and Management*, 70: 1–10.
- Núñez-farfán, J., Careaga, S. A., Fornoni, J., Ruiz-Montoya, L. y Valverde, P. L. 2003. La evolución de la plasticidad fenotípica. *Revista Especializada En Ciencias Químico-Biológicas*, 6(1): 16–24.
- Otegui, M. B., Ojeda, D. S., Totaro, M. E., Eibl, B. I., Valdés, M. B. y Mallozzi, G. Y. 2016. Comportamiento y Longevidad de *Aspidosperma polyneuron* Müll . Arg . frente al Ultrasecado. *Repositorio Español de Ciencia y Tecnología*, 18(25): 15–19.
- Palacio-lópez, K. y Rodríguez-lópez, N. 2008. Phenotypic Plasticity in *Lippia alba* (Verbenaceae) in Response to Water Availability in Two Light Environments. *Acta Biologica Colombiana*, 13(1): 187–198.
- Pardos, J. A. 2004. La ecofisiología en el ámbito forestal. *Sciedad Española de Ciencias Forestales*, 20: 11–23.
- Peperkorn, R., Werner, C. y Beyschlag, W. 2005. Phenotypic plasticity of an invasive *Acacia* versus two native Mediterranean species. *Functional Plant Biology*, 32(10): 933–944.
- Pérez, P., González Barberá, G. y Conesa García, C. 2015. Estimación de la humedad del suelo a niveles de capacidad de campo y punto de marchitez mediante modelos predictivos a escala regional. *Boletín de La Asociación de Geógrafos Españoles*, 68: 325–345.

- Pizano, C. y García, H. 2014. El bosque seco tropical en Colombia. Instituto de investigaciones de recursos biológicos Alexander Von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia. 353 p.
- Prider, J. N. y Facelli, J. M. 2004. Interactive effects of drought and shade on three arid zone chenopod shrubs with contrasting distributions in relation to tree canopies. *Functional Ecology*, 18: 67–76.
- Quero, J. L., Villar, R., Marañón, T., Murillo, A. y Zamora, R. 2008. Respuesta plástica a la luz y al agua en cuatro especies mediterráneas del género *Quercus* (Fagaceae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 81(3): 373–385.
- Quero, J. L., Marañón, T. y Villar, R. 2004. Tasas de fotosíntesis en plantulas de alcornoque y roble en distintos micrositios dentro del sotobosque. *Almoraima*, 31: 101–110.
- Quero, J. L., Villar, R., Marañón, T. y Zamora, R. 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: Physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, 170(4): 819–834.
- Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G. A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M. M., Fagundes, M. Fernández, G. W. Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Cerdeira, L., Powers, J. S., Neves, F. de S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R. y Sánchez-Montoya, G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258(6): 1014–1024.
- Rendón, B. y Nuñez-Farfán, J. 2000. Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of annual *Anoda cristata* (Malvaceae) growing in two contrasting habitats. *Plant Ecology*, 00: 1–9.
- Reynolds, J. F., Stafford Smith, D. M., Lambin, E. F., Turner, B. L., Mortimore, M., Batterbury, S. P. J., Downing, T. E., Dowlatabadi, H., Fernández, R. J., Herrick, J. E., Huber-Sannwald, E., Jiang, H., Leemans, R., Lynam, T.,

- Maestre, F. T., Ayarza, M. y Walker, B. 2007. Global desertification: Building a science for dryland development. *Science*, 316: 847–851.
- Ribas, L. L. F., Zanette, F., Kulchetscki, L. y Guerra, M. P. 2005. Micropropagación de *Aspidosperma polyneuron* (peroba-rosa) a partir de segmentos nodais de mudas juvenis. *Revista Árvore*, 29(4): 517–524.
- Ribeiro da Silva, R., Araujo de Freitas, G. A. de F. , Vaz de Melo, A., Gottardo Pietralonga, A., De Souza Aguiar, R., Mucci Pelúzio, J. y Rodrigues Nascimento, I. 2010. Potential early development of *Aspidosperma polyneuron* Müll in rehabilitation projects of degraded area in southeastern Amazon. *Pesquisa Aplicada & Agrotecnologia*, 3(1): 87–94.
- Robson, T. M., Rodríguez-Calcerrada, J., Sánchez-Gómez, D. y Aranda, I. 2009. Summer drought impedes beech seedling performance more in a sub-Mediterranean forest understory than in small gaps. *Tree Physiology*, 29: 249–259.
- Rodríguez, G. M., Banda, K., Reyes, S. P. y Estupiñán, A. C. 2012. Lista comentada de las plantas vasculares de bosques secos prioritarios para la conservación en los departamentos de Atlántico y Bolívar (Caribe colombiano). *Biota Colombiana*, 13: 7–39.
- Rodríguez, J. 2007. Influencia de la luz y la sequía estival en la respuesta funcional de brinzales de *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. y *Quercus pyrenaica* Willd.: Implicaciones para la regeneración. Universidad politécnica de Madrid, Tesis Doctoral, 243 p.
- Saha, P., Sade, N., Arzani, A., Rubio Wilhelmi, M. del M., Coe, K. M., Li, B. y Blumwald, E. 2016. Effects of abiotic stress on physiological plasticity and water use of *Setaria viridis* (L.). *Plant Science*, 251: 128–138.
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F. y Zavala, M. 2006a. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiology*, 26(11): 1425–1433.

- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F. y Zavala, M. A. 2006b. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability, trade-off and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*, 170: 795–806.
- Sánchez-Gómez, D., Zavala, M. A. y Valladares, F. 2008. Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species. *Annals of Forest Science*, 65(3): 311.
- Sanmartín, D., Angarita, D. y Mercado, J. 2016. Estructura y composición florística del bosque seco tropical de Sanguaré-Sucre (Colombia). *Ciencia En Desarrollo*, 7(2): 43.
- Schlichting, C. D. y Levin, D. A. 1984. Phenotypic plasticity of annual *Phlox*: tests of some hypotheses. *American Journal of Botany*, 71(2): 252–260.
- Simanca, R. y Martínez, N. 2010. Nueva técnica de captura para evaluar la estratificación vertical de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en el bosque seco tropical, Colombia. *Boletín de La Sociedad Entomológica Aragonesa*, 46: 311–318.
- Simth, T. y Huston, M. 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio*, 83: 49–69.
- Souza, B. D., Meiado, M. V., Rodrigues, B. M. y Santos, M. G. 2010. Water relations and chlorophyll fluorescence responses of two leguminous trees from the Caatinga to different watering regimes. *Acta Physiologiae Plantarum*, 32(2): 235–244.
- Sultan, S. E. 1987. Evolutionary Implications of Phenotypic Plasticity in Plants. *Evolutionary Biology*, 21: 127–178.
- Sultan, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5(12): 537–542.
- Sultan, S. E. 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity.

Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 6: 227–233.

- Tilman, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession, *Oikos*, 58: 3-15.
- Torezan, J. M. D., De Souza, R. F., Ruas, P. M., De Fátima Ruas, C., Camargo, E. H. y Vanzela, A. L. L. 2005. Genetic variability of pre and post-fragmentation cohorts of *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg. (Apocynaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48(2): 171–180.
- Valeiro, A. F., Farinha Watzlawick, L., Tabolka dos Santos, R., Silvestre, R. y Soares Koehler, H. 2008. Determinação da densidade básica da madeira de Peroba (*Aspidosperma Polyneuron* Muell. Arg.) ao longo do fuste. *Revista Caatinga*, 21(3): 54–58.
- Valladares, F., Martinez-Ferri, E., Balaguer, L., Perez-Corona, E. y Manrique, E. 2000a. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: A conservative resource-use strategy?. *New Phytologist*, 148(1): 79–91.
- Valladares, F. y Pearcy, R. W. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: A field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment*, 25(6): 749–759.
- Valladares, F. 2003. Light Heterogeneity and Plants: from Ecophysiology to Species Coexistence and Biodiversity. *Progress in Botany*, 64: 439–471.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martinez-Ferri, E., Perez-Corona, E. y Manrique, E. 2002a. Plasticity, instability and canalization: Is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems?. *New Phytologist*, 156(3): 457–467.
- Valladares, F., Chico, J., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E.

- y Dreyer, E. 2002b. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees - Structure and Function*, 16(6): 395–403.
- Valladares, F., Dobarro, I., Sánchez-Gómez, D. y Pearcy, R. W. 2005. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: Scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany*, 56: 483–494.
- Valladares, F., Gianoli, E. y Gómez, J. M. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176(4): 749–763.
- Valladares, F., Sánchez-Gómez, D., y Zavala, M. A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94(6): 1103–1116.
- Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Julio, J., Corcuera, L. y Sisó, S. 2004. Estrés hídrico : ecofisiología y escalas de la sequía. 163-190 p. En: Valladares, F. (Ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. 590 p.
- Valladares, F., Wright, S. J., Lasso, E., Kitajima, K. y Pearcy, R. W. 2000b. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 81(7): 1925–1936.
- Van Kleunen, M. y Fischer, M. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166: 49–60.
- Vilagrosa, A., Cortina, J., Rubio, E., Trubat, R., Chirino, E., Gil-Pelegrín, E. y Vallejo, V. R. 2005. El papel de la ecofisiología en la restauración forestal de ecosistemas mediterráneos. *Investigación Agraria: Sistema y Recursos Forestales*, 14(3): 446–461.
- Villamizar, J., Rodríguez, N. y Tezara, W. 2012. Plasticidad fenotípica en plantas de *Lippia dulcis* (Verbenaceae) sometidas a déficit hídrico. *Acta Biológica*

Colombiana, 17(2): 363–378.

Villar, P. 2003. Importancia de la calidad de plantas en los proyectos de revegetación, 66–30 p. En: Rey-Benayas, J.M., Espigares Pinilla, T. y Nicolau Ibarra, J.M. (Ed.). Restauración de Ecosistemas Mediterráneos. Universidad de Alcalá / Asociación Española de Ecología Terrestre. España. 249 p.

Vitola, F., Mercado, J. y Mendoza, H. 2017. Estructura y Composición Florística del Bosque Seco Tropical en los Montes de María (Sucre - Colombia). Ciencia En Desarrollo, 8(1): 71–82.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Upper Saddle River, NJ, USA: Prentice Hall. 944 p.

## ANEXOS

La tabla a continuación muestra la relación entre los objetivos, la metodología específica para lograrlos y el resultado asociado a cada uno de ellos.

<b>Objetivo</b>	<b>Método</b>	<b>Resultado</b>
-----------------	---------------	------------------

Estimar el grado de respuesta plástica de los rasgos morfológicos y fisiológicos.	Toma de datos fisiológicos.	Tabla 4 que muestra los valores promedios por tratamiento, rasgo y localidad. Tabla 5 con las comparaciones estadísticas según los factores luz, agua y procedencia.
	Toma de datos morfológicos.	
	Cálculo del índice RDPIs.	Fig. 11 que muestra la plasticidad por rasgo y por localidad.
	Normas de reacción.	Fig. 13, 14, 15 y 16 que muestra la trayectoria fenotípica de cada rasgo en los tres tratamientos lumínicos y los dos hídricos.
Establecer diferencias en la plasticidad fenotípica en función de la procedencia y tipo de rasgo.	ANOVA de dos vías para los efectos de la procedencia y tipo de rasgo.	Tabla 6 donde se muestran diferencias entre la plasticidad fenotípica según el tipo de rasgo y la interacción localidad x rasgo.
	ANOVA de una vía y prueba de Tukey con el factor localidad-tipo de rasgo.	Fig. 12 que muestra las diferencias entre grupos por localidad y tipo de rasgo.
Determinar la contribución de la plasticidad de rasgos morfológicos y fisiológicos en la aclimatación a la disponibilidad de luz y agua.	Cálculo de la supervivencia.	Fig. 10 que muestra las comparaciones entre la supervivencia por tratamientos. E inciso 6.1 que detalla en análisis de dichas gráficas.
	Cálculo de la plasticidad a la luz y de la plasticidad al agua.	Tabla 7 con resultados de las correlaciones y su significancia.
	Correlación de Spearman.	