

**UNIVERSIDAD NACIONAL JORGE BASADRE GROHMANN, TACNA**

**Facultad de Ciencias**

**Escuela Profesional de Biología-Microbiología**

**Plasticidad fenotípica en plantas de *Origanum  
vulgare* 'Nigra' (orégano) en respuesta al  
estrés hídrico en condiciones  
de invernadero**

**TESIS**

**Presentada por:**

**Bach. FRANCO NERY LIÑÁN VIGO**

**Para optar el título profesional de:**

**BIÓLOGO-MICROBIÓLOGO**

**TACNA-PERÚ**

**2018**

**UNIVERSIDAD NACIONAL JORGE BASADRE GROHMANN, TACNA**  
**FACULTAD DE CIENCIAS**

TESIS N° 315

TÍTULO PROFESIONAL DE:  
**BIÓLOGO-MICROBIÓLOGO**

El Secretario Académico de la Facultad de Ciencias, certifica que por Resolución de Facultad N° 9132-2018-FACI-UN/JBG, el Consejo de Facultad ha designado como jurados para la sustentación de la tesis: **Plasticidad fenotípica en plantas de *Origanum vulgare* 'Nigra' (orégano) en respuesta al estrés hídrico en condiciones de invernadero**, el mismo que está conformado por:

Presidente: DR. DALADIER MIGUEL CASTILLO COTRINA

Secretario: BLGO. VÍCTOR HUGO CARBAJAL ZEGARRA


Miembro: MBLGA. LIDUVINA SULCA QUISPE

Para examinar y calificar el trabajo de Tesis, sustentado en acto público el día 17 de agosto del 2018, presentado por el Bachiller **FRANCO NERY LIÑÁN VIGO** de la Escuela Profesional de Biología-Microbiología.

Los miembros del Jurado Calificador, en forma individual y secreta, emitió su calificación con el siguiente resultado: Aprobado por **UNANIMIDAD**, con el calificativo de **SOBRESALIENTE** y promedio de 17.

Para ratificar lo detallado, firman:

  
\_\_\_\_\_  
**PRESIDENTE**

  
\_\_\_\_\_  
**MIEMBRO**

  
\_\_\_\_\_  
**SECRETARIO**

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi asesor Mgr. Giovanni Aragón Alvarado, por sus sugerencias, consejos y confianza.

A mi madre y a mi padre, por la confianza y paciencia brindada durante todo este tiempo.

Al Dr. Oscar Fernández, por facilitarme el invernadero donde se desarrolló el presente trabajo.

A Julio Gonzáles y Esther Condori del Laboratorio de Biotecnología Vegetal por su ayuda y motivación.

A la Universidad Jorge Basadre Grohmann, por financiar la presente tesis con fondos del Canon, Sobre canon y Regalías mineras, convocatoria 2016-I.

Finalmente, a las diferentes personas que de una u otra forma me motivaron en la realización del presente trabajo.

## CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Hipótesis	3
1.2. Objetivos	3
II. MARCO TEÓRICO	4
2.1. Estrés hídrico y las plantas	4
2.2. Respuestas de las plantas al estrés hídrico	7
2.3. Plasticidad fenotípica	11
2.4. Tipos de plasticidad fenotípica	13
2.5. Estimación de la plasticidad fenotípica	20
2.6. El orégano	26
2.7. Taxonomía	31
2.8. Variedades de orégano	31
III. MATERIALES Y MÉTODOS	32
3.1. Lugar de experimentación	32
3.2. Material vegetal	32

3.3. Diseño de investigación	32
3.4. Metodología	33
IV. RESULTADOS	40
4.1. Expresión fenotípica bajo estrés hídrico	40
4.2. Patrones de las respuestas fenotípicas	45
4.3. Estimación de la magnitud de la plasticidad fenotípica	53
V. DISCUSIÓN	55
VI. CONCLUSIONES	61
VII. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	63
VIII. ANEXOS	77

## ÍNDICE DE ANEXOS

ANEXO 1: Valores de la expresión fenotípica en cada tratamiento.	77
ANEXO 2: Tratamientos utilizados.	79
ANEXO 3: Matrices para el cálculo del índice de plasticidad basado en distancias relativas (RDPI)	80
ANEXO 4: Distancias relativas (Magnitudes).	84
ANEXO 5: Fotografías de <i>Origanum vulgare</i> 'Nigra'.	96
ANEXO 6: Plantas de orégano 'Nigra' cosechadas, después de 90 días en los tratamientos, para la evaluación de caracteres.	97

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Ejemplo de norma de reacción. (Sultan, 2000)	21
Figura 2.	Ejemplo de una norma de reacción plana, denotando ausencia de plasticidad fenotípica. (Chambel et al., 2005)	22
Figura 3.	Plasticidad pasiva vs plasticidad activa. (modificado de van Kleunen & Fischer, 2005)	23
Figura 4.	Normas de reacción de los caracteres: Número de hojas, área foliar y área foliar específica.	46
Figura 5.	Normas de reacción de los caracteres: Número de ramas y ratio de longitud de ramas.	48
Figura 6.	Normas de reacción de los caracteres: Longitud de raíz y longitud de raíz específica.	49
Figura 7.	Norma de reacción de la biomasa total.	50
Figura 8.	Norma de reacción de la relación raíz/vástago.	51
Figura 9.	Normas de reacción de los caracteres: Fracción de masa foliar, Fracción de masa radicular y Fracción de masa de ramas.	52

## RESUMEN

El presente trabajo tuvo como objetivo determinar la magnitud de la plasticidad fenotípica de *Origanum vulgare* 'Nigra' en respuesta al estrés hídrico, a través de sus caracteres morfológicos y de asignación de biomasa. El trabajo se realizó en el invernadero situado en el fundo los Pichones y en el Laboratorio de Biotecnología Vegetal de la UNJBG, durante los meses de julio a noviembre del 2017. Se utilizó un diseño completamente al azar, tres tratamientos y 5 repeticiones por tratamiento. La diferencia entre los tratamientos fue el contenido hídrico relativo de cada uno. Después de 90 días desde el establecimiento de las plantas en los tratamientos estas fueron cosechadas para evaluar los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa. Las normas de reacción arrojaron plasticidad para los caracteres morfológicos y el índice de plasticidad permitió determinar que la respuesta plástica morfológica fue mayor que la de asignación de biomasa.

## **ABSTRACT**

The present work had the objective of determine the magnitude of the phenotypic plasticity of *Origanum vulgare* 'Nigra' in response to water stress, through its morphological and biomass allocation traits. This work was done in the greenhouse placed at "fundo los Pichones" and the Laboratorio de Biotecnología Vegetal -UNJBG, from July to November of 2017. A completely random design was used, with three treatments and five repetitions per treatment. The difference between treatments was the relative water content. After 90 days, from the establishment of the plants in the treatments, plants were harvested in order to assess morphological and biomass allocation traits. The reaction norms evidenced plasticity in the morphological traits and the plasticity index allowed determine that the morphological plastic response was larger than the biomass allocation response.

## I. INTRODUCCIÓN

El agua es un factor fundamental para el crecimiento vegetal, por ello, el estrés hídrico es una gran limitante para todas las plantas en el planeta. Tanto en ecosistemas naturales como en los cultivos, las plantas están expuestas a algún grado de estrés hídrico, siendo el más común el estrés causado por déficit hídrico o escasez de agua, y cuyo efecto generalmente se refleja en una disminución de la biomasa, el crecimiento total y finalmente la supervivencia de las plantas.

Frente a la escasez de recursos, como el agua, las plantas poseen diferentes mecanismos para mitigar los efectos de la escasez. Uno de estos mecanismos es la plasticidad fenotípica que se traduce en una expresión fenotípica dependiente del ambiente, la cual permite la aclimatación ante cambios de las condiciones ambientales mejorando el uso y captación de los recursos limitantes, así como la supervivencia de las especies y su posterior adaptación a las nuevas condiciones ambientales, aumentando la capacidad de distribuirse en diferentes hábitats. Los ajustes plásticos se pueden observar en diferentes caracteres, como morfológicos o de asignación de biomasa y la magnitud de la respuesta de cada carácter es específica de cada factor ambiental evaluado, así caracteres que son plásticos para la disponibilidad de luz pueden no serlo para la concentración

de nutrientes o la disponibilidad hídrica. De este modo la capacidad de ajustes plásticos varía ampliamente entre especies vegetales. Por ello conocer este tipo de respuestas es importante ya que los procesos de desertificación en diferentes partes del planeta, harán que la mayoría de plantas crezcan bajo condiciones de estrés hídrico.

Se trabajó con *Origanum vulgare*, planta aromática proveniente del mediterráneo, sobre la cual se han realizado diversos trabajos de la calidad de los componentes de sus aceites esenciales; sin embargo, la respuesta de la planta a diferentes situaciones estresantes es escasa. Debido a los diversos usos de esta planta, así como su importancia como cultivo en la región, se plantea este estudio que busca determinar la magnitud de la plasticidad fenotípica de la variedad 'Nigra', en respuesta al estrés hídrico. Para ello se evalúa la expresión fenotípica de diversos caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en diferentes ambientes, estos ambientes se representan como tratamientos que difieran en el contenido de agua en el suelo. A partir de las diferencias en la expresión de los caracteres se elaboran los patrones de respuesta, para visualizar la magnitud de la plasticidad y adicionalmente se recurre a un índice de plasticidad para cuantificar dicha magnitud, permitiendo identificar qué caracteres son más plásticos en el orégano 'Nigra'.

## **1.1. Hipótesis**

*Origanum vulgare* 'Nigra' (orégano) responde con plasticidad fenotípica al estrés hídrico en condiciones de invernadero.

## **1.2. Objetivos**

### **1.2.1. Objetivo general**

- Determinar la magnitud de la plasticidad fenotípica de *Origanum vulgare* 'Nigra' en respuesta al estrés hídrico en condiciones de invernadero.

### **1.2.2. Objetivos específicos**

- Evaluar los cambios fenotípicos de los caracteres morfológicos en respuesta al estrés hídrico.
- Evaluar los cambios fenotípicos de caracteres de asignación de biomasa en respuesta al estrés hídrico.
- Identificar los patrones de respuesta fenotípica en los caracteres morfológicos y de asignación de biomasa en respuesta al estrés hídrico.
- Determinar en qué conjunto de caracteres, morfológicos o de asignación de biomasa, la plasticidad fenotípica es mayor.

## **II. MARCO TEÓRICO**

### **2.1. Estrés hídrico y las plantas**

Uno de los factores ambientales más limitantes para las plantas, tanto en ecosistemas naturales como para la productividad agrícola, es el agua (Larcher, 1995; Taiz & Zeiger, 2002; Kirkham, 2005). Este recurso es el mayor componente de las plantas, constituyendo del 80 al 95% de la masa de los tejidos de las especies no leñosas. Es el solvente más abundante y conocido y, como tal, actúa como medio del movimiento de las moléculas dentro y entre células, y provee el medio apropiado para muchas reacciones bioquímicas, además de participar de estas, distribuye moléculas orgánicas importantes como la sacarosa a través del floema, iones inorgánicos (nutrientes desde la raíz hacia las hojas a través de la xilema) y gases atmosféricos como el CO<sub>2</sub> (Fitter & Hay, 2002; Taiz & Zeiger, 2002).

Debido a la gran importancia del agua en las plantas, una cantidad limitada o excesiva de agua para estas constituye una situación estresante (Moreno, 2009), ya sea por condiciones de déficit hídrico o por anegamiento del suelo, donde la disponibilidad

de oxígeno para las raíces se reduce (Ernst, 1990), siendo más común el estrés causado por una cantidad limitada de agua o déficit hídrico (Schulze, Robichaux, Grace, Rundel & Ehleringer, 1987; Basurto, Núñez, Pérez & Hernández, 2008).

El agua se mueve a través de las plantas desde el suelo pasando por la raíz hasta las hojas por una diferencia del potencial hídrico, donde el potencial más negativo está presente en las hojas, y desde las hojas el agua se evapora hacia la atmósfera, de la cual captan el CO<sub>2</sub>, en un proceso denominado transpiración. En un ambiente escaso de agua se desarrolla un estrés por déficit hídrico, debido a que la pérdida de esta a través de las hojas excede la absorción de la misma (Taiz & Zeiger, 2002; Lawlor & Tezara, 2009; Moreno, 2009).

El estrés hídrico afecta a la fotosíntesis, debido a que la transpiración está relacionada con la captación de CO<sub>2</sub>, ya que ambos ocurren en las hojas, a través de las estomas, (Schulze et al., 1987; Chaitanya, Jutur, Sundar & Ramachandra, 2003; Lawlor & Tezara, 2009). Además de la reducción de la tasa fotosintética como del suministro de CO<sub>2</sub>, la enzima ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCO) disminuye en cantidad, y en actividad, como consecuencia de esto la fotorrespiración aumenta,

asegurando la reposición parcial del sustrato para la función de carboxilasa de la RuBisco, pero al mismo tiempo se generan productos reactivos de oxígenos causando estrés oxidativo, el cual daña a los cloroplastos (Lisar, Motafakkerazad, Hossain & Rahman, 2012).

Junto con la fotosíntesis, el estrés hídrico afecta otras funciones de la planta como la expresión génica y consecuentemente la síntesis de nuevas proteínas, por lo tanto, la calidad y cantidad de proteínas en la planta se reduce. La nutrición mineral también se ve comprometida por el estrés, ya que el agua sirve como medio de transporte a los nutrientes. Se observan, además, cambios morfológicos en las hojas, como el tamaño y número de estomas y variaciones en la relación raíz/vástago. La acumulación del ácido abscísico (ABA) también es característica de las plantas que experimentan estrés hídrico, y otros tipos de estrés ambiental, pues estimula la expresión de genes involucrados con la resistencia al estrés, además de inducir el cierre de los estomas por la acumulación de este en las células oclusivas (Moreno, 2009; Lisar et al., 2012).

## **2.2. Respuestas de las plantas al estrés hídrico**

Las respuestas al estrés hídrico involucran cambios a nivel molecular, anatómico y morfológico en toda la planta, y dependen de la intensidad y duración del estrés. Las respuestas bioquímicas y moleculares tienen como resultado el restablecimiento de la homeostasis celular y la protección estructural frente al estrés. Las estrategias para hacer frente al estrés involucran estrategias de evasión o tolerancia al estrés hídrico, una respuesta temprana usualmente ayuda a sobrevivir a la planta (Valladares et al., 2008; Lissner et al., 2012).

Muchas actividades dependientes del turgor como la expansión celular y elongación de raíces son sensibles al déficit hídrico (Taiz & Zeiger, 2002; Ostonen et al., 2007). Si la expansión celular se limita, entonces la expansión foliar también, por lo que el área foliar será más pequeña, de esta forma el área de transpiración será menor y así se conserva mejor el agua. Además del tamaño reducido, el grosor de las hojas, indicado por una reducción del área foliar específica (SLA), tiende a incrementarse, de forma que exista mayor mesofilo fotosintético en relación a superficie transpirante (Fitter & Hay, 2002; Taiz & Zeiger, 2002). La reducción del área foliar y el área foliar específica no solo están relacionadas con el balance

hídrico de la planta, al tener el fin de reducir la transpiración, sino también se relacionan con el equilibrio térmico de la planta, porque su reducción, reduce la capa límite de la hoja, acompañada de un aumento en la densidad de estomas en muchas especies. Estas respuestas reducen la resistencia estomática que es inversamente proporcional a la transpiración (Fitter & Hay, 2002; Valladares, 2003; Kirkham, 2005).

El desarrollo del sistema radicular observado desde la relación raíz/vástago, gobernado por el balance funcional entre el consumo de agua por las raíces y la tasa fotosintética del vástago, también varía en respuesta a este estrés, de modo que, si la expansión de las hojas se ve ralentizada junto con un consumo reducido de carbono por estas, una mayor proporción de fotosintatos de la planta pueden ser distribuidos al sistema radicular para crecer más, para alcanzar zonas húmedas de donde captar agua, sin embargo esto no sucede en la etapa reproductiva de las plantas donde los fotosintatos se distribuyen principalmente hacia los frutos, por lo que el crecimiento radicular será menos pronunciado, siendo así las plantas más sensibles al estrés hídrico durante la reproducción (Taiz & Zeiger, 2002; Moreno, 2009).

Cuando la transpiración es excesiva, una respuesta inmediata de las plantas es el cierre de los estomas, un proceso donde interviene el ácido abscísico (ABA). El ABA se sintetiza continuamente en las células del mesofilo, acumulándose en los cloroplastos y cuando el mesofilo se deshidrata, este se libera hasta las células oclusivas para cerrar el ostiolo, además que se sintetiza más ABA a mayor velocidad para prolongar el efecto del cierre inicial (Fitter & Hay, 2002; Taiz & Zeiger, 2002).

Otras respuestas son: una mayor resistencia cuticular (el cierre de estomas cesa completamente el consumo de CO<sub>2</sub> pero no la pérdida del agua, ya que parte del agua se pierde por difusión a través de la cutícula), la presencia de hojas pubescentes (aumentan la capa límite y se reducen el daño térmico), el almacenamiento de agua en órganos (como raíces tallos y hojas suculentas), la tolerancia a la desecación y la osmorregulación (acumulación reversible de solutos contribuye a tolerar el estrés a cambio del crecimiento) (Fitter & Hay, 2002). Además, las plantas con bajas tasas de adquisición de recursos junto a una tasa de crecimiento lento, reducen la dependencia al ambiente de forma que destinan recursos a procesos que contribuyen a resistir otras adversidades

como defensa química contra organismos perjudiciales como insectos (Chapin, Autumn & Pugnaire, 1993).

La asimilación de CO<sub>2</sub> está inevitablemente asociada con la transpiración, además la cantidad de agua que se pierde por transpiración es muy superior a la cantidad de CO<sub>2</sub> capturado. Por lo que el uso de rutas alternas en la asimilación de CO<sub>2</sub> como el metabolismo C4 y el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) mejoran el uso eficiente del agua.

Las plantas C4 separan las reacciones dependientes de la luz y el ciclo de Calvin en zonas diferentes del mesofilo. El ciclo de Calvin se realiza en las células del haz vascular, además de la participación de la enzima fosfoenolpiruvato (PEP) carboxilasa, generando una mayor concentración de CO<sub>2</sub>. Además, la temperatura óptima de fotosíntesis en estas plantas es mayor a las C3 (mayoría de plantas, tanto cultivables como de comunidades naturales)

En las plantas CAM, se observan características como alta resistencia cuticular, cierto grado de succulencia para el almacenamiento de agua e iones, una alta proporción de tejido aéreo fotosintético, relaciones raíz vástago bajas (ya que usan más el agua

de lluvias y la que almacenan en sus tejidos) y una apertura de estomas nocturna así evitan gran parte de la transpiración y maximizan la captura de CO<sub>2</sub> para la realización del ciclo de Calvin.

Tanto el metabolismo C4 como el CAM reducen al mínimo la fotorrespiración y, por lo tanto, el daño oxidativo generado por el estrés hídrico (Fitter & Hay, 2002; Moreno, 2009).

### **2.3. Plasticidad fenotípica**

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un organismo de producir diferentes fenotipos en respuesta a diferentes condiciones ambientales (Schlichting, 1986; Pigliucci, 2001; Gianoli, 2004; Valladares, Gianoli & Gomez, 2007), y puede definirse también como los cambios fenotípicos inducidos por el ambiente (Bradshaw, 1965; Coleman, McConnaughay & Ackerly, 1994; Wright & McConnaughay, 2002). La plasticidad fenotípica se manifiesta en caracteres específicos, en respuesta a factores ambientales específicos (Bradshaw, 1965; Sultan, 2000; Pigliucci, 2001; Chambel, Climent, Alía & Valladares, 2005) y se expresan en la morfología, fisiología, desarrollo, distribución de biomasa y

comportamiento de los organismos (Robinson & Rorinson, 1988; Sultan, 2001; Gianoli & González-Teuber, 2005).

Todos los organismos exhiben algún grado de plasticidad fenotípica, por ejemplo, se ha observado plasticidad fenotípica en anfibios (Relyea, 2001), reptiles (Jordan & Snell, 2002), aves (Griffith & Sheldon, 2001), invertebrados marinos y de agua dulce (Negovetic & Jokela, 2001), insectos (Whitman & Agrawal, 2009), mamíferos (Hammond, Zewczak, & Król, 2001), rotíferos (Stelzer, 2002) e incluso microalgas (Sassenhagen, Wilken, Godhe & Rengefors, 2015) por lo que se considera a la plasticidad fenotípica como una fuente mayor de variación en naturaleza (Sultan, 2001).

La mayoría de estudios de plasticidad fenotípica se realizan en plantas pues estos organismos son sésiles y tienen que enfrentar condiciones ambientales heterogéneas (Sultan, 2000), en cambio los animales pueden moverse de un ambiente desfavorable a otro más favorable (Bradshaw, 1965; Potters, Pasternak, Guisez, Palme & Jansen, 2007; Valladares, Gianoli & Gomez, 2007), además las respuestas plásticas actúan como amortiguador en respuesta a la variabilidad ambiental y permiten la mejor explotación de recursos limitantes permitiendo sobrevivir a las plantas (Robinson & Rorinson,

1988; Callaway, Pennings & Richards, 2003; Gianoli & González-Teuber, 2005).

## **2.4. Tipos de plasticidad fenotípica**

### **Plasticidad fisiológica**

La plasticidad fenotípica se manifiesta como cambios en la morfología, la asignación de biomasa o el comportamiento, los cuales tienen una base fisiológica, por lo tanto, la plasticidad es fisiológica (Bradshaw, 1965; Whitman & Agrawal, 2009). Los cambios netamente fisiológicos se dan en cualquier momento del desarrollo del organismo y son, en su mayoría, reversibles y se manejan bajo el concepto de aclimatación y constituyen la base de la homeostasis a nivel de individuo. La plasticidad fenotípica puede ser descrita como un estado fisiológico alterado del organismo en respuesta al ambiente variable (Chambel et al., 2005).

### **Plasticidad de asignación de biomasa**

La asignación de biomasa se define como la cantidad de recursos captados (carbohidratos, nutrientes, agua) que destina la planta a cada una de sus estructuras, así como la regulación de la

acumulación de materia seca e involucra todos los factores internos, genéticos y ambientales que controlan el crecimiento (Dewar, 1993). La asignación de la biomasa está fuertemente sujeta al desarrollo ontogénico, por ello, la distribución de biomasa entre las diferentes estructuras de la planta no es siempre la misma durante el desarrollo. A esta dependencia Evans (1972) la define como deriva ontogénica. Por ello, la plasticidad observada sobre los patrones de asignación de biomasa puede ser resultado de la deriva ontogénica acoplada a una plasticidad en la tasa de crecimiento de la planta, teniéndose como resultado una plasticidad aparente en estos caracteres (McConnaughay & Coleman, 1999; Wright & McConnaughay, 2002).

La plasticidad de asignación de biomasa permite ajustar la proporción de biomasa destinada a las diferentes estructuras u órganos de la planta (hojas, ramas, raíces, órganos captadores de luz, órganos reproductivos, etc.) (Bazzaz, 1996). Mediante un ajuste conveniente de la biomasa a cada una de estas estructuras, la planta puede tener un mejor acceso a un determinado recurso (Sultan, 2003). Así, en una situación donde recursos como nutrientes, luz, dióxido de carbono o agua sean escasos la planta distribuirá mayor proporción de biomasa al órgano encargado de captar el recurso

deficiente, maximizando la captura de recursos y la tasa de crecimiento. De modo que, si el recurso limitante es subterráneo, como el agua, las plantas destinarán mayor biomasa al sistema radicular (Bloom, Chapin & Mooney, 1985). Por lo tanto, el desarrollo de las partes aéreas restringe a las subterráneas y viceversa (Ryser & Eek, 2000). Esta capacidad de ajuste es diferente entre las especies (Crick & Grime, 1987).

El principal indicador de este ajuste entre la parte aérea y la parte subterránea de la planta, así como de plasticidad en la asignación de biomasa, es la relación raíz/vástago (R/S) (Robinson, Davidson, Trinder & Brooker, 2010), valores altos de esta relación indican que una mayor proporción de biomasa se destina a la raíz y valores bajos todo lo contrario, la planta destina más biomasa a la parte aérea. De esta forma plantas en ambientes con poca disponibilidad de recursos subterráneos, como agua, tendrían una R/S elevada (Fitter & Hay, 2002). Sin embargo, la R/S también depende de la tasa de crecimiento de las plantas y de la especie. La R/S en especies herbáceas tiende a reducirse a través del tiempo, mientras que en especies arbóreas tiende a aumentar (Hunt, 1990; Poorter & Nagel, 2000).

Autores como Poorter y Nagel proponen evaluar la asignación de biomasa a través de fracciones, en lugar de la clásica R/S, donde se relacione la biomasa de cada estructura relativa a la biomasa total de la planta (por ejemplo, fracción de masa foliar, FMF), evidentemente la suma de las fracciones da 1,0, además son menos sensibles a cambios en la asignación que la R/S, especialmente cuando la raíz forma menos del 20% del total de la biomasa. Por ejemplo, en plantas de *Lippia alba* la R/S disminuye conforme disminuye la disponibilidad de luz, sugiriendo que se destinó más biomasa a las hojas, sin embargo, bajo el modelo de fracciones, se encontró que la biomasa se destinó a las ramas y no a las hojas. (Camargo & Rodríguez-López, 2006). De este modo se realiza un mejor análisis de las diferentes funciones de las hojas y ramas, permitiendo determinar si el aumento en la biomasa del vástago se invirtió en estructuras de soporte o en superficie fotosintética y transpirante. Los cambios en los patrones de asignación de biomasa son bastante pronunciados en respuesta a factores como luz y nutrientes, de modestos a reducidos en caso de agua y casi ausente en caso de CO<sub>2</sub> (Ledig, Bormman & Wenger, 1970; Bernachi, Coleman, Bazzaz & McConnaughay, 2000; Poorter & Nagel, 2000).

Otra ventaja de considerar la distribución de biomasa en fracciones es que a través de estas se puede evaluar el ritmo de crecimiento de las plantas, en términos de tasa de crecimiento relativo, ya que se relaciona directamente con la fracción de masa foliar, indicador de la inversión en estructuras fotosintéticas de la planta (Villar et al., 2008).

### **Plasticidad morfológica**

Las plantas alteran su morfología en respuesta a los cambios en la disponibilidad de un factor o recurso ambiental dado, modificando el tamaño, número o forma de las estructuras, para compensar parcialmente las limitaciones impuestas por el ambiente, como menor biomasa total o un crecimiento reducido (Sultan, 2000). Así, caracteres de la planta como el área foliar y la longitud de la raíz, encargados de captar recursos aéreos y subterráneos, respectivamente, son fenotípicamente plásticos y sus respuestas permiten una mejor adquisición de recursos (Ryser & Eek, 2000). Por ejemplo, para el caso de una escasa disponibilidad de luz, las plantas reducen el número de hojas, junto con el incremento del tamaño de cada hoja para maximizar la superficie captadora de luz (Sultan, 2003). Además, en situaciones de estrés hídrico, se aprecia una disminución del área foliar específica. Esto indica que el grosor

de las hojas aumenta (Ryser & Eek, 2000; Liu & Stützel, 2004) para que haya mayor cantidad de células del mesofilo para llevar a cabo la fotosíntesis. Esta respuesta plástica es una de las más conocidas (Fitter & Hay, 2002).

La plasticidad morfológica en el sistema radicular se aprecia por un incremento de la longitud de las raíces en respuesta a una escasa disponibilidad de agua o nutrientes (Jackson, Manwaring & Caldwell, 1990; Hodge, 2004). Otro carácter plástico del sistema radicular es la longitud específica de la raíz (longitud de raíz producida por unidad de tejido invertida), la cual aumenta en respuesta a la escasez de estos recursos (Robinson & Robinson, 1988; Jackson et al., 1990; Hodge, 2004), e indica que el diámetro de la raíz se reduce para elongar a la misma (Eissenstat, 1992), la biomasa se invierte en elongar la raíz sin aumentar el diámetro de la misma, de esta forma la superficie de absorción es mayor por cada gramo de tejido invertido (Eissenstat, 1992; Sultan, 2003). Sin embargo, estas respuestas dependen de la especie ya que algunas aumentan su longitud específica de raíz en situaciones de alta disponibilidad hídrica (Bell & Sultan, 1999), aunque esta situación se atribuye también a la producción de aerénquima (Cook, Mark & Shore, 1980).

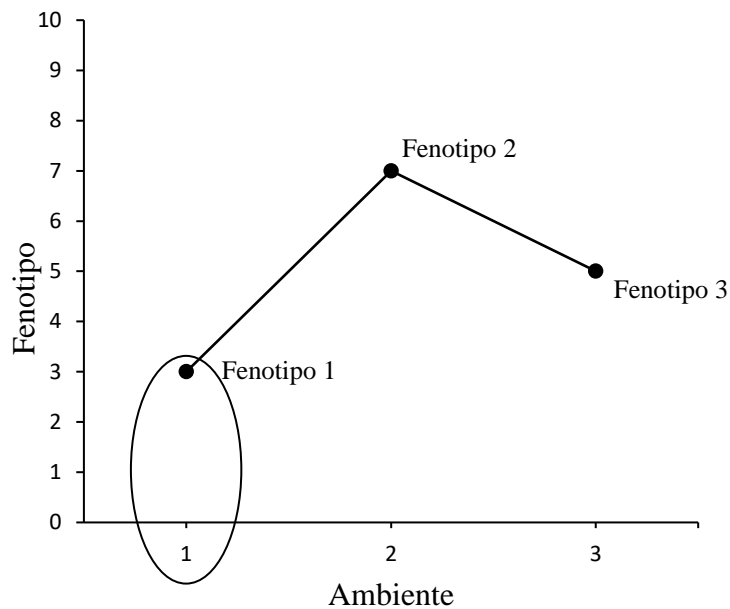
A través de la plasticidad morfológica las plantas pueden mejorar la captación de recursos, como cuando existe una distribución heterogénea de los recursos en el entorno (Derner & Briske, 1999; Wright & McConnaughay, 2002). Por ejemplo, una planta distribuirá sus estructuras, como ramas o raíces, priorizando las zonas con una alta disponibilidad de recursos dentro del entorno como parches de suelo ricos en nutrientes o agua, o zonas con buena disponibilidad de luz donde existe competencia por este recurso (Samu, 1991; Campbell, Grime & Mackey, 1991; Eissenstat, 1992; de Kroon, Huber, Stuefer & van Groenendael, 2005). En el caso de recursos subterráneos, como nutrientes o agua, involucra la proliferación de raíces sin implicar necesariamente la elongación de la raíz, sino que se relaciona con la densidad de tejidos, de esta forma se puede usar a la longitud específica de raíz para estimar esta habilidad (Hodge, 2004; McNickle, St. Clair & Cahill, 2009). Así algunas plantas tienen la capacidad de desplegar raíces hacia capas más superficiales de suelos anegados donde el oxígeno permanece disponible y es muy necesario para que las plantas sigan desarrollándose (Jackson, 1955) o la captura de nutrientes o agua en parches específicos de suelo ricos en estos recursos (Bell & Sultan, 1999).

## **2.5. Estimación de la plasticidad fenotípica**

### **La norma de reacción**

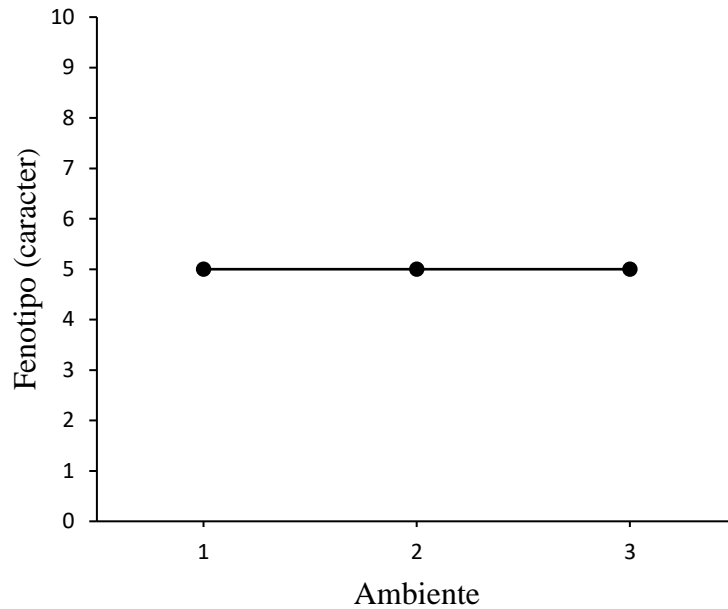
Las normas de reacción son el método más sencillo de visualizar la plasticidad fenotípica de un organismo, por lo que su uso es muy común (Whitman & Agrawal, 2009). Estas son una representación gráfica de la expresión fenotípica en respuesta a la variación ambiental de un carácter dado.

Este patrón de respuesta se construye graficando en el eje de las abscisas (eje  $X$ ) los niveles de dos o más ambientes o tratamientos, mientras que, en el eje de las ordenadas (eje  $Y$ ) se utilizan los valores medios de las respuestas fenotípicas de los organismos presentes en cada ambiente utilizado (Pigliucci & Schlichting, 1995; Sultan, 2000). Las normas de reacción se denominan generalizadas cuando se realizan sobre más de un genotipo, por ejemplo, para representar la respuesta a la variabilidad ambiental de una especie (Sarkar & Fuller, 2003).



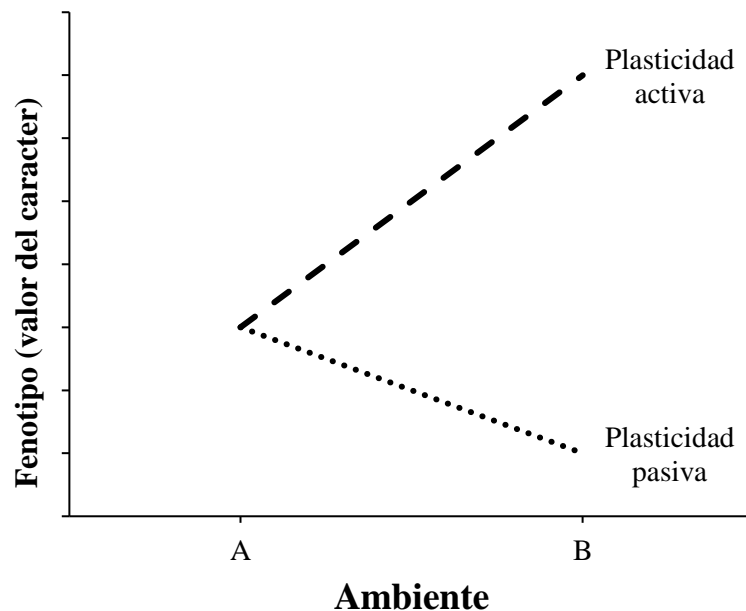
**Figura 1.** Ejemplo de norma de reacción. (Sultan, 2000)

Algunos autores utilizan el término norma de reacción como sinónimo de plasticidad fenotípica, a pesar que la plasticidad fenotípica se refiere al efecto del ambiente sobre la expresión fenotípica, mientras que la norma de reacción se refiere a la forma específica de ese efecto (Scheiner, 1993). Además, una norma de reacción puede no ser plástica cuando no se producen alteraciones del fenotipo en respuesta a la variación ambiental (Sarkar & Fuller, 2003), resultando en una norma de reacción plana, indicando así la ausencia de plasticidad fenotípica (Pigliucci & Schlichting, 1995; Chambel et al., 2005).



**Figura 2.** Ejemplo de una norma de reacción plana, denotando ausencia de plasticidad fenotípica. (Chambel et al., 2005)

Estas representaciones gráficas son un importante método de representación de la naturaleza de la respuesta fenotípica a los tratamientos y son especialmente útiles para interpretar los efectos de los tratamientos revelados por el análisis de varianza (ANDEVA) (Schlichting, 1986), además un efecto significativo de los tratamientos en el ANDEVA indica plasticidad para un carácter dado (Rendón & Nuñez-Farfán, 2000; Chambel et al., 2005).



**Figura 3.** Plasticidad pasiva vs plasticidad activa. El ambiente A tiene mayor disponibilidad de un recurso en específico respecto al ambiente B. Si la expresión fenotípica en el ambiente B se reduce la plasticidad entonces es pasiva, de caso contrario la respuesta será activa. (Modificado de van Kleunen & Fischer, 2005)

Las respuestas plásticas observadas a través de la norma de reacción pueden distinguirse como activas o pasivas. La respuesta plástica pasiva se debe a una inevitable reducción del crecimiento por la limitación de recursos (Sultan, 2000; van Kleunen & Fischer, 2005), mientras que la respuesta activa permite a la planta exhibir un fenotipo que mejore la captación de un recurso limitante, como cambios en la morfología de la raíz en respuesta a la limitación de

recursos subterráneos (Eissenstat, 1992; Hodge, 2004). Ambos tipos de respuesta ayudan a la planta a sobrevivir a la variabilidad ambiental (Gianoli & Gonzáles-Teuber, 2005).

### **Índice de plasticidad fenotípica basada en distancias fenotípicas (RDPI)**

Se han desarrollado diferentes índices de plasticidad para estimar la magnitud de la respuesta plástica, mostrada por la norma de reacción (Chambel et al., 2005). Índices tales como el índice basado en medias máximas y mínimas (PIV) o el índice basado en medianas máximas y mínimas, han sido utilizados antes en diferentes estudios (Valladares et al., 2002; Guan, Ge & Chang, 2004; Sánchez-Gómez, Valladares & Zavala, 2006; Valladares, Sánchez-Gómez & Zavala, 2006) pero estos no permiten comparaciones estadísticas entre la plasticidad de los caracteres. El RDPI o índice de plasticidad de distancias relativas fue desarrollado para esta situación (Valladares et al., 2006).

El RDPI trabaja con las distancias fenotípicas entre dos individuos creciendo en dos condiciones ambientales diferentes. Para una especie y un carácter en específico se puede considerar el conjunto de datos en una matriz rectangular  $X_{ij}$  donde  $i$  (filas)

representa una condición ambiental o tratamiento, y  $j$  (columnas) representa el número de individuo en un tratamiento dado. Entonces la plasticidad fenotípica de un carácter en específico puede ser definida como una variable aleatoria, donde cada observación es descrita por la distancia absoluta entre dos individuos seleccionados al azar ( $j$  y  $j'$ ) de la misma especie en dos tratamientos diferentes ( $i$  e  $i'$ , donde  $i$  siempre es diferente a  $i'$ ). Entonces se pueden realizar comparaciones por pares entre todos los individuos y ambientes del conjunto de datos.

Una distancia relativa ( $rd_{ij \rightarrow i'j'}$ ) se obtiene del valor absoluto de la diferencia ( $x_{ij'} - x_{ij}$ ) dividida entre la suma ( $x_{ij'} + x_{ij}$ ). Este conjunto de distancias obtenidas se toma como una variable aleatoria que describe la distancia fenotípica para un carácter en específico entre individuos creciendo en tratamientos diferentes. Finalmente, el índice RDPI para un carácter en específico se obtiene de:

$$RDPI = \frac{\sum(r_{dij \rightarrow i'j'})}{n}$$

donde  $n$  es el número total de distancias. El valor del RDPI va desde 0 (plasticidad ausente) hasta 1,0 (máxima plasticidad), los valores

más cercanos al 0 indican una respuesta plástica bastante reducida (Valladares et al., 2006).

De esta fórmula se aprecia que el RDPI es la media de las distancias relativas, sin embargo, si la distribución del conjunto de distancias relativas no es normal, se puede usar otro estadístico como la mediana (Valladares et al., 2006; Villamizar, Rodríguez & Tezara, 2012).

## **2.6. El orégano**

Orégano es como se denomina a diferentes especies de plantas aromáticas cuyas hojas son usadas como especias pertenecientes a los géneros *Origanum* y *Lippia*, siendo más utilizadas las especies pertenecientes al género *Origanum* (Kintzios, 2002).

Las especies del género *Origanum* son hierbas perennes nativas de ambientes secos en áreas montañosas del sur de Europa, el suroeste de Asia y de los países del Mediterráneo. Son plantas erectas y tienen tallos pubescentes, hojas de verde oscuro y flores blancas o púrpuras (Kintzios, 2002). Dentro de las especies más representativas de este género se tiene a *Origanum vulgare* L.,

siendo el taxón más ampliamente distribuido y variable del género (Padulosi, 1997; Elezi et al., 2013) y del cual se han hecho diversos estudios sobre el contenido de metabolitos secundarios y aceites esenciales, adquiriendo así una importancia industrial y económica (Padulosi, 1997; Kofidis, Bosbalidis & Moustakas, 2003).

*Origanum vulgare* L. es una especie muy polimórfica (Kofidis et al., 2003; Klauer, 2009), herbácea y como cultivo es perenne (vive entre 3 a 4 años), alcanza una altura que va desde los 30 cm hasta los 80-100 cm (Padulosi, 1997; Kintios, 2002; Klauer, 2009). Los tallos son cuadrangulares erectos, generalmente ramificados en la parte superior y pubescentes. Las hojas son opuestas, ovaladas, enteras o ligeramente aserradas, también pubescentes. Las flores son pequeñas, dispuestas en pseudoespigas, formando una inflorescencia corimbosa de color blanco o púrpura dependiendo de la variedad. Es una planta de día largo, cuando reciben 16-12 horas de luz entran en la fase de floración alrededor del día 60-90 de cultivo respectivamente. Las semillas de esta especie son bastante pequeñas (1000 semillas pesan entre 0,20-0,25 g) debido a esto se propaga vegetativamente mediante esquejes (Padulosi, 1997; Kintios, 2002; Muñoz, 2002; Klauer, 2009).

La estructura de sus hojas se caracteriza por tener estomas en ambas superficies, las células del mesófilo diferenciadas en parénquima en empalizada, ordenadas en una sola capa (monoestratificada), y parénquima esponjoso con células redondeadas y con grandes espacios intercelulares, y los cloroplastos almacenan granos de almidón (Kintzios, 2002).

La pubescencia de los órganos aéreos está constituida por tricomas y se dividen en vellos glandulares y vellos no glandulares (Bosabalidis & Tsekos, 1984). Estos vellos están presentes en ambas superficies de la hoja, al igual que los estomas, donde los vellos no glandulares son superiores en número. La distribución en la hoja de los vellos no glandulares es similar a la de estomas, siendo más numerosos en el envés de la hoja. Por el contrario, los vellos glandulares son más abundantes en el haz de la hoja, y tienen forma de pequeñas gotas dispersas (Kintzios, 2002). Los aceites esenciales son sintetizados únicamente en los vellos glandulares, y se componen principalmente de los monoterpenos carvacrol y timol, a los cuales se les atribuyen propiedades alelopáticas, antioxidante y antimicrobiana, además de conferirle el particular aroma a la planta (Kintzios, 2002; Kofidis et al., 2003).

Esta especie puede desarrollarse en suelos pobres, de baja humedad y baja fertilidad con un pH del suelo de 4,5-8,7 y comúnmente en rangos de temperatura que van desde los 5°C a 28°C; en alturas, desde el nivel del mar hasta los 3800 m. s. n. m. (Kintzios, 2002; Klauer, 2009). A medida que la altitud aumenta el tamaño de la planta disminuye debido a la corta duración del periodo de crecimiento, así como las bajas temperaturas y limitaciones de agua y nutrientes (Cordell, Goldstein, Mueller-Dombois, Webb & Vitousek, 1998). En estas condiciones, la baja estatura representaría una forma de evitar daños mecánicos por vientos (Cordell et al., 1998), además cuando la temperatura es baja, el grosor de sus hojas aumenta, debido al aumento del tamaño de las células del mesófilo y no al número de estas, a fin de mantener la tasa fotosintética (Cordell et al., 1998; Kofidis et al., 2003).

Las células del mesófilo almacenan compuestos fenólicos y flavonoides a bajas altitudes que pueden servir de protección frente a insectos perjudiciales y microorganismos. La presencia de estos compuestos se relaciona también con la protección frente a rayos UV-B; sin embargo, las plantas que crecen en elevadas altitudes, donde la radiación UV-B es mayor, no acumulan estos compuestos en las células del mesófilo por lo que la protección frente a esta

radiación es probablemente independiente de compuestos fenólicos y flavonoides (Kofidis et al., 2003).

Los vellos no glandulares aumentan conforme la altitud situación inversa de los pelos glandulares. Se sugiere que una mayor pubescencia confiere una resistencia al frío en mayores altitudes, mediante una reducción de la humectabilidad de las hojas (Cordell et al., 1998). Por otro lado, la mayor presencia de vellos glandulares a bajas alturas se relacionaría con la defensa frente a insectos dañinos (Kofidis et al., 2003).

La presencia de estrés hídrico sobre plantas previo a la floración tiende a aumentar el contenido de aceites esenciales, mientras que un estrés constante durante el desarrollo de la planta reduce la biomasa seca, así como la cantidad de aceites esenciales, sin embargo, la composición del aceite no se ve afectada por factores ambientales (Azizi, Yan & Honermeier, 2009).

## 2.7. Taxonomía

Reino: *Plantae*

División: *Magnoliophyta*

Clase: *Magnoliopsida*

Orden: *Lamiales*

Familia: *Lamiaceae (Labiatae)*

Género: *Origanum*

Especie: *Origanum vulgare* L.

## 2.8. Variedades de orégano

Principalmente en Perú se cultivan dos variedades: el orégano 'Zambito' que se comercializa como hierba fresca y el denominado orégano 'Nigra' que se produce para exportación (Klauer, 2004). Esta última se caracteriza por tener hojas medianas verde claro, y una inflorescencia de 2,7 cm de largo, poco compacta y de color blanco y se utiliza para la producción de hoja seca. Además de la variedad 'Nigra', otras variedades que se cultivan en la región son la 'Cocotea' y la variedad 'Chinito' (Salas, 2016).

### **III. MATERIALES Y MÉTODOS**

#### **3.1. Lugar de experimentación**

El presente trabajo se realizó en el Invernadero del fundo los Pichones y el Laboratorio de Biotecnología Vegetal de la Universidad Nacional Jorge Basadre Grohmann de la ciudad de Tacna, ubicados en 18°01'38.80"S 70°15'12.71"O.

#### **3.2. Material vegetal**

##### ***Origanum vulgare* 'Nigra'**

El material vegetal usado en el presente trabajo se obtuvo a partir esquejes de orégano extraídos de un cultivo ubicado en 17°27'53.92" S 70° 1'45.62"O de la zona de cultivo Yunga del distrito de Tarata, provincia Tarata, Tacna

#### **3.3. Diseño de investigación**

Se empleó un diseño completamente aleatorizado con 3 tratamientos que diferían en el contenido hídrico relativo en el

sustrato, y 5 unidades experimentales o planta obtenida de esqueje en cada tratamiento. Los tratamientos fueron los siguientes:

- Tratamiento 1: contenido hídrico relativo alto, 80% de la capacidad de retención de agua (**W80**).
- Tratamiento 2: contenido hídrico relativo moderado, 60% de la capacidad de retención de agua (**W60**).
- Tratamiento 3: contenido hídrico relativo bajo, 30% de la capacidad de retención de agua (**W30**).

### **3.4. Metodología**

#### **Preparación del sustrato de experimentación**

El sustrato usado durante el experimento constó de una mezcla de suelo, arena y materia orgánica en proporción 3:1:1 el cual fue puesto en bolsas de polipropileno negro de 2 kg. Se utilizó el mismo sustrato para todos los tratamientos (Villamizar et al., 2012; Palacio-López & Rodríguez, 2008). El pH del sustrato fue  $6,10 \pm 0,01$ , medido con un pHmetro *FieldScout Soilstik*.

## **Preparación del material vegetal**

Los esquejes de una longitud de 10 cm fueron colocados en una solución de ácido indolbutírico (AIB) a una concentración de 50 ppm durante 30 minutos y luego colocados en bandejas de speedling con turba, luego rociados con una solución de fungicida comercial Vitavax 400 al 1% y regados diariamente durante 3 semanas, para evitar deshidratación, hasta la formación de raíces visibles. Luego se trasplantaron al sustrato de experimentación, el cual se regó constantemente para evitar la deshidratación de las plantas durante cuatro semanas hasta su establecimiento en cada uno de los tratamientos.

## **Establecimiento de los tratamientos**

La cantidad de agua en suelo se estableció en términos de contenido hídrico relativo ( $W$ ) el cual es un porcentaje de la capacidad de retención de agua del sustrato (CRA) así que primero se determinó la CRA del sustrato. El sustrato en un envase fue llevado a saturación, primero colocándolo sobre una bandeja con agua, a una profundidad de un centímetro durante 24 horas, con el fin de que el agua sea absorbida por el sustrato mediante capilaridad, luego se dejó a drenaje libre por otras 24 horas, se pesó

el envase junto al sustrato y luego se llevó a desecación por 48 horas a 85°C. Se anotó el peso y la diferencia en peso constituyó el 100% de la capacidad de retención de agua del sustrato (100% CRA) (Misra & Tyler, 1999; Guan et al., 2004).

Para llegar a los tratamientos deseados: W80 (alto: 80% CRA), W60 (moderado: 60% CRA), W30 (bajo: 30% CRA), se dejó evaporar el sustrato previamente saturado (el contenido hídrico relativo fue 100% CRA), hasta llegar a los valores deseados de contenido hídrico relativo, corroborándose esto con el tensiómetro *Irrrometer* (Guan et al., 2004; Palacio-López & Rodríguez, 2008). La temperatura dentro del invernadero fue medida con un termómetro de máximas y mínimas, el rango de temperaturas en las que se desarrolló el experimento fue 30°C-14°C  $\pm$ 1°C.

### **Evaluación de la expresión fenotípica bajo estrés hídrico**

Después de 90 días, bajo los diferentes tratamientos, las plantas fueron cosechadas y separadas en raíces, hojas y ramas. Se registró el peso fresco de cada una de las estructuras de las plantas, además se midió la longitud de las ramas y raíces. Para determinar el área foliar y el área foliar específica se escanearon las hojas de las plantas con un escáner *Cannon CanoScan Lide 120*. Las

imágenes obtenidas fueron procesadas con un software especializado *Compu Eye, Leaf and Symptom Area* (Bakr, 2005). Para la determinación del peso seco de cada estructura, estas fueron puestas en un horno de desecación por 72 horas a 80°C hasta peso constante.

Los caracteres evaluados se dividieron en dos categorías: caracteres morfológicos y caracteres de asignación de biomasa. Los caracteres morfológicos fueron los siguientes: número de hojas (NH), área foliar (AF), área foliar específica (área foliar dividida entre la masa seca de las hojas) (SLA), número de ramas (NR), ratio de longitud de ramas (longitud promedio de ramas dividida entre la biomasa total)(BLR), longitud de raíz (LR) y longitud específica de raíz (longitud de la raíz dividida entre la masa seca de la misma) (LER), y Biomasa total (masa seca total de la planta)(BT).

Los caracteres de asignación de biomasa fueron: fracción de masa foliar (FMF), que se obtiene de dividir la masa seca de las hojas sobre la masa seca total; fracción de masa de ramas (FMB), que se obtiene de dividir la masa seca de las ramas sobre la masa seca total; fracción de masa radicular (FMR), que se obtiene de dividir la masa seca de la raíz sobre la masa seca total, relación raíz/vástago (R/S), obtenida de la división de la masa seca de las

raíces entre la masa seca del vástago (hojas y ramas) (Guan et al., 2004; Palacio-López & Rodríguez, 2008).

### **Determinación de los patrones de respuesta fenotípica**

Se determinaron a través de normas de reacción. Se realizó una norma de reacción para cada uno de los caracteres evaluados tanto morfológicos como de asignación de biomasa. La norma de reacción se elaboró graficando en el eje de las abscisas (eje X) los niveles de un factor ambiental (contenido hídrico relativo), representado por los tratamientos, y los valores de expresión fenotípica de un carácter determinado en el eje de las ordenadas (eje Y) (Pigliucci & Schlichting, 1995).

### **Estimación de la magnitud de la plasticidad fenotípica**

Para estimar la magnitud de la plasticidad fenotípica de los diferentes caracteres, se utilizó el índice de plasticidad fenotípica basado en distancias relativas (RPDI) (Valladares et al., 2006), que se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$RDPI = \frac{\sum[|a - b| / (a + b)]}{n}$$

Dónde:

“a” y “b”: son las respuestas de dos individuos de la misma especie en dos tratamientos distintos

“ $|a - b| / (a + b)$ ” representa una distancia relativa entre dos individuos

“n” es el total de distancias relativas.

Para la comparación de la magnitud de la respuesta plástica entre caracteres morfológicos y caracteres de asignación de biomasa se utilizó la prueba no paramétrica U de Mann Whitney (Camargo & Rodríguez-López, 2006).

## **Análisis estadístico**

Para determinar la existencia de diferencias significativas entre los tratamientos se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) y como prueba post-hoc se utilizó la prueba de Duncan (Guan et al., 2004) para cada carácter evaluado. Se utilizó el software Microsoft Excel 2016 y el software SPSS (versión 23,0 para Windows). Antes de la ejecución del ANDEVA se transformaron con logaritmo natural ( $\ln$ ) las variables: número de hojas, área foliar, número de ramas, longitud de raíz y longitud específica de raíz; mientras que las variables fracción de masa de ramas, fracción de masa radicular y relación raíz/vástago con la función raíz ( $\sqrt{x}$ ) para cumplir con las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianzas. (Coleman et al., 1994; Villamizar et al., 2012; McDonald, 2014).

## IV. RESULTADOS

### 4.1. Expresión fenotípica bajo estrés hídrico

**Cuadro 1. Análisis de varianza de los caracteres morfológicos en respuesta al estrés hídrico. Valores de significancia: \*:  $P < 0,05$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ; ns: no significativo. Post-hoc: test de Duncan.**

Carácter	Valor <i>F</i>	<i>P</i>	Tratamiento	Post-hoc
Número de hojas	7,012	*	W80	a
			W60	a
			W30	b
Área foliar	9,089	**	W80	a
			W60	a
			W30	b
Área foliar específica	3,203	ns	W80	a
			W60	a
			W30	a
Número de ramas	18,896	**	W80	a
			W60	a
			W30	b
Ratio de longitud de ramas	8,453	**	W80	b
			W60	b
			W30	a
Longitud de raíz	4,12	*	W80	ab
			W60	a
			W30	b
Longitud específica de raíz	7,824	**	W80	b
			W60	b
			W30	a
Biomasa total	8,938	**	W80	a
			W60	a
			W30	b

Fuente: Elaboración propia

La expresión fenotípica de los caracteres morfológicos fue significativamente diferente solo en el tratamiento de menor contenido hídrico (W30) (Cuadro 1), producto del estrés por falta de agua o déficit hídrico. Las plantas en este tratamiento fueron más pequeñas por la menor biomasa total y la menor superficie foliar en comparación a las plantas de los tratamientos de mayor contenido hídrico relativo (W80 y W60).

El área foliar se reduce debido a que la falta de agua reduce la expansión foliar, además la reducción de este carácter hace que la planta tenga una menor superficie transpirante. Junto con la disminución del área foliar, se reduce también el número de hojas, porque el agua de la planta se pierde hacia la atmósfera a través de las hojas (ya sea a través de los estomas o por difusión a través de la cutícula). De esta forma la cantidad de estructuras transpirantes (hojas) así como la superficie transpirante (área foliar) se reducen para conservar mejor el agua (Fitter & Hay, 2002, Taiz & Zeiger, 2002; Kirkham, 2005).

En situaciones de estrés hídrico, el área foliar específica tiende a disminuir, indicando que el grosor de las hojas aumenta principalmente por el aumento del número de células del mesófilo en empalizada, para mantener la actividad fotosintética en situación de

estrés. Además de relacionarse con el agua y la captación de luz, este carácter se relaciona con el equilibrio térmico de la hoja, porque determina el grosor de la capa límite, y si el área foliar específica se reduce, la capa límite también, y esto conlleva a una mayor transpiración perjudicando a la planta (Fitter & Hay, 2002; Kirkham, 2005). Debido a esta relación con el equilibrio térmico, es muy probable que la ausencia de diferencias significativas en el área foliar específica, en respuesta al estrés hídrico, permita también conservar el agua en la planta de orégano.

Las ramas son las estructuras de soporte de las hojas (Kirkham, 2005). Por ello, el número de ramas se relaciona con el número de hojas. En una situación de estrés hídrico, como en el tratamiento W30 (bajo contenido hídrico relativo) la presencia de ramas es menor, porque así hay menor presencia de hojas, evitando transpiración excesiva (Taiz & Zeiger, 2002). El ratio de longitud de ramas (longitud de rama producida por unidad de biomasa total) fue mayor en el tratamiento de menor contenido de humedad (W30), un valor alto de este carácter indica que la planta puede captar más luz en una situación de estrés por déficit hídrico, produciendo ramas más largas, pero menos numerosas (Guan et al., 2004).

La raíz es la estructura encargada de captar el agua para la planta, por esta razón, el estrés hídrico afectó caracteres tales como la longitud de la raíz, y la longitud específica de la raíz. La longitud de la raíz se ve reducida en el tratamiento de menor contenido hídrico relativo (W30) consecuencia de la reducción de la expansión celular bajo estrés por déficit hídrico (Taiz & Zeiger, 2002; Lisar et al., 2013). La longitud específica de la raíz (longitud de raíz producida por unidad de tejido) es mayor en el tratamiento W30, esto indica que la planta ajusta la morfología de su raíz, produciendo raíces de menor grosor y con mayor capacidad de absorción de agua, debido a que el grosor es inversamente proporcional a la conductancia hidráulica de la raíz (Eissenstat, 1992; Hodge, 2004).

Los caracteres de asignación de biomasa no fueron significativamente diferentes entre los tratamientos (Cuadro 2). Esto indica que la proporción de biomasa distribuida entre las diferentes partes de la planta fue similar entre tratamientos. La ausencia de diferencias significativas de estos caracteres podría deberse a que estos dependen, además de la disponibilidad de recursos, del estado de desarrollo de la planta, así como de la especie (Evans, 1972; Hunt, 1990; Poorter & Nagel, 2000).

**Cuadro 2. Análisis de varianza de los caracteres de asignación de biomasa en respuesta al estrés hídrico. Valores de significancia: \*:  $P < 0,05$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ; ns: no significativo. Post-hoc: test de Duncan.**

Carácter	Valor <i>F</i>	<i>P</i>	Tratamiento	Post-hoc
Relación raíz/vástago (R/S)	2,977	ns	W80 W60 W30	a a a
Fracción de masa foliar (FMF)	3,936	*	W80 W60 W30	b b a
Fracción de masa de ramas (FMB)	1,712	ns	W80 W60 W30	a a a
Fracción de masa radicular (FMR)	2,774	ns	W80 W60 W30	a a a

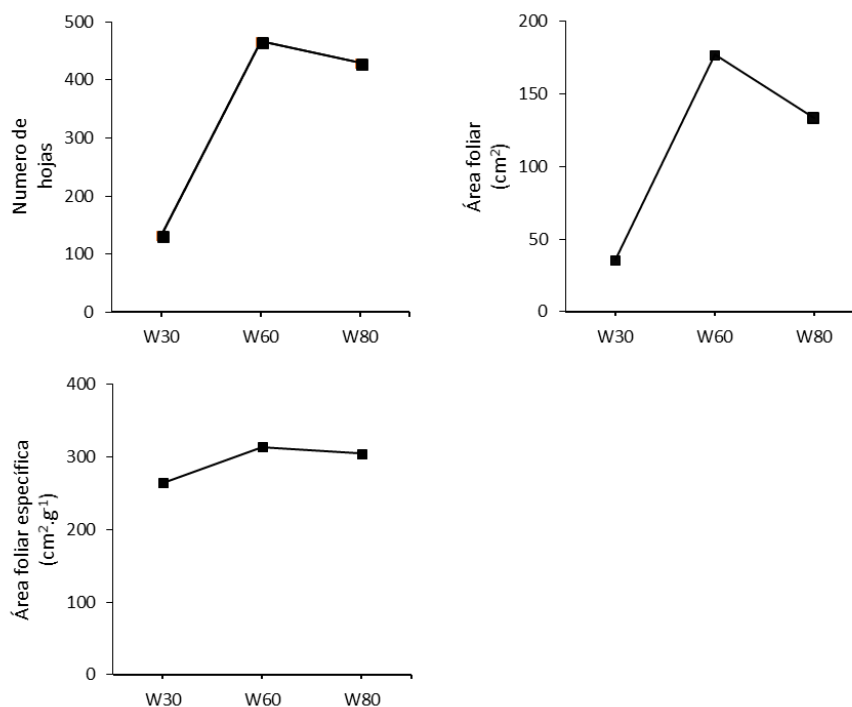
*Fuente:* Elaboración propia

Los caracteres de asignación de biomasa, denominados fracciones, permiten distinguir la distribución de biomasa a cada estructura de la planta, sin combinar la parte aérea en una única estructura, separando la inversión de biomasa en estructuras de sostén (ramas) y estructuras fotosintéticas (hojas) (Poorter & Nagel, 2000). El estrés hídrico ejercido en el presente trabajo no produjo diferencias significativas para la fracción de masa de ramas, ni para la fracción de masa radicular. Sin embargo, el carácter fracción de masa foliar se diferenció significativamente en el tratamiento W30

(bajo contenido hídrico relativo) (Cuadro 2), indicando que hubo un incremento de la biomasa destinada a las hojas respecto a los otros dos tratamientos. Este incremento se produjo porque la biomasa destinada a ramas y raíces se redujo ligeramente en el tratamiento W30 (Figura 9), sin embargo, la reducción en la biomasa destinada a ramas y raíces no fue lo suficiente para ser percibida como significativa por el ANDEVA.

#### **4.2. Patrones de las respuestas fenotípicas**

Las normas de reacción permiten visualizar la respuesta plástica de cada carácter. Debido a que la expresión fenotípica en ninguna de las normas de reacción fue plana (paralela al eje de las abscisas). Estos caracteres responden con plasticidad al estrés hídrico (Pigliucci & Schlichting, 1995), aunque la magnitud de la respuesta fue diferente.



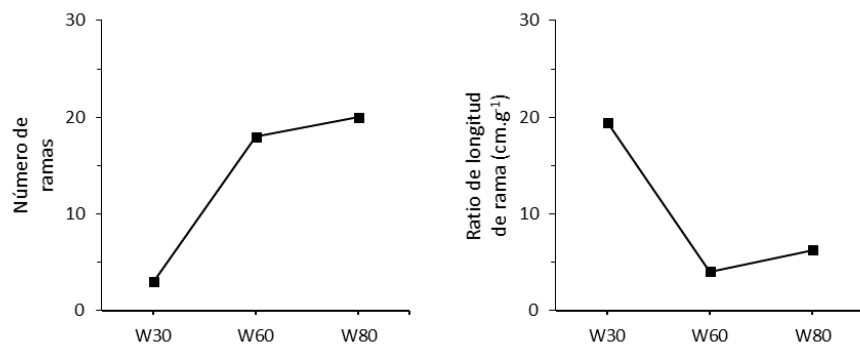
**Figura 4.** Normas de reacción de los caracteres: Número de hojas, área foliar y área foliar específica.

Las normas de reacción de los caracteres en la figura 4 siguen una tendencia similar, ya que están relacionados con superficie transpirante y fotosintética de la planta (Fitter & Hay, 2002; Kirkham, 2005). La menor expresión fenotípica fue en el tratamiento W30 (bajo contenido hídrico relativo), luego incrementa en W60 (moderado contenido hídrico relativo) y disminuye en W80 (alto contenido hídrico relativo), aunque la diferencia entre estos dos últimos tratamientos no fue significativamente diferente (Cuadro 1).

Mientras que las normas de reacción para el número de hojas y el área foliar fueron pronunciadas, evidenciando así plasticidad fenotípica para estos caracteres (Pigliucci & Schlichting, 1995; Sultan, 2000; Sarkar & Fuller, 2003). La norma de reacción para el área foliar específica fue menos pronunciada, por lo tanto, su respuesta plástica es de una magnitud inferior respecto a los otros dos caracteres. El valor del área específica es inversamente proporcional al grosor de la hoja y en situaciones de estrés hídrico suele reducirse, porque se generan más capas de mesófilo fotosintético por área foliar. Sin embargo, estos cambios en el grosor de la hoja también dependen de la influencia de otros factores ambientales como la luz y la temperatura de las hojas (Valladares, 2003; Kirkham, 2005).

Las normas de reacción en la figura 5 son plásticas, aunque la tendencia de cada una es diferente. El carácter número de ramas tiene la misma tendencia que la norma de reacción del número de hojas (Figura 4), ya que este par de caracteres están relacionados, al ser las ramas las estructuras que soportan a las hojas (Kirkham, 2005), y en una situación de estrés hídrico, la reducción del número de ramas conlleva la reducción del número de hojas para evitar

excesiva transpiración (Taiz & Zeiger, 2002). La plasticidad de este carácter fue pasiva al ser resultado de la limitación del agua.

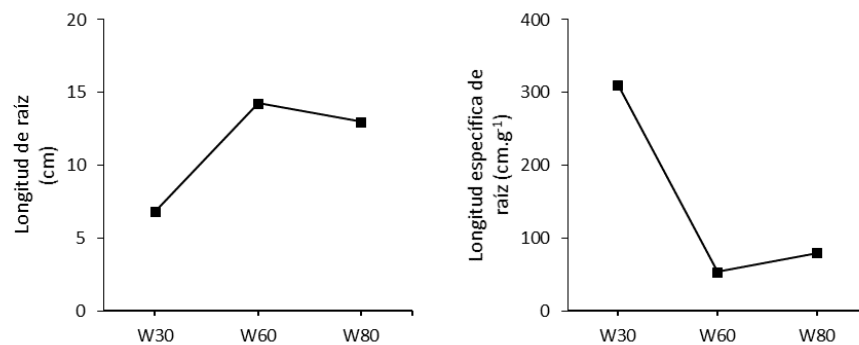


**Figura 5.** Normas de reacción de los caracteres: Número de ramas y ratio de longitud de ramas.

En contraste la respuesta plástica del ratio de longitud de ramas fue activa, porque alcanzó un valor más alto en el tratamiento W30, disminuyendo en W60 y aumenta de nuevo en W80 (incremento no significativo según el ANDEVA). Un valor más alto se debe a que la planta produce ramas más largas por unidad de biomasa total, lo que permite a la planta captar más luz en situaciones de estrés hídrico (Guan et al., 2004).

La figura 6, muestra las normas de reacción de los caracteres radiculares, ambas normas de reacción son plásticas, aunque la tendencia es diferente indicando un tipo diferente de plasticidad. La menor longitud de raíz en condiciones de bajo contenido de

humedad (W30) se debe a que la longitud de la raíz depende de la expansión de la misma, la cual a su vez depende de la expansión celular (Taiz & Zeiger, 2002; Ostonen et al., 2007). El estrés hídrico reduce la expansión celular y por lo tanto la longitud de la raíz. Esta respuesta plástica es pasiva porque fue producto de la limitación de agua.

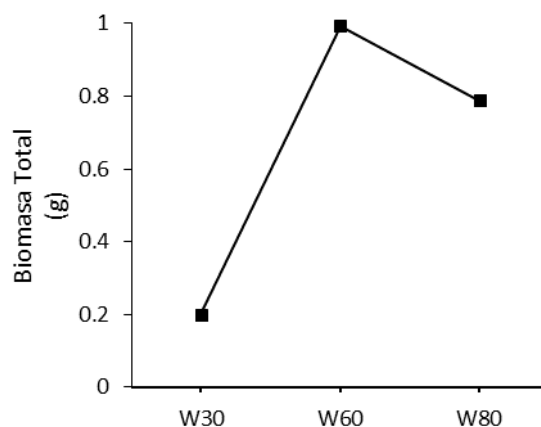


**Figura 6.** Normas de reacción de los caracteres: Longitud de raíz y longitud de raíz específica.

En contraste, la respuesta de la longitud específica de raíz (longitud de raíz producida por unidad de masa de tejido) fue activa porque en el tratamiento W30 (menor contenido hídrico relativo) fue significativamente mayor respecto a los otros tratamientos. Un mayor valor de este carácter indica que la planta reduce el diámetro de la raíz (Eissenstat, 1992; Fitter & Hay, 2002) mejorando la distribución de esta en parches de suelo con agua, permitiendo

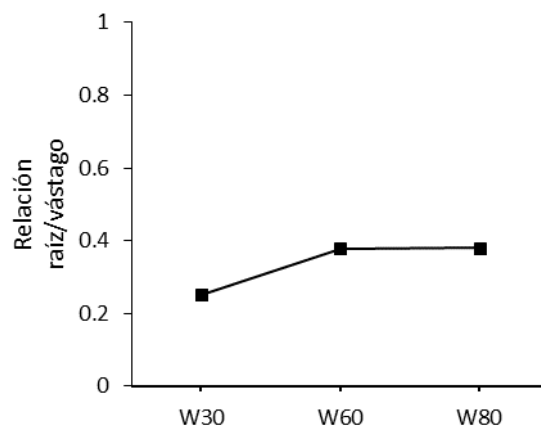
captar más agua y mejorando la asimilación de nutrientes (Robinson & Rorison, 1988; Hodge, 2004).

En la figura 7, la norma de reacción de la biomasa total sigue la misma tendencia de los caracteres número de hojas, área foliar, número de ramas y longitud de raíz, cuyas respuestas también fueron pasivas. El estrés hídrico redujo el crecimiento en general de la planta, limitando la expansión celular (Taiz & Zeiger 2002; Lisar et al., 2012) así como el crecimiento de las diferentes estructuras de la planta. Por ello, la producción de biomasa total fue bastante menor en el tratamiento W30 que en los tratamientos W60 y W80, la diferencia entre estos dos últimos tratamientos no resultó significativa (Cuadro 1).



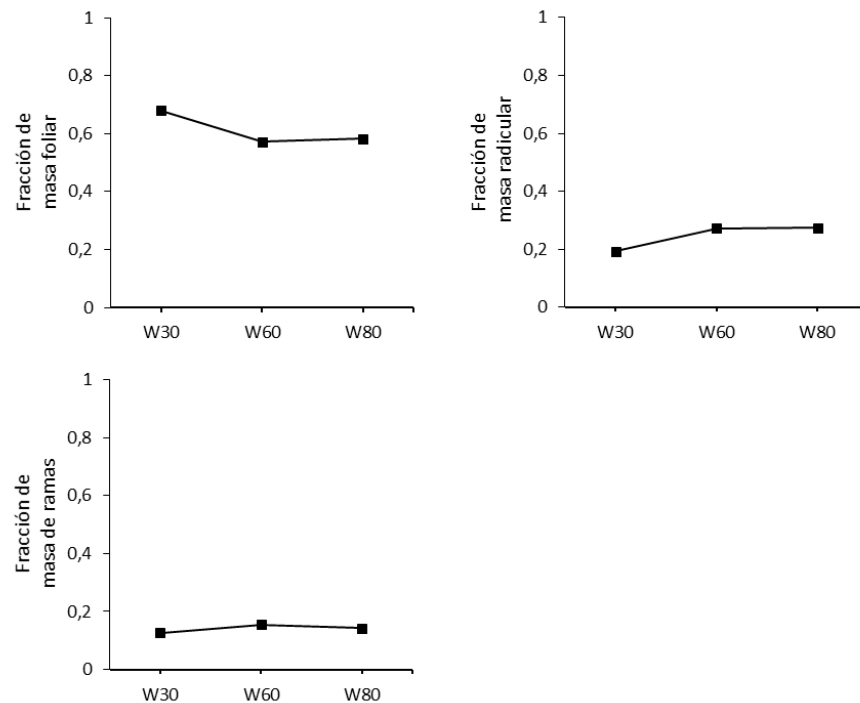
**Figura 7.** Norma de reacción de la biomasa total.

Las normas de reacción de los caracteres de asignación de biomasa (Figura 8 y Figura 9) no son tan pronunciadas como las normas de reacción de los caracteres morfológicos (Figura 4, Figura 5, Figura 6 y Figura 7). Esto indica que la plasticidad de estos caracteres es de una magnitud menor en comparación a los caracteres morfológicos, lo que concuerda con el análisis de varianza, el cual no percibió diferencias significativas entre tratamientos. Si bien hay variaciones en la expresión de estos caracteres en el tratamiento de bajo contenido hídrico relativo (W30) la magnitud de estas no es significativa según el ANDEVA (Cuadro 2).



**Figura 8.** Norma de reacción de la relación raíz/vástago.

Los valores de la relación raíz/vástago indican que la biomasa distribuida a la raíz fue mucho menor que la biomasa distribuida al vástago de la planta. La mayor proporción de biomasa se distribuyó a las hojas (Figura 9) (la fracción de masa foliar en los tres tratamientos tiene un valor aproximado de 0,6 que corresponde a un 60% de la biomasa total de la planta). La asignación de biomasa además de depender de factores ambientales depende de la especie. El orégano 'Nigra' es una especie herbácea por ello tiende a tener mayor biomasa aérea que radicular (Poorter & Nagel, 2000).



**Figura 9.** Normas de reacción de los caracteres: Fracción de masa foliar, Fracción de masa radicular y Fracción de masa de ramas.

### 4.3 Estimación de la magnitud de la plasticidad fenotípica

El valor del índice de plasticidad fenotípica basado en distancias relativas (RDPI) obtenido para cada carácter fue la mediana de las distancias relativas o magnitudes. Estas distancias fueron calculadas a partir de la comparación de las respuestas fenotípicas de todo el conjunto de datos para un carácter específico.

**Cuadro 3. Valores del índice de plasticidad fenotípica basado en distancias relativas (RDPI) para cada carácter evaluado en respuesta al estrés hídrico. Prueba U de Mann Whitney, valores de significancia: \*:  $P < 0,05$ ; ns: no significativo.**

Grupo	Caracter	RDPI
Caracteres morfológicos	Número de Hojas	0,48
	Área Foliar	0,55
	Área Foliar Específica	0,06
	Número de ramas	0,64
	Ratio de longitud de ramas	0,57
	Longitud de la raíz	0,32
	Longitud específica de la raíz	0,43
	Biomasa Total	0,56
Caracteres de asignación de biomasa	Relación raíz/vástago	0,11
	Fracción de masa foliar	0,05
	Fracción de masa de ramas	0,09
	Fracción de masa radicular	0,08
<b>Media General</b>		<b>0,33</b>
<b>U de Mann Whitney</b>	Caracteres morfológicos vs. asignación de biomasa	*

*Fuente:* Elaboración propia

El grupo de caracteres morfológicos tiene mayor plasticidad fenotípica que el de caracteres de asignación de biomasa (Prueba U de Mann Whitney,  $P=0,03$ ). El carácter más plástico fue el número de ramas. Los caracteres con menor plasticidad fueron la fracción de masa foliar y el área foliar específica. Estos valores concuerdan con las normas de reacción, ya que los caracteres con normas de reacción más pronunciadas fueron los que tuvieron valores más altos de plasticidad según el índice RDPI.

La plasticidad reducida de los caracteres de asignación de biomasa redujo la respuesta plástica general de la planta al estrés hídrico, ya que la distribución de biomasa entre las diferentes estructuras que componen a la planta fue similar entre tratamientos. Mientras que la plasticidad de los caracteres morfológicos permitió amortiguar la limitada cantidad de agua reduciendo el consumo generando plantas más pequeñas con menor superficie transpirante.

## V. DISCUSIÓN

En el presente trabajo, *Origanum vulgare* 'Nigra' respondió con una alta plasticidad morfológica al estrés hídrico. Las respuestas plásticas fueron en su mayoría pasivas debido a la limitación del recurso hídrico, por ello los caracteres como número de hojas, área foliar y longitud de raíz que dependen de la expansión celular, la cual se reduce bajo estrés por déficit hídrico, tuvieron una menor expresión fenotípica en el tratamiento de bajo contenido hídrico relativo (W30), reflejándose esto en la menor la biomasa total, como indicador del crecimiento total de la planta (Sánchez-Gómez et al., 2006). Con estructuras foliares más pequeñas y menos numerosas, se reduce la superficie transpirante para así minimizar la pérdida de agua, lo cual concuerda con las estrategias de las plantas para evadir el estrés por déficit hídrico (Valladares et al., 2008).

En contraste con las respuestas plásticas pasivas, los caracteres, ratio de longitud de ramas y longitud específica de raíz respondieron de forma activa al estrés hídrico. La mayor expresión de la longitud de raíz específica en el tratamiento W30 (bajo contenido hídrico relativo) (Figura 6) indica la producción de raíces de menor diámetro y con mayor conductancia hidráulica mejorando la adquisición de agua bajo estrés hídrico (Eissensat, 1992; Bell & Sultan, 1999). Por su parte el mayor valor del ratio de longitud

de ramas indica que se producen ramas más largas bajo condición de escasa disponibilidad hídrica, mejorando la captación de luz bajo estrés por déficit hídrico. Ambas respuestas permiten una mejor adquisición de recursos bajo condiciones estresantes, y representan mecanismos de evasión al estrés hídrico en concordancia con lo reportado por Guan et al. (2004) para *Mosla chinensis*. Sin embargo, el ratio de longitud de ramas está asociado también a la captura de luz, que se limita por la reducción del tamaño y número de estructuras fotosintéticas (Figura 4) bajo estrés hídrico (Ryser & Eek, 2000). Por ello la respuesta más importante en la adquisición de agua de *Origanum vulgare* 'Nigra' fue, la longitud específica de raíz.

El único carácter morfológicos cuya expresión no fue significativamente diferente entre los tratamientos, fue el área foliar específica, pues tuvo una plasticidad muy baja (Figura 4, Cuadro 3). Este carácter suele ser plástico ya que su expresión se reduce significativamente en respuesta a la escasa disponibilidad hídrica, tal como reportan Guan et al. (2004) y Gianoli & González-Teuber (2005). La escasa plasticidad de este carácter, en respuesta al estrés hídrico, se debería a que su expresión fenotípica se relaciona con el equilibrio térmico de la hoja, donde la reducción de este carácter reduce también la capa límite de la hoja, que es inversamente proporcional a la tasa de transpiración (Fitter & Hay, 2002; Kirkham, 2005) perjudicando a la planta bajo estrés por déficit

hídrico. Aunque el área foliar específica no sea plástica en respuesta al estrés hídrico puede serlo en respuesta a otro factor ambiental como la luz, como sucede en un estudio realizado por Kofidis et al. (2003) donde las hojas de orégano fueron más gruesas conforme la intensidad de luz aumentaba. Esto concuerda con lo señalado por Bradshaw (1965), Sultan (2000) y Chambel et al. (2005), que la plasticidad de un determinado carácter es específica para un factor ambiental determinado.

Con respecto a la plasticidad fenotípica de los caracteres de asignación de biomasa, esta fue bastante baja (Cuadro 3) por ello la expresión de dichos caracteres no fue significativamente diferente en respuesta al estrés hídrico (Cuadro 1). Estos resultados concuerdan con lo reportado por Bernachi et al. (2000) los cuales señalan que caracteres de asignación de biomasa, como la relación raíz/vástago y la fracción de masa radicular, tienen una respuesta más pronunciada (mayor plasticidad) en respuesta a factores ambientales como la disponibilidad de nutrientes, mientras que para factores como la disponibilidad de agua, la respuesta plástica es bastante reducida o nula. Además, la capacidad de ajuste de biomasa entre la parte aérea y la parte subterránea de la planta depende de la especie. Especies herbáceas como *Origanum vulgare* 'Nigra' distribuyen una mayor proporción de biomasa a la parte aérea (Poorter & Nagel, 2000), lo cual es congruente con el valor de la fracción de masa

foliar reportado en este trabajo, aproximadamente el 60% de la biomasa total de la planta se encontró en las hojas (Figura 9).

La escasa plasticidad en la fracción de masa foliar se debería a que la pérdida de agua a través de las hojas puede ser regulada fisiológicamente como reportan estudios realizados por McConnaughay & Coleman (1999) y Wright & McConnaughay (2002) ya sea por el cierre de estomas o por la reducción de la conductancia estomática (Farquhar & Sharkey, 1982; Blum, 1996), y no solo reduciendo la proporción de biomasa presente en las hojas. Además, la reducida plasticidad en este carácter y la fracción de masa radicular, es característico de plantas provenientes de ambientes estresantes, como el mediterráneo, de donde proviene *Origanum vulgare*, y concuerda con lo planteado por Chapin et al. (1993), que plantas provenientes de ambientes estresantes tienen poca plasticidad en los caracteres de asignación de biomasa, y que los productos de la fotosíntesis se invierten en funciones que mejoren la supervivencia, como la producción de aceites esenciales, los cuales son producidos por *Origanum vulgare* y almacenados en los vellos glandulares los cuales protegen frente al herbivorismo, además de poseer actividad antimicrobiana (Kintzios, 2002; Kofidis et al., 2003).

Finalmente, respecto a la magnitud de la plasticidad fenotípica a través del RDPI (índice de plasticidad basado en distancias relativas), el valor de la respuesta plástica general de la planta se obtuvo promediando la magnitud de cada carácter y su valor fue de 0,33; valor similar a los reportados por Camargo y Rodríguez-López (2008) para *Lippia origanoides*; y Villamizar et al. (2012) para *Lippia dulcis* en respuesta al estrés hídrico, siendo plantas moderadamente plásticas. Según señalan van Kleunen & Fischer (2005), realizar comparaciones entre especies basándose únicamente en el valor promedio de las respuestas plásticas, sin considerar qué grupo de caracteres manifiesta mayor plasticidad, sería inadecuado.

En los trabajos mencionados tanto la plasticidad morfológica como la de asignación de biomasa tienen un valor similar, por lo que ambas son importantes en la respuesta general al estrés hídrico. Por el contrario, en este trabajo la respuesta más importante fue la morfológica, cuya plasticidad fue mayor respecto a la asignación de biomasa. Bajo este contexto se habla de una compensación entre grupo de caracteres conforme lo señalado por Valladares et al. (2002), en cuyo trabajo, dos especies arbóreas, *Fagus sylvatica* y *Quercus robur*, tuvieron una respuesta plástica general de similar magnitud, sin embargo, la primera especie exhibió una gran plasticidad morfológica en contraste con una

plasticidad reducida de caracteres fisiológicos, mientras que, en la segunda especie, la situación fue todo lo contrario.

En el presente trabajo la compensación queda evidenciada por las respuestas plásticas de caracteres morfológicos como área foliar, número de hojas y número de ramas, cuya reducción permite evitar mayor pérdida de agua a través de la transpiración, así como la plasticidad activa de la longitud específica de la raíz que permitió a *Origanum vulgare* captar más agua en situación de estrés hídrico sin asignar mayor biomasa a las raíces. Esto concuerda con la propuesta de Wright & McConnaughay (2002) y Hodge (2004), que las respuestas plásticas morfológicas mitigan la falta de recursos sin la necesidad de realizar ajustes en la asignación de biomasa, de esta forma las especies vegetales que no poseen una gran capacidad de ajuste en la asignación de biomasa (plasticidad) pueden compensarla con cambios en su morfología.

## VI. CONCLUSIONES

- Se concluye que la plasticidad fenotípica de *Origanum vulgare* 'Nigra' en respuesta al estrés hídrico fue de 0,33, según el índice de plasticidad basado en distancias relativas, correspondiendo a una plasticidad fenotípica moderada.
- Los principales cambios morfológicos fueron la reducción del número y tamaño de estructuras foliares, de esta manera se reduce la transpiración y corresponde una estrategia de evasión al estrés hídrico. En contraste, la asignación de biomasa se mantiene bajo estrés hídrico, donde la mayor proporción de biomasa se encontró en las hojas, siendo alrededor del 60%, propio de las especies herbáceas.
- Las respuestas plásticas en los caracteres morfológicos según las normas de reacción son pasivas, debido a la limitación de recursos en los caracteres morfológicos con excepción de la longitud específica de raíz que responde de manera activa para captar mejor el agua.

- La plasticidad fenotípica es mayor en los caracteres morfológicos que en los caracteres de asignación de biomasa de *Origanum vulgare* 'Nigra'. La respuesta plástica se hace a través de su morfología en lugar de cambios en la asignación de biomasa a las diferentes estructuras de la planta.

## VII. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Azizi, A., Yan, F., Honermeier, B. (2009). Herbage yield, essential oil content and composition of three oregano (*Origanum vulgare* L.) populations as affected by soil moisture regimes and nitrogen supply. *Industrial Crops and Products*, 29, 554-561.
- Bakr, E. (2005). A new software for measuring leaf area and area damaged by *Tetranychus urticae*. Koch. *Applicated Entomology*. 2005,173-175.
- Basurto, M., Núñez, A., Pérez, R., Hernández, O. (2008). Fisiología del estrés ambiental en plantas. *Synthesis*,48, 1–5.
- Bazzaz, F. (1996). *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bell, D., Sultan, S. (1999). Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum*: A comparative study. *American Journal of Botany*, 86, 807-819
- Bernachi, C., Coleman, J., Bazzaz, F., McConnaughay, K. (2000). Biomass allocation in old-field annual species grown in elevated CO<sub>2</sub>

environments: no evidence for optimal partitioning. *Global Change Biology* 6: 855-863.

Bloom, A., Chapin, F., Mooney, H. (1985). Resource limitation in plants an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363-392.

Blum, A. (1996). Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulations*, 20, 135-148.

Bosabilidis, A., Tsekos, I. (1984). Glandular hair formation in *Origanum* species. *Annals of Botany*, 53, 559-563.

Bradshaw, A. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*, 13, 115-155.

Callaway, R., Pennings, S., Richards, C. (2003). Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 84, 1115-1128.

Camargo, A., Rodríguez-López, N. (2008). Respuestas fenotípicas de *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (Verbenaceae) a la disponibilidad de agua en suelo. *Acta Biológica Colombiana*, 13, 133-148.

Camargo, I., Rodríguez-López, N. (2006). Nuevas perspectivas para el estudio de la asignación de biomasa y su relación con el

funcionamiento de plantas en ecosistemas neotropicales. *Acta Biológica Colombiana*, 11, 75-87.

Campbell, B., Grime, J., Mackey, J. (1991). A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia*, 87, 532-538.

Chaitanya, K., Jutur, P., Sundar, D., Ramachandra, R. (2003). Water stress effects on photosynthesis in different mulberry cultivars. *Plant Growth regulation*, 40, 75-80.

Chambel, M., Climent, J., Alía, R., Valladares, F. (2005). Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Invest Agrar: Sist Recur For*, 14, 334-344.

Chapin, F., Autumn, K., Pugnaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American naturalist*, 142, 572-592.

Coleman, J., McConnaughay, K., Ackerly, D. (1994). Interpreting phenotypic variation in plants. *Tree*, 9, 187-191.

Cook, J., Mark, A., Shore, B. (1980). Responses of *Leptospermum scoparium* and *L. ericoides* (*Myrtaceae*) to waterlogging. *New Zealand Journal of Botany* 18, 233–246.

- Cordell, S., Goldstein, G., Mueller-Dombois, D., Webb, D., Vitousek, P. (1998). Physiological and morphological variation in *Metroideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity, *Oecologia* 113, 188-196.
- Crick, J., Grime, J. (1987). Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist*, 107,403-414.
- de Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J., van Groenendael, J., (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166, 73-82.
- Derner, J., Briske, D. (1999). Does a tradeoff exist between morphological and physiological root plasticity? A comparison of grass growth forms. *Acta Oecologica*, 20, 519-526.
- Dewar, R. (1993). A root-shoot partitioning model based on carbon-nitrogen-water interactions and munch phloem flow. *Functional Ecology*, 7, 356-368.
- Eissenstat, D. (1992). Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition*, 15, 763–782.

- Elezi, F., Plak, F., Ibraliu, A., Stefvov, G., Karapandzova, M., Kulevanova, S., Aliu, S. (2013). Genetic variation of oregano (*Origanum vulgare* L.) for etheric oil in Albania. *Agricultural Science*, 4, 449-454.
- Ernst, W. (1990). Ecophysiology of plants in waterlogged and flooded environments. *Aquatic Botany*, 38, 73–90.
- Evans, G. (1972). *The quantitative analysis of plant growth*. University of California Press, California, USA.
- Farquhar, G., Sharkey, T. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 317-345.
- Fitter, A., Hay, R. (2002). *Environmental Physiology of Plants* (3rd edition). Academic Press, San Diego, CA.
- Gianoli, E. (2004). Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En: Cabrera, H.M. (Ed.), *Fisiología ecológica en plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*. Ed. Universidad Católica de Valparaíso, pp. 13-25.
- Gianoli, E., González-Teuber, M. (2005). Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (*Convolvulaceae*). *Evolutionary Ecology*, 19, 603-613.

- Griffith, S., Sheldon, B. (2001). Phenotypic plasticity in the expression of sexually selected traits: neglected components of variation. *Animal Behaviour*, 61, 987-993.
- Guan, B., Ge, Y., Chang, J. (2004). Phenotypic plasticity of *Mosla chinensis* and *M. scabra* (*Labiatae*) response to soil water status. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 45, 229-236.
- Hammond, K., Szewczak, J., Krol, E. (2001). Effects of altitude and temperature on organ phenotypic plasticity along an altitudinal gradient. *Journal of Experimental Biology*, 204, 1991–2000.
- Hodge, A. (2004). The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 162, 9-24.
- Hunt, R. (1990). *Basic growth analysis*. Unwin Hyman, London, U.K.
- Jackson, R., Manwaring, J., Caldwell, M. (1990). Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature*, 344, 58–60.
- Jackson, W. (1955). The role of adventitious roots in recovery of shoots following flooding of the original root systems. *American Journal of Botany*, 42, 816–819.

- Jordan, M., Snell, H. (2002). Life history trade-offs and phenotypic plasticity in the reproduction of Galapagos lava lizards (*Microlophus delanonis*). *Oecologia*, 130,44–52.
- Kintzios, S. (Ed.) (2002). *Oregano: The genera Origanum and Lippia*. Taylor & Francis, London, UK.
- Kirkham, M. (2005). *Principles of soil and plant water relations*. Elsevier Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- Klauer, D. (2009). *Manual técnico de cultivo ecológico de orégano (Origanum spp. L.)*. Ediciones el taller. Arequipa, Perú.
- Kofidis, G., Bosabilidis, A., Moustakas, M. (2003). Contemporary seasonal and altitudinal variations of leaf structural features in oregano (*Origanum vulgare* L.). *Annals of Botany*, 92, 635-645.
- Larcher, W. (1995). *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology functional groups*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Lawlor, D., Tezara, W. (2009). Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*, 103, 561-579.

- Ledig, F., Bormann, F., Wender, K. (1970). The distribution of dry matter growth between shoot and roots in loblolly pines. *Botanical Gazette*, 13, 349–359.
- Levitt, J. (1980). *Responses of plants to environmental stresses*. New York. Academic Press.
- Lisar, S., Motafakkerazad, R., Hossain, M., Rahman, I. (2012). *Water stress in plants: Causes, effects and Responses*. Prof. Ismail Md. Mofizur Rahman (Ed.) Intech.
- Liu, F., Stützel, H. (2004). Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Scientia Horticulturae*, 102, 15-27.
- McConnaughay, K., Coleman, J. (1999). Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality a test along three resource gradients. *Ecology*, 80, 2581-2593.
- McDonald, J. (2014). *Handbook of Biological Statistics (3rd edition)*. Sparky House Publishing, Baltimore, Maryland.
- McNickle, G., St. Clair, C., Cahill, J. (2009). Focusing the metaphor: plant root foraging behavior. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 419-426.

- Misra, A., Tyler, G. (1999). Influence of soil moisture on soil solution chemistry and concentrations of minerals in the *Calcicoles phleum phleoides* and *Veronica spicate* grown on a limestone soil. *Annals of Botany*, 84, 401-410.
- Moreno, L. (2009). Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. *Agronomía Colombiana* 27, 179-191.
- Muñoz, L. (2002). Plantas medicinales españolas: *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae) (orégano). *Acta Botánica Malacitana* 27, 2002, 273–280.
- Negovetic, S., Jokela, J. (2001). Life-history variation, phenotypic plasticity, and subpopulation structure in a freshwater snail. *Ecology*, 82, 2805-2815.
- Ostonen, I., Püttsepp, Ü., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M., Löhmus, K., Majdi, H., Metcalfe, D., Olsthoorn, Pronk, A., Vanguelova, E., Weih, M., Brunner, I. (2007). Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems*, 141, 426-442.
- Padulosi, S. (Ed.) (1997). Oregano. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops 14. Proceedings of the IPGRI International Workshop on Oregano, 8-12 May 1996, CIHEAM, Valenzano (Bari), Italy.

- Palacio-López, K., Rodríguez, N. (2008). Plasticidad fenotípica en *Lippia alba* (*Verbenaceae*) en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos ambientes lumínicos. *Acta Biológica Colombiana*, 12, 187–198.
- Pigliucci, M. (2001). Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Pigliucci, M., Schlichting, C. (1995). Ontogenetic reaction norms in *Lobelia siphilitica* (*Lobeliaceae*): response to shading. *Ecology*, 76, 2134-2144.
- Poorter, H., Nagel, O. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian journal of plant physiology*, 27, 595-607.
- Potters, G., Pasternak, T., Guisez, Y., Palme, K., & Jansen, M. (2007). Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? *Trends Plant Science*, 12, 99-105.
- Relyea, R. (2002). Local population differences in phenotypic plasticity: predator-induced changes in wood frog tadpoles. *Ecological Monographs*, 72, 77–93.
- Rendón, B., Nuñez-Farfán, J. (2000). Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of the annual

*Anoda cristata* (Malvaceae) growing in two contrasting habitats. Plant Ecology, 00, 1-9.

Robinson, D., Davidson, H., Trinder, C., Brooker, R. (2010). Root-shoot growth responses during interspecific competition quantified using allometric modelling. Annals of Botany, 106, 921-926.

Robinson, D., Robinson, I. (1988). Plasticity in grass species in response to nitrogen supply. Functional Ecology, 2, 249-257.

Ryser, P., Eek, L. (2000). Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. American Journal of Botany, 87, 402-411.

Salas, F. (2016). Producción y exportación de orégano de la región Tacna. Dirección Regional Agricultura de Tacna, Perú.

Samu, F. (1991). Optimal plant foraging and the Marginal Value Theorem: a zoologist's point of view. Abstracta Botanica ,15, 77-81.

Sánchez-Gómez, D., Valladares, F., Zavala, M. (2006). Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. Tree Physiology, 26, 1425-1433.

- Sarkar, S., Fuller, T. (2003). Generalized norms of reaction for ecological developmental biology. *Evolution & Development*, 5, 106-115.
- Sassenhagen, I., Wilken, S., Godhe, A., Rengefors, K. (2015). Phenotypic plasticity and differentiation in an invasive freshwater microalga. *Harmful Algae*, 41, 38-45.
- Scheiner, M. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 35-68.
- Schlichting, C. (1986). The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 667-693.
- Schulze, E., Robichaux, R., Grace, J., Rundel, P., Ehleringer, J. (1987). Plant water balance. *BioScience*, 37, 30-37.
- Stelzer, C. (2002). Phenotypic plasticity of body size at different temperatures in a planktonic rotifer: mechanisms and adaptive significance. *Functional Ecology*, 16, 835-841.
- Sultan, S. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5, 537-542.
- Sultan, S. (2001). Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*, 82, 328-343.

- Sultan, S. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development*, 5, 25-33.
- Taiz, L., Zeiger, E. (2002). *Plant physiology* (3rd edition). Sinauer Associates, Sunderland.
- Valladares, F. (2003). Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. En: Esser, K., Lüttge, U., Beyschlag, W. & Hellwig, F. (Eds). *Progress in Botany*. Springer Verlag, Heidelberg, pp. 439-471.
- Valladares, F., Chico, J., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E., Dreyer, E. (2002). The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees*, 16, 395-403.
- Valladares, F., Gianoli, E., Gómez, J. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176, 749-763.
- Valladares, F., Sánchez-Gómez, D., Zavala, M. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94, 1103–1116.
- Valladares, F.; Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J., Corcuera, L., Sisó, S., Gil-Pelegrián, E. Estrés hídrico: ecofisiología y

- escalas de la sequía (2008). En: Valladares, F. (Ed.). Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante (2da Edición). Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, Madrid.
- van Kleunen, M., Fischer, M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166, 49-60.
- Villamizar, J., Rodríguez, N., Tezara, W. (2012). Plasticidad fenotípica en plantas de *Lippia Dulcis* (*Verbenaceae*) sometidas a déficit hídrico. *Acta Biológica Colombiana*, 17, 363–378.
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Quero, J., Poorter, H., Valladares F., Marañón, T. (2008). Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares, F. (Ed.). Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante (2da Edición). Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, Madrid.
- Whitman, D., Agrawal, A. (2009). What is phenotypic plasticity and why is it important? En: Whitman, D., Ananthakrishnan, T. (Eds). *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers, Enfield, pp 1–63.
- Wright, S., McConnaughay, K. (2002). Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology*, 17, 119-131.

## VIII. ANEXOS

**ANEXO 1:** Valores de la expresión fenotípica en cada tratamiento, medias y desviación estándar

**Tabla 1.** Valores de los caracteres evaluados. Morfológicos: Número de hojas (NH), área foliar (AF)(cm<sup>2</sup>), área foliar específica (SLA) (cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>), número de ramas (NR), ratio de longitud de ramas (LPB) (cm.g<sup>-1</sup>), longitud de raíz (LR) (cm), longitud específica de raíz (LER) (cm.g<sup>-1</sup>) y biomasa total (BT). Asignación de biomasa: Relación raíz/vástago (R/S), Fracción de masa foliar (FMF), fracción de masa de ramas (FMB) y fracción de masa radicular (FMR).

Tratamiento	NH	AF	SLA	NR	BLR	LR	LER	BT	R/S	FMF	FMB	FMR
<b>W80</b>	713	250,36	289,10	32	1,96	15,10	33,56	1,52	0,42	0,57	0,13	0,30
<b>W80</b>	427	110,52	283,39	18	3,30	15,40	79,38	0,67	0,40	0,58	0,13	0,29
<b>W80</b>	353	122,57	304,15	17	3,38	12,90	66,15	0,69	0,39	0,58	0,13	0,28
<b>W80</b>	581	162,31	283,26	29	2,43	18,10	72,98	0,97	0,35	0,59	0,15	0,26
<b>W80</b>	72	20,45	365,14	4	20,31	3,50	145,83	0,10	0,33	0,58	0,17	0,25
<b>W60</b>	486	149,63	313,69	17	3,96	12,60	46,32	0,86	0,47	0,56	0,13	0,32
<b>W60</b>	412	173,05	356,08	16	5,69	16,50	51,56	1,01	0,46	0,48	0,20	0,32
<b>W60</b>	411	172,79	258,28	19	2,77	13,30	58,08	1,05	0,28	0,64	0,15	0,22
<b>W60</b>	520	200,01	333,90	23	3,39	14,50	60,92	0,97	0,32	0,61	0,14	0,24
<b>W60</b>	503	189,30	306,32	15	4,40	14,40	50,53	1,08	0,36	0,57	0,16	0,27
<b>W30</b>	138	49,24	273,56	4	10,46	10,60	173,77	0,27	0,29	0,67	0,10	0,23
<b>W30</b>	197	46,09	271,10	2	22,83	7,55	184,15	0,25	0,19	0,67	0,17	0,16
<b>W30</b>	171	50,55	293,91	4	11,86	6,80	82,93	0,30	0,38	0,58	0,14	0,28
<b>W30</b>	72	16,95	260,69	3	27,27	3,65	912,50	0,08	0,05	0,84	0,11	0,05
<b>W30</b>	84	15,52	224,92	2	25,00	5,40	200,00	0,11	0,33	0,63	0,12	0,25

Fuente: Datos experimentales

**Tabla 2.** Medias y desviación estándar de los caracteres morfológicos: Número de hojas (NH), área foliar (AF), área foliar específica (SLA), número de ramas (NR), ratio de longitud de ramas (LPB), longitud de raíz (LR), longitud específica de raíz (LER) y biomasa total (BT)

<b>Carácter</b>	<b>Tratamiento</b>	<b>Media</b>	<b>Desv. Est.</b>
<b>NH</b>	W80	339,28	2,48
	W60	464,08	1,12
	W30	122,97	1,55
<b>AF (cm<sup>2</sup>)</b>	W80	102,39	2,60
	W60	176,11	1,12
	W30	31,33	1,83
<b>SLA (cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>)</b>	W80	305,01	34,68
	W60	313,65	36,50
	W30	264,84	25,35
<b>NR</b>	W80	20	11,11
	W60	18	3,00
	W30	3	1,00
<b>BLR (cm.g<sup>-1</sup>)</b>	W80	6,28	7,87
	W60	4,04	1,11
	W30	19,49	7,78
<b>LR (cm)</b>	W80	11,37	0,20
	W60	14,20	0,11
	W30	6,40	0,15
<b>LER (cm.g<sup>-1</sup>)</b>	W80	71,55	0,17
	W60	53,22	0,11
	W30	217,28	0,24
<b>BT (g)</b>	W80	0,79	0,52
	W60	0,99	0,09
	W30	0,20	0,10

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 3.** Medias y desviación estándar de los caracteres de asignación de biomasa: Relación raíz/vástago (R/S), Fracción de masa foliar (FMF), fracción de masa de ramas (FMB) y fracción de masa radicular (FMR).

<b>Carácter</b>	<b>Tratamiento</b>	<b>Media</b>	<b>Desv. Est.</b>
<b>R/S</b>	W80	0,38	0,02
	W60	0,38	0,04
	W30	0,25	0,06
<b>FMF</b>	W80	0,59	0,01
	W60	0,57	0,06
	W30	0,68	0,09
<b>FMB</b>	W80	0,14	0,01
	W60	0,16	0,03
	W30	0,13	0,03
<b>FMR</b>	W80	0,27	0,01
	W60	0,27	0,02
	W30	0,19	0,04

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**ANEXO 2:** Tratamientos utilizados. RWC: Contenido hídrico relativo (Porcentaje de la capacidad de retención de agua del sustrato). AWC: Contenido real de agua en términos de materia seca del suelo. KPa: lectura correspondiente del tensiómetro.

	<b>Saturación</b>	<b>Tratamiento 1 (W80)</b>	<b>Tratamiento 2 (W60)</b>	<b>Tratamiento 3 (W30)</b>
<b>RWC</b>	100%	80%	60%	30%
<b>AWC</b>	45,03%	36,02%	27,02%	13,51%
<b>KPa (<math>\pm 2</math>)</b>	0	10	32	68

*Fuente:* Elaboración propia

**ANEXO 3:** Matrices para el cálculo del índice de plasticidad basado en distancias relativas (RDPI)

**Tabla 4.** Matriz de datos para el caracter: Número de hojas

<i>ij</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	713	427	353	581	72
<b>2</b>	486	412	411	520	503
<b>3</b>	138	197	171	72	84

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 5.** Matriz de datos para el caracter: Área foliar

<i>ij</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	250,36	110,52	122,57	162,31	20,45
<b>2</b>	149,63	173,05	172,79	200,01	189,30
<b>3</b>	49,24	46,09	50,55	16,95	15,52

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 6.** Matriz de datos para el caracter: Área foliar específica

<i>ij</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	289,10	283,39	304,15	283,26	365,14
<b>2</b>	313,69	356,08	258,28	333,90	306,32
<b>3</b>	273,56	271,10	293,91	260,69	224,92

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 7.** Matriz de datos para el caracter: Número de ramas

<i>i/j</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	32	18	17	29	4
<b>2</b>	17	16	19	23	15
<b>3</b>	4	2	4	3	2

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 8.** Matriz de datos para el caracter: Ratio de longitud de ramas

<i>i/j</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	1,96	3,30	3,38	2,43	20,31
<b>2</b>	3,96	5,69	2,77	3,39	4,40
<b>3</b>	10,46	22,83	11,86	27,27	25,00

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 9.** Matriz de datos para el caracter: Longitud de raíz

<i>i/j</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	15,1	15,4	12,9	18,1	3,5
<b>2</b>	12,6	16,5	13,3	14,5	14,4
<b>3</b>	10,6	7,55	6,8	3,65	5,4

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 10.** Matriz de datos para el caracter: Longitud específica de raíz

<i>i/j</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	33,56	79,38	66,15	72,98	145,83
<b>2</b>	46,32	51,56	58,08	60,92	50,53
<b>3</b>	173,77	184,15	82,93	912,50	200,00

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 11.** Matriz de datos para el caracter: Biomasa Total

<i>i/j</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	1,52	0,67	0,69	0,97	0,10
<b>2</b>	0,86	1,01	1,05	0,97	1,08
<b>3</b>	0,27	0,25	0,30	0,08	0,11

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 12.** Matriz de datos para el caracter: Relación raíz/vástago

<i>i/j</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	0,42	0,40	0,39	0,35	0,33
<b>2</b>	0,47	0,46	0,28	0,32	0,36
<b>3</b>	0,29	0,19	0,38	0,05	0,33

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 13.** Matriz de datos para el caracter: Fracción de masa foliar

<i>i/j</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	0,57	0,58	0,58	0,59	0,58
<b>2</b>	0,56	0,48	0,64	0,61	0,57
<b>3</b>	0,67	0,67	0,58	0,84	0,63

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 14.** Matriz de datos para el caracter: Fracción de masa de ramas

<i>i/j</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	0,13	0,13	0,13	0,15	0,17
<b>2</b>	0,13	0,20	0,15	0,14	0,16
<b>3</b>	0,10	0,17	0,14	0,10	0,12

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**Tabla 15.** Matriz de datos para el caracter: Fracción de masa radicular

<i>i/j</i>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	0,30	0,29	0,28	0,26	0,25
<b>2</b>	0,32	0,32	0,22	0,24	0,27
<b>3</b>	0,23	0,16	0,28	0,05	0,25

*Fuente:* Datos de la Tabla 1

**ANEXO 4:** Distancias relativas (Magnitudes) obtenidas de cada matriz. Cada valor se obtuvo de  $[(a-b)/(a+b)]$ , donde “a” y “b” son dos plantas correspondientes a tratamientos distintos.

**Tabla 16.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Número de hojas

0,19	0,16	0,56	0,61	0,74
0,06	0,10	0,50	0,43	0,70
0,16	0,19	0,50	0,35	0,70
0,09	0,06	0,58	0,55	0,76
0,74	0,76	0,57	0,41	0,75
0,27	0,17	0,57	0,48	0,79
0,02	0,08	0,37	0,41	0,67
0,08	0,18	0,28	0,41	0,62
0,17	0,07	0,49	0,51	0,75
0,70	0,75	0,46	0,49	0,08
0,27	0,68	0,42	0,82	0,71
0,02	0,51	0,35	0,71	0,66
0,08	0,44	0,35	0,66	0,66
0,17	0,62	0,45	0,78	0,72
0,70	0,31	0,44	0,00	0,71

*Fuente:* Datos de la Tabla 4

**Tabla 17.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Área foliar

0,25	0,11	0,50	0,66	0,80
0,15	0,29	0,56	0,37	0,82
0,10	0,24	0,56	0,42	0,82
0,04	0,10	0,60	0,53	0,84
0,76	0,81	0,59	0,42	0,84
0,18	0,14	0,69	0,49	0,88
0,22	0,26	0,41	0,55	0,75
0,17	0,21	0,45	0,55	0,78
0,03	0,08	0,56	0,60	0,83
0,79	0,81	0,39	0,58	0,14
0,18	0,67	0,53	0,87	0,81
0,22	0,38	0,58	0,73	0,84
0,17	0,43	0,58	0,76	0,84
0,03	0,53	0,63	0,81	0,86
0,79	0,41	0,61	0,09	0,85

*Fuente:* Datos de la Tabla 5

**Tabla 18.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Área foliar específica

0,04	0,07	0,07	0,01	0,09
0,05	0,08	0,13	0,02	0,15
0,02	0,05	0,03	0,02	0,00
0,05	0,08	0,10	0,02	0,12
0,08	0,04	0,06	0,11	0,08
0,10	0,03	0,03	0,03	0,12
0,11	0,04	0,02	0,10	0,12
0,08	0,00	0,06	0,06	0,15
0,11	0,04	0,02	0,06	0,11
0,01	0,09	0,15	0,02	0,24
0,06	0,03	0,07	0,05	0,16
0,05	0,02	0,14	0,04	0,23
0,08	0,05	0,02	0,08	0,07
0,05	0,02	0,10	0,04	0,20
0,17	0,14	0,06	0,17	0,15

*Fuente:* Datos de la Tabla 6

**Tabla 19.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Número de ramas

---

0,31	0,16	0,62	0,78	0,70
0,03	0,12	0,60	0,64	0,68
0,00	0,15	0,65	0,62	0,73
0,26	0,12	0,70	0,76	0,77
0,62	0,70	0,58	0,00	0,67
0,33	0,36	0,88	0,62	0,88
0,06	0,09	0,80	0,60	0,80
0,03	0,06	0,79	0,65	0,79
0,29	0,32	0,87	0,70	0,87
0,60	0,58	0,33	0,58	0,33
0,25	0,78	0,79	0,83	0,79
0,03	0,64	0,78	0,71	0,78
0,06	0,62	0,81	0,70	0,81
0,21	0,76	0,84	0,81	0,84
0,65	0,00	0,76	0,14	0,76

---

*Fuente:* Datos de la Tabla 7

**Tabla 20.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Ratio de longitud de ramas

0,34	0,27	0,45	0,72	0,75
0,09	0,01	0,30	0,57	0,65
0,08	0,00	0,58	0,56	0,82
0,24	0,16	0,51	0,66	0,78
0,67	0,71	0,41	0,26	0,72
0,49	0,38	0,84	0,50	0,85
0,27	0,14	0,75	0,35	0,77
0,25	0,13	0,74	0,62	0,76
0,40	0,29	0,81	0,56	0,82
0,56	0,64	0,06	0,46	0,10
0,17	0,68	0,70	0,87	0,73
0,09	0,52	0,60	0,78	0,63
0,10	0,51	0,78	0,78	0,80
0,06	0,62	0,74	0,84	0,76
0,76	0,32	0,68	0,15	0,70

*Fuente:* Datos de la Tabla 8

**Tabla 21.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Longitud de raíz

0,09	0,02	0,09	0,38	0,55
0,10	0,03	0,22	0,39	0,64
0,01	0,06	0,11	0,31	0,57
0,18	0,11	0,16	0,45	0,60
0,57	0,61	0,15	0,32	0,60
0,04	0,02	0,33	0,30	0,47
0,03	0,03	0,34	0,42	0,48
0,12	0,05	0,26	0,32	0,41
0,05	0,11	0,41	0,36	0,54
0,65	0,61	0,37	0,36	0,21
0,06	0,18	0,25	0,61	0,40
0,07	0,18	0,37	0,62	0,51
0,02	0,10	0,28	0,56	0,42
0,15	0,26	0,32	0,66	0,46
0,58	0,50	0,31	0,02	0,45

*Fuente:* Datos de la Tabla 9

**Tabla 22.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Longitud específica de raíz

0,16	0,29	0,58	0,42	0,90
0,26	0,13	0,54	0,02	0,89
0,18	0,04	0,50	0,11	0,88
0,22	0,09	0,48	0,06	0,87
0,52	0,41	0,55	0,27	0,90
0,21	0,20	0,69	0,28	0,71
0,21	0,22	0,40	0,23	0,43
0,12	0,13	0,47	0,18	0,50
0,17	0,18	0,43	0,15	0,47
0,48	0,49	0,12	0,24	0,16
0,27	0,68	0,60	0,93	0,62
0,15	0,37	0,56	0,84	0,59
0,07	0,45	0,52	0,86	0,55
0,11	0,41	0,50	0,85	0,53
0,43	0,09	0,57	0,72	0,60

*Fuente:* Datos de la Tabla 10

**Tabla 23.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Biomasa total

---

0,28	0,22	0,52	0,67	0,83
0,12	0,18	0,58	0,39	0,86
0,11	0,17	0,59	0,40	0,86
0,06	0,00	0,57	0,53	0,85
0,80	0,82	0,60	0,51	0,87
0,20	0,17	0,71	0,49	0,87
0,20	0,23	0,45	0,55	0,72
0,19	0,22	0,46	0,56	0,73
0,02	0,05	0,58	0,54	0,80
0,83	0,84	0,45	0,57	0,06
0,18	0,70	0,54	0,90	0,77
0,22	0,43	0,60	0,79	0,81
0,21	0,44	0,61	0,80	0,81
0,04	0,56	0,59	0,85	0,80
0,83	0,47	0,62	0,11	0,82

---

*Fuente:* Datos de la Tabla 11

**Tabla 24.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Relación raíz/vástago

0,05	0,13	0,23	0,04	0,79
0,07	0,11	0,22	0,02	0,79
0,08	0,10	0,03	0,01	0,67
0,15	0,03	0,05	0,05	0,71
0,17	0,02	0,10	0,07	0,74
0,05	0,08	0,37	0,09	0,12
0,07	0,06	0,35	0,09	0,10
0,08	0,04	0,34	0,16	0,09
0,14	0,02	0,28	0,09	0,02
0,16	0,04	0,27	0,03	0,01
0,20	0,18	0,42	0,77	0,17
0,18	0,16	0,41	0,76	0,17
0,17	0,15	0,18	0,76	0,08
0,11	0,08	0,25	0,73	0,01
0,09	0,06	0,30	0,72	0,05

*Fuente:* Datos de la Tabla 12

**Tabla 25.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Fracción de masa foliar

0,01	0,04	0,09	0,01	0,20
0,02	0,03	0,16	0,00	0,27
0,02	0,03	0,03	0,00	0,14
0,03	0,02	0,04	0,01	0,16
0,02	0,03	0,08	0,00	0,19
0,09	0,00	0,08	0,02	0,05
0,09	0,00	0,07	0,10	0,04
0,10	0,01	0,07	0,04	0,04
0,11	0,02	0,06	0,03	0,03
0,10	0,01	0,07	0,01	0,04
0,05	0,08	0,09	0,19	0,06
0,05	0,07	0,16	0,19	0,14
0,04	0,07	0,03	0,18	0,00
0,03	0,06	0,04	0,17	0,01
0,04	0,07	0,08	0,18	0,05

*Fuente:* Datos de la Tabla 13

**Tabla 26.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Fracción de masa de ramas

0,03	0,03	0,09	0,02	0,09
0,03	0,03	0,32	0,02	0,32
0,03	0,03	0,17	0,02	0,17
0,09	0,03	0,15	0,04	0,15
0,14	0,08	0,21	0,09	0,21
0,21	0,09	0,12	0,05	0,06
0,21	0,09	0,12	0,19	0,06
0,21	0,09	0,12	0,03	0,06
0,15	0,03	0,06	0,01	0,11
0,10	0,02	0,01	0,07	0,17
0,05	0,12	0,15	0,13	0,02
0,05	0,12	0,09	0,12	0,26
0,05	0,12	0,07	0,12	0,10
0,01	0,18	0,09	0,18	0,08
0,06	0,23	0,03	0,23	0,15

*Fuente:* Datos de la Tabla 14

**Tabla 27.** Distancias Relativas (Magnitudes). Caracter: Fracción de masa radicular

0,04	0,10	0,17	0,03	0,72
0,05	0,08	0,17	0,02	0,72
0,06	0,07	0,02	0,01	0,61
0,11	0,03	0,04	0,04	0,65
0,12	0,01	0,08	0,05	0,67
0,03	0,06	0,29	0,07	0,09
0,05	0,04	0,28	0,06	0,07
0,06	0,03	0,27	0,12	0,07
0,10	0,02	0,23	0,06	0,02
0,12	0,03	0,22	0,02	0,00
0,15	0,13	0,33	0,70	0,12
0,14	0,12	0,32	0,69	0,12
0,13	0,11	0,15	0,69	0,06
0,08	0,06	0,20	0,66	0,01
0,07	0,05	0,24	0,66	0,03

*Fuente:* Datos de la Tabla 15

**ANEXO 5:** Fotografías de *Origanum vulgare* 'Nigra'. A, B y C son plantas en los tratamientos W80, W60 y W30, respectivamente, luego de 30 días. D, E y F son plantas en los tratamientos W80, W60 y W30, respectivamente, luego de 90 días.



**ANEXO 6:** Plantas de orégano 'Nigra' cosechadas, después de 90 días en los tratamientos, para la evaluación de caracteres. Fotografía A: planta del tratamiento 2 (W60). Fotografía B: planta del tratamiento 3 (W30).





---

**ASESOR**  
**Mgr. Giovanni Aragón Alvarado**



---

**TESISTA**  
**Bach. Franco Nery Liñán Vigo**