

***PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN CARACTERES FISIOLÓGICOS DE UNA
ESPECIE CON POTENCIAL INVASOR *Tithonia diversifolia* (Helms.) A. Gray.
EN DIFERENTES CONDICIONES DE NUTRIENTES Y HUMEDAD***

Estudiante

Lina María Urrea.

Trabajo de grado para optar al título de Bióloga

Asesoras

Ph.D. Cristina López Gallego.

Profesora Instituto de Biología Universidad de Antioquia

M. Sc Estela M. Quintero Vallejo.

Candidata Ph.D Universidad de Wageningen

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD DE ANTIOQUÍA
MEDELLÍN- COLOMBIA

2011

A mis abuelos

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis asesoras Cristina López Gallego y Estela Quintero por su apoyo, acompañamiento, dedicación e infinita paciencia durante el desarrollo de este trabajo.

Al Jardín Botánico de Medellín Joaquín Antonio Uribe, en especial al Director científico Alvaro Cogollo, por la financiación del proyecto, al facilitarme el espacio, e insumos.

A las instalaciones del Laboratorio de Fisiología Vegetal, especialmente a la docente Aura Urrea, por su asesoría, ayuda durante el desarrollo de este trabajo, a la bióloga Adriana Gallego por su colaboración en el laboratorio.

Al Herbario Universidad de Antioquia, especialmente a Felipe Cardona por su acompañamiento, colaboración y facilitarme diferentes equipos para la digitalización de imágenes, al Taller del Herbario particularmente a Wilson Rengifo por brindarme el espacio y su ayuda en el secado de material vegetal.

A Juan Pablo Naranjo, Tomás Hinstroza por la disposición, acompañamiento, ayuda durante la colecta de material vegetal; Angélica Rivera por su acompañamiento en las salidas de campo y Katty Taborda por su ayuda en el vivero. Alvaro Idárraga por el material fotográfico y su asesoría.

A los profesores Ricardo Callejas, Jhon Jairo Ramírez, Felipe Cardona, Vivian Paez, Marta Wolff, Carlos López, quienes han compartido su visión del mundo y han enseñado un poco más allá de lo tangible.

Finalmente quiero agradecer a mi familia por su apoyo y estar ahí durante estos todos estos años y nuevamente quiero agradecer al personal del Herbario Universidad de Antioquia una familia de corazón grande.

RESUMEN

Plasticidad fenotípica en diferentes caracteres podría facilitar el establecimiento y la exitosa invasión de especies en nuevos ecosistemas al incrementar la amplitud de su nicho ecológico o su tolerancia a condiciones ambientales variables. En relación con la plasticidad de caracteres del éxito biológico se ha planteado que un invasor puede tener diferentes estrategias ecológicas de tipo generalista (si puede mantener alto éxito biológico en ambientes favorables y desfavorables) o de tipo oportunista (si puede incrementar el éxito biológico en ambientes favorables) o una combinación de estas dos estrategias. *Tithonia diversifolia* es una especie originaria de Centroamérica introducida y naturalizada en Colombia. Características de esta especie como alta producción de biomasa, rápido crecimiento, capacidad de reproducción sexual y asexual le permiten establecerse rápidamente en una gran variedad de ambientes. Nuestro estudio evaluó si caracteres fisiológicos de *Tithonia diversifolia* exhibían plasticidad fenotípica en respuesta diferentes condiciones de nutrientes y humedad del suelo, y probamos la hipótesis que esta especie tiene una estrategia generalista al ser capaz de mantener alto éxito biológico en los diferentes ambientes. Realizamos un experimento de ambiente común con nueve individuos de *Tithonia diversifolia* que fueron fraccionados para obtener clones. Los clones (genotipos) fueron sometidos a cuatro tratamientos (ambientes) que combinaron niveles altos y bajos de nutrientes y de humedad del suelo. Los clones fueron monitoreados por cinco meses para registrar la mortalidad y al final del experimento fueron colectados para estimar caracteres de asignación de biomasa. Para cada genotipo obtuvimos las normas de reacción que describen el patrón de respuesta fenotípica de seis caracteres fisiológicos y caracteres relacionados con el éxito biológico (tasas de supervivencia y biomasa total) en los ambientes del experimento. Observamos un efecto del ambiente, que denota la presencia de plasticidad fenotípica, sobre dos de los caracteres fisiológicos: la fracción peso de la hoja (LWR) y la fracción peso

del tallo presentaron (SWR). Contrario a la hipótesis planteada esta especie mostró alta plasticidad para caracteres relacionados con el éxito biológico como la biomasa total, siendo más exitosa en ambientes favorables; mientras que no mostró plasticidad para la supervivencia. Investigaciones de este tipo son necesarias para clarificar el papel de la plasticidad fenotípica y otras propiedades de las poblaciones en el proceso de invasión de especies en nuevos hábitats.

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Tratamientos usados en el experimento de ambiente común: niveles bajos y altos de nutrientes y humedad del suelo.....	17
Tabla 2. Abreviaciones y descripciones de las medidas para caracteres fisiológicos y del éxito biológico.	20
Tabla 3. ANOVA para evaluar el efecto del genotipo y el ambiente sobre los caracteres fisiológicos y del éxito biológico en <i>Tithonia diversifolia</i> ; fracción peso de la hoja (RWR), fracción peso del tallo (SWR), contenido de materia seca (DM), área foliar específica (SLA) y biomasa total.	28
Tabla 4. ANOVA para evaluar el efecto del genotipo y el ambiente sobre caracteres fisiológicos en <i>Tithonia diversifolia</i> : fracción peso de la raíz (RWR) y fracción peso del tallo (RS). Estos caracteres mostraron correlación con el peso inicial del esqueje, por lo cual esta variable se incluyó como covariable en el análisis.....	29

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Potenciales estrategias ecológicas e especies invasoras (Richards <i>et al</i> 2006)	13
Figura 2. Inflorescencia <i>Tithonia diversifolia</i> . Foto Alvaro Idárraga.....	14
Figura 3. <i>Tithonia diversifolia</i> en ambientes naturales. Foto: Alvaro Idárraga.....	15
Figura 4. Clones de <i>Tithonia diversifolia</i> en invernadero. Foto: Lina Urrea	18
Figura 5. Izquierda: cosecha de partes aéreas y derecha: cosecha de partes radiculares de clones de <i>Tithonia diversifolia</i> . Foto: Lina Urrea.	19
Figura 6. <i>Tithonia diversifolia</i> en vivero. Foto Lina Urrea.....	20
Figura 7. Clones de un individuo de <i>Tithonia diversifolia</i> en invernadero, a la izquierda clones sometidos a niveles altos humedad del suelo, derecha clones sometidos bajos niveles de humedad del suelo. Foto Lina Urrea.	22
Figura 8. Normas de reacción para la fracción biomasa de la hoja LWR y la fracción biomasa del tallo SWR	24
Figura 9. Normas reacción fracción biomasa de la raíz RWR y fracción raíz/tallo RS.	25
Figura 10. Normas de reacción contenido de materia DM y área foliar específica SLA....	26
Figura 11. Norma de reacción biomasa total.	27
Figura 12. Proporción supervivencia.	27

INDICE DE ANEXOS

- Anexo 1.** Valores promedios de caracteres fisiológicos en diferentes condiciones de nutrientes y humedad. LN LH bajos nutrientes y humedad, HN LH, altos nutrientes/baja humedad, LN HH bajos nutrientes/alta humedad, HNHH altos nutrientes y humedad..... 35
- Anexo 2.** Valores promedio de caracteres fisiológicos de nueve genotipos de *Tithonia diversifolia*..... 35
- Anexo 3.** Listado preliminar de plantas invasoras en Colombia. Programa biología de la conservación, línea de especies focales. Instituto Alexander Von Humboldt..... 36

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	10
<i>Plasticidad fenotípica y el proceso de invasión de especies en nuevos hábitats</i>	10
<i>Estrategias ecológicas en especies invasoras</i>	12
<i>Tithonia diversifolia</i> (Hemsl.) A Gray: Una especie con potencial invasor en Colombia. 13	
MATERIALES Y MÉTODOS	16
<i>Colección de clones en las poblaciones naturales</i>	16
<i>Experimento de ambiente común</i>	16
<i>Medición de los caracteres fisiológicos y éxito biológico</i>	18
<i>Análisis de datos</i>	21
RESULTADOS	22
<i>Plasticidad fenotípica en caracteres fisiológicos</i>	22
<i>Plasticidad fenotípica en el éxito biológico</i>	23
DISCUSIÓN	30
<i>Plasticidad fenotípica en caracteres fisiológicos</i>	30
<i>Plasticidad fenotípica en el éxito biológico y la estrategia ecológica de Tithonia diversifolia</i>	31
<i>Conclusión</i>	34
ANEXOS	35
REFERENCIAS	38

INTRODUCCIÓN

Plasticidad fenotípica y el proceso de invasión de especies en nuevos hábitats

La plasticidad fenotípica es la propiedad de un genotipo para producir diferentes fenotipos en respuesta a diferentes condiciones ambientales (Bradshaw, 1965; Sultan, 2000). Pigliucci (2001) resume cuatro hipótesis que explican la relación entre los genes, el fenotipo y el ambiente: 1) existe una relación directa entre los genes y el fenotipo, 2) el fenotipo puede estar afectado por acción directa o indirecta de uno o varios genes (e.g. pleiotropía, epistasis), 3) los genes responden al entorno en el que se expresan y determina la producción de diferentes fenotipos y 4) la interacción genotipo-ambiente esta mediada indirectamente por efectos epigenéticos durante el desarrollo.

Para comprender la relación genotipo-fenotipo es necesario considerar el rol de la plasticidad fenotípica y la norma de reacción. Comúnmente estos términos son utilizados como sinónimos pero en realidad no lo son. La norma de reacción es una función que describe la relación específica entre el ambiente y el fenotipo (patrón de respuesta fenotípica de un genotipo), mientras que la plasticidad es un atributo de la norma de reacción (Pigliucci, 2001). La plasticidad es un carácter y como otros caracteres puede estar sujeta a evolución por selección natural (DeWitt & Scheiner, 2004, Richards *et al.*, 2006; Sultan, 1995; Sultan, 2000). Con el reconocimiento de la plasticidad fenotípica, la varianza fenotípica es fraccionada en componentes correspondientes a la variabilidad genética, ambiental y de la interacción genotipo-ambiente (Scheiner & Goodnight, 1984). Esta interacción es importante porque específica que el efecto del medio ambiente es diferente para unos genotipos en relación con otros (DeWitt & Scheiner, 2004).

La plasticidad fenotípica puede afectar el desempeño ("performance") y el éxito biológico ("fitness") de los organismos individuales, por lo cual podría tener un

impacto en la composición genética de una población (Richards *et al.*, 2006). La plasticidad en diferentes caracteres (morfológicos, fisiológicos, y del éxito biológico) puede también afectar la amplitud del nicho ecológico de una población, ya que las respuestas plásticas permiten a los organismos expresar fenotipos ventajosos en un amplio rango ambiental y de esta manera facilitar el establecimiento y acceso a recursos limitantes (*e.g.* luz, humedad y nutrientes) (Richards *et al.*, 2006; Sultan, 2000).

La plasticidad fenotípica puede jugar un papel importante en muchos procesos ecológicos, como por ejemplo la invasión de una especie en un nuevo hábitat. Las especies invasoras generalmente se establecen en sitios perturbados o degradados por actividades humanas, y pueden generar cambios y causar graves daños en los ecosistemas (Gutiérrez, 2006, Sakai *et al.*, 2001). El proceso de invasión ha sido descrito como una serie de etapas iterativas durante las que existe un alto potencial para cambios genéticos que pueden ocurrir a través de deriva o selección (Sakai *et al.*, 2001). Mecanismos como cambios evolutivos rápidos y/o alta plasticidad fenotípica en atributos que afectan el éxito de la invasión de una especie pueden ser importantes en este proceso (Cox, 2009, Richards *et al.*, 2006). La plasticidad puede contribuir a la invasión de plantas en dos vías: primero, plasticidad en características ecológicamente importantes podrían promover la invasión (Baker, 1965); segundo, plasticidad en caracteres relacionados con el éxito biológico podrían cambiar o evolucionar rápidamente en una especie introducida y de esta forma contribuir a la expansión y exitosa invasión (Agrawal, 2001).

Algunos estudios han sugerido que la presencia de ciertos caracteres morfológicos, funcionales y de historia de vida ha contribuido a la invasión exitosa de especies en nuevos ambientes (Godoy *et al.*, 2009; Thuiller *et al.*, 2006; Zou *et al.*, 2007). Estos caracteres no son generalizables para todos los organismos y suelen estar relacionados con el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de las poblaciones invasoras (Davis, 2009; Sakai *et al.*, 2001). En plantas caracteres

como un tamaño pequeño, elevado número de semillas, bancos de semillas persistentes, cortos periodos de crecimiento juvenil, temprana edad reproductiva y capacidad de reproducción sexual y asexual están asociados a una rápida y exitosa colonización en ambientes nuevos (Douglass *et al.*, 2009; Radosevich *et al.*, 2007).

Estrategias ecológicas en especies invasoras

En general se ha propuesto que muchas especies invasoras tienen una estrategia generalista, *i.e.* compuestas por individuos que pueden establecerse en una amplia gama de ambientes. Richards y colaboradores (2006) proponen que además de genotipos de “propósito general” existen tres estrategias ecológicas que pueden contribuir con eventos de invasión. Estas estrategias tienen que ver con el patrón de la norma de reacción del éxito biológico de un invasor. Las características morfológicas y fisiológicas que contribuyen al patrón de respuesta del éxito biológico podrían ser utilizadas para evaluar los tres tipos de estrategias (Figura 1): 1. *Jack all trades*, donde el éxito biológico de un invasor permanece relativamente constante a través de los ambientes *-i.e.* genotipo de propósito general con baja plasticidad para caracteres en relación con éxito biológico; 2. *Master of some*, donde el éxito biológico se incrementa en condiciones favorables *-i.e.* genotipo *oportunista* con alta plasticidad para el éxito biológico; 3. “*Jack and master*”, que es una combinación de las dos situaciones anteriores.

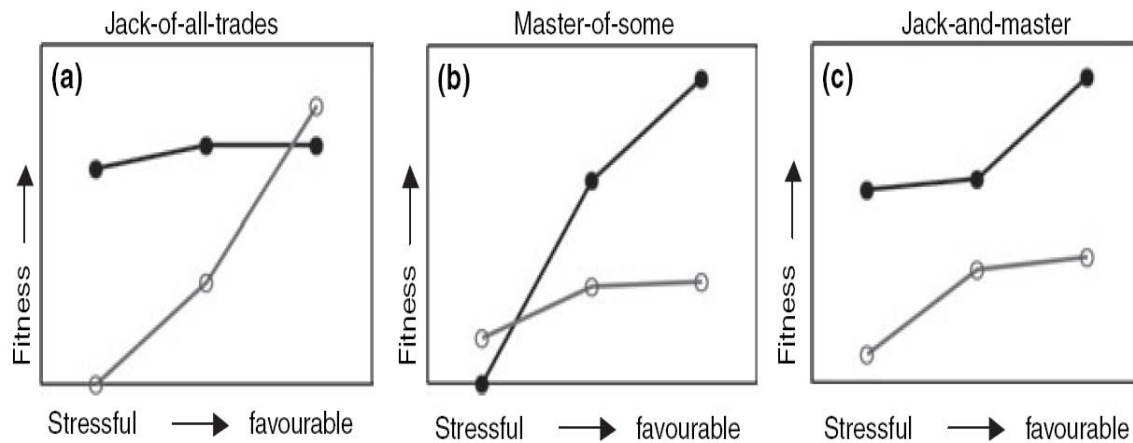


Figura 1. Potenciales estrategias ecológicas e especies invasoras (Richards *et al* 2006)

Tithonia diversifolia (Hemsl.) A Gray: Una especie con potencial invasor en Colombia

Tithonia diversifolia pertenece a la familia Asteraceae (Compositae) y es comúnmente conocida como botón de oro, margaritón o mirasol. Es una especie originaria de Centro América (México-Nicaragua) (Pérez *et al.*, 2009, George *et al.*, 2001) distribuida ampliamente en el trópico. *T. diversifolia* ha sido identificada como potencial invasor y hace parte de un listado preliminar de especies invasoras en Colombia (Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis, 2005; Gutiérrez, 2006). Observaciones de campo y algunos estudios de ciencias agronómicas (Sánchez *et al.*, 2002) indican que esta especie es capaz de crecer en áreas intervenidas como bordes de carretera, caminos, tierras de cultivos abandonados, en suelos pedregosos y que tolera condiciones de acidez y baja fertilidad (Muoghalu, 2008; Ríos, 1997). Además esta especie posee alta producción de biomasa y rápido crecimiento (Medina *et al.*, 2007).



Figura 2. Inflorescencia *Tithonia diversifolia*. Foto Alvaro Idárraga.

En ciertas regiones de África *T. diversifolia* está distribuida ampliamente (Agboola *et al.*, 2006; Jama, 2000) y ha exhibido un comportamiento invasor (Ayeni *et al.*, 1997; Muoghalu, 2008). Estudios previos en esta especie sugieren que caracteres como la alta producción de semillas y su capacidad de reproducción sexual y asexual le permite colonizar nuevos hábitats y establecer rápidamente poblaciones en nuevos sitios (Muoghalu, 2008). Dado el potencial invasor, *Thitonia diversifolia* podría ser un buen modelo para explorar el papel de la plasticidad fenotípica en el proceso de invasión a un nuevo hábitat.

En el presente estudio evaluamos el patrón en la norma de reacción de caracteres fisiológicos y relacionados con el éxito biológico en individuos de *Tithonia diversifolia* en respuesta a la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo para establecer el tipo de estrategia ecológica usada por la especie en el proceso de invasión. Las preguntas de investigación planteadas fueron:

1. ¿Existe plasticidad fenotípica para caracteres fisiológicos de asignación de biomasa como fracción peso de hoja (LWR), fracción peso de tallo (SWR), fracción peso de raíz (RWR), fracción raíz/tallo (R/S), área foliar específica (SLA), contenido de materia seca (DM) y para el éxito biológico (tasas de supervivencia y biomasa total) en *Tithonia diversifolia* en respuesta a diferentes condiciones de humedad del suelo y nutrientes?

2. ¿Qué tipo de estrategia con respecto la plasticidad para el éxito biológico contribuye al establecimiento de *Tithonia diversifolia* en diferentes ambientes e.g. es una especie generalista u oportunista?

Planteamos las hipótesis de presencia de plasticidad fenotípica para los caracteres fisiológicos de asignación de biomasa y de una estrategia generalista de la especie que implica baja plasticidad para caracteres del éxito biológico (supervivencia y crecimiento) al mantener alto éxito en ambientes favorables y desfavorables respecto a la disponibilidad de nutrientes y humedad del suelo.



Figura 3. *Tithonia diversifolia* en ambientes naturales. Foto: Alvaro Idárraga.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colección de clones en las poblaciones naturales

En enero y febrero del 2011 nueve individuos de *Tithonia diversifolia* fueron colectados en dos localidades del Municipio de Medellín. Los individuos colectados fueron escogidos de tal manera que estuvieran separados por una distancia mínima de 300 m entre ellos, con el fin de evitar individuos muy relacionados a nivel genético. Tomamos aproximadamente 35 estacas de cada individuo de ramas maduras asegurando que tuvieran tamaños similares. Las estacas fueron debidamente marcadas y se registró el peso y longitud de cada una de ellas. Cada estaca se consideró un propágulo para generar clones del individuo parental colectado en campo. Todos los clones fueron sembrados en germinadores hasta que generaron brotes de nuevas ramas, que normalmente tardo cuatro semanas. Durante el tiempo que los clones estuvieron generando brotes fueron regados con agua y cuidados para evitar la propagación de plagas.

Experimento de ambiente común

En marzo y abril del 2011 un total de 20 clones por individuo parental con nuevos brotes fueron trasplantados a bolsas cafeteras de 3,7 litros; las bolsas fueron llenadas con suelo producto de una mezcla de 3 partes de arena por una de tierra (3:1). Aplicamos un insecticida y fungicida periódicamente a las partes aéreas de los clones durante los 5 meses de duración de la fase experimental. En el mes de mayo se observó la propagación de la mosca blanca, la cual fue controlada con limpieza y aplicación del insecticida a las partes aéreas de cada uno de los clones.

Los clones fueron sometidos a cuatro tratamientos que corresponden a las combinaciones de los niveles bajos y altos (estresantes y óptimos) de nutrientes y humedad (bajos nutrientes/ baja humedad, altos nutrientes/ baja humedad, bajos nutrientes/ alta humedad, altos nutrientes/ alta humedad). Para cada tratamiento fueron seleccionados 5 clones por cada uno de los nueve individuos parentales, para un total de 180 clones de *Tithonia diversifolia*.

Para aplicar el tratamiento de nutrientes los clones fueron fertilizados cada 12 días con una solución nutritiva compuesta por macronutrientes ($\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KNO_3 , MgSO_4 , KH_2PO_4), micronutrientes (H_3BO_3 , $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, $\text{NaMoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) y FeEDTA. Los clones en el tratamiento con altos nutrientes recibieron 100 ml de solución nutritiva completa, mientras que en el tratamiento con bajos nutrientes recibieron 100 ml de solución nutritiva 1/8 completa (*Guía laboratorio fisiología vegetal*). Respecto al tratamiento de humedad adicionamos 300 ml de agua cada 3 días para los clones en el ambiente con alta humedad, mientras que los clones en el ambiente con baja humedad sólo recibieron dosis de 300 ml de agua cada 12 días (Tabla 1).

Tabla 1. Tratamientos usados en el experimento de ambiente común: niveles bajos y altos de nutrientes y humedad del suelo.

Tratamiento	Dosis	Frecuencia
Bajos nutrientes	100 ml solución 1/8 completa de nutrientes	12 días
Baja humedad	300 ml de agua	12 días
Altos nutrientes	100 ml solución completa de nutrientes	12 días
Alta humedad	300 ml de agua	3 días



Figura 4. Clones de *Tithonia diversifolia* en invernadero. Foto: Lina Urrea

Medición de los caracteres fisiológicos y éxito biológico

Luego de 5 meses de crecimiento los clones fueron cosechados. Separamos las partes aéreas y radiculares cuidadosamente y el material fue pesado para obtener el peso fresco de cada clon. Posteriormente secamos el material a 70°C por tres días en un horno. Luego que las partes de cada clon estuvieran secas cuantificamos la biomasa (*i.e.* peso seco) destinada a raíz, tallo y hojas. Con estos valores se determinaron la fracción peso de la hoja (LWR), fracción peso del tallo (SWR) y la fracción peso de la raíz (RWR); como la proporción de peso seco destinado a hojas, tallos y raíces en relación a la biomasa total. También estimamos la fracción raíz/ tallo (R/S) como la relación del peso seco de las partes subterráneas (raíz) y las partes aéreas (tallos y hojas) y el contenido de materia seca como la relación entre el peso seco y el peso fresco del clon. Para determinar el área foliar específica (SLA) se seleccionaron las hojas jóvenes,

totalmente expandidas, libres de herbivoría y patógenos (Garnier, 2001). Las hojas seleccionadas fueron escaneadas cuando estaban frescas y las imágenes obtenidas fueron analizadas mediante el programa image J (Scion Image for Windows) para obtener su área foliar y el SLA para el clon se obtuvo mediante la relación del área foliar de las hojas seleccionadas y su peso seco. (Tabla 2).

Estimamos el éxito biológico de los clones usando dos variables: la tasa promedio de supervivencia y una medida de su tasa de crecimiento. Registramos la mortalidad de los clones durante los cinco meses del experimento para estimar la tasa de supervivencia. Como un estimado de la tasa de crecimiento de los clones usamos la biomasa total final de cada clon.



Figura 5. Izquierda: cosecha de partes aéreas y derecha: cosecha de partes radiculares de clones de *Tithonia diversifolia*. Foto: Lina Urrea.

Tabla 2. Abreviaciones y descripciones de las medidas para caracteres fisiológicos y del éxito biológico.

Variable	Descripción	Unidades
LWR	Fracción del peso de la hoja	g de la hoja*g ⁻¹ biomasa total
SWR	Fracción del peso del tallo	g del tallo*g ⁻¹ biomasa total
RWR	Fracción del peso de la raíz	g de la raíz*g ⁻¹ biomasa total
R/S	Fracción de raíz a tallos	g de la raíz*g ⁻¹ tallos y hojas
SLA	Área foliar específica	cm ² de la hoja*g ⁻¹ hoja
DM	Contenido de materia seca	g del peso seco de planta*g ⁻¹ peso fresco de la planta
Biomasa total	Biomasa total	Peso seco g de hojas, tallos y raíz



Figura 6. *Tithonia diversifolia* en vivero. Foto Lina Urrea.

Análisis de datos

Evaluamos la presencia de plasticidad fenotípica de los individuos para los caracteres examinados obteniendo las normas de reacción con los promedios de los clones (*i.e. genotipo*) en cada tratamiento (*i.e. ambiente*) y realizando ANOVAs para cada carácter. El análisis de varianza ANOVA permite determinar si existía un efecto del ambiente sobre cada carácter en los genotipos, lo cual implica la presencia de plasticidad fenotípica. Un efecto significativo para el factor genotipo indica que hay diferencias en el fenotipo promedio expresado por cada genotipo. Un efecto significativo para el factor interacción (tratamientos x genotipo) indica que la magnitud de la plasticidad varía entre los genotipos.

Con la finalidad de cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas los valores extremos del contenido de materia seca DM y el área foliar específica SLA fueron retirados del análisis; así mismo las variables fracción del peso del tallo SWR, fracción del peso de la raíz RWR, fracción peso raíz/ tallo RS fueron transformados con la función Ln natural. Usamos las pruebas Tukey para comparar las medias en los casos que el factor ambiente tuviera un efecto significativo sobre el fenotipo del carácter fisiológico. Dos variables (fracción peso de la raíz RWR y fracción raíz/tallo RS) presentaron una correlación significativa con el peso inicial del esqueje de cada clon por lo cual para estas variables el peso del esqueje se incluyó como una covariable en el análisis.

Para determinar la existencia de plasticidad en el éxito biológico realizamos una regresión logística para evaluar el efecto del ambiente y del genotipo sobre la supervivencia de los clones. La biomasa total fue transformada con la función Ln y usamos un ANOVA para estimar el efecto del ambiente, del genotipo y la interacción genotipo-ambiente sobre este carácter. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en SPSS 18.0.

RESULTADOS

Plasticidad fenotípica en caracteres fisiológicos

Tithonia diversifolia presentó plasticidad fenotípica para la fracción peso de la hoja LWR en respuesta a los diferentes niveles de nutrientes y humedad, pero no se observó un efecto del genotipo y no hay variabilidad genética para la plasticidad en este carácter. (Tabla 3). En tratamientos con baja humedad hay mayor inversión de biomasa a las hojas que en ambientes con alta humedad. (Figura 8).

La fracción peso del tallo SWR presentó plasticidad fenotípica en respuesta a los tratamientos además existe un efecto del genotipo sobre SWR, pero no hay variabilidad genética para la plasticidad (Tabla 3). Hay una mayor inversión de biomasa a tallos en ambientes con alta humedad que en ambientes con limitación de agua (Figura 8).



Figura 7. Clones de un individuo de *Tithonia diversifolia* en invernadero, a la izquierda clones sometidos a niveles altos humedad del suelo, derecha clones sometidos bajos niveles de humedad del suelo. Foto Lina Urrea.

Existe un efecto del genotipo sobre la fracción de biomasa de raíz RWR, y la fracción raíz/tallos RS, pero no hay plasticidad fenotípica, ni variabilidad para la plasticidad para estos caracteres (Tabla 4). La inversión de biomasa a RWR y R/S es similar en los cuatro tratamientos (Figura 9), hay una tendencia a una mayor inversión en la fracción de biomasa de raíz RWR y la proporción raíz/tallos RS en ambientes con baja humedad (Anexo 1).

El contenido de materia seca DM y el área foliar específica SLA no mostraron ningún tipo de efecto (Tabla 3 & Figura 10), por lo cual no exhiben plasticidad fenotípica en respuesta a los tratamientos de nutrientes y humedad.

Plasticidad fenotípica en el éxito biológico

La biomasa total presentó plasticidad fenotípica, hubo un efecto del tratamiento sobre este carácter, pero no se observó un efecto del genotipo o de la interacción genotipo-ambiente sobre la biomasa total (Tabla 3). En ambientes con mayor disponibilidad hídrica hay mayor asignación de biomasa total para *T. diversifolia* que en ambientes con déficit hídrico. (Figura 11).

Sobrevivieron el 66,6 % de los clones durante los 5 meses del experimento. Sin embargo no hay un efecto del tratamiento, ni efecto del genotipo sobre la supervivencia de los individuos de *T. diversifolia* (Genotipo chi-cuadrado=10,743, g.l.=8, P=0,217; Tratamiento chi-cuadrado=2,414, g.l.=3, P=0,491) La supervivencia es similar para los genotipos en los cuatro tratamientos (Figura 12).

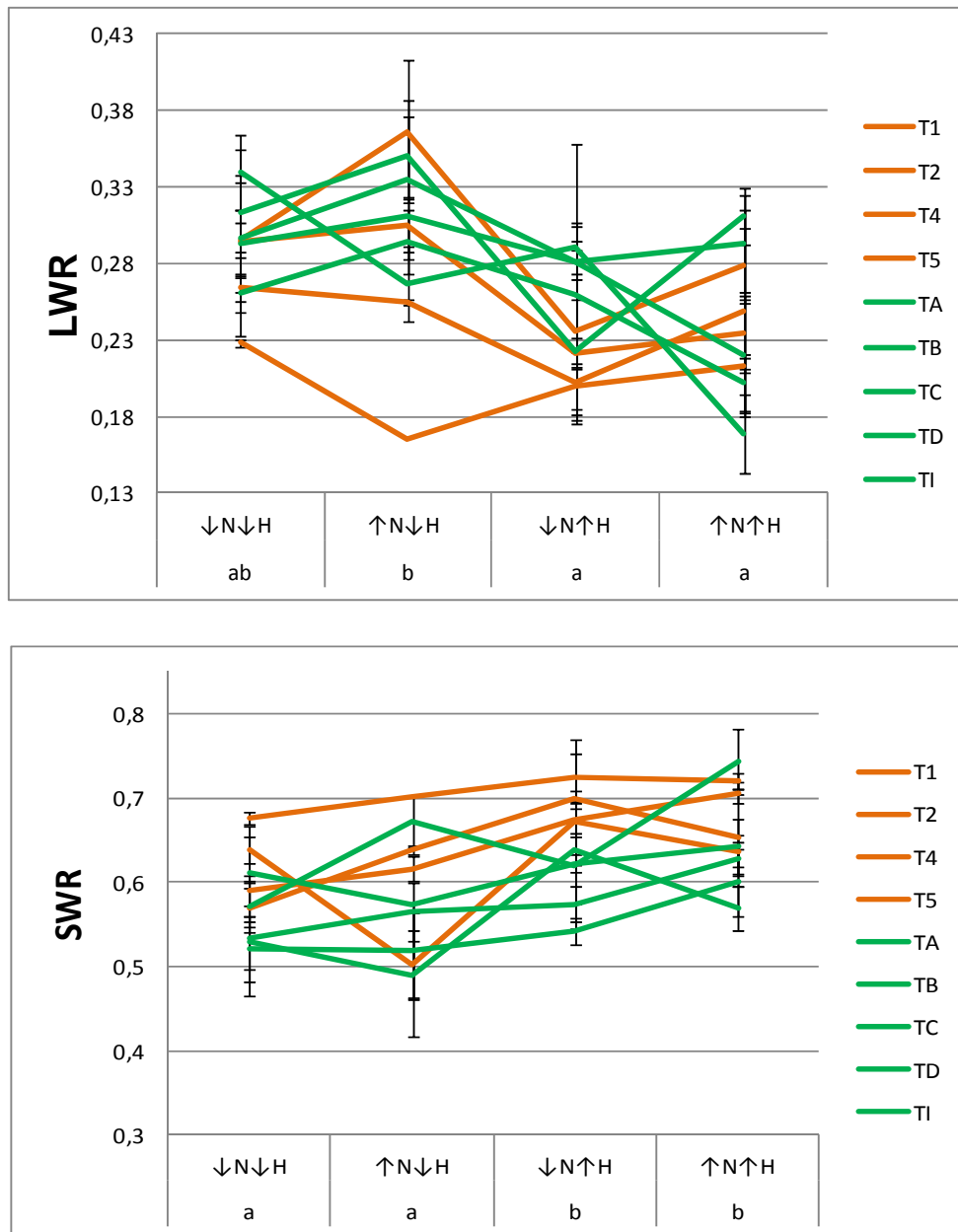


Figura 8. Normas de reacción para la fracción biomasa de la hoja LWR y la fracción biomasa del tallo SWR

Las líneas representan distintos genotipos de *Tithonia diversifolia* con promedios para el carácter y barras de error con el error estándar. Los colores de las líneas representan genotipos de dos localidades diferentes. Los tratamientos están ordenados en el eje X desde la condición más estresante que corresponde a bajos niveles de nutrientes y humedad (↓N↓H) hasta condiciones favorables que corresponden a niveles altos de nutrientes y humedad (↑N↑H). Letras iguales para los tratamientos indican que medias son similares entre los tratamientos según el ANOVA para el carácter.

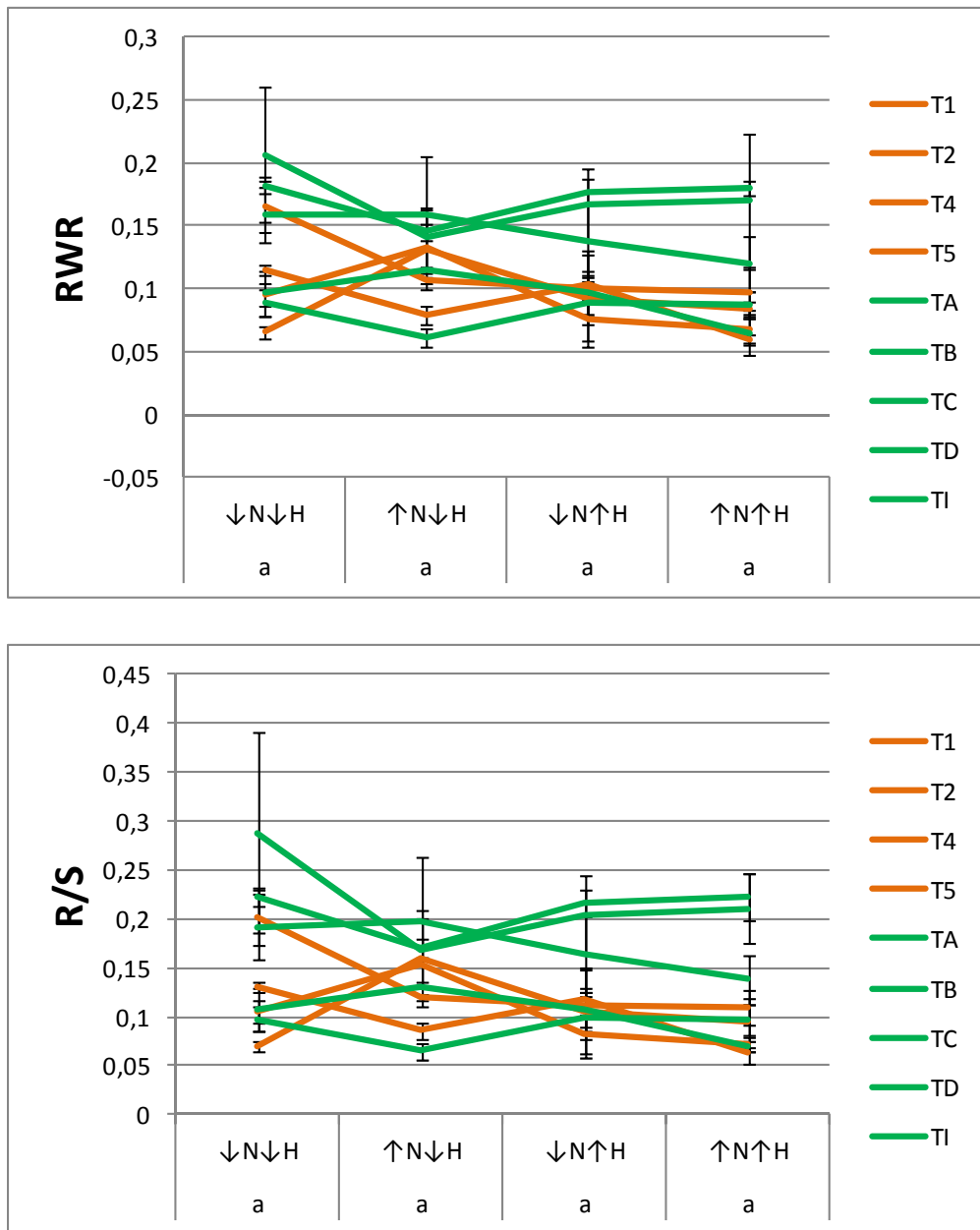


Figura 9. Normas reacción fracción biomasa de la raíz RWR y fracción raíz/tallo RS.

Las líneas representan distintos genotipos de *Tithonia diversifolia* con promedios para el carácter y barras de error con el error estándar. Los colores de las líneas representan genotipos de dos localidades diferentes. Los tratamientos están ordenados en el eje X desde la condición más estresante que corresponde a bajos niveles de nutrientes y humedad (↓N↓H) hasta condiciones favorables que corresponden a niveles altos de nutrientes y humedad (↑N↑H). Letras iguales para los tratamientos indican que medias son similares entre los tratamientos según el ANOVA para el carácter.

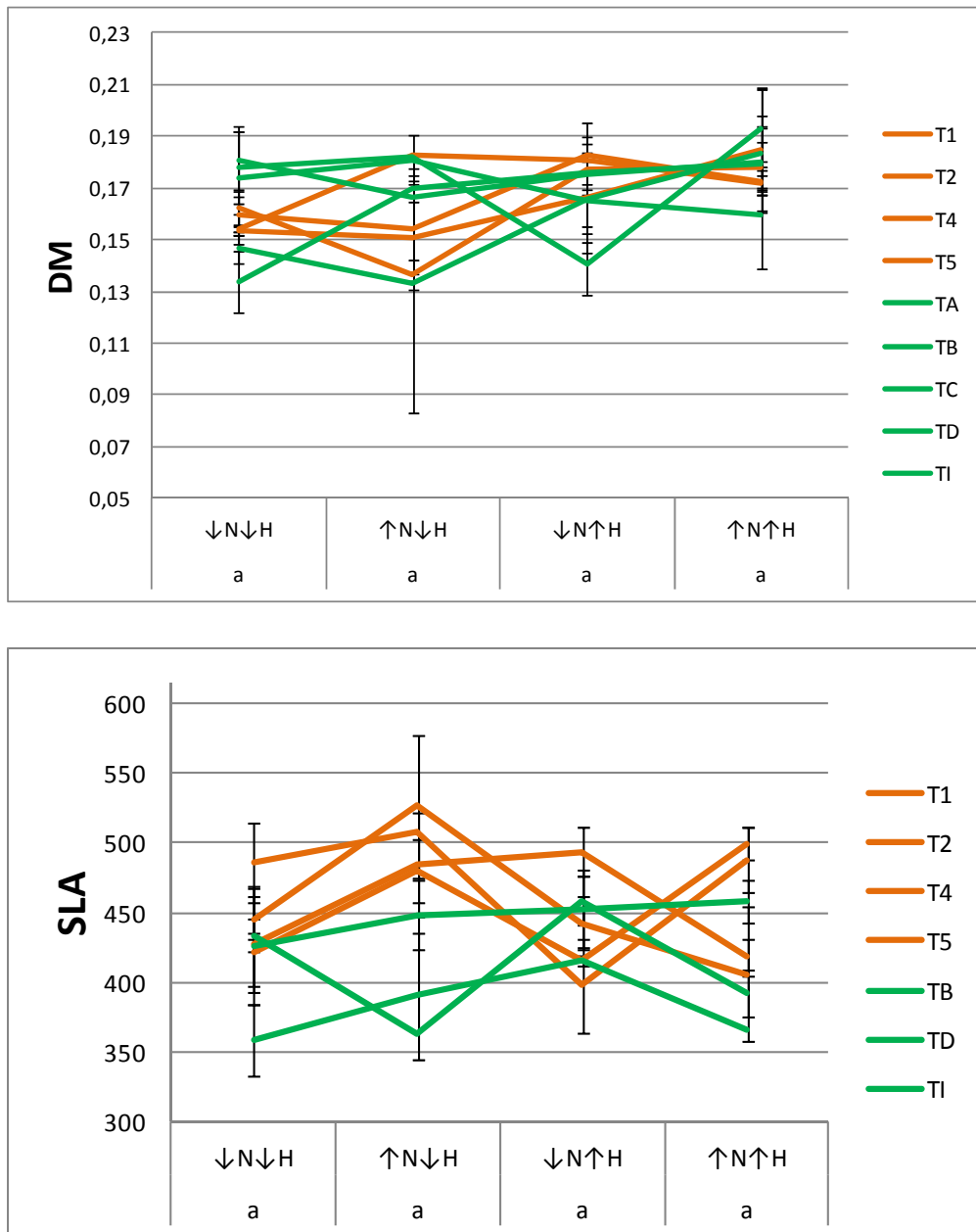


Figura 10. Normas de reacción contenido de materia DM y área foliar específica SLA

Las líneas representan distintos genotipos de *Tithonia diversifolia* con promedios para el carácter y barras de error con el error estándar. Los colores de las líneas representan genotipos de dos localidades diferentes. Los tratamientos están ordenados en el eje X desde la condición más estresante que corresponde a bajos niveles de nutrientes y humedad (↓N↓H) hasta condiciones favorables que corresponden a niveles altos de nutrientes y humedad (↑N↑H). Letras iguales para los tratamientos indican que medias son similares entre los tratamientos según el ANOVA para el carácter.

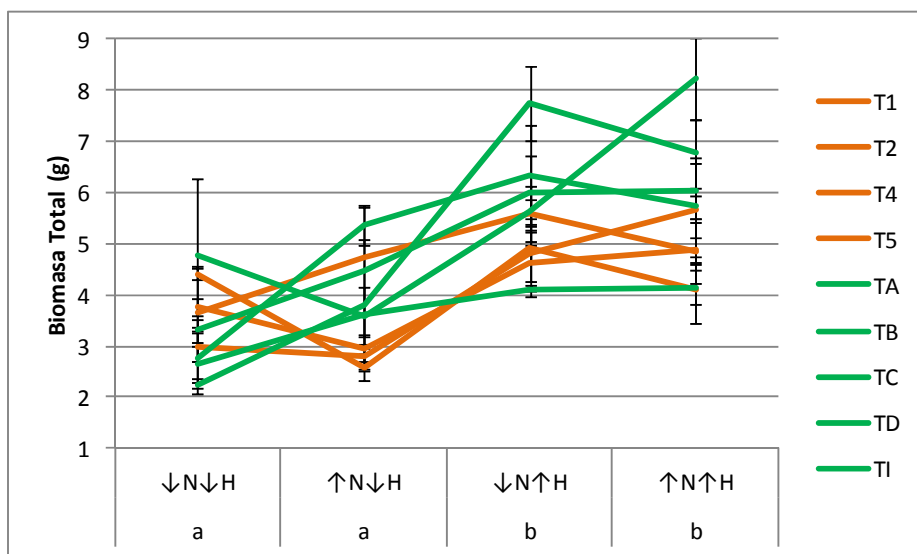


Figura 11. Norma de reacción biomasa total.

Las líneas representan distintos genotipos de *Tithonia diversifolia* con promedios para el carácter y barras de error con el error estándar. Los colores de las líneas representan genotipos de dos localidades diferentes. Los tratamientos están ordenados en el eje X desde la condición más estresante que corresponde a bajos niveles de nutrientes y humedad ($\downarrow N \downarrow H$) hasta condiciones favorables que corresponden a niveles altos de nutrientes y humedad ($\uparrow N \uparrow H$). Letras iguales para los tratamientos indican que medias son similares entre los tratamientos según el ANOVA para el carácter.

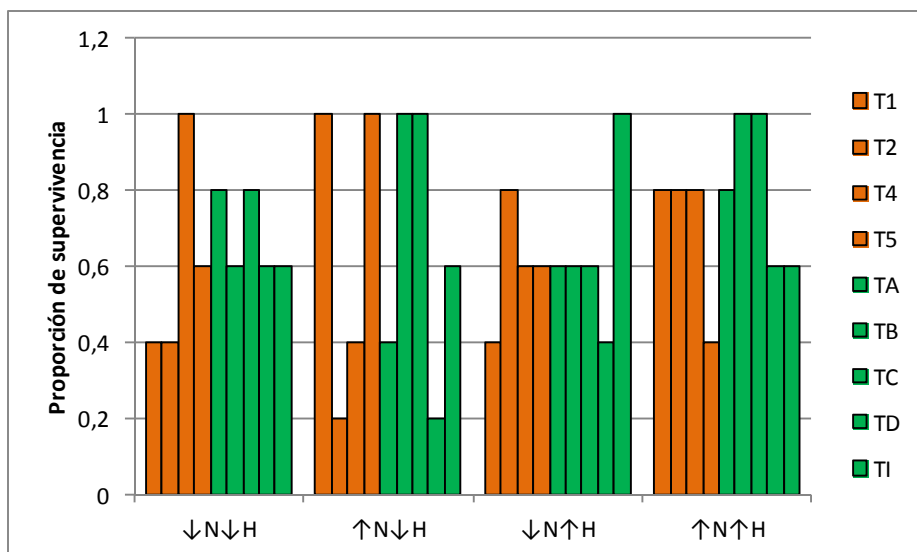


Figura 12. Proporción supervivencia.

Las barras representan a cada uno de los genotipos de dos localidades (en colores diferentes)

Tabla 3. ANOVA para evaluar el efecto del genotipo y el ambiente sobre los caracteres fisiológicos y del éxito biológico en *Tithonia diversifolia*; fracción peso de la hoja (RWR), fracción peso del tallo (SWR), contenido de materia seca (DM), área foliar específica (SLA) y biomasa total.

	Carácter	LWR	SWR	DM	SLA	Biomasa Total
Modelo	g.l.	36,84	36,84	36,82	35,51	36,84
	F	37,160	151,885	96,661	120,803	62,489
	P	,000	,000	,000	,000	,000
	Poder	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Tratamiento	g.l.	3,84	3,84	3,82	3,51	3,84
	F	2,955	4,471	1,899	1,080	17,035
	P	<0,05	<0,05	,136	,366	<0,001
	Poder	,681	,865	,475	,275	1,000
Genotipo	g.l.	8,84	8,84	8,82	8,51	8,84
	F	1,385	3,640	,442	1,533	1,326
	Sig	,215	<0,001	,893	,169	,242
	Poder	,594	,977	,194	,619	,572
Tratamiento* Genotipo	g.l.	24,84	24,84	24,82	22,51	24,84
	F	,615	,609	,692	1,187	1,251
	P	,911	,916	,845	,300	,225
	Poder	,455	,450	,514	,742	,846

Tabla 4. ANOVA para evaluar el efecto del genotipo y el ambiente sobre caracteres fisiológicos en *Tithonia diversifolia*: fracción peso de la raíz (RWR) y fracción peso del tallo (RS). Estos caracteres mostraron correlación con el peso inicial del esqueje, por lo cual esta variable se incluyó como covariable en el análisis.

	Carácter	RWR	R/S
Modelo	g.l.	37,79	37,79
	F	102,945	70,860
	P	,000	,000
	Poder	1,000	1,000
Tratamiento	g.l.	3,79	3,79
	F	2,397	2,300
	P	,074	,084
	Poder	,579	,559
Genotipo	g.l.	8,79	8,79
	F	5,939	5,937
	P	,000	,000
	Poder	1,000	1,000
Esqueje	g.l.	1,79	1,79
	F	,208	,200
	P	,649	,656
	Poder	,074	,073
Tratamiento* Genotipo	g.l.	24,79	24,79
	F	,855	,830
	P	,658	,689
	Poder	,630	,612

DISCUSIÓN

Plasticidad fenotípica en caracteres fisiológicos

Tithonia diversifolia presentó plasticidad fenotípica para la fracción peso de la hoja y fracción peso del tallo SWR en respuesta a los niveles bajos y altos de nutrientes y humedad. Encontramos que en ambientes con baja disponibilidad hídrica los genotipos de *Tithonia diversifolia* invirtieron más biomasa a la fracción peso de las hojas LWR y mostraron una menor inversión en la biomasa de los tallos SWR en contraste con los ambientes con alta humedad.

Para *T. diversifolia* podría ser beneficioso invertir en biomasa de hojas en ambientes con déficit hídrico por dos motivos. En primer lugar una mayor inversión de biomasa en hojas implicaría una mayor capacidad de captación de luz y CO₂ para producir fotoasimilados necesarios en el crecimiento y la construcción de otros órganos como la raíz que a su vez podría incrementar la capacidad de forrajeo en búsqueda de agua y nutrientes como el nitrógeno, que a su vez es un elemento clave en la fotosíntesis (Field & Mooney, 1986). Por otro lado una mayor biomasa de hojas puede aumentar el almacenamiento de nutrientes minerales que al aumentar la reserva pueden influir sobre el crecimiento y la supervivencia de la planta (Villar, *et al.*, 2004). En general, a pesar de que las hojas tienen un mayor costo energético que los tallos, debido a su alto contenido proteico, una mayor inversión de biomasa en hojas podría potenciar las funciones de los órganos fotosintéticos y de esta manera contribuir al establecimiento y supervivencia de los genotipos de *T. diversifolia* en ambientes desfavorables. En ambientes con altos nutrientes y humedad *Tithonia diversifolia* tiene una mayor inversión en biomasa de los tallos, lo cual podría representar una ventaja al aprovecharse de los recursos disponibles en ambientes favorables para ganar rápidamente crecimiento en altura. (Villar, *et al.*, 2004).

Tithonia diversifolia no mostró plasticidad para otros caracteres fisiológicos medidos en este estudio. En particular es posible que el efecto del ambiente sobre RWR y RS no haya podido ser observado por la pérdida de biomasa de raíces pequeñas, finas y pelos absorbentes que pudo resultar en una subestimación de los valores de la fracción peso de la raíz RWR y fracción raíz/tallo RS. Las deficiencias de nutrientes, agua y los cambios en la concentración de hormonas e.g. auxinas, pueden modificar la morfología del sistema radicular. Bajo deficiencia de nitrógeno el crecimiento de la raíz primaria se reduce y aumenta la ramificación de raíces laterales (Hirai, *et al.*, 2004), mientras que la deficiencia de fósforo resulta en el desarrollo del sistema radicular altamente ramificado cerca a la superficie del suelo, una reducción en la elongación de la raíz primaria y una proliferación de pelos absorbentes (Vance *et al.*, 2003). Una medición más detallada de la biomasa en raíces finas sería apropiada para evaluar mejor el efecto de los niveles de humedad y nutrientes sobre caracteres fisiológicos relacionados con la inversión en biomasa de raíces.

Plasticidad fenotípica en el éxito biológico y la estrategia ecológica de Tithonia diversifolia

Varios estudios han explorado el rol de la plasticidad fenotípica en el éxito biológico en el proceso de invasión de plantas. Por ejemplo, Funk (2008) realizó un estudio comparativo entre especies invasoras y nativas relacionadas filogenéticamente, en el cual encontró alta plasticidad en caracteres de a nivel de la hoja y partición de biomasa en respuesta a la luz y disponibilidad de nutrientes para las especies invasoras. Así mismo, Richardson *et al.* (2006) sintetiza algunos estudios comparativos entre especies nativas e invasora que evalúan el rol de la plasticidad fenotípica en la invasión y plantea que especies invasoras pueden tener distintos niveles de plasticidad en caracteres del éxito biológico según si usan una estrategia generalista u oportunista

Tithonia diversifolia presenta plasticidad fenotípica en la biomasa total en respuesta a los niveles altos y bajos de nutrientes y humedad. En ambientes con alta disponibilidad hídrica los genotipos de esta especie tienen una mayor inversión de biomasa total en comparación con ambientes con limitación de agua. Estos resultados sugieren que esta especie es capaz de crecer en sitios favorables con respecto a la disponibilidad de humedad en el suelo. En este sentido *T. diversifolia* podría tener una alta capacidad de tomar ventaja de los recursos disponibles en ambientes con alta humedad, lo cual sugiere una estrategia oportunista en esta especie (“*Master or some*” *sensu* Richards *et al.* 2006). No obstante la supervivencia fue similar entre los genotipos y no presenta plasticidad fenotípica, sugiriendo que la especie podría tener una estrategia “generalista” (“*Jack all trades*” *sensu* Richards *et al.* 2006) con respecto a la supervivencia. Es posible que *Tithonia diversifolia* tenga un comportamiento que combina las dos estrategias en los hábitats que invade (“*Jack and Master*” *sensu* Richards *et al.* 2006).

Nuestros resultados concuerdan con lo hallado por Bell & Sultan (1999) quienes encontraron una mayor producción de biomasa total de planta de *Polygonium cespitosum* y *Polygonium persicaria* en ambientes con alta disponibilidad hídrica. De manera similar, investigaciones que han evaluado la plasticidad fenotípica en relación con el desempeño y el éxito biológico en dos poblaciones de *Taraxacum officinale* han encontrado incrementos significativos en el porcentaje de floración y la destinación de biomasa total en ambientes con mayor disponibilidad hídrica y temperatura. Estos resultados contradicen la hipótesis que *T officinale* tenga una estrategia generalista (Molina *et al.* 2009), ya que sus observaciones evidencian que esta especie es capaz de tomar ventaja en ambientes favorables e incrementar significativamente su éxito biológico en estos ambientes, por lo cual se podría proponer que la especie tiene una estrategia oportunista.

Leishman & Thomson (2005) compararon la supervivencia y el crecimiento de especies exóticas y nativas (invasoras y no invasoras) en respuesta a la adición

de agua, nutrientes y condiciones de disturbio físico. En este estudio encontraron que las especies exóticas (invasoras y no invasoras) tienen una mayor inversión de biomasa total, fracción raíz/tallo en ambientes con adición de nutrientes, agua, agua y nutrientes que las especies nativas. Además las especies exóticas aumentan la supervivencia en ambientes con altos nutrientes, con y sin disturbio. Este estudio concluyó que la combinación de factores como la alteración del hábitat y el enriquecimiento con nutrientes resultan en ambientes que favorables que permiten una alta supervivencia, un crecimiento más rápido y un mayor y un mayor éxito en especies invasoras; tal vez con una estrategia oportunista en los hábitats invadidos.

Un estudio en particular ha evaluado las estrategias en relación a la plasticidad en el éxito biológico propuestas por Richards y colaboradores (2006). Caño *et al.* (2008) examinaron poblaciones invasoras (España) y no invasoras (Sur África) de *Senecio pterophorus* y encontraron que poblaciones invasivas de esta especie tenían un mejor desempeño que poblaciones nativas, con niveles altos de plasticidad fenotípica en diferentes caracteres relacionados con el éxito biológico. Sus resultados indican que las poblaciones invasoras tienen una alta inversión de biomasa y un mayor porcentaje de floración en ambientes con disturbios y disponibilidad hídrica que las poblaciones nativas. No obstante, las poblaciones invasoras tuvieron una alta producción de semillas en condiciones menos favorables, por lo cual el estudio concluyó que *Senecio pterophorus* presentó un comportamiento que combina las estrategias *Jack & Master* de manera similar a lo que encontramos en el presente estudio.

Conclusión

Tithonia diversifolia exhibe plasticidad fenotípica para algunos caracteres fisiológicos como fracción peso de la hoja SWR y fracción peso del tallo RWR. La especie también presenta plasticidad en variables asociadas al éxito biológico como la tasa de crecimiento (estimada como biomasa total) pero no en la tasa de supervivencia. *Tithonia diversifolia* podría ser una especie invasora que combina estrategias de una especie oportunista al maximizar su biomasa en ambientes favorables, pero también generalista al mantener baja plasticidad en la supervivencia. Otros estudios son necesarios para seguir explorando el papel de la plasticidad fenotípica en el potencial invasor de la especie para esclarecer el tipo de estrategia ecológica que usa en los ambientes en donde invade.

ANEXOS

Anexo 1. Valores promedios de caracteres fisiológicos en diferentes condiciones de nutrientes y humedad. LN LH bajos nutrientes y humedad, HN LH, altos nutrientes/baja humedad, LN HH bajos nutrientes/alta humedad, HNHH altos nutrientes y humedad.

Tratamiento	LWR	SWR	RWR	SR	DM	SLA	Biomasa
LN LH	0,287 ^{ab}	0,572 ^a	0,139 ^a	0,171 ^a	0,161 ^a	441,62 ^a	3,330 ^a
HN LH	0,309 ^b	0,571 ^a	0,118 ^a	0,139 ^a	0,162 ^a	461,07 ^a	3,638 ^a
LN HH	0,244 ^a	0,641 ^b	0,113 ^a	0,132 ^a	0,170 ^a	441,47 ^a	5,660 ^b
HN HH	0,240 ^a	0,647 ^b	0,111 ^a	0,130 ^a	0,179 ^a	420,64 ^a	5,766 ^b

Anexo 2. Valores promedio de caracteres fisiológicos de nueve genotipos de *Tithonia diversifolia*

	LWR	SWR	RWR	R/S	DM	SLA	Biomasa Total
T1	0,3083 ^a	0,5910 ^a	0,1006 ^a	0,1176 ^{ab}	0,1660 ^a	447,41 ^a	3,6976 ^{ab}
T2	0,2066 ^a	0,7121 ^b	0,0812 ^a	0,0894 ^a	0,1727 ^a	453,53 ^a	4,8827 ^{ab}
T4	0,2451 ^a	0,6311 ^a	0,1237 ^{ab}	0,1443 ^{abc}	0,1661 ^a	445,20 ^a	4,1042 ^{ab}
T5	0,2722 ^a	0,6376 ^{ab}	0,0901 ^a	0,1002 ^a	0,1647 ^a	461,57 ^a	3,8292 ^{ab}
TA	0,2969 ^a	0,5608 ^a	0,1422 ^{ab}	0,1700 ^{abc}	0,1613 ^a	464,56 ^a	5,1430 ^{ab}
TB	0,2814 ^a	0,5492 ^a	0,1692 ^b	0,2051 ^{bc}	0,1750 ^a	381,37 ^a	5,0218 ^{ab}
TC	0,2531 ^a	0,5773 ^a	0,1694 ^b	0,2152 ^c	0,1768 ^a	376,09 ^a	5,5835 ^b
TD	0,2923 ^a	0,6195 ^{ab}	0,0881 ^a	0,0976 ^a	0,1679 ^a	420,79 ^a	3,5811 ^a
TI	0,2697 ^a	0,6477 ^{ab}	0,0825 ^a	0,0911 ^a	0,1660 ^a	447,41 ^a	5,2321 ^b

Anexo 3. Listado preliminar de plantas invasoras en Colombia. Programa biología de la conservación, línea de especies focales. Instituto Alexander Von Humboldt.

[Según información de la base de datos sobre Plantas Invasoras, del Programa de Biología de la Conservación ---Línea Especies Focales--- INSTITUTO ALEXANDER-VON-HUMBOLDT]

Última actualización: 14 de septiembre de 2003

Familia/Grupo	Taxon	Foránea o Nativa	Nombres_Vernac	Col_Deptos
Acanthaceae	Thunbergia alata var.	F	Ojo de poeta, Susanita	Val, Cun....
Anacardiaceae	Schinus molliis	?	Pimienta rosada, falso pimiento	
Araliaceae	Tetrapanax papyriferum	F	Rice-paper plant	
Asclepiadaceae	Calotropis procera	F	Cojón de frayle	Bol, Ma g, Gua, Tol, Val
Asteraceae	Achillea sp.	F		
Asteraceae	Senecio madagascariensis	F		Cun
Asteraceae	Senecio vulgaris	F		
Asteraceae	Solidago sp.	F		
Asteraceae	Taraxacum officinale	F	Diente de león	
Asteraceae	Tithonia diversifolia	F	Botón de oro	Cun, Val
Cactaceae	Opuntia spp.			
Crassulaceae	Kalanchoe pinnata	F		Val
Crassulaceae	Kalanchoe sp.	F		Boy, Cun
Euphorbiaceae	Ricinus communis	F	Higuerilla	
Fabaceae	Genista monspesulana	F	Retamo liso	
Fabaceae	Trifolium repens	F	Carretón	
Fabaceae	Ulex europeus	F	Retamo espinoso	Cun,....
Gramineae	Holcus lanatus	F?		
Gramineae	Hyparrhenia rufa	F	Pasto yaraguá	
Gramineae	Melinis minutiflora	F	Gordura, yaraguá	Val.....

Familia/Grupo	Taxon	Foránea o Nativa	Nombres_Vernac	Col_De pto
Hydrocharitaceae	Egeria densa	N		
Iridaceae	Crocsmia x crocosmaeflora	F		Cun, Val....
Iridaceae	Tigridia pavonia	F		Cun, Val.....
Mimosaceae	Acacia decurrens	F		Cun....
Mimosaceae	Acacia melanoxylon	F	Acacia negra	Cun
Mimosaceae	Leucaena leucocephala	F		Val....
Mimosaceae	Mimosa pigra	N	Dormidera	Bol....
Musaceae	Musa velutina	F	Banano rojo	
Myrtaceae	Syzygium jambos	F	Pomarrosa	Val, Boy
Oleaceae	Fraxinus chinensis	F	Urapán	
Orobanchaceae	Orobanche minor	F		Boy, Cun
Piperaceae	Piper auritum	N	Santa María de anís	Cal, Val
Poaceae	Panicum maximum	F	Pasto guinea	Val
Poaceae	Pennisetum clandestinum	F	Pasto kikuyo	
Poaceae	Pennisetum purpureum	F	Pasto elefante	Val
Polygonaceae	Muehlenbeckia tamnifolia	N	Bejuco pitajayo	Ant, Cau, Ces, Cun, Guaj, Mag, Nar, Put, Val
Pontederiaceae	Eichornia crassipes	F	Buchón, Tarulla	Bol, Cun.....
Rosaceae	Rubus idaeus	F	Frambuesa	Val....
Rosaceae	Rubus sp.	N	Morita silvestre	Cun
Solanaceae	Cestrum nocturnum	F	Jazmín	
Solanaceae	Datura stramonium	F		Boy, Val
Zingiberaceae	Hedychium coronarium	F	Sanjuanito, Matandrea	Cal, Cun, Ris, Qui, Val.....
HELECHOS	Pteridium aquilinum	N,F	Helecho marranero
HELECHOS	Salvinia molesta	N		

REFERENCIAS

- Agboola DA, Idowu WF & Kadiri M. 2006.** Seed germination and seedling growth of the Mexican sunflower *Tithonia diversifolia* (Compositae) in Nigeria, Africa. *Biology Tropical*. 54 (2):395-402.
- Agrawal, A.A. 2001.** Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *En: Richards CL, Bossdorf O, Norris Z, Gurevitch JM & Pigliucci M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. Ecology Letters* 9: 981–993.
- Ayeni AO, Lordbanjou DT & Majek BA. 1997.** *Tithonia diversifolia* (Mexican sunflower) in south-western Nigeria: Occurrence and growth habit. *Weed Research* 37:443-449.
- Bell DL & Sultan SE. 1999.** Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum*: A comparative study. *American Journal of Botany* 88(6):807-819.
- Bradshaw AD. 1965.** Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *En Callaway RM, Pennings SC, Richards CL. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. Ecology* 84(5):1115–1128.
- Baker HG. 1965.** Characteristics and modes of origin of weeds. *En Richards CL, Bossdorf O, Norris Z, Gurevitch JM & Pigliucci M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. Ecology Letters* 9: 981–993.
- Caño L, Escarré J, Fleck I, Blanco JM, Sans X. 2008.** Increased fitness and plasticity of an invasive species in its introduced range: a study using *Senecio pterophorus*. *Journal of Ecology* 96:468-466.
- Cox GW. 2009.** Alien species and evolution *the evolutionary ecology of exotic plants, animals, microbes, and interacting native species*. First edition. Island Press. United States of America.
- Davis MA. 2009.** *Invasion Biology*. First Edition. Oxford University Press. New York, United States of America.
- Douglass CH, Weston LA. & DiTommaso A. 2009.** Black and pale swallow-wort (*Vincetoxicum nigrum* and *V. rossicum*). *En: Management of invasive weeds. Springer Science*. National Academy Press. Washington D.C., United state of America.

- Funk J.L. 2008.** Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology* 96:1162-1173.
- George TS, Gregory P, Robinson JS, Buresh RJ, & Jama BA. 2001.** *Tithonia diversifolia*: variations in leaf nutrient concentration and implications for biomass transfer. *Agroforestry Systems* 52:199–205.
- Godoy P. Castro P, Valladares F, & Costa M. 2009.** Different flowering phenology of alien invasive species in Spain: evidence for the use of an empty temporal niche? *Plant Biology* 11:803-811.
- Gutiérrez Bonilla FP. 2006.** *Estado de conocimiento de las especies invasoras. Propuestas de lineamiento para el control de los impactos.* Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia.
- Guía laboratorio fisiología vegetal.** Instituto de Biología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Antioquia. Medellín Colombia 42 pp.
- Hirai, MY. et al. (2004)** Integration of transcriptomics and metabolics for understanding of global responses to nutritional stresses in *Arabidopsis thaliana*. En: Hermans C., Hammond JP, White PJ, & Verbruggen N. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science* 11 (12); 610-617.
- Jama B, Palm CA, Buresh RJ, Niang A, Gachengo C, Nziguheba G & Amadalo B. 2000.** *Tithonia diversifolia* as a green manure for soil fertility improvement in western Kenya: A review. *Agroforestry Systems* 49:201–221.
- Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis. 2005.** *Guía técnica para la restauración ecológica de las áreas afectadas por las especies invasoras en el Distrito Capital.* Fondo Editorial. Bogotá Colombia.
- Leishman MR & Thomson V. 2005.** Experimental evidence for the effects of additional water, nutrients and physical disturbance on invasive plants in low fertility Hawkesbury Sandstone soils, Sydney, Australia. *Journal of Ecology* 93:38-49.
- Medina MG, Garcia DE, Gonzales ME, Cova LJ, Moratinos P. 2009.** Variables morfo-estructurales y de calidad de la *Tithonia diversifolia* en la etapa inicial de crecimiento. *Zootecnia Tropical*, 27(2):121-134.
- Molina, M.A., Atala, C. y E. Gianoli, 2010 "Phenotypic Plasticity and Performance of *Taraxacum officinale* (Dandelion) in Habitats of Contrasting Environmental Heterogeneity", *Biological Invasions* 12, 2277-2284

- Muoghalu JI. 2008.** Growth, reproduction and resource allocation of *Tithonia diversifolia* and *Tithonia rotundifolia*. *Weed Research* 48:157–162.
- Pérez A, Montejo I, Iglesias JM, López O, Martín GJ, García DE, Milián I. & Hernández A. 2009.** *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) A. Gray. *Pastos y forrajes* 32 (1):1-15.
- Pigliucci M. 2001.** What is phenotypic plasticity? 1-29 pp En: Scheiner S. (ed.). *Phenotypic Plasticity. Beyond Nature and Nurture*. The Johns Hopkins University Press. Maryland, United State of America.
- Radosevich SR, Holt JS, Ghera CM (eds). 2007.** Ecology of weeds and invasive plants. relationships to agriculture and natural resource management. Third Edition. Wiley- Interscience. New Jersey, United State of America.
- Richards CL, Bossdorf O, Norris Z, Gurevitch JM & Pigliucci M. 2006.** Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9: 981–993.
- Ríos CI.1997.** *Tithonia diversifolia* (Hemsl) Gray, una planta con potencial para la producción sostenible en el trópico.
<<http://www.fao.org/Ag/aga/AGAP/FRG/AGROFOR1/Rios14.htm>>. Fecha de consulta Enero 4 de 2010
- Sánchez VH, Bueno GA, & Pérez R. 2002.** *Evaluación agronómica de especies nativas con potencial forrajero en el departamento del Guaviare*. Boletín técnico No 40. Editora Guadalupe Ltda. Primera Edición.1-32.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O’Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG. 2001.** The population biology of invasive species. *Journals Annuals Reviews* 32:305-332.
- Scheiner, SM., and. Goodnight CJ. 1984.** The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. En: Dewitt T.J. & Scheiner S.M.(eds.). 2004 *Phenotypic variation from single genotypes* 1-10 pp.
- SCION CORPORATION.2007.** Scion Image for Windows.
- Sultan SE.1995.** Phenotypic plasticity and plant adaption. *Acta Botanica Neerlandica*. 44(4): 336-383.
- Sultan SE. 2000.** Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science*. 5 (12): 536-542.

- Thuiller W., Richardson DM., Rouget M, Proches S. & Wilson J.R.U. 2006.** Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology* 87 (7):1755-1769.
- Vance, CP, Uhde Stone C., & Allan, DL. 2003.** Phosphorus acquisition and use: critical. En: Hermans C., Hammond JP., White PJ., & Verbruggen N. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science* 11 (12); 610-617.
- Villar R., Ruiz J., Quero JL., Poorter H., Valladares F., & Marañón T. 2004.** Tasas de crecimiento en especies leñosas: Aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. 191-227pp En: Valladares F. 2004 Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio del Medio ambiente. EGRAF, S.A. Madrid España.
- Zou J, Rogers WE & Siemann E. 2007.** Differences in morphological and physiological traits between native and invasive populations of *Sapium sebiferum*. *Functional Ecology* 21:721–730.