

ESTUDIOS DE PLASTICIDAD FENOTÍPICA Y HERBIVORÍA; UNA REVISIÓN

Daniel Alejandro Cadena-Zamudio¹, Betsabé Ruiz-Guerra^{1*}, Roger Enrique Guevara-Hernández¹, José García-Franco², Juan Núñez-Farfán³

¹Departamento de Ecología Evolutiva. Instituto de Ecología, AC., Km 2.5 carretera antigua a Coatepec no. 351, El Haya, Xalapa, Veracruz, 91070, México (cadenazamudio@gmail.com); (betsarg@yahoo.com); (roger.guevara@inecol.mx). ²Departamento de Ecología Funcional. Instituto de Ecología, A.C., km 2.5 antigua carretera a Coatepec no. 351, El Haya, Xalapa, Veracruz, 91070, México (jose.garcia.franco@inecol.mx). ³Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México (farfan@unam.mx).

*Autor para correspondencia: betsarg@yahoo.com

RESUMEN

El conocimiento de las causas y mecanismos subyacentes de la plasticidad fenotípica en respuesta a la variación ambiental es crucial para un mejor entendimiento de la evolución y de la biodiversidad. En este trabajo se describe y analiza la importancia del estudio de la plasticidad fenotípica en plantas, mediante los trabajos de los últimos 17 años concernientes al tema Plasticidad, plasticidad adaptativa, repuestas plásticas, herbivoría, daños por herbívoros, disponibilidad de luz, heterogeneidad ambiental, características foliares, selva tropical. Los resultados muestran que el estudio de la plasticidad es un área poco explorada. Las regiones tropicales donde más estudios se han realizado son América del sur, principalmente la región de Brasil y Chile, seguido por América de norte y Asia, con México y China respectivamente. La mayoría de los estudios se realizaron con plántulas, utilizando principalmente especies demandantes de luz y tolerantes a la sombra, focalizando las investigaciones en los efectos de la luz sobre ciertos atributos. Se resalta la necesidad de aumentar el estudio de la plasticidad fenotípica sobre la biodiversidad en México, considerando no solo la variación de las características ambientales (luz, temperatura, agua, etc.), sino también, sobre factores bióticos como la herbivoría.

Palabras clave: Evolución, plasticidad, bosques tropicales, cambio climático, biótico, abiótico, interacción.

INTRODUCCIÓN

Las plantas como organismos sésiles deben tener una capacidad de adaptación al entorno en el que se han dispersado (Pigliucci, 2001). En los ecosistemas tropicales se generan ambientes altamente dinámicos que varían tanto espacial como temporalmente (Tang y Washitani, 1995), y una forma de hacer frente a estas variaciones del ambiente es por medio de la plasticidad fenotípica (Bradshaw, 1965; McIntyre y Strauss, 2014), la cual permite generar cambios (anatómicos, fisiológicos, morfológicos y estructurales) con los cuales las plantas logran adaptarse a nuevos ambientes (West-Eberhard, 2003). Valladares *et al.* (2000) han sugerido que la plasticidad fenotípica puede ser la clave para que las plantas logren sobrevivir a ambientes heterogéneos y variables debido a su rápida colonización al medio.

Las selvas y bosques tropicales contienen una amplia gama de entornos, que pueden ir desde el sotobosque donde la incidencia de luz es menor al 3 %, hasta sitios muy abiertos, producto de la caída de los árboles (Chazdon, 1988). Una forma eficiente de aclimatarse a la heterogeneidad lumínica es por medio de modificaciones plásticas en las características de las hojas (Rozendaal *et al.*, 2006), por ejemplo, las especies demandantes de luz que crecen expuestas en los claros deben maximizar su capacidad fotosintética produciendo hojas con mayor contenido de nitrógeno y carbono (Givnish, 1984), pero a su vez, deben ser delgadas para perder calor mediante altas tasa de respiración (Westoby y Wrigh, 2006). En cambio, las especies tolerantes a la sombra crecen bajo el dosel de los árboles, por lo que la luz se vuelve

un recurso menos disponible (Poorter y Nagel, 2000). En este sentido, las hojas que crecen en sombra deben de tener mayor área foliar específica que les permitan capturar mayor cantidad de luz, igual o más que las demandantes de luz (Evans y Poorter, 1998), además de poseer hojas con menor contenido de nitrógeno, pero más gruesas y resistentes a herbívoros.

La interacción planta herbívoro altera de manera directa la estructura y el funcionamiento de las plantas (Crawley, 1997). Coley y Barone (1996) mencionan que una planta puede tener hasta 70 % de daño foliar en su vida útil. Se sabe que las especies tolerantes a la sombra tienen menor daño por herbívoros ya que sus hojas son más gruesas y duras, en cambio las demandantes de luz muestran un patrón contrario debido a que invierten más en su desarrollo y crecimiento y menos en defensas (Karban y Baldwin, 1997). Cabe mencionar que el daño producido por los herbívoros limita las repuestas plásticas en las plantas (Blundell y Peart, 2001; Valladares, 2007). Autores como Kursar y Coley (2003) mencionan que la plasticidad en los rasgos foliares tienen efectos directos en compuestos que producen (azúcares, nitrógeno, metabolitos secundarios) que atraen o repelen a los herbívoros.

A pesar de la importancia de la interacción planta herbívoro (Val y Boege, 2012), existe muy poca evidencia sobre el efecto de ésta en el despliegue de plasticidad fenotípica en sistemas tropicales (Marquis, 1984; Valladares *et al.*, 2000; Boege, 2010). La evidencia se restringe al estudio de las estrategias defensivas de las plantas causadas por la herbivoría (Callaway *et al.*, 2003), pero

pocos estudios han abordado las adaptaciones de las plantas debido a factores bióticos (Valladares *et al.*, 2007). La mayoría de los estudios se han realizado en condiciones de invernadero, (ver Niles y Agrawal, 2005; Salgado-Luarte y Gianoli, 2011; Pashalidou *et al.*, 2013; Pardo *et al.*, 2016), y solo dos estudios han evaluado el efecto de la herbivoría en la plasticidad fenotípica en condiciones naturales (Boege y Dirzo, 2004; Salgado-Luarte y Gianoli, 2012). En este sentido, los estudios sugieren evaluar cuantitativamente los daños de la herbivoría en conjunto con factores bióticos en condiciones naturales, con el fin de obtener una mejor comprensión de la plasticidad fenotípica en las plantas. Por lo que el objetivo de este trabajo fue describir y analizar la importancia del estudio de la plasticidad fenotípica de los últimos años en el mundo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una búsqueda de estudios sobre plasticidad fenotípica y herbivoría a partir de literatura electrónica en el buscador Web of Science® de los últimos 17 años. En la búsqueda se utilizaron las siguientes palabras clave: Plasticidad, plasticidad adaptativa, repuestas plásticas, herbivoría, daños por herbívoros, disponibilidad de luz, heterogeneidad ambiental, características foliares. Con lo anterior se elaboró una base de datos donde se analizaron: a) el curso temporal de los estudios, b) los tipos de vegetación donde se han desarrollado los estudios, c) el enfoque de los estudios, d) los organismos estudiados, e) las variables analizadas, y f) las preguntas de estudio.

Se obtuvieron 2704 resultados, de los cuales, al considerar criterios

de discriminación, la muestra se redujo a 62, incluyendo cinco revisiones, tres relacionadas a las respuestas plásticas a factores abióticos, y dos sobre repuestas al cambio climático. Los criterios fueron: estudios que abordaran como tema central la plasticidad fenotípica en plantas, así como cambios causados por factores bióticos y abióticos en ecosistemas tropicales, bosques templados y zonas áridas del mundo; estudios que hubiesen trabajado solo plantas, que reflejaran cambios en la plasticidad fenotípica en condiciones naturales y experimentales. No se incluyeron estudios que abordaran análisis moleculares (genética, epigenética, proteómica, transcriptómica, etc.), escalas espaciales, modelamiento de nicho, modelos nulos, predicciones a corto y largo plazo. Tampoco se integraron investigaciones que estudiaron algas, animales, anfibios, microorganismos y especies invasoras.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Curso temporal de los estudios

Los estudios sobre plasticidad fenotípica y herbivoría en ecosistemas tropicales inician en el año 2000 con un pico de tres publicaciones, y muestran un patrón errático a lo largo del tiempo, con incremento en los últimos cinco años (Figura 1). Lo anterior sugiere que: *i*) la investigación sobre plasticidad fenotípica y herbivoría no es un tema nuevo, *ii*) en los últimos años se observa, un aumento en el número de publicaciones, *iii*) es un tema poco explorado, ya que, en 17 años, se registran 3.6 publicaciones por año en promedio. Lo anterior se puede deber a que los estudios realizados en sistemas tropicales se han restringido a respuestas fenotípicas a un solo factor abiótico (*i. e.* agua, temperatura, nutrientes y principalmente la luz) y en menor medida a los bióticos (herbivoría, metabolismo secundario) (Schlichting, 2002; Sultan, 2000).

Tipos de vegetación

Los tipos de vegetación estudiados en los trabajos se agruparon como Tropical (bosque tropical, subtropical, selva húmeda, sabana), Templado y Zonas áridas (matorral xerófilo) (Figura 2a). Se encontró que la mayor parte de los estudios realizados correspondieron a la región de América de sur con 32% trabajos, seguido por América de norte con 25%, Europa con 23% (España, Francia

y Suiza), Asia con 19% (China e India) y África con 2% (Figura 2b). Los estudios se han llevado a cabo en diferentes países, siendo China y México los que más han contribuido con 12 %, seguido por Brasil con 11 %, Chile y España con 9 %, y en menor proporción, Panamá, Bolivia, Canadá, E.U, Francia y Estonia con 5 %, seguido por Australia 4 %, y por último Suiza, Colombia, Italia, India, Indonesia, Hawái y Sudáfrica con 2 % (Figura 2c).

Enfoques de los estudios

Los estudios de plasticidad fenotípica y herbivoría se han abordado de diferentes maneras, incluyendo trabajos de campo y experimentales. La mayoría de los estudios de plasticidad fenotípica y herbivoría se han llevado a cabo en ecosistemas tropicales, de los cuales 51 % han sido

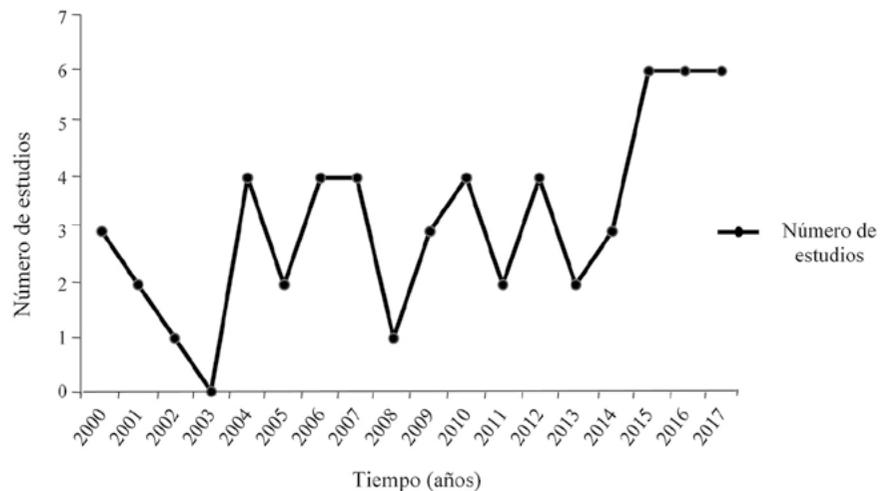


Figura 1. Número de estudios de plasticidad fenotípica y herbivoría para el periodo 2000-2017. La línea negra representa el número total de trabajos por año.

en condiciones naturales (Figura 3). En cuanto a los estudios realizados en condiciones experimentales, el porcentaje fue de 49 %. Cabe destacar que la aproximación a través de experimentos es muy cercana a la realizada en condiciones naturales. La ventaja de los estudios experimentales es que muchas de las variables se pueden controlar, lo que genera mayor precisión en contraste con los estudios naturales; sin embargo, si bien se asemejan a las condiciones que las plantas se enfrentan, existe mucha variación y es difícil discernir entre los factores causales (Valladares, 2007). Uno de los problemas que presenta trabajar en condiciones naturales es la representatividad de los genotipos, ya que se han reportado estudios donde se han utilizado tres genotipos en poblaciones naturales (Miner *et al.*, 2005), ocasionando que se obtenga una vista incompleta de la norma de reacción, además de que no se comprenden del todo los cambios plásticos que pueden generar los organismos

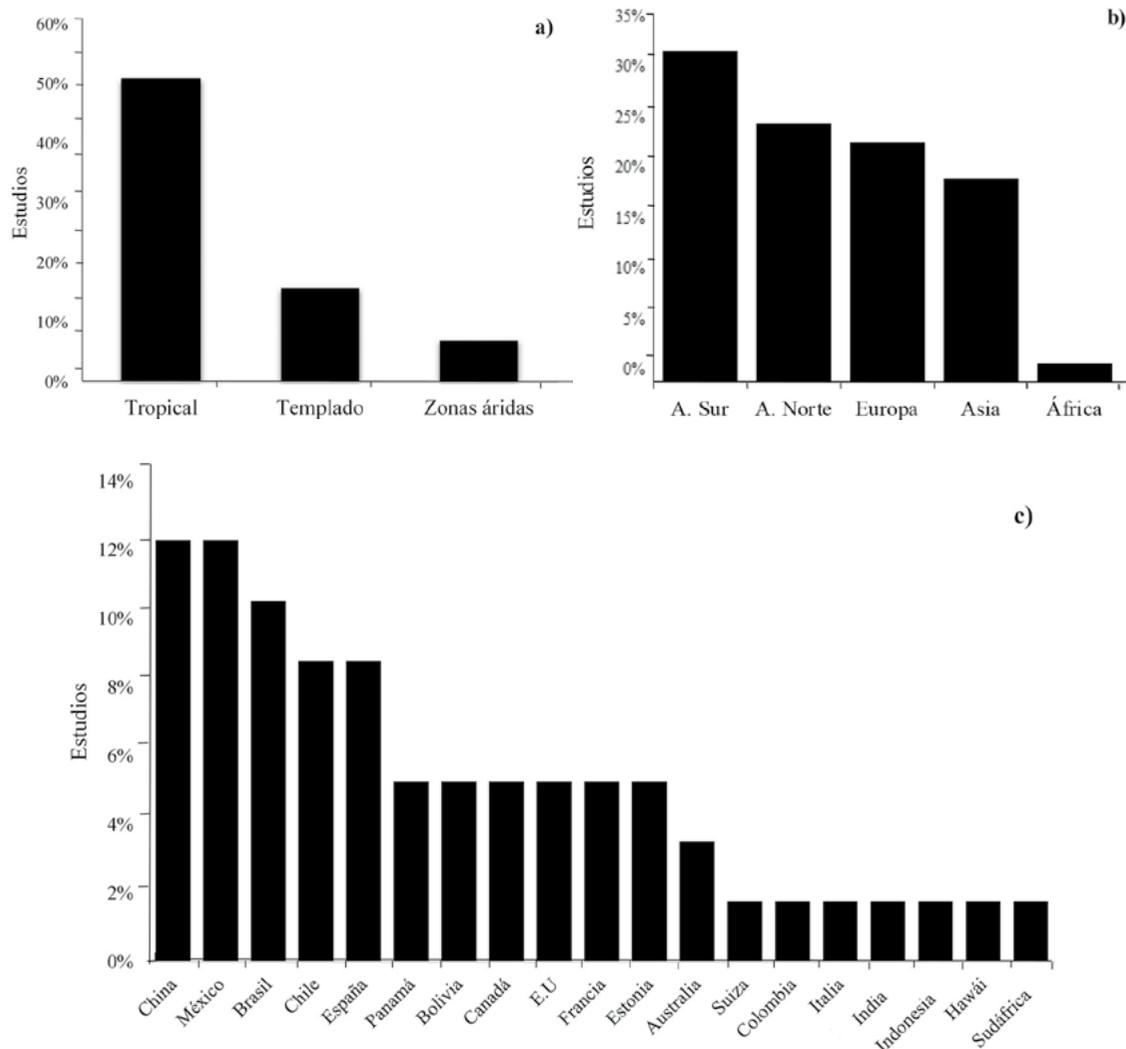


Figura 2. Estudios de plasticidad fenotípica y herbivoría. a) Tipos de vegetación, b) América del sur, América del norte, Europa, Asia y África. c) distribución por países.

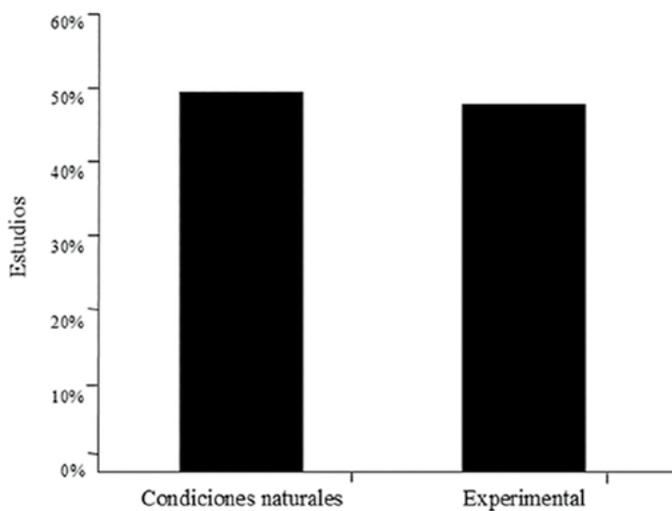


Figura 3. Enfoques utilizados en los estudios de plasticidad fenotípica y herbivoría.

de estudio. Autores como Van Kleunen (2005) mencionan que por lo menos se deben trabajar con seis genotipos para poder hacer estudios de plasticidad en plantas, ya que de trabajar con menos se puede obtener una interpretación inadecuada de los resultados, generando sesgos en los mismos.

Organismos estudiados

El estadio ontogénico de los organismos encontrados en los estudios de plasticidad fenotípica y herbivoría, fue plántulas, adultos y binzales con 49 %, 39 % y 2 %; respectivamente (Figura 4d). En cuanto a la forma de vida de las especies se encontró que la mayoría de los estudios utilizaron árboles (38 %), y herbáceas (8 %) (Figura 4e). Además, la predominancia en los trabajos fue de la historia de vida de las plantas, donde utilizaron principalmente

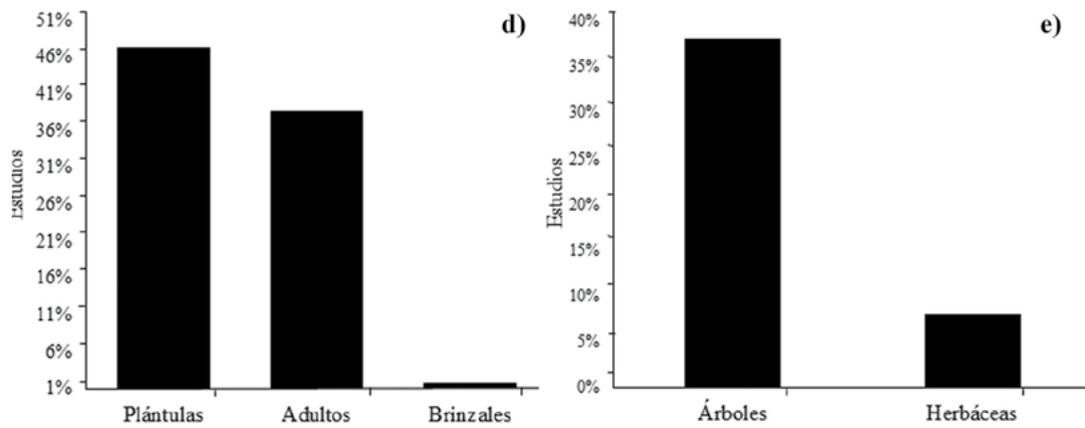


Figura 4. Organismos utilizados en los estudios de plasticidad fenotípica y herbivoría.

especies demandantes de luz y tolerantes a la sombra. Lo anterior se relaciona a lo propuesto por Kitajima y Fenner (2000), quienes mencionan que al trabajar con plántulas se puede identificar con mayor rapidez y precisión los cambios plásticos en los organismos.

Variables

En general, los estudios han utilizado como variables área foliar, área foliar específica, biomasa, altura total, contenido de nitrógeno, tasa de crecimiento relativo, grosor, contenido de agua, dureza, herbivoría, contenido de clorofila y contenido de carbono (Figura 5).

El área foliar, área foliar específica y biomasa son las variables que la mayoría de los estudios han utilizado con 30 %, 30 % y 28 %; respectivamente. Esto se debe a que

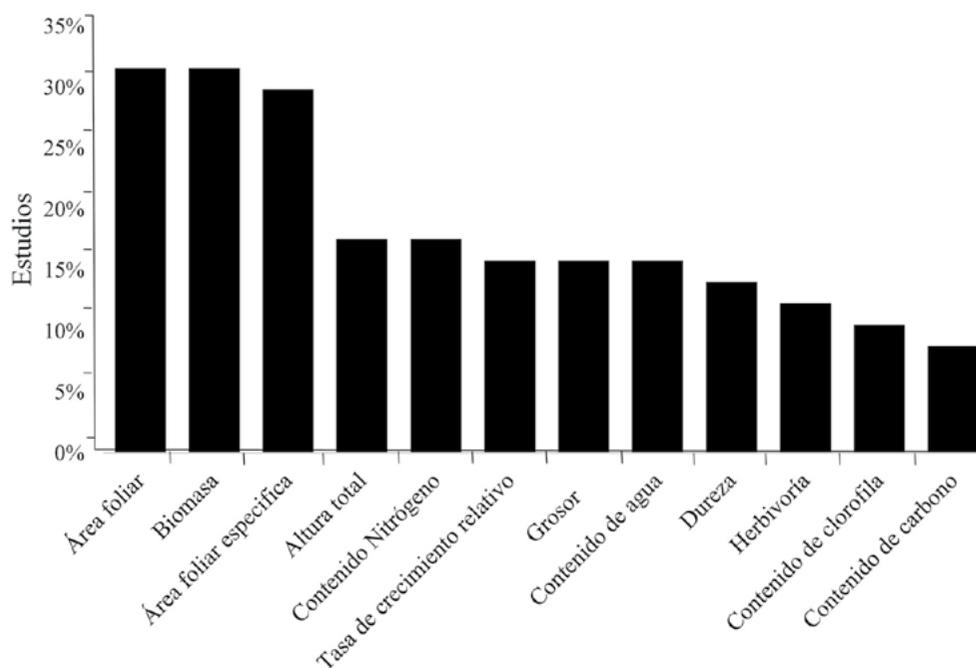


Figura 5. Tipo de variables utilizadas en los estudios de plasticidad fenotípica y herbivoría.

las dos primeras son parámetros que se pueden medir relativamente fácil, ya que generan cambios rápidos bajo cualquier estrés (biótico o abiótico), y porque también funcionan como indicadores de cambios a corto plazo (Poorter y Remkes, 1990), además, pueden explicar hasta el 80 % de la variación, lo cual se correlaciona directamente con la tasa de crecimiento (Valladares, 2008). Poorter y Nagel (2000) mencionan que la clorofila y el carbono son menos utilizadas en estudios de plasticidad ya que no proporcionan una interpretación precisa de los cambios plásticos en los organismos.

Preguntas de investigación

En los estudios se encontraron las siguientes preguntas de investigación: cambios a la luz, herbivoría, condiciones contrastantes, efecto de nutrientes y respuestas a la sequía, todas evaluadas sobre el efecto de la plasticidad (Figura 6).

Los estudios de cambios por luz se han abordado principalmente evaluando las características foliares en diferentes niveles de luz (Quezada y Gianoli 2006; Sánchez-Gómez *et al.*, 2006; Sofficoni *et al.*, 2015; Puglielli *et al.*, 2015; Xiao *et al.*, 2016), indicando cambios plásticos positivos en variables como área folia específica, tasa de crecimiento relativo, elongación del tallo, grosor, altura y densidad estomática. En cuanto a la herbivoría, se han

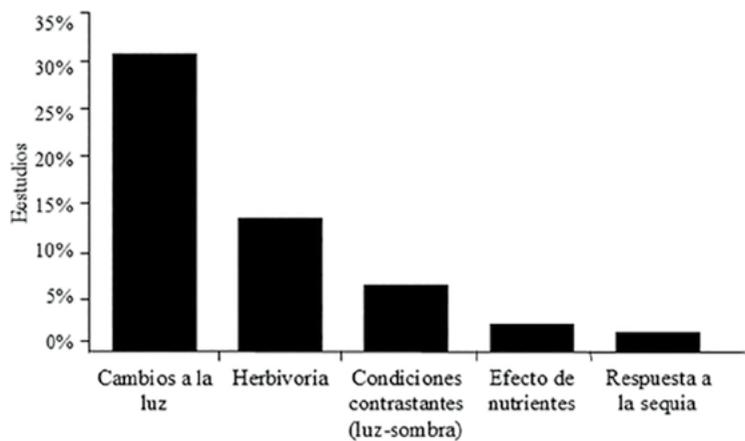


Figura 6. Principales preguntas de investigación en los estudios de plasticidad fenotípica y herbivoría.

enfocado a la selección de rasgos foliares por herbívoros y mecanismos de defensa (Niles y Agrawal 2005; Torres y Rodríguez-López 2007; Boege 2010). En relación a las condiciones contrastantes de luz se han evaluado las historias de vida de las plantas (demandantes de luz y tolerantes a la sombra) en ambientes contrastantes (Valladares *et al.*, 2000; Paquette *et al.*, 2007; Chun-ming *et al.*, 2016). También el efecto de las condiciones edáficas, principalmente en macronutrientes, tales como fósforo, potasio y nitrógeno (Markesteyn *et al.*, 2007; Falcão *et al.*, 2015), y, por último, el crecimiento y asignación de recursos en respuesta a la sequía (Sánchez-Gómez *et al.*, 2008; Dziedek *et al.*, 2017).

Líneas futuras de investigación

Sin duda, la evidencia que se tiene sobre la plasticidad fenotípica es muy escasa, en particular en su evolución y bajo nuevas condiciones naturales. Esto ha llevado a que muchas preguntas aun permanezcan sin respuestas. Por ejemplo, algunas que requieren mayor información son: ¿Es la expresión de la plasticidad adaptativa dependiente del ambiente?; si no es así, ¿La variación genética heredable es la responsable?; ¿Es la herbivoría junto con otros factores de estrés abiótico generadores o limitantes de la expresión plástica de las plantas? ¿La plasticidad foliar puede ayudar a predecir que especies se desempeñen mejor fuera de su hábitat? ¿Qué especies son las más adecuadas para proyectos de restauración? ¿Cuáles son las especies que se pueden incluir para maximizar la diversidad de los bosques en vía de restauración? (Salgado-Luarte & Gianoli 2011).

Por último, este análisis resalta la falta de estudios de plasticidad fenotípica en México, y principalmente en los

ecosistemas tropicales. Así mismo, hace evidente a la comunidad científica la necesidad de enfocar esfuerzos hacia esta línea de investigación como repuesta a la pérdida de diversidad biológica, por las altas tasas de deforestación y fragmentación de ecosistemas. En relación a los anterior, sobresalen los estudios publicados por Juan Núñez Farfán, Pedro Luis Valverde, Juan Fornoni Agnelli y Karina Boege Paré. Cuyos alcances destacan la evidencia, de haberse enfocado a estudiar la evolución fenotípica, interacción genotipo-ambiente, presión de selección y herbivoría en diferentes ecosistemas, tales como la selva alta, selva mediana, selva seca y matorral xerófilo. Lo anterior da un panorama de cómo está actuando

la selección natural en la interacción planta-insecto, sus adaptaciones y el impacto de la herbivoría sobre las estrategias de regeneración y reclutamiento de plántulas en los ecosistemas tropicales de México.

CONCLUSIONES

El estudio de la plasticidad fenotípica y su relación con la herbivoría es un área relativamente reciente. La mayoría de los estudios se han realizado en sistemas tropicales, siendo América del sur la región predominante con Brasil y Chile, seguido por América de norte y Asia, con México y China respectivamente. El estadio ontogenético más utilizado fueron plántulas, seguido por árboles como forma de vida, además de utilizar como modelo de estudio especies demandantes de luz y tolerantes a la sombra en todos los casos. Los enfoques de los estudios se han llevado tanto en condiciones naturales (poco control de variables), como experimentales (condiciones muy controladas). Las variables usadas con más frecuencia en los estudios fueron el área foliar, biomasa y el área folia específica en campo como en laboratorio. El tópico más estudiado fue el de cambios plásticos a diferentes gradientes de luz, con resultados positivos en la plasticidad fenotípica de las plantas, donde se registra un patrón en las especies demandantes de luz, debido a: i) experimentos en laboratorio, ii) historia de vida de las especies, iii) mismo estadio de desarrollo.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) al por otorgar la beca a Daniel Alejandro Cadena Zamudio (609138 - Maestría en ciencias biológicas), y al Instituto de Ecología A.C.

LITERATURA CITADA

- Bradshaw A., D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.
- Blundell A., G., y D. Peart., R. 2001. Growth strategies of a shade-tolerant tropical tree: the interactive effects of canopy gaps and simulated herbivory. *Journal of Ecology* 89: 608-615.
- Boege K., y R. Dirzo. 2004. Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpiniaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology* 175(1): 59-69.
- Boege K. 2010. Induced responses to competition and herbivory: natural selection on multi-trait phenotypic plasticity. *Plant Ecology* 91(9): 2628-37.
- Coley P., D., y J. Barone., A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 27: 305-335
- Crawley M., J. 1997. Plant-herbivore dynamics. 401-474pp en: M. J. Crawley, editor. *Plant ecology*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Chazdon R., L. 1988. Sunflecks and their importance to understory plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63.
- Callaway R., M., S. Pennings C., y C. Richards L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84: 1115-1128.
- Chun-ming Y., T. Wu., Y. Geng., Y. Chai., J. Hao. 2016. Phenotypic plasticity of lianas in response to altered light environment. *Ecological Research* 31(3): 375-384.
- Dziedek C., A. Fichtner., L. C., E. Marcos., K. Jansen., M. Kunz., D. W., G. Von Oheimb., y W. Härdtle. 2017. Phenotypic plasticity explains response patterns of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings to nitrogen fertilization and drought events. *Forests* 8(3): 91.
- Evans J., R., y H. Poorter. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116: 26-37.
- Fordyce J., A. 2006. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Biology* 209: 2377-2383.
- Falcão H., M., C. Medeiros., D., B. Silva., L., R., E. Sampaio., V., S., B., J. Almeida-Corteza., S., M. y Santos., G. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. *Forest Ecology and Management* 340: 62-69.
- Givnish T., J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. *Physiological Ecology of Plants in the Wet Tropics* (eds E. Medina, H.A. Mooney & C. Vasquez-Yanes), pp. 51-84. Dr. Junk, The Hague.
- Karban R., y I. Baldwin. 1997. *Induced responses to herbivory*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Kursar T., A., y P. Coley., D. 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforest. *Biochemical Systematics and Ecology* 31: 929-949.
- Kalujnaia S., M., I. Zaguinaiko., S., V. Feilen., A., A. Nicholson., L., J. Hazon., N., C. Cutler., P., y G. Cramb. 2007. Transcriptomic approach to the study of osmoregulation in the European. *Physiology Genomics* 31: 385-401.
- Kitajima K., y M. Fenner. 2000. Ecology of Seedling Regeneration. In M. Fenner (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Pp. 331-359.
- Marquis R., J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- Miner B., G., S. Sultan., E., S. Morgan., G., D. Padilla., K y R. Relyea., A. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 685-692.
- Matesanz S., E. Gianoli., y F. Valladares. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1206: 35-55.
- McIntyre P., J., y S. Strauss., Y. 2014. Phenotypic and transgenerational plasticity promote local adaptation to sun and shade environments. *Evolutionary Ecology* 28(2): 229-246.
- Markesteyn L., L. Poorter., F. Bongers., H. Paz., y L. Sack. 2011. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species drought and shade tolerance. *New Phytologist* 191: 480-495.
- Marenco R., A., M. Camargo., A., B., S. Antezana-Vera., A., y M. Oliveira., F. 2017. Leaf trait plasticity in six forest tree species of central Amazonia. *Photosynthetica* 55(4): 679-688.
- Niles S., K., y A. Agrawal., A. 2005. Phenotypic plasticity to light competition and herbivory in *Chenopodium album* (Chenopodiaceae). *American Journal of Botany* 92(1): 21-26.
- Poorter, H., y C. Remkes. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83: 553-559.
- Poorter H., y O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 1191-1191.
- Pigliucci M. 2001. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Price P., W., 2002. *Species interactions and the evolution of biodiversity. An Evolutionary Approach*.
- Paquette A., A. Bouchard., y A. Cogliastro. 2007. Morphological plasticity in seedlings of three deciduous species under shelterwood under-planting management does not correspond to shade tolerance ranks. *Forest Ecology and Management* 241(1-3): 278-287.
- Pashalidou F., G., D. Lucas-Barbosa., J. Van Loon., J., A. Dicke., M., y N. Fatouros., E. 2013. Phenotypic plasticity of plant response to herbivore eggs: effects on resistance to caterpillars and plant development. *Ecology* 94: 702-713.
- Puglielli G., M. Fiore., Crescente., A. Rita., Frattaroli., y L. Gratani. 2015. Morphological, anatomical and physiological leaf trait plasticity of *Sesleria nitida* (Poaceae) in open vs shaded conditions. *Polish Journal of Ecology* 63(1): 10-22.
- Pardo A., F. García., M., F. Valladares., y F. Pulido. 2016. Simulated herbivory does not constrain phenotypic plasticity to shade through ontogeny in a relict tree. *Plant Biology* 18: 618-626.
- Quezada I., M., E. Gianoli. 2006. Simulated herbivory limits phenotypic responses to drought in *Convolvulus demissus* (Convolvulaceae). *Polish Journal of Ecology* 54: 499-503.
- Rozendaal D., M., A., V. Hurtado., H., y L. Poorter. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20(2): 07-216.
- Strauss-DeBenedetti S., y F. Bazzaz., A. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia* 87: 377-387.



- Simms E., y J. Triplett. 1994. Costs and benefits of plant responses to disease: resistance and tolerance. *Evolution* 48: 1973-85.
- Sultan S., E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5: 537-542.
- Schlichting C., D. 2002. Phenotypic plasticity in plants. *Plant Species Biology* 17: 85-88.
- Sánchez-Gómez D., F. Valladares., y M. Zavala., A. 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* 170: 795-806.
- Salgado-Luarte C., y E. Gianoli. 2011. Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. *Functional Ecology* 25:492-499.
- Salgado-Luarte C., y E. Gianoli. 2012. Herbivores modify selection on plant functional traits in a temperate rainforest understory. *The American Naturalist* 180(2). Pp. E42-E53.
- Sterck F., J., R. Duursma., R. Pearc., W., F. Valladares., M. Cieslak., y M. Weemstra. 2013. Plasticity influencing the light compensation point offsets the specialization for light niches across shrub species in a tropical forest understory. *Journal of Ecology* 101: 971-980.
- Scoffoni C., J. Kunkle., J. Pasquet-Kok., C. Vuong., A. Patel., J. Montgomery., R., A., T. Givnish., J., y. Sack. 2015. Light-induced plasticity in leaf hydraulics, venation, anatomy, and gas exchange in ecologically diverse Hawaiian lobeliads. *New Phytologist* 207: 43-58.
- Torres E., y N. Rodríguez-López. 2007. Plasticidad fenotípica de *Lippia alba* y *Lippia origanoides* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad de luz. *Acta Biológica Colombiana* 12: 91-101.
- Tang Y., H., y I. Washitani. 1995. Characteristics of small-scale heterogeneity in light availability within a *Miscanthus sinensis* canopy. *Ecological Research* 10: 189-197.
- West-Eberhard M., J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Westoby M., I. Wright., J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*. 21(5): 261-8.
- Whitman D., W., y A. Agrawal., A. 2009. What is phenotypic plasticity and why is it important? *In*: Whitman DW, Ananthakrishnan TN (eds). *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers: Enfield, Pp. 1-63.
- Van Kleunen M., y M. Fischer. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 49-60.
- Val E., y K. Boege. 2012. *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica, CIECO, UNAM, México, D.F.
- Valladares F., J. Wright., S., E. Lasso., K. Kitajima., y R. Pearcy., W. 2000. Plastic phenotypic responses to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81: 1925-1936.
- Valladares F., E. Gianoli., y J. Gómez., M. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176: 749-763.
- Valladares F. 2008. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (Segunda edición). Ministerio de Medio Ambiente. Pp. 193-230
- Xiao H., C. Wang., J. Liu., L. Wang., y D. Du. 2015. Insights into the differences in leaf functional traits of heterophyllous *Syringa oblata* under different light intensities. *Journal of Forestry Research* 26: 613-62.

