

Inestabilidad en el desarrollo y cambio global en plantas

Concepción L. Alados

Instituto Pirenaico de Ecología. (CSIC)

Avda. Montañana 1005, 50192 Zaragoza. Spain

Premio a la Investigación de la Academia 2009. Sección de Naturales

1 Introducción

Los ecosistemas son sistemas complejos constituídos por entidades que tienen la capacidad de adaptarse y cambiar en respuesta a las condiciones que le rodean. A diferencia de los sistemas físicos, los sistemas biológicos son procesos irreversibles asociados al vector tiempo. Es sólo a través de esta irreversibilidad que la vida es posible (Prigogine, 1997). La dinámica del ecosistema depende de la dinámica de las interacciones que en el subyacen. Para aproximarnos al estudio y comprensión de estos tipos de sistemas necesitamos desarrollar herramientas adecuadas que sean capaces de reflejar la complejidad del mismo y que permitan detectar cambios drásticos en la integridad ecológica de los ecosistemas antes de que la degradación sea irreversible. Así, en muchas ocasiones resulta más eficaz detectar el deterioro temprano del ecosistema mediante el estado de las poblaciones más sensibles al estrés, que esperar a que la diversidad y productividad del ecosistema disminuya de manera perceptible, y sean estos síntomas precursores de cambios irreversibles.

Debido a la actual tendencia de rápido deterioro del planeta causado por el calentamiento del clima y el impacto antrópico, se hace cada vez más necesario el desarrollo de indicadores ecológicos (Dale y Beyeler, 2001; Fisher et al., 2003). De acuerdo con el (IPCC, 2001), la temperatura global del aire ha incrementado una media de 0.6 durante el siglo XX, y se prevé un incremento entre 1.4 y 5.8 C durante el presente siglo. Las zonas áridas y semiáridas se esperan sufran el mayor impacto de la sequía en los próximos años (Peñuelas et al., 2004). Con el fin de prevenir los deterioros que nos amenazan y la pérdida de los recursos naturales en las zonas áridas y semi-áridas necesitamos desarrollar indicadores sensibles y puntos de referencia con criterios uniformes. La mayoría de los indicadores que se están usando se refieren a estándares bioclimáticos o índices basados en

el tipo de suelo y en la erosión del suelo. Indicadores capaces de integrar múltiples escalas y procesos de una manera holística están aún lejos de poder ser aplicados. Para detectar estrés hídrico en plantas generalmente se mide el potencial de agua de la planta (Kramer and Boyer, 1995) o medidas de fluorescencia como indicadores de actividad fotosintética (Bilger et al., 1987). También es frecuente el uso de medidas de biometría como tamaño del cuerpo, o tasa de crecimiento, las cuales son medidas que integran medidas fisiológicas a una escala superior (Roff, 1986; Kozłowski y Wiegert, 1987; Kozlov y Niemela, 1999). Muchas veces este tipo de medidas conducen a conclusiones erróneas en zonas semi-áridas donde las plantas reducen su actividad metabólica y conductividad estomática para resistir los periodos de estrés hídrico (Younis et al., 1993) dando lugar a una reducción de la tasa de crecimiento (Deputit y Caldwell, 1973; Comstock y Ehleringer, 1984; Sultan y Bazzaz, 1993) y a un incremento de la supervivencia (Escós et al., 2000).

2 Inestabilidad en el desarrollo

La inestabilidad en el desarrollo, la incapacidad de un organismo de reducir los errores durante el desarrollo, es una medida que es capaz de integrar la capacidad de un organismo para resistir estrés (Emlen et al., 1993). Este método se usa para detectar estrés ambiental en numerosas especies (Markov, 1994; Mller y Swaddle, 1997; Polak, 2003). La inestabilidad en el desarrollo está basada en que bajo condiciones de estrés, las fluctuaciones del entorno ambiental junto con la carencia de energía suficiente para mantener el equilibrio homeostático dan lugar al incremento de las variaciones intra-individuales de estructuras con idéntica influencia genética y ambiental. Por tanto, la inestabilidad en el desarrollo es el resultado de un proceso que altera el desarrollo a lo largo de su trayectoria en un ambiente particular (Palmer, 1994). Hay que diferenciarla de la plasticidad fenotípica, que es la variación fenotípica producida por un genotipo en respuesta a la *variación ambiental* (Bradshaw, 1965). La estabilidad en el desarrollo (lo opuesto a inestabilidad en el desarrollo) es el resultado de los procesos que resisten o amortiguan la alteración de la trayectoria del desarrollo dentro de un *ambiente particular*. La estabilidad en el desarrollo depende de la habilidad de un organismo para amortiguar las perturbaciones ambientales de acuerdo con el proceso de canalización de Waddington (1942). Alteraciones en el desarrollo de un individuo puede afectar negativamente a su *“fitness”*, capacidad del organismo para sobrevivir y propagarse en el tiempo y en el espacio. Por tanto, es de esperar que la selección natural disponga de mecanismos que amortiguen el efecto de las perturbaciones ambientales y genéticas en el desarrollo.

No todos los rasgos son igualmente sensibles a los impactos del entorno. Según (Soulé and Cuzin-Roudy, 1982) los rasgos que tienen baja capacidad de heredarse son más sen-

sibles a mostrar inestabilidad en el desarrollo que los que posee alta capacidad de ser heredados. Pero esto no es general para animales y plantas. Mientras que los animales con capacidad de movimiento presentan una alta canalización, las plantas usan de su gran plasticidad para adaptarse a los cambios ambientales. Por ello, las medidas más sensibles de inestabilidad en el desarrollo han sido órganos altamente canalizados en plantas (flores y entrenudos) y órganos poco canalizados en animales, como caracteres sexuales secundarios (plumas remeras, cuernos). Rasgos complejos, que dependen de la coordinación de varios procesos (venas alares en insectos, asimetría de translación o error en la estructuras fractales) son también más sensibles a la manifestación del error en el desarrollo que rasgos más simples (asimetría de hojas). Dado que el *fitness* depende de la expresión fenotípica de rasgos que son funcionalmente importantes para el organismo, la selección natural debería actuar minimizando el error durante el desarrollo de tales rasgos (Fowler and Whitlock, 1994). Se ha observado mayor canalización en rasgos que afectan a la supervivencia de la planta adulta que en los rasgos que afectan a la reproducción en especies leñosas de larga duración, porque la supervivencia tiene un mayor efecto que la reproducción en el éxito y permanencia de la planta a largo plazo. Durante periodos de estrés la planta debe ser capaz de sobrevivir a expensas de la reproducción en un momento concreto. Por ejemplo existe menor coeficiente de variación en estructuras vegetativas que en estructuras florales en *Anthyllis cytisoides* (Escós et al., 2000) o en *Cistus ladanifer* (Alados et al., 1999). Además genotipos que han evolucionado recientemente pueden ser responsables del mayor nivel de inestabilidad en el desarrollo, como lo observado en la especie ginodioécica *Teucrium lusitanicum* cuyas recientemente evolucionadas flores masculinas estériles presentan mayor asimetría que las flores hermafroditas (Alados et al., 1998).

El estudio de la inestabilidad en el desarrollo es una herramienta útil para la detección temprana de estrés producido por numerosas causas desde efectos de tipo antrópico como el efecto de los pesticidas en la mosca *Lucilia cuprina* (Clarke y McKenzie, 1987; Mckenzie y Clarke, 1988) a estrés naturales en el sentido que han actuado durante mucho tiempo y han permitido a los organismos adaptarse a ellos, como por ejemplo el pastoreo o el clima. Estos últimos son más difíciles de distinguir y no son fácilmente deducibles de mediadas tradicionales como biomasa o tasa de crecimiento.

La medida más común usada en detectar inestabilidad en el desarrollo es la asimetría fluctuante (FA)(Møller and Swaddle, 1997), definida como el error en las desviaciones de estructuras bilateralmente simétricas. Se basa en que las partes derecha e izquierda de un organismo con simetría bilateral comparten el mismo genoma y condiciones ambientales, por tanto deberían representar imágenes del espejo. Pequeñas perturbaciones durante el desarrollo, ocasionadas como consecuencia de los procesos celulares, producirán una

desviación en la simetría de las estructuras bilaterales, a menos que un mecanismo compensatorio se desarrolle. La estabilidad en el desarrollo expresa la capacidad del organismo de amortiguar el error durante el desarrollo. Bajo condiciones de estrés un mayor consumo de energía por parte del organismo conduce a una menor capacidad para amortiguar los errores durante el desarrollo; en consecuencia incrementa las desviaciones en las diferencias entre los lados derecho e izquierdo del organismo. La asimetría fluctuante es pues la manifestación del error en el desarrollo (*developmental noise*) y de la inestabilidad en el desarrollo (incapacidad para amortiguar los errores en el desarrollo). Otras formas de asimetría son la asimetría direccional y la anti-simetría. La asimetría direccional se debe a un diferente desarrollo en uno de los lados del órgano medido debido a una selección direccional o a influencias ambientales diferentes en cada lado. Por ejemplo, la posición del corazón en el lado izquierdo. Anti-simetría se refiere a cuando estos efectos actúan independientemente en uno u otro lado del organismo.

Las relaciones alométricas entre las plantas son importantes para mantener la estabilidad mecánica de la planta (Niklas, 1992; Niklas y Buchman, 1994), y deben de ser mantenidas durante el crecimiento. Su naturaleza modular, da lugar a estructuras que se repiten y desarrollan bajo unas mismas circunstancias. Esto le hace ser buenos sujetos para el estudio de inestabilidad en el desarrollo. La asimetría de translación es un caso particular de medidas basadas en ruido estadístico de las relaciones alométricas entre partes de un órgano (Freeman et al., 1993; Graham et al., 1993; Alados et al., 1994; Escós et al., 1997). La asimetría de translación es la relación alométrica entre la longitud del entrenudo y el orden del nudo (Fig. 1) se define por la siguiente ecuación:

$$L(N) = kN^a e^{-bN},$$

donde el parámetro a representa el crecimiento exponencial, el parámetro b representa la inhibición por crecimiento. Su inverso, $1/b$; representa la distancia del entrenudo a partir del cual estos comienzan a decrecer. k es el valor del corte con la recta, las condiciones de partida de la longitud de los entrenudos. El ajuste de los puntos a la ecuación teórica nos indica la capacidad de la planta para mantener la estabilidad durante el desarrollo. Cuanto mayor sea el coeficiente de determinación R^2 menor es el estrés de la planta.

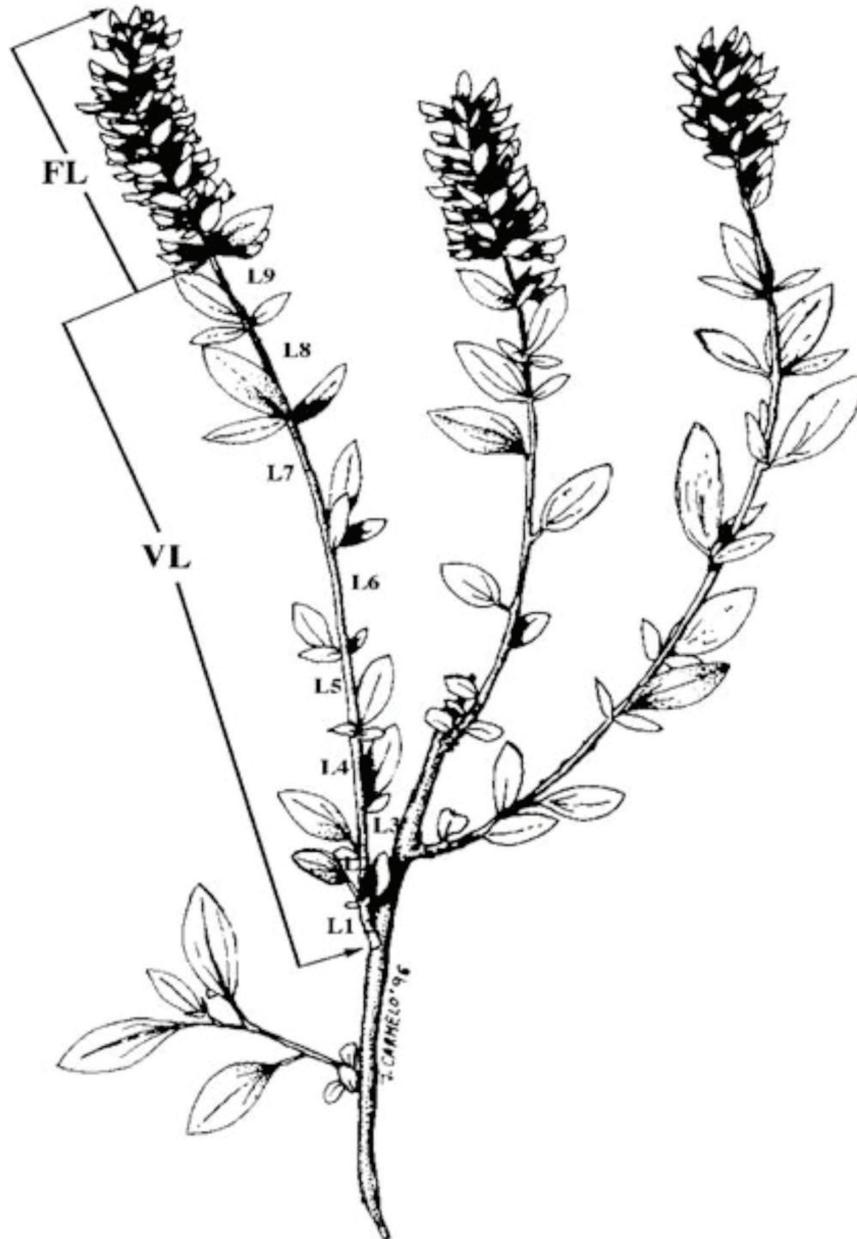


Figura 1.— Ilustración de una rama de *A. cytisoides* de 2 años de edad. L1 a L9 representan las longitudes de los entrenudos desde el primero a la base de la inflorescencia. LF representa la longitud de la inflorescencia y LV la longitud de la parte vegetativa del tallo anual.

3 Efecto del déficit hídrico en la inestabilidad en el desarrollo

La respuesta fisiológica de las plantas al estrés hídrico depende del rango de sequía al que las plantas estén adaptadas (Chapin, 1988). Plantas que han experimentado sequía de forma habitual es de esperar que sean capaces de resistir mejor la sequía que otras que no se enfrentan a tales situaciones. Así las plantas que se enfrentan con frecuencia a estrés hídrico desarrollan estrategias conservativas consistentes en reducir el crecimiento bajo condiciones de escasez de agua (Grime, 1979; Chapin, 1991) mientras son capaces de mantener el funcionamiento de las estructuras fundamentales para mantener su capacidad de supervivencia y permanencia a largo plazo. Por el contrario, plantas que viven en unas condiciones más favorables presentan estrategias más competitivas (Bertness, 1994), invirtiendo más energía en producción y desarrollo, y son capaces de mantener la estabilidad en el desarrollo sólo bajo condiciones favorables.

El cambio en la orientación de la ladera influye en la radiación solar que recibe la planta y en el proceso de evapotranspiración que se relaciona con la humedad del suelo (Ayyad y Dix, 1964; Nevo, 1998) y puede usarse para estudiar la tolerancia de las plantas al déficit de agua. Comparaciones realizadas en plantas que habitan en las orientaciones norte y sur a lo largo de un gradiente climático (256 mm de precipitación anual en Almería y 613 mm en Málaga) y su comparación entre dos periodos, después de un año seco (1995) y después de un periodo húmedo (1997) han permitido detectar respuestas adaptativas a estrés hídrico en *Anthyllis cytisoides*, leguminosa arbustiva de 1 m de altura que ocupa, junto con *Stipa tenacissima*, grandes extensiones de territorio en el sureste Ibérico. En Almería, la lluvia de primavera en 1995 fue solo de 14.5 mm (21% de la media habitual), mientras que en la primavera de 1996 las precipitaciones fueron de 333.29 mm, y en la primavera de 1997 fueron de 104.72 mm. En Málaga, las precipitaciones durante la primavera de 1995 fueron un 64% de la media habitual (48.2 mm) mientras que en la primavera de 1996 llovieron 1179.2 mm y 106.2 mm en la de 1997.

En la Figura 2 observamos cómo las plantas que habitan en las zonas más húmedas (Málaga) presentaron mayor crecimiento anual que las plantas de las zonas más áridas (Almería), e igualmente crecieron más el año más húmedo y en las orientaciones norte. Sin embargo la estabilidad en el desarrollo fue mayor en las zonas orientadas al sur en las áreas más séricas (Almería), después de los periodos secos (1995) y húmedos (1997). Por el contrario las plantas de *A. cytisoides* que habitaban las zonas más húmeda (Málaga) redujeron su estabilidad en el desarrollo durante el periodo más seco (1995) en las zonas orientadas al sur. Así, las plantas habituadas a largos periodos de sequía mostraron una estrategia conservadora, con bajo crecimiento, ahorrando la energía para mantener la homeostasis durante su desarrollo. Esta estrategia es llamada “síndrome de resistencia al

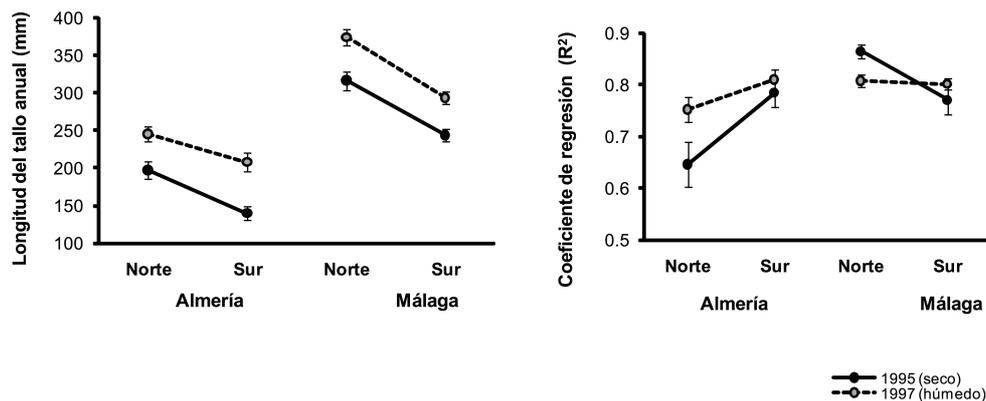


Figura 2.— Representación gráfica de la influencia del déficit de agua en (a) la longitud anual del tallo y en (b) la estabilidad en el desarrollo de *A. cytisoides* medido a través del coeficiente de determinación R^2 de la curva de ajuste de crecimiento de los entrenudos.

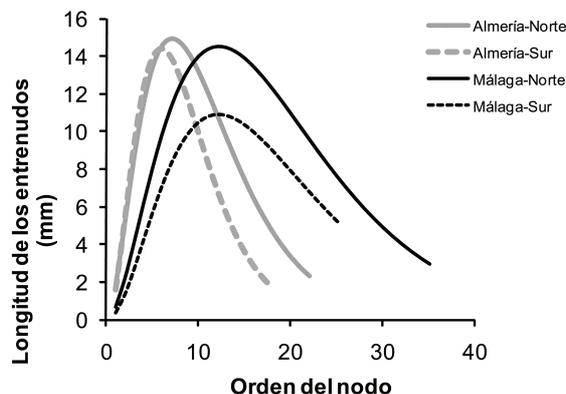


Figura 3.— Representación gráfica del ajuste no lineal, $L(N) = kN^a e^{-bN}$, entre longitud de los entrenudos (L) y orden de posición en el tallo desde abajo hacia arriba (N) en las poblaciones de Almería y Málaga situadas en orientaciones norte y sur.

estrés” (Grime, 1979; Chapin et al., 1993) muy común en zonas áridas. Cuando la misma planta se desarrolla en hábitats más benignos (Málaga), las condiciones de sequía extrema, como las vividas en 1995 hacen que las plantas orientadas al sur muestren inestabilidad en el desarrollo. Así, la población de Málaga presenta una estrategia competitiva que la hace menos resistente a las condiciones de sequía. Relación positiva entre inestabilidad en el desarrollo y crecimiento se observa también en experimentos con adición de nutrientes (Kozlov et al. 2002).

Además, las plantas que habitaban en las zonas más séricas (Almería) comienzan el crecimiento antes que las plantas que habitan en zonas más húmeda (Málaga), presentando una inhibición apical más temprana y un menor número de entrenudos así como

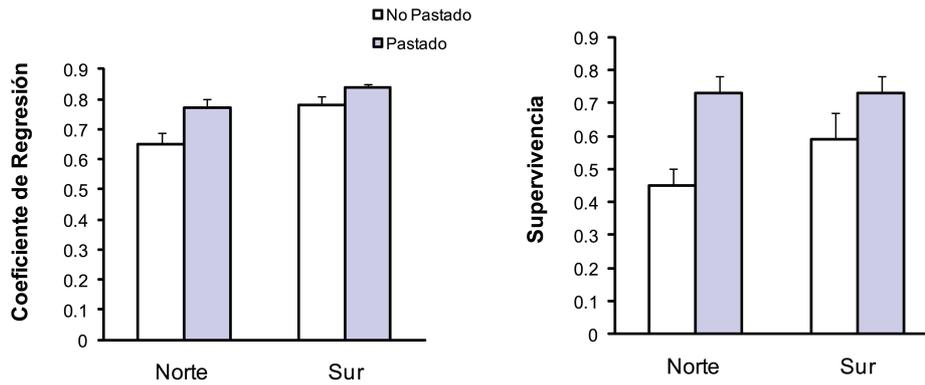


Figura 4.— Representación gráfica de la influencia del pastoreo en (a) la estabilidad en el desarrollo de *A. cytisoides* habitando orientaciones norte y sur, medido a través del coeficiente de determinación R^2 de la curva de ajuste de crecimiento internodal, y en (b) la supervivencia de plantas adultas.

de longitud del brote anual. Como resultado las plantas de Málaga presentaron mayor crecimiento de los brotes anuales. En un experimento realizado en Israel se observó que la variación microclimática en laderas norte y sur actúan como una fuerza evolutiva que da lugar a la evolución de genotipos y fenotipos adaptados a tales circunstancias (Nevo, 1998).

Cuando las poblaciones de *A. cytisoides* eran sometidas a pastoreo extensivo de cabras, las plantas presentaron mayor estabilidad en el desarrollo y mayor supervivencia que las no pastadas, siendo esta diferencia más evidente en las orientaciones sur (Escós et al. 2000). Esto se debe al menor déficit hídrico de las plantas pastadas al haber quitado parte del material fotosintético y reducir por tanto la tasa de evapotranspiración. Este mecanismo se ha observado repetidamente en plantas forrajeras que son pastadas tradicionalmente y han evolucionado con el pastoreo desde hace miles de años.

Otro experimento llevado a cabo en Marruecos en la especie *Argania spinosa*, también mostró una respuesta diferente de las plantas sometidas a diferentes condiciones de gestión a lo largo de un gradiente climático. El argán es una especie ampliamente distribuida en el suroeste de Marruecos (Emberger, 1925; Le Houérou, 1989) cubriendo aproximadamente 828 000 ha (M'Hirit et al., 1998). La población de argán en Marruecos se extiende desde Essaouira hasta el valle de Souss, en el sur. Hacia el interior se extiende a la región de Taroudant (M'hirit et al., 1998). Los árboles adultos son capaces de vivir en condiciones muy áridas, por debajo de 100 mm de precipitación anual. El bosque de argán es usado por sus semillas, de las que se extrae un rico aceite (el aceite de argán), como forraje para las cabras, y para producir cereal bajo su copa, aprovechando la sombra de esta. La



Figura 5.— Distribución de los bosques de *Argania spinosa* en Marruecos y localización de las zonas de estudio.

contribución del argán a la dieta de la cabra en la región oscila entre 47% y el 84% (El Aich et al., 2005). Además, el bosque de argán protege el suelo de la erosión y favorece la biodiversidad de la región. El incremento de la aridez junto a la continua presión humana están poniendo en peligro la persistencia de los bosques de argán (Mellado, 1989; El Yousfi y Benchekroun, 1992).

En 2003 hemos comparado individuos de argán viviendo en condiciones silvestres con individuos viviendo bajo condiciones de cultivo de cereal (dehesa de argán) a lo largo de un gradiente climático, desde la región de Tamarart a unos 70 km de Essaouira, hasta Ait Baha en el sur. En Tamarart y Ait Baha, la precipitación media anual es de 360 mm y 120 mm, respectivamente. En la costa sur, región de Tiznit, la precipitación media anual es de 154 mm (M’Hirit et al., 1998) (Fig. 5).

La población de argán localizada en la zona más árida de su distribución (Ait Baha) presenta la mayor inestabilidad en el desarrollo bajo condiciones silvestres, mostrando de esta forma la sensibilidad de esta especie a la aridez en el extremo árido de su distribución (Fig. 6). Bajo una gestión de dehesa del bosque de argán, su productividad aumenta en la zona más húmeda (Essaouira) y disminuye en la zona más árida de Ait Baha (Alados y El Aich, 2008). Sin embargo la inestabilidad en el desarrollo aumentó en la zona con mayor productividad (Essaouira). Así, la mayor complejidad en la estructura fractal de las ramas de argán en Essaouira da lugar a una mayor condición de estrés, que se manifiesta por medio de la inestabilidad en el desarrollo en los tallos anuales.

Bajo las condiciones naturales (silvestres, no manipuladas) las poblaciones situadas

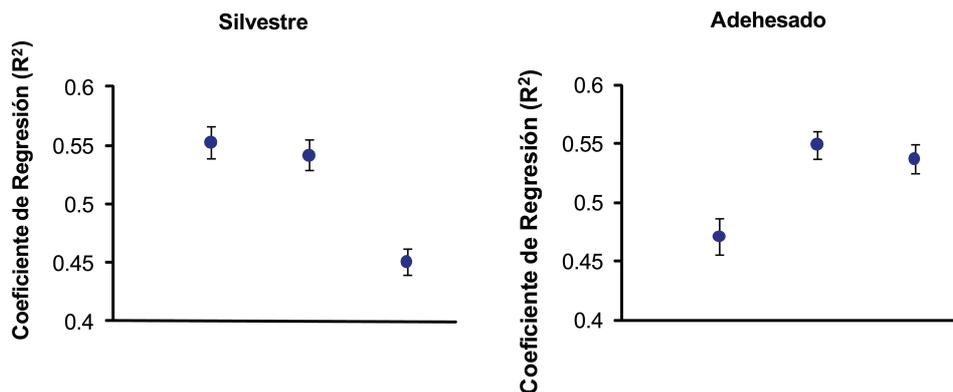


Figura 6.— Representación gráfica de la influencia del déficit de agua en la estabilidad en el desarrollo de *Argania spinosa* medido a través del coeficiente de determinación R^2 de la curva de ajuste de crecimiento internodal en: (a) una población silvestre y (b) una población bajo régimen de dehesa.

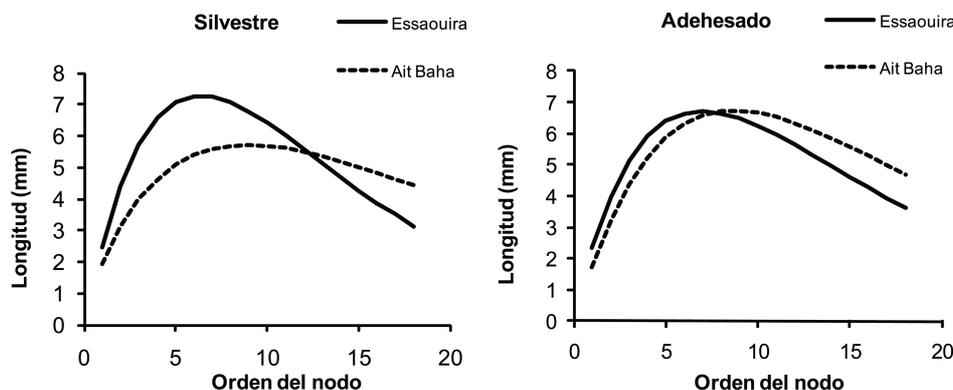


Figura 7.— Representación grafica del ajuste no lineal, $L(N) = kN^a e^{-bN}$, entre longitud de los entrenudos (L) y orden de posición en el tallo desde abajo hacia arriba (N) en las poblaciones de *Argania spinosa* que habitan Essaouira y Ait Baha bajo condiciones. (a) silvestres y (b) adehesada.

más al norte y con mayor humedad presentan una respuesta más amplia de cambio en el ritmo de crecimiento de los entrenudos que las poblaciones sometidas a gestión adehesada como se observa en la Figura 7.

La inestabilidad en el desarrollo procede de la alteración de procesos de retroalimentación que controlan el crecimiento compensatorio entre partes del cuerpo (Freeman et al., 2003; Kellner y Alford, 2003) y que dan lugar a oscilaciones en la asimetría de las partes derecha e izquierda de los organismos con simetría bilateral, cuya magnitud dependen de la tasa de crecimiento (Emlen et al., 1993). Esto nos hace pensar que las oscilaciones en el crecimiento de las partes de estructuras simétricas pueden ser difíciles de compensar en situaciones de crecimiento rápido. Durante el desarrollo los organismos

dedican energía a amortiguar estas oscilaciones (Palmer y Strobeck, 1986; Emlen et al., 1998), pero cuando hay poca energía disponible, bien porque el estrés la consume (Emlen et al., 1998) o debido a un aumento en la tasa de crecimiento (Freeman et al., 2005), el crecimiento compensatorio no tiene lugar y como consecuencia aumenta la inestabilidad en el desarrollo. Esto explica por qué el crecimiento mayor en la situación de adhesionado de *Essaouira* impone un costo en el desarrollo que se manifiesta en una mayor inestabilidad en el desarrollo. De forma similar Freeman et al. (2005) observó que inestabilidad en el desarrollo puede aparecer no sólo en respuesta a estrés sino también a crecimiento rápido.

El reparto de energía en crecimiento o producción vs. procesos de autorganización tales como estabilidad en el desarrollo pueden dar lugar a diferentes manifestaciones de inestabilidad en el desarrollo. Por ejemplo, aunque la asimetría fluctuante en las acículas de *Pinus sylvestris* incrementa en la proximidad a una fuente de polución, el incremento de nutrientes resultó en un incremento en la productividad pero no se redujo la asimetría fluctuante (Kozlov et al., 2002). Otros estudios han indicado también bajo condiciones de estrés una capacidad para preservar la arquitectura de la planta a expensas de productividad (crecimiento y reproducción), lo que le permite mayor tolerancia a las condiciones de estrés (Escós et al., 2000; Alados et al., 2001). Así, la respuesta fisiológica al estrés puede producir una respuesta compensatoria que compromete el control de la homeostasis por encima de la inversión en tasa de crecimiento. Esto puede explicar el por qué los indicadores morfológicos y fisiológicos no están siempre positivamente correlacionados (Duda et al., 2003). La inestabilidad en el desarrollo es, sin embargo, una herramienta que integra en una sola medida respuestas fisiológicas y morfológicas a situaciones de estrés, más integradas cuanto más compleja es la estructura que medimos.

Referencias

- [1] Alados, C.L. y El Aich, A., 2008. Stress assessment of argan (*Argania spinosa* (L.) Skeels) in response to land uses across an aridity gradient: Translational asymmetry and branch fractal dimension. *Journal of Arid Environment*, 72: 338-349
- [2] Alados, C.L., Escós, J. y Emlen, J.M., 1994. Scale asymmetry: a tool to detect developmental instability under the fractal geometry scope. In: M.M. Novak (Editor), *Fractals in the Natural and Applied Sciences*. Elsevier, North-Holland, pp. 25-36.
- [3] Alados, C.L., Navarro, T. y Cabezudo, B., 1999. Tolerance assessment of *Cistus ladanifer* to serpentine soils by developmental stability analysis. *Plant Ecology*, 143:51-66.
- [4] Alados, C.L., Navarro, T., Cabezudo, B., Emlen, J.M. y Freeman, D.C., 1998. Developmental instability in gynodioecious *Teucrium lusitanicum*. *Evolutionary Ecology*, 12:21-34.

- [5] Alados, C.L., Navarro, T., Escós, J., Cabezudo, B. y Emlen, J.M., 2001. Translational and fluctuating asymmetry as tools to detect stress in stress-adapted and nonadapted plants. *International Journal of Plant Sciences*, 162: 607-616.
- [6] Ayyad, M.A.G. y Dix, R.L., 1964 An analysis of a vegetation microenvironmental complex on prairie slopes in Saskatchewan. *Ecological Monographs*, 34
- [7] Bertness, M.D., y Callaway, R.M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9:191-193.
- [8] Bilger, W., Schreiber, U. y Lange, O.L., 1987. Chlorophyll fluorescence as an indicator of heat induced limitations of photosynthesis in *Arbutus unedo*. In: G.D. Tenhunen (Editor), *Plant response to stress*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 391-399.
- [9] Bradshaw, A.D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In: E.W. Caspari and J.M. Thoday (Editor), *Advances in genetics*. Academic Press New York, pp. 115-155.
- [10] Chapin, F.S., 1991. Integrated responses of plants to stress. *BioScience* 41 29-36.
- [11] Chapin, F.S., Autumn, K. y Pugnaire, F., 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress *American Naturalist* 142 S78-S92.
- [12] Chapin, F.S.I., 1988. Ecological aspects of plant mineral nutrition. *Advances in plant nutrition* 3:161-191.
- [13] Clarke, G.M. y McKenzie, J.A., 1987. Developmental stability of insecticide resistant phenotypes in blowfly; a result of canalizing natural selection. *Nature*, 325 345-346.
- [14] Comstock, J. y Ehleringer, J., 1984. Photosynthetic responses to slowly decreasing leaf water potentials in *Encelia frutescens*. *Oecologia*, 61:241-248.
- [15] Dale, V.H. y Beyeler, S.C., 2001. Challenges in development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators*, 1:3-10.
- [16] Deputit, E.J. y Caldwell, M.M., 1973. Seasonal patterns of net photosynthesis of *Artemisia tridentata*. *American Journal of Botany*, 60:426-435.
- [17] Duda, J.J., Freeman, D.C., Brown, M.L., Graham, J.H., Krzysik, A.J., Emlen, J.M., Zak, J.C. y Kovacic, D.A., 2003. Estimating disturbance effects from military training using developmental instability and physiological measures of plant stress. *Ecological Indicators*, 3:251-262.
- [18] El Aich, A., El Assouli, N., Fathi, A., Morand-Fehr, P. y Bourbouze, A., 2005. Ingestive behaviour of grazing goats in the southwestern argan forest of Morocco. Ref. RUMIN 1034.

- [19] El Yousfi, S.M. y Benchekroun, F., 1992. La dégradation forestière dans le sud marocain, exemple de l'arganeraie d'Admine (Souss) entre 1969 et 1986. *Annales de la Recherche Forestière (Maroc)*, 26:43-49. Emberger, L., 1925. Le domaine naturel de l'arganier. *Bulletin de la Société de Botanique de France*, 73 770-774.
- [20] Emlen, J.M., Emlen, J.M., Freeman, D.C. y Graham, J.H., 1993. Nonlinear growth dynamics and the origin of fluctuating asymmetry. *Genetica*, 89:77-96.
- [21] Emlen, J.M., Freeman, D.C., Mills, A. y Graham, J.H., 1998. How organisms do the right thing: the attractor hypothesis. *Chaos*, 8:717-726.
- [22] Escós, J.M., Alados, C.L. y Emlen, J.M., 1997. Grazing impact on plant fractal architecture and fitness of a Mediterranean shrub (*Anthyllis cytisoides*). *Functional Ecology*, 11:66-78.
- [23] Escós, J.M., Alados, C.L., Pugnaire, F.I., Puigdefabregas, J. y Emlen, J.M., 2000. Stress resistance strategy in arid land shrub: interaction between developmental instability and fractal dimension. *Journal of Arid Environments*, 45: 325-336.
- [24] Fisher, W.S., Jackson, L.E. y Kurtz, J.C., 2003. US EPA Office of Research and Development guidelines for technical evaluation of ecological indicators. In: D.J. Rappaport, W.L. Lasley, D.E. Rolston, N.O. Nielson, C.O. Qualset y A.B. Damania (Editor), *Managing for Health Ecosystems*. Lewis Publishers, New York, p. 1510.
- [25] Fowler, K. y Whitlock, M.C., 1994. Fluctuating asymmetry does not increase with moderate inbreeding in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 73:373-376.
- [26] Freeman, D.C., Brown, M.L., Dobson, M., Jordan, Y., Kizy, A., Micallef, C., Hancock, L.C., Graham, J.H. y Emlen, J.M., 2003. Developmental instability: measures of resistance and resilience using pumpkin (*Cucurbita pepo* L.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 787:27-41.
- [27] Freeman, D.C., Brown, M.L., Duda, J.J., Graham, J.H., Emlen, J.M., Krzysik, A.J., Balbach, H., Kovacic, D.A. y Zak, J.C., 2005. Leaf fluctuating asymmetry, soil disturbance and plant stress: a multiple year comparison using two herbs, *Ipomoea pandurata* and *Cnidoscolus stimulosus*. *Ecological Indicators*. 5: 85-95
- [28] Freeman, D.C., Graham, J.H. y Emlen, J.M., 1993. Developmental stability in plants: symmetries, stress and epigenesis. *Genetica*, 89:97-119.
- [29] Graham, J.H., Freeman, D.C. y Emlen, J.M., 1993. Developmental stability: a sensitive indicator of populations under stress. In: W.G. Ladis, J.S. Hughes y M.A. Lewis (Editor), *Environmental Toxicology and Risk Assessment*, ASTM STP 1170. American Society for Testing and Materials, Philadelphia, pp. 136-158.
- [30] Grime, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, Chichester, U.K.

- [31] IPCC, 2001. Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate Change 2001: The scientific basis. http://www.grida.no/climate/ipcc_tar/wg1/figts-22.htm.
- [32] Kellner, J.R. y Alford, R.A., 2003. The ontogeny of fluctuating asymmetry. *American Naturalist*, 161:931-947.
- [33] Kozlov, M.V. y Niemela, P., 1999. Difference in needle length - a new and objective indicator of pollution impact on scots pine (*Pinus sylvestris*). *Water, Air & Soil Pollution*, 116:365-370.
- [34] Kozlov, M.V., Niemela, P. y Malkonen, E., 2002. Effects of compensatory fertilization on pollution-induced stress in Scots pine. *Water, Air & Soil Pollution*, 134:307-318.
- [35] Kozlowski, J. y Wiegert, R.G., 1987. Optimal age and size at maturity in annuals and perennials with determinate growth. *Evolutionary Ecology*, 1:231-244.
- [36] Kramer, P.J. y Boyer, J.S., 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, San Diego, USA.
- [37] Le Houérou, H.N., 1989. Classification écoclimatique des zones arides (s.l.) de l'Áfrique du Nord. *Ecologia Mediterranea* 15: 95-144.
- [38] M'Hirit, O., Benzyane, M., Benchekroun, F., El Yousfi, S.M. y Bendaanoun, M., 1998. L'Arganier. Une espèce fruitière à usages multiples. Pierre Mardaga, Sprimont, Belgique.
- [39] Markov, T.A., 1994. Contemporary issues in genetics and evolution. *Developmental instability: its origins and evolutionary implications.*, Dordrecht.
- [40] Mckenzie, J.A. y Clarke, G.M., 1988. Diazinon resistance, fluctuating asymmetry and fitness in the Australian sheep blowfly *Lucilia cuprina*. *Genetics* 120 213-220.
- [41] Mellado, J., 1989. S.O.S. Souss: Argan forest destruction in Morocco. *Oryx*, 23:87-93.
- [42] Møller, A.P. y Swaddle, J.P., 1997. *Asymmetry, developmental stability, and evolution*. Oxford University Press., Oxford.
- [43] Nevo, E., 1998 Molecular evolution and ecological stress at global, regional and local scales: the Israeli perspective. *Journal of Experimental Zoology*, 282:95-119.
- [44] Niklas, K.J., 1992. *Plant biomechanics. An engineering approach to plant form and function*. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- [45] Niklas, K.J. y Buchman, S.L., 1994. The allometry of Saguaro height. *American Journal of Botany* 8:1161-1168.
- [46] Palmer, A.R., 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: T.A. Markow (Editor), *Developmental Instability: its origins and evolutionary implications*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 335-364.

- [47] Palmer, A.R. y Strobeck, C., Guerrero J., 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:391-421.
- [48] Peñuelas, J., Gordon, C., Llorens, L., Nielsen, T., Tietema, A., Beier, C., Bruna, P., Emmett, B., Estiarte, M. y Gorissen, A., 2004. Nonintrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons, and species in a north-south European gradient. *Ecosystems*, 7:598-612.
- [49] Polak, M., 2003. *Developmental instability. Causes and consequences*. Oxford University Press Inc, New York, USA, 459 p.
- [50] Prigogine, I., 1997. *The end of certainty: time, chaos and the new law of nature*. The Free Press, New York, 228 p.
- [51] Roff, D.A., 1986. Predicting body size with life history models. *Bioscience*, 36:316-323.
- [52] Soulé, M.E. y Cuzin-Roudy, J., 1982. Allometric variation. 2. Developmental instability of extreme phenotypes. *American Naturalist* 120: 765- 786.
- [53] Sultan, S.E. y Bazzaz, F.A., 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria* II. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolutionary Ecology*, 47:1032-1049.
- [54] Waddington, C.H., 1942. Canalization and development and the inheritance of acquired characteristics. *Nature*, 150:563-555.
- [55] Younis, M.E., El Shahaby, O.A., Hasaneen, M.N.A. y Gaber, A.M., 1993. Plant growth, metabolism and adaptation in relation to stress conditions: XVII. Influence of different water treatments on stomatal apparatus, pigments and photosynthetic capacity in *Vicia faba*. *Journal of Arid Environments*, 25:221-232.