



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO**



FACULTAD DE CIENCIAS
División de Estudios de Posgrado

**MECANISMOS DE CAPTURA DE RECURSOS
DE PLANTULAS DE LA SELVA BAJA
CADUCIFOLIA DE CHAMELA, JALISCO.**

T E S I S

Que para obtener el grado académico de
**MAESTRO EN CIENCIAS: ECOLOGIA Y CIENCIAS
AMBIENTALES**

p r e s e n t a

MARIA DEL PILAR HUANTE PEREZ

Director de Tesis:

Dr. JUAN EMMANUEL RINCON SAUCEDO

México, D. F.

1992

M. 186471



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS
PREFACIO

CONTENIDO GENERAL
 1.1. OBJETIVO GENERAL
 1.2. OBJETIVOS DE RECURSOS.
 1.3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS
 1.4. OBJETIVOS DEL ESTUDIO
 1.5. OBJETIVOS

1.2. METODOLOGIA

2.1. Método de estudio
 2.2. Muestreo estadístico
 2.3. Metodología de campo

Capítulo 1. RESULTADOS
 1.1. RESULTADOS

1.1. Introducción	30
1.2. Metodología	32
1.3. Resultados	41
1.4. Discusión	50

Capítulo 2. RESPUESTA DE LAS PLANTAS A VARIACIONES
 2.1. VARIACIONES DE LUZ

2.1. Introducción	55
2.2. Metodología	57
2.3. Resultados	59
2.4. Discusión	64

Capítulo 3. RESPUESTA DE LAS PLANTAS
 3.1. RESPUESTA DE LAS PLANTAS

3.1. Introducción	68
3.2. Metodología	71
3.3. Resultados	73
3.4. Discusión	83

EFFECT OF VENTILATED AIR ON THE GROWTH OF FOUR TREE SPECIES FROM THE
 A MIS PADRES Y HERMANOS
 RESPUESTA DE CUATRO ESPECIES DE ARBÓLES DEL BOSQUE DE
 CON GRAN CARIÑO

85
87
91

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento a todas aquellas personas que de alguna manera contribuyeron en la realización de este trabajo.

Al Dr. Emmanuel Rincón por su invaluable guía y apoyo constante, y por compartir conmigo sus reflexiones a lo largo de todo mi trabajo.

Al Dr. Carlos Vázquez Yanes y el Profesor F. Stuart Chapin III por su apoyo y sus valiosos comentarios al manuscrito.

A los Dra. Alma Orozco Segovia, el Dr. Javier Alvarez, el Dr. Jorge Meave y la M. en C. Irene Pisanty por su interés en la revisión de este trabajo.

Agradezco a mis compañeros de laboratorio: Lea, Mariana, David y Araceli por su ayuda.

A mis padres y hermanos gracias por su continua comprensión y apoyo desinteresados.

Este trabajo fue realizado en las instalaciones del Centro de Ecología y la Estación de Biología, Chamela, de la UNAM, gracias por el apoyo brindado.

Esta tesis fue financiada por CoNaCyT (D112-903572, 0165-N9107), NSF (INT9102120) e IFS-D/1876-1.

RESUMEN

En la presente tesis se estudiaron algunos de los mecanismos de captura de fósforo y luz y el papel de las asociaciones micorrízicas en plantas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco, la cual se caracteriza por una alta diversidad de especies vegetales y una marcada estacionalidad. Se analizaron las primeras etapas del crecimiento de las plantas, considerando que éstas son relevantes para el establecimiento, sobrevivencia y posible permanencia de las especies en su hábitat.

Los experimentos fueron realizados tanto en cámaras de ambiente controlado como en un invernadero de campo. Los resultados se sometieron a un análisis clásico de crecimiento.

Se realizaron 4 estudios: 1) Patrones de ramificación de las raíces de 7 especies, 2) Respuesta a intensidades de luz contrastantes, 3) Respuesta a diferentes suministros de fósforo y 4) Efecto de las micorrizas vesículo-arbusculares en el crecimiento.

Con base en un análisis morfométrico del sistema de raíces se describieron los patrones de ramificación de la raíces de diferentes especies y se discuten sus posibles implicaciones para la captura de recursos, así como su probable asociación con el sitio en que habitan. Se caracterizaron las respuestas de diferentes especies a condiciones contrastantes de luz y 4 disponibilidades de

fósforo. Los resultados se discuten con base en la teoría ecológica desarrollada con plantas de zonas templadas, la cual predice diferentes adaptaciones de las plantas de acuerdo a las condiciones del sitio en que han evolucionado. También se discuten las diferentes respuesta plásticas de las especies. Se incluye un análisis de la respuesta en el crecimiento y asignación de biomasa dado por la presencia de asociaciones micorrízicas, con la finalidad de resaltar su importancia como posibles modificadoras de las respuestas de las plantas a variaciones en los recursos.

Se detectaron los siguientes patrones generales: 1) existe una relación inversa entre la máxima tasa de crecimiento mostrada y el peso seco de las semillas; 2) las especies asociadas a sitios abiertos presentan semillas pequeñas, ramificación dicotómica en su sistema de raíces, clara respuesta (en RGR, E y R/S) a diferentes disponibilidades de fósforo y luz, gran plasticidad morfológica y poca o nula dependencia micorrízica; 3) en contraste, las especies que tienden a ocupar las partes maduras de la selva presentaron semillas grandes, raíces gruesas y profundas, tasas de crecimiento lentas, poca o nula respuesta a variaciones en los recursos evaluados, poca o nula plasticidad morfológica y gran dependencia micorrízica.

Dada la acelerada destrucción de las comunidades tropicales y la importancia que tiene la constante variación de los recursos en comunidades naturales, se plantea la necesidad de contar con estudios que permitan contar con

herramientas predictivas, acerca de las respuestas de las especies a cambios en la disponibilidad de sus recursos, ya que de la habilidad para responder a dichos cambios, dependerá, en gran medida, su establecimiento, crecimiento y posible permanencia en un hábitat particular.

ABSTRACT

In this thesis some mechanisms of phosphorus and light capture and the role of mycorrhizal associations in plants from the Tropical Dry Forest of Chamela, Jalisco were studied. This forest has a characteristic high plant diversity and a highly seasonal climate.

The first stages in plant growth time were analysed, because these are most relevant in plant establishment, survival and permanency.

The experiments reported were conducted in controlled-environment chambers and inside a field greenhouse. The results were analyzed according to the classical growth analysis.

Four experiments were described: 1) Branching patterns of the root systems of different species, 2) Plant response to contrasting light intensities, 3) Plant responses to different phosphorus supply, and 4) Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on plant growth.

In accordance to the morphometric root system analysis, the branching patterns of different species are described and

their likely implications in resource capture are discussed, as well as the association with the characteristics of the site where they live. The plant responses of different species to contrasting light and four phosphorus availabilities are characterized, and the results are discussed in accordance with the ecological theory developed from temperate plants, which predicts different plant adaptations in relation to the habitat conditions where the plants evolved. Different plastic responses are also discussed. The modification of growth and biomass allocation due to mycorrhizal associations is included, with the aim of evaluating their importance of the plant responses to resources variations.

The following general patterns were detected: 1) an inverse relationship exist between the growth rate exhibited by the species and the seed dry weight. 2) species associated with open sites showed small seeds, dichotomous root branching, high response (in RGR, E and R/S) to different phosphorus and light availabilities, large morphological plasticity and little or no mycorrhizal dependency; 3) in contrast, species from mature forest showed big seeds, deep and thicker roots, slow relative growth rates, small or no response to resource variations, low or no morphological plasticity and a largemycorrhizal dependency.

Owing the accelerated destruction of tropical communities and the importance of the constant variation in resouces levels in natural communities, it is critical to.

have studies which provide predictions about plant responses to changes in resource availability. The species ability to respond to these changes will depend, to some extent, on the plant establishment, survival, growth and the likely permanency in a particular habitat.

CAPITULO 1

INTRODUCCION GENERAL

CAPITULO I

INTRODUCCION GENERAL

1.1 Plasticidad y captura de recursos.

El crecimiento de una planta es, entre otras cosas, el resultado del balance entre el suministro y la demanda de carbono y nutrientes (Marshall y Porter 1991). El potencial de crecimiento de un individuo está determinado genéticamente, pero el grado en que se alcanzan las potencialidades hereditarias de las plantas está regulado por la influencia del ambiente (Kozlowski et al. 1991).

Los requerimientos de las plantas para su crecimiento son relativamente pocos y simples: bióxido de carbono, agua y minerales, luz como fuente de energía y para ciertos procesos morfogénéticos, oxígeno y temperaturas favorables.

Los cambios ambientales pueden alterar el crecimiento a través de su influencia en las tasas y balances en procesos fisiológicos tales como fotosíntesis, respiración, síntesis hormonal, absorción de agua y minerales y translocación de sustancias necesarias para el crecimiento. Todo esto se traduce morfológicamente en una determinada arquitectura, crecimiento y distribución de biomasa. De acuerdo con Kozlowski et al. (1991), el crecimiento de plantas arbóreas se encuentra más frecuentemente limitado por condiciones ambientales desfavorables que por limitaciones en la capacidad de los procesos fisiológicos.

Las plantas en su hábitat natural experimentan cambios en su ambiente. La sobrevivencia y establecimiento de una

especie esta determinada, en gran medida, por el rango de características morfológicas y fisiológicas que un genotipo pueda expresar como respuesta a variaciones ambientales; a dicha respuesta se le denomina plasticidad (Bradshaw 1965, 1973; McNaughton et al. 1974). La plasticidad es de interés evolutivo porque representa la producción, a partir de un genoma, de una diversidad de respuestas potencialmente adaptativas. Así, aunque la plasticidad se refiere a variabilidad influenciada por el ambiente, la dirección y grado de respuesta es genéticamente variable y responde al efecto de la selección natural. El ambiente, por su parte, es el agente de selección donde diferentes fenotipos muestran diferente grado de sobrevivencia y reproducción, y es además el agente de desarrollo que influye de manera importante sobre el rango de fenotipos que se producirán por un genotipo dado (West-Eberhard 1989).

De acuerdo a lo expuesto anteriormente hay tres características básicas de la plasticidad (Smith 1990): 1) Se manifiesta como una expresión flexible de un genotipo constante, 2) está íntimamente conectada con variaciones ambientales, y 3) confiere un valor adaptativo en relación a la capacidad de un individuo para aclimatarse a un ambiente.

Existen dos formas diferentes en las que la plasticidad puede expresarse: 1) fisiológica, la cual se da a través de cambios que pueden ser reversibles y no permanentes, y 2) morfológica, expresada en un cambio irreversible en el órgano en que ocurre (Bradshaw 1965).

Se han estudiado diferentes formas de expresión de la plasticidad morfológica. Entre éstas se cuentan aquellas que modifican los patrones de asignación de recursos a la parte subterránea respecto a la aérea de la planta (relación raíz/vástago, R/S); las que provocan cambios en sólo una parte, como en la raíz o en la copa como un todo; o aquellas en que las modificaciones se dan únicamente en un órgano o una estructura (Grime et al. 1986, Bloom et al. 1985, Crick y Grime 1987, Rincón y Grime 1989, Campbell y Grime 1989). Cualquiera que sea la expresión de la plasticidad, ésta no será en contra del patrón de desarrollo propio del individuo. Por otro lado, Las modificaciones como respuesta a cambios en el ambiente representan un costo para la planta; así cuando una planta se encuentra ante la deficiencia en algún recurso, su respuesta plástica dependerá del compromiso entre el beneficio de la captura del recurso limitante y el costo de presentar modificaciones.

Grime, Crick y Rincón (1986) y Crick y Grime (1987) propusieron que las respuestas plásticas en las plantas pueden considerarse como una parte integral de los mecanismos por medio de los cuales las plantas adquieren recursos. Es justo esta idea la que se adoptará en la presente tesis para interpretar las respuestas plásticas de las plantas como mecanismos que favorecen la captura de recursos.

En la teoría ecológica se han propuesto diferentes teorías en relación a las características que presentan las especies en función del hábitat que ocupan. MacArthur y

Wilson (1967) propusieron la existencia de 2 estrategias en la historia de vida, r y K. Grime (1974, 1979) en su modelo triangular propuso tres diferentes estrategias basadas en el grado de perturbación y estrés del sitio en que han evolucionado:

1) Especies competidoras, las cuales son características de hábitats estables y productivos (poco estrés, poca perturbación), donde altas tasas de captura de recursos mantienen tasas de crecimiento rápidas. La competencia en esta estrategia es creada por el alto consumo de recursos de la planta misma y sus vecinos. Así se espera que las plantas competidoras presenten un "forrajeo activo" como un mecanismo para adquirir recursos.

2) Especies tolerantes de estrés, características de sitios poco productivos pero estables (mucho estrés, poca perturbación), donde la sobrevivencia no depende de un forrajeo activo, sino de mantener constante un patrón de asignación de recursos a aquellas estructuras que exploten los característicos pulsos de recursos.

3) Especies ruderales, características de sitios productivos pero perturbados (poco estrés, mucha perturbación), donde las especies mantienen tasas de crecimiento rápidas y la plasticidad se manifiesta mediante el mantenimiento de una mayor asignación de recursos a la reproducción.

Se ha predicho la forma en que se expresa la plasticidad morfológica en especies características de diferentes

ambientes. Las especies de hábitats productivos mantienen tasas altas de adquisición de recursos debido, en parte, a su gran plasticidad morfológica. Dichas especies están expuestas a un ambiente que constantemente cambia tanto por la actividad propia de la planta como por la de sus vecinos. Bajo esas circunstancias, cambios morfológicos rápidos permiten que las especies mantengan una redistribución continua de sus superficies de captura, de tal forma que la probabilidad de encontrarse en zonas con abundancia de recursos sea alta. Por otro lado, se ha predicho que las especies provenientes de sitios poco productivos muestran una menor plasticidad morfológica, debido a que el costo de presentar cambios morfológicos podría resultar en una pérdida para la planta; sin embargo, estas especies muestran un alto grado de plasticidad fisiológica, donde la explotación de recursos, se logra a través del mantenimiento activo de las estructuras de captura (Grime 1974, 1977, 1979; Grime et al. 1986, Chapin 1980, 1988; Bloom et al. 1985; Crick y Grime 1987; Rincón y Grime 1989; Campbell y Grime 1989; Grime 1991).

En su modelo Tilman (1981, 1988) considera como importantes a la competencia y la plasticidad sin diferenciar entre ambientes.

Un modelo similar al sugerido por Grime (1979) fue expuesto por Chapin (1980), quien considera particularmente el caso de los nutrimentos. El divide la respuesta de las

plantas de acuerdo al grado de fertilidad del lugar en que han evolucionado (Figura 1).

Las plantas que habitan en lugares fértiles presentan tasas de crecimiento altas en respuesta a un alto suministro y captura de nutrimentos. Ante estrés nutricional responden incrementando la velocidad de captura y la relación raíz/vástago, disminuyendo sus tasas fotosintética y de reproductiva.

Las respuestas a diferentes condiciones nutricionales mencionadas arriba difieren considerablemente de aquellas que presentan las plantas adaptadas a suelos infértiles, las cuales: 1) tasas de crecimiento bajas, sostenidas por bajas tasas de absorción de nutrimentos (incluso ante incremento repentino de nutrimentos) y 2) maximizan la captura de nutrimentos más a través de un alto valor de R/S y asociaciones micorrízicas que por medio de una gran capacidad de absorción de sus raíces, las cuales son más longevas. Las asociaciones micorrízicas son críticas para la nutrición de plantas de sitios infértiles y prolongan la vida de las raíces (Mosse, 1973), y se revisan brevemente en la siguiente sección.

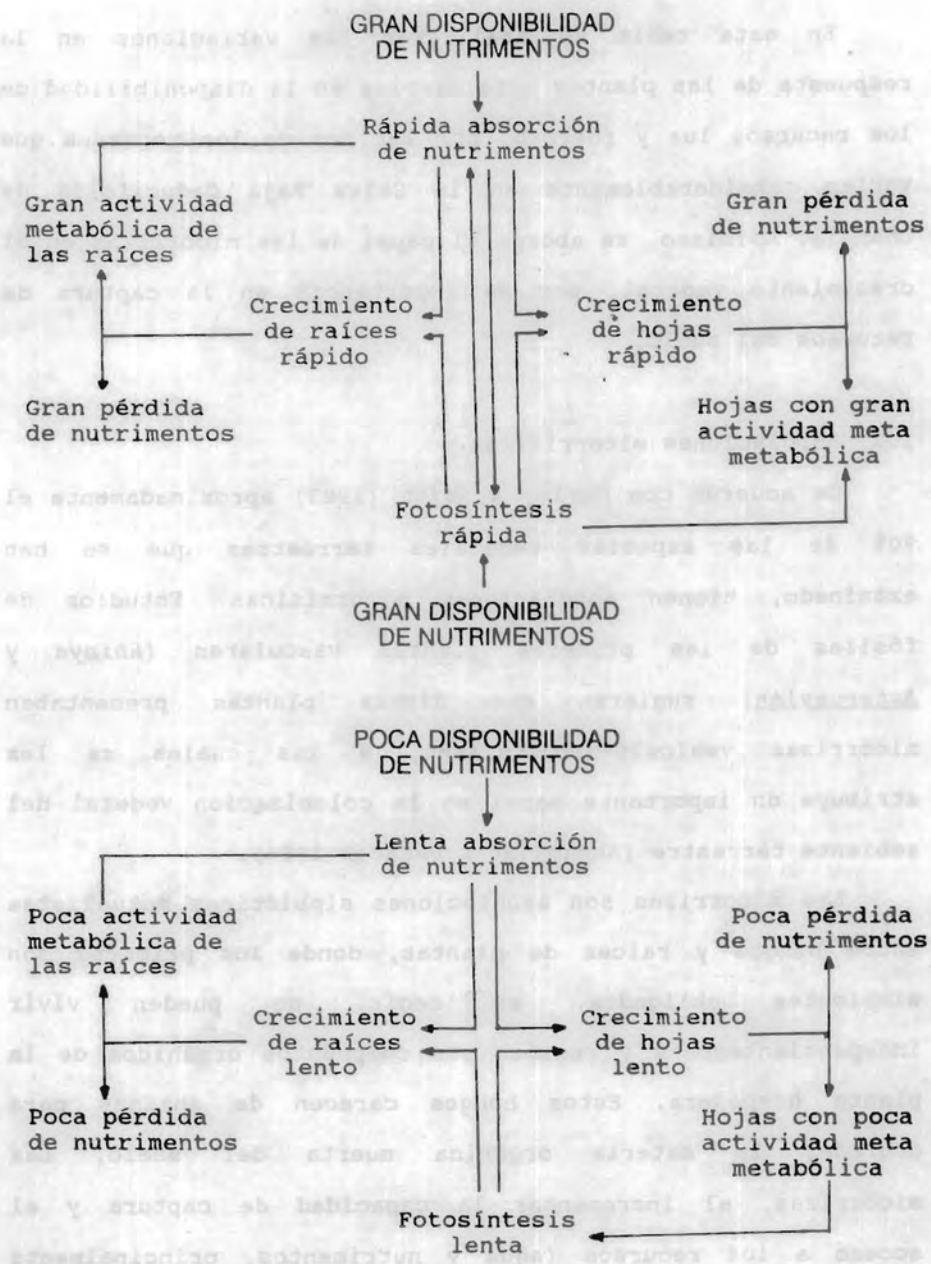


Figura 1. Predicciones de las características fisiológicas de las plantas que habitan en ambientes contrastantes de disponibilidad de nutrimentos, tomado de Chapin (1980).

En esta tesis se analizarán las variaciones en la respuesta de las plantas ante cambios en la disponibilidad de los recursos luz y fósforo, por ser dos de los recursos que varían considerablemente en la Selva Baja Caducifolia de Chamela. Asimismo, se aborda el papel de las micorrizas en el crecimiento vegetal, por su importancia en la captura de recursos del suelo.

1.2 Asociaciones micorrízicas.

De acuerdo con Harley & Smith (1983) aproximadamente el 90% de las especies vegetales terrestres que se han examinado, tienen asociaciones micorrízicas. Estudios de fósiles de las primeras plantas vasculares (*Rhynia* y *Asteroxylon*) sugieren que dichas plantas presentaban micorrizas vesículo-arbusculares, a las cuales se les atribuye un importante papel en la colonización vegetal del ambiente terrestre (Ahmadjian & Paracer 1986).

Las micorrizas son asociaciones simbióticas mutualistas entre hongos y raíces de plantas, donde los primeros son simbiosomas obligados, es decir, no pueden vivir independientemente y reciben sus compuestos orgánicos de la planta hospedera. Estos hongos carecen de enzimas para degradar la materia orgánica muerta del suelo. Las micorrizas, al incrementar la capacidad de captura y el acceso a los recursos (agua y nutrimentos, principalmente fósforo), influyen en la sobrevivencia (Kamiensk 1882, Frank 1885) el crecimiento y la adecuación de las plantas.

Desde inicios de siglo (Stahl 1900) se han estudiado las micorrizas en función de la planta individual, y se observó que las relaciones de diferentes especies de plantas con los hongos varían. Así, basados en la dependencia de las plantas por los hongos, clasificaron las asociaciones en no micotróficas, micotróficas facultativas y micotróficas obligadas. Baylis (1975) hipotetizó que la dependencia de una planta por la asociación micorrízica está en función de la producción de pelos radiculares. A pesar de que los hongos micorrízicos presentan poca especificidad por su hospedero (Gerdermann 1974), las variaciones del medio (disponibilidad de nutrimentos minerales), del contenido de inóculo en el suelo, de la efectividad de cada especie de hongo y de la capacidad vegetal para ser infectada de las diferentes especies pueden influenciar diferencialmente la habilidad competitiva de las plantas (Fitter 1978) e influir en la estructura y composición de la comunidad (Janos 1980). Janos (1980) agrupó a las especies de plantas relacionando el grado de dependencia micorrízica con su capacidad para ser infectadas y la disponibilidad de nutrimentos minerales, de la forma siguiente:

	Disponibilidad de nutrimentos		
	Baja	Alta	
Infectividad	Baja	Especies No Micotróficas	Especies Micotróficas
	Alta	Especies Micotróficas Obligadas	Facultativas

Posteriormente, Allen y Allen (1990) caracterizaron a las plantas sin asignar un grado de dependencia hacia la asociación, sino en un gradiente de respuesta (desde negativa hasta altamente positiva) con base en el crecimiento y la sobrevivencia de las plantas.

1.3 Organización y objetivos de este estudio.

En la presente tesis se abordan cuatro temas relacionados con la captura de recursos. En primer lugar, los patrones de ramificación de la raíces (Capítulo 3) que nos dan una idea espacial de la forma de los órganos de captura más no de la dinámica de la captura de los recursos del suelo, básicamente nutrimentos y agua. Segundo, un análisis del efecto de condiciones contrastantes de luz (Capítulo 4) que proporciona información relativa a las formas de explotación en la parte aérea de la plantas. En tercer lugar, las respuestas ante diferentes niveles en fósforo (Capítulo 5), los cuales informan sobre los mecanismos adoptados por las diferentes especies para enfrentarse a una alta variación de un elemento que es indispensable para toda planta y que se requiere en abundantes cantidades. Por último, en el Capítulo 6 se describen algunas modificaciones que las asociaciones micorrízicas pueden provocar sobre el crecimiento de las plantas.

El objetivo general de esta tesis fue investigar algunos de los mecanismos de captura de recurso en plántulas provenientes de diferentes ambientes de la Selva Baja

El objetivo general de esta tesis fue investigar algunos de los mecanismos de captura de recurso en plántulas provenientes de diferentes ambientes de la Selva Baja Caducifolia, evaluados principalmente en términos de biomasa, crecimiento y plasticidad.

Los objetivos específicos fueron: 1) describir los patrones de ramificación de las raíces de diferentes plántulas y su posible implicación en la captura de recursos, 2) evaluar la respuesta de diferentes especies de plántulas a intensidades de luz contrastantes, 3) evaluar la respuesta de diferentes especies de plántulas a diferentes niveles de fósforo, y 4) determinar el papel de las micorrizas vesículo-arbusculares en el crecimiento y asignación de biomasa de diferentes especies de plántulas.

1.4 Hipótesis.

Especies asociadas a sitios fértiles presentan mayor eficiencia en la exploración del suelo, con patrones de ramificación dicotómicos.

Ante diferentes disponibilidades de recursos, las especies muestran diferentes respuestas plásticas.

Especies asociadas a sitios con mayor disponibilidad de recursos, presentan mayores tasas de crecimiento y modificaciones en su patrón de asignación de recursos.

Especies asociadas a sitios con mayor disponibilidad de recursos muestran plasticidad morfológica más que fisiológica.

Especies asociadas a sitios con menor disponibilidad de recursos muestran plasticidad fisiológica más que morfológica, o no presentan plasticidad de ningún tipo.

Especies no plásticas presentan características de gran tolerancia a escasez en la disponibilidad de recursos.

JUSTIFICACION

Hasta la fecha, los estudios que han llevado a la construcción de la teoría ecológica correspondiente a captura de recursos, están basados en experimentos realizados con especies templadas, las cuales enfrentan una problemática muy diferente, que no necesariamente es aplicable a especies de ambientes tropicales. Más aún, la mayoría de los estudios realizados en los trópicos han sido con especies de selvas lluviosas, poca atención han recibido las especies de selvas tropicales con una restricción estacional en la cantidad de agua disponible. Adicional y particular atención cobra en sitios tropicales, la existencia de una diversidad de especies muy por arriba de aquella de lugares templados. Aunado a esto, la forma en que los recursos que pueden considerarse limitantes también varía.

Por otro lado, dada la alta destrucción de los trópicos y las expectativas de cambio global, surge la necesidad de información que nos ayude a contar con elementos predictivos que nos permitan conocer la forma en que diferentes especies pueden responder ante variaciones en los recursos, ya sean directas o provocadas indirectamente por variaciones climáticas.

Los resultados obtenidos en esta tesis representan un primer acercamiento a la problemática planteada, lo que

permitirá contar con más elementos para el diseño de estudios de carácter más funcional.

Hasta la fecha, los estudios que han llevado a la construcción de la teoría ergológica correspondiente a capturas de recursos, están basados en experimentos realizados con especies templadas las cuales enfrentan una problemática muy diferente, que no necesariamente es aplicable a especies de ambientes tropicales. Más aún, la mayoría de los estudios realizados en los trópicos han sido con especies de aguas frías, por lo que para atención han recibido las especies de aguas templadas con una restricción estacional en la cantidad de agua disponible. Adicional y particular atención a esta especie tropical, la existencia de una diversidad de especies muy por arriba de aquellas de lugares templados. En esta forma en que los recursos que pueden considerarse limitados también varía.

Por otro lado, dada la alta destrucción de los trópicos y las expectativas de cambio global, surge la necesidad de información que nos ayude a contar con elementos predictivos que nos permitan conocer la forma en que diferentes especies pueden responder ante variaciones en los recursos, ya sea directa o provechosa indirectamente por variaciones climáticas.

Los resultados obtenidos en esta tesis representan un primer acercamiento a la problemática planteada y que

CAPITULO 2

METODOS

2.1 Sitio de estudio.

El estudio fue realizado con diferentes especies de árboles de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco ($19^{\circ}30'N$, $105^{\circ}03'W$) (Fig. 2).

Dicha selva se encuentra bajo un clima clasificado como AWO (x'), el más seco de los subhúmedos. La temperatura promedio anual es de $24.9^{\circ}C$. Su régimen de lluvias es claramente estacional, el cual inicia muy predeciblemente en la segunda quincena de junio y finaliza a principios de noviembre (precipitación promedio = 748 mm), para continuar con una prolongada sequía de aproximadamente 7 meses. Se ha detectado una gran variación anual de la precipitación, existiendo un rango de 453.6 a 937.1 mm (Fig 3). Aunque la temporalidad del periodo de lluvias es altamente predecible, la cantidad y frecuencia de días con lluvia es impredecible, por ejemplo, pueden llover 180 mm en un periodo de 10 horas y los siguientes 5 días (rango 3-7) pueden ser sin lluvia. Durante el invierno la precipitación es ocasionada por tormentas también impredecibles, siendo poco común la ocurrencia de más de una, no obstante esta lluvia es generalmente suficiente para provocar foliación y una ligera floración (Bullock, 1986).

La vegetación consiste básicamente de dos tipos: selva caducifolia con árboles de 4 a 15 m de altura y selva subcaducifolia localizada en las zonas más húmedas que albergan árboles de mayor altura.

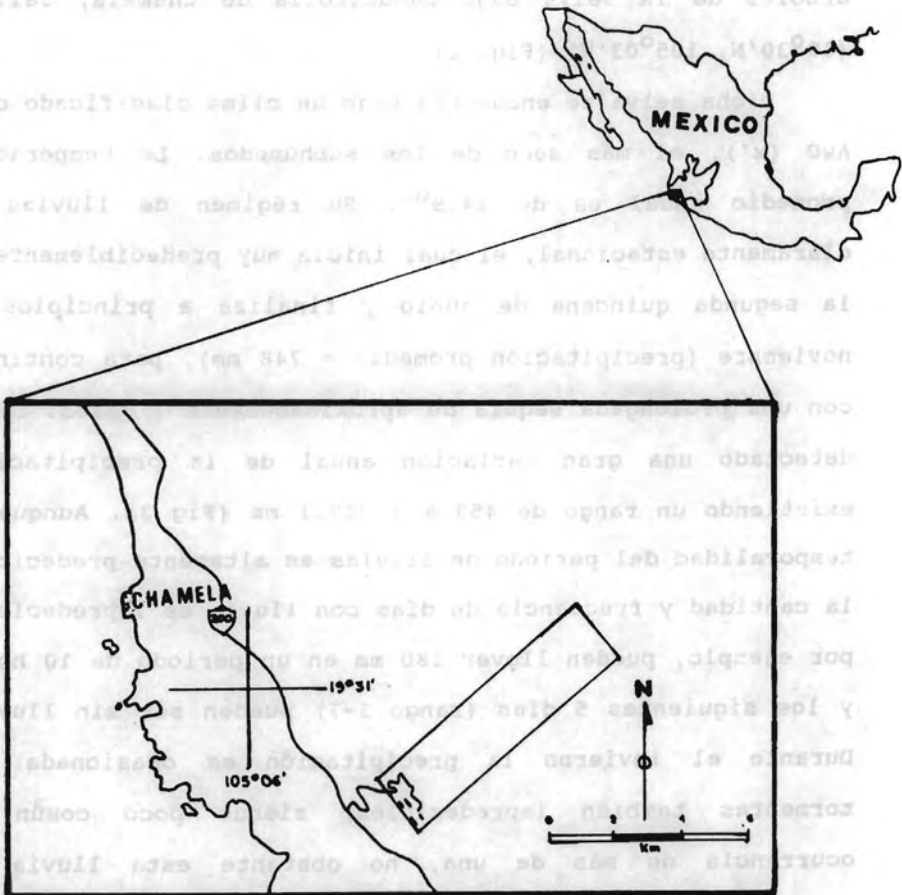


Figura 2. Localización de la Estación de Biología en Chamela, Jalisco.

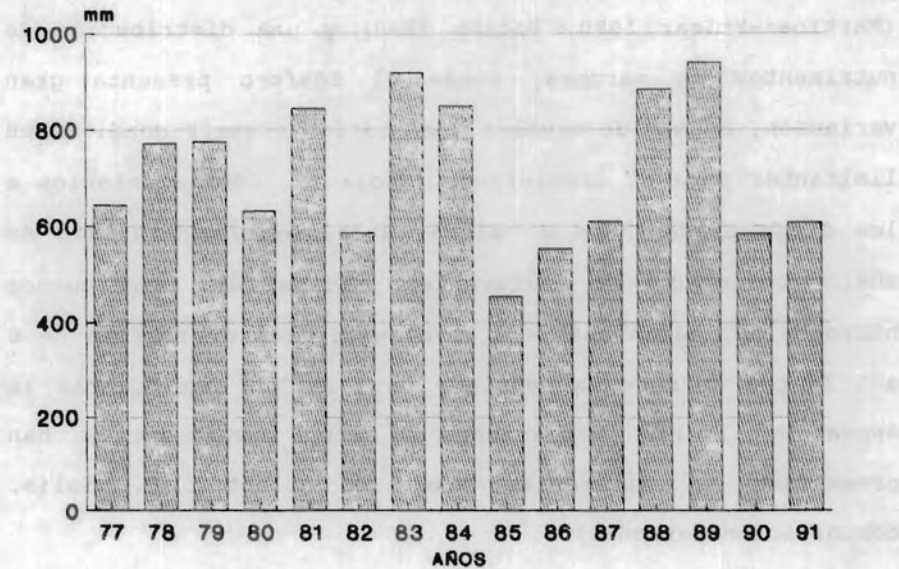


Figura 3. Precipitación total anual de los últimos 15 años. Datos provenientes de la estación climatológica de la Estación de Biología Chamela.

De acuerdo a estudios sobre la fenología de algunas especies (Bullock y Solís-Magallanes 1990), al inicio de la época de lluvias el crecimiento de hojas es muy rápido, sin embargo, se ha detectado la carencia de uniformidad en reproducción y crecimiento al nivel de comunidad.

La descomposición del material vegetal y el contenido de nutrimentos del suelo son fuertemente afectados por la estacionalidad, teniendo un pico en la época de lluvias (Martínez-Yrizar 1980, Patiño 1990) y una distribución de nutrimentos en parches, donde el fósforo presenta gran variación, además de niveles que podrían sugerir condiciones limitantes para el crecimiento (Tabla 1). Complementarios a los datos presentados en dicha tabla, existen análisis de suelo colectado en diferentes sitios de una cuenca hidrológica, estos análisis revelan niveles de fósforo de 0 a 1.26 ppm durante la sequía y de 7 a 22.5 ppm durante la época de lluvias. Variaciones a estos resultados se han presentado en diferentes años de colecta (E. Solís, comunicación personal).

Una característica de la selva caducifolia de Chamela que resalta por su importancia es su riqueza de especies vegetales, estimada en 758 (92 especies por 1000 m²), cifra que supera los valores estimados para otras Selvas Caducifolias con mayor precipitación (Lott 1985, Lott et al. 1987).

Tabla 1. Análisis químico de suelo (10 cm de profundidad) de diferentes muestras tomadas en las zonas que Lott et al. (1987) denominan "upland forest".

Factor	Media	Error Estándard	Rango
pH	6.92	0.034	6.5-7.3
% M.O.	3.79	0.023	1.03-5.99
Na+	15.16	0.560	10-24
K+	76.63	3.770	42-117
Ca+ (ppm)	1886.66	123.880	560-3520
Mg++	150.80	7.180	78-234
PO ₄ (ppm)	37.26	2.100	16-52
N.T (ppm)	3241.96	123.370	1701-4802
P.T.	524.06	27.050	279-953

2.2 Especies estudiadas.

Se seleccionaron especies provenientes de diferentes sitios en la selva, como se listan a continuación indicando la familia a que pertenecen y el peso seco promedio (n=30) de sus semillas:

	Peso seco de semillas (mg)
Especies de selva madura	
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth. Leguminosae	219.4
<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Wats. Leguminosae	283.3
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i> Standl Leguminosae	66.6
<i>Celaenodendron mexicanum</i> Standl. Euphorbiaceae	93.7
<i>Jacquinia pungens</i> A. Gray. Theophrastaceae	74.8
<i>Pithecellobium mangense</i> (Jacq.) MacBride. Leguminosae	39.0
<i>Recchia mexicana</i> Moc. & Sesse. Simaroubaceae	573.7

Especies de área perturbadas:

<i>Apoplanesia paniculata</i> Presl. Leguminosae	3.2
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd) Spreng Cochlospermaceae	28.7
<i>Cordi alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken. Borraginaceae	14.7
<i>Cordia elaeagnoides</i> (Ruiz & Pav.) Oken. Borraginaceae	20.8
<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose. Tiliaceae	0.7
<i>Ipomoea wolcottiana</i> Rose. Convolvulaceae	62.0

Estas especies tienen semillas de muy diferentes tamaños y características, a pesar de que algunas pertenecer a la misma familia.

2.3 Metodología general.

A continuación se describe la metodología general a los cuatro experimentos que forman esta tesis, los detalles de cada uno serán descritos en el capítulo correspondiente.

Las semillas utilizadas en los experimentos fueron colectadas de al menos 10 árboles y germinadas en arena de sílice pura, hidratada con agua destilada. Se eligieron plántulas sanas de la misma edad (con base en el día de germinación) para ser transplantadas a sus recipientes de crecimiento.

Los experimentos fueron arreglados en un diseño completamente al azar en su lugar de crecimiento (cámara con ambiente controlado o invernadero de campo).

Al finalizar el experimento las plantas se cosecharon y se dividieron en hojas, tallo y raíz. Se midió el área foliar (con un medidor de áreas Delta-T, Inglaterra) y posteriormente todo el material se secó en un horno a 80°C durante 48 horas. Se obtuvo el peso seco de cada parte con una balanza analítica.

Con los datos obtenidos se realizó un análisis de crecimiento clásico (Evans, 1972, Causton y Venus 1981, Hunt 1982).

El análisis de crecimiento tiene por objeto ayudar a describir el crecimiento vegetal a partir de la producción de biomasa, para su aplicación la planta se divide en una serie de "componentes de crecimiento".

A continuación se mencionan algunos de los parámetros considerados:

Tasa Relativa de Crecimiento (RGR, de su nombre en inglés "relative growth rate"), cuantifica la velocidad de incremento en biomasa a través del tiempo, en función de la biomasa inicial. Se considera que es una medida de la eficiencia de la planta (como un todo) para producir biomasa.

$$RGR = \frac{\ln P_2 - \ln P_1}{t_2 - t_1}$$

donde: P_1 = Peso en el tiempo 1

P_2 = Peso en el tiempo 2

t = Tiempo

Tasa de Asimilación Neta (E), se considera que es una medida indirecta de la actividad fotosintética de la planta, ya que cuantifica la contribución de las hojas a la acumulación de la biomasa total.

$$E = \frac{P_2 - P_1}{t_2 - t_1} * \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1}$$

donde: P = Peso en el tiempo 1 y 2, respectivamente.

A = Área foliar en el tiempo 1 y 2, respectivamente.

t = tiempo.

Área foliar específica (SLA, specific leaf area), se refiere a la relación entre el área y el peso foliar, la cual es una medida indirecta del grosor de las hojas.

$$SLA = \frac{\text{Area}}{\text{Peso}}$$

Relación raíz/vástago (R/S, root/shoot), esta es una medida del patrón de asignación de biomasa a estructuras de captura de carbono respecto a estructuras de captura de agua y nutrimentos.

$$R/S = \frac{\text{Peso de la parte aérea}}{\text{Peso de la raíz}}$$

CAPITULO 3

**ROOT SYSTEM ANALYSIS OF SEEDLING OF SEVEN TREE SPECIES
FROM A TROPICAL DRY FOREST IN MEXICO**

3.1 Introduction.

Two of the most striking characteristics of the tropical dry forest in the Pacific Coast of Jalisco, Mexico are its diversity of plant species and highly seasonal climate, which periodically changes the vegetation physiognomy (Lott 1985). The species richness has been estimated at 758 species (93 plant species per 1000 m²) which is higher than other Neotropical dry forests, which have higher mean annual precipitation (Lott et al. 1987). Climate is remarkably seasonal with mean annual temperature of 24.9 °C and mean annual precipitation of 748 mm (1977-1984) (standard deviation of 119 mm, range of 585-961); 80% of the rain occurs between July and October (Bullock, 1986).

For most of the species (Bullock and Solís Magallanes 1990) the rainy season determines the most favourable growth conditions. Although the arrival of the rain is highly predictable, interannual variation in mean precipitation is large. Distribution of rainy-days within the rainy season is very patchy (Bullock 1986; Bullock and Solís-Magallanes 1990). Under these conditions, in which water supply restricts growth periodically, it may be assumed that allocation of dry matter to roots will increase capture of soil resources in a pulsed environment.

Research in species establishment and regeneration in tropical dry forest is very scarce. However, under the climatic regime where this forest occur, it can be expected that species establishment must occur during the wet season,

when water and nutrients are not drastically limited. In this sense, it is reasonable to assume that seed size, emergence time, seedling growth form and relative growth rate may affect establishment success. In particular, root characteristics appear to be important to exploit soil resources during the wet season, in a system where temporal growth differentiation appears to be not unimportant.

To study some of the mechanisms of seedling resource capture and establishment it is helpful to investigate root morphology as a first approach towards a more functional understanding. Comparative quantitative information on root seedling-morphology and dry matter partitioning may also help to explain species co-existence, because distribution and abundance of adults in a plant community are affected by events during seedling establishment. The work reported here was designed to describe the root systems of seedlings of seven co-occurring tree species from the tropical dry forest in western México. Our approach is to describe root seedling morphology by using the attributes of the complete root system.

3.2 Material and Methods.

The species chosen for study were *Apoplanesia paniculata* Presl. (Leguminosae) and *Cordia elaeagnoides* DC. (Boraginaceae) both from disturbed habitats; *Caesalpinia eriostachys* Benth. (Leguminosae), *Caesalpinia platyloba* S. Watt. (Leguminosae), *Caesalpinia sclerocarpa* Standl. (Leguminosae), *Celaenodendrom mexicanum* Standl. (Euphorbiaceae) and *Recchia mexicana* Moc. & Sesse. (Simarubaceae), all of which occur in undisturbed parts of the forest.

Mature seeds of all seven species used in this investigation were collected from at least 10 different individuals per species at The Tropical Dry Forest Biological Station of "Chamela" (19°30'N, 105°03'W). Mean seed weight was determined from 25 randomly selected seeds. Seeds were germinated on 1% agar in distilled water inside germination chambers at 30/25°C. Three days after germination seedlings were transplanted to black plastic bags (20 x 60 cm) filled with recently collected soil from the deciduous forest. The soil was collected from the top 10 cm of the profile, sieved to pass 4 mm mesh and the dead root particles were carefully removed. The collected soil was characterized as a sandy loam (64% of sand, 13% loam and 23% clay), with pH between 6.5 to 7.1 and organic matter content between 3 and 5%.

The 3-day-old seedlings were arranged randomly inside growth chambers (Convicon E-15, Winnipeg, Canada). Growth

conditions were set to 30/25 °C day/night with 60% relative humidity and 13 h photoperiod. Light intensity ($380 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) was provided by fluorescent and tungsten lamps. The seedlings were watered daily with a 5% Long Ashton nutrient solution (Hewitt, 1966). The design of the experiment comprised one initial and one final harvests with 4 replicate for each species. After 35 days the seedlings were harvested. For each replicate shoot and root were carefully separated, leaf area was determined in a Delta-T leaf area measurement system. The root system was carefully removed from the soil and all the root segments (branches) were counted and its length was measured following the morphometric root analysis described in detail by Fitter (1982).

The morphometric analysis suggested by Fitter (1982, 1985, 1987) to study root branching patterns is based on the analysis of branching systems without loops. This approach was initially applied to the study of rivers (Strahler 1957), lungs (Horsfield and Cumming 1976) and plant shoots (Barker et al. 1973). The morphometric analysis establishes a series of orders base on the growing tips of the root; terminal, recently formed segments will correspond to order 1, older segments will be assigned higher orders. In this way, the identity of the root elements will constantly change as the system develops. This branching process follows the Hortons's Law of branching, i. e. the number of branches in each order is a constant proportion of that in the next

order. This relationship allows us to generate a branching ratio (R_b), using the number of elements per order and a length ratio (R_l) using the total length of the segments in each order (Horsfield et al. 1976). In addition, diagrams of the roots were obtained by making silhouette drawings from photographs taken of the root systems during the final harvest.

After performing all measurements roots and shoots were dried at 80 °C for 48 h to obtain dry weights. The dry weight data were analysed following the classical growth analysis methods described in detail by Evans (1972) and Hunt (1982). The mean relative growth rate (RGR, dry weight increment per unit total plant weight per unit time, mg/mg day^{-1}) of each species was determined according to Hunt (1982). Four ratios were obtained: the ratio of total root length to total weight (specific root length SRL) together with the specific leaf area (the ratio of foliage leaf area to foliage dry weight) (Causton and Venus 1981, Hunt 1982), the root length/leaf area ratio (Körner and Renhardt 1987) and the root/shoot dry weight ratio. Rooting density (i. e. the relation between total root length and soil volume) was also determined (Caldwell and Richards 1986). Significant differences among species for each measured parameter were tested by one-way analysis of variance, using log-transformed data where necessary to meet assumptions of normality (Zar 1974).

3.3 Results.

Despite that the species were grown in soil from their habitat, nodules were not observed in the four legumes studied. No attempt was made to determine mycorrhizal infection. The seven species had sharply contrasting root forms (Fig. 3.1). Both species from disturbed habitats, *A. paniculata* and *C. elaeagnoides* have dichotomously branching systems. The other five species present a main axis with lateral roots. Table 1 summarizes the data obtained with the morphometric analysis, including the mean total root length and the branching (R_b) and length ratios (R_l). Except for *Caesalpinia sclerocarpa* all the species achieved similar length ratios. In contrast differences emerged in the branching ratios; *Caesalpinia eriostachys*, *Celaenodendron mexicanum* and *Recchia mexicana* achieved similar values between 12 and 15, the rest of the species ranged between 5 and 8. Total root length varied also among the species being the longest *Caesalpinia platyloba* with 1611.3 cm and the shortest *Celaenodendron mexicanum* with 220.2 cm.

Table 1 and Fig. 3.2 show the allocation of dry matter to roots and shoots (stem/leaves) for each species and the total mean relative growth rate attained for the seven plant species after the 35 days duration of the experiment. Small differences in relative growth rate emerged among the species. However, legumes appear to show slightly higher



Species	Branching ratio	Length ratio	Mean total root length (cm)	Seed weight (mg)	Root/shoot ratio (mg/mg)	Relative growth rate (mg/mg day ⁻¹)
<i>Apoplanezia paniculata</i>	7.29 a	4.20 a	414.2 a	2.1	0.16 a	0.15 a
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	15.07 d	3.64 b	729.0 b	239.8	0.38 b	0.12 b
<i>C. platyloba</i>	8.14 a	3.67 b	1611.3 c	233.2	0.36 b	0.17 c
<i>C. scleroacurpa</i>	5.87 b	22.68 c	311.6 d	74.4	0.29 b	0.13 b
<i>Celanodendron mexicanum</i>	12.05 c	3.02 d	220.2 e	63.8	0.34 b	0.09 d
<i>Cordia elaeagnoides</i>	6.57 ab	3.30 b	768.4 b	17.7	0.33 b	0.13 b
<i>Recchia mexicana</i>	12.02 c	2.56 d	947.5 f	573.7	0.18 a	0.10 d

Table 3.1. Summary of the branching and length ratios attained for the species together with the average total root length, average seed weight, mean total relative growth rate (mg/mg/day⁻¹) and root/shoot ratio (mg/mg) for the seven species studied. Significant differences ($p < 0.05$) among the species are indicated with letters.

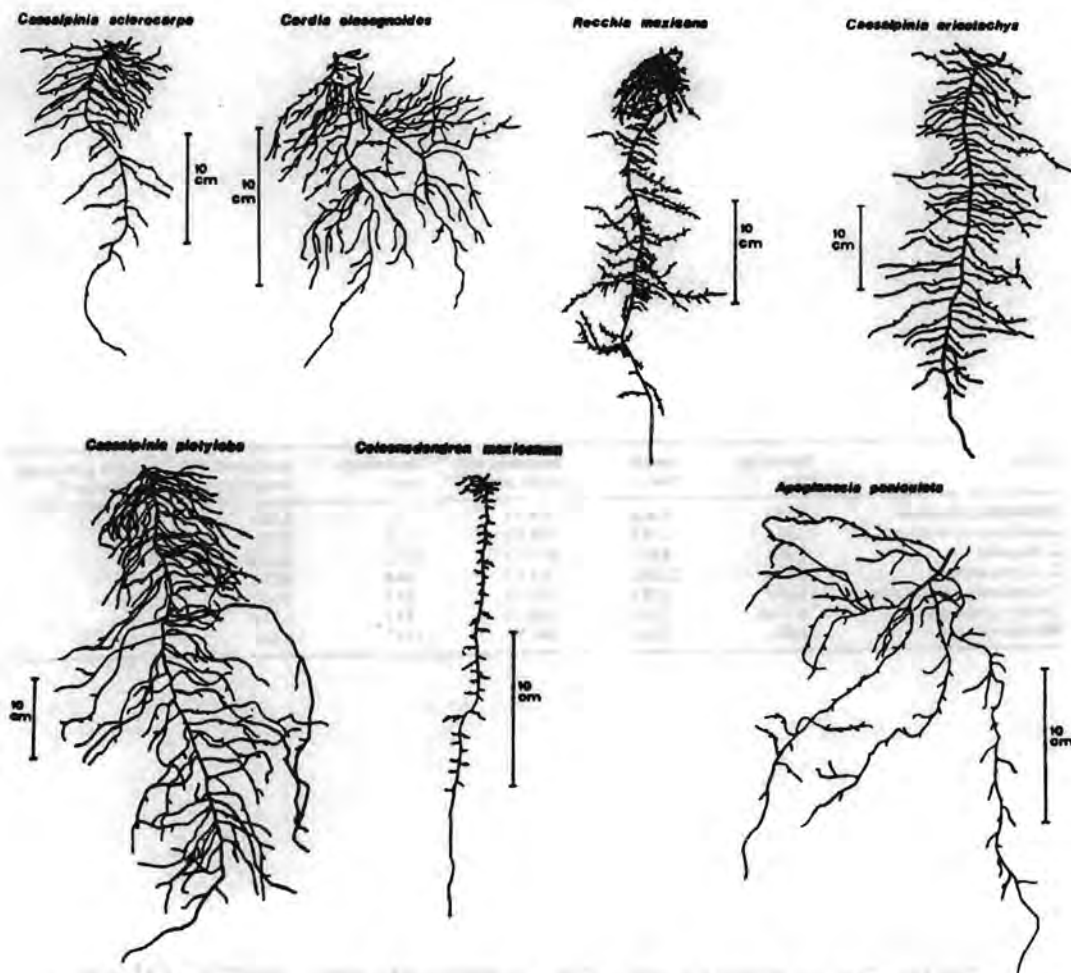


Figure 3.1. Root diagrams of the seven tree species chosen for this investigation. *Apoplanesia paniculata* and *Cordia elaeagnoides*, both species from disturbed habitats have dichotomously branching system. The rest of the species present a herringbone pattern.

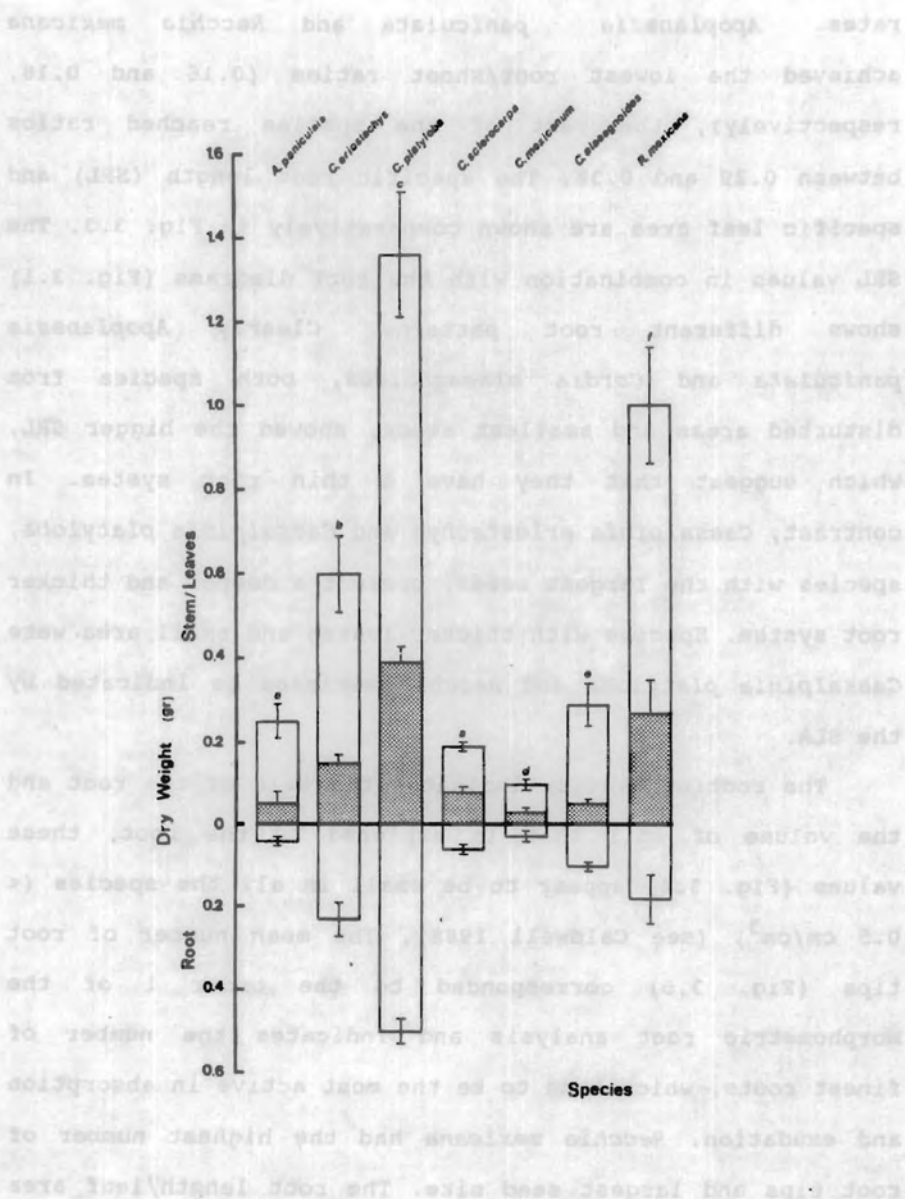


Figure 3.2. Dry biomass allocation for roots, stem (shaded area) and leaves for the seven species studied. Vertical bars indicate 95% confidence limits. Small letters show significant differences among the species.

rates. *Apoplanesia paniculata* and *Recchia mexicana* achieved the lowest root/shoot ratios (0.16 and 0.18, respectively), the rest of the species reached ratios between 0.29 and 0.38. The specific root length (SRL) and specific leaf area are shown comparatively in Fig. 3.3. The SRL values in combination with the root diagrams (Fig. 3.1) shows different root patterns. Clearly *Apoplanesia paniculata* and *Cordia elaeagnoides*, both species from disturbed areas and smallest seeds, showed the bigger SRL, which suggest that they have a thin root system. In contrast, *Caesalpinia eriostachys* and *Caesalpinia platyloba*, species with the largest seeds, present a deeper and thicker root system. Species with thicker leaves and small area were *Caesalpinia platyloba* and *Recchia mexicana* as indicated by the SLA.

The rooting density indicates the size of the root and the volume of soil that is explored by the root, these values (Fig. 3.4) appear to be small in all the species ($< 0.5 \text{ cm/cm}^3$) (see Caldwell 1988). The mean number of root tips (Fig. 3.5) corresponded to the order 1 of the morphometric root analysis and indicates the number of finest roots, which tend to be the most active in absorption and exudation. *Recchia mexicana* had the highest number of root tips and largest seed size. The root length/leaf area ratios are described in Fig. 3.6. It appears that there is a tendency in all the species studied to develop a larger root length per unit leaf area.

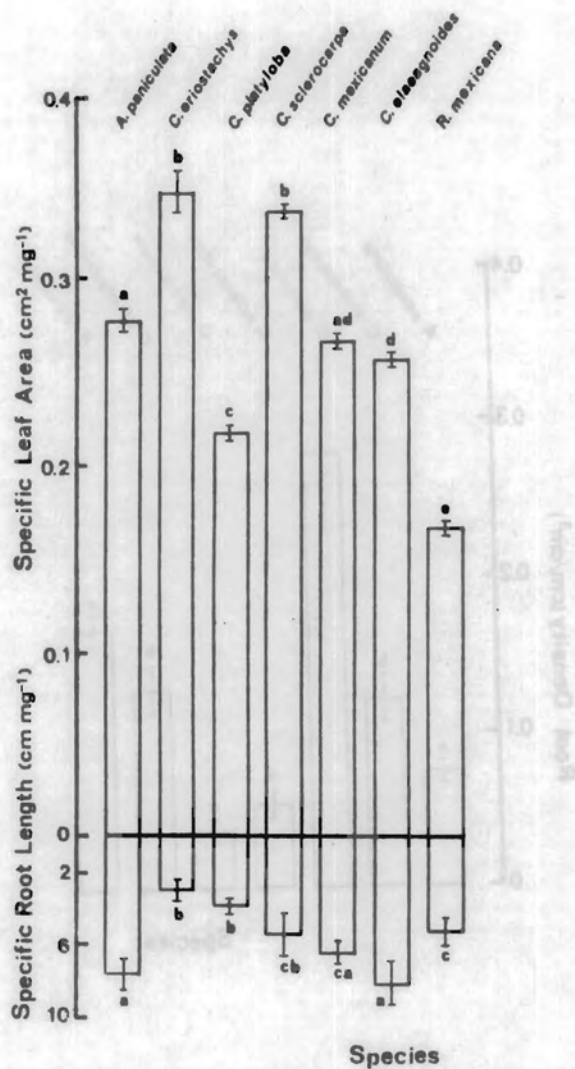


Figure 3.3 Specific root length (SRL) and specific leaf area (SLA) for the species studied. 95% confidence limits are shown as vertical bars, small letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

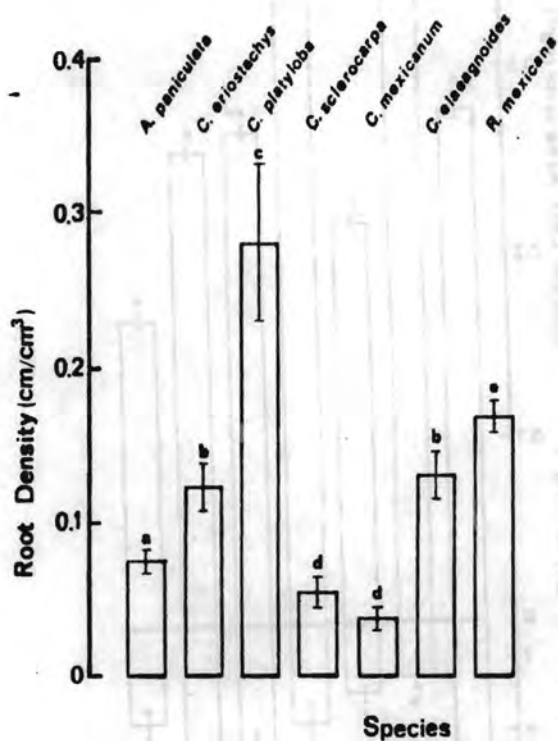


Figure 3.4 Rooting density (mean total root length per soil volume). 95% confidence limits are indicated as vertical bars. Small letters shown significant differences ($p < 0.05$).

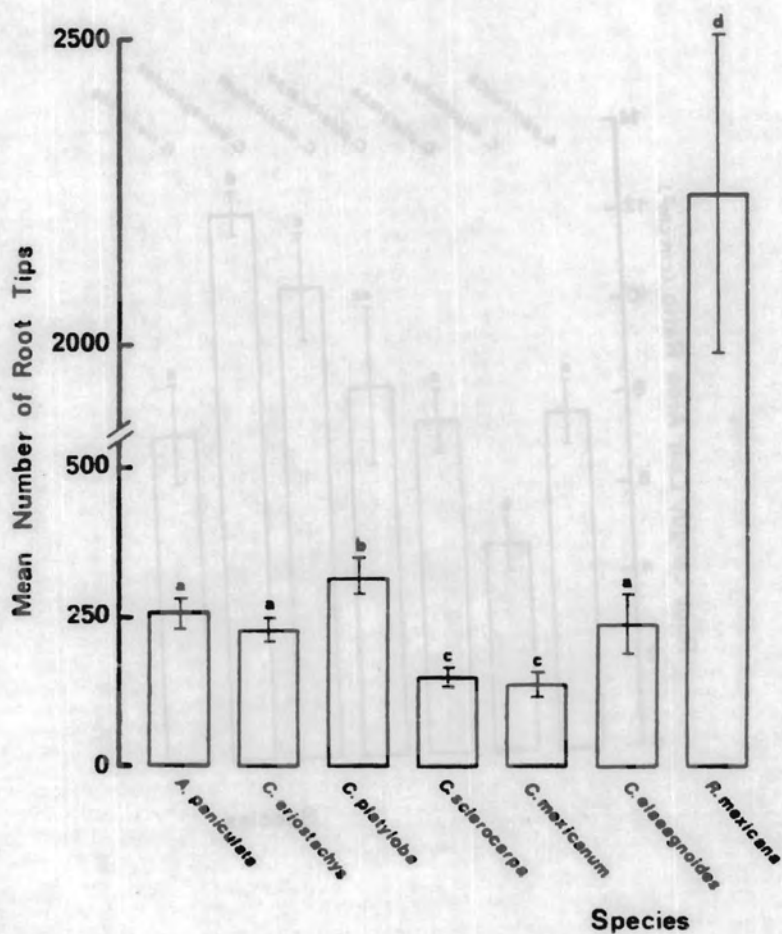


Figure 3.5 Mean number of root tips. Small letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among the species. Vertical bars shown 95% confidence limits.

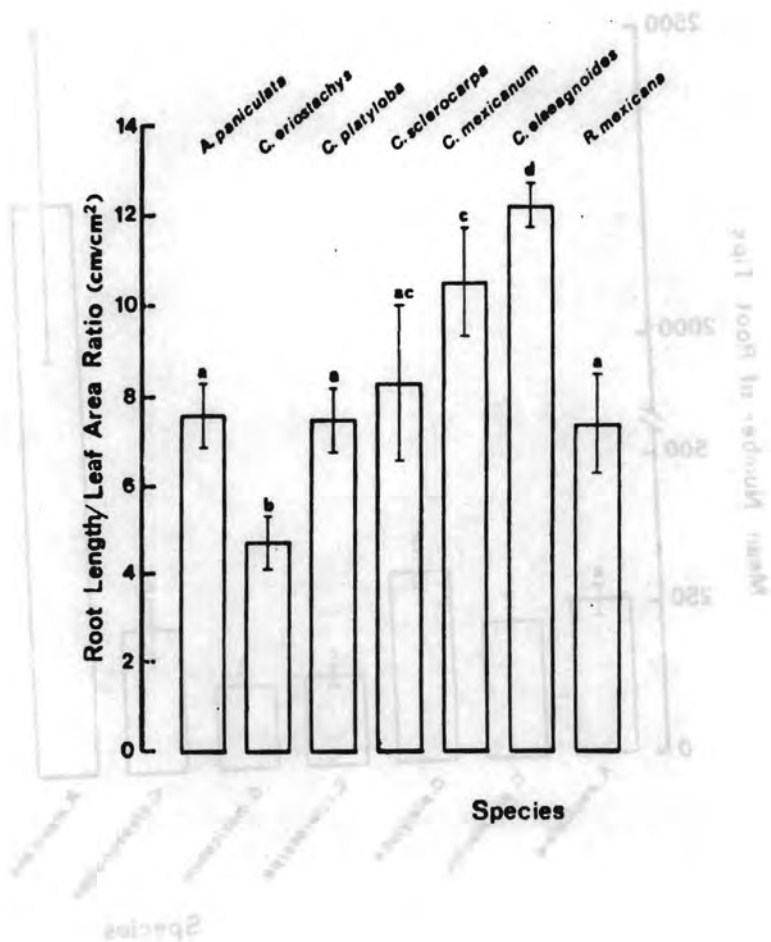


Figure 3.6 Root length/leaf area ratios for the species studied. Small letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among the species. Vertical lines on the bars shown 95% confidence limits.

3.4 Discussion.

The mean relative growth rate attained for the tree-seedling species was very similar and consistently low. Comparative growth studies carried out by Jarvis and Jarvis (1964) and Grime and Hunt (1975), in temperate species, and Rincon and Huante (1988) in tropical dry forest species have shown slow growth in tree-seedlings. This has been attributed to expenditure in woody tissue. To establish the relative importance of leafiness and leaf efficiency in determining the relative growth rate in each species it is necessary to perform a more detailed functional growth analysis (Hunt 1982). However, some observations can be made with regard to the relative growth rate, the morphology and dry matter partitioning attained by the species. While seed dry weight was not related with growth rate, it is clear that high seed weight was associated with high yields (Fig. 3.2 and Table 3.1).

The two species from disturbed habitats showed the lowest seed dry weight coupled with relatively high growth rates (Table 1). The lack of comparative information about relative growth rates in tropical dry forest tree species makes it difficult to evaluate the possible advantage of slow growth in tropical fertile seasonal systems, in which the growth season is short.

All the species allocated more biomass to the shoot, particularly more dry weight to leaves than to stems (Fig

3.2), and showed consequently low root/shoot ratios (Table 1). This has been suggested to be characteristic of most tree species (Grime and Hunt 1975).

The gross morphology of the seven species studied was expressed by the SRL and SLA. The small SLA values suggest species with thick leaves of small area, a characteristic that is most pronounced in *Caesalpinia platyloba* and *Recchia mexicana*, both of which have large seeds (Table 1). In contrast, relatively large SRL values represent long thin roots and were found in the two species from disturbed habitats (*A. paniculata* and *C. elaeagnoides*). These two species have small seeds and are the only two which show a dichotomous branching pattern in the root system.

The root length/leaf area ratios indicate very broadly the structural cost invested in resource-capture surfaces. A larger ratio reflects a higher expenditure in roots associated with the water and nutrient cost of sustaining the photosynthetic capacity. There was a tendency in all the species to develop larger root length per cm^2 of leaf area. In this sense, it seems that *C. eriostachys* is the species more efficient in terms of the expenditure in roots versus leaf area. However, it is necessary to conduct more investigations in relation to water use efficiency and photosynthesis to assess how tropical deciduous trees adjust physiologically to changes in resource availability and to the different demands for defense, storage and reproduction,

in an environment in which the growth season is short (Bloom et al 1985).

The four species of legumes included in the study, even those belonging to the same genus, did not show similar characteristics. Explanations for co-existence in this diverse dry forest, in which temporal differentiation of root/shoot activity is difficult to invoke, are more likely to come from different spatial exploitation of the resources (Fitter 1986, Bullock and Solis-Magallanes 1990, Kummerow et al 1990). This hypothesis appears to be supported by the contrasting morphologies of the root systems of the seven species studied, which seems to indicate different mechanisms for exploiting the soil environment. In particular, the two species characteristics of disturbed habitats showed a dichotomous root branching pattern. It has been suggested (Fitter 1985) that this type of root system provides a more effective exploration and exploitation of zones of high nutrient availability.

The low values of root density showed by all the species also appear to suggest that, in this early time period, competition between individual roots for the same soil resources is unlikely (Caldwell 1987), at least during early establishment. However, it is evident that more experimental evidence is needed to increase our understanding of the mechanisms which control the tree-seedling establishment process of species-rich tropical deciduous forest. The results of this investigation provide

research opportunities to study physiological attributes of tropical deciduous tree-seedlings, in particular water and nutrient use efficiency. It also opens a field for investigations in dry matter partitioning in seedlings from the north American tropical deciduous forest.

characteristics of diverse dry forest in which canopy differentiation of root/shoot activity is difficult to invoke, are more likely to come from different species exploitation of the resources (Fitter 1988, Bullock and Baskin 1989, Baskin et al. 1990). This hypothesis is based on the support by the contrasting morphology of the root systems of the seven species studied, which seems to indicate different mechanisms for exploring the soil environment. In particular, the two species, characterized of distinct patterns showed a dichotomous and branching pattern. It has been suggested (Fitter 1987) that this type of root system provides a more effective exploration and exploitation of zones of high nutrient availability.

The low values of root density showed by all the species also appear to suggest that in this early life period, competition between individual roots for the high soil resources is unlikely (Colwell 1987), at least during early establishment. However, it is evident that more experimental evidence is needed to increase our understanding of the mechanisms which control the first critical establishment phases of species-rich tropical deciduous forests. The results of this investigation provide

CAPITULO 4

**RESPUESTAS DE LAS PLANTAS A INTENSIDADES
DE LUZ CONTRASTANTES**

4.1 Introducción

De acuerdo con Björkman (1981), el crecimiento de plantas es directa y dramáticamente influenciado por la intensidad de luz. Esta puede variar tanto espacial como temporalmente por numerosas causas entre las que se encuentran el fotoperiodo, la estacionalidad, el estado de regeneración y la influencia de los vecinos. Si bien las especies vegetales presentan diferentes capacidades para responder a la luz, se han distinguido básicamente 2 estrategias de respuesta (Grime 1981, Smith 1981):

1) Plantas evasoras de la sombra o plantas de sol (obligadas). Estas se han adaptado para habitar lugares con gran intensidad lumínica, presentando cambios en su desarrollo, lo que constantemente las lleva, si es posible, al crecimiento fuera de la sombra.

2) Plantas tolerantes de la sombra o plantas facultativas sol/sombra. Estas plantas pueden ser capaces de fotosintetizar eficientemente bajo las condiciones de sombra. En estas especies se pueden presentar cambios evidentes en el crecimiento (como número y grosor de hojas, longitud de tallos, acumulación de biomasa), pero menos marcados que en las evasoras.

Se han distinguido diferentes características en ambas estrategias. Las especies evasoras de sombra presentan rápidas tasas de crecimiento, tallos y peciolo muy extensos, ramificación reducida, área foliar y grosor de las hojas también reducidos, así como un alto valor en el área

foliar específica, debido principalmente a la bajos valores en el grosor de las hojas. En contraste, las plantas tolerantes de la sombra presentan un crecimiento lento, poca o nula estimulación para la extensión de tallos y peciolo, una gran área foliar, gran grosor de las hojas y área foliar específica también grande, ésta última debido al área principalmente (Björkman 1981, Smith 1981, Packham y Willis 1977, Corré 1983).

Con base en estudios realizados con especies tropicales Denslow (1980), sugirió que para muchas especies vegetales, la existencia de sitios abiertos (claros) es crítica para el establecimiento de plántulas de especies de sol.

Parece lógico suponer que en esta selva, debido a su marcada estacionalidad dada básicamente por el patrón de precipitación, el establecimiento y primeras etapas del crecimiento de las especies vegetales, ocurra al inicio de la temporada con lluvia. Más tarde, conforme avanza este período, los árboles se cubren de follaje, lo cual reduce considerablemente la intensidad de luz bajo el dosel y crea un mayor contraste entre las zonas con vegetación y los sitios abiertos. Así, es posible que la sobrevivencia y crecimiento de las plantas que se establezcan bajo dicho dosel esté regulado en gran medida por su capacidad para tolerar la sombra. Por el contrario, los individuos que se establezcan en sitios abiertos, deberán presentar características de plantas adaptadas al sol para poder

crecer e incrementar la probabilidad de permanecer en dichos sitios.

Una característica importante del ambiente lumínico que experimentan las plantas que crecen bajo el dosel es su gran heterogeneidad provocada por diferentes causas, entre las que se encuentran: 1) la presencia de diferentes capas de follaje, 2) hojas con distintas características ópticas y 3) la penetración al sotobosque de pequeños rayos de sol. Sin embargo, la evaluación de dichas variaciones sobre el crecimiento de las plantas está fuera de los objetivos planteados en este capítulo.

En este capítulo se evalúa la respuesta en el crecimiento de especies que habitan claros y sitios perturbados de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco, sometidas a condiciones contrastantes de luz.

4.2 Metodología

Las especies se seleccionaron en base al hábitat que ocupan en la selva, *Apoplanesia paniculata*, *Cordia alliodora* e *Ipomoea wolcottiana* crecen en lugares abiertos y *Caesalpinia eriostachys* y *Celaenodendron mexicanum* tienden a ocupar las partes maduras de la selva. *Caesalpinia eriostachys* es la especie más abundante con una distribución amplia (Lott et al. 1987) y gran contribución a la biomasa en pie (Martínez-Yrizar et al. 1992) y *Celaenodendron mexicanum* tiende a formar pequeños bosques uniespecíficos (Lott 1985).

La colecta y germinación de semillas se realizó de acuerdo a lo señalado en la metodología general (Capítulo 2). Las plántulas de 5 días de edad se transplantaron a bolsas de polietileno negro (20 x 30 cm) con una mezcla de suelo recientemente colectado de la selva (10 cm de profundidad) y arena de sílice pura (3:1). El suelo se pasó previamente por un tamiz de 1 cm de apertura, con el fin de eliminar restos grandes de materia orgánica y rocas.

Las plántulas se colocaron completamente al azar dentro de un invernadero de campo, dividido en 2 secciones, una con malla de plástico negra que reduce la intensidad de luz en un 60% y la otra sin dicha malla (intensidad de luz alta, 1300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 12:00 horas), dichas intensidades corresponden en promedio a un lugar abierto y un lugar bajo el dosel, respectivamente.

Se aplicó riego cada 4 días a las plántulas bajo sombra y cada 2 días al resto, ya que la pérdida de agua en condiciones de sombra es más lenta que bajo el sol.

El diseño involucró 5 especies, 2 tratamientos de luz, 5 repeticiones por tratamiento y 2 cosechas (inicial y final).

Después de 50 días se realizó la cosecha final. Las plantas completas se extrajeron del suelo, se separó en raíz, tallo y hojas. Se cuantificó el número de hojas, se midió el área foliar, longitud de la raíz y del tallo, estas consideradas a partir de la zona del cuello hasta la punta de la raíz principal o la yema apical, respectivamente. Se

obtuvieron pesos secos de cada una de las partes separadas, después de secarlas en un horno (80°C) durante 48 horas.

Los datos se analizaron de acuerdo a un análisis clásico de crecimiento (Evans 1972, Hunt 1982). Se aplicó una prueba de "t" de student para determinar diferencias significativas entre tratamientos por especie individualmente (Zar 1974).

4.3 Resultados.

Con excepción de *Ipomoea wolcottiana*, las especies mostraron diferentes longitudes del tallo (Fig 4.1a) y número de hojas entre tratamientos (Fig 4.1b), donde únicamente *Caesalpinia eriostachys* y *Celaenodendron mexicanum* presentaron una altura menor en luz alta. La altura de las plántulas y el número de hojas de *Ipomoea wolcottiana* fue igual en las dos condiciones experimentales.

En la Fig 4.2a se muestra la tasa relativa de crecimiento (RGR) obtenida bajo los 2 tratamientos. En general, se observa una tendencia a presentar tasas de crecimiento más rápidas cuando crecen bajo intensidades de luz altas. Las respuestas entre especies fueron diferentes. El crecimiento de *Celaenodendron mexicanum* fue el mismo en ambos tratamientos y los de *Apoplanesia paniculata* *Cordia alliodora* resaltaron por presentar la mayor diferencia entre tratamientos.

Caesalpinia eriostachys y *Cordia alliodora* no presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en su patrón

de asignación de biomasa en luz baja respecto a la alta (Fig 4.2b), misma que en el resto de las especies fue mayor en luz alta.

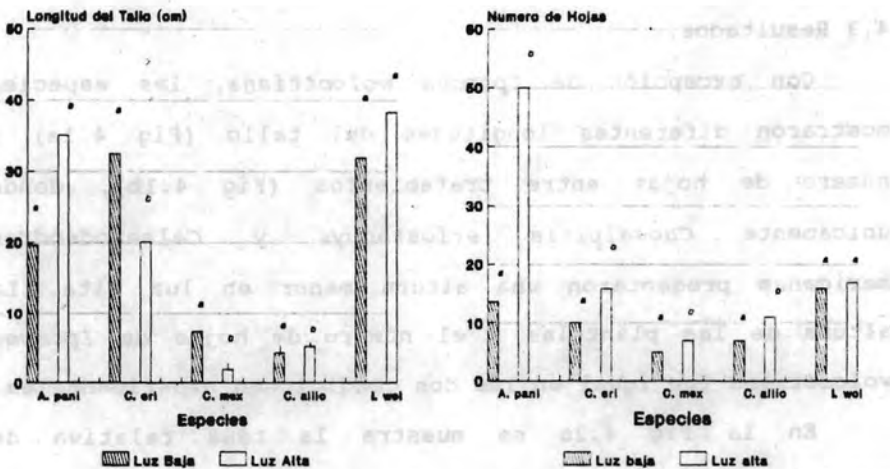


Figura 4.1 Longitud del tallo (a) y número de hojas (b) de cinco especies de plantas que crecieron bajo 2 intensidades de luz contrastantes. Las letras representan diferencias significativas $p < 0.05$.

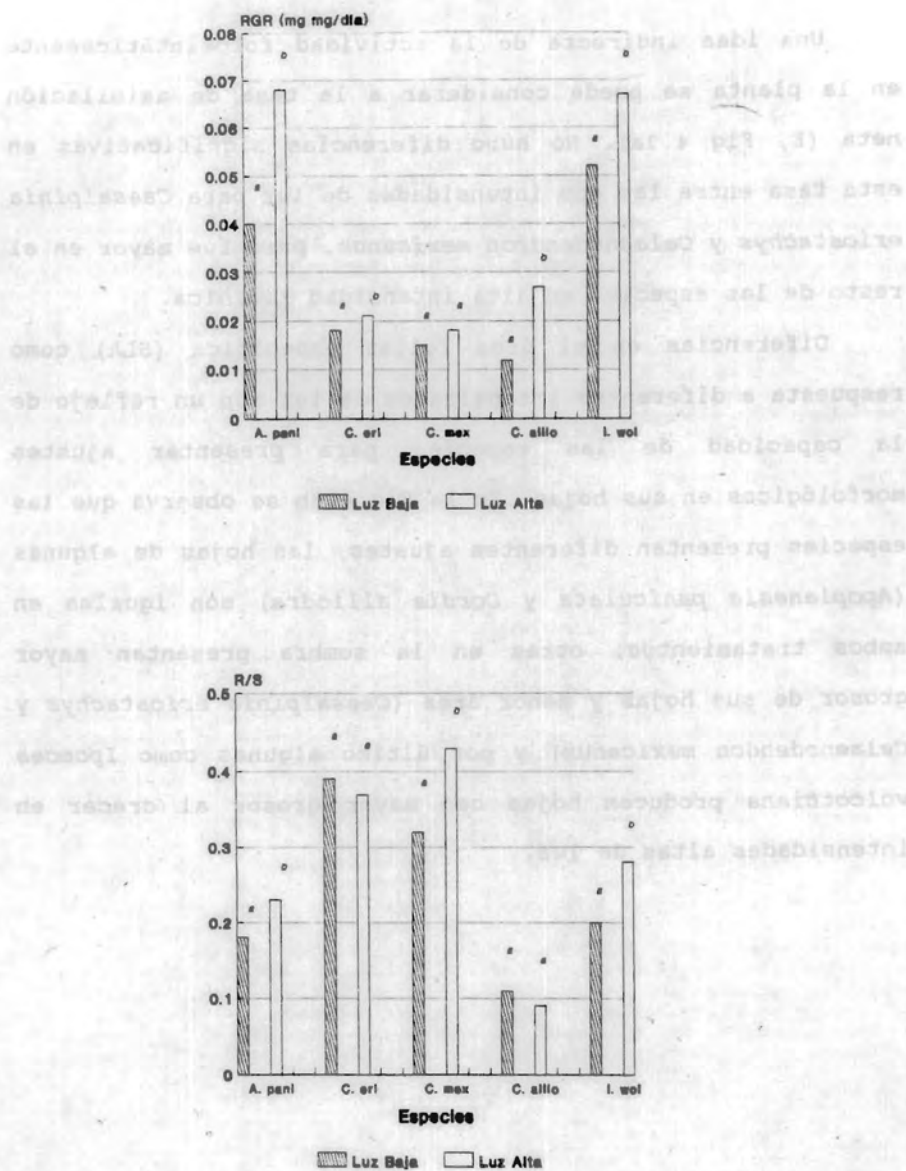
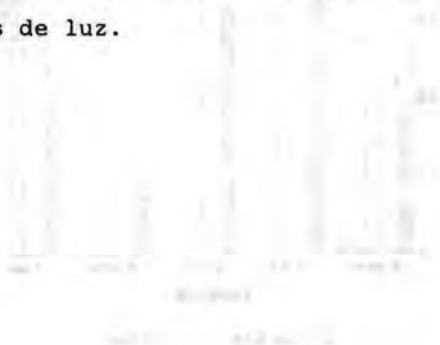


Figura 4.2 Tasa relativa de crecimiento (RGR, mg mg⁻¹ día⁻¹) (a) y relación raíz/tallo (b) de diferentes especies de plantas que crecieron bajo 2 intensidades de luz contrastantes. Las letras representan diferencias significativas $p < 0.05$.

Una idea indirecta de la actividad fotosintéticamente en la planta se puede considerar a la tasa de asimilación neta (E, Fig 4.3a). No hubo diferencias significativas en esta tasa entre las dos intensidades de luz para *Caesalpinia eriostachys* y *Celaenodendron mexicanum*, pero fue mayor en el resto de las especies en alta intensidad lumínica.

Diferencias en el área foliar específica (SLA) como respuesta a diferentes intensidades de luz son un reflejo de la capacidad de las especies para presentar ajustes morfológicos en sus hojas. En la Fig 4.3b se observa que las especies presentan diferentes ajustes, las hojas de algunas (*Apoplansia paniculata* y *Cordia alliodora*) son iguales en ambos tratamientos, otras en la sombra presentan mayor grosor de sus hojas y menor área (*Caesalpinia eriostachys* y *Celaenodendron mexicanum*) y por último algunas como *Ipomoea wolcottiana* producen hojas con mayor grosor al crecer en intensidades altas de luz.



El presente trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET) a través de la beca de doctorado otorgada al primer autor. Los autores agradecen a los señores Dr. Carlos A. Bazzani y Dr. Carlos A. Bazzani por su colaboración en la recolección de las plantas estudiadas. Este trabajo forma parte de la tesis doctoral de Carlos A. Bazzani, presentada al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET) en el año 2000.

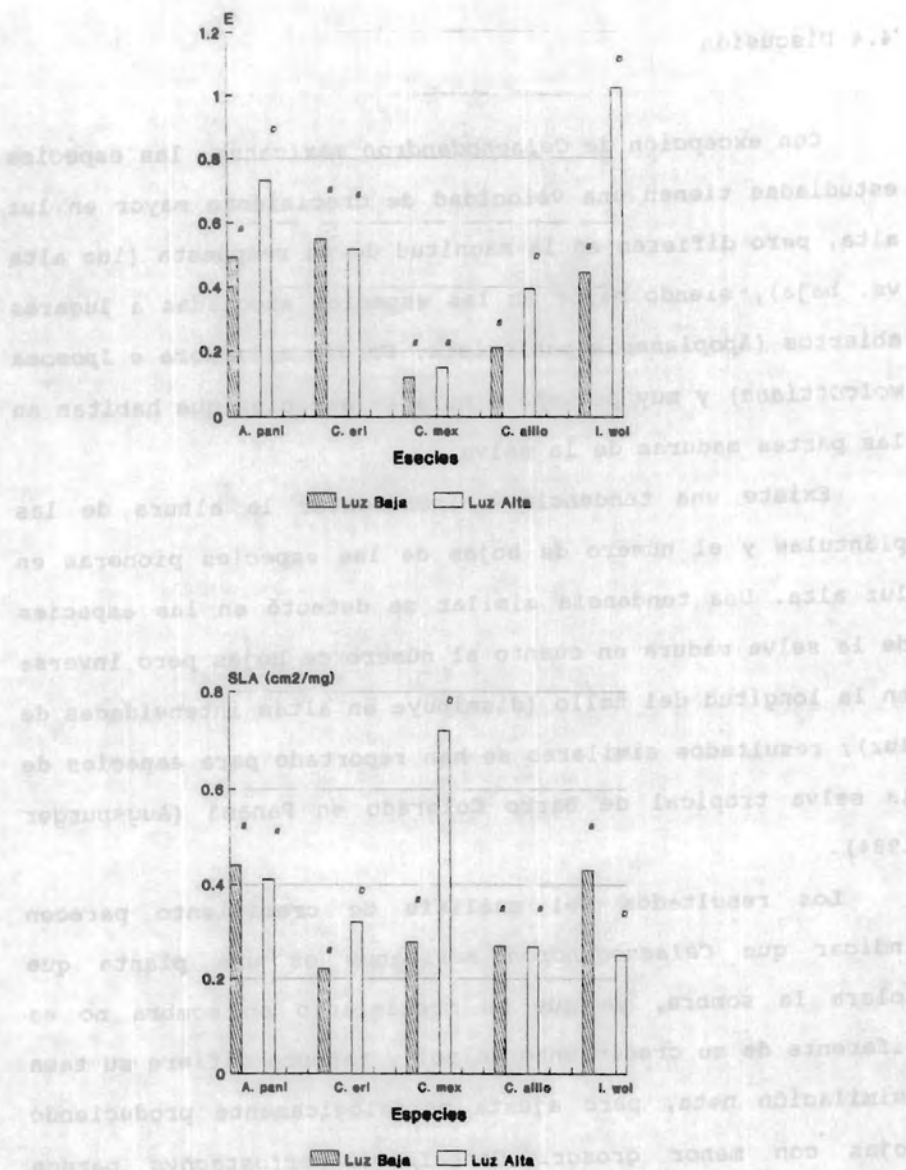


Figura 4.3 Tasa de asimilación neta (E) (a) y área foliar específica (SLA, cm²/mg) (b) de diferentes especies de plantas que crecieron bajo 2 intensidades de luz contrastantes. Las letras representan diferencias significativas $p < 0.05$.

4.4 Discusión

Con excepción de *Celaenodendron mexicanum*, las especies estudiadas tienen una velocidad de crecimiento mayor en luz alta, pero difieren en la magnitud de su respuesta (luz alta vs. baja), siendo mayor en las especies asociadas a lugares abiertos (*Apoplanesia paniculata*, *Cordia alliodora* e *Ipomoea wolcottiana*) y muy pequeña o nula en especies que habitan en las partes maduras de la selva.

Existe una tendencia a incrementar la altura de las plántulas y el número de hojas de las especies pioneras en luz alta. Una tendencia similar se detectó en las especies de la selva madura en cuanto al número de hojas pero inversa en la longitud del tallo (disminuye en altas intensidades de luz); resultados similares se han reportado para especies de la selva tropical de Barro Colorado en Panamá (Augsburger 1984).

Los resultados del análisis de crecimiento parecen indicar que *Celaenodendron mexicanum* es una planta que tolera la sombra, ya que su crecimiento en sombra no es diferente de su crecimiento en sol y tampoco difiere su tasa asimilación neta, pero ajusta morfológicamente produciendo hojas con menor grosor. *Caesalpinia eriostachys* parece tolerar en cierto grado la sombra y ser exitosa también en el sol, donde aumenta, aunque no considerablemente, su crecimiento, produciendo hojas más gruesas sin necesidad de presentar tasas de asimilación neta diferentes en las dos

condiciones de luz. Probablemente este mecanismo de respuesta morfológica, entre otras cosas, es lo que le permita tener una amplia distribución en la selva. Las especies asociadas a sitios abiertos, como es esperado, al crecer en luz alta, presentaron altas tasas de crecimiento y de asimilación neta, pero se detectaron 2 patrones en la morfología de sus hojas; *Apoplanesia paniculata* y *Cordia alliodora*, presentaron hojas del mismo grosor en ambas condiciones de luz e *I. wolcottiana* produjo hojas más gruesas, a esta especie se le ha encontrado en lugares abiertos grandes, probablemente este mecanismo le impide incrementar la superficie de pérdida de agua, en un ambiente en el que se espera haya menor humedad.

De acuerdo con Augspurger (1984), *Cordia alliodora* es una especie que puede considerarse como una especie tolerante de la sombra y tolerante de claros pequeños, porque puede permanecer en la sombra con un crecimiento lento y más rápido en luz alta. Es común observar esta especie en claros pequeños en Chamela. No obstante, el incremento en la tasa de crecimiento de esta especie, cuando crece en luz alta, es mayor que el de las especies de los sitios maduros y semejante al alcanzado por la especie pionera *Ipomoea wolcottiana*.

No se detectó un patrón en la distribución de biomasa (Fig. 4.2) asociado al hábitat que ocupan las especies.

Se encontró que la respuesta de las plantas a las condiciones de luz siguen un patrón asociado con semillas,

donde las especies con semillas grandes presentaron menor respuesta a condiciones contrastantes que las especies con semillas pequeñas. La figura 4.4 muestra el patrón mencionado, por medio de la relación entre la respuesta en la tasa relativa de crecimiento y el peso seco de las semillas, dicha respuesta es calculada como la resta entre la mayor y la menor tasa de crecimiento obtenida, de tal forma que, comparativamente, las especies que muestran los valores más altos, serán aquellas cuya respuesta a la luz es también mayor, como es el caso de *Apoplanesia paniculata*.

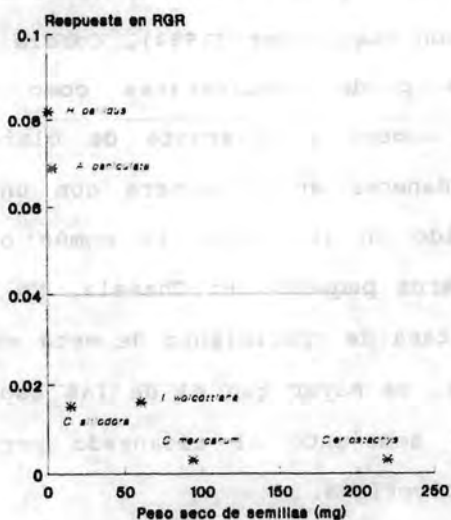


Figura 4.4. Relación entre la respuesta en tasa relativa de crecimiento (valor máximo menos valor mínimo) respecto al peso seco de las semillas de las especies estudiadas, ante condiciones de luz contrastantes.

Las tendencias en la respuesta de las especies ante condiciones contrastantes de luz, como las expuestas en este capítulo, sugieren diferentes probabilidades de sobrevivencia y crecimiento entre las especies, dependiendo del sitio donde se establezcan. Así, *Apoplanesia paniculata* y *Heliocarpus pallidus* (especies demandantes de luz) tienen mayores probabilidades de crecer y permanecer en sitios perturbados en la selva. En estos lugares *Celaenodendron mexicanum* queda probablemente en desventaja.

Estudios tendientes a conocer con mayor detalle cómo los patrones de crecimiento de las especies se modifican por variaciones en el recurso luz, dadas por aspectos como las características ópticas de las hojas, grado de perturbación del habitat y penetración de pequeños rayos de luz al sotobosque, así como estudios sobre la fotosíntesis y relaciones hídricas de las especies ayudaría a entender los mecanismos tanto fisiológicos como morfológicos que permiten el establecimiento, crecimiento y la probable permanencia de las especies en un lugar determinado; asimismo ayuda a contar con elementos para la formulación de las expectativas de respuesta de dichas especies ante variaciones en su ambiente.

CAPITULO 5

**RESPUESTAS DE LAS PLANTAS A DIFERENTES NIVELES
DE FOSFORO**

5.1 Introducción.

De acuerdo con (Vitousek y Denslow 1986) en suelos tropicales existe una alta disponibilidad de nitrógeno y baja disponibilidad de fósforo. Esto que en suelos tropicales, el fósforo más que el nitrógeno puede ser un recurso limitante para el crecimiento vegetal. Se han documentado ampliamente las respuestas de las plantas a diferentes niveles de nutrimentos por medio de estudios realizados con plantas de zonas templadas (Grime 1979, Chapin 1980, Chapin et al. 1983, Crick y Grime 1987, Capmbell y Grime 1989). En dichos estudios se han propuesto dos tipos contrastantes de respuestas de las plantas a diferentes disponibilidades de recursos: 1) Las especies que habitan sitios pobres en nutrimentos presentan tasas de crecimiento lentas e inflexivles, producen poca biomasa, asignan mayor energía a las raíces y en consecuencia tienen relaciones raíz/vástago grandes. Se ha propuesto que estas características permiten que la planta maximice la explotación de los escasos nutrimentos manteniendo un balance positivo entre el costo y el beneficio. 2) Especies que habitan sitios donde los nutrimentos no son limitantes presentan tasas de crecimiento y de fotosíntesis rápidas, gran acumulación de biomasa y un patrón de asignación de recursos flexible (Grime 1979; Chapin 1980, 1988; Bloom et al. 1985). Adicionalmente se ha sugerido que las especies de sitios con gran disponibilidad de nutrimentos presentan gran plasticidad morfológica, lo cual se ha interpretado como una

parte integral de los mecanismos de captura de recursos (Grime et al. 1986).

La mayoría de los estudios relacionados con la respuesta de las plantas a ambientes contrastantes en disponibilidad de nutrimentos se han realizado con especies de zonas templadas, principalmente plantas herbáceas. En ambientes tropicales los escasos estudios existentes pertenecen a selvas altas perenifolias sin atención a selvas tropicales con restricciones en la disponibilidad de agua, como la selva baja caducifolia. Esto es sorprendente si consideramos que el 42% de las selvas tropicales son caducifolias (Murphy y Lugo 1986, Lott 1985).

La selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco ($19^{\circ} 30'N$, $105^{\circ} 03'W$) tiene un clima clasificado como Aow', temperatura promedio mensual de $24.7^{\circ}C$ y un régimen de precipitación estacional (748 mm; 1977-1984) (Bullock 1986) y una alta diversidad vegetal (748 especies) (Lott et al. 1987). Los suelos son arenoso-limosos, con un pH entre 6.5 y 7.1, un contenido de materia orgánica entre 3 y 5% y gran variación en la disponibilidad de fósforo (37.26 ppm de PO_4 , SE= 2.1, rango=16 a 52 ppm).

Por otro lado, se ha documentado que las plantas que crecen en ambientes con deficiencia en fósforo son favorecidas por la presencia de asociaciones micorrízicas, atribuyéndole al hongo una contribución en la captura de fósforo (Allen 1991).

En ambientes naturales, como la Selva Baja Caducifolia de Chamela, donde además de un patrón estacional de precipitación se ha detectado gran heterogeneidad en la disponibilidad de fósforo en el suelo, parece importante tratar de entender los mecanismos que especies de diferentes ambientes en la selva adoptan para crecer en un sitio y no en otro.

De acuerdo a la teoría planteada anteriormente se espera que las especies que tienden a ocupar las partes maduras de la selva (*Caesalpinia eriostachys*, *Caesalpinia platyloba*, *Jacquinia pungens* y *Recchia mexicana*) presenten lentas tasas de crecimiento y asimilación neta, menor acumulación de biomasa y mayor asignación de recursos al sistema de raíces que las especies asociadas a sitios perturbados (*Cochlospermum vitifolium*, *Cordia alliodora* y *Heliocarpus pallidus*).

En particular, el objetivo de este Capítulo es comparar la respuesta de plántulas de *Caesalpinia eriostachys* Benth., *Caesalpinia platyloba* S. Wats., *Cochlospermum vitifolium* (Wild.) Spreng., *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken., *Heliocarpus pallidus* Rose, *Jacquinia pungens* A. Gray y *Recchia mexicana* Moc. & Sesse a variaciones en el suministro de fósforo.

5.2 Metodología

Se colectaron semillas de al menos 10 árboles. Las semillas se colocaron charolas en arena de sílice hidratada

con agua destilada para su germinación, dentro de cámaras con una temperatura de 35/25°C día/noche, intensidad de luz de $300 \text{ umol/m}^{-2} \text{ seg}^{-1}$ durante un fotoperiodo de 13 horas. Plántulas de 5 días de edad fueron transplantadas a tubos de PVC con arena silica previamente lavada con agua destilada en abundancia. Dichos tubos contaban con drenaje suficiente para prevenir una acumulación excesiva de agua. El crecimiento de plántulas se realizó en una cámara a 30/25°C día/noche, 60% de humedad y $400 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de intensidad luminosa durante un fotoperiodo de 13 horas. Las plántulas se dividieron en 4 grupos, se aplicó una solución nutritiva (Long Ashton, Hewitt 1966) con una concentración controlada de fósforo (0, 2, 10 y 41 ppm) a cada grupo. El riego con solución nutritiva (200 ml) se aplicó cada 2 días y en los días intermedios se regó con agua destilada para evitar acumulación de fósforo.

Después de 50 días se realizó la cosecha de plantas, se obtuvieron el área foliar, peso seco de hojas, tallo y raíces.

Los datos se procesaron de acuerdo al análisis de crecimiento clásico (Evans 1972, Causton y Venus 1981, Hunt 1982). Se aplicó un análisis de varianza de una vía para detectar diferencias significativas entre tratamientos (Zar 1974).

5.3 Resultados.

Las especies presentaron diferentes respuestas a la disponibilidad de fósforo. Todas las especies acumularon más biomasa en el tratamiento con mayor disponibilidad de fósforo (Fig. 5.1). En ninguna especie hubo diferencias significativas entre las concentraciones de 0 y 2 ppm de fósforo. En general existe una tendencia a incrementar la biomasa, conforme aumenta el suministro de fósforo, siendo *H. pallidus* la especie que presentó mayor respuesta.

La velocidad de crecimiento de las especies se muestra en la Fig. 5.2. Las tasas de crecimiento más lentas las presentaron *Jacquinia pungens* y *Recchia mexicana*. La primera de éstas no mostró una respuesta a los tratamientos aplicados. Las dos especies de *Caesalpinia* mostraron un ligero incremento en el crecimiento, pero este fue significativo únicamente en la mayor disponibilidad de fósforo. *Heliocarpus pallidus* incrementó su crecimiento conforme aumentó la concentración de fósforo suministrada. En ninguna especie hubo diferencias significativas entre los tratamiento 0 y 2 ppm.

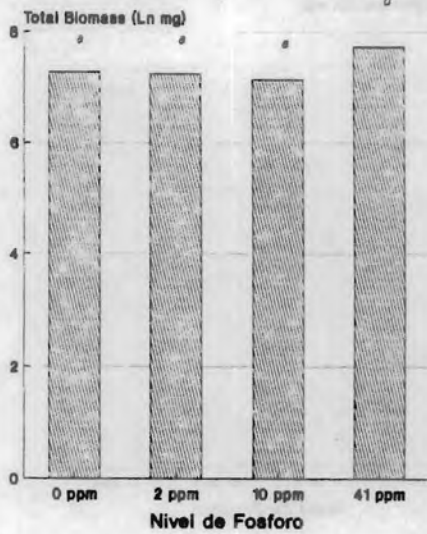
La tasa de asimilación neta (E, Fig. 5.3) es una medida la contribución de las hojas al incremento en biomasa, lo cual nos da idea indirecta de la actividad fotosintética de la planta. *Caesalpinia platyloba* y *Jacquinia pungens* mostraron los valores más pequeños y no presentaron variación en E al variar el fósforo. *Heliocarpus pallidus* presentó la mayor respuesta y en el resto de las especies la

actividad fotosintética incrementó en el tratamiento más rico en fósforo.

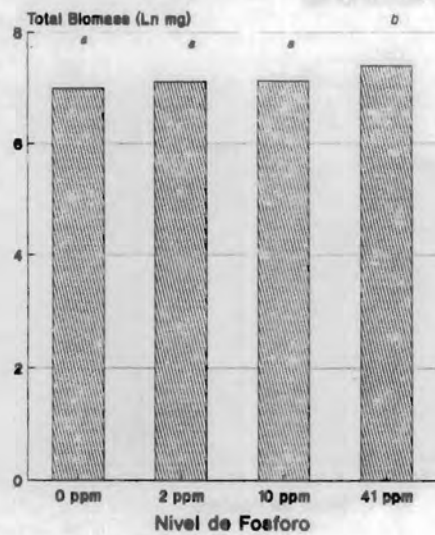
Las respuestas encontradas en la asignación de biomasa, expresadas como la relación raíz:vástago (R/S, Fig 5.4) no muestran diferencias significativas en *Jacquinia pungenes* y en las 2 especies de *Caesalpinia*, el resto de las especies muestra una tendencia a incrementar el valor de R/S al disminuir el nivel de fósforo, siendo más evidente en *Heliocarpus pallidus*. Con excepción de *Cochlospermum vitifolium* y *Heliocarpus pallidus* en 0 ppm, los valores de R/S son menores que uno.

Figura 5.1 Biomasa seca total (mg) de siete especies de plantas que crecieron en concentraciones de fósforo diferentes. Las letras, diferencias significativas $p < 0.05$.

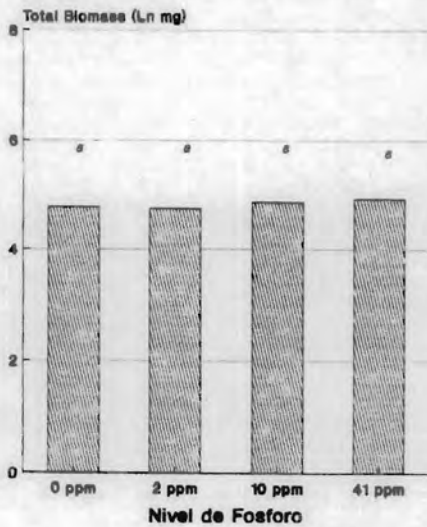
Caesalpinia eriostachys



Caesalpinia platyloba



Jacquinia pungens



Recchia mexicana

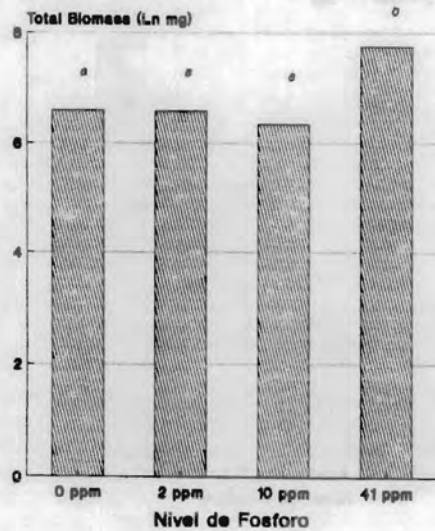


Figura 5.1 (continuación).

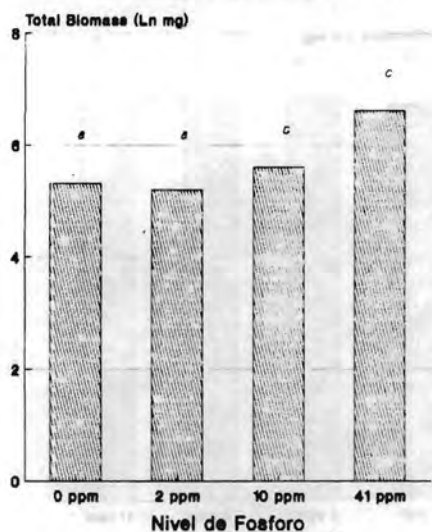
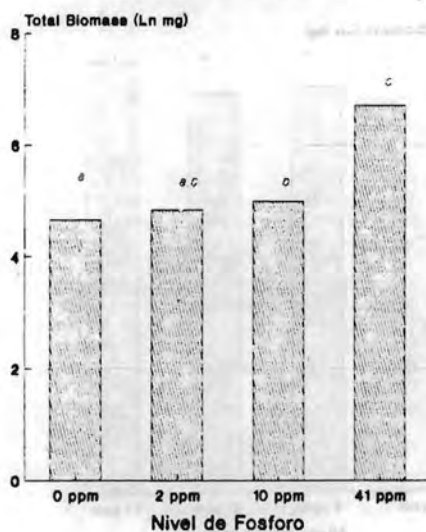
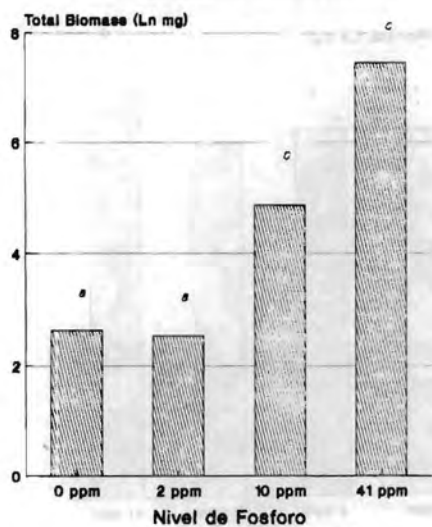
Cochlospermum vitifolium**Cordia alliodora****Heliocarpus pallidus**

Figura 5.2 Tasa relativa de crecimiento (RGR) de diferentes especies de plantas que crecieron en concentraciones de fósforo diferentes. Las letras, diferencias significativas $p < 0.05$.

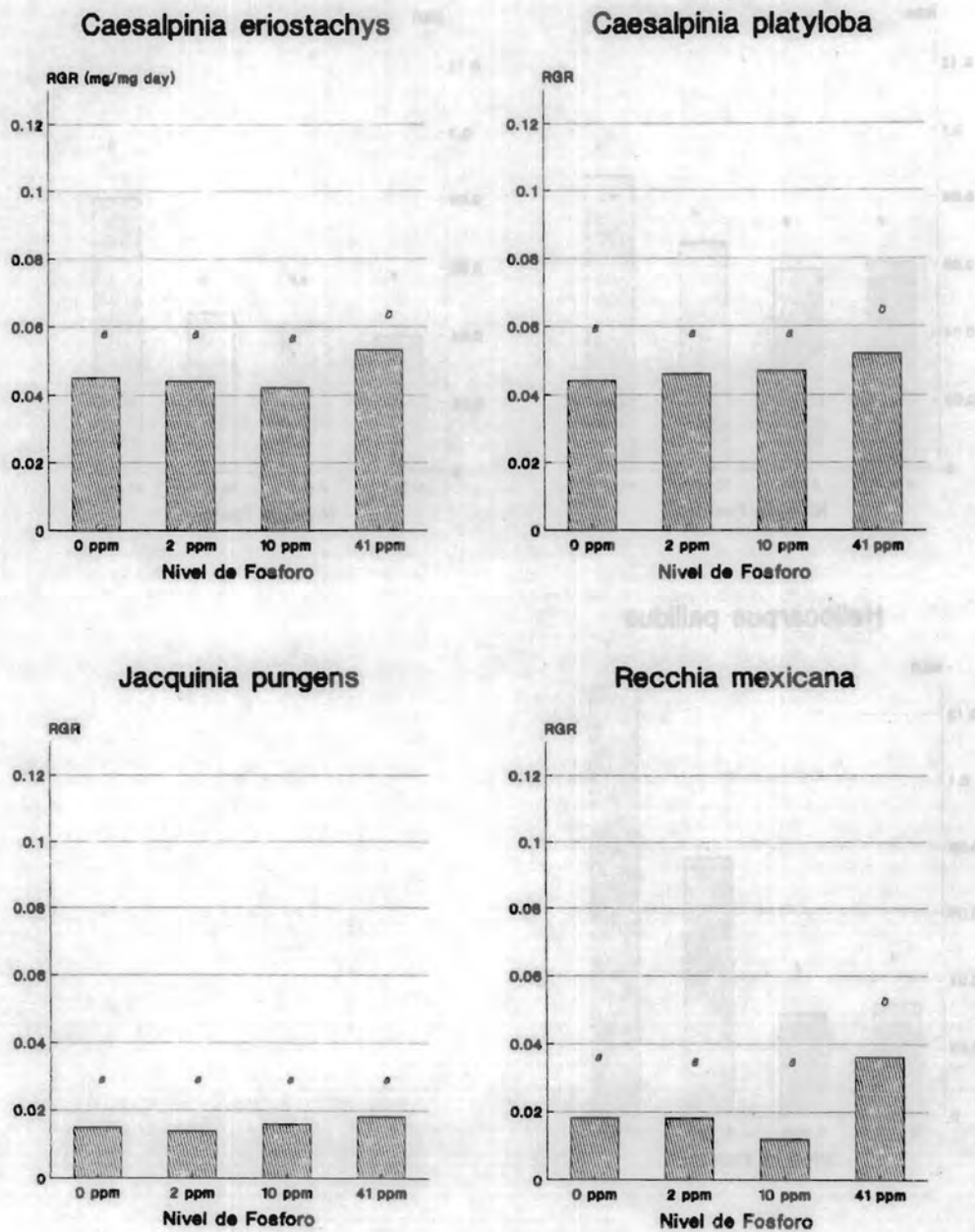


Figura 5.2 (continuación).

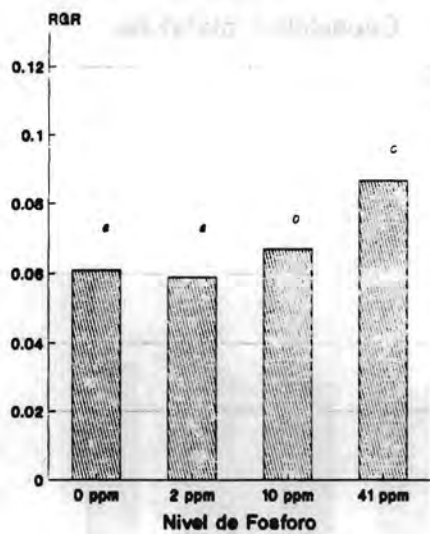
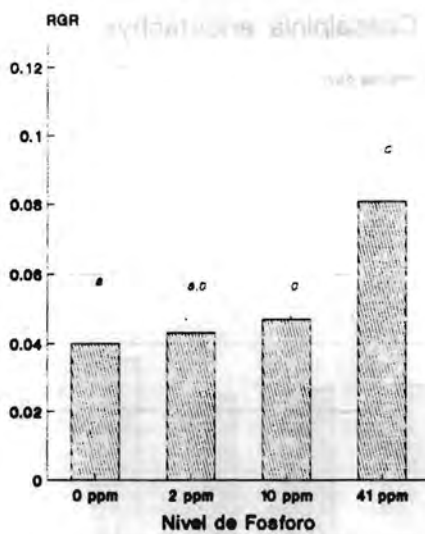
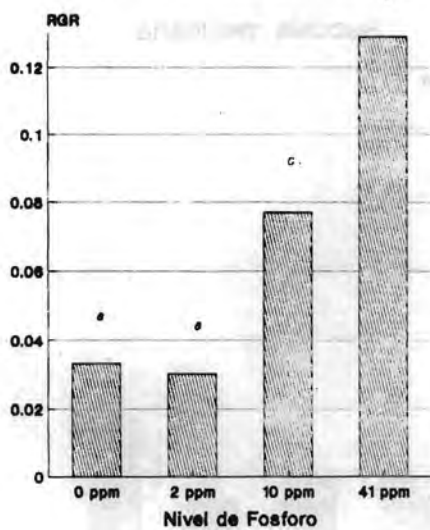
Cochlospermum vitifolium**Cordia alliodora****Heliocarpus pallidus**

Figura 5.3 Tasa de asimilación neta (E) de diferentes especies de plantas que crecieron en concentraciones de fósforo diferentes. Las letras, diferencias significativas $p < 0.05$.

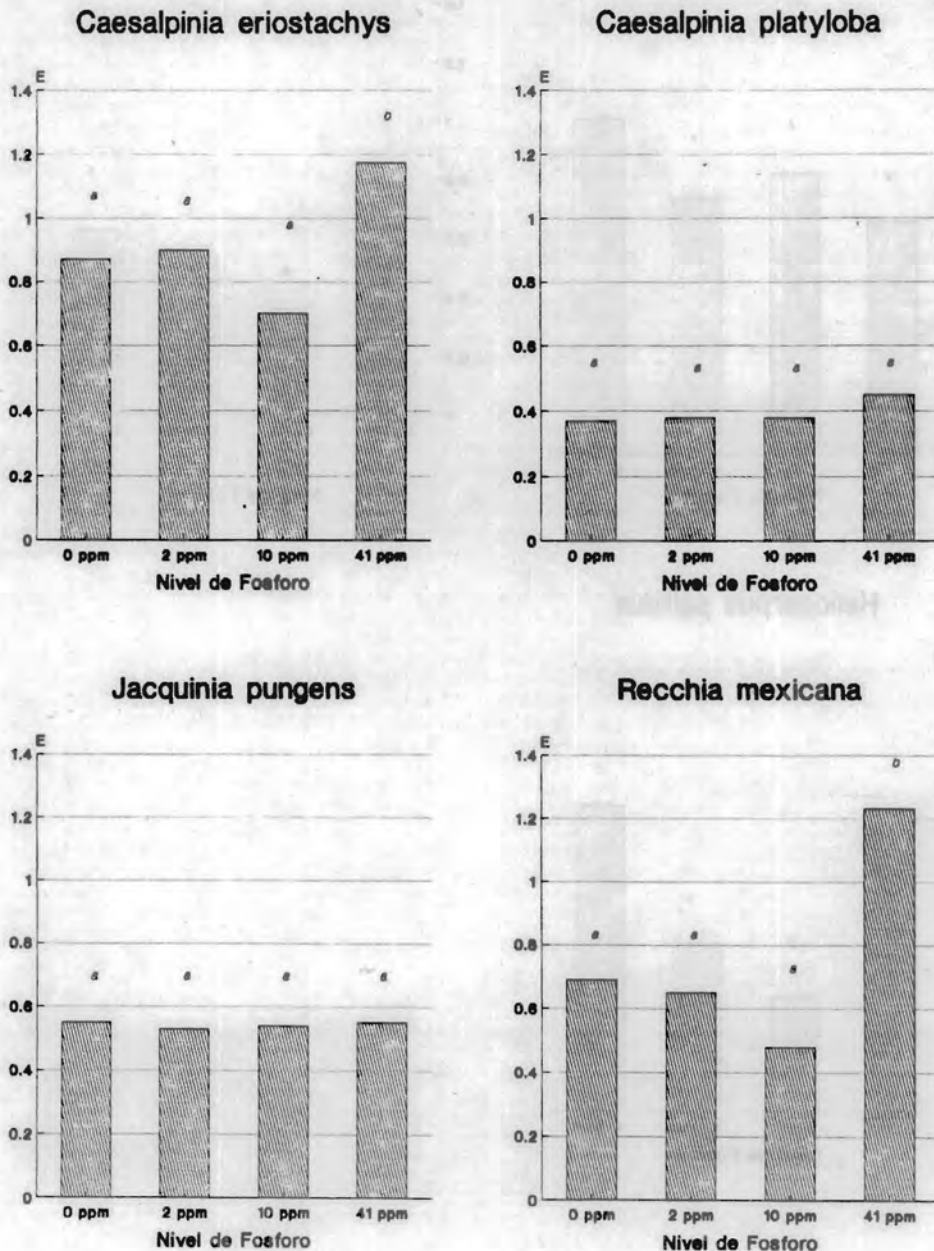
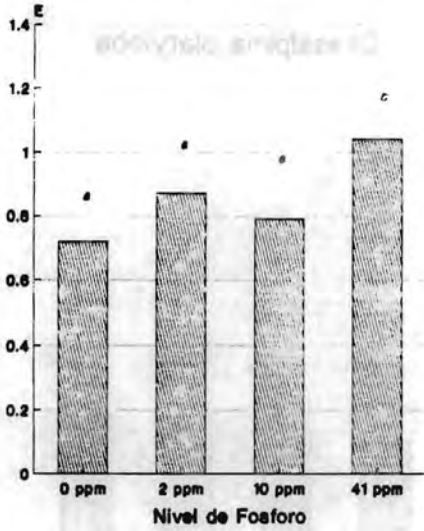
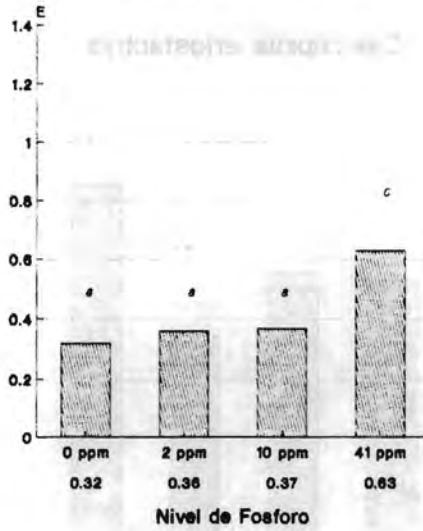


Figura 5.3 (continuación).

Cochlospermum vitifolium



Cordia alliodora



Heliocarpus pallidus

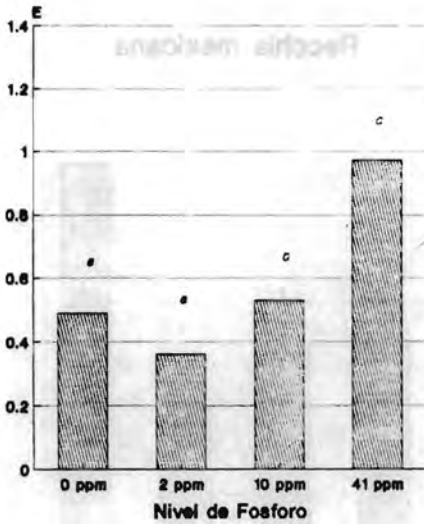


Figura 5.4 Relación raíz/tallo (R/S) de diferentes especies de plantas que crecieron en concentraciones de fósforo diferentes. Las letras, diferencias significativas $p < 0.05$.

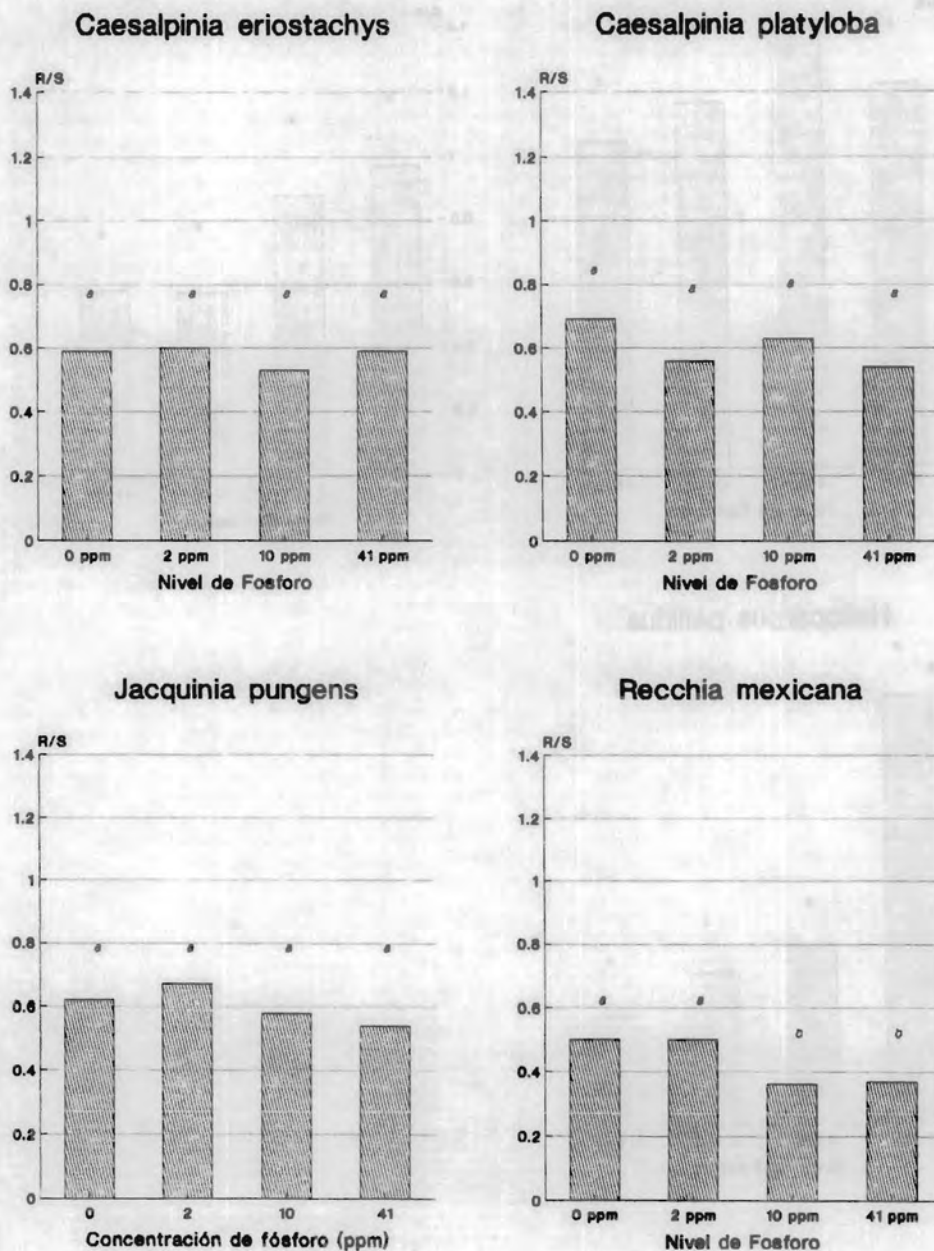
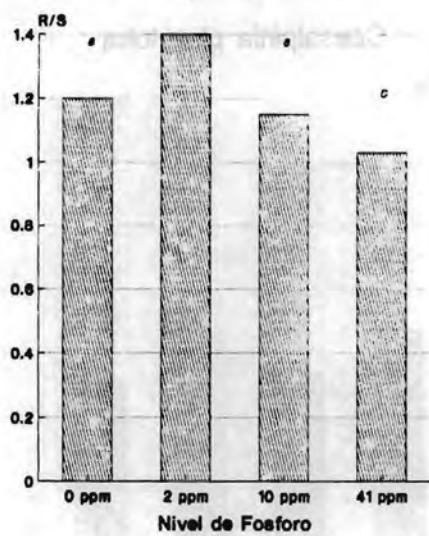
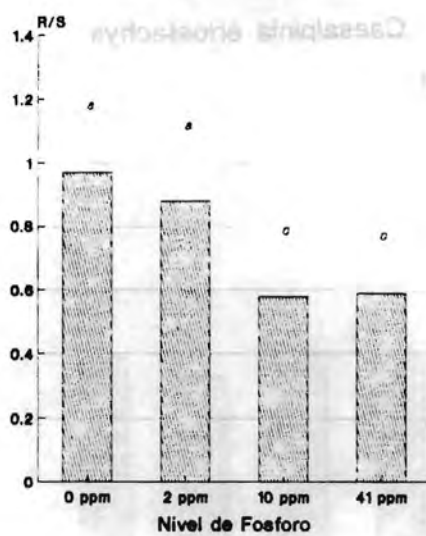
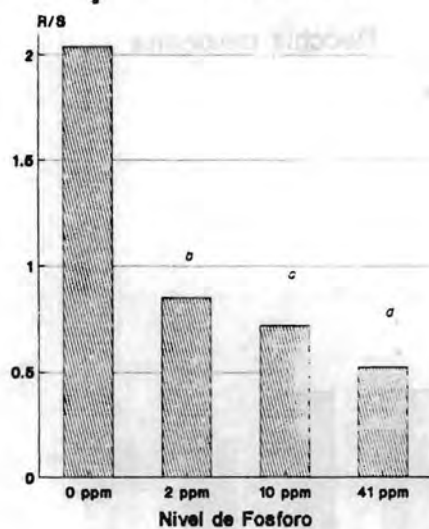


Figura 5.4 (continuación).

Cochlospermum vitifolium**Cordia alliodora****Heliocarpus pallidus**

5.4 Discusión

Los resultados encontrados revelan diferencias en las respuestas de las especies, las cuales pueden ser atribuidas en cierto grado al hábitat que ocupan en la selva.

Se pueden reconocer 2 patrones generales. El primero corresponde a las especies que habitan las partes de selva madura (*Caesalpinia eriostachys*, *Caesalpinia platyloba*, *Jacquinia pungens* y *Recchia mexicana*), las cuales no presentan cambios en RGR y asignación de biomasa, o estos no son muy grandes, y no grandes cambios en su tasa de asimilación neta. En el segundo patrón se encuentran las que habitan sitios abiertos en la selva, (*Cochlospermum vitifolium*, *Cordia alliodora* y *Heliocarpus pallidus*), donde la acumulación de biomasa, la tasa de crecimiento y la tasa de asimilación neta incrementan conforme aumenta el fósforo y la mayor asignación de biomasa a raíces es cuando el fósforo está menos disponible. Estas tres especies habitan en diferentes tamaños de claros en la selva. *Heliocarpus pallidus*, la especie con la mayor respuesta vive en claros más grandes que *Cochlospermum vitifolium* y *Cordia alliodora*, las cuales es frecuente encontrarlas en claros de pequeños a medianos y pueden llegar a permanecer en la selva cuando logran alcanzar el dosel cuando son adultos.

Lo expuesto anteriormente sugiere diferentes estrategias relacionadas con las respuestas plásticas de las especies en ambos ambientes. En el primero las especies parecen mostrar poca o ninguna plasticidad morfológica, pero

con cierta indicación de plasticidad fisiológica, si se considera la respuesta en la tasa de asimilación neta como una indicación de una respuesta en actividad fotosintética de la planta; sin embargo, para su aseveración es necesario realizar mediciones fisiológicas. En el segundo grupo, las especies muestran gran plasticidad morfológica, ya que modifican considerablemente su producción de biomasa y tasa de crecimiento, incrementando su asignación de recursos a las raíces conforme el fósforo disminuye. Además de sugerir no estar adaptadas a ambientes infértiles. Estas estrategias parecen apoyar la teoría desarrollada a partir de estudios con especies de zonas templadas, en relación a las características que presentan las plantas que habitan ambientes pobres vs ricos (Grime 1979, Chapin 1980, 1988; Grime et al. 1986), así como la teoría propuesta para la dinámica de claros en selvas altas perenifolias (Denslow 1980, Martínez-Ramos 1988).

Estudios sobre las respuestas fisiológicas de las especies ayudarían a entender con mayor detalle los mecanismos que las especies adoptan "para" mantener su crecimiento ante variaciones en fósforo. Particular interés resulta el tratar de entender cómo, durante el periodo estudiado, todas las especies no detuvieron su crecimiento en ausencia de fósforo, esto podría estar relacionado con la continua retranslocación de fósforo obtenido vía materna (cotiledones), ya que existe evidencia de que este elemento

es altamente móvil en la planta (Marshner 1986), pero esto aún queda por someter a prueba.

Una forma indirecta que podría indicar el efecto materno en la respuesta al nivel de fósforo es la relación entre el peso seco de las semillas y el grado de respuesta mostrado por las especies estudiadas (Fig. 5.5). Dicha respuesta está calculada como la diferencia del máximo menos el mínimo valor encontrado en la tasa de crecimiento. En la figura se observa una clara tendencia en las especies, donde las especies asociadas a sitios abiertos, las cuales tienen semillas más pequeñas y presumiblemente menor contenido de reservas, responden más a diferentes concentraciones de fósforo. Esto probablemente se debe a las altas velocidades de absorción de recursos características de estas especies. Las semillas con



Figura 5.5. Relación entre el peso de las semillas y la respuesta a la concentración de fósforo. La respuesta se calcula como la diferencia entre el máximo y el mínimo valor encontrado en la tasa de crecimiento. Las especies asociadas a sitios abiertos, las cuales tienen semillas más pequeñas y presumiblemente menor contenido de reservas, responden más a diferentes concentraciones de fósforo.

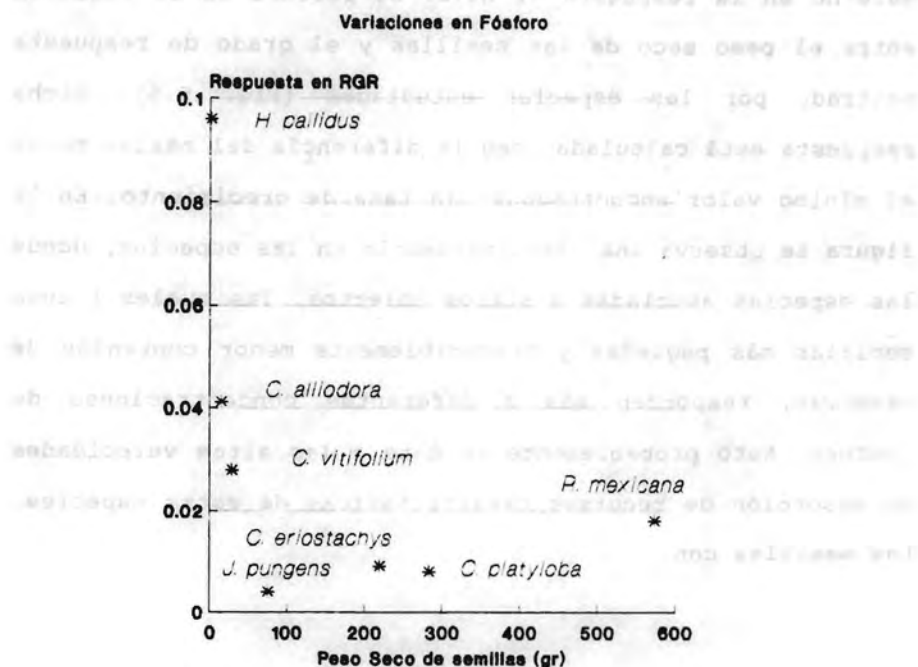


Figura 5.5 Relación entre la respuesta (valor mayor menos el menor) en la tasa relativa de crecimiento (RGR, mg mg/día) en plantas creciendo en diferentes concentraciones de fósforo y el peso seco de las semillas.

mayor peso corresponden a las especies que habitan en la selva madura , las cuales presentaron muy una respuesta pequeña en su tasa de crecimiento (poca respuesta).

Para abordar la compleja dinámica del estudio de comunidades altamente diversas, estudios detallados sobre aspectos edafológicos y de retranslocación de nutrimentos, así como aquellos tendientes a entender cómo las respuestas individuales de las especies a variaciones en recursos, se pueden modificar por la presencia de vecinos, asociaciones simbióticas y herbívoros, serían de gran utilidad.

CAPITULO 6

**EFFECT OF VESICULAR ARBUSCULAR MYCORRHIZAE ON SEEDLING
GROWTH OF FOUR TREE SPECIES FROM THE TROPICAL DECIDUOUS
FOREST IN MEXICO**

6.1. Introduction.

In the last decade important advances have been made in mycorrhiza research in temperate ecosystems in comparison to tropical or subtropical plant communities (Allen 1991, Harley and Smith 1983, Koide 1991). The lack of basic information about mycorrhizae in the tropics still remains the main obstacle to addressing more fundamental questions about the role of mycorrhizae in highly diverse and possibly more complex communities, such as the tropical rain forest and the tropical deciduous forest. In the tropical wet forests, however, there has been some progress in relation to the effect of mycorrhizae on plant growth and succession (Janos 1980a, b, 1987a,b, Mikola 1980). On the contrary, the attention given to the seasonal tropical deciduous forest in North America is extremely scarce. This is surprising in view that 40% of all tropical forest in the world is tropical deciduous forest (Murphy and Lugo 1986), and it has been subject to severe exploitation and destruction.

The research reported here was designed to determine the effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on the growth of seedlings of four coexisting tree species from the tropical deciduous forest in the Pacific Coast of Mexico. This forest is notable for its highly seasonal climate and its high plant diversity (Lott 1985). The species richness

is higher than other Neotropical deciduous forests and has been estimated at 748 plant species (93 species per 1000 m²) (Lott et al. 1987). Climate is remarkably seasonal with average annual temperature of 24.9 °C and average annual (1977-1984) precipitation of 748 mm, 80% of the rain occurs between July and October (Bullock 1986). In this forest the rainy season determines, for most of the species, the favorable growth conditions (Bullock and Solís Magallanes 1990). Unfortunately, research in species establishment and regeneration in tropical deciduous forest is very scarce, however it is reasonable to assume that during the wet season germination and seedling establishment is more likely to occur

Studies conducted with herbaceous plants from temperate regions (Janos 1980, Allen and Allen 1986, Allen 1991) support the idea that plant from different successional stages shows different mycorrhizal dependency. In this respect, it is helpful to study the influence that vesicular-arbuscular mycorrhizae might have on the growth of seedlings from different habitats in the tropical deciduous forest, as a first step towards a more functional understanding of seedling establishment and regeneration in highly diverse and seasonal tropical deciduous ecosystems. Even more, if we consider that distribution and abundance of

adults in a plant community appear to be determined, among other factors, by events occurring during seedling establishment.

6.2 Material and Methods.

The species selected for this investigation were *Caesalpinia eriostachys* Benth. (Leguminosae) and *Pithecellobium mangense* (Jacq.) MacBride (Leguminosae), both species occurring in undisturbed mature parts of the forest, and *Cordia alliodora* DC. (Boraginaceae) and *Ipomoea wolcottiana* Rose (Convolvulaceae) species which tend to occupy disturbed areas of the forest.

Mature seeds of all species were collected from at least 10 different individuals. The seeds were germinated on sterilized pure silica sand inside a greenhouse located at the station, when necessary the seeds were scarified prior to planting to ensure rapid and synchronous germination. Five days after germination the seedlings were transplanted to black plastic bags (20 x 30 cm) filled with a mix of soil and pure silica sand (3:1). Soils at Chamela are young weakly developed entisols on substrates of rhyolite and basalt. Organic matter content is between 3 and 5%. The soil used in this investigation was characterized as sandy loam (64% of sand, 13% loam and 23% clay), with pH between 6.5 to 7.1. (E. Solis personal communication). The soil was sterilized and allowed to rest for two weeks before the beginning of the experiment, as a precaution against

possible phytotoxic effects due to the sterilization process (Rovira and Bowen 1966).

Spores for inoculation were isolated from one year old soil pot-cultures, from the tropical deciduous forest, following the procedure described by Ianson and Allen (1986). Spore identification is still in progress, however the genera *Acaulospora* and *Glomus* were the main groups of spores observed in the pot-cultures. The 5 days old seedlings were placed randomly inside a field greenhouse located in a solarium at the tropical biological stations of Chamela. The seedlings were watered every second day. The design of the experiment comprised 9 replicates per species inoculated with 1000 spores and 9 replicates without any spore addition and one initial and final harvests. Spore washings derived from the pot-cultures, following the procedure described by Koide and Mingguang (1989), were added to both treatments in order to reincorporate to the sterilized soil the non-mycorrhizal soil microorganisms. After 75 days the seedlings were harvested. Three replicates for each treatment were randomly selected, the roots of these replicates were carefully separated from the soil and stained, following the method described by Phillips and Hayman (1970), in order to determine presence of infection. No attempt was made to establish percentage of root

infection. The remaining six replicates were harvested, shoot and root were carefully separated. Total leaf area was determined in a LI-COR 1300 leaf area meter. Roots and shoots were dried at 80 °C for 48 h in order to obtain dry weights. From these data the average dry weights for root and shoot were obtained. Mean relative growth rate (RGR) of each species was determined according to Hunt (1982). The relation between root and shoot dry matter (R/S) was also calculated (Evans 1972, Hunt 1982). Mycorrhizal dependency (MD) (Gerdemann 1974) was calculated as the difference between the average total dry weight of the mycorrhizal inoculated and uninoculated plants and expressed as a percentage of total dry weight of inoculated plants (Plenchette et al. 1983).

Significant differences between the treatments for each measured parameter were tested by analysis of variance, using log-transformed data when necessary to meet assumptions of normality (Zar 1974).

6.3 Results.

Microscopic observations of the inoculated and uninoculated stained roots showed that the former always have mycorrhizae and where the only roots colonized by mycorrhizal fungi.

The influence of the vesicular-arbuscular mycorrhizae on dry weight production for each studied species is shown in Fig. 6.1. Total average dry weight was significantly higher for all species in presence of the mycorrhizae. *Ipomoea wolcottiana* presented the smallest difference, in dry weight, between the mycorrhizal and non-mycorrhizal seedlings.

With respect to the relative growth rate, all the species, except *Ipomoea wolcottiana*, achieved significantly higher rates in presence of mycorrhizae (Fig. 6.2). Leaf area followed a similar trend (Fig. 6.3), *Ipomoea wolcottiana* was the only species non-responsive to the presence of mycorrhizae. In terms of the biomass allocation, the root/shoot ratios did not follow a consistent pattern (Fig. 6.4). *Caesalpinia eriostachys* and *Cordia alliodora* showed similar responses; the root/shoot ratio was significantly smaller in presence of mycorrhizae. The root/shoot ratio achieved by *Ipomoea wolcottiana* did not differ significantly between treatments. *Phithecellobium*

mangense allocated more biomass to roots in presence of the vesicular-arbuscular mycorrhizae. Mycorrhizal dependency is shown in Fig. 6.5. Consistent with the other results, *Ipomoea wolcottiana* was the least dependent species.

The influence of the vesicular-arbuscular mycorrhizae on dry weight production for each studied species is shown in Fig. 6.4. Total average dry weight was significantly higher for all species in presence of the mycorrhizae. *Ipomoea wolcottiana* presented the smallest difference in dry weight between the mycorrhizal and non-mycorrhizal conditions. This is expected as the relative growth rate of all the species except *Ipomoea wolcottiana* and *Sida acuta* significantly higher rates in presence of mycorrhizae (Fig. 6.5). *Ipomoea* also followed a similar trend (Fig. 6.5). *Ipomoea wolcottiana* was the only species non responsive to the presence of mycorrhizae in terms of the biomass allocation. The root:shoot ratio did not follow a consistent pattern (Fig. 6.4). *Cassipouira verticillata* and *Sida acuta* showed similar responses: the root:shoot ratio was significantly higher in presence of mycorrhizae. The root:shoot ratio achieved by *Ipomoea wolcottiana* did not differ significantly between treatments. *Phaseolus*

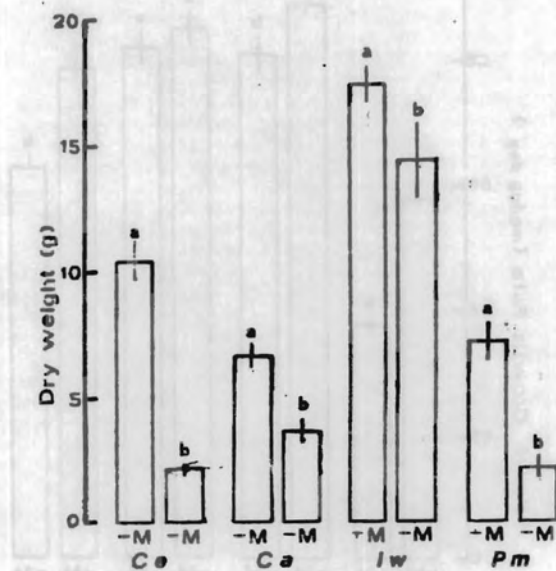


Figure 6.1 Total average dry weight achieved by the tree seedling species *Caesalpinia eriostachys* (Ce), *Cordia alliodora* (Ca), *Ipomoea wolcottiana* (Iw) and *Pithecellobium mangense* (Pm) in presence and absence of vesicular arbuscular mycorrhizae. Vertical bars shown standar deviations. Different letters indicate a significant difference between treatments at the $P < 0.05$ level.

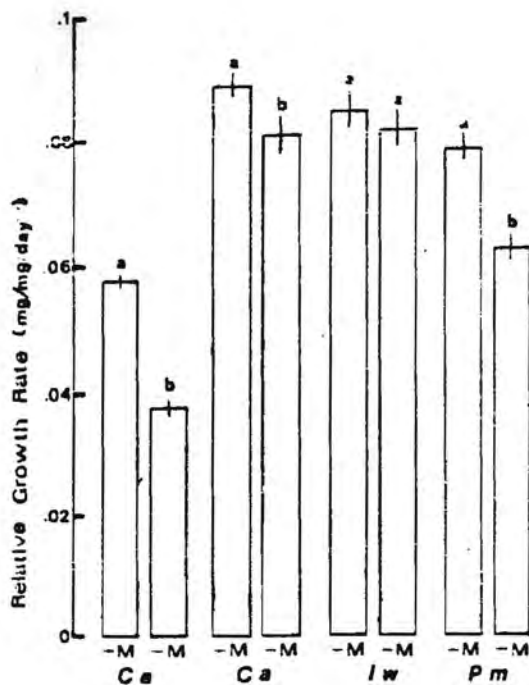


Fig. 6.2 Relative growth rate achieved by *Caesalpinia eriostachys* (Ce), *Cordia alliodora* (Ca), *Ipomoea wolcottiana* (Iw) and *Pithecellobium mangense* (Pm) in presence and absence of vesicular arbuscular mycorrhizae. Vertical bars shown standard deviations. Different letters indicate a significant difference between treatments at the $P < 0.05$ level.

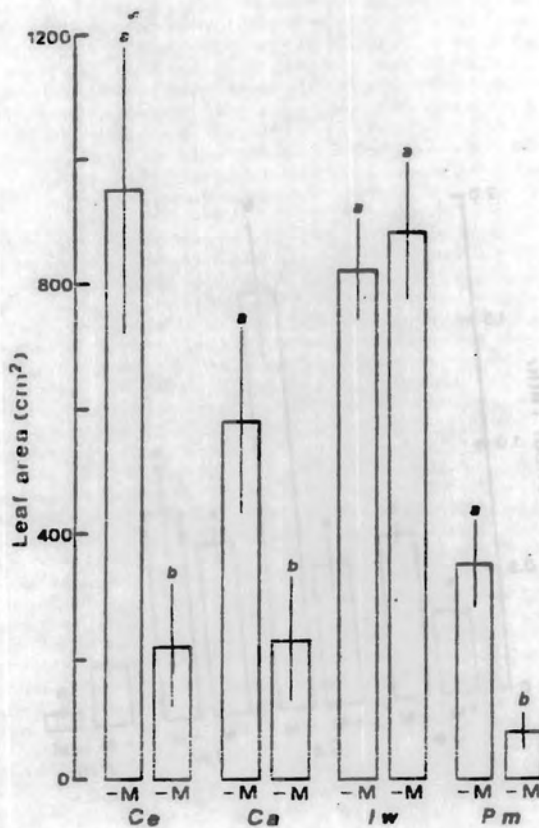


Fig. 6.3 Average total leaf area achieved by *Caesalpinia eriostachys* (Ce), *Cordia alliodora* (Ca), *Ipomoea wolcottiana* (Iw) and *Pithecellobium mangense* (Pm) after 75 days growing inside a greenhouse in presence and absence of vesicular arbuscular mycorrhizae. Vertical bars shown standard deviations. Different letters indicate a significant difference between treatments at the $P < 0.05$ level.

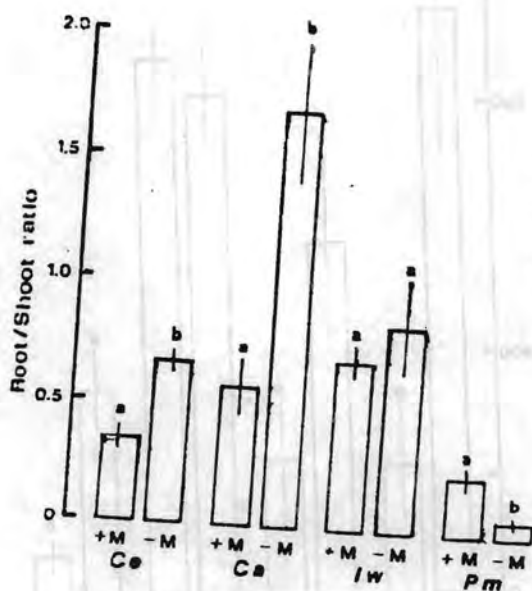


Fig. 6.4 Average root/shoot ratio attained by mycorrhizal and non mycorrhizal 75 old seedlings of *Caesalpinia eriostachys* (Ce), *Cordia alliodora* (Ca), *Ipomoea wolcottiana* (Iw) and *Pithecellobium mangense* (Pm) in presence and absence of vesicular arbuscular mycorrhizae. Vertical bars shown standard deviations. Different letters indicate a significant difference between treatments at the $P < 0.05$ level.

e.4 Discussion

The results of this investigation revealed consistent differences among co-occurring tropical deciduous forest seedling species growing in presence and absence of vesicular-arbuscular mycorrhizae. The species occupying

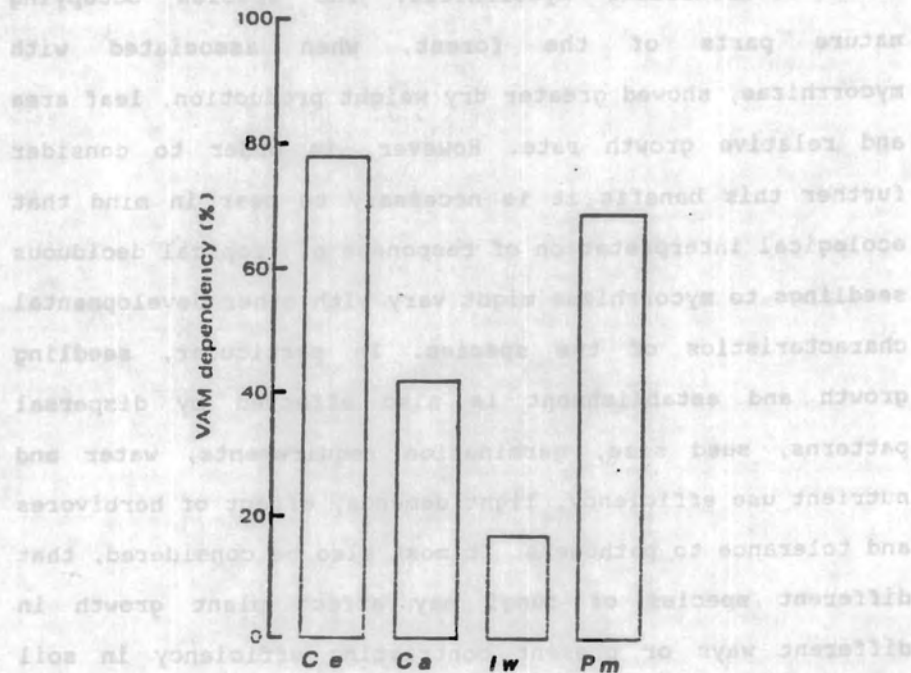


Fig. 6.5 Vesicular-arbuscular mycorrhizae dependency of tree-seedlings from the tropical deciduous forest. *Caesalpinia eriostachys* (Ce), *Cordia alliodora* (Ca), *Ipomoea wolcottiana* (Iw) and *Pithecellobium mangense* (Pm)

6.4 Discussion

The results of this investigation revealed consistent differences among co-occurring tropical deciduous tree-seedlings species growing in presence and absence of vesicular-arbuscular mycorrhizae. The species occupying mature parts of the forest, when associated with mycorrhizae, showed greater dry weight production, leaf area and relative growth rate. However, in order to consider further this benefit it is necessary to bear in mind that ecological interpretation of responses of tropical deciduous seedlings to mycorrhizae might vary with other developmental characteristics of the species. In particular, seedling growth and establishment is also affected by dispersal patterns, seed size, germination requirements, water and nutrient use efficiency, light demands, effect of herbivores and tolerance to pathogens. It must also be considered, that different species of fungi may affect plant growth in different ways or present contrasting efficiency in soil resource capture and utilization (Allen 1991, Koide 1991). In addition, the cost-benefit related with the association must be evaluated comparatively in both disturbed and undisturbed tropical habitats.

It has been documented that mycorrhizal associations can increase the plant resources capture (mainly phosphorus) (Safir 1987, Allen & Allen 1986, Trend et al 1989, Allen

1991). As a consequence, the carbon fixation is also increased (Levy and Krikun 1980, Trent et al 1989). Both higher resource uptake and faster photosynthetic rates promote plant yield, growth and possibly a modification of dry matter allocation. The benefit of mycorrhizae, in terms of biomass production, relative growth rate and leaf area were evident, for those species from mature forest but non-significant for the pioneer species.

Plant ecological theory predicts that plants from habitats poor in soil resources show a higher dry weight allocation to roots (Chapin 1980, 1988, Grime 1979). On the contrary, plants from nutrient-rich soils allocate more biomass to the above-ground structures. The effect of mycorrhizae on dry matter allocation patterns in environments with contrasting mineral nutrient availability is unclear (Allen 1991). In this study, the influence of the mycorrhizae had a mixing effect on biomass allocation to roots and shoots. The only species that did not showed significant differences between the mycorrhizal treatments was *Ipomoea wolcottiana*, species associated with disturbed parts of the forest.

Variable mycorrhizal dependency (Fig. 6.5) was showed by the species, higher dependency was attained by the species from mature forest. A gradient of dependency (from

low to high) in relation to habitat preference (from close to open sites) could be established as follows: *Caesalpinia eriostachys*, *Pithecellobium mangense*, *Cordia alliodora* and *Ipomoea wolcottiana*. From studies conducted in temperate and tropical species, it has been suggested that the species from late seral stages tend to show the highest requirement of mycorrhizal association (Janos 1980a, b, 1987, Allen and Allen 1986, 1990, Allen 1991). The results obtained here appear to support this hypothesis. In addition, the relationship between the relative growth rate and mycorrhizal dependency appears to indicate that the seedlings with slow rate also were more dependent on the mycorrhizae. This relationship, however, needs to be tested further.

Most tropical studies on mycorrhizae have been conducted in tropical rain forest, there is no documentation about tropical environments where the seasonal water restriction appears to suggest the relevance of mycorrhizae in water and nutrient uptake. More investigations are needed in this kind of forest in order to evaluate the role of mycorrhizae in seedling establishment and growth and the influence of mycorrhizae in forest regeneration and diversity of plant species.

The study presented here is the first one that provide information related with the importance of mycorrhizal associations in the growth of species from a tropical deciduous forest. It remains to be tested if mycorrhizal dependency varies as the phosphorous availability of the soil changes (Habte and Manjunath 1991). In addition, we also must investigate whether mycorrhizal dependency changes with other plant growth responses to resource supply, such as water or light availability.

CAPITULO 7

DISCUSION GENERAL

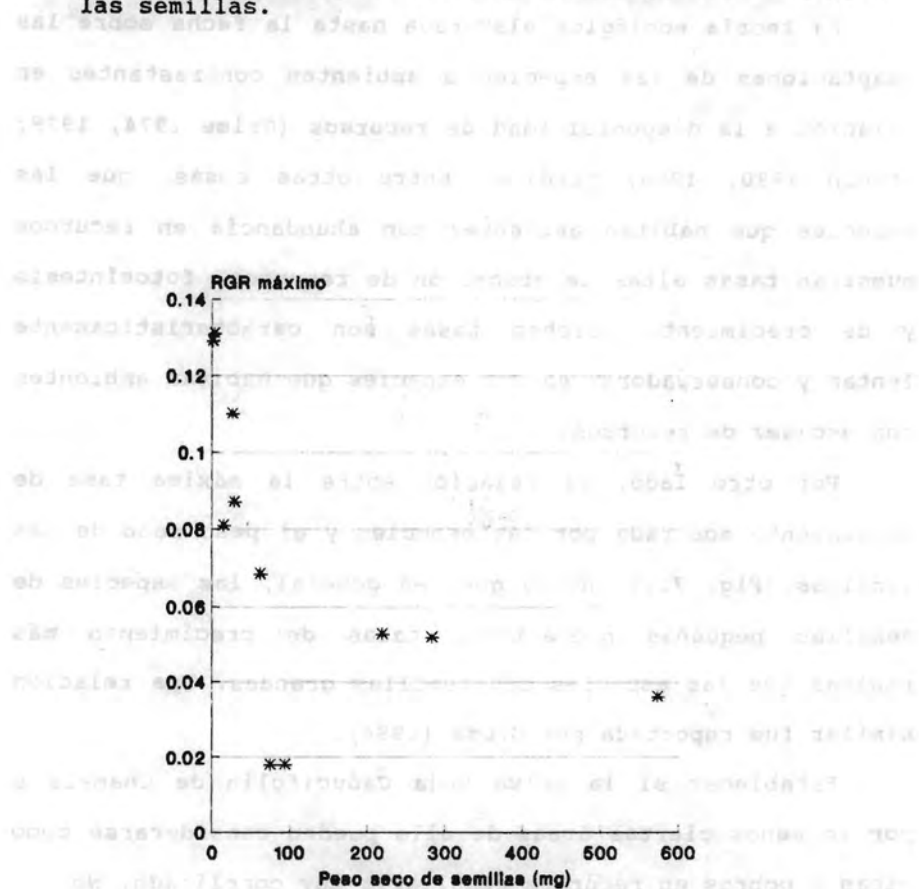
7.1 Discusion general.

La teoría ecológica elaborada hasta la fecha sobre las adaptaciones de las especies a ambientes contrastantes en relación a la disponibilidad de recursos (Grime 1974, 1979; Chapin 1980, 1988) predice, entre otras cosas, que las especies que habitan ambientes con abundancia en recursos muestran tasas altas de absorción de recursos, fotosíntesis y de crecimiento. Dichas tasas son característicamente lentas y conservadoras en las especies que habitan ambientes con escasez de recursos.

Por otro lado, la relación entre la máxima tasa de crecimiento mostrada por las especies y el peso seco de las semillas (Fig. 7.1) indica que, en general, las especies de semillas pequeñas presentaron tasas de crecimiento más rápidas que las especies con semillas grandes. Una relación similar fue reportada por Gross (1984).

Establecer si la Selva Baja Caducifolia de Chamela o por lo menos ciertas áreas de ella pueden considerarse como ricas o pobres en recursos resultaría muy complicado. No sólo debe tomarse en cuenta la gran heterogeneidad característica de los lugares naturales, sino además el hecho que en muchas ocasiones existen variaciones en función del recurso o la combinación de ellos, así como de la estacionalidad y las características de la vegetación (como estructura y diversidad de especies). Por tales razones la aplicación de la teoría desarrollada a partir de estudios con plantas de ambientes templados no puede ser directa. En

Figura 7.1 Máxima tasa de crecimiento (mg/mg día) presentada por las especies y su relación con el peso seco (mg) de las semillas.



general, se han considerado a los sitios abiertos como lugares con mayor abundancia de recursos (Martínez-Ramos et al. 1990). Para esta discusión, se considerará a las plantas que habitan los sitios maduros en la selva como especies adaptadas a una menor disponibilidad de recursos respecto a las especies que ocupan sitios abiertos, aunque esto no necesariamente implique que las primeras habiten en ambientes pobres.

Las plantas con tasas de crecimiento lentas son más comunes en sitios con deficiencias en recursos que en lugares potencialmente productivos. Generalmente se considera que estas plantas presentan menor plasticidad morfológica y fisiológica que aquellas con tasas de crecimiento potencialmente rápidas (Grime et al. 1986). Sin embargo, esto depende de qué características se consideran para evaluar la plasticidad (Robinson y Rorison 1988, Robinson 1991); de ahí que una especie que se considera como no plástica morfológicamente puede serlo fisiológicamente.

En los experimentos realizados en este estudio, las especies mostraron diferentes grados de plasticidad. *Jacquinia pungens* podría considerarse como no-plástica, ya que su crecimiento y patrón de asignación de biomasa no responden a variaciones en fósforo. Dado que esta especie mantiene sus hojas durante la sequía y es caducifolia en una parte de la época lluviosa se podría sugerir una alta tolerancia a condiciones extremas de escasez tanto en fertilidad como de disponibilidad de agua. *Caesalpinia*

eriosachys y *Caesalpinia platyloba*, presentaron poca plasticidad en la tasa de crecimiento y asimilación mismas que no mostraron plasticidad en la asignación de biomasa (R/S). Por las respuestas mostradas por *Celaenodendron mexicanum* esta especie podría considerarse como tolerante a la sombra. Esta especie se caracteriza por formar pequeños manchones uniespecíficos en la selva. Por la forma de su copa, la intensidad de luz en el sotobosque es baja. Es común encontrar en el sotobosque individuos pequeños de la especie y, en años favorables, algunas plántulas.

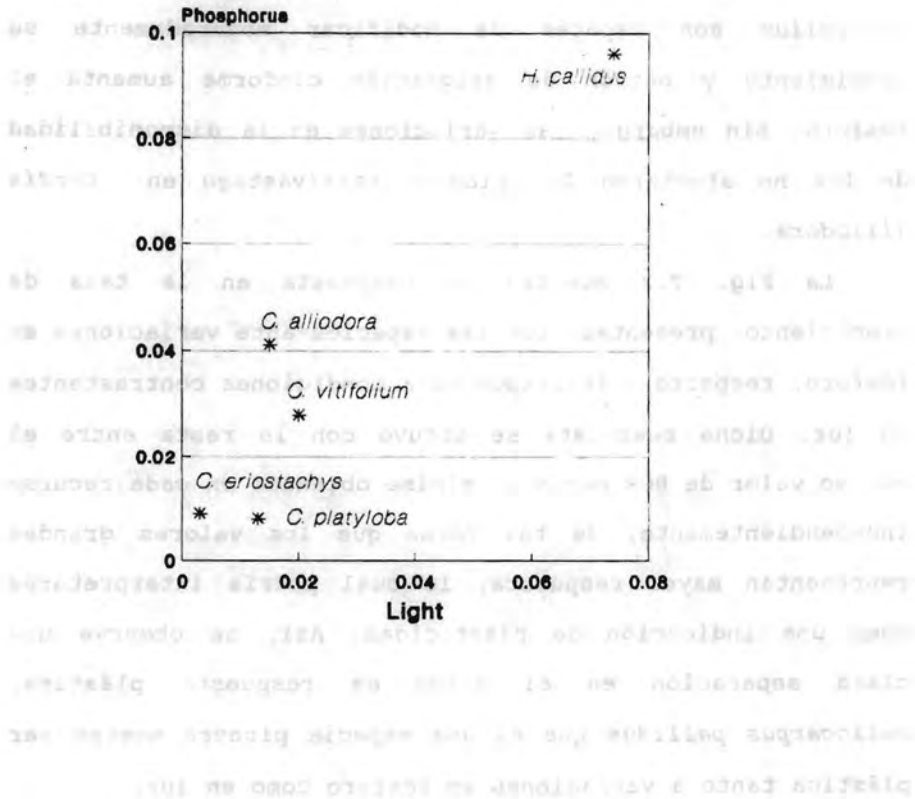
Caesalpinia eriosachys es el árbol más abundante y ampliamente distribuido en la selva, contribuye en un 37% a la biomasa total en pie (Lott et al. 1987, Martínez-Yrizar et al. 1992). Probablemente parte de su éxito se deba a que tolera un amplio rango tanto de fósforo como de luz, presentando en algunos casos, diferentes tasas de asimilación neta y en otros diferente morfología de sus hojas, sin modificar sustancialmente su crecimiento. Esta especie se beneficia por asociaciones micorrízicas y tiene un patrón de ramificación que le permite explorar y explotar un volumen de suelo grande.

En especies pioneras es de esperarse una gran plasticidad morfológica. Esta tendencia se mantuvo, tanto para la tasa de crecimiento como para la relación raíz/vástago, en las especies que habitan lugares abiertos grandes (*Apoplanesia paniculata* e *Ipomoea wolcottiana*). *Apoplanesia paniculata* es una de las 10 especies que más

contribuyen en la biomasa en pie de la selva (Martínez-Yrizar et al. 1992), esto podría deberse en parte a su plasticidad morfológica. Por otro lado, los estudios que aquí se reportan revelan que las especies asociadas a sitios abiertos pequeños, como *Cordia alliodora* y *Cochlospermum vitifolium* son capaces de modificar moderadamente su crecimiento y patrón de asignación conforme aumenta el fósforo. Sin embargo, las variaciones en la disponibilidad de luz no afectaron la relación raíz/vástago en *Cordia alliodora*.

La Fig. 7.2 muestra la respuesta en la tasa de crecimiento, presentada por las especies ante variaciones en fósforo, respecto a la respuesta a condiciones contrastantes de luz. Dicha respuesta se obtuvo con la resta entre el máximo valor de RGR menos el mínimo obtenido en cada recurso independientemente, de tal forma que los valores grandes representan mayor respuesta, lo cual podría interpretarse como una indicación de plasticidad. Así, se observa una clara separación en el grado de respuesta plástica, *Heliocarpus pallidus* que es una especie pionera mostró ser plástica tanto a variaciones en fósforo como en luz,

Figura 7.2 Respuesta en la tasa de crecimiento (valor máximo menos valor mínimo) mostrada por las especies al crecer en diferentes concentraciones de fósforo en relación a la respuesta a intensidades de luz contrastantes.



Cordia alliodora y *Cochlospermum vitifolium*, que habitan en claros pequeños y toleran cierto grado de sombra, presentaron una plasticidad morfológica intermedia. Las especies con menor plasticidad a variaciones en ambos recursos fueron *Caesalpinia eriostachys* y *Caesalpinia platyloba*, estas especies son parte de la vegetación madura de la selva. Tienen un sistema de ramificación profundo con raíces gruesas, con gran eficiencia evaluada como el gasto en raíces versus área foliar (Fig. 3.6).

En los experimentos realizados con micorrizas se hizo evidente que éstas influyen diferencialmente en el crecimiento y asignación de recursos de las especies: en las especies de la selva madura existe una mayor dependencia micorrízica. De lo anterior la pregunta que emerge y, que aún no se ha abordado es: si las micorrizas pueden modificar las respuestas plásticas de las especies y de qué forma lo harían.

Las comunidades naturales están sujetas a un continuo cambio, el cual puede deberse tanto a la propia dinámica de la comunidad como a las presiones humanas dadas por la explotación de recursos. Parece lógico suponer que en ese cambio continuo, los recursos disponibles para las plantas también muestren modificaciones, mismas que a su vez influyen en la dinámica de la comunidad. De modo que, conocer la capacidad de respuesta de una especie a diferentes disponibilidades de recursos permite contar con

herramientas predictivas relacionadas con la probabilidad de éxito de una especie cuando los recursos varían. Esto cobra especial interés si consideramos que la acelerada destrucción de los ecosistemas tropicales impone un cambio dramático en la disponibilidad de recursos para las plantas.

En los experimentos realizados con especies de hierba en donde se manipula la disponibilidad de nutrientes en las raíces y se mide el crecimiento y la supervivencia de las plantas, se ha observado que las plantas responden de manera diferente a la disponibilidad de nutrientes en las raíces y en las hojas. En particular, se ha observado que las plantas responden de manera diferente a la disponibilidad de nutrientes en las raíces y en las hojas.

En los experimentos realizados con especies de hierba en donde se manipula la disponibilidad de nutrientes en las raíces y se mide el crecimiento y la supervivencia de las plantas, se ha observado que las plantas responden de manera diferente a la disponibilidad de nutrientes en las raíces y en las hojas. En particular, se ha observado que las plantas responden de manera diferente a la disponibilidad de nutrientes en las raíces y en las hojas.

En los experimentos realizados con especies de hierba en donde se manipula la disponibilidad de nutrientes en las raíces y se mide el crecimiento y la supervivencia de las plantas, se ha observado que las plantas responden de manera diferente a la disponibilidad de nutrientes en las raíces y en las hojas. En particular, se ha observado que las plantas responden de manera diferente a la disponibilidad de nutrientes en las raíces y en las hojas.

LITERATURA CITADA

- Allen, M.F. 1991. *The Ecology of Mycorrhizae*. Cambridge University Press
- Allen, E.B. and M.F. Allen. 1986. Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizas and competition. *New Phytologist* 104: 559-571.
- Allen, E.B. and M.F. Allen. 1988. Facilitation of succession by the non mycotrophic *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh site : effects of mycorrhizal fungi. *Amer. J. Bot.* 75(2): 257-266.
- Allen, E.B. and Allen, M.F. 1990. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. In: Grace J.B., Tilman G.D. (eds) *Perspectives in Plant Competition*. Academic Press, New York, pp 367-389.
- Ahmadjian, V. and Paracer S. 1986. *Symbiosis: An introduction to biological associations*. University Press of New England.
- Augspurger, C. K. 1984. Light requirements of Neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795.
- Baylis, G.T.S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in roots systems derived from it. In: *Endomycorrhizas* Saunders, F. E. Mosse B. and Tinker P. B. (Eds). 373-389. Academic Press. London.
- Barker, S.B., Cumming G, Horsfield L. 1973. Quantitative morphology of the branching structure of trees. *Journal of Theoretical Biology* 40:33-43
- Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. *Encyclopedia of Plant Physiology* 12A: 57-108.
- Bloom, A.J., Chapin III, F.S. and Mooney, H.A. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 261-285.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics* 13: 115-155.
- Bradshaw, A.D. 1973. Environment and phenotypic plasticity. *Brookhaven Symposia in Biology* 25: 75-94.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and Trends in the Shouth Coastal Region of Mexico. *Arch. Met. Geoph. Biocl.*, B 36: 297-316.
- Bullock, S.H. and Solis-Magallanes, A. 1990. Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica* 22 (1): 22-35
- Caldwell, M.M. 1987. Plant Architecture and Resource Competition In: Schulze E.D., Zwölfe H (eds) *Ecological Studies* Vol. 61 Springer-Verlag Berlin, pp 164-179
- Caldwell, M.M. 1988. Plant root systems and competition. In: Greuter W, Zimmer B (eds) *Proceedings of the XIV International Botanical Congress*. Koeltz, Königstein/Taunus, pp 385-404

- Caldwell, M.M., Richards J.H. 1986. Competing root systems: morphology and models of absorption. In: Givinish, T. J. (ed.), *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, pp 251-273.
- Campbell, B.D. and Grime, J.P. 1989. A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. *New Phytologist* 261-267.
- Causton, D.R., Venus J.C. 1981. *The biometry of plant growth*. Edward Arnold, London.
- Chapin, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 233-260.
- Chapin, F.S. 1988. Ecological aspects of plant mineral nutrition. *Advances in Mineral Nutrition* 3: 161-191.
- Corré, W. 1983. Growth and morphogenesis of sun and shade plants. I. The influence of light intensity. *Acta Botanica Neerlandica* 32: 49-62.
- Crick, J.C. and Grime, J.P. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist* 107: 403-414.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47-55.
- Evans, G.C. 1972. *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. Blackwell Sci Pub, Oxford London.
- Fitter, A.H. 1978. Influence of mycorrhizal infection on competition for phosphorus and potassium by two grasses. *New Phytol.* 79: 119-125.
- Fitter, A.H. 1982. Morphometric analysis of root systems: application of the technique and influence of soil fertility on root system development in two herbaceous species. *Plant, Cell and Environment* 5: 313-322.
- Fitter, A.H. 1985. Functional significance of root morphology and root system architecture. In: Fitter, A.H. Atkinson D.J., Read D.J., Usher M.B. (eds) *Ecological Interactions in Soil* Special Publication of the British Ecological Society No.4 Blackwell, Oxford pp 87-106.
- Fitter, A.H. 1986. Spatial and temporal patterns of root activity in a species-rich alluvial grassland. *Oecologia* 69: 594-599
- Fitter, A.H. 1987. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. In: Rorison I.H., Grime, J.P., Hunt R, Hendry G.A.F., Lewis, D.H. (eds) *Frontiers of Comparative Plant Ecology*, *New Phytologist* 106: Academic Press, London, pp 61-77
- Gerdemann, J.W. 1974 Vesicular-arbuscular mycorrhiza. In: Torrey J.G., Clarkson D.T. (eds) *The development and function of roots*. Academic Press, London, pp 575-591
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*. 111: 1169-1194.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation Processes*. John Wiley, Chichester.

- Grime, J.P. 1981. Plant strategies in shade. In: *Plants and the daylight spectrum*. H. Smith (Ed.) pp. 159-186. Academic Press, London.
- Grime, J. P. 1991. Nutrition, environment and plant ecology: an overview. In: *Plant Growth: Interactions with nutrition and environment*. J.R. Porter and D. W. Lawlor, (Eds.) Cambridge University Press, England.
- Grime, J.P., Hunt R. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 393-422.
- Grime, J.P.; Crick, J.C. and Rincón, J.C. 1986. The ecological significance of plasticity. In: Jennings, D. H. and A. J. Trewavas (Eds.) *Plasticity in Plants*. The company of biologists limited, University of Cambridge, England.
- Gross, K.L. 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72: 369-387.
- Habte, M. and Manjunath, A. 1991 Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species *Mycorrhiza* 1:3-12
- Harley J.L. and Smith S.E. 1983 *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London.
- Hewitt, E.J. 1966. *Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition*. 2nd. Edn. Commonwealth Agricultural Bureaux Communication 22. Farnham Royal, Buckinghamshire, England.
- Horsfield, K. and Cumming, G. 1976. Morphology of the bronchial tree in the dog. *Respiration Physiology* 26: 173-182.
- Horsfield, K., Relea, F.G. and Cumming G. 1976. Diameter, length and branching ratios in the bronchial tree. *Respiration Physiology* 26: 351-356
- Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves: The functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold, London.
- Ianson, D.C. and Allen, M.F. 1986. The effects of soil texture on extraction of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungal spores from arid sites. *Mycologia* 78: 164-168.
- Janos, D.P. 1980a. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12 (Supplement): 56-64.
- Janos D.P. 1980b. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61: 151-162.
- Janos, D.P. 1987a. Roles of mycorrhizae in nutrient cycling and retention in tropical soils and organic matter. *INTECOL Bulletin* 14: 41-44.
- Janos, D.P. 1987b. VA mycorrhizas in humid tropical ecosystems. In: *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*, G. R. Safir, ed. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Jarvis P.G. and Jarvis M.S. 1964. Growth rates of woody plants. *Physiologia Plantarum* 17: 654-666.
- Koide, R.T. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytol* 117: 365-386

- Koide, R.T. and Mingguang, L. 1989. Appropriate controls for vesicular-arbuscular mycorrhiza research. *New Phytologist* 111: 35-44
- Körner, Ch and Renhardt U. 1987. Dry matter partitioning and root length/leaf area ratios in herbaceous perennial plants with diverse altitudinal distribution. *Oecologia* 74: 411-418
- Kozlowski T.T., Kramer P.J. and Pallardy S.G. 1991 *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press. San diego, California.
- Kummerow, J. Castellanos. J. Maass, M. and Larigauderie A. 1990. Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90:73-80
- Levy, Y. and Krikun, K. 1980. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza in Citrus jambhir water relations. *New Phytologist* 85: 25-32.
- Lott, E. 1985. *Listado florístico de la estación de biología Chamela, Mexico*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lott, E. Bullock, S.H. and Solís-Magallanes, J.A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- Marshall, B. and Porter, J.R. 1991. Plant-soil relationships: acquisition of mineral nutrients by roots from soils. In: *Plant Growth: Interactions with nutrition and environment*. J.R. Porter and D. W. Lawlor, (Eds.) Cambridge University Press, England.
- Marshner H. 1986. *Mineral nutrition of higher plants*. Academic Press London.
- Martínez-Ramos M., Alvarea-Buylla E., Sarukhan J. and Piñero D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76: 700-716.
- Martínez-Yrzar, A. 1980. *Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Martínez-Yrizar, A., Sarukhan, J., Pérez-Jiménez, A., Rincón, E., Maass, J.M., Solís-Magallanes, A. and Cervantes, L. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology* 8: 87-96.
- McNaughton, S.J., Folsom, T.C., Lee, T., Park, F., Price, C., Roeder, D., Schmits, J. and Stockwell, D. 1974. Heavy metal tolerance in *Typha latifolia* without the evolution of tolerant races. *Ecology* 47: 1163-1165.
- Mikola, P. 1980. *Tropical Mycorrhiza Research*. Clarendon Press, Oxford. pp 270
- Mosse, B. 1973. Advances in the study of vesicular arbuscular mycorrhiza. *Annual Review of Phytopathology* 11:171-196
- Murphy, P.G., Lugo, A.E. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.

- Packham, J.R. and Willis A. J. 1977. The effects of shading on *Oxalis acetosella*. *Journal of Ecology* 65: 619-642.
- Patiño, C. 1990. *Variación espacial y temporal de la capa de hojarasca (Mantillo) en una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Philips, J.M. and Hayman D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans Br Mycol Soc* 55(1):158-161.
- Plenchette, C., Fortin, J.A. and Furlan, V. 1983. Growth responses of several plant species to mycorrhiza in a soil of moderate P fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant and Soil* 70:191-209
- Rincon, E. and Huante P. 1988. Análisis de crecimiento de plántulas de *Apoplanesia paniculata* y *Celaenodendron mexicanum* *Phytologia* 65(3): 174-183.
- Rincón, E. and Grime, J.P. 1989. Plasticity and light interception by six bryophytes of contrasted ecology. *Journal of Ecology* 77, 439-446.
- Rorison, I. H. 1991. Ecophysiological aspects of nutrition. In: *Plant Growth: Interactions with nutrition and environment*. J.R. Porter and D. W. Lawlor, (Eds.) Cambridge University Press, England.
- Robinson, D. 1991. Strategies for optimising growth in response to nutrient supply. In: *Plant Growth: Interactions with nutrition and environment*. J.R. Porter and D. W. Lawlor, (Eds.) Cambridge University Press, England.
- Robinson, D. and Rorison I.H. 1988. Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Functional Ecology* 2: 249-257.
- Rovira, A.D. and Bowen, G.D. 1966. The effects of microorganisms upon plant growth. II. Detoxication of heat-sterilized soils by fungi and bacteria. *Plant and Soil* 25: 129-141.
- Safir, G.R. 1987. *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*. CRC Press, Boca Raton, FL. Safir, G. R. and C. E. Nelsen. 1985. VA mycorrhizas: plant and fungal water relations. Pp. 161-163. In: *Proceedings of the 6th. North American Conference on Mycorrhizae*. R. Molina, ed. Forest Research Laboratory, Corvallis.
- Smith, H. 1981. Adaptation to shade. In: Johnson C. B. (ed.) *Physiological processes limiting plant productivity*. Butter-Worths, London pp 159-173.
- Smith, H. 1990. Signal perception, differential expression within multigene families and the molecular basis of phenotypic plasticity. *Plant, Cell and Environment* 13: 585-594.
- Stahl, P.O. 1900. Der sinn de mycorrhizenbildung. *Jahrbucher für wissenschaftliche Botanik* 34: 539-668.
- Strahler, A.N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions American Geophysical Union* 38: 913-920.

- Tilman, D. 1981. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press. Princeton, N. J.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press. Princeton N. J.
- Trent, J.D. Svejcar T.J. Christensen S. 1989. Effect of fumigation on growth, photosynthesis, water relations and mycorrhizal development of winter wheat in the field. *Can Journal of Plant Sciences* 69: 535-540.
- Vitousek, P.M. and Denslow, J.S. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. *Journal of Ecology* 74: 1167-1178.
- West-Eberhard, M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 249-278
- Zar, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, London.