

81

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DINAMICA FOLIAR COMPARATIVA Y ASPECTOS  
FISIOLOGICOS EN PLANTULAS DE 20 ESPECIES  
LEÑOSAS DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA  
DE CHAMELA, JALISCO.

2001

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

**B I O L O G A**

**P R E S E N T A :**

**MERLE SELENE GOMEZ GONZALEZ**

DIRECTOR DE TESIS: DRA. MA. DEL PILAR HUANTE PEREZ

2001





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

**MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO**  
**Jefa de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "Dinámica foliar comparativa y aspectos fisiológicos en plántulas de 20 especies leñosas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco." realizado por Merle Selene Gómez González

con número de cuenta 9450319-7, pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dra. María del Pilar Huante Pérez

Propietario Dr. Juan Emmanuel Rincón Saucedo

Propietario Dr. Victor Luis Barradas Miranda

Suplente M. en C. María Esther Sánchez Coronado

Suplente M. en C. Aurora Zlotnik Espinosa

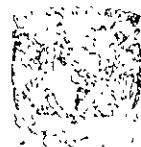
FACULTAD DE CIENCIAS

U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

*Edna María Suárez Díaz*

Dra. Edna María Suárez Díaz



DEPARTAMENTO  
DE BIOLÓGICA

*El hombre más lento,  
que no pierde de vista el fin,  
va siempre más veloz  
que el que vaya sin perseguir  
un punto fijo.*

*(GOTTHOLD W. LESSING)*

*A mis padres  
María Antonieta e Isaac  
por todo su cariño y su total apoyo incondicional.*

*A mis queridísimas hermanas  
por su amor y cariño:  
Sarita y Dennise.*

*A mis abuelitas ÿ*

*A tí . tío Poncho ÿ*

*A mi tía  
Josefina Estrada Morales*

*A mi tía  
Dolores Villegas Montes de Oca†*

*A mis padrinos  
Martha y Jaime Vázquez Villegas*

*A mis padrinos  
Margit Binder de Gómez  
Dr Everardo Gómez León †*

*A mis viejos y nuevos grandes amigos:*

*Maribel, Paty (Pato), Oliva (Olivina), Aidé, Alberto, Ana María, José María  
(Josema), Lety, David, Ángel, Juan Carlos, Mariana, Suraya, Miguel, Flor, Lupita, Noé  
y Gume.*

## AGRADECIMIENTOS

A mi directora de tesis, Dra. Ma. del Pilar Huante, por mostrarme este mundo de la investigación a partir de mi servicio social hasta la elaboración de esta tesis. Asimismo, por el gran apoyo y comprensión en los momentos difíciles y confusos durante el transcurso de la elaboración de esta tesis. Gracias por el tiempo para asesorar este trabajo tanto en el campo como en el laboratorio y por aceptarme para formar parte de su equipo de trabajo.

Al Dr. Emmanuel Rincón por todo el apoyo incondicional y por brindarme el tiempo necesario para el asesoramiento y revisión de este trabajo. También por hacer que mi estancia en el laboratorio fuera con un ambiente agradable para trabajar.

Al Dr. Víctor Barradas por darme con su asesoramiento las largas horas discutiendo los temas y los resultados. Así como los consejos necesarios para la elaboración y revisión de la tesis. También por el gran apoyo para corregir la mayoría de mis errores. Por el buen humor.

Gracias a la M. en C. Ma. Esther Sánchez por formar parte de mi comité revisor, asimismo por los acertados puntos de vista, apoyo y consejos en la revisión de esta tesis.

A la M. en C. Aurora Zlotnik, por darme todo el apoyo y su paciencia, así como la exhaustiva y profunda revisión de este escrito.

Agradezco a mis padres, que gracias a su amor, cariño y apoyo incondicional en todos estos años se realizó este escrito. Gracias por respetar mis decisiones y apoyarme en todo.

A todos mis amigos y compañeros del laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento que directamente o indirectamente me apoyaron en la mayoría de mis actividades para la realización de esta tesis; a Irma Acosta y Suraya Borrego por los consejos de las actividades a realizar durante mi estancia en la Estación de Biología de Chamela; a Mariana Álvarez, que más se le puede decir a una amiga solamente muchas gracias por todo "Maguianita". A ustedes Miguel Rivas y Tere Flores por su buen humor e interesantes pláticas de lo hermosa y maravillosa que es la vida. A Flor Leticia Rivera por sus acertados consejos y grata compañía en Chamela como en el laboratorio, así también por nuestras innumerables aventuras. Germán González por tus consejos y



paciencia; Bernardo Sachman por las largas pláticas y las comunicaciones externas; Yvonne Herrerías por sus ganas de trabajar y apoyo; Vania por su alegría; Amadeo Estrada por su entusiasmo, buen humor y tiempo, Adriana por su compañía e incalculable ayuda. A todos por el apoyo en el campo, por esas largas horas en el laboratorio de campo, que sin ustedes este trabajo no hubiera sido el mismo. Mi muy profundo agradecimiento a Gustavo Verduzco por todas las horas apoyándome en este trabajo, así como las palabras de aliento para seguir.

También agradezco a los Doctores Jorge Vega y Mauricio Quesada, así también a mis compañeros Israel, Isabel, Claudia, Roxanna, Marek y Manuel, de la Estación de Biología que me acompañaron y **me hicieron pasar alegres e inolvidables momentos** durante mi estancia en Chamela. A René y Yolanda por su compañía y consejos; José Luis y Lalo por ser ellos mismos y ser bien locos.

Agradezco a todas las demás personas de la Estación de Biología por todo el respaldo que me brindaron; asimismo, cuando los necesitaba en los momentos difíciles. Gracias por todo.

A todas las personas hermosas del Instituto de Ecología que me apoyaron durante el transcurso de esta tesis.

A todos mis amigos y compañeros de la facultad que me enseñaron a sobrepasar los retos, así como a disfrutar cada minuto de esta apasionante carrera. Gracias Patricia Castro, Oliva Godínez, Patricia López, Maribel Mares, Aidé Hernández, Ana María Castillo, Esmeralda Lira, Isabel Fuentes, Jenny, Judith Jiménez, Remedios, Silvia, Tania Chávez, José María, Juan Carlos Martínez, Alberto Juárez, Jorge, Mario Nequiz, Ángel Jiménez, Fernando Rojas, David Salas, Leonel López y Edgar Camacho.

A mi preparatoria "Alejandro Guillot", por soportar todos los dolores de cabeza que les di. A todos mis profesores y compañeros que me ayudaron y me apoyaron para seguir esta carrera. Gracias por todo.

A la **Universidad Nacional Autónoma de México**, que por medio de la Facultad de Ciencias me facilitó mi formación profesional y de persona. Al Instituto de Ecología y a la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología, UNAM, que gracias a su respaldo e impulso fue posible la realización de esta tesis.

Este trabajo de investigación se realizó con el financiamiento otorgado por **CONACyT J27506N**, **CONACyT G0011-N9607**, **CONACyT 25828-N**, **NSF 9981607** y **DGAPA IN205399**.

## CONTENIDO

	Pág
RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	3
2. MARCO TEÓRICO	
2.1 Selvas bajas caducifolias y sus características	5
2.1.1. Retranslocación de nutrientes	6
2.2 Plasticidad en las especies	7
2.3 Estrategias morfológicas y funcionales de las plantas en respuesta al ambiente	8
2.4 Luz como recurso y como factor ambiental	10
2.4.1. Influencia de la intensidad de la luz en las plantas	11
2.4.2. Características de las hojas a diferentes intensidades lumínicas	13
2.5 Dinámica Foliar	15
2.6 Longevidad foliar. Aspectos ecofisiológicos	18
2.7 Aspectos generales de la eficiencia y uso de agua (WUE)	21
2.8 Hipótesis y objetivos	23
3. METODOLOGÍA	
3.1 Descripción de la zona de estudio	25
3.2 Especies de estudio	27
3.3 Caracterización de las condiciones del Invernadero de campo	27
3.4 Diseño experimental	30
3.4.1. Diagrama de flujo del diseño experimental	31
3.5 Metodología para cada una de las variables evaluadas	32
3.5.1. Dinámica foliar	32
3.5.2. Tasa de iniciación foliar (TIF) y Tasa de mortalidad foliar (TMF)	33

3.5.3. Recambio foliar	33
3.5.4. Longevidad foliar	33
3.5.5. Plasticidad	34
3.5.6. Mediciones fisiológicas	34
<b>4. RESULTADOS</b>	
4.1 Caracterización de la luz, temperatura y humedad en el invernadero	36
4.2 Dinámica foliar	38
4.2.1. Número de hojas producidas	38
4.2.2. Producción foliar	39
4.2.3. Iniciación foliar	52
4.2.4. Tasa de mortalidad	55
4.2.5. Tasa de iniciación foliar (TIF) y tasa relativa de crecimiento (TRC)	56
4.2.6. Longitud total del tallo	58
4.2.7. Plasticidad en la longitud del tallo y la tasa relativa de crecimiento (TRC)	60
4.2.8. Recambio foliar	61
4.2.9. Longevidad foliar	63
4.3 Índice de eficiencia y uso de agua	70
4.4 Conductividad estomática, transpiración e índice de eficiencia en el uso del agua	76
4.5 Correlaciones de las variables de la dinámica foliar y de mediciones fisiológicas foliares.	76
<b>5. DISCUSIÓN</b>	80
<b>6. CONCLUSIONES</b>	92
<b>7 LITERATURA CITADA</b>	94

## Resumen.

Este estudio se realizó sobre la dinámica foliar y características fisiológicas foliares en veinte especies leñosas en plántulas, en la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco. Se analizó cada uno de los componentes de la dinámica foliar de las 20 especies consideradas. Los hábitats a los cuales pertenecen las especies estudiadas son de selva madura y de sitios perturbados, y dependiendo del hábitat al cual pertenecen estas especies presentaron algunas características de crecimiento que se diferenciaron entre ellas. Una variable principal que se consideró en este trabajo fue la tasa relativa de crecimiento (TRC), que se tomó como indicador para agrupar a las especies en rápido, intermedio y lento crecimiento. Se ha encontrado que estas especies vegetales dependiendo al ambiente al cual pertenecen, presentan características funcionales que están influenciadas por la cantidad y calidad de recursos (luz, agua y nutrimentos). En este trabajo, el recurso que se consideró fue la luz. Las plántulas de las 20 especies fueron colocadas en un invernadero bajo dos tratamientos contrastantes de radiación fotosintéticamente activa (Photosynthetic Active Radiation, PAR). Durante 96 días que duró el experimento en el primer tratamiento, las plántulas estuvieron expuestas a una PAR máxima promedio de  $1087 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , este tratamiento fue denominado (+L), y en el segundo tratamiento (-L), PAR máxima fue de  $181 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Para ambos tratamientos se obtuvo la producción foliar, la tasa de iniciación foliar (TIF) y la tasa de mortalidad foliar (TMF). Las especies de rápido crecimiento como *Ipomoea wolcottiana*, *Lagrezia monosperma*, *Heliocarpus pallidus* y *Guazuma ulmifolia* fueron las que presentaron mayor producción de hojas, pero también fueron las especies que iniciaron su mortalidad foliar mucho antes que las demás especies. Este comportamiento de mayor producción foliar se obtuvo para ambos tratamientos. Las especies de selva madura entre las que se encuentran las de lento crecimiento, no presentaron ninguna diferencia en ambos tratamientos con relación a su dinámica foliar como *Coccoloba barbadensis* y *Celaenodendron mexicanum*. Las especies como *Guazuma*

*ulmifolia* y *Lagrezia monosperma* con relación a su TIF presentaron los valores más altos ( $\geq 3$  hojas/día). Las especies de lento crecimiento como *Brosimum alicastrum*, *Coccoloba barbadensis* y *Celaenodendron mexicanum* tuvieron una TIF de 1 hoja/13 días en +L, mientras que *Lagrezia monosperma* e *Ipomoea wolcottiana* fueron las únicas especies que presentaron una TIF  $\geq 1$  hoja/día en -L. Las especies de selva madura tuvieron una TIF de 1 hoja/12 días.

La longevidad foliar sólo se pudo calcular para las especies que presentaron mortalidad en sus hojas, siendo las especies que presentan TRC rápidas e intermedias. Para las de rápido crecimiento la duración de vida de las primeras hojas fue de mayor longevidad, que las hojas que se fueron produciendo posteriormente en el transcurso del tiempo. *Cochlospermum vitifolium* y *Lagrezia monosperma* fueron las únicas especies que en sus primeras hojas tuvieron longevidades menores en comparación con las hojas que fueron producidas posteriormente.

De todas las especies estudiadas, *Ruprechtia fusca* fue la más plástica morfológicamente y, *Ceiba pentandra* y *Lonchocarpus eriocarinalis* fueron las que no presentaron plasticidad morfológica ante el recurso luz.

El comportamiento de los estomas de las veinte especies en ambos tratamientos, en relación con su conductividad estomática y su transpiración diurna en las diferentes intensidades de luz se obtuvo que la finalidad de la planta era el de tener una mejor eficiencia y uso del agua (Water Use Efficiency WUE). El cuál se calculó por medio del índice de WUE.

Por último, la TIF resultó que se correlacionó positivamente con la mayoría de las variables de estudio para ambos tratamientos, aunque en el tratamiento de -L la longevidad foliar presentó correlaciones negativas y significativas con TIF, TMF, recambio foliar, conductividad estomática, transpiración y número de hojas.

## **1. INTRODUCCIÓN.**

En un ambiente como el de Chamela, que es estacional, la temporada de lluvias marca considerablemente la dinámica de esta Selva, ya que al caer las primeras lluvias existe una activación de varios mecanismos que por algún tiempo se mantuvieron latentes. Entre estos mecanismos está la producción de brotes en las plantas, que es uno de los cambios más visibles de un lugar seco y gris por otro con diferente tipo de fisonomía y color, que en gran parte es debido a las hojas que empiezan a nacer o producirse.

La precipitación inicial a la que están expuestas las especies, es uno de los principales factores determinantes de la activación de la germinación y posteriormente del establecimiento y crecimiento de las plántulas. Los árboles adultos empiezan a tener una alta producción de hojas de modo que al paso del tiempo, se formará un dosel con mayor densidad de hojas. Por lo tanto, se va ir presentando una disminución en la cantidad y calidad de luz que se filtre a través de las capas del dosel. Es por ello que, en las hojas que se encuentran principalmente en la parte baja del dosel y en el sotobosque, la cantidad de luz que reciben es mucho menor, en comparación con las hojas de los estratos superiores. Por consecuencia, la luz que llega al suelo de la selva va a ser mínima en época de lluvias. Así que, la dinámica de las hojas varía en el mismo individuo debido precisamente a la disminución o aumento de la luz y esto se presenta principalmente a través del tiempo y, por lo tanto, también en el espacio.

Las plántulas que llegan a establecerse en un sitio rico en recursos son especies pioneras que presentan una dinámica foliar muy diferente a la que se presenta en las especies que son de hábitats de selvas maduras, por lo que la producción de hojas es marcadamente diferente en ambas etapas sucesionales y esto se debe también a la cantidad de luz.

Una característica importante que presentan las especies ante la carencia o aumento de luz, así como de otros recursos, es la capacidad que tienen para adaptarse a dichas variaciones que están presentes en su medio. Esta capacidad

es denominada plasticidad, que es vista como la habilidad de un genotipo para modificar su fenotipo (morfológico y fisiológico) como respuesta a cambios de su entorno, la cual también se refleja en la dinámica foliar de cada una de las especies.

En este trabajo se pretende describir la dinámica foliar y comparar las diferentes respuestas ante la disponibilidad del recurso lumínico en plántulas de 20 especies leñosas, las cuales se eligieron dependiendo del hábitat donde crecen y se desarrollan.



## **2. Marco teórico**

### **2.1. Selvas bajas caducifolias y sus características**

Muchos ecosistemas de latitudes tropicales y subtropicales presentan durante gran parte del año sequía estacional (Köppen, 1931; Murphy & Lugo, 1986, Mooney *et al*, 1995); entre estos se encuentran las selvas bajas caducifolias (Rzedowski, 1978). Estas selvas bajas caducifolias constituyen el límite térmico e hídrico de los tipos de vegetación de las zonas cálido-subhúmedas. El rasgo característico es su temporada seca, que puede durar de 7 a 8 meses, siendo muy severa (Rzedowski, 1978). La temperatura promedio anual es superior a 20 °C y registra precipitaciones anuales de 1200 mm como máximo. Una de las características fisonómicas principales es el tamaño de sus árboles, que presentan alturas de 4 a 10 metros normalmente, y algunos hasta 15 metros (Pennington & Sarukhán, 1998). Este ecosistema se desarrolla preferentemente en terrenos de ladera, pedregosos, con suelos bastante someros arenosos o arcillosos.

La variable principal para determinar una selva caducifolia, es el período que puede durar la sequía, que varía entre 5 y 7 meses. Por esta razón, la mayoría de las especies evaden esta sequía dejando caer totalmente sus hojas. Debido a esto existe un contraste enorme en la fisonomía de la vegetación entre la temporada seca y húmeda. De forma general, la baja cantidad de recursos (nutrimentos, luz, agua), pueden causar la pérdida de hojas, ya que dependiendo de ellos la senescencia y posteriormente la abscisión foliar puede acelerarse o retardarse (Kozlowski, 1991).

Existen algunas especies que mantienen sus hojas en la temporada seca, por lo que presentan ciertas características anatómicas, morfológicas y fisiológicas para evadir la sequía; por ejemplo, la formación de una epidermis gruesa y cutinizada y, como característica fisiológica las hojas tienen un mayor

control estomático, es decir, mantener sus estomas cerrados el mayor tiempo posible, y así evitar la transpiración (Kozlowski, 1991).

### **2.1.1. Retranslocación de nutrimentos.**

Cuando las selvas están en el período de caída de las hojas, existe una gran movilización de nutrimentos. Al respecto Chabot & Hicks (1982), mencionan que durante este período cuando todavía existe crecimiento del individuo, los recursos necesarios para el crecimiento provienen principalmente de la movilización y retranslocación de nutrimentos, en este caso de las reservas de los carbohidratos. Estas reservas son movilizadas desde las hojas en senescencia hacia los órganos más jóvenes y demandantes de recursos como brotes, tallos y algunas estructuras reproductivas. Debido a la pérdida de las hojas maduras, se presentará una influencia importante para el desarrollo de nuevas hojas. Así que las plantas compensan la pérdida con un incremento en la producción de nuevas hojas, pero, al mismo tiempo esto se ve reflejado con el poco desarrollo en la longitud del tallo y en la raíz (Bassman *et al.*, 1982,1985).

Hansen (1971) por su parte, menciona que durante los estados tempranos de elongación de los tallos, los árboles caducifolios, dependen principalmente de las reservas de los carbohidratos acumulados durante la estación previa, y, que a partir de las reservas almacenadas, las plantas utilizan una tercera parte de todas sus reservas para el crecimiento del tallo y flores.

En la selva baja caducifolia, debido a la estacionalidad, las plantas también muestran una gran variación estacional en el almacenaje de los carbohidratos y nutrimentos en comparación con las especies perennes (Mooney *et al.*, 1973., Chapin III *et al.*, 1980,1989), las reservas de carbohidratos de los árboles caducifolios, presentan una alta tasa de pérdida de éstos, por la respiración y por el crecimiento temprano durante la estación de crecimiento. Esto es seguido por una rápida eficiencia y expansión foliar, así como, por una temprana producción

de carbohidratos y exportación por las hojas expandidas a hojas jóvenes para el crecimiento y almacenamiento de tejido (Kozlowski, 1991).

Ahora bien, la eficiencia en el uso de nutrimentos, es vista a partir de una inversión para su crecimiento, mantenimiento y su reproducción, por lo tanto, las plantas presentan la principal estrategia para tener un mejor uso de los recursos el cual es el almacenamiento de recursos. Esta estrategia en este tipo de especies vegetales de las selvas caducifolias ha sido un factor de gran importancia debido a que el suministro de recursos depende principalmente de su patrón estacional (Bloom *et al.*, 1985).

## **2.2 Plasticidad en las especies.**

La influencia del estrés de un ambiente, induce a las plantas a acumular reservas como carbohidratos que permitan su sobrevivencia en el ambiente (Kozlowski, 1991). Para la obtención y captación de los recursos que necesita la planta, independientemente de su identidad como especie, presentará cambios a lo largo de su crecimiento. Este cambio (respuesta) que presenta la planta se denomina plasticidad y depende del recurso faltante o excesivo (Kuiper *et al.*, 1988). La plasticidad es considerada como la habilidad de un genotipo para modificar su fenotipo (morfológico y fisiológico) como respuesta a cambios de su entorno (Bradshaw, 1965). Por lo que a través de diferentes estudios realizados principalmente en plantas de selvas tropicales, tanto ecólogos como evolucionistas se han interesado en el tema de la plasticidad y la han estudiado principalmente a partir de dos puntos de vista. El primero, es el externo, para conocer qué factores ambientales y en que grado influyen en el fenotipo de una planta. El segundo, el interno, se enfoca a conocer qué genes codifican para que se realice dicho cambio con el estímulo externo, y cómo pueden irse estableciendo patrones evolutivos (Dale, 1986; Schlichting, 1986; Bazzaz, 1987; 1989; Kuiper, 1988; Scheiner, 1993).

Actualmente la plasticidad fenotípica se estudia desde diferentes perspectivas, así como, de la integración de diferentes conceptos que envuelven la plasticidad fenotípica en el contexto evolutivo (Sultan, 1987;1990). Al mismo tiempo, se han realizado diferentes modelos para tratar de entender un poco más a la plasticidad fenotípica, ya sea desde un punto genético o desde el punto de vista morfológico y funcional (Hunt, 1982; 1990; Kuiper *et al.*, 1988; Sheiner, 1993).

Como ya se mencionó, dentro de todo el ámbito de plasticidad se encuentra la plasticidad fisiológica y morfológica. Aunado a esta plasticidad se encuentran las respuestas plásticas, los cuales son: el tiempo de respuesta necesario para que se traduzca un estímulo recibido en una característica medible en la planta; la magnitud y la dirección. Las respuestas son herramientas esenciales en la fisiología de las plantas, ya que ayudan a clarificar los mecanismos que subyacen a la plasticidad fenotípica (Dale,1986; Kuiper *et al.*, 1988).

Grime *et al.* (1986) mencionan que las respuestas plásticas en las plantas pueden considerarse como una parte integral de los mecanismos por el cual las plantas adquieren recursos. Los tres factores ambientales de la plasticidad fisiológica y morfológica son la temperatura, la luz y los efectos nutricionales. Estos factores se han estudiado como recursos vistos independientemente, y se han obtenido resultados que muestran las diferentes respuestas plásticas en especies tanto caducifolias como perennes (Ackerly, 1993; Huante, 1993; Rincón, 1993; Huante *et al.*,1995<sup>a</sup>; 1995b;1998; Alvarez, 1999).

### **2.3 Estrategias morfológicas y funcionales de las plantas en respuesta al ambiente**

Se han propuesto diferentes teorías englobadas en la teoría ecológica en relación a las características que presentan las especies en función del hábitat que ocupan; una de ellas es la teoría establecida por Mc Arthur y Wilson (1967), donde proponen dos estrategias denominadas "r" y "k", las cuales resumen el

comportamiento morfológico y funcional de las plantas. Grime (1974) propuso un modelo triangular, el cual refleja también el comportamiento fisiológico y estructural de las plantas como respuesta al medio. Explica tres tipos de estrategias, teniendo como base el grado de perturbación y el estrés del lugar, en el cual crecen las diferentes plantas. El modelo es el llamado C-S-R (competitiva=C, tolerante al estrés= S y ruderal o arvense= R), Las características de estas estrategias son las siguientes:

1. Las competitivas son de hábitats estables y productivos, donde existe poco estrés y poca perturbación. Presentan altas tasas de crecimiento, por lo tanto tienen una alta tasa de captura de recursos, y debido a ello existe una competencia intensa, por lo que continuamente cambian los mecanismos de captura de recursos. Debido a sus altas tasas de crecimiento las raíces y las hojas tienen longevidades relativamente cortas; por lo tanto existe un continuo recambio de hojas y raíces. La producción de hojas coincide con los períodos de productividad máxima.
2. Las especies tolerantes al estrés, son de sitios poco productivos, es decir, tienen otros grados de estrés y existe poca perturbación. El patrón de asignación de recursos es constante para aquellas estructuras que capturan y explotan los recursos. Las raíces y las hojas tienen una alta longevidad, debido a esto las especies perennes suelen presentar varios modelos de producción foliar.
3. Por último las especies ruderales, son de sitios productivos, pero perturbados, con poco estrés y mucha perturbación. Estas especies tienen tasas de crecimiento rápidas. Las hojas y las raíces tienen longevidades cortas, su fenología foliar consiste en presentar una fase corta de producción foliar en el período de productividad máxima.

A partir de estas últimas estrategias morfológicas y funcionales, se propone que en las dos primeras (competitiva y tolerante al estrés), predomine la plasticidad morfológica y en la última (ruderal) predomine la plasticidad fisiológica (Grime *et al.*, 1986).

## **2.4 Luz como recurso y como factor ambiental.**

Todas las plantas necesitan los mismos recursos llámense luz, agua y nutrimentos para su crecimiento vegetativo y para su mantenimiento. Probablemente la luz es el más complejo de estos recursos; por su variación en dos aspectos distintos que son su intensidad y su calidad (Chazdon y Fetcher 1984). A medida que la luz penetra en el follaje, la intensidad disminuye hasta reducirse a niveles cercanos al 1% de la que incide en el exterior en selvas húmedas, especialmente en la banda de luz fotosintéticamente activa (400-700 nm) (Björkman *et al.*, 1972., Mooney *et al.*, 1984., Barradas, 1991).

En estudios realizados sobre selvas tropicales húmedas, se menciona que la variación tanto espacial como temporal de la luz, marca profundamente la dinámica de regeneración de una selva. La variación espacial ocurre vertical como horizontalmente. La primera, ocurre cuando la luz es interceptada por las diferentes capas de hojas del dosel. En un árbol, las hojas que se ubican en la parte alta, capturan una mayor cantidad de luz que las hojas que se encuentran en la base de este. La segunda variación espacial, sucede horizontalmente, en donde los árboles generan un gran mosaico de copas que filtran la luz en diferentes cantidades. También esta última variación ocurre cuando la disponibilidad de luz en el piso de la selva puede llegar a incrementarse cuando un árbol o una rama crea un claro en el dosel de la selva. Por lo tanto, la formación de claros en la selva es de importancia para el crecimiento de plántulas donde la cantidad de luz en el piso puede ser muy poca (Bongers *et al.*, 1990; Poorter, 1998).

Esta variación lumínica no ocurre solamente en este tipo de selvas, sino también en aquellas donde existe un régimen de lluvias marcadamente estacional, como las que presentan las selvas caducifolias. Barradas (1991) realizó un estudio en este tipo de selva caducifolia, donde midió la cantidad de radiación que penetra en el dosel, en la época de lluvias y de secas. En la época de lluvias, la radiación (PAR), en la parte alta del dosel fue de  $35 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  y  $10 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , a una altura de 5 m a 20 cm esta radiación fue de  $3 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  aproximadamente. En la época de seca, en la parte alta del dosel fue de  $58 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , mientras que a

5 m y a 20 cm de altura la radiación llega a ser de  $45 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  y de  $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ . Esto nos indica cuantitativamente, que la luz disminuye gradualmente debido en gran parte por las características del dosel.

#### **2.4.1 Influencia de la intensidad de la luz en las plantas.**

Como ya se ha mencionado anteriormente en este trabajo, las plantas en su hábitat natural están expuestas a una heterogeneidad tanto espacial como temporal de los recursos. El dosel de la selva es un medio espacialmente heterogéneo, por lo que la distribución, el tamaño y la orientación de las hojas determinan la disponibilidad de luz dentro del dosel, controlando así procesos como el desarrollo de la hoja, el balance de energía de la hoja, uso del agua y fotosíntesis (Norman & Campbell, 1989). Dentro de esta heterogeneidad, las plantas adquieren simultáneamente los recursos del ambiente y del suelo. Sin embargo, casi no se conoce con precisión como las plantas responden a diferentes recursos, y como los asignan a sus estructuras de captura de recursos (Kozlowski, 1991). Por lo que un gran número de especies a través de la evolución, y para tener éxito en su establecimiento, han desarrollado genotipos adaptados a la luz y a la sombra. Con ellos muestran una colección de respuestas morfológicas y fisiológicas, atribuibles a la plasticidad fenotípica que influyen en la permanencia de diferentes genotipos en un sitio o ambiente determinado (Kuiper *et al.*, 1988).

Ahora bien, Evans (1972) y Hunt (1982, 1990), propusieron técnicas de análisis de crecimiento para entender y explicar los cambios o respuestas con relación a la asignación de biomasa en las plantas ante diferentes recursos; con base en esto se han realizado numerosos estudios conociendo los diferentes tipos de respuestas ante diferentes recursos. Existen estudios enfocados a conocer la relación que existe entre el recurso lumínico con las diferentes características fisiológicas y morfológicas que presentan las plantas en una selva baja caducifolia (Huante *et al.*, 1998a, 1998b) Por lo mencionado anteriormente,

se sabe que las plantas al decrecer la intensidad de luz presentan ciertas características como una mayor área foliar específica (specific leaf area SLA), alta tasa relativa foliar (leaf area ratio LAR), mayor proporción raíz/tallo (root/shoot R/S), una alta concentración de clorofilas y una baja acumulación de biomasa seca (Teramura, 1983, *Packham et al.*, 1982), baja tasa fotosintética, baja tasa de transpiración, baja importación de citoquininas (Lambers *et al.*, 1998), tallos largos y una gran dominancia apical, comparando con las plántulas que se encuentran en altas intensidades de luz (Leverenz *et al.*, 1980) (Figura 1).

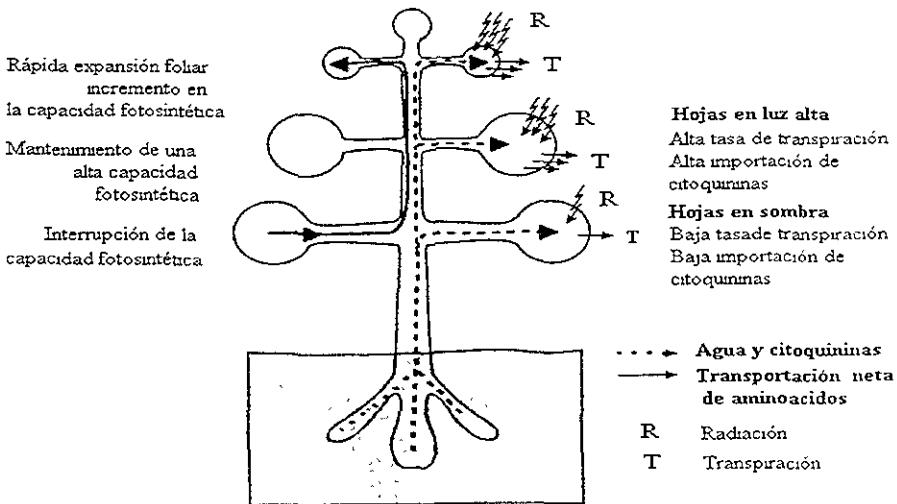


Figura 1. Modelo que describe el mecanismo de respuesta de las plantas en un gradiente lumínico en hojas de diferentes estratos del dosel. Las hojas expuestas a la sombra que generalmente están ubicadas en la parte baja del dosel, su tasa de transpiración declina, la afluencia de citoquininas disminuye al igual que los elementos móviles. Se suspende el aparato fotosintético y se estimula la senescencia foliar. Las hojas jóvenes en luz alta tienen una alta afluencia de citoquininas causando una rápida expansión foliar y conservación de una alta capacidad fotosintética (Modificado de Lambers *et al.*, 1998).

En Chamela, debido a su marcada estacionalidad pluvial al iniciar la precipitación y mientras 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 de vegetación y los sitios abiertos. Así, es posible que la



sobreviviencia y crecimiento de las plantas que se establecen bajo dicho dosel esté regulado en gran medida por su capacidad para tolerar la sombra. Por el contrario, los individuos que se establecen en sitios abiertos, deben presentar características de plantas adaptadas a altas intensidades de luz y así poder crecer e incrementar la probabilidad de permanecer en dichos sitios (Huante, 1992).

#### **2.4.2 Características de las hojas a diferentes intensidades lumínicas.**

Las características importantes de las hojas de las especies que viven en una selva caducifolia a diferentes intensidades de luz son por ejemplo, su gran variedad de estructuras y de sus respuestas. Plantas que crecen en luz intensa o en sombra difieren apreciablemente en su morfología y en su fisiología; esto se aplica tanto a las hojas que crecen dentro del dosel, como en la periferia del mismo. Esto nos marca que las hojas tienen dos lugares para crecer en la planta: dentro (cerca del tallo y por lo tanto más sombreadas) y en la periferia (más expuestas a la radiación lumínica). Debido a esto, existen diferentes estrategias y respuestas de las hojas ante la presencia o ausencia de la luz (Tabla 1) (Kozlowski, 1979).

Tabla 1. Características principales de las hojas de especies de una selva caducifolia, que crecen en dos diferentes intensidades de luz (Kozlowski, 1979).

<b>Expuestas al sol</b>	<b>Sombra</b>
Usualmente pequeñas	Grandes
Gruesas	Delgadas
Mayor parénquima empalizada	Poco parénquima empalizada
Mayor clorofila por unidad de área foliar	Menor clorofila por unidad de área foliar
Mayor cantidad de estomas por unidad de área foliar	Menor cantidad de estomas por unidad de área foliar
Gran área intervenal	Menor área intervenal

Cuando la luz es limitante existe un arreglo compensatorio en fisiología y asignación en la planta; resultando un crecimiento lento y una fotosíntesis y tasa de obtención de nutrimentos bajos. Por lo tanto, existirá una baja producción de biomasa y una gran área foliar por unidad de peso foliar, es decir, las plantas invertirán la mayor parte de crecimiento neto en hojas nuevas, pero delgadas con una mayor área foliar para interceptar la mayor cantidad de luz en comparación con las hojas que están expuestas a altas intensidades de luz (Teramura, 1983; Packham *et al.*, 1982; Leverenz *et al.*, 1980; Poorter *et al.*, 1998).

Así que la luz es un factor que siempre está presente en la producción de hojas, por lo que las plantas han desarrollado diferentes mecanismos para adaptarse a las bajas intensidades de luz, de esto se desprende la capacidad de grupos de plantas para adaptarse a la sombra, siendo este un factor de limitación fisiológica para la productividad. Por lo tanto, las plantas se han adaptado y han presentado ciertas capacidades para responder a la luz, de ahí que se han propuesto diferentes estrategias de respuestas para el estudio del desarrollo, crecimiento y productividad de las plantas, entre las principales estrategias se han propuesto las siguientes:

- a) Smith en 1981 propuso diferentes estrategias en respuesta a la sombra, las que han sido reducidas a tres categorías principales: 1) Las que evitan la sombra o plantas obligadas a la luz, 2) Las tolerantes a la sombra o plantas facultativas a la luz/sombra y 3) las que requieren de sombra o plantas obligadas a la sombra.
- b) Swaine *et al* (1988) clasificaron a las especies de un bosque tropical lluvioso en dos grupos funcionales o estrategias, basados en su germinación y requerimientos para el establecimiento. Estos dos grupos representan los extremos de un continuo de las respuestas a la luz de las especies, por un lado están las especies tolerantes a la sombra, que germinan, crecen y sobreviven en baja cantidad de luz; y por el otro lado, están las demandantes de luz, las cuales necesitan altas cantidades de luz para establecerse.

- c) Agyeman *et al* (1999) distinguieron solamente dos tipos de estrategias, la primera es la que considera especies tolerantes a la sombra (especies no pioneras) que crecen en bajas cantidades de radiación y principalmente son las especies que se encuentran en el sotobosque. La segunda, es la que incluye las especies intolerantes a la sombra (especies pioneras) que no pueden sobrevivir por mucho tiempo en el sotobosque, por lo que se observa que tienen una alta tasa de crecimiento en alta cantidad de radiación.

Con base en el tipo de estrategias, se han distinguido diferentes características en las plantas: La primera para las especies evasoras de sombra que presentan tasas de crecimiento rápidas, tallos y pecíolos largos, y casi sin ramificación. El área foliar y el grosor de la hoja es pequeña (Björkman, 1981; Smith, 1981; Corré, 1983). La segunda, para las especies tolerantes a la sombra, que presentan tasas de crecimiento lentas, los tallos y sus pecíolos son muy cortos y muestran un área foliar y grosor de las hojas grande (Björkman, 1981; Smith, 1981; Corré, 1983).

Estas características que presentan las especies según el tipo de estrategia, están presentes también en las especies que están bajo este tipo de sistema.

## **2.5. Dinámica foliar.**

La dinámica foliar dentro y entre las especies está fuertemente influenciada por el ambiente con el cual la planta esta interactuando. Conceptualmente la dinámica foliar se describe mediante la producción y mortalidad foliar, lo que implica su relación con la longevidad de cada hoja (Chabot & Hicks, 1982). Por lo que la dinámica foliar involucra variables como la producción, mortalidad, recambio y longevidad foliar. Asimismo, la dinámica foliar ha sido estudiada a partir de la demografía foliar, tratando a la planta como una población de hojas individuales (Bazzas & Harper, 1977; Harper, 1989). Esta dinámica de poblaciones foliares es clave en la formación de la estructura de un dosel, donde los procesos de

iniciación y mortalidad foliar determinan dicha estructura. Esta población tiene una estructura de edades, debido a la producción sucesiva de cohortes de hojas de edades similares, y la sobrevivencia de las hojas en estas cohortes depende de las diferentes edades, las cuales van a ir dependiendo de su mortalidad. Tanto el proceso de nacimiento y muerte foliar en un grupo de hojas determinan el número de hojas presentes en cada momento del tiempo así como la longevidad de cada hoja. El conocer la influencia que tienen el número de hojas presentes y su dinámica como una buena característica fisiológica de hojas individuales así como el potencial de asimilación de carbono del grupo entero de hojas.

Ackerly (1993) analizó a la dinámica foliar a través del estudio de un grupo de hojas, y a este grupo la consideró como un todo. Por esta razón a la dinámica foliar la divide en dos procesos, la primera es: la dinámica de hojas dentro de un grupo de hojas, a partir de los procesos de iniciación y mortalidad foliar, y la segunda es la dinámica de los diferentes grupos de hojas, regulada por las iniciaciones de nuevas ramas. Para analizar a la dinámica foliar, Ackerly se basa principalmente en un modelo propuesto por él mismo (figura 2), solamente para plantas pioneras de rápido crecimiento, que presentan un nacimiento continuo y muerte de las hojas a través del año. En este tipo de plantas, la relación intrínseca que existe en cada grupo de hojas en especial las apicales entran entre las tres variables principales de la estructura de un dosel y su dinámica. La primera, es la tasa de producción foliar que empieza por el meristemo apical. La segunda, la longevidad foliar de las hojas individuales y por último el número de hojas presentes en cada punto del tiempo. Esta relación es claramente ilustrada en la figura 2, mostrando el número de hojas que nacieron y murieron durante un tiempo, en especial para un tallo individual.

La relación que existe entre el medio y la planta es de un gran significado para el desarrollo de ésta, debido a esto es necesario conocer la estructura y dinámica del dosel de la planta, así como la diversidad de crecimientos y estrategias de historias de vida así como del comportamiento fisiológico de las hojas individuales.

Se ha mencionado que el grupo de hojas representa una importante unidad estructural y fisiológica del dosel de la planta. En especial, y poniendo cierto énfasis al meristemo apical, que es el lugar donde se producen paulatinamente hojas nuevas y lo que da como resultado la formación de un nuevo grupo de hojas de diferentes edades que presentan una dinámica propia.

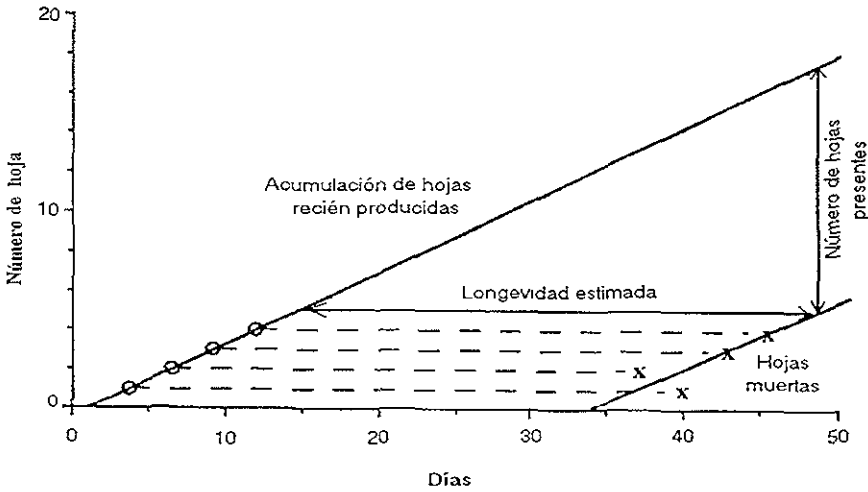


Figura 2. Ilustración que muestra la relación entre el número de hojas presentes, su longevidad para hojas con un nacimiento continuo y mortalidad foliar. La línea inclinada indica la tasa de iniciación foliar, así como también el nacimiento foliar acumulado. La longevidad foliar estimada es el intervalo de tiempo entre la iniciación foliar (acumulación de hojas recién producidas), y hojas muertas. Esta relación es para un individuo particular, los círculos representan el día de nacimiento para las primeras hojas en el tallo, y las X indica el día de abscisión de la hoja (modificado de Ackerly, 1993).

Se han realizado estudios enfocados a conocer la dinámica foliar de plántulas pero en claros en selvas lluviosas, entre los que se encuentran, el de Bongers & Popma (1990). Propusieron que el recambio foliar de las especies en este tipo de selvas está relacionado con la disponibilidad de la luz así mismo con el tamaño del claro. Por lo tanto, proponen que cuando hay más luz, la fotosíntesis neta es alta por lo cual hay mayor producción de hojas y la longevidad puede ser

corta. Por otro lado, las especies tolerantes de sombra pueden presentar una tasa de recambio foliar menor que las especies no tolerantes a la sombra. En tanto que, las especies capaces para crecer y sobrevivir a bajos niveles de luz (tolerantes a la sombra) pueden conservar y asimilar el carbono fijado, manteniendo el mayor tiempo posible la hoja en la planta, es decir, con una longevidad foliar alta. Las especies no tolerantes a la sombra (pioneras) pueden presentar una tasa de recambio foliar baja, esto se puede apreciar en claros donde la competencia por la luz es alta. Para éstas especies una tasa de recambio alta puede ser posible si tienen un desarrollo rápido y flexible del área foliar para poder tener la posibilidad de capturar la mayor cantidad de luz (forrajeo), por lo que muy probablemente estas especies presentarán una longevidad foliar corta.

## **2.6 Longevidad foliar. Aspectos ecofisiológicos.**

Se conoce como longevidad foliar a la duración de vida de la hoja, lo cual se relaciona con rasgos fisiológicos como la fotosíntesis y el contenido de nutrimentos (Chabot & Hicks, 1982). Por otro lado, se ha sugerido que la longevidad foliar representa una adaptación funcional de las plantas a su ambiente, o que al menos, cambios en el ambiente en el que crece una planta inducen modificaciones de su dinámica foliar (Meave del Castillo, 1987).

El conocer la longevidad de las hojas es esencial para entender mejor las relaciones entre las plantas y su ambiente. Esto es cierto para varios niveles de estudio, ya sea para interpretar aspectos de la morfología interna y de la química de la hoja (Janzen, 1975), o para estudios de dinámica de comunidades y funcionamiento de ecosistemas (Bentley, 1979). La longevidad foliar puede relacionarse con la caída de la hojarasca si se quiere enfatizar en el reciclaje de ciertos nutrimentos (Ebel *et al.*, 1980), o con la aparición de nuevo follaje (biomasa).

El estudio de la dinámica foliar en las plantas de la selva es una forma de acercarse a la respuesta de algunas interrogantes planteadas por investigaciones

fenológicas y de caída de hojarasca (Meave del Castillo, 1987). Por lo tanto, se han planteado una serie de interrogantes para poder explicar la dinámica de una selva a partir de la dinámica foliar como son por ejemplo ¿Cuántas hojas producen las plantas en un ambiente no limitante? ¿Cuánto viven las hojas de las especies de la selva? ¿Cuál es la variación de la longevidad foliar entre las hojas de una especie? ¿La longevidad de las hojas responde a las variaciones microclimáticas que existen en una selva caducifolia?

De la poca información existente sobre la longevidad foliar se desprende que en términos generales y considerando todas las especies de plantas, hay una gran variación en el tiempo que pueden vivir las hojas. Son raros los casos en los que la hoja vive lo mismo que la planta completa como sucede en el género *Welwitschia* (Chabot & Hicks, 1982). En algunas coníferas la longevidad foliar es muy larga: 14 años de *Araucaria bidwillii*, 7 años de *A. angustifolia* y de 5 a 8 años en *Agathis australis* (Ebel et al; 1980), aunque los datos sobre *Abies concolor*, *Picea pungens* y varias especies de *Pinus* indican que sus hojas no viven más de cuatro años. (Freeland, 1952). En las especies caducifolias y en las de corta vida, las hojas pueden durar de unas cuantas semanas hasta ocho meses cuando mucho. Por ejemplo, en el árbol tropical caducifolio *Erythrina poeppigiana* la longevidad va de 6.2 a 7.2 meses, pero puede acortarse por déficit de agua (Borchert, 1980).

En selvas tropicales húmedas, la mayoría de las especies de plantas son perennes, así que presentan un amplio rango en longevidad de hojas individuales desde más o menos dos meses hasta cinco años aproximadamente (Cody, 1966; Bentley, 1993). En cambio, las longevidades cortas en este sistema son características de especies pioneras de rápido crecimiento (Bazzaz, 1984; Coley, 1988), en donde generalmente el nacimiento y muerte foliar ocurre continuamente a través del año; la tasa de iniciación foliar es alta y las hojas individuales son despojadas rápidamente, principalmente para completar el recambio de la población foliar del dosel varias veces por año (Coley, 1988) Las longevidades foliares que duran mas de un año son observadas en plantas de crecimiento lento, incluyendo arbustos, palmas, cycadas y helechos

arborescentes. Las longevidades cortas son observadas generalmente en plantas en medios con alta cantidad de luz. Como es de esperar existe una asociación entre la longevidad foliar y la historia de vida. Así mismo, la variación en la longevidad foliar está fuertemente correlacionada con aspectos de las estructuras de las hojas y funciones, incluyendo el área foliar específica, dureza, costos de construcción del tejido, concentraciones de nitrógeno y tasa de asimilación de carbono (Williams *et al.*, 1989).

La longevidad foliar está altamente correlacionado con la estructura foliar y las características funcionales y a partir de esta idea, se considera que la longevidad foliar se trata de un mecanismo que aumenta la eficiencia en el uso de nutrimentos, así como el obtener una mayor cantidad de carbono. Debido a esto se ha considerado que la longevidad foliar puede dar una explicación para los modelos geográficos (distribución), donde se comparen especies caducifolias contra perennes (Chapin, 1980; Chabot y Hicks, 1982).

La longevidad foliar en una especie puede variar marcadamente por numerosas razones, pero la variación intrínseca entre especies en relación con la longevidad cubre un rango más amplio que la variación en la misma especie. La duración de vida es un rasgo importante en la historia de vida de la planta con respecto a su crecimiento, disponibilidad de nutrientes, sequía, herbivoría, contaminación y otros factores (Monk, 1966; Small, 1972; Chapin, 1980, Gray y Schelesinger, 1983; Reich, 1987; Coley, 1988). En una especie, el tiempo de vida de la hoja se incrementa con la altura (Ewers y Shmid 1981); o la sombra (Nielsen *et al.*, 1987, Schoettle, 1990), y disminuye con la sequía (Reich y Borchert, 1984) o aire contaminado (Reich, 1983), y puede el tiempo de vida de la hoja aumentar o disminuir con el aumento en la disponibilidad de nutrimentos (Turner y Olsen 1976, Reader 1978, Shaver 1983, Lajtha y Whitford 1989), asimismo puede también incrementar la biomasa de la planta (Hiroi y Monsi 1966, Bazzas y Harper 1977). En gran escala, la duración de vida de las hojas es una variable importante en comparación con el nivel de productividad, circulación de nutrimentos y descomposición entre selvas perennes y caducifolias, cuyas características fisiológicas están siempre relacionadas con la forma de la hoja.



Reich *et al*, (1992) exploraron el significado potencial de la longevidad foliar como un integrador ecológico, examinando el papel de la duración de vida con relación a la amplia escala de variación de rasgos de la hoja y de la planta. Así mismo, la longevidad ha sido reconocida como la duración de vida que esta relacionada con los rasgos foliares, con la fotosíntesis o contenido de nutrimentos (Chabot y Hicks 1982, Mooney y Gulman 1982).

## **2.7 Aspectos generales de la eficiencia y uso de agua (WUE).**

El estoma es una de las partes importantes de la hoja ya que gobierna el balance de carbono - agua a través de los compromisos entre la obtención de CO<sub>2</sub> y pérdida de agua por evaporación (transpiración). El movimiento estomático es un factor determinante para mantener el estado hídrico de las plantas; y este movimiento es proporcional a la conductividad estomática que es una medida de la velocidad con que el vapor de agua se difunde desde la cavidad subestomática hacia la atmósfera. La conductividad estomática esta dada principalmente por el control que ejercen los estomas y que por consiguiente modifican las tasas de transpiración.

El agua puede ser un factor altamente variable en hábitats sucesionales. La limitación del agua causa que los estomas se cierran en las hojas y se reduzca la obtención de carbono y por lo tanto la expansión celular, y asimismo puede reducir grandemente la productividad de la planta. Las plantas de sucesión tardía, especialmente los individuos del sotobosque pueden ser generalmente más sensitivos a la disminución de los niveles de humedad del suelo que las plantas de sucesión temprana (Boyer, 1982).

Algunos aspectos funcionales de obtención de agua han sido pobremente estudiados. En la literatura existe muy poco concerniente a esta área. La información que se tiene sobre las respuestas que tienen las plantas a la sequía es con base a la profundidad de las raíces, almacenamiento de agua y raíces hidráulicas en especies de bosques tropicales. La función de las raíces es

especialmente importante para asegurar la eficiencia en el uso de agua (water use efficiency WUE) para un buen funcionamiento de la planta en temporadas de sequía. La WUE ha sido y es una variable que causa controversia en la ecofisiología de la planta y en la literatura de agricultura. Esta ha sido expresada como el cociente de asimilación de carbono por pérdida de agua, también se ha medido a nivel foliar y a partir de esta forma es fácil comparar una especie con otras especies. Cuando existe una alta WUE, el resultado es una alta productividad y sobrevivencia. La alta WUE se encuentra en plantas con una baja productividad porque la eficiencia en el uso del agua se adquiere a través de los estomas cerrados cuales particularmente limita la obtención de carbono (Jones, 1992).

La eficiencia en el uso de agua, puesto en otras palabras es la cantidad de agua (gastada) por la transpiración para obtener una unidad (molécula) de CO<sub>2</sub> del aire. Para analizar WUE se ha tenido que mostrar instantáneamente, la tasa de fotosíntesis neta por la misma unidad de área por unidad de tiempo las cuales son divididas por la tasa de transpiración por la misma unidad de área y unidad de tiempo (Bazzaz, 1996).

Por último, se puede decir de forma general que existen pocos estudios comparativos donde describan variaciones interespecíficas de ciertas características de las plantas para un gran número de especies de árboles de selvas lluviosas, enfocándose principalmente en características fisiológicas (Fetcher *et al.*, 1987; Reich *et al.*, 1992), en características morfológicas como en hojas (Pompa *et al.*, 1992), arquitectura (King, 1990), alometría (O'Brien *et al.*, 1995) rasgos reproductivos (Osunkoya, 1996), en respuesta de la planta como en resistencia a la herbivoría (Coley, 1983), crecimiento (Lieberman *et al.*, 1985), y sobrevivencia (Augspurger 1984). Existen pocos estudios donde han combinado estos aspectos fisiológicos, y morfológicos así como sus respuestas en toda la planta, haciendo comparaciones a diferentes niveles de disponibilidad de recursos (Osunkoya *et al.*, 1994, Huante *et al.*, 1993, 1995a, 1995b, Swaine *et al.*, 1997). Por otro lado este tipo de estudios solamente han sido posibles en plántulas bajo condiciones controladas.

## 2.8. Hipótesis y objetivos

A partir de todo lo mencionado anteriormente sobre las estrategias y respuestas que presentan las plantas, las cuales están expuestas a diferentes recursos, en este trabajo se pretende estudiar el recurso luz, por lo que se han planteado diferentes hipótesis al respecto:

1. Las especies que se encuentren en condiciones altas de luz tendrán una alta producción foliar en comparación con las especies que se encuentren sujetas a condiciones bajas de luz, las que, presentarán una menor producción de hojas.
2. Las especies que presenten una tasa relativa de crecimiento rápida, tendrán una tasa de iniciación foliar alta en comparación con las que muestren una tasa relativa de crecimiento baja, no importando las condiciones de intensidad de luz a la que estén expuestas.
3. Las especies que se encuentren a una alta intensidad de luz, la tasa de mortalidad y el recambio foliar será mayor que en las especies que estén en bajas intensidades de luz (sombra)
4. Las especies que presenten una tasa relativa de crecimiento alta y se encuentren en condiciones altas de luz, sus longevidades foliares serán menores que si estuvieren en condiciones bajas de luz, y las especies que presenten una tasa relativa de crecimiento baja, la longevidad foliar en ambas intensidades de luz será mayor
5. En el tratamiento de luz debe existir mayor eficiencia en el uso de agua que en las especies que están en el tratamiento de sombra

El objetivo general de este trabajo es estudiar comparativamente el efecto de la disponibilidad de luz en la dinámica foliar en plántulas de veinte especies leñosas; así como el de evaluar aspectos fisiológicos que ayuden a entender la relación entre la dinámica foliar y su fisiología.

Los objetivos particulares:

1. Evaluar comparativamente entre las veinte especies leñosas estudiadas el efecto de la luz en la dinámica foliar para cada uno de sus componentes, que son la producción, tasa de iniciación, tasa de mortalidad, recambio y longevidad foliar.
2. Evaluar la relación entre la tasa de iniciación foliar intraespecífica e ínterespecífica y la tasa relativa de crecimiento en las veinte especies en estudio.
3. Evaluar la plasticidad debida a la luz en la iniciación, mortalidad, recambio foliar y longitud del tallo de las especies estudiadas.
4. Comparar el efecto de la luz en el comportamiento estomático y en el índice de WUE.

### 3. METODOLOGÍA

#### 3.1. Descripción de la zona de estudio.

El presente trabajo se realizó en la Estación de Biología Chamela en el Estado de Jalisco, que se encuentra a cargo del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. La estación se localiza dentro de la Reserva de la Biósfera, Chamela-Cuixmala, ubicada, entre los paralelos de 19° 22' y 19° 39' latitud Norte y 104° 56'-105° 10' longitud Oeste, con una superficie de 13142 hectáreas y a menos de 2 km de la Costa del Océano Pacífico a una altitud de 500 m s n m (Figura 3).

En el sistema de Köppen el clima es cálido subhúmedo, es decir, el más seco de los subhúmedos AwO(x')i" (García, 1981), que se caracteriza por ser un clima marcadamente estacional. La temperatura mínima se sitúa en el intervalo 14.8 a 22.9 °C y una temperatura máxima anual de 29.1 a 32 °C teniendo un promedio anual en un período de ocho años (1977-1984) de 24.9 °C (Bullock, 1986).

La precipitación promedio anual es de 748 mm en Chamela y 782 mm en Cuixmala (Bullock, 1986). Más del 80% de la precipitación anual se presenta a partir de los meses de junio a noviembre pero en ocasiones las lluvias pueden presentarse en diciembre o en enero, y la época de secas de los meses de febrero a junio, además de ser altamente impredecible (de Ita - Martínez y Barradas, 1986).

El tipo de vegetación que domina es la selva baja caducifolia, que se caracteriza por tener una alta densidad de plantas en el sotobosque y dosel, y porque la mayoría de las plantas (95%) pierden sus hojas durante la época seca (Rzedowski, 1978). Otro tipo de vegetación que se encuentra en esta región es la selva mediana subcaducifolia, que se distribuye en manchones a lo largo del área de distribución de la selva baja caducifolia, generalmente en zonas con mayor disponibilidad de agua. La flora que existe es muy diversa y se reportan 1120 especies con 544 géneros en 124 familias en un área de 350 km<sup>2</sup> (Lott, 1993).

### ESTACION DE BIOLOGÍA CHAMELA LOCALIZACIÓN

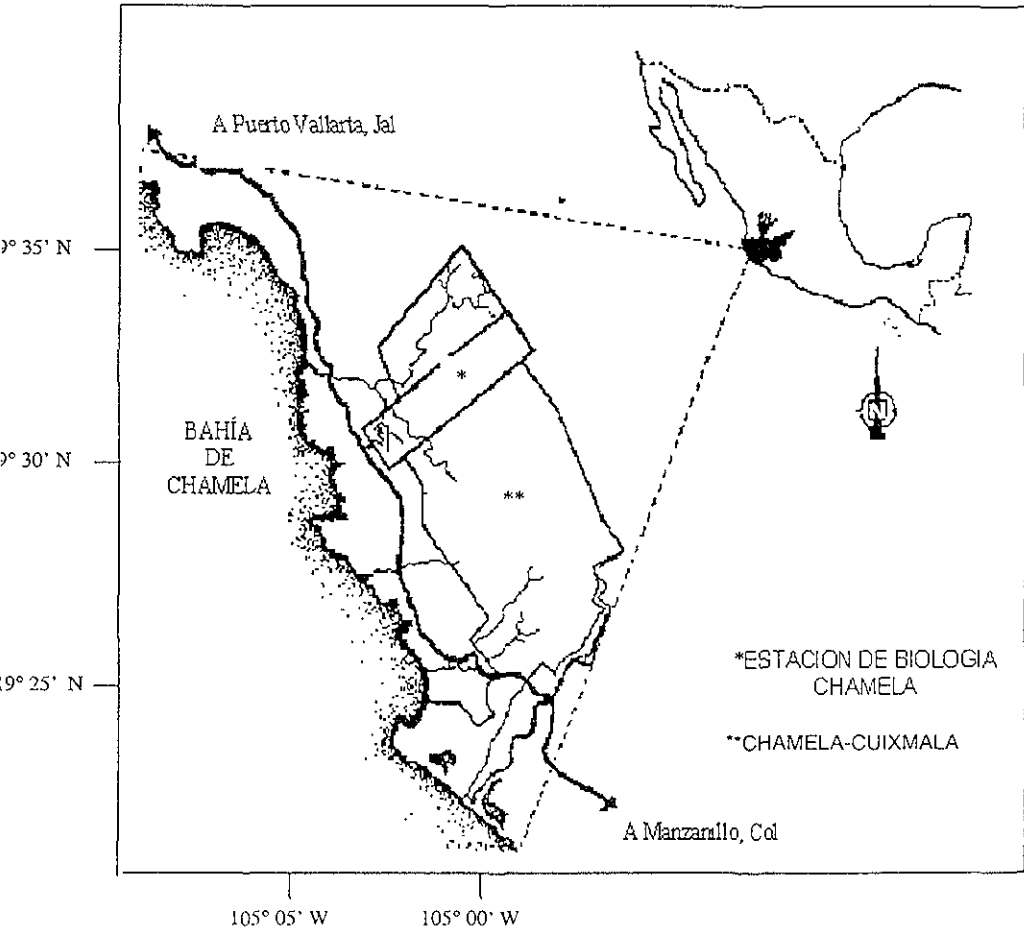


Figura 3. Mapa de localización del sitio de estudio, la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología de la UNAM (Dibujo de Tomás Bravo).

existiendo especies endémicas que incluyen varios árboles como *Jatropha chamelensis*, *Celaenodendron mexicanum*, así como ciertos cactus como *Peniocereus cuixmalensis* y *Opuntia excelsa* entre otras especies.

### **3.2. Especies de estudio.**

En el presente trabajo se estudiaron 20 especies arbóreas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco. Estas especies se eligieron principalmente con base a datos conocidos de la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) ( en inglés Relative Growth Rate RGR) (Rincón & Huante 1993, 1994; Huante, 1995). Las especies que presentan una TRC alta, intermedia y baja, son denominadas especies de rápido, intermedio y lento crecimiento respectivamente (Huanté *et al.*, 1995). Otras características por las que se eligieron fueron por sus formas y características foliares (Tabla 2).

### **3.3. Caracterización de las condiciones del invernadero de campo.**

El invernadero tiene una altura de 4 m, las paredes son de malla de nylon blanca y el techo de plástico blanco. Este se dividió en dos secciones: sombra (-L) y luz (+L), la primera sección se cubrió con una malla negra, la cual dejaba pasar aproximadamente  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que la segunda sección se dejó sin cubrir, teniendo un paso de luz aproximadamente de  $1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a las 12 h en ambas secciones.

Se instalaron dos datalogger (21X, Campbell Scientific, Inc, Logan. USA), una en cada sección. Se usaron dos sensores para medir PAR, temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y humedad relativa (%). Los sensores de temperatura y humedad (HMP35AC vaisala Helsinki, Finland) se instalaron en abrigos termométricos. Cada sensor se colocó en medio de cada sección en un soporte a una altura de 2 m y los sensores de luz se colocaron en otro soporte a una altura de 1.80 m y cada uno en medio de cada sección del invernadero.

Tabla 2. Lista de las especies en estudio, abarcando doce familias. La nomenclatura es de acuerdo con Lott (1985, 1993). Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) (Rincón & Huante 1993, 1994; Huante, 1995), forma de vida, hábitat y características y forma de la hoja para cada una de las especies (Pennington & Sarukhán 1998). Las especies se enlistaron según la tasa relativa de crecimiento.

Especie	Familia	Nombre común	Forma de vida	Tasa de crecimiento	Hábitat	Características y Forma de la hoja
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	Rosa amarilla	Árbol de hasta 15 m de altura	Rápido	Perturbado	Dispuestas en espiral, palmado-partidas, lóbulos 5, oblongo-lanceolados
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	Botoncillo	Árbol de hasta 25 m de altura	Rápido	Perturbado	Dispuestas en espiral, simples, ovado, lanceolada, elípticas u oblongas
<i>Cordia eleagnoides</i>	Boraginaceae	Barsino	Árbol de hasta 20 m de altura	Rápido	Perturbado	Dispuestas en espiral, simples, ovadas o elípticas
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae	Guacima	Árbol de hasta 25 m de altura	Rápido	Perturbado	Alternas, simples, ovadas, oblongo-lanceoladas o lanceoladas
<i>Heterocarpus pallidus</i>	Tiliaceae	Majahua	Árbol de hasta 25 m de alto	Rápido	Perturbado	Dispuestas en espiral, simples, anchamente ovadas, con el margen aserrado.
<i>Ocotea wolcottiana</i>	Convolvulaceae	Ozote	Árbol de hasta 6 m de alto	Rápido	Perturbado	Dispuestas en espiral o más comúnmente aglomeradas en ramitas cortas, simples
<i>Lagrezia microsperma</i>	Amaranthaceae	_____	Arbusto de 2-4 m de alto	Rápido	Perturbado	Dispuestas en espiral, simples, lanceoladas
<i>Albizia occidentalis</i>	Leguminosae	_____	Arbol de hasta 15 m de alto	Intermedio	Selva Madura	Dispuestas en espiral, imparipinnadas
<i>Caesalpinia platycoca</i>	Leguminosae	Coral	Arbol de hasta 6 m de alto	Intermedio	Selva Madura	Dispuestas en espiral

Continúa ⇨



<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	Ceiba	Árbol monopódico de hasta 40 m de altura	Intermedio	Selva Madura	Dispuestas en espiral, aglomeradas en la punta de las ramas, digitado- compuestas, compuestas de 7 a 8 folíolos, angostamente elípticos
<i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae	Cuastecomate	Árbol o arbusto de hasta 4 m de altura	Intermedio	Selva Madura	Aglomeradas, simples, oblanceoladas o espatuladas
<i>Hintonia latiflora</i>	Rubiaceae	Campanillo	Arbol de hasta 20 m de altura	Intermedio	Selva Madura	Opuestas simples, ovado lanceoladas
<i>Leucocharis erocarpalis</i>	Leguminosae	Palo de arco	Árbol de hasta 15 m de alto	Intermedio	Selva Madura	Dispuestas en espiral, imparipinnadas, con 15 a 17 folíolos opuestos, oblongos a elípticos
<i>Pithecolobium dulce</i>	Leguminosae	Guamúchil	Árbol de hasta 20 m de altura	Intermedio	Perturbado	Dispuestas en espiral, aglomeradas, bipinnadas
<i>Tabebuia chrysantha</i>	Bignoniaceae	Mapilla	Árbol de hasta 20 m de altura	Intermedia	Selva Madura	Decusadas, digitado-compuestas, compuestas de 5 folíolos, lanceolados
<i>Brosimum elasticum</i>	Moraceae	Mojote	Árbol de hasta 40 m de altura	Lento	Selva Madura	Alternas simples, ovado-lanceoladas a ovadas o elípticas
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	Euphorbiaceae	Guayabillo	Árbol de hasta 25 m de altura	Lento	Selva Madura	Dispuestas en espiral, trífoliadas , elípticas
<i>Coccoloba barbadensis</i>	Polygonaceae	Cahuil	Arbol de hasta 18 m de altura	Lento	Selva Madura	Dispuestas en espiral, simples, orbiculares, oblongas
<i>Gyrocarpus patropifolius</i>	Hernandiaceae	Hediondillo	Árbol de hasta 15 m de altura	Lento	Selva Madura	Dispuestas en espiral, simples, 5 lóbulos ovados
<i>Rubroctnia fusca</i>	Polygonaceae	_____	Árbol de hasta 15 m de alto	Lento	Selva Madura	Dispuestas en espiral, simples, elípticas y obovadas

Los dataloggers se programaron para que las mediciones se realizaran cada 15 minutos durante todo el tiempo del experimento. Los datos fueron drenados a una computadora portátil Compaq (Contura 4/25) al programa Telecommunications program (versión 7.3 Copyright (C) 1986,1991 Campbell Scientific, Inc, logan, USA) para ser analizados posteriormente.

### **3.4 Diseño experimental**

Se colectaron semillas de las 20 especies leñosas escogidas de diferentes individuos en el lugar de estudio. En el laboratorio, las semillas se limpiaron, se escarificaron bajo un tratamiento previo con H<sub>2</sub>O o con H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, para tratar que la germinación fuera sincrónica, dicho tratamiento dependió según el requerimiento para cada especie.

Una vez que las semillas se pusieron a hidratar, se colocaron en charolas de plástico, que contenían arena sílica, previamente humedecida y se cubrieron con plástico transparente y con pequeños orificios para mantener las condiciones de humedad y circulación de aire. Las semillas fueron regadas diariamente.

A los seis días después de que germinó la semilla (cuando la radícula emergió de la testa), las plántulas fueron transplantadas a macetas las cuales se colocaron en el invernadero de campo que se encuentra ubicado en el sitio de estudio. Las macetas tenían una capacidad de 5 Kg cada una, las cuales se prepararon previamente con arena sílica que a su vez se revolvió con 9 gr/kg de fertilizante Osmocote NPK con una proporción de 14-14-14. Las macetas se acomodaron en el invernadero en cada sección con el suficiente espacio para evitar el sombreado entre las plantas.

El diseño experimental principal fue:

20 spp X 2 tratamientos de luz X 8 repeticiones X 2 cosechas (inicial y final)

El periodo evaluado de crecimiento de las plántulas en el invernadero en ambos tratamientos fue de 75 días y durante este tiempo se realizaron las mediciones necesarias que se describen en las siguientes secciones para este trabajo. En la figura 4, se muestra un diagrama de flujo del diseño experimental

### 3.4.1 Diagrama de flujo del diseño experimental.

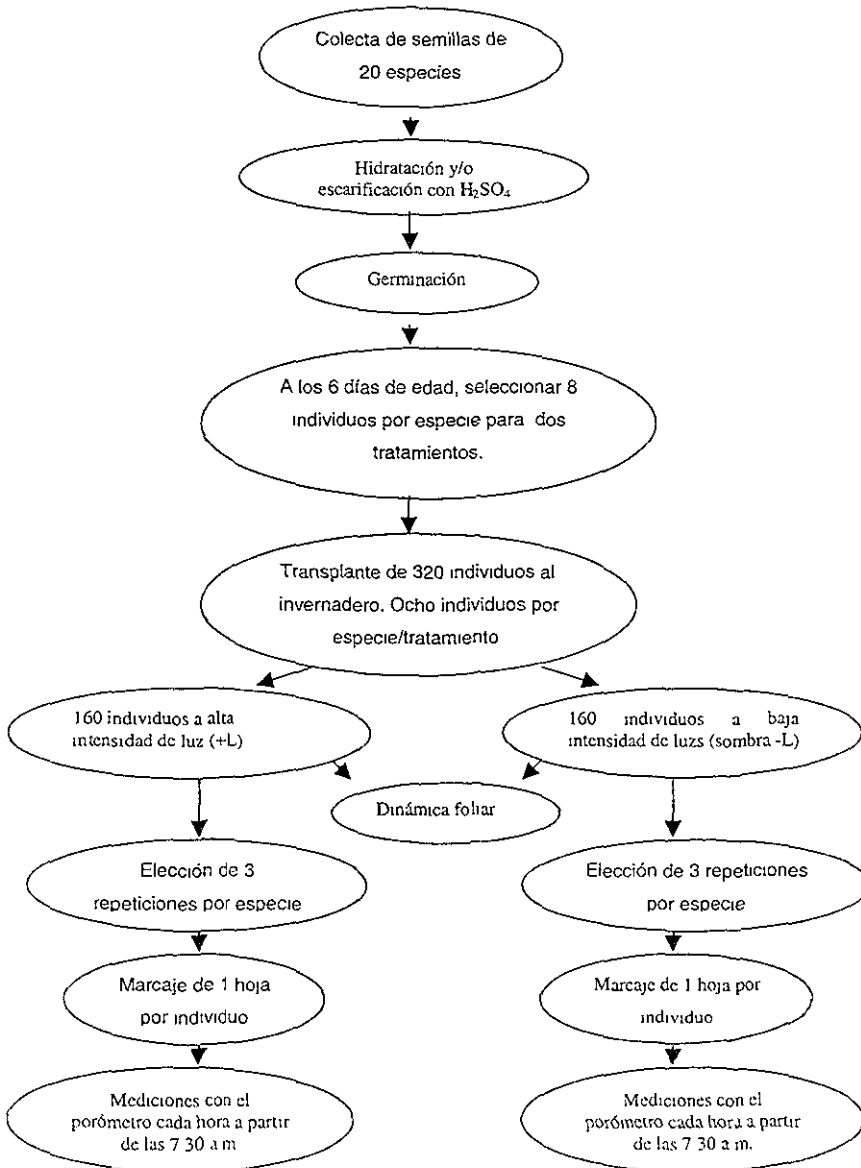


Figura 4 Diagrama de flujo de la metodología para ambos tratamientos.

### **3.5 Metodología para cada uno de las variables evaluadas.**

#### **3.5.1. Dinámica foliar.**

Las variables principales para conocer y medir la dinámica foliar fueron la iniciación foliar, la mortalidad foliar, el recambio foliar, el número total de hojas en tiempos determinados y la longevidad foliar, para llevar a cabo las mediciones de estas variables se realizaron en el siguiente diseño experimental. Este diseño experimental comprendió a las 20 especies de estudio por ocho repeticiones para cada especie por dos tratamientos de luz (sombra (-L) y luz intensa (+L)) durante un período de crecimiento de 75 días:

Se hizo un seguimiento diario de la iniciación foliar a partir de la primer hoja recién producida después de los cotiledones y posteriormente con las hojas sucesivas, esto se realizó marcando las hojas con anillos de plástico de colores como un código de numeración. Los anillos fueron colocados alrededor de cada pecíolo. El criterio que se tomó para establecer la hoja nueva fue en el momento en que estaba completamente, formada y recién abierta. Al mismo tiempo que se fueron marcando las hojas, se fue registrando y censando el día de iniciación de cada hoja en cada individuo.

La mortalidad foliar se registró en el momento de la abscisión de cada hoja. La identificación se hizo con base al código de color (anillos). Cada individuo se revisó diariamente y al mismo tiempo se censaban las hojas nuevas. Con estos datos se obtuvo la tasa de iniciación y mortalidad, recambio foliar, número de hojas totales y longevidad foliar como se explica más adelante.

Las hojas colectadas al envejecer se guardaron con sus respectivos datos del día de abscisión y número de hoja y posteriormente se colocaron en un horno a 75 °C durante 48 horas. Al finalizar el periodo de crecimiento evaluado (75 días) se midió en cada individuo la longitud total del tallo.

Para analizar los datos estadísticamente, se utilizaron pruebas de “t – Student” y regresiones lineales. Se utilizaron los programas Table Curve<sup>TM</sup> 2D. Version 3 for Win 32 Jandel Scientific Software, London); y el STATISTICA 6.0 (versión 5, edición 97 Edition Stat Soft, Inc. USA).

### **3.5.2. Tasa de iniciación foliar (TIF) y tasa de mortalidad foliar (TMF).**

El cálculo de la tasa de iniciación y de mortalidad foliar para cada especie fue a partir de la pendiente en el valor máximo de las curvas ajustadas (Hunt, 1982), al graficar los valores de número de hoja contra tiempo (días), para cada una de las especies en el periodo evaluado de crecimiento. Las especies se acomodaron según la tasa de iniciación y mortalidad foliar tomando como base el tratamiento de +L para su comparación (ver resultados). Para saber si había diferencias significativas entre las medidas de +L y -L se realizó la prueba de t de Student en cada especie (ZAR, 1997).

### **3.5.3. Recambio foliar**

El recambio foliar, se propuso obtenerla a través del cociente que resulta de la Tasa de Iniciación Foliar (TIF) entre la Tasa de Mortalidad Foliar (TMF) (TIF/TMF).

### **3.5.4. Longevidad foliar**

Esta variable se estimó sólo para aquellas especies que presentaron mortalidad de hojas. A partir del día de producción y el día de mortalidad foliar, se obtuvo la longevidad para cada hoja de las especies estudiadas. Para conocer la longevidad foliar general de la especie se propuso obtenerla a través de una regresión lineal con los datos de la longevidad de cada hoja que la plántula dejó caer y el número que identifica cada hoja. La pendiente de cada regresión lineal nos señaló si las especies tienden a aumentar o a disminuir la longevidad foliar general para cada especie.

### 3.5.5. Plasticidad

La plasticidad en la TIF, se propuso obtenerla a partir del cociente entre la tasa de iniciación foliar en ambos tratamientos, TIF(+L)/TIF(-L). En el caso de la longitud del tallo, también se obtuvo a partir del cociente entre las longitudes de ambos tratamientos.

Para conocer la relación entre la plasticidad en la longitud del tallo y la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC), los datos de la última variable se obtuvieron de Huante *et al*, (1995) y de Rincón *et al*, (en revisión). El uso de la TRC es porque es una herramienta útil para conocer el incremento en biomasa seca por unidad de biomasa total de la planta, por unidad de tiempo (Evans, 1972; Hunt, 1982), además porque es considerada como la más útil para la comparación del crecimiento potencial. Este análisis se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$TRC = (\ln W_{t_2} - \ln W_{t_1}) / (t_2 - t_1)$$

Donde:

W = biomasa seca total

t = tiempo de medición

### 3.5.6. Mediciones fisiológicas.

A partir del experimento anterior se eligieron 19 de las 20 especies debido a que la última presentó hojas muy pequeñas que no se ajustaba a la copa del porómetro. Por cada especie se eligieron tres repeticiones. Esto se realizó para los dos tratamientos de luz (-L) y (+L):

19 especies X 3 repeticiones X 2 tratamientos de luz.

Por cada especie se eligieron tres individuos y por cada individuo se seleccionó una hoja que estuviera en máxima expansión según curvas de expansión foliar

obtenidas para las hojas (datos no incluidos). Esto se realizó para ambos tratamientos.

En cada una de las hojas con un porómetro portátil (LI-COR, LI-1600 USA), se midió la conductividad estomática ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), la transpiración foliar ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) el porcentaje de humedad relativa (%), la temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), y la intensidad de la luz (PAR  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), se procuró que al realizar cada medición se respetara la orientación de la lámina foliar, así como, el no dañarla. Estas mediciones se realizaron cada hora a partir de las 7:30 h hasta alcanzar la máxima conductividad estomática que dependió de cada especie.

Para obtener el índice de eficiencia en el uso de agua, fue a partir del cociente entre conductividad estomática (g) y la transpiración, si se supone que la asimilación de  $\text{CO}_2$  es directamente proporcional a g.

Por último se realizó una matriz de correlaciones asociando todos las variables evaluadas, por medio del programa STATISTICA para cada tratamiento, y sólo se tomaron en cuenta las correlaciones que presentaron diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Caracterización de la luz, temperatura y humedad en el invernadero.

Las condiciones de crecimiento de las plántulas en el invernadero durante el periodo evaluado fueron las siguientes:

En el tratamiento de luz alta (+L) la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (PAR) máxima en promedio durante el periodo del 7 de abril al 11 de julio de 1999 fue de  $1087 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a las 12:45h (n = 96 días) (Tabla 3 y Figura 5), presentando una humedad relativa máxima promedio de 88.00% a las 6:45 h teniendo como mínima 51.4% a las 15:15 h. y con temperaturas máxima de  $33^\circ\text{C}$  a las 14:30 h. y mínima de  $21^\circ\text{C}$  a las 6:45 h.

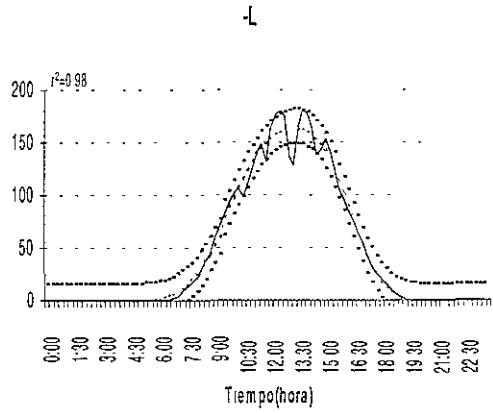
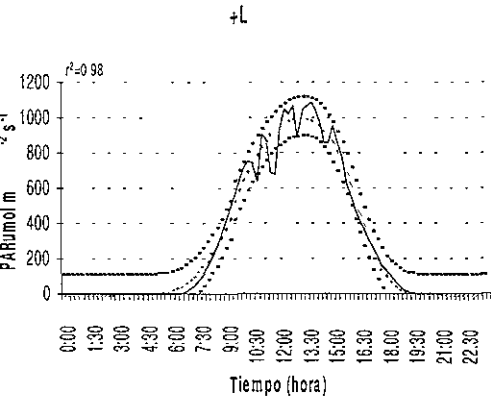
En el tratamiento de sombra (-L) la cantidad de PAR máxima en promedio fue de  $180 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a las 12:45 h (Tabla 1), la humedad máxima fue de 87.00% a las 7:15 h. y una mínima de 49.63% a las 12:45 h y una temperatura de  $33^\circ\text{C}$  como máxima y mínima de  $22^\circ\text{C}$  a las 6:45 h (Tabla 3 y Figura 5).

Tabla 3. Condiciones ambientales en las cuales se encontraban creciendo las plántulas en el invernadero en los dos tratamientos de PAR. Intensidad alta de luz (+L) y sombra (-L). (D.E.= Desviación Estándar), n = 96 días.

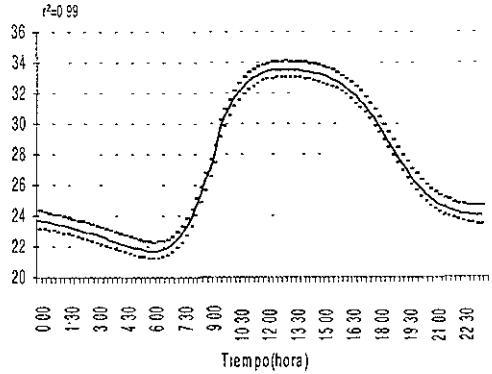
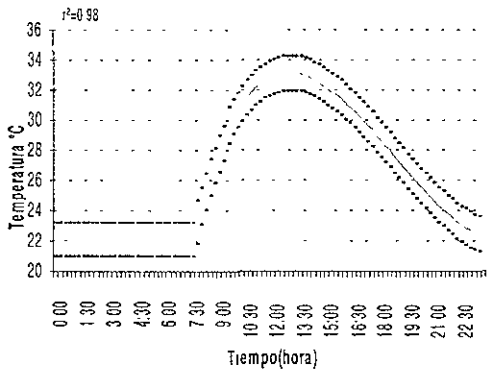
	Luz alta (+L)				Sombra (-L)			
	Máximo	Hora	Mínimo	Hora	Máximo	Hora	Mínimo	Hora
Luz $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$	1087	12:45			180	12:45		
D.E.	328				59			
Temperatura $^\circ\text{C}$	33	14:30	21	06:45	33	12:45	22	06:45
D.E.	2.5		2.7		2.44		2.55	
Humedad %	88	06:45	51.5	15:15	87.00	07:15	50.00	12:45
D.E.	7.0		11		6.63		11.3	



a) Luz



b) Temperatura



c) Humedad relativa

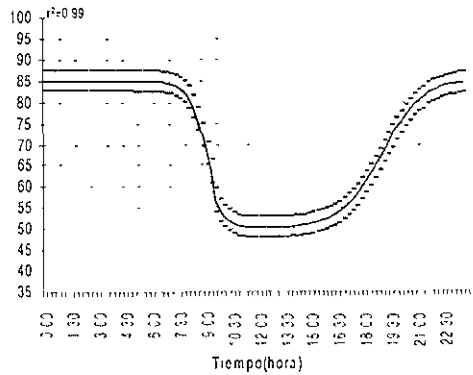
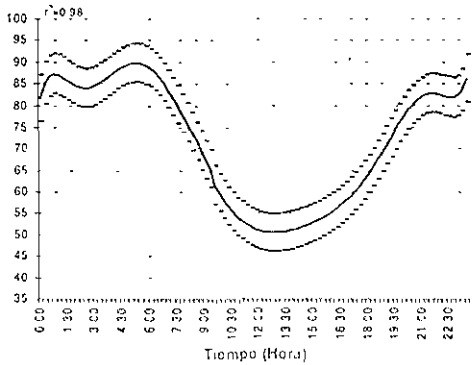


Figura 5. Promedio de los datos observados de las condiciones de a)Luz, b)temperatura y c)humedad relativa en las cuales se encontraban creciendo las plantulas en el invernadero en ambos tratamientos de luz (+L y -L) durante el transcurso del día en todo el periodo de crecimiento (n:96 días). Los datos están representados por las líneas continuas y su desviación estándar por las líneas discontinuas

## 4.2. Dinámica foliar.

La dinámica foliar se pudo observar y calcular con variables tales como el número de hojas producidas en total, la velocidad de producción, recambio y longevidad foliar y por último la mortalidad de las hojas.

### 4.2.1. Número de hojas producidas

Durante el periodo de crecimiento evaluado (75 días), en las especies de lento crecimiento como *Celaenodendron mexicanum*, *Brosimum alicastrum*, *Coccoloba barbadensis*, *Lonchocarpus eriocarinalis*, *Caesalpinia platyloba* así como algunas de crecimiento intermedio como *Albizia occidentalis*, *Tabebuia chrysantha* y *Cochlospermum vitifolium*, el número de hojas producidas en total no presentaron diferencias significativas entre tratamientos de luz (Figura 6). Sin embargo, especies como *Gyrocarpus jatrophiifolius*, *Ceiba pentandra*, *Cordia elaeagnoides*, *Ruprechtia fusca*, *Hintonia latiflora*, *Crescentia alata*, *Cordia alliodora*, *Heliocarpus pallidus*, *Ipomoea wolcottiana*, *Guazuma ulmifolia*, *Lagrezia monosperma* y *Pithecellobium dulce*, el número de hojas producidas entre tratamientos fueron significativamente diferentes (Figura 6).

En general, la producción de hojas fue mayor o igual en el tratamiento +L que en el tratamiento -L (Figura 6). De todas las especies, *Pithecellobium dulce* fue la especie que presentó la mayor producción de hojas en +L de 140 hojas y en -L 30 hojas producidas en total. Por otro lado, la especie que tuvo mayor producción de hojas en el tratamiento de -L fue *Lagrezia monosperma* con 48 hojas, mientras que en el tratamiento +L esta especie fue una de las tres con mayor producción de hojas (120 hojas) (Figura 6).

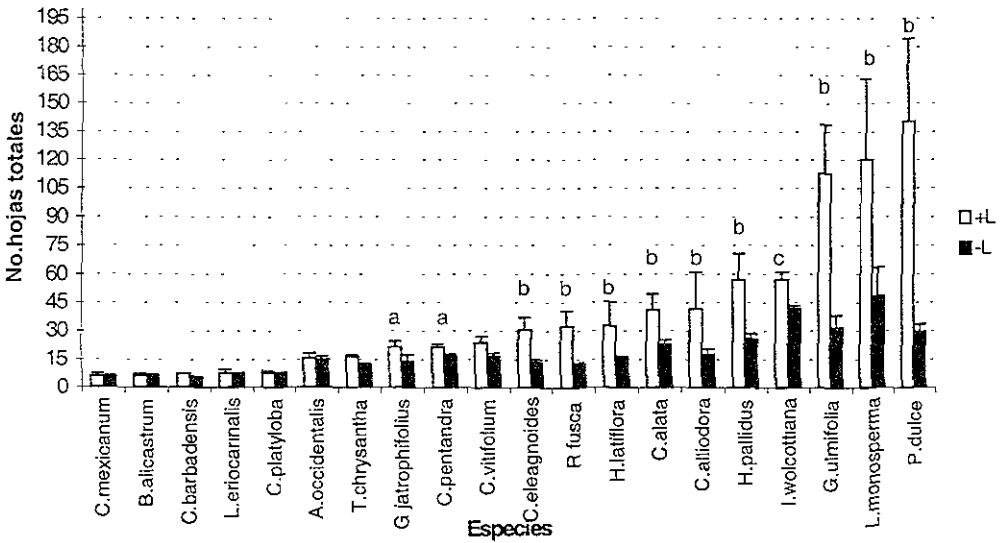


Figura 6. Número de hojas producidas durante el periodo de crecimiento (75 días) evaluado en 20 especies arbóreas en ambos tratamientos +L y -L. Las especies se acomodaron en orden ascendente según el número de hojas totales a partir del tratamiento de +L. Las letras indican diferencias significativas entre tratamientos para cada especie. a ( $p \leq 0.05$ ), b ( $p < 0.001$ ) y c ( $p \leq 0.01$ ). Las barras de cada columna representan la desviación estándar,  $n = 8$ .

#### 4.2.2. Producción foliar.

En la mayoría de las especies tanto en +L como en -L, se obtuvo un incremento en la producción foliar exponencial y potencial durante el periodo de crecimiento (Figura 7). Es decir, en el tratamiento +L, en la primera etapa, la producción de las hojas fue muy lenta, pero al transcurrir el tiempo, la producción de hojas nuevas fue más rápida, incrementándose exponencialmente y para otras potencialmente, como se puede observar claramente en las especies como, *Lagrezia monosperma*, *Heliocarpus pallidus* (Figura 7a), *Ipomoea wolcottiana*, *Guazuma ulmifolia* (Figura 7b), *Cordia elaeagnoides* (Figura 7c), *Cochlospermum vitifolium*,

*Ruprechtia fusca* (Figura 7d), *Cordia alliodora* (Figura 7e), *Gyrocarpus jatrophiifolius* (Figura 7h) y *Pithecellobium dulce* (Figura 7f).

En las especies como *Albizia occidentalis* (Figura 7e), *Tabebuia chrysantha* (Figura 7g), *Crescentia alata* (Figura 7c), *Hintonia latiflora* (Figura 7i) y *Ceiba pentandra* (Figura 7f), se observa que en los ajustes realizados con base en el número de hojas producidas en el tiempo (días), también presentaron una producción exponencial aunque su producción foliar fue menor. En primer lugar, son especies que su tasa relativa de crecimiento no es alta, por lo que el periodo de crecimiento evaluado para estas especies no fue suficiente para observar un comportamiento general en su producción foliar.

Por último, en este tratamiento (+L), especies como *Caesalpinia platyloba* (Figura 7g), *Lonchocarpus eriocarinalis*, *Celaenodendron mexicanum* (Figura 7j), *Brosimum alicastrum* (Figura 7h) y *Coccoloba barbadensis* (Figura 7i), según los ajustes realizados se observó una tendencia lineal (Figura 7).

En cambio en -L, también se mostró un comportamiento exponencial en las mismas especies de +L como fueron *Lagrezia monosperma*, *Heliocarpus pallidus* (Figura 7a), *Ipomoea wolcottiana*, *Guazuma ulmifolia* (Figura 7b). *Gyrocarpus jatrophiifolius* (Figura 7h) y *Coccoloba barbadensis* en este tratamiento (-L) fueron las únicas especies de lento crecimiento que tuvieron una producción exponencial (Figura 7i).

En las especies como *Cordia elaeagnoides*, *Crescentia alata* (Figura 7c), *Pithecellobium dulce*, *Ceiba pentandra* (Figura 7f), *Ruprechtia fusca*, *Cochlospermum vitifolium* (Figura 7d), *Cordia alliodora*, *Albizia occidentalis* (Figura 7e), *Hintonia latiflora* (Figura 7i) y *Tabebuia chrysantha* (Figura 7g), se observó, que dependiendo del ajuste realizado con base al número de hojas contra tiempo (días), también tuvieron una tendencia exponencial o potencial. Por último especies como *Caesalpinia platyloba* (Figura 7g), *Brosimum alicastrum* (Figura 7h), *Lonchocarpus eriocarinalis* y *Celaenodendron mexicanum* (Fig. 7j) al igual que en el tratamiento de +L presentaron una tendencia lineal durante su periodo de crecimiento.

También se observó que al mismo tiempo que se estaban produciendo las hojas, algunas especies empezaron a presentar mortalidad foliar en el periodo evaluado de crecimiento. Además, de la producción foliar que se presentan en la Figura 7, también se muestra la iniciación de la abscisión foliar de algunas especies durante el periodo evaluado de crecimiento en ambos tratamientos. Las especies fueron *Heliocarpus pallidus*, *Lagrezia monosperma* (Figura 7a), *Guazuma ulmifolia* e *Ipomoea wolcottiana* en +L a los 23, 23, 38 y 25 días respectivamente y en -L a los 32, 19, 38 y 39 días respectivamente (Figura 7b).

Las especies que presentaron mortalidad foliar únicamente en el tratamiento +L fueron *Cochlospermum vitifolium* (Figura 7d), *Cordia elaeagnoides*, *Crescentia alata* (Figura 7c), *Ceiba pentandra* (Figura 7f), *Hintonia latiflora* (Figura 7i), *Gyrocarpus jatrophifolius* (Figura 7h), *Ruprechtia fusca* (Figura 7d) y *Albizia occidentalis* (Figura 7d). La primera especie presentó mortalidad foliar a partir de los 23 días, la segunda a partir de los 33 días, la tercera a los 35 días, la cuarta a los 42 días, la quinta a los 44 días, la sexta a los 46 días, la séptima a los 53 días y la última a partir de los 60 días, respectivamente (Figura 7).

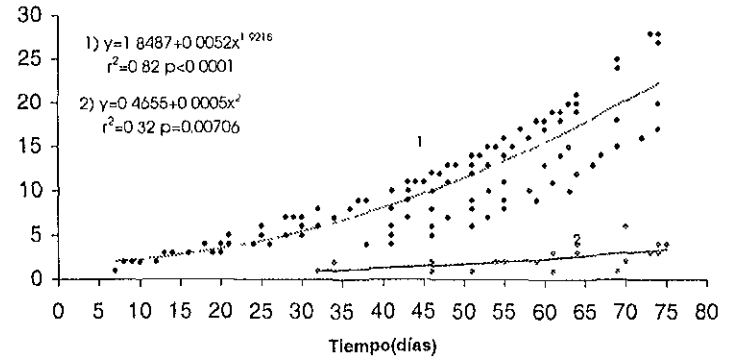
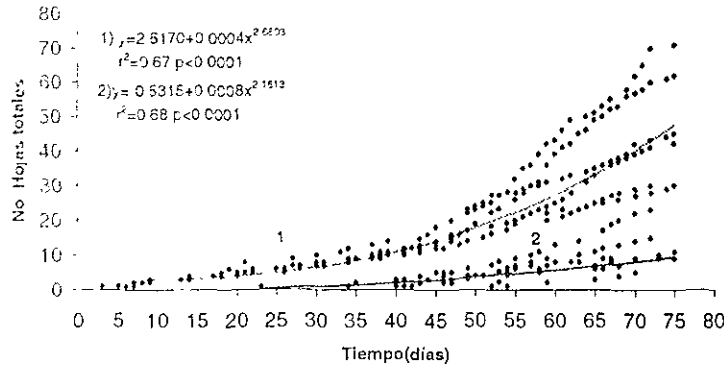
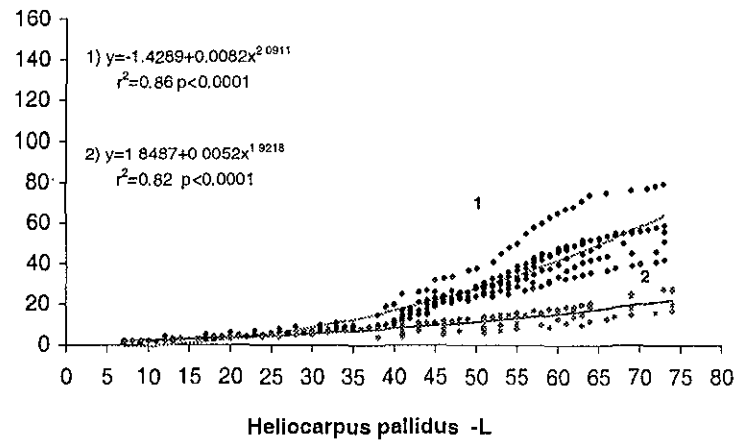
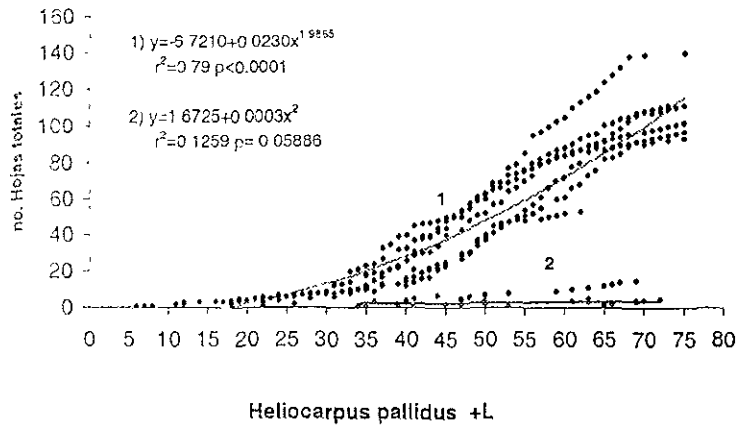
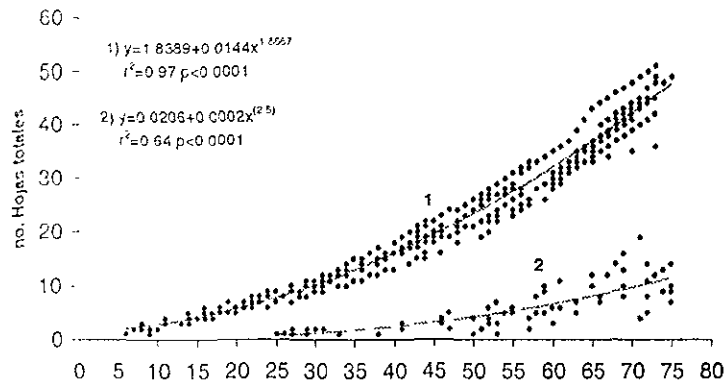
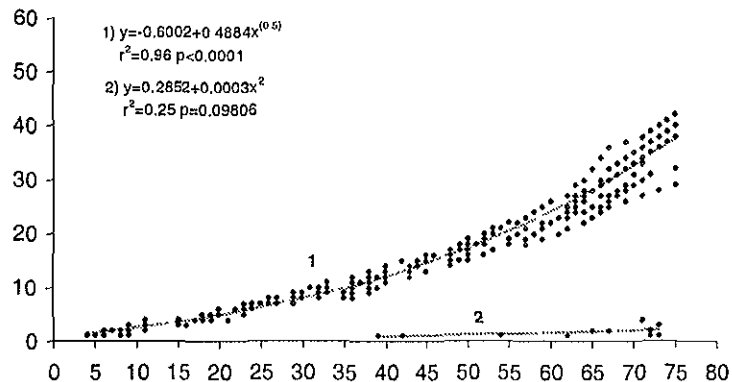


Figura 7a. Comparación de las especies en los dos tratamientos (luz +L y sombra -L) en relación con su (1) producción foliar y (2) mortalidad foliar en el periodo de crecimiento de setenta y cinco días. Las líneas continuas, indican los ajustes de los datos. El orden de aparición de las gráficas, es basándose en su tasa relativa de crecimiento, a partir de las especies que presentan una TRC alta hasta las que presentan una TRC baja (Huante et al, 1995) n= 8 individuos

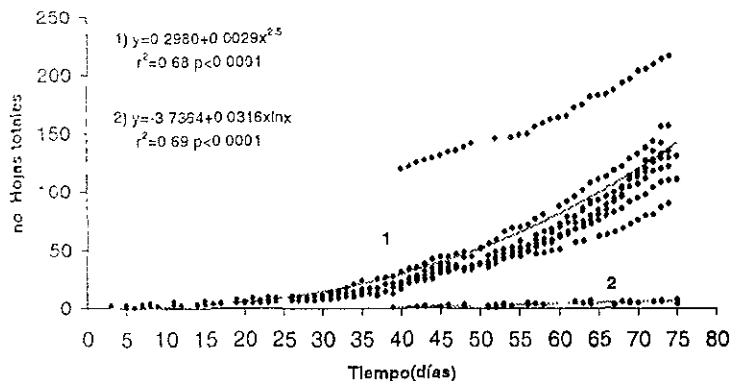
*Ipomoea wolcottiana* +L



*Ipomoea wolcottiana* -L



*Guazuma ulmifolia* +L



*Guazuma ulmifolia* -L

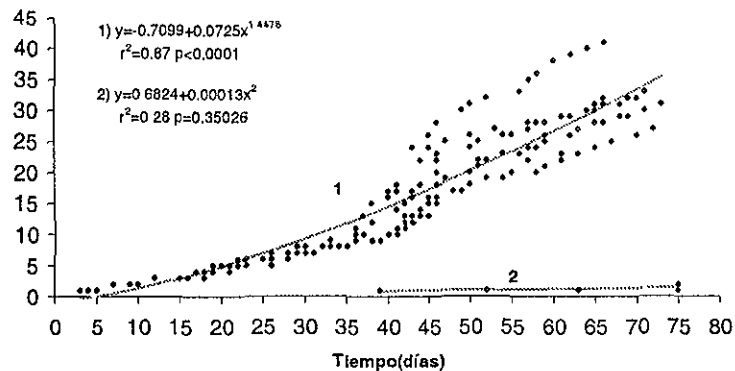
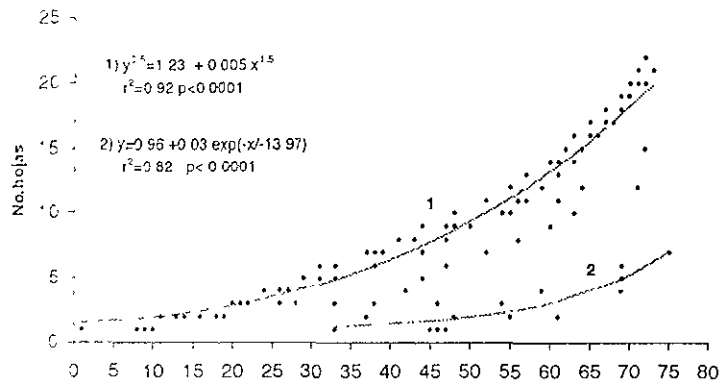
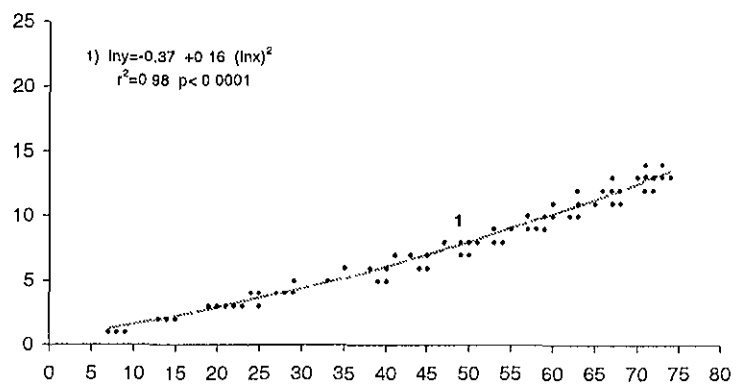


Figura 7b. Comparación de las especies en los dos tratamientos (luz +L y sombra -L) en relación con su (1) producción foliar y (2) mortalidad foliar en el periodo de crecimiento de setenta y cinco días. Las líneas continuas, indican los ajustes de los datos. El orden de aparición de las gráficas, es basándose en su tasa relativa de crecimiento, a partir de las especies que presentan una TRC alta hasta las que presentan una TRC baja (Huante et al, 1995). n = 8 individuos por tratamiento



*Crescentia alata* +L



*Crescentia alata* -L

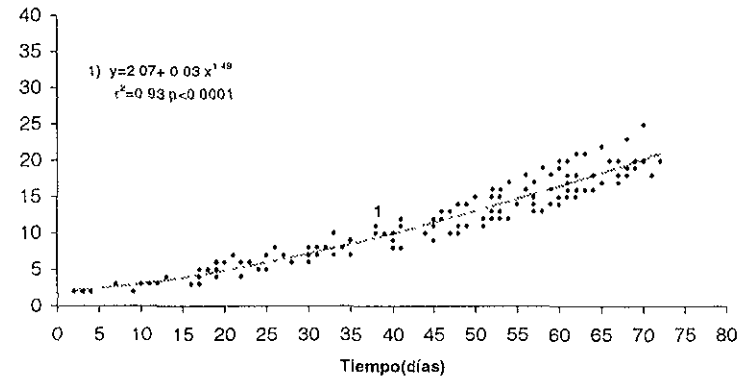
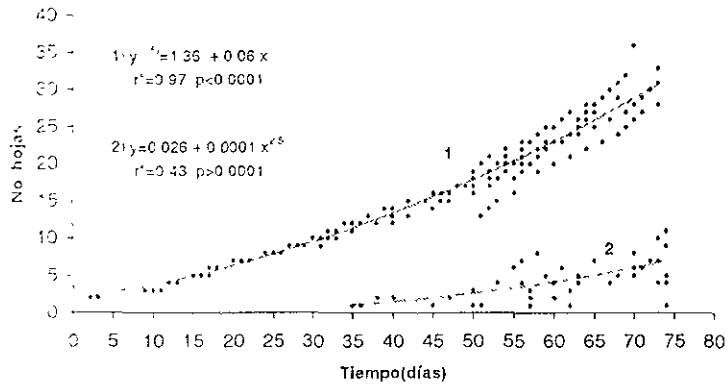
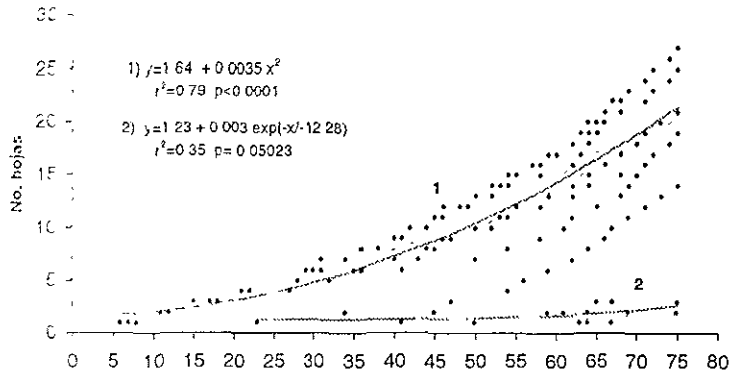


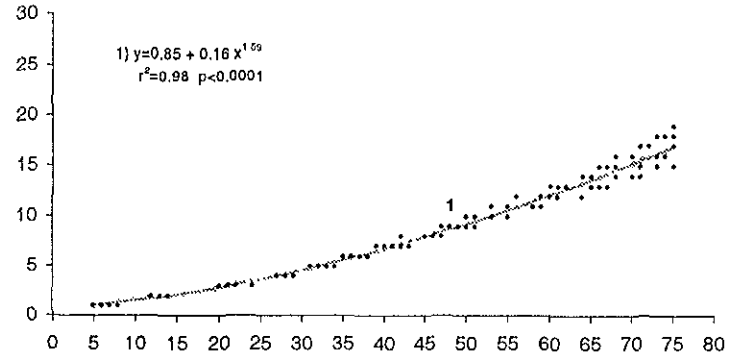
Figura 7c. Comparación de las especies en los dos tratamientos (luz +L y sombra -L) en relación con su (1) producción foliar y (2) mortalidad foliar en el periodo de crecimiento de setenta y cinco días. Las líneas continuas, indican los ajustes de los datos. El orden de aparición de las gráficas, es basándose en su tasa relativa de crecimiento, a partir de las especies que presentan una TRC alta hasta las que presentan una TRC baja (Huante et al, 1995) n= 8 individuos por tratamiento



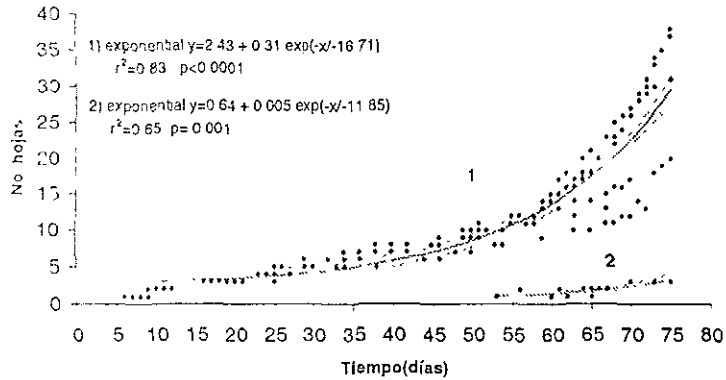
*Cochlospermum vitifolium* +L



*Cochlospermum vitifolium* -L



*Ruprechtia fusca* +L



*Ruprechtia fusca* -L

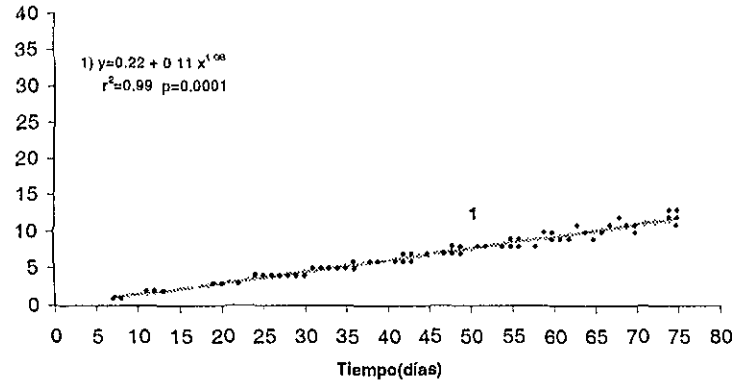
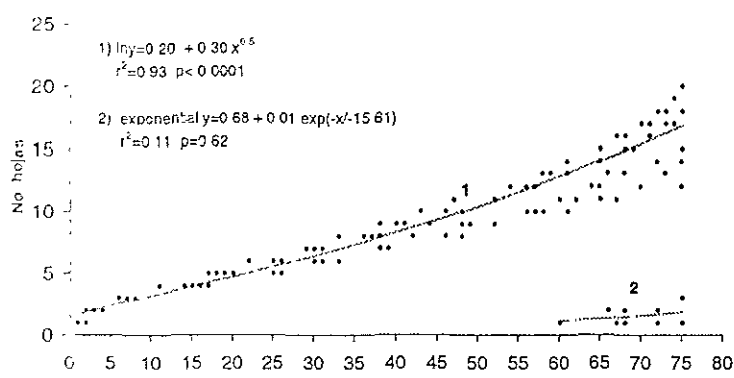
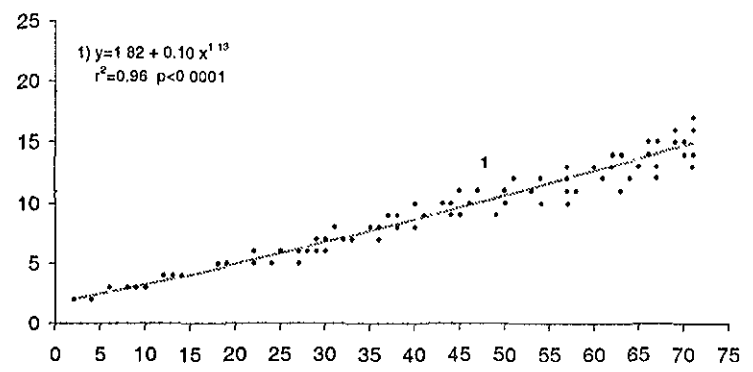


Figura 7d. Comparación de las especies en los dos tratamientos (luz +L y sombra -L) en relación con su (1) producción foliar y (2) mortalidad foliar en el período de crecimiento de setenta y cinco días. Las líneas continuas, indican los ajustes de los datos. El orden de aparición de las gráficas, es basándose en su tasa relativa de crecimiento, a partir de las especies que presentan una TRC alta hasta las que presentan una TRC baja (Huante et al, 1995) n= 8 individuos por tratamiento



***Cordia alliodora* +L**



***Cordia alliodora* -L**

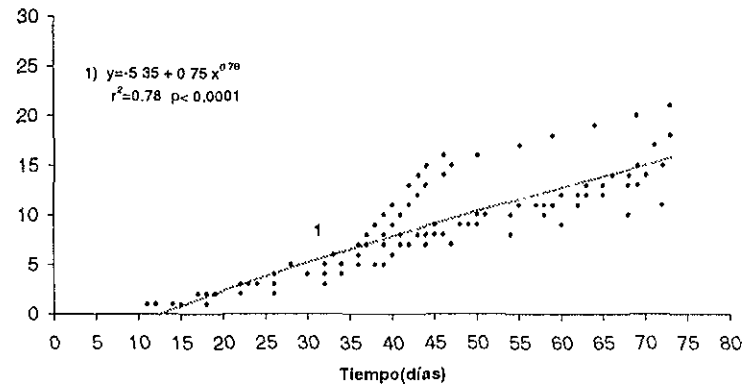
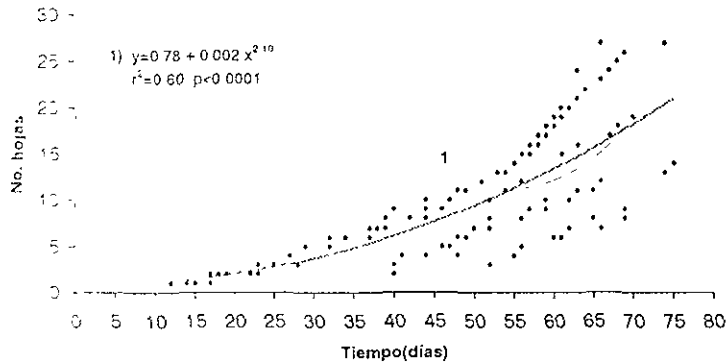
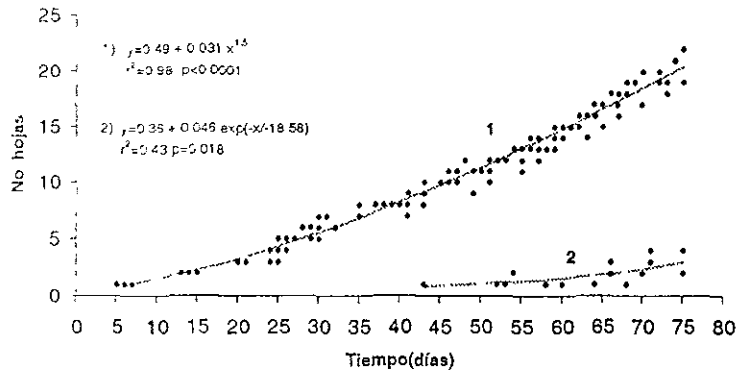
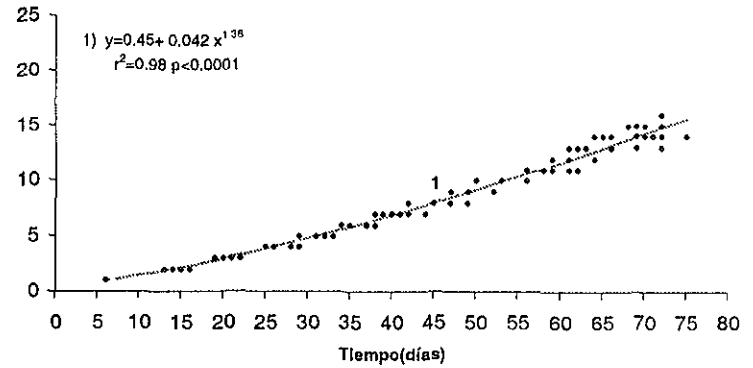


Figura 7e. Comparación de las especies en los dos tratamientos (luz +L y sombra -L) en relación con su (1) producción foliar y (2) mortalidad foliar en el periodo de crecimiento de setenta y cinco días. Las líneas continuas, indican los ajustes de los datos, El orden de aparición de las gráficas, es basándose en su tasa relativa de crecimiento, a partir de las especies que presentan una TRC alta hasta las que presentan una TRC baja (Huante et al, 1995) n= 8 individuos por tratamiento

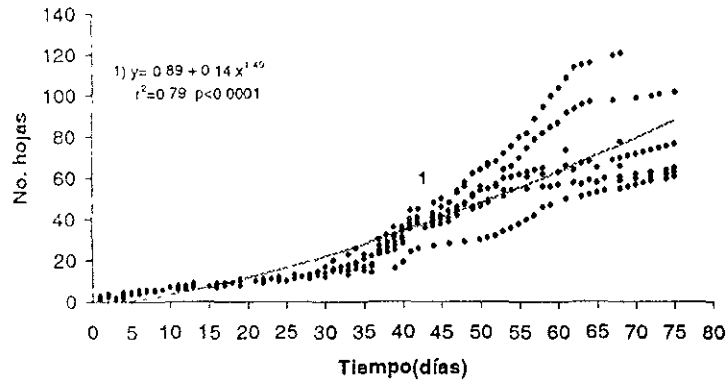
*Ceiba pentandra* +L



*Ceiba pentandra* -L



*Pithecellobium dulce* +L



*Pithecellobium dulce* -L

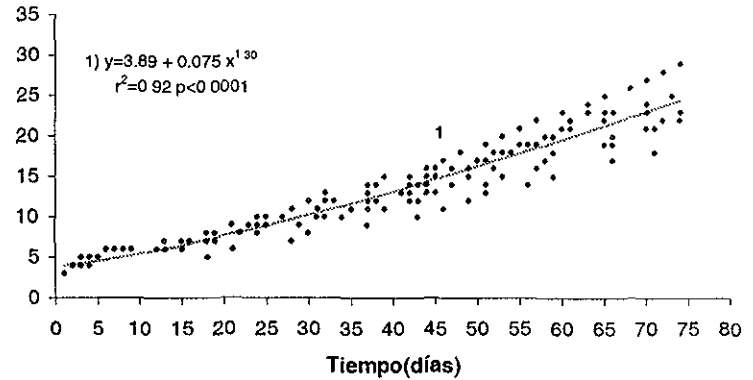
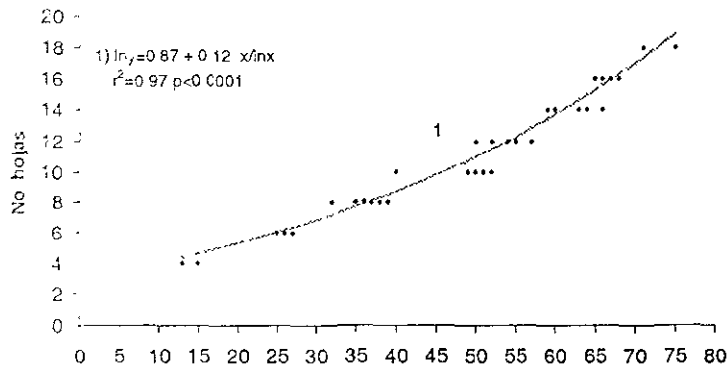
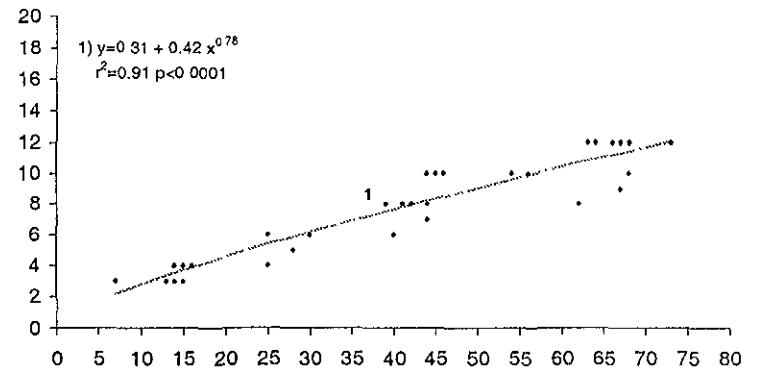


Figura 71. Comparación de las especies en los dos tratamientos (luz +L y sombra -L) en relación con su (1) producción foliar y (2) mortalidad foliar en el periodo de crecimiento de setenta y cinco días. Las líneas continuas, indican los ajustes de los datos. El orden de aparición de las gráficas, es basándose en su tasa relativa de crecimiento, a partir de las especies que presentan una TRC alta hasta las que presentan una TRC baja (Huante et al, 1995). n= 8 individuos por tratamiento.



*Caesalpinia platyloba* +L



*Caesalpinia platyloba* -L

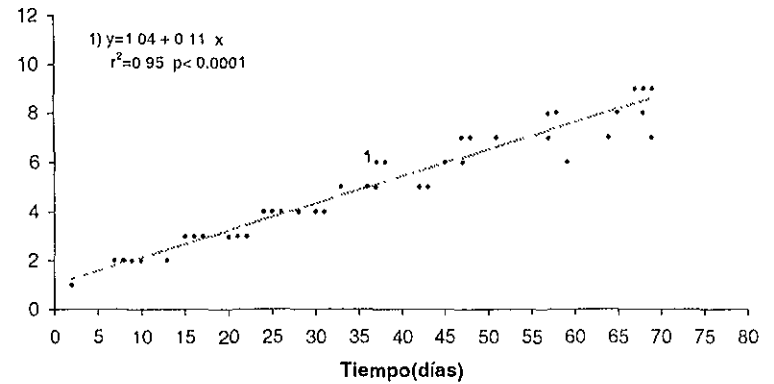
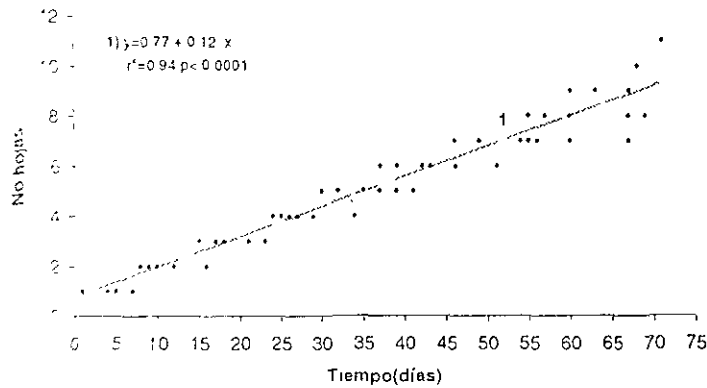
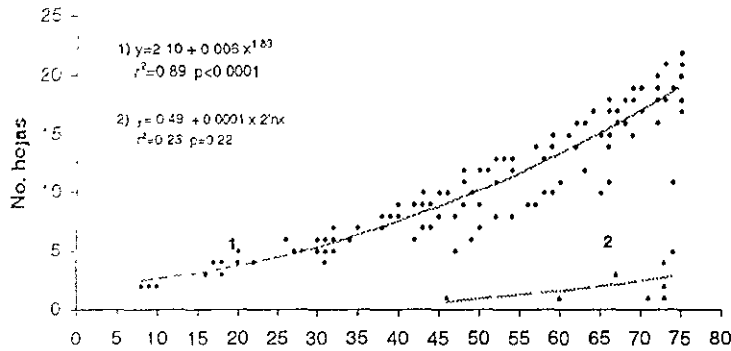
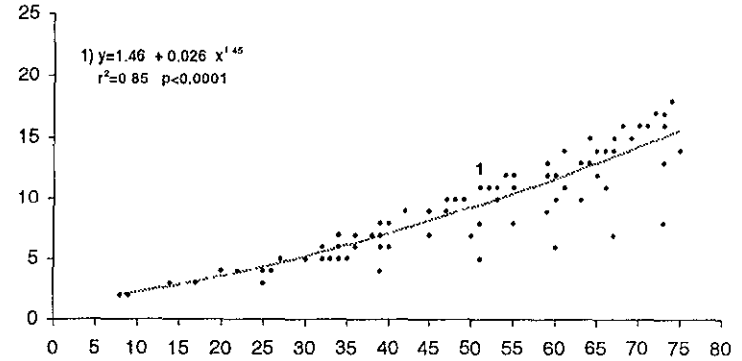


Figura 7g. Comparación de las especies en los dos tratamientos (luz +L y sombra -L) en relación con su (1) producción foliar y (2) mortalidad foliar en el periodo de crecimiento de setenta y cinco días. Las líneas continuas, indican los ajustes de los datos. El orden de aparición de las gráficas, es basándose en su tasa relativa de crecimiento, a partir de las especies que presentan una TRC alta hasta las que presentan una TRC baja (Huante et al, 1995) n= 8 individuos por tratamiento

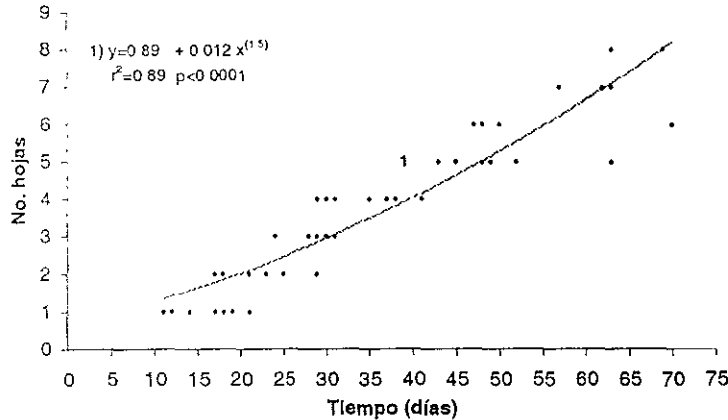
*Gyrocarpus jatrophifolius* +L



*Gyrocarpus jatrophifolius* -L



*Brosimim alicastrum* +L



*Brosimum alicastrum* -L

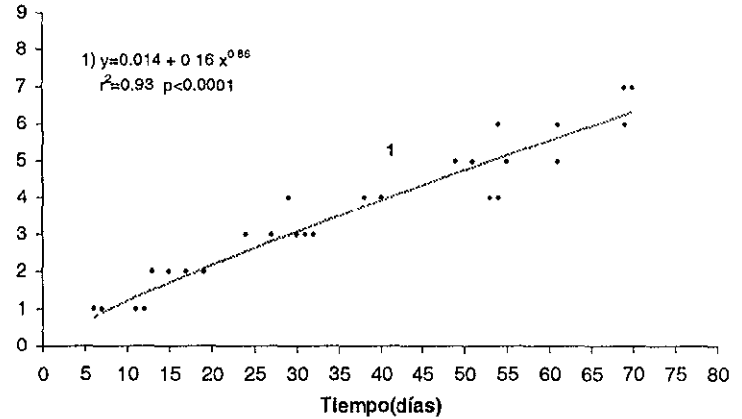
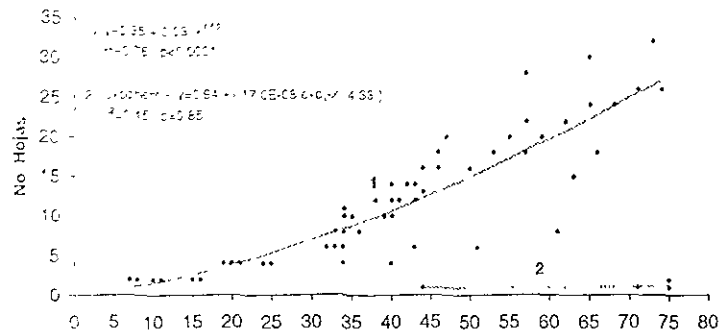
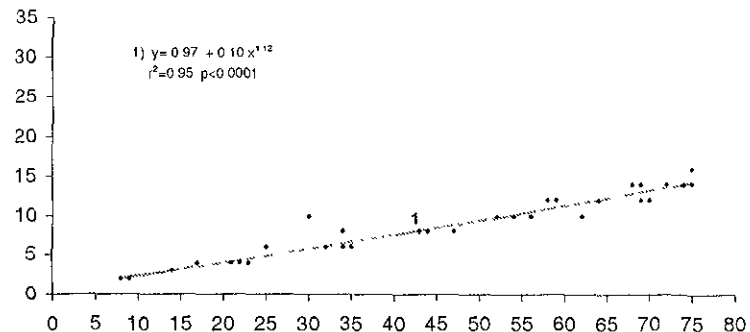


Figura 7h. Comparación de las especies en los dos tratamientos (luz +L y sombra -L) en relación con su (1) producción foliar y (2) mortalidad foliar en el periodo de crecimiento de setenta y cinco días. Las líneas continuas, indican los ajustes de los datos, El orden de aparición de las gráficas, es basándose en su tasa relativa de crecimiento, a partir de las especies que presentan una TRC alta hasta las que presentan una TRC baja (Huante et al, 1995) n= 8 individuos por tratamiento

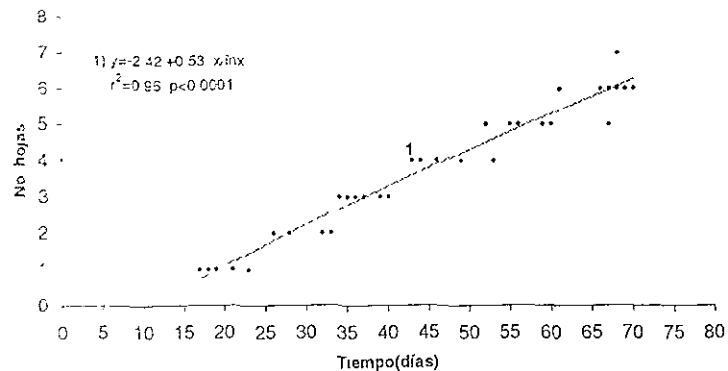
*Hintonia latiflora* +L



*Hintonia latiflora* -L



*Coccoloba barbadensis* +L



*Coccoloba barbadensis* -L

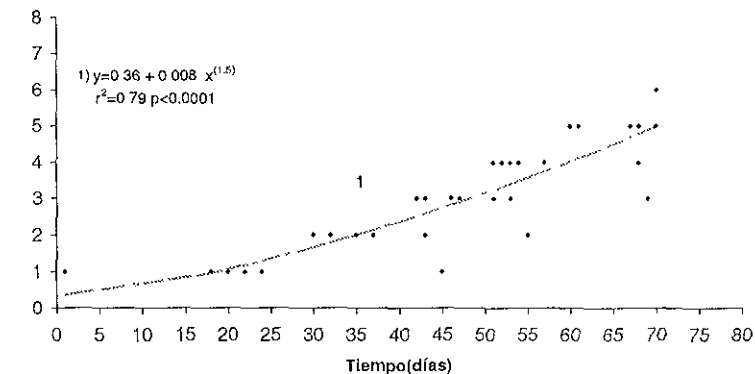
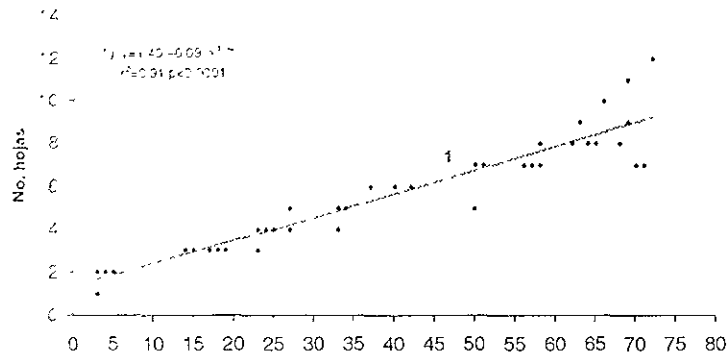
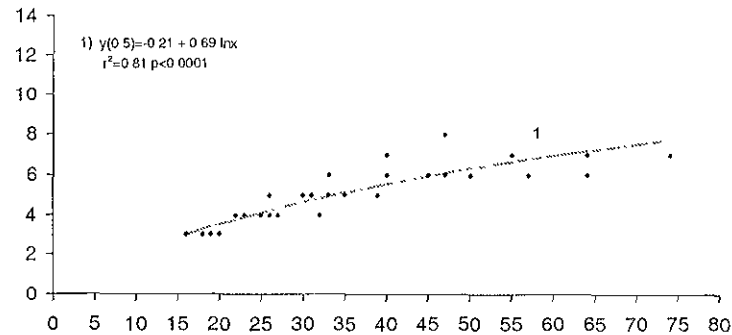


Figura 7: Comparación de las especies en los dos tratamientos (luz +L y sombra -L) en relación con su (1) producción foliar y (2) mortalidad foliar en el periodo de crecimiento de setenta y cinco días. Las líneas continuas, indican los ajustes de los datos, El orden de aparición de las gráficas, es basándose en su tasa relativa de crecimiento, a partir de las especies que presentan una TRC alta hasta las que presentan una TRC baja (Huante et al, 1995) n= 8 individuos por tratamiento

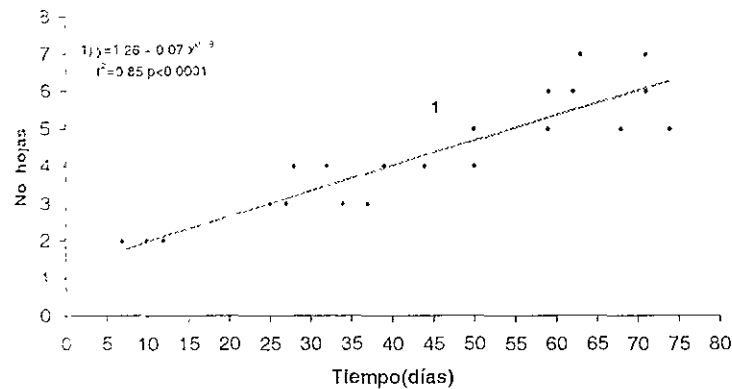
*Lonchocarpus eriocarinalis* +L



*Lonchocarpus eriocarinalis* -L



*Celaenodendron mexicanum* +L



*Celaenodendron mexicanum* -L

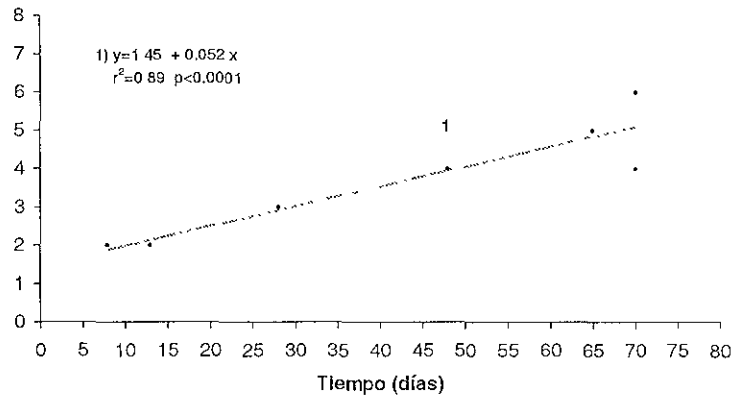


Figura 7| Comparación de las especies en los dos tratamientos (luz +L y sombra -L) en relación con su (1) producción foliar y (2) mortalidad foliar en el periodo de crecimiento de setenta y cinco días. Las líneas continuas, indican los ajustes de los datos. El orden de aparición de las gráficas, es basándose en su tasa relativa de crecimiento, a partir de las especies que presentan una TRC alta hasta las que presentan una TRC baja (Huante et al, 1995) n= 8 individuos por tratamiento

### 4.2.3. Iniciación foliar

Los resultados obtenidos sobre la iniciación foliar fueron agrupados por intervalos según su velocidad de producción foliar (Tabla 4).

Tabla 4. Iniciación foliar de las 20 especies de estudio en cada uno de los tratamientos +L y -L.. El número de hojas producidas por día fue a partir de la pendiente del punto máximo. D.E. es la desviación estándar.

Especie	Tasa de crecimiento	Iniciación foliar			
		+L	D.E.	-L	D.E.
<i>Guazuma ulmifolia</i>	rápida	5hojas/día	4.72	5hojas/7días	0.56
<i>Lagrezia monosperma</i>	rápida	3hojas/día	3.24	2hojas/día	1.60
<i>Heliocarpus pallidus</i>	rápida	2hojas/día	1.60	1hoja/2días	0.59
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	rápida	1hoja/día	1.14	1hoja/día	1.14
<i>Cordia elaeagnoides</i>	rápida	3hojas/5días	0.59	1hoja/4días	0.40
<i>Crescentia alata</i>	intermedia	2hojas/3días	0.64	2hojas/5días	0.41
<i>Ruprechtia fusca</i>	lenta	2hojas/día	1.63	1hoja/5días	3.24
<i>Ceiba pentandra</i>	intermedia	2hojas/5días	0.40	1hoja/11días	0.11
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i>	lenta	2hojas/5días	0.41	3hojas/11días	0.56
<i>Albizia occidentalis</i>	intermedia	1hojas/3días	0.29	1hoja/5días	0.07
<i>Pithecellobium dulce</i>	intermedia	2hojas/7días	1.77	1hoja/3días	1.77
<i>Tabebuia chrysantha</i>	intermedia	2hojas/5días	0.40	1hoja/6días	4.72
<i>Cordia alliodora</i>	rápida	4hojas/7días	0.56	1hoja/5días	0.29
<i>Hintonia latiflora</i>	intermedia	4hojas/7días	0.57	1hoja/5días	0.64
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	rápida	1hoja/8días	0.12	1hoja/4días	0.12
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	lenta	1hoja/16días	0.07	1hoja/13días	0.12
<i>Brosimum alicastrum</i>	lenta	1hoja/11días	0.10	1hoja/13días	0.09
<i>Coccoloba barbadensis</i>	lenta	1hoja/11días	0.09	1hoja/10días	0.40
<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i>	intermedia	1hoja/9días	0.11	1hoja/13días	1.63
<i>Caesalpinia platyloba</i>	intermedia	1hoja/9días	0.12	1hoja/10días	0.09

En la figura 8, se observa que de las 20 especies que se estudiaron solamente nueve mostraron en su TIF diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) entre tratamientos, teniendo en cuenta que de siete especies con TRC rápidas solamente cuatro



presentaron diferencias. De ocho especies con TRC intermedia, cuatro especies presentaron diferencias significativas, y por último de cinco especies con TRC lenta, solamente *Ruprechtia fusca* presentó diferencias significativas entre tratamientos.

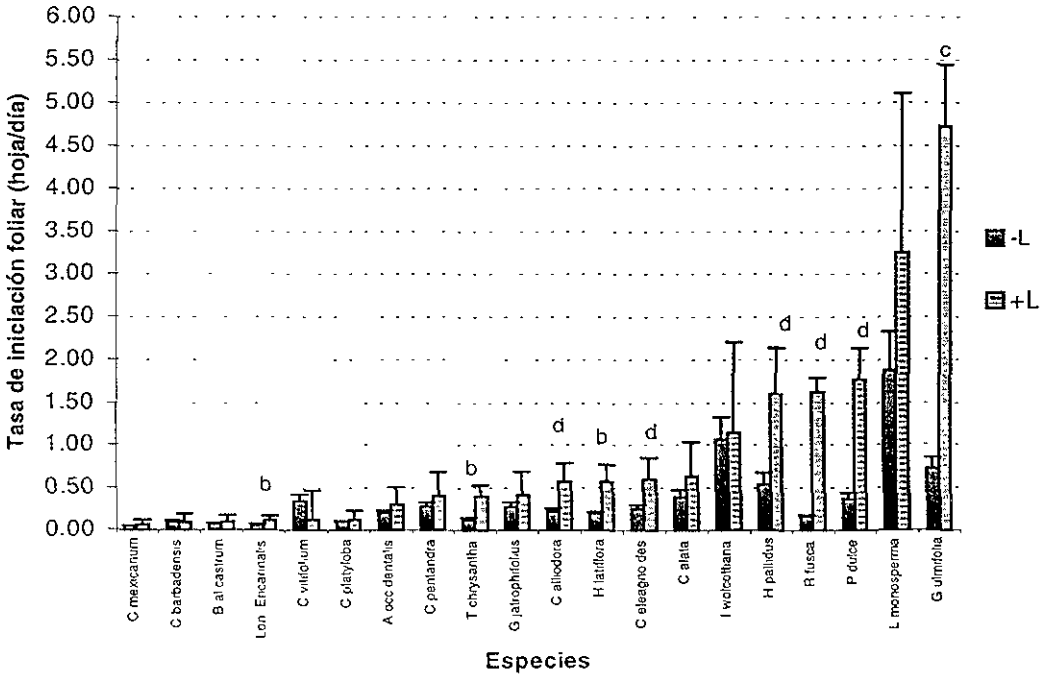


Figura 8. Tasa máxima de iniciación foliar (pendiente del punto máximo del ajuste de las gráficas de número de hojas contra tiempo (días) para cada especie y tratamiento) de las 20 especies de estudio en ambos tratamientos. Cada columna es la media y cada barrita es su desviación estándar. Las especies que estuvieron en +L tuvieron una mayor tasa de iniciación foliar en comparación con las del tratamiento de -L. Las letras indican el valor de significancia. b ( $p < 0.01$ ), c ( $p < 0.001$ ), d ( $p < 0.0001$ )  $n = 8$  individuos por especie y por tratamiento.

De acuerdo con la TIF que presentaron todas las especies se obtuvo una proporción como una medida de plasticidad en la iniciación foliar la cual se obtuvo a partir del cociente entre los dos tratamientos (Tabla 5), donde se sugiere que *Ruprechtia fusca* fue la especie que presentó la mayor plasticidad de 9.62, teniendo a *Guazuma ulmifolia* con una plasticidad de 6.58, *Pithecellobium dulce* con plasticidad de 4.87 *Tabebuia chrysantha* y *Heliocarpus pallidus* con una plasticidad de 3.19 y 3.016 respectivamente y *Hintonia latiflora*, *Cordia alliodora*, *Cordia elaeagnoides* y *Lonchocarpus eriocarinalis* con una proporción de plasticidad de 2.84, 2.51, 2.35, 2.17 respectivamente, las demás especies tuvieron una plasticidad similar entre 1.13 y 1.07 y, por último, están aquellas con una plasticidad menor a uno en su iniciación foliar en ambos tratamientos como *Coccoloba barbadensis* y *Cochlospermum vitifolium* (Tabla 5).

Tabla 5. Plasticidad en la TIF de las veinte especies ordenadas de mayor a menor obtenida a partir del cociente de la  $(TIF+L)/(TIF-L)$ . Las primeras nueve especies son las que presentaron diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) entre ambos tratamientos.

<b>Especie</b>	<b>TRC</b>	<b>Plasticidad en TIF</b>
<i>Ruprechtia fusca</i>	<b>Lento</b>	9.63
<i>Guazuma ulmifolia</i>	<b>Rápido</b>	6.59
<i>Pithecellobium dulce</i>	<b>Intermedio</b>	4.87
<i>Tabebuia chrysantha</i>	<b>Intermedio</b>	3.19
<i>Heliocarpus pallidus</i>	<b>Rápido</b>	3.02
<i>Hintonia latiflora</i>	<b>Intermedio</b>	2.85
<i>Cordia alliodora</i>	<b>Rápido</b>	2.51
<i>Cordia elaeagnoides</i>	<b>Rápido</b>	2.35
<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i>	<b>Intermedio</b>	2.17
<i>Lagrezia monosperma</i>	Rápido	1.74
<i>Crescentia alata</i>	Intermedio	1.62
<i>Gyrocarpus jatrophiifolius</i>	Lento	1.50
<i>Ceiba pentandra</i>	Intermedio	1.45
<i>Albizia occidentalis</i>	Intermedio	1.41
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	Lento	1.28
<i>Brosimum alicastrum</i>	Lento	1.25
<i>Caesalpinia platyloba</i>	Intermedio	1.10
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	Rápido	1.07
<i>Coccoloba barbadensis</i>	Lento	0.95
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Rápido	0.35

#### 4.2.4. Tasa de mortalidad foliar.

Las especies que presentaron mortalidad foliar, la cual fue determinada hasta el momento de la abscisión de la hoja del tallo y que se obtuvo durante el periodo de crecimiento, la presentaron 12 especies en el tratamiento de +L, y cuatro especies en -L (Figuras 7 y 9).

Las únicas especies que presentaron mortalidad foliar en ambos tratamientos fueron *Lagrezia monosperma*, *Heliocarpus pallidus*, *Ipomoea wolcottiana* y *Guazuma ulmifolia* (Figura 9).

*Lagrezia monosperma* fue la especie que presentó la mortalidad foliar más alta en el tratamiento de -L con 1 hoja/2 días. Sin embargo, el tratamiento +L presentó la menor mortalidad foliar con 1 hoja/17 días. En +L *Heliocarpus pallidus* con 2 hojas/7 días, *Ipomoea wolcottiana* con 2 hojas/5 días, y *Guazuma ulmifolia* 1 hoja/6 días. En -L *Heliocarpus pallidus* tuvo una mortalidad de 1 hoja/3 días, *Ipomoea wolcottiana* con 1 hoja/20 días, y *Guazuma ulmifolia* de 1 hoja/50 días.

Las especies que presentaron una mortalidad foliar ordenadas de mayor a menor en el tratamiento de +L fueron *Cordia alliodora* con 3 hojas/7 días, *Ipomoea wolcottiana* con 2 hojas/5 días, *Heliocarpus pallidus* con 2 hojas/7 días, *Crescentia alata* con 1 hoja/5 días, *Ruprechtia fusca* con 1 hoja/5 días, *Guazuma ulmifolia* con 1 hoja/6 días, *Ceiba pentandra* con 1 hoja/7 días, *Cochlospermum vitifolium* con 1 hoja/9 días, *Gyrocarpus jatrophifolius* con 1 hoja/10 días, *Hintonia latiflora* con 1 hoja/12 días, *Albizia occidentalis* con 1 hoja/13 días y *Lagrezia monosperma* con 1 hoja/17 días. Las especies que presentaron mortalidad foliar, su TMF presentaron diferencias significativas en ambos tratamientos (Figura 9).

La plasticidad en la TMF fue mayor en *Guazuma ulmifolia* con 8.48, después *Ipomoea wolcottiana* con 7.41, *Heliocarpus pallidus* 3.68 y la que presentó menor plasticidad en la TMF fue *Lagrezia monosperma* ya que en sombra-L fue la única especie que presentó la mayor abscisión en comparación de las otras tres especies, considerando que es una especie no tolerante a la sombra.

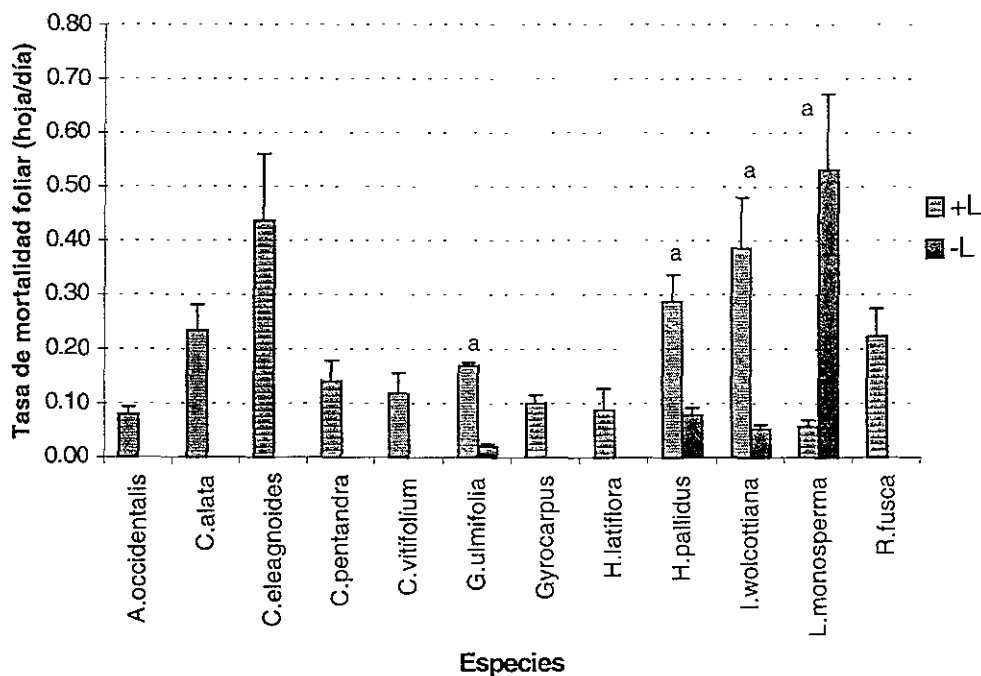


Figura 9. Tasa máxima de mortalidad foliar (pendiente del punto máximo del ajuste realizado para cada especie graficando número de hojas contra tiempo (días) para cada tratamiento) de las especies que presentaron abscisión foliar, siendo 12 especies del tratamiento de +L y 4 especies del tratamiento de -L. La letra indica el valor significativo a ( $p < 0.0001$ ). Las barras indican la desviación estándar para cada una de las especies,  $n = 8$ .

#### 4.2.5. Tasa de iniciación foliar (TIF) y Tasa Relativa de Crecimiento (TRC).

Las especies que presentaron una TIF baja fueron las especies de lento crecimiento, las cuales también presentaron TRC bajas como *Celanodendron mexicanum*, *Lonchocarpus eriocarinalis*, *Coccoloba barbadensis*, *Caesalpinia platyloba* y especies que tienen TRC intermedia la TIF fue mayor. Las especies

que tienen una TRC alta como *Lagrezia monosperma*, *Heliocarpus pallidus*, *Ipomoea wolcottiana* y *Guazuma ulmifolia* presentaron una TIF alta. Por lo tanto la TIF fue directamente proporcional a la TRC.

Especies como *Guazuma ulmifolia*, que es una especie de rápido crecimiento, también presentaron una TIF alta, esta especie se sale del ajuste realizado según TIF contra TRC. Lo mismo se observa para *Pithecellobium dulce* y *Ruprechtia fusca* en donde posiblemente existan otras variables de crecimiento que influya en estas especies y sean los causantes de que se salgan del ajuste (Figura 9).

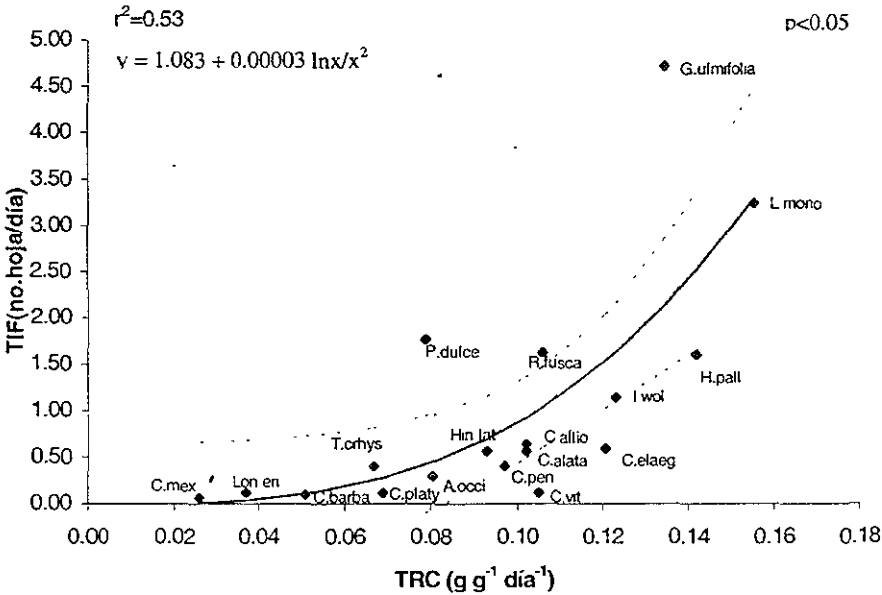


Figura 10. Tasa de iniciación foliar (TIF) contra la tasa relativa crecimiento (TRC) de las 20 especies leñosas en el tratamiento de +L. La línea continua es el ajuste y las líneas punteadas indican la desviación estándar del ajuste.

En el tratamiento de -L, también se observó de forma general que las especies que presentaron el mismo comportamiento como en +L una TRC baja su

TIF también fue baja. Aunque especies como *Ruprechtia fusca*, que en +L su TIF fue alta; en este tratamiento -L su TIF es baja. Por último *Ipomoea wolcottiana*, aunque no es una especie de lento crecimiento, sino de rápido crecimiento su TIF en ambos tratamientos fue casi igual (Fig.11).

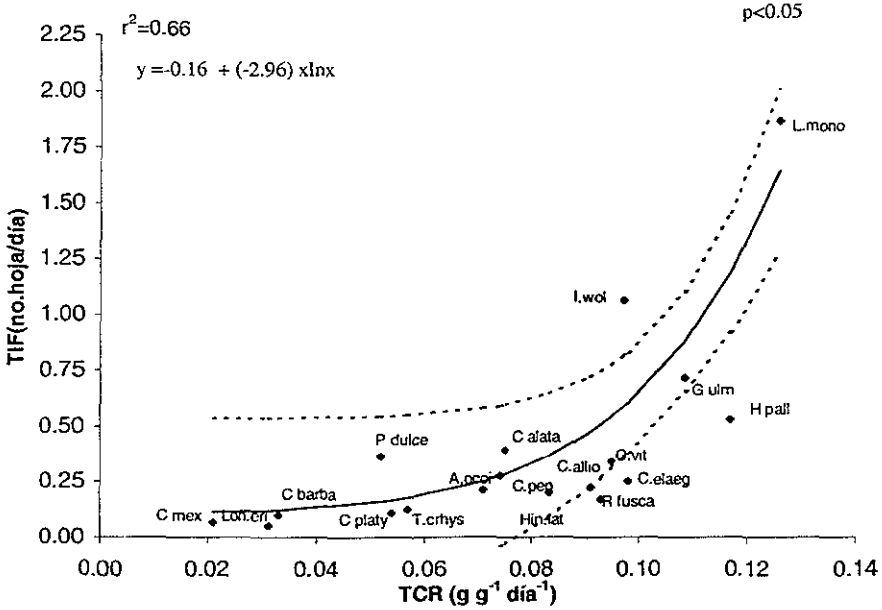


Figura 11. Tasa de iniciación foliar (TIF) contra la tasa relativa de crecimiento (TCR) de las 20 especies leñosas en el tratamiento de -L. La línea continua es el ajuste realizado. La desviación estándar del ajuste son las líneas punteadas.

#### 4.2.6. Longitud del tallo.

Como se observa en la figura 12 la especie que presentó mayor longitud en su tallo tanto en +L como en -L fue *Ipomoea wolcottiana*, con 77.12 cm y 119.3 cm respectivamente. *Pithecellobium dulce*, aunque no presentó diferencias significativas en longitud entre ambos tratamientos en -L, pero con un número total de 30 hojas, mientras que en +L, el número de hojas que produjo fue de 140

en total, siendo la especie que obtuvo la mayor cantidad de hojas en total con respecto a las demás especies (Figuras 6 y 12). *Ruprechtia fusca* fue otra especie que presentó una de las mayores longitudes en su tallo en +L, aunque en -L alcanzó una tercera parte de lo que obtuvo en +L (Figura 12).

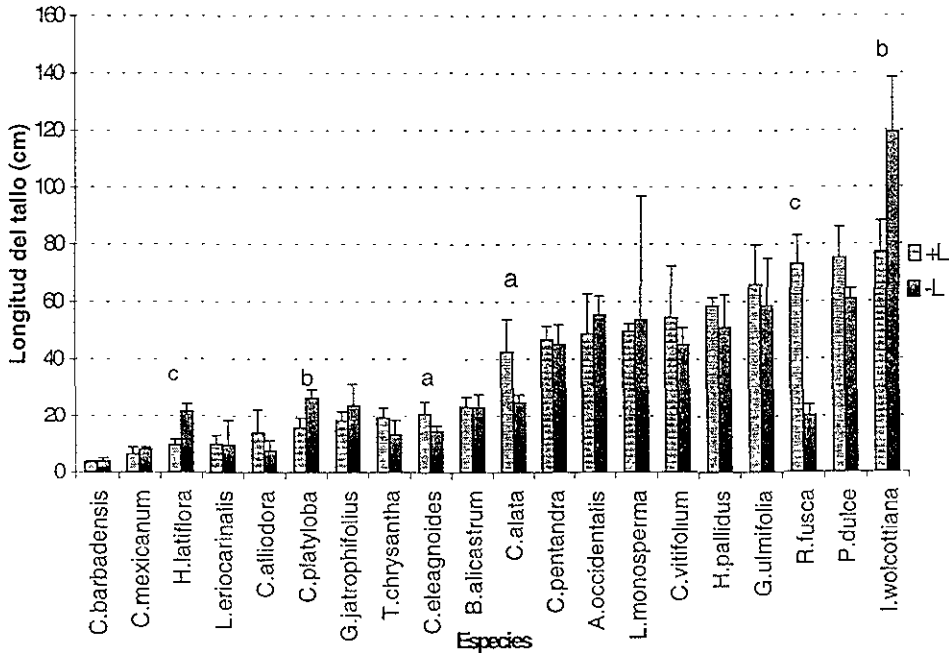


Figura 12. Longitud del tallo de las especies de estudio en ambos tratamientos +L y -L durante el periodo de crecimiento. Las letras indican diferencias significativas entre tratamientos para cada especie: a ( $p < 0.05$ ), b ( $p < 0.01$ ), c ( $p < 0.0001$ ). Cada columna es la media y las barritas su desviación estándar.  $n = 5$ .

Al comparar la longitud del tallo con el número de hojas producidas en total, se observó que *Hintonia latiflora* en ambos tratamientos presentó diferencias significativas en la longitud del tallo así como también en la producción de hojas, lo

mismo ocurrió en las especies como *Cordia elaeagnoides*, *Crescentia alata* y *Ruprechtia fusca* (Figura 12).

#### **4.2.7. Plasticidad en la longitud del tallo y la tasa relativa de crecimiento (TRC).**

Al realizar una comparación para conocer que tan plásticas son las especies según su TRC, se propuso que las especies que presentaron valores mayores o menores a uno, son especies plásticas, mientras que las especies que presentaron el valor de uno fueron no plásticas. Esto se puede observar en la figura 13, las especies que a medida se van retirando del uno son mas plásticas que las especies que se encuentran cerca del uno, es decir, son especies que tienen la habilidad de modificar su fenotipo dependiendo al ambiente al cual se encuentren, en este caso en especial ante el recurso de la luz.

En la Figura 13 se observa en especial dos especies, *Lonchocarpus eriocarinalis* y *Ceiba pentandra*, que presentan una TRC baja e intermedia respectivamente las cuales no presentan plasticidad en la longitud del tallo, ya que ambas especies caen en el valor de uno.

Otras especies que también son poco plásticas y que presentan una TRC baja, su valor de plasticidad son menores a uno están *Coccoloba barbadenses* y *Celaenodendron mexicanum*. En tanto que las especies como *Guazuma ulmifolia*, *Ipomoea wolcottiana* y *Heliocarpus pallidus*, presentan una TRC alta, sus valores de plasticidad están ligeramente arriba de uno, indicando también que son especies poco plásticas (Figura 13).

Como se observa en la figura 13 las especies que presentaron TRC baja y alta son especies cuyos valores de plasticidad fueron muy cercanos a uno por lo tanto son especies muy poco plásticas. Mientras que especies como *Crescentia alata*, *Hintonia latiflora*, *Caesalpinia platyloba*, que son de TRC intermedia fueron las más plásticas, siendo *Ruprechtia fusca* la más plástica con respecto a su longitud del tallo



### Plasticidad en la longitud del tallo en las 20 spp. leñosas

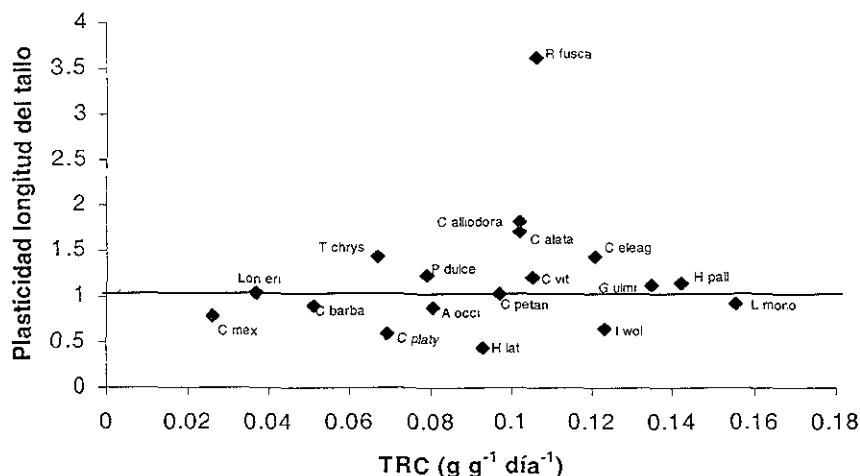


Figura 13. Plasticidad en la longitud del tallo de ambos tratamientos +L y -L de las especies estudiadas de plántulas leñosas. Las especies más plásticas son *Ruprectia fusca*, *Cordia alliodora*, *Hintonia latiflora* y *Crescentia alata*. La plasticidad se obtuvo por medio del cociente de +L/-L.

#### 4.2.8. Recambio foliar

Solamente se pudo obtener para doce de las veinte especies estudiadas, siendo las únicas que presentaron mortalidad foliar. El recambio foliar se obtuvo a partir del cociente de la TIF entre la TMF. La especie que presentó el mayor recambio foliar, de las doce especies estudiadas en el tratamiento +L, fue *Lagrezia monosperma* con 56.3, la cual tuvo una tasa de iniciación foliar de 3.2 y una tasa de mortalidad de 0.5 (Figura 8 y 9). En el tratamiento de -L el recambio foliar solamente se obtuvo para cuatro especies, siendo *Lagrezia monosperma* la que presentó el recambio foliar mas bajo con una proporción de 3.5. *Guazuma ulmifolia* fue la segunda especie que tuvo el más alto recambio foliar en +L con

una proporción de 28.1, esta especie presentó la mayor TIF (4.7) y una TMF de 0.2 (Figura 7b y 8); pero en -L, la proporción de recambio foliar fue de 36.0 siendo la más alta de este tratamiento, lo que nos dice que es una especie no tolerante a la sombra (Tabla 6).

En el tratamiento de +L, las otras especies que presentaron recambio foliar fueron *Cochlospermum vitifolium* y *Cordia eleagnoides* con las proporciones más bajas de 1.0 y 1.4 respectivamente. *Ipomoea wolcottiana* fue una de las especies que en -L obtuvo también un recambio foliar muy alto de 20.4, considerando que la tasa de iniciación foliar fue muy similar en +L, esto nos podría indicar que también es una especie que no tolera la sombra, por lo tanto su recambio fue alto (Tabla 6) (Figura 14).

Tabla 6. Tasa de recambio foliar en 12 especies del tratamiento +L que fueron las que presentaron mortalidad foliar y 4 especies del tratamiento de -L.

Especie	Luz +L	Sombra -L
<i>C.vitifolium</i>	1.0	0
<i>C.eleagnoides</i>	1.4	0
<i>C.alata</i>	2.7	0
<i>C.pentandra</i>	2.8	0
<i>I.wolcottiana</i>	3.0	20.4
<i>A.occidentalis</i>	3.7	0
<i>G.jatrophifolius</i>	4.1	0
<i>H.pallidus</i>	5.5	6.8
<i>H.latiflora</i>	6.5	0
<i>R.fusca</i>	7.2	0
<i>G.ulmifolia</i>	28.0	36.0
<i>L.monosperma</i>	56.2	3.5

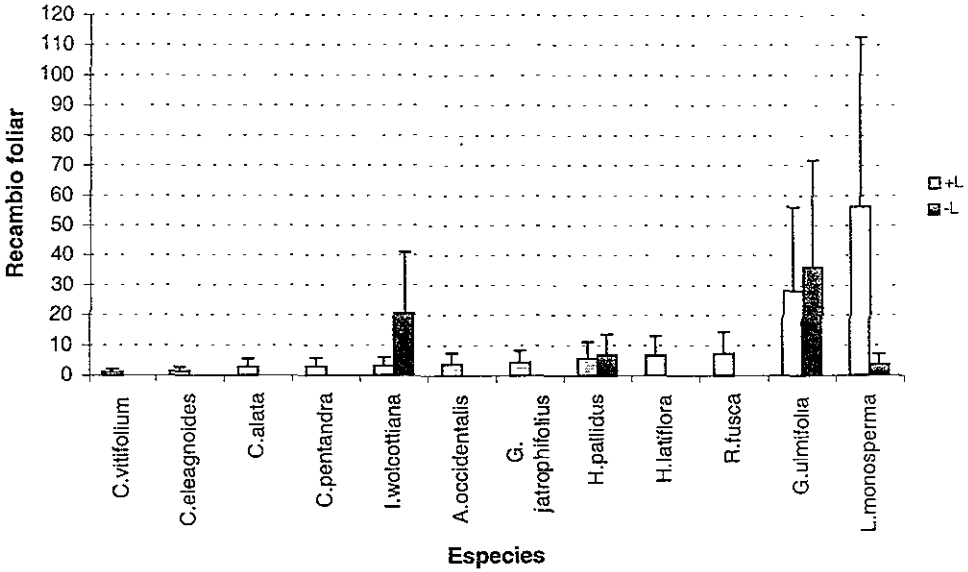


Figura 14. Tasa de recambio foliar en 12 especies en +L y 4 especies en -L, las cuales presentaron mortalidad foliar en +L y -L. Las columnas es la media de cada especie por tratamiento y las barras es la desviación estándar. n = 8.

#### 4.2.9. Longevidad foliar

La longevidad foliar, solamente se obtuvo para catorce de las veinte especies estudiadas en el tratamiento de +L, y solamente en cuatro en el tratamiento de -L (Figura 14). Las especies que en ambos tratamientos se obtuvieron sus longevidades foliares fueron *Ipomoea wolcottiana*, *Heliocarpus pallidus*, *Guazuma ulmifolia* y *Lagrezia monosperma* (Figura 15a y 15d).

La longevidad foliar en el tratamiento de +L se calculó mediante regresión simple entre longevidad foliar contra número de hoja. La mayoría de ellas tuvieron pendientes negativas, es decir, una posterior aparición de cada hoja correspondió una longevidad menor. Esto significa que las hojas más jóvenes tuvieron una menor longevidad.

La tendencia negativa refleja el comportamiento de las hojas con respecto a su duración de vida teniendo especies que su primera hoja duró mucho más en comparación con las hojas que fueron apareciendo sucesivamente. Las especies que presentaron este tipo de pendientes y fueron significativas ( $p < 0.05$ ) en +L son *Heliocarpus pallidus* (Figura 15 a), *Guazuma ulmifolia* (Figura 15 a), *Albizia occidentalis* (Figura 15 b), *Crescentia alata* (Figura 15b), *Ceiba pentandra* (Figura 15b), *Gyrocarpus jatrophifolius* (Figura 15 b), *Cordia alliodora* (Figura 15 c) y *Cordia eleagnoides* (Figura 15 c). Las únicas especies que presentaron tendencias positivas pero no significativas fueron *Cochlospermum vitifolium* (Figura 15c) y *Lonchocarpus eriocarinalis* (Figura 15d), esto muestra que las longevidades foliares de las primeras hojas son menores que las que se produjeron después (Tabla 7).

Tabla 7. Intervalos de edad de la primera y última hoja que presentaron abscisión de catorce especies estudiadas en +L y cuatro en el tratamiento de -L; así como el número total de hojas por especie que presentaron mortalidad, y la pendiente de la regresión simple de cada especie y tratamiento en +L y -L. N.S.= no significativo.

Especie (Tasa de crecimiento)	Intervalo de edad (días) de la primera hoja.		Intervalo de edad (días) de la última hoja.		Número de hojas que presentaron abscisión foliar		Valor de la pendiente de la regresión simple	
	+L	-L	+L	-L	+L	-L	+L	-L
<b>Alta</b>								
<i>G. ulmifolia</i>	40-50	65-70	35-45	10-20	8	3	-0.426	-8.466
<i>L. monosperma</i>	25-40	-	25-45	-	8	-	0.582	N.S.
<i>I. wolcottiana</i>	25-35	-	35-45	-	16	-	N.S.	N.S.
<i>H. pallidus</i>	35-45	-	30-40	-	12	-	-0.981	N.S.
<b>Intermedia</b>								
<i>A. occidentalis</i>	60-80	-	5-20	-	13	-	-5.286	-
<i>C. alliodora</i>	50-70	-	5-25	-	8	-	-6.304	-
<i>C. pentandra</i>	40-60	-	5-20	-	15	-	-3.052	-
<i>C. eleagnoides</i>	30-50	-	10-30	-	9	-	-2.206	-
<i>G. jatrophifolius</i>	50-70	-	25-50	-	8	-	-3.080	-
<i>C. alata</i>	50-60	-	30-50	-	13	-	-1.801	-
<i>H. latiflora</i>	60-70	-	50-60	-	4	-	N.S.	-
<i>C. vitifolium</i>	35-45	-	50-60	-	4	-	6.746	-
<b>Baja</b>								
<i>R. fusca</i>	50-60	-	45	-	4	-	N.S.	-
<i>L. eriocarinalis</i>	10-20	-	34-45	-	3	-	N.S.	-

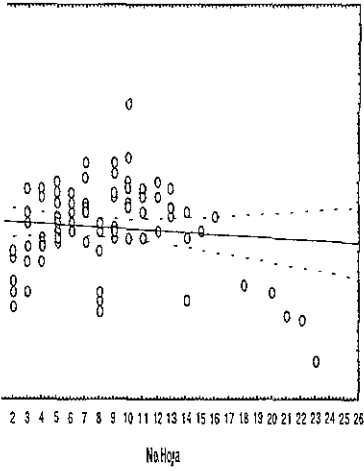
*Dinámica foliar comparativa y aspectos fisiológicos de 20 especies leñosas*

*Ipomoea wolcottiana* #L

$y = 36.260 - 1804 \cdot X$

Correlación  $r = -0.002$

N.S.



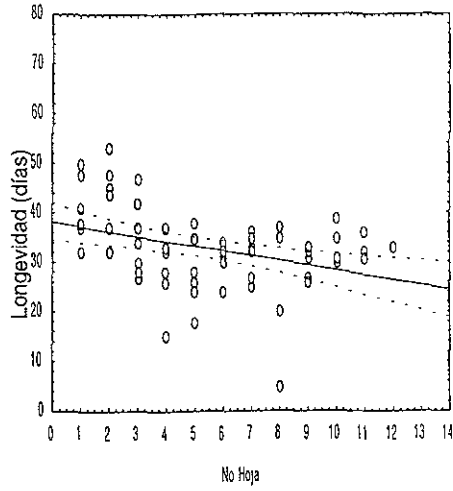
*Heliconia pallidus* #L

$y = 38.143 - 9810 \cdot X$

$r^2 = 0.14$

Correlación  $r = -0.3762$

$p < 0.001$

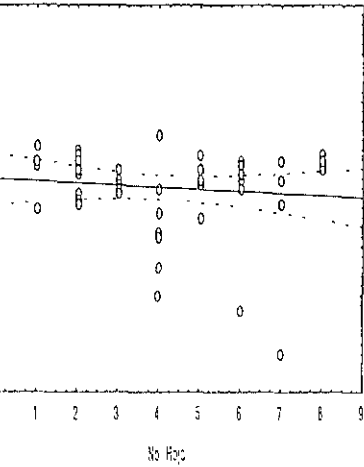


*Croton ulmifolia* #L

$y = 43.953 - 4262 \cdot X$

Correlación  $r = -0.088$

N.S.



*Lagotis monosperma* #L

$y = 31.910 + 58123 \cdot X$

Correlación  $r = 0.0559$

N.S.

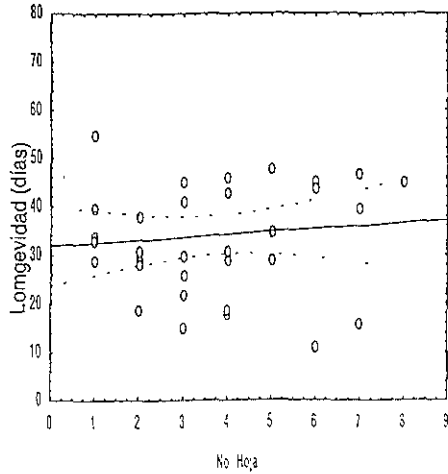


Fig. 15a. Número de hoja contra longevidad foliar para las especies que tuvieron mortalidad foliar durante el periodo de crecimiento (75 días), el número de hoja indica el orden cronológico de aparición para cada hoja. La línea sólida es la regresión simple y las discontinuas los límites de confianza (N.S. = no significativo).

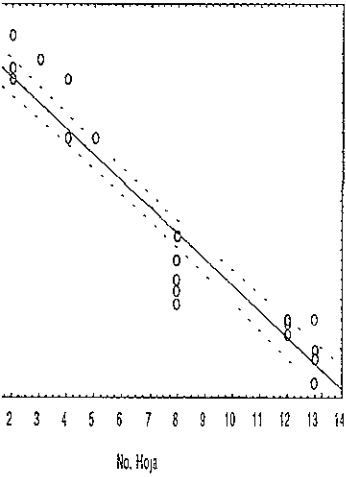
Dinámica foliar comparativa v aspectos fisiológicos de 20 especies leñosas

*Albizia occidentalis* +L

$y = 75.620 - 5.286 * X$

Correlation  $r = -0.985$

$p < 0.0001$



Regression  
95% confid

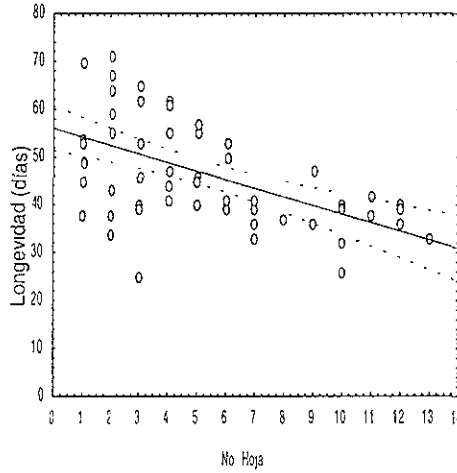
*Crescentia alata* +L

$y = 66.001 - 1.801 * X$

Correlation  $r = 0.512$

$p < 0.0001$

$r^2 = 0.30$



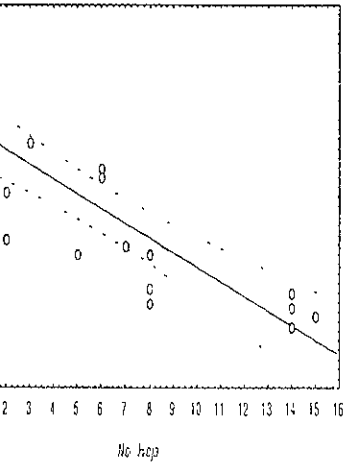
Regression  
95% confid

*Ceiba petandra* +L

$y = 55.792 - 3.052 * X$

Correlation  $r = -0.8405$

$p < 0.0001$



Regression  
95% confid

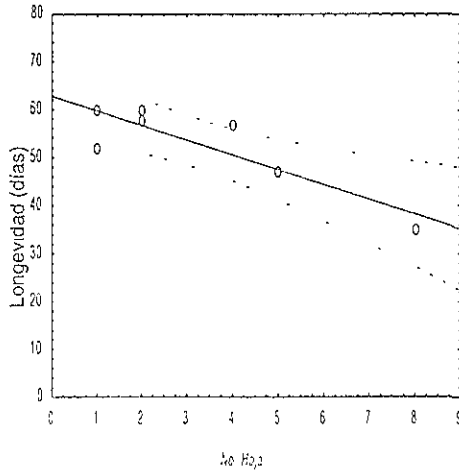
*Gyrocarpus jatrophanifolius* +L

$y = 62.833 - 3.029 * X$

Correlation  $r = 0.6553$

$p < 0.01$

$r^2 = 0.75$



Regression  
95% confid

5b Número de hoja contra longevidad foliar para las especies que tuvieron mortalidad foliar durante el periodo de crecimiento (75 días), el número de hoja indica el orden cronológico de aparición para cada hoja. La línea es la regresión simple y las discontinuas los límites de confianza.

Dinámica foliar comparativa y aspectos fisiológicos de 20 especies leñosas

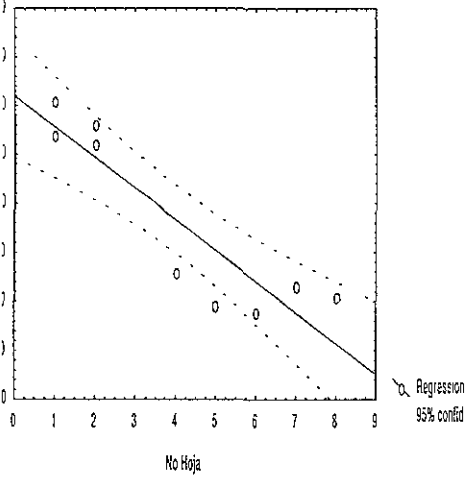
*Cordia alliodora* +L

$y = 61.861 - 6.304 * X$

Correlacion  $r = -0.8265$

$p < 0.001$

$r^2 = 0.682$



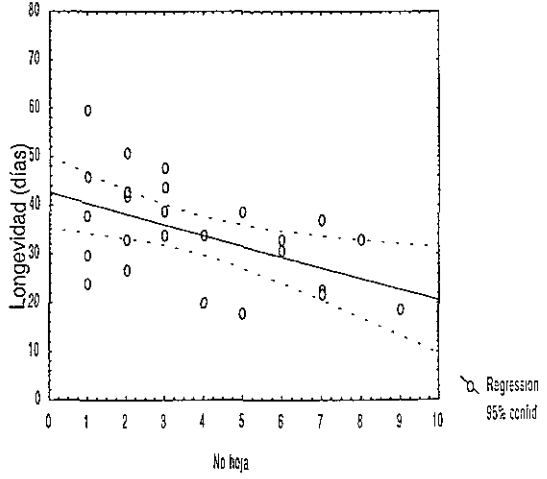
*Cordia eleagnoides* +L

$y = 42.565 - 2.206 * X$

Correlacion  $r = -0.4918$

$p < 0.01$

$r^2 = 0.24$



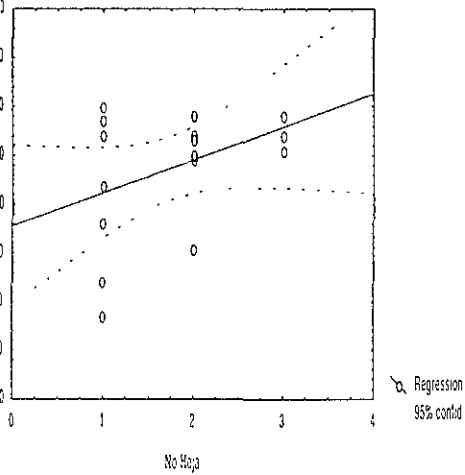
*Cochlospermum vitifolium* +L

$y = 35.623 + 6.7469 * X$

Correlacion  $r = 0.3415$

$p < 0.12$

$r^2 = 0.15$



*Hintonia latiflora* +L

$y = 68.667 - 4.667 * X$

Correlacion  $r = -0.4154$

N. S.

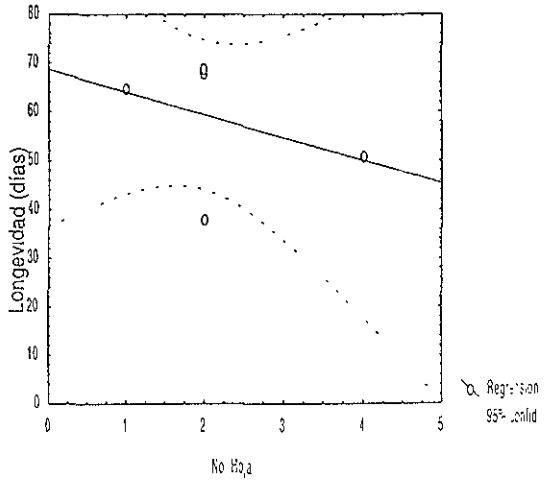


Figura 15c. Número de hoja contra longevidad foliar para las especies que tuvieron mortalidad foliar durante el periodo de crecimiento (75 días), el número de hoja indica el orden cronológico de aparición para cada hoja. La línea continua es la regresión simple y las discontinuas, los límites de confianza.

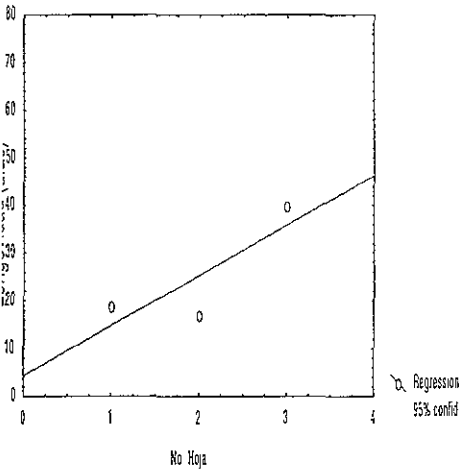
*Dinámica foliar comparativa y aspectos fisiológicos de 20 especies leñosas*

*Lonchocarpus erianalis* +L

$$y = 4.9333 + 10.539 * X$$

Correlation  $r = 82411$

N S

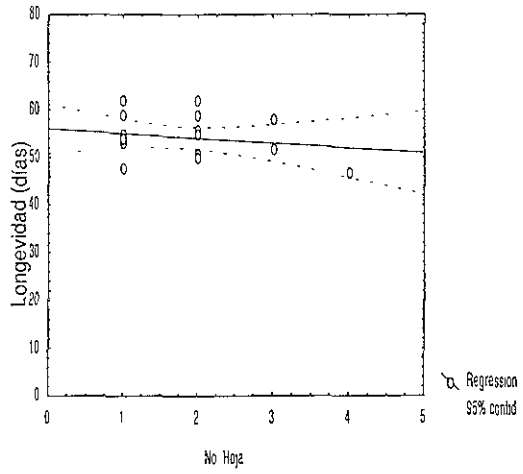


*Ruprechtia fusca* +L

$$y = 56.000 - 1.000 * X$$

Correlation  $r = -1999$

N S.



a 15d. Número de hoja contra longevidad foliar para las especies que tuvieron mortalidad foliar durante el periodo evaluado (7 días), el número de hoja indica el orden cronológico de aparición para cada hoja. La línea continua es la regresión simple y las discontinuas los límites de confianza (N.S. = no significativo)



Dinámica foliar comparativa v aspectos fisiológicos de 20 especies leñosas

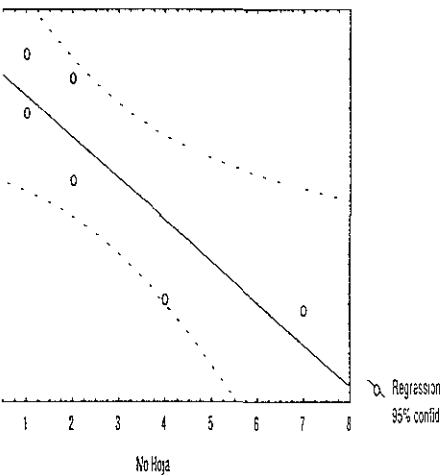
*Guazuma ulmifolia* -L

$y = 70.820 - 8.466 \cdot X$

$r = -0.75$

Correlación  $r = -0.693$

$p < 0.05$

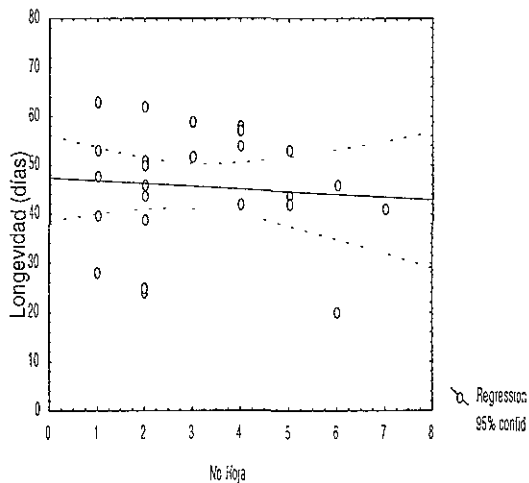


*Helocarpus peltatus* L

$y = 47.360 - 5660 \cdot X$

Correlación  $r = -0.002$

N.S.

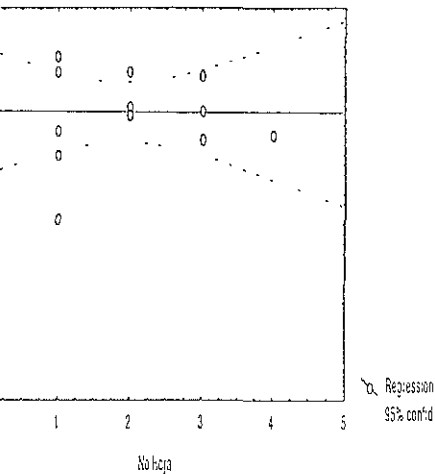


*Ipomoea wilcoffiana* -L

$y = 60.608 + 85325 \cdot X$

Correlación  $r = .00475$

N.S.



*Lagrezia monosperma* L

$y = 70.333 - 13.67 \cdot X$

Correlación  $r = -.5226$

N.S.

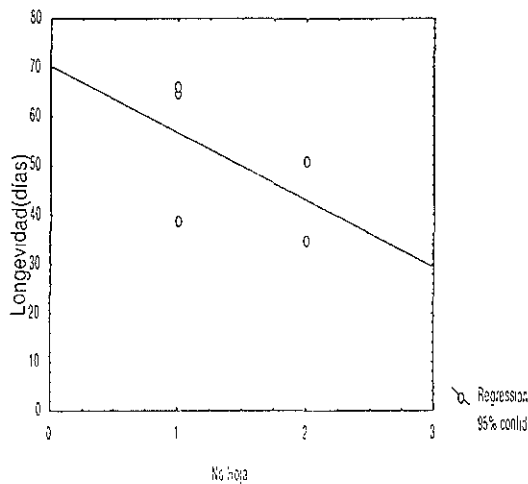


Fig. 15c. Número de hoja contra longevidad foliar para las especies que tuvieron mortalidad foliar durante el periodo de crecimiento (75 días), el número de hoja indica el orden cronológico de aparición para cada hoja. La línea continua es la regresión simple y las discontinuas los límites de confianza (N.S. = no significativo)

En las especies de lento crecimiento, se observó que la longevidad de su primera hoja fué corta, en comparación con las hojas sucesivas como se obtuvo en *Lonchocarpus eriocarinalis* y en *Ruprechtia fusca* en las que también se observó un comportamiento similar, aunque no son valores significativos (Fig. 15d y Tabla 7)

En el tratamiento de -L, las cuatro especies en las que se obtuvo su longevidad foliar, fueron las especies que presentaron una TRC rápida como *Heliocarpus pallidus*, *Ipomoea wolcottiana*, *Lagrezia monosperma* y *Guazuma ulmifolia*. *Ipomoea wolcottiana* y *Guazuma ulmifolia* con una  $p < 0.05$ , pero con pendiente positiva y negativa respectivamente (Fig. 15e y Tabla 7).

### 4.3 Índice de eficiencia en el uso del agua

En ambos tratamientos +L y -L se obtuvo para todas las especies el promedio de PAR, temperatura y de humedad relativa para cada hora de medición desde las 7:30 hl. hasta las 17:30 hl. (Figura 16).

El índice de la eficiencia en el uso de agua y el WUE, estuvieron relacionados con el tiempo, PAR y temperatura foliar. La mayoría de las especies presentaron un comportamiento similar en el índice de eficiencia de agua, es decir, un comportamiento exponencial descendente. Por lo tanto solamente se muestran tres especies representativas con TRC lenta, intermedia y rápida (Figura 17).

El índice de eficiencia en el uso del agua en relación con el tiempo, en horas tempranas, fué alto y al transcurrir el día disminuyó. Esto se observó en todas las especies (Figura 17).

Por otro lado, se observó que al decrecer PAR, el índice de eficiencia en el uso de agua se incrementa y viceversa, esto es en ambos tratamientos. En el tratamiento +L, todas las especies presentaron una disminución muy marcada del índice de eficiencia en el uso del agua cuando PAR alcanzó los  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  que es el punto de inflexión de la curva (Figura 17).

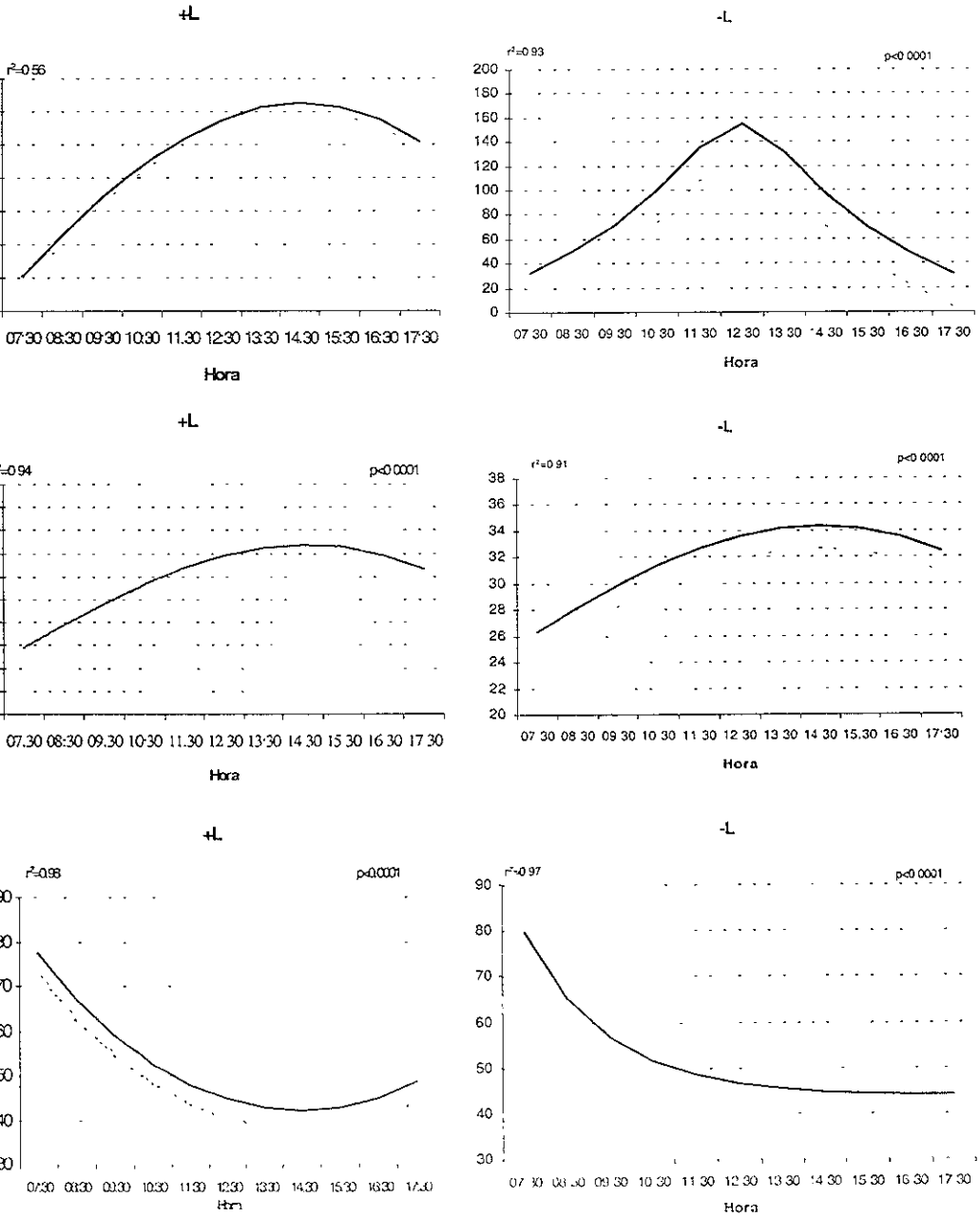


Figura 16. Promedio de cada valor de PAR, humedad relativa y temperatura de las hojas para todas las especies. Las líneas continuas son el ajuste de los promedios y las líneas punteadas son la desviación estándar para cada hora en el mismo tratamiento (+L y -L).

Este comportamiento como ya se mencionó anteriormente fué semejante en  $-L$ , teniendo el punto de inflexión más bajo para algunas especies, a partir de una PAR de  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  como se obtuvo para *Cordia alliodora*, *Cordia elaeagnoides*, *Coccoloba barbadensis*, *Crescentia alata*, *Ipomoea wolcottiana*, *Lonchocarpus eriocarinalis* y *Ruprechtia fusca*, a partir de los  $50 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$  como se observó para *Caesalpinia platyloba*, *Ceiba pentandra*, *Cochlospermum vitifolium*, *Guazuma ulmifolia*, *Hintonia latiflora*, *Pithecellobium dulce* y *Tabebuia chrysantha* y por último a partir de los  $75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en *Albizia occidentalis* (Figura 17).

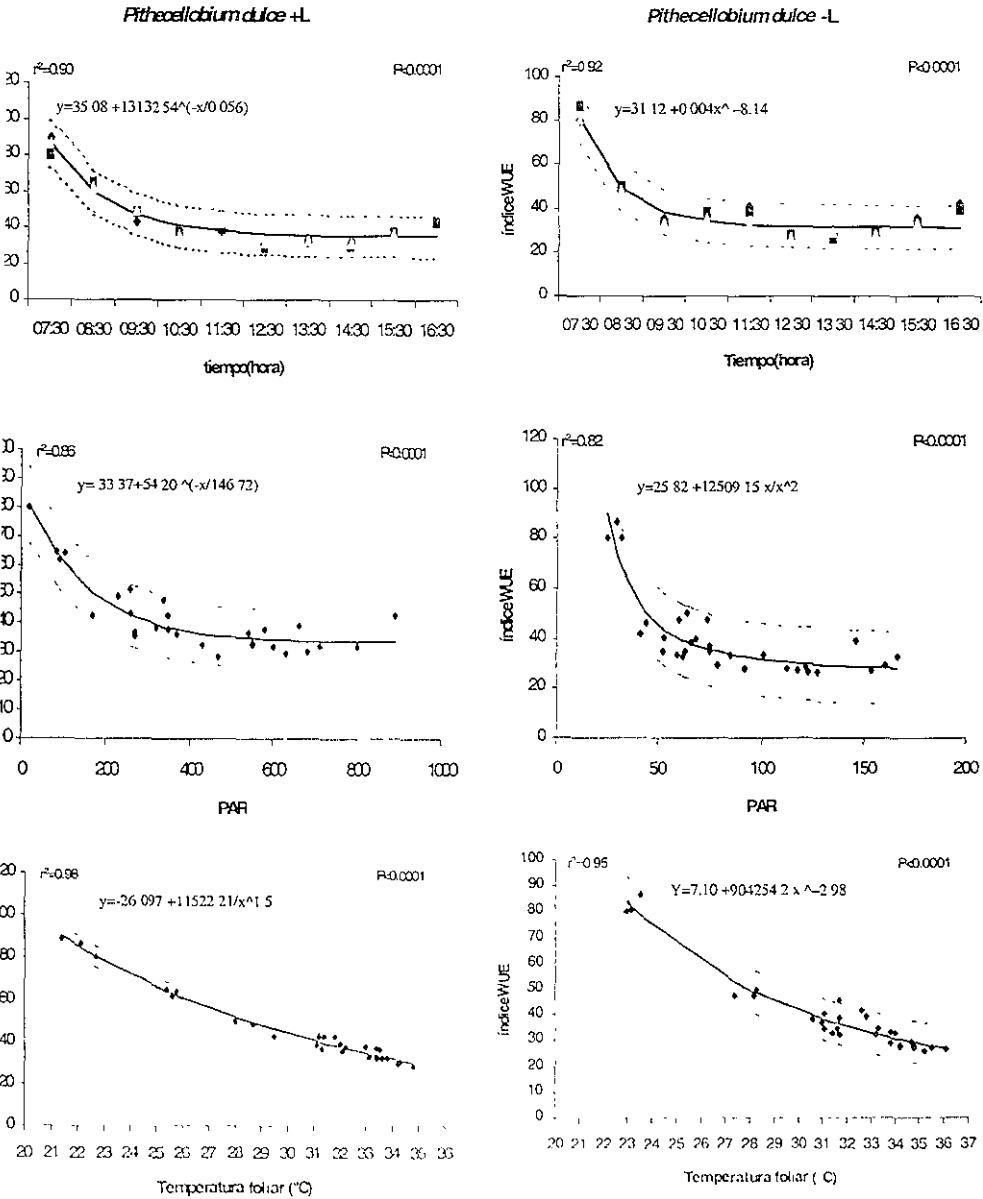


Figura 17 Uso de agua en función de la hora del día, PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y temperatura foliar en *Pithecellobium dulce* en los tratamientos (+L) (-L) en curvas es el ajuste del índice de eficiencia cronométrica de agua (línea continua), las líneas punteadas es la desviación estándar del ajuste.

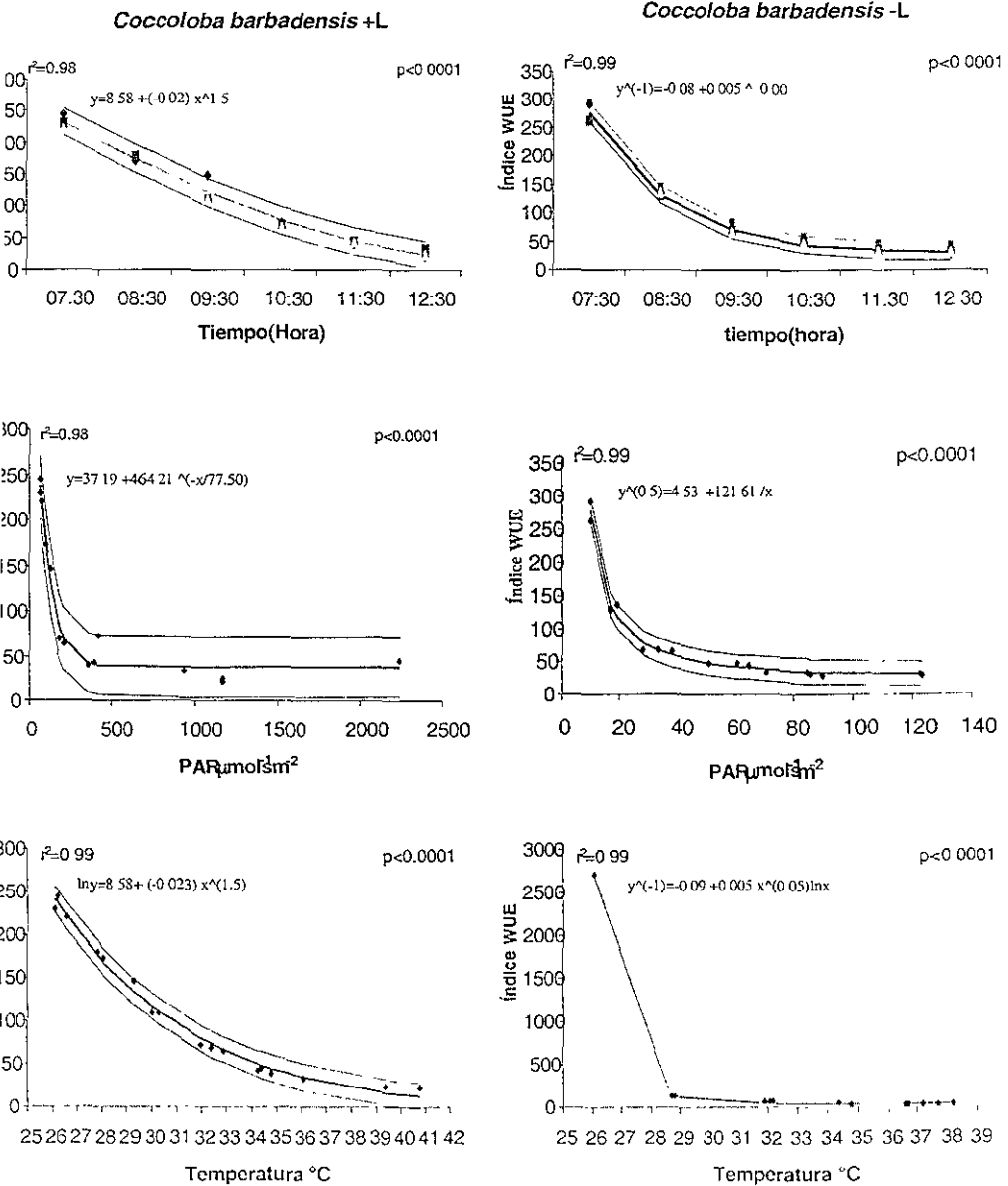


Figura 17 Uso de agua en función de la hora del día, PAR  $\mu\text{mol}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y temperatura foliar en *Coccothoba barbadensis* en los tratamientos +L y -L. Las curvas es el ajuste del índice de eficiencia en uso de agua (línea continua), las líneas punteadas es la desviación estándar del ajuste

Dinámica foliar comparativa y aspectos fisiológicos de 20 especies leñosas

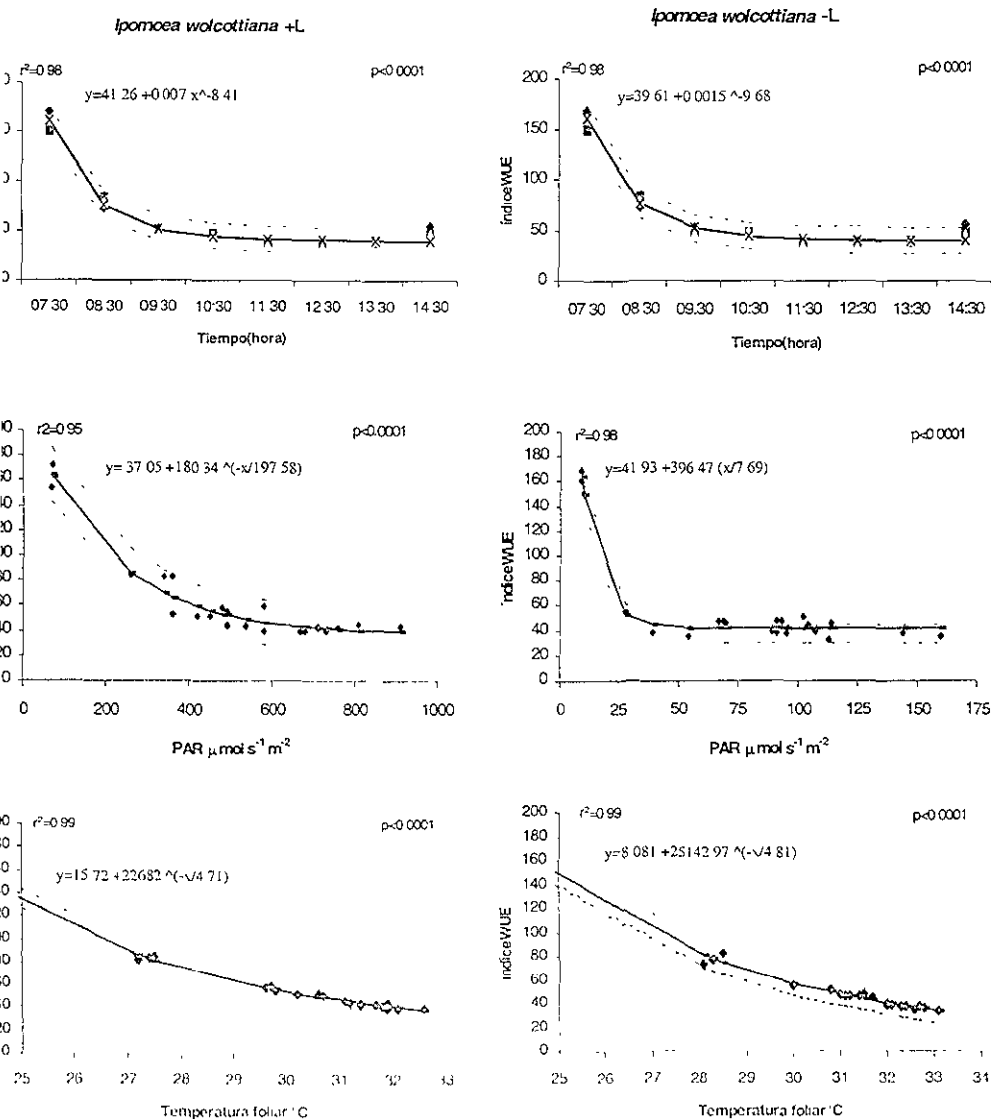


Figura 17 Uso de agua en función de la hora del día, PAR  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y temperatura foliar en *Ipomoea wolcottiana* en los tratamientos +L y -L. Las curvas es el ajuste del índice de eficiencia en uso de agua (línea continua), las líneas punteadas es la desviación estándar del ajuste.

#### **4.4 Conductividad estomática, transpiración e índice de eficiencia en el uso del agua.**

Al comparar el valor máximo de la conductividad estomática (g) con su respectivo índice de eficiencia en el uso del agua durante el día, resultó que en *Lagrezia monosperma* y *Ceiba pentandra* se dieron los mayores valores de conductividad estomática en comparación con las demás especies; en el tratamiento de +L a *Lagrezia monosperma* con una conductividad estomática de  $3130 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y un índice de WUE de 39.09 y en -L una conductividad estomática de  $2660 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y un índice de WUE de 33.29, en los dos tratamientos a una temperatura de  $35 \text{ }^{\circ}\text{C}$  y *Ceiba pentandra* en +L una conductividad estomática de  $2180 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y un WUE de 57.28 y en -L una conductividad estomática de  $1290 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y un WUE de 44.63 a una temperatura de  $30 \text{ }^{\circ}\text{C}$  y  $32 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , respectivamente (Tabla 8).

En la tabla 8 se muestra el índice de eficiencia en el uso del agua, cuando la conductividad estomática y transpiración fueron máximas y la temperatura en la que se midió la máxima conductividad estomática.

#### **4.5 Correlaciones de las variables de la dinámica foliar y de mediciones fisiológicas foliares.**

Como se puede observar en la matriz de datos del tratamiento +L (Tabla 9), de todas las variables que componen a la dinámica foliar, TIF, fue la que presentó mayor número de correlaciones significativas. Entre estas correlaciones interesantes están las de TIF con RF, TRP, HT y AT, todas estas positivas. Una correlación que se hubiera esperado significativa fue la de RF con HT ya que a mayor RF existe un mayor número de hojas, en este caso para las especies que se encuentran a altas intensidades de luz. La correlación entre RF y la TRP dice que a mayor pérdida de agua, el recambio foliar aumenta en las plantas, esta



relación es análoga con la TIF, donde, al aumentar TIF, la transpiración también. Esto explica que en este tratamiento al aumentar la tasa de iniciación foliar existe un mayor RF, a causa de que la TRP es alta (Tabla 9).

Tabla 8. Temperatura foliar, conductividad estomática, transpiración e índice de eficiencia en uso de agua en la máxima conductividad estomática y el máximo índice de WUE durante el tiempo de medición para cada especie en ambos tratamientos.

Especie	Temp. Foliar		g máx		Transpiración		Índice de WUE		Índice de WUE máx.	
	+L	-L	+L	-L	+L	-L	+L	-L	+L	-L
<i>Albizia occidentalis</i>	25	28	285	248	1.53	2.311	186.27	107.32	186.27	183.43
<i>Brosimum alicastrum</i>	36	26	331	209	7.96	0.919	41.58	227.42	291.44	265.88
<i>Caesalpinia platyloba</i>	30	26	369	160	6.06	1.271	60.89	125.89	176.23	180.24
<i>Ceiba pentandra</i>	30	32	2180	1290	38.06	28.9	57.28	44.64	207.66	185.61
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	30	29	547	367	10.57	6.383	51.75	57.50	105.15	90.06
<i>Cordia alliodora</i>	35	35	327	217	10.42	7.093	31.38	30.59	104.80	83.63
<i>Cordia elaeagnoides</i>	35	33	635	396	19.63	9.666	32.35	40.97	102.16	317.68
<i>Coccoloba barbadensis</i>	30	26	459	1230	4.18	0.454	109.81	2709.25	283.26	2709.25
<i>Crescentia alata</i>	34	32	661	590	18.66	12.72	35.42	49.38	106.65	93.03
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i>	31	32	505	122	11.05	3.087	45.70	39.52	123.15	111.48
<i>Guazuma ulmifolia</i>	26	32	650	366	650	1.644	1.00	222.63	203.94	190.16
<i>Heliocarpus pallidus</i>	37	35	646	586	24.10	21.71	26.80	27.00	191.46	245.22
<i>Hurtonia latiflora</i>	28	26	229	207	1.131	0.791	202.48	261.69	294.57	335.00
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	31	32	549	335	12.11	8.693	45.33	38.54	172.76	168.97
<i>Lagrezia monosperma</i>	35	35	3130	2660	80.06	79.9	39.10	33.29	182.40	197.72
<i>Lonchocarpus eriocarpalis</i>	28	36	327	86	3.02	2.384	108.28	36.83	182.11	196.14
<i>Pithecellobium dulce</i>	34	33	844	693	23.24	21.13	36.32	32.80	89.10	86.79
<i>Ruprechtia fusca</i>	31	34	305	273	5.04	6.722	60.52	40.61	197.52	237.27
<i>Tabebuia chrysantha</i>	26	35	539	342	3.94	9.29	136.80	36.81	164.52	195.36

Tabla 9. Matriz de correlaciones de las variables en el tratamiento de +L. (TIF tasa de iniciación foliar, TMF tasa de mortalidad foliar, RF recambio foliar, LF longevidad foliar, g conductividad estomática, TRP transpiración foliar, IW índice de WUE, T°F temperatura foliar, HT hojas totales, AT altura del tallo y TRC tasa relativa de crecimiento). n=15. \*p<0.05, \*\*p<0.01, \*\*\*p<0.001, \*\*\*\*p<0.0001

	TIF	TMF	RF	LF	g	TRP	IW	T°F	HT	AT	TRC
TIF	1										
TMF	0.21	1									
RF	****0.89	0.19	1								
LF	0.001	-0.12	-0.12	1							
g	0.02	0.09	-0.01	-0.09	1						
TRP	****0.89	0.07	****0.93	0.04	0.07	1					
IW	0.04	-0.16	0.28	-0.41	-0.05	0.12	1				
T°F	-0.09	0.36	-0.35	0.2	0.07	-0.32	-0.46	1			
HT	****0.79	0.08	0.5	0.09	0.12	*0.58	-0.29	0.16	1		
			p=0.058								
AT	*0.55	0.38	0.36	0.19	0.21	0.28	-0.3	0.06	*0.61	1	
TRC	-0.2	-0.05	-0.12	***0.77	-0.04	-0.07	-0.29	-0.03	-0.13	0.19	1

En el tratamiento de -L, existieron mayores correlaciones en comparación con el tratamiento +L (Tabla 10). La TIF fue la que presentó mayor número de correlaciones, entre las interesantes está la TIF con la TMF, donde se observa que si existe una TIF baja la TMF también; a medida de que la TIF va en aumento proporcionalmente la TMF también. Lo mismo se obtuvo para la TRP, HT y AT. En este tratamiento -L existió correlación de TIF con LF y g a diferencia de +L. La TMF presentó correlaciones positivas con g, TRP y HT. Pero se correlacionó negativamente con LF, esto nos dice que la longevidad foliar es mayor en las primeras hojas que en las hojas sucesivas, siendo éstas últimas de menor longevidad foliar.

La correlación de longevidad foliar y transpiración foliar resultó negativa, lo que nos indica que en bajas intensidades de luz las hojas entre mayor longevidad que presenten su transpiración va a ser menor. La conductividad estomática con la transpiración fue positiva, es decir la conductividad estomática es directamente proporcional a la transpiración. Por último la correlación que no fué significativa, pero importante, es la de temperatura foliar con el índice de eficiencia de WUE. Esta correlación fue negativa, la cual nos dice que al ir aumentando la

temperatura de la hoja, el índice de eficiencia del uso del agua va ir disminuyendo. Por último existió una correlación positiva con el número de hojas y la longitud del tallo.

Tabla 10. Matriz de correlaciones de las variables en el tratamiento de -L. (TIF tasa de iniciación foliar, TMF tasa de mortalidad foliar, RF recambio foliar, LF longevidad foliar, g conductividad estomática, TRP transpiración foliar, IW índice de WUE, T°F temperatura foliar, HT hojas totales, AT altura del tallo y TRC tasa relativa de crecimiento). n=15. \*p<0.05, \*\*p<0.01, \*\*\*p<0.001, \*\*\*\*p<0.0001

	TIF	TMF	RF	L.F.	C.E.	T.F.	I.W	T° F	H.T.	A.T.	TRC
TIF	1										
TMF	****0.88	1									
RF	0.42	0.07	1								
L.F.	***0.82	***-0.84	0.43	1							
C.E.	**0.69	****0.83	-0.08	-0.27	1						
T.F.	****0.79	****0.91	-0.08	** -0.70	****0.89	1					
I.W.	-0.19	-0.08	-0.11	-0.06	0.25	-0.18	1				
T° F	0.28	0.29	0.06	-0.05	0.11	0.40	<b>-0.48</b>	1			
							p=0.059				
H.T	****0.79	*0.59	*0.50	**0.41	0.34	0.53	-0.38	0.49	1		
A.T.	*0.61	0.22	***0.65	0.70	0.12	0.23	-0.31	0.08	**0.70	1	
TRC	0.28	0.18	-0.07	0.14	0.23	0.27	-0.003	0.13	0.03	0.30	1

LA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA

## 5. DISCUSIÓN

El objetivo general de este trabajo fue el de conocer el efecto de la disponibilidad de luz en la dinámica foliar en plántulas de veinte especies leñosas de la selva baja caducifolia. Las especies de esta selva se encuentran en diferentes hábitats, en donde están expuestas a diferentes cantidades o concentraciones de recursos como luz, agua y nutrimentos. Las especies que estudiamos son principalmente de dos hábitats, el primero es de selva perturbada, donde las plantas de este hábitat se encuentran expuestas a una intensidad alta de luz y altas concentraciones de nutrimentos. Estas plantas presentan características particulares como una alta tasa de crecimiento, alta tasa fotosintética, alta producción de hojas y por lo tanto una mayor tasa de recambio (Langenheim *et al.*, 1984; Bongers & Popma, 1990), así como una longevidad corta debido a la alta intensidad de luz y cantidad de nutrimentos (Bazzaz & Harper, 1977; Miller & Stoner, 1979; Williams *et al.*, 1989; Bongers & Popma, 1990). Estas características se han observado en árboles pioneros tropicales (Williams *et al.*, 1989), hierbas templadas (Bazzaz & Harper, 1977), árboles caducifolios (Kikuzawa, 1989) así como en coníferas de lugares templados (Nielsen, 1986; Shoettle & Smith 1991). Estas plantas se denominan plantas de sol ó evasoras de sombra (Smith, 1981; Agyeman, 1999). El segundo hábitat es la selva madura, donde las especies de este hábitat están expuestas a una menor intensidad de luz, una menor tasa fotosintética, una menor producción de hojas, una menor tasa de recambio foliar, pero una mayor longevidad foliar en comparación con las plantas del hábitat antes mencionado y una tasa relativa de crecimiento menor a las especies de un hábitat perturbado (Huante, 1992). Estas especies que se encuentran en este tipo de hábitat son plantas denominadas tolerantes de sombra o plantas facultativas de sol y sombra (Smith, 1981; Agyeman, 1999).

## **Producción foliar y tasa de iniciación foliar (TIF).**

Estudios realizados con base en el recurso de luz en especies de esta selva (Huante, 1992), nos muestran que las especies de hábitats perturbados (sitios abiertos) presentaron una mayor velocidad de crecimiento en un tratamiento +L que los mismos que se encontraban en -L; estas especies estudiadas fueron *Apoplanesia paniculata*, *Cordia alliodora* e *Ipomoea wolcottiana*. Comparando con los resultados obtenidos con base en la producción foliar, también se obtuvo un comportamiento semejante en donde las especies de hábitats perturbados presentaron una mayor producción foliar durante el periodo evaluado (75 días), con un mayor número de hojas en +L que en -L al final del experimento. De todas las especies que se estudiaron las representantes de un hábitat perturbado fueron *Lagrezia monosperma*, *Guazuma ulmifolia* y *Pithecellobium dulce*, que en este estudio presentaron el mayor número de hojas producidas en total. A estas tres especies les favoreció para su crecimiento estar en intensidades altas de luz (pioneras) (Smith, 1981; Agyeman, 1999). Esto se vio claramente reflejado en los resultados donde *Pithecellobium dulce*, en el tratamiento de sombra, tuvo 30 hojas en total mientras que en el tratamiento de +L presentó alrededor de un 45% más de hojas.

De forma general, todas las especies de hábitats perturbados al igual que *Pithecellobium dulce* que es una especie con una tasa relativa de crecimiento intermedio, presentaron una producción foliar exponencial; este tipo de producción también fue encontrado por Ackerly (1993) y Sobrado (1991), con especies tropicales. En un ambiente como es el de Chamela, donde la estación de lluvias marca considerablemente las respuestas de las plantas, como es el de presentar una producción foliar exponencial en las primeras etapas de vida de una planta, sugiere que lo importante para estas especies es crecer rápido, producir la mayor cantidad de hojas y por lo tanto abarcar una mayor área en el espacio y así poder forrajear la mayor cantidad de luz. En cierta forma es un comportamiento de competencia con otras especies en donde están coexistiendo, así también dentro de ellas mismas. La producción alta de hojas también nos indica indirectamente

que son especies que presentan una alta tasa fotosintética, por lo tanto fijan una mayor cantidad de carbono, para la producción de hojas nuevas.

Se dice que las hojas son esencialmente los órganos principales de obtención de energía y pueden ser vistas como un elemento de una serie de mecanismos para la obtención de carbono (Kikuzawa, 1995; Sobrado 1995). Esto se vio reflejado en la alta producción y el alto número de hojas que se presentó hasta el final del periodo de crecimiento en el tratamiento +L. Por lo tanto, una mayor obtención de carbono se refleja en la cantidad de biomasa producida. Otra parte importante de las respuestas de las plantas es la plasticidad que presentan para aprovechar lo mejor posible los recursos (Huante, 1992). La plasticidad que presentaron las especies, también fue una respuesta importante de las plantas para la producción foliar. Como es el caso de *Ruprechtia fusca*, siendo una especie de selva madura que en Chamela también se encuentra presente en lugares de alta radiación, su plasticidad fue la más alta de todas las demás especies estudiadas. Esto sugiere que es una especie que responde favorablemente al exceso a la limitación del recurso luz.

En la sombra, las especies presentaron la misma tendencia de incrementar la velocidad de producción; sin embargo la cantidad de luz disponible limitó fuertemente dicha producción, así como el número de hojas presentes al final del periodo. Esto es porque posiblemente la energía está direccionada en la expansión celular de sus hojas, es decir, en presentar hojas con una mayor área foliar, siendo estas muy delgadas.

*Cochlospermum vitifolium*, fue la única especie que no presentó diferencias para ambos tratamientos presentando el mismo número de hojas totales al final del periodo evaluado. Es decir, es una especie poco plástica, que probablemente no le importó mucho a que condiciones esta expuesta, en este caso a la luz.

Las especies que tuvieron el mayor número de hojas al final del tiempo de estudio, también fueron las que durante un día podían haber producido mas de una hoja. Esto se obtuvo claramente en las especies de sitios perturbados, reflejando de esta forma la capacidad de estas especies para capturar una mayor cantidad de luz. La alta velocidad de producción de hojas seguramente indica que

las especies están bajo una alta competencia interespecífica, por lo que necesitan de un rápido establecimiento. Por lo tanto, también necesitan establecerse en sitios donde puedan tener una adquisición mayor de recursos. Entre las especies que se observó este comportamiento fueron en especies de sitios perturbados como *Lagrezia monosperma* en +L que llegó a producir 3 hojas al día y *Guazuma ulmifolia* con una producción de hasta 5 hojas al día. De la misma forma las especies que tuvieron una alta producción foliar, también presentaron una alta tasa de recambio foliar (Chabot & Hicks, 1982). Esto se obtuvo para las mismas especies que tuvieron una alta producción foliar, pero algo sucedió particularmente con *Pithecellobium dulce*, aunque presentó una TRC intermedia, el número de hojas fue muy alto, pero a diferencia de las especies de rápido crecimiento, no presentó mortalidad foliar durante el periodo evaluado, siendo que las especies que tuvieron un número alto de hojas, iban presentando mortalidad foliar en el transcurso del experimento. Esto posiblemente sucedió por que las hojas de esta especie son muy pequeñas, por lo que el gasto energético en mantener las hojas no ha de ser mucho y seguramente le conviene más en seguir aprovechándolas y producir más para seguir forrajeando luz; aunque también la otra posible causa por la que no existió mortalidad foliar pudo ser por su disposición en el tallo, y de esta forma evitar el autosombreado de las hojas.

En sombra, estas especies pioneras también presentaron una alta tasa de iniciación foliar, claro no igual que en alta intensidad de luz, pero fueron las que presentaron la mayor tasa en este tratamiento donde *Lagrezia monosperma* llegó a producir ya al final del periodo evaluado, hasta dos hojas por día. Aunque en *Guazuma ulmifolia* no se observó una alta tasa de iniciación foliar pero si se observó para *Ipomoea wolcottiana*, que al final del periodo de crecimiento llegó a producir hasta 1 hoja por día. Con estos datos se obtuvo una parte de lo que menciona Kozlowski (1979), que las plantas al estar en carencia de luz, presentaron una menor cantidad de hojas, adicionando características como una mayor área foliar y un menor grosor, como parte de sus características morfológicas.

Una de las especies más representativas de un ambiente perturbado fue *Ipomoea wolcottiana*, fue la única especie que en ambos tratamientos de luz, su tasa de iniciación fue semejante, es decir, produjo ya al final del periodo del experimento una hoja por día. Esta especie lo que refleja, es que al llegar a una edad al final del periodo estudiado de crecimiento, el comportamiento en la producción foliar independientemente del tratamiento al cual estuvo expuesta llegó a un momento que probablemente no le importaba tanto en que condiciones estaba creciendo, su objetivo era producir hojas. Pero una variante que se presentó en esta especie fue muy marcada en relación con el comportamiento del dosel, ya que en cierto periodo de crecimiento, la arquitectura y la disposición foliar en el espacio fue muy diferente en comparación con las otras especies que se estudiaron. Existieron diferentes respuestas y estrategias según la disposición del tallo y a su vez de las hojas en el tallo. Las estrategias que se observaron en especial para esta especie, son la que propuso Kikuzawa (1995), donde las clasificó en producción o emergencia foliar sucesiva, en donde la planta desarrolla una hoja en un tiempo en el tallo y así evitar la sombra; presentando una arquitectura en multicapa. La segunda emergencia es la simultánea, donde los tallos se van inclinando para minimizar el autosombreado a través de una arquitectura de monocapa, y con dicha arquitectura se captura mayor cantidad de luz posible. Esta última estrategia se observó en la última fase del período de crecimiento. Esta es una estrategia importante, especialmente en esta especie porque de esta forma puede tolerar el estrés a la sombra. Aunque este no es el objetivo de este trabajo pero es un punto importante que puede llegar a influir en la dinámica de las hojas para esta especie y probablemente también para otras especies.

Las especies que habitan los sitios maduros de la selva presentaron una menor velocidad de producción foliar en ambos tratamientos como se encontró en *Celaenodendron mexicanum*, especie anteriormente estudiada (Huante,1992). Comparando con nuestros resultados *Albizia occidentalis*, *Brosimum alicastrum*, *Gaesalpinia platyloba*, *Celaenodendron mexicanum*, *Coccoloba barbadensis*, *Lonchocarpus eriocarpalis* y *Tabebuia chrysantha*, no mostraron ninguna



diferencia en cantidad de hojas. Con ello se encuentra que son especies que presentaron una producción foliar constante en el periodo que duró el experimento. Estos resultados nos proporcionan información de que son especies que durante su crecimiento la cantidad de energía adquirida va direccionada posiblemente a otros procesos de sobrevivencia en el hábitat, como estructuras de resistencia, sostén; así también, probablemente para la síntesis de metabolitos secundarios como parte de defensa contra herbívoros. En cierta forma son parte de las estrategias para mantener las hojas y aprovecharlas al máximo sin gastar la energía adquirida y almacenada en la producción de nuevas hojas.

En general, la iniciación foliar general en ambos tratamientos, se localizó en un intervalo de una hoja producida alrededor de diez días, con excepción de *Celaenodendron mexicanum* con una hoja cada dieciséis días; esto refleja probablemente que estas especies invirtieron la mayor parte de su energía en la síntesis de sustancias de defensa, que en la misma producción de hojas (Grime y Hunt, 1975).

### **Mortalidad foliar.**

Se sabe que la disponibilidad de nutrimentos tiene un amplio efecto en la dinámica de las hojas, como es la movilización y retranslocación de nutrimentos (Ford, 1982). Al mismo tiempo, la luz juega un papel importante en la inducción de la senescencia y posteriormente en la mortalidad foliar. Las especies que se encuentran en condiciones altas de luz (pioneras), que por lo general son las primeras que llegan a colonizar pequeños claros, producen una mayor cantidad de hojas, y serán las especies que presentarán mayor mortalidad foliar que las especies que están a la sombra. Pons (1998) menciona que las plantas de rápido crecimiento que se encuentran en condiciones altas de luz, producen una gran cantidad de hojas y que en algún momento tendrán el efecto de autosombreo provocado por las hojas superiores. En ese momento existirá retranslocación de nutrimentos de esas hojas sombreadas a hojas superiores o recién producidas.

Entonces posiblemente se iniciará la inducción a la senescencia foliar por los bajos niveles de radiación fotosintéticamente activa (Figura 1). Esto se observó en las especies de hábitats perturbados o sitios abiertos, ya que la mayoría empezó a presentar mortalidad foliar en las primeras hojas que emergieron en el tratamiento +L.

De todas las especies de hábitats perturbados en el tratamiento +L, *Hellicarpus pallidus* e *Ipomoea wolcottiana* aún al final del periodo evaluado de crecimiento, el número total de hojas presentes fue bajo en comparación con las otras especies de rápido crecimiento. No obstante, su tasa de mortalidad foliar fue alta en comparación con las especies que mostraron al final del periodo evaluado la mayor cantidad de hojas. En estas dos especies la tasa de mortalidad fue que dejaban caer dos hojas durante un intervalo de cinco y siete días. *Lagrezia monosperma* y *Guazuma ulmifolia* que dejaban caer una hoja cada diecisiete días y una hoja cada seis días respectivamente, son las especies que presentaron el mayor recambio foliar comparando con todas las especies que se estudiaron.

Especies que son de crecimiento intermedio las tasas de mortalidad foliar fue de una hoja en un intervalo de siete a trece días, donde la mayoría de las especies son de selvas maduras.

En nuestro experimento obtuvimos que las plantas en -L, no presentaron una tasa alta de mortalidad foliar, precisamente por la carencia de luz, posiblemente para tratar de ahorrar energía y nutrimentos. Así, posteriormente ocupar estos recursos para obtener una mayor área foliar y una mayor longitud de su tallo (Figura 11), para ir en la búsqueda de luz, y capturar una mayor cantidad de energía *Lagrezia monosperma* que se encuentra en hábitats perturbados, presentó la mayor mortalidad en sombra en comparación con las demás especies que tuvieron mortalidad foliar. Es una especie que al estar expuesta a sombra constante en cierto momento su tasa de mortalidad fue elevada. Por lo que se puede decir que tuvo mayor mortalidad foliar que las hojas que pudo producir en determinado tiempo.

La dinámica foliar está fuertemente influenciada por el ambiente como se ha mencionado en este trabajo (Chabot & Hicks, 1982; Bongers & Popma, 1990) La

luz, el agua, la concentración de nutrientes vistos como recursos para una planta, son los factores principales que están en juego en la dinámica foliar de una planta. En estudios en bosques tropicales húmedos, se ha observado que las especies tienen un continuo recambio de su dosel, esto es frecuente en árboles pioneros de rápido crecimiento y en plantas del sotobosque como palmas, helechos arborescentes y cycadas (Ackerly, 1993). En las especies que se estudiaron se observa claramente el recambio foliar en las especies pioneras o de hábitats perturbados las cuales se identificaron con base en la tasa de iniciación foliar, así como de su mortalidad foliar y por lo tanto en su tasa de recambio foliar; teniendo a *Lagrezia monosperma* y *Guazuma ulmifolia* en el tratamiento +L como las especies que presentaron el mayor recambio foliar. La relación de estos resultados con los mencionados anteriormente indica que son especies que produjeron la mayor cantidad de hojas pero al mismo tiempo su tasa de mortalidad fue muy alta obteniendo así una tasa alta de recambio. Esto nos refleja que son especies muy productivas independientemente del número de hojas presentes al final del periodo evaluado. Por lo tanto, pueden tener un buen éxito en su rápido establecimiento en dicho hábitat.

### **Longevidad Foliar.**

Otro aspecto importante dentro de la dinámica foliar como se ha mencionado en el transcurso de este trabajo es la longevidad foliar, ya que se dice que es un integrador ecológico (Reich et al., 1992). Este tipo de estudios se han basado principalmente en la longevidad foliar. Se dice que las longevidades cortas en las especies caducifolias y perennes están asociadas con un ambiente altamente productivo y una rápida tasa de crecimiento (Chabot & Hicks, 1982). En las especies de Chamela que se sitúan dentro de este ambiente se encontró el mismo comportamiento en su longevidad foliar. Estas especies al estar en altas concentraciones de nutrientes y de luz, su longevidad foliar es generalmente reducida, esto también se obtuvo en otros trabajos para especies de selvas

tropicales húmedas (Bazzaz & Harper, 1977; Miller & Stoner, 1979; Williams *et al.*, 1989; Bongers & Popma, 1990).

Los cambios en el crecimiento de una planta van ir ocasionando diferencias en la disponibilidad de luz en el tiempo de vida de cada hoja, probablemente se fue produciendo una rápida disminución en la cantidad y calidad de luz, debido al autosombreado ocasionado por otras hojas producidas posteriormente. Además, de la disminución de la luz, se dice que otro factor que influye en la longevidad foliar es la edad de la hoja (Bazzaz & Harper, 1977), pero esto es probablemente por la posición que ocupa en el dosel que seguramente a de ser en la base de este. En este estudio en condiciones de alta intensidad de luz, las especies de sitios perturbados así como algunas especies de crecimiento intermedio, la longevidad foliar en orden cronológico fue decreciendo, es decir, la primer hoja vivió mas que la segunda y así sucesivamente, las hojas que se producían posteriormente en orden sucesivo iban disminuyendo su longevidad. Esto podría deberse probablemente a las reservas de los cotiledones proporcionando a las primeras hojas los suficientes nutrimentos para seguir viva el mayor tiempo posible, o también podría ser que estas hojas tienen una alta capacidad de tolerar altas intensidades de luz.

La única especie fue *Ipomoea wolcottiana* en +L que no siguió este patrón dependiendo del ajuste que se realizó de número de hoja y de longevidad foliar. El comportamiento que presentó esta especie fue interesante ya que las primeras hojas que aparecieron por orden cronológico aumentaron su longevidad foliar, hasta llegar a un momento que dicha longevidad fue muy similar en las hojas nuevas que aparecieron, pero al llegar a cierto número de hoja, la longevidad fue disminuyendo sucesivamente con las hojas posteriores. Posiblemente esta especie trata de aprovechar a cierta edad lo mejor posible a sus hojas, capturando mayor energía, fijando mayor cantidad de carbono y posteriormente utilizarla para su crecimiento en longitud de su tallo.

*Cochlospermum vitifolium* y *Lagrezia monosperma* mostraron que la edad foliar de las primeras hojas fueron pequeñas, mientras que fueron apareciendo cronologicamente las hojas siguientes, estas presentaron una mayor longevidad

(Figura 14). Mientras que en sombra la única especie que presentó diferencias significativas fue *Lagrezia monosperma*, presentando todo lo contrario con la longevidad que se presenta en el tratamiento de +L, teniendo un comportamiento como la mayoría de las especies del tratamiento de +L, con excepción de *Cochlospermum vitifolium* y *Lagrezia monosperma*.

En cierta forma, estas respuestas de las especies con relación a su dinámica foliar incluyendo su longevidad foliar, posiblemente la arquitectura influye fuertemente en la duración de vida de las hojas, seguramente por la cantidad de luz que llega a cada una de sus hojas. Esta idea es propuesta por Ackerly, (1993, 1998, 1999) y Kikuzawa, (1995), ambos autores mencionaron que la longevidad foliar depende en cierta forma de la edad de la hoja, pero probablemente también los posibles causantes de una menor o mayor longevidad foliar en la planta, es la posición en donde esta se encuentre. Por lo que es necesario conocer más sobre la arquitectura de la planta en cada especie y su influencia en el autosombreado causado por las diferentes arquitecturas.

### **Plasticidad en la longitud del tallo**

La plasticidad es un mecanismo de respuesta importante que presentan las plantas ante ciertos ambientes estresantes, siendo el recurso luz un factor importante en el crecimiento de las diferentes especies. En este trabajo, la especie más plástica con relación a su TIF fue *Ruprechtia fusca*, mostrando que al estar en altas intensidades de luz o en sombra, presenta una muy buena plasticidad morfológica, las que obtuvieron una plasticidad mínima fueron *Cochlospermum vitifolium* y *Coccoloba barbadensis*, esto nos dice que son especies que no presentaron ningún cambio ya sea favoreciéndolo o no en su TIF.

Estudios que se han realizado en esta selva en alta intensidad de luz (Huante, 1992); mencionan que existe una tendencia de las especies pioneras en presentar una tendencia a incrementar su altura y el número de hojas; existiendo una tendencia similar en especies de la selva madura en cuanto al número de

hojas, aunque en la longitud del tallo no se obtuvo un alto incremento. En cambio, las especies de selva madura en condiciones de sombra presentaron un incremento en la longitud del tallo. En este estudio se observó la misma tendencia, la mayoría de las especies presentaron plasticidad en la longitud del tallo, como *Hintonia latiflora* y *Caesalpinia platyloba* (selvas maduras). El incremento en la longitud del tallo en sombra fue significativamente mayor que en +L. No obstante, *Ipomoea wolcottiana* fue la excepción, siendo una especie pionera, la longitud del tallo fue mayor en sombra que en condiciones altas de luz. Esto posiblemente se debió a la baja intensidad de luz, la planta iba en "busca" de ella, resolviéndolo con el aumento en longitud de su tallo, llegando a comportarse a partir de un tiempo determinado como una liana. Si se visualiza esto en cuestiones energéticas de asignación de recursos, la mayoría de las plantas asignan a la parte aérea en cuestión de aumentar el área foliar de las hojas existentes y al tallo. Pero en la asignación de biomasa a raíz esta se ve fuertemente afectada, ya que todo es para la inversión en las hojas y tallos para una mayor captura de luz.

La mayoría de las especies mostraron plasticidad en la longitud del tallo y su tasa relativa de crecimiento, con excepción de *Lonchocarpus eriocarinalis* y *Ceiba pentandra* ambas de una selva madura. Las otras especies que también pertenecen a la selva madura y su tasa relativa de crecimiento es menor a 0.1, es decir, que son especies de lento crecimiento e intermedio, presentaron una baja plasticidad en la longitud de su tallo, siendo que las de lento crecimiento son poco plásticas. Especies de crecimiento intermedio, fueron un poco más plásticas en comparación con las de lento crecimiento.

La mayoría de las especies que son de hábitats perturbados (pioneras) presentaron mayor plasticidad, con respecto a su longitud de su tallo; esta es otra respuesta de estas especies para cosechar la mayor cantidad de luz, aunque *Guazuma ulmifolia* y *Heliocarpus pallidus* presentaron baja plasticidad. *Ruprechtia fusca* fue la única especie de selva madura, que presentó plasticidad, por lo que podría ser favorecida por altas condiciones de luz.

## **Índice de eficiencia en el uso de agua**

La otra parte de nuestro objetivo general fue el de evaluar algunos aspectos fisiológicos en la dinámica foliar. Se observó que la mayoría de las especies, independientemente de las condiciones de luz las cuales se encontraban, presentaron un buen índice de eficiencia en el uso de agua, es decir, que independientemente de las grandes variaciones que presentaron durante el día con relación en la transpiración y la conductividad foliar; el objetivo de la planta fue el de tener un buen índice de eficiencia en el uso de agua.

El agua es importante para la dinámica de las hojas, esto se vio reflejado en la tasa de iniciación foliar y el recambio foliar con la transpiración foliar, en altas intensidades de luz, indicando que el recambio foliar aumentó en las plantas debido a una alta pérdida de agua. En cierta forma este es un costo y un beneficio importante por la adquisición de carbono, ya que para adquirirlo por medio de intercambio gaseoso existe pérdida de agua. Pero a su vez, existe una alta proporción de adquisición de carbono para la formación de nueva biomasa. Obteniendo una correlación positiva entre la tasa de iniciación y transpiración foliar (Tabla 9). En comparación con el tratamiento de sombra, la transpiración foliar con la longevidad foliar su correlación fue negativa, esto nos indica que probablemente por estar en condiciones de sombra las plantas aprovechan lo más posible sus hojas y esto es manteniéndolas el mayor tiempo posible y por lo tanto no existe una alta transpiración evitando la alta pérdida de agua por medio de la transpiración foliar. La cantidad de energía almacenada probablemente es utilizada para sumarlos a las hojas, pero, para que presenten otras características morfológicas para una mejor adquisición en este caso de la luz

En un ambiente como el de Chamela donde las plantas están expuestas en un periodo de tiempo a la escasez del agua, el objetivo de las especies es el de establecer un equilibrio en la relación planta-agua-atmósfera.

Las especies, independientemente del genotipo que tengan, presentaron plasticidades fisiológicas como un buen índice de eficiencia en el uso de agua, y plasticidades morfológicas que le permitan usar eficientemente sus recursos

Por último, cabe mencionar que la luz como recurso, tiene una gran influencia en la dinámica foliar. Las relaciones que se obtuvieron en ambos tratamientos indican que la variable principal que determinó en parte la dinámica foliar fue la tasa de iniciación foliar, siendo las hojas la parte funcional y estructural en la parte aérea de la planta más importante para esta dinámica, sin restar importancia, desde luego a las demás estructuras y funciones de la planta como pueden ser las raíces.

En ambos tratamientos el número de hojas, la altura, la transpiración fueron las variables indicativas de la dinámica foliar. Pero especialmente en sombra la longevidad foliar participó como un factor ecológico importante existiendo una relación negativa con el número de hojas. Con esto se expresa, que las especies que tienen pocas hojas, por lo general son especies de lento crecimiento y su longevidad foliar es mayor. La longevidad foliar va a disminuir en las especies que van presentan altas tasas relativas de crecimiento, por lo tanto el número de hojas va a ser mayor y su longevidad foliar será más corta. Este estudio se adjunta a otros que se han realizado sobre dinámica foliar ( Ackerly, 1993; Ackerly & Bazzaz 1995, Bongers & Popma, 1990), los cuales mencionan que la longevidad foliar en la dinámica de las hojas podría ser un indicador importante en la iniciación y la mortalidad del grupo de hojas para las diferentes especies que se desarrollan en diferentes intensidades de luz. En especial en este tipo de selva, donde las hojas están expuestas gradualmente a una carencia o abundancia de este recurso, las diferentes respuestas en la dinámica foliar son indicativas para tener éxito en su crecimiento y sobrevivencia.

## **6. CONCLUSIONES**

La dinámica foliar de las especies estudiadas mostró un patrón similar de producción foliar dependiendo del sitio (selva madura y sitios perturbados) a los cuales pertenecen.



Se encontró que las especies de hábitats perturbados en etapa de plántula, presentaron:

- Una mayor velocidad de producción en altas condiciones de luz, que en sombra.
- El número de hojas totales es mayor en altas condiciones de luz que en sombra.
- Una alta tasa relativa de crecimiento así como también una tasa de iniciación foliar alta.
- Mayor mortalidad foliar y por lo tanto un mayor recambio foliar.
- Una longevidad foliar corta en condiciones altas de luz y una longevidad alta en sombra.
- Las especies son más plásticas con relación a su TIF y su longitud del tallo.

Las especies de selva madura, en etapa de plántula, presentaron:

- Un modelo de producción en la fase lineal, tanto en condiciones de luz alta como en sombra.
- El número de hojas presentes en ambos tratamientos fue similar.
- Una tasa relativa de crecimiento baja también tienen una tasa de iniciación foliar baja.
- No se obtuvo mortalidad foliar
- Longevidades foliares mayores en comparación con las especies de hábitats perturbados.
- Mostraron poca plasticidad.

Las especies en ambas condiciones de intensidad de luz presentaron un buen índice de eficiencia en el uso de agua.

## 7. LITERATURA CITADA.

- Ackerly, D. 1993. **Phenotypic plasticity and the scale of environment heterogeneity: studies of tropical pioneer trees in variable light environments.** PhD thesis, Harvard University, Cambridge, Mass. EUA.
- Ackerly, D. 1999. **Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models.** *Oecologia* 119: 300-310.
- Ackerly, D y Bazzas, F.A. 1995. **Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree.** *Oecologia* 101: 289-298.
- Agyeman, V.K., Swaine, M.D. y Thompson, J. 1999. **Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index.** *Journal of Ecology* 87: 815-827.
- Alvarez, M. 1999. **Nutrición mineral y componentes de la tasa relativa de crecimiento en ocho especies arbóreas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco.** Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma México, México, D.F.
- Auguspurger, C.K. 1984. **Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival.** *Journal of Ecology* 72: 777-795.
- Barradas, V.L., de Ita-Martínez Celia. 1986. **El clima y los patrones de producción agrícola en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México.** *BIOTICA* 11 (4): 237-245.
- Barradas, V.L. 1991. **Radiation regime in a tropical dry deciduous forest in western Mexico.** *Theoretical Applied Climatology* 44: 57-64.
- Bazzaz, F.A. 1996. **Plants in changing environments.** Linking physiological, population, and community ecology Cambridge University Press. Bitish, England. 321 pp.
- Bazzaz, F. A y Harper, J. L. 1977. **Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*.** *New Phytologist* 78: 193-208
- Bentley, B.L. 1979. **Longevity of individual leaves in a tropical rain forest understory.** *Annals of Botany* 43. 119-21
- Bjorkman, O. 1981 **Responses to different quantum flux densities.** In Lange O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler H (eds) *Physiological Plant Ecology I.* (Encyclopedia of Plant Physiology vol 12a) Springer, Berlin Heidelberg, New York, Pp 57-107.

- Bloom, A., Chapin, III, S y Mooney, H.A. 1985. **Resources limitation in plants – an economic analogy.** Annual Reviews. Ecology Systematic 16: 363-92.
- Bongers, F y Popma, J.1990. **Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to gaps.** Oecologia 82: 122-127.
- Bradshaw,A.D. 1965. **Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants.** Advances in Genetics 13: 115-155
- Bullock, S.H. 1986. **Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico.** Arch. Met. Geoph. Biocl., Ser. B. 36, 297-316.
- Bullock, S.T., Mooney, H.A. y Medina, E. 1995. **Seasonally dry tropical forests.** Cambridge University Press. Cambridge, England.
- Chabot, B. y Hicks, D. 1982. **The ecology of leaf life spans.** Annual Reviews Ecology Systematic 13: 229-259.
- Chapin, F.S. III, Johnson, D.A y Mc Kendrick, J.D. 1980. **Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory.** Journal of Ecology 68: 189-209.
- Chapin, F.S. III., Groves, R.H y Evans, L.T.1989. **Physiological determinants of growth rate in response to phosphorous in wild and cultivated *Hordeum* species.** Oecologia 79: 96-105
- Chazdon, R.L y Fetcher, N., 1984. **Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica.** Journal of Ecology 72:553-564.
- Coley, P.D. 1988. **Effects of plant growth rate and lifetime on the amount and type of antiherbivore defense.** Oecologia 74:531-536.
- Corré, W. 1983. **Growth and morphogenesis of sun and shade plants. The influence of light intensity.** Acta Botánica Neerlandica 32: 49-62.
- Dale, J. E. 1986 **Plastic responses of leaves.** Society for Experimental Biology. Great Britain. Pp 287-305
- Evans, C.G. 1972. **The quantitative analysis of plant growth.** Studies in ecology. Volume 1. Blackwell Scientific publications. London. Pp 734.
- Ewers, F.W., Shmid, R. 1981. **Longevity of needle fascicles of *Pinus longaeva* (bristlecone pine) and other North American pines.** Oecologia 51. 107-115.
- Fetcher, N , Oberbauer, S.F., Rojas, G y Strain, B.R 1987 **Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un**

**bosque lluvioso tropical de Costa Rica.** Revista de Biología Tropical 35, Suppl. 1:97-110.

Freeland, R.O.1952. **Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers.** Plant Physiology 27: 685-90.

Ford, H., 1982. **Leaf demography and the plastochron index.** Biological Journal of the Linnean Society 17: 361-373.

García, E. 1981. **Modificaciones al sistema de clasificación según Köppen.** Ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Gray, J.T. y Schlesinger, W.H.1983. **Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. II. Experimental investigations of the relationships between growth, nitrogen uptake, and nitrogen availability.** Journal Ecology 71: 43-53.

Grime, J.P. y Hodgson, J.C. 1987. **Botanical contributions to contemporary ecological theory.** New Phytologist 106: 283-295.

Grime, J.C. 1974. **Vegetation classification by references to strategies.** Nature 250: 26-31.

Grime, J.C., Crick, J.C., Rincón, J.E. 1986. **The Ecological Significance of Plasticity.** En: **Symposia of the Society for experimental Biology.** Symposium XXX. Plasticity in Plants. Jennings, D.H; Trewavas, A.J. Society for Experimental Biology. Great Britain. Pp 5-29

Harper, 1989. **Canopies as populations.** En: **Plant canopies: their growth, form and function.** Russell, G., Marshall, B., Jarvis, P.G. Cambridge University Press, Cambridge. Pp 105-128.

Huante, P.1992 **Mecanismos de captura de recursos de plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco.** Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Huante, P, Rincón, E, y Allen, E.B. 1993. **Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico.** Mycorrhiza 2: 141-145.

Huante, P, Rincón, E., y Acosta, I (1995a). **Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico** Functional Ecology 9. 849-858

Huante P, Rincón, E, y Chapin III FS (1995b) **Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest in Mexico** Functional Ecology 9 760-766.

- Huante, P., y Rincón, E. 1998a. **Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates.** *Oecologia* 113: 53-66.
- Huante, P., Rincón E. y Chapin, F.S. 1998b. **Effect of Changing availability on nutrient foraging in tropical deciduous tree-seedlings.** *Oikos* 82: 449-458.
- Hunt, R. 1982 **Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis.** Arnold, London. Pp 243.
- Hunt, R. 1990. **Basic Growth Analysis.** Unwin Hyman, London.
- Janzen, D.H. 1975. **Ecology of plants in the tropics.** The Institute Biology Studies in Biology No. 58, Arnold, Londres.
- Jones, H.G. 1992. **Plants and microclimate.** Cambridge University Press. Cambridge. Pp 428.
- Kikuzawa, K. 1989. **Ecology and evolution of phenological pattern, leaf longevity and leaf habit.** *Evolutionary Trends in Plants* 3: 105-110.
- Kikuzawa, K. 1995. **Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants.** *Canadian Journal Botany* 73: 158-163.
- King, D. A. 1990. **The adaptive significance of tree height.** *American Naturalist* 135: 809-828
- Kozłowski, T.T. 1979. **Tree growth and environmental stresses.** Univ. of Washington Press, Seattle.
- Kozłowski, T.T. 1991. **Effects of environmental stresses on deciduous trees.** **En: Response of Plants to Multiple Stresses.** Mooney, H. A., Winner, W.E., Pell, E.J. Academic Press, Inc. Pp 422.
- Kuiper D; Kuiper P. J. C. 1988. **Phenotypic plasticity in a physiological perspective.** *Ecologia Plantarum.* 9 (1): 43-59.
- Lajtha, K., Whitford, W.G. 1989. **The effect of water and nitrogen amendments on photosynthesis, leaf demography, and resource-use efficiency in *Larrea tridentata*, a desert evergreen shrubs.** *Oecologia* 80: 341-348.
- Lambers, H., Chapin, F.S. III y Pons, T.L. 1998. **Plant physiological ecology.** Springer-Verlag, New York.
- Langenheim, J.H., Osmond, C.D., Brooks, A y Ferrar, P.J. 1984. **Photosynthetic responses to light in seedling of selected Amazonian and Australian rain forest tree species.** *Oecologia* 63 215-224.

- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R y Hartshorn, G.S. 1985. **Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica.** Journal of Tropical Ecology 1: 97-109
- Lott, E.J. 1993. **Annoted checklist of the vascular flora of Chamela bay region, Jalisco, México.** Occ. Pap. Calif. Academic Science 148: 1-60.
- Meave del Castillo, J.A. 1987. **Longevidad de las hojas de tres especies de árboles perennifolios de Selva Tropical Húmeda.** Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Miller, P., Stoner, W. 1979 **Canopy structure and environmental interactions.** En: Tropics in plant population biology. Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B., Raven, P.H. Columbia University Press, New York. Pp 428-460
- Monk, C.D. 1966. **An ecological significance of evergreenness.** Ecology. 47: 504-5.
- Mooney, H.A., Hays, R.I. 1973. **Carbohydrate storage cycles in two Californian Mediterranean-climate trees.** Flora 162: 295-304.
- Mooney, H.A., Gulman, S.L. 1982. **Constraints on leaf structure and functions in reference to herbivory.** BioScience 32: 198-206.
- Mooney, H.A., Bullock, S. H. y Medina, E. 1995. **Seasonally dry Tropical Forest.** Cambridge University Press. Pp 450
- Murphy, P.G., Lugo, A. E. 1986. **Ecology of tropical dry forest.** Annual Review of Ecology and Systematics 17: 67-88.
- Nilsen, E.T. 1986. **Quantitative phenology and survivorship of *Rhododendron maximum* in contrasting irradiance environments of the southern Appalachian Mountains.** American Journal of Botany 73: 822-831.
- Nilsen, E.T., Sharifi, M.R y Rundel, P.W. 1987. **Leaf dynamics in an evergreen and a deciduous species with even-aged leaf cohorts, from different environments.** American Midland Naturalist 118: 46-55.
- O'Brien, S.T., Hubbel, S.P., Spiro, P., Condit, R y Foster, B. 1995. **Diameter crown height and age relationships in eight Neotropical tree species** Ecology 76:1926-1935.
- Osunkoya, O.O., Ash, J. Hopkins, M S y Graham, A.W. 1994 **Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade tolerance of rain forest tree species in Northern Queensland.** Journal Ecology 82 149-163.

- Pennington, T.D., Sarukhán, J. 1998. **Árboles Tropicales de México**. Manual para la identificación de las principales especies. UNAM. Fondo de cultura Económica. México. Pp 572.
- Popma, J. Bongers, F y Werger, M.J.A. 1992. **Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico**. *Oikos* 63: 207-214.
- Pons, T.L., Jordi, W. 1998. **Induction of senescence and shade acclimation in leaf canopies-variation with leaf longevity**. En: *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys publish. Leiden. Pp 591.
- Poorter, L. 1998. **Seedling growth of Bolivian rain forest tree species in relation to light and water availability**. Ph. D. Thesis. Universiteit Utrecht. Pp 195.
- Reader, R.J. 1978. **Contribution of over wintering leaves to the growth of three broad-leaved, evergreen shrubs belonging to the Ericaceae family**. *Canadian Journal of Botany* 56: 1248-1261.
- Reich, P.B., Borchert, R. 1984. **Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica**. *Journal of Ecology* 72: 61-74.
- Reich, P.B., 1987. **Quantifying plant response to ozone: a unifying theory**. *Tree Physiology* 3: 63-91.
- Reich P.B., and Walters, M.B. 1992. **Leaf Life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems**. *Ecological Monographs* 62(3): 365-392.
- Reich, P.B. 1995. **Phenology of tropical forest: patterns, causes, and consequences**. *Canadian Journal Botany* 73: 164-174.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B, and Ellsworth, D.S. 1991. **Leaf lifespan as a determinant of structure and function among 23 Amazonian tree species**. *Oecologia* 86: 16-24.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B, y Ellsworth, D.S. 1991. **Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees**. *Plant, Cell and Environment* 14: 251-259.
- Rincón, E, y Huante, P. 1993. **Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions**. *Trees* 7: 202-207.

Rincón, E., y Huante, P. 1994. **Influence of mineral nutrient availability on growth of tree seedlings from the tropical deciduous forest.** *Trees* 9: 93-97.

Rzedowski, 1978. **Vegetación de México.** Limusa, México. Pp 432.

Scheiner, S.M. 1993. **Plasticity as a selectable trait: reply to Via.** *American Naturalist* 142: 372-374.

Schilischting, C. 1986. **The evolution of phenotypic plasticity in plants.** *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.

Schoettle, A.W. 1990. **The interaction between leaf longevity and shoot growth and foliar biomass per shoot in *Pinus contorta* at two elevations.** *Tree Physiology* 7: 209-214.

Shaver, G.R. 1983. **Mineral nutrition and leaf longevity in an evergreen shrub, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*.** *Oecologia* 49:362-365.

Small, E. 1972. **Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants.** *Canadian Journal of Botany* 50: 2227-2233.

Smith, H, 1981. **Adaptation to Shade.** In: Johnson, C.B. **Physiological processes limiting plant productivity.** Butterworths, London. Pp 159-173.

Sobrado, M. A. 1991. **Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species.** *Functional Ecology* 5: 608-616.

Sobrado, M.A. 1995. **Seasonal differences in nitrogen storage in deciduous and evergreen species of a tropical dry forest.** *Biologia Plantarum* 37 (2): 291-295.

Sultan, S. 1987. **Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants.** *Evolutionary Biology* 21: 127-178.

Sultan, S. 1990. **Evolutionary implications of phenotypic plasticity: genetic diversity for norms of reactions to resource gradients in *Polygonum persicaria* L.** Ph.D. thesis Harvard University.

Swaine, M. D. Withmore T.C. 1988. **On the definition of ecological species groups in tropical forest.** *Vegetatio* 75: 81-86.

Teramura, A.H. 1983. **Experimental ecological genetics in *Plantago* IX. Differences in growth and vegetative reproduction in *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae) from adjacent habitats.** *American Journal of Botany* 70: 53-58.



Turner, J., Olsen, P.R. 1976. **Nitrogen relations in a douglas-fir plantation.** Annals of Botany 40: 1185-1193.

Williams, K., Field, C.B y Mooney, H.A. 1989. **Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environments in rain-forest plants of the genus *Piper*.** American Naturalist 133: 198-211.

Zar, J.H. 1996. **Biostatistical analysis.** Prentice Hall, New Jersey. Pp 662.

*Debo dejar de.....*

*fumarte, de beberte, de pensarte . . .*

*Me receto tiempo, abstinencia, soledad..... . . .*

*Jaime Sabines*

*A n Chamela*