

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

VARIACIONES INTRA E INTERESPECÍFICAS
EN LA DINÁMICA FOLIAR EN ESPECIES
LEÑOSAS DE UNA SELVA BAJA
CADUCIFOLIA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA

MERLE SELEN GÓMEZ GONZÁLEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. PILAR HUANTE PÉREZ

MÉXICO, D.F.



OCTUBRE, 2004

COORDINACIÓN



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.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo profesional.

NOMBRE: Merle Selene
Gómez González

FECHA: 7 de Julio 2004

FIRMA: Merle Selene Gómez

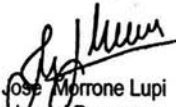
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de junio del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Merle Selene Gómez González**, con número de cuenta 94503197 con la tesis titulada: "Variaciones intra e interespecíficas en la dinámica foliar en las especies leñosas de una selva baja caducifolia", bajo la dirección del(a) **Dra. María del Pilar Huante Pérez**

Presidente:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Vocal:	Dr. Mauricio Quesada Avendaño
Secretario:	Dra. María del Pilar Huante Pérez
Suplente:	Dr. Víctor Luis Barradas Miranda
Suplente:	Dra. Alicia Enriqueta Brechu Franco

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 20 de septiembre del 2004


Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Antes que nada quiero agradecer a mi *Comité Tutorial* que apoyaron y enriquecieron este trabajo:

Al mi directora de tesis, *Dra. Ma. del Pilar Huante*, por su apoyo 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.

Al *Dr. Víctor L. Barradas* por contribuir y compartir su experiencia y conocimiento, así como, de los consejos necesarios para la elaboración y revisión de la tesis. De una manera especial le agradezco todo su apoyo incondicional para cumplir la aspiración de enfrentarme a otras grandes experiencias de un biólogo, gracias por confiar en mí y la preocupación por mi futuro.

Al *Dr. Mauricio Quesada* por formar parte de mi *Comité Tutorial*, así mismo, por los acertados puntos de vista, consejos y confianza en el transcurso de mi maestría, así también, por todo su apoyo en otras etapas de mi formación profesional.

Al *Dr. Miguel Martínez Ramos* por aceptar formar parte del jurado y por sus acertados puntos de vista que contribuyeron para mejorar este trabajo.

Al *Dra. Alicia Brechú* por ser miembro del jurado, por la revisión de la tesis y su gran entusiasmo e interés en el tema de la misma.

Esta tesis se realizó gracias a las becas de **CONACyT** (167207) y del Instituto de Ecología, así como también, el apoyo de los proyectos **DGAPA** IN232802-3 y **NSF DEB** 9981607.

Agradezco a todos mis compañeros y amigos del laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento que directa o indirectamente me alentaron: Germán González (aún recuerdo los piquetes de los mosquitos ¡¡¡eh!!!), Bernardo Sachmann, Tere Flores y Casandra Reyes.

En forma especial, agradezco al Dr. Emmanuel Rincón por permitir que participara en una más de sus ideas sobre el conocimiento de la Selva Baja Caducifolia.

A mis amigos y compañeros de lucha tanto en el campo como en el laboratorio: Diana Soriano agradezco tu entusiasmo y optimismo en los momentos más difíciles.... ¡¡¡ahhhh!!! y también por apoyarme en algunas travesuras para nuestros compañeros en Chamela. Inti Burgos por ser un gran ser humano y descifrar mis jeroglíficos y sobre todo por tu¿Paciencia en Chamela?. Mi muy profundo agradecimiento a Gustavo Verduzco por las horas dedicadas en éste trabajo, así como las palabras de aliento para seguir..."*arriba y adelante*"...

Agradezco especialmente a todas las personas maravillosas del laboratorio de Alelopatía por abrirme sus puertas, que me enseñaron y me alentaron a seguir en este camino, gracias Dra. Rocío Cruz, Tere Romero, Carmelita, Blanca, Huitzimengari y Miguel.

A mis extraordinarios amigos, por estar conmigo y apoyarme con alegría en todo; esta tesis también es parte de ustedes: Maribel, Mariana, Paty (aunque estemos lejos también me acuerdo de ti amiga), Ana María, Flor, Esmeralda, Héctor, Gustavo, José Carlos (alias Boli), Miki, Gume, Mike (gracias por ser mi amigo en el momento preciso, por todos tus consejos y palabras de aliento...), Fernando (agradezco tu espontaneidad, bromas y sonrisas que hicieron más amena y feliz la estancia en Chamelita), Dr. Alfonso Valiente (Vali), Chinto y Damián.

Así mismo, agradezco especialmente a la Dra. Kathy Renton, por todo su apoyo incondicional con sus palabras de aliento para superar los momentos difíciles durante el trabajo experimental. ¡¡¡Gracias Kathy!!!. Al Dr. Jorge Vega por sus consejos y escucharme en los momentos de ¡¡¡desesperación!!!, así también, a mis compañeros de la Estación de Biología de Chamela y de

Cuixmala: Gilberto, Talía, Rodrigo, Alex, Noé Montaña, Carlos Anaya y Ana Noguez (aún con sus visitas cortas me divertí mucho con ustedes).

Agradezco a todas las personas de la Estación de Biología de Chamela por todo el respaldo que me brindaron; así mismo, cuando más los necesitaba, muchas gracias a cada uno de ustedes.

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

A la Sociedad Botánica de México por alentarme a seguir por el camino de la investigación. Gracias por el reconocimiento otorgado.

A la Organización de Estudios Tropicales que coadyuvó a enriquecer este trabajo a través de las experiencias y enseñanzas en el trabajo de campo en la Amazonía Peruana.

A mi gran Alma Mater **Universidad Nacional Autónoma de México** que me permite seguir en mi formación profesional y personal. 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.

*Esta tesis la dedico especialmente a mis padres
María Antonieta e Isaac por todo el cariño,
comprensión, paciencia y apoyo incondicional que
me han dado a través de esta maravillosa y gran
aventura que es la vida. Gracias por todo su amor.*

*A mis hermanitas **Sara y Edna**
y a los pequeñines de la casa*



CONTENIDO

RESUMEN
ABSTRACT

CAPÍTULO

PÁGINA

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1	Introducción.....	1
1.2	Marco teórico	
1.2.1	Influencia de la Heterogeneidad Lumínica en Selvas.....	3
1.2.2	Dinámica Foliar.....	6
1.2.3	Plantas de Sol y Sombra: Respuesta Fisiológica.....	10
1.2.3.1	Curvas de Respuesta a la Luz.....	10
1.2.3.2	Fluorescencia de Clorofila.....	13
1.2.3.3	Hojas de Sol y Sombra.....	16
1.2.3.4	Fotoinhibición.....	19
1.2.4	Relación Costo-Beneficio y Plasticidad.....	20
1.3	Justificación.....	24
1.4	Hipótesis.....	25
1.5	Objetivos.....	25

2. MÉTODOS

2.1	Descripción del Sitio de Estudio.....	27
2.2	Especies de Estudio.....	30
2.3	Metodología General.....	32
2.4	Caracterización de las Condiciones del Invernadero de Campo..	33

3. LEAF DYNAMICS UNDER TWO CONTRASTING LIGHT ENVIRONMENTS IN FOUR WOODY SPECIES FROM A TROPICAL DECIDUOUS FOREST IN MEXICO

3.1	Abstract.....	36
3.2	Introduction.....	37

CONTENIDO *(continuación)*

<u>CAPÍTULO</u>	<u>PÁGINA</u>
3.3 Materials and Methods.....	39
3.4 Results.....	42
3.5 Discussion.....	53
3.6 Acknowledgment.....	55
3.7 Literature Cited.....	56
4. INFLUENCE OF LIGHT AND LEAF AGE IN THE PHOTOSYNTHETIC RESPONSES OF FOUR WOODY SPECIES FROM A TROPICAL DECIDUOUS FOREST IN MEXICO	
4.1 Abstract.....	61
4.2 Introduction.....	63
4.3 Materials and Methods.....	65
4.4 Results.....	69
4.5 Discussion.....	79
4.6 Acknowledgment.....	82
4.7 Literature Cited.....	83
5. DISCUSIÓN GENERAL	
5.1 Discusión.....	89
6. CONCLUSIONES	
6.1 Conclusiones.....	98
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	100

RESUMEN

La Selva Baja Caducifolia (SBC) en especial la de Chamela, Jalisco, se caracteriza por presentar un marcado régimen estacional en la precipitación; debido a esto, la mayoría de las especies vegetales se enfrentan, durante el transcurso del año, a cambios drásticos de los recursos como son el agua, nutrimentos y luz. Este último recurso presenta grandes variaciones tanto horizontales como verticales en los estratos del dosel, así como, en su cantidad y calidad. Debido a estas variaciones lumínicas, las especies vegetales durante su periodo de crecimiento, experimentan cambios fisiológicos en su dosel, cuyas respuestas se ven reflejadas en la producción, longevidad, mortalidad y recambio foliar, esto es, en su dinámica foliar. El objetivo de este trabajo fue el de evaluar la dinámica foliar y la influencia de la densidad de flujo fotónico (PFD, por sus siglas en inglés) en las respuestas fisiológicas de hojas de diferentes edades en ambientes contrastantes de intensidad lumínica (alta, +L; baja -L) en cuatro especies de la SBC: *Cordia elaeagnoides*, *Cochlospermum vitifolium*, *Hintonia latiflora* y *Swietenia humilis*. Se llevaron a cabo por medio de mediciones de asimilación máxima de CO₂ (A_{max}), respiración nocturna (R_d), conductividad estomática (g_s), eficiencia en el uso de agua (WUE, por sus siglas en inglés), densidad de flujo fotónico en un día (DQI, por sus siglas en inglés) y fluorescencia de clorofila en hojas de tres edades (jóvenes, máxima expansión y senescentes). La dinámica foliar se analizó considerando la tasa de producción, mortalidad, longevidad y recambio de las hojas durante todo un periodo de crecimiento (120 días). El experimento se realizó en un invernadero de campo dividido en dos secciones, la primera con una PFD en promedio de $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y la segunda con $150 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Los resultados muestran que la dinámica foliar respondió notablemente al grado de intensidad lumínica. En ambos tratamientos, tres de cuatro especies estudiadas mostraron una tendencia exponencial ó sigmoidal en la producción y mortalidad foliar, respectivamente. En general, en ambos tratamientos, A_{max} y g_s declinó con la edad foliar. En ambos tratamientos lumínicos, las hojas jóvenes, presentaron una mayor R_d a comparación de las hojas de otras

edades. En alta intensidad lumínica, las especies pioneras, a través del periodo de crecimiento, reclutaron mayor número de hojas, presentando en sus hojas de máxima expansión una alta A_{max} , g_s y R_d ; mientras que *S. humilis* después de 60 días, presentó la misma tasa de producción y mortalidad con una baja A_{max} , g_s y R_d a comparación de las otras especies. En baja intensidad lumínica, *C. elaeagnoides* y *C. vitifolium*, después de la mitad del periodo de crecimiento, presentaron una mayor tasa de abscisión que producción foliar, con una baja A_{max} , g_s y alta R_d . En alta intensidad lumínica, la eficiencia en el uso de agua (WUE) disminuyó con la edad foliar, mientras que en baja intensidad lumínica no cambio entre las diferentes edades de las hojas, excepto para *S. humilis*. En general en alta intensidad lumínica, las especies de lento crecimiento obtuvieron una mayor longevidad foliar que las de rápido crecimiento. Las hojas con longevidades foliares cortas mostraron una alta A_{max} con bajas R_d y una alta WUE. Una respuesta opuesta fue mostrada por las especies de lento crecimiento. Todas las especies mostraron una tendencia negativa entre la longevidad foliar y la PFD ($p < 0.05$). El DQI varió entre las edades foliares, siendo las hojas de máxima expansión con el DQI más alto. En alta intensidad lumínica, *C. vitifolium* presentó una alta sensibilidad a la fotoinhibición en las tres edades de las hojas, *C. elaeagnoides* y *S. humilis* solamente en las hojas senescentes presentaron una sensibilidad a la fotoinhibición; mientras que en baja intensidad lumínica, solamente se presentó en las hojas senescentes de *C. elaeagnoides* y *S. humilis*. En general, las especies de rápido crecimiento presentaron una mayor susceptibilidad a la fotoinhibición en ambos ambientes lumínicos a comparación de las especies de lento crecimiento. La heterogeneidad de estas respuestas se debió principalmente a la combinación de los diferentes microambientes de las hojas, la edad foliar y la distribución lumínica a lo largo del tallo, así como, de la potencialidad de crecimiento de la especie para establecerse y crecer en un sitio determinado.

ABSTRACT

Tropical Deciduous Forest (TDF) at Chamela Jalisco, Mexico is characterized by present a notable stationary regime of precipitation; due this, the plant species confront during the year drastic changes of resources as water, nutrients and light. This last resource presents horizontal as much as verticals variations in the canopy stratum, as well as in its quality and quantity. Due these variations, the vegetal species physiological changes in its canopy during their period of growth, whose responses are reflected in its leaf production, leaf longevity, leaf mortality as well as in its leaf turnover, its leaf dynamic. The main purpose of this research was to evaluate the leaf dynamic and its influence in the Photon Flux Density (PFD) in the physiological response on leaves of different ages in environment opposite intensities of light (high, H; low, L) in four species of the (TDF): *Cordia elaeagnoides*, *Cochlospermum vitifolium*, *Hintonia latiflora* and *Swietenia humilis*. The study was done by measuring the maximum assimilation CO₂ (A_{max}), dark respiration (R_d), stomatic conductivity (g_s), water use efficiency (WUE), Daily quantum input (DQI) and chlorophyll fluorescence into leaves of three different ages (young, maximum expansion and senescent leaves).

The leaf dynamic was analyzed considering the initiation, mortality, longevity and leaf turnover rates during all growth period (120 days, approximately). The experiment was done in the field greenhouse divided in two sections, first with a PFD in average of $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and the second with $150 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. The outcome shows that leaf dynamic responded in a noteworthy way in answer to the light intensity degree. In both treatments, three of four of the studied species showed an exponential or sigmoid tendency in leaf production and mortality. In general, in both light treatments, A_{max} and g_s declined with the leaf age, additionally the young leaves showed a higher R_d compared with the others ages. In H light, the pioneer generated the most number of leaves during its growth period showing in its leaves of maximum expansion high rates of A_{max} , g_s and R_d , meanwhile, *S. humilis* after 60 days showed the same leaf production and mortality rate with a low A_{max} , g_s and R_d compared with the other studied species. In L light intensity, *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium*, after the half of the growth period showed a higher abscission than leaf production rate with a low A_{max} , g_s and high R_d . In H light intensity, the WUE decreased with the leaf age, meanwhile, in L light intensity did not change among the different leaf ages, with except for *S. humilis*. In general in H the slow-growing species gained higher leaf longevity than those fast-growing species. The leaves with short longevity showed a high A_{max} , with a low R_d and high WUE. All species showed a negative trend between leaf longevity and PDF ($p < 0.05$). The DQI varied among leaf ages, being the maximum expansion leaves with the highest DQI. In H, *C. vitifolium* showed a high sensibility to the photoinhibition in three different leaf ages, *C. elaeagnoides* and *S. humilis* only in the senescent leaves showed sensibility to photoinhibition; meanwhile, in L this behavior was presented only in the senescent leaves of *C. elaeagnoides* and *S. humilis*. In general, the fast-growing species showed a higher susceptibility to photoinhibition in both light environments than the slow-growing species. The heterogeneity among those responses were due mainly to the combination of different microenvironments of the leaves, leaf age and light distribution among the stem, likewise, the capacity of the species to be established and grown in a specific site.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Introducción

Los estudios fisiológicos y ecológicos de las selvas se han enfocado principalmente en conocer la dinámica sucesional de las especies vegetales (Chazdon 1982, Martínez-Ramos 1984). Actualmente, debido al acelerado proceso de deforestación de las selvas, ha surgido un enorme interés en conocer como responden funcionalmente las especies arbóreas al proceso natural de la sucesión en el contexto del ecosistema (Allen 1988, Chazdon 1993). Este esfuerzo ha sido primordialmente enfocado al caso de las selvas húmedas (bosque tropical perennifolio, *sensu* Rzedowski, 1978) y en menor grado a las selvas caducifolias, a pesar de que presentan la mayor superficie en cobertura vegetal. En México, la superficie que cubre las selvas altas y medianas solamente es del 21.91 % mientras que la selva baja abarca el 41.41 %, la vegetación fragmentada¹ únicamente el 25.66 % de una superficie total de 26, 400,061 ha de 141, 745,169 hectáreas (72.05 %) de la extensión superficial del país (1992-1994; INFP, Inventario Nacional Forestal Periódico, 1992-1994). La cobertura de Selva Baja Caducifolia en 1981 era del 12.36 % del país del cual sólo el 8.92 % no presentaba perturbaciones graves. Para 1990 la cobertura sin alterar se redujo a un 6.98 %, y en 1992 la tasa de deforestación anual estimada fue de 163,000 ha (Flores y Gerez 1994). La Selva Baja Caducifolia (**SBC**) de Chamela, Jalisco, México se caracteriza principalmente por la gran diversidad de especies vegetales. Lott (1985, 1993) reporta que la riqueza florística de la Estación de Biología en Chamela es relativamente alta con 758 especies en unos 1600 ha (83-92 especies por 1000 m²). Diversos estudios se han realizado en esta selva. En la parte de ecofisiología vegetal una de las principales interrogantes es entender como las plantas adquieren y utilizan los recursos como el agua, los nutrimentos y la luz en

¹ Zonas forestales sometidas a cambios del uso de suelo, que presentan del 10% al 40% de su extensión distribuida en forma irregular, combinada con un mosaico de cultivos agrícolas o pastizales.

su crecimiento (Huante et al. 1993; Huante et al 1995a, b; Huante et al. 1998; Huante y Rincón 1998), siendo las especies arbóreas las que mayor atención han recibido (Huante et al. 1995, Huante y Rincón 1998). En la **SBC** debido al corto periodo de precipitación, las especies presentan diferentes grados de respuestas morfológicas y fisiológicas –plasticidad fenotípica- a condiciones limitantes de nutrimentos e intensidad lumínica, recursos que influyen en la acumulación de biomasa. En la **SBC** de Chamela debido al corto periodo de precipitación, la luz, es uno de los recursos probablemente más dinámico que varía temporalmente tanto horizontal como verticalmente y por lo tanto, también en su calidad y cantidad (Barradas 1991). A consecuencia de estas variaciones, las plantas experimentan ajustes (graduales o muy drásticos), que influyen en la dinámica de su crecimiento. Estos cambios se pueden llegar a dar a partir de la germinación, en las primeras etapas de establecimiento y crecimiento; y desde una simple hoja hasta el dosel. Por ejemplo, una hoja individual puede presentar cambios fisiológicos, morfológicos y anatómicos que repercutirá en la respuesta integral de toda la planta. En los árboles adultos, mientras desarrolla una nueva fronda, las hojas experimentan en su corto periodo de vida intensidades lumínicas variables que probablemente influyan en el aporte de carbono a la planta.

El presente trabajo es una contribución al estudio de la influencia de la luz sobre el crecimiento de especies arbóreas de la **SBC** que presentan diferentes estrategias ecológicas como las demandantes de luz (pioneras o de rápido crecimiento) y tolerantes a la sombra (no pioneras o de lento crecimiento). Trataremos de conjuntar las respuestas fisiológicas en tres etapas de desarrollo de las hojas y su relación con la dinámica foliar de la especie, componentes importantes en el desarrollo y crecimiento de la planta.

Este estudio es parte del proyecto "Determinantes del crecimiento en plantas de la Selva Baja Caducifolia: Integración de morfología, fisiología, arquitectura e influencia del ambiente" el cual se lleva acabo en el Laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento a cargo de la Dra. Ma. del Pilar Huante.

1.2 Marco teórico

1.2.1 Influencia de la Heterogeneidad Lumínica en Selvas.

La luz es un recurso muy dinámico en los ecosistemas de las selvas, tanto en el sotobosque como en las partes superiores del dosel forestal. Esto es debido a numerosos factores desde los astronómicos, como la rotación de la tierra, hasta los locales como el viento que provoca los movimientos de las hojas (Pearcy 1990). Las selvas se caracterizan por su compleja estructura vertical que crea heterogeneidad en diversos factores ambientales tales como los niveles de luz, concentraciones de bióxido de carbono y humedad. Entre estos factores, la luz es primordial para el crecimiento de las plantas (Chazdon 1988; Clark y Clark 1992; Oberbauer y Chazdon 1994).

La luz se considera un recurso complejo por su variación espacio-temporal tanto en cantidad como en calidad (Chazdon y Fetcher 1984). Estudios realizados en las selvas húmedas en La Selva, Costa Rica, muestran que a medida que la luz penetra en el follaje la intensidad disminuye hasta reducirse a niveles cercanos al uno por ciento de la que incide en el exterior, especialmente en la banda de luz fotosintéticamente activa (400-700 nm; Björkman *et al.* 1972; Mooney *et al.* 1984). En los días soleados sin nubes la densidad de flujo fotónico (PFD siglas en inglés, photon flux density) en la superficie del dosel llega a alcanzar hasta $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, mientras que en días nublados se reduce a $10\text{-}20 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Chazdon y Fetcher 1984). Los días que son la mitad soleados y posteriormente nublados las plantas en la superficie del dosel reciben un PFD de $20\text{-}30 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, mientras que en el sotobosque, la radiación promedio es de $0.00001 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

Para la Selva Baja Caducifolia (**SBC**) se presenta la misma tendencia lumínica, pero solo durante la estación lluviosa del año, cuando el follaje de la vegetación se ha desarrollado. Sin embargo, la variación de la luz entre el dosel y el sotobosque es menor en comparación a las selvas húmedas, debido a que la altura de los árboles es menor y la estructura de la vegetación es menos compleja. La característica principal de las **SBC** es la presencia de un régimen de lluvias

estacional muy marcado. En la **SBC** de Chamela, Jalisco, el periodo seco dura entre seis y ocho meses, extendiéndose desde finales de noviembre hasta mediados de junio; el periodo lluvioso abarca de finales de junio hasta principios de noviembre (Bullock 1986, de Ita-Martínez y Barradas, 1986). Barradas (1991) reportó que en Chamela, los valores de PFD en la época de seca, en la parte alta del dosel, es de $58 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$, mientras que a 20 cm de altura la radiación llegó a ser de $30 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$. En época de lluvias, la radiación en la parte alta del dosel y a 20 cm de altura fue de $35 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ y $3 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ respectivamente. Esta heterogeneidad lumínica tanto espacial como temporal se debe a la producción, la distribución, el tamaño y la orientación de las hojas. Esta disponibilidad de luz dentro del dosel llega a controlar el crecimiento, el desarrollo, el balance de energía, el uso del agua y la fotosíntesis de las hojas (Norman y Campbell 1989).

Otro factor importante que genera esta heterogeneidad lumínica, tanto en el espacio como en el tiempo es la apertura de claros en el dosel formados por la caída de ramas y árboles; la dinámica de claros ha sido principalmente estudiada en las selvas húmedas, debido a su importancia en la regeneración natural de las especies (Bazzaz y Pickett 1980; Denslow 1980; Hartshorn 1980; Withmore 1982, 1984; Pickett 1983; Bazzaz 1984; Brokaw 1985; Martínez- Ramos 1985). La frecuencia de ocurrencia de claros de diferentes tamaños afecta el régimen lumínico a través de la selva.

En la **SBC** de Chamela la formación de claros es muy escasa o rara en comparación con las selvas húmedas (Huante 1992); esto es probablemente por la fisonomía que presentan estas selvas, ya que la estructura de vegetación se caracteriza por una alta densidad de árboles delgados y de talla pequeña con una abundancia de enredaderas y lianas (Gentry 1995), las cuales pueden llegar a formar copas muy extensas. La presencia de una gran cobertura de lianas causa una notable mortalidad de ramas que permanecen secas por un tiempo prolongado en el dosel; la mayoría de los árboles muertos se quedan de pie por un largo tiempo (Maass *et al.* 2002). En consecuencia, la formación de claros grandes es un evento infrecuente de manera que son raros los sitios libres para el establecimiento de nuevos individuos. Otra característica fisonómica de la **SBC** de

Chamela es la presencia de cactáceas columnares y arborescentes que llegan a presentar tallas muy grandes que a causa de un factor ambiental como fuertes vientos, pueden ser derribados y formar un claro, pero este podría ser un caso raro o escaso (Huante y Rincón 1998).

A través de numerosos estudios, se ha clasificado en forma general a las especies de las selvas húmedas y caducifolias en dos grandes grupos: las pioneras y las no pioneras, usando como criterio su demografía, los requerimientos de sus semillas para germinar y la velocidad de establecimiento de sus plántulas (Martínez-Ramos 1985, Swaine *et al.* 1988 Agyeman *et al.* 1999). Las especies de sucesión temprana o pioneras tienen semillas pequeñas con una alta capacidad para dispersarse a grandes distancias y una alta capacidad para establecerse en claros (Bazzaz y Wyane 1994) o en sitios perturbados dentro de la selva (Huante *et al.* 1995). En ambientes con elevada intensidad lumínica tienen una alta tasa de crecimiento, obtención de nutrimentos, tasa fotosintética y producción de biomasa, sin embargo, el área foliar y el grosor de las hojas son pequeñas; los tallos y los pecíolos son largos y casi sin ramificación (Björkman, 1981; Smith 1981; Corré 1983). La duración de vida de estas especies es corta tiene una alta producción foliar y presentan una alta tasa de recambio foliar, sin embargo, estas especies no pueden sobrevivir por mucho tiempo en el sotobosque.

Las especies pioneras responden inmediatamente a factores ambientales característicos de los claros en el dosel, teniendo estas una ventaja sobre las especies no pioneras. Estas últimas especies pueden germinar y crecer en bajas intensidades de radiación –sotobosque–, presentan un crecimiento lento, una producción foliar y un recambio foliar y tasa fotosintética baja (Huante 1992, Swaine y Whitmore 1988, Gómez 2001), el punto de saturación lumínica y la obtención de nutrimentos también son bajos; por lo tanto, estas especies llegan a presentar una baja producción de biomasa con una área foliar alta por unidad de peso foliar, es decir, las plantas invierten 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 una alta

intensidad lumínica (Teramura 1983; Packhman *et al.* 1982; Leverenz *et al.* 1980; Poorter 1998). Las características ecológicas de estas especies es que presentan una vida larga y son consideradas como un grupo de especies de sucesión tardía, aunque hay muchas excepciones en muchas selvas ricas en especies (Martínez-Ramos 1985; Foster *et al.* 1986). Se considera que las especies no pioneras representan el otro 80% de especies de árboles tropicales (Martínez-Ramos 1985).

En comparación con el dosel en el sotobosque presenta principalmente luz difusa siendo la intensidad lumínica muy baja, por ejemplo, en Los Tuxtlas, Veracruz, los efectos a una baja intensidad lumínica sobre la vegetación del sotobosque son muy notorios, el 50 % de la superficie del suelo esta desprovisto de vegetación de menos de un metro de altura. La cubierta vegetal principalmente son herbáceas (75%) que parecen tolerar la sombra (Martínez-Ramos 1985), por lo tanto, para las plantas arbóreas que se encuentran en el sotobosque la principal captura de luz se debe a la presencia de rayitos de sol (sunflecks en inglés) que penetran el dosel y temporalmente llegan a variar desde unos segundos hasta varios minutos (Chazdon 1988; Pearcy 1990; Barradas *et al.* 1998). En el sotobosque de las selvas húmedas la densidad total del flujo de fotones es muy baja, y los rayitos de sol son muy cortos e impredecibles, pero pueden contribuir del 50 al 80% de la densidad de flujo fotónico disponible para las plantas del sotobosque (Björkman y Ludlow 1972; Pearcy 1983; Chazdon y Fetcher 1984; Chazdon 1988). Debido a esta condición lumínica ambiental en el sotobosque una gran fracción de obtención de carbono total diario puede ser atribuible a los rayitos de sol (Björkman *et al.* 1972; Chazdon 1986).

1.2.2 Dinámica Foliar

Los cambios en abundancia de las hojas de las copas de los árboles que se observan en las selvas se deben principalmente a la intensidad lumínica. Estos cambios son principalmente por la dinámica de recambio de las hojas a través del tiempo. La dinámica foliar se ha visto como la respuesta general de un grupo de

hojas que van experimentando cambios en su microambiente. Estos cambios principalmente se deben a la intensidad lumínica a la cual están expuestas el grupo entero de hojas presentes en determinado tiempo de crecimiento de la planta. Bazzaz y Harper (1977) y Harper (1989) estudiaron a la dinámica foliar a partir de la demografía foliar, tratando a la planta como una población de hojas individuales. Esta dinámica de poblaciones foliares es clave en la formación de la estructura de un dosel, donde los procesos de iniciación y mortalidad determinan dicha estructura (Williams *et al.* 1989, Chiarello *et al.* 1989). Tanto el proceso de nacimiento como el de muerte foliar en un grupo de hojas determinan el número de hojas presentes en cada momento, así como la longevidad de cada hoja (Williams *et al.* 1989, Ackerly 1993). El conocer el número de hojas presentes y la dinámica foliar proporciona información de la respuesta fisiológica de una hoja así como del grupo entero de hojas que integra un individuo (Reich *et al.* 1982, Givinish 1986, Williams *et al.* 1989)

Para analizar la dinámica foliar, Williams (1989) y Ackerly (1993) se basaron en un modelo (Fig. 1), construido para plántulas pioneras de rápido crecimiento, que presentan un continuo nacimiento y muerte de las hojas a través del año. En ambas publicaciones analizaron a la dinámica foliar a través del estudio de un grupo de hojas y a este grupo la consideraron como un todo. La variable importante e indicativa de la dinámica foliar fue la longevidad foliar ya que integra la producción y la muerte foliar.

La longevidad foliar se conoce como la duración de vida de una hoja, la cual se relaciona con rasgos fisiológicos como la fotosíntesis y el contenido de nutrientes (Chabot y Hicks 1982). Se ha sugerido que la longevidad foliar representa una adaptación funcional de las plantas a su ambiente o a cambios en el ambiente en el que crece una planta los cuales inducen modificaciones en 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. La longevidad foliar se puede estudiar desde varios enfoques 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

La longevidad foliar es altamente correlacionada con la estructura de las hojas y sus características funcionales; a partir de esta idea, se considera que la longevidad foliar es parte de un mecanismo que aumenta la eficiencia en el uso de nutrimentos y la asimilación de carbono. Se ha considerado que la longevidad foliar puede llegar a dar una idea de los modelos geográficos, ecológicos y edáficos en relación a la distribución de las especies caducifolias, así como también de las perennes, tomando en cuenta que la duración de vida, la conductividad estomática, la tasa fotosintética y el contenido de nitrógeno por área foliar por unidad de biomasa seca varía entre estas especies (Chapin 1980; Chabot y Hicks 1982). A gran escala, la longevidad foliar es una variable importante a nivel de productividad, circulación de nutrimentos y descomposición de materia orgánica entre selvas perennes y caducifolias, en donde las características fisiológicas están siempre relacionadas con la forma de la hoja (Reich y Walters 1992). Estudios realizados entre especies, han reportado que en ambientes con altas intensidades lumínicas y de nutrimentos, la longevidad foliar generalmente es baja, mientras que en ambientes con bajas concentraciones de nutrimentos y de luz la longevidad foliar por lo regular es mayor (Bazzaz y Harper 1977; Miller y Stoner 1979; Shaver 1981; Nielsen 1986; Williams *et al.* 1989, Bongers y Popma 1990; Lowman 1992). La edad foliar en un individuo tiende a reducirse por los cambios en la disponibilidad lumínica –autosombreo– (Bazzaz y Harper 1977). La capacidad fotosintética y la concentración de nitrógeno foliar junto con la disponibilidad de luz también se reducen marcadamente durante la senescencia (Field 1983; Hirose y Werger 1987). En la mayoría de los estudios realizados sobre longevidad y la edad de la hoja, no consideran los patrones de autosombreo entre las hojas en el dosel y los efectos de la posición de las hojas en la senescencia, abscisión y por lo tanto en la longevidad (Ackerly y Bazzaz 1995); sin embargo, también se menciona que el patrón de autosombreo esta relacionado con el número de arreglos de las hojas dentro del dosel más que con la edad foliar. La influencia del autosombreo en la longevidad foliar depende de la edad foliar y la posición de la hoja en el dosel. En plantas perennes que presentan un continuo nacimiento y muerte foliar, la longevidad foliar y el número de hojas en

el tallo están íntimamente relacionadas y son más o menos constantes en el tiempo; por ejemplo, en las selvas húmedas el continuo recambio foliar se observa en plantas de rápido crecimiento, árboles pioneros y plantas del sotobosque (Ackerly 1993, Ackerly y Bazzaz 1995). Por consiguiente, la población foliar es un equilibrio dinámico donde el recambio foliar es una proporción de tasas de nacimientos y muertes foliares.

1.2.3 Plantas de Sol y Sombra: Respuesta Fisiológica

Las diferentes características de las especies o plantas de sol y de sombra son muy importantes para entender las diferentes etapas de la dinámica sucesional de una selva. Una diferencia importante entre estas especies es el requerimiento de la luz para la germinación. Durante el crecimiento, las especies pioneras muestran las características de plantas de sol, las especies del sotobosque muestran características de plantas de sombra, y los árboles dominantes de sucesiones tardías (especies de selva madura) muestran un comportamiento intermedio debido a que algunas veces están expuestas al sol en la parte superior del dosel y sombreadas en las capas más bajas del dosel. Las plantas individuales, también presentan hojas de sol y de sombra, cuando parte de las hojas son sombreadas y expuestas respectivamente (Lüttge 1997). Todos estos aspectos son muy importantes para la vida de la planta en las selvas con sus ambientes altamente variables de intensidad lumínica. Las comparaciones entre las características fisiológicas de las especies de sol y de sombra se han realizado principalmente por medio de las curvas de respuesta a la luz, que proveen características distintivas entre estas especies.

1.2.3.1 Curvas de respuesta a la luz.

La curva de respuesta a la luz (**CRL**), es el incremento de asimilación de CO_2 con el aumento de la intensidad lumínica (Fig. 2). En la obscuridad la densidad de flujo fotónico ($\text{PFD} = 0$) existe una liberación de CO_2 , debida a la *respiración nocturna*

(R_d). Cuando la intensidad lumínica se incrementa la liberación de CO_2 se reduce gradualmente hasta que se alcanza el *punto de compensación*, donde la asimilación de CO_2 es cero -se balancea equitativamente la obtención de CO_2 fotosintético y la liberación de CO_2 por la respiración-. Posteriormente, al aumentar la luz, la asimilación de CO_2 se incrementa linealmente. La pendiente inicial de la CRL se denomina como el *rendimiento cuántico* (Φ) y describe la eficiencia con que la luz fija el CO_2 (típicamente cerca de 0.06 moles de CO_2 fijado por mol de quanta bajo condiciones favorables y concentración de CO_2 atmosférico normal). Cuando la **CRL** se basa en *luz incidente*, la absorbancia de las hojas también determina el rendimiento cuántico. Esta pendiente se le llama *rendimiento cuántico aparente*. A una alta radiación, la fotosíntesis llega a una rápida *saturación de luz* y es limitada por la *tasa de carboxilación*. La forma de la **CRL** puede ser descrita por una hipérbola no-rectangular (Prioul y Chartier 1977) (Ecuación 1):

$$A = \frac{\Phi \cdot I + A_{max} - \sqrt{(\Phi \cdot I + A_{max})^2 - 4\Theta \cdot \Phi \cdot I \cdot A_{max}}}{2\Theta} - R_d \quad (\text{Ecuación 1})$$

Donde:

A es la asimilación de CO_2 , I es la densidad de flujo fotónico, A_{max} es la asimilación bruta de CO_2 en la tasa de saturación de luz (tasa neta de asimilación de CO_2 más respiración), a una alta intensidad de radiación, Φ es el rendimiento cuántico (aparente) (con base en cualquier luz incidente o fotones absorbidos), Θ es el factor de curvatura que puede variar entre 0 y 1, y R_d es la respiración (Lambers et al. 1998).

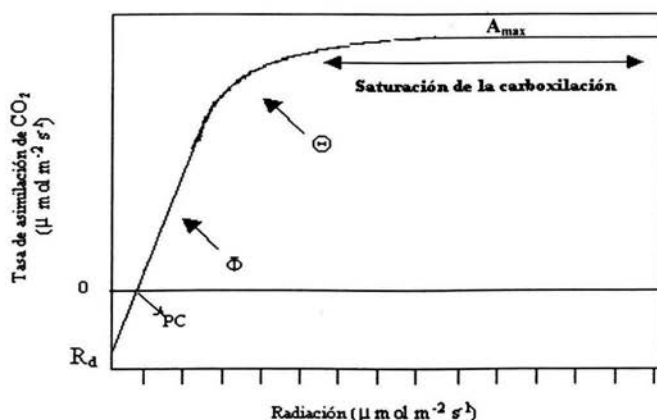


Figura 2. Respuesta típica de fotosíntesis a la densidad de flujo fotónico. La intersección con el eje de la "x_s" es el punto de compensación (**PC**), la pendiente inicial de la línea da el **rendimiento cuántico** (Φ). La intersección de la línea con el eje de la "y_s" es la tasa de respiración nocturna (**R_d**). La curvatura de la línea es descrita por Θ . A baja radiación la tasa de asimilación de CO₂ es limitada por la luz; a una alta radiación, **A** es limitada por la carboxilación. **A_{max}** es la tasa de asimilación de CO₂ a saturación de luz en el ambiente (Lambers et al. 1998).

Las plantas de sombra usualmente tienen muy bajas tasas de respiración y de fotosíntesis a saturación lumínica por lo que presentan puntos de compensación muy bajos pero altos valores en el rendimiento cuántico (Φ), en comparación con las especies que se encuentran en alta intensidad lumínica (plantas de sol) (Tabla 1).

Tabla 1. Principales valores generales de la curva de respuesta de ACO₂ a la luz en plantas de selvas tropicales a sol y sombra (Lüttge 1985)

Tipo de planta	Punto de compensación ($\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Saturación lumínica ($\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Tasa de obtención de CO ₂ al punto de saturación de luz ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)
Plantas de Sol	20 a 30	400 a 600	10 a 20
Plantas de Sombra	0.5 a 10	60 a 200	1 a 3
Selva húmeda			
<i>Arriba del dosel</i>			
Sol	12	250 a 370	13 a 19
Sombra	6 a 12	129 a 185	6 a 10
<i>Abajo del dosel</i>			
Sombra	6 a 12	125	4 a 5
<i>Hierbas</i>	2.6 a 6	25 a 37	1.3 a 1.9

1.2.3.2 Fluorescencia de clorofila

La tasa fotosintética también se calcula a través de la fluorescencia de clorofila, por lo tanto, la tasa de liberación de oxígeno en el fotosistema II y la tasa de fijación de CO₂ en el Ciclo de Calvin también pueden ser correlacionados con los eventos fotoquímicos.

Cuando una molécula de clorofila absorbe la energía lumínica, la configuración electrónica de la molécula se altera temporalmente. Esta configuración excitada es inherentemente inestable y con una vida corta (<8-10 segundos), así como otros procesos que compiten para disipar la energía que es absorbida (Maxwell y Johnson 2000). En los sistemas fotosintéticos este proceso se puede categorizar en dos grupos:

- a) **Procesos Fotoquímicos.** Utilizan la energía absorbida por fotoquímica a partir de la donación de un electrón a una molécula aceptora. Estos procesos están involucrados en la (1) *fotosíntesis* debido al trabajo químico de energía directa.
- b) **Procesos No-fotoquímicos.** Estos procesos disipan la energía desde el aparato fotosintético de una manera que no exista fotosíntesis. La energía es usualmente re-emitada desde la muestra en la forma de radiación infrarroja (2) (*calor*) y la radiación rojo-rojo lejano, es conocida como (3) *fluorescencia de clorofila*.

Estos dos procesos involucran tres mecanismos –*fotosíntesis*, *calor* y *fluorescencia de la clorofila*- que compiten por la energía. La competencia por la energía absorbida hace que exista una reducción en la tasa de uno de los procesos el cual está asociado con un incremento correspondiente en las tasas de los otros dos mecanismos, asegurando competencia entre estos procesos. Por ejemplo, una reducción en la disipación de energía por fotoquímica será reflejada en un incremento en la energía disipada por procesos no fotoquímicos como liberación de calor y fluorescencia de clorofila (Maxwell y Johnson 2000).

Durante la *fotosíntesis* los procesos fotoquímicos se separan en dos, los cuales están asociados a diferentes grupos de pigmentos; estos grupos son: *PSI* y

PSII. La diferencia entre la funcionalidad del *PSI* y *PSII* es que al menos el 95% de la señal de fluorescencia observada bajo temperaturas fisiológicas se deriva de las moléculas asociadas con el *PSII* (Maxwell y Jhonson 2000). Mientras que los cambios en el rendimiento de la fluorescencia de clorofila ocurren cuando se transfiere el material fotosintético desde la obscuridad hacia la luz, un incremento en el rendimiento de fluorescencia de clorofila ocurre aproximadamente en un segundo. Cuando una hoja se transfiere de un ambiente oscuro a un ambiente lumínico, los centros de reacción del *PSII* se cierran progresivamente, durante el primer segundo de iluminación existirá un incremento en el rendimiento de la fluorescencia de la clorofila. Después de esto, el nivel de fluorescencia inicia para caer otra vez sobre una escala de tiempo de unos pocos minutos. Este fenómeno es llamado “*extinción de fluorescencia*” (fluorescence quenching en inglés), y es explicado en dos vías: la primera es por “*extinción fotoquímica*” (photochemical quenching), donde existe un incremento en la tasa en que los electrones son transportados lejos del *PSII* debido principalmente a la activación de enzimas involucradas en el metabolismo del carbono y en la apertura de los estomas. La segunda ocurre al mismo tiempo que la primera pero es por “*extinción no-fotoquímica*” (non-photochemical quenching NPQ), donde hay un incremento en la eficiencia con que la luz se convierte en calor (Maxwell y Jhonson 2000).

Los parámetros de “*extinción fotoquímica*” siempre se relacionan con el valor relativo de F_m y F_t . El parámetro más útil que mide la eficiencia fotoquímica del *PSII*, Φ_{PSII} (Genty *et al.* 1989). Se calcula como:

$$\Phi_{PSII} = (F_m - F_t) / F_m \quad \text{(Ecuación 2)}$$

Donde Φ_{PSII} : es la eficiencia fotoquímica del *PSII*, F_m : es la fluorescencia máxima en la luz y F_t : es nivel de la fluorescencia inmediatamente antes de un pulso de saturación lumínica.

Este parámetro mide la proporción de la luz absorbida por la clorofila asociada con *PSII* el cual es utilizado en los procesos fotoquímicos, así como también puede dar una medida lineal de la tasa de transporte de electrones y así indicar la fotosíntesis total. Sin embargo, este parámetro (Φ_{PSII}) también puede ser

usado para calcular linealmente la tasa de transporte de electrones (J o ETR) y la capacidad fotosintética total *in vivo*. Como se describe en la siguiente ecuación (Genty *et al.* 1989):

$$J = (\Phi_{PSII} PFD_a) (0.5) \quad (\text{Ecuación 3})$$

Donde PFD_a es luz absorbida ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y 0.5 es un factor que cuenta para repartir la energía entre PSII y PSI.

El otro parámetro de la fluorescencia - extinción no-fotoquímica - (Maxwell y Jhonson 2000), se calcula:

$$qP = (F'_m - F_t) / (F'_m - F'_o) \quad (\text{Ecuación 4})$$

Este parámetro es muy similar a Φ_{PSII} , aunque el significado es algo diferente. Mientras que Φ_{PSII} es la proporción de energía absorbida usada en la fotoquímica, qP indica la proporción de los centros de reacción del PSII que están abiertos. Φ_{PSII} y qP pueden correlacionarse con un tercer parámetro, F_v/F_m (Genty *et al.* 1989), que es una medida intrínseca o máxima de la eficiencia del PSII (ej. La eficiencia cuántica si todos los centros del PSII estuvieran abiertos). F_v/F_m es dada por la ecuación:

$$F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m = \Phi_{PSII} / qP \quad (\text{Ecuación 5})$$

Donde F_m es la fluorescencia máxima y F_o es la fluorescencia inicial. De esta manera, mientras que Φ_{PSII} relaciona la eficiencia alcanzada, qP y F_v/F_m proveen información sobre la alteración de la eficiencia. Un cambio en qP se debe a que los centros de reacción están cerrados, resultado de la saturación de la fotosíntesis por luz. Un cambio en F_v/F_m se debe a un cambio en la eficiencia de la *extinción no-fotoquímica*. Los valores obtenidos de F_v/F_m en sombra reflejan la eficiencia cuántica potencial de PSII y son usadas como un indicador muy sensible del funcionamiento fotosintético de la planta, con valores óptimos alrededor de **0.83** (Björkman y Demming 1987; Jhonson *et al.* 1993). Los valores por debajo de 0.83 se obtienen cuando las plantas han sido expuestas al estrés lumínico, indicando el fenómeno de fotoinhibición.

1.2.3.3 Hojas de sol y sombra

En la copa del dosel de una planta existen diferentes ambientes lumínicos desde la parte más superficial hasta su base, por lo tanto, están presentes diferentes tipos de hojas desde las de sol hasta las de sombra. Estas hojas presentan ciertas características debido al microambiente donde se desarrollan, presentando diferentes respuestas a la presencia o ausencia de la luz. Las hojas que crecen en algún momento de su vida en alta intensidad lumínica o en sombra difieren apreciablemente tanto en su morfología como en su fisiología.

Las hojas que crecen en condiciones de alta intensidad lumínica difieren de las hojas de sombra, primeramente por su alta tasa de fotosíntesis (A_{max}). La tasa de R_d típicamente covaría con A_{max} . La pendiente inicial de la curva de respuesta a la luz en plantas aclimatadas a la luz y a la sombra, su rendimiento cuántico es el mismo excepto cuando las plantas adaptadas a la sombra han sido inhibidas o dañadas por una alta radiación (fotoinhibición o fotodestrucción), que reduce el rendimiento cuántico.

En la siguiente tabla (Tabla 2) se resumen las principales características contrastantes que presentan las hojas al estar bajo diferentes intensidades lumínicas (Bongers y Popma 1988; Kozlowski 1991; Pearcy y Sims 1994). Las plantas pueden ajustar sus características foliares de importancia fotosintética a las condiciones lumínicas que van experimentando a través del tiempo; cambios que pueden ser estratégicos para tener un óptimo aprovechamiento del recurso lumínico que va adquiriendo a lo largo de la vida de la planta.

La tasa fotosintética total de una hoja se debe a la posición donde se encuentra y el tiempo que dura en el dosel, el conocer esta tasa proporciona información de la producción fotosintética del dosel, por lo tanto, conocer la fotosíntesis total involucra dos pasos importantes: (1) conocer la densidad de flujo fotónico (PFD) y (2) la distribución de la capacidad fotosintética dentro del dosel (De Pury y Farquhar 1999).

Tabla 2. Principales características de las hojas de sol y sombra de especies de selvas tropicales. (Evans 1989, Pons y Pearcy 1994; Boardman 1977; Bongers y Popma 1988; Kitajima 1994, Kozłowski 1991).

	Sol	Sombra
Estructural		
Peso seco por hoja	Mayor	Menor
Grosor de la hoja	Mayor	Menor
Parénquima empalizada	Grueso	Delgado
Grosor del parénquima esponjoso	Similar	Similar
Densidad estomática	Alto	Bajo
Cloroplastos por área	Alto	Bajo
Tilacoides por volumen de estroma	Menor	Mayor
Tilacoides por granum	Menor	Mayor
Área foliar	Mayor	Menor
Bioquímico		
Clorofila por cloroplasto	Alto	Bajo
Clorofila por área	Similar	Similar
Clorofila por peso seco	Bajo	Alto
Proporción de clorofila a/b	Alto	Bajo
Rubisco por área	Alto	Bajo
Nitrógeno por área	Alto	Bajo
Xantofilas por área	Alto	Bajo
Concentración de CNE	Bajo	Alto
Intercambio de Gases		
Capacidad fotosintética por área	Alto	Bajo
Respiración nocturna por área	Mayor	Menor
Capacidad fotosintética por peso seco	Similar	Similar
Respiración nocturna por peso seco	Similar	Similar
Capacidad de carboxilación por área	Alto	Bajo
Capacidad de transporte de electrón por área	Mayor	Menor
Rendimiento cuántico	Similar	Similar
Curvatura de la curva de respuesta a la luz	Gradual	Intenso

CNE = carbohidratos no estructurales

En algunos estudios se ha documentado que la capacidad fotosintética de las hojas disminuye paralelamente al tiempo promedio de PFD dentro del dosel. Sin embargo esta disminución se ha medido a través del contenido de nitrógeno foliar, dado que el nitrógeno de las hojas está asociado con el aparato fotosintético (Field 1983, Evans 1989, 1993; Hikosaka y Terashima 1996).

La aclimatación de las hojas a diferentes ambientes lumínicos debido a la posición en que se encuentren en el tallo de la planta así como su edad foliar como se ha mencionado anteriormente provocan una variedad de ajustes

fisiológicos que pueden ocasionar cambios en la bioquímica foliar, fotoquímica, morfológicos y anatómicos. Por ejemplo, como se muestra en la Fig. 3, hojas que se encuentran en la parte mas alta de una copa de una planta por lo general son las mas jóvenes y están bajo altas intensidades lumínicas, por lo regular presentan un incremento en la tasa fotosintética y una alta tasa de transpiración, mientras que las hojas que son "maduras" por lo regular están presentes en la parte media de una planta presentando una alta tasa fotosintética, por último, las hojas que se ubican en la parte mas baja de la planta principalmente son hojas de edad avanzada con poca incidencia lumínica y por lo regular presentan una tasa fotosintética muy baja o nula. Por otra parte, una característica que presentan las hojas que están expuestas a altas intensidades lumínicas es presentar mecanismos de fotoprotección previniendo el daño fotooxidativo causado por el exceso de la luz absorbida, sin embargo, la alta intensidad lumínica puede sobrepasar la capacidad de asimilación de carbono induciendo una fotoinhibición (Björkman 1981).

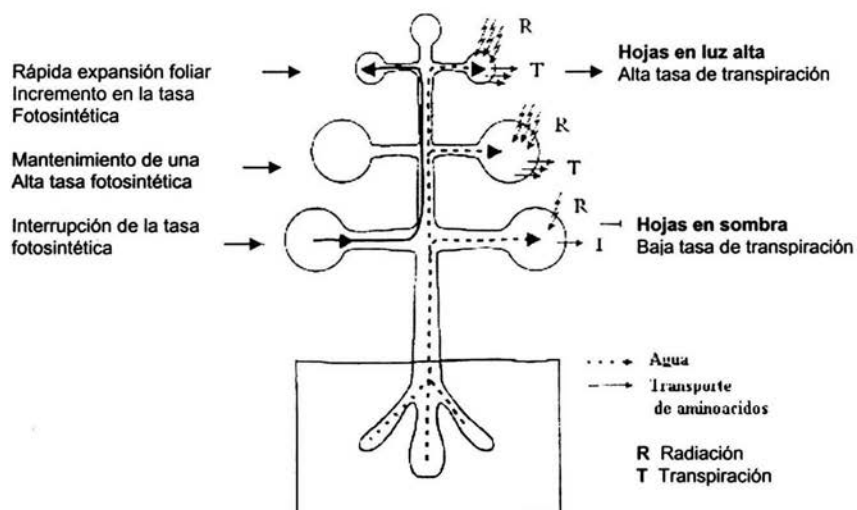


Figura 3. Modelo que describe el mecanismo de respuesta de las plantas en un gradiente lumínico en hojas de diferentes estratos del dosel. Las hojas expuestas a la sombra, que generalmente están ubicadas en la parte baja del dosel, declina su tasa de transpiración, se interrumpe la fotosíntesis y se estimula la senescencia foliar. Las hojas jóvenes que crecen en alta intensidad lumínica tienen una alta capacidad fotosintética (Tomado de Lambers *et al.* 1998).

La aclimatación de las hojas a diferentes ambientes lumínicos como se ha mencionado anteriormente ocasiona una variedad de ajustes fisiológicos que pueden ocasionar cambios en la bioquímica foliar, fotoquímica, morfológica y anatómica (Fig. 4). Algunos de estos cambios foliares juegan un papel importante en la fotoprotección previniendo el daño fotooxidativo causado por el exceso de la luz absorbida, sobrepasando la capacidad de asimilación de carbono e induciendo una fotoinhibición (Björkman 1981).

1.2.3.4 Fotoinhibición

La aclimatación de las hojas a diferentes ambientes lumínicos involucra una variedad de cambios en la bioquímica, fotoquímica, morfología y anatomía de las hojas (Björkman 1981). Algunos de estos procesos juegan un papel importante en la fotoprotección y previenen el daño fotooxidativo cuando se absorbe luz en exceso; los pigmentos involucrados en los mecanismos de fotoprotección contra el exceso de energía son el ciclo de las xantofilas, violaxantilas, anteraxantinas y zeaxantinas (Eming *et al.* 1987), los cuales llegan a trabajar de segundos a minutos. Si estos mecanismos no se activan, la hoja puede fotoinhibirse, que es la reducción en la eficiencia de uso de luz para la fotosíntesis generando daño oxidativo del fotosistema II (PSII), disminuyendo los procesos de protección que disipan la energía de la luz absorbida en exceso del que puede ser usado en el metabolismo fotosintético (Penning-Adams y Adams 1992).

La fotoinhibición altera significativamente el proceso de crecimiento de una planta, por ejemplo, un estudio realizado solamente con especies del sotobosque en una selva en Panamá, mostró las respuestas de las plantas al estar expuestas a un claro formado por la caída de un árbol, cuando estas especies estaban aclimatadas a una baja intensidad lumínica (Lovelock *et al.* 1998). Este estudio muestra que cuando las hojas crecen a la sombra y son claramente expuestas a un alto incremento lumínico, se fotoinhiben (Langenhein *et al.* 1984; Osmond 1994). Resultados diversos de estudios de fotoinhibición no solamente indican la

pérdida en la eficiencia fotosintética, sino además pueden provocar la muerte y la abscisión foliar (Lovelock *et al.* 1994).

En las especies del sotobosque que presentan una duración de vida corta, la fotoinhibición favorece un rápido recambio foliar después de la formación de un claro, facilitando la producción de un dosel aclimatado al nuevo régimen lumínico. Como resultado de esto, se obtendrán tasas altas de obtención de carbono en especies con hojas de vida corta. Mientras tanto, las especies del sotobosque con hojas de larga vida al crecer en claros recién formados serán tolerantes a la alta intensidad de luz debido a su muy lenta tasa de recambio foliar. En cambio el recambio foliar después de la exposición a altos niveles de luz, las especies con longevidad foliar corta y tasa de recambio lenta pueden emplear una estrategia alternativa, en los procesos a nivel foliar para tolerar el incremento en la radiación.

1.2.4 Relación Costo-Beneficio y Plasticidad

El éxito en el crecimiento y reproducción de las plantas depende de la adquisición de los recursos necesarios en cantidades balanceadas, estos incluyen luz, nutrimentos, agua, CO₂ y espacio (Bazzaz 1996). Cuando la planta adquiere estos recursos, los puede almacenar o gastarlos para producir hojas, tallos, raíces o estructuras reproductoras, lo cual, a su vez servirá para la adquisición de otros recursos, o para la reproducción. El almacenamiento será invertido principalmente en crecimiento y/o reproducción cuando la planta esté en carencia de un recurso para su crecimiento (Chapin *et al.* 1990).

La eficiencia de uso de recursos en las plantas según la teoría económica, menciona que un individuo tiene una tasa fija y específica de asimilación de recursos (nitrógeno, carbono, luz y agua), que debe dividirse de manera óptima entre varias estructuras y funciones propias del sistema. Esta teoría establece que el almacenamiento es un mecanismo que permite a los individuos disponer de los recursos a un costo mínimo (cuando la disponibilidad es alta) y utilizarlos cuando el beneficio es máximo (productividad máxima). La producción de hojas o raíces está limitada por la relación beneficio-costo, de manera tal que cuando el costo es

igual al beneficio la producción deberá detenerse a fin de que no haya pérdidas. Como la teoría asume la planta deja de producir hojas y raíces hasta que la ganancia es igual al costo, de esta manera, se puede decir que una hoja senece cuando experimenta un balance negativo de carbono (Bloom *et al.* 1985). En términos de carbono, el costo de crecimiento y mantenimiento del tejido no es afectado por las diferencias en composición química de las diferentes partes de una planta o bien entre las diferentes especies. Esto es porque la tasa de recambio de tejido esta relacionada directamente con el recambio de proteínas y las tasas de flujo de iones, de modo que las hojas con alto contenido de nitrógeno tiene un recambio más alto que aquellas con bajo contenido. En cuestión de costos de adquisición, en cuanto más abundante sea un recurso menor será su costo de adquisición (Bloom *et al.* 1985).

Las plantas para obtener y capturar los recursos a través de su crecimiento, van presentando cambios asociados al ambiente, que se pueden traducir como respuestas ante un recurso faltante o excesivo; a este cambio se le ha denominado plasticidad (Kuiper *et al.* 1988). La plasticidad se considerada como la habilidad de un genotipo para modificar su fenotipo (morfológico y fisiológico) como respuesta a cambios en su ambiente (Bradshaw 1965). En el estudio de la plasticidad tanto los ecólogos como los evolucionistas, se han enfocado en dos puntos importantes: el primero, es el externo, para conocer que factores ambientales y en que grado influyen en el fenotipo de una planta. El segundo, el interno el cual se enfoca en conocer los genes que se codifican para que se realice dicho cambio con el estímulo externo y establecer de esta manera los patrones evolutivos (Dale 1986, Schilchting 1986, Kuiper *et al.* 1988, Scheiner 1993). Actualmente 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.

La plasticidad como se mencionó anteriormente, es un conjunto de respuestas a cambios en el ambiente, estas respuestas plásticas tienen las siguientes características: 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).

Los factores ambientales de la plasticidad fisiológica y morfológica son la temperatura, la luz, los efectos nutricionales entre otros. 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 *et al.* 1993, Huante *et al.* 1995, Álvarez 1999).

Las plantas ante los cambios de las condiciones ambientales como la intensidad de luz, la expresión de plasticidad será diferente en el grado (magnitud) y la dirección (i.e. patrón, Schlichting y Levin 1984; Schlichting 1986, Kuiper y Kuiper 1988). Por ejemplo, la respuesta plástica que presentan las especies de rápido y lento crecimiento ante una condición lumínica. La manifestación de plasticidad en las especies será a través de una mayor o menor respuesta en el crecimiento, asignación de biomasa y fotosíntesis (Huanté 1996).

La plasticidad puede ser medible a diferentes niveles en una planta. Estudios realizados a nivel foliar a una baja intensidad lumínica, muestran que la planta generalmente produce hojas con una alta área foliar, es decir, hojas delgadas (Young y Smith, 1980; Huante 1995) que se asocian con pocas capas de células del mesófilo (Pons *et al.* 1977; Björkman, 1981), baja concentración de carbohidratos no estructurales y bajas concentraciones de compuestos fenólicos incluyendo ligninas (Waring *et al.* 1985, Mole y Waterman 1988). Esto es una pequeña evidencia de diferencias en la plasticidad con respecto a la intensidad lumínica (Pons *et al.* 1977, Grime *et al.* 1989). Investigaciones con especies de bosques templados y tropicales permiten tener la noción de la tasa fotosintética en especies adaptadas a la sombra (sucesión tardía), especies que son menos plásticas en respuesta al crecimiento en ambientes lumínicos comparados con las especies intolerantes a la sombra (especies de sucesión temprana). Muchas especies del sotobosque de selvas muestran un pequeño o ningún incremento potencial en la tasa fotosintética máxima en respuesta al incremento en la

disponibilidad de luz. Estudios recientes demuestran, sin embargo, que las hierbas adaptadas a la sombra, plántulas de árboles, y arbustos pueden exhibir una plasticidad fotosintética substancial a través de un amplio intervalo de niveles de luz (Sims y Pearcy 1989, Admson *et al.* 1991, Chazdon 1992). Especies pioneras de sucesión temprana generalmente exhiben un alto grado de plasticidad en la capacidad fotosintética comparado con especies características de estados sucesionales tardías. Por ejemplo, en *Cecropia obtusifolia* (especie pionera), la tasa fotosintética máxima se presenta en un intervalo de 1.7 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en baja intensidad lumínica a 9.9 bajo condiciones soleadas en un invernadero (Strauss-DeBenedetti y Bazzaz 1991). No todas las especies pioneras, sin embargo, exhiben cambios estadísticamente significativos en la tasa fotosintética máxima bajo diferentes regimenes de luz. Las plántulas de especies pioneras australianas como *Solanum aviculare* no muestran una plasticidad significativa desde el 1% al 60% de sol a medio día, tanto baja sombra neutral o con longitudes de rojo-lejano mayores.

Muchas especies adaptadas a la sombra muestran una pequeña o ninguna variación fenotípica en la respuesta fotosintética por diferencias en la disponibilidad de luz durante el crecimiento (Björkman 1981). Estudios realizados por Sims y Pearcy (1989) y Chow *et al.* (1988), muestran que algunas especies tolerantes a la sombra, como *Alocasia macrorrhiza*, son capaces de un ajuste fenotípico substancial de la respuesta fotosintética cuando crecen a una alta intensidad de luz. Las especies tolerantes a la sombra tienden a tener una tasa máxima baja de fotosíntesis, siempre y cuando crezcan bajo condiciones de alta disponibilidad de luz, y son a menudo altamente susceptibles a la fotoinhibición (Langenheim *et al.* 1984, Chow *et al.* 1991). La disponibilidad de nitrógeno, estrés hídrico e infección por virus puede además contribuir a la susceptibilidad de las especies de sombra a la fotoinhibición bajo condiciones de luz alta (Osmond *et al.* 1990).

Especies características de ambientes lumínicos altos, por el otro lado, típicamente muestran un rango relativamente alto de variación fenotípica en la respuesta fotosintética a diferentes regimenes de luz (Björkman 1981, Bazzaz y

Carloson 1982, Strauss-Debenedetii y Bazzaz 1991). Aunque existen estudios comparativos de plántulas de sucesión tempranas, medias y tardías de selvas que no apoyan que la plasticidad fotosintética es mayor en especies sucesionales tempranas o en especies con un amplio rango ecológico (Fetcher *et al.* 1987, Walters y Field 1987, Turnbull 1991).

1.3 Justificación

Las selvas caducifolias, se caracterizan por ser un sistema con una marcada estacionalidad en la precipitación. Dentro de este tipo de selvas, la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco, es la que reporta el menor promedio de precipitación anual con 748 mm (1977-1984) (Bullock 1986). Debido a esta característica, las especies vegetales solamente tienen un periodo muy corto para germinar, establecerse y crecer. Al inicio del periodo de lluvias, se activa el proceso de la germinación, los árboles inician la producción de sus nuevas hojas formando densas copas, ocasionando la reducción de la intensidad lumínica a través de las diferentes capas de este, y solamente la luz difusa esta presente en el sotobosque (Barradas 1991). Estudios realizados con especies de esta selva han encontrado que ante condiciones contrastantes de recursos como nutrimentos y luz, tienen la capacidad de responder igual o positivamente, es decir, manteniendo o modificando en su tasa de crecimiento. Todas estas respuestas se han estudiado de forma integral en un gran número de especies que presentan un amplio intervalo de tasas de crecimiento, pero poco se sabe como la disponibilidad de la luz a través del crecimiento de la planta determinan procesos de la distribución de las hojas, como son la producción y la abscisión foliar, procesos que están fuertemente influenciados entre si y a su vez se interrelacionan con la respuesta fisiológica de cada hoja y la duración de vida.

1.4 Hipótesis

Para este estudio se han planteado las hipótesis siguientes:

(1) Las especies dependiendo de su tasa de crecimiento su capacidad de respuesta en la producción y abscisión foliar ante diferentes disponibilidades de luz serán diferentes.

(2) Si la longevidad foliar es un componente indicador indirecto de la utilización de los recursos y aprovechamiento de ellos, entonces, las especies que se encuentran en altas intensidades lumínicas su longevidad será menor en comparación con las que crecen en ambientes de baja intensidad lumínica.

(3) Si la edad foliar depende de la posición y el grado de autosombreo, entonces, las hojas que están más autosombreadas (las hojas que se encuentran en posiciones más bajas del dosel, por lo tanto, son las más viejas) son las que vivirán menos en comparación con las más iluminadas.

(4) La distribución de las tasas fotosintéticas va a depender de la distribución de la intensidad lumínica a través de toda la planta y la madurez del aparato fotosintético.

(5) El grado de sensibilidad a una alta intensidad lumínica (fotoinhibición) que presenten las hojas dependerá en mayor medida de la edad de la hoja que del estatus sucesional (rápido y lento crecimiento).

1.5 Objetivos

En este trabajo se pretende con el estudio de cuatro especies arbóreas de una selva baja caducifolia que abarcan tanto de sucesión temprana (pioneras o intolerantes a la sombra) como de sucesión tardía (no pioneras o tolerantes a la sombra), aportar información de cómo responden las especies durante las primeras etapas de crecimiento ante condiciones contrastantes de intensidad lumínica. El trabajo tiene como *objetivo general*, evaluar la dinámica foliar de cada especie en cada punto del tiempo a partir del primer estadio de crecimiento

(plántula) hasta un árbol joven, así como interrelacionar estas respuestas con las tasas fotosintéticas, respiración nocturna y grados de sensibilidad de las hojas a una alta intensidad lumínica en tres estados de madurez de las hojas (edad foliar).

Con este propósito, el trabajo tiene como *objetivos particulares*:

1. Conocer los diferentes patrones de respuesta en la dinámica foliar en especies que presentan tasas de crecimiento contrastantes, involucrando a la producción, longevidad, mortalidad y recambio foliar.
2. Evaluar la respuesta fotosintética y la sensibilidad al daño fotooxidativo (fotoinhibición) en tres estados de madurez de la hoja en plantas que crecieron al mismo tiempo en dos contrastantes intensidades de luz, a su vez conocer el flujo fotónico durante un día en las tres edades foliares.

2. MÉTODOS

2.1 Descripción del Sitio de Estudio.

El presente trabajo se llevó a cabo en la Estación de Biología de Chamela del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. La estación se localiza dentro de la Reserva de la Biosfera, Chamela-Cuixmala, ubicada entre los paralelos de 19° 22' y 19° 39' latitud Norte y 104° 56' y 105° 10' longitud Oeste (Figura 4).

La estación comprende 3 319 hectáreas de selva madura caducifolia, la mayor parte del terreno no sobrepasa los 150m.s.n.m, con gradientes de inclinación mayor es a 21°. Los suelos son entisoles en substratos de riolita y basalto (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990).

El clima es cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos AwO(x')i'' (García 1981), que se caracteriza por ser un clima marcadamente estacional. En el periodo de 1977-1984 la temperatura media anual fue de 24.9°C, la mínima se sitúa en el intervalo 14.8 a 22.9 °C y la máxima en 29.1 a 32.0 °C (Bullock 1986). En el periodo de 1977 – 1999, la temperatura media anual es de 22.1 °C y la máxima promedio de 30.3 °C.

La precipitación promedio anual es de 748 mm en Chamela y 782 mm en Cuixmala (1977-1984) (Bullock 1986). En el periodo 1977-1999, la precipitación promedio fue de 731 mm, con un total de 1393.6 mm en el año más lluvioso (1992) y 451.9 mm en el más seco (1986) (Estación de Biología, Chamela 2002). 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 seca de los meses de febrero a junio, además de ser altamente impredecible (de Ita- Martínez y Barradas 1986) (Fig. 5).

Las variaciones de luz están relacionadas con el patrón estacional. En el periodo de sequía se registran valores de radiación foto sintéticamente activa (RFA) de 58 mol m⁻²d⁻¹ en la parte alta del dosel (10 m), mientras que a los 5 y 0.2m de altura la RFA fue de 30 y 20 mol m⁻²d⁻¹ respectivamente. En el periodo de

lluvias la densidad de flujo fotónico fue de 35, 10 y 3 mol m⁻² d⁻¹, en la parte más alta del dosel a los 10, 5 y 0.2 m de altura, respectivamente (1978-1988) (Barradas 1991).

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. La mayoría de las plantas (95%) pierden sus hojas durante la época seca (Rzedowski 1978). Otro tipo de vegetación 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 km², y el número de especies por cada 1000 m² es de 83 a 92. La familia Leguminosae es la más frecuente y constituye el 15% del número total de especies (Lott 1993).

ESTACION DE BIOLOGÍA CHAMELA
LOCALIZACIÓN

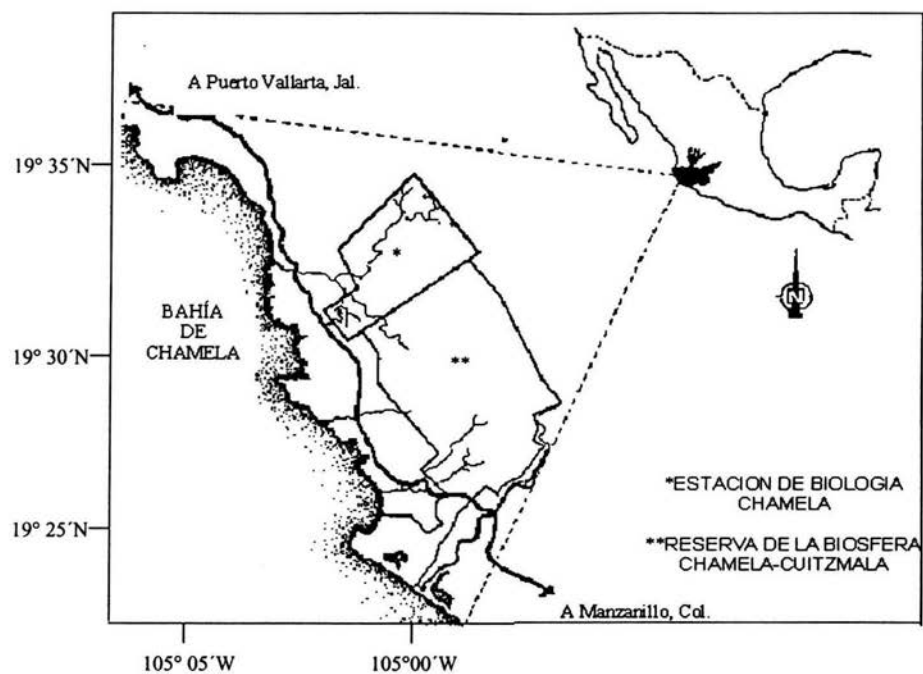


Figura 4. Localización del sitio de estudio, la Estación de Biología de Chamela del Instituto de Biología de la UNAM.

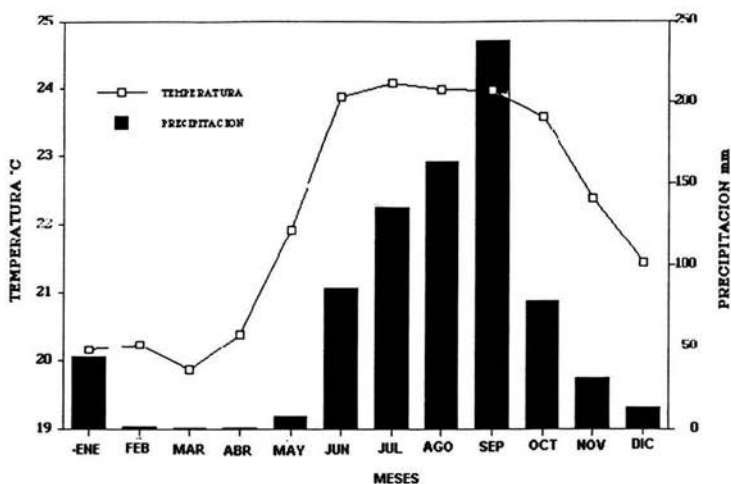


Figura 5. Climograma de la Estación de Biología Chamela. Valores medios para los años de 1977 hasta 1999 (Estación de Biología, Chamela 2002).

2.2 Especies de Estudio.

En el presente trabajo se estudiaron cuatro especies arbóreas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco. Las especies que se eligieron con base a datos conocidos de la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) (Rincón y Huante 1994; Huante 1995, Soriano 2003), son:

Cordia elaeagnoides (A.DC). Árbol con fuste recto con copa dispersa y ramas horizontales, con una altura de hasta 20 m y 30 cm. de d.a.p. Pierde sus hojas durante la época seca (abril-junio) (Barajas y León 1989). Se distribuye exclusivamente en la vertiente del Pacífico, desde Jalisco hasta Chiapas; es un componente conspicuo de la selva mediana subcaducifolia o caducifolia y, en las partes expuestas de laderas así como en la cima de pequeñas lomas se vuelve dominante (Pennington y Sarukhán 1998). Esta especie produce una madera muy apreciada en la región por su vistosidad y durabilidad, se usa para muebles, artesanías, herramientas, etc. (Barajas y León 1989).

Cochlospermum vitifolium (Willd) Sprengel. Árbol robusto de tronco derecho y ramas ascendentes, tiene una copa redondeada y abierta; alcanza hasta 15 m de altura y 70 cm. de d.a.p. (Barajas y León 1989). Pierde sus hojas cuando florece, desde noviembre hasta Julio (Pennington y Sarukhán 1998). Es una especie de etapas tempranas de la sucesión (Huante *et al.* 1995), también es indicativa de perturbación o de selva secundaria, donde es abundante (Lott 1993). Se desarrolla en suelos con problemas de drenaje superficial rápido (Pennington y Sarukhán 1998). Su madera blanda solo podría utilizarse para papel. Se encuentra en la vertiente del Pacífico, desde Sonora hasta Chiapas y en la vertiente del Golfo, desde el Sur de Tamaulipas y San Luis Potosí hasta Yucatán. También en México y Puebla.

Hintonia latiflora (Sessé et Moc). Árbol pequeño de 8 a 12 m de altura con un d.a.p. de hasta 25 cm. Su madera puede usarse para artículos de tornería, artesanales y ebanistería (Barajas y León 1989). Se distribuye en toda la vertiente del pacífico, desde Sonora y Sinaloa hasta Oaxaca, además de Zacatecas, Puebla y Michoacán.

Swietenia humilis (Zucc). Árbol que puede alcanzar una altura entre 15 y 25 m con una d.a.p. de 30 hasta 80 cm. Tiene una copa redondeada que casi siempre se ve verde pero cambia las hojas una vez por año cuando el fruto está maduro. Es una de las especies de "madera de color" con un alto valor comercial en el mercado de la ebanistería mundial. Crece en suelos profundos, ricos en materia orgánica y bien drenada, lo cual determina su lento crecimiento. Crece mejor en suelos profundos de más de 50 cm. Esta especie necesita por lo menos de 800 a 1000 mm de lluvia por año en los sitios de plantación. En selvas secas puede resistir hasta seis meses sin lluvia (Barajas y León 1989). Se encuentra en la vertiente del Pacífico, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas y además en Veracruz y Campeche (Barajas y León 1989).

Tabla 3. Lista de las cuatro especies de estudio. La nomenclatura es de acuerdo con Lott (1993). Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) (Rincón & Huante, 1994; Huante, 1995), forma de vida, 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	Forma de Crecimiento	Tipo y forma de hoja	Tasa de crecimiento
<i>Cordia elaeagnoides</i>	Boraginaceae	Árbol	Dispuestas en espiral, simples, ovadas	Alta
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	Árbol	Dispuestas en espiral palmado partidas, 5 lóbulos oblongolanceoladas	Alta
<i>Hintonia latiflora</i>	Rubiaceae	Árbol pequeño o arbusto	Opuestas simples y ovadas	Baja
<i>Swietenia humilis</i>	Meliaceae	Árbol	Dispuestas en espiral, compuestas	Baja

2.3 Metodología general.

En esta sección se describe en forma general el diseño experimental de los dos experimentos que conforman esta tesis. Los detalles de cada uno serán descritos en el capítulo correspondiente.

Se colectaron semillas de las cuatro especies estudiadas en al menos 10 árboles y se germinaron en arena de sílice pura. Después de que las plántulas cumplieron seis días de edad (después de la aparición de la radícula), se eligieron los individuos que tuvieran la misma edad para ser transplantadas a bolsas negras (macetas) de plástico preparadas previamente con arena de sílice mezclada con 45 g. de Osmocote 14-14-14 NPK. Los individuos se distribuyeron al azar en mesas que se encontraban en un invernadero de campo que se ubica en el sitio de estudio. Después de 70 días de crecimiento las plantas fueron nuevamente fertilizadas con 27 g. de Osmocote. Las plantas fueron regadas hasta capacidad de campo todos los días mientras duró el experimento.

El diseño completo consistió en cuatro especies nativas con seis individuos por especie en los dos tratamientos de intensidad de luz (+L y -L) con un total de 48 plantas en ambos tratamientos de intensidad lumínica. Las especies crecieron durante 120 días en ambas secciones dentro del invernadero de campo.

Al finalizar el experimento las plantas se cosecharon y se colocaron en un horno a 75°C durante 48 horas. Posteriormente se obtuvo el peso seco del material con una balanza semianalítica (Sartorius BP 310P, Germany) (ver Soriano 2003). Los datos que se obtuvieron se utilizaron para conocer la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) (Evans 1972; Hunt 1982):

$$TRC = (\ln Wt_2 - \ln Wt_1) / (t_2 - t_1)$$

Donde:

t_1 = tiempo de la cosecha inicial

Wt_1 = biomasa seca total de la cosecha inicial

t_2 = tiempo de la cosecha final

Wt_2 = biomasa seca total de la cosecha final

2.4 Caracterización de las condiciones del invernadero de campo.

En esta sección se describe la caracterización de las condiciones del invernadero de campo de los dos experimentos de esta tesis.

El invernadero tiene una altura de 4 m, las paredes son de malla de nylon blanca y el techo de plástico contra rayos UV. Se acondicionaron dos secciones: alta intensidad de luz (+L) con un promedio máximo de radiación fotosintéticamente activa de $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y la sección de sombra (-L), la cual se cubrió con una malla negra, la cual dejaba pasar aproximadamente $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Mientras que en la primera sección se dejó sin cubrir respetando el paso de luz (las condiciones en las cuales crecieron las plantas se muestran al final de esta sección).

En cada sección del invernadero, se instaló un datalogger (21X, Campbell Scientific, Inc, Logan, USA). Cada datalogger se programó para medir radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura y humedad relativa. Para esto se

utilizaron sensores LI-COR para medir **RFA** los cuales se colocaron en un soporte de madera a una altura de 1.80 m en cada sección. 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. Las dos secciones del invernadero presentaron condiciones extremas de intensidad luminica (Figura 6). La sección de +L presentó un promedio máximo de **RFA** de $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que en -L fue de $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La temperatura en -L fue un poco mayor que en +L, entre 34 a 38 °C. El porcentaje de humedad relativa en ambas secciones decreció a medida que transcurría el día hasta las 15: 00 h. Posteriormente, ésta fue aumentando. Las mediciones se realizaron todos los días desde el periodo de mayo hasta principios de noviembre del año 2002, abarcando 182 días.

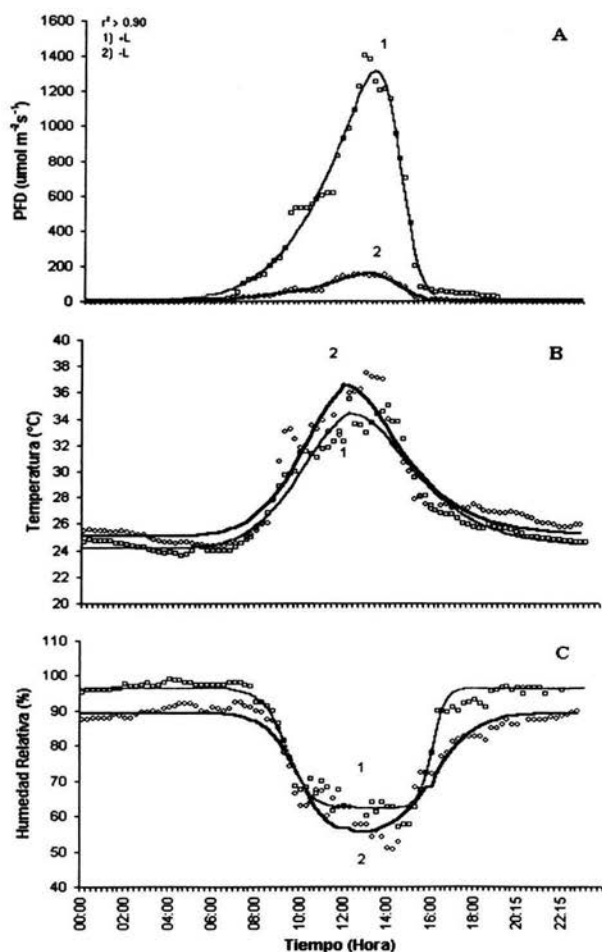


Figura 6. Promedio de A) RFA, B) Temperatura y C) Humedad relativa del invernadero de campo durante el periodo de mayo hasta principios de noviembre del 2002. El número uno indica la sección de alta intensidad de luz (H) y el dos baja intensidad luminica (L). n= 182 días. Los ajustes están representados por las líneas continuas.

Falta página

N° 35

3. LEAF DYNAMICS UNDER TWO CONTRASTING LIGHT ENVIRONMENTS IN FOUR WOODY SPECIES FROM A TROPICAL DECIDUOUS FOREST IN MEXICO

3.1 Abstract

Leaf dynamics in plants of four tropical tree species (*Cochlospermum vitifolium*, *Cordia elaeagnoides*, *Hintonia latiflora* and *Swietenia humilis*) were examined under two contrasting levels of PFD. The light environments simulate the conditions usually found in gaps (H, high light) and the understory of a closed canopy (L, low light). The species selection includes extremes of a wide range of relative growth rates. During every day of the 120 days of plant growth, leaf production and abscission were registered to calculate leaf initiation and abscission rates, as well as, leaf longevity and turnover. The accumulated number of leaves revealed a tendency to an exponential leaf production in most of species in both treatments. At 60 days of growth, leaf initiation was highest in *H. latiflora* in H treatment, while at 120 days was highest in *C. elaeagnoides*; at 60 days, only fast-growing species showed leaf abscission, while at 120 days *S. humilis* showed the highest leaf abscission and *C. elaeagnoides* the lowest leaf abscission. Leaf turnover was high in fast-growing species than slow-growing species in both light treatments. In H treatment, a negative relationship between mean leaf longevity and total leaf number was detected. With in the crown of each species, the increase in PFD decreases the mean of leaf longevity in both light treatments.

Key words: leaf dynamics, leaf longevity, leaf production, light environment, tropical deciduous forest.

3.2 Introduction

Studies in tropical ecosystems have demonstrated that light availability plays an important role in the life history of plants, especially during germination, survival and growth (Deslow 1980, Augspurger 1984, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1984, Chadzon 1998; Caldwell and Pearcy 1994; Montgomery and Chadzon 2002). Most studies have been conducted with tropical rain forest species (Mulkey *et al.* 1996), focusing on the light changes generated by tree fall gaps and its role in the natural regeneration of the forest (Denslow 1980; Whitmore 1984; Martínez-Ramos 1985). Species are thought to be differentiated in their response to the light environmental (Bongers *et al.* 1988a,b, Bongers and Popma 1990). The study of the species morphological and physiological responses to light availability lead to an understanding of the species growth strategies to exploit this resource will probably be most pronounced during early stages in their life cycle (Bongers and Popma 1990; Agyeman 1999; Montgomery and Chazdon 2002).

The tropical deciduous forest is characterized by the occurrence of a severe dry season. The length and severity of the dry season is the main climatic difference between tropical deciduous and rain forest. In the tropical deciduous forest of the Pacific coast of Mexico, the highly seasonal precipitation regime (late June to early November; Bullock 1986, de Ita- Martínez and Barradas 1986) is followed by changes in light availability. When the rainy season starts, water is abundant and light availability is reduced by foliage growth and cloud cover. At the middle of the rainy period, light availability near the forest floor is about one percent compared to the upper canopy (Barradas and Fanjul 1985; Lott *et al.* 1987; Barradas 1991). In contrast, during the dry season, when most of the plants lose their foliage remaining leafless until the next year, water supply is limited but plants receive more sunlight.

The dynamic of leaf production and abscission determine the formation and persistence of the tree canopy structure. In this sense, a specific structure of a tree is formed by successive natality and overlap of different leaf cohorts (Bazzaz and Harper 1977; Harper 1989). Therefore, the measurement of leaf production, longevity and the number of leaves present at each point in time, based upon

single individuals (belonging to different cohorts), can bring an idea of potential for carbon assimilation of the different groups of leaves (Williams et al. 1989, Ackerly 1993, Ackerly and Bazzaz 1995). Leaf longevity is an important life history trait related with plant responses to availability of light and other resources such as nutrients (Chapin 1980) and water (Sobrado 1993). Short leaf longevities are generally associated with highly productive environments in species with high growth rates. In high light environments of the tropical rain forest, leaf longevity of pioneer species are generally shorter than one year (often as short as two months), while leaf longevity of understory plants may be typically five years or more (Coley 1983; William *et al.* 1989).

Very little is known about leaf dynamics in tropical deciduous forest. The existing studies have evaluated the effects of water stress in adult deciduous trees (Reich and Borchert 1982, 1984, 1988), showing a strong correlation between phenology and water availability; and a negative relation between leaf longevity and leaf assimilation capacity (Mulkey et al, 1996). Another studies with plants from temperate seasonal broad-leaved forest in the northern Japan, documented relationships between leaf emergence, abscission and life-span with plant phenological traits (Kikuzawa 1983, 1984; Nitta and Oshawa 1997, Osada et al. 2001).

In the short rainy season of the tropical deciduous forest of Chamela Mexico, leaf production and longevity must play an important role for acquisition of enough resources to tolerate the dry period and survive until the next rainy period. Previous studies on plant responses to changes as nutrient availability (Huante *et al.* 1995, Alvarez 1999) and light intensity (Rincón & Huante 1993; Huante & Rincón 1998a,b), have demonstrated that seedlings species differ in its degrees of response to PFD in terms of biomass allocation and growth, showing a higher plasticity the fast-growing species and lower in slow-growing species. These responses represent the extremes of a gradient of responses exhibited by a high variety of species, where many intermediate responses can be found (Huante et al. 1995). In these sense, it is hypothesized that fast-growing species in high light intensity will present higher leaf initiation, and abscission rates and faster-leaf

turnover accompanied with lower leaf longevity, than the slow growing species in the same treatment. In low intensities of light, the species will have lower leaf initiation, abscission rates, and leaf turnover rates as well as longer leaf longevity. In this sense, a negative interspecific relationship between leaf production and leaf longevity is expected. The objective of this study is to assess the effect availability of light on leaf dynamics during early stages in their life cycle in four tropical deciduous species with different potential growth rates.

3.3 Materials and Methods

Site of study

This study was carried out at Chamela Biological Station on the Pacific Coast of Mexico, which is part of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve. The field station is located at 19° 30'N and 105° 03'W in the state of Jalisco, 2 km inland from the Pacific Coast of Mexico. The climate is in the driest end of the hot humid; with 24.9°C mean temperature and a highly seasonal pattern of precipitation (total annual average of 8 years (1977-1984) was 714 mm). Almost 92% of the annual rainfall occurs during the rainy season (185 days between June and October). The remaining 8% of rainfall occurs mainly in January (Bullock 1986; Barradas 1991). The variation in annual precipitation is mainly caused by uncommon storm events occurring well out of the rainy season (Bullock 1986, de Ita-Martinez & Barradas 1986).

The predominant vegetation in Chamela is the Tropical Deciduous Forest, a subset of seasonally dry tropical forest, in which a highly seasonal rainfall induces most plant species to drop their leaves as a drought-evasion mechanism. The phenology of the forest is strongly seasonal. It is very diverse in species composition and it is estimated that there are 749 species in 107 families (Lott 1993).

Species selection

Our study was conducted in four woody species of the tropical deciduous forest at "Chamela". The species studied were *Cochlospermum vitifolium* (Willd) Spreng. (Cochlospermaceae), *Cordia elaeagnoides* A.DC. (Boraginaceae), *Hintonia latiflora* Sessé et Moc. (Rubiaceae), and *Swietenia humilis* Zucc. (Meliaceae). The selection of these species was based upon two characteristics: growth form (tree) and previous studies of relative growth rates (RGR; Huante *et al.* 1995, Soriano 2003, Rincón *et al.* in review). *C. elaeagnoides* is a highly gregarious canopy tree of Mexican tropical dry forest and is a timber species (van Groenendael *et al.* 1996); *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* grows in disturbed sites (Pennington and Sarukhán 1998). These two species have been classified based on their high RGR and site of establishment as fast-growing species or early successional species. On the other hand, *H. latiflora* has a potential use as medicinal and ornamental plant. Finally *S. humilis* (mahogany) has been considered of high importance as timber species. This species is endangered in its natural area distribution due to degradation of its habitat. *H. latiflora* and *S. humilis* have been denominated as slow-growing species or late successional species.

Methods

Seeds were collected randomly from different adult trees at Chamela Biology Station and were germinated in humid pure silica sand at ambient temperature. Scarification with H_2SO_4 was used to promote synchronous germination. Six days after germination, seedlings were transplanted to 5 kg black plastic bags with pure silica sand mixed with 9 g/kg of 14-14-14 NPK fertilizer, after 70 days the plants were again fertilized with 3 g/kg of 14-14-14 NPK. Plants were watered to field capacity every day. The complete design consisted in four native species with six replicates per species in two light treatments (high and low), 48 plants in total. Species grew during 120 days in light conditions in a field greenhouse.

Greenhouse Conditions

The field greenhouse was 4 m high, with plastic screen on the walls and a transparent plastic cover on the top. The greenhouse was divided in two sections to create two light environments: high light (H) and low light (L). The section L had shade-mesh on the walls and roof. The Photon Flux Density (PDF) of each section was monitored with quantum sensor (LI-COR Lincon Neb), temperature (°C) and relative humidity (%) with a temperature-humidity probe (HMP 35AC, Vaisala Helsinki, Finland). Sensors were connected to a Datalogger (21X, Campbell Scientific, LTD., USA). The measurements were taken in both sections of greenhouse during the experimental period (May-Nov 2002). The average maximum midday PFD was 1141 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for H and 141 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for L while the ranges of temperature (°C) and percentage of relative humidity (%) in H were of 39.2 to 34.2 and 100 to 96.7, respectively. For L were of 40.1 to 34.5 and 93.7 to 90.2, respectively.

Leaf dynamic

The variables for measuring leaf dynamics were leaf initiation and abscission rates (LIR and LAR, respectively), leaf longevity and turnover. At the start of the experiment a numbered color-coded plastic ring was placed around the petiole of each leaf recently produced in all plants, to identify the number of each leaf on the plant. Newly produced and abscised leaves were recorded every day. Leaves were considered as produced when the leaf blade was totally expanded. Abscised leaves were harvested every day and their final age was recorded. All species were followed simultaneously in both treatments. Maximum leaf turnover (LTR_{max}) was calculated from quotient between maximum value of LIR and LAR, and the leaf turnover from the same quotient at the end of growth period (LTR_{end}). The relationship between leaf longevity and the maximum midday PFD received during its life span by species was fitted to a linear regression ($p < 0.05$) (Table Curve 2D program, Jandel Scientific software V.3).

Data Analysis

Curves (Table Curve 2D program, Jandel Scientific software V.3) of the number of leaves produced and abscised in the growth period, were fitted for each species in both treatments. From these curves the leaf initiation and abscission rates (LIR and LAR) of each species were calculated from the maximum slope. Parameter differences between light treatments (H and L) were tested by Student t-test ($p < 0.05$) in each species. Differences among species in each treatment were tested by ANOVA. The statistical analysis software used for the analysis was STATISTICA 6.0, Software V 5.

3.4 Results

Leaf production and abscission

In both treatments, all species showed an increase in the leaf production during the plant growth period. Under the H treatment, *C. elaeagnoides* and *H. latiflora* showed sigmoidal response trend ($r^2=0.95$ and $r^2=0.92$ respectively; Figure 1), and *C. elaeagnoides* showed a higher rate of leaf production than *H. latiflora*. *C. vitifolium* showed an exponential leaf production ($r^2=0.96$), but this behavior of leaf production was slower than the species mentioned previously. Only *S. humilis* showed a linear adjustment during all plant growth period ($r^2=0.94$), the behavior showed by this species was similar to the early phase of leaf production for *C. elaeagnoides* and *H. latiflora*. Under L treatment, *C. elaeagnoides*, *C. vitifolium* and *S. humilis* showed exponential production of leaves, but this leaf production was lower than in H treatment. Only *H. latiflora* showed a linear leaf production in L during all growth period (Figure 1).

In treatment H, all species showed leaf abscission while in L, but only *C. vitifolium* and *C. elaeagnoides* had abscised leaves in the growth period. In H, *C. elaeagnoides* began leaf abscission at 20 days, *C. vitifolium*, *H. latiflora* and *S. humilis* at 60, 80 and 100 days respectively. In L, *C. vitifolium* began leaf abscission at 50 days, while *C. elaeagnoides* at 100 days. Under H treatment, *C.*

elaeagnoides and *S. humilis* showed an exponential increase in leaf abscission ($r^2=0.88$ and $r^2=0.85$ respectively), meanwhile *C. vitifolium* and *H. latiflora* had a linear increase ($r^2=0.57$ and $r^2=0.65$ respectively). In this treatment, *C. elaeagnoides* began to show leaf abscission at 20 days, *S. humilis* after 95 days, *C. vitifolium* until 60 days of growth and *H. latiflora* after 80 days. Under L treatment, only *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* showed leaf abscission, both species showed an exponential increase ($r^2=0.84$ and $r^2=0.79$ respectively) the first species presented leaf abscission at 100 days and the second at 50 days (Figure 1, Table 1).

Total leaf production and abscission

At 60 days of growth, *H. latiflora* in H and L achieved the highest number of leaves, followed from high to low number of leaves by *C. elaeagnoides*, *C. vitifolium* and *S. humilis* treatment H (Figure 2). In L, *C. vitifolium* was the species that produced the major number of leaves; next in descending order were *H. latiflora*, *S. humilis* and finally *C. elaeagnoides* with only 7 leaves. At the end of this time, all species showed significant differences in the total leaf produced in both light treatments. At 120 days, under H, *C. elaeagnoides* achieved the highest number of leaves (198), followed by *H. latiflora*, *C. vitifolium* and *S. humilis* with 78, 47 and 36 of leaves, respectively. Under L treatment, *C. vitifolium* and *C. elaeagnoides* presented at end of the experiment only 24 and 23 leaves, respectively and *H. latiflora* and *S. humilis* with 17 and 16 leaves, respectively. At the end of this growth period, among species also showed significant differences in the total leaf produced in H and L. Between treatments, each species presented significant differences ($p<0.05$) in leaf production at the end of the growing period. The total leaf abscission was very low during all growth period under H treatment (Figure 3). *S. humilis* showed higher abscission of leaves in total than the others species, with a 25% of leaf abscission from 27 leaves produced in total, and *C. elaeagnoides* showed only a 5.05% of leaf abscission from 198 leaves produced in total. Under L treatment, *C. vitifolium* showed higher abscission of leaves with a

33.33% from 24 leaves than *C. elaeagnoides* with 21.74% from 23 leaves produced in total (Figure 3).

Maximum rate of leaf initiation and abscission

At 60 days, all species showed higher LIR in H than L, except *S. humilis* (Table 2). *C. vitifolium* and *C. elaeagnoides* in H had the highest LIR with two leaves every three days approximately. *S. humilis* in both treatments had the lowest LIR, however in L, *C. elaeagnoides* also showed the lowest LIR with one leaf every six days. At 120 days of growth under H, *C. elaeagnoides* showed the highest LIR with five leaves every day. Under H treatment, *C. elaeagnoides* had higher LIR at 120 days than at 60 days. In L, *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* had the highest LIR with a leaf production of one leaf every three days and *S. humilis* showed the lowest LIR in this treatment with only one leaf every ten days. LIR, between species in each light treatment at 120 days of growth period showed significant differences ($p < 0.05$; Table 2).

In H at 60 day, leaf abscission rate was only exhibited by *C. vitifolium* and *C. elaeagnoides*. *C. elaeagnoides* with only one leaf abscised every 11 days. At 120 days, in H, all species showed leaf abscission, while in L only *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* presented leaf abscission, with one leaf every two days and one leaf every six days, respectively (Table 2). Only *C. elaeagnoides* showed significant differences ($p < 0.05$) between light treatments at 120 days of growth.

Leaf longevity

Under H treatment, *H. latiflora* and *S. humilis* showed higher leaf longevity than *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium*. For *H. latiflora* and *S. humilis*, mean longevity ranged from 83.5 to 96.5 and from 86 to 90.5 days, respectively. Meanwhile, for *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium*, longevity ranged from 28.29 to 86 and from 52.75 to 78.5 days, respectively. Under L treatment, only *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* showed leaf abscission with longevity ranged from 79.5 to 87.25 and from 37 to 54 days, respectively.

A negative correlation between leaf longevity versus total leaf number ($r = -0.61$) was obtained under H treatment. The species with highest RGR (*C. elaeagnoides*) showed highest total leaf number but low leaf longevity and the species with the lowest RGR (*S. humilis*) showed the lowest total leaf number with highest leaf longevity. All species showed a significant negative relationship between PFD and leaf longevity ($p < 0.05$). In all species under H light treatment, inside of the crown of species, the leaf longevity decrease with increase PFD. In L, only *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* was obtained this trend (Figure 4).

Leaf turnover

Leaf turnover was obtained for the species that presented leaf abscission in both treatments. Each species had different period of maximum leaf turnover (LTR_{max}) per leaf abscised. In H, *C. elaeagnoides* showed the highest LTR_{max} with 50 leaves produced per leaf abscised during 10 days. *C. vitifolium* showed a LTR_{max} of 12 leaves every 12 days, meanwhile, *H. latiflora* had a LTR_{max} of 18 leaves in nine days, and *S. humilis* with LTR_{max} of four leaves in four days. Leaf turnover at end of growth period LTR_{end} was different to LTR_{max} . *C. elaeagnoides* had a leaf turnover reduction from LTR_{max} to LTR_{end} of 94% (three new leaves per one leaf death each six days). *C. vitifolium* had a leaf turnover reduction of 83% with a leaf production of two leaves by nine days, *H. latiflora* with a leaf turnover reduction of 44% with a leaf productions of 10 leaves per each leaf abscission during 10 days. For last, *S. humilis* showed the same leaf turnover in all growth period. Meanwhile, in L, the LTR_{max} for *C. elaeagnoides* was of six new leaves during 30 days and LTR_{end} was of two new leaves each six days. The last specie that showed the same leaf turnover in all growth period in this treatment was *C. vitifolium* with one new leaf by three days (Figure 5).

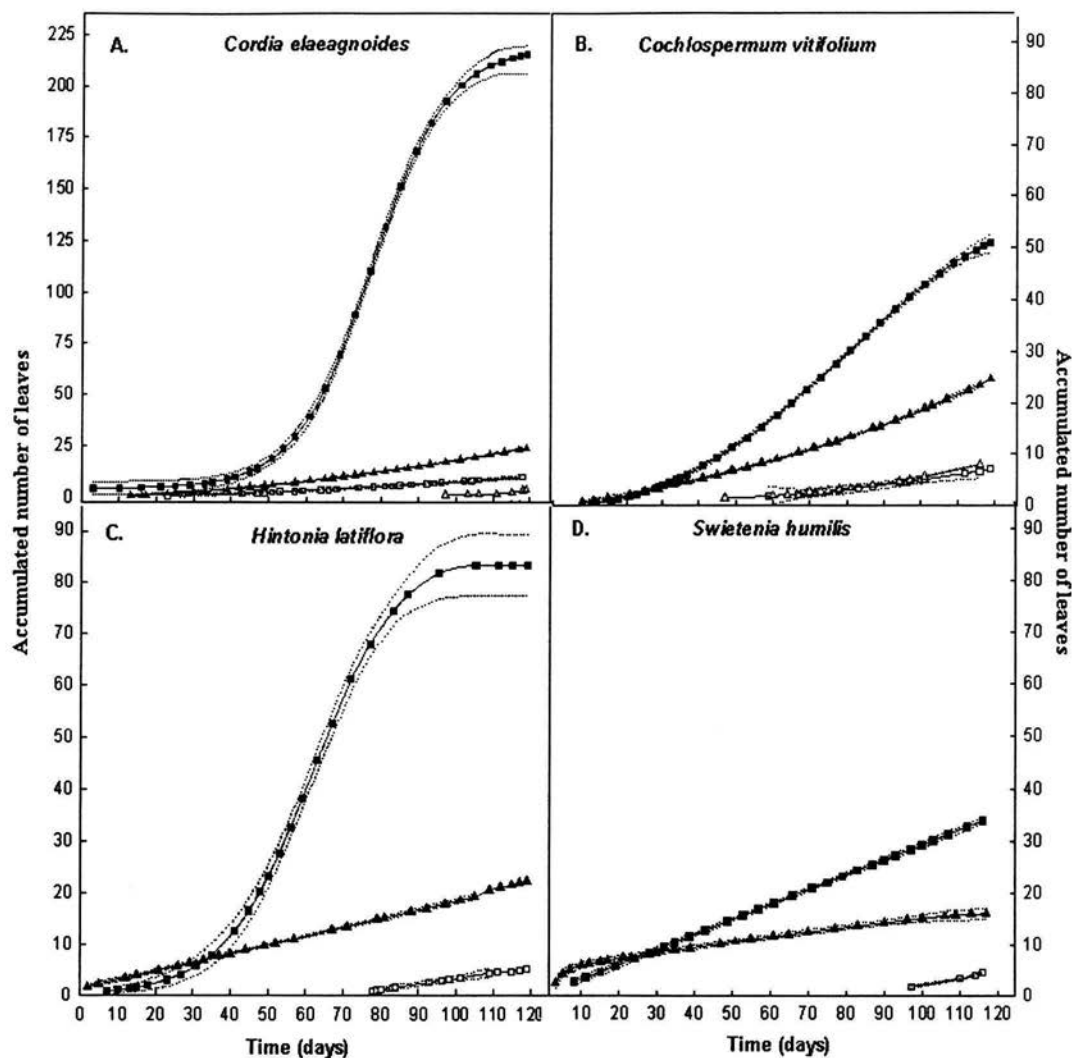


Figure 1. Adjusted curves of the accumulated number of leaves versus time by the species. Fitted lines ($p < 0.05$) show \blacksquare Leaf initiation, \square Leaf abscission in high light (H) and \blacktriangle leaf initiation and \triangle leaf abscission in low light (L) for **A.** *C. elaeagnoides*, **B.** *C. vitifolium*, **C.** *H. latiflora* and **D.** *S. humilis*. $n = 6$ repetitions by species and treatment.

Table 1. Fitted curves of leaf production and abscission versus time. * $p < 0.05$

Species	Treatment	Leaf production			Leaf abscission		
		Equation	r^2	Equation	r^2		
<i>C. elaeagnoides</i>	H	Sigmoid	$y = 4.07 + 214.16 / (1 + (-(x - 77.20) / 10))$	0.95 *	Exponential	$y = -0.26 + 0.004x^{1.60}$	0.88 *
	L	Exponential	$y = 0.009x^{1.64}$	0.93 *	Exponential	$y = 1.18 + 3.72x^{25.46}$	0.79 *
<i>C. vitifolium</i>	H	Exponential	$y = -45.84 + 39.46(-x / -125.28)$	0.95 *	Linear	$y = -13.15 + 0.14x + 394.85/x$	0.56 *
	L	Exponential	$y = -13.38 + 12.88(-x / -110.24)$	0.97 *	Exponential	$y = 0.81 + 1.23x^{2.78}$	0.84 *
<i>H. latiflora</i>	H	Sigmoid	$y = 86.61 / (1 + (-(x - 61.80) / 11.66))$	0.91 *	Linear	$y = -9.40 + 0.11x$	0.65 *
	L	Linear	$y = -0.25 + 0.16x$	0.96 *	-----	-----	----
<i>S. humilis</i>	H	Linear	$y = 0.28 + 0.28x$	0.94 *	Exponential	$y = -15.84 + 12.87x^{0.17}$	0.85 *
	L	Exponential	$y = 1.81x^{0.45}$	0.93 *	-----	-----	----

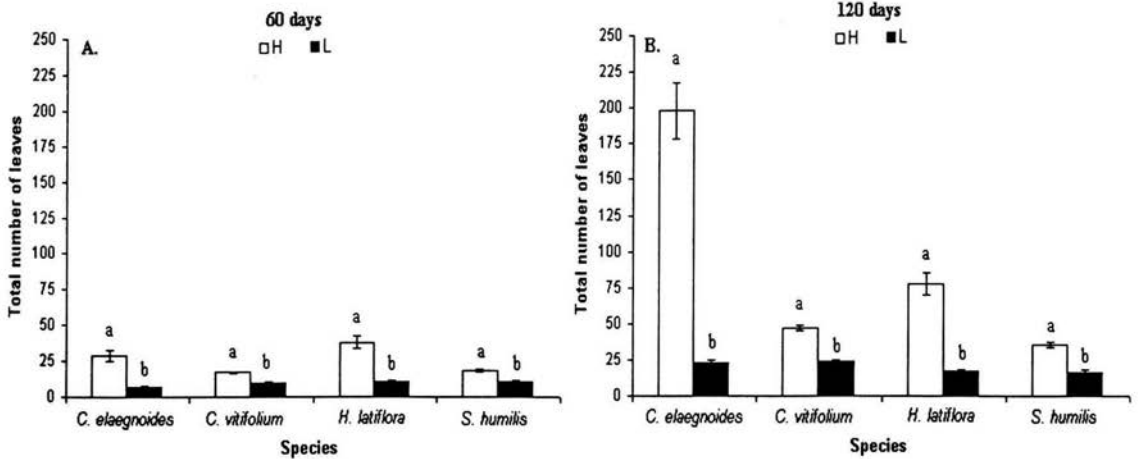


Figure 2. Total leaf production at **A.** 60 and **B.** 120 days of growth of the four woody species in both treatment of light intensity (H and L). The order of the species is according at RGR (fast at slow growing species). The letters show significant differences ($p < 0.05$) between treatments in each time by species. The lines in each bar are the standard error of the mean. $n = 6$ repetitions by species and treatment.

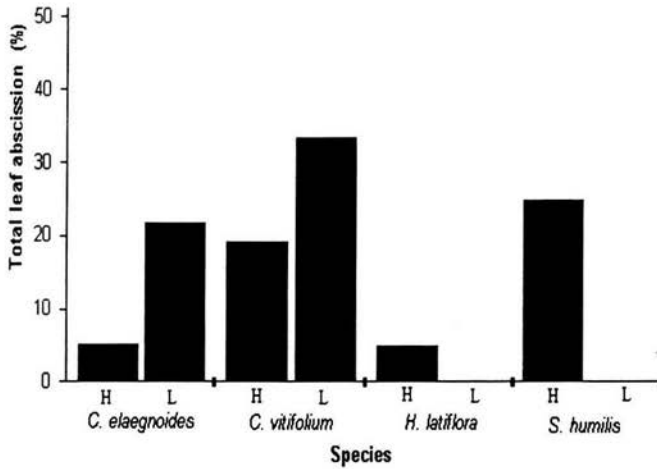


Figure 3. Percentage of leaf abscission for each species in both light treatments at end of the growth period (120 days). H = high light, L = low light. Under L treatment only *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* showed leaf abscission.

Table 2. Maximum leaf initiation rate (LIR) and leaf abscission rate (LAR) in four woody species in both treatments of light intensity (H and L), during the first 60 and 120 days of growth. The second file is the standard error. Order of the species was based on its relative growth rate (RGR) in accordance to Soriano 2003. * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$, *** $P < 0.0001$

Species	LIR (leaves day ⁻¹)				LAR (leaves day ⁻¹)			
	60 days		120 days		60 days		120 days	
	H	L	H	L	H	L	H	L
<i>C. elaeagnoides</i>	0.61 (0.010)	0.16*** (0.008)	5.34 (0.090)	0.33*** (0.005)	0.09 (0.01)	---	0.14 (0.002)	0.56* (0.003)
<i>C. vitifolium</i>	0.69 (0.02)	0.22*** (0.004)	0.66 (0.007)	0.33*** (0.005)	0.04 (0.60)	---	0.11 (0.040)	0.17 (0.004)
<i>H. latiflora</i>	1.20 (0.040)	0.32*** (0.020)	1.85 (0.050)	0.17*** (0.000)	---	---	0.12 (0.000)	---
<i>S. humilis</i>	0.28 (0.001)	0.18 (0.050)	0.28 (0.008)	0.10* (0.004)	---	---	0.27 (0.020)	---

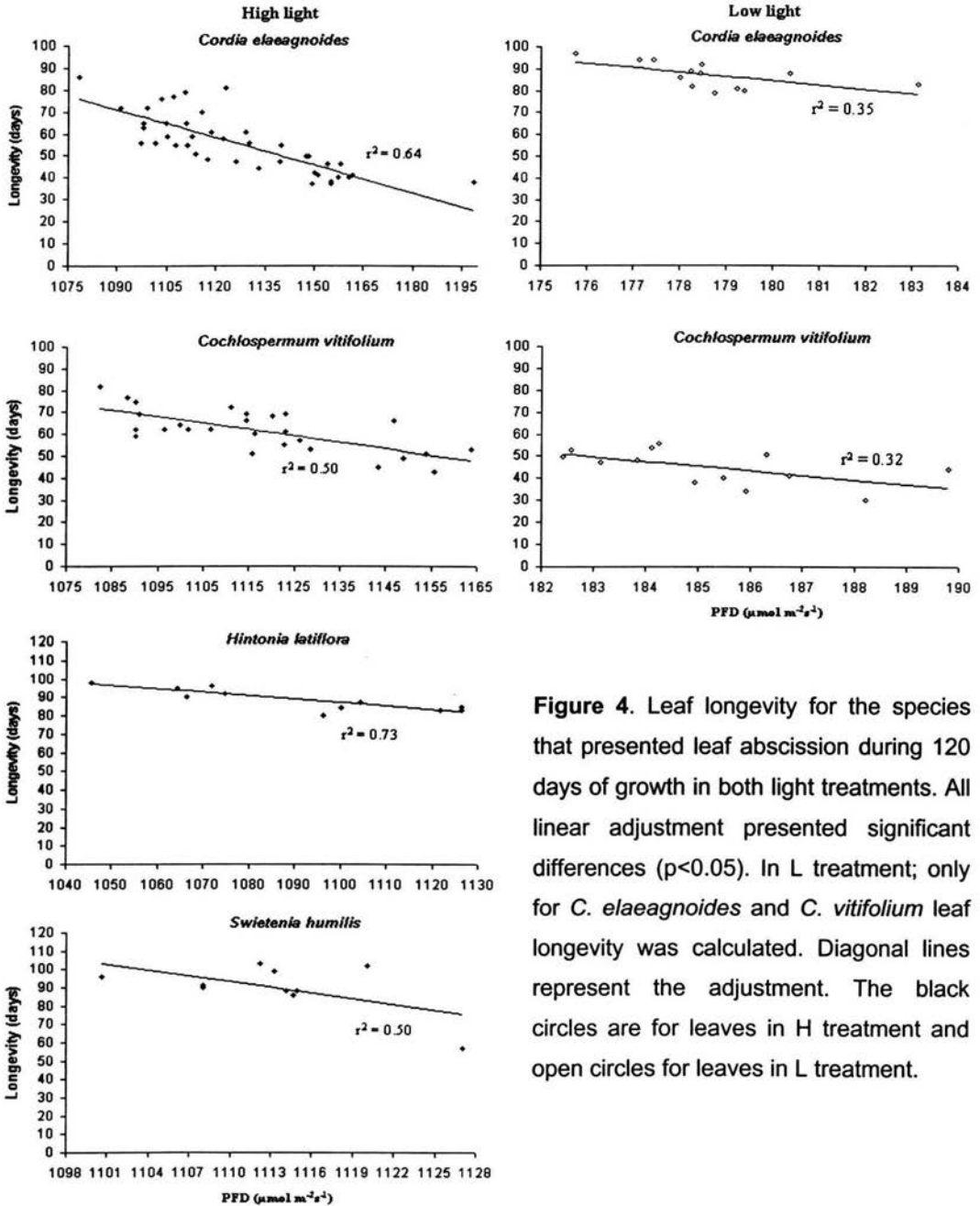


Figure 4. Leaf longevity for the species that presented leaf abscission during 120 days of growth in both light treatments. All linear adjustment presented significant differences ($p < 0.05$). In L treatment; only for *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* leaf longevity was calculated. Diagonal lines represent the adjustment. The black circles are for leaves in H treatment and open circles for leaves in L treatment.

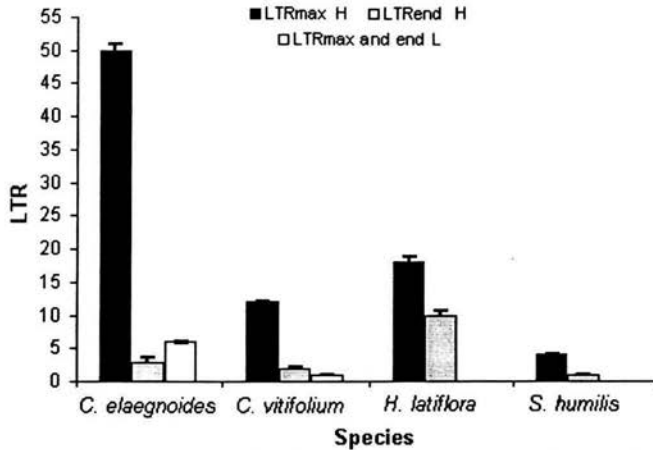


Figure 5. Leaf turnover (LTR) calculated as the proportion of LIR per one leaf abscised. LTR_{max} corresponds to the leaf turnover period when the species showed the maximum production of leaves. LTR_{end} is the leaf turnover exhibited by each species at the end of the growth period.

3.5 Discussion

Studies of leaf dynamics in tropical species have documented different conclusions. Chabot and Hicks (1982) reported that leaf production rate is higher in pioneer species than in non-pioneer species. Pioneer species tend to establish and grow in sites with abundant resources, such as the high light intensity found in the canopy gaps and exhibit a fast relative growth rate; meanwhile, non-pioneer species grow in sites with low resource availability (low light intensity), such as the forest understory and exhibit a low relative growth rate (Bazzaz 1979, Augspurger 1984, Chazdon et al 1996). Bentley (1979) and Bongers and Popma (1990) found a higher rate of leaf production in species associated to gaps than in those of the forest understory. Langenheim et al (1984) found higher leaf production in plants growing in high than in low light. However, the leaf initiation rate of seedlings of the fast-growing species *Heliocarpus appendiculatus* was not influenced by the light environment (Ackerly and Bazzaz, 1995). There was an influence of the light level on the leaf production of all the species studied, leaf production was always higher under high light; the species with the highest growth rate (*C. elaeagnoides*) had the highest leaf production and *S. humilis* with the lowest growth rate produced the lowest amount of leaves. *C. vitifolium* and *H. latiflora* exhibited intermediate leaf productions. This trend was also found for the rate of leaf initiation at 120 days. However, at 60 days, *H. latiflora* exhibited a higher leaf initiation rate than the fast-growing species *C. elaeagnoides*. This suggest a higher efficiency of *H. latiflora* to maximize the total plant carbon gain through the increase of the production of leaves during the early stages of growth, which coincide with the time with high light availability in its natural environment before canopy closure.

As hypothesized for the species studied and found in previous investigations, higher leaf abscission rates are shown in species with high leaf production rates (Bongers and Popma 1990, Osada et al. 2003); indeed, the species with the faster growth rate (*C. elaeagnoides* and *C. vitifolium*) started earlier leaf abscission than the other two species. However, in high light at 120 days, the leaf abscission rate of the slow growing species *S. humilis* was similar to

its leaf initiation rate, suggesting that *S. humilis* can grow in high light at the beginning of the rainy season when the canopy is leafless, but a prolonged time in high light is not a favorable environment for this understory late-successional species. In contrast, the leaf abscission rate of the fast growing species *C. elaeagnoides* in low light was higher than the leaf initiation rate, suggesting its intolerance to prolonged shaded conditions. This relationship between leaf production and abscission show the species leaf turnover, the slow-growing species have lower leaf turnover than fast-growing species (Shukla and Ramakrishnan 1984, Meave del Castillo 1987, Bongers and Popma 1990). This is also in agreement with the hypothesis that fast growing species compete for light with rapid growth and leaf turnover (Grime 1979; Bazzaz and Pickett 1980).

Previous studies conducted with tropical species (Chabot and Hicks, 1982, Williams et al. 1989, Bongers and Popma 1990, Ackerly and Bazzaz 1995), temperate herbs (Bazzaz and Harper 1977), and woody plants in deciduous broad-leaved forests (Kikuzawa 1989) have reported shorter leaf longevity in fast- than slow-growing species as well as lower leaf life span in plants growing in high than in low light. Our species with the highest relative growth rate *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* had lower average leaf longevity than the *S. humilis*, the species with the lowest growth rate. In high light *C. elaeagnoides* had shorter longevity than in low light, but *C. vitifolium* exhibited the opposite response, which may be related to the strong reduction of leaf initiation rate in L compared to H with a similar leaf abscission rate in both light conditions, as result this species show an extremely low leaf turnover in shaded conditions, which suggest that low light is a detrimental environment for *C. vitifolium*. As hypothesized there were a negative correlation between species leaf longevity and the number of leaves produced, however this correlation was no significant but relatively high ($r = -0.61$) owing mainly to the very low number of species tested (four).

Variation in leaf longevity within an individual crown has been also associated with the different light levels received as well as with the leaf structure and function, such as specific leaf area, hardness and carbon assimilation, among others (Williams et al 1989). For all the species studied, leaves that received lower PFD

had larger life spans and a lower specific leaf area has been reported for old compared with mature leaves (Soriano 2003), which suggest a leaf aging effect. Compared with species from the tropical rain forest, the tropical deciduous forest species confront a shorter growth period, with higher amount of diffuse light with dramatic changes in light generated by its vegetation structure and deciduous character, respectively. In addition, in tropical deciduous forest there is a large annual variation in the time required for canopy closure, data of photosynthetic active radiation taken at 20 cm of height from soil surface show that the transition period for the vegetation change from leafless to leafed after the arrival of rain is from 35 to 75 days (Barradas 1991). The growth and dynamic of leaf production of the species studied responded to these environmental conditions. At the beginning of the rainy period seed germination occurs, and the seedlings of most of the species experience high light conditions and a subsequently light reduction generated plant leaf production and the consequent canopy closure (Huante 1998a). All the species studied, including the understory species *S. humilis*, had a benefit from the high light level in the first 60 days, showing a high leaf production and high plant growth rate (Soriano 2003). After the 60 days of growth in this high light environment, the leaf abscission of slow-growing species increase and its leaf production decrease. In contrast, leaf production of fast-growing species was reduced and leaf mortality increase in low light. These responses suggest that in addition to the widely documented leaf dynamic in high versus low light for tropical species (Shukla and Ramakrishnan 1984, Meave del Castillo 1987, Bongers and Popma 1990, Ackerly and Bazzaz, 1995, Osada et al. 2003); the species from the tropical deciduous forest are influenced by the variations in light experienced in early stages of growth in its natural environment.

3.6 Acknowledgements

We thank to Diana Soriano, Inti Burgos, Irma Acosta and Gustavo Verduzco for valuable assistance. We thank the Estación de Biología Chamela (IB-UNAM) for research facilities. This study was funded DGAPA-UNAM IN232802-3 y NSF DEB 9981607.

3.7 Literature Cited

- 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. Pp.458
- Ackerly, D; Bazzaz, 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; 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.
- Álvarez, M. 1999. Nutrición mineral y componentes de la tasa relativa de crecimiento de ocho especies arbóreas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. Pp.
- Augspurger, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *J. Ecol* 72: 777-795.
- Barradas, V.L. 1991. Radiation Regimen in a Tropical Dry Deciduous Forest in Western Mexico. *Theoretical and Applied Climatology* 44: 57-64.
- Bazzaz F. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annu Rev Ecol Syst* 10:351-371.
- Bazzaz, F.A; Harper, J.L. 1977. Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. *New Phytologist* 78: 193-208.
- Bazzaz, FA; Picket, S. 1980. Physiological ecology of tropical succession a comparative review. *Annu Rev Ecol Syst* 11:287-310.
- Bentley, B.L. 1979. Longevity of individual leaves in a tropical rain forest understory. *Ann Bot* 43:119-121.
- Bongers, F; Popma, J. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain –forest species. *Oecologia* 75:625-632.
- Bongers, F; Popma, J. 1990. Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to gaps. *Oecologia* 82: 122-127.

- Bongers, F; Popma, J; Iriarte-Vivar, S. 1988. Response of *Cordia megalantha* Blake seedlings to gap environments in tropical rain forest. *Functional Ecology* 2:379-390.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and Trends in the south coastal Region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics and Bioclimatology B* 36: 297-316.
- Caldwell, M.M, Pearcy R.W. 1994. Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and belowground.
- Chabot, B. y D. Hicks. 1982. The ecology of the leaf life span. *Annual Reviews Ecology Systematic* 13: 229-259.
- Chazdon, R.L. 1998. Sunflecks an their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63
- Chapin III, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- Chazdon R, Pearcy, R; Lee, D; Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In Mulkey S, Chazdon R, Smith A (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman Hall, New York, pp5-55
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209-233.
- De Ita – Martínez, C; Barradas, V.L. 1986. El clima y los patrones de producción agrícola en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biotica* 11, 237-245.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12[Suppl]:47-55.
- Fanjul, L; Barradas, V.L 1985. Stomatal behaviour of two heliophile understory species of a tropical deciduous forest in Mexico. *Journal of Applied Ecology* 22, no. 3, pp. 943-954
- Grime, J P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes* . Wiley, Chishester.

- Harper, J.L. 1989. Canopies as populations. En: Plant canopies: their growth, form and function. Rusell, G; Marshall, B; Jarvis, P.G. Cambridge University Press, Cambridge. P.p 105-128
- Huante, P; Rincón E; Acosta, I. 1995. 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. 1998a. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-66.
- Huante, P; Rincón, E; Chapin III, F.S. 1998b. Effects of changing light availability on nutrient foraging in tropical deciduous tree-seedlings.
- Kikuzawa, K. 1989. Ecology and evolution of phenological pattern, leaf longevity and leaf habit. *Evolutionary Trends in Plants* 3: 105-110.
- Kikuzawa, K. 1983. Leaf survival of woody plants deciduous broad-leaved forest. 1.Tall trees. *Canadian Journal of Botany* 62:2133-2139.
- Kikuzawa, K. 1984. Leaf survival of woody plants deciduous broad-leaved forest. 2.Small trees and shrubs. *Canadian Journal of Botany* 62:2551-2556.
- Langenheim, J.H; Osmond, C.B; Brooks, A; Ferrar, P.J. 1984. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. *Oecologia* 63:215-224.
- Lott, E.J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco, Mexico. *Occ Pap Calif Acad Sci* 148:1-60.
- Lott, E.J; S.H. Bullock, J.A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- Martínez-Ramos, M 1985. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. No. 54. Pp 179-224.
- Meave del Castillo, J. A. 1987. Longevidad de las hojas de tres especies de árboles de Selva Tropical Húmeda. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Montgomery, R.A; Chadzon, R.L. 2002. Light gradient partitioning by tropical seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165-174.

- Mulkey, S.S; Chazdon, R.L; Smith, A.P. 1996. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman Hall, New York.
- Nitta, I; Ohsawa, M. 1997. Leaf dynamics and shoot phenology of eleven warm-temperate evergreen broad-leaved trees near their northern limit in central Japan. *Plant Ecology* 130:71-88.
- Osada, N; Takeda, H, Furukawa, A; Awang, M. 2001. Leaf dynamics and maintenance of tree crowns in a Malaysian rain forest stand. *Journal of Ecology* 89:774-782.
- Osada, N; Takeda, H; Kitajima, K; Pearcy, W. 2003. Functional correlates of leaf demographic response to gap release in saplings of a shade-tolerant tree, *Elateriospermum tapos*. *Oecologia* 137: 181-187.
- Pennington, T.D; Sarukhán, J. 1998. Árboles tropicales de México. UNAM-FCE, México, D.F.
- Reich, P.B; Borchert, R.1982. Phenology and Ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63(2): 294-299.
- 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; Borchert, R.1988. Changes with leaf age in stomatal function and water status of several tropical tree species. *Biotropica* 20(1): 60-69.
- Rincón, E; Huante, P. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees* 7:202-207.
- Shukla, R.P; Ramakrishnan, P.S. 1984. Leaf dynamics of tropical trees related to sucesional status. *New Phytologist* 97:697-706.
- Sobrado MA. 1993. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia* 96: 19-23.
- Soriano, D. 2003. Importancia de la tasa de asimilación neta, el área foliar específica y el cociente de peso foliar en la determinación de la tasa relativa de crecimiento de 5 especies arbóreas de la Selva Tropical Caducifolia de Chamela Jalisco, México. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México, Puebla. Pp 106.

- Van Groenendael, JM; Bullock, SH; Pérez-Jiménez, LA. 1996. Aspects of the population biology of the gregarious tree *Cordia elaeagnoides* in Mexican tropical deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 12, no. 1, pp. 11-24.
- Vázquez-Yanes C, Orozco-Segovia A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest In: Medina E, Mooney HA; Vazquez-Yanes C (eds) *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Junk. The Hague, pp 37-50.
- Whitmore, T.C. 1984. *Tropical rain forest of the fast east*. Second edition. Clarendon Press, Oxford, UK, pp 352
- Williams, K; C.B. Field y H.A. Mooney. 1989. Relationships among leaf construction cost leaf longevity, and light environments in rain-forest plants of the genus *Piper*. *American Naturalist* 133: 198-211.

4. LIGHT AND LEAF AGE EFFECT IN THE PHOTOSYNTHETIC RESPONSES OF FOUR WOODY SPECIES FROM A TROPICAL DECIDUOUS FOREST IN MEXICO

4.1 Abstract.

The influence of the individual leaf light and leaf age in the photosynthetic responses within of the shoots, susceptibility to photoinhibition and leaf dynamics was studied in four tropical deciduous forest species: *Cordia elaeagnoides*, *Cochlospermum vitifolium*, *Hintonia latiflora* and *Swietenia humilis* in contrasting light environments. Measurements of maximum CO₂ assimilation (A_{max}), dark respiration (R_d), stomatal conductance (g_s), water use efficiency (WUE), daily quantum input (DQI) and chlorophyll fluorescence were made. Leaf initiation and abscission rates were obtained to calculate its leaf turnover. The highest A_{max} , g_s and R_d were showed by the fast-growing species at high light environment (H); opposite responses were exhibited by slow-growing species in L. In all the species the leaves at maximum expansion (L_{mf}) had higher g_s and A_{max} than young (L_{yng}) and senescent leaves (L_{snt}), in both light environments, but the differences in magnitude of response was lower among leaf ages in low light (L) than in high light (H) as a result of the limiting light conditions experienced in shade environments. The L_{yng} of the species studied had the highest R_d ; meanwhile the lowest R_d was registred by L_{snt} and L_{mf} . In H exists a decline in WUE with leaf age from fully expanded to L_{snt} , the L_{mf} had the highest WUE. In L, WUE did not changed with leaf age, except for the L_{mf} of the slow-growing species *S. humilis*, with high WUE. The main effect of photoinhibition (F_v/F_m ratios < 0.8) occurred in L_{snt} of *C. vitifolium* and *C. elaeagnoides* in H and L as well as in L_{snt} of *S. humilis* when grow in H. The main effect of photoinhibition occurred in L_{snt} of *C. vitifolium* and *C. elaeagnoides* in H and L light as well as in L_{snt} of *S. humilis* when grow in H. L_{snt} were less efficient to compensate internally for very short spots of excess of energy. The fast-growing species *C. elaeagnoides* in H showed the highest leaf production, a low leaf

abscission and the highest leaf turnover. The leaves with short life span have a high A_{\max} with low R_d and are highly efficient in the WUE. A contrasting response was exhibited by the slow-growing species *S. humilis*, with high production of leaves with high A_{\max} in H, but with high R_d and very similar leaf production and mortality rates. The heterogeneity of responses was due to combination of differences along the shoot due to leaf age and light availability.

Key words: photosynthesis, leaf age, leaf turnover, stomatal conductance, tropical deciduous forest.

4.2 Introduction.

Studies conducted in species from the tropical forests, have documented the relevance of the light availability on plant survival and growth (Augspurger 1984, Chazdon 1988, Oberbauer et al. 1988, 1989, Chazdon 1992, Caldwell and Pearcy 1994, Kitajima 1994, Chadzon et al 1996). In general, the responses to different light environments vary widely among species. Two contrasting plant responses to light have been identified, shade-tolerant species or non-pioneers which establish in sites with low light and have low growth rate and shade-intolerant species or pioneers (fast-growing species), which cannot survive for long time in the forest understory but in high light intensity show high relative growth rate (Bazzaz and Pickett 1980, Swaine et al 1988, Agyeman 1999). Between these contrasting groups a wide variety of intermediate responses may be expected especially in highly diverse systems as the tropical forests (Martínez-Ramos 1985, Huante et al 1995).

The high and low photosynthetic rate showed by fast- and slow-growing species respectively has been wide documented (Woods and Turner 1971, Bazzaz 1979, Chazdon 1992, Walters et al. 1993, Sipe and Bazzaz 1994, Bazzaz 1996, Bassow and Bazzaz 1997, Valladares et al 1997). However, fewer attention have received the leaf responses to different light environments during its leaf life span, in which the leaf experience changes in photosynthetic capacity generated by both: changes in leaf age and in the light received, these two factors are very difficult to separate because older leaves are generally located in lower positions in the canopy and are consequently also shaded (Oren et al 1986; Hikosaka et al 1993, Ackerly and Bazzaz 1995).

It has been reported that sun leaves of the upper layers of the crown had a potential risk for photoinhibition as demonstrated by the high photon flux density received and by the decline of photosynthetic efficiency or F_v/F_m ratio (Demming-Adams and Adams 1992, Long et al. 1994); in general, photoinhibition is considered when F_v/F_m ratio is lower than 0.8 (Valladares and Pearcy 1999) or 0.83 (Walker and Osmond 1986, Hunt 2003) On the other hand, the sun leaves are

more efficient to use the prevailing high light intensities for carbon gain while avoiding a possible reduction in photosynthetic performance as a result of photoinhibition (Boardman 1977). In sun leaves of a wide variety of shade-intolerant species, it has been reported that maximum assimilation of CO₂, dark respiration, and foliar nitrogen content decrease with increasing leaf age (Teskey et al. 1984, Sestak et al. 1985, Zotz and Winter 1994); however, maximum assimilation of CO₂ and dark respiration are also typically lower in shaded than in sunny foliage (Boardman 1977, Nielsen et al. 1988). This decline in photosynthesis is part of an integral response of the plant to shade acclimation (Kitajima et al. 1997, Valladares et al. 1997), which was considered by Field (1983, 1987) as an adaptive effect to the shaded environment rather than an inevitable consequence of aging. However, it is still poorly known how plants integrate its physiological responses in relation to the light environment and to its leaf dynamic (leaf production, age changes and longevity) and how these responses change among species with different capacities.

In this study we evaluate the relationship between photosynthetic responses and leaf age in plants growing under two contrasting photon flux densities (PFD), the susceptibility of those leaves to show photoinhibition when exposed to high levels of light; as well as the relationship of these responses with the patterns of leaf production and abscission in four woody species with different potential growth rates. We expect a higher photosynthetic, leaf production and abscission rates and lower leaf longevity in plants growing in high PFD in leaves with maximum leaf expansion and in fast-growing species. Photoinhibition is expected in shaded leaves of fast-growing species when exposed to high light. These responses will influence the plant leaf turnover (production vs mortality) to balance its internal resources to obtain the maximum benefit of its environment (efficiency) and to maximize its growth rate.

4.3 Materials and Methods

Study Site

The study was conducted in a field greenhouse located in an open area of a seasonal deciduous forest in Chamela Jalisco, México, (19° 30'N, 105° 03'W), less than 2 km inland from the Pacific Coast of Mexico. The climate in this region is the driest end of the hot-humid AwO(x')l" (García 1981) with 24.9°C of mean temperature and with a highly seasonal pattern of precipitation (total annual average of 8 years (1977-1984) was 714 mm). Almost 92% of the annual rainfall occurs during the rainy season (June and October). The remaining 8% of rainfall occurs mainly in January (Bullock 1986; Barradas 1991). The variation in annual precipitation is mainly caused by uncommon storms events occurring well out of the rainy season (Bullock 1986, de Ita-Martínez & Barradas 1986).

The predominant vegetation in Chamela is the Tropical Deciduous Forest, a subset of seasonally dry tropical forest, in which a highly seasonal rainfall induces most plant species to drop their leaves as a drought-resistance mechanism. The phenology of the forest is strongly seasonal. It has a very diverse plant species composition, an estimated of around 1120 in 544 genre of 124 families in area of 350 km² (Lott 1993).

Methods

Species selection was based on previous growth and leaf dynamics studies (Huante et al 1995, Huante and Rincon 1998, Gomez 2001), and leaf longevity (Chapter 3), which are listed in Table 1.

Mature seeds were collected from at least ten different adult trees at Chamela Biological Station and were germinated in humid pure silica sand at ambient temperature. When needed scarification with H₂SO₄ was used to promote synchronous germination. Six days after germination, seedlings were transplanted to 5 kg black plastic bags with humid pure silica sand mixed with 45 g. of continuous release fertilizer 14-14-14 NPK at the beginning of the experiment, and

again after 70 days. The plants were watered to field capacity every day during the whole experiment. The complete design consisted in four native species per two light treatments (high and low) per six replicates per species and per treatment, a total of 48 plants per species in both treatments of light. Plants growth period was 120 days.

Environmental conditions in the field greenhouse

The field greenhouse was 4 m high, with plastic screen on the walls and a transparent plastic cover on the top. The greenhouse was divided in two sections to create two light environments: high light (H) and low light (L). The section L had shade-mesh on the walls. The Photon Flux Density (PFD) of each section was monitored with quantum sensor (LI-COR, Lincon. Neb), temperature (°C) and relative humidity (%) with temperature-humidity probe (HMP 35AC Vaisala Helsinki, Finland) sensors were connected to a Datalogger (21X, Campbell Scientific, USA). The measurements were taken in both sections of greenhouse each 15-s interval during the experimental period (May-Nov 2002). The average maximum midday PFD was 1141 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for H and 141 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for L while the ranges of temperature (°C) and percentage of relative humidity (%) in H were of 39.25 to 34.18 and 99.9 to 96.7, respectively. For L were of 40.1 to 34.54 and 93.7 to 90.21, respectively.

Leaf production and abscission

From leaf production and abscission data reported on Chapter three, we calculated, leaf initiation and abscission rates (LIR and LAR) per species between 90 to 120 days of plant growth. This time period corresponds to the period where the physiological measurements described below were made. LIR and LAR in each species were calculated from the slope in the maximum value of the adjusted curves (Table Curve 2D program, Jandel Scientific software V.3). Leaf turnover per species was calculated as the quotient between LIR and LAR values.

Daily Quantum Input per leaf

Photon Flux Density (PFD) at leaf surface was recorded continuously during one day to obtain Daily Quantum Input (DQI) in leaves of different leaf ages. Two leaves belonging to each leaf age per species were selected for PFD measurements: young leaves (L_{yng}) recently produced, leaves at maximum expansion (L_{mf}) and senescent leaves (L_{snl}) (when the leaf was on the verge of falling). PFD was sensed with leaf-mounted photodiodes (GaAsP model G1118, Hamamatsu Corporation, type G2711-01, Japan) (Barradas 1994) connected to a datalogger (21X, Campbell Scientific, USA). Prior to PFD measurements, photodiodes were calibrated in full sun ($1100\text{--}2100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) and diffuse shade light ($80\text{--}110 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) using quantum sensors (Li-190SA, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA). PFD measurements were monitored on a sunny day, from 0600 h to 1900 h solar time at 15-s intervals. The lightweight sensors did not alter leaf orientation and inclination, so leaves had complete freedom movements.

Photosynthetic light curves

Immediately after measurements of DQI, photosynthetic light curves per unit leaf area were obtained for *C. vitifolium*, *C. elaeagnoides* and *S. humilis* in two intact leaves per leaf age, during measurements CO_2 assimilation rate per unit area (A), stomatal conductance (g_s) and transpiration per unit of area (E) were obtained and the water use efficiency (WUE) was calculated. Measurements were made with a portable infrared gas analyzer for CO_2 (CIRAS-1 with PLC-B cuvette; PP Systems, Version 4.4, Hitchin, UK), the light source was a halogen lamp (Philips 12 V 20 W) using neutral density filters to adjust the photosynthetic photon flux density (PFD). The leaves selected for measurements of photosynthetic light curve were the same used for DQI; actually, the same region of the leaf was used. Photosynthetic capacity was measured following step-wise increments each $25 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, from zero until $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ of light level to ensure saturation while avoiding photoinhibition. During measurements, chamber CO_2 concentration was maintained within the range from 360-330 (mean 343 ± 4 ppm), leaf temperatures

ranged from 29.1 to 31.7 (mean $30.1 \pm 1^\circ\text{C}$), and relative humidity in the chamber ranged from 75.3 to 85.7% (mean of 80%). The responses of A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) to PFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) were introduced in a Photon Assistant (Version 1.1.2, Dundee Scientific; Scotland) software, where the data could be modeled by a non-rectangular hyperbola expressed as a quadratic equation by Prioul and Chartier (1977).

$$A = \frac{\Phi Q + A_{\max} - \sqrt{(\Phi \cdot Q + A_{\max})^2 - 4 \cdot \Phi \cdot Q \cdot K \cdot A_{\max}}}{2k} - R_d$$

Where A = CO_2 assimilation in $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Q = PFD ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),

Φ = apparent quantum efficiency, initial slope of the responses curve to the light.

A_{\max} = maximum assimilation (CO_2 assimilation in $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),

R_d = dark respiration.

H. latiflora had leaves fairly small (< 2.5cm of diameter) and hence rather difficult to measure with the portable gas analyzer, thus the photosynthetic efficiency was measured with a FMS-2 Field Fluorescence Monitoring System (Hansatech, King's Lynn, UK) in two intact leaves per leaf age. We made spots diurnal course of electron transport rate (ETR) from 06:30 h at 19:00 h.

Photoinhibition

Once made the photosynthetic light curves, a dark adaptation clip was set in the same place of the leaf for 10 min (a sufficient determination of time to dark exposition to allow complete reoxidation of the photosystem II (PS II) reaction centers and thus to know the sensitivity of leaves). From maximum (PSII) efficiency (F_v/F_m – fluorescence yield/maximum fluorescence yield) the leaves sensitivity to the photoinhibition was measured ($F_v/F_m < 0.83$) (Björkman y Demming 1987) using a FMS-2 Field Fluorescence Monitoring System (Hansatech King's Lynn,

UK). All these measurements were also made for *H. latiflora* leaves after of spots diurnal course of ETR.

Data analysis

Significant differences between light treatments in each parameter evaluated per species were calculated by a student "t" test ($p < 0.05$). Significant differences among leaf ages by species and among species, separately, for each of the parameters obtained from photosynthetic light curves and DQI were tested by an analysis of variance ($p < 0.05$). Log-transformed data were used when needed to meet the assumptions of the analysis.

4.4 Results

Leaf production and abscission

In H treatment, *C. elaeagnoides* and *H. latiflora* showed the highest and the lowest LIR respectively, meanwhile, under L treatment, *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* showed the highest and *S. humilis* the slowest LIR. *C. vitifolium* showed non-significant differences between treatments ($p > 0.05$). The highest LAR in H was exhibited by *S. humilis* followed by *C. elaeagnoides* > *H. latiflora* > *C. vitifolium*. In L LAR for *C. elaeagnoides* was higher than *C. vitifolium*, the other two species did not abscised leaves. LAR in *C. elaeagnoides* was higher in H than L and non-significant different for *C. vitifolium* ($p > 0.05$) (Table 2).

In H treatment, leaf turnover was higher in the fast-growing species *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* than in the slow-growing species *S. humilis* (Table 2). *C. elaeagnoides* reached the highest leaf turnover with six new leaves per each leaf abscission in nine days, meanwhile *S. humilis* obtained the lowest leaf turnover with one new leaf per leaf abscised in six days. Under L treatment, only in the fast growing species was possible to obtain leaf turnover values. *C. elaeagnoides* and *C. vitifolium* produced one and two leaves per leaf abscised in three days approximately.

Photosynthetic light curves, g_s and WUE

The trend in the photosynthetic light curves was similar in all species, CO₂ assimilation increased as photon flux density did, reaching the maximum CO₂ assimilation in mature compared with young and senescent leaves for both light treatments. Mature leaves of all species had a significant higher A_{max} in H than L, but no significant differences between treatments was exhibited by young leaves and a mixed response was showed by the senescent leaves, in which photosynthesis was lower in H than L for *C. elaeagnoides* and *S. humilis* and higher in H than L for *C. vitifolium* (Fig. 1, Table 3).

Species differ in the R_d exhibited between light treatments and leaf ages. Under H treatment, in general R_d showed significant differences among the three leaf ages in all species, showing L_{yng} the highest R_d value (Table 3), followed by L_{snt} for the fast-growing species and the L_{mf} for the slow-growing species *S. humilis*. In H treatment, the species showed non-significant differences in the R_d and A_{max} for L_{yng} and L_{snt} , in L_{mf} , A_{max} showed non-significant differences among species (Table 4).

As under H, in the L treatment, R_d showed significant differences among the three leaf ages, showing the L_{yng} the highest values for all species (Table 3). In L treatment, the species showed significant differences in A_{max} but not in R_d for L_{yng} and L_{snt} ; in the L_{mf} , R_d showed non-significant differences among species (Table 4). In both light treatments, *H. latiflora* showed higher ETR in L_{mf} than in L_{snt} and L_{yng} , but between L_{yng} and L_{snt} showed non-significant differences in ETR (Figure 2). Between treatments, only the L_{mf} showed significant differences in ETR (Figure 2).

Light treatments had a significant influence in the water use efficiency of the species, in all species WUE was higher in L than in H but only for L_{snt} , the other leaf ages did not show significant effect in WUE (Table 3). In both light treatments stomatal conductance was significantly higher in L_{mf} , followed by $L_{yng} > L_{snt}$, except for *S. humilis* in low light where $L_{yng} < L_{snt}$. The water use efficiency (WUE) in high light had the highest values in the L_{mf} , than L_{yng} and L_{snt} . In L, the WUE for all species showed non-significant differences among leaf age (Table 3).

Daily quantum input

In both H and L treatments, daily quantum input (DQI) at leaf surface was different among leaf ages (Figure 3). In H, L_{mf} exhibited the received highest DQI in *C. elaeagnoides*, L_{yng} in *C. vitifolium* and both L_{mf} and L_{snt} for *S. humilis* and *H. latiflora* (Figure 3), in all species the lowest DQI were received by L_{snt} . The A_{max} by L_{mf} was always the highest in all species (Figure 1). In L, the leaves of the different species received similar DQI regardless leaf age, except for *H. latiflora*, in which L_{snt} received lower DQI than L_{yng} and L_{mf} . Considering the highest value of DQI received by the different leaf ages by species as 100%, young leaves of *C. elaeagnoides* received 38% and L_{snt} 72% of DQI lower than L_{mf} . For *C. vitifolium* L_{mf} and L_{snt} received 50% respectively lower DQI than L_{yng} . In *S. humilis* there was a reduction of DQI of 20% (L_{yng} to L_{mf}) and 80% (L_{yng} to L_{snt}) and *H. latiflora* there was a reduction of DQI of 4 % (L_{mf} to L_{yng}) and 96 % (L_{mf} to L_{snt}). Under L treatment, the leaves received less than 88% of full sun even (Figure 3).

Photoinhibition

Under H treatment, only *C. vitifolium* showed sensitivity to photoinhibition in the three leaf ages after the saturating beam with values lower than 0.83 ($F_v/F_m = L_{yng}$ 0.79, L_{mf} 0.74, L_{snt} 0.66). L_{snt} of *S. humilis* and *C. elaeagnoides* also showed photoinhibition ($F_v/F_m = 0.72$ and 0.75 respectively) but not the other leaf ages. Under L treatment, L_{snt} of *C. elaeagnoides* *C. vitifolium* showed sensitivity to photoinhibition ($F_v/F_m = 0.72$ and 0.50 , respectively). L_{yng} of *C. vitifolium* were slightly photoinhibited ($F_v/F_m = 0.82$) (Figure 4).

Table 1. Species studied arranged in order decreasing of relative growth rate (RGR) (Huante et al 1995, Soriano 2003). Nomenclature of the species is in accordance with Lott (1993). In addition of growth form, growth velocity and leaf arrangement (Pennington and Sarukhán 1998). Leaf longevity data was obtained from chapter three under two light environments.

Species	Family	Growth Form	Successional status	Growth rate (g g ⁻¹ d ⁻¹)	Leaf arrangement	Leaf longevity (days)	
						H	L
						Mean ±SE	
<i>Cordia elaeagnoides</i> A.DC	Boraginaceae	Tree	Early	0.090	Spiral	57±5.3	86±2.3
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd) Spreng	Cochlospermaceae	Tree	Early	0.088	Spiral	62±9.2	47±2.1
<i>Hintonia latiflora</i> Sessé et Moc.	Rubiaceae	Tree	Late	0.082	Opposite	90±3.0	----
<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	Meliaceae	Tree	Late	0.066	Spiral	81±2.8	----

Table 2. Leaf initiation and abscission rates (LIR and LAR, respectively) and leaf turnover for each abscission leaf during the period of measurement of photosynthetic light curves (last phase of growth period (90–120 days), for the four species in both light treatments. The last column indicates the student-t test between LIR and LAR for each treatment. Species arrangement is in increasing order of growth rate (Soriano 2003).

Species	LIR (leaves day ⁻¹)		LAR (leaves day ⁻¹)		LTR (new leaves per one leaf abscised)		t – student between LIR and LAR	
	H	L	H	L	H	L	HH	LL
	mean ± SE	mean ± SE	mean ± SE	mean ± SE				
<i>C. elaeagnoides</i>	0.69 ± 0.022	0.32 ± 0.001	0.13 ± 0.002	0.35 ± 0.070	6 day ⁻⁹	1 day ⁻³	***	NS
<i>C. vitifolium</i>	0.33 ± 0.017	0.33 ± 0.001	0.11 ± 0.001	0.15 ± 0.019	3 day ⁻⁹	2 day ⁻³	***	*
<i>H. latiflora</i>	0.11 ± 0.000	0.17 ± 0.000	0.12 ± 0.000	---	1 day ⁻⁹	---	NS	---
<i>S. humilis</i>	0.29 ± 0.000	0.08 ± 0.001	0.22 ± 0.039	---	1 day ⁻⁶	---	**	---

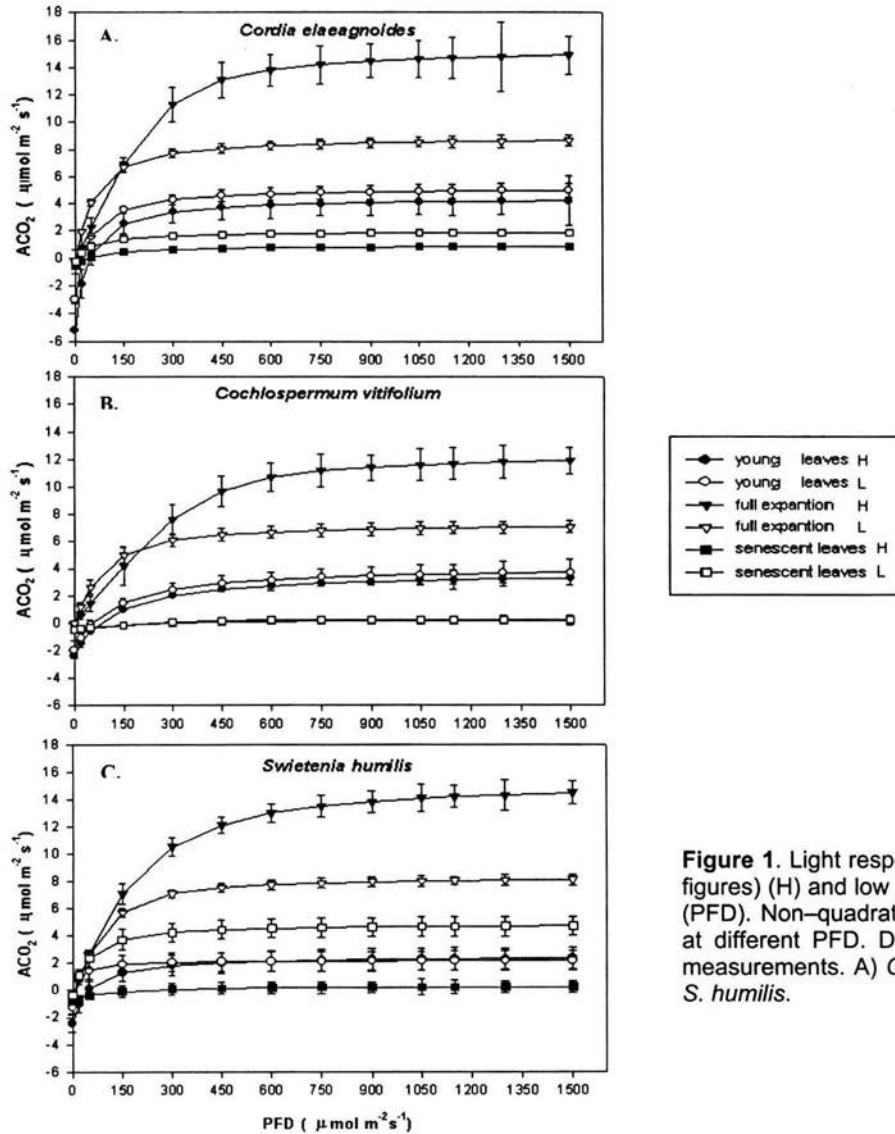


Figure 1. Light response of photosynthesis for high (closed figures) (H) and low (opened figures) (L) photon flux density (PFD). Non-quadratic hyperbolas were fitted to the means at different PFD. Data points are the mean \pm SE of six measurements. A) *C. elaeagnoides*, B) *C. vitifolium* and C) *S. humilis*.

Table 3. Parameters determined by fitting data to the model function of photosynthetic light curve, expressed as a quadratic equation by Prioul and Chartier (1977), in three woody species in both treatments of light intensity. R_d = Respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), A_{max} = Maximum assimilation of CO_2 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_s = Stomatal conductance and WUE = water-use efficiency by leaf age L_{yng} =Leaf younger, L_{mf} =Leaf maximum full, L_{snt} =Leaf senescent. (\pm SE), $n=6$. The little letters indicated the significant differences between leaf ages. The asterisks indicate significant differences between treatments Species arrangement is in increasing order of growth rate (Soriano 2003).

Species	A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		R_d ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		g_s ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		WUE	
	H	L	H	L	H	L	H	L
	mean \pm SE	mean \pm SE	mean \pm SE	mean \pm SE	mean \pm SE	mean \pm SE	mean \pm SE	mean \pm SE
<i>C. elaeagnoides</i>								
L_{yng}	5.06 \pm 0.36 ^b	5.02 \pm 0.02 ^b	-5.22 \pm 0.36 ^a	-2.97 \pm 0.02 ^a	56.00 \pm 12.48 ^b	50.17 \pm 12.30 ^b	7.19 \pm 1.51 ^a	8.77 \pm 0.99 ^a
L_{mf}	15.18 \pm 0.64 ^a	8.65 \pm 0.09 ^a	* -0.31 \pm 0.43 ^b	-0.39 \pm 0.05 ^b	* 120.17 \pm 18.18 ^a	90.67 \pm 11.85 ^a	10.90 \pm 1.71 ^a	8.98 \pm 1.25 ^a
L_{snt}	0.87 \pm 0.05 ^b	1.91 \pm 0.02 ^c	** -0.56 \pm 0.04 ^c	-0.26 \pm 0.02 ^b	* 3.83 \pm 2.95 ^c	3.83 \pm 2.09	3.81 \pm 3.27 ^b	10.71 \pm 5.00 ^a
<i>C. vitifolium</i>								
L_{yng}	3.33 \pm 0.16 ^b	3.78 \pm 0.09 ^b	-2.33 \pm 0.12 ^a	-1.92 \pm 0.08 ^a	20.00 \pm 8.63 ^b	39.50 \pm 13.63 ^a	3.79 \pm 1.97 ^b	4.00 \pm 0.92 ^a
L_{mf}	11.96 \pm 0.12 ^a	7.13 \pm 0.21 ^a	*** -0.06 \pm 0.06 ^b	-0.04 \pm 0.16 ^b	158.17 \pm 20.71 ^a	47.03 \pm 14.82 ^a	*** 6.71 \pm 0.74 ^a	6.96 \pm 3.49 ^a
L_{snt}	1.17 \pm 0.42 ^c	0.26 \pm 0.08 ^c	-0.48 \pm 0.03 ^b	-0.45 \pm 0.05 ^b	0.00 \pm 0.00 ^b	0.50 \pm 0.50 ^b	0.00 \pm 0.00 ^b	2.42 \pm 2.42 ^a
<i>S. humilis</i>								
L_{yng}	2.69 \pm 0.19 ^b	2.23 \pm 0.12 ^b	-2.44 \pm 0.19 ^a	-1.27 \pm 0.11 ^a	38.83 \pm 14.88 ^b	29.17 \pm 12.28 ^b	4.06 \pm 1.95 ^b	4.68 \pm 2.09 ^b
L_{mf}	14.96 \pm 0.42 ^a	6.86 \pm 0.09 ^a	*** -1.09 \pm 0.40 ^b	-0.21 \pm 0.07 ^b	* 157.33 \pm 10.04 ^a	71.16 \pm 9.36 ^a	*** 7.71 \pm 0.51 ^a	10.64 \pm 2.31 ^a
L_{snt}	0.46 \pm 0.04 ^b	4.66 \pm 0.11 ^b	*** -0.84 \pm 0.03 ^b	-0.34 \pm 0.09 ^b	* 0.50 \pm 0.50 ^c	68.66 \pm 11.67 ^a	*** 0.50 \pm 0.50 ^b	5.88 \pm 0.89 ^b

Significance levels of ANOVAs: * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$, *** $P < 0.0001$, NS = non-significant differences

Table 4. Effects of light treatment on parameters determined by fitting data to the model function of photosynthetic light curve, expressed as a quadratic equation by Prioul and Chartier (1977) (Table 3), among species in each leaf age.

ANOVA	Among species		Among species		Among species	
	L _{yng}		L _{mf}		L _{snt}	
Leaf age	H	L	H	L	H	L
A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	NS	*	NS	***	NS	***
R_d ($\mu\text{mol O}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	NS	NS	***	NS	NS	NS
g_s ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	NS	NS	NS	NS	NS	**
WUE	NS	NS	*	NS	NS	NS

Significance levels of ANOVAs: * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$, *** $P < 0.0001$, NS = non-significant differences

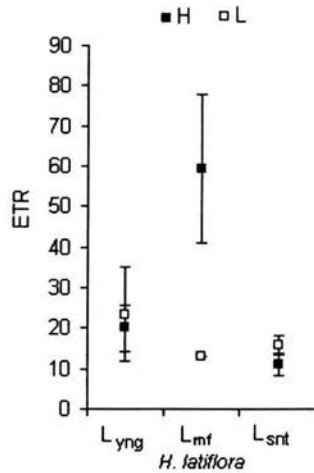


Figure 2. Electron transport rate (ETR) as a function of incident light intensity in *H. latiflora* for each leaf age in high (H) ■ and low (L) □ light treatments. L_{yng} = young leaves recently produced, L_{mf} = leaves at maximum expansion and L_{snt} = senescent leaves.

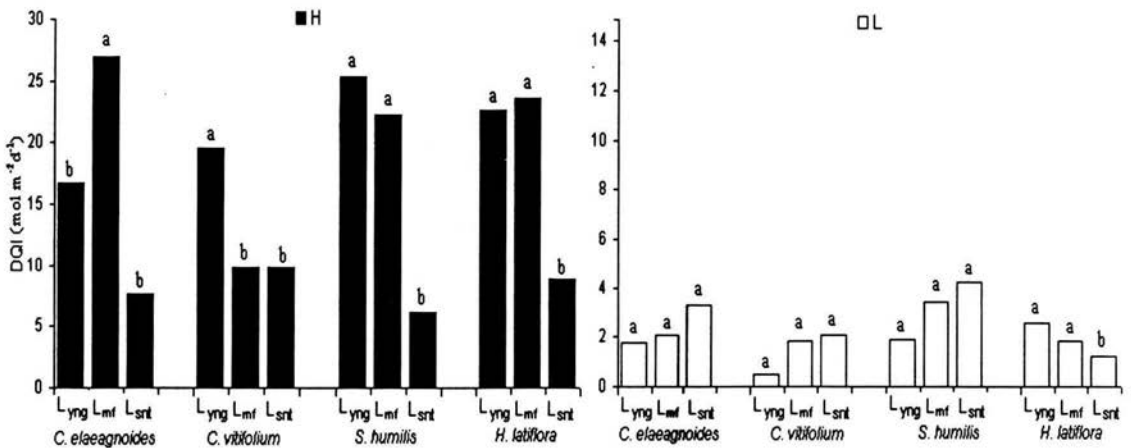


Figure 3. Daily quantum input (DQI) per leaf age in all species under high (H) and low (L) light treatment. L_{yng} = young leaves recently produced, L_{mf} = leaves at maximum expansion and L_{snt} = senescent leaves. Different letters above bars denotes significant differences among leaf ages ($p < 0.05$).

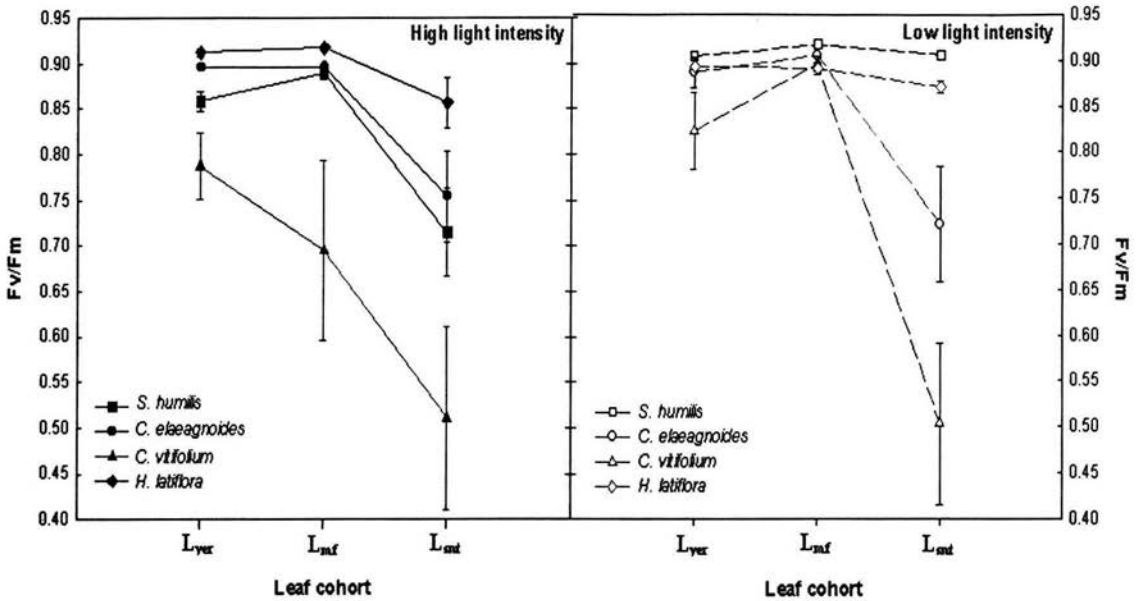


Figure 4. Photosynthetic efficiency (Fv/Fm ratio) per leaf age in four species after exposure to light saturating beam in dark acclimated leaves. L_{yng} = young leaves recently produced, L_{mf} = leaves at maximum expansion and L_{snt} = senescent leaves. Symbols represent means \pm SE.

4.5 Discussion

Photosynthesis and leaf age

As documented in previous studies related with species responses to contrasting light environments (Woods and Turner 1971, Bazzaz 1979, Chazdon 1992, Walters et al. 1993, Sipe and Bazzaz 1994, Bazzaz 1996, Bassow and Bazzaz 1997, Valladares et al 1997), the highest rate of photosynthesis, stomatal conductance and respiration rate were showed by the fast-growing species at high light environment; opposite responses were exhibited by slow-growing species.

Different leaves in a plant have a different amount of resources (Ackerly and Bazzaz 1995, Bongers and Popma 1990, Williams et al. 1989), because leaf age or leaf position in the stem, which generate differences in the amount of light harvested by a leaf and consequently in its physiological activity. Previous studies have shown that photosynthetic capacity decrease after leaves reach its maximum expansion (Evans 1983; Witkowski et al 1992; Zotz and Winter 1994; Ackerly and Bazzaz 1995), this decline has been mainly explained by resources reallocation to newer leaves (Kitajima et al 1997). In all the species studied, the leaves at maximum expansion had higher stomatal conductance and photosynthetic rate than young and senescent leaves, in both light environments, but the magnitude of this response had lower differences among leaf ages in low than in high light, this may be a result of the limiting light conditions experienced in shaded environments, in which differences in the light captured by the different leaves in a plant is less variable than in high light, as shown by the data of daily quantum input by leaf age.

In a plant an environmental gradient of light and air humidity can be established from the young leaves to old leaves located at upper and bottom stem positions, where radiation and temperature varies from higher to lower values and relative humidity lower to higher percentages (Sims and Pearcy 1994, Ackerly and Bazzaz 1995, Kull and Niinemets 1998, Mier et al. 2001, Kikuzawa 2003). These changes in the environment experienced by the leaves, in parallel to leaf ages (maturity), influence its photosynthesis as described above, but also the cost for

maintenance (dark respiration, R_d) as well as the cost for transpiration associated with CO_2 assimilation and as result its efficiency to use water. The young leaves of the species studied had the highest dark respiration, which was sharply reduced, showing the lowest respiration the old and maximum expansion leaves. Previous studies have reported either no change (Field and Mooney 1983) or a decline in water use efficiency with leaf age (Sobrado 1992, Kitajima et al. 2002), our results shows that this decline occurs mainly in high light environments and considering changes in leaf age from fully expanded to old leaves, because in high light the leaves at maximum expansion of the species studied presented the highest WUE, but lower WUE values in both the young and old leaves. In low light, WUE did not changed with leaf age, except for the fully expanded leaves of the slow-growing species *S. humilis*; a more conservative use of water and consequently higher water use efficiency can be expected when the water is reduced it can be in the high light environment.

Photoinhibition

Sun leaves are generally characterized as organs with a high efficiency to assimilate CO_2 avoiding photoinhibition and a high susceptibility to photoinhibition has attributed to shade leaves (Boardman 1997). In this sense, it could be expected a higher susceptibility to photoinhibition in young leaves, which receive high radiation levels than older and more shaded leaves. However, our results only show photoinhibition in young leaves of the fast-growing species *C. vitifolium*, the main effect of photoinhibition occurred in old leaves of *C. vitifolium* and *C. elaeagnoides* in high and low light as well as in old leaves of *S. humilis* when grow in high light. These results appear to suggest that old leaves are less efficient to compensate internally for very short spots of excess of energy, which could be interpreted as low plasticity. The high photoinhibition exhibited by *C. vitifolium* may suggest that this species may have an efficient repair mechanisms, as reported for peas (Aro et al. 1993) and also the plant can replace relatively fast its damaged leaves, as shown by its high leaf turnover. These likely explanations did not

consider other plant characteristics such as leaf architecture and leaf responses to light such as leaf movements which may help to elude the peaks of very high radiation that damage the photosynthetic apparatus.

Leaf dynamic

Previous studies of leaf dynamics and photosynthesis have mainly been focused in pioneer tropical rain forest species (Meave del Castillo 1987, Bongers and Popma 1990, Ackerly and Bazzaz 1995), but Osada et al. 2003 reported only for a shade-tolerant tree with long leaf longevity. Few studies have been conducted with pioneer adult tree species from a seasonal dry forest (Kitajima et al 1997, Kitajima et al 2002). These studies have documented that leaf dynamics plays an important role for plant resources acquisition and use (Ackerly and Bazzaz 1995, Bongers and Popma 1990, Williams et al. 1989). As in previous studies, the light environment influenced species leaf production (Langenheim et al 1984, Bongers et al 1988, Bongers and Popma 1990, Osada et al. 2003), our fast-growing species *C. elaeagnoides* in high light showed the highest leaf production, a low leaf abscission and the highest leaf turnover; these leaves with short life span have a high assimilation of CO₂ with low dark respiration and are highly efficient in the use of water; but in low light this species produce and drop leaves at similar rate, reduce its assimilation of CO₂ but with similar dark respiration than in high light, which suggest a detrimental performance of this species in shaded environments. In its natural habitat this species tend to grow in sites with abundance of nutrients and light (Huante et al. 1995, Soriano 2003). A contrasting response was exhibited by the slow-growing species *S. humilis*, which showed a high production of leaves with high CO₂ assimilation in high light, which may be not maintained for long time because its high dark respiration and its very similar rates of leaf production and mortality and consequently a very low leaf turnover, suggesting a detrimental performance of this species in high light, which appears to be in accordance with its natural environment, because this species tend to grow in humid and shaded sites in the tropical forest (Soriano 2003). *C. vitifolium* a species with fast growth

rate, but lower than the growth rate of *C. elaeagnoides*, showed an intermediate response to contrasting light conditions.

The responses presented in this study show how these species with different potential capacities balance its incomings and costs to maximize its efficiency and growth in each environment. Also shows that in addition to the general trends previously documented of the changes in photosynthesis and leaf dynamics in high vs low environments and with leaf age cited above, it is important to consider species from a wide variety of habitat preferences that confer different morphological and physiological potentialities and priorities.

4.6 Acknowledgment

We thank to Diana Soriano, Inti Burgos, Irma Acosta and Gustavo Verduzco for valuable assistance. We thank the Estación de Biología Chamela (IB-UNAM) for research facilities. This study was supported by DGAPA-UNAM IN232802-3 y NSF DEB 9981607.

4.7 Literature Cited

- Ackerly, D.D; Bazzaz, 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; 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.
- Aro, E.M; Virgin, I; Anderson, J.M. 1993. Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim Biophys Acta* 1143(2):113-134.
- Augsburger, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *J. Ecol* 72: 777-795.
- Barradas, V.L. 1991. Radiation Regimen in a Tropical Dry Deciduous Forest in Western Mexico. *Theoretical and Applied Climatology* 44: 57-64.
- Barradas 1994**
- Bassow, S.L. and Bazzaz, F.A.1997. Intra and interspecific variation in canopy photosynthesis in a mexed deciduous forest. *Oecologia* 109:507-515.
- Bazzaz F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annu Rev Ecol Syst* 10:351-371.
- Bazzaz, F. A. 1996. Plants in changing environments: linking physiological, population and community ecology. Cambridge University press, Cambridge
- Bazzaz, FA; Picket, S. 1980. Physiological ecology of tropical succession a comparative review. *Annu Rev Ecol Syst* 11:287-310.
- Björkman, O; Demming, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170:489-504,
- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 28:355-377,
- Bongers, F; Popma, J. 1990. Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to gaps. *Oecologia* 82: 122-127.

- Bongers, F; Popma, J; Iriarte-Vivar, S. 1988. Response of *Cordia megalantha* Blake seedlings to gap environments in tropical rain forest. *Functional Ecology* 2:379-390.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and Trends in the south coastal Region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics and Bioclimatology B* 36: 297-316.
- Caldwell, M.M, Pearcy R.W. 1994. Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and belowground.
- Chazdon R, Pearcy, R; Lee, D; Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In Mulkey S, Chazdon R, Smith A (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman Hall, New York, pp5-55
- Chazdon, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv Ecol Res.* 18: 1-63.
- Chazdon, R.L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia* 92:586-595.
- De Ita – Martínez, C; Barradas, V.L. 1986. El clima y los patrones de producción agrícola en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biotica* 11, 237-245.
- Demming-Adams, B; Adams, W, W. 1992. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. *Plant Cell Environment* 15:411-419.
- Evans, J.R. 1983. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant physiology* 72:297-302
- Field , C.B; Mooney, H.A. 1983. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nutrient use efficiency in a California shrub. *Oecologia* 56: 348-355.
- Field, C.B. 1987. Tools of the trade. Review of "Instrumentation for Environmental Physiology" edited by B. Marshall and F. I. Woodward. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 109-110.
- Field, CB. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* 56:341-347.

- Field, C.B. 1987. Leaf-age effects on stomatal conductance. In: Zeiger E, Farquar, G.D. Cowan IR (eds) *Stomatal function*. Stanford University Press, Stanford, pp 368-384
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación según Köppen*. Ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Gómez, M. 2001. *Dinámica foliar comparativa y aspectos fisiológicos en plántulas de 20 especies leñosas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp 101.
- Hikosaka, K; Okada, K, Terashima, I; Katoh, S.1993. Acclimation and senescence of leaves; their roles in in canopy photosynthesis. In: Yamamoto H.Y., Smith, S.M (eds) *Photosynthetic responses to the environment*. American Society of Plant Physiologists, New York, pp 1-13.
- Huante, P; Rincón E; Acosta, I. 1995. 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. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-66.
- Hunt, S. 2003. Measurements of photosynthesis and respiration in plants. *Physiologia plantarum* 117:314-325.
- Kikuzawa, K. 2003. Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Functional ecology* 17: 29-38.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedlings shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Kitajima, K; Mulkey, S.S; Samaniego, M; Wright, S.J. 2002. Decline of photosynthesis capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species.
- Kitajima, K; Mulkey, S.S; Wright, S.J. 1997. Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. *American Journal of Botany*. 84: 702-708.

- Kull, O; Niinemets, Ü. 1998. Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. *Functional Ecology* 12:472-479.
- Langenheim, J.H; Osmond, C.B; Brooks, A; Ferrar, P.J. 1984. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. *Oecologia* 63:215-224.
- Long, S. P; Humphries, S; Falkowski, P. G. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 45: 633-662.
- Lott, E.J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco, Mexico. *Occ Pap Calif Acad Sci* 148:1-60.
- Martínez-Ramos, M 1985. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. No. 54. Pp 179-224.
- Meave del Castillo, J. A. 1987. Longevidad de las hojas de tres especies de árboles de Selva Tropical Húmeda. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Mier, P; Grace, J; Miranda, C. 2001. Leaf respiration in two tropical rainforest: constraints on physiology by phosphorus, nitrogen and temperature. *Functional Ecology* 15: 378-387.
- Nielsen, ET, Stetler, DA, Gassman, CA. 1988. Influence of age and microclimate on photochemistry of *Rhododendron maximum* leaves. II. Chloroplast structure and photosynthetic light response. *Am J Bot* 75:1526- 1534.
- Oberbauer, SF, Clarck, D.B; Clark, D.A; Quesada, M.1988. Crown light environments of saplings of two species of rain forest emergent trees. *Oecologia* 75: 207-212.
- Oberbauer, SF, Clark, D.A; Clarck, D.B. Quesada, M 1989. Comparative analysis of photosynthetic light environments within the crowns of juvenile rain forest trees. *Tree physiology*. 5: 13-23.
- Oren, R, Shulze, E-D. Matyssek, R., Zimmermann, R. 1986. Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf weight and leaf biomass. *Oecologia* 70: 187-193.

- Osada, N; Takeda, H; Kitajima, K; Pearcy, W. 2003. Functional correlates of leaf demographic response to gap release in saplings of a shade-tolerant tree, *Elateriospermum tapos*. *Oecologia* 137: 181-187.
- Pennington, T.D; Sarukhán, J. 1998. Árboles tropicales de México. UNAM-FCE, México, D.F.
- Prioul, J.L and Chartier, P.1977. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: a critical analysis of the methods used. *Annals of Botany* 789: 789–800.
- Sestak, A; Ticha, I; Catsky, J; Solarova, J; Pospisilova, J; Hodanova, D. 1985. Integration of photosynthetic characteristics during leaf development. In A. Sestak (ed.), *Photosynthesis during leaf development* 263-286. Junk, Dordrecht.
- Sims, D.A; Pearcy, R.W. Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia marorrhiza* to whole-plant performance- I. Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant, Cell and Environment* 17: 881-887.
- Sipe, T.W; Bazzaz, F.A.1994. Gap partitioning among maples (*Acer*) in central New England: shoot architecture and photosynthesis. *Ecology* 75:2318-2332.
- Sobrado, M.A. 1992. The relationship between nitrogen and photosynthesis in relation to leaf age in a tropical xerophytic tree. *Photosynthetica* 26: 445-448
- Soriano, D. 2003. Importancia de la tasa de asimilación neta, el área foliar específica y el cociente de peso foliar en la determinación de la tasa relativa de crecimiento de 5 especies arbóreas de la Selva Tropical Caducifolia de Chamela Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México, Puebla. 106 pp.
- Swaine, M.D; Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical forest. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Teskey, RO, Grier, CC, Hineckley, TM. 1984. Change in photosynthesis and water relations with age and season in *Abies amabilis*. *Can J For Res* 14:77-84.

- Valladares, F; Pearcy, R.B. 1999. The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia* 121:171-182.
- Valladares, F; Allen, M; Pearcy, R.W. 1997. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111:505-514.
- Walker, D.A; Osmond, C.B. 1986. Photon yields of O₂ evolution photosynthesis in vivo with a leaf disc electrode: correlations between light dependence of steady state photosynthetic O₂ evolution and chlorophyll a fluorescence transients. *Proc R Soc Lond B* 227: 267-280.
- Walters, M.B; Kruger, E.L; Reich, P.B. 1993. Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with succesional status and shade tolerance. *Oecologia* 94: 7-16.
- Williams, K; C.B. Field y H.A. Mooney. 1989. Relationships among leaf construction cost leaf longevity, and light environments in rain-forest plants of the genus *Piper*. *American Naturalist* 133: 198-211.
- Witkowski, E.T.F., Lamont, B.B., Walton, C.S; Radford, S. 1992. Leaf demography, sclerophyly and ecophysiology of two *Banksias* with contrasting leaf life spans. *Australian Journal of Ecology* 40: 849-862.
- Woods, D.B; Turner, N.C.1971. Stomatal response to changing light by four tree species of varying shade tolerance. *New Phytology* 80: 77-84.
- Zotz, G; Winter, K. 1994. Photosynthesis of a tropical canopy tree, *Ceiba pentandra*, in a lowland forest in Panama. *Tree Physiology* 14: 1291-1301.

5. DISCUSIÓN GENERAL

Dinámica foliar.

El objetivo general de este trabajo fue el de evaluar el efecto de la disponibilidad de la luz en la dinámica foliar durante las primeras etapas de crecimiento en cuatro especies leñosas que se encuentran en los extremos de una amplia gama de tasas de crecimiento (Huante et al.1995). Así como también, interrelacionar los patrones de producción y abscisión foliar (recambio foliar) con la asimilación de CO₂, la respiración nocturna, conductividad estomática y eficiencia en el uso de agua por área foliar, así como también, conocer la sensibilidad de las hojas a la fotoinhibición en tres estados de madurez de las hojas. Como se menciona en este trabajo, la mayoría de las especies de las SBC, y en especial la de Chamela, debido a su marcada estacionalidad en la precipitación, evaden la sequía dejando caer sus hojas hasta que nuevamente se presente la temporada favorable para su crecimiento (Bullock 1986, Barradas 1991). En el periodo de sequía, la selva es un enorme claro pero a la llegada del periodo de lluvias, la intensidad lumínica se va reduciendo gradualmente mientras este periodo avanza. Esto se debe al desarrollo del follaje de los árboles así como por la presencia de la alta densidad de nubes. En Chamela, al inicio del periodo de lluvias, la mayoría de las semillas germinan debido a que se presentan todas las condiciones necesarias para que se active este mecanismo (Huante y Rincón 1998); sin embargo, a medida de que este periodo avanza, la distribución lumínica se reduce en los diferentes estratos del dosel, siendo la luz difusa la que principalmente esta presente en el sotobosque (Barradas 1991). El sotobosque, es el ambiente en donde principalmente crecen las plántulas y a medida que van creciendo experimentan cambios en la distribución e intensidad lumínica en su follaje. Sin embargo, las especies que se establecen en los sitios perturbados como son los claros (se forman por la caída de alguna cactácea arborecente (fenómeno común en Chamela), las plántulas también experimentan una reducción en la intensidad lumínica principalmente por el autosombreo de sus hojas.

A partir de las estrategias de crecimiento de cada especie, las plántulas responden de forma particular dependiendo de los recursos disponibles en ese

ambiente (Huante 1996). Se menciona que las especies se pueden dividir en dos grandes grupos de estrategias, dependiendo de la intensidad lumínica en la cual crecen; las no-tolerantes y las tolerantes a la sombra (Agyeman et al. 1999) (ver introducción), en este sentido, a partir de las cuatro especies estudiadas cubrimos los extremos de los dos grandes grupos de estrategias de crecimiento, analizando las dos primeras etapas cruciales del crecimiento: plántula y árbol joven. En este estudio todas las especies presentaron una alta tasa de producción y de mortalidad foliar, especialmente *Cordia elaeagnoides* y *Cochlospermum vitifolium*, en un ambiente de alta intensidad lumínica, respuestas que también se han reportado en otros estudios con plántulas de especies arbóreas de selvas tropicales lluviosas (Langerheim et al. 1984, Bongers et al. 1988, Bongers y Popma 1990). Lo mismo se encontró en especies de individuos adultos del sotobosque en Costa Rica (Bentley 1979) y para algunas especies de árboles adultos de la selva tropical lluviosa en México (Tinoco-Ojanguren y Vázquez-Yanes 1983, Meave del Castillo 1987). En este trabajo, el incremento en la producción y la mortalidad foliar de las especies ante condiciones ambientales de un claro es el resultado de un alto recambio foliar. Sin embargo, el resultado neto de producción foliar de cada especie difiere entre especies. De igual forma sucedió con las especies que reportan en los estudios antes mencionados.

Estudios realizados sobre la dinámica foliar en plántulas pioneras de rápido crecimiento de selvas lluviosas, encontraron que estas especies presentan un continuo nacimiento y muerte de las hojas a través del año (Williams et al. 1989, Ackerly 1993). Pero otros estudios realizados en árboles adultos en selvas tropicales lluviosas, encontraron que pueden existir varios picos de producción foliar durante todo el año. En nuestro estudio, *Cordia elaeagnoides*, *Cochlospermum vitifolium* y *Hintonia latiflora*, en alta intensidad lumínica presentaron una alta tasa de producción foliar (pico de producción foliar), después de la fase exponencial, excepto *Swietenia humilis*. Esta alta tasa de producción foliar muy probablemente se presentó en la transición de la etapa de plántula a la juvenil y precisamente se presentó entre los 60 y 80 días de crecimiento. Este lapso se dio aproximadamente a la mitad del periodo de lluvias en Chamela. En cambio, las respuestas de las especies de rápido crecimiento a intensidades lumínicas presentes en el sotobosque en el periodo de lluvias fue de una tasa máxima alta de

producción foliar al final del periodo del crecimiento establecido, mientras que las especies no pioneras, presentaron una tasa de producción foliar constante durante todo el periodo de crecimiento. En este trabajo la tasa de producción foliar bajo condiciones contrastantes de intensidad lumínica, presentó diferencias en la tasa de producción foliar al final del periodo de crecimiento entre los ambientes lumínicos bajo condiciones de invernadero como se ha reportado en otros estudios (Strauss-Debenedetti 1989; Bongers y Popma 1990), a diferencia de lo que han reportado para plántulas de *Heliocarpus apendiculatus*, especie de rápido crecimiento de selvas tropicales lluviosas (Ackerly y Bazzaz 1995), donde reportan que la tasa de producción foliar bajo condiciones contrastantes de intensidad lumínica, no presentaron diferencia en la tasa de producción foliar en condiciones de invernadero.

Ante condiciones lumínicas del sotobosque la alta tasa de producción y mortalidad foliar se presentó solamente para las especies pioneras al final del periodo de crecimiento. Sin embargo, para *Cordia elaeagnoides* al final de este periodo la tasa de mortalidad fue mayor en relación a la producción foliar, esto nos indica que esta especie probablemente si se mantiene más tiempo en un ambiente con baja intensidad lumínica, su tiempo de vida será menor. Sin embargo, las especies de lento crecimiento mantuvieron una tasa constante de producción foliar sin mortalidad foliar; probablemente la alta longevidad foliar de las especies de lento crecimiento está relacionado a una estrategia de conservación del carbono. Las especies de lento crecimiento, por lo general en el campo crecen en bajas condiciones de intensidad lumínica. Esto nos sugiere que la demanda de carbono principalmente es asignado a otros procesos que directamente contribuyen a la resistencia al estrés así como al almacenaje (Chapin et al. 1990, 1993) y a las defensas químicas contra patógenos y herbívoros (Mooney y Gulmon 1982), en lugar de una alta producción de hojas. Sin embargo, *Swietenia humilis*, en ambas condiciones lumínicas, su tasa de producción fue constante, esto nos sugiere que esta especie probablemente mantendrá una tasa constante de producción de hojas. Sin embargo, en alta intensidad lumínica, fue la única especie que presentó la mas alta tasa de abscisión foliar en el último periodo de crecimiento, sugiriendo que esta especie no soporte por mas tiempo las altas intensidades lumínicas.

La segunda hipótesis es si la longevidad foliar es un componente indicador indirecto de la utilización de los recursos y aprovechamiento de ellos. En nuestro estudio, para todas las especies, el promedio de la longevidad foliar fue menor en altas intensidades lumínicas y mayor en ambientes del sotobosque, estos resultados se suman a otros trabajos que han reportado para especies de selvas tropicales lluviosas (Bongers y Popma 1990, Ackerly y Bazzaz 1995, Osada et al 2003). Al realizar una correlación entre el total de hojas producidas y la longevidad foliar entre todas las especies esta resultó negativa indicando que a mayor número de hojas la longevidad es menor y viceversa. En los extremos de esta correlación se encuentra *Cordia allagoides* con un alto número total de hojas y una baja longevidad promedio. En el otro extremo está *Swietenia humilis* con un bajo número total de hojas y una alta longevidad promedio.

Por otro lado, las hojas que se encuentran en altas intensidades lumínicas la longevidad será menor en comparación con las que se encuentren sombreadas. En este estudio, todas las especies en ambas intensidades lumínicas presentaron una tendencia negativa entre densidad de flujo fotónico y longevidad foliar, indicando que a una alta intensidad lumínica la longevidad es corta (hojas que principalmente se encuentran en la parte más alta del tallo) y viceversa. Con estos resultados, se cumple la tercera hipótesis donde suponemos que si la edad foliar depende de la posición y el grado de autosombreo, entonces, las hojas que están más autosombreadas (las hojas que se encuentran en posiciones más bajas de la copa del dosel, por lo tanto, son las más viejas) son las que vivirán menos en comparación con las más iluminadas. Estas respuestas se adicionan a lo que han reportado para *Piper* y *Hellicarpus*, pioneras de selvas tropicales lluviosas (Williams et al. 1989, Ackerly y Bazzaz 1995) o para hierbas de zonas templadas (Bazzaz y Harper 1977) y árboles caducifolios (Kikuzawa 1989).

Los resultados de este estudio en relación al recambio foliar, indican que las especies de lento crecimiento presentan una tasa de recambio foliar mas baja que las especies de rápido crecimiento. Estos datos se suman a los de Shukla y Ramakrishnan (1984), quienes encontraron que las especies de árboles adultos de sucesión temprana de una selva tropical húmeda en la India tuvieron altas tasas de recambio foliar que las especies de sucesión tardía. Meave del Castillo (1987), también encontró lo mismo para

tres especies de árboles adultos en una selva tropical lluviosa en México, por último, también Popma y Bongers (1988) encontraron las mismas tendencias pero con plántulas de ocho especies de la selva tropical lluviosa en México. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que en este estudio *Hintonia latiflora* que es considerada como una especie no pionera, presentó la segunda tasa de recambio más alta después de *Cordia elaeagnoides*, pero hay que tomar en consideración que *Hintonia latiflora* presenta en la mayoría de sus hojas un área foliar muy pequeña ($\leq 2.5\text{cm}^2$) (ver Soriano 2003). En este estudio, la tasa de recambio foliar más alta se presentó a la mitad del periodo de crecimiento entre los 60 y los 80 días, nuevamente el lapso de tiempo cuando las especies probablemente están pasando del estadio de plántula al de árbol joven o por el periodo de tiempo cuando el dosel esta completamente cerrado en la SBC, sin embargo, hay que considerar que en este periodo la mayor cantidad de sombra en las especies se debe al autosombreo o a la sombra ocasionada por las especies vecinas.

Eficiencia fisiológica por efecto de la intensidad lumínica y la edad foliar en la dinámica foliar.

En diversos estudios se reporta que la capacidad fotosintética por unidad de área foliar disminuye con la edad de la hoja (Field 1983, Ackerly y Bazzaz 1995, Kitajima 1997, 2002). En nuestro estudio, todas las especies en ambos ambientes lumínicos mostraron esta disminución en la capacidad fotosintética a partir de las hojas en máxima expansión como se ha reportado en los estudios antes mencionados. Sin embargo, debido a que las especies de rápido crecimiento presentan altas tasas de producción foliar, probablemente la tasa de disminución de la capacidad fotosintética con la edad de la hoja es más rápida para estas especies ya que también presentan una longevidad foliar corta y un alto recambio foliar en comparación con las especies que presentan longevidades largas y un bajo recambio foliar (crecimiento lento). Field (1983), Ackerly y Bazzaz (1995), Kitajima et al (1997, 2002), documentan que esta marcada disminución en la capacidad fotosintética va en paralelo con la disminución de nitrógeno y la densidad de flujo fotónico, ocasionando que principalmente en las

especies de rápido crecimiento presenten una alta tasa de translocación de recursos a las nuevas hojas. Por otro lado, todas las especies que crecieron en un ambiente de baja intensidad lumínica (sotobosque), también mostraron este patrón de disminución en la capacidad fotosintética, pero, la magnitud de esta respuesta entre las edades foliares fue mucho menor que en alta intensidad lumínica. Este puede ser un resultado ocasionado por el ambiente tan limitante en luz como es la presentada en el sotobosque de una selva, en donde la luz capturada por las hojas no es tan diferente como por la luz capturada por las hojas en un ambiente de alta intensidad lumínica. Los datos de DQI en un ambiente de baja intensidad lumínica en las diferentes edades de las hojas lo demuestran.

Los efectos de la alta intensidad lumínica en la conductividad estomática y la eficiencia en el uso de agua en las hojas en máxima expansión en todas las especies, probablemente esta relacionado con la alta asimilación de CO₂ y la alta densidad estomática (Vieira 1996). La disminución del efecto lumínico en la conductividad estomática en estas especies es menos eficiente mientras la hoja envejece. Nuestro valores de conductividad estomática son comparables con otras mediciones reportadas en especies tropicales (Carswell et al. 2000), sugiriendo que una baja conductividad estomática limita la tasa fotosintética. En un ambiente de baja intensidad lumínica, las hojas en máxima expansión presentaron valores muy bajos de conductividad estomática en comparación con las hojas expuestas a una alta intensidad lumínica, no obstante, en baja intensidad lumínica, la eficiencia en el uso de agua fue igual que las hojas en máxima expansión ambientadas a altas intensidades lumínicas, estas respuestas sugieren una alta eficiencia en el uso de agua para tener una óptima asimilación de CO₂ en un ambiente lumínico muy limitante. Sin embargo, estudios previos no han reportado cambios (Field y Mooney 1983) o disminución en la eficiencia de uso de agua con la edad foliar (Sobrado 1992, Kitajima 2002). En las especies de este estudio se presenta esta disminución que ocurre principalmente en ambientes altos de intensidad lumínica considerando los cambios a partir de las hojas en máxima expansión hasta las hojas senescentes, mostrando los valores más bajos para las hojas jóvenes y senescentes. En baja intensidad lumínica, la eficiencia en el uso de agua no varía con la edad de la hoja, excepto para las hojas en máxima expansión de *S.humilis*

(especie de lento crecimiento). En general, estos resultados sugieren que las hojas en alta intensidad lumínica tienen un uso más conservativo en el uso de agua cuando este recurso es reducido por las altas intensidades lumínicas.

En una planta el gradiente lumínico y de humedad pueden establecerse a partir de las hojas jóvenes que están localizadas desde las posiciones más altas hasta las más bajas del tallo, donde la radiación y la temperatura varía desde los valores más altos a los más bajos (Sims y Pearcy 1994, Ackerly y Bazzaz 1995, Kull y Niinemets 1998, Mier et al. 2001, Kikuzawa 2003). Estos cambios en el ambiente que experimentan las hojas paralelamente con su edad influyen en su capacidad fotosintética, pero también en el costo para su mantenimiento (respiración oscura). Sims y Pearcy (1994), reportan que en general las plantas que crecen en sombra presentan bajas tasas de respiración por unidad de área a diferencia de las que crecen a altas intensidades lumínicas. En nuestro estudio, solamente *C. elaeagnoides* mostró valores más altos en baja intensidad lumínica en las hojas con máxima expansión. Sin embargo, las hojas jóvenes de las especies estudiadas presentaron las más altas tasas de respiración nocturna, que fue marcadamente reducida por las otras edades foliares (hojas en máxima expansión y senescentes). En ambos tratamientos las hojas jóvenes fueron las que presentaron las tasas más altas de respiración en comparación de las otras edades foliares. Las razones de una alta tasa de respiración en las hojas jóvenes puede deberse al alto costo de procesar altas concentraciones de carbohidratos (Williams et al 1989).

Las hojas que están ambientadas a bajas intensidades lumínicas y están expuestas a una alta intensidad lumínica, indican un daño fotooxidativo traducido como fotoinhibición (Boardman 1997). Se podría pensar que generalmente las hojas jóvenes, que principalmente están sujetas a una alta radiación, son las más expuestas a presentar fotoinhibición, debido a su posición en el tallo. Sin embargo, en *C. vitifolium*, las hojas más jóvenes presentaron una baja sensibilidad a la fotoinhibición en alta intensidad lumínica. En ambos tratamientos, las hojas senescentes (las más sombreadas), fueron las que presentaron una alta susceptibilidad a la fotoinhibición (*C. elaeagnoides*, *C. vitifolium*) adicionando a las hojas senescentes de *S. humilis* solamente en alta intensidad lumínica. Los resultados sugieren que las hojas viejas

fueron las menos eficientes a compensar internamente el exceso de energía, mientras que las otras edades foliares, fueron más eficientes en compensar el exceso de energía por medio del ciclo de las xantofilas (Demming–Adams y Adams 1996). No obstante, aparte del ciclo de las xantofilas como parte del proceso para evitar la fotoinhibición, están involucradas características inherentes de la planta como la arquitectura, los movimientos foliares (ángulos) que pueden ayudar a evadir las altas radiaciones.

En trabajos con especies de selvas tropicales lluviosas (Meave del Castillo 1987, Bongers et al 1988, Bongers y Popma 1990, Ackerly y Bazzaz 1995), han documentado que la dinámica foliar juega un papel importante para la adquisición y uso de recursos. Se ha reportado que el ambiente lumínico influye en la tasa de producción o iniciación foliar (Langenheim et al 1984, Bongers et al 1988, Osada et al 2003), en este estudio, a finales del periodo de crecimiento de la SBC, *C. elaeagnoides*, mostró una alta tasa de producción foliar, baja abscisión foliar y una alta tasa de recambio foliar. Sus hojas mostraron una tasa alta de asimilación de CO₂ con una baja respiración oscura y una alta eficiencia en el uso del agua; pero en baja intensidad lumínica, esta especie, tiene la misma tasa de producción como de abscisión foliar, reduciendo su asimilación de CO₂ pero con valores similares de respiración que en alta intensidad lumínica. Esto sugiere que existe una disminución en su eficiencia de asimilación de CO₂ de esta especie en ambientes con baja intensidad lumínica. *S. humilis* mostró una respuesta contrastante en alta intensidad lumínica ya que presentó una alta producción foliar que no se mantuvo por todo el periodo de crecimiento, una alta asimilación de CO₂, con una alta tasa de respiración oscura y tasas de producción y abscisión foliar muy similares con una muy baja tasa de recambio foliar. Estas respuestas sugieren una disminución en su eficiencia en ambientes en alta intensidad lumínica. El hábitat de *S. humilis* son sitios húmedos y sombreados (Soriano 2003), y por lo tanto, como característica de esta especie de lento crecimiento, presenta una baja tasa de abscisión foliar y una alta longevidad foliar como un mecanismo de conservación de carbono (Bongers y Popma 1988), mientras que las especies que crecen en alta intensidad lumínica, sus hojas deberán pagar lo más rápido posible el costo de su producción con una alta tasa fotosintética. Las hojas jóvenes presentaron una mayor capacidad fotosintética que las hojas senescentes, esto podría ser ventajoso para reemplazar rápidamente una hoja.

Mientras que la hoja nueva paga rápidamente la inversión inicial, entonces se pueden producir ganancias más grandes que las hojas viejas (Jurik y Chabot 1986). Las respuestas presentadas en este estudio muestran como estas especies con diferentes capacidades presentan un balance de sus costos para maximizar su eficiencia y crecimiento en cada ambiente. También muestran las tendencias generales previamente documentadas de los cambios en la tasa fotosintética con la edad foliar y la dinámica foliar en ambientes de alta y baja intensidad lumínica citados anteriormente. Es importante considerar que estas especies son de una amplia variedad de preferencia de habitats con diferentes prioridades que confieren potencialidades morfológicas y fisiológicas para un crecimiento óptimo.

6. CONCLUSIONES

- Las altas tasas fotosintéticas, iniciación foliar, abscisión y recambio foliar que alcanzan las especies en ambientes de alta intensidad lumínica (altos en recursos) sugiere que el número de hojas presentes en el individuo puede ser regulado por los gradientes de DQI presentes en el dosel y así mantener un balance de carbono positivo.
- La disminución de la tasa fotosintética de las especies que crecen en altas intensidades lumínicas se debe a las altas variaciones de DQI dentro del dosel más que por el mismo efecto de la edad foliar. Tomando en consideración que las hojas que se ubican en la parte alta de la copa son las más jóvenes y las que se encuentran en la base de la copa son las más viejas y son las que reciben menor intensidad lumínica.
- Las especies de rápido crecimiento tratan de mantener una alta capacidad fotosintética en las hojas en máxima expansión. Para evitar la disminución de esta capacidad debido a la alta tasa de abscisión foliar existe un alto reemplazo de nuevas hojas por cada abscisión foliar. Sin embargo, en una hoja esta capacidad fotosintética disminuye con el tiempo después de alcanzar su máxima expansión foliar.
- La alta tasa de recambio foliar es una ventaja de las especies de rápido crecimiento para mantener una alta tasa fotosintética a través del periodo de crecimiento con el reclutamiento de nuevas hojas. El aumento en la tasa de iniciación foliar se debe principalmente al balance del carbono con el incremento en el número de hojas y en la tasa de crecimiento de la planta.
- Las especies de lento crecimiento tienen una alta eficiencia fisiológica. Bajo continuas variaciones ambientales las condiciones en la eficiencia fisiológica

(asimilación de CO₂, conductividad estomática, respiración, eficiencia en el uso de agua) es probablemente más importante que la eficiencia morfológica para especies tolerantes a la sombra.

- La especies de la **SBC** se enfrentan en el corto periodo de lluvias a variaciones en la intensidad lumínica, ocasionando cambios en su dinámica foliar así como en su fisiología, cambios que están dirigidos en maximizar su eficiencia y su crecimiento en el ambiente en el cual se establezcan.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly, D y F.A. Bazzaz. 1995. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 101:289-298.
- 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. Pp.458
- Adamson, H.Y; W.S. Chow; J. M. Anderson; M. Veski; M.W. Sutherland. 1991. Photosynthetic acclimation of *Tradescantia albiflora* to growth irradiance: morphological, ultrastructural and growth responses. *Physiol Plant* 82: 353-359.
- Agyeman, V. K; M. D. Swaine y J. Thompson. 1999. Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index. *Journal of Ecology* 87: 815-827.
- Allen, William H. 1988. Biocultural restoration of a tropical dry forest. *BioScience* 38: 156-161.
- Álvarez, 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 de México, D.F. Pp 97.
- Anderson, J.M.; C.B. Osmond. 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. En: Kyle, D.J; Osmond, C.B; Arntze, C.J. (eds) *Topics in photosynthesis, vol.9, Photoinhibition*. Amsterdam. Pp 1-38.
- Anderson, J; W.S. Chow; Park Y-I. 1995. The grand design of photosynthesis: acclimation of the photosynthetic apparatus to environmental cues. *Photosynth Res* 46: 129-139.
- Barajas, J y León, C. 1989. Anatomía de maderas de México: Especies de una Selva Baja Caducifolia. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Barradas, V.L. 1991. Radiation Regimen in a Tropical Dry Deciduous Forest in Western Mexico. *Theoretical and Applied Climatology* 44: 57-64.
- Barradas, V.L.; H.G.Jones y J A. Clark. 1998. Sunflecks dynamics and canopy structure in a *Phaseolus vulgaris* L. canopy. *Int J. Biometeorol* 42: 34-43.
- Bazzaz, F. A. y P.M. Waine. 1994. Coping with environmental heterogeneity: The physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory

- continuum. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants* (eds. M.M. Caldwell y R.W. Pearcy), 349-390. Academic Press, USA.
- Bazzaz, F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. En: Medina, E; Mooney, H.A; Vazquez-Yanez, C. (eds) *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Junk, The Hague. Pp 233-243.
- Bazzaz, F.A. y J.L. Harper. 1977. Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. *New Phytologist* 78: 193-208.
- Bazzaz, F.A.; R.W. Carlson. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54: 313-316.
- Bentley, B.L. 1979. Longevity of individual leaves in a tropical rain forest understory. *Annals of Botany* 43: 119-121.
- Björkman y M.M. Ludlow. 1972. Characterization of the light climate on the floor of a Queensland rainforest. *Carnegie Inst. Washington Year Book* 71:94-102.
- Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. En: 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.J; F.S. Chapin; H.A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 363-392.
- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 28:355-377,
- Bongers, F y J. Popma 1990. Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to gaps. *Oecologia* 82: 122-127.
- Bongers, F. J. Popma. 1988. Is exposure- related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptive? *Plant form and vegetation structure* (eds M.J.A. Werger, P.J.M. Van der Aart, H. J. During y J.T.A. Verhoeven), Pp 191-200- SPB Academic Publishing, The Hague.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 55: 682-687.

- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and Trends in the south coastal Region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics and Bioclimatology B* 36: 297-316.
- Carswell, F.E., P.mier, E:v: Wandelli, L.C.M. Bonates, B. kruijt, E.M. Barbosa, A.D. Nobre, J. Grace and P.G. Jarvis. 2000. Photosynthetic capacity in a central Amazonian rain forest. *Tree Physiology* 20: 179-186.
- Chabot, B. y D. Hicks. 1982. The ecology of the leaf life span. *Annual Reviews Ecology Systematic* 13: 229-259.
- Chapin, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review Ecology and Systematics* 13:229-259.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51-71.
- Chazdon, R.L 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv Ecol Res* 18:1-63
- Chazdon, R.L y N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chazdon, R.L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *Journal Ecology* 74: 995-1012.
- Chazdon, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv. Ecol. Res.* 18: 1-63.
- Chazdon, R.L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia* 92:586-595.
- Chiarello, N; Mooney, H; Williams, K. 1989. Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. En: *Plant Physiological Ecology*. Pearcy, R.W, Echleringer, J.R; Monney, H.A; Rundel, P.W. (eds). Chapman and Hall. Great Britain.
- Chow, W.s; H.Y. Adamson; J.M Anderson. 1991. Photosynthetic acclimation od *Tradescantia albiflora* to growth irradiance
- Clark, D.A; D.B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest forest. *Ecol Monograf* 62: 315-344.

- Coley, P.D. 1988. Effects of plant growth rate and life time 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.
- De Ita – Martínez; Barradas, V.L. 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.
- De Pury, D.G.G; G. D. Farquar.1999. A commentary on the use of a sun/shade model to scale from the leaf to a canopy. *Agric For Meteorol* 95: 257-260.
- Demming- Adams, B; Adams, WW. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends Plant Sci* 1: 21-26.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 [Suppl]: 47-55.
- Evans, G.C. 1972. *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. Blackweel Scientific Publications, Oxford.
- Evans, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78:9-19.
- Fetcher, N; S.F. Oberbauer, G. Rojas; B.R. Strain. 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 Biol Tropical* 35 (suppl):97-110.
- Field,C.B; Mooney, H.A. 1983. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nutrient use efficiency in a California shrub. *Oecologia* 56: 348-355.
- Field, C.B. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* 56:341-347.
- Foster, R.B; J. Arce B y T. Watcher. 1986. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. *Frugivores and Seed Dispersal* (eds. A. Estrada y T.H. Fleming), 357-370. W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands.

- Friend, A.D; A.K. Stevens; R.G. Knox; M.G.R. Cannel. 1997. A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3.0) Model 95: 245-287.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación según Köppen. Ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. Pp. 146-194 En Bullock, S. H; Mooney, H.A. y Medina, E. (eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Genty B, Briantais J-M; Baker N.R. 1989. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990:87-92.
- Grime, J.C; J.C.Crick; J.E. Rincón. 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, J.L. 1989. Canopies as populations. En: *Plant canopies: their growth, form and function*. Russell, G; Marshall, B; Jarvis, P.G. Cambridge University Press, Cambridge. P.p 105-128
- Hirose, T.; Werger, M.J.A. 1987. Maximizing daily carbon photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* 72:520-526.
- Houghton, R.A; D.S. Lefkowitz; D.L. Skole. 1991. Changes in the landscape of Latin America between 1850 and 1985. I. Progressive loss of forest. *Forest Ecological Management* 38: 143-172.
- 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. 1996. Plasticidad, disponibilidad de recursos en crecimiento en plántulas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco: Un enfoque experimental. *Tesis de Doctorado*. Unidad Académica de los Ciclos Profesional y del Posgrado del CCH. Centro de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- Huante, P; E. Rincón. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-66.
- Huante, P; E. Rincón; E.B. Allen.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; E. Rincón; I. Acosta.1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9:849-858.
- Hunt, R. 1982. Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis. Arnold, London. Pp 243.
- Hunt, S. 2003. Measurements of photosynthesis and respiration in plants. *Physiologia plantarum* 117: 314-325.
- Janzen, D.H. 1975. Ecology of plants in the tropics. The Institute Biology Studies in Biology, Arnold, Londres.
- Jurik, T.W., Chabot, B.F. 1986. Leaf dynamics and profitability in wild strawberries. *Oecologia*. 69:296-304.
- Kikuzawa, K. 2003. Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Functional ecology* 17: 29-38.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 97: 297-307.
- Kitajima, K; Mulkey, S.S; Samaniego, M; Wright, S.J. 2002. Decline of photosynthesis capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species.
- Kitajima, K; Mulkey, S.S; Wright, S.J. 1997. Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. *Americal Journal of Botany*. 84: 702-708.
- Kozłowski, T.T. 1991. Effects of environmental stresses on deciduous trees. In Response of plants of 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.

- Kuiper, D; P.J.C. 1988. Phenotypic plasticity in a physiological perspective. *Ecologia Plantarum* 9(1):43-59.
- Kull, O; Niinemets, Ü. 1998. Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. *Functional Ecology* 12:472-479.
- Kull, O; P.G. Jarvis.1995. The role of nitrogen in a simple scheme to scale up photosynthesis from leaf canopy. *Plant Cell Environment* 18: 1174-1182.
- Lambers, H; F.S. Chapin y T.L.Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York p.p.540.
- Langenheim, J. H; Osmond, C.B; A. Brook; P.J. Ferrer. 1984. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. *Oecologia* 63:215-224.
- Lott, E.J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of Chamela bay region, Jalisco, México. *Occ. Pap Calif. Academic Science* 148: 1-60.
- Lott, E.J; S.H. Bullock, J.A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- Lovelock, C.E; Kursar, T.A.; Skillman, J.B; Winter, K. 1998. Photoinhibition in tropical understory species with short- and long lived leaves. *Functional Ecology* 12: 553-560.
- Lowman, M.D. 1992. Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain forest canopy trees. *J. Ecol* 80: 433-447.
- Lüttge; U. 1997. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer. Pp 384.
- Maass, J.M; A. Martínez-Yrizar; C. Patiño; J. Sarukhán. 2002. Distribution and annual net accumulation of above-ground dead phytomass and its influence on throughfall quality in a Mexican tropical deciduous forest ecosystem. *Journal of Tropical Ecology*. 18: 821-834.
- Martínez- Yrizar, A y J, Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6: 433-444.
- Martínez-Ramos, M 1985. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. No. 54. Pp 179-224.

- Maxwell, K; Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence- a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51(345): 659-668.
- Meave del Castillo, J. A. 1987. Longevidad de las hojas de tres especies de árboles de Selva Tropical Húmeda. *Tesis de Maestría*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Mier, P; Grace, J; Miranda, C. 2001. Leaf respiration in two tropical rainforest: constraints on physiology by phosphorus, nitrogen and temperature. *Functional Ecology* 15: 378-387.
- Miller, P y W. Stoner. 1979. Canopy structure and environmental interactions. En *Tropics in plant populations biology*. Solbring, O.T; Jain, S; Jhonson, G.B; Raven, P.H. Columbia University Press, New York. Pp 428-460.
- Nielsen, 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.
- Niinemets, U; W. Bilger; O, Kull; J.D. Tenhunen. 1999. Responses of foliar photosynthetic electron transport, pigment stoichiometry, and stomatal conductance to interacting environmental factors in a mixed species forest canopy. *Tree Physiology* 19: 839-852.
- Osada, N; Takeda, H, Furukawa, A; Awang, M. 2001. Leaf dynamics and maintenance of tree crowns in a Malaysian rain forest stand. *Journal of Ecology* 89:774-782.
- Pearcy, R.W. 1983. The light environment and growth of C₃ and C₄ tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58:19-25.
- Pearcy, R.W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annu Rev Plant Mol Biol* 41:421-453.
- Pearcy, R.W. 1998. Acclimation to sun and shade. En: Raghavendra A.S. (ed) *Photosynthesis a comprehensive treatise*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp 250-263.
- Pennington, T.D. y Sarukhán, J. 1998. Árboles Tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. UNAM. Fondo de Cultura Económica. Pp 572.

- Pickett, S.T.A. 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology* 24: 68-84.
- Pons, T.L y R.W. Pearcy. 1994. Nitrogen reallocation and photosynthetic acclimation in response to partial shading in soybean plants. *Physiologia Plantarum* 92, 636-644.
- Poorter, L. 1988. Seedling growth of Bolivian rain Forest tree species in relation to light and water availability. *Ph. D. Thesis*. Universiteit Utrecht. Pp 195.
- Reich, P.B. y M.B. Walters. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*. 62 (3): 365-392.
- Rincón, E y P, Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees* 7: 202-207.
- Rincón, E y P, Huante. 1994. Influence of mineral nutrient availability on growth of tree seedlings from the tropical deciduous forest. *Trees* 9: 93-97.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México Pp 432
- 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. 1981. Mineral nutrition and leaf longevity in an evergreen shrub, *Ledum palustre* ssp. *De cumbes*. *Oecologia*. 49: 362-365.
- Sheiner, S.M. 1993. Plasticity as a selectable trait: reply to Via. *American Naturalist* 142: 372-374.
- Shilischting, C. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and systematics* 17: 667-693.
- Shukla, R.P; Ramakrishnan, P.S. 1984. Leaf dynamics of tropical trees related to successional status. *New Phytologist* 97:697-706.
- Sims, D.A; Pearcy, R.W. Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia marorrhiza* to whole-plant performance- I. Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant, Cell and Environment* 17: 881-887.
- Smith, H. 1981. Adaptation to Shade En: Johnson , C.B. Physiological processes limiting plant productivity. *Butter-worths, London*. Pp. 159-173.

- Sobrado, M.A. 1992. The relationship between nitrogen and photosynthesis in relation to leaf age in a tropical xerophytic tree. *Photosynthetica* 26: 445-448
- Soriano, D. 2003. Importancia de la tasa de asimilación neta, el área foliar específica y el cociente de peso foliar en la determinación de la tasa relativa de crecimiento de 5 especies arbóreas de la Selva Tropical Caducifolia de Chamela Jalisco, México. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México, Puebla. Pp 106.
- Strauss- Debenedetti S; F.A. Bazzaz. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different sucesional positions. *Oecologia* 79 87:377-387.
- 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 *Poligonum persicaria* L. Ph.D. thesis Harvard University.
- Swaine, M.D; T. C. Whitmore. 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.
- Turnbull, M.H. 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristic of six Australian rain forest tree species. *Oecologia* 87:110-117.
- Vieira, G.1996. Gap dynamics in managed Amazonian forest: structural and ecophysiological aspects. Ph. D. Diss., Univ. Oxford. Oxford. 162 pp.
- Walters, M.B; C.B. Field. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rainforest Piper species with different ecological amplitudes. *Oecologia* 72:449-456.
- Whitmore, T.C. 1996. Canopy gaps and two major groups of trees. *Ecology* 70: 536-538.
- Williams, K; C.B. Field y H.A. Mooney. 1989. Relationships among leaf construction cost leaf longevity, and light environments in rain-forest plants of the genus Piper. *American Naturalist* 133: 198-211.

Woodward, F. I; Smith, T.M; Emanuel, W.R. 1995. A global land primary productivity and phytogeography model. *Global Biogeochem Cycles* 9: 471-490.

Estación de Biología de Chamela, UNAM



*Una mañana en el laboratorio con
Cochlospermum vitifolium*

La luna

*La luna se puede tomar a cucharadas
o como una cápsula cada dos horas.*

*Es buena como hipnótico y sedante
y también alivia
a los que se han intoxicado de filosofía*

*Un pedazo de luna en el bolsillo
es el mejor amuleto que la pata de conejo:
sirve para encontrar a quien se ama,
y para alejar a los médicos y las clínicas.*

*Se puede dar de postre a los niños
cuando no se han dormido,
y unas gotas de luna en los ojos de los ancianos
ayudan a bien morir.*

*Pon una hoja tierna de la luna
debajo de tu almohada
y mirarás lo que quieras ver.*

*Lleva siempre un frasquito del aire de la luna
para cuando te ahogues,
y dale la llave de la luna
a los presos y a los desencantados.*

*Para los condenados a muerte
y para los condenados a vida
no hay mejor estimulante que la luna
en dosis precisas y controladas.*

Jaime Sabines