

S
2EJ



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Nutrición Mineral y Componentes de la Tasa
Relativa de Crecimiento en Ocho Especies
Arbóreas de la Selva Baja Caducifolia de
Chamela, Jalisco.

T E S I S

Que para obtener el título de:

B I O L O G A

P R E S E N T A

MARIANA YOLOTL ALVAREZ AÑORVE



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

México, D.F.

Director de Tesis: Dr. EMMANUEL RINCON SAUCEDO



1999

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN





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.

S
2E3.

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**NUTRICIÓN MINERAL Y COMPONENTES DE LA TASA
RELATIVA DE CRECIMIENTO EN OCHO ESPECIES
ARBÓREAS DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA DE
CHAMELA, JALISCO.**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A :

MARIANA YÓLOTL ALVAREZ AÑORVE

DIRECTOR DE TESIS: DR. EMMANUEL RINCÓN SAUCEDO



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

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

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Nutrición mineral y componentes de la tasa relativa de crecimiento
en ocho especies arbóreas de la selva baja caducifolia de Chamela,
Jalisco"

realizado por Mariana Yólotl Alvarez Añorve

con número de cuenta 9452915-7 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Emmanuel Rincón Saucedo

Propietario Dra. Ma del Pilar Huante Pérez

Propietario Dr. Carlos Vázquez Yanes

Suplente Dra. Alma Orozco Segovia

Suplente M. en C. Ma. Esther Sánchez Coronado.

Edna María Suárez Díaz
Dra. Edna María Suárez Díaz
Consejo Departamental de Biología

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	
RESUMEN	1
SUMMARY	3
I. INTRODUCCIÓN.	5
1.1 MARCO TEÓRICO	
- Ecosistemas selváticos, características e importancia.	8
- Estrategias adaptativas de las plantas: Introducción a una teoría	9
- La eficiencia en el uso de recursos: una cuestión de economía	12
- Plasticidad	16
- Análisis de crecimiento: una herramienta útil en la estimación de plasticidad	17
- Disponibilidad diferencial de nutrimentos y respuesta de las plantas de Selvas bajas caducifolias al estrés	21
- Las especies de Chamela	22
1.3 OBJETIVOS	25
II. MATERIAL Y MÉTODO	
2.1 SITIO DE ESTUDIO	26
2.2 ESPECIES ESTUDIADAS	28
2.3 MÉTODOS	33
III RESULTADOS	
3.1 ASIGNACIÓN DE BIOMASA	38
3.3 INCREMENTO DE ÁREA FOLIAR	53
3.2 TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO Y SUS COMPONENTES	55

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Emmanuel Rincón por haber dirigido este trabajo, por sus consejos, paciencia, aprecio y el gran apoyo que me ha brindado siempre. Gracias por creer en mí y contagiarme su entusiasmo por el mundo de la Ecofisiología.

Agradezco también a mis compañeros del laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento. A la Dra. Pilar Huante por tomarse el tiempo de asesorarme siempre que así lo requerí, así como por su inquebrantable y, afortunadamente contagioso, buen ánimo; a las Biólogas Irma Acosta y Suraya Borrego por su ayuda y valiosos consejos durante mi estancia en Chamela; a Damián Vivar, Suraya Borrego, Enrique Solís, Miguel Rivas, Mauricio Cervantes y Patricia Novoa no sólo por su ayuda en el, a veces agotador, trabajo de campo, sino también por su agradable compañía que hizo añorable mi estancia en Chamela, ese lugar tan terriblemente fácil de añorar. Gracias a Gustavo Verduzco por su dedicación y cuidado en el trabajo. Agradezco asimismo, a Yvonne Herrerías, Nérida Pérez y Germán González, por hacer agradable el tiempo de laboratorio. Gracias a Mónica Plascencia y Germán González por ayudarme en la obtención de datos en el laboratorio.

Gracias al Dr. Carlos Vázquez, Dra. Alma Orozco, M. En C. Ma. Esther Sánchez Coronado, Dra. Pilar Huante y al Dr. Emmanuel Rincón por el tiempo que se tomaron para la revisión de este trabajo y los oportunos comentarios que contribuyeron a la mejora del mismo. Agradezco también su comprensión y las facilidades brindadas para salir adelante. Gracias Ma. Esther.

Sería engañoso pensar que este trabajo, como cualquier otro, es producto únicamente del esfuerzo realizado en el momento. La formación previa y las personas que, de una u otra manera, me ayudaron y permitieron llegar a este punto, tienen buena culpa de lo sucedido.

Agradezco así, en primer término, a mis Padres. Mi Padre me heredó el amor por la Biología, el respeto por la vida, el afán por comprenderla y una profunda conciencia sobre la obligación de conocer el mundo. Mi madre me brindó siempre su apoyo incondicional para que pudiera realizar todo lo que quisiera, aún cuando no estuviera de acuerdo, y quise —entre otras cosas— ser bióloga. Gracias a ambos por apoyarme siempre, por resistir los

embates y anteponer, ante todo, un profundo cariño. Agradezco también a mis hermanas Rosa, Laura y Beatriz Alvarez Añorve por su apoyo y comprensión.

Mis amigos y compañeros de clase, contribuyeron también a la realización de este trabajo y de los previos. Muchos de ellos me han ayudado en los buenos, en los malos y en los peores momentos, pero sobre todo, me han regalado alegría y entusiasmo. Gracias a los que me han brindado su cariño y apoyo desde siempre y sin fecha de caducidad: Mauricio García (Mau), Susana Torres, Mónica Plascencia, Nadia Garibaldi, Angel Aldana, Jamín Corona y Carlos Plascencia. A mis compañeros de generación y entrañables amigos, mismos con los que pude contar siempre, aún ahora: Daniel Maldonado, Damián Vivar, Sirobska Baca (aunque sí traía fecha), Alma Genis, Yvonne Herrerías, Valeria Ponce, Víctor Bautista, Rashidi Springall, Ma. Elena Torres, Amadeo Estrada, Angélica Cervantes, Alfonso Bautista, Mary Gaytán, y Daniel Olvera. Gracias por los locos tiempos. Quisiera expresar también mi agradecimiento a mis actuales compañeros de trabajo y amigos Suraya Borrego, Miguel Rivas e Yvonne Herrerías quienes en todo momento se han mostrado dispuestos a amenizar el ambiente de trabajo y constituyen, por tanto, una muy grata compañía. Gracias Suraya por tu espontánea amistad y apoyo en todo lo que ha significado trabajo y demás.

Agradezco a la Facultad de Ciencias y en general a esta maravillosa Universidad por haberme dado la oportunidad de formarme. Gracias al Instituto de Ecología y a la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología, UNAM, sin cuyo apoyo no habría sido posible la realización de esta tesis. Agradezco, asimismo, a todo el personal administrativo de la estación por facilitar las labores de trabajo cuando así lo requerimos. Gracias a las señoras Lucía y Elena por preocuparse de nuestra salud, y a Pancho, Juan Manuel y Landín por ayudarme a subir las plantas.

Este trabajo fue financiado por los proyectos DGAPA IN218796, CONACYT GOO11-N9607, CONACYT 25828-N y NSF Grant DEB-9622352.

RESUMEN

El presente trabajo tiene por objetivo comparar y explicar en términos ecofisiológicos, el crecimiento de ocho especies arbóreas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Para ello se evaluó la respuesta en crecimiento de plántulas de las ocho especies a diferentes disponibilidades de nutrimentos (+N y -N), un fenómeno característico del suelo de Chamela. La variación de los recursos en Chamela, también se da temporalmente, ya que este ecosistema experimenta una larga temporada de sequía que abarca más de la mitad del año. Esto limita la época de crecimiento de las especies vegetales a un periodo de 120 días aproximadamente, lo cual representa un problema común para todas las especies de la localidad.

A fin de descubrir cómo las especies de Chamela resuelven este problema y, por ende, porqué crecen como crecen, este experimento consistió en crecer, durante 120 días, ocho especies arbóreas: *Amphyterigium adstringens*, *Coccoloba barbadensis*, *Cochlospermum vitifolium*, *Crescentia alata*, *Hintonia latiflora*, *Ipomoea wolcottiana* y *Ruprechtia fusca*. Las especies presentan tasas relativas de crecimiento altas, intermedias y bajas que se asocian con diferentes estrategias de vida, en específico con aquellas propuestas por Grime (1977). Las especies se crecieron durante 120 días y se realizaron cosechas cada 20 días (en total 6). Durante el tiempo de crecimiento se midió también el incremento en área foliar "in vivo" de seis de las ocho especies estudiadas. Con los datos obtenidos se hizo análisis de crecimiento y se evaluaron las relaciones entre RGR, sus componentes (SLA, NAR, LAR, LWR) y los patrones de asignación de biomasa, a través del tiempo.

Las máximas RGR se obtuvieron entre los 25 y 45 días para todas las especies, en la mayoría de los casos las RGR máximas se alcanzaron en la misma etapa para los dos tratamientos, cuando no sucedió así, la RGR máxima que tardó más tiempo fue para -N. El desfase en el tiempo ocurrió solo en especies de rápido crecimiento. El componente SLA de RGR fue el que más se relacionó con ésta, aunque hubo una relación más clara en +N y para las etapas tempranas del crecimiento. La disminución de RGR en el tiempo para las especies de rápido crecimiento, la disminución de la respuesta la misma, así como la

diferencia en las características foliares entre las especies de lento y rápido crecimiento, son factores que explican la variación de la relación RGR y SLA en el tiempo y bajo diferentes disponibilidades de nutrimentos.

Los patrones de incremento en área foliar muestran una tasa máxima en las etapas en que se alcanza la RGR máxima. La tasa de crecimiento es mayor en el tratamiento de +N sólo para las especies de rápido crecimiento; en las especies de lento crecimiento la diferencia entre tratamientos es más en magnitud total de la hoja que en tasas de cambio.

La gran plasticidad morfológica asociada a las especies con alta tasa relativa de crecimiento, en contraste con aquellas que tienen una tasa baja, se evidencia en este estudio no sólo con las respuestas en asignación de biomasa, sino en el tiempo a través de características foliares y de crecimiento de las especies. En el mismo sentido la baja plasticidad morfológica de las especies de lento crecimiento se reflejó en todo momento lo que sugiere que en el caso de Chamela, la plasticidad de las plantas de lento crecimiento no es cuestión de tiempo.

Si asumimos que las estrategias que las plantas siguen en sus historias de vida, en las cuales la tasa relativa de crecimiento aparece como indicador de grupos de características, están determinadas por los grados de estrés y perturbación del medio, podríamos entonces sugerir que las características particulares de cada hábitat determinan diferentes respuestas para diferentes necesidades; de este modo, y tal como se vislumbra en este estudio, las respuestas vegetales a la variación de las condiciones ambientales, pueden denotarse y estudiarse en términos de las respuestas de las mismas.

SUMMARY

The objective of this paper is to compare and explain, in ecophysiological terms, the growth of eight woody species in the tropical dry forest of Chamela, Jalisco. For this purpose, seedlings response in growth to different nutrients availability, a characteristic phenomenon of Chamela soil, was evaluated. Resources variability in Chamela is temporal too, this is due to a severe drought season with more than a half-year duration. Drought limits plants growth season to 120 days approximately and this represents a common problem for all locality species.

In order to understand how Chamela species resolve this problem and, hence, why they grow like they do it, this experiment consisted in grow up, for a 120 days period, eight woody species: *Amphyterigium adstringens*, *Coccoloba barbadensis*, *Cochlospermum vitifolium*, *Crescentia alata*, *Hintonia latiflora*, *Ipomoea wolcottiana* y *Ruprechtia fusca*. Species relative growth rates are high, intermediate and low and are associated with different life strategies, specifically with those proposed by Grime (1977). Along the 120 days growth period, six harvests were realised every 20 days (6 harvests) and leaf area increase “in vivo” was measured in six of the eight species studied. Relations between RGRs obtained and its components (SLA, NAR, LAR, LWR) and biomass allocation patterns trough time, were evaluated by growth analysis.

Species presented highest RGR between 25 and 45 days old. In most of the cases maxim RGRs were achieved at the same time in both treatments, when this didn't occur late RGR occurred in -N treatment. The decoupling was observed just in fast species. The RGR component most related to this was SLA; even though there was a more clear relation for +N treatment and for early growth stages.

Leaf area increase patterns show the highest increase rate with the highest RGR. Growth rhythm is greater in +N treatment only for fast species. Differences between treatments are due more to total leaf area than to change rates in slow growing species.

Great morphological plasticity associated with fast growing species, in contrast with inflexibility of slow growing ones, was confirmed in this experiment by means of responses in biomass allocation and, in time, with species leaf and growth characteristics. In this sense,

slow morphological plasticity in slow growing species was observed all time. This suggest that, in Chamela, slow growing species plasticity is not a matter of time.

Plant species, by developing different design patterns, have responded in different ways to environmental stresses. In this sense, plant design may be considered as an integrative response to environmental demands. If we assume that strategies that plants follow in their life histories, in which relative growth rate appears like characteristic's group indicator, are determined by environmental disturbance and stress, we would suggest that particular habitat characteristics determine different designs as a resolution for different demands. In this way, and as we have realised in this experiment, plant responses to environmental variability may be defined and studied in terms of their design.

INTRODUCCIÓN

Las especies tienden a adaptarse a su medio: sus características y estrategias son el resultado de la selección natural y otras fuerzas evolutivas (Williams 1966). Éstas han actuado sobre ellas durante millones de años a lo largo del proceso evolutivo que ha conducido a las formas vivientes a desaparecer, a competir, a dominar, a defenderse, a asociarse, a resistir, en fin, a adaptarse y sobrevivir.

El éxito, y por tanto la permanencia, de cada especie, depende de su capacidad para adaptarse a las variaciones de su medio; la plasticidad, entendida como la habilidad de un genotipo para modificar su morfología y/o fisiología como respuesta a cambios en su ambiente (Bradshaw 1965, West-Eberhard 1989) es una herramienta fundamental en los procesos de adaptación de las especies. En esta carrera para mantenerse en el escenario de la vida, las plantas, dependientes de manera determinante de los factores climáticos y edáficos, han adecuado sus ciclos y estrategias de vida a las variaciones espaciales y temporales de tales factores. Esta variabilidad, que puede presentarse en áreas grandes o pequeñas y a diferentes escalas para varios recursos, ha jugado un papel determinante en la evolución de las historias de vida de las plantas (Bazzaz 1996).

En el presente trabajo se pretende describir, comparar y explicar, el crecimiento de ocho especies arbóreas mediante su tipo y grado de respuesta ante disponibilidades diferenciales de nutrimentos, un fenómeno natural en ecosistemas como el de la selva baja caducifolia de Chamela, en cuyo suelo pueden detectarse los llamados “parches de nutrimentos”, producto de factores como la competencia íter o intraespecífica por los

recursos minerales del suelo o la heterogeneidad en las características de éste (Martínez-Yrizar 1980).

En Chamela, la productividad vegetal está controlada por la cantidad y distribución de las lluvias anuales y la marcada estacionalidad de la zona implica un largo periodo de sequía que abarca más de la mitad del año. Esto representa un problema común para todas las especies que ahí subsisten, debido - entre otras cosas- a que la disponibilidad de recursos del suelo se ve afectada por dicho periodo de sequía y esto limita la época de crecimiento a 120 días aprox (Bullock 1986, Bullock y Solís-Magallanes 1990). Lo anterior provoca una disponibilidad diferencial de recursos, no sólo temporal sino espacialmente.

Ahora bien, la manera en que las especies vegetales enfrentan y resuelven esta marcada variación en la disponibilidad de recursos, puede elucidarse mediante el análisis del crecimiento individual de las mismas bajo diferentes disponibilidades de nutrimentos y evaluando la presencia e intensidad del cambio a este recurso entre las distintas especies. Al respecto existen trabajos como el de Huante (1992, 1996), Huante *et al* (1995a, 1995b, 1998a, 1998b) y Rincón y Huante (1994), entre otros. Esto nos permitirá descubrir - en caso de que existan- patrones de cambio en el crecimiento de especies no relacionadas filogenéticamente que, sin embargo, enfrentan un problema común, e inclusive permitirá explicar cómo y porqué dichas especies crecen como lo hacen, esto es, qué parámetros fisiológicos y/o anatómicos modifican, cómo influyen dichas modificaciones en sus estrategias de vida y qué implicaciones tendrían en su capacidad adaptativa al medio.

Por otra parte, conocer el grado de plasticidad de las especies nos da idea de su potencial ecológico para compensar las deficiencias de nutrimentos y, por tanto, de la clase de hábitats en los cuales son capaces de establecerse y competir exitosamente por los recursos del suelo (Huante 1995a). Lo anterior puede ser útil para aspectos teóricos de restauración y manejo de áreas naturales

MARCO TEÓRICO

Ecosistemas selváticos, características e importancia.

Los ecosistemas selváticos se caracterizan por su alta biodiversidad y en esto justamente radica su importancia; las selvas representan una fuente importante de nichos ecológicos a todos los niveles - micro y macroscópicos -; se reporta que poseen la fauna de invertebrados más rica y la mayor cantidad de nichos para animales superiores (Packham *et al.* 1992). Asimismo, representa la conglomeración más notable de formas vegetales, especialmente del grupo de las angiospermas.

Ahora bien, dentro de las selvas tropicales, tenemos un tipo especial, las selvas bajas caducifolias. Estas se localizan en áreas con una precipitación anual entre 600 y 1300-1400 mm, se caracterizan por una estación seca marcada y prolongada, por una altura promedio del dosel de 15 m, y por la presencia de árboles que, generalmente, pierden sus hojas al término de la temporada de lluvias y se mantienen sin ellas a todo lo largo de la época de secas (Murphy y Lugo 1986). En este tipo de comunidad existen, básicamente, dos estratos arbóreos, uno integrado por árboles con una altura máxima de 7-8 m con hasta 15 cm de d.a.p. y otro integrado por especies de 7 a 15 m de altura y d.a.p. mayor de 15 cm (Barajas y León 1989).

Las selvas bajas caducifolias representan el 44% de los ecosistemas tropicales a nivel mundial (Murphy y Lugo 1986), y están consideradas entre los más amenazados (Janzen, 1988) por la creciente explotación de actividades humanas relacionadas con

agricultura y ganadería, de hecho, se estima que el 78% del área original de este tipo de selvas ya ha sido modificada (Houghton *et al.* 1991)

Estrategias adaptativas de las plantas: Introducción a la teoría

La diversidad vegetal actual es tal, que se vuelve necesario agrupar a las plantas en grupos ecológicos o funcionales a fin de denotar características funcionales y estructurales de respuestas al ambiente, así como principios generales de sucesión y recuperación de ecosistemas. Por este motivo se han hecho varios intentos de identificar tendencias en las historias de vida de las especies: una primera aproximación son las estrategias r y K propuestas por MacArthur y Wilson en 1967, sin embargo, éstas han resultado de limitado valor explicativo en la ecología vegetal (Bazzaz 1996)

Diez años después, en 1977, Grime propuso, más que estrategias concretas, una combinación de éstas en la evolución de las historias de vida de las plantas (Bazzaz, 1996). Uno de los principales usos de su teoría de las estrategias vegetales, es proveer una base para predecir cuál de los dos tipos básicos de respuesta al estrés, la morfológica o la fisiológica, será más probable en especies, poblaciones o situaciones determinadas (Grime 1989).

El modelo típico de esta teoría (Fig 1) es el llamado C-S-R (C = competitiva, S = tolerante al estrés y R = ruderal o arvense) que describe los diferentes equilibrios entre estrés y perturbación en la vegetación, así como la localización de las diferentes estrategias en dicho equilibrio (Grime 1977). En este modelo la sucesión avanza de derecha a izquierda con distintos grados de aproximación al ápice del triángulo (Fig 1) (Bazzaz 1996).

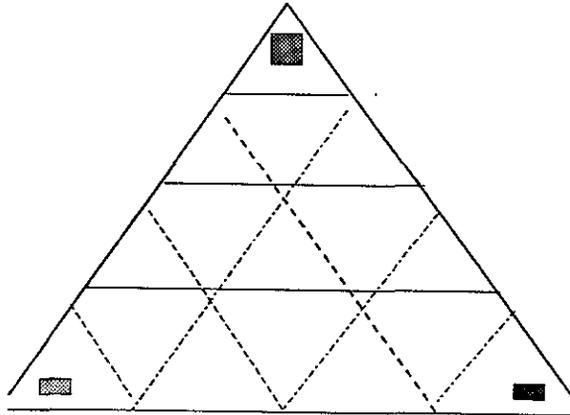


Fig 1. El vértice superior corresponde a condiciones de alta productividad y poca perturbación, en las cuales la época de crecimiento está marcada por una rápida acumulación de biomasa, el extremo inferior izquierdo corresponde a condiciones donde se observa un desarrollo breve y explosivo de biomasa en especies capaces de explotar un hábitat productivo pero temporal, el extremo inferior derecho corresponde a condiciones estables de productividad extremadamente baja, impuesta por estrés de nutrientes minerales, por lo cual se detectan pocos cambios en la biomasa. En los dos primeros casos se espera que predomine la plasticidad morfológica y en el tercero una plasticidad fisiológica. ■ = competitiva; ▨ = tolerante al estrés y ▩ = ruderal. Tomada de Grime 1989. *Plants under stress*.

Grime *et al.* (1986) proponen que, bajo condiciones de estrés de recursos, las plantas de hábitats productivos difieren en plasticidad morfológica con respecto a las plantas de hábitats con productividad baja.

En general, para Chamela se reconocen 2 tipos extremos de estrategias bien definidas con base en la productividad del hábitat y las características morfológicas, fisiológicas y de crecimiento, que las especies de dichos hábitats presentan como una adaptación para sobrevivir en ellos. Ambas estrategias representan los extremos de una serie de respuestas (Huante *et al.* 1995a), que varían en cuanto a velocidades de tasa de crecimiento y a disponibilidades de recursos.

La primera de dichas estrategias se refiere a las plantas que habitan en suelos fértiles, éstas tienden a presentar tasas rápidas de crecimiento, tasas fotosintéticas (por

unidad de peso foliar) y de obtención de nitratos altas, invierten mucho en tejido foliar (área foliar, LWR, LAR), presentan una mayor capacidad –que puede interpretarse como plasticidad morfológica - para ajustar su asignación de biomasa cuando son expuestas a bajas disponibilidades de nutrientes (Lambers y Poorter 1992).

Las plantas adaptadas a suelos infértiles se caracterizan, sobre todo, por su baja tasa máxima de crecimiento potencial, puesto que crecen relativamente lento aún en condiciones óptimas (Chapin 1988). Tienen también tasas fotosintéticas (por unidad de peso foliar) y de obtención de nitratos más bajas que las especies de hábitats productivos, designan una mayor parte de recursos a la producción de metabolitos secundarios o características foliares que representen una defensa contra la herbivoría, parecen beneficiarse más de asociaciones con organismos como las micorrizas (Chapin 1980) y tienen menor plasticidad o habilidad para ajustar su asignación de biomasa bajo condiciones variables de disponibilidad de recursos (Lambers y Poorter 1992) Sin embargo, la plasticidad morfológica no debe medirse sólo en términos de caracteres evidentes como la proporción raíz:vástago (root:shoot), la estructura de las hojas o el hábito de crecimiento, caracteres que, en efecto, se ven poco afectados por la disponibilidad diferencial de nutrientes en especies de lento crecimiento (Robinson 1991); tal vez si se midiesen respuestas morfológicas más sutiles como la producción de pelos radiculares, o bien se considerase el factor tiempo para evaluar la capacidad de ajuste, estas especies mostrarían una magnitud mayor en su respuesta plástica.

Chapin (1988) concluyó que en general, la adaptación principal de las especies con tasas relativas de crecimiento lentas consiste en restringir el crecimiento a la cantidad

promedio de recursos disponibles en el medio y en producir la menor cantidad posible de tejidos, de tal manera que no se llegue a una disfunción metabólica de los mismos; en sí, las plantas responden a la baja disponibilidad de nutrimentos con tasas de asimilación reducidas, bajas concentraciones tisulares de nutrimentos, crecimiento reducido (o lento) y con una retranslocación efectiva de nutrimentos de las hojas senescentes. Las especies con tasas relativas de crecimiento altas, por el contrario, muestran síntomas de deficiencia evidentes cuando crecen en bajas disponibilidades de nutrimentos.

Por otro lado, los resultados de numerosos experimentos al respecto (Grime *et al.* 1986, Rincón y Huante 1993, Rincón y Huante 1994, Huante *et al.* 1995a, Huante *et al.* 1998a; Huante *et al.* 1998b, Rincón y Chapin 1998), sugieren que los cambios morfogénicos rápidos, son un mecanismo que las especies de rápido crecimiento utilizan para mantener tasas altas de captura de recursos cuando se encuentran con mosaicos de éstos (Grime 1989).

La eficiencia en el uso de recursos: una cuestión de economía.

De acuerdo con Bazzaz (1996), el crecimiento vegetal es, a fin de cuentas, una medida de la ganancia neta en recursos provenientes del medio, motivo por el cual está directamente relacionado con la adecuación de los organismos. El éxito en el crecimiento y reproducción de las plantas depende de la adquisición de los recursos necesarios en cantidades balanceadas, éstos incluyen luz, nutrimentos, agua, CO₂, y espacio (Bazzaz 1996). Una vez adquiridos, la planta puede almacenarlos, o "gastarlos" de varias maneras para producir hojas, tallos, raíces, etc, lo cual, a su vez, servirá para la adquisición de otros

recursos, o bien, para reproducción. Cabe mencionar que el almacenamiento, aún cuando puede competir con el crecimiento en recursos, finalmente será invertido en crecimiento y/o reproducción, sólo que a un plazo mayor (Chapin *et al.* 1990). La variabilidad inherente al ambiente y presente a todas las escalas temporales, exige estrategias a corto y a largo plazo para mantener un suministro adecuado de éstos (Bloom *et al.* 1985).

Una aproximación a la eficiencia de uso de los recursos, es la analogía con la teoría económica (Bloom *et al.* 1985). Aplicada a las plantas, esta teoría asume que un individuo tiene una tasa fija y específica de asimilación de recursos, llámense nitrógeno, carbono, luz, agua, entre otros, que debe dividirse de manera óptima entre varias estructuras y funciones propias del sistema. La asignación óptima maximiza la adecuación relativa del individuo durante su tiempo total de vida (Bazzaz 1996). La aplicación de la teoría económica al crecimiento en plantas, intenta explicar cómo y hasta qué grado las plantas deben ajustar su capacidad de asignación de recursos para maximizar su crecimiento en un medio particular (Bloom *et al.* 1985).

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); que la producción de hojas o raíces está limitada por la relación beneficio/costo, de manera tal que cuando el costo sea igual al beneficio la producción debe detenerse a fin de que no haya pérdidas; que las plantas ajustan su asignación de modo que el crecimiento esté igualmente limitado por todos los recursos; que cada proceso está limitado por un balance dado de reservas internas, así, un incremento en alguna reserva limitante estimularía al mismo grado cada proceso, y

que, a fin de alcanzar una proporción costo-beneficio similar para cada recurso y una asignación óptima para cada proceso, las plantas hacen ajustes fisiológicos para el corto y largo plazo (aclimatación y adaptación respectivamente), ajustes que minimizarían las diferencias en tasas de intercambio (Bloom *et al.* 1985).

El suministro de agua influye de manera importante el de nutrimentos, de tal manera que las demandas de ambos recursos suelen ser similares. De hecho, plantas de hábitats donde la disponibilidad de agua y nutrimentos es muy variable, presentan adaptaciones fisiológicas que tienden a equilibrar la tasa de intercambio (Bloom *et al.* 1985). Tal es el caso de sistemas con régimen de lluvias marcadamente estacional como el de Chamela.

Otra función importante dentro de las estrategias de uso de los recursos es el almacenaje, ya que actúa como un amortiguador entre la asincronía en el suministro de los recursos por el medio, y la demanda en el uso de los mismos por el crecimiento y la reproducción (Bloom *et al.* 1985). El almacenaje se vuelve, entonces, un proceso indispensable si pensamos que la asincronía entre la demanda y suministro de recursos es, más que una excepción, la regla para las plantas (Chapin *et al.* 1990). Por ejemplo, se ha demostrado que recursos como fósforo y nitrato se acumulan durante los periodos de abundancia externa y se consumen en las etapas subsiguientes del crecimiento, cuando su abundancia ha disminuido. Las características particulares de almacenamiento de una forma de crecimiento determinada, dependen del patrón estacional de disponibilidad de recursos en el hábitat de que se trate (Bloom *et al.* 1985). Así, las plantas caducifolias almacenan más

que las perennifolias como un reflejo de la mayor asincronía entre demanda y suministro de recursos que experimentan en los sistemas estacionales (Chapin *et al.* 1990).

En cuanto a crecimiento, como la teoría asume, la planta deja de producir hojas y raíces hasta que la ganancia iguala al costo, de esta manera, se puede decir que una hoja senesce cuando experimenta un balance negativo de carbono (Bloom *et al.* 1985); la teoría, asimismo, predice que la producción de raíces cesará en un suelo donde la adquisición de agua o nutrimentos sea menor que la inversión de éstos en la producción de nuevas raíces. A pesar de lo que se piensa, en términos de carbono, el costo del crecimiento y manutención del tejido no se ve realmente afectado por las diferencias en composición química de las diferentes partes de una planta o bien entre las diferentes especies. Esto es, debido a que la tasa de recambio del tejido está relacionada directamente con el recambio de proteínas y las tasas de flujo de iones, de modo que las hojas con alto contenido de nitrógeno tienen un recambio más alto que aquellas con bajo contenido, lo mismo sucede en el caso de las raíces: mientras más copioso sea el flujo de iones, más corto será el intervalo de vida para el tejido radicular. La respiración total, por tanto, a lo largo de la vida del tejido, no varía de modo substancial entre tejidos ni entre especies (Bloom *et al.* 1985).

En lo que a costos de adquisición respecta, en cuanto más abundante sea un recurso menor será su costo de adquisición. El alto costo del crecimiento en medios pobres en recursos, se ve reflejado en las bajas tasas relativas de crecimiento de las plantas adaptadas a estos hábitats, donde sólo se pueden alcanzar bajos valores de este parámetro y la biología de las plantas está adaptada a funcionar de manera eficiente a esos niveles de recursos (Bloom *et al.* 1985)

Plasticidad

Puesto que la plasticidad es la habilidad de un genotipo para modificar su fisiología y/o morfología como respuesta a cambios en su ambiente (West-Eberhard 1989), las respuestas plásticas de las plantas pueden considerarse como uno de los mecanismos mediante los cuales éstas adquieren recursos (Grime *et al.* 1986). La magnitud de tal plasticidad en un sentido fisiológico o morfológico, debería estar relacionada directamente con la demanda de recursos de las especies; es decir, aquellas especies cuya demanda de recursos sea alta debido a una elevada tasa de crecimiento, han desarrollado una plasticidad morfológica mayor para mantener en la medida de lo posible el suministro de los recursos necesarios ante condiciones adversas, en tanto que, en aquellas especies cuya demanda de recursos sea menor debido a una tasa de crecimiento lenta - la cual resulta una adaptación a suelos infértiles -, la plasticidad morfológica no sería tan necesaria como la de carácter fisiológico, ya que pueden subsistir y resistir con sólo aprovechar breves pulsos de abundancia de nutrimentos.

Las especies con altas tasas de crecimiento, tienen la capacidad plástica para continuamente buscar, localizar, y explotar parches ricos en recursos (Grime *et al.* 1986). En ambientes donde la distribución de nutrimentos en el suelo es heterogénea, la tendencia parece indicar que a mayor tasa de crecimiento, mayor capacidad de forrajeo en parches ricos en nutrimentos; las especies de lento crecimiento, en contraste, son incapaces de localizar y explotar parches ricos en nutrimentos (Huante *et al.* 1998a y b)

Estudios sobre la especialización en captura de recursos, han concluido que las respuestas de las plantas a las variaciones en el suministro de nutrimentos, podrían

involucrar cambios compensatorios en la proporción de biomasa raíz/parte aérea (r/s) a fin de incrementar la adquisición de los recursos del suelo que están limitando el crecimiento (Chapin 1991), así, una baja disponibilidad de nitrógeno, fósforo y agua provoca una mayor asignación de biomasa a las raíces (Lambers y Poorter 1992).

Análisis de crecimiento: Una herramienta útil en la estimación de plasticidad.

Las plantas, como cualquier sistema con atributos biológicos, funcionan como un sistema balanceado y, a fin de aumentar su adecuación, deben optimizar la asignación de biomasa para, a su vez, optimizar la adquisición de los recursos que se encuentran en escasez; por este motivo las estrategias de asignación de biomasa han estado bajo una fuerte presión selectiva (Bazzaz 1996).

Las especies vegetales compensan la limitación de recursos mediante cambios en la asignación de recursos - hacia órganos o funciones- que optimizen la captura del recurso limitante. Las técnicas de análisis de crecimiento han facilitado el estudio de las diferencias en la asignación de biomasa, lo cual nos permite hacer comparaciones a nivel inter e intraespecífico de las estrategias y tendencias en el crecimiento de las plantas (Bazzaz 1996).

El crecimiento puede describirse como una serie de cambios irreversibles en el tiempo, estos cambios pueden darse en tamaño, a menudo en forma y ocasionalmente en número (Evans 1972, Hunt 1980, Hunt 1990). Dentro de los parámetros que se usan para analizar el crecimiento de las plántulas tenemos dos tipos: Los fisiológicos, representados únicamente por la tasa de asimilación neta (NAR) y los morfológicos representados por el resto de los que se listan a continuación

NAR = Tasa de asimilación neta (Net Assimilation Rate). Es la ganancia neta en peso por unidad de área foliar (Hunt 1982). Más específicamente, es la tasa de producción de materia seca por unidad de área foliar por unidad de tiempo (Evans 1972, Hunt 1982) y se mide en $\text{g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$

LAR = Proporción de área foliar (Leaf Area Ratio). Es la relación entre el área foliar total y la biomasa seca total de la planta, sus unidades son $\text{cm}^{-2} \text{ g}^{-1}$ (Evans 1972, Hunt 1982) De acuerdo con Hunt (1980) LAR tiene dos componentes:

$$\text{LAR} = \text{LWR} * \text{SLA}$$

LWR = Índice de peso foliar (Leaf Weight Ratio). Es la proporción de follaje en relación al peso seco total de la planta (Evans 1972, Hunt 1982) medida en g g^{-1} , indica por tanto, la fracción de la biomasa total de la planta que es asignada a hojas (Lambers y Poorter 1992).

SLA = Área foliar Específica (Specific Leaf Area) Expresa la relación área/peso del follaje, es decir el área foliar total entre el peso seco total del follaje. Es una estimación de densidad o de grosor de las hojas (Hunt 1990) y se mide en $\text{cm}^{-2} \text{ g}^{-1}$

SLA puede dividirse en tres componentes:

$$1/\text{SLA} = (\text{FW}/\text{LA}) * (\text{DW}/\text{FW}) * (\text{DW}_1/\text{DW} + \text{DW}_2/\text{DW} + \dots)$$

Donde DW: peso seco de las hojas, FW peso fresco de la porción foliar. El primero da una idea de el grosor de la hoja; el segundo refleja la densidad del tejido foliar y el tercero describe la composición química del peso seco de las hojas. (Dijkstra 1989)

Cornelissen *et al.* (1996) examinan SLA dividiéndola en los dos componentes relacionados con el contenido de agua

$$\text{SLA} = \text{SW} / \text{DW} * \text{SSLA}$$

SW/DW = peso a saturación/ peso seco

SSLA= Specific Saturated Leaf Area.

Donde. SW= peso foliar a saturación; DW peso seco total de la porción foliar.

Así, los cambios en SLA no sólo son reflejo del grosor de la hoja (relacionado con tamaño y número de células por unidad de área), sino que también reflejan cambios en la anatomía, morfología y composición química de las mismas. SLA muestra una asociación estrecha con la tasa potencial de crecimiento de las especies (Lambers y Poorter 1992).

SWR = Índice de peso del tallo (Stem Weight Ratio). Es la proporción en peso del tallo con respecto al peso seco total de la planta (Huante *et al.* 1995a)

RWR = Índice de peso de la raíz (Root Weight Ratio). Representa la proporción en peso de la raíz con respecto a la biomasa seca total de la planta (Huante *et al.* 1995a)

R/S = Cociente raíz:vástago (Root to Shoot dry biomass ratio). Es la relación en peso seco entre la raíz y la parte aérea de la planta. Hunt (1990) la define como un índice del balance en crecimiento entre los componentes de la raíz y la parte aérea, integrado en un periodo de tiempo.

RGR= Tasa relativa de crecimiento (Relative Growth Rate). Es el incremento en biomasa seca por unidad de biomasa total de la planta, por unidad de tiempo (Evans 1972, Hunt 1982), está considerada como el parámetro más útil en la comparación del crecimiento potencial innato, puesto que es independiente de la escala del organismo (Hunt 1990).

$$RGR = NAR * LAR$$

En el análisis de crecimiento clásico RGR se calcula mediante la siguiente fórmula:

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

En tanto que, en el análisis funcional el cálculo es el siguiente

$$RGR = 1/W (dW / dt)$$

La principal diferencia entre el análisis clásico y el funcional es que con el primero se obtienen tasas instantáneas, mientras que el segundo es un ajuste de curvas que contemplan varios tiempos. (Hunt 1982).

Lambers y Poorter (1992), revisaron 78 estudios publicados referentes a análisis comparativo de crecimiento en herbáceas y encontraron que, en promedio, un incremento del 10% de RGR está explicado por un incremento del 7.5 % de LAR y un incremento del 2.4% de NAR. En la mayoría de los estudios LAR ha sido el principal factor con el cual se explica RGR.

Se ha reportado en gran cantidad de estudios (Dijkstra 1989, Lambers y Poorter 1992, Huante *et al.* 1995a, Huante *et al.* 1995b, Cornelissen 1996, Saverimuttu y Westoby 1996, Huante 1996), que RGR está determinada en mayor medida por LAR que por NAR, lo cual sugiere que, más que las tasas de procesos fisiológicos foliares, la RGR potencial está influenciada por la variación en los patrones de construcción de las plantas; así mismo, el componente más correlacionado (positivamente) con RGR es SLA, lo cual indica que la manera en que la biomasa asignada a hojas se distribuye en la planta junto con la calidad de las hojas, resulta más importante en términos de producción que la cantidad de biomasa en sí (Saverimuttu y Westoby 1996).

Disponibilidad diferencial de nutrientes y respuesta de las plantas de selvas bajas caducifolias al estrés.

El estudio y completo entendimiento del ciclaje de nutrientes en las selvas bajas caducifolias aún intactas, resulta de vital importancia debido a la rápida desaparición de las mismas (Kauffman 1993).

Se sabe que los suelos de las selvas tropicales presentan generalmente una alta disponibilidad de nitrógeno y baja disponibilidad de fósforo, lo cual sugiere que el fósforo podría ser un factor limitante para el crecimiento vegetal en estos ecosistemas (Huante *et al.* 1995b).

La formación de hojarasca en las selvas caducifolias representa una aportación de nutrientes al suelo más sincronizada que en otros ecosistemas tropicales. En Chamela la relación de masas de Nitrógeno:Fósforo (N:P) en el suelo, corresponde a la de un sitio moderadamente fértil (Kauffman 1993); en estos sitios existe un ciclaje rápido de nitrógeno-carbono debido a las altas tasas de recambio de la hojarasca, que en este caso se limitan a la época de lluvias (Packham *et al.* 1992).

Para el caso de Chamela, las concentraciones de nitrógeno y fósforo de la hojarasca son de las más altas reportadas para las selvas en general; estas concentraciones foliares son, asimismo, altas en comparación con plantas perennifolias o esclerófilas (Kauffman 1993). La tasa de recambio de raíces finas parece ser otro aporte importante al ciclaje de nutrientes de este ecosistema (Vogt *et al.* 1986), sobre todo si se toma en cuenta la gran proporción de biomasa subterránea -27% en promedio- que caracteriza a las selvas bajas caducifolias.

El carácter deciduo de estos ecosistemas, si comparamos con plantas perennifolias por ejemplo, implica una alta producción anual de hojas y tal vez una mayor capacidad fotosintética por unidad de peso seco de las mismas (Packham *et al.* 1992). Las concentraciones foliares de C y N en Chamela son, por tanto, altas en comparación con plantas perennifolias o esclerófilas (Kauffman 1993).

Las especies de Chamela

En estudios relacionados con características fisiológicas y de crecimiento de las especies de Chamela (Huante 1992, Rincón y Huante 1993, Rincón y Huante 1994, Huante *et al.* 1995a, Huante *et al.* 1995b, Huante *et al.* 1998a, Huante *et al.* 1998b, Huante 1996), se han identificado los tipos de estrategias de algunas de ellas. En general, se asocia a las especies de selva madura con aquellas adaptadas a sitios con baja disponibilidad de recursos, en contraste con aquellas que crecen en sitios abiertos, los cuales se consideran como lugares con mayor abundancia de recursos (Huante 1992).

Diversas investigaciones referentes a las respuestas al estrés por nutrientes (Rincón y Huante 1994, Huante 1995a, Huante 1995b), denotan una tendencia clara en las especies de rápido crecimiento a incrementar RWR, a reducir la asignación de biomasa a hojas (LWR) y a incrementar la proporción R/S conforme decrece el suministro de nutrientes. Se ha demostrado asimismo, que la dependencia de nutrientes es más marcada en las especies propias de sitios abiertos (que son más sensibles a las bajas disponibilidades de los mismos) en comparación con aquellas de selva madura; que las especies de sucesión temprana muestran una respuesta notoria a las diferentes

concentraciones de P (y de nutrientes en general), así como una eficiencia de uso del nutrimento alta cuando su disponibilidad es baja. En condiciones de abundancia de nutrientes las especies asignan más biomasa a la parte aérea, en cambio, a baja disponibilidad, asignan más biomasa a las raíces y disminuyen SLA. En dichos estudios LAR y sus componentes SLA y LWR, fueron los que mostraron una mayor influencia sobre RGR.

Con base en lo anterior se hipotetiza que las especies que presenten una tasa de crecimiento (RGR) alta, mostrarán mayor variación en sus patrones de asignación de biomasa y área foliar como respuesta a las disponibilidades diferenciales de nutrientes, a diferencia de aquellas especies que presenten una tasa de crecimiento lenta, quienes mostrarán una baja o nula respuesta morfológica ante los tratamientos. Las especies con tasa intermedia de crecimiento se espera respondan moderadamente a los tratamientos.

La supuesta mayor plasticidad morfológica de las especies de rápido crecimiento que crecen en un medio estacional, hace pensar que son éstas, precisamente, quienes alcanzarán sus tasas de crecimiento máximas en el menor tiempo posible; asimismo, se espera que la respuesta a la abundancia de nutrientes sea mayor no sólo en magnitud sino también en velocidad. Cabe mencionar que, puesto que la plasticidad de las especies de lento crecimiento se supone solo fisiológica, se asume que la adaptación de éstas a su medio no depende del tiempo ni de cuán rápido crezcan. Sin embargo, en su carácter de plántulas, y con una época de crecimiento limitada a 120 días, se espera alcancen su RGR máxima dentro del periodo de estudio.

Si diferentes estrategias en las historias de vida implican diferentes diseños, tal vez los componentes de la tasa relativa de crecimiento influyan en diferente proporción en plantas con estrategias distintas; el tiempo, por otra parte, pudiera aparecer como otro factor que modifique las relaciones entre los parámetros de crecimiento de las plantas según cambien éstos sus requerimientos.

OBJETIVOS:

Diferenciar las características de crecimiento de plántulas de ocho especies arbóreas, a lo largo de la época de crecimiento correspondiente a la selva baja caducifolia de Chamela (120 días)

Medir la respuesta de dichas plántulas a diferentes disponibilidades de nutrimentos para probar la relación de la plasticidad de cada especie con su RGR.

Mediante la evaluación de tal respuesta y la caracterización de distintas etapas del crecimiento, determinar cuáles son los parámetros morfológicos y fisiológicos que influyen de manera significativa en la tasa relativa de crecimiento, cómo se relacionan entre sí y como se modifican las relaciones en el tiempo.

MATERIAL Y MÉTODO.

Sitio de estudio

El sitio de estudio de la presente investigación, la **selva baja caducifolia de Chamela**, se localiza sobre la costa del Pacífico mexicano a los 19°30' N, 105° 03' W en el estado de Jalisco (Fig. 2) a elevaciones menores de 150 m (Bullock y Solís-Magallanes 1990). Su localización geográfica exacta está comprendida entre los paralelos 19°30' y 19°32' de latitud norte y 105°00' y 105°05' de longitud oeste. (Barajas y León 1989).

Esta zona recibe una influencia importante de los ciclones tropicales, los cuales provocan un patrón de precipitación marcadamente estacional; esto es, el 80% de la precipitación anual se produce en el periodo comprendido entre julio y octubre (Bullock 1986). La temperatura varía también a lo largo del año presentando un promedio de 25°C, un máximo de 32.2 °C (en agosto) y un mínimo de 15.9°C (en febrero) (García-Oliva *et al.* 1991). La vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio (Rzedowsky 1978); se reportan 1120 especies de plantas para el área (Lott 1993), el grupo más importante está constituido por las Leguminosas, éstas representan al 15% de las especies (Lott 1985). La altura media de los árboles es de 7m (García-Oliva y Martínez-Yrizar 1992).

Los suelos son jóvenes y poco estructurados, presentan un bajo contenido de materia orgánica, 2.5% aprox., y bajas concentraciones de nutrimentos minerales; el pH varía entre 6.0 y 7.0 (Maass *et al.* 1995); el elemento crítico es el fósforo por su baja concentración (Solís 1993)

ESTACION DE BIOLOGÍA CHAMELA LOCALIZACIÓN

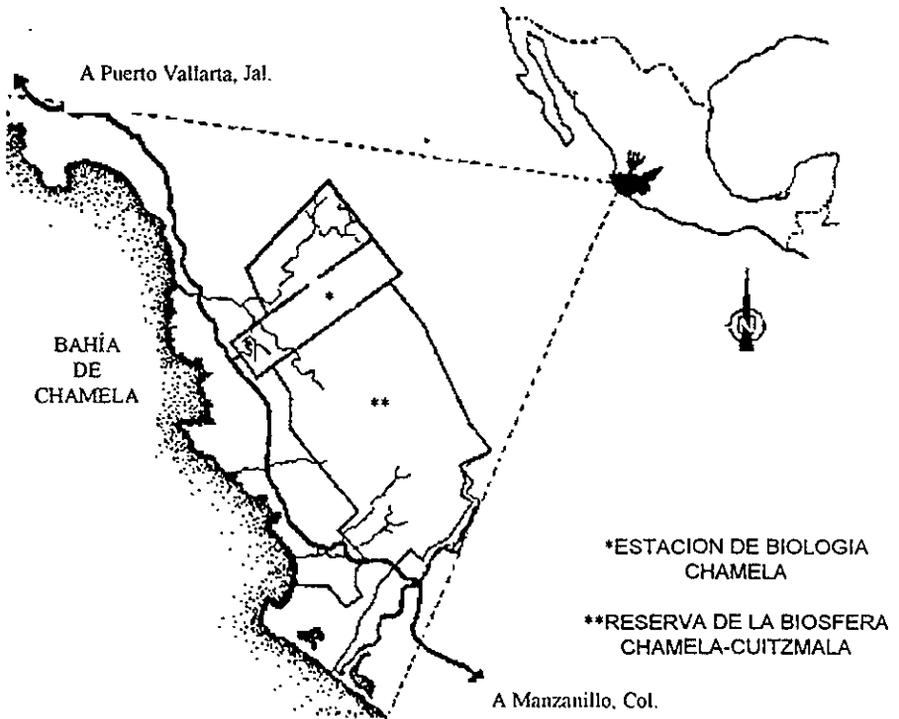


Figura 2. Localización del sitio de estudio, la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología de la UNAM (Diseño de Tomás Bravo)

Especies estudiadas:

Se estudiaron ocho especies nativas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco, mismas que se eligieron con base en las tasas de crecimiento (RGR) reportadas en Huante *et al.* 1995, éstas fueron:

Amphyterigium adstringens: Especie dioica con el tronco bajo, torcido generalmente y muy ramificado de manera simpodial; su copa aparece amplia y aplanada; alcanza los 8 m de altura y hasta 40 cm de d.a.p. Su distribución está restringida a la vertiente del Pacífico, desde Nayarit hasta Oaxaca; es una especie abundante de las selvas bajas caducifolias que se encuentra asociada con distintas especies de *Burseras* y *Pseudosmodingium perniciosum* (Pennington y Sarukhán 1998). *Amphyterigium adstringens* es una especie muy apreciada en la región por sus supuestas propiedades curativas, ya que la corteza macerada y cocida se utiliza para la cura de úlceras gástricas y para afecciones de los riñones, además con su madera pueden fabricarse utensilios sencillos. (Barajas y León 1989).

Coccoloba barbadensis: Arbol de hasta 18 m de alto con DAP de hasta 60 cm, su tronco es recto y corto de abundantes ramas ascendentes y luego colgantes (Pennington y Sarukhán 1998). Es una especie perennifolia que se encuentra comúnmente a lo largo de arroyos como una especie remanente de bosques tropicales semicaducifolios (Lott 1993). Forma parte de la vegetación secundaria muy vieja de selvas altas y medianas subperennifolias o, más típicamente, se le encuentra en savannas y suelos arcillosos. Puede llegar a ser dominante y se asocia con

Crescentia alata, *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia*. Su madera se usa localmente para fabricación de mangos de herramientas (Pennington y Sarukhán 1998).

Cochlospermum vitifolium: Es un 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.* 1995b) e indicativa de perturbación o de selva secundaria, donde es abundante (Lott 1993). Se desarrolla en suelos sin problemas de drenaje y con drenaje superficial rápido (Pennington y Sarukhán 1998). Su madera blanda solo podría utilizarse para papel.

Cordia alliodora: Árbol con fuste recto con copa dispersa y ramas horizontales, con hasta 20 m de altura y 70 cm de d.a.p. Pierde sus hojas durante la época de sequía (Abril-Junio). 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)

Crescentia alata: Es un árbol de ramas extendidas, de 15 a 18 m de altura y 30 cm de d.a.p aproximadamente. Esta especie es característica de las savannas y selvas bajas subperennifolias, se le encuentra comunmente en compañía de *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia* (Pennington y Sarukhán 1998). Su madera se usa para fabricar diversas herramientas - desde sillas de montar hasta ruedas- y debido a su textura, color y fácil trabajado se presta también para ebanistería (Barajas y León 1989).

Hintonia latiflora: Arbol 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 de ebanistería. (Barajas y León 1989).

Ipomoea wolcottiana: El adulto presenta un tronco robusto y torcido con ramas ascendentes y horizontales que forman una copa redondeada; alcanzan de 4 a 6 m de altura y un d.a.p. de 70 cm. (Barajas y León 1989). Pierde sus hojas desde antes de florecer, en Noviembre, hasta después de fructificar totalmente, en Abril o Mayo (Pennington y Sarukhán 1998). Es una especie de sucesión temprana altamente demandante de luz (Rincón y Huante. 1993) y de fósforo (Huante *et al.* 1995b); al igual que *C. Vitifolium* indica perturbación o bien una zona de bosque tropical caducifolio secundario, forma asociaciones puras llamadas Cazahuateras (Pennington y Sarukhán 1998).

Ruprechtia fusca: Es un árbol dioico que aparece con copa redondeada, presenta de 12 a 15 m de altura y de 20 a 25 cm de d.a.p. (Barajas y León 1989). Se le encuentra en selvas mediana subcaducifolias a bajas caducifolias (Pennington y Sarukhán 1998).

La tabla I muestra de manera sintética algunas características relevantes de las especies estudiadas.

Tabla 1. Nombre de las especies estudiadas, familia a la que pertenecen (según Lott 1993), forma de crecimiento y biomasa de su semilla (sin testa). Las especies aparecen ordenadas de mayor a menor tasa de crecimiento según Huante, Rincón y Acosta (1995).

ESPECIE	FAMILIA	FORMA DE CRECIMIENTO	TASA DE CRECIMIENTO
1) <i>Ipomoea wolcottiana</i>	Convolvulaceae	Arbol	Alta
2) <i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	Arbol	Alta
3) <i>Amphyterigium adstringens</i>	Julianaceae	Arbol	Alta
4) <i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae	Arbol	Intermedia
5) <i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	Arbol	Intermedia
6) <i>Ruprechtia fusca</i>	Polygonaceae	Arbol	Intermedia
7) <i>Hintonia latiflora</i>	Rubiaceae	Arbol pequeño o arbusto	Baja
8) <i>Coccoloba barbadensis</i>	Polygonaceae	Arbol	Baja

Métodos:

Las especies se germinaron mediante el método de hidratación, que consiste en hidratar las semillas durante una noche aprox. *Cochlospermum vitifolium* e *Ipomoea wolcottiana* se escarificaron con ácido sulfúrico concentrado por un espacio de 20-30 minutos antes de la hidratación.

Una vez hidratadas, las semillas se colocaron en charolas de plástico con arena sílica como sustrato. Dichos recipientes se cubrieron con una capa de plástico transparente a fin de proteger a las plántulas de la intrusión de organismos dañinos; la capa de plástico se perforó permitiendo así el intercambio de gases con el medio.

De todos los individuos germinados por cada especie se eligieron 104 que hubiesen germinado el mismo día; en caso de que el número de semillas germinadas de alguna especie no fuera suficiente, se dio un margen máximo de un día de diferencia en la edad de las plántulas. A fin de evitar confusiones, las plántulas elegidas se apartaron del resto y se colocaron en recipientes donde se dejaron crecer durante cinco días, al cabo de los cuales se transplantaron a macetas con 6 litros de arena sílica fertilizada con Osmocote 13-13-13 NPK. Se consideraron como germinadas aquellas semillas cuya radícula fuese visible.

Al momento del trasplante se realizó una cosecha inicial y a partir de ésta se realizaron 6 cosechas más, una cada 20 días, la última cosecha se hizo con plántulas de 125 días de edad. El diseño experimental (sin contar la cosecha inicial) fue el siguiente:

8 especies X 8 réplicas X 2 tratamientos X 6 cosechas

Se trabajó con un total de 832 individuos, esto es, 104 individuos de cada especie repartidos en 7 cosechas incluyendo la inicial, en la cual se utilizaron 8 individuos por especie. Los 768 individuos restantes se sometieron a 2 tratamientos con distintas disponibilidades de nutrimentos y se repartieron en 6 cosechas con 8 réplicas para cada tratamiento. Los tratamientos difirieron en la cantidad de nutrimentos disponibles para la plántula y se denotan como +N y -N, teniendo -N el 10% del fertilizante de +N. El fertilizante usado se colocó en una cantidad de 7 g L^{-1} para el tratamiento +N y de 0.7 g L^{-1} para -N. A los 75 días de crecimiento fue necesario refertilizar cada una de las macetas con el 10% de la cantidad puesta en el inicio (0.7 g L^{-1} para +N y 0.07 g L^{-1} para -N) debido a que el tamaño que, en ese tiempo, habían alcanzado ya la mayoría de las especies, indicaba que en un futuro cercano el fertilizante iba a dejar de ser suficiente para la supervivencia de las plantas.

Las cosechas consistieron en:

- Medir el área foliar - de cotiledones y hojas por separado- de cada individuo con un sistema de análisis de imágenes, el Delta-T Image Analysis System (DIAS II) Cambridge CB5 0EJ, England.
- Tomar peso fresco de cotiledones, hojas, tallo y raíz; todo esto a nivel individual usando una balanza Sartorius modelo BP 310 P (Germany) con un rango de 0-300 g
- Contar número de hojas por individuo.

Las muestras obtenidas durante cada cosecha se deshidrataron en un horno a 70°C durante 48 horas y generalmente se ingresaban al horno tan pronto eran extraídas. Una vez secas se almacenaron en bolsas de plástico clasificadas por cosecha y por especie.

Durante el tiempo de crecimiento de las plántulas se realizó un seguimiento del incremento en área foliar de hojas individuales "in vivo", para esto se tomaron 10 hojas de cada especie -5 de cada tratamiento- que se midieron a intervalos de tiempo definidos con el medidor de área foliar portátil Li-Cor modelo LI-3000A (USA) Los intervalos de tiempo variaron entre 3 y 7 días según la velocidad de la tasa de crecimiento de cada especie.

Una vez en el laboratorio se obtuvieron los datos correspondientes al peso seco de cada una de las muestras, es decir, tallo, hojas, cotiledones e inclusive flores de cada individuo; para ello se utilizó la balanza analítica Fisher Scientific A-200DS (Denver Instrument Company, USA) con la que se pesaron las cosechas iniciales y muestras muy pequeñas que no fueran detectadas por la balanza Sartorius, misma con la que se obtuvo el peso de todas las demás muestras. Para tomar el peso seco fue necesario deshidratar nuevamente las muestras a 70°C durante 1 hora a fin de eliminar la humedad que pudiesen haber absorbido durante el almacenamiento.

Los datos correspondientes al peso seco (de hojas, tallos y raíces), el área foliar de cotiledones y hojas verdaderas, y al número de hojas, fueron capturados y sorteados en bases de datos. Con éstos se obtuvieron los parámetros necesarios para análisis de crecimiento clásico (RGR, NAR, LAR, SLA, LWR, SWR, RWR, R/S, PWR, etc) y la biomasa total nos permitió hacer ajustes funcionales para obtener RGR. La comparación de estos parámetros entre tratamientos para cada especie se realizó mediante un Análisis de Varianza (ANOVA) de dos vías (Infante y Zárate 1990) con el software STATISTICA 6.0 versión 5, edición 97 (USA). Se obtuvieron también los coeficientes de correlación entre los diferentes parámetros para los dos tratamientos y para cada cosecha, a fin de identificar los principales componentes de la tasa

relativa de crecimiento, entender cómo se relacionan entre sí y detectar el cambio de tales relaciones en el tiempo. En algunas correlaciones se excluyeron algunas de las siguientes especies: *I. wolcottiana*, *C. barbadosensis* y *R. fusca*, cuyas características foliares particulares, en los dos últimos casos, y un probable efecto de la maceta en el primero, desviaban algunas correlaciones al grado de volverlas no significativas cuando para todas las demás especies resultaban altas. A fin de evaluar plasticidad se utilizó la diferencia entre las RGR obtenidas bajo cada tratamiento.

Las fórmulas con las que se obtuvieron los parámetros mencionados (véase Introducción) se enlistan a continuación.

RGR = $(\ln W_{t_2} - \ln W_{t_1}) / (t_2 - t_1)$ para análisis clásico.

Donde: W = Biomasa seca total y t = tiempo de medición

RGR = $1/W (dW / dt)$ para análisis funcional.

NAR = $(W_2 - W_1) / (t_2 - t_1) * (\ln LA_2 - \ln LA_1) / (LA_2 - LA_1)$.

Donde: LA = área foliar.

LAR = LA / W

SLA = LA / LW

Donde LW: Peso foliar seco total.

SLA = $SW / DW * SSLA$

SW/DW = peso a saturación/ peso seco

Donde: SW = peso foliar a saturación; DW = peso seco total de la porción foliar.

SSLA = LA / FW

Donde: FW = peso total de las hojas a saturación.

LWR = LW / W

SWR = SW / W

Donde: SW = Peso seco total del tallo

RWR = RW / W

Donde: RW = Peso seco total de la raíz.

R/S = $RW / (SW + LW)$

Para cada especie se hicieron ajustes funcionales (Hunt 1982) a partir de las curvas de biomasa vs tiempo, estos ajustes se realizaron con el fin de denotar tendencias claras en las curvas de RGR de ciertas especies (*C. vitifolium* y *C. barbadensis*) en las que el análisis clásico no mostró resultados claros debido a que la varianza de los valores promedio era muy alta, esto es, las réplicas no eran tan homogéneas como en las demás especies. Los ajustes resultaron en funciones polinomiales cuadráticas. Las curvas de RGR se utilizaron para identificar la edad aproximada a la cual las especies alcanzan su tasa máxima de crecimiento y cómo se modifica ésta en el tiempo.

Aunque el análisis funcional, al no basarse en los valores promedio de todas las réplicas, sino por el contrario, hacer ajustes a partir de los valores obtenidos en cada réplica, resulta más aproximado (Hunt 1982), la homogeneidad de las muestras permitió llevar a cabo un análisis clásico y obtener, de esta manera, un buen modelo del crecimiento de las especies.

RESULTADOS

Las ocho especies estudiadas pertenecen a 7 familias diferentes (tabla I), y de acuerdo con el estudio de Huante, Rincón y Acosta (1995) realizado para 34 especies de la selva baja caducifolia, representan tasas de crecimiento altas, bajas e intermedias, de tal manera que podrían estar representando las diferentes estrategias identificadas para Chamela

Asignación de biomasa.

Para el tratamiento de +N (tabla II) *H. latiflora* presentó la menor biomasa total (B.T) en la primera, segunda y sexta cosecha (25, 45 y 125 días respectivamente), mientras que para la tercera, cuarta y quinta cosechas (65, 85 y 105 días respectivamente) la menor biomasa la obtuvo *C. barbadensis* (Fig. 3) *Ipomoea wolcottiana* obtuvo la mayor cantidad de biomasa durante todo el tiempo. Para el tratamiento de -N (tabla II), *H. latiflora* obtuvo la menor biomasa total a los 25, 45, 65 y 125 días, en tanto que a los 85 y 105 días fue *C. barbadensis* quien presentó menor biomasa; *I. wolcottiana*, al igual que en +N, presentó la mayor biomasa producida para todos los tiempos. En síntesis, las dos especies con menor tasa de crecimiento dentro de este estudio (*C. barbadensis* y *H. latiflora*) produjeron menos biomasa que todas las demás especies, en ambos tratamientos y para todos los tiempos, mientras que *I. wolcottiana*, una especie con alta tasa relativa de crecimiento, produjo siempre la mayor biomasa. Nótese también que en ambos tratamientos *H. latiflora* produjo más biomasa que *C. barbadensis* a los 85 y 105 días.

Las diferencias en la biomasa total alcanzada (Fig. 3) entre ambos tratamientos fueron, naturalmente, más notorias en las especies de crecimiento rápido e intermedio que en las de lento crecimiento donde la diferencia observada entre +N y -N fue menor.

Las especies de rápido crecimiento como *I. wolcottiana* y *A. adstringens* y *C. vitifolium* mostraron diferencias claras en el valor de r/s como respuesta a los diferentes tratamientos en todos los tiempos evaluados (Fig. 4). Las respuestas, cuando se dieron, consistieron en asignar una mayor proporción de biomasa a las raíces en baja disponibilidad de nutrimentos, esto se ve reflejado en los valores tanto de r/s como de RWR que, generalmente, fueron más altos para el tratamiento de -N (tabla II). Las especies que mostraron las mayores diferencias fueron *C. vitifolium*, *I. wolcottiana* y *R. fusca*; las menores respuestas se encontraron en *H. latiflora*, *C. elaeagnoides* y *C. barbadensis*.

Tabla II. Root weight ratio (RWR); stem weight ratio (SWR), petioles weight ratio (PWR); leaf weight ratio (LWR); leaf area ratio (LAR $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) y net assimilation rate (NAR $\text{g cm}^{-2} \text{dia}^{-1}$) de las ocho especies evaluadas bajo los tratamientos +N y -N, a diferentes tiempos de cosecha. Los resultados de los análisis de varianza correspondientes se presentan en el apéndice I. * Diferencia significativa entre tratamientos; E.S. =Error estándar

		25 días	45 días	65 días	85 días	105 días	125 días
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	RWR +	0.460*	0.445	0.505	0.399*	0.396*	0.338*
	E.S.	0.020	0.015	0.022	0.014	0.015	0.017
	RWR -	0.542*	0.447	0.502	0.463*	0.500*	0.440*
	E.S.	0.017	0.014	0.016	0.023	0.015	0.020
	SWR+	0.125	0.277	0.304	0.433	0.505*	0.608*
	E.S.	0.016	0.016	0.011	0.009	0.020	0.014
	SWR-	0.130	0.301	0.340	0.414	0.441*	0.516*
	E.S.	0.007	0.018	0.013	0.022	0.015	0.024
	PWR+	0.044	0.063	0.053	0.025	0.013	0.010
	E.S.	0.003	0.003	0.007	0.002	0.001	0.001
	PWR-	0.040	0.056	0.042	0.016	0.008	0.006
	E.S.	0.004	0.004	0.012	0.001	0.002	0.001
	LWR+	0.414*	0.278*	0.192*	0.168*	0.099*	0.055*
	E.S.	0.029	0.006	0.016	0.007	0.005	0.003
	LWR-	0.328*	0.253*	0.153*	0.121*	0.058*	0.035*
	E.S.	0.006	0.007	0.007	0.006	0.006	0.006
	LAR+	218*	97	68	52	29	13
	E.S.	1.606	2.395	7.264	3.712	1.743	0.623
LAR-	185*	72	51	36	17	9	
E.S.	5.415	2.645	1.512	1.936	1.531	1.606	
NAR+	0.00077	0.00132	0.00102	0.00038	0.00028	0.00121	
E.S.	0.00007	0.00004	0.00011	0.00007	0.00005	0.00065	
NAR-	0.00095	0.00140	0.00084	0.00021	0.00036	0.00002	
E.S.	0.00003	0.00013	0.00012	0.00005	0.00014	0.00016	
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	RWR +	0.562*	0.430*	0.511*	0.448*	0.408*	0.397*
	E.S.	0.011	0.024	0.018	0.015	0.007	0.014
	RWR -	0.642*	0.559*	0.632*	0.679*	0.711*	0.690*
	E.S.	0.015	0.018	0.015	0.025	0.025	0.014
	SWR+	0.027*	1.056*	1.686*	12.465*	42.930*	106.295*
	E.S.	0.004	0.011	0.009	0.012	0.007	0.009
	SWR-	0.088*	0.155*	0.139*	0.192*	0.184*	0.233*
	E.S.	0.004	0.007	0.007	0.010	0.005	0.012
	PWR+	0.007*	0.287*	0.450*	3.438*	4.583*	10.489*
	E.S.	0.001	0.006	0.002	0.013	0.004	0.007
	PWR-	0.014*	0.026*	0.024*	0.020*	0.019*	0.011*
	E.S.	0.002	0.005	0.001	0.004	0.005	0.003
	LWR+	0.333*	0.331*	0.279*	0.231*	0.167*	0.131*
	E.S.	0.009	0.013	0.010	0.012	0.004	0.006
	LWR-	0.256*	0.266*	0.206*	0.109*	0.085*	0.066*
	E.S.	0.013	0.015	0.015	0.018	0.008	0.002
	LAR+	143*	141	98*	92*	55*	37*
	E.S.	1.207	1.270	3.718	5.068	2.288	0.946
LAR-	117*	138	83*	51*	40*	18*	
E.S.	5.096	8.120	1.044	4.826	1.973	0.206	
NAR+	0.00133	0.00101	0.00056	0.00081	0.00065	0.00080	
E.S.	0.00012	0.00009	0.00012	0.00012	0.00007	0.0004	
NAR-	0.00153	0.00048	0.00042	0.00152	0.00080	0.00269	
E.S.	0.00011	0.00009	0.00011	0.00023	0.00039	0.00038	

Continuación Tabla II

		25 días	45 días	65 días	85 días	105 días	125 días
<i>Amphytergium adstringens</i>	RWR +	0.226*	0.817*	0.452	0.274*	0.315*	0.276*
	E.S.	0.031	0.052	0.019	0.018	0.025	0.028
	RWR -	0.466*	0.744*	0.506	0.502*	0.544*	0.605*
	E.S.	0.030	0.039	0.030	0.021	0.033	0.018
	SWR+	0.221	0.056	0.281*	0.456*	0.493*	0.576*
	E.S.	0.010	0.016	0.012	0.010	0.026	0.028
	SWR-	0.201	0.091	0.187*	0.204*	0.269*	0.279*
	E.S.	0.047	0.041	0.036	0.045	0.022	0.017
	PWR+	0.057*	0.013	0.039	0.041*	0.02	0.021*
	E.S.	0.002	0.005	0.001	0.003	0.005	0.001
	PWR-	0.033*	0.019	0.042	0.029*	0.019	0.013*
	E.S.	0.003	0.002	0.002	0.002	0.003	0.001
	LWR+	0.552	0.127	0.267	0.271	0.191	0.147
	E.S.	0.023	0.036	0.010	0.013	0.013	0.003
	LWR-	0.333	0.166	0.308	0.204	0.187	0.116
	E.S.	0.022	0.017	0.029	0.031	0.037	0.003
	LAR+	284	53	89	83	53	37
	E.S.	22 211	17 732	2 861	4 393	2 947	1 210
LAR-	137	63	77	61	41	29	
E.S.	2 226	7 130	3 033	3 371	4 400	1 524	
NAR+	0.00068	0.00305	0.00096	0.00106	0.00051	0.00050	
E.S.	0.00015	0.00085	0.00012	0.00012	0.00015	0.00010	
NAR-	0.00106	0.00272	0.00029	0.00071	0.00065	0.00077	
E.S.	0.00009	0.00021	0.00014	0.00017	0.00025	0.00014	
<i>Crescentia alata</i>	RWR +	0.483	0.363	0.331	0.258	0.296	0.306
	E.S.	0.011	0.015	0.014	0.020	0.011	0.025
	RWR -	0.455	0.390	0.344	0.337	0.418	0.383
	E.S.	0.029	0.019	0.064	0.020	0.027	0.023
	SWR+	0.103	0.163	0.268	0.372	0.425	0.458
	E.S.	0.008	0.009	0.009	0.013	0.017	0.028
	SWR-	0.103	0.193	0.281	0.369	0.376	0.399
	E.S.	0.007	0.014	0.032	0.014	0.020	0.020
	PWR+	0.011	0.003	0.007	0.006	0.007	0.006
	E.S.						
	PWR-	0.015	0.004	0.007	0.006	0.005	0.005
	E.S.						
	LWR+	0.403	0.471	0.394	0.364*	0.272	0.229
	E.S.	0.012	0.014	0.006	0.021	0.012	0.007
	LWR-	0.427	0.413	0.368	0.287*	0.201	0.213
	E.S.	0.023	0.017	0.038	0.012	0.011	0.024
	LAR+	112	92	74	64	42	32
	E.S.	3 265	6 850	2 639	5 302	1 882	1 100
LAR-	116	105	69	49	30	24	
E.S.	4 863	5 590	3 585	2 997	1 368	881	
NAR+	0.00127	0.00181	0.00102	0.00069	0.00069	0.00053	
E.S.	0.00006	0.00081	0.00006	0.00011	0.00006	0.00007	
NAR-	0.00124	0.00086	0.00107	0.00083	0.00073	0.00080	
E.S.	0.00008	0.00004	0.00013	0.00013	0.00004	0.00006	

Continuación Tabla II

		25 días	45 días	65 días	85 días	105 días	125 días
<i>Cordia allagoechoides</i>	RWR +	0.323	0.357	0.428	0.281	0.334	0.173*
	E.S.	0.023	0.016	0.038	0.023	0.025	0.015
	RWR -	0.349	0.352	0.425	0.371	0.395	0.573*
	E.S.	0.036	0.027	0.034	0.055	0.032	0.016
	SWR+	0.086	0.101	0.111	0.272	0.296	0.433
	E.S.	0.007	0.006	0.045	0.014	0.025	0.023
	SWR-	0.123	0.108	0.147	0.245	0.327	0.242
	E.S.	0.008	0.011	0.027	0.027	0.021	0.015
	PWR+	0.034	0.038	0.052	0.062	0.051	0.046
	E.S.						
	PWR-	0.041	0.032	0.031	0.035	0.030	0.017
	E.S.						
	LWR+	0.557	0.504	0.409	0.386	0.319	0.348*
	E.S.	0.018	0.018	0.022	0.013	0.014	0.017
	LWR-	0.487	0.508	0.397	0.350	0.248	0.148*
	E.S.	0.031	0.039	0.029	0.034	0.024	0.004
	LAR+	229	207	164*	133*	83*	76*
	E.S.	10.208	15.633	13.510	6.322	3.085	2.655
	LAR-	266	193	100*	96*	54*	36*
	E.S.	13.675	25.021	4.654	7.505	4.655	1.894
NAR+	0.00043	0.00075	0.00078	0.00047	0.00030	0.00125	
E.S.	0.00002	0.00006	0.00005	0.00006	0.00026	0.00084	
NAR-	0.00033	0.00081	0.00068	0.00045	0.00035	0.00054	
E.S.	0.00004	0.00006	0.00006	0.00007	0.00007	0.00007	
<i>Ruprechtia fusca</i>	RWR +	0.374	0.432	0.595	0.263*	0.221*	0.183*
	E.S.	0.028	0.033	0.015	0.024	0.026	0.011
	RWR -	0.310	0.519	0.620	0.396*	0.430*	0.330*
	E.S.	0.073	0.019	0.029	0.047	0.035	0.025
	SWR+	0.067	0.066*	0.461*	3.631	9.353	22.943
	E.S.	0.009	0.112	0.473	0.048	0.030	0.018
	SWR-	0.109	0.309*	0.164*	0.282	0.273	0.333
	E.S.	0.018	0.074	0.057	0.074	0.029	0.016
	PWR+	0.030	0.042	0.024	0.018	0.012	0.015
	E.S.						
	PWR-	0.023	0.533	0.022	0.019	0.012	0.011
	E.S.						
	LWR+	0.529	0.303	0.204	0.369	0.390	0.409
	E.S.	0.023	0.018	0.008	0.012	0.013	0.006
	LWR-	0.558	0.257	0.194	0.303	0.285	0.335
	E.S.	0.055	0.002	0.015	0.024	0.017	0.013
	LAR+	205	639*	202	127*	84*	42
	E.S.	9.611	26.686	23.566	11.976	8.765	1.681
	LAR-	214	302*	153	100*	64*	34
	E.S.	20.234	26.684	10.223	14.063	5.696	1.828
NAR+	0.00056	0.00021	0.00037	0.00047	0.00045	0.00075	
E.S.	0.00003	0.00001	0.00003	0.00006	0.00002	0.00013	
NAR-	0.00059	0.00034	0.00051	0.00043	0.00057	0.00083	
E.S.	0.00010	0.00003	0.00004	0.00003	0.00006	0.00014	

Continuación Tabla II

		25 días	45 días	65 días	85 días	105 días	125 días
<i>Hintonia latiflora</i>	RWR +	0.318*	0.636*	0.458	0.385	0.310*	0.277
	E.S.	0.048	0.019	0.020	0.027	0.013	0.030
	RWR -	0.456*	0.501*	0.525	0.400	0.361*	0.381
	E.S.	0.074	0.021	0.027	0.029	0.032	0.022
	SWR+	0.113	0.057	0.135	0.228	0.341*	0.398*
	E.S.	0.017	0.011	0.011	0.020	0.017	0.045
	SWR-	0.071	0.105	0.103	0.168	0.242*	0.287*
	E.S.	0.022	0.007	0.007	0.007	0.016	0.021
	PWR+	0.042	0.006	0.015	0.017	0.020	0.017
	E.S.						
	PWR-	0.039	0.011	0.016	0.015	0.021	0.017
	E.S.						
	LWR+	0.527*	0.300*	0.392	0.370	0.336	0.309
	E.S.	0.031	0.011	0.014	0.015	0.009	0.026
	LWR-	0.424*	0.383*	0.356	0.417	0.376	0.346
	E.S.	0.052	0.017	0.022	0.019	0.025	0.013
	LAR+	245	108	106	87	68	49
	E.S.	26.238	4.617	4.106	5.135	2.895	1.780
LAR-	248	136	105	92	74	54	
E.S.	22.067	8.409	3.253	2.640	3.390	4.393	
NAR+	0.00054	0.00094*	0.00100	0.00061	0.00039*	0.00021	
E.S.	0.00004	0.00006	0.00004	0.00005	0.00005	0.00005	
NAR-	0.00052	0.00054*	0.00085	0.00078	0.00054*	0.00047	
E.S.	0.00006	0.00004	0.00007	0.00019	0.00009	0.00009	
<i>Coccoloba barbadensis</i>	RWR +	0.326	0.122*	0.217	0.275	0.237	0.259
	E.S.	0.056	0.016	0.001	0.026	0.020	0.006
	RWR -	0.262	0.320*	0.218	0.319	0.274	0.313
	E.S.	0.022	0.035	0.001	0.026	0.022	0.021
	SWR+	0.140*	0.144*	0.166	0.146	0.132	0.164
	E.S.	0.009	0.015	0.011	0.010	0.025	0.015
	SWR-	0.210*	0.241*	0.176	0.165	0.082	0.201
	E.S.	0.013	0.013	0.010	0.014	0.031	0.010
	PWR+	0.017	0.015	0.027	0.027	0.031	0.035
	E.S.						
	PWR-	0.023	0.028	0.031	0.026	0.030	0.033
	E.S.						
	LWR+	0.373*	0.445	0.646	0.579	0.631	0.577*
	E.S.	0.020	0.061	0.011	0.017	0.017	0.016
	LWR-	0.528*	0.439	0.606	0.512	0.644	0.486*
	E.S.	0.013	0.023	0.009	0.014	0.020	0.013
	LAR+	100*	47*	125	86	85	55
	E.S.	7.830	8.342	6.871	3.328	2.615	2.344
LAR-	150*	231*	128	92	86	51	
E.S.	2.051	12.006	3.816	3.291	3.582	3.063	
NAR+	0.00001	0.00122	0.00051	0.00090	0.00029	0.00063	
E.S.	0.00001	0.00015	0.00004	0.00004	0.00004	0.00007	
NAR-	0.00032	0.00032	0.00053	0.00047	0.00047	0.00073	
E.S.	0.00001	0.00002	0.00004	0.00004	0.00005	0.00007	

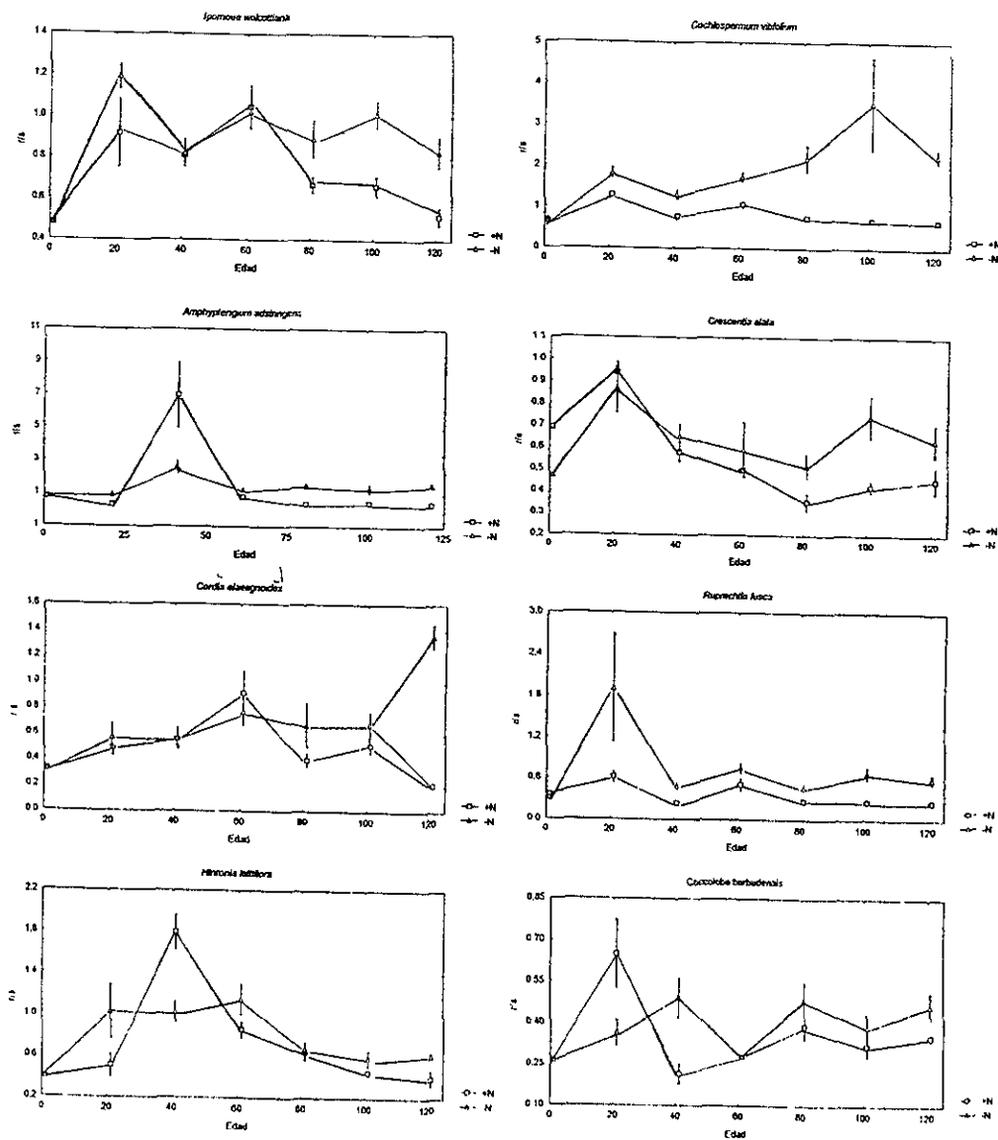


Figura 3 . Cambio de r/s en el tiempo, bajo ambos tratamientos, para las ocho especies estudiadas.

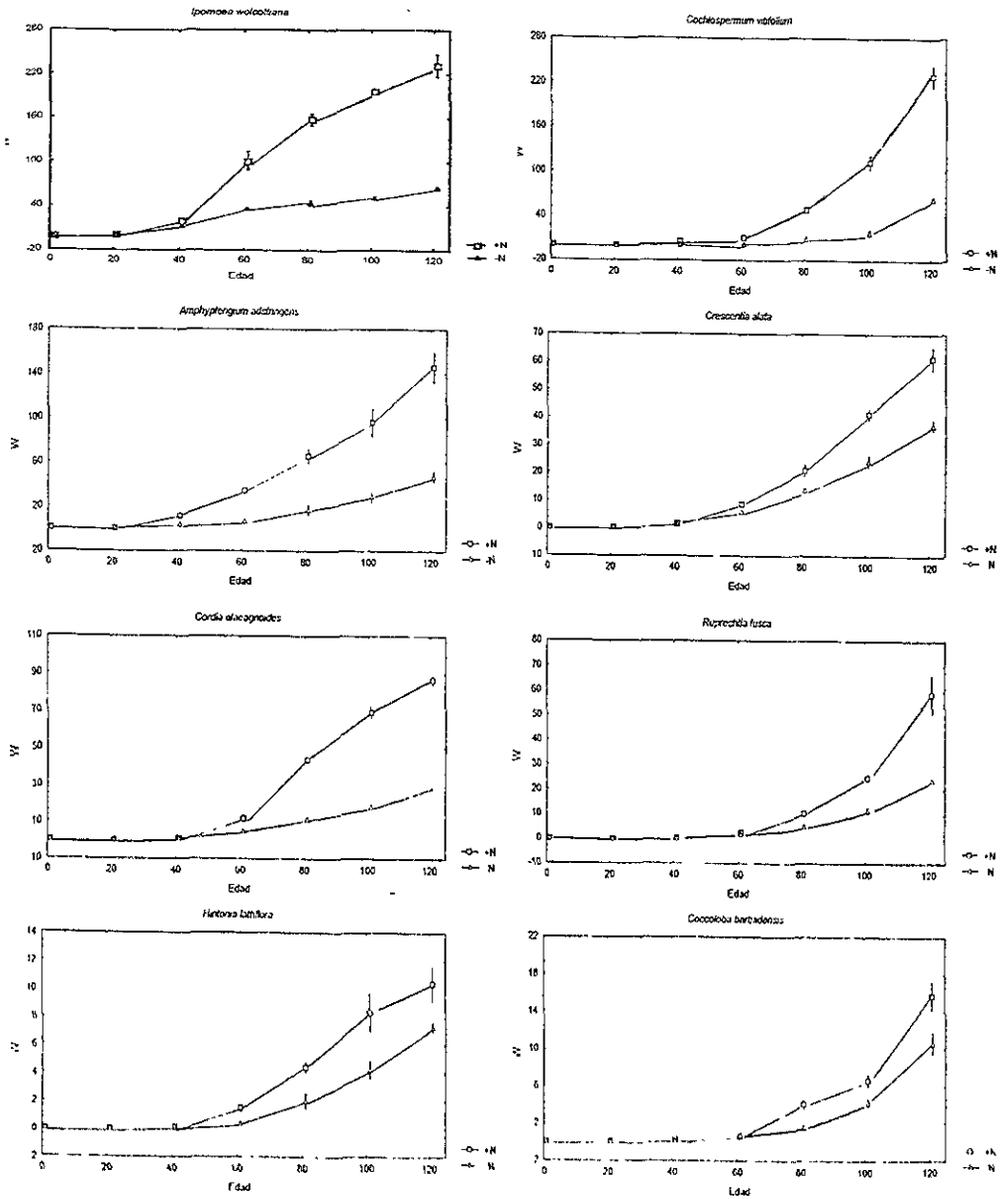


Figura 4. Biomasa total (W) en gramos alcanzada por las especies, bajo ambos tratamientos, para las diferentes edades (días) de cosecha.

Amphypterigium adstringens, *H. latiflora*, *R. fusca* y *C. vitifolium*, asignaron mayor biomasa a la parte aérea que a raíces en alta disponibilidad de nutrimentos ($r/s < 1$) a lo largo de todo el estudio (Fig 4). Presentan asimismo, un SWR significativamente mayor para +N en comparación con -N. En contraste, *C. elaeagnoides* y *C. barbadensis* asignaron mayor biomasa al tallo en baja disponibilidad de nutrimentos en la mayoría de los tiempos evaluados. La asignación de biomasa a peciolos es significativamente mayor en algunas especies de crecimiento rápido e intermedio, esto es, *C. vitifolium*, y *C. elaeagnoides*, no así en el resto. Los patrones de asignación de biomasa para cada especie a las diferentes edades, representadas por RWR, SWR, LWR y PWR se muestran gráficamente en la figura 5 y, *a grosso modo*, revelaron lo siguiente:

1) En alta disponibilidad de nutrimentos (+N):

- Las especies de crecimiento rápido e intermedio (1-6), conforme crecieron, incrementaron su asignación de biomasa a tallo (SWR), disminuyeron la asignación a hojas (LWR), excepto *R. fusca*, y por tanto a peciolos (PWR), asimismo 1, 2 y 4 muestran una proporción relativamente constante de asignación de biomasa a raíces (RWR); en el caso 3, 5 y 6, en cambio, la asignación a raíces parece aumentar hasta los 45-65 días para luego decrecer hasta el final de la época de crecimiento.
- La especie 7 (*H. latiflora*), de lento crecimiento, conforme crece aumenta su asignación de biomasa a tallo, disminuye ligeramente (en menor proporción que las anteriores) su asignación a hojas y peciolos y aumenta su asignación a raíz, misma que alcanza un máximo a los 45 días y luego decrece; *C. barbadensis* (8), en contraste, disminuye la asignación de

biomasa a tallo, incrementa la asignación a hojas y mantiene una proporción de raíz variable pero sin tendencia aparente.

2) En baja disponibilidad de nutrimentos (-N):

- Las especies 1-7, conforme crecen también aumentan su asignación de biomasa a tallo (SWR), aunque en 2, 3, 6 y 7, este aumento se da en menor proporción que en el tratamiento +N; la asignación a hojas (LWR) también se ve disminuida en todos los casos, aunque las especies 6 y 7 mantuvieron una proporción mayor de hojas en comparación con el resto de las especies; La asignación a raíces (RWR) siempre fue mayor que en alta disponibilidad de nutrimentos pero, al menos en 1-5 no hay una tendencia clara en el tiempo, las especies 6 y 7 incrementan RWR hasta los 65 días y luego bajan hasta el final del experimento.

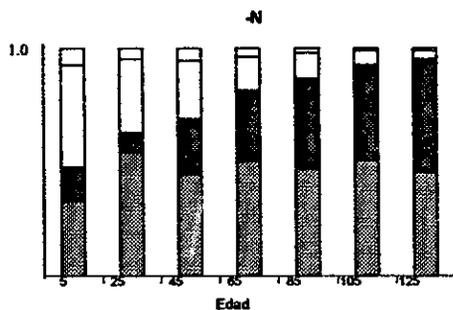
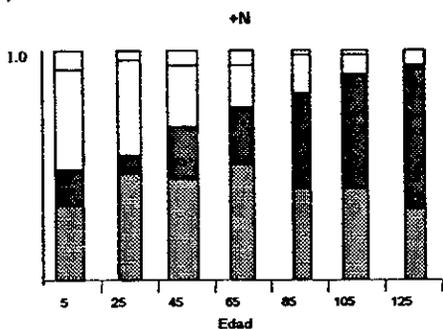
- *Coccoloba barbadensis* (8), en contraste nuevamente con las tendencias anteriores, conforme crece disminuye o mantiene la asignación de biomasa a tallo, aumenta su asignación –de manera notable- a hojas y peciolo, y mantiene un RWR bajo, muy similar al de +N y sin tendencia aparente en el tiempo.

Podemos decir por tanto, que las tendencias en cuanto a asignación de biomasa a hojas y raíces, se mantienen para ambos tratamientos en todas las especies, lo que cambia entonces es la magnitud más que la proporción de las diferentes partes que conforman a las plantas; por otra parte, el patrón de asignación a tallo sí varía entre tratamientos, sí no en tendencia, sí en proporción de cambio de un tiempo a otro, tal parece que la magnitud de dicho cambio decrece en –N

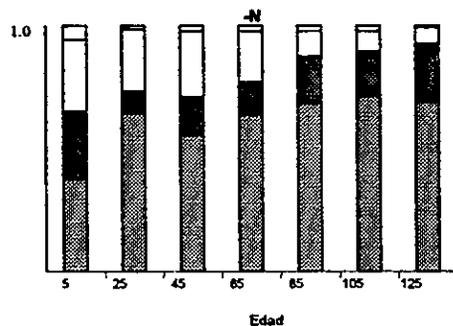
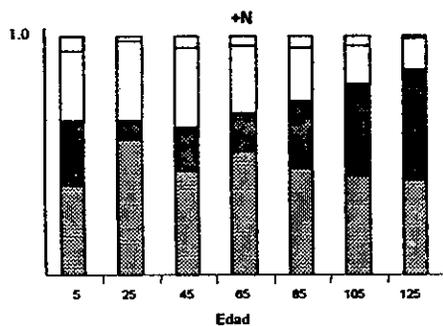
El área foliar fue significativamente mayor en el tratamiento de +N para todas las especies (Fig. 6); las principales diferencias se presentaron en *I. wolcottiana*, *C. vitifolium*, *A. adstringens*, *C. elaeagnoides* y *R. fusca*, en ese orden. SLA, en contraste, no mostró diferencias significativas consistentes más que en *R. fusca*, donde fue mayor en +N, y *C. barbadensis* (Fig. 7). En el resto de las especies la mayoría de las diferencias en SLA entre tratamientos no resultaron significativas.

~

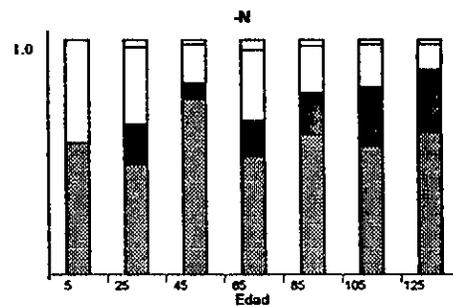
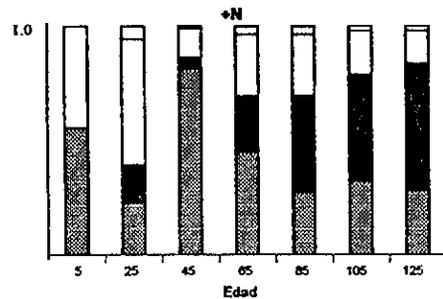
1) *I. wolcottiana*



2) *C. vitifolium*



3) *A. adstringens*



4) *C. alata*

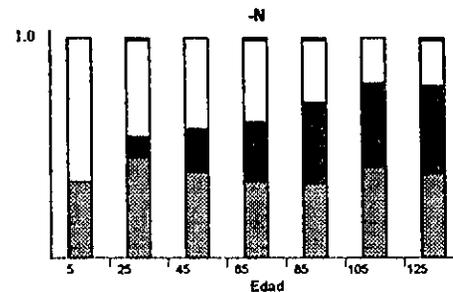
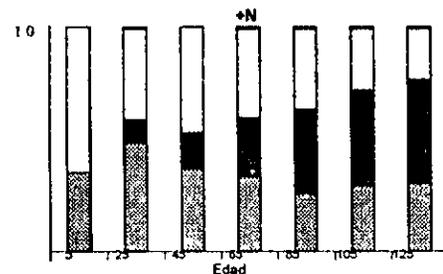
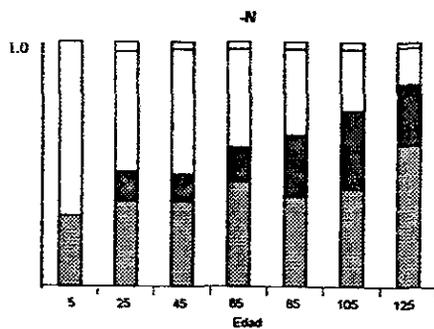
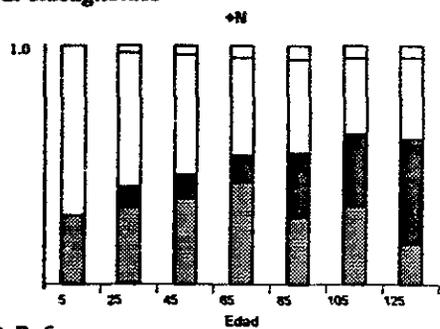


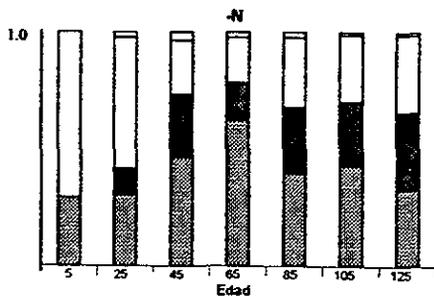
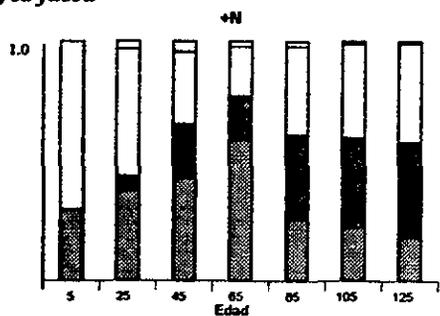
Figura 5. Cambios en asignación de biomasa para raíz (RWR), tallo (SWR), hojas (LWR) y peciolo (PWR), a lo largo del tiempo y entre los dos tratamientos. Los números de las especies corresponden a la tabla I.

□ PWR □ LWR
■ SWR ■ RWR

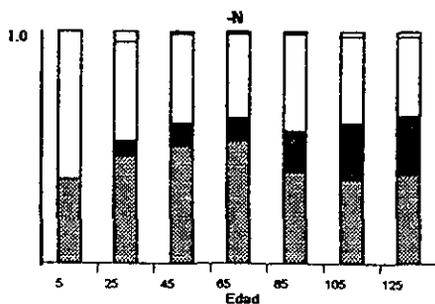
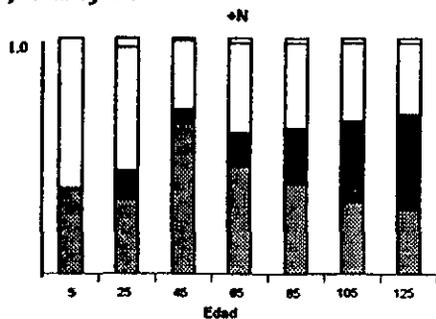
5) *C. elaeagnoides*



6) *R. fusca*



7) *H. latiflora*



8) *C. barbadensis*

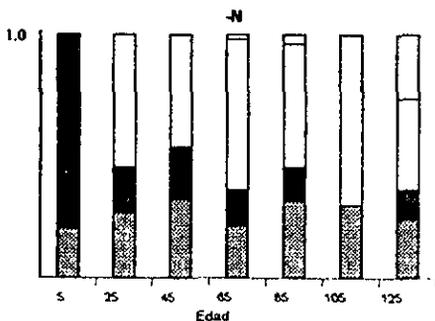
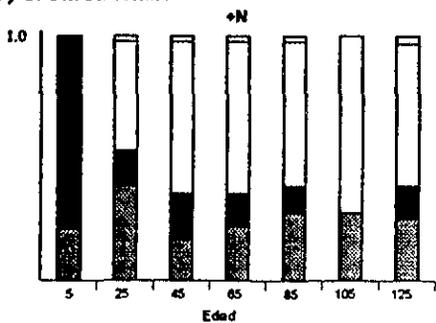


Figura 5. Continuación

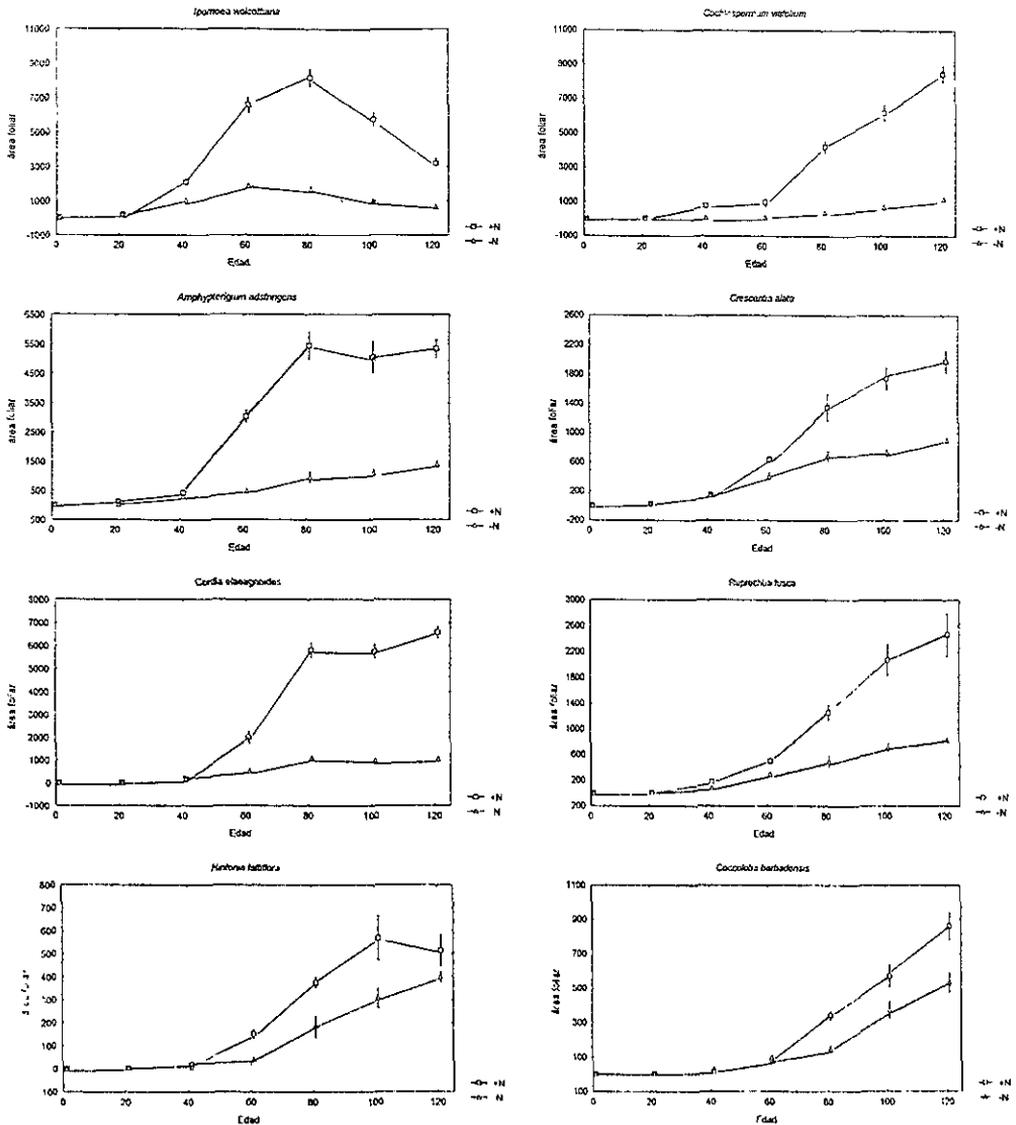


Figura 6. Area foliar (cm²) alcanzada por las especies para ambos tratamientos en las diferentes edades (días) de cosecha.

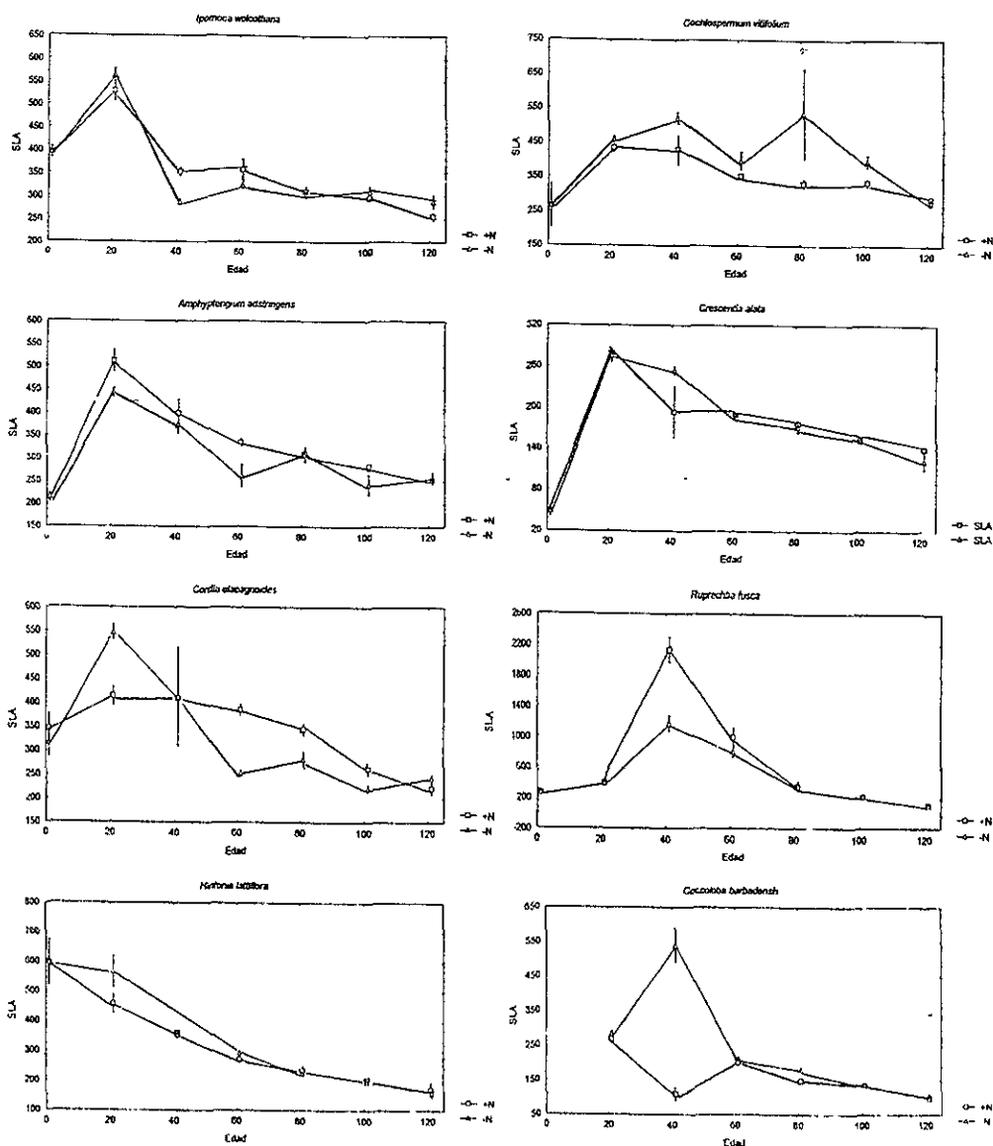


Figura 7. SLA (cm² g⁻¹) alcanzada por las especies para ambos tratamientos en las diferentes edades (días) de cosecha.

Incremento de área foliar

En todos los casos, el área foliar total alcanzada por las especies en cada tiempo de medición fue mayor para el tratamiento +N (Fig. 8). La diferencia en incremento de área foliar para los tratamientos radica, entonces, más que en el ritmo de crecimiento de las hojas, en la magnitud total del mismo.

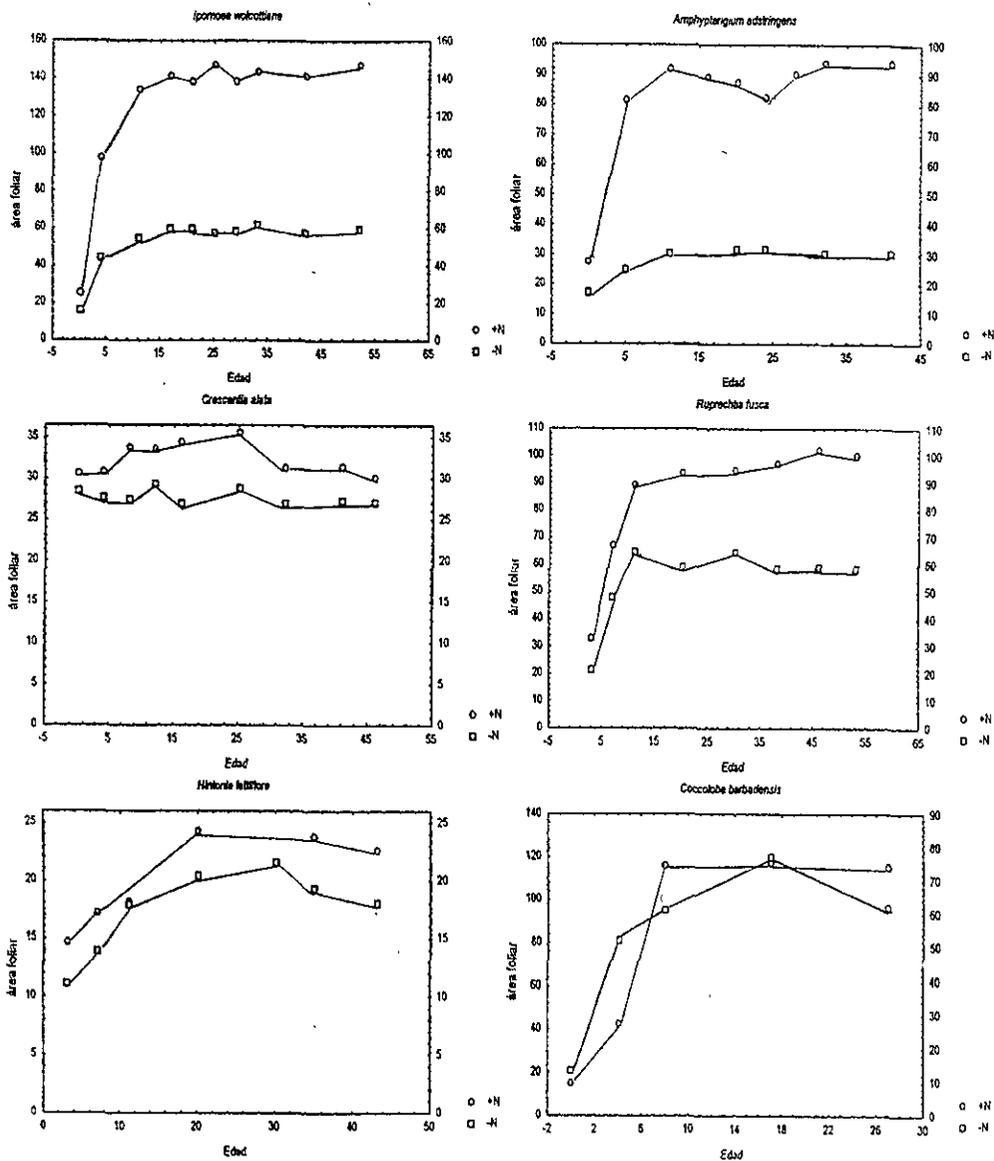


Figura 8. Incremento de área foliar (cm²) en el tiempo para seis especies.

RGR y sus componentes.

Los valores obtenidos de RGR para los diferentes tiempos de cosecha (Fig. 9), fueron más altos en el tratamiento de +N para las especies rápidas como *I. wolcottiana*, y *C. vitifolium*, no así para las demás especies que no muestran diferencias significativas en su respuesta a ambos tratamientos. Según el análisis clásico, las RGR máximas se alcanzaron entre los 25 y 45 días de crecimiento para todas las especies. *Cochlospermum vitifolium*, *I. wolcottiana* y *R. fusca*, de tasa de crecimiento intermedia, presentan las mayores diferencias entre los dos tratamientos (+N y -N). Resulta evidente que las diferencias en RGR entre ambos tratamientos se atenúan conforme los individuos alcanzaron edades más allá de los 65 días.

Se realizaron ajustes funcionales (polinomiales de segundo grado) a las curvas de RGR con el fin de evidenciar tendencias más claras en los casos de *C. vitifolium* ($p < 0.0001$, $r^2 = 0.91$) y *C. barbadensis* ($p < 0.0001$, $r^2 = 0.97$). De acuerdo con este ajuste, ambas especies alcanzarían su máxima tasa de crecimiento a los 25 días de edad en alta disponibilidad de nutrimentos; en baja disponibilidad mantienen una tasa de crecimiento constante para todos los tiempos. Las diferencias entre los tratamientos siguen atenuándose con el tiempo en las curvas ajustadas (Fig. 10 y 11).

Los componentes de RGR, LAR (SLA y LWR), muestran aproximadamente el mismo comportamiento que RGR en el tiempo (Tabla II). La magnitud de la diferencia va de acuerdo con la velocidad de crecimiento de la especie, esto es, aquellas especies de rápido crecimiento como *I. wolcottiana* y *C. vitifolium*, muestran mayores diferencias en RGR, SLA y LWR (más en LWR), comparadas, por ejemplo, con las de lento crecimiento, llámese *H. latiflora* y *C. barbadensis*, que casi no muestran diferencias significativas

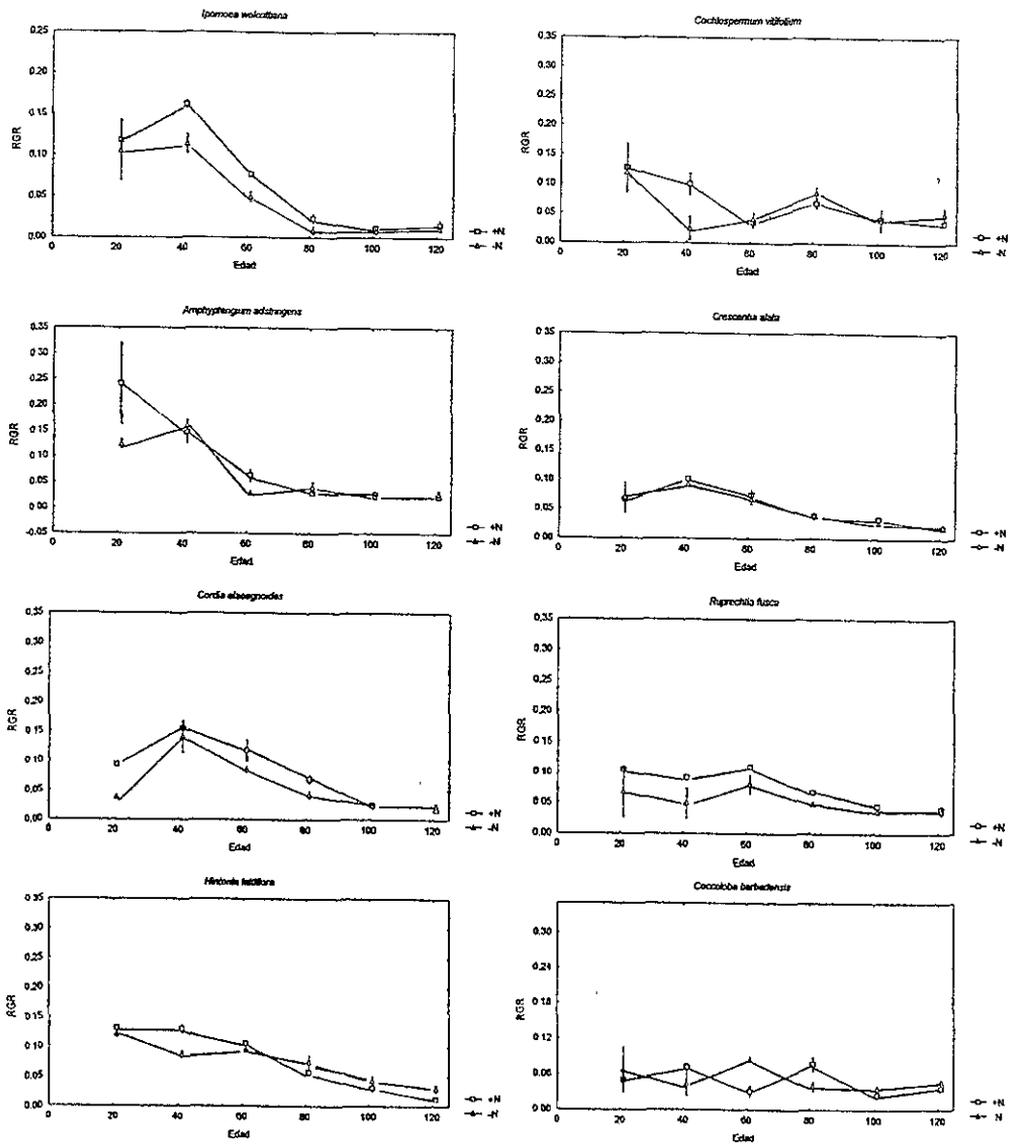


Figura 9. Comparación de RGR ($\text{g g}^{-1} \text{día}^{-1}$) en ambos tratamientos para cada una de las especies

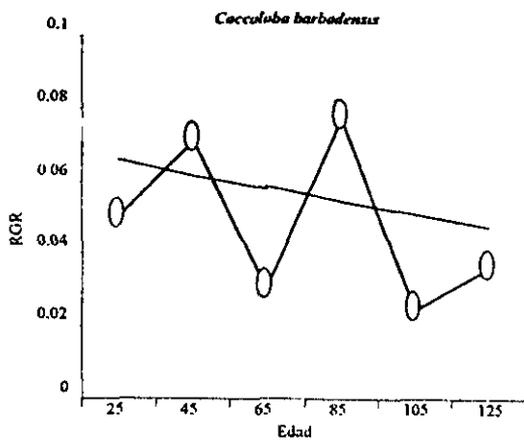
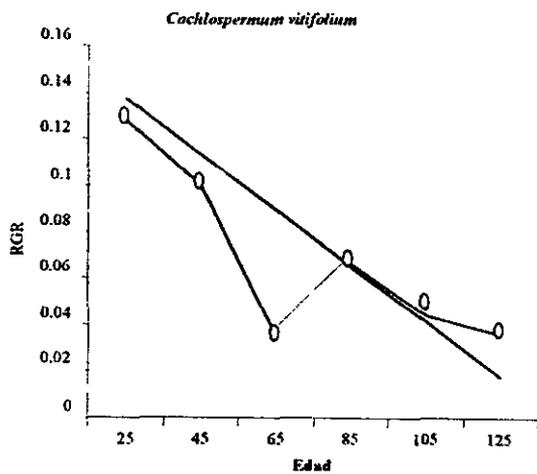


Figura 10 . Comparación entre las curvas reales y ajustadas de RGR para el tratamiento de +N
 — ajuste ○ clásico

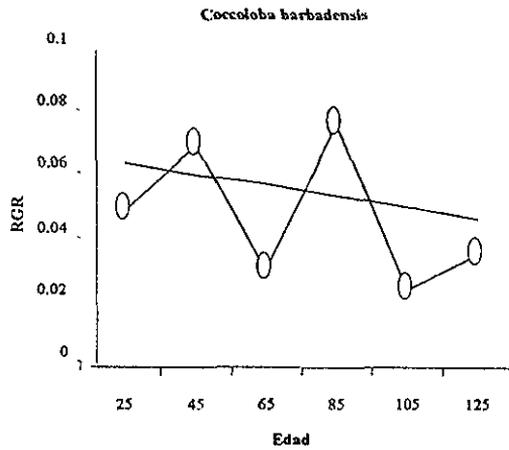
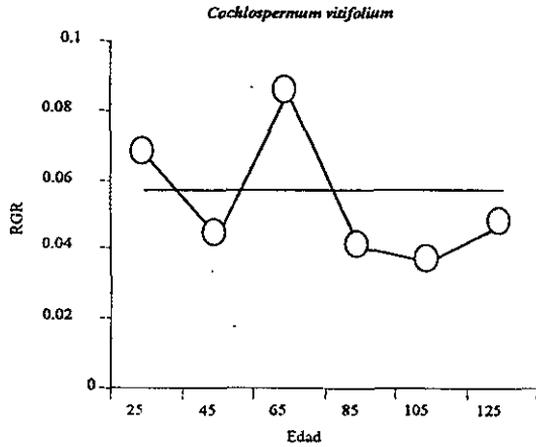


Figura 11. Comparación de curvas reales y ajustadas de RGR para el tratamiento de -N — ajuste —○— clásico

Los coeficientes de correlación entre los parámetros para ambos tratamientos se muestran en la tabla III, e indican las relaciones que siguen una misma tendencia entre los dos tratamientos, esto es, si existe o no relación en el comportamiento de los parámetros bajo ambos tratamientos. En el caso de NAR y RWR no se observa la misma tendencia para todos los tiempos y en el caso del área foliar y LAR, el grado de relación disminuye gradualmente con cada cosecha. Las relaciones entre RGR+ y RGR- obtenidas por el análisis clásico se muestran en la figura 12, y muestran relaciones significativas para la mayoría de los tiempos, excepto para la tercera y cuarta cosecha.

Ruprechtia fusca queda excluida en la segunda cosecha para el caso PWR+ vs PWR- debido a que, al ser una especie cuya hoja presenta un peciolo extremadamente reducido (las hojas están prácticamente pegadas a las ramas), presenta un comportamiento muy distinto al de las demás especies y altera la relación en este punto al grado de volverla no significativa. Esto, aunado a que a los 45 días de crecimiento, parámetros indicativos de características de las hojas como el grosor (SLA y LWR), presentaron un comportamiento realmente atípico del resto de las especies e incluso del resto de los tiempos de la misma especie, fue la causa por la cual *R. fusca* fue excluida de algunos análisis a los 45 días y lo en las relaciones de los parámetros mencionados.

Ipomoea wolcottiana se excluyó en correlaciones de edades avanzadas relacionadas con la biomasa total alcanzada. El tamaño considerable que alcanzó esta especie durante el experimento pudo provocar que, en las etapas finales, el tamaño de la maceta tuviera algún efecto sobre la biomasa total y por este motivo alterara las relaciones al punto de volverlas no significativas aún cuando las demás especies presentaran relaciones muy altas.

Tabla III. Coeficientes de regresión (r) para los diferentes parámetros de ambos tratamientos (+N y -N) en los diferentes tiempos de cosecha * significativo; + sin *R. fusca*

EDAD	25	45	65	85	105	125
LWR		0.833*	0.951*	0.888*	0.931*	0.830*
SLA	0.705*	0.850*	0.927*	0.543*	0.857*	0.959*
AREA FOLIAR	0.762*	0.877*	0.908*	0.800*	0.634*	0.639*
BIOMASA	0.880*	0.939*	0.951*	0.941*	0.824*	0.941*
LAR	0.880*	0.554*	0.765*	0.615*	0.773*	0.462
RGR	0.591*	0.666*	0.222	0.318	0.586*	0.632*
NAR	0.855*	0.750*	0.301	0.225	0.899*	0.168
RWR	0.358	0.770*	0.915*	0.350	0.513*	0.145
PWR		0.623*+	0.568*	0.734*	0.794*	0.487

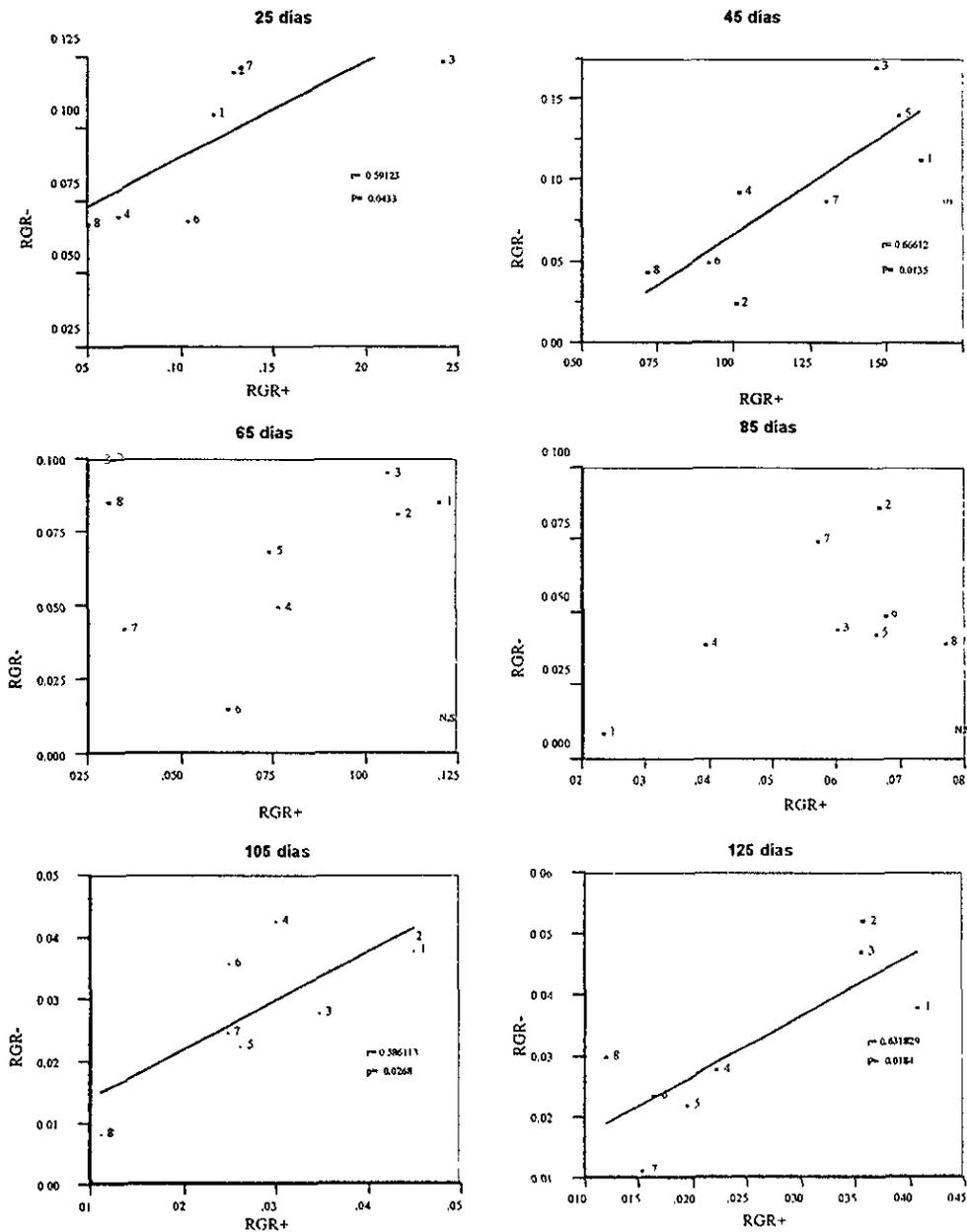


Figura 12. Relación entre la RGR alcanzada por las ocho especies en los dos tratamientos (+N y -N). 1.- *I. wolcottiana*; 2.- *C. vitifolium*; 3.- *A. adstringens*; 4.- *C. alata*; 5.- *C. elaeagnoides*; 6 - *R. fusca*, 7.- *H. latiflora*, 8.- *C. barbadensis*; N. S.=Relación no significativa.

La respuesta general en RGR, (RGR(+)-RGR(-)), que puede fungir como un estimador de plasticidad de las especies (Huante *et al.* 1995a), se evaluó para las diferentes disponibilidades de nutrientes resultando -cuando son significativas- en relaciones positivas con RGR para el tratamiento +N y en relaciones negativas para el tratamiento -N (Figs. 13 y 14).

Las relaciones para cada cosecha se muestran en la tabla IV; no se encontraron relaciones significativas entre RGR y SLA. Cuando se “descompuso” a SLA en sus dos componentes SSLA y SW/DW (tabla V) y además se hicieron los ajustes pertinentes (polinomiales de segundo grado) a las curvas de crecimiento de cada especie, apareció una relación significativa entre la RGR producto del ajuste y, sobre todo, el componente SSLA de SLA. Las correlaciones para SLA y la RGR del ajuste mejoraron y la mayoría resultaron significativas en altas disponibilidades de nutrientes (Figs. 16 y 17), aunque en las dos últimas cosechas se obtuvieron relaciones negativas; en baja disponibilidad de nutrientes (-N), sólo se encontró una relación significativa (negativa) correspondiente a la quinta cosecha.

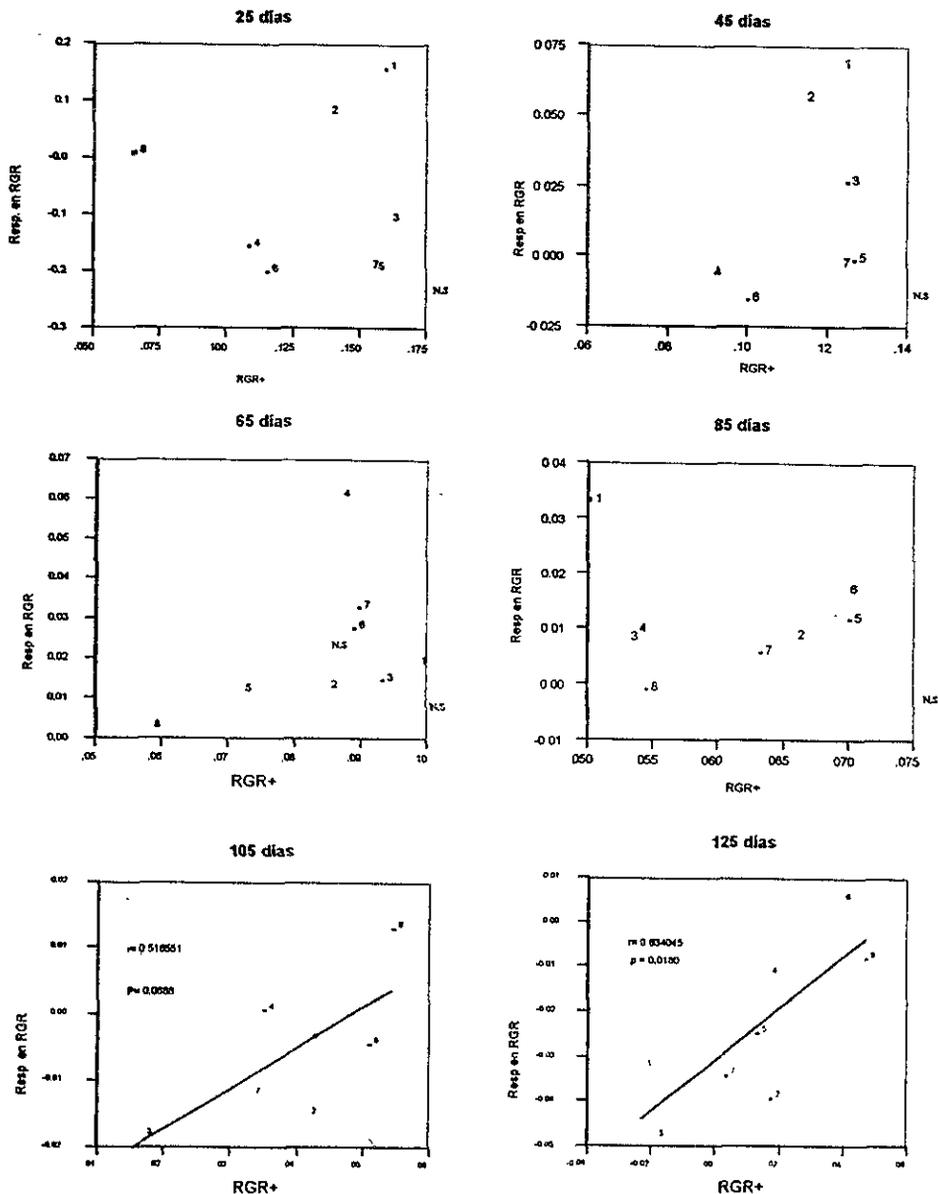


Figura 13. Relación entre la RGR alcanzada en el tratamiento de +N y la respuesta en RGR para las ocho especies estudiadas a los distintos tiempos de cosecha. 1.- *J. wolcottiana*; 2.- *C. vitifolium*; 3.- *A. adstringens*; 4.- *C. alata*; 5.- *C. elaeagnoides*; 6.- *R. fusca*; 7.- *H. latiflora*; 8.- *C. barbadensis*. N. S. Relación no significativa

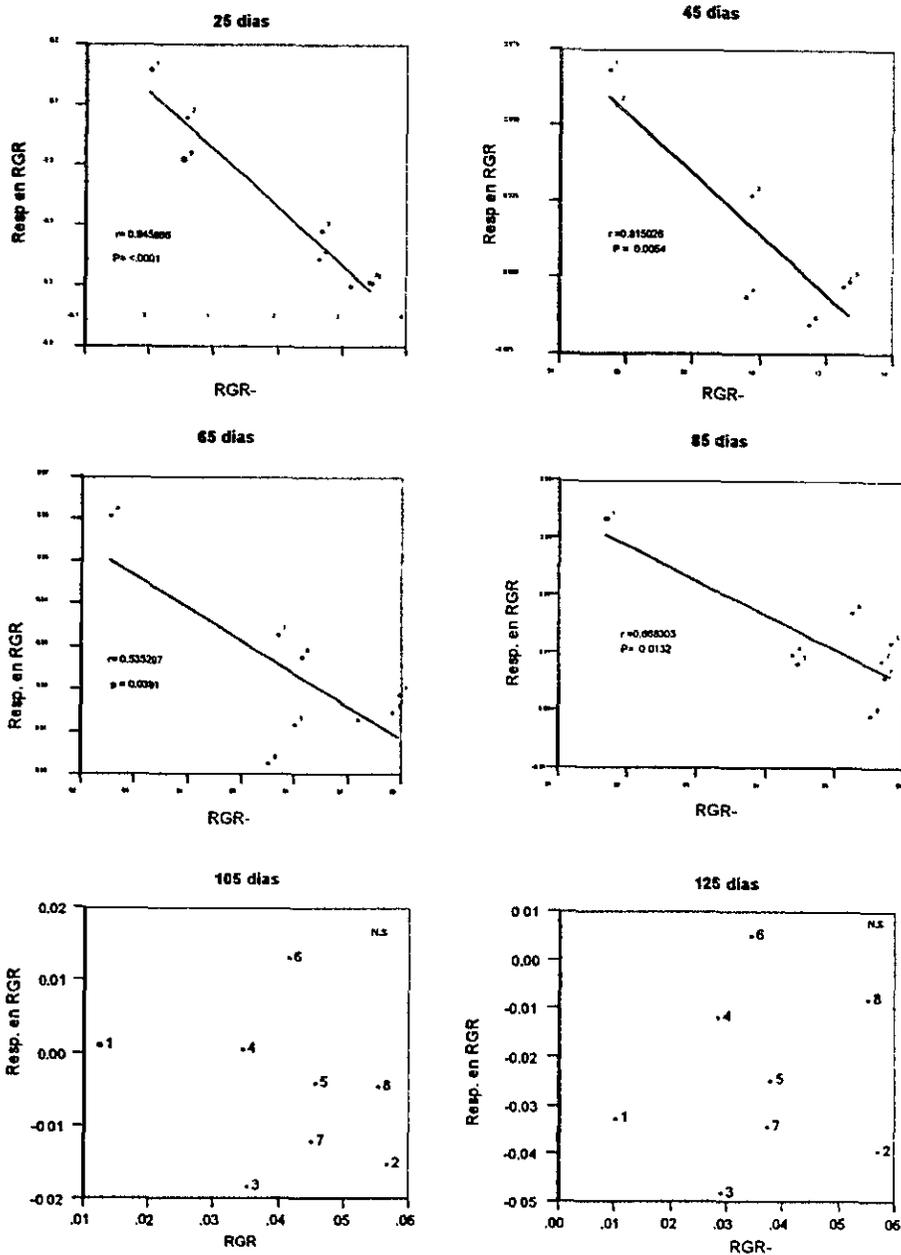


Figura 14. Respuesta en RGR en el tratamiento de -N para todas las especies estudiadas. 1.- *I. wolcottiana*; 2.- *C. vitifolium*; 3.- *A. adstringens*; 4.- *C. alata*; 5.- *C. elaeagnoides*; 6.- *R. fusca*; 7.- *H. latiflora*; 8.- *C. barbadensis*
 N.S.= Relación no significativa

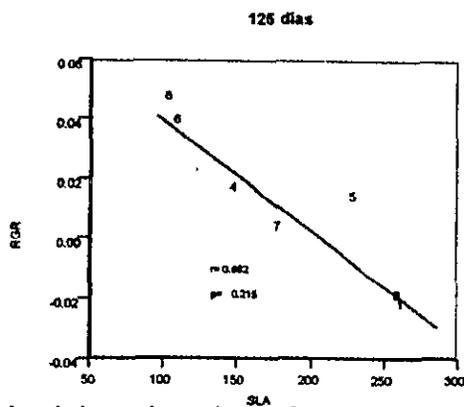
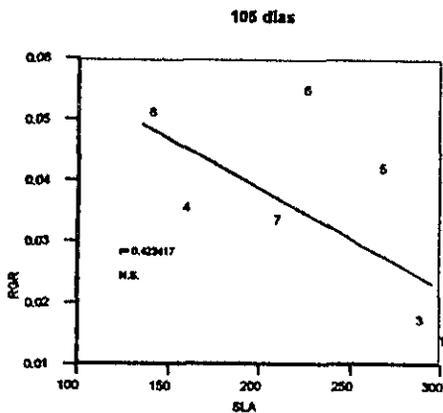
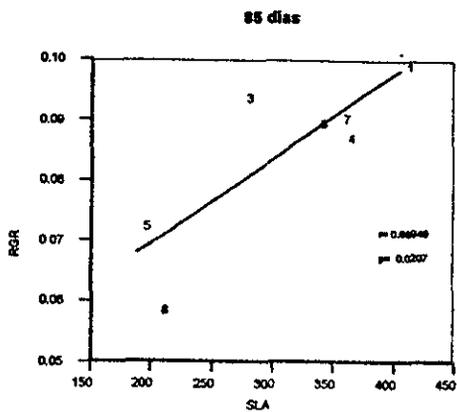
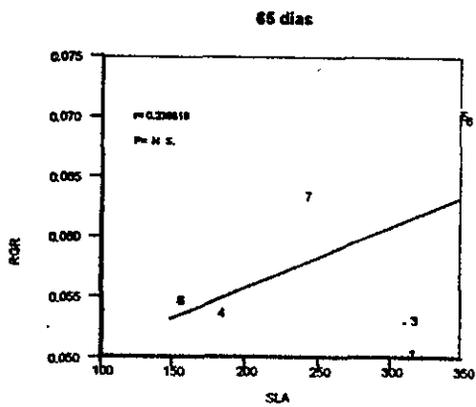
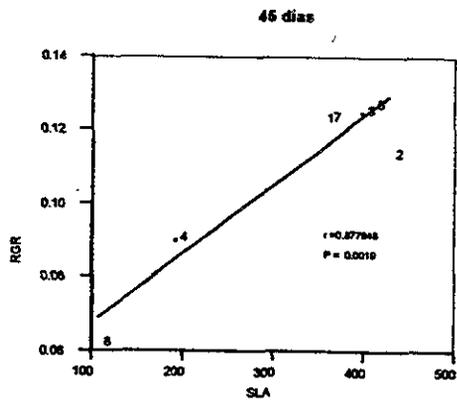
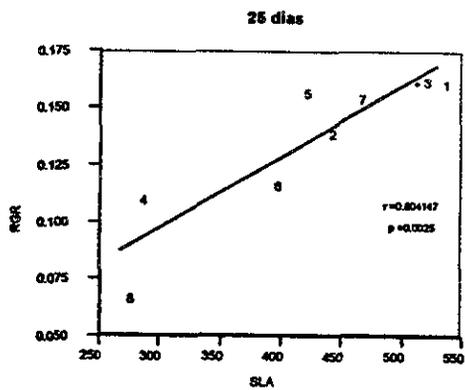


Figura 15. Relación de RGR (ajustado) y SLA en los seis tiempos de cosecha para el tratamiento +N.

1.- *I. wolcottiana*; 2.- *C. vitifolium*; 3.- *A. adstringens*; 4 - *C. alata*; 5.- *C. elaeagnoides*; 6.- *R. fusca*;
7.- *H. latiflora*; 8.- *C. barbadensis*

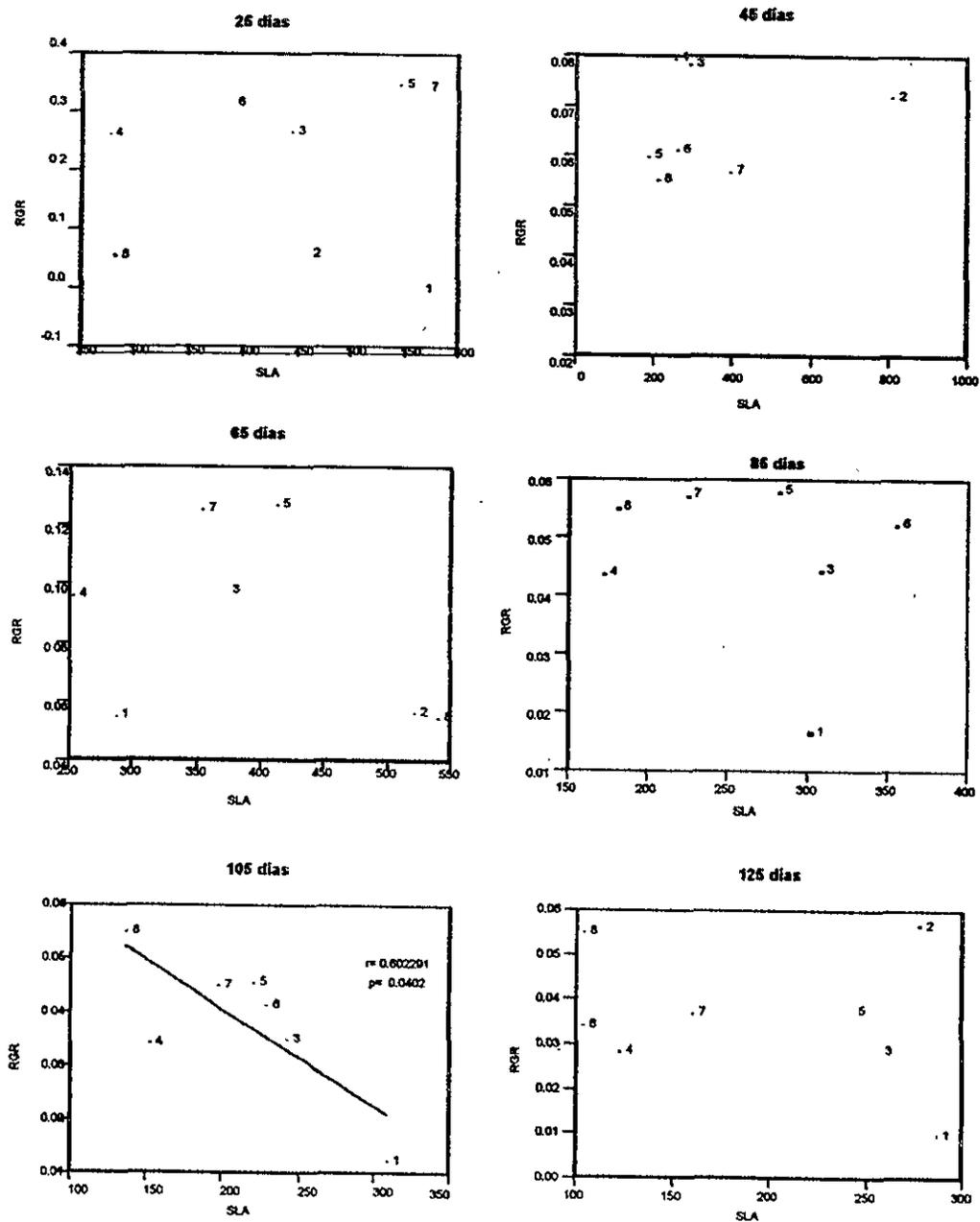


Figura 16 . Relación entre RGR y SLA para los seis tiempos de cosecha en el tratamiento de -N.
 1.- *I. wolcottiana*; 2 - *C. vitifolium*; 3.- *A. adstringens*; 4 - *C. alata*; 5.- *C. elaeagnoides*; 6.- *R. fusca*;
 7.- *H. latiflora*; 8.- *C. barbadensis*

Tabla IV. Coeficientes de correlación para cada tratamiento a lo largo de las seis cosechas.

* significativo, + Sin *R. Fusca*, ° Sin *I. wolcottiana*; n.s= no significativo.

		25 días	45 días	65 días	85 días	105 días	125 días
Tratamiento							
B.T vs A. F	+N	0.951*	0.855*	0.962*	0.815*	0.686*	0.830**
	-N	0.986*	0.965*	0.980*	0.838*	0.781**	0.753**
<i>RWR vs LWR</i>	+N	-0.581*	-0.672*	-0.819*	n.s	-0.659*	n.s
	-N	-0.902*	-0.736*	-0.759*	-0.595*	-0.646*	-0.602*
<i>LAR vs LWR</i>	+N	0.672*	n.s	n.s	n.s	0.633*	n.s
	-N	n.s	0.610**	0.716**	0.621*	0.832*	0.731*
<i>LAR vs PWR</i>	+N	0.904*	n.s	n.s	n.s	n.s	0.729*
	-N	0.575*	0.516*	n.s	n.s	n.s	0.584*
<i>RGR vs LAR</i>	+N	0.602*	n.s	n.s	0.511*	n.s	n.s
	-N	0.096	n.s	n.s	0.71*	0.498*	n.s
<i>LAR vs SLA</i>	+N	0.695*	0.953*	0.601*	n.s	n.s	n.s
	-N	0.410*	0.713*	0.360*	-0.58*	-0.27*	n.s
<i>R/S vs LWR</i>	+N	-0.734*	-0.575*	-0.405	-0.305*	-0.631*	-0.437
	-N	-0.083*	-0.128	-0.443*	-0.484	-0.928*	-0.743*
<i>SWR vs LWR</i>	+N	n.s	n.s	n.s	-0.590*	-0.524*	-0.861*
	-N	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s

Tabla V. Relación de los diferentes parámetros después del ajuste de RGR. Se evalúa también a los componentes de SLA: SSLA y SW/DW. * Significativo; ° Sin *C. vitifolium*; +Sin *R. fusca*, ° Sin *I. wolcottiana*; n s= no significativo.

		25 días	45 días	65 días	85 días	105 días	125 días
RGR vs SSLA	N+	0.067	0.251	0.514*	0.142	0.326	-0.336
	N-	0.006	0.785*°	0.345	0.027	0.001	-0.493
RGR vs SW/DW	N+	0.653*	0.652*	0.050	0.222	0.269	-0.399
	N-		-0.430	-0.509*	0.002	0.007	-0.249
RGR vs SLA	N+	0.804*	0.878*+°	0.690*°	0.239	0.423	-0.862*
	N-	0.125	0.119	0.027	-0.050	-0.602*°	-0.061
RGR vs LWR	N+	0.356	0.206	0.356	0.018	0.542*	0.861*°
	N-	0.208	0.073	0.088	0.666*°	0.744*°	0.735*°
RGR vs LAR	N+	0.684*	0.256	0.019	0.801*	0.643	0.227
	N-	0.318	0.056	0.339	0.776*	0.828*°	0.764*°
RGR vs NAR	N+	0.013	0.014	n.s	-0.616*°	0.001	0.016
	N-	0.195	0.030	n.s	0.201	n.s	0.208
RGR vs RESP RGR	N+	0.001	0.118	0.177	0.375	0.516	0.634*
	N-	-0.946*	-0.534*	-0.335*	0.018	0.037	0.015

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las especies vegetales evaluadas en este estudio, como se ha mencionado anteriormente, presentan diferentes tasas relativas de crecimiento, altas, bajas e intermedias y, puesto que éste carácter aparece como integrador de grupos de características en las historias de vida de las plantas, en este estudio se analiza como un factor importante en las respuestas de las especies ante variación en la disponibilidad de nutrimentos.

Asignación de biomasa

El hecho de que el total de biomasa producida durante la época de crecimiento fuera notoriamente mayor en especies de rápido crecimiento como *I. wolcottiana*, *A. adstringens* y *C. vitifolium* (en ambos tratamientos) y menor en las especies más lentas como *C. barbadensis* y *H. latiflora*, se relaciona directamente con las estrategias contrastantes de ambos grupos de especies, ya que en las especies con una alta RGR, la estrategia consiste en incrementar su biomasa rápidamente a fin de ganar espacio, producir una gran cantidad de área foliar para capturar suficiente luz, entre otros, a fin de establecerse y asegurar un lugar en el medio competitivo para el cual están adaptadas (Grime 1989, Chapin 1988). Un factor relevante en este proceso es que, para Chamela, la época de crecimiento dura solamente alrededor de 120 días, lo cual impone un límite de tiempo al establecimiento y crecimiento exitoso de las especies

Las plantas de lento crecimiento, en contraste, al estar adaptadas a medios improductivos, tienen una estrategia consistente en resistir la carencia crónica de recursos de su hábitat, para lo cual presentan una plasticidad fisiológica más que morfológica (Chapin 1988, Grime 1977, Grime 1989). Algunos autores opinan que cuando se habla de poca plasticidad morfológica entre las especies de lento crecimiento, probablemente no se toma en cuenta el factor tiempo; es decir, este tipo de especies podrían sufrir cambios en su morfología como respuesta a las variaciones ambientales, sólo que para ello se toman un periodo mayor de tiempo que aquellas con RGR altas, lo cual no significa que no sean plásticas (puesto que tienen la capacidad de responder) (Rorison 1991); sin embargo, el factor estacionalidad aparece nuevamente para recordarnos que en Chamela, pasados cuatro meses, llega la época de sequía durante la cual las especies no pueden continuar su crecimiento, y en este contexto las respuestas tardías carecen de sentido. La posibilidad de la plasticidad fisiológica resulta –al menos en el caso de Chamela- de utilidad para explicar la adaptación de las especies de lento crecimiento a su hábitat.

Los patrones de asignación de biomasa presentados en la figura 5, no sólo evidencian una respuesta baja o nula (*C. barbadensis*) en las especies de lento crecimiento a la variación en la disponibilidad de nutrientes, sino que muestran cómo los cambios en dichos patrones a través del tiempo, ocurren en diferente sentido para las diferentes estrategias. Así, *R. fusca*, *H. latiflora* y *C. barbadensis*, a diferencia del resto de las especies, no sólo no disminuyeron su asignación de biomasa a hojas con el tiempo, sino que inclusive ésta se incrementó y el incremento en dicha proporción parece ser inversamente proporcional a la tasa de crecimiento. El hecho de que las especies lentas posean hojas más

gruesas, fibrosas, y con defensas ante herbivoría, explicaría la mayor asignación de biomasa a hojas y peciolo en comparación con especies de crecimiento rápido e intermedio, puesto que la producción de hojas en hábitats improductivos es más costosa, aunque el recambio es menor que en los hábitats típicamente productivos (Chapin 1980, Bloom *et al.* 1985).

La significancia de las diferencias entre ambos tratamientos en lo que respecta a LWR y A.F, el hecho de que estas diferencias sean mayores en especies con alta RGR y de que se mantengan a lo largo de la época de estudio, indica la importancia del área foliar en la determinación de la RGR (tabla IV) de las especies.

RGR y sus componentes

El estado de desarrollo más válido para probar la Tasa Relativa de Crecimiento máxima es el de la plántula totalmente independiente (Hunt & Cornelissen 1997). En este contexto, todas las especies alcanzaron su máxima RGR (Figs. 9, 10 y 11) entre los 25 y 45 días de edad. Precisamente cuando se alcanza la RGR máxima, se presenta la mayor respuesta en RGR para las especies. Conforme pasa el tiempo y RGR disminuye, disminuye también la respuesta ante los diferentes tratamientos, de modo tal que mas allá de los 65 días de crecimiento, la mayoría de las diferencias en RGR entre tratamientos no son significativas. Se asume que, en parte, la disminución en la respuesta se asocia a la disminución ontogénica de RGR

Es justamente al inicio de la disminución de RGR y de su respuesta para ambos tratamientos, a los 65 días que no se obtuvo una relación significativa en el comportamiento de este parámetro en ambos tratamientos (+N y -N). Esto difiere de lo reportado en estudios anteriores (Huante, Rincón & Acosta, 1995), sin embargo, el número de especies trabajadas permite una mayor desviación en las tendencias identificadas con un número mayor de especies y, al disminuir RGR en el tiempo, disminuye también la varianza. De hecho, especies como *C. barbadensis* e *I. wolcottiana* aparecen separadas de los grupos cuando se comparan con otras especies de la selva baja caducifolia mediante análisis de componentes principales en el primer caso y "Cluster Analysis" en el segundo caso (M. Rivas, com per). Por otro lado, los componentes LAR, SLA, y LWR, mostraron relaciones significativas entre tratamientos (tabla IV), lo que indica comportamientos similares en tendencia, más no en magnitud, a lo largo de la época de crecimiento; no sucede así en el caso de NAR, probablemente porque, dentro de los componentes de la tasa relativa de crecimiento es el que la determina en menor parte, comparado con LAR y sus componentes (Lambers & Poorter 1992).

La literatura generalmente reporta que, de los componentes de RGR, LAR y dentro de éste SLA, es el que mejor explica la tasa relativa de crecimiento (Dijkstra 1989, Lambers & Poorter 1992, Huante et al. 1995). En el presente estudio, SLA mostró relaciones significativas con RGR sobre todo en el tratamiento +N, indicando que un SLA alto influye en una tasa de crecimiento rápida o, dicho de otra manera, que las características morfológicas y la composición de las hojas influyen más en la RGR que, por ejemplo, la cantidad de hojas medida en proporciones de biomasa (LWR) (Saverimuttu & Westoby

1996). Sin embargo, al final de la época de crecimiento, se encontró para ambos tratamientos un bajo SLA relacionado con una tasa rápida de crecimiento. Esto, probablemente sea el resultado de la disminución ontogénica de RGR y de que las especies que presentan un bajo SLA, típicamente las de lento crecimiento, según avanza la época de crecimiento mantienen su RGR, a diferencia de las de rápido crecimiento que, por lo general la disminuyen. (Bazzaz 1996)

En el tratamiento -N, el hecho de que sólo se haya encontrado una relación significativa en todos los tiempos, sugiere que en baja disponibilidad de nutrientes hay otros factores que están influyendo más en el valor de RGR, por ejemplo LWR. Asimismo, dentro de los componentes de SLA SSLA y SW/DW, este último resultó más determinante para las primeras etapas del crecimiento para RGR.

Incremento en área foliar.

De manera general, se observa que las diferencias en el crecimiento de hojas para ambos tratamientos se dieron más en magnitud que en velocidad de crecimiento. La mayor plasticidad morfológica asociada con las especies con altas tasas de crecimiento se refleja también en las curvas de crecimiento de las hojas individuales bajo ambos tratamientos.

Por otra parte, la coincidencia de RGR máxima con las tasas de cambio máximas para el incremento en área foliar, nos habla nuevamente de la relevancia de la cantidad de área foliar de una planta, en la magnitud de su tasa de crecimiento. Asimismo, las altas tasas de recambio de hojas en especies rápidas, es precisamente, uno de los factores que determinan la capacidad de respuesta a cambios ambientales súbitos para las especies

Para finalizar, es importante señalar que las especies pueden caracterizarse por distintos parámetros o desde distintas perspectivas, así, podemos decir que las especies vegetales, al seguir distintos patrones en sus estrategias, responden de diferente manera al estrés impuesto por el medio. Si asumimos que las estrategias que las plantas siguen en sus historias de vida, en las cuales la tasa relativa de crecimiento aparece como indicador de grupos de características, están determinadas por los grados de estrés y perturbación del medio, y que la selección natural favorece aquellas estructuras cuya relación forma-función optimice la reproducción y el crecimiento (Parckhurst y Loucks 1970) podríamos entonces sugerir que las características particulares de cada hábitat determinan diferentes diseños para resolver diferentes necesidades; de este modo las respuestas vegetales a la variación de las condiciones ambientales, podrían denotarse y estudiarse en términos del diseño de las mismas.

APENDICE A

Resultados de los Análisis de Varianza significativos para cada especie. Las especies se encuentran en orden alfabético al igual que cada parámetro.

➤ *Amphyterigium adstringens*

• AREA FOLIAR

Normality Test: Passed (P = 0.163)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.229)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	6.772	6.772	335.918	<0.001
Tiemp	5	27.487	5.497	272.705	<0.001
trat x tiempo	5	0.795	0.159	7.890	<0.001
Residual		60	1.210	0.0202	
Total	71	6.263	0.511		

• SLA

Normality Test: Passed (P = 0.010)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.668)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	20819.210	20819.210	10.773	0.002
Tiemp	5	440182.895	88036.579	45.553	<0.001
trat x tiempo	5	16042.388	3208.478	1.660	0.158
Residual	60	115955.976	1932.600		
Total	71	593000.470	8352.119		

• SWR

Normality Test: Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.251)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	0.364	0.364	174.348	<0.001
Tiemp	5	0.988	0.198	94.553	<0.001
trat x tiempo	5	0.283	0.0566	27.092	<0.001
Residual	60	0.125	0.00209		
Total	71	1.760	0.0248		

- ROOT/SHOOT**

Normality Test: Passed (P = 0.073)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.198)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	1.887	1.887	55.563	<0.001
Tiemp	5	5.514	1.103	32.470	<0.001
trat x tiemp	5	2.002	0.400	11.789	<0.001
Residual		60	2.038	0.0340	
Total	71	11.441	0.161		

- RWR**

Normality Test: Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.587)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	0.598	0.598	83.987	<0.001
Tiemp	5	1.246	0.249	34.978	<0.001
trat x tiemp	5	0.418	0.083	11.737	<0.001
Residual		60	0.428	0.00713	
Total	71	2.690	0.0379		

- W (biomasa total)**

Normality Test: Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.145)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	4.963	4.963	155.151	<0.001
Tiemp	5	50.027	10.0053	12.769	<0.001
trat x tiemp	5	0.263	0.0525	1.643	0.163
Residual		60	1.919	0.0320	
Total	71	57.172	0.805		

➤ *Coccoloba barbadensis*

• **AREA FOLIAR**

Normality Test: Passed ($P > 0.200$)

Equal Variance Test: Passed ($P = 0.914$)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	0.189	0.189	2.097	0.153
Tiemp	5	203.250	40.650	451.039	<0.001
trat x tiemp	5	6.213	1.243	13.788	<0.001
Residual		60	5.408	0.0901	
Total	71	215.060	3.029		

• **LAR**

Normality Test: Passed ($P = 0.031$)

Equal Variance Test: Passed ($P = 0.195$)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	0.0362	0.0362	7.758	0.007
Tiemp	5	0.0786	0.0157	3.373	0.009
trat x tiemp	5	0.113	0.0225	4.832	<0.001
Residual		60	0.280	0.00466	
Total	71	0.507	0.00714		

• **LWR**

Normality Test: Passed ($P = 0.010$)

Equal Variance Test: Passed ($P = 0.859$)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	0.0000141	0.0000141	0.00350	0.953
Tiemp	5	0.387	0.0775	19.225	<0.001
trat x tiemp	5	0.111	0.0221	5.495	<0.001
Residual	60	0.242	0.00403		
Total	71	0.740	0.0104		

- **RGR**

Normality Test: Passed (P = 0.089)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.922)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	0.0156	0.0156	14.709	<0.001
Tiemp	5	0.0863	0.0173	16.313	<0.001
trat x tiemp	5	0.0486	0.00972	9.189	<0.001
Residual	56	0.0592	0.00106		
Total	67	0.209	0.00311		

- **ROOT/SHOOT**

Normality Test: Passed (P = 0.120)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.056)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	0.0318	0.0318	3.160	0.081
Tiemp	5	0.215	0.0431	4.285	0.002
trat x tiemp	5	0.285	0.0569	5.663	<0.001
Residual	60	0.603	0.0100		
Tota	71	1.135	0.0160		

- **RWR**

Normality Test: Passed (P = 0.031)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.195)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	0.0362	0.0362	7.758	0.007
Tiemp	5	0.0786	0.0157	3.373	0.009
trat x tiemp	5	0.113	0.0225	4.832	<0.001
Residual	60	0.280	0.00466		
Total	71	0.507	0.00714		

- **SWR**

Normality Test: Passed (P = 0.073)

Equal Variance Test. Passed (P = 0.018)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	0.0172	0.0172	8.592	0.005
Tiemp	5	0.0561	0.0112	5.591	<0.001
trat x tiemp	5	0.0387	0.00774	3.855	0.004
Residual	60	0.120	0.00201		
Total	71	0.233	0.00328		

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

➤ *Cordia alliodora*

• **AREA FOLIAR**

Normality Test: Passed ($P > 0.200$)

Equal Variance Test: Passed ($P = 0.021$)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	25.578	25.578	430.873	<0.001
tiemp	5	315.729	63.146	1063.720	<0.001
trat x tiemp	5	8.751	1.750	29.482	<0.001
Residual	60	3.562	0.0594		
Total	71	353.620	4.981		

• **LWR**

Normality Test: Passed ($P = 0.102$)

Equal Variance Test: Passed ($P = 0.167$)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.0796	0.0796	20.904	<0.001
tiemp	5	0.760	0.152	39.903	<0.001
trat x tiemp	5	0.0747	0.014	3.921	0.004
Residual	59	0.225	0.00381		
Total	70	1.140	0.0163		

• **ROOT/SHOOT**

Normality Test: Passed ($P = 0.106$)

Equal Variance Test: Passed ($P = 0.156$)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.568	0.568	22.163	<0.001
tiemp	5	0.385	0.0771	3.008	0.017
trat x tiemp	5	1.593	0.319	12.434	<0.001
Residual	60	1.537	0.0256		
Total	71	4.084	0.0575		

- **RWR**

Normality Test: Passed (P = 0.021)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.086)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.144	0.144	21.297	<0.001
tiemp	5	0.104	0.0208	3.086	0.015
trat x tiemp	5	0.378	0.0756	11.222	<0.001
Residual	60	0.404	0.00674		
Total	71	1.030	0.0145		

➤ Crescentia alata

• **AREA FOLIAR**

Normality Test: Passed (P = 0.012)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.230)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	969.950	969.950	94.103	<0.001
tiemp	5	10063.156	2012.631	195.262	<0.001
trat x tiemp	5	685.010	137.002	13.292	<0.001
Residual	60	618.441	10.307		
Total	71	12336.558	173.754		

• **RGR**

Normality Test: Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.805)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	2.154	2.154	63.218	<0.001
tiemp	5	249.583	49.917	1465.215	<0.001
trat x tiemp	5	0.520	0.104	3.054	0.016
Residual	60	2.044	0.0341		
Total	71	254.301	3.582		

• **LWR**

Normality Test: Passed (P = 0.040)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.712)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.0252	0.0252	10.073	0.002
tiemp	5	0.511	0.102	40.816	<0.001
trat x tiemp	5	0.0222	0.00445	1.775	0.132
Residual	60	0.150	0.00251		
Total	71	0.709	0.00999		

- **SWR**

Normality Test: Passed (P = 0.065)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.133)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.00211	0.00211	0.953	0.333
tiemp	5	1.002	0.200	90.604	<0.001
trat x tiemp	5	0.0198	0.00397	1.793	0.128
Residual	60	0.133	0.00221		
Total	71	1.157	0.0163		

- **W (biomasa total)**

Normality Test: Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.805)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	2.154	2.154	63.218	<0.001
tiemp	5	249.583	49.917	1465.215	<0.001
trat x tiemp	5	0.520	0.104	3.054	0.016
Residual	60	2.044	0.0341		
Total	71	254.301	3.582		

➤ *Hitonia latiflora*

• **AREA FOLIAR**

Normality Test: Passed (P = 0.065)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.133)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.00211	0.00211	0.953	0.333
tiemp	5	1.002	0.200	90.604	<0.001
trat x tiemp	5	0.0198	0.00397	1.793	0.128
Residual	60	0.133	0.00221		
Total	71	1.157	0.0163		

• **LWR**

Normality Test: Passed (P = 0.032)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.063)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.00623	0.00623	1.137	0.290
tiemp	5	0.194	0.0388	7.075	<0.001
trat x tiemp	5	0.0865	0.0173	3.159	0.013
Residual	60	0.329	0.00548		
Total	71	0.615	0.00867		

• **NAR**

Normality Test: Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.193)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	1.608E-011	1.608E-011	0.000509	0.982
tiemp	5	0.00000263	0.000000527	16.673	<0.001
trat x tiemp	5	0.000000898	0.000000180	5.685	<0.001
Residual	60	0.00000190	0.0000000316		
Total	71	0.00000543	0.0000000765		

- SLA

Normality Test Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test. Passed (P = 0.105)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.00233	0.00233	0.511	0.477
tiemp	5	1.910	0.382	83.654	<0.001
trat x tiemp	5	0.0256	0.00512	1.122	0.359
Residual	60	0.274	0.00457		
Total	71	2.212	0.0311		

- RGR

Normality Test. Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test. Passed (P = 0.138)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	0.000129	0.000129	0.630	0.430
tiemp	5	0.107	0.0215	104.674	<0.001
trat x tiemp	5	0.00844	0.00169	8.236	<0.001
Residual	60	0.0123	0.000205		
Total	71	0.128	0.00181		

- ROOT/SHOOT

Normality Test: Passed (P = 0.015)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.012)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.0912	0.0912	1.046	0.311
tiemp	5	7.235	1.447	16.589	<0.001
trat x tiemp	5	2.959	0.592	6.785	<0.001
Residual	60	5.234	0.0872		
Total	71	15.520	0.219		

- **RWR**

Normality Test: Passed (P = 0.016)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.083)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.0292	0.0292	3.760	0.057
tiemp	5	0.534	0.107	13.752	<0.001
trat x tiemp	5	0.138	0.0276	3.552	0.007
Residual	60	0.466	0.00777		
Total	71	1.168	0.0165		

- **SWR**

Normality Test: Passed (P = 0.012)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.023)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.0506	0.0506	17.230	<0.001
tiemp	5	0.643	0.129	43.829	<0.001
trat x tiemp	5	0.0626	0.0125	4.265	0.002
Residual	60	0.176	0.00294		
Total	71	0.933	0.0131		

- **W(biomasa total)**

Normality Test: Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.030)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	10.048	10.048	85.648	<0.001
tiemp	5	403.226	80.645	687.412	<0.001
trat x tiemp	5	2.702	0.540	4.606	0.001
Residual	60	7.039	0.117		
Total	71	423.015	5.958		

Ipomoea wolcottiana

• **AREA FOLIAR**

Normality Test: Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.066)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	15712.357	15712.357	633.445	<0.001
tiempo	5	21679.594	4335.919	174.803	<0.001
trat x tiempo	5	5651.097	1130.219	45.565	<0.001
Residual	60	1488.277	24.805		
Total	71	44531.325	627.202		

• **LWR**

Normality Test: Passed (P = 0.071)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.245)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.0509	0.0509	46.193	<0.001
tiempo	5	1.308	0.262	237.379	<0.001
trat x tiempo	5	0.00531	0.00106	0.964	0.447
Residual	60	0.0661	0.00110		
Total	71	1.430	0.0201		

• **ROOT/SHOOT**

Normality Test: Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.382)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.653	0.653	16.875	<0.001
tiempo	5	1.337	0.267	6.913	<0.001
trat x tiempo	5	0.380	0.0759	1.963	0.097
Residual	60	2.321	0.0387		
Total	71	4.691	0.0661		

- **RWR**

Normality Test: Passed ($P > 0.200$)

Equal Variance Test: Passed ($P = 0.506$)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.0654	0.0654	22.852	<0.001
tiempo	5	0.0214	0.00428	7.460	<0.001
trat x tiempo	5	0.0371	0.00742	2.590	0.035
Residual	60	0.172	0.00286		
Total	71	0.381	0.00537		

- **SLA**

Normality Test: Passed ($P = 0.128$)

Equal Variance Test: Passed ($P = 0.034$)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	325.506	325.506	0.321	0.573
tiempo	5	599827.714	119965.543	118.311	<0.001
trat x tiempo	5	23663.341	4732.668	4.667	0.001
Residual	60	60838.850	1013.981		
Total	71	684655.411	9643.034		

- **SWR**

Normality Test: Passed ($P > 0.200$)

Equal Variance Test: Passed ($P = 0.359$)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.00597	0.00597	3.077	0.085
tiempo	5	1.413	0.283	145.597	<0.001
trat x tiempo	5	0.0383	0.00766	3.949	0.004
Residual	60	0.116	0.00194		
Total	71	1.573	0.0222		

- **W (Biomasa total)**

Normality Test: Passed (P = 0.052)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.123)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	12.545	12.545	385.383	<0.001
tiempo	5	207.834	41.567	1276.901	<0.001
trat x tiempo	5	5.744	1.149	35.292	<0.001
Residual	60	1.953	0.0326		
Total	71	228.077	3.212		

Ruprechtia fusca

AREA FOLIAR

Normality Test: Passed (P = 0.018)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.043)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	9.614	9.614	118.855	<0.001
tiemp	5	210.493	42.099	520.447	<0.001
trat x tiemp	5	2.788	0.558	6.894	<0.001
Residual	60	4.853	0.0809		
Total	71	227.749	3.208		

• **LAR**

Normality Test: Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.399)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.287	0.287	22.170	<0.001
tiemp	5	8.224	1.645	127.110	<0.001
trat x tiemp	5	0.186	0.0372	2.872	0.022
Residual	60	0.776	0.0129		
Total	71	9.473	0.133		

• **NAR**

Normality Test: Passed (P > 0.200)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.011)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.0962	0.0962	4.917	0.030
tiemp	5	1.239	0.248	12.663	<0.001
trat x tiemp	5	0.129	0.0259	1.322	0.267
Residual	60	1.174	0.0196		
Total	71	2.638	0.0372		

- **RWR**

Normality Test: Passed (P = 0.117)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.012)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.144	0.144	17.068	<0.001
tiemp	5	0.994	0.199	23.610	<0.001
trat x tiemp	5	0.141	0.0282	3.355	0.010
Residual	60	0.505	0.00842		
Total	71	1.783	0.0251		

- **SLA**

Normality Test: Passed (P = 0.019)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.232)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.0633	0.0633	3.842	0.055
tiemp	5	10.667	2.133	129.410	<0.001
trat x tiemp	5	0.167	0.0334	2.028	0.087
Residual	60	0.989	0.0165		
Total	71	11.887	0.167		

- **SWR**

Normality Test: Passed (P = 0.022)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.714)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
trat	1	0.223	0.223	11.052	0.002
tiemp	5	8.152	1.630	80.768	<0.001
trat x tiemp	5	0.292	0.0584	2.895	0.021
Residual	60	1.211	0.0202		
Total	71	9.879	0.139		

➤ **W (Biomasa total)**

Normality Test: Passed (P = 0.119)

Equal Variance Test: Passed (P = 0.030)

Source of Variation	DF	SS	MS	F	P
Trat	1	3.487	3.487	48.059	<0.001
Tiemp	5	385.023	77.005	1061.263	<0.001
trat x tiemp	5	2.408	0.482	6.637	<0.001
Residual	60	4.354	0.0726		
Total	71	395.272	5.567		

LITERATURA CITADA:

- Barajas, J & León, C. (1989) *Anatomía de maderas de México: Especies de una selva baja caducifolia*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Bazzas, F. A. (1996) *Plants in Changing Environments*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bloom, A. J., Chapin, F. S. & Mooney, H. A. (1985) Resource limitation in plants- An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**, 363-392
- Bullock, S. H. (1986) Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch Met Geoph Biocl*, **B36**, 297-316.
- Bullock, S. H. & Solís- Magallanes, J. A. (1990). Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in México. *Biotropica*, **22(1)**, 22-35.
- Caldwell, M. (1987) Plant Architecture and Resource Competition. *Ecological Studies Vol. 61* (eds E. D. Schulze. & H. Zwölfe), pp. 164-179. Springer-Verlag, Berlin.
- Cornelissen, J. H. C., Castro Diez, P. & Hunt, R. (1996) Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plants species and types. *Journal of ecology*, **84**, 755-765.
- Chapin, F. S. (1988) Ecological aspects of mineral nutrition. *Advances in Mineral Nutrition*, **3**, 161-169.
- Chapin, F. S., Schulze E. D. & Mooney H. A. (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 423-447.

- Chapin, F. S. (1991) Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. *Responses of plants to multiple stresses. Physiological ecology series* (eds H. A. Mooney., W. E. Winner. & J. E. Pell). Academic Press. Cal.
- Dijkstra, P. (1989). Cause and effect of differences in Specific Leaf Area. *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants* (eds H. Lambers., M. L. Cambridge., H. Konings. & T. L. Pons), pp 125-140. Academic Publishing The Hague, Netherlands.
- Evans, G.C. (1972). The Quantitative Analysis of Plant Growth. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- García-Oliva, F., Ezcurra, E. & Galicia, L. (1991) Pattern of rainfall distribution in the central pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler*, 73A, 179-186
- Grime, J. P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 1169-1194.
- Grime, J. P. (1989) Whole-plant responses to stress in natural and agricultural systems. *Plants Under Stress* (eds H. G. Jones., T. J. Flowers & M. B. Jones), pp 31-46. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grime, J. P., Crick, C. J. & Rincón, E. (1986) The ecological significance of plasticity. *Plasticity in plants. Proceedings of the Society for Experimental Biology. 40th symposium* (eds D. H. Jennings & A. J. Trewavas), pp. 5-29. University of Cambridge, England.
- Houghton, R.A., Lefkowitz, D. S. & Skole, D. L. (1991) Changes in the landscape of Latin America between 1859 and 1985. I. Progressive loss of forest *Forest Ecology and Management*, 38, 143-172

- Huante, P. (1992) *Mecanismos de captura de recursos en plántulas de la selva baja caducifolia en Chamela Jalisco*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Huante, P. (1996) *Plasticidad, disponibilidad de recursos y crecimiento en plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco: un enfoque experimental*. Tesis Doctoral. Centro de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Huante, P., Rincón E. & Acosta I. (1995a) Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology*, **9**, 849-858.
- Huante, P., Rincón, E. & Chapin, F. S. (1995b) Responses to phosphorus of contrasting sucesional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Functional Ecology*, **9**, 760-766.
- Huante, P., Rincón, E. & Chapin, F. S. (1998a) Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings. *Oecologia*, **117**, 209-216.
- Huante, P., Rincón, E. & Chapin, F. S. (1998b) Effect of changing light availability on nutrient foraging in tropical deciduous tree-seedlings. *OIKOS*, **82**, 449-458
- Hunt, R. (1982) Plant Growth Curves. *The Functional Approach to Plant Growth Analysis* Edward Arnold, London.
- Hunt, R. (1990) *Basic Growth Analysis*. Unwin Hyman, London
- Hunt, R. & Cornelissen, J. H. C. (1997) Physiology, allocation, and growth rate: a reexamination of the Tilman Model. *The American Naturalist*, **150**, 122-130

- Janzen, D. H. (1988) Tropical Dry Forest The Most Endangered Major Tropical Ecosystem. *Biodiversity* (eds E. O. Wilson & F. M. Peter), pp. 130-137. National Academic Press, Washington, D. C.
- Kauffman, J., Sanford, R. Jr., Cummings, D., Salcedo, I. & Sampaio, E. (1993) Biomass and Nutrient Dynamics Associated with Slash Fires in Neotropical Dry Forests. *Ecology (Tempe)*, **74**, 140-151.
- Lambers, H & Poorter, H (1992) Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research*, **23**, 187-260.
- Lott, E.J. (1985) *Listado Florístico de la estación de Biología de Chamela, Jalisco*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Lott, E. J (1993) *Annotated checklist of the vascular flora of Chamela Bay region, Jalisco México*. California Academy Sciences, California.
- Martínez-Yrizar, A., Sarukhán, J., Rincón, E., Maass, J. M., Solís-Magallanes, A. & Cervantes L. (1992) Above-ground living phytomass of a tropical deciduous forest in the coastal of jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology*, **8**, 87-96.
- Mass, J. M., James, M. V., Wayne, T. S. & Martínez-Yrizar, A. (1995) Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management*, **74**, 171-180.
- Murphy, P. G. & Lugo, A. E (1986) The ecology of tropical dry forest *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 67-88
- Packham, J. R. et al (1992) *Functional ecology of woodlands and forest* Chapman and Hall, London.

- Parkhurst, D. F. & Loucks, O. L. (1972) Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*, **60**, 505-537.
- Pennington, T. D. & Sarukhán, J. (1998) Árboles tropicales de México. UNAM-FCE, México, D. F.
- Rincón, E. & Huante, P. (1993) Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees*, **7**, 202-207.
- Rincón, E. & Huante, P. (1994) Influence of mineral nutrient availability on growth of tree seedlings from the tropical deciduous forest. *Trees*, **9**, 93-97.
- Robinson, D. (1991) Strategies for optimising growth in response to nutrient supply. *Plant Growth. Interactions with nutrients and environment* (eds J. R. Poorter & D. W. Lawlor), pp 177-205. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Saverimuttu, T. & Westoby, M. (1996) Components of variation in seedling potential relative growth rate: phylogenetically independent contrasts. *Oecologia*, **105**, 281-285.
- Solís, V. E. (1993) *Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Tilman, D. (1981) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press. Princeton, N. J.
- Vogt, K. A., Grier, C. C. & Vogt, D. J. (1986) Production, turnover and nutrient dynamics of above and below-ground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, **15**, 303-377.
- West-Eberhard, M. J. (1989) Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**, 249-278