



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DISPONIBILIDAD DE NUTRIMENTOS, DISEÑO FUNCIONAL DE  
RAICES Y TASA DE CRECIMIENTO EN 39 ESPECIES DE  
PLANTULAS DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA DE  
CHAMELA, JALISCO, MEXICO

**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 :  
**TERESA FLORES PASTOR**



DIRECTOR DE TESIS: DR. EMMANUEL RINCON SAUCEDO



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR

280776



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO



**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:

Disponibilidad de Nutrimientos, diseño funcional de raíces y tasa de crecimiento en 39 especies de plántulas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco. México.

realizado por Teresa Flores Pastor

con número de cuenta 8937817-3, 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 M.en C. Ma. Esther Sánchez Coronado

Suplente Dra. Alma Orozco Segovia

Suplente M. en C. Aurora Zlotnik Espinoza

Aurora Zlotnik  
FACULTAD DE CIENCIAS  
U.N.A.M.

Edna María Suárez Díaz

Consejo Departamental de Biología



DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGIA

# CONTENIDO

	PAGINA
<b>AGRADECIMENTOS</b>	<b>1</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>3</b>
<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	
1.1 Disponibilidad de nutrientes	5
1.2 Plasticidad y captura de recursos	7
1.3 Fisiología de Raíces y su Interacción con el suelo	8
1.4 Clasificación de raíces	11
1.5 Características de crecimiento de algunas de las estudiadas en las Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco.	14
1.6 Objetivos e Hipótesis	15
1.7 Justificación	16
<b>II. MATERIAL Y MÉTODO</b>	
2.1 Área de Estudio	17
2.2 Metodología	21
<b>III. RESULTADOS</b>	
3.1 Clasificación de Sistemas de Raíces basandose en Cannon (1949) y Krasilnikov (1968)	28
3.1.1 Sistemas de raíz obtenidos para las 39 especies estudiadas	33
Siluetas:	
Tipo I	36

Tipo II	46
Tipo III	48
Tipo IV	53
Tipo V	59
Tipo VI	64
Tipo VII	66
Tipo VIII	73
Tipo IX	75
Especies con diferente sistema de raíz entre tratamientos	78
3.2 Análisis de crecimiento a los 40 días	94
3.2.1 Peso de la semilla y número de hojas	94
3.2.2 Área foliar	94
3.2.3 Proporción de área foliar (PAF) y Área foliar específica (AFE)	95
3.2.4 Índice del peso de las hojas (IPF) y Tasa de asimilación neta (TAN)	95
3.2.5 Biomasa.	95
3.2.6 Índice raíz/parte aérea (R/PA), Índice del peso de la raíz (IPR) e Índice del peso del tallo (IPT)	96
3.2.7 Tasa relativa de crecimiento (TRC) y Respuesta en la TRC	96
3.3 Parámetros calculados para el crecimiento de las raíces	101
3.3.1 Longitud de la raíz (LR) y Área de la raíz (AR)	101
3.3.2 Peso seco de la raíz.	101
3.3.3 Tasa relativa de crecimiento de raíz y Tasa relativa de crecimiento de la longitud de raíz.	102

3.3.4 Coeficiente alométrico raíz - parte aérea (K)	102
3.3.5 Índice AF/AR, Índice LR/AF, Longitud de raíz específica (LRE)	103
3.3.6 Diámetro de la raíz y Volumen de la raíz	104
3.3.7 Índice LR/VOLR, Densidad de la Raíz (DTR), Densidad de la raíz en la maceta	104
3.4 Regresión lineal y correlaciones entre diferentes parámetros.	109
<b>IV. DISCUSIÓN</b>	<b>112</b>
<b>V. CONCLUSIONES</b>	<b>139</b>
<b>VI. LITERATURA CITADA</b>	<b>141</b>

La vida, es la vida dondequiera que  
haya un hombre vivo junto a otros, y  
reside dentro de nuestros corazones y  
no en el mundo que nos rodea. Pero el  
mantenerse firme en cualesquiera  
circunstancias, sin cobardías ni  
titubeos, eso es ser hombre y es  
vivir. No desmayemos.

Dostoiewsky.

A mi hermano César Antonio por haberme brindado la oportunidad de continuar y disfrutar de la vida.

Gracias.

## AGRADECIMIENTOS

Primero que nada quisiera expresar mi más profundo agradecimiento a mis padres, Olga Pastor Ramírez y Antonio Flores Medina por su apoyo y dedicación que siempre me han brindado, porque me supieron encaminar para ser una mejor persona y por ayudarme a valorar mi vida y la de los demás, así como también por todo el amor que siempre me han mostrado. También agradezco a mis dos maravillosos hermanos César Antonio y Quetzalcóatl Flores Pastor por su apoyo, cariño y comprensión. Y a mi abuela Tere por formar parte de esta gran familia. A todos ustedes mil gracias.

También agradezco al Dr. Emmanuel Rincón Saucedo director de esta tesis, por permitir formar parte de su grupo de trabajo, por sus valiosos consejos, apoyo y comprensión que siempre me ha mostrado.

A mis compañeros durante el trabajo de campo en la Estación de Biología "Chamela"; Emerit Méendez y a las biólogas Irma Acosta y Rosalba Amaya por su invaluable tiempo, esfuerzo y comentarios en el montaje y desarrollo del experimento, y sobre todo por su gran compañía durante la estancia en la estación.

A mis compañeros y amigos del laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento; a la Dra. Pilar Huante y a la biólogas Nérida Pérez e Irma Acosta, por sus comentarios, consejos y ayuda en general. Gracias a Suraya Borrego, Miguel Rivas, Mauricio Cervantes y Mariana Alvarez por su apoyo y amistad.

A los doctores; Emmanuel Rincón Saucedo Pilar Huante Pérez, y Alma Orozco así como también las maestras en ciencias, Maria Esther Sanchez Coronado y Aurora Zlotnik Espinoza por la revisión de este escrito y sus consejos para la mejoría del mismo.

Finalmente doy mis sinceros agradecimientos a todo el personal académico y administrativo de la Facultad de Ciencias, del Instituto de Ecología y de la Estación de Biología "Chamela" por el apoyo brindado para mi formación académica y la elaboración de esta tesis. Sin olvidar el apoyo económico otorgado por DGAPA dentro del proyecto IN-218796, CONACyT G0011-N9607, CONACyT 25828-N, CONACYT-J26 506N y NSF Grant DEB-9622352.

## RESUMEN

Se llevó a cabo una descripción de la morfología de los sistemas de raíz de 39 especies de plántulas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco, México, cultivadas en invernadero por 40 días bajo dos condiciones contrastantes de nutrientes. Además de realizar un análisis de crecimiento clásico utilizando biomasa y área foliar de dichas plántulas, se obtuvieron las siluetas de los sistemas de raíz usando fotografías (transparencias), las cuales fueron tomadas en el momento de la cosecha de los individuos. Se midió el área y la longitud de las raíces, con las cuales se pudieron calcular los diferentes parámetros de crecimiento de raíces (Longitud de Raíz Específica (LRE), Índice Longitud de Raíz/Área foliar (LR/AF), Índice Área Foliar/Área de Raíz (AF/AR), Densidad de Tejido Radicular (DTR), Tasa Relativa de Crecimiento de raíz (TRCr), entre otros). Los sistemas de raíz de las especies fueron clasificados por su forma y asociación con sus parámetros de crecimiento.

Los resultados muestran que las especies con una alta Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) bajo condiciones de nutrientes altos, tienden a mostrar también una tasa de crecimiento alta cuando crecen con poca disponibilidad de recursos. Hay una clara tendencia de almacenar más biomasa en raíz cuando los nutrientes son limitados. Bajo condiciones de nutrientes bajos muchas especies han reducido su Área Foliar Específica (AFE), atribuyéndose este fenómeno a la acumulación de carbohidratos no estructurales o compuestos secundarios.

Se obtuvieron 9 tipos diferentes de sistemas de raíz; entre ellos, dos fueron de tipo dicotómico, 6 se consideraron como diseños "herringbone" y solo uno no presentó un eje principal. 17 especies de las 39 estudiadas han presentado diferencias en estos sistemas entre los tratamientos.

Las características de los sistemas de raíz sugieren capacidades diferentes de las especies para explorar y explotar el suelo.

Las especies con tasas de crecimiento lento tienden a producir raíces gruesas y las especies con tasas de crecimiento rápidas produjeron raíces más delgadas.

El Índice del Peso de la Raíz (IPR) y la Longitud de raíz específica (LRE) son características de las raíces que se modificaron cuando las plantas crecieron bajo un déficit de nutrientes, ya que se produjeron raíces más delgadas que cuando los nutrientes son abundantes, lo cual aumentó la eficiencia de captura de recursos y por consiguiente influyó en el crecimiento de la planta.

Se presentó una relación muy estrecha entre el Área Foliar (AF) vs. Longitud de raíz (LR) y Área de raíz (AR) producida por las plantas.

Se encontró que las especies de lento crecimiento tienden a presentar un sistema de raíz poco ramificado (Tipo III), mientras que en las de rápido crecimiento, su sistema de raíz es de un tipo de “herringbone” mucho más ramificado.

Los sistemas de raíz dicotómicos (Tipo V y VI) también se presentaron en especies de sitios no perturbados.

## I. INTRODUCCIÓN

### **1.1 Disponibilidad de nutrimentos**

Para un crecimiento óptimo, las plantas necesitan un balance entre el suministro y la demanda de bióxido de carbono, agua, minerales y luz como fuente de energía; asimismo para ciertos procesos morfogénéticos, requieren de oxígeno y temperaturas favorables (Marshall y Porter, 1991).

Arnon (1939) define a los nutrimentos como todos aquellos elementos minerales que son esenciales para el crecimiento, el desarrollo y la reproducción de las plantas. Dice que fisiológicamente su papel en la planta no puede ser reemplazado por otros elementos.

Los nutrimentos que están disponibles para la nutrición vegetal se encuentran en el suelo en dos formas: a) como solutos en la solución del suelo y b) como cationes absorbidos en el complejo arcilla - humus. Los primeros son potencialmente lixiviables, es decir, fácilmente absorbidos por la vegetación, mientras que los segundos representan una reserva importante de nutrimentos para las plantas, al ser éstos física o químicamente retenidos en el suelo.

El movimiento de nutrimentos en el suelo y su reciclaje a través de la vegetación se establece mediante tres procesos principales. Uno es la redistribución de los minerales superficiales por la acción de los organismos del suelo tales como hongos, bacterias, protozoos y micorrizas (Russell, 1968). Otro proceso se refiere a la asimilación de nutrimentos por la vegetación (nutrición mineral) medida por mecanismos de intercambio iónico entre las raíces y los coloides del suelo (Bidwell, 1980). Este proceso se da en las inmediaciones de las raíces, en una zona conocida como la rizósfera. El tercero se refiere a la reincorporación de nutrimentos por parte de la propia vegetación. En este caso, existe un mecanismo de liberación de nutrimentos hacia el suelo por dos vías principales: la lixiviación

y la descomposición. En la lixiviación (tanto del dosel como de la hojarasca) se incorpora principalmente potasio y magnesio, y la descomposición favorece la adición de calcio al suelo (Gosz *et al.*, 1973). El otro mecanismo es el de la descomposición, en éste, las hojas de los árboles y la madera que forman el mantillo del suelo, se degradan paulatinamente por la acción de los descomponedores, incorporando nutrientes al suelo en los horizontes superficiales mediante un proceso conocido como mineralización. Este proceso de descomposición de residuos vegetales y animales genera el humus del suelo y esta materia orgánica se convierte en el principal almacenamiento de nitrógeno, azufre, fósforo, calcio, magnesio, potasio entre otros (Solís, 1993).

En las selvas tropicales se han identificado mecanismos en la vegetación que favorecen la conservación de nutrientes. En la selva Amazónica, por ejemplo, la carpeta de raíces que existe por debajo del mantillo asimila directamente los nutrientes sin que éstos transiten por el suelo mineral, evitando así su pérdida del ecosistema por efecto del lavado causado por la lluvia abundante (Jordan, 1978).

Otro mecanismo de conservación es la simbiosis que se establece entre hongos y raíces, conocida como micorriza. Esta simbiosis favorece la asimilación de los nutrientes del suelo y su retención en la vegetación, evitando que al estar en la solución del suelo se pierdan por lixiviación (Stark, 1978).

En las plantas la disponibilidad de nutrientes, entre otras cosas, depende tanto de la reserva de elementos minerales existentes en el suelo así como de la capacidad que éste tiene para retenerlos. Esta capacidad de retención de nutrientes está en función de las características del suelo, tales como su profundidad y contenido de humus y arcilla, mientras que la reserva es el resultado de la entrada y salida de nutrientes (Solís, 1993).

La disponibilidad de nutrientes en suelos naturales se da tanto espacial como temporalmente (Chapin, 1980; Chapin *et al.*, 1987), lo que hace que la variabilidad sea más evidente en ambientes estacionales, como en las regiones templadas, donde durante el invierno la disponibilidad de agua y nutrientes es limitada; lo mismo sucede en las zonas tropicales secas debido a la poca humedad persistente en estos lugares. En las selvas tropicales caducifolias de Norte América, las estaciones secas pueden ser a lo largo de 6 a 8 meses; aquí la existencia de nutrientes varía con cambios en la disponibilidad de agua, calidad de desechos orgánicos y tasa de descomposición. Quiere decir, que los disturbios

naturales, como la caída de un árbol, pueden influenciar a la disponibilidad de nutrientes (Rincón y Huante, 1994).

Los cambios ambientales pueden alterar el crecimiento de las plantas a través de su influencia en las tasas y balances de los procesos fisiológicos tales como fotosíntesis, respiración, síntesis hormonal, absorción de agua y minerales y traslocación de sustancias necesarias para el crecimiento. Todo esto se traduce morfológicamente según la arquitectura, crecimiento y distribución de biomasa en las plantas (Huante, 1992).

## **1.2 Plasticidad y Captura de recursos**

La sobrevivencia y establecimiento de una especie se debe, en gran medida, al rango de características morfológicas y fisiológicas que un genotipo puede expresar como respuesta a las variaciones ambientales; a dicha respuesta se le denomina plasticidad (Bradshaw, 1965, 1973; McNaughton *et al.*, 1974). La plasticidad es de gran interés evolutivo porque representa la producción de una diversidad de respuestas potencialmente adaptativas, a partir de un genoma. Pero aunque la plasticidad se refiere a la variabilidad influenciada por el ambiente, la dirección y el grado de respuesta es genéticamente variable y responde al efecto de la selección natural (West-Eberhard, 1989).

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

Se han llevado a cabo estudios sobre las diferentes formas de expresión de la plasticidad morfológica, entre las que se encuentran aquellas que modifican los patrones de asignación de recursos a la parte subterránea respecto a la aérea (relación raíz / vástago) y que provocan cambios en tan sólo una parte de planta, como puede ser la raíz o la copa, o bien aquellas en que las modificaciones se dan únicamente en un órgano o una estructura (Grime *et al.*, 1986; Bloom *et al.*, 1985; Crick y Grime, 1987; Rincón y Grime, 1989; Campbell y Grime, 1989). Esto indica que, cualquiera que sea la expresión de la plasticidad, ésta no va en contra del patrón de desarrollo propio del individuo. Asimismo, las modificaciones que se dan como respuesta a cambios en el ambiente representan un costo para la planta, es decir, si una

planta se encuentra ante la deficiencia de algún recurso, su respuesta plástica dependerá del compromiso entre el beneficio de la captura del recurso limitante y el costo de presentar modificaciones.

Grime, Crick y Rincón (1986) y Crick y Grime (1987) propusieron que las respuestas plásticas en las plantas pueden considerarse como una parte integral de los mecanismos que favorecen la captura de recursos.

La teoría ecológica correspondiente a captura de recursos en plantas se desarrolla gracias a la comparación de plantas de hábitats templados con disponibilidad de nutrientes contrastantes, prediciendo que las especies de suelos infértiles pueden tener una tasa relativa de crecimiento baja, con alta asignación de biomasa a las raíces y una gran inversión de defensas químicas comparado con especies de hábitats fértiles. Es decir, las plantas con una alta tasa de crecimiento tienden a no establecerse en ambientes infértiles, debido a que éstas son más sensibles a la insuficiencia de nutrientes (Grime y Hunt, 1975; Grime, 1977, 1979; Chapin, 1980, 1988).

Las respuestas de las plantas a la variación en el abastecimiento de nutrientes puede envolver cambios compensatorios en la asignación a la parte subterránea respecto a la aérea de la planta (R/S), con el objeto de incrementar la adquisición de los recursos limitados del suelo (Bloom *et al.*, 1985; Chapin, 1991).

La captura de nutrientes estimada mediante análisis químico de raíces y tallos en forma independiente (Allen, Grinshaw y Rowland, 1986) nos proporciona dos tipos de información: a) qué y cuánto ha absorbido o capturado la planta de su ambiente nutricional en un tiempo determinado y b) cuánto de eso que ha capturado la planta ha sido transferido de la raíz a la parte aérea. Es por tal motivo que es muy importante estudiar tanto la raíz como la parte aérea de la planta, para lograr obtener la información que nos permita evaluar el efecto diferencial de disponibilidad de nutrientes y su asignación tanto a raíces como a hojas y tallos.

### **1.3 Características Fisiológicas de Raíces y su Interacción con el Suelo**

Con la evolución de las plantas superiores a partir de un medio acuático a uno terrestre, las raíces adquirieron un doble papel: uno es la adquisición de los recursos del suelo

(principalmente agua y iones disueltos) y el otro es anclaje y soporte de la planta al sustrato e intercambio de materiales con el suelo (Pitman, 1976; Epstein, 1972,1976; Fitter, 1991.) La Figura 1 muestra la compleja anatomía de la raíz, la cual optimiza las funciones de captura y transporte de agua y minerales, además de desempeñar las funciones de anclaje (Grime *et al.*, 1986).

Las carencias de variación en las características externas de las raíces están presumiblemente relacionadas al rango limitado de variación del ambiente de la raíz. Tal variación puede ser interpretada en términos de las funciones particulares de la raíz. Las principales características de las raíces individuales que muestran una variación sistemática son diámetro, color y textura. El diámetro de las raíces varía enormemente tanto en la misma especie como entre especies. Muchos grupos taxonómicos de plantas, especialmente pastos y juncos, tienen sistemas de raíz con ramificaciones terminales muy finas (100µm de diámetro). Otras como las Alliaceae y Magnoliaceae, han presentado diámetros alrededor de los 0.5 a 1.0 mm. Se dice que el diámetro de la raíz determina la longitud de la raíz que la planta puede producir por unidad de recursos suministrados al sistema radicular. El color en las raíces varía sorprendentemente, puede tomar uno de varios matices de café cuando se trata de raíces viejas pero las raíces jóvenes suelen estar pigmentadas de blanco o diversamente teñidas con rosa y naranja. Por otro lado, la superficie de la raíz, es decir, su textura varía en términos de número, tamaño y duración de los pelos radicales, de la persistencia de la epidermis y el córtex, y de la naturaleza de la corteza que eventualmente llega a cubrir las raíces leñosas (Fitter, 1991).

La morfología de las raíces puede ser descrita en términos de la densidad de formación de raíces laterales y de la tasa de extensión de la raíz, así como en términos de la topología del sistema de ramificación. Ambos tipos de descripción son usados para revisar las respuestas plásticas de las raíces a la variación en la disponibilidad de los recursos del suelo (Hutchings y Kroon, 1994).

Los recursos edáficos (agua y nutrientes) son absorbidos por la superficie de las raíces, pero sólo las raíces jóvenes y finas y la aparición de los pelos radicales de las zonas terminales son las áreas más importantes para estas actividades (ver Figura 1) (Poggioura, 1988).

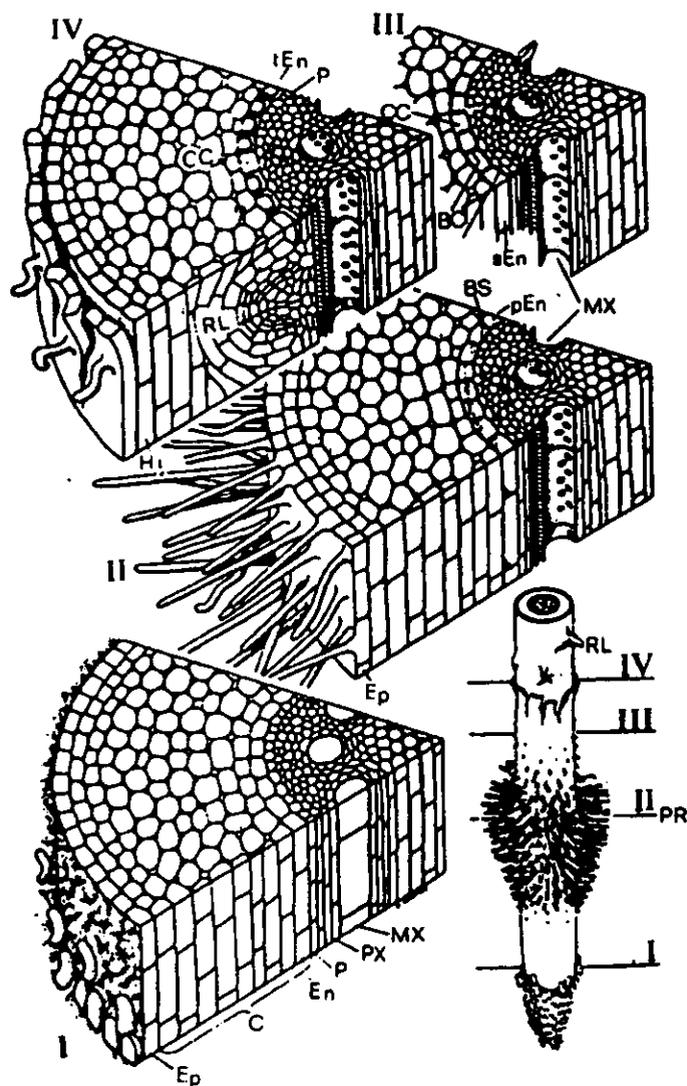


Figura 1 I-IV Esquemas tridimensionales de una raíz con detalles de cuatro zonas radiculares sucesivas. La anatomía de una raíz de pasto fue tomada como base para el esquema; las distancias a lo largo de la raíz no son indicadas porque la diferenciación puede ser muy variable, dependiendo de la especie y las condiciones de crecimiento. I) Zona de diferenciación primaria, II) Zona de pelos radiculares con endodermis primaria, III) Zona de endodermis secundaria, IV) Zona de formación lateral de la raíz, hipodermis y endodermis terciaria. C corteza, BC bandas de Caspari, En endodermis (pEn primaria, sEn secundaria, tEn terciaria); Ep epidermis, Hi hipodermis, RL raíz lateral, MX metaxilema, P periciclo, cc conducto celular, F floema, PX protoxilema, PR pelos radiculares, LS lamela suberizada, PX parénquima xilemático.

Tomado de Lüttge, 1983.

La extensión de la raíz se incrementa gracias al área de superficie de absorción y al volumen de suelo explorado; por otro lado, el área de la superficie de la raíz local se incrementa por la ramificación de las raíces laterales. Los espacios longitudinales de las raíces laterales casi siempre tienen un grado de regularidad. El número de raíces laterales en cada uno de los rangos puede variar ampliamente. Las raíces laterales se inician usualmente a cierta distancia de las puntas de las raíces y ramificaciones, lo cual no ocurre en las partes viejas de la raíz (Drew *et al.*, 1973, Lloret *et al.*, 1988); sin embargo, la raíz principal llega a formar raíces adventicias, lo cual se ha reportado para algunas especies (Barlow, 1989). De hecho las ramificaciones de las raíces pueden ser estimuladas bajo niveles altos de nutrientes del suelo (Wiersum, 1958).

#### **1.4 Clasificación de Raíces**

Una plántula típicamente produce una o varias raíces principales directas de la semilla y éstas después producen raíces laterales. Subsecuentemente, algunas de estas raíces laterales iniciales pueden producir otras raíces laterales y de esta forma producir otros órdenes de ramificación. La clasificación más usual es la referente a los órdenes de las raíces conocidos como ejes y laterales primarios, secundarios, terciarios, etc., misma que recibe el nombre de clasificación desarrollada (Rose, 1983).

Los sistemas de raíz varían ampliamente, tanto en la misma especie como entre especies, por lo que se han realizado clasificaciones de varios tipos basándose en la clasificación desarrollada (Freidenfeldt, 1902; Weaver, 1958; Krasilnikov, 1968). William Cannon en 1949 realizó una clasificación tentativa sobre los diferentes tipos de sistemas de raíz que él había observado. Realizó una distinción inicial entre sistemas de raíz basados en la raíz primaria que emerge de la semilla y por otro lado de las raíces adventicias que se desarrollan en la base del tallo, rizoma u otros órganos. También considera los diferentes órdenes de raíces laterales que se presentan a lo largo del eje principal y por último, hace una distinción basado en el hábitat de la planta (mesofítico, hidrófilo y xerofito).

Otra propuesta es la de Fitter *et al.*, 1991. con su modelo de simulación, que consiste en un programa de computadora que simula el crecimiento de los sistemas de raíz con base en características arquitectónicas importantes, incluyendo topología, longitud, radio de enlaces y

ángulos de ramificación. El programa también estima la eficiencia de la exploración de cada uno de los sistemas de raíz, al igual que el radio y el volumen del suelo ocupado por éstas, además del volumen de tejido requerido para la construcción del sistema. La capacidad del modelo muestra que la eficiencia de exploración es alta y está asociada con una topología de "herringbone" (donde la ramificación es predominante sobre el eje principal) y enlaces con longitud interior y exterior; sin embargo todas estas características son asociadas con grandes volúmenes de tejido y por lo tanto un alto costo de construcción. Por lo tanto, han mostrado que los sistemas de raíz "herringbone" son los más efectivos en la adquisición de recursos porque tienden a minimizar la competencia de raíces entre plantas, aunque como ya se mencionó, requieren de grandes diámetros y por lo tanto de grandes costos. En contraste con los sistemas de raíz dicotómicos que presentaron una alta competencia de raíz, pero un muy pequeño diámetro y un costo de construcción menor.

A pesar de la gran importancia de los estudios estructurales y funcionales de las raíces (Fitter, 1985), poca atención ha recibido el estudio de las raíces en el ámbito ecológico, posiblemente por los grandes problemas técnicos y metodológicos que se presentan; sin embargo recientemente se han realizado estudios de plasticidad y forrajeo de raíces están con el fin de relacionar aspectos de costo-beneficio al capturar recursos en diferentes ambientes y estimar la capacidad diferencial de las especies para responder a cambios en su ambiente nutricional y su ambiente aéreo, en particular cambios espacio-temporales en luz (Bloom *et al.*, 1985; Grime *et al.*, 1986; Slade y Hutchings, 1987; Huante *et al.*, 1998 a,b ).

En 1919 Weaver produjo numerosos diagramas mostrando que la raíces proliferaban selectivamente en bolsas ricas en recursos del suelo.

Drew *et al.*, (1973) realizaron uno de los primeros estudios experimentales sobre los efectos del enriquecimiento local de nutrientes sobre la morfología de las raíces de la cebada, encontrando que en altas concentraciones de nutrientes se formaron gran cantidad de raíces laterales. En contraste al crecimiento de las raíces laterales, la extensión de crecimiento del eje principal de la raíz no fue afectada por la disponibilidad de nutrientes; estos trabajos fueron corroborados más tarde (Drew, 1975; Drew y Saker, 1975,1978; Eissenstat y Caldwell, 1988a; Granato y Raper, 1989; Jackson y Caldwell, 1989; Burns, 1991).

Nye y Tinker (1977), Caldwell (1988), Bray (1954), Harper (1985) y Fitter (1991) hipotetizaron que las características morfológicas de las raíces pueden depender de las propiedades difusivas de los nutrimentos por los cuales la planta es forrajada. La proliferación de ramificaciones produce una alta densidad de raíz, la cual puede ser requerida para la adquisición efectiva de iones inmóviles como son los fosfatos; en cambio, para los nitratos una menor ramificación puede ser suficiente. Al respecto Drew (1975) encontró que los iones de nitrato, amonio y fosfato fueron igualmente efectivos en inducir la formación y crecimiento de las raíces laterales, mientras que la disponibilidad de potasio no tiene efectos.

Jackson y Caldwell (1989) mostraron que un incremento en la extensión de la raíz puede ser inducida por la fertilización de N-P-K, así como nitrógeno y fósforo solos y que la magnitud de la respuesta está en función del nivel de enriquecimiento.

En comparación con el diámetro del tallo, los diámetros de las raíces muestran una plasticidad pequeña. En muchas especies la longitud específica de la raíz (SRL, longitud de la raíz por unidad de peso seco de la raíz) no cambia significativamente en función a la disponibilidad de nutrimentos. En las especies en las cuales hay respuesta, SRL es siempre mayor bajo condiciones de nutrimentos pobres (Fitter, 1985; Robinson y Rorison, 1985, 1987, 1988; Boot y Mensink, 1990; Hetrick *et al.*, 1991).

Un camino diferente para examinar la morfología de la raíz es el análisis topológico del patrón de ramificación introducido por Fitter (Fitter, 1986, 1987, 1991; Fitter *et al.*, 1991). Las raíces son divididas en un cierto número de enlaces, donde cada enlace es definido como un segmento de la raíz entre dos uniones cualquiera o nodos (enlace interno) o entre una unión ramificada y el ápice o punta (enlace externo). El patrón de ramificación de un sistema de raíz es tipificado por parámetros tales como el número total de los enlaces externos y la longitud máxima y total de los mismos tomada desde el origen del sistema de raíz.

Huante *et al.* (1991) analizaron los sistemas de raíz de plántulas de siete especies de la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, México, usando un análisis morfométrico de sistemas. La tasa de crecimiento relativo, índice raíz - parte aérea, número promedio de enlaces de raíz y el índice de la longitud de la raíz/área foliar fueron determinados en plántulas de 35 días de crecimiento y señalan que las especies asociadas a hábitats perturbados, en contraste con las especies características de lugares no perturbados, presentaron semillas pequeñas, un patrón de ramificación de raíz dicotómico y una longitud

de raíz específica alta, no encontrando una relación entre el tamaño de la semilla y la tasa relativa de crecimiento para las especies estudiadas.

### **1.5 Características de crecimiento de algunas de las especies estudiadas en la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco.**

En los diversos trabajos que se han realizado en la selva baja de Chamela (Huante, 1992; Huante, 1996; Huante *et al.*, 1992; Huante *et al.*, 1993; Rincón y Huante, 1993; Rincón y Huante, 1994; Rincón y Chapin, 1995; Huante, Rincón y Acosta, 1995) ha sido posible describir dos grupos de plantas según su tasa de crecimiento.

Un primer grupo ha sido conformado por aquellas plantas que presentan tasas de crecimiento rápidas, como lo son *Heliocarpus pallidus*, *Lagrezia monosperma*, *Guazuma ulmifolia* e *Ipomoea wolcottiana* (Huante *et al.*, 1995). Estas especies se han caracterizado por habitar en lugares donde la disponibilidad de recursos es alta, lo que les permite tener una alta absorción de nutrimentos así como altas tasas fotosintéticas (Huante, 1996) y por lo tanto una alta producción de biomasa. Son especies de sucesión temprana, altamente demandantes de luz (Rincón y Huante, 1993) y fósforo (Huante, Rincón y Chapin, 1995). Sus semillas son generalmente pequeñas y con pocas reservas de fósforo (Huante *et al.*, 1995); sus plántulas tienden a establecerse relativamente rápido; tienen hojas poco longevas, es decir, tienen una tasa de recambio rápida, pero una baja producción de defensas y como consecuencia una alta tasa de herbivoría (Huante, 1996). Sus sistemas de raíz presentan ramificaciones dicotómicas (Huante *et al.*, 1992) que les proporciona una gran capacidad de exploración y explotación del suelo así como una mayor capacidad de forrajeo para explorar parches ricos en nutrimentos (Huante, 1996); sin embargo, estas especies no reciben beneficio de asociaciones micorrízicas (Huante, Rincón y Allen, 1993). Gracias a estas características y la gran capacidad de aclimatación que tienen estas especies se les considera de una gran plasticidad que les permite responder de manera positiva a los diferentes cambios de los recursos existentes en la selva baja caducifolia (Huante, 1996).

El segundo grupo está formado por plantas que presentan tasas de crecimiento lentas como son *Celaenodendron mexicanum* y *Recchia mexicana* (Huante *et al.*, 1995 y Huante, 1996). Estas especies crecen en lugares con pocos recursos por lo que presenta una baja absorción de

nutrimentos y baja tasa fotosintética (Huante, 1996) y por consiguiente baja producción de biomasa. Son plantas de sucesión tardía y poco demandantes de luz y fósforo (Rincón y Huante, 1995; Huante *et al.*, 1995). Tienen semillas grandes y por lo tanto muchas reservas de fósforo (Huante *et al.*, 1995). Sus plántulas tardan más tiempo en establecerse, su tasa de recambio es lenta y producen una gran cantidad de defensas que les ayuda a tener poca herbivoría (Huante, 1996). Sus raíces presentan poca ramificación (Huante *et al.*, 1992) por lo que su capacidad de forrajeo es muy pobre (Huante, 1996) pero las asociaciones micorrízicas les proporcionan grandes beneficios para su crecimiento (Huante, 1993). La aclimatación de estas especies es menor y poca su plasticidad morfológica ante condiciones ambientales cambiantes (Huante, 1996).

### **1.6 Objetivos e hipótesis**

El objetivo general de esta tesis es investigar y dar a conocer el diseño funcional de las raíces de un gran número de especies (39) de la selva baja caducifolia en términos de morfología, crecimiento y plasticidad.

Los objetivos particulares fueron:

- 1) Describir los patrones de ramificación de las raíces de diferentes plántulas según la disponibilidad de los nutrimentos.
- 2) Evaluar la posible implicación de la morfología de las raíces en la captura de recursos así como en el crecimiento de las plántulas bajo condiciones contrastantes de disponibilidad de nutrimentos.
- 3) Adecuar una clasificación en base a otras clasificaciones (Cannon, 1949 y Krasilnikov, 1968) de la morfología de las raíces para las 39 especies de plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela.

Las hipótesis propuestas para este trabajo son:

- 1) Las especies asociadas a suelos fértiles presentarán una mayor eficiencia en la exploración de nutrimentos, con patrones de ramificación dicotómicos, debido a que estos sistemas tienen mayor capacidad de explotación y exploración de recursos.
- 2) Las especies asociadas a zonas con una gran disponibilidad de recursos, presentan altas tasas de crecimiento y modificaciones en su patrón de asignación de recursos.

3) Ante la disponibilidad de recursos contrastantes, las especies muestran diferentes respuestas plásticas en sus raíces.

### **1.7 Justificación**

A pesar de la gran importancia que presentan los sistemas de raíz, poca atención ha recibido el estudio de éstas en el ámbito ecológico, posiblemente por los grandes problemas técnicos y metodológicos que presentan dichos estudios. De ahí la importancia de realizar esta tesis, como un medio para tratar de resolver algunas incógnitas sobre los sistemas de raíz.

Por otro lado es importante mencionar que la mayoría de los estudios que se han realizado sobre raíces, se han enfocado principalmente a especies herbáceas, de ahí la importancia de nuestro estudio, el cual trata de dar un conocimiento acerca de los sistemas de raíz pero en un gran número de especies (39) arbóreas.

## II. MATERIAL Y MÉTODO

### 2.1 Área de estudio

Este estudio fue realizado con 39 diferentes especies arbóreas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco dentro de la estación de Biología que se localiza en la Costa del Pacífico Mexicano en el meridiano 105° 01' Oeste y el paralelo 19°30' Norte. Políticamente la localidad se sitúa en el municipio de La Huerta en el Estado de Jalisco, (Figura 2).

Esta selva presenta un clima clasificado como AW(o)(x'), es decir, el más seco de los subhúmedos. La temperatura promedio anual es de 24.9°C. Su régimen de lluvias es claramente estacional, e inicia muy predeciblemente en la segunda quincena de junio y finaliza a principios de noviembre, siendo la precipitación promedio es 748 mm. Después continúa una prolongada sequía de aproximadamente 7 meses, aunque cabe mencionar que se ha detectado una gran variación anual de la precipitación, extendiéndose en un rango de 453.6 a 937.1 mm. Aunque la temporalidad del período de lluvias es altamente predecible, la cantidad y frecuencia de días con lluvia son impredecibles. Durante el invierno la precipitación es ocasionada por tormentas también ocasionales, siendo poco común la ocurrencia de más de una; no obstante, esta lluvia es generalmente suficiente para provocar foliación y una ligera floración (Bullock, 1986).

La selva baja caducifolia, se localiza principalmente en cimas y laderas de lomeríos. En esta región la altura de los árboles varía de 5 a 12 m; las especies de esta vegetación tiran sus hojas durante la sequía. Otro tipo de vegetación importante es la selva mediana subcaducifolia (Miranda y Hernandez X., 1963), la cual se ubica en las partes bajas de las laderas y a orillas de los arroyos. Este segundo tipo de vegetación abarca áreas reducidas, la talla de los árboles es de 10 a 25 m y durante la sequía pierden del 75 al 90% de sus hojas. La diversidad de plantas es alta, con 1120 especies en 350 km<sup>2</sup> y 28 a 31 especies arbóreas ( $\geq 10$  cm dbh) por 1000 m<sup>2</sup> (Lott 1993).

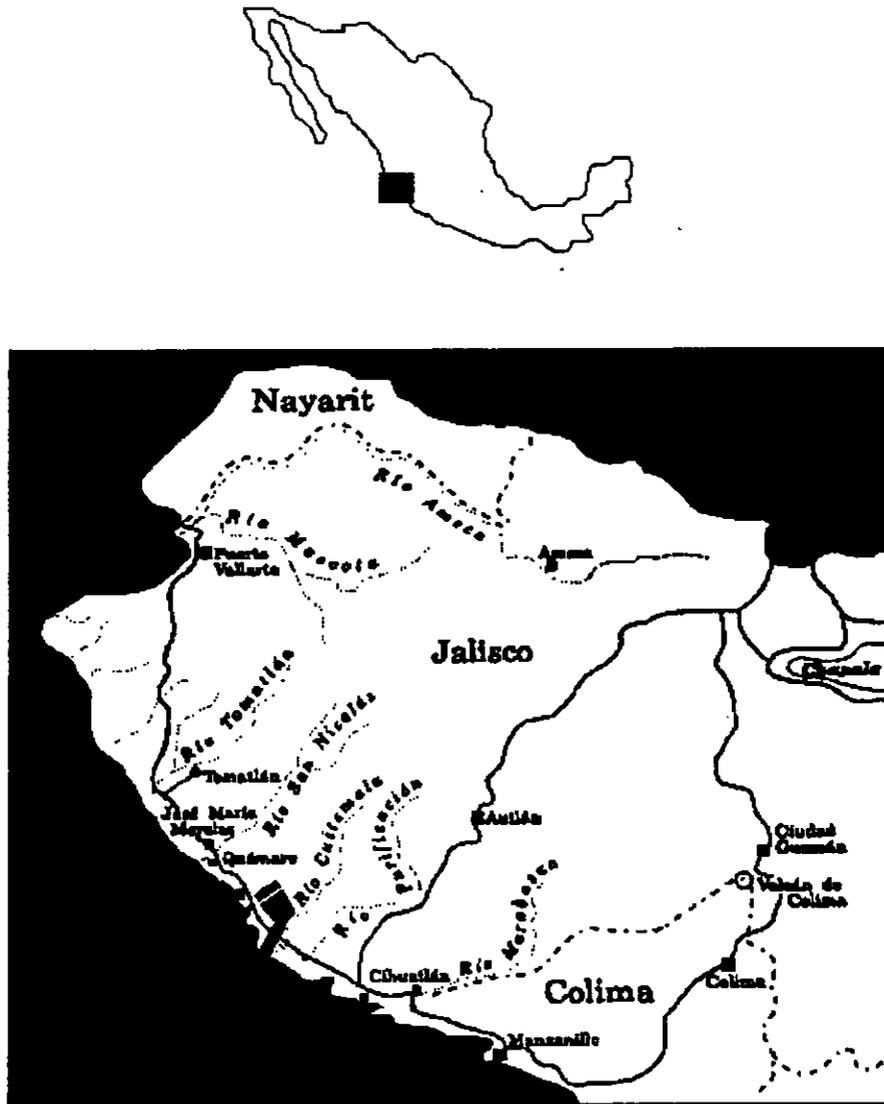


Figura 2. Localización de la Estación de Biología en Chamela, Jalisco.

Tomado de E. Lott, 1993.

La descomposición de material y el contenido de nutrientes del suelo son fuertemente afectados por la estacionalidad, teniendo un pico en la época de lluvias (Martínez Yrizar 1980, Patiño 1990) y una distribución de nutrientes en parches, donde el fósforo presenta gran variación, además de niveles que podrían sugerir condiciones limitantes para el crecimiento (Tabla 1).

La entrada de arcillas y coloides orgánicos suspendidos en el aire ya sea por precipitación húmeda (lluvia) o seca (depósito de polvos atmosféricos), es baja. Durante la sequía la incorporación de arcillas y coloides es mayor con respecto a la temporada lluviosa; los nutrientes dominantes son  $K > Na > Ca > Mg$  durante el ciclo anual. Los nutrientes que más se lavan del dosel son:  $NH_4^+$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{++}$ ,  $NO_3$  y  $Mg^{++}$ . (Velázquez com. per, citado en Solís, 1993).

De acuerdo con Esteban (1986) la caída de hojarasca constituye un importante mecanismo de reincorporación de nutrientes al suelo. En Chamela durante 1982 la producción de hojarasca fue de  $3996 \text{ kg ha}^{-1}$ ; de ésta,  $245.76 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  correspondió al aporte neto de los nutrientes analizados. El aporte promedio anual de nutrientes (en  $\text{kg ha}^{-1}$ ), fue el siguiente:  $N (97.7) > Ca (66.1) > Mg (40.7) > K (33) > Na (7.3) > P (0.53)$ . Las hojas incorporan el 65.57% del total de los nutrientes que se incorporan al suelo por la caída de hojarasca. Las ramas incorporan el 14.5%, las estructuras reproductoras el 8%, y el resto (material muy fraccionado y no identificado) el 5.18%.

**Tabla 1.** Análisis químico de suelo (10 cm de profundidad) de diferentes muestras tomadas en las zonas que Lott *et al.*, (1987) denominaron bosque meceta en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco.

FACTOR	MEDIA	ERROR ESTANDAR	RANGO
pH	6.92	0.034	6.5-7.3
% MO	3.79	0.023	4.03-5.99
Na+	15.16	0.560	10-24
K+	76.63	3.770	42-117
Ca+ (ppm)	1886.66	123.880	560-3520
Mg++	150.80	7.180	78-234
PO <sub>4</sub> (ppm)	37.26	2.100	16-52
NT	3241.96	123.370	1701-4802
PT	524.06	27.050	279-953

(Martinez Yrizar, 1980; Patiño, 1990)

MO= Materia Orgánica.

NT= Nitrógeno Total

PT= Fósforo Total

## **2.2 Metodología**

Las especies estudiadas en esta investigación se listan en la Tabla 1, señalando a la familia que pertenecen, peso de la semilla con y sin testa, forma de vida y hábitat.

Las semillas de cada una de las especies fueron recolectadas de por lo menos 10 individuos diferentes dentro de la Estación de Biología Chamela en la costa del Pacífico en México.

Las semillas fueron germinadas en charolas con arena libre de nutrientes, para lo cual se sometieron a un proceso de hidratación y algunas especies se escarificaron con  $H_2SO_4$  al 100% por un espacio de 20 a 30 minutos, para de esta manera asegurar que el proceso de germinación fuera más rápido. A los dos días de haber germinado, las plántulas se transplantaron en bolsas tubulares de plástico negro de 50 cm por 10 cm de diámetro, que fueron llenadas con  $8000\text{ cm}^3$  de arena silica pura; bajo dos tratamientos con baja y alta disponibilidad de nutrientes (+N y -N) para lo que se utilizó el fertilizante Osmocote 14,14,14 NPK en una proporción de 48 gr (100%) y 4.8 gr (10%) respectivamente (Huante *et al.*, 1995). Por cada tratamiento se transplantaron 5 individuos por especie. El diseño completo consistió en 390 plántulas en total 10 por especie, 2 tratamientos de nutrientes (48 y 4.8 gr de fertilizante por tratamiento) y 39 especies nativas. Al empezar el experimento se realizó una cosecha inicial a los dos días de haber germinado, se dividió la plántula en cotiledón, tallo y raíz y se midió el área foliar del cotiledón con el medidor de área foliar (Delta T. Inglaterra) y la longitud de la raíz, posteriormente se secaron en un horno a  $80^\circ\text{C}$  por 48 hrs.

Las plantas crecieron en un invernadero en la Estación de Biología Chamela por 40 días, durante el período de lluvias (julio a septiembre). Todas las plántulas se regaban diariamente. Al término de su crecimiento se realizó una cosecha final dividiendo la plántula en hojas, tallo y raíz, se contó el número de hojas para todos los individuos y posteriormente se midió el área foliar con el medidor de área foliar Delta T. Image Análisis System (DIAS II) Cambridge CB5 0EJ, Inglaterra; la raíz se extrajo con

**Tabla 2.** Lista de especies estudiadas, la nomenclatura es de acuerdo con Lott (1985, 1993). Además se presenta el promedio del peso de la semilla con y sin testa ( $n=50$ ), forma de crecimiento (ar = arbusto, Ar = árbol, Arp = árbol pequeño) hábitat que ocupa cada una de las especies. (Rincón y Huante 1993, 1994; Huante 1992, 1996; Huante *et al* 1995).

ESPECIES	FAMILIA	PESO SEMILLA C/ TESTA (MG)	PESO SEMILLA S/ TESTA (MG)	FORMA DE VIDA	HABITAT
5 <i>Amphipterygium adstringens</i>	Julianaceae	38.5	11.0	Ar	Selva Madura
11 <i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	116	81.2	Ar	Selva Madura
12 <i>Celaenodendron mexicanum</i>	Euphorbiaceae	99.7	94.7	Ar	Selva Madura
14 <i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	39.3	12.5	Ar	
15 <i>Coccoloba barbadensis</i>	Polygonaceae	120.8	63.0	Ar	Perturbado
16 <i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	14	13.1	Ar	Perturbado
17 <i>Cordia elaeagnoides</i>	Boraginaceae	27.3	2.8	Ar	Perturbado
18 <i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae	34.1	28.7	Ar	Selva Madura
20 <i>Guapira macrocarpa</i>	Nyctoginaceae	----	----	Ar	Selva Madura
21 <i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae	4.9	2.3	Ar	Perturbado
22 <i>Heliocarpus pallidus</i>	Tiliaceae	0.66	0.64	Ar	Perturbado
24 <i>Hintonia latiflora</i>	Rubiaceae	1.4	0.87	ar o Arp	Selva Madura
25 <i>Ipomoea wolcottiana</i>	Convolvulaceae	66.8	33.8	Ar	Perturbado
26 <i>Lagrezia monosperma</i>	Amaranthaceae	0.14	0.10	ar	Perturbado
27 <i>Lonchocarpus eliocarpus</i>	Leguminosae	12.5	6.2	Ar	
29 <i>Luehea candida</i>	Tiliaceae	12.5	6.2	Ar	
33 <i>Plumeria rubra</i>	Apocynaceae	49.1	48.9	Ar	Perturbado
34 <i>Recchia mexicana</i>	Simaroubaceae	425.5	421.7	Ar	Selva Madura
35 <i>Ruprechtia fusca</i>	Polygonaceae	20.5	11.4	Ar	Selva Madura
36 <i>Spondias purpurea</i>	Anacardiaceae	1621.5	113.1	Ar	
37 <i>Tabebuia chrysantha</i>	Bignoniaceae	73.8	73.6	Ar	Selva Madura
38 <i>Tabebuia donnell-smithii</i>	Bignoniaceae	4.7	4.2	Ar	Perturbado
39 <i>Tabebuia rosea</i>	Bignoniaceae	51.4	51.1	Ar	Perturbado

■ Especies pertenecientes únicamente a la familia de las Leguminosas.

mucho cuidado tratando de que no se fragmentara demasiado. De los 5 individuos cosechados se seleccionaron las raíces de dos individuos (las menos dañadas) por tratamiento; éstas fueron acomodadas sobre papel cartoncillo blanco o negro dependiendo del color de la raíz para que pudieran ser fotografiadas (diapositivas) y posteriormente dibujar su silueta.

Después, las raíces se prepararon para que pudieran ser medidas tanto su longitud como el área con el sistema de medición de longitud de raíz (Delta T, Inglaterra). Se sometieron a un proceso de tinción con metil-violeta para lograr un buen contraste de la raíz y que ésta pudiera ser captada por el aparato. Una vez teñidas las raíces se fragmentaron y se acomodaron en charolas de vidrio, las cuales se introdujeron en la caja de raíces de Delta T y midieron por medio del software de análisis de imagen (Dias versión II). Dicha técnica se sugiere en el manual de Dias versión II para lograr un mejor contraste. Ésto se realizó para cada uno de los individuos de ambos tratamientos para todas las especies. Una vez realizado esto, las plantas se secaron en un horno (BOEKEL Industries INC) a 80° C por un período de 48 hrs.

El trabajo de gabinete, consistió en tomar los pesos secos (biomasa) de las plantas en una balanza analítica (FisherScientific A-200DS), tanto de la cosecha inicial como de la final.

Una vez terminado esto se capturaron los datos obtenidos y se procedió a realizar un análisis clásico de crecimiento, el cual tuvo dos enfoques, el de la plántula completa y otro enfocado hacia raíces (Evans, 1972 y Hunt, 1982). Independientemente a esto, también se llevo a cabo la obtención de las siluetas de las raíces; con la ayuda de un proyector de diapositivas (KODAK), éstas diapositivas fueron proyectadas sobre una mesa, sujetando el proyector con el dispositivo que sostiene la cámara de vídeo del medidor de área foliar. Las siluetas fueron dibujadas a mano sobre papel herculene a tinta china con estirógrafos de diferentes puntos (0.15, 0.18, 0.25, 0.35, 0.5, 0.7, 1 mm) dependiendo del grosor del sistema de raíz; se incluyó una escala de 10 cm (regla graduada). Con la ayuda de estos dibujos se procedió a describir la morfología de las raíces cuando crecen bajo una disponibilidad contrastante de nutrimentos y se intentó hacer una clasificación de los sistemas de raíz para las 39 especies de plántulas.

El crecimiento de las plántulas fue evaluado por los siguientes parámetros. Las siglas entre paréntesis son las abreviaturas en inglés de los parámetros de crecimiento.

a) TRC = tasa relativa de crecimiento (RGR), la cual cuantifica la velocidad de incremento de biomasa a través del tiempo, en función de la biomasa inicial.

$$TRC = \left( \frac{\ln PS_{t_2} - \ln PS_{t_1}}{t_2 - t_1} \right)$$

b) TAN = tasa de asimilación neta (NAR), que se considera como una medida indirecta de la actividad fotosintética de la planta, pues cuantifica la contribución de las hojas a la acumulación de la biomasa total.

$$TAN = \left( \frac{PS_{t_2} - PS_{t_1}}{t_2 - t_1} \right) * \left( \frac{\ln AF_{t_2} - \ln AF_{t_1}}{AF_2 - AF_1} \right)$$

c) AFE = el área foliar específica (SLA) la cual da una medida indirecta del grosor y área de las hojas.

$$AFE = \frac{AF}{PS_{AF}}$$

d) PAF = proporción de área foliar (LAR), nos indica la relación entre el área foliar y el peso seco total de la planta.

$$PAF = \frac{AF}{PS}$$

e) IPF = índice del peso foliar (LWR), proporción del peso seco de las hojas con respecto al peso seco total de la planta.

$$IPF = \frac{PS_{AF}}{PS}$$

f) IPT = índice del peso del tallo (SWR), proporción del peso seco del tallo con respecto al peso seco total de la planta.

$$IPT = \frac{PS_t}{PS}$$

g) IPR = índice del peso de la raíz (RWR), proporción del peso seco de la raíz con respecto al peso seco total de la planta.

$$IPR = \frac{PS_r}{PS}$$

h) R/PA = índice de la raíz parte aérea (R/S), que indica el patrón de asignación de biomasa a estructuras de captura de carbono respecto a estructuras de captura de agua y nutrientes.

$$R/PA = \frac{PS_r}{PS_{AF} + PS_t}$$

La respuesta en la TRC también fue calculada como un cociente entre la TRC del tratamiento de +N y entre la TRC del tratamiento de -N.

La simbología de las formulas anteriores son las siguientes: ln = logaritmo natural;  $PS_{t1}$  y  $PS_{t2}$  = peso seco de la planta en el tiempo uno y dos, respectivamente;  $t_1$  y  $t_2$  = tiempo uno y dos respectivamente;  $AF_{t1}$  y  $AF_{t2}$  = área foliar en el tiempo uno y dos, respectivamente; AF = área foliar;  $PS_{AF}$  = peso seco de área foliar,  $PS_r$  = peso seco de raíz;  $PS_t$  = peso seco de tallo.

Con los datos obtenidos de las raíces (longitud, área y peso de la raíz), se calcularon diferentes parámetros de crecimiento que permitirán entender como se comportaron estas estructuras bajo diferentes condiciones de nutrientes.

Los parámetros calculados para el crecimiento de la s raíces fueron:

a) TRC de la Raíz basándose en el peso seco de la misma.

$$TRCr = \frac{\ln PSr_{t_2} - \ln PSr_{t_1}}{t_2 - t_1}$$

b) TRC de la longitud de la raíz basándose en la longitud obtenida.

$$TRClongr = \frac{\ln LR_{t_2} - \ln LR_{t_1}}{t_2 - t_1}$$

c) K [ coeficiente alométrico raíz – parte área.] (Hunt, 1982; Hunt y Nicholls, 1986)

$$K = \frac{TRC_{raiz}}{TRC_{parte\ aérea}}$$

d) Índice AF/AR, que da una idea de cuanta área foliar se produce en comparación al área de la raíz.

e) LR/AF, que indica la longitud de raíz producida con respecto al área foliar.

f) LER, longitud específica de raíz (SRL)

$$LER = \frac{LR}{PS_{raiz}}$$

g) DIÁMETRO DE LA RAÍZ. Para calcular este valor, primero se consideró a la raíz como un cilindro por lo que fue necesario hacer el calculo del radio de ésta con la siguiente ecuación:

$$r_{raiz} \approx \frac{A_{raiz}}{2\pi * LR}$$

h) Volumen de la raíz que fue calculado usando el diámetro de la raíz, asumiendo una forma cilíndrica e ignorando los pelos radicales (Ryser y Lambers 1995).

$$Vol_{raiz} = \pi * r^2 * LR$$

i) Índice LR/Vol<sub>R</sub>, que indica que tan fina es la raíz.

j) DTR = Densidad de tejido radicular expresado como peso seco de la raíz por volumen de raíz (RTD) (Ryser y Lambers 1995).

$$DTR = \frac{PS_{raiz}}{VOL_{raiz}}$$

k) DENSIDAD DE LA RAÍZ, que se refiere a la densidad que tuvieron las raíces en la maceta.

$$..Densidad_{raiz} = \frac{LR}{Vol_{suelo}}$$

La simbología de las formulas anteriores son las siguientes:  $\ln$  = logaritmo natural;  $PS_{r_{t1}}$  y  $PS_{r_{t2}}$  = peso seco de la raíz en el tiempo uno y dos, respectivamente;  $t_1$  y  $t_2$  = tiempo uno y dos respectivamente;  $LR_{t1}$  y  $LR_{t2}$  = longitud de raíz en el tiempo uno y dos, respectivamente;  $LR$  = longitud de raíz;  $PS_{raiz}$  = peso seco de raíz;  $VOL_{raiz}$  = volumen de la raíz;  $r_{raiz}$  = radio de la raíz;  $A_{raiz}$  = área de la raíz;  $Vol_{suelo}$  = volumen de suelo;  $TRC_{raiz}$  = tasa relativa de crecimiento de raíz;  $TRC_{parte - aérea}$  = tasa relativa de crecimiento de parte aérea.

Es importante señalar que estos parámetros serán discutidos más a fondo en el capítulo siguiente.

Las respuestas plásticas en la TRC para ambos tratamientos de nutrientes fué estimada con base en el promedio de la TRC logrado por las especies en más y menos nutrientes.

Posteriormente las diferencias entre los tratamientos fueron analizadas por medio de la prueba de "t" de student, usando transformaciones a logaritmo de los datos para satisfacer los supuestos de la prueba (Zar 1974).

Usando los datos de ambos tratamientos se buscaron relaciones, mediante regresiones lineales entre la tasa de crecimiento y parámetros como TAN, PAF, AFE, IPF, IPT, IPR, R/PA, etc., así como los calculados para las raíces (LR, AR, LRE, DTR, etc) (Zar 1974).

### III. RESULTADOS

#### **3.1 Clasificación de Sistemas de raíces basándose en Cannon (1949) y Krasilnikov (1968).**

Cannon en 1949 afirmó que un sistema de raíz principal está compuesto por un eje principal y raíces laterales ramificándose en un primer orden, segundo orden, etc. Este sistema de raíz es usualmente fibroso, pero en algunas especies herbáceas es carnoso, ya que más tarde tiene una función de acumulación de recurso. El primer orden de raíces laterales en su mayoría son fibrosas; éstas siempre presentan una raíz primaria joven pero usualmente no toda la época persisten como raíces.

También menciona que existen dos primeros sistemas: a) aquellos donde todas las raíces se encierran o están relativamente comprendidas en la superficie del sustrato b) sistemas de raíz con raíces que penetran profundamente. En esta clasificación el sistema de raíz especializado *a* es el tipo II. El especializado *b* se dividió en cuatro tipos: III, IV, V, VI, y a estos se han adicionado los tipos VII, VIII, y IX que fueron descritos en 1968 por Krasilnikov, quien realizó una clasificación de sistemas de raíz de árboles y arbustos dividiéndolos en 2 grupos. El primer grupo comprende a las plantas que tienen un esqueleto de raíz bien pronunciado con un alto orden de ramificación y raíces capaces de engrosarse secundariamente. El segundo grupo comprende las plantas caracterizadas por sistemas de raíz filamentosos con un menor orden de ramificación y por la ausencia de un engrosamiento secundario de raíces.

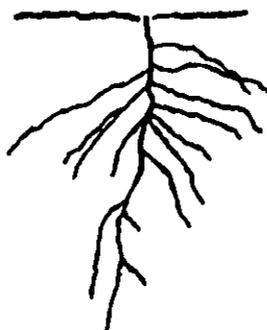
El primer grupo lo dividió en 2 subgrupos: 1) plantas con solo una raíz principal 2) plantas con raíz principal y raíces adventicias (sistema de raíz combinado). El primer subgrupo lo dividió en 11 tipos básicos, los cuales han sido distinguidos de acuerdo a las peculiaridades de la estructura de la raíz principal.

De acuerdo con estas dos clasificaciones mencionadas, se realizó una clasificación propia para esta investigación, obteniendo 9 tipos diferentes de sistema de raíz para nuestras siluetas de raíces obtenidas. Es importante destacar que de estos 9 tipos de sistemas de raíz se espera encontrar diferencias funcionales, es decir, que las raíces presenten diferentes

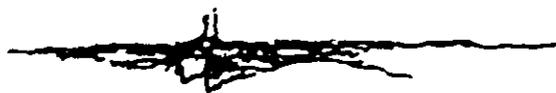
estrategias para explotar y explorar el suelo, así como para resolver problemas de competencia, lo cual nos mostrará la plasticidad que manifiestan los sistemas de raíz ante variaciones ambientales.

Las características de los tipos mencionados son:

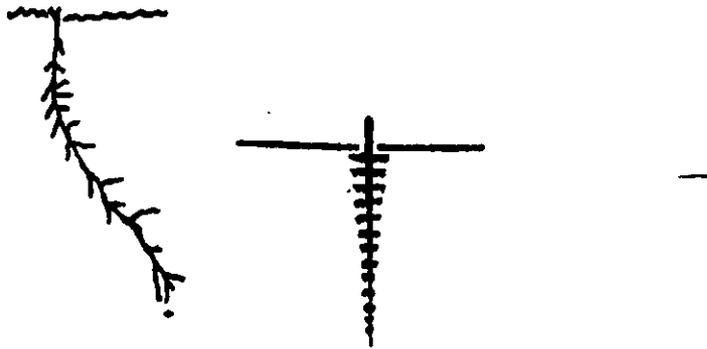
**Tipo I** Presenta una raíz primaria fibrosa o carnosa que es relativamente larga. Desde su primer orden de raíces laterales son aeropétalas, las más viejas están muy cercanas a la superficie del suelo y éstas pueden ser muy largas, al menos en las anuales. Las raíces laterales de alto orden, segundo orden, 3er orden, etc., también son desarrolladas. Este sistema de raíz puede ocupar un gran volumen en el suelo. (Tipo I, Cannon, 1949)



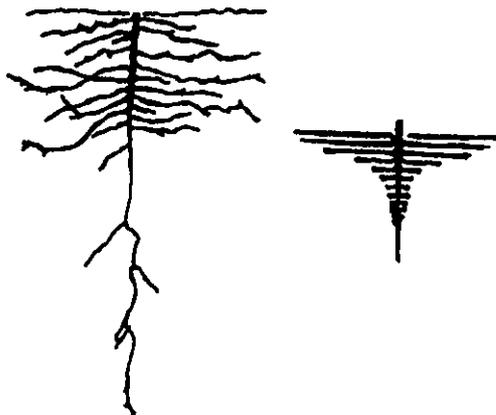
**Tipo II** Su raíz primaria es relativamente corta y fibrosa. El primer orden de raíces laterales son fibrosas relativamente largas y encerradas en la superficie del sustrato; estas pueden ramificarse en un hábitat seco y ser poco ramificadas en sitios que sean húmedos. (Tipo II, Cannon, 1949)



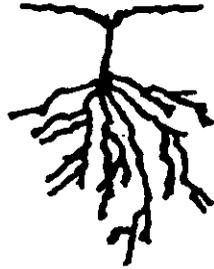
**Tipo III** La raíz primaria es comúnmente larga y fibrosa. El primer orden de raíces laterales son ramificadas y usualmente cortas son más bien numerosamente distribuidas a lo largo de la raíz primaria. (Tipo III, Cannon 1949; Tipo 1, Krasilnikov, 1968)



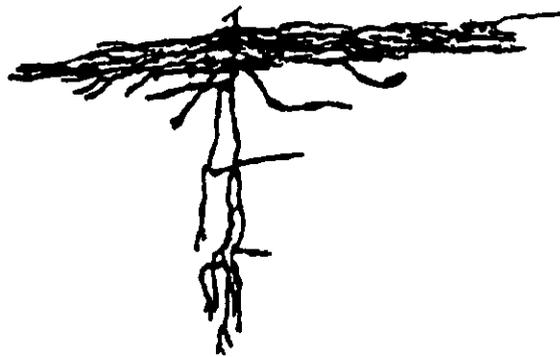
**Tipo IV** Presenta una raíz primaria que es usualmente larga y delgada, al igual que el tipo II el primer orden de raíces laterales pueden ser ramificadas y presentarse muy encerradas en la superficie del suelo no muy abajo, son relativamente largas. (Tipo IV, Cannon 1949; Tipo 4, Krasilnikov, 1968)



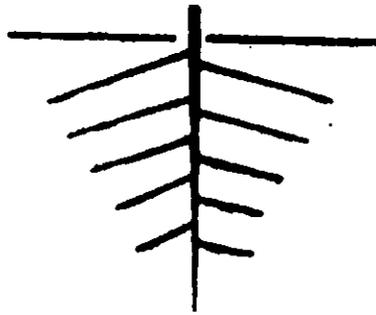
**Tipo V** La raíz primaria es dividida - bifurcada o ramificada y fibrosa con algunos ordenes primarios de raíces laterales o aparentemente con ninguno en alguna época. Este sistema de raíz no es muy común. (Tipo V, Cannon, 1949)



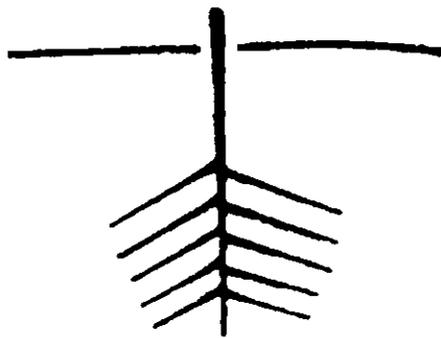
**Tipo VI** Su raíz primaria es usualmente como la del tipo V. El primer orden de raíces laterales se encuentran generalmente sobre la porción más alta de la raíz principal y éstas son relativamente superficiales. Como en el tipo IV las raíces también son muy largas. Este tipo es xerofítico, sin embargo, puede también desarrollarse en suelos arenosos donde la caída de lluvia no tiene periodos marcados. (Tipo VI, Cannon, 1949)



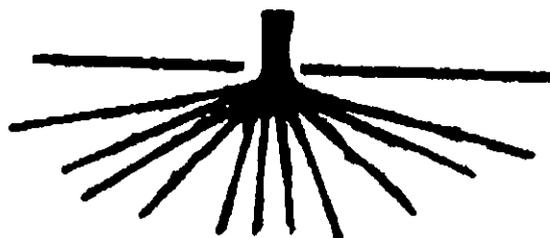
**Tipo VII** Presenta un eje principal, el cual es abundantemente ramificado, las raíces laterales se han distribuido de igual manera a lo largo de la raíz principal. (Tipo 3, Krasilnikov, 1968)



**Tipo VIII** El eje principal es palmeado el cual está bien desarrollado y es ramificado abundantemente en la profundidad del suelo. (Tipo 2, Krasilnikov, 1968)



**Tipo IX** El eje principal es ramificado encerrado en la superficie del suelo, las raíces laterales son distribuidas en diferentes ángulos sobre la profundidad del suelo. (Tipo 7, Krasilnikov, 1968)



De acuerdo a lo anterior hemos obtenido 9 tipos diferentes de sistemas de raíz presentes en nuestras 39 especies estudiadas. De las cuales, 17 presentaron diferente tipo de raíz en cada uno de los tratamientos, siendo el tipo VII el más representativo ya que 13 de las 39 lo presentan aunque algunas solo en uno de los tratamientos. Los tipos III y IV en 11 especies cada uno aunque nuevamente en algunas de ellas solo se presentaron en uno de los tratamientos. Con un menor número de especies le siguen los tipos I, V, VIII, II, IX y VI (Tabla 3). Cabe destacar que de las 17 leguminosas reportadas en este trabajo 10 presentaron diferente tipo de raíz en cada tratamiento, siendo el más común el tipo VII.

### **3.1.1. Sistemas de raíz obtenidos para las 39 especies estudiadas.**

En la tabla 3 se enlistan las especies según su tipo de sistema de raíz obtenido:

**Tipo I**, este sistema suele ocupar un gran volumen de suelo. Este tipo de raíz se presentó en *Amphipterigium adstringens*, *Cochlospermum vitifolium*, *Guapira macrocarpa*, *Ipomoea wolcottiana* y *Spondias purpurea* en ambos tratamientos; *Ceiba pentandra* solo la presentó en nutrientes altos.

En nutrientes bajos *C. pentandra* presentó el **tipo II** en su sistema de raíz al igual que *Guazuma ulmifolia*.

El siguiente sistema de raíz fue el **tipo III** *Celaenodendron mexicanum*, *Cocoloba barbadensis*, *Cordia elaeagnoides*, *Recchia mexicana*, presentan este tipo de raíz en los dos tratamientos, para nutrimentos altos sólo se presentó en *Caesalpinia coriaria*, *Luchea candida* y *Mimosa sp*, mientras que en nutrimentos bajos para *Cordia alliodora*, *Heliocarpus pallidus* y *Tabebuia donnell smithii*.

*Crescentia alata*, *Hematoxylum brasiletum*, *Rupechtia fusca* y *Tabebuia rosae*, son representantes del sistema de raíz **tipo IV**. *Acacia sp* y *Leucaena lanceolata* también presentan este sistema de raíz pero sólo en el tratamiento de nutrimentos altos al igual que *Chloroleucon mangense*, *Luchea candida*, *Mimosa sp* y *Tabebuia chrysantha*, pero en nutrimentos bajos.

**Tipo V**, este sistema de raíz no es muy común. *Hintonia latiflora* y *Lysiloma microphyllum* presentaron esta morfología de raíz en ambos tratamientos. *Cordia alliodora* la presenta en más nutrimentos, mientras que *Acacia angustissima*, *Apoplanesia paniculata* y *Leucaena lanceolata* la presentaron en nutrimentos bajos.

*Plumeria rubra* fue la única especie que presentó el **tipo VI**

**Tipo VII**, característico de las especies *Acacia farnesiana*, *Caesalpinia eriostachys*, *Lagrezia monospema*, *Pithecellobium dulce*, en los dos tratamientos; en *Acacia angustissima*, *Albizia occidentalis*, *Caesalpinia platyloba*, *Caesalpinia sclerocarpa* y *Tabebuia chrysantha* se presentó sólo en nutrimentos altos; mientras que en nutrimentos bajos fue en *Acacia sp.*, *Caesalpinia coriaria* y *Lonchocarpus eriocarinalis*.

El siguiente sistema de raíz fue el **tipo VIII**, presente en *Chloroleucon mangense* y *Lonchocarpus eriocarinalis*, especies de lento crecimiento y *Guazuma ulmifolia* y *Heliocarpus pallidus* especies de rápido crecimiento, cuando fueron crecidas con disponibilidad de nutrimentos, y *Caesalpinia platyloba* cuando creció con un déficit de nutrimentos.

El **tipo IX**, se presentó en *Gliricidia sepium* en los dos tratamientos y en *Albizia occidentalis* en nutrimentos altos. Ambas de crecimiento intermedio.

Tabla 3 Tipos de raíz presentados por cada una de las 39 especies en ambos tratamientos (+N y -N).

Tipo de raíz	Especies	Familia	Tratamientos	
			+N	-N
TIPO I		Julianaceae	*	*
	<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	*	*
	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	*	*
	<i>Guapira macrocarpa</i>	Nyctoginaceae	*	*
	<i>Ipomoea wolcottiana</i>	Convolvulaceae	*	*
TIPO II	<i>Spondias purpurea</i>	Anacardiaceae	*	*
	<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae		*
TIPO III	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae		*
	<i>Tabebuia donnell-smithii</i>	Bignoniaceae	*	
TIPO III	<i>Caesalpinia coriaria</i>	Leguminosae	*	
	<i>Celaenodendron mexicanum</i>	Euphorbiaceae	*	*
	<i>Coccoloba barbodensis</i>	Polygonaceae	*	*
	<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae		*
	<i>Cordia elaeagnoides</i>	Boraginaceae	*	*
	<i>Heliocarpus pallidus</i>	Tiliaceae		*
	<i>Luehea candida</i>	Tiliaceae	*	*
	<i>Mimosa sp</i>	Leguminosae	*	*
	<i>Recchia mexicana</i>	Simaroubaceae	*	*
	<i>Tabebuia donnell-smithii</i>	Bignoniaceae		*
TIPO IV	<i>Acacia sp</i>	Leguminosae	*	
	<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	Leguminosae		*
	<i>Chloroleucon mangense</i>	Leguminosae		*
	<i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae	*	*
	<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Leguminosae	*	*
	<i>Leucaena lanceolata</i>	Leguminosae	*	*
	<i>Luehea candida</i>	Tiliaceae		*
	<i>Mimosa sp</i>	Leguminosae		*
	<i>Ruprechtia fusca</i>	Polygonaceae	*	*
	<i>Tabebuia chrysantha</i>	Bignoniaceae		*
TIPO V	<i>Tabebuia rosea</i>	Bignoniaceae	*	*
	<i>Acacia angustissima</i>	Leguminosae		*
TIPO V	<i>Apoplanesia paniculata</i>	Leguminosae	*	*
	<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	*	*
	<i>Hintonia latiflora</i>	Rubiaceae	*	*
	<i>Leucaena lanceolata</i>	Leguminosae	*	*
	<i>Lysiloma microphyllum</i>	Leguminosae	*	*
TIPO VI	<i>Plumeria rubra</i>	Apocynaceae	*	*
TIPO VII	<i>Acacia angustissima</i>	Leguminosae	*	
	<i>Acacia farnesiana</i>	Leguminosae	*	*
	<i>Acacia sp</i>	Leguminosae		*
	<i>Albizia occidentalis</i>	Leguminosae	*	
	<i>Caesalpinia coriaria</i>	Leguminosae		*
	<i>Caesalpinia eriostachys</i>	Leguminosae	*	*
	<i>Caesalpinia platyloba</i>	Leguminosae	*	
	<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	Leguminosae	*	
	<i>Lagrezia monosperma</i>	Amaranthaceae	*	*
	<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i>	Leguminosae		*
	<i>Pithecellobium dulce</i>	Leguminosae	*	*
	<i>Tabebuia chrysantha</i>	Bignoniaceae	*	
	TIPO VIII	<i>Caesalpinia platyloba</i>	Leguminosae	*
<i>Chloroleucon mangense</i>		Leguminosae	*	
<i>Guazuma ulmifolia</i>		Sterculiaceae	*	
<i>Heliocarpus pallidus</i>		Tiliaceae	*	
<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i>		Leguminosae	*	
TIPO IX	<i>Albizia occidentalis</i>	Leguminosae		*
	<i>Gliricidia sepium</i>	Leguminosae	*	*

 Especies que no presentan diferencia en su tipo de raíz entre los tratamientos.

**FIGURA 3.  
SILUETAS DE LOS SISTEMAS DE RAIZ DE LAS 39 ESPECIES  
ESTUDIADAS.**

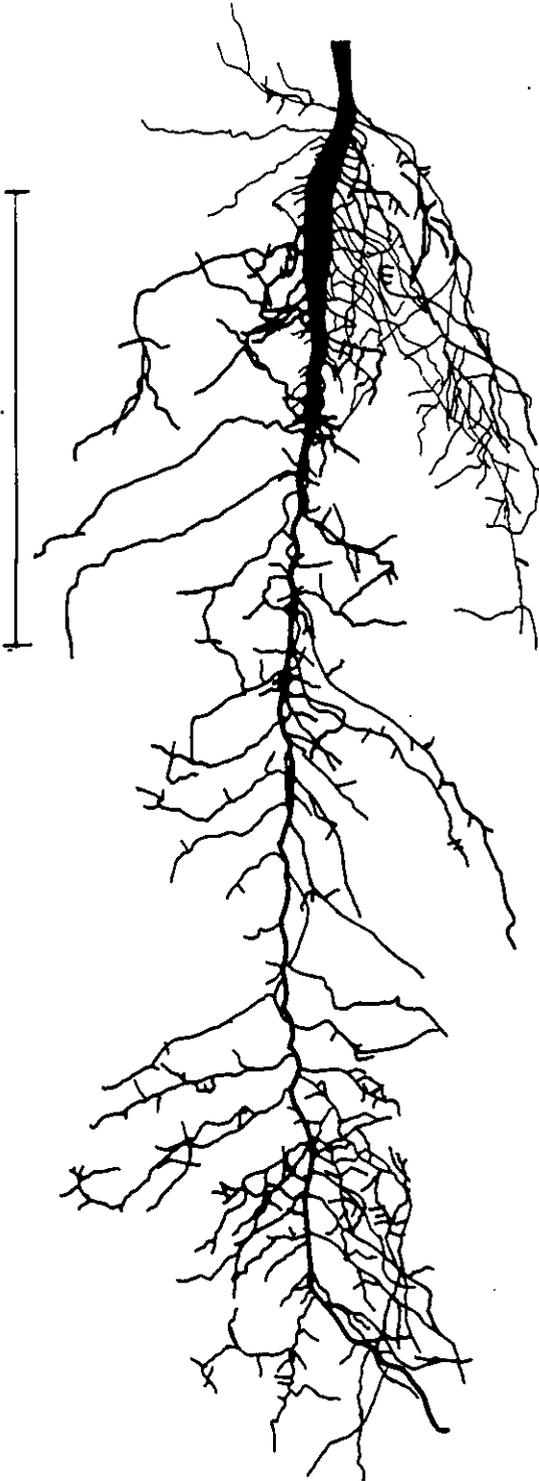
Estas siluetas se presentan ordenadas en 9 bloques según su tipo de raíz (I al IX) y un bloque de siluetas de las especies que presentaron diferencias entre los 2 tratamientos, las cuales fueron ordenadas en forma descendente según su tipo de raíz en el tratamiento de más nutrimentos, debido a que por la forma en fueron dibujadas no se pudieron separar.

**SISTEMA DE RAIZ      TIPO I**

*Amphipterygium adstringens*

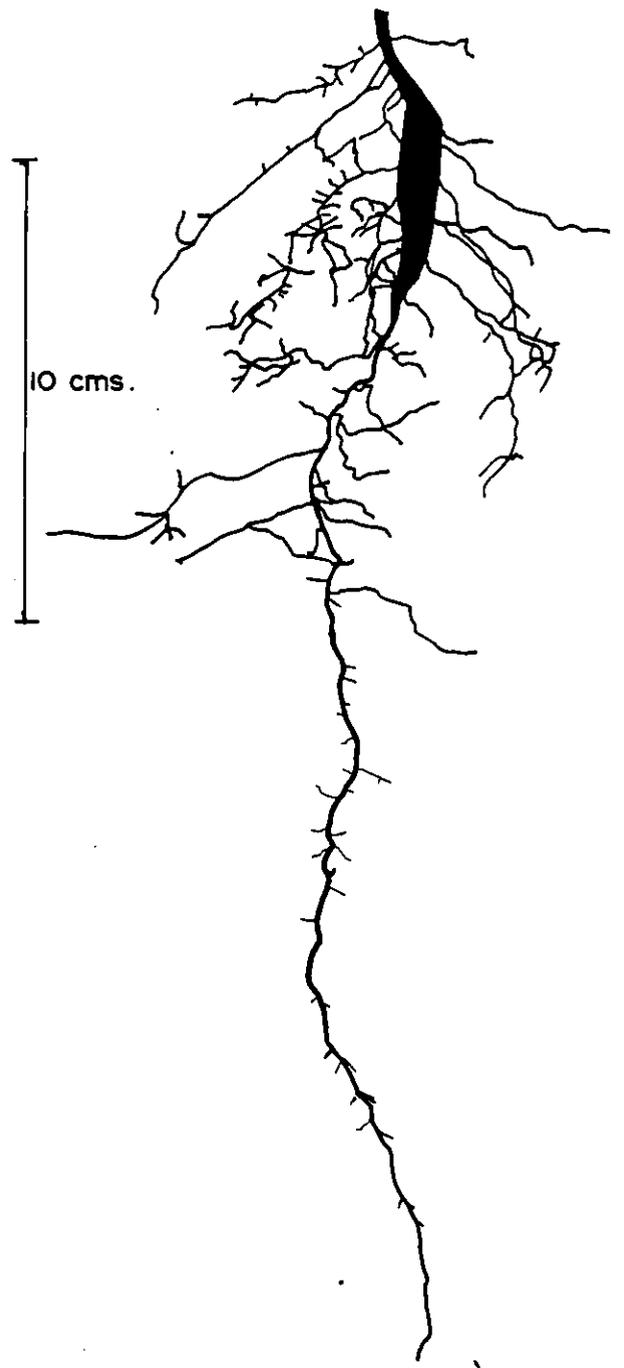
+N

10 cms.

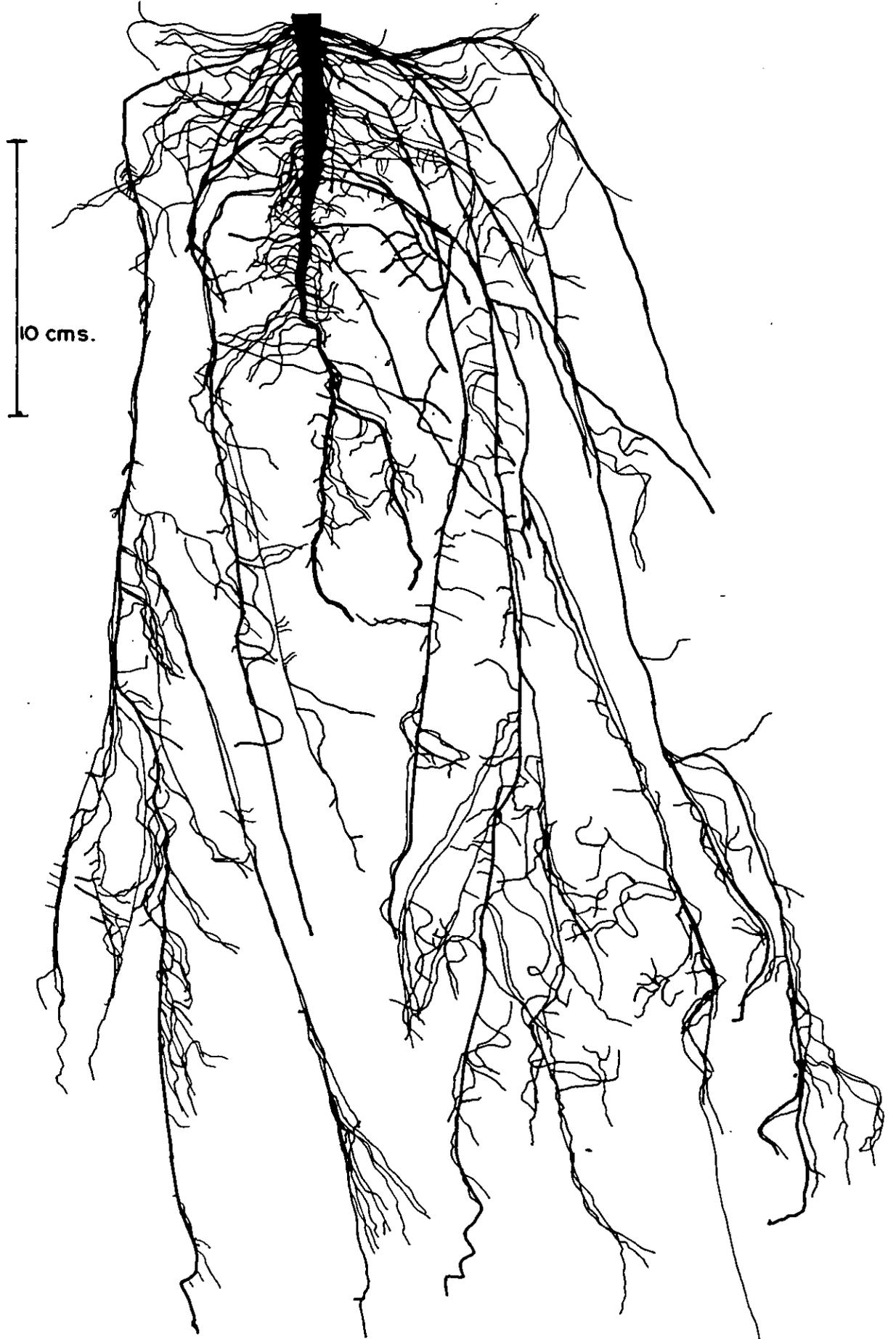


-N

10 cms.

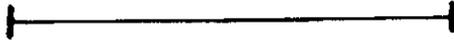
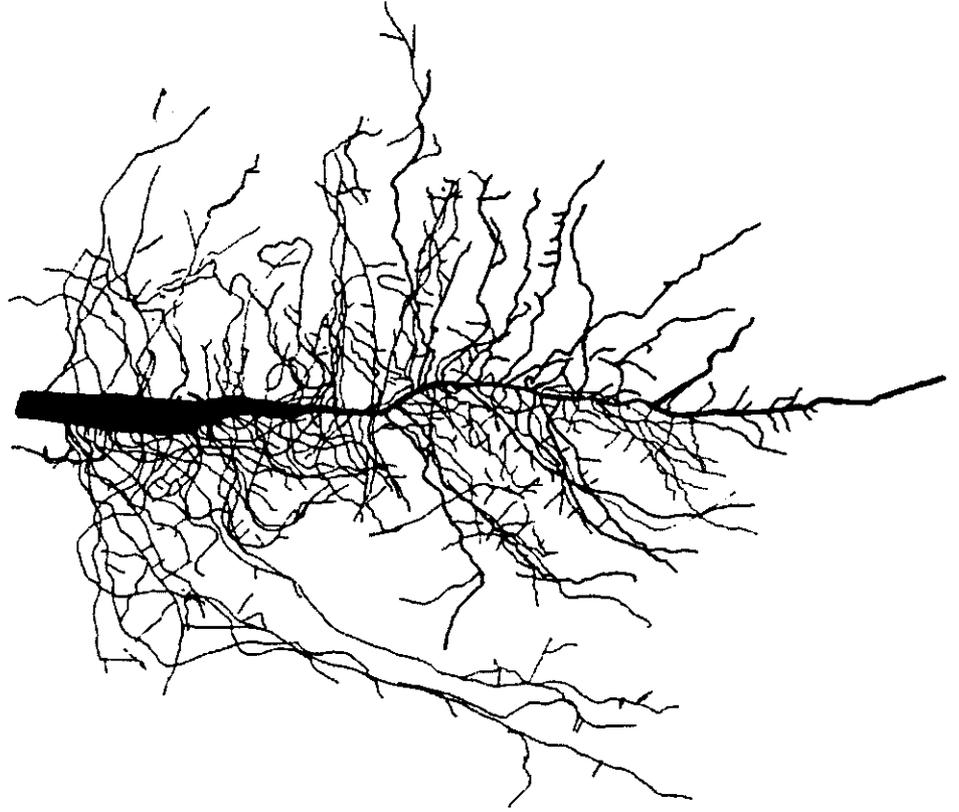


*Ceiba pentandra* +N



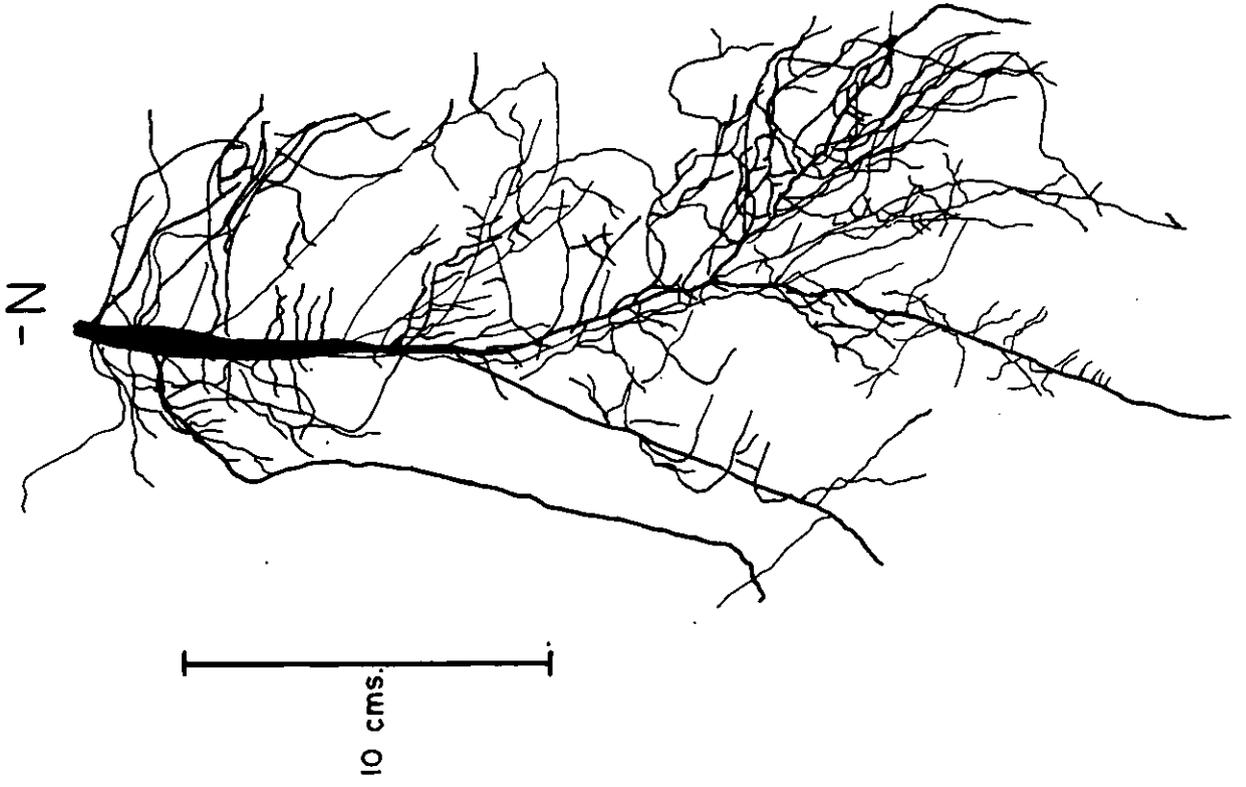
*Cochlospermum vitifolium*

+N



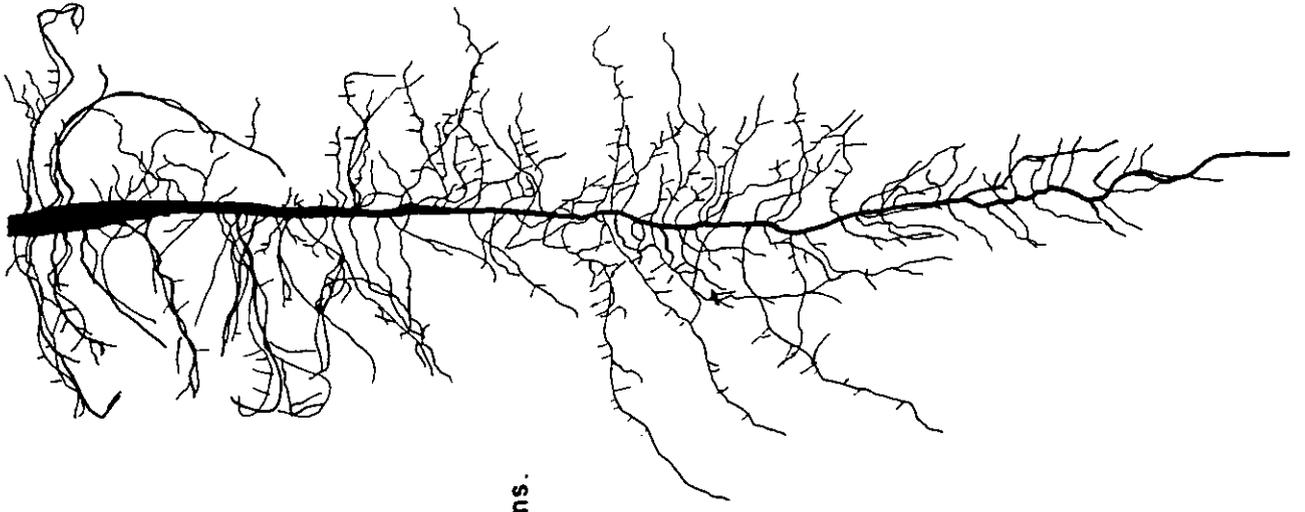
10 cms.

*Cochlospermum vitifolium*



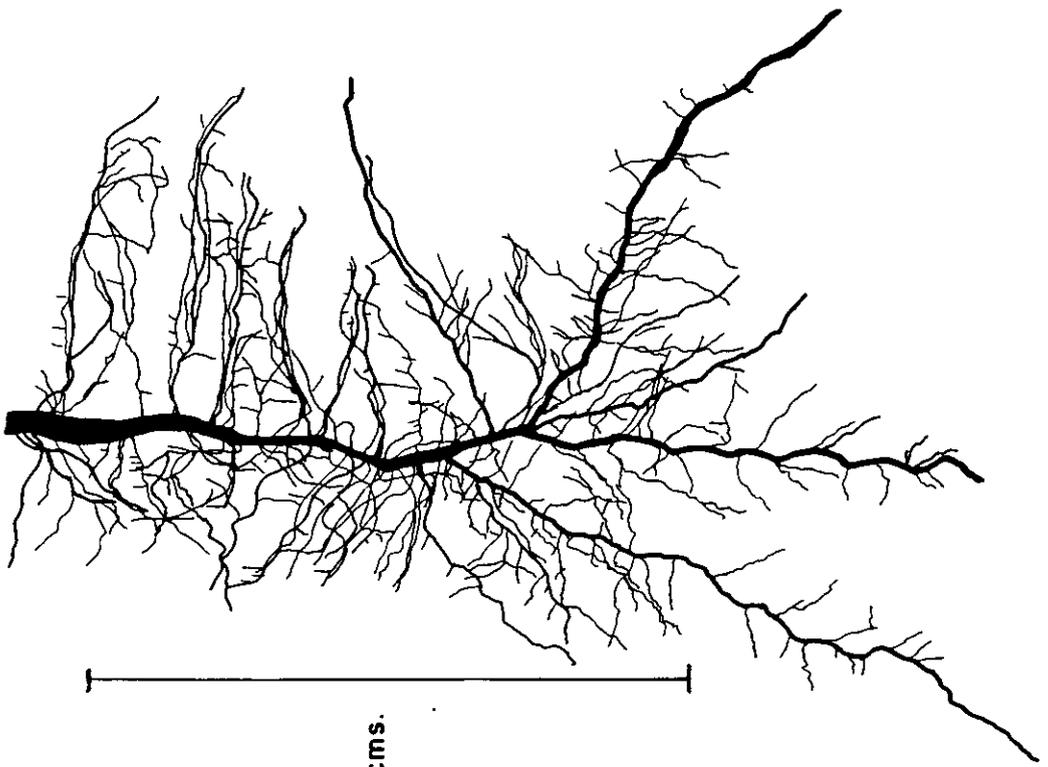
*Guapira macrocarpa*

-N



10 cms.

+N

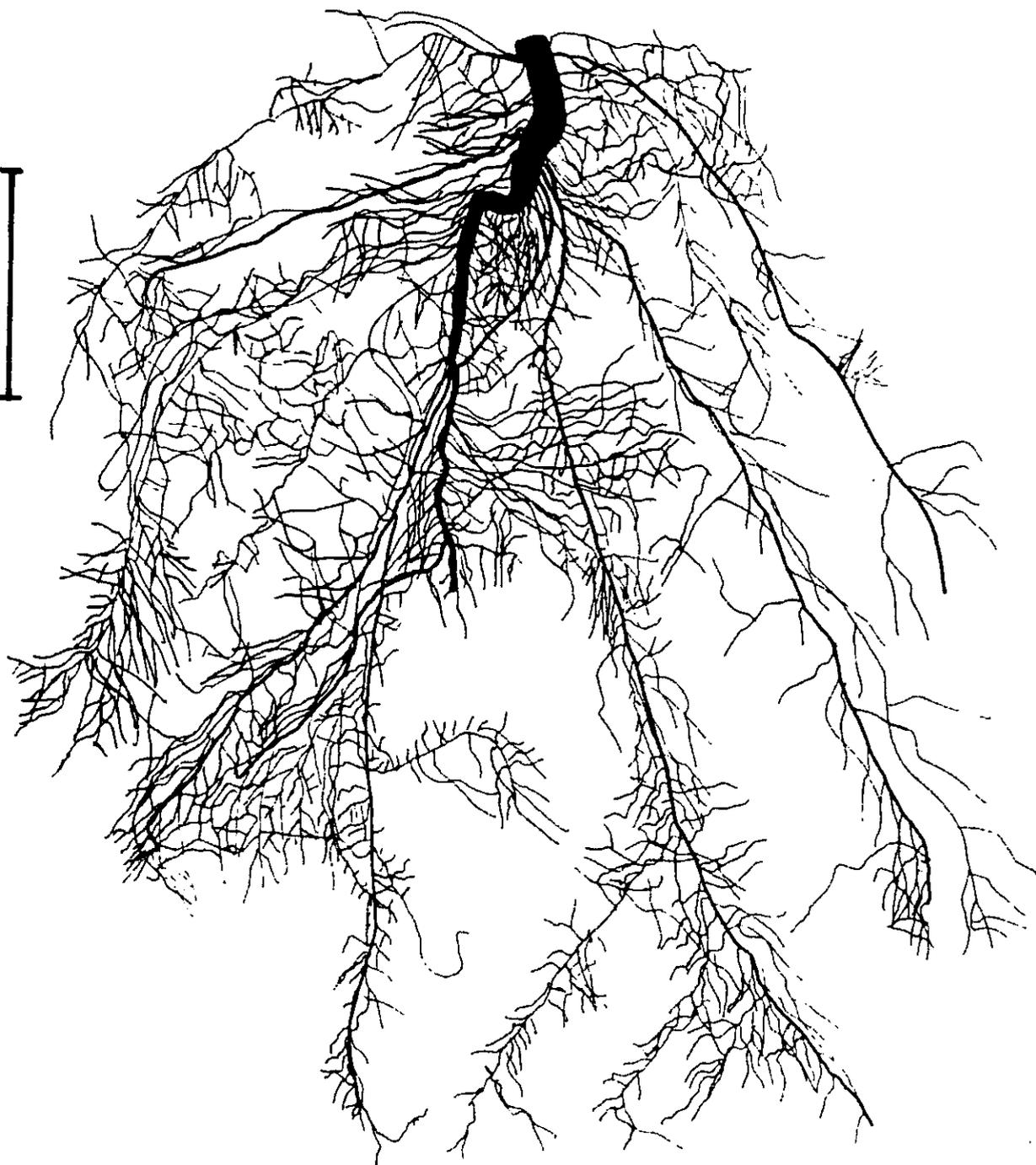


10 cms.

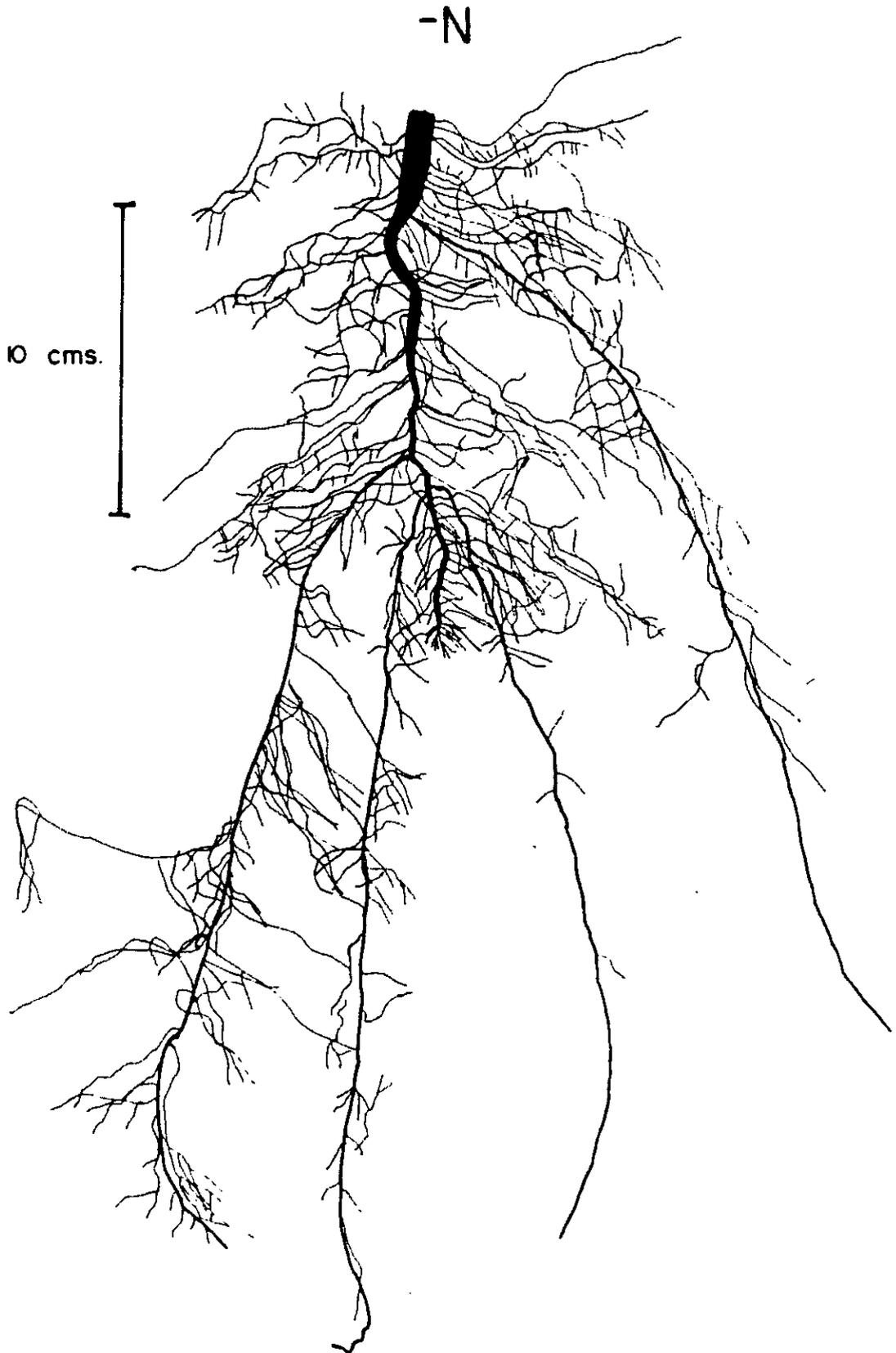
*Ipomoea wolcottiana*

+ N

10 cms.



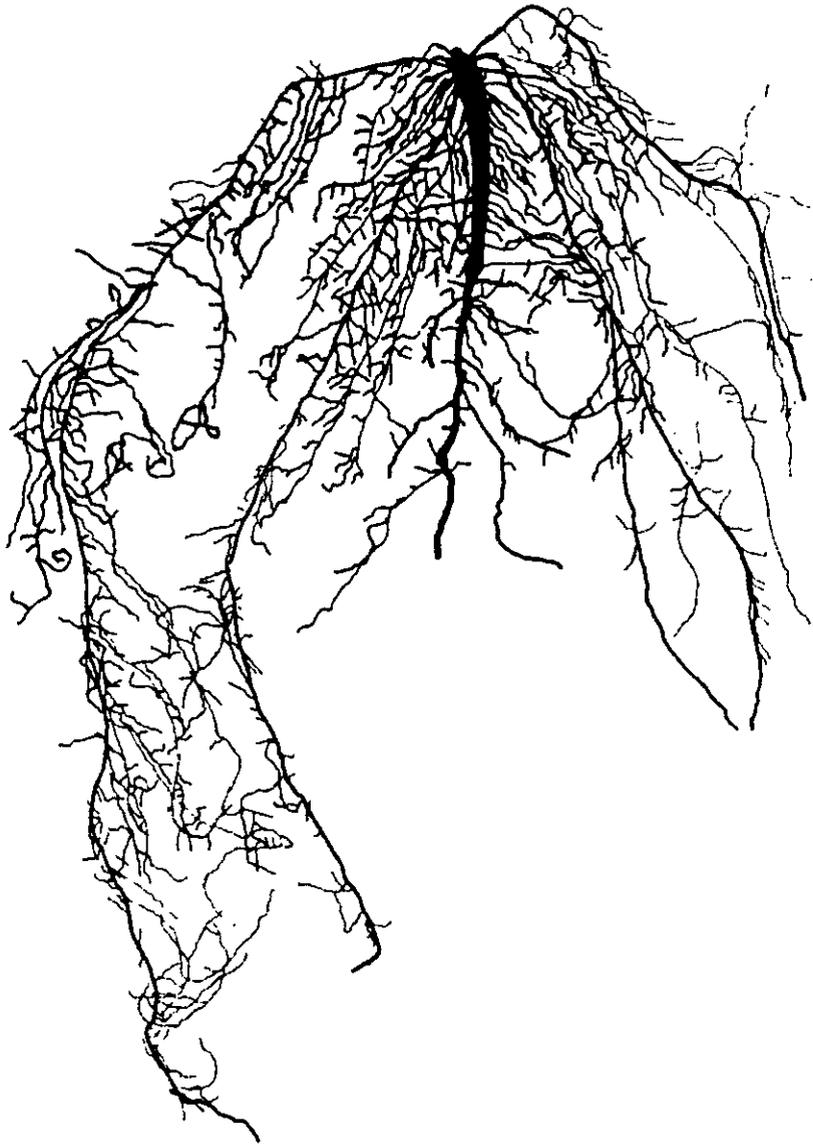
*Ipomoea wolcottiana*



*Spondias purpurea*

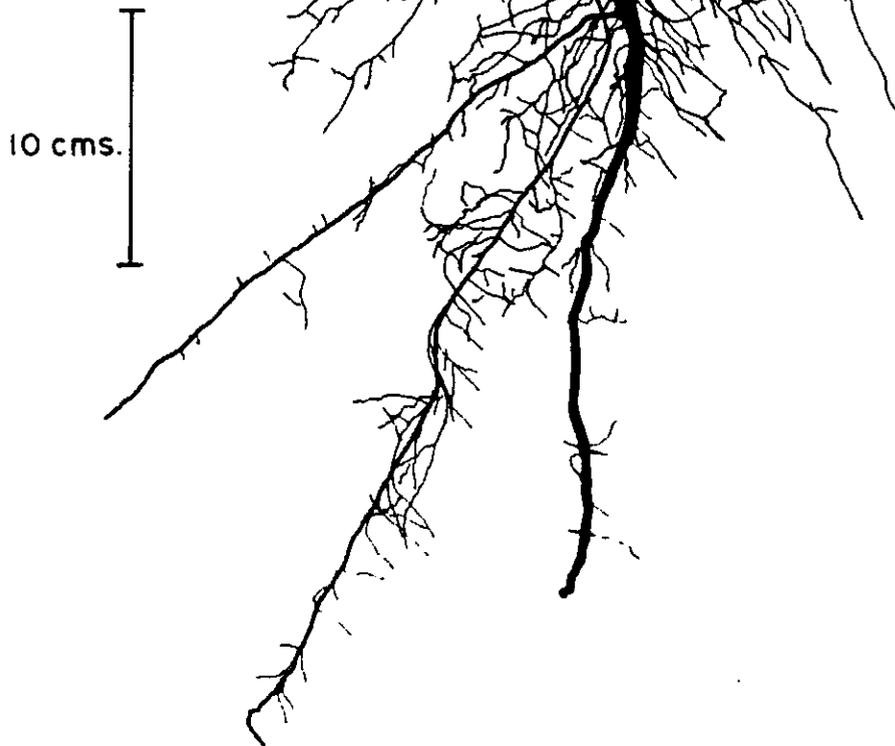
+N

10 cms.



*Spondias purpurea*

-N

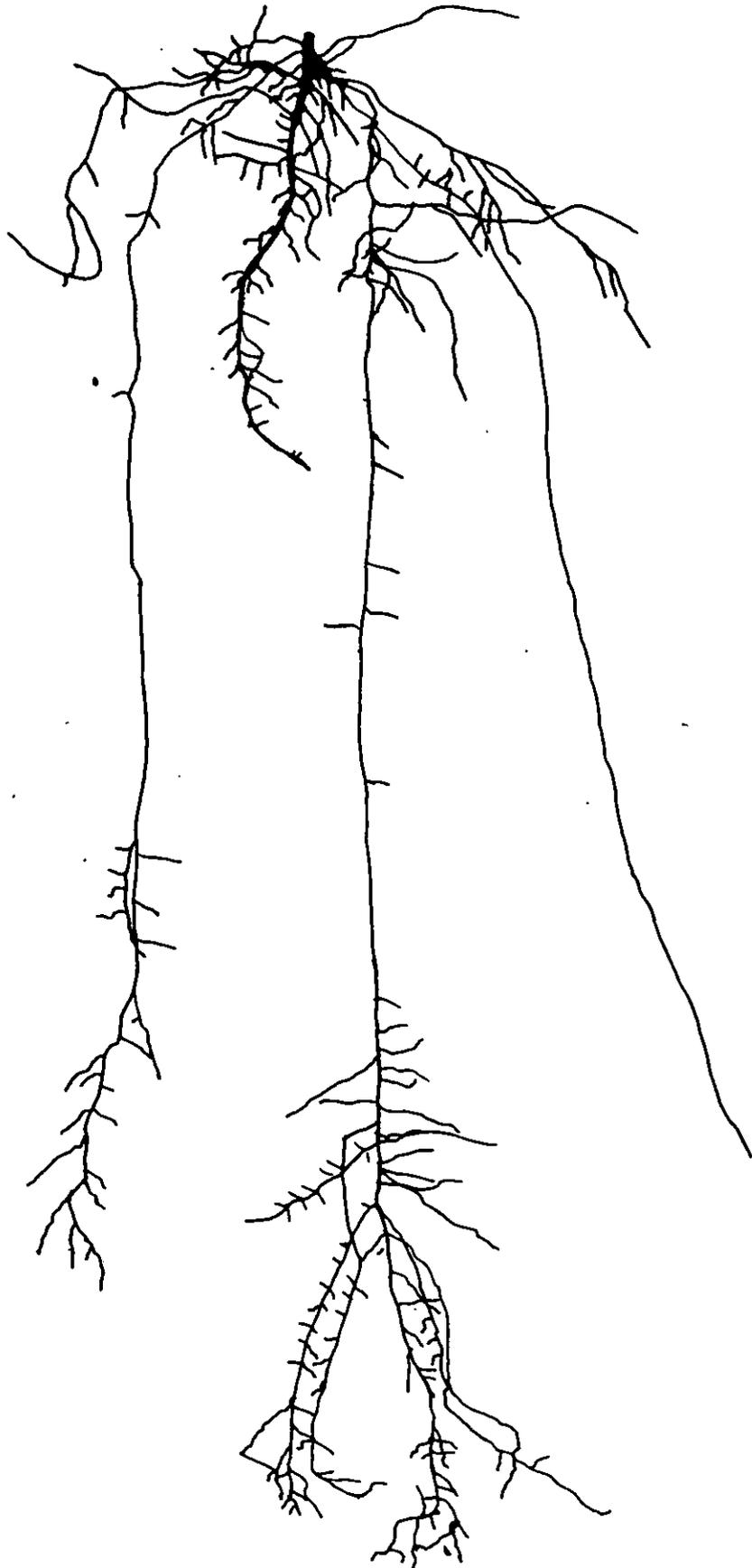


**SISTEMA DE RAIZ      TIPO II**

*Ceiba pentandra*

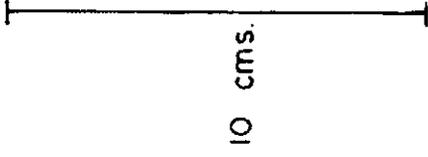
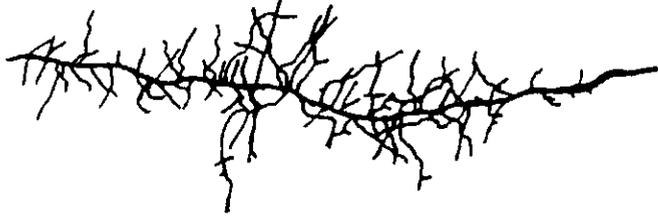
-N

10 cms.

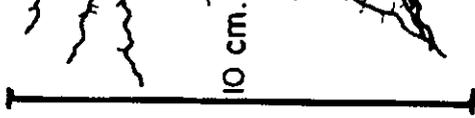
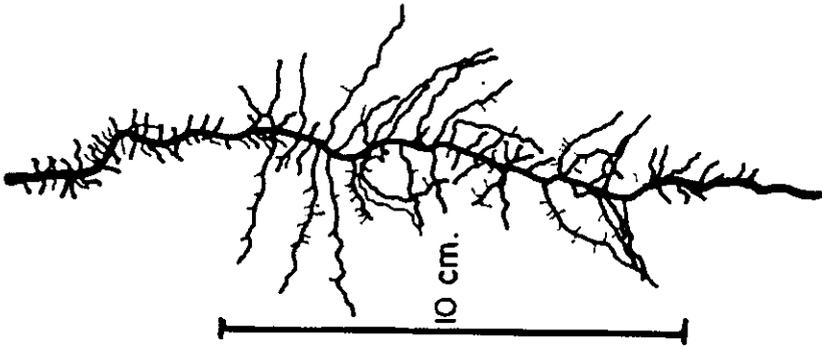


**SISTEMA DE RAIZ      TIPO III**

-N



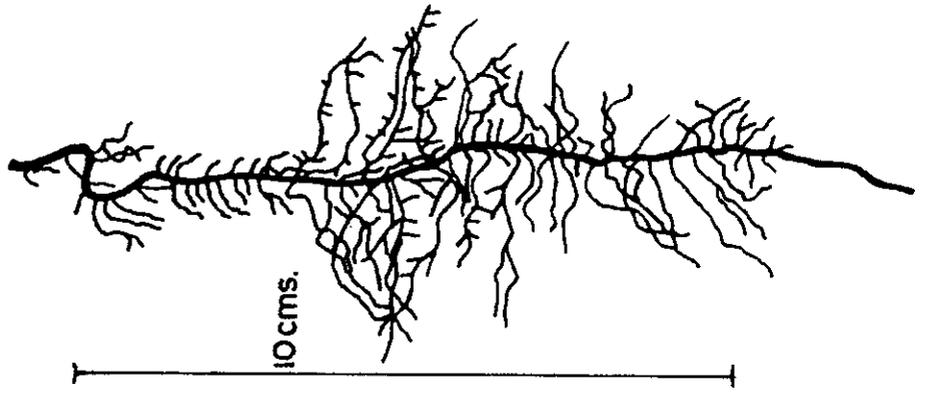
*Celaenodendron mexicanum*



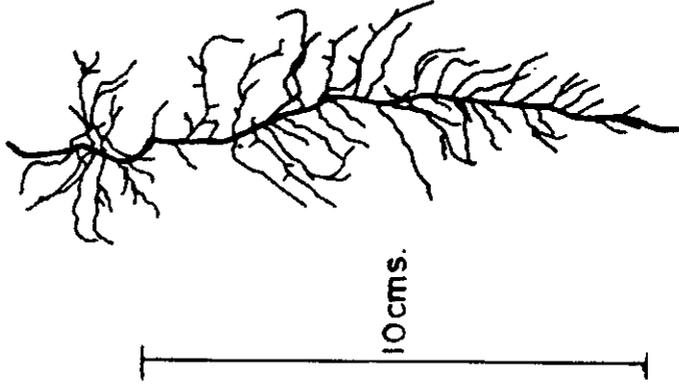
*Celaenodendron mexicanum* +N

*Coccoloba barbadensis.*

+N

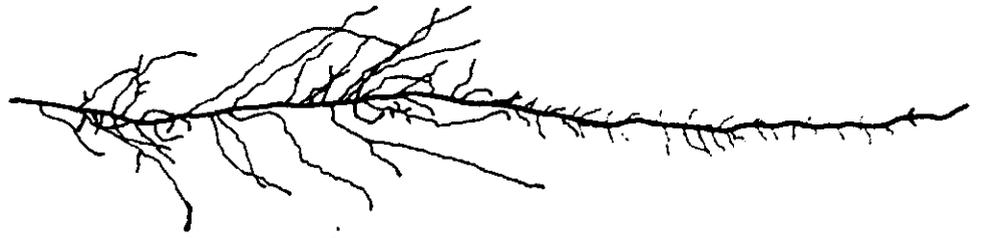


-N



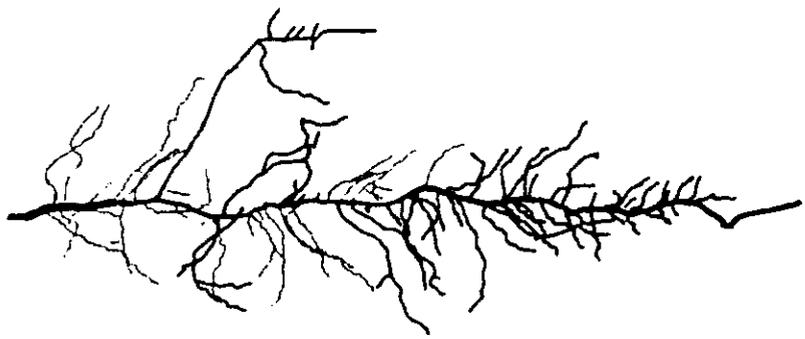
*Cordia elaeagnoides*

-N

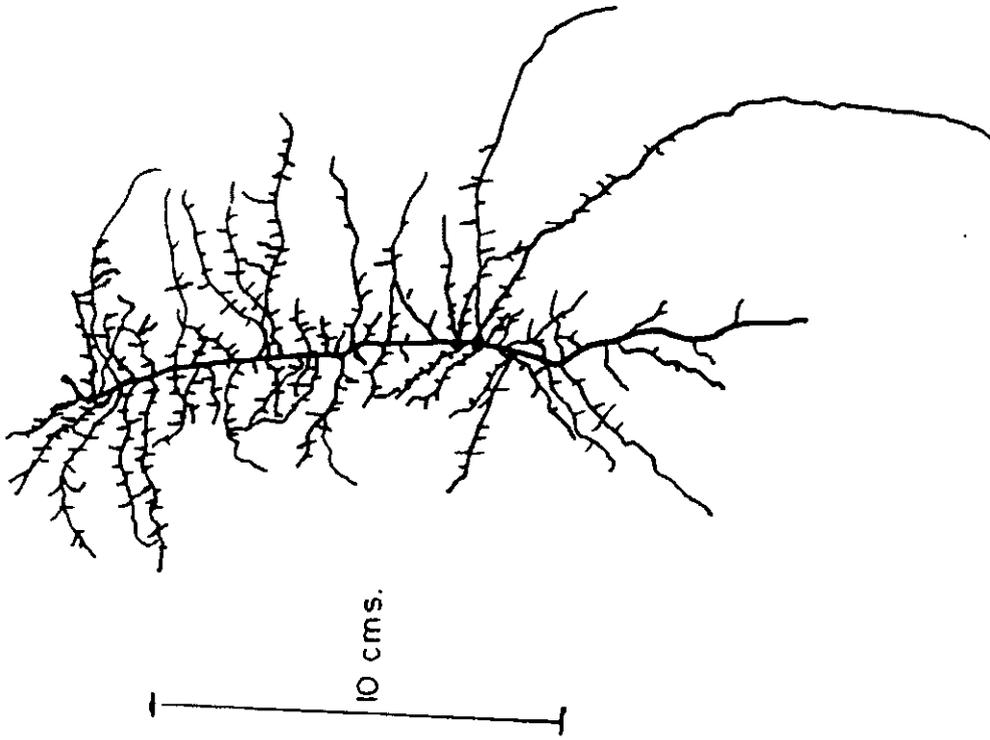


10 cms.

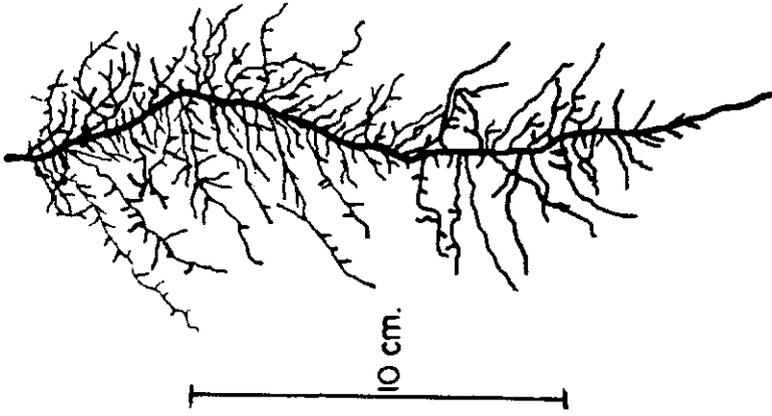
+N



10 cms.



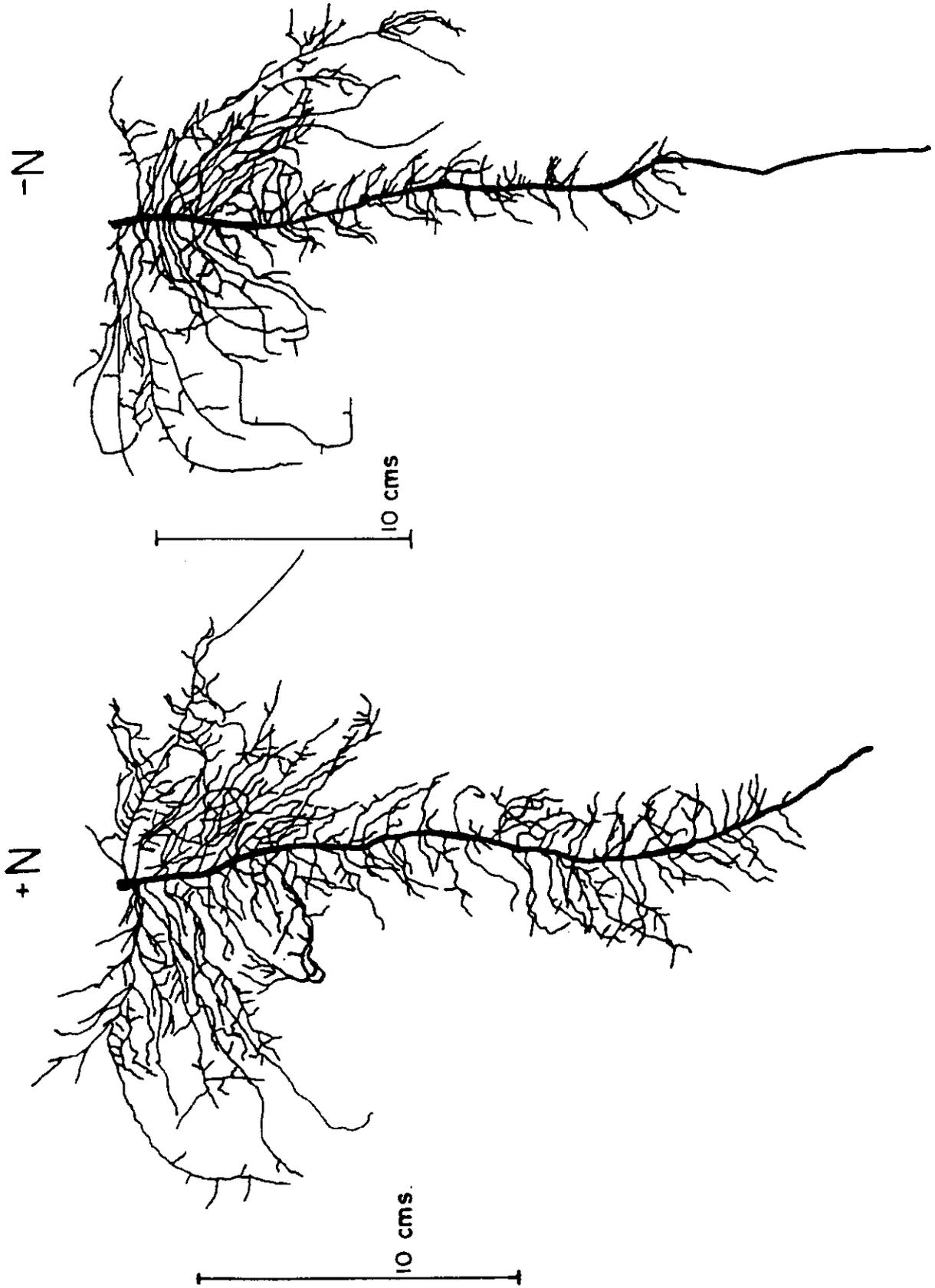
*Recchia mexicana - N*

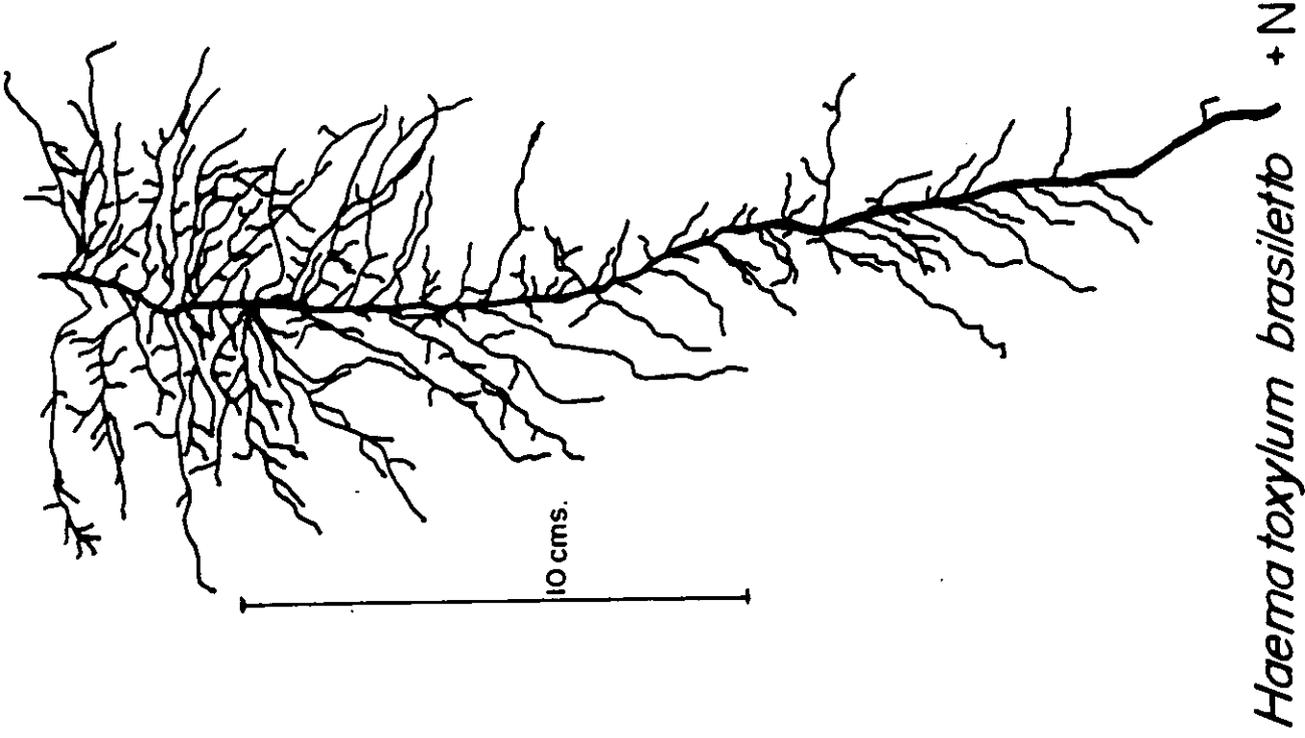


*Recchia mexicana + N*

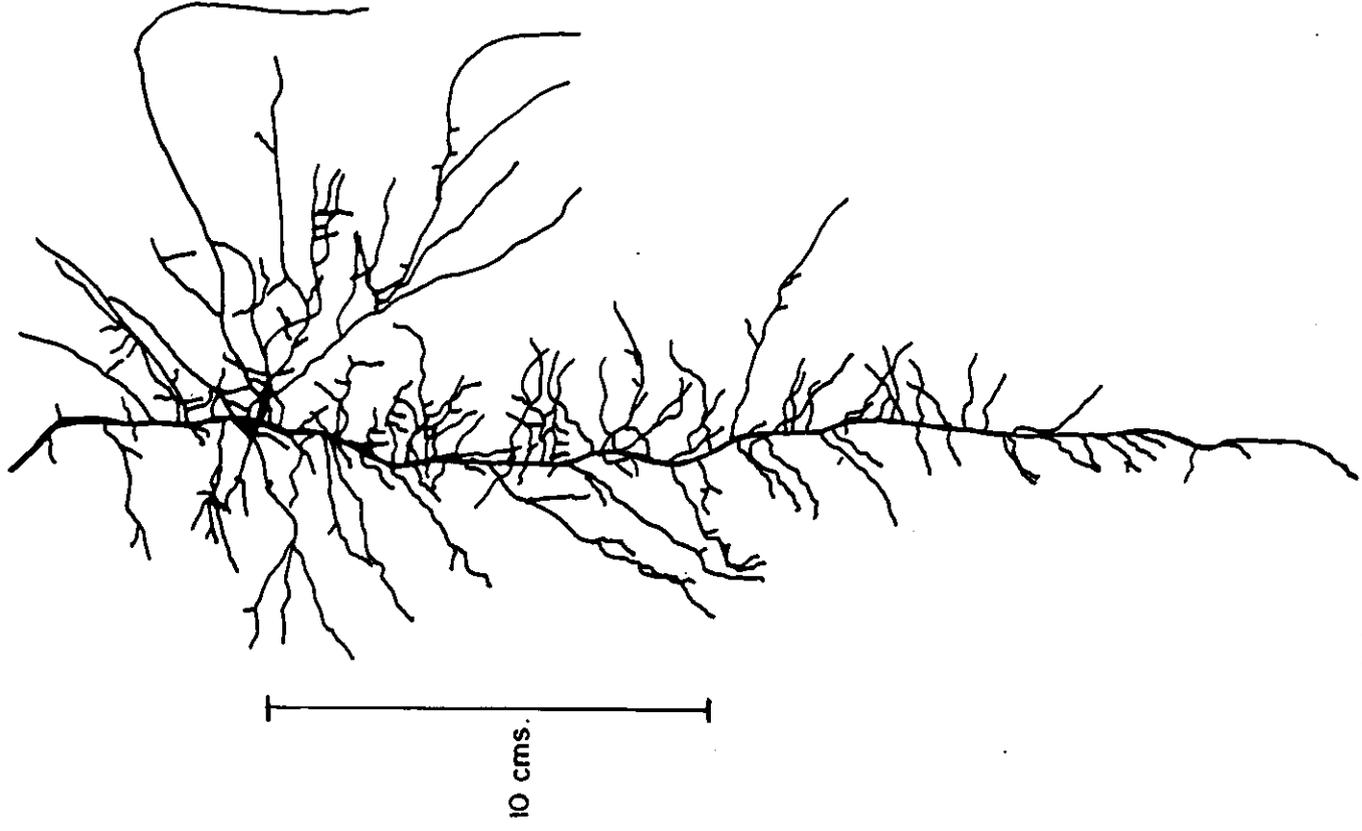
**SISTEMA DE RAIZ      TIPO IV**

*Crescentia alata*



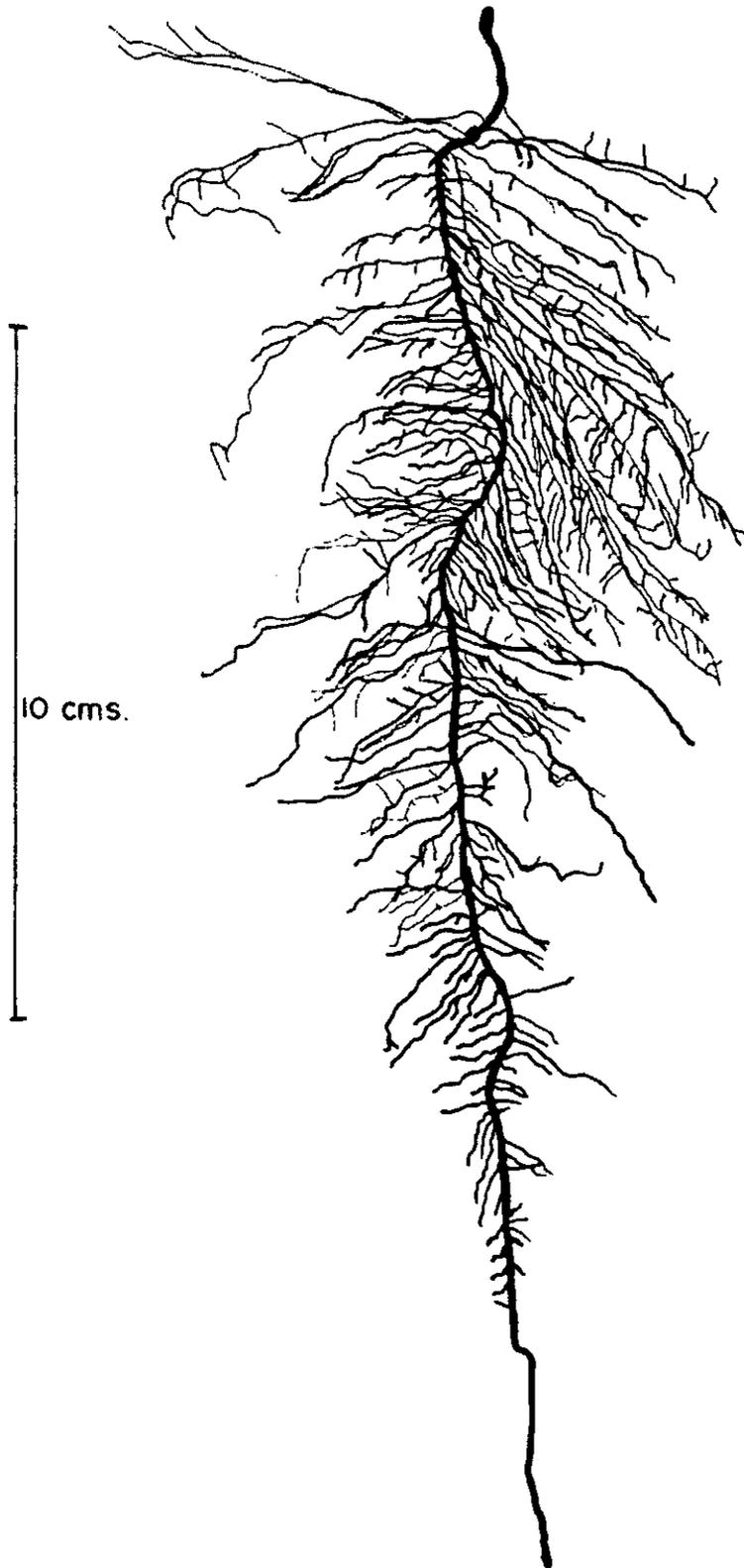


*Haematoxylum brasiletto* + N



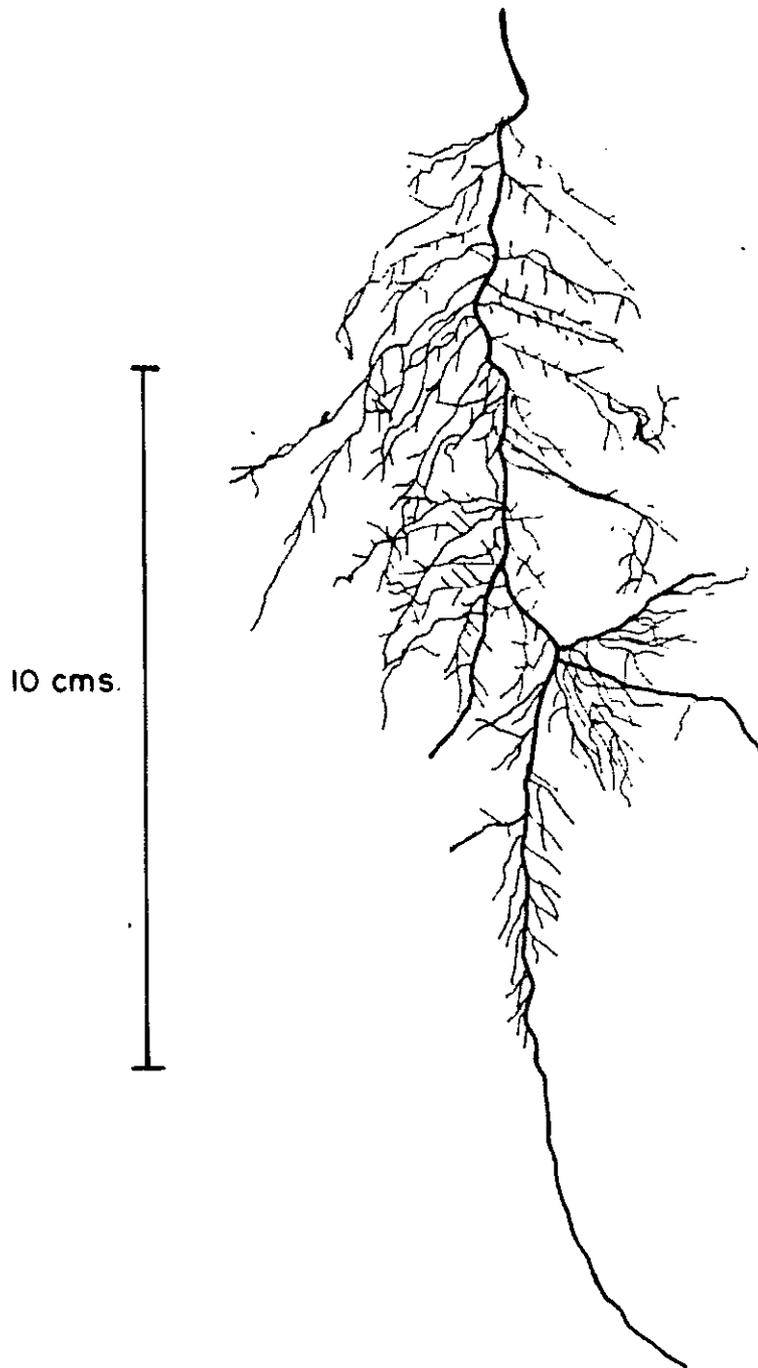
*Haematoxylum brasiletto* -N

*Ruprechtia fusca* +N

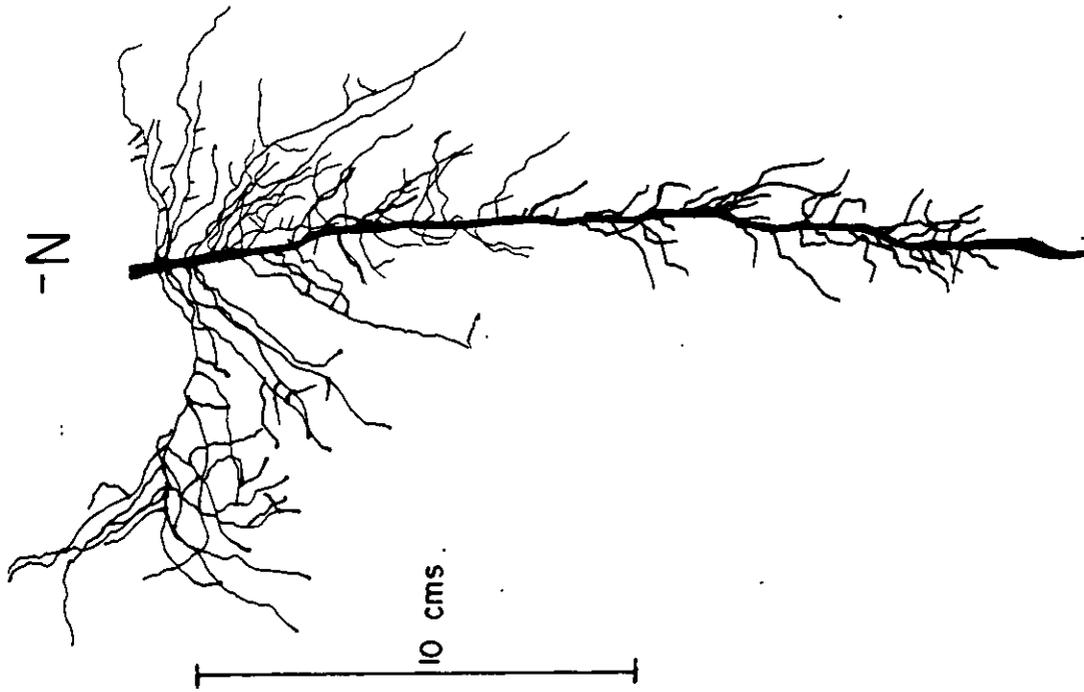


*Ruprechtia fusca*

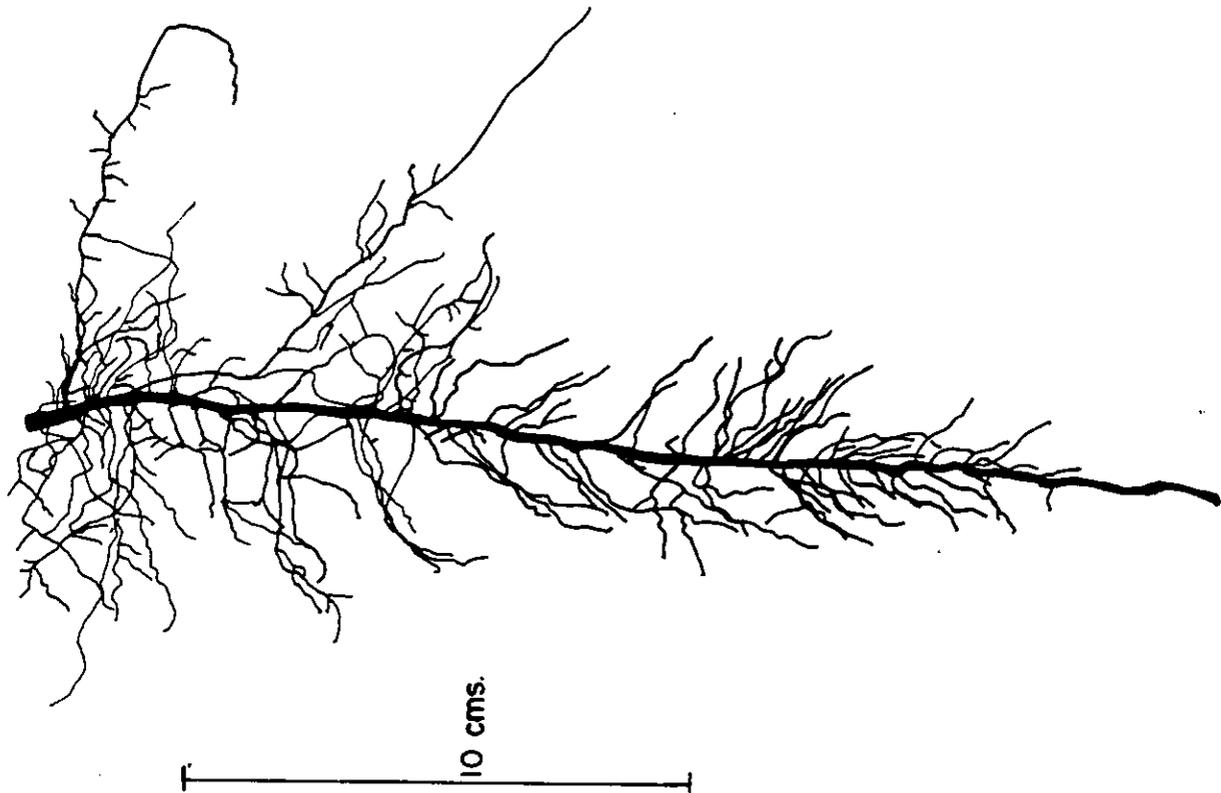
- N



*Tabebuia rosea*

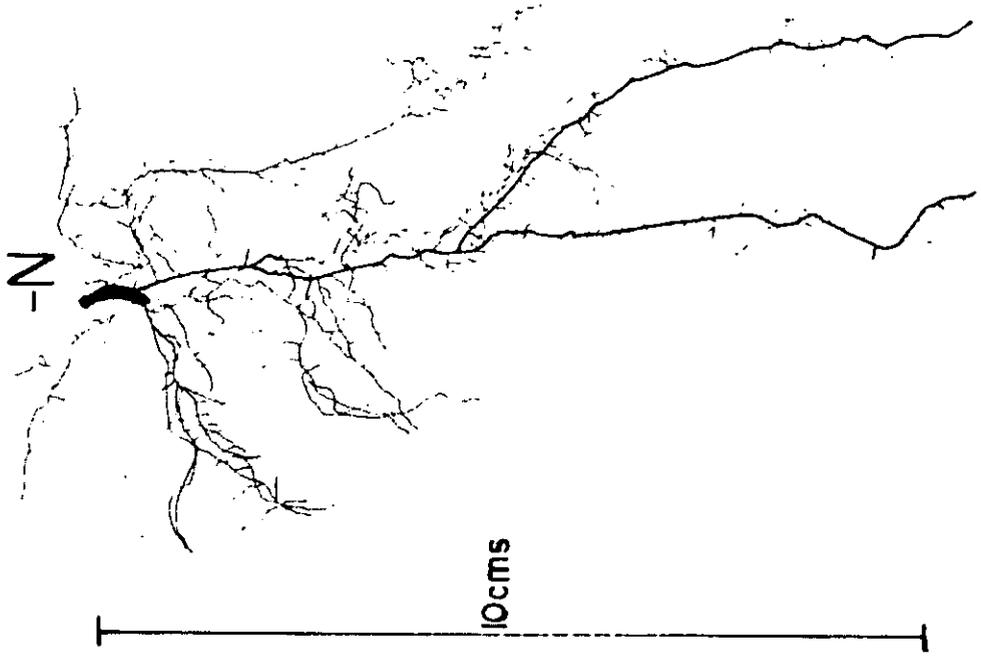
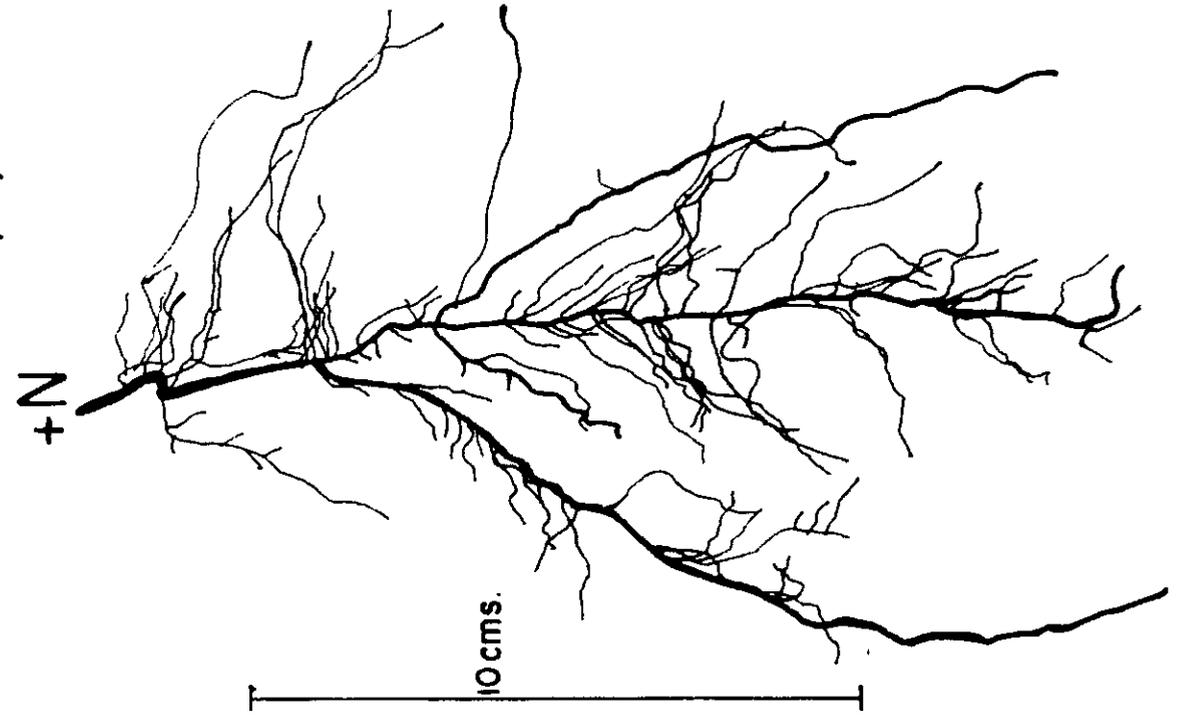


*Tabebuia rosea* +N

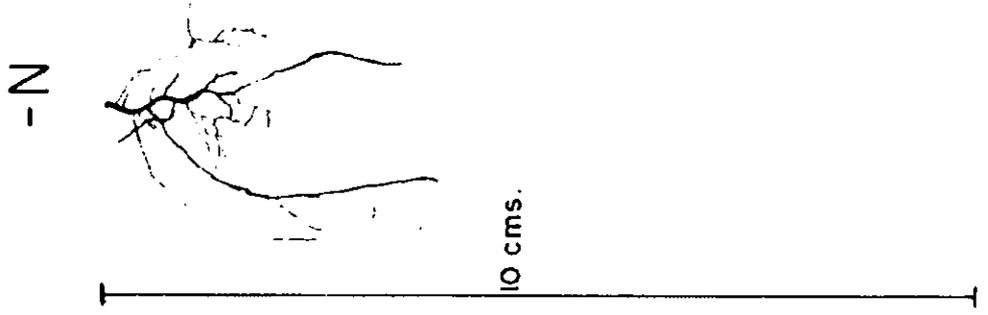
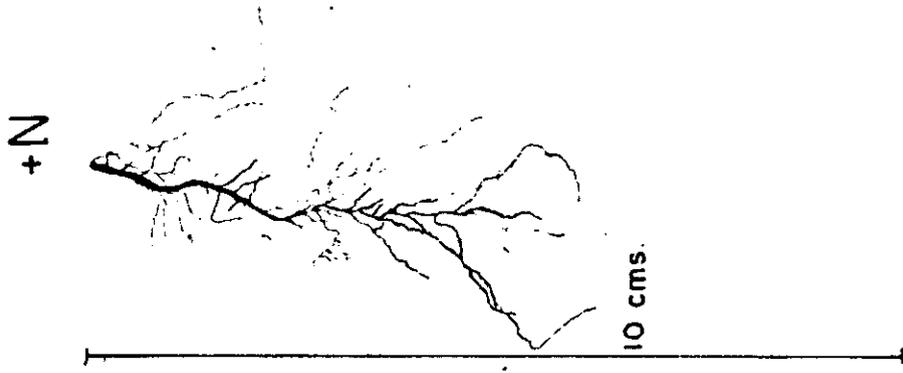


**SISTEMA DE RAIZ      TIPO V**

*Apoplanesia paniculata*

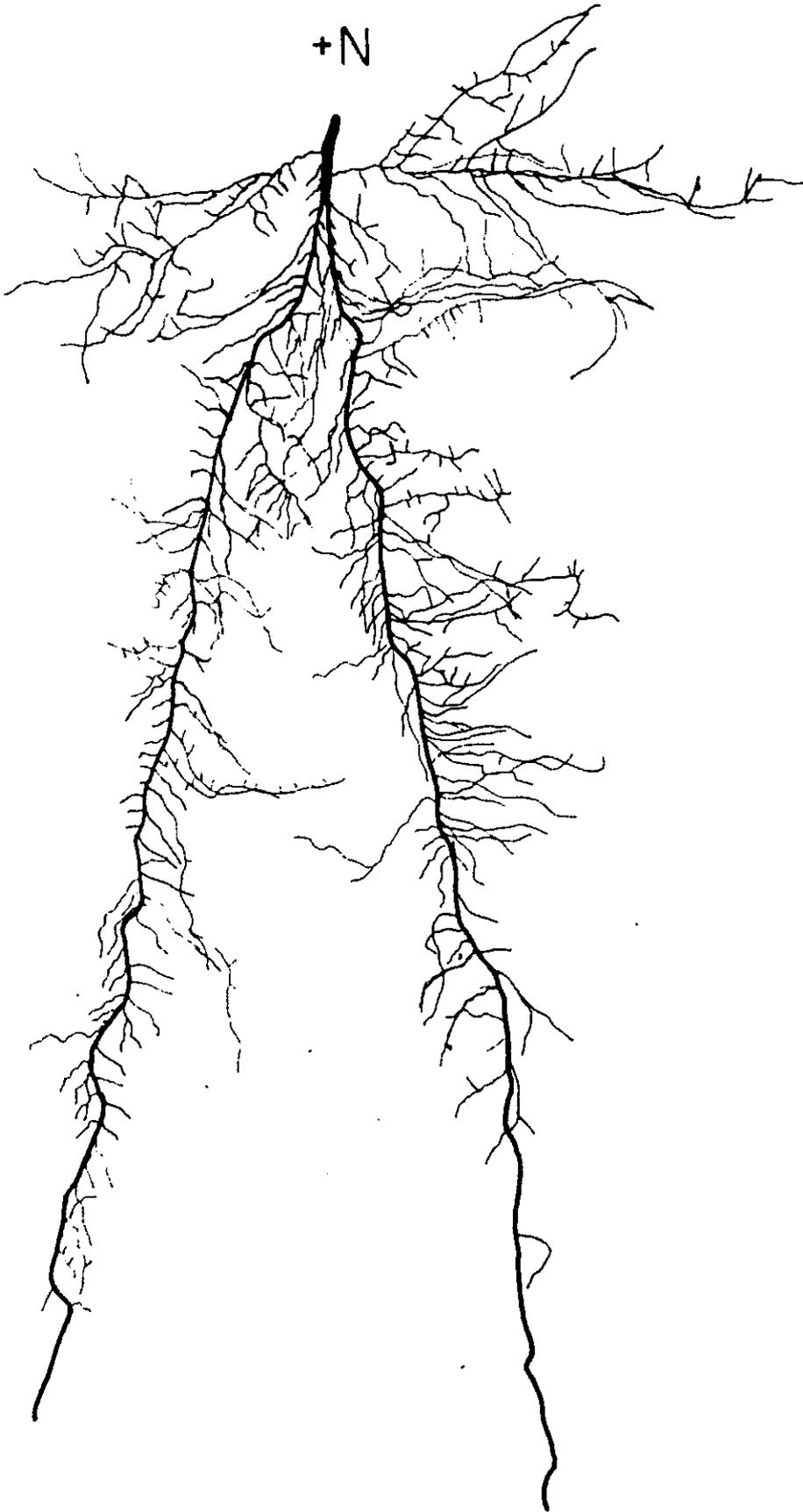


*Hintonia latiflora*



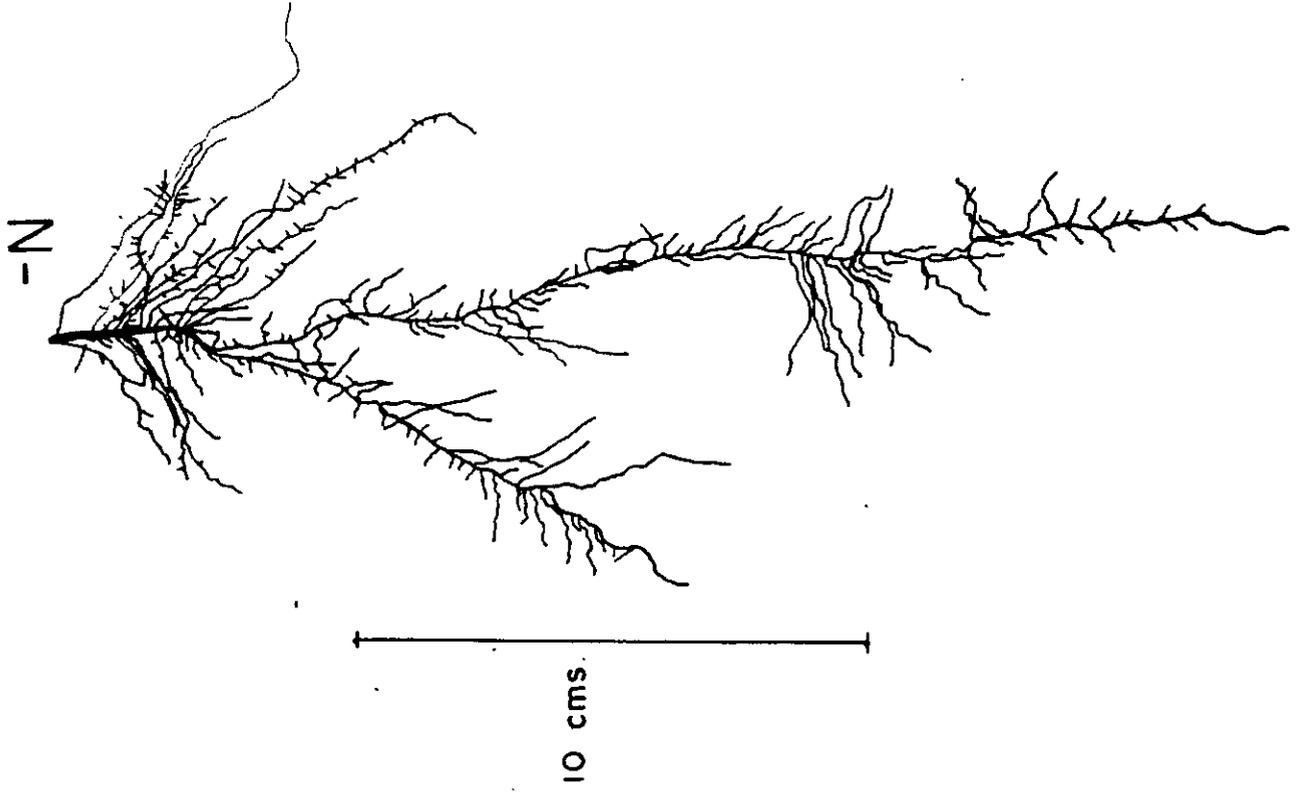
*Lysiloma microphyllum*

+N



10 cms.

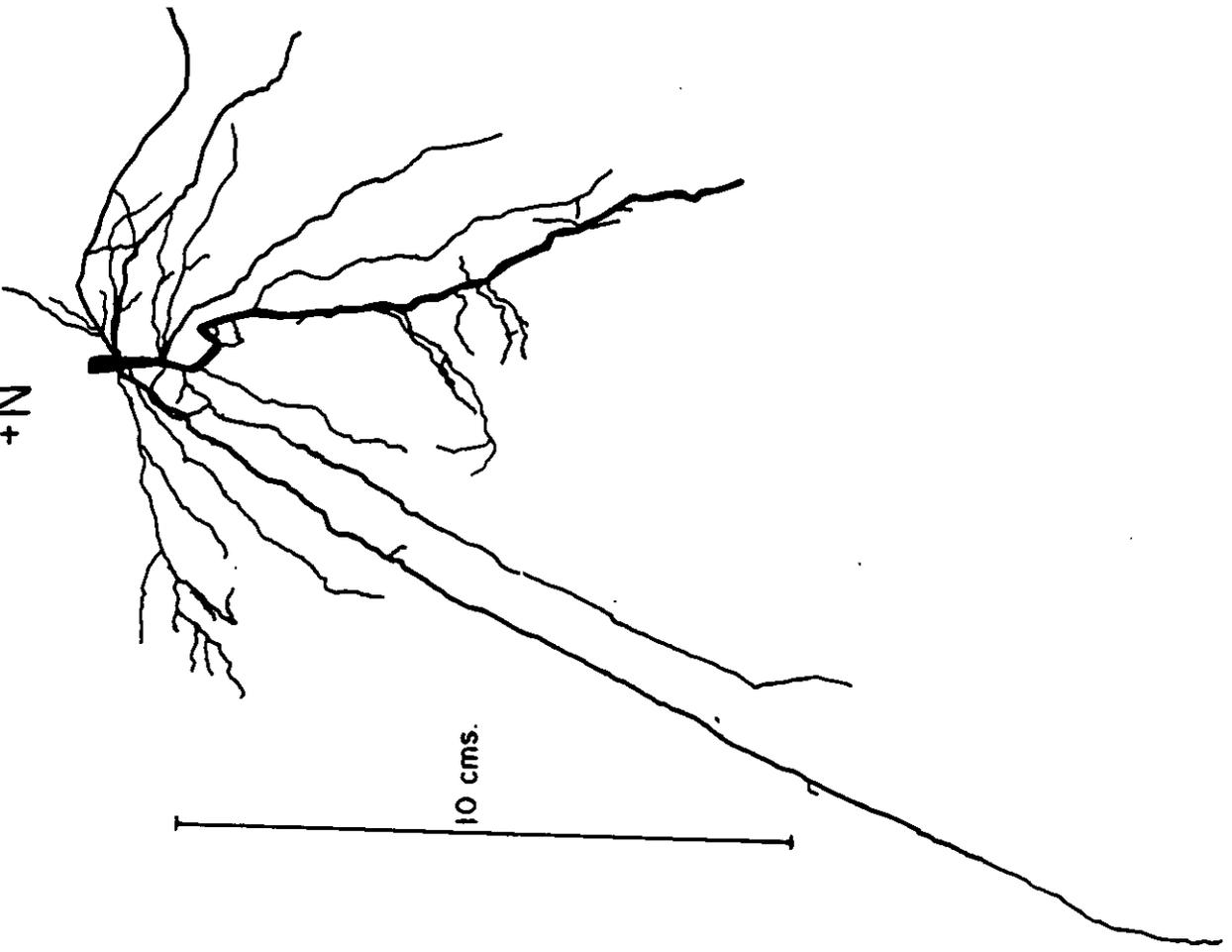
*Lysiloma microphyllum*



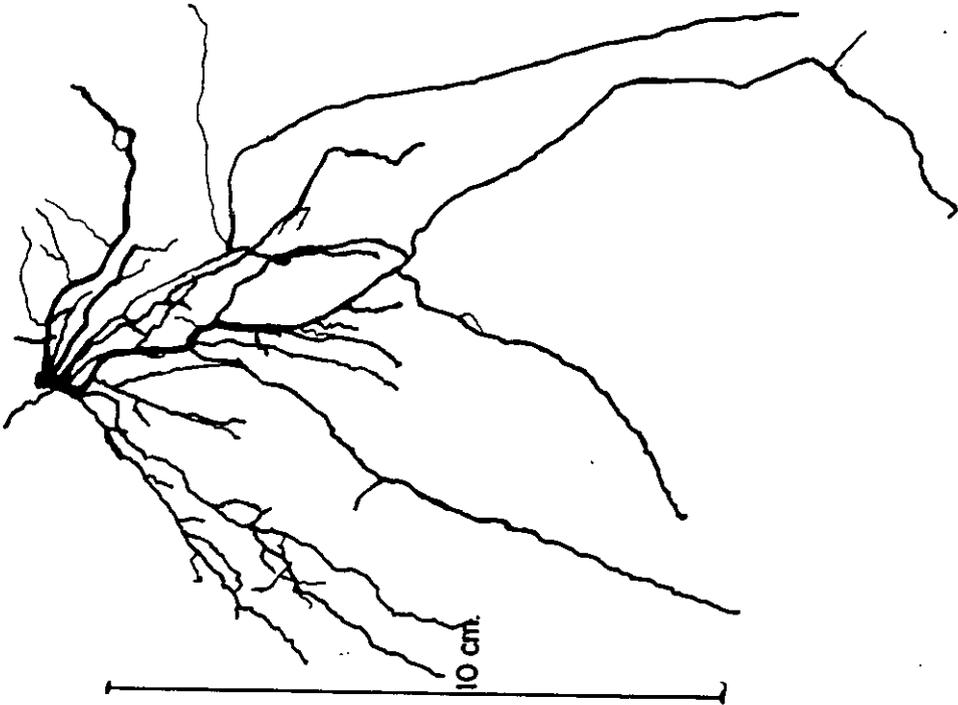
**SISTEMA DE RAIZ      TIPO VI**

*Plumeria rubra*

+N

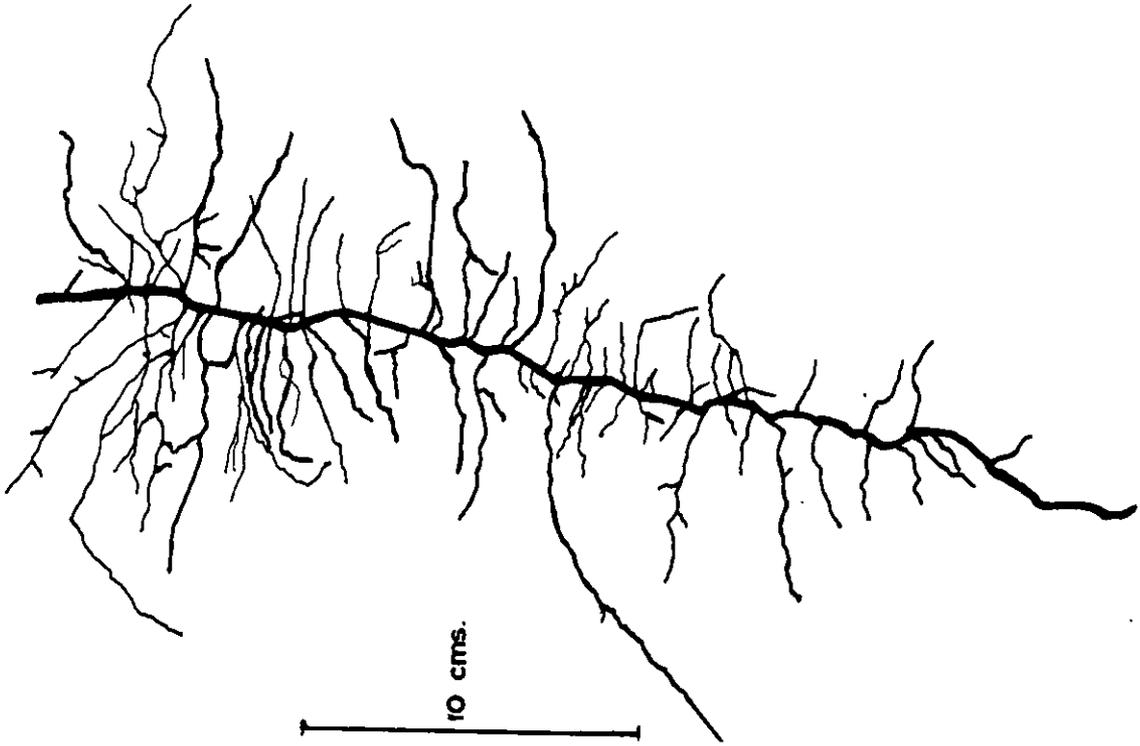


*Plumeria rubra* -N

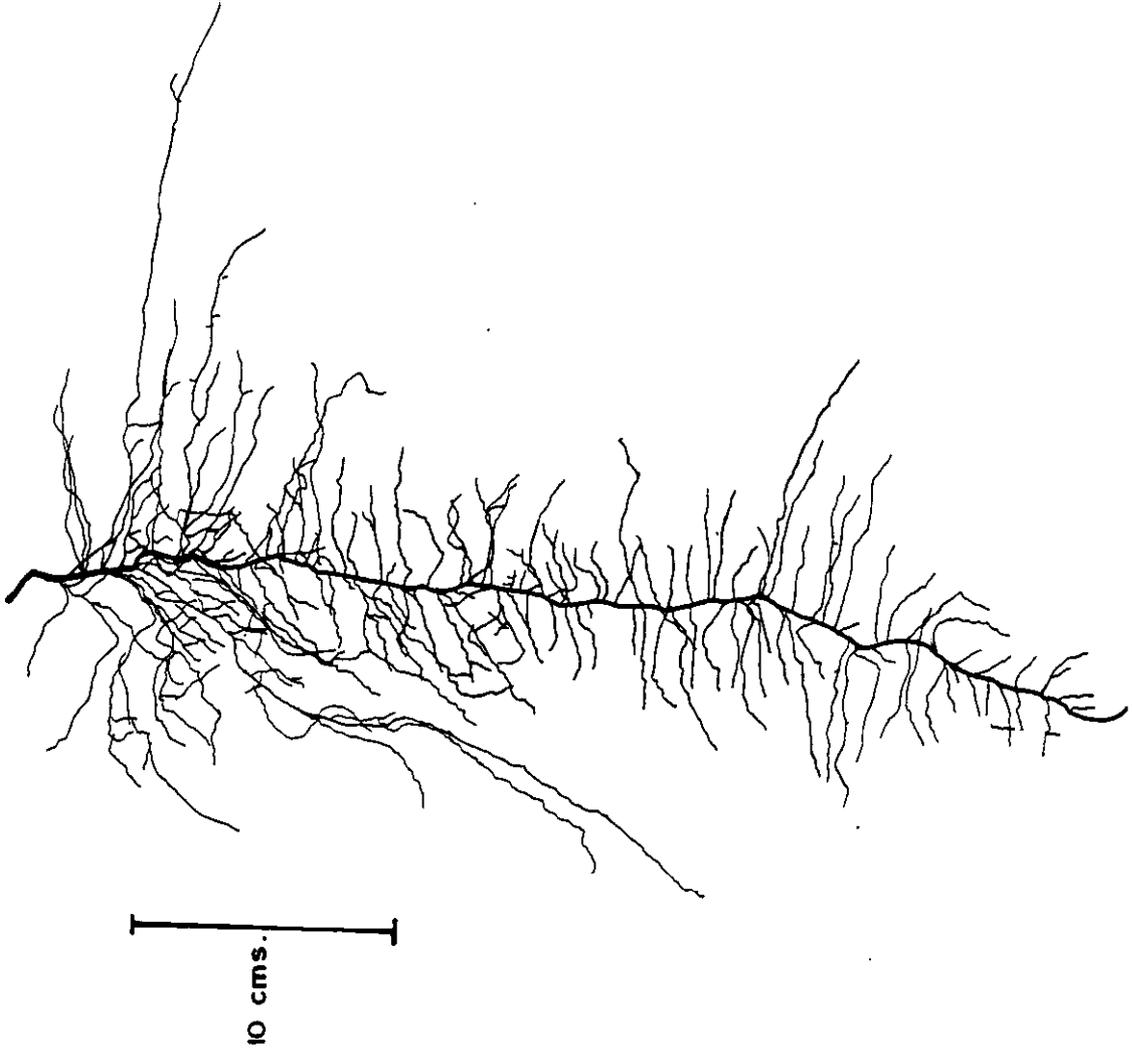


**SISTEMA DE RAIZ      TIPO VII**

*Acacia farnesiana* + N

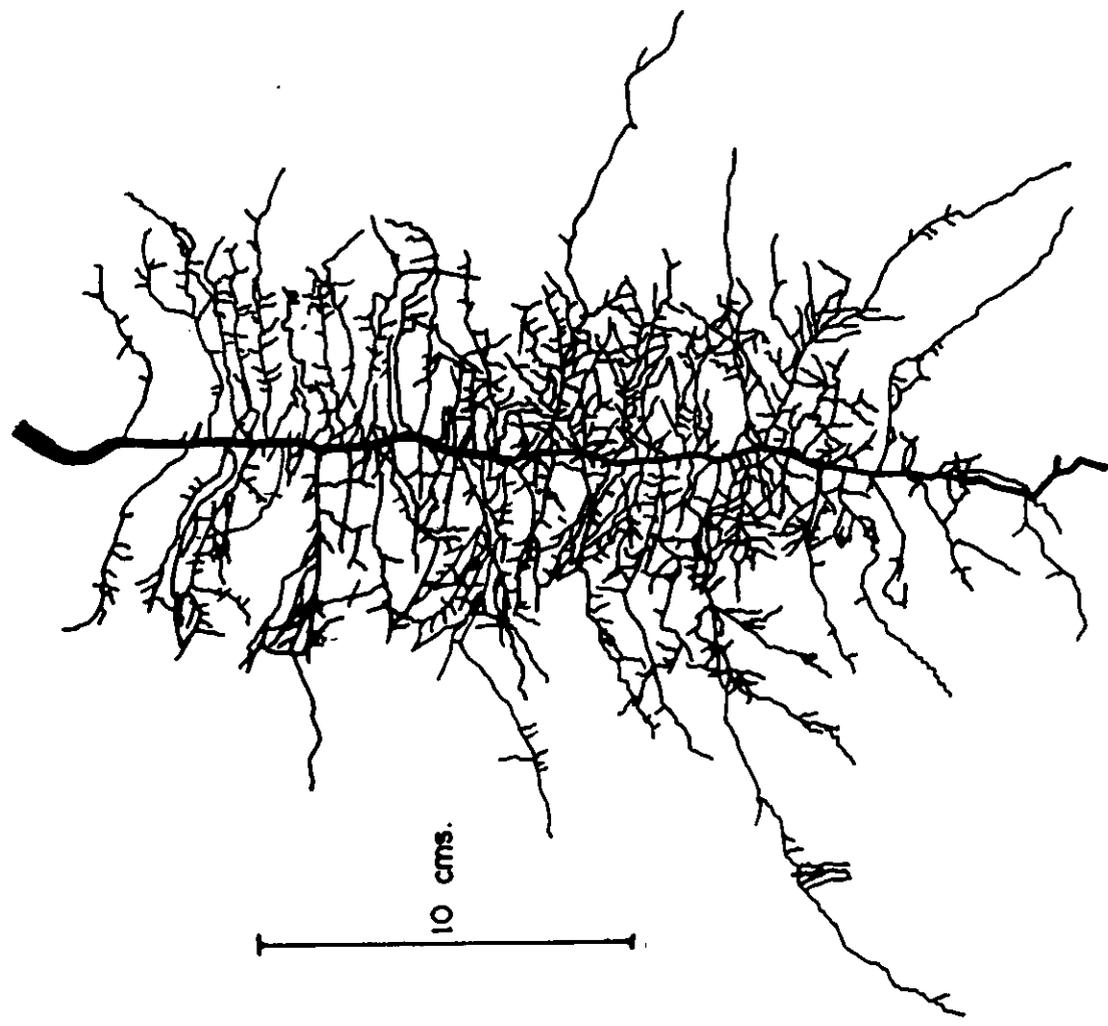


*Acacia farnesiana* -N



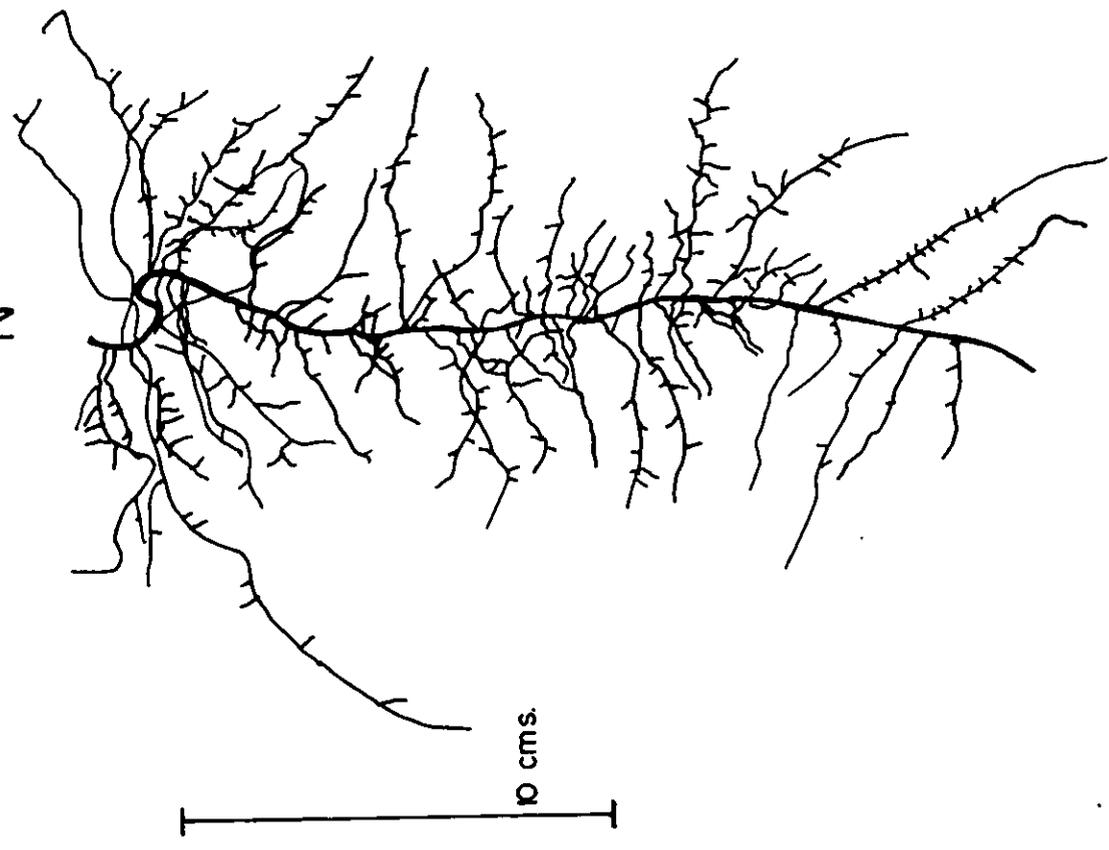
*Caesalpinia eriostachys*

+N

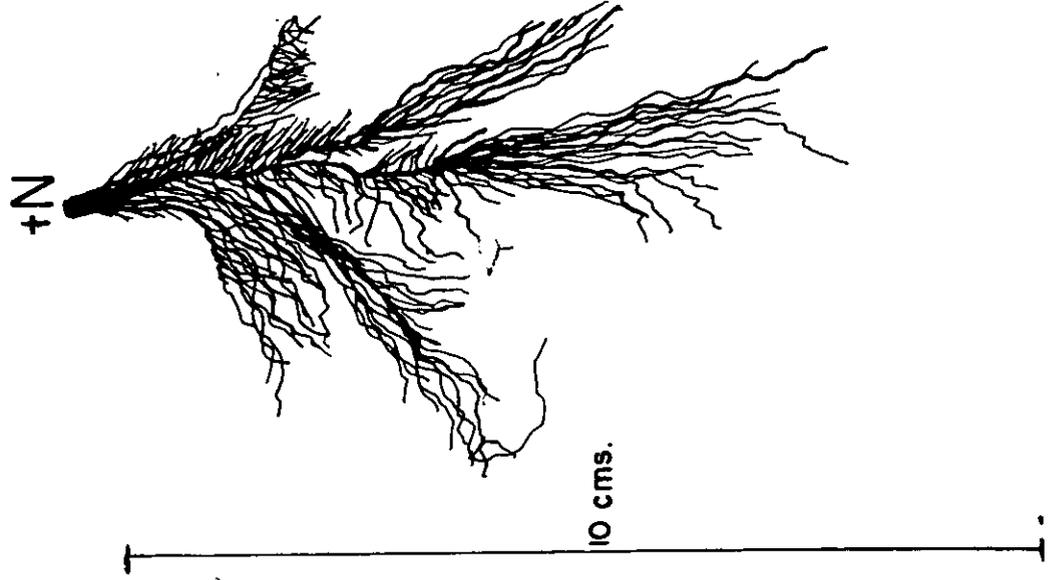
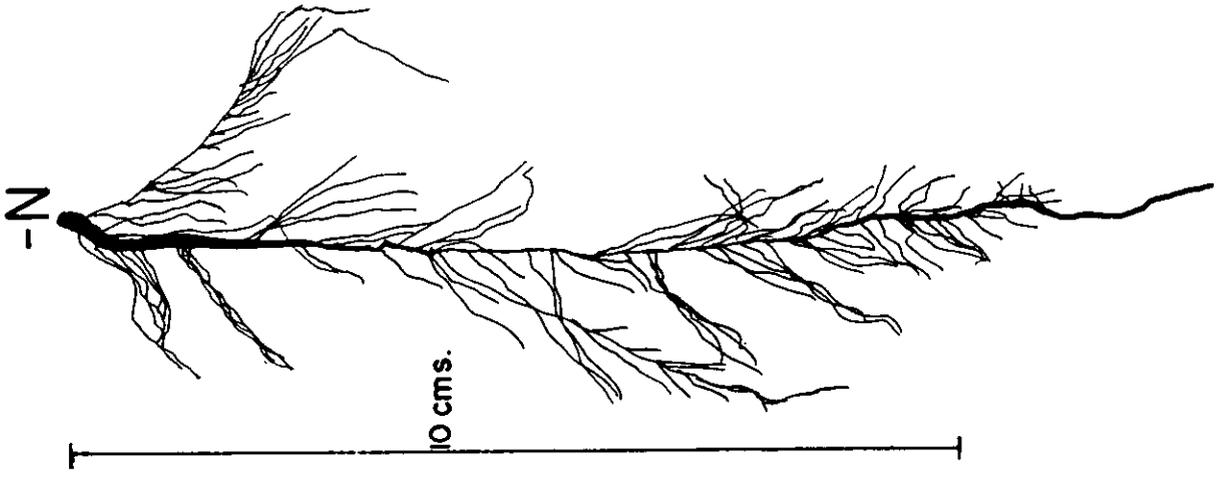


*Caesalpinia eriostachys*

-N

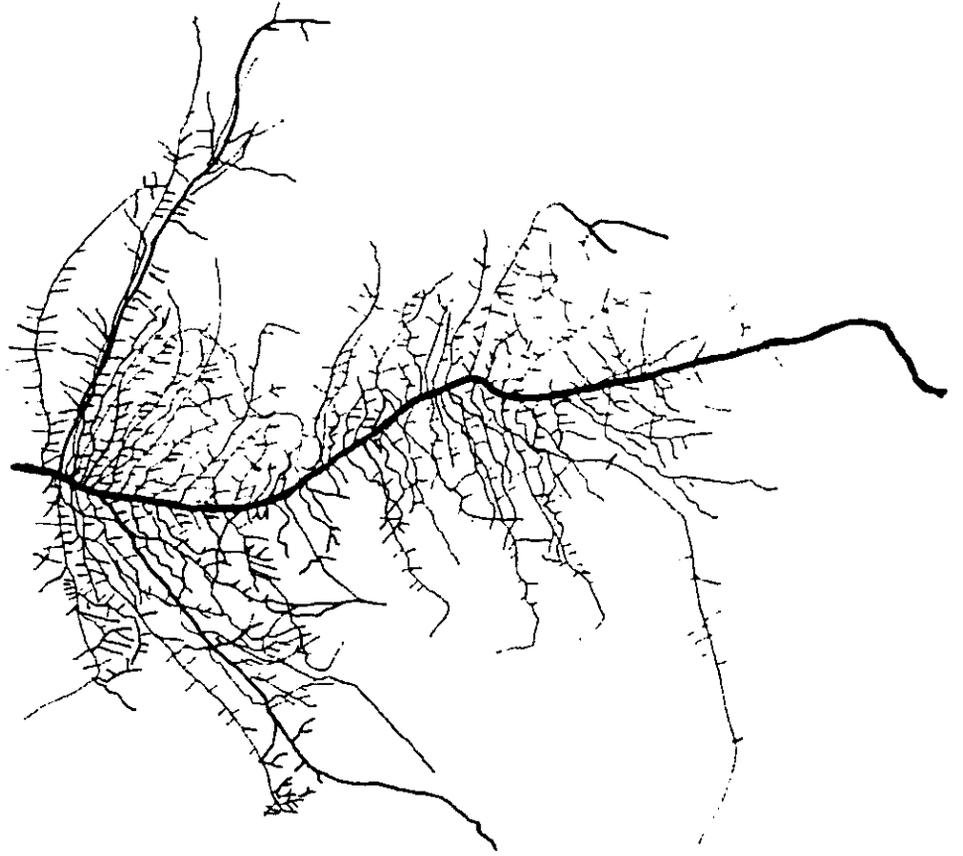


*Lagrezia monosperma*



*Lonchocarpus eriocarinalis*

-N

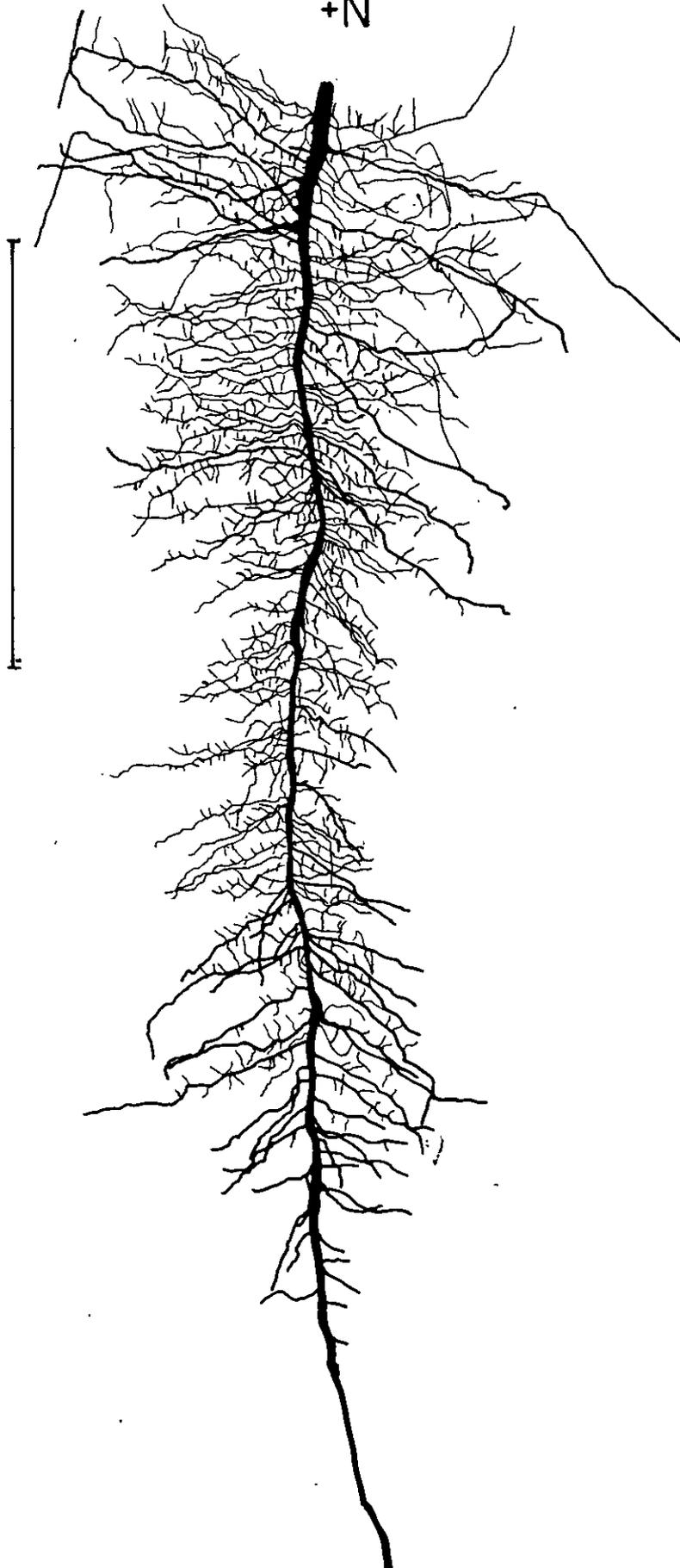


10 cms.

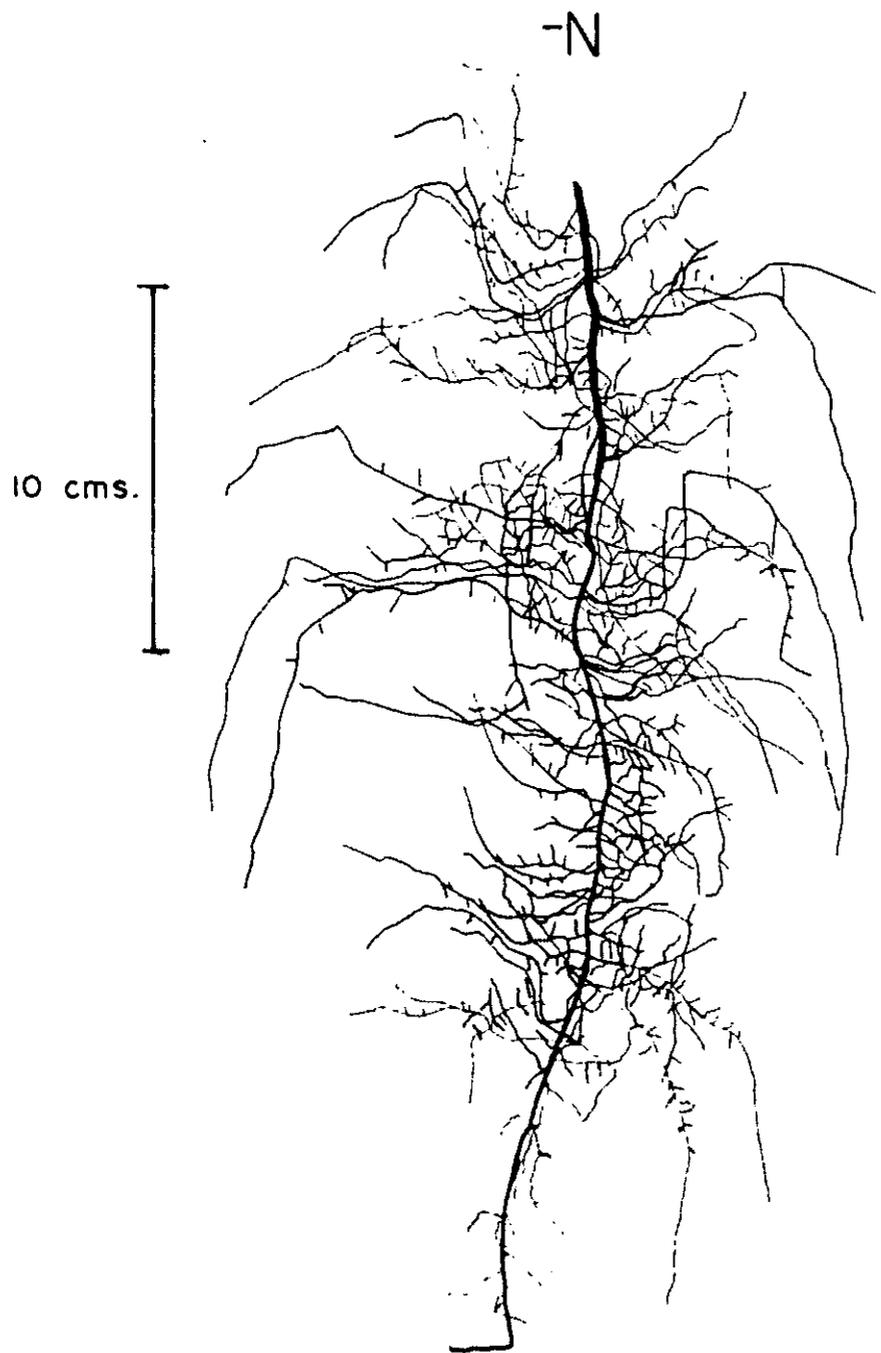
*Pithecellobium dulce*

+N

10 cms.



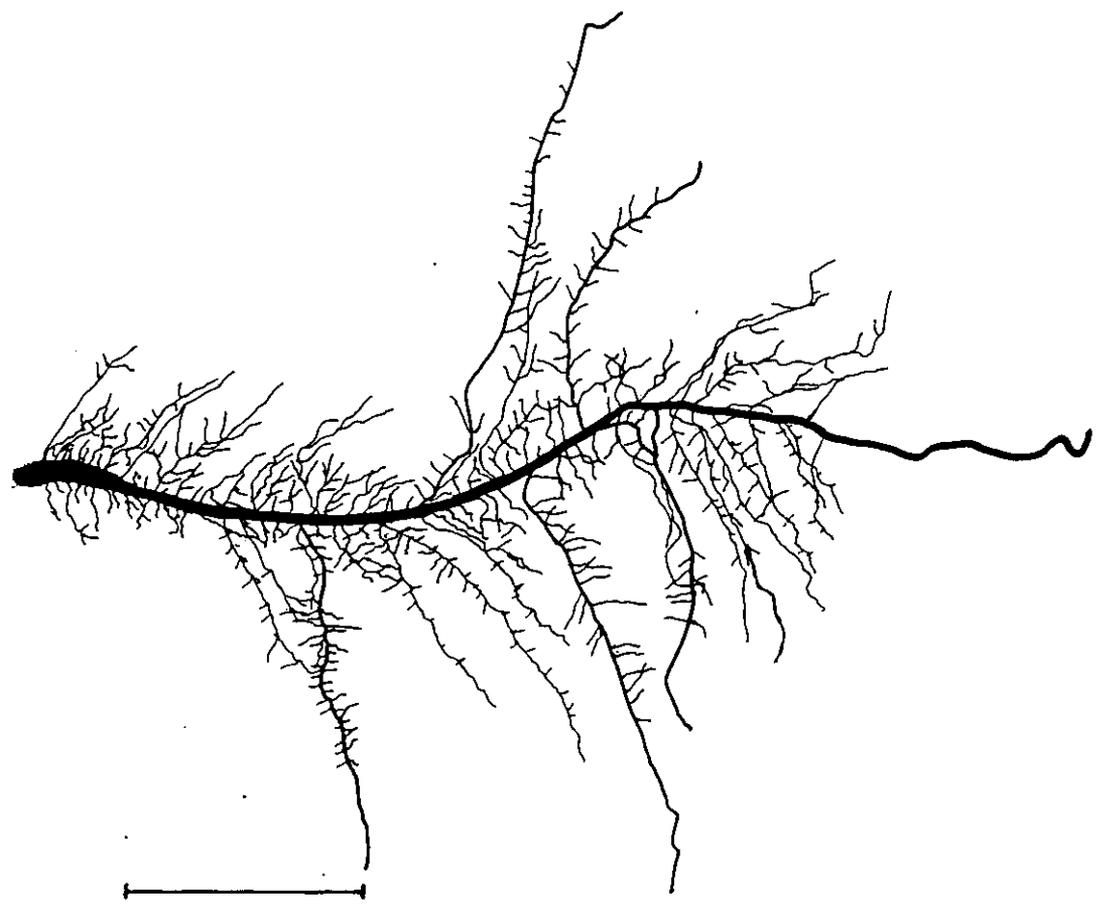
*Pithecellobium dulce*



**SISTEMA DE RAIZ      TIPO VIII**

*Lonchocarpus eriocarinalis*

+N



10 cms.

**SISTEMA DE RAIZ      TIPO IX**

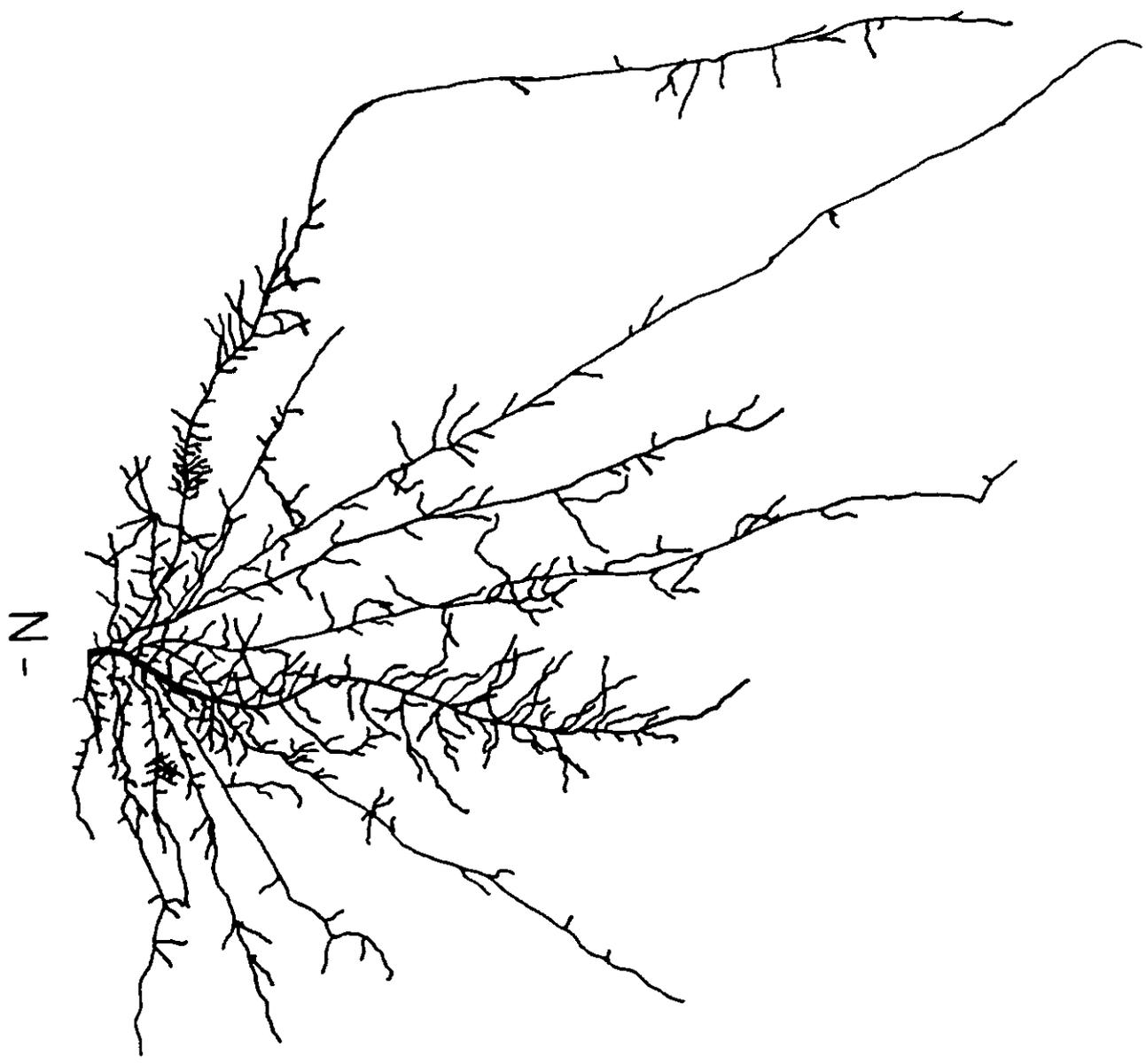
*Gliricidia sepium*

+N



10 cms.

*Gliricidia sepium*



-N

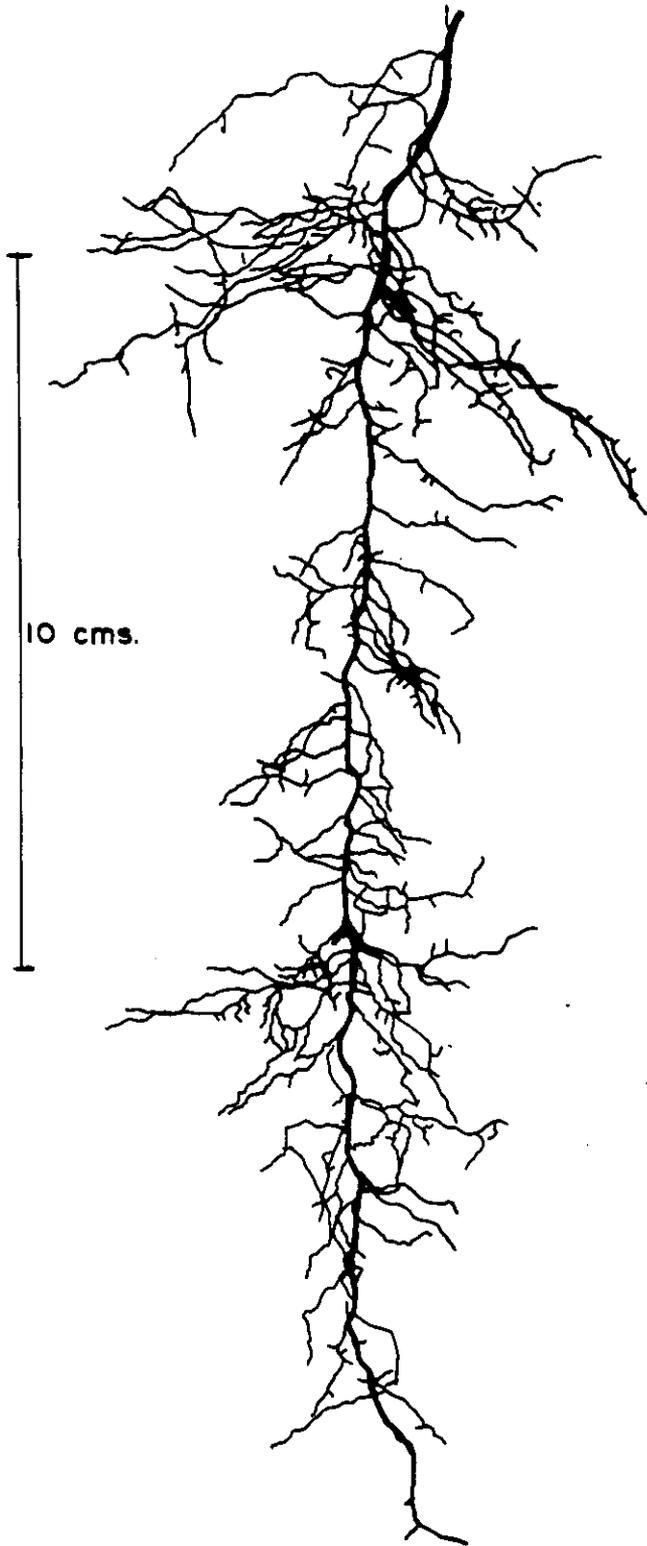


10 cms .

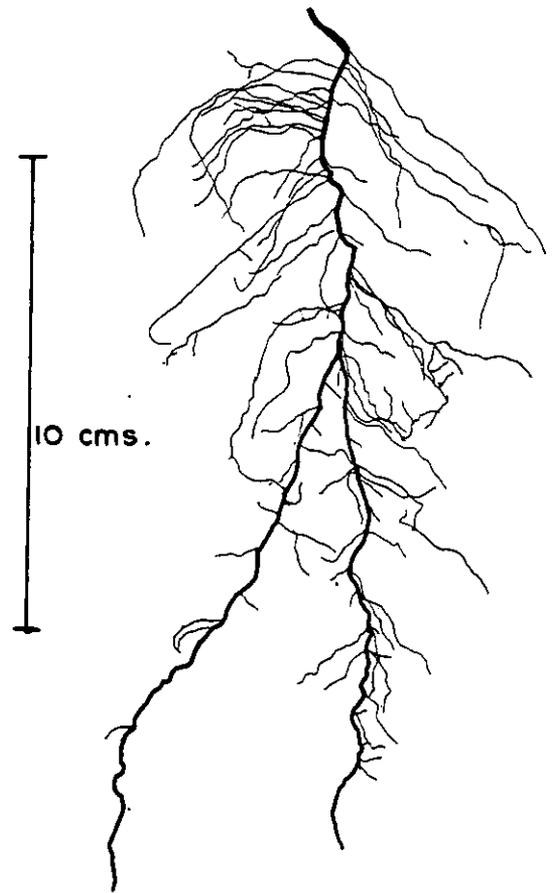
**ESPECIES CON DIFERENTE SISTEMA DE**  
**RAIZ ENTRE TRATAMIENTOS**

*Acacia angustissima*

+N

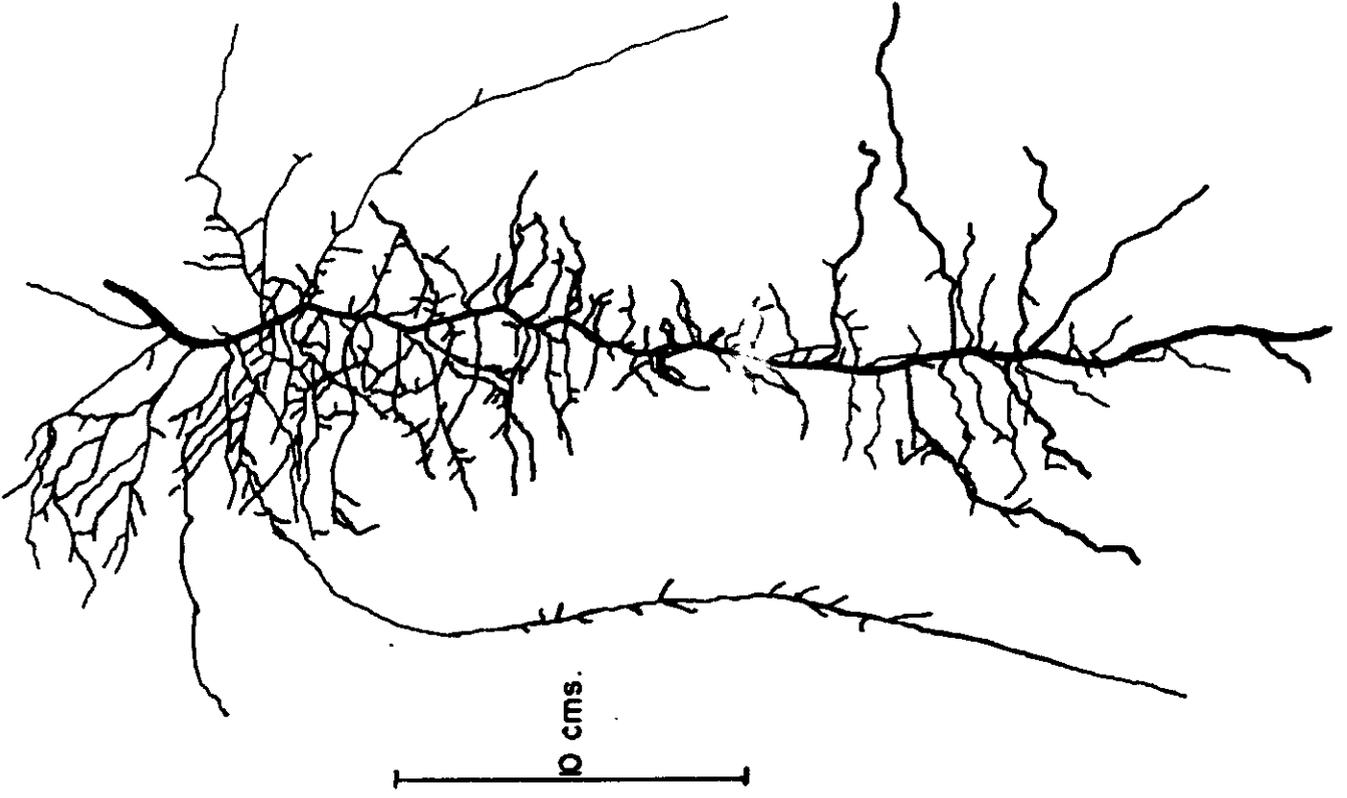


-N

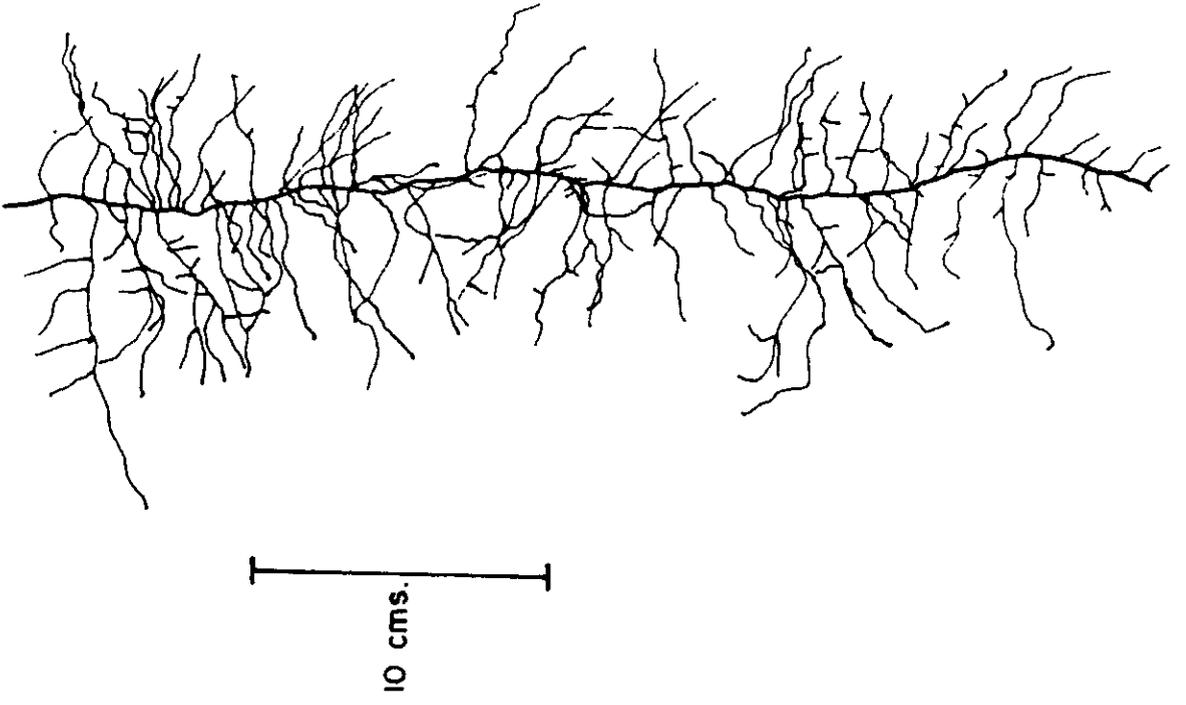


**ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

*Acacia sp +N*

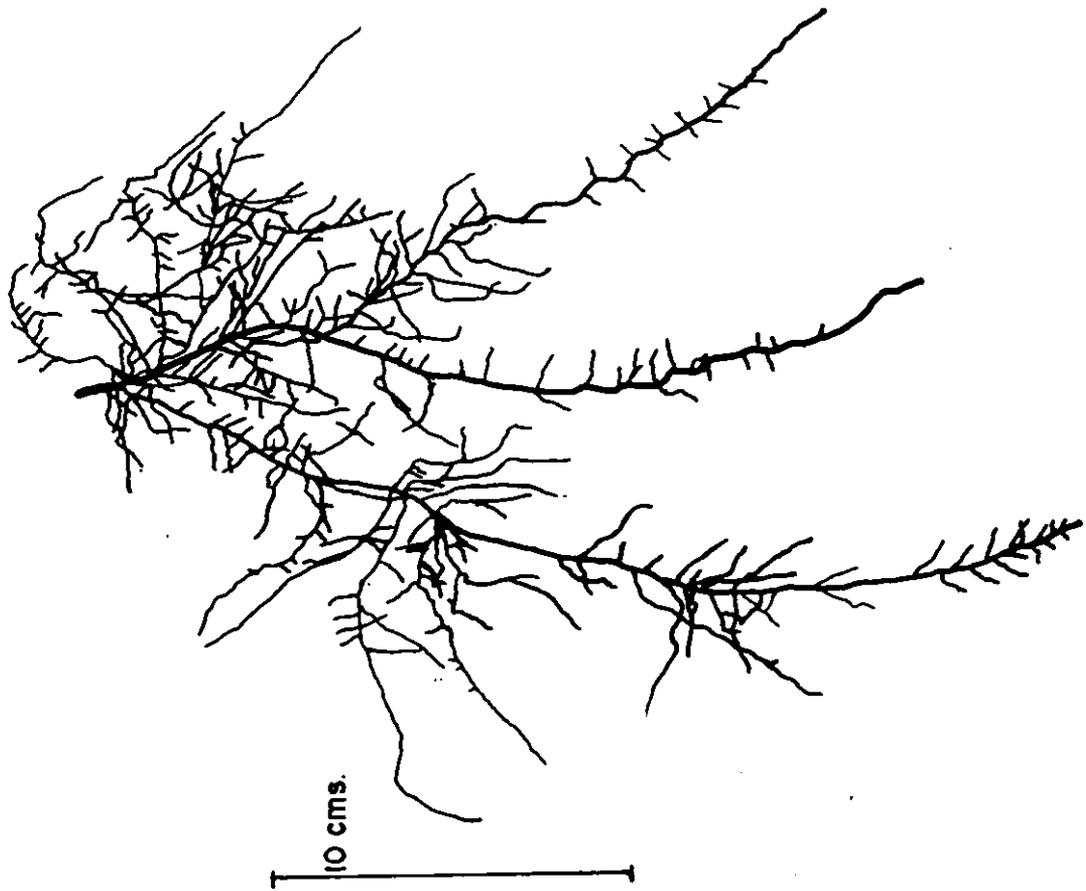


*Acacia sp - N*

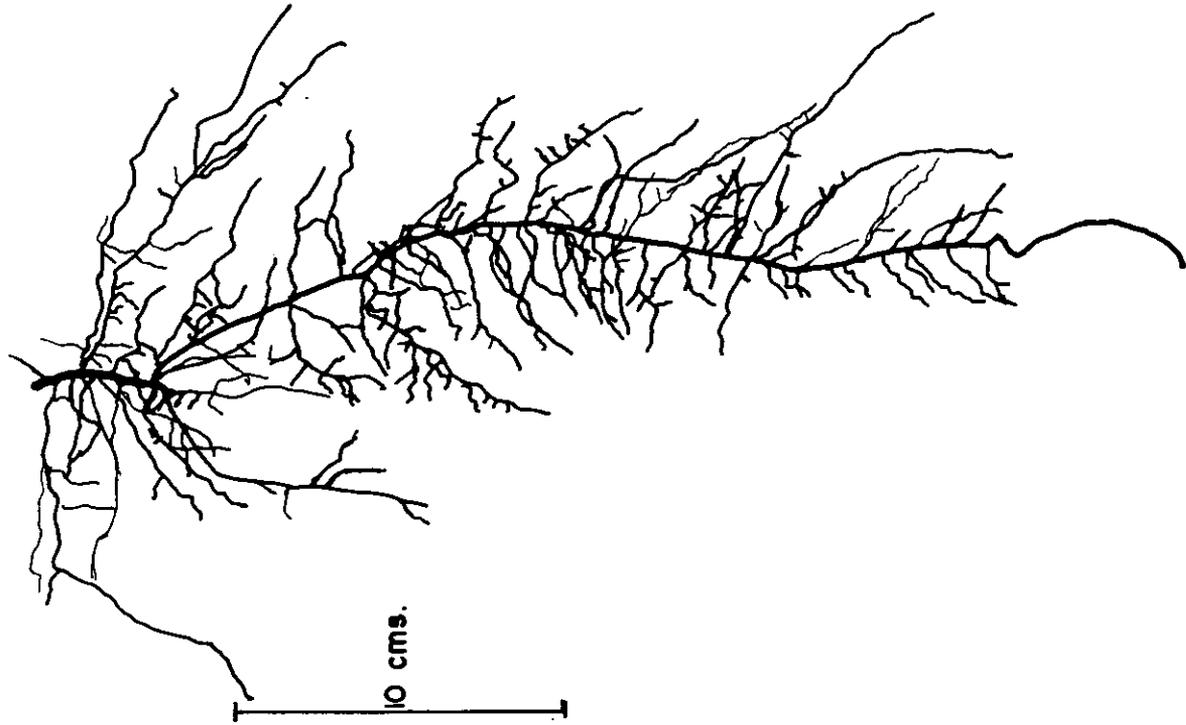


*Albizia occidentalis*

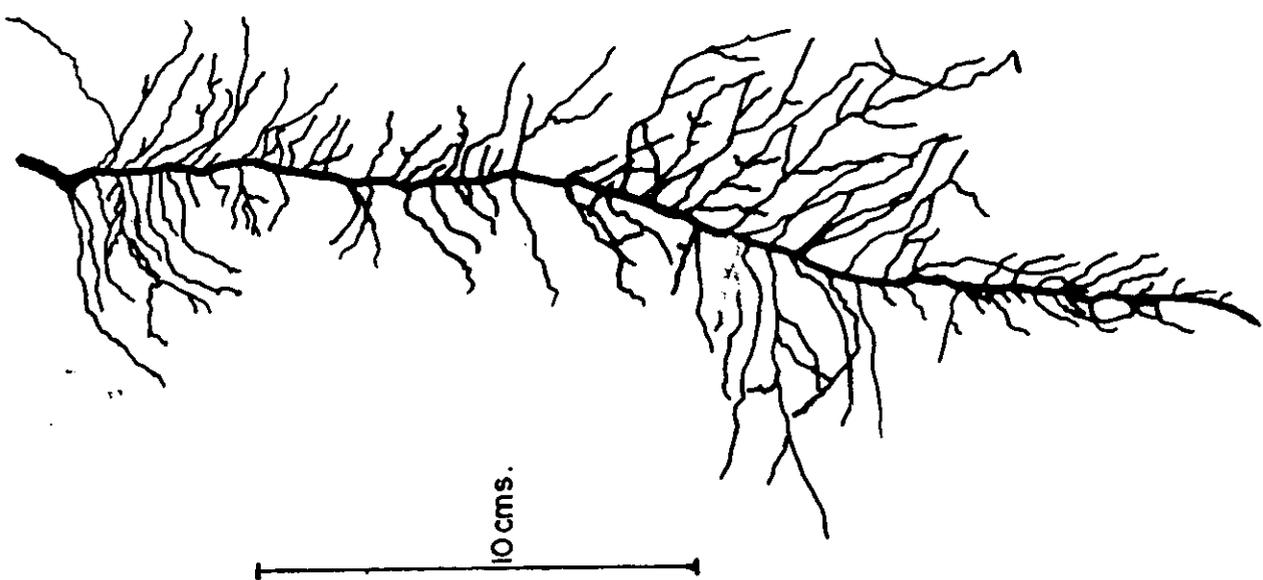
-N



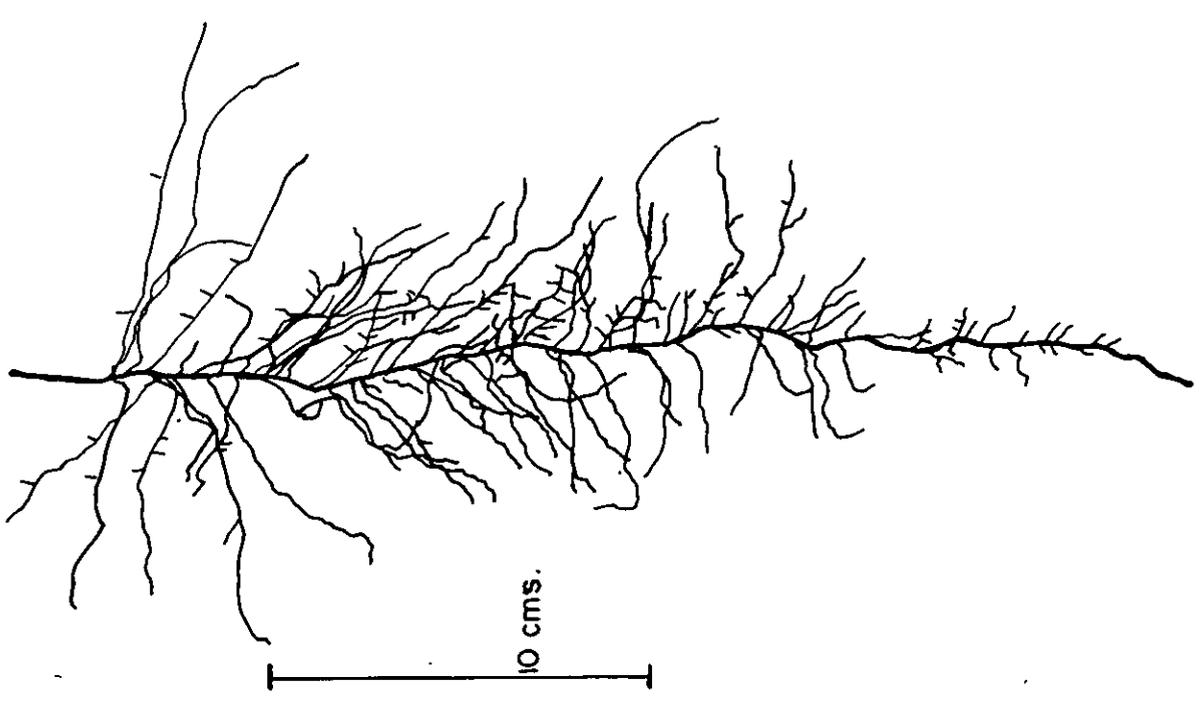
+N



*Caesalpinia coriaria* +N

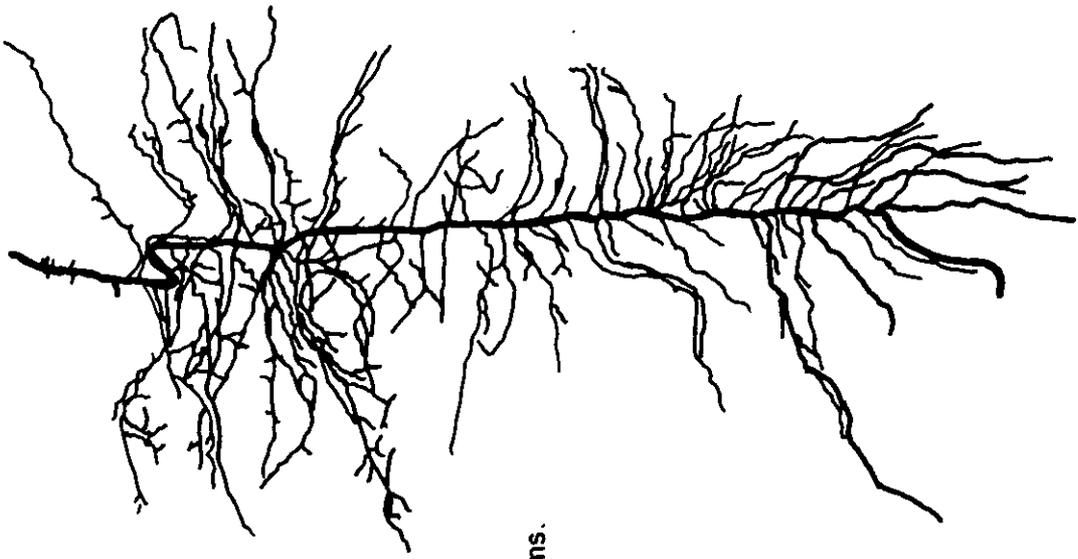


*Caesalpinia coriaria* -N



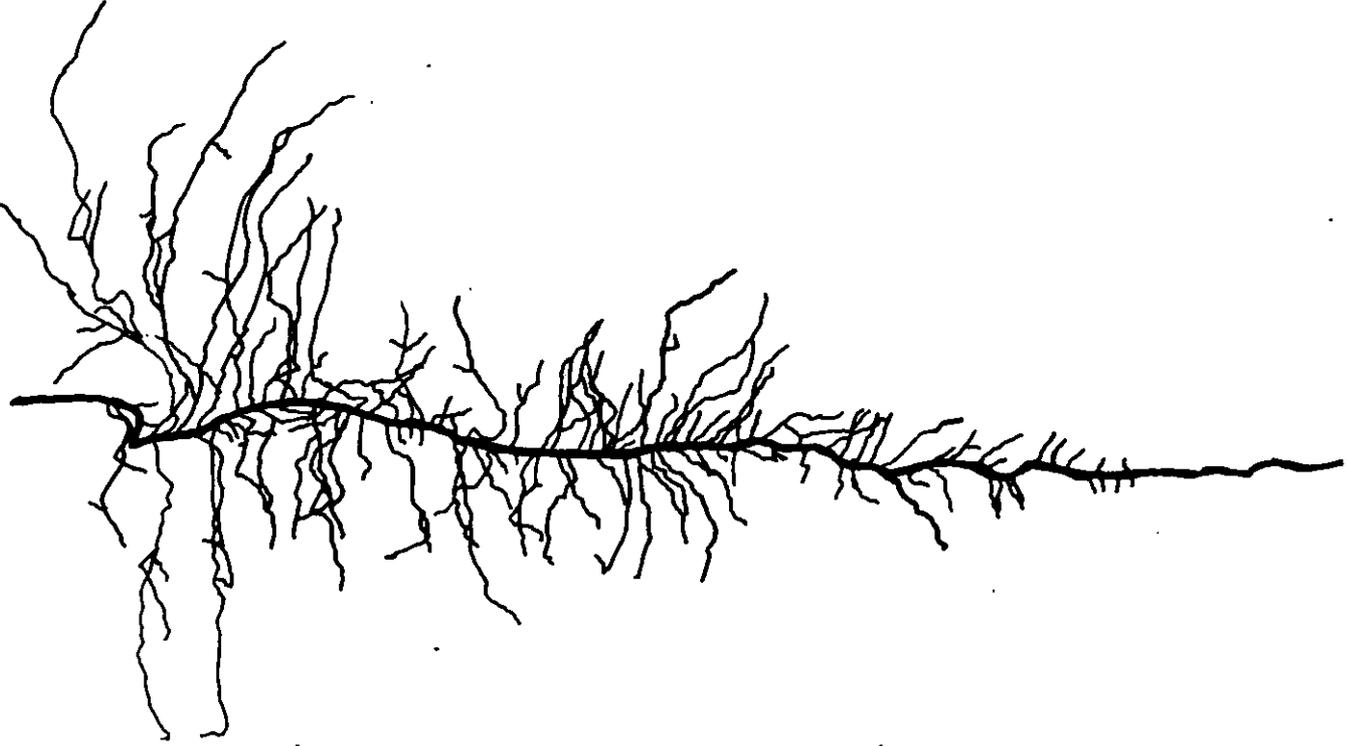
*Caesalpinia sclerocarpa*

+N



10 cms.

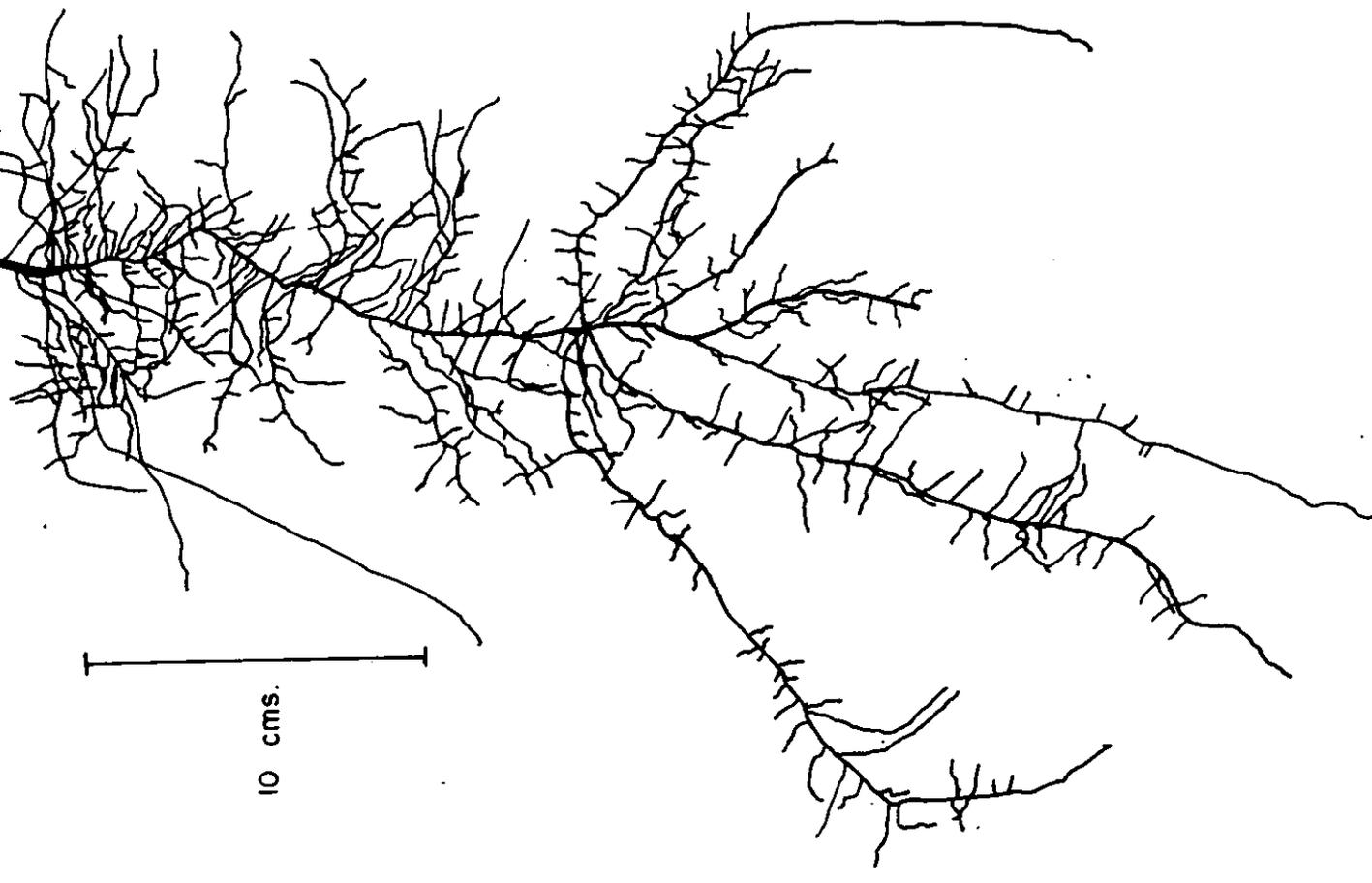
-N



10 cms.

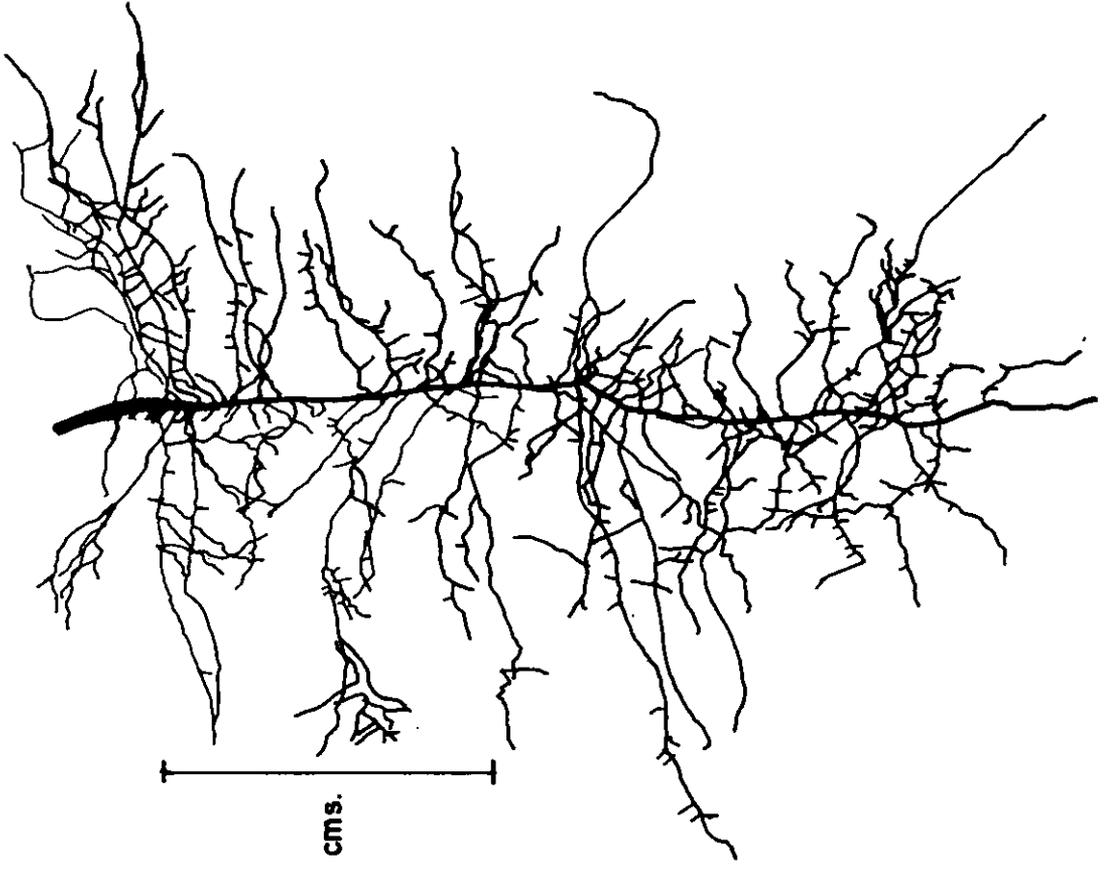
*Caesalpinia platyloba* -N

10 cms.



*Caesalpinia platyloba* +N

10 cms.



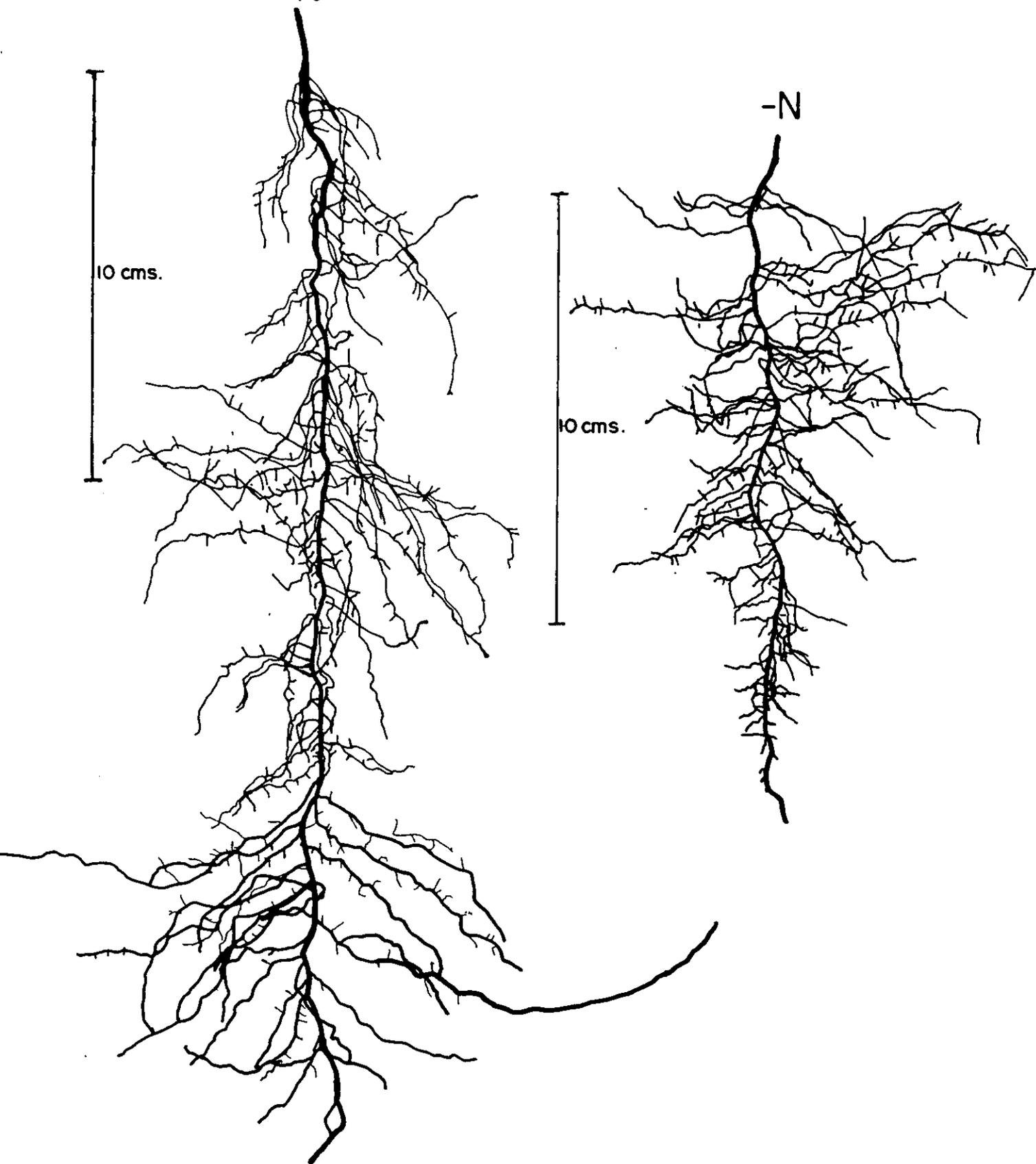
*Chloroleucon mangense*

+N

-N

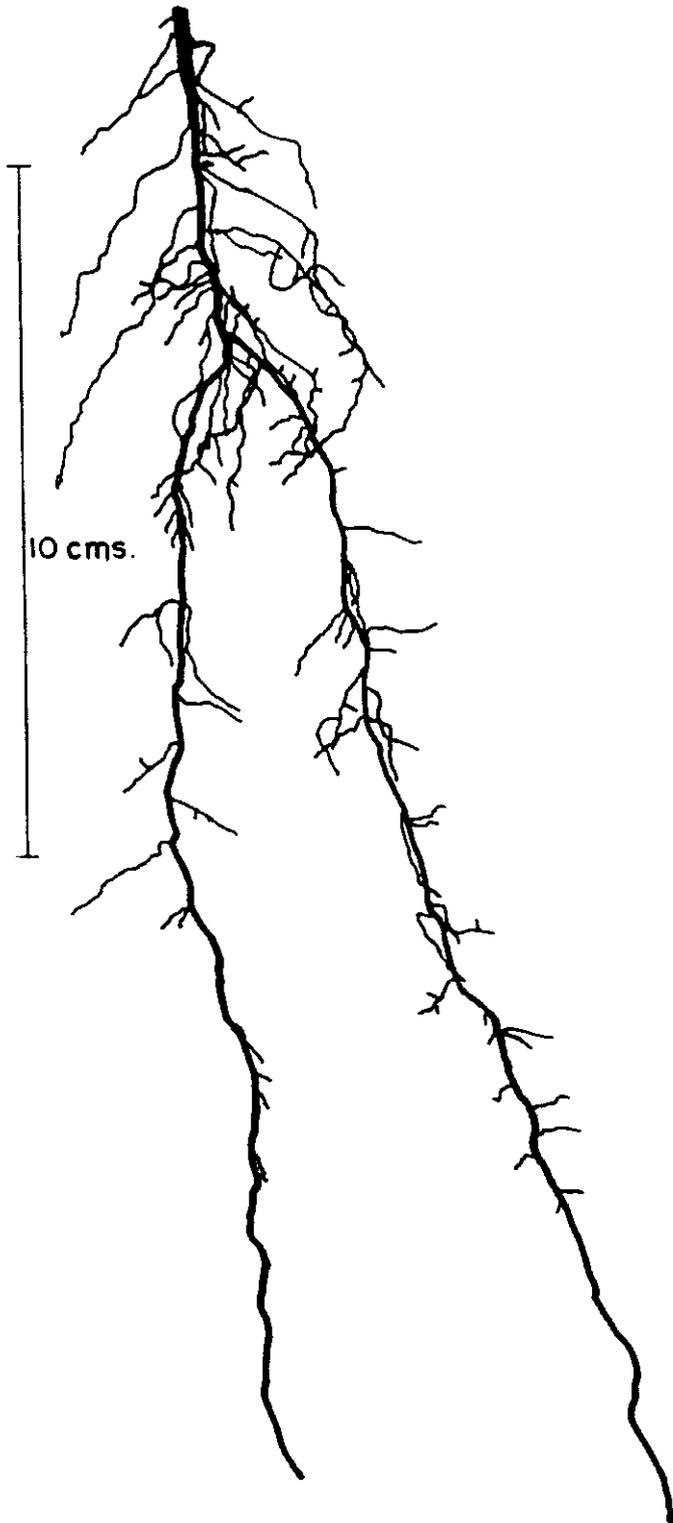
10 cms.

10 cms.

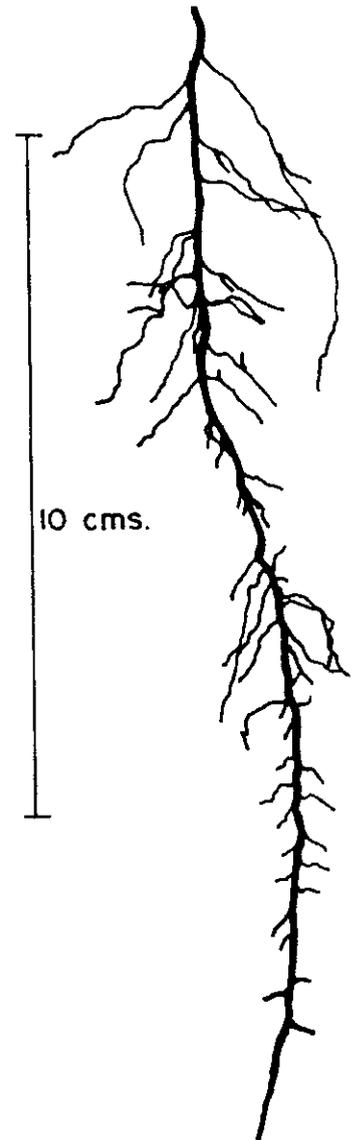


*Cordia alliodora*

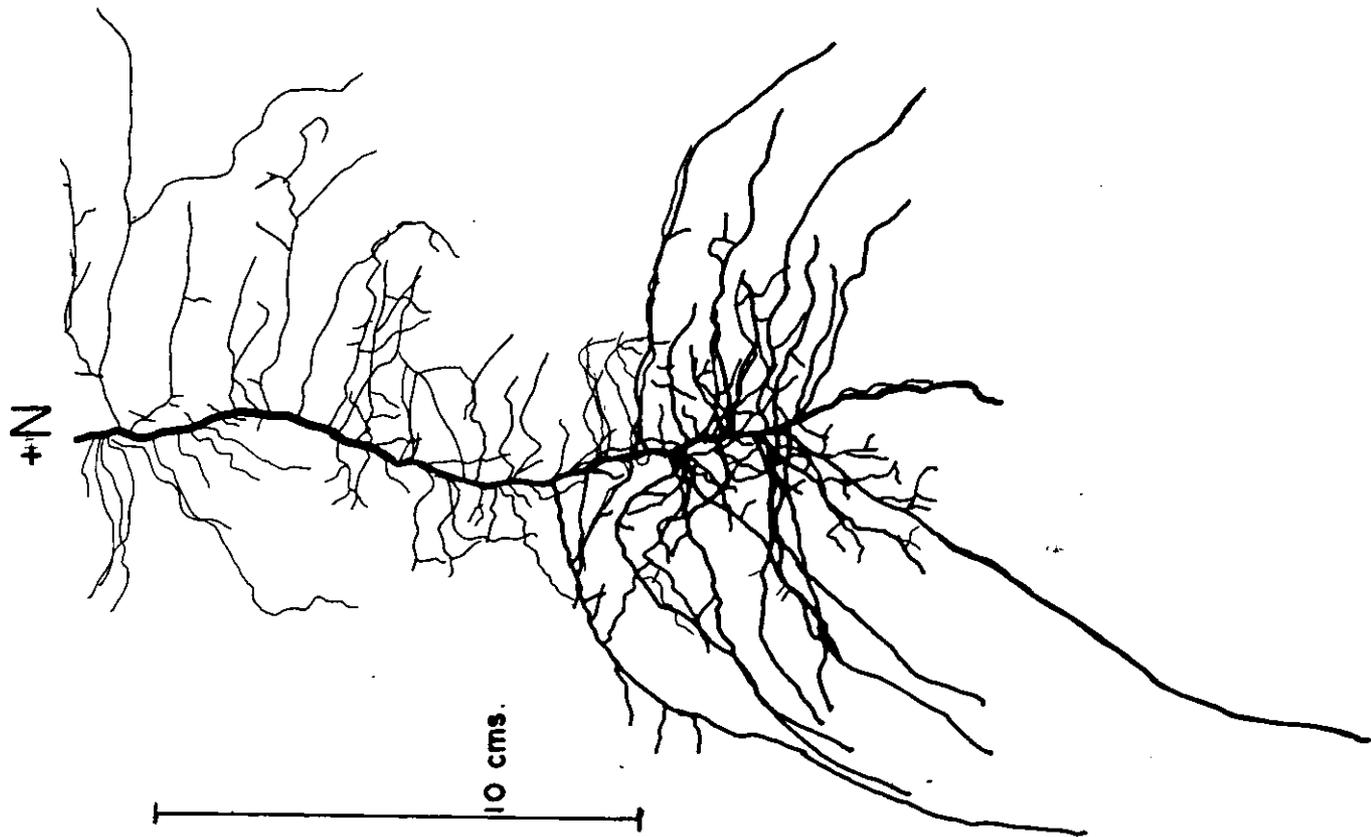
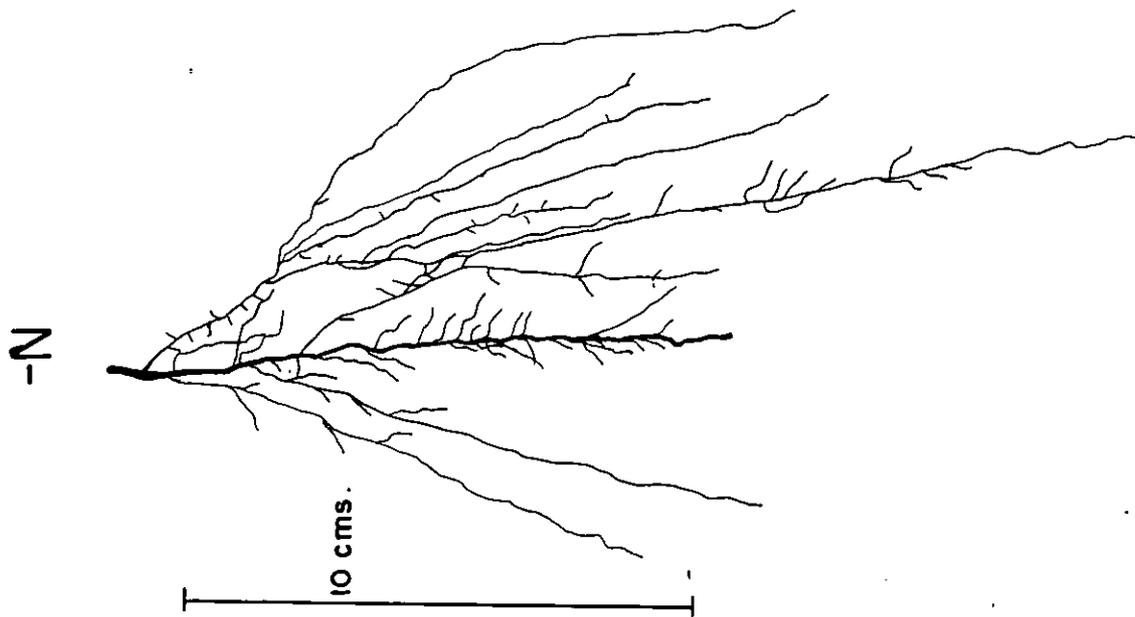
+N



-N

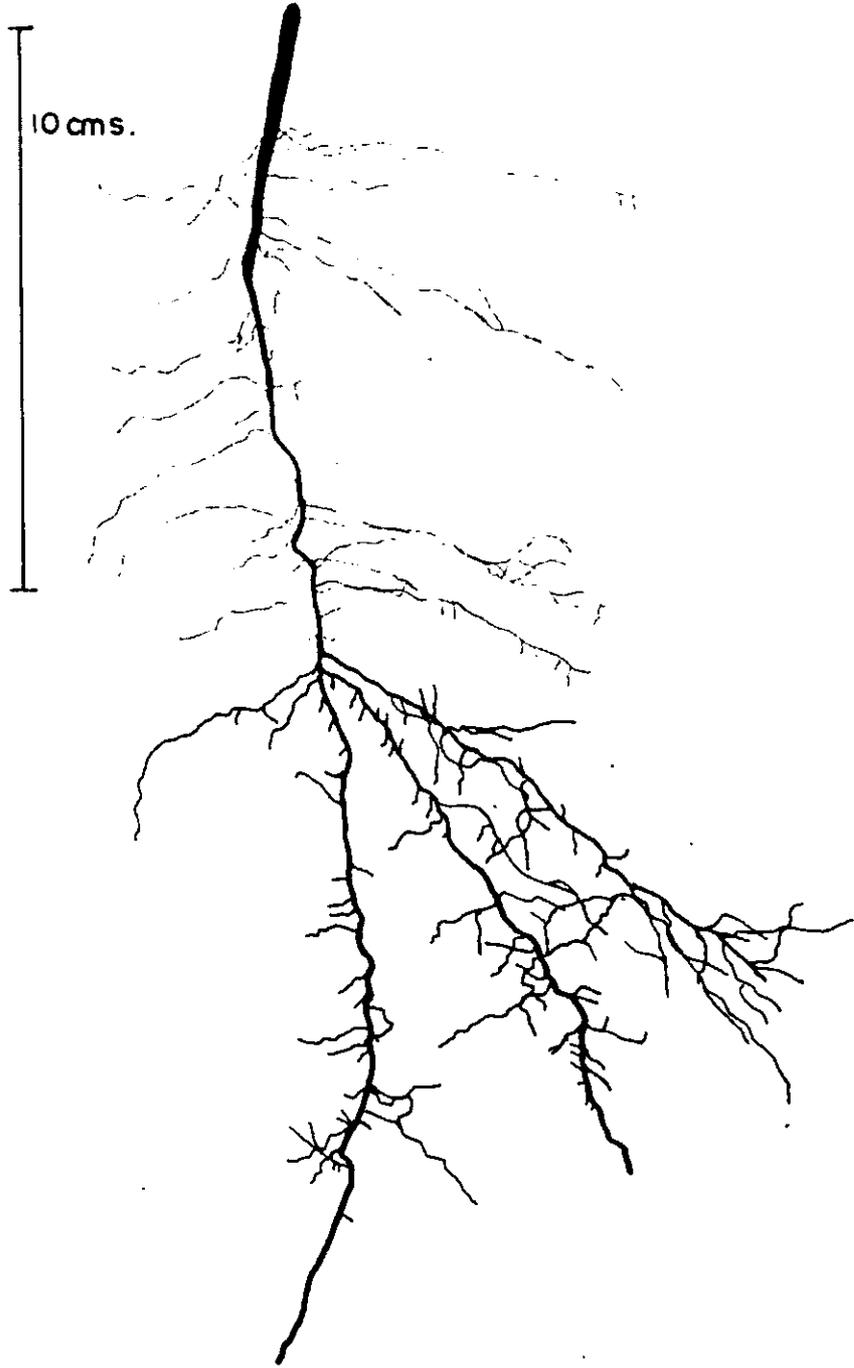


*Guazuma ulmifolia*

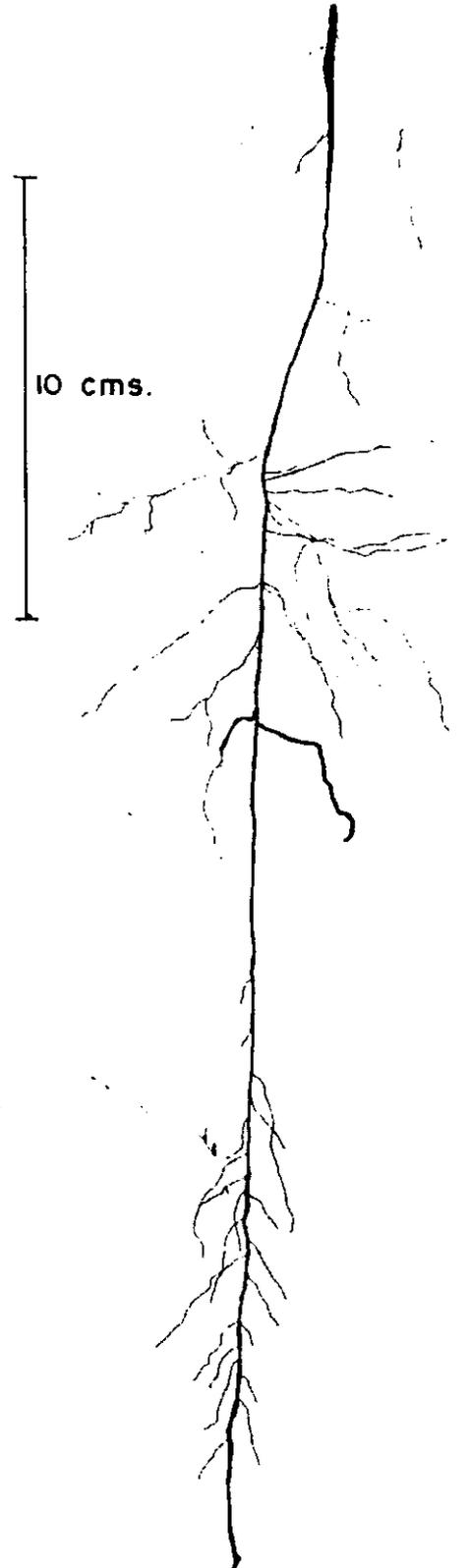


*Heliocarpus pallidus*

+N



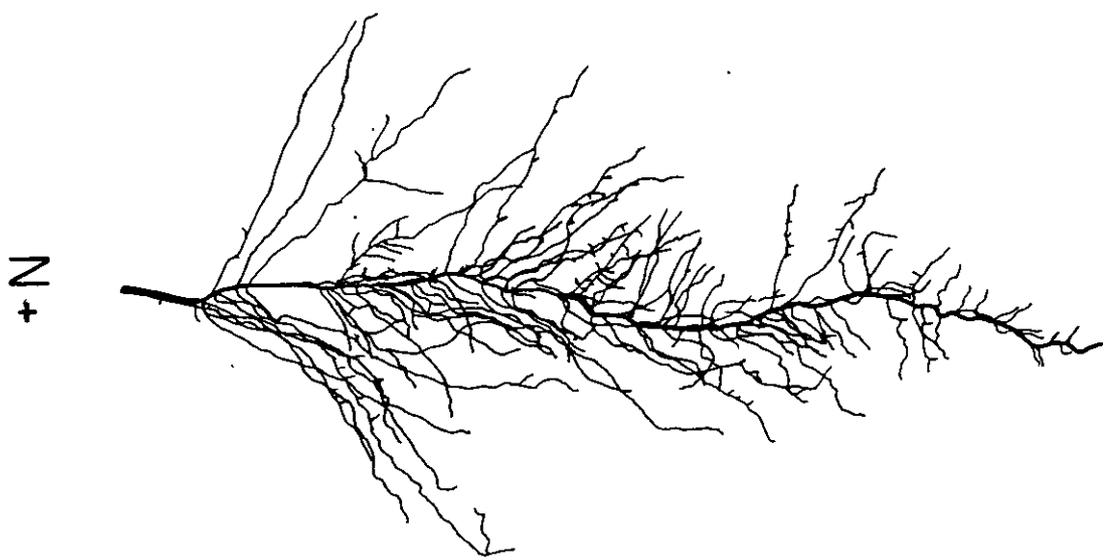
-N



*Leucaena lanceolata*

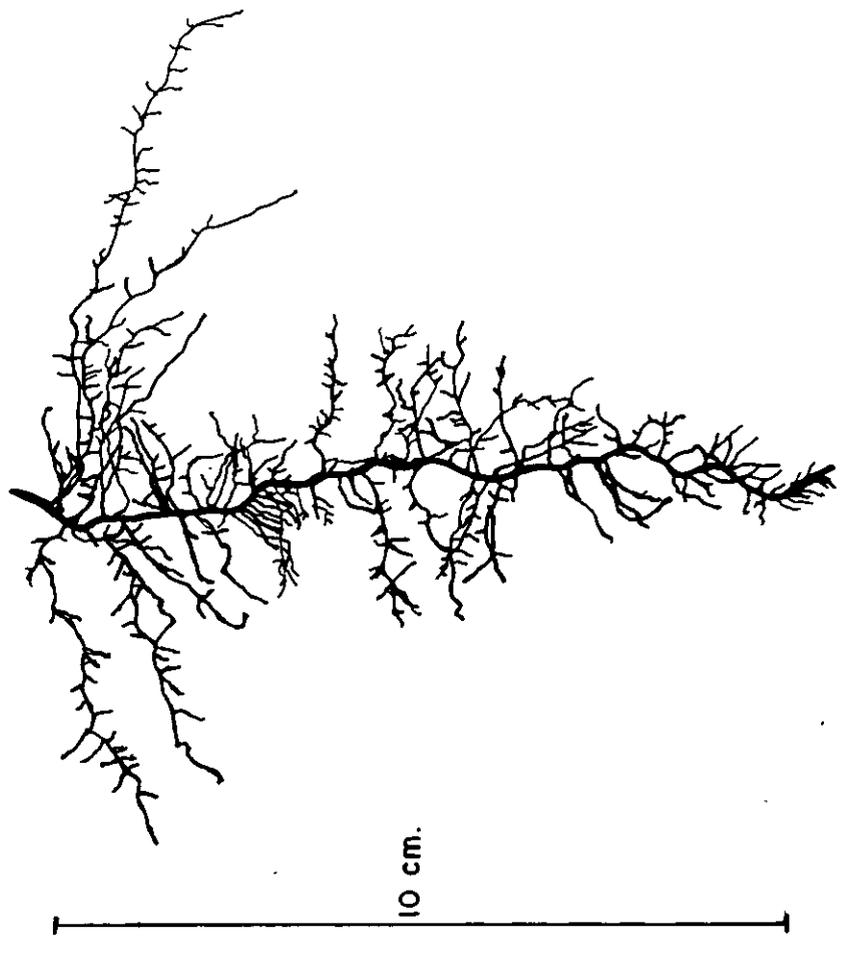


10 cms.

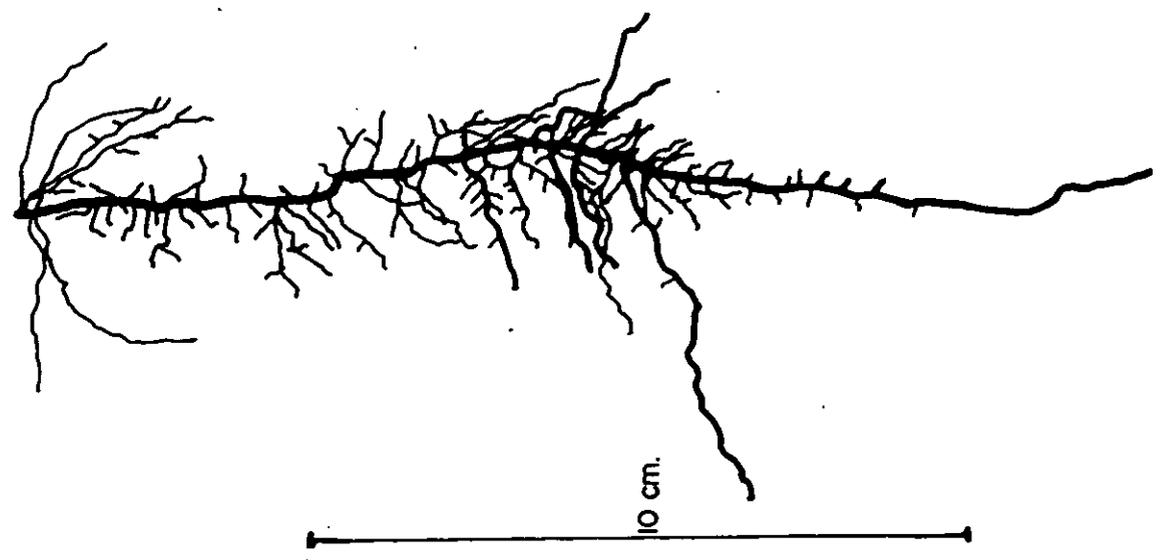


10 cms.

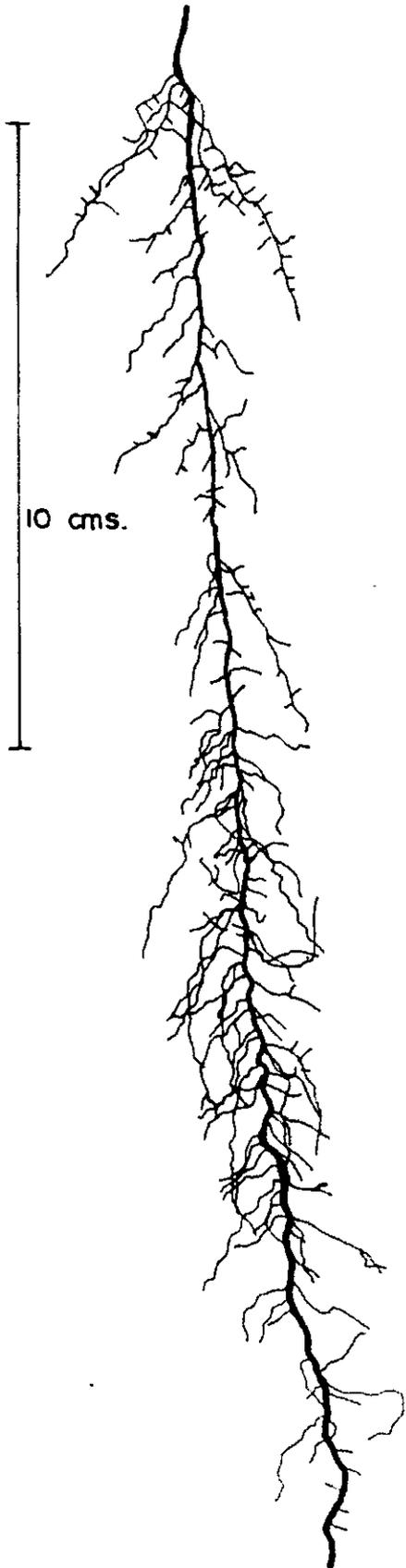
*Luehea candida* N-



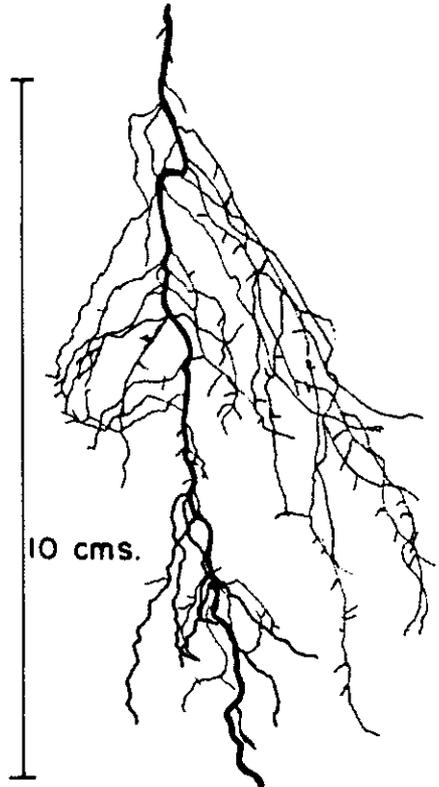
*Luehea candida* N+



+N *Mimosa sp*

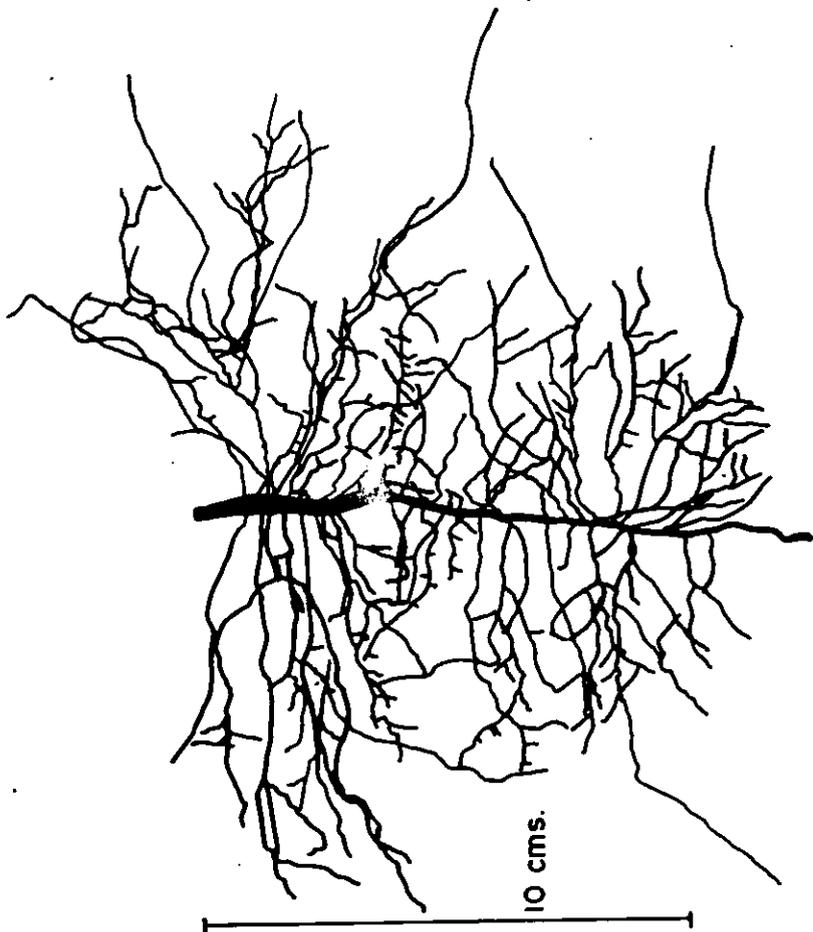


-N

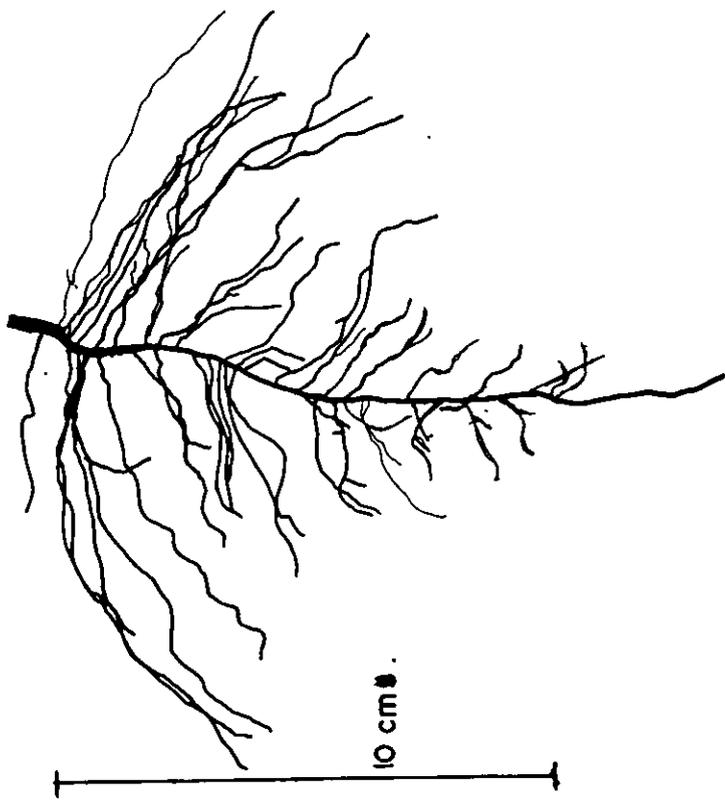


*Tabebuia chrysantha*

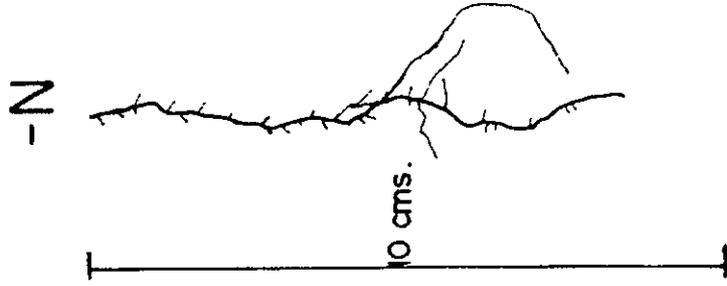
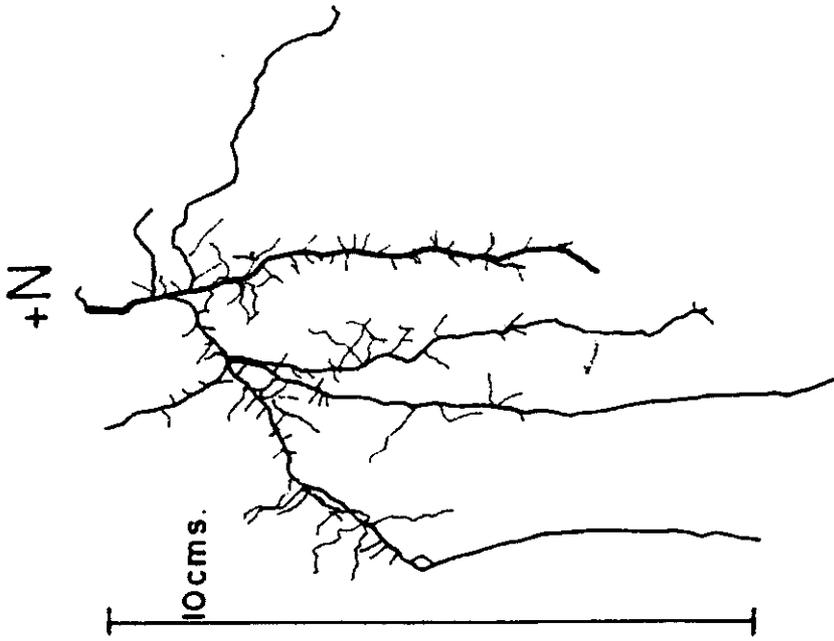
+N



-N



*Tabebuia donnell smithii*



### **3.2 ANÁLISIS DE CRECIMIENTO A LOS 40 DÍAS**

Como ya se mencionó en la sección de material y método, nuestras plántulas de 40 días de crecimiento fueron sometidas a un análisis clásico de crecimiento tanto para la planta en general, como para la parte de raíces, los parámetros que hemos calculados serán explicados con mayor detalle más adelante.

Es importante mencionar que las especies pertenecen a 17 familias diferentes, de las cuales las leguminosas tuvieron el mayor número de especies estudiadas, 17 especies, lo cual representa un 11% del total reportado para Chamela (Figura 4). La familia Bignoniaceae esta representada por 4 especies y las Polygonaceae, Boraginaceae y Tiliaceae por 2 especies cada una, mientras que las demás familias solo se representaron con una especie. Tabla 2

#### **3.2.1 Peso de la semilla ( $PS_{semilla}$ ) y Número de hojas**

Se analizaron los pesos de las semillas con y sin testa presentando una gama de 0.14 mg en *Lagrezia monosperma* (Amaranthaceae) a 1621.5 mg en *Spondias purpurea* (Anarcadiaceae) con testa, mientras que sin testa el rango fué de 0.10 mg a 421 mg para *L. monosperma* y *Recchia mexicana* (Simaroubaceae) respetivamente Tabla 2.

En las Tablas 4 y 5 se muestran los resultados de los parámetros calculados en el análisis de crecimiento clásico realizado en las 39 especies estudiadas. Iniciamos con la producción de hojas para las 39 especies siendo del rango de 2 a 43 hojas en *Coccoloba barabadensis* y *Pithecellobium dulce* respectivamente con una alta disponibilidad de nutrientes, por el contrario con baja disponibilidad de nutrientes, el rango fué de una 1 a 17 hojas para *Cordia alliodora* y *Pithecellobium dulce* respectivamente. Estos resultados mostraron diferencias significativas en 28 de 39 especies Tabla 4.

#### **3.2.2 Área foliar**

*Ipomoea wolcottiana* fué la especie que más área foliar produjo (1310.61 cm<sup>2</sup>); por el contrario, *Hintonia latiflora* presentó la menor área (8.08 cm<sup>2</sup>), ésto para el tratamiento de más nutrientes. Para el tratamiento de menos nutrientes el área foliar tuvo un rango de variación de 1.39 cm<sup>2</sup> tanto para *Hintonia latiflora* como para *Lagrezia monosperma* a 501.55 cm<sup>2</sup> en *Ipomoea wolcottiana*. En todas las especies excepto *Luehea candida* se presentaron

diferencias significativas (“t” de student  $p < 0.05$ ) entre ambos tratamientos, existiendo una tendencia a ser mayores en más nutrimentos (Tabla 4).

### **3.2.3 Proporción de área foliar PAF, Área foliar específica AFE.**

Los valores para la proporción de área foliar (PAF, Tabla 4) mostraron un incremento cuando crecen bajo una mayor disponibilidad de nutrimentos aunque solo 29 de 39 especies tuvieron diferencias significativas. Cabe mencionar que *Tabebuia donnell-smithii* y *Lagrezia monosperma* no presentaron esta tendencia ya que su valor fué mayor para nutrimentos bajos, siendo ésto más notable en *Tabebuia donnell-smithii*, pero son las dos especies que presentaron una mayor respuesta en este parámetro.

Para el área foliar específica (AFE) se observó una ligera tendencia a ser mayor en el tratamiento de más nutrimentos (+N) que en el tratamiento de menos de nutrimentos (-N), aunque la diferencia significativa se presentó en 23 de las 39 especies pero 3 de estas especies (*Ipomoea wolcottiana*, *Lagrezia monosperma* y *Tabebuia donnell-smithii*) no presentaron esta tendencia ya que sus valores fueron más altos dentro del tratamiento de nutrimentos bajos. En 7 especies no se obtuvieron diferencias significativas entre los tratamientos. (Tabla 4).

### **3.2.4 Índice del peso de las hojas (IPF), Tasa de asimilación neta (TAN)**

En el índice del peso de las hojas (IPF) se mostraron diferencias significativas en 32 de las 39 especies estudiadas. Observándose nuevamente la tendencia de ser más altos los valores bajo una alta disponibilidad de recursos (+N), excepto para *Tabebuia donnell-smithii* cuyo promedio se incrementa con limitación de nutrimentos (-N). El rango de variación obtenido para este parámetro fué de 0.243 en *Acacia angustissima* para menos nutrimentos y 0.678 en *Ruprechtia fusca* para más nutrimentos (Tabla 4).

En cuanto a la tasa de asimilación neta (TAN), solo 19 de las 39 especies estudiadas de las cuales la mayoría son leguminosas, fueron más grandes en menos nutrimentos en comparación con los de más nutrimentos, aunque solo 7 de 19 especies obtuvieron diferencias significativas entre ambos tratamientos, siendo *Albizia occidentalis* la que presenta una mayor diferencia (Tabla 4).

### **3.2.5 Biomasa**

En la Tabla 4 se muestra la biomasa producida en las 39 especies estudiadas observándose un rango de variación de 0.034 g a 7.736 g con una alta disponibilidad de

nutrimentos (+N); por el contrario, cuando crecieron con baja disponibilidad de recursos el rango de variación es de 0.004 g a 2.714 g. La diferencia más alta la presentó *Ceiba pentandra* con 5.608 g para más nutrimentos y 0.602 g para menos nutrimentos. Todas las especies excepto *Luehea candida* mostraron diferencias significativas entre los tratamientos. Siendo esta última, la única que produjo más biomasa cuando creció con baja disponibilidad de nutrimentos.

### **3.2.6 Índice de raíz/parte aérea (R/PA), Índice del peso de la raíz (IPR), Índice del peso del tallo (IPT)**

Tanto para el índice de la raíz /parte aérea (R/PA) como para el índice del peso de la raíz (IPR) que se muestran en la Tabla 5, la mayoría de las especies presentaron una clara tendencia de mayor asignación de biomasa hacia raíces en el tratamiento de menos nutrimentos. Sin embargo, se detectaron diferencias no significativas en el índice R/PA para 6 especies, mientras que en el IPR en 7 especies tampoco hubo diferencias entre los tratamientos. *Caesalpinia coriaria*, *Plumeria rubra* y *Tabebuia donnell-smithii* tuvieron el valor más alto de R/PA en el tratamiento con nutrimentos altos. Estas 2 últimas también presentaron la misma tendencia en el IPR. Es importante mencionar que cuando las plantas tienen una alta disponibilidad de nutrimentos tienden a adicionar a la parte aérea; en contraste bajo condiciones limitantes de nutrimentos, la asignación de biomasa a raíces es mucho más alta que la asignación a la parte aérea. *Acacia angustissima*, *Guazuma ulmifolia* y *Spondias purpurea* tuvieron un índice R/PA mayor a 1 en menos nutrimentos.

En el índice del peso del tallo (IPT) solo 16 de las 39 especies mostraron diferencias significativas para el tratamiento de más nutrimentos; 19 especies presentaron un valor más alto en comparación con -N, ya que en el resto de las especies (20) tendieron a presentar mayores en este último tratamiento. *Acacia farnesiana*, *Acacia* sp, *Caesalpinia sclerocarpa*, *Crescentia alata*, *Heliocarpus pallidus*, *Leucaena lanceolata*, *Recchia mexicana* y *Ruprechtia fusca* mostraron las más altas diferencias entre tratamientos.

### **3.2.7 Tasa relativa de crecimiento (TRC), Respuesta en la TRC**

Una gran parte de las especies trabajadas, excepto *Celaenodendron mexicanum*, *Luehea candida* y *Caesalpinia sclerocarpa*, mostraron diferencias significativas entre ambos tratamientos ("t" de student  $p < 0.05$ ) en la tasa de crecimiento relativo. El rango de variación obtenido para este parámetro fué de 0.027 a 0.133 g g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> lo cual representa 5 veces la diferencia entre los valores en *Coccoloba barbadensis* e *Ipomoea wolcottiana* respectivamente

en más nutrientes. Por el contrario, en menos nutrientes el rango de variación fué de 0.004 g g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en *Tabebuia donnell-smithii* a 0.108 g g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en *Ipomoea wolcottiana*. *Tabebuia donnell-smithii* presentó una respuesta muy baja en crecimiento, lo cual hace que la diferencia entre los valores de este rango sea muy grande (27 veces) y que no haya una diferencia similar en los dos tratamientos (Tabla 5).

Como un indicador de la plasticidad de las plantas hacia la disponibilidad de nutrientes, se obtuvo un cociente a partir de las TRC para +N entre la TRC para -N en las 39 especies estudiadas (Respuesta en la TRC, Tabla 4). El rango de variación mostrado fué de 0.938 a 15.11 en *Luehea candida* y *Tabebuia donnell-smithii* respectivamente, lo cual parece indicar que *Luehea candida* presenta una baja respuesta a la disponibilidad de nutrientes y que es capaz de crecer con un limitado abastecimiento de recursos, en contraste; se observa que *Tabebuia donnell-smithii* presenta una alta respuesta a los nutrientes, lo que posiblemente nos indique que con una alta disponibilidad de recursos, esta especie tienda a crecer más rápidamente.

Tabla 4. Parámetros de crecimiento para las plántulas de 40 días. Número de hojas, área foliar (cm<sup>2</sup>), proporción de área foliar (LAR cm<sup>2</sup>/g), área foliar específica (SLA cm<sup>2</sup>/g), índice del peso de las hojas (LWR) y tasa de asimilación neta (NAR g/cm<sup>2</sup>/dia<sup>-1</sup>) para las 39 especies estudiadas bajo los dos tratamientos de +N y -N. Las siglas entre paréntesis representan su abreviatura en inglés.

ESPECIE	NÚMERO DE HOJAS		ÁREA FOLIAR		PAF (LAR)		APE (SLA)		IPF (LWR)		IAN (NAR)	
	+N	-N	+N	-N	+N	-N	+N	-N	+N	-N	+N	-N
<i>Acacia angustissima</i>	10	10	30.56	3.48 ***	183.54	54.38 ***	368.13	271.87	0.499	0.243 **	0.00059	0.00106 *
<i>Acacia farnesiana</i>	23	12 ***	66.52	35.74 **	144.95	106.77 *	431.69	327.42 *	0.334	0.326	0.00075	0.00086
<i>Acacia</i> sp.	23	11 ***	59.83	23.22 ***	74.48	43.91 ***	239.16	154.21 **	0.313	0.29	0.00126	0.00163 **
<i>Abutilon</i> sp.	9	5 *	292.61	67.34 **	197.11	105.60 ***	405.1	288.16 **	0.487	0.367 ***	0.00064	0.00084 ***
<i>Amphitropium edringens</i>	15	10	149.94	34.92 ***	214.62	91.14 ***	385.16	232.83 **	0.569	0.405 *	-	-
<i>Apollonia paniculata</i>	11	6 **	45.58	5.38 **	272.61	152.10 ***	472.04	317.61 *	0.577	0.479 **	0.00045	0.00048
<i>Cassipouira coriaria</i>	18	8 *	71.94	32.53 *	118.48	87.57	322.16	247.89 *	0.36	0.357	0.00082	0.00097
<i>Caesalpinia erostachys</i>	10	6 ***	437.66	165.23 ***	152.81	102.07 ***	315.14	300.93	0.486	0.339 ***	0.00069	0.00081 *
<i>Caesalpinia platyloba</i>	6	4 **	292.06	89.99 ***	137.78	80.12 ***	250.74	179.75 **	0.551	0.447 ***	0.00079	0.00080 *
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	12	6 *	46.27	25.53 *	111.6	91.55	248.11	269.78	0.445	0.343 **	0.00069	0.0007
<i>Cela panárida</i>	9	4 **	866.48	59.86 ***	115.96	98.55 ***	330.05	295.70 *	0.474	0.333 ***	-	-
<i>Calliandron mexicanum</i>	4	4	44.22	28.39 **	134.56	105.56 **	232.18	217.43	0.615	0.509 **	-	-
<i>Chorizanthe mangrove</i>	12	5 *	40.9	17.89 **	148.41	99.60 *	466.34	330.13 *	0.332	0.301 *	0.00064	0.00075
<i>Coccoloba barbadensis</i>	2	2	20.53	9.74 **	118.97	102.05	238.78	266.09	0.525	0.418 **	-	-
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	7	5 *	263.89	71.08 ***	219.28	145.68 *	461.59	403.83	0.475	0.376 *	-	-
<i>Cordia alliodora</i>	4	1 *	13.23	4.85 **	133.76	121.43	251.54	365.02	0.523	0.397 **	-	-
<i>Cordia eleagnoides</i>	8	6	35.31	16.94 **	201.2	128.2 **	327.5	234.31 *	0.666	0.617	-	-
<i>Croton elata</i>	15	10 *	137	32.75 ***	133.82	70.77 ***	217.03	197.89 *	0.618	0.367 ***	-	-
<i>Gliricidia sepium</i>	13	10 **	1105.44	242.37 ***	193.34	118.15 ***	345.78	254.40 **	0.559	0.471 *	0.00072	0.00081
<i>Guapira macrocarpa</i>	7	6	131.42	56.68 ***	196.49	122.79 **	340.25	261.42 *	0.619	0.510 ***	0.00041	0.00049 *
<i>Guazuma urimbolia</i>	4	4	77.45	4.23 ***	221.94	137.83 *	403.16	350.08	0.55	0.382 **	-	-
<i>Heliconia pallidus</i>	26	10 *	270.51	4.01 ***	318.87	164.50 ***	515.49	312.15 ***	0.612	0.496 **	-	-
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	26	9 **	50.4	18.53 **	133.34	79.77 **	301.67	222.12 *	0.448	0.363 *	-	-
<i>Hibiscus latifolius</i>	4	2 *	8.08	1.39 ***	238.86	103.54 ***	304.33	242.64 ***	0.593	0.438 **	-	-
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	28	13 **	1310.61	501.55 **	176.64	186.52	357.99	409.96 *	0.491	0.456 *	-	-
<i>Lagotis montesperma</i>	10	3 **	30.14	1.39 ***	327.79	384.47	485.49	794.65 *	0.665	0.599	-	-
<i>Leucaena leucofolia</i>	10	5 *	53.8	18.4 *	168.35	101.64 ***	366.38	371.69	0.46	0.281 ***	0.00053	0.0007
<i>Lonchocarpus ericarioides</i>	6	5	375.95	199.96 **	145.69	128.33	296.82	283.57	0.491	0.451 *	0.00068	0.00066
<i>Luehea canaliculata</i>	3	3	8.52	7.38	114.72	86.27	279.5	241.89	0.424	0.363 *	-	-
<i>Lysiloma microphyllum</i>	13	6 *	40.52	6.19 ***	126.88	55.50 ***	301.23	170.29 **	0.424	0.324 *	0.00075	0.00099
<i>Mimosa</i> sp.	3	4	52.9	10.50 *	124.25	87.19 *	284.64	265.02	0.435	0.329 **	0.00086	0.00083
<i>Pithecolobium dulce</i>	43	17 **	134.81	50.65 *	84.95	69.68	235.08	199.5	0.355	0.349	0.00122	0.00105
<i>Plumeria rubra</i>	5	4	31.27	17.58 *	94.24	95.1	349.24	379.46	0.275	0.255	0.00097	0.00076
<i>Racoma leucocarpa</i>	6	4 **	115.92	43.75 ***	119.73	78.61 **	230.68	179.57 **	0.518	0.438 **	-	-
<i>Raprechtia fusca</i>	7	5 *	123.78	23.83 ***	227.93	183.43 *	336.3	348.15 **	0.678	0.547 **	-	-
<i>Spondias purpurea</i>	28	13 **	343.61	82.85 *	158.38	73.92 *	361.03	295.11 *	0.43	0.250 **	-	-
<i>Tabebuia chrysantha</i>	8	6 ***	157.86	55.26 ***	152.52	121.26 *	320.44	325.3	0.491	0.408 *	-	-
<i>Tabebuia donnell-smithii</i>	4	2 ***	8.7	2.22 **	134.05	342.76 **	332.01	529.82 *	0.42	0.651 *	-	-
<i>Tabebuia rosea</i>	7	5 *	57.5	26.38 *	141.52	104.30 **	304.72	251.21 *	0.5	0.446 *	-	-

Los asteriscos denotan diferencias significativas entre ambos tratamientos (\*\*t de Student) \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$ .

Tabla 5. Parámetros de crecimiento para la plantulas de 40 días. Biomasa total (gr.), índice de raíz/parte aérea (R/S), índice del peso de la raíz (RWR) índice del peso del tallo (SWR) tasa relativa de crecimiento (RGR g g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), respuesta en la TRC, para las 39 especies estudiadas bajo los dos tratamientos de +N y -N. Las siglas entre paréntesis representan su abreviatura en inglés.

ESPECIE	BIOMASA TOTAL		R/PA (R/S)		IPR (RWR)		IPT (SWR)		TRC (RGR)		RESPUESTA EN TRC	
	+N	-N	+N	-N	+N	-N	+N	-N	+N	-N	+N	-N
<i>Acacia angustissima</i>	0.164	0.063 ***	0.534	1.768 *	0.346	0.615 **	0.154	0.141	0.078	0.057 ***	1.433	
<i>Acacia farnesiana</i>	0.459	0.340 *	0.595	0.812 *	0.367	0.443 *	0.298	0.298	0.087	0.079 *	1.098	
<i>Acacia sp.</i>	0.800	0.528 **	0.540	0.738 *	0.350	0.423 **	0.336	0.286 **	0.086	0.075 **	1.13	
<i>Albizia occidentalis</i>	1.449	0.659 *	0.417	0.642 **	0.291	0.369 **	0.222	0.242	0.079	0.060 **	1.32	
<i>Amphitrygum adstringens</i>	0.685	0.423 *	0.339	0.887 *	0.247	0.437 *	0.183	0.157	0.103	0.092 **	2.05	
<i>Aplopappus paniculata</i>	0.158	0.035 *	0.354	0.577 *	0.259	0.359 *	0.164	0.161	0.112	0.077 **	1.454	
<i>Caesalpinia coriaria</i>	0.579	0.376 *	0.645	0.635	0.381	0.387	0.258	0.255	0.078	0.067 **	1.16	
<i>Caesalpinia eribacthys</i>	2.838	1.626 *	0.259	0.503 ***	0.206	0.334 ***	0.309	0.326	0.070	0.057 ***	1.234	
<i>Caesalpinia pitayoba</i>	2.132	1.151 ***	0.299	0.486 ***	0.230	0.326 ***	0.211	0.226	0.070	0.054 ***	1.281	
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	0.394	0.298	0.529	0.684 **	0.344	0.406 *	0.219	0.251 **	0.062	0.053	1.181	
<i>Celtis peltandra</i>	5.608	0.602 ***	0.228	0.552 ***	0.186	0.354 ***	0.340	0.312 *	0.111	0.053 ***	2.026	
<i>Celaenodendron maucanum</i>	0.328	0.269 *	0.259	0.432 **	0.205	0.300 **	0.180	0.189	0.034	0.029	1.187	
<i>Chorizanthe mangrove</i>	0.269	0.184 *	0.676	0.742	0.401	0.424	0.266	0.274	0.069	0.059 *	1.187	
<i>Cochlospermum vitellium</i>	0.171	0.096 **	0.449	0.598 *	0.309	0.371 *	0.166	0.210 *	0.027	0.013 ***	2.297	
<i>Cordia alliodora</i>	1.236	0.579 *	0.350	0.584 *	0.259	0.364 *	0.265	0.259	0.098	0.076 **	1.307	
<i>Cordia eleagnoides</i>	0.095	0.040 *	0.485	0.864 **	0.226	0.459 **	0.151	0.143	0.059	0.037 ***	1.629	
<i>Cordia alliodora</i>	0.177	0.133 *	0.314	0.332	0.226	0.247	0.107	0.135 *	0.049	0.043 *	1.170	
<i>Crescentia alata</i>	1.024	0.463 ***	0.278	0.649 ***	0.217	0.392 ***	0.165	0.241 **	0.095	0.074 ***	1.265	
<i>Guzmania septum</i>	5.723	2.068 **	0.233	0.462 *	0.188	0.311 *	0.252	0.218 *	0.079	0.054 ***	1.487	
<i>Guazuma macrocarpa</i>	0.669	0.461 *	0.281	0.444 ***	0.219	0.307 ***	0.161	0.182	0.054	0.044 **	1.229	
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0.349	0.035 ***	0.428	1.124 *	0.299	0.515 **	0.149	0.103	0.06	0.045 **	3.022	
<i>Heliconia pallidus</i>	0.855	0.026 ***	0.208	0.628 **	0.172	0.377 **	0.209	0.126 **	0.130	0.041 ***	3.169	
<i>Hemistylidium brasiliense</i>	0.369	0.233 *	0.614	0.935 *	0.375	0.481 *	0.176	0.155	0.088	0.077 *	1.137	
<i>Hibiscus latiflorus</i>	0.034	0.013 ***	0.322	0.599 *	0.241	0.367 *	0.166	0.193	0.059	0.036 ***	1.635	
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	7.736	2.714 **	0.225	0.319 *	0.184	0.241 *	0.325	0.303 *	0.133	0.108 **	1.225	
<i>Lagotis monosperma</i>	0.094	0.004 ***	0.241	0.393	0.192	0.267	0.142	0.132	0.132	0.052 ***	2.546	
<i>Leucaena leucodelta</i>	0.314	0.182 *	0.410	0.793 ***	0.290	0.441 ***	0.249	0.441 ***	0.072	0.061 *	1.196	
<i>Lonchocarpus ericarioides</i>	2.579	1.561 **	0.450	0.544 *	0.309	0.352 **	0.199	0.197	0.048	0.036 ***	1.345	
<i>Luehea canalis</i>	0.077	0.086	0.639	0.823 *	0.388	0.447 *	0.188	0.189	0.043	0.046	0.938	
<i>Lysiloma microphyllum</i>	0.322	0.117 *	0.619	0.859 *	0.379	0.459 *	0.196	0.215 *	0.079	0.054 *	1.44	
<i>Mimosa sp.</i>	1.528	0.743 **	0.484	0.700 ***	0.248	0.409 ***	0.316	0.261 *	0.097	0.071 *	1.356	
<i>Pithecolobium dulce</i>	0.334	0.186 *	0.357	0.557	0.323	0.357	0.322	0.293	0.063	0.045 **	1.38	
<i>Plumieria rubra</i>	0.971	0.555 **	0.239	0.412 **	0.192	0.290 **	0.289	0.504	0.065	0.051 **	1.281	
<i>Ravizola mexicana</i>	0.553	0.136 ***	0.363	0.537 *	0.261	0.345 **	0.059	0.107 **	0.032	0.018 **	1.881	
<i>Reprochilus fuscus</i>	2.030	1.150 **	0.582	1.496 ***	0.355	0.598 **	0.214	0.152 **	0.092	0.055 ***	1.69	
<i>Spondylis purpurea</i>	1.014	0.457 ***	0.481	0.735 **	0.321	0.423 **	0.188	0.169 *	0.104	0.091 **	1.145	
<i>Telboutea chrysanthia</i>	0.092	0.006 **	0.309	0.284	0.225	0.220	0.355	0.129	0.058	0.004 ***	15.11	
<i>Telboutea donnell-smithii</i>	0.404	0.260 *	0.387	0.533 **	0.278	0.346 *	0.221	0.207	0.065	0.053 *	1.233	

Los asteriscos denotan diferencias significativas entre ambos tratamientos (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$ ).

### **3.3 PARÁMETROS CALCULADOS PARA EL CRECIMIENTO DE LAS RAÍCES.**

#### **3.3.1 Longitud de raíz (LR), Área de la raíz (AR)**

Los parámetros calculados para el análisis de crecimiento de las raíces se muestran en las Tablas 6, 7 y 8. Uno de los primeros datos obtenidos fueron la longitud de las raíces (LR) en las 39 especies, los cuales mostraron una clara tendencia de ser mayores en el tratamiento de más nutrientes en comparación al tratamiento de menos nutrientes, aunque en 6 especies no hay diferencias significativas entre tratamientos. De las 39, sólo 20 especies presentaron diferencias significativas, siendo *Ceiba pentandra*, *Gliricidia sepium* y *Spondias purpurea* las que mostraron las más grandes diferencias. El rango de variación para la longitud de raíz es de 42.16 a 6678.36 cm con alta disponibilidad de nutrientes y de 5.66 a 3588.55 cm para el tratamiento de menos nutrientes en *Tabebuia donnell-smithii* e *Ipomoea wolcottiana*, respectivamente.

Otro parámetro importante obtenido para las raíces fué el área de la raíz (AR) la cual tuvo la misma tendencia que para la longitud de la raíz (LR); el rango de variación va de 3.20 a 410.01 cm<sup>2</sup> en nutrientes altos y para nutrientes bajos es de 0.45 a 202.16 cm<sup>2</sup>, ésto nuevamente en *Tabebuia donnell-smithii* e *Ipomoea wolcottiana*. En 22 de las 39 especies se presentaron diferencias significativas ("t" de student  $p > 0.05$ ) (Tabla 6). Cabe mencionar que se realizó un análisis de correlación entre el área foliar versus área de la raíz y longitud de la raíz, tanto para +N y -N. Se presentó una relación lineal entre estos parámetros; es decir, las especies que tuvieron una área foliar pequeña presentaron una AR y LR menor y viceversa en ambos tratamientos (Tabla 10).

#### **3.3.2 Peso seco de la raíz (PS<sub>raíz</sub>)**

En el peso seco de la raíz (PS<sub>raíz</sub>) de las 39 especies 23 presentaron diferencias significativas entre tratamientos, mostrando ser mayores cuando crecen en +N. *Ipomoea wolcottiana*, *Ceiba pentandra* y *Gliricidia sepium*, son las especies que presentaron un peso mayor a 1 (PS<sub>raíz</sub> > 1) dentro del tratamiento de más nutrientes; ésto significa que fueron las especies que presentaron una mayor cantidad de raíces y se observa que son las que tienen una TRC de raíz más alta (Tabla 6).

### **3.3.3 Tasa relativa de crecimiento de raíz (TRCraíz), Tasa relativa de crecimiento de longitud de raíz (TRCLR)**

Además de los parámetros calculados para raíces también se obtuvo la tasa relativa de crecimiento para éstas, basada en la biomasa de dichas raíces; se observó que tiende a ser mayor en más nutrientes en comparación a menos nutrientes, excepto para *Celaenodendron mexicanum* y *Luehea candida*, quienes presentaron una mayor longitud y área de la raíz cuando se encontraron con limitación de recursos. El rango de variación para este parámetro va de 0.051 a 0.151 g g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en *Hintonia latiflora* y *Cochlospermum vitifolium*, respectivamente, para más nutrientes, en cuanto a menos nutrientes el rango va de 0.018 a 0.141 g g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> para *Tabebuia donnell-smithii* y *Crescentia alata*. *Ceiba pentandra*, *Gliricidia sepium*, *Ipomoea wolcottian* y *Spondias purpurea*, fueron las especies que obtuvieron los valores más altos de los parámetros de longitud de la raíz y área de la raíz y estas mismas especies, incluyendo a *Cochlospermum vitifolium*, son las que mostraron un rápido crecimiento de la raíz con un intervalo de 0.109 a 0.151 g g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en menos y más nutrientes respectivamente. De las 39 especies solo 16 presentaron diferencias significativas siendo esto más notable en *Cordia alliodora* y *Lagrezia monosperma* (Tabla 6).

Otra TRC analizada fué la de la longitud de la raíz (TRCLR), en donde sólo 20 especies de las 39 mostraron diferencias significativas; se observó una ligera tendencia a ser más altos los valores cuando crecen con recursos altos, aunque hay 5 especies que no siguen esta tendencia ya que sus valores son mayores en menos nutrientes, pero no se observan diferencias significativas entre los tratamientos. Cabe mencionar que en este parámetro se presentaron los valores más altos, en las especies de *Ruprechtia fusca* (0.044 cm cm<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) con poca disponibilidad de nutrientes y en *Ipomoea wolcottiana* (0.202 cm cm<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) en el tratamiento de más nutrientes (Tabla 6). Nuevamente se observó que las especies que tienen una mayor longitud de raíz tienden a presentar una TRC muy alta.

### **3.3.4 Coeficiente alométrico raíz - parte área (K)**

El balance de crecimiento entre la parte subterránea (raíz) y la parte aérea (shoot) de las plántulas se analizó por medio del coeficiente alométrico raíz - parte aérea (K). De todas las especies solo 35 mostraron diferencias significativas. En más nutrientes 24 de las 39 especies obtuvieron un valor mayor a 1 lo cual nos indica que la raíz creció más que la parte aérea, siendo *Coccoloba barbadensis* la que obtuvo el valor más alto (4.885); el resto de las especies presentaron un promedio menor que 1, por lo que podemos suponer que creció más la parte aérea, excepto en *Plumeria rubra*, la cual obtuvo una K= 0.904, muy cercana a 1, por lo

que se piensa que hubo un balance en el crecimiento de ambas partes de la plántula (raíz - parte aérea). En cuanto al tratamiento de menos nutrimentos se observó que son mayores en comparación al tratamiento anterior. De todas las especies 34 mostraron valores mayores a 1, con lo que suponemos que hubo un mayor crecimiento en la parte subterránea (raíz) en comparación a la parte aérea. *Coccoloba barbadensis* nuevamente presenta el valor más alto para este parámetro (44.707). *Guapira macrocarpa*, *Lagrezia monosperma*, *Leucaena lanceolata*, *Lonchocarpus eriocarinalis* y *Mimosa* sp tuvieron una K menor a 1, lo que indica que en estas especies la parte aérea tuvo mayor crecimiento que la raíz (Tabla 6).

### **3.3.5 Índice de área foliar vs área de la raíz (AF/AR), Longitud de raíz vs área foliar (LR/AF), Longitud específica de raíz (LER)**

En la Tabla 7 se muestra el índice AF/AR, el cual compara el área foliar producida con respecto al área de la raíz. Se observó que de todas las especies 32 de ellas mostraron diferencias significativas. Cuando las plántulas crecieron bajo una gran disponibilidad de nutrimentos este índice se incrementó en comparación a cuando crecieron en menos nutrimentos, excepto, en *Plumeria rubra* que se incremento bajo el tratamiento de menos nutrimentos. En el tratamiento de más nutrimentos todas las especies, excepto *Luehea candida*, tuvieron valores mayores que 1, lo que hace pensar que hubo un mayor crecimiento de área foliar con respecto al área de la raíz, mientras que en menos nutrimentos de las 39 especies 20 fueron mayores que 1 y 16 especies menores que 1. *Pithecellobium dulce*, *Ruprechtia fusca* y *Tabebuia rosea* obtuvieron un índice muy cercano a la unidad con lo que se asume que tuvieron un crecimiento similar tanto en área foliar como en área de la raíz.

Para la longitud de la raíz versus el área foliar (LR/AF  $\text{cm}^{-1}$ ), solo 33 especies de las 39 presentaron diferencias entre los tratamientos, mostrando una clara tendencia a incrementarse cuando crecieron con menos nutrimentos, excepto en *Plumeria rubra* que presentó una tendencia inversa a ser mayor para más nutrimentos. El rango de variación observado para este parámetro fué de 2.72  $\text{cm}^{-1}$  en *Celaenodendron mexicanum* cuando crecen con una alta disponibilidad de recursos y de 78.70  $\text{cm}^{-1}$  para *Acacia angustissima* con recursos limitados (Tabla 7)

Para la longitud específica de raíz, se apreció un ligero incremento dentro del tratamiento de menos nutrimentos en 23 especies y el resto de éstas mostraron un tendencia inversa a la anterior, siendo *Lagrezia monosperm* la que obtuvo una mayor respuesta en más nutrimentos (15957.96  $\text{cm}/\text{gr}$ ) y en menos nutrimentos (49867.55  $\text{cm}/\text{gr}$ ) y por el contrario para *Celaenodendron mexicanum* se observó una respuesta muy baja de 1502.17 a 1579  $\text{cm}/\text{gr}$

en más y menos nutrientes, respectivamente. Cabe mencionar que solo 8 especies de las 39 mostraron diferencias significativas (Tabla 7).

### **3.3.6 Diámetro de raíz, Volumen de la raíz.**

El diámetro de la raíz mostró una ligera tendencia a ser mayores bajo una alta disponibilidad de nutrientes aunque solo *Acacia farnesiana*, *Celaenodendron mexicanum*, *Guazuma ulmifolia*, *Ipomoea wolcottiana*, *Ruprechtia fusca* y *Tabebuia chrysanta* mostraron diferencias significativas entre ambos tratamientos. El rango de variación obtenido para este parámetro fue de 0.015 para *Lagrezia monosperma* en más nutrientes a 0.033 en *Coccoloba barbadensis* para menos nutrientes (Tabla 7).

Para el volumen de la raíz, se observa que sus valores tienden a incrementarse ligeramente cuando crecen con una alta disponibilidad de nutrientes, aunque solo 19 de las 39 especies presentaron diferencias significativas. El rango de variación registrado para plántulas cuando crecen bajo nutrientes altos es de 0.02 a 2.007 cm<sup>3</sup> en *Tabebuia donnell-smithii* e *Ipomoea wolcottiana* respectivamente, por el contrario cuando crecen con limitación de nutrientes el rango va de 0.003 a 1.041 cm<sup>3</sup> en *Tabebuia donnell-smithii* y *Gliricidia sepium* (Tabla 8).

### **3.3.7 Índice de la Longitud de raíz vs volumen de raíz (LR/VOLR), Densidad del tejido radicular (DTR), Densidad de raíz en la Maceta.**

En la Tabla 8 también se muestran el índice de la LR/VOLR; los datos mostraron una pequeña tendencia a incrementarse cuando las plántulas crecieron con poca disponibilidad de nutrientes, aunque en sólo 6 especies se obtuvieron diferencias significativas. El rango de variación establecido fue de 1771.28 cm cm<sup>-3</sup> con recursos altos en *Cochlospermum vitifolium* a 6715.41 cm cm<sup>-3</sup> en *Acacia* sp para el tratamiento de menos nutrientes.

En cuanto a la densidad del tejido radicular (Tabla 8) de todas las especies sólo 10 presentaron diferencias significativas. De 39 especies 21 mostraron un valor ligeramente mayor en menos nutrientes; para el resto de las especies sucede lo contrario cuando crecen bajo alta disponibilidad de recursos. El rango de variación que se estableció para este parámetro fue de 0.328 a 1.813 g cm<sup>-3</sup> en *Guazuma ulmifolia* y *Lonchocarpus eriocarinalis* en más nutrientes; en contraste, en menos nutrientes fue de 0.099 a 2.055 g cm<sup>-3</sup> en *Lagrezia monosperma* y *Celaenodendron mexicanum*. También pudimos observar que las especies que presentaron un RGR alto (*Guazuma ulmifolia* y *Lagrezia monosperma*) mostraron valores

bajos de la DTR en cambio *Lonchocarpus eriocarinalis* y *Celaenodendron mexicanum*, que tienen una TRC baja, obtuvieron los valores más altos.

El último parámetro calculado para el análisis de raíces fué la densidad que tuvieron las raíces en la maceta, la cual tenía un volumen de 8000 cm<sup>3</sup> de arena silica pura; se aprecia que es mayor en el tratamiento de más nutrientes, aunque sólo 20 especies presentaron diferencias significativas. *Tabebuia donnell-smithii* presenta el rango de variación más pequeño para ambos tratamientos (0.005 cm cm<sup>-3</sup> en más nutrientes y 0.001 cm cm<sup>-3</sup> en menos nutrientes), mientras que *Ipomoea wolcottiana* presenta el valor más alto (0.835 y 0.449 cm cm<sup>-3</sup> para más y menos nutrientes respectivamente) (Tabla 8).

Tabla 6. Parámetros de crecimiento de raíces para las plántulas de 40 días. Longitud de raíz (cm), área de la raíz (cm<sup>2</sup>), peso de la raíz (gr.), tasa relativa de crecimiento en raíz (g g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), tasa de crecimiento relativa de la LR (cm cm<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), coeficiente alométrico raíz - tallo (K) para las 39 especies estudiadas bajo los tratamientos de +N y -N.

ESPECIE	LONG DE LA RAIZ		AREA DE LA RAIZ		PS raíz		TRC DE RAIZ		TRC DE LR		K	
	+N	-N	+N	-N	+N	-N	+N	-N	+N	-N	+N	-N
<i>Acacia angustissima</i>	292.90	231.47	16.12	12.90	0.056	0.038 **	0.107	0.115	0.1274	0.119 **	0.836	3.354 *
<i>Acacia farnesiana</i>	713.83	940.56	47.30	48.60	0.168	0.152	0.118	0.123	0.144	0.153	0.819	1.769 ***
<i>Acacia</i> sp.	1063.15	1057.05	58.15	49.10	0.279	0.225	0.109	0.109	0.141	0.143	0.779	1.703 ***
<i>Albizia occidentalis</i>	1434.49	900.67 *	81.85	53.62 *	0.416	0.248 **	0.108	0.117	0.169	0.156 *	0.871	2.209 ***
<i>Amphiterygium edstringens</i>	637.40	408.61	43.98	28.45	0.176	0.189	0.119	0.117	0.14	0.138	1.176	1.525 *
<i>Apocynopsis paniculata</i>	253.36	83.44 *	18.87	5.25 *	0.038	0.012 *	0.109 *	0.139	0.128	0.104 **	0.672	1.611 **
<i>Caesalpinia coriaria</i>	712.16	550.26	41.66	30.06 *	0.213	0.146 *	0.112	0.122	0.161	0.154	1.825	1.99
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	1846.58	1112.64 *	100.48	64.68 *	0.571	0.343	0.092	0.093	0.174	0.139 *	1.407	1.837
<i>Caesalpinia platyloba</i>	1239.87	939.34	92.57	67.48	0.487	0.375 *	0.111 *	0.119	0.174	0.171	1.822	2.423 ***
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	422.96	337.01	25.10	19.08	0.133	0.119	0.095	0.095	0.12	0.113	1.789	2.179 *
<i>Caiba pentandra</i>	3735.73	919.22 ***	298.42	72.91 ***	1.046	0.213 **	0.109 **	0.149	0.194	0.158 ***	1.39	2.447 **
<i>Calceolodendron mexicanum</i>	102.01	124.14	7.43	7.87	0.067	0.08	0.095	0.091	0.107	0.113	3.221	4.829 *
<i>Chloroleucon mersense</i>	457.20	282.37	23.96	13.99 *	0.108	0.077 *	0.103	0.113	0.136	0.128	1.425	2.213 *
<i>Coccoloba barbaensis</i>	170.97	98.60 *	14.65	10.20 *	0.053	0.036 *	0.082	0.093	0.119	0.104 *	4.885	44.71 ***
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	1475.31	810.74 *	96.09	50.03 **	0.321	0.193 *	0.151	0.151	0.172	0.155 *	1.645	2.138 *
<i>Cordia alliodora</i>	128.32	58.77 *	8.32	3.33 *	0.031	0.018 *	0.093	0.112	0.121	0.103 *	1.106	4.297 **
<i>Cordia eleagnoides</i>	196.89	210.53	10.51	10.69	0.039	0.032	0.111	0.116	0.143	0.145	1.422	3.106 ***
<i>Croscantia alata</i>	868.97	928.77	48.49	48.91	0.223	0.183 *	0.141	0.148	0.176	0.178	0.862	2.243 ***
<i>Gairicidia sepium</i>	3773.47	2089.95 ***	289.62	165.27 ***	1.064	0.621 **	0.136	0.148	0.2	0.184 *	1.049	3.088 **
<i>Guajira macrocarpa</i>	500.52	456.37	35.29	30.91	0.147	0.141	0.101	0.101	0.138	0.136	1.081	-0.22 ***
<i>Guazuma ulmifolia</i>	523.64	171.83 *	43.96	10.43 *	0.105	0.019 ***	0.088 **	0.133	0.151	0.112 *	1.374	4.236 *
<i>Heliconia peltata</i>	1356.12	95.85 **	77.59	5.81 **	0.133	0.008 **	0.147	0.085 **	0.147	0.127 ***	0.764	2.859 ***
<i>Heliconia peltata</i>	906.39	578.14	47.27	29.86	0.146	0.113	0.111	0.115	0.194	0.137	0.644	1.722 ***
<i>Heliconia peltata</i>	87.93	57.19 **	5.52	3.29 *	0.008	0.005 *	0.038 *	0.051	0.135	0.124 *	0.426	1.117 **
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	6678.36	3588.55 *	410.01	202.16 *	1.438	0.643	0.144	0.148	0.202	0.177 **	1.106	1.214 **
<i>Lagotis monosperma</i>	270.71	55.61 **	12.80	2.72 **	0.017	0.001 **	0.118	0.045 ***	0.159	0.119 **	0.862	0.828
<i>Leucaena lanceolata</i>	447.10	473.89	22.49	24.18	0.09	0.08	0.109	0.109	0.139	0.142	0.877	-0.247 ***
<i>Lonchocarpus eriocarpalis</i>	1464.36	1465.74	95.46	91.14	0.797	0.549 *	0.118	0.118	0.167	0.168	1.592	-0.208 ***
<i>Luehea canalicata</i>	161.34	203.75	10.22	11.60	0.03	0.038	0.068	0.075	0.121	0.125	1.037	2.139 ***
<i>Lysiloma microphyllum</i>	503.52	186.54 *	31.36	11.96 *	0.118	0.054 *	0.104 *	0.123	0.159	0.136 *	1.807	2.546 ***
<i>Mimosa</i> sp.	512.51	261.24	29.77	15.09	0.089	0.048	0.109	0.096	0.143	0.132	0.623	-0.096 ***
<i>Pithecolobium dulce</i>	1296.14	853.40 *	79.41	52.60 *	0.475	0.267 **	0.131 *	0.146	0.182	0.171 *	1.462	3.829 ***
<i>Plumiera rubra</i>	304.68	140.05 **	21.36	9.01 **	0.088	0.044 *	0.084 *	0.102	0.137	0.115 *	0.904	1.865 **
<i>Ricotia mexicana</i>	635.57	458.43	41.43	30.38	0.188	0.162	0.100	0.096	0.152	0.145	1.918	5.976 **
<i>Reprochilus fusca</i>	754.79	330.42 *	51.76	20.67 *	0.143	0.05 *	0.133	0.133	0.154	0.144 ***	0.838	2.397 **
<i>Spondias purpurea</i>	3272.10	1210.23 ***	208.69	75.84 ***	0.665	0.32	0.140	0.139	0.187	0.16 **	0.773	2.379 ***
<i>Tabebuia chrysanthia</i>	493.89	350.25 *	41.02	25.83 *	0.32	0.193 **	0.121 *	0.133	0.165	0.155	1.373	2.379 **
<i>Tabebuia donnell smithii</i>	42.16	5.66 *	3.20	0.45 **	0.013	0.001 *	0.071	0.071	0.095	0.052 **	1.367	1.429
<i>Tabebuia rosea</i>	456.66	370.95	30.33	22.37	0.113	0.09	0.101	0.107	0.141	0.133	1.849	2.328 ***

Los asteriscos denotan diferencias significativas entre ambos tratamientos ("t" de Student) \*P < 0.05, \*\*P < 0.01, \*\*\*P < 0.001.

Tabla 7. Parámetros de crecimiento de raíces para las plántulas de 40 días. Índice de área foliar/área de la raíz, índice longitud de raíz/ área foliar (cm<sup>-1</sup>), longitud específica de raíz (SRL cm/gr.), diámetro de la raíz (cm) para las 39 especies estudiadas bajo los tratamientos de +N y -N. Las siglas entre paréntesis representan las siglas en inglés.

ESPECIE	AF/AR		LR/AF		LER (SRL)		DIÁMETRO DE LA RAÍZ	
	+N	-N	+N	-N	+N	-N	+N	-N
<i>Acacia angustissima</i>	1.75	0.273 **	12.72	78.70 *	5514.06	6211.81	0.017	0.018
<i>Acacia farnesiana</i>	1.645	0.754 *	10.21	26.73 **	3871.28	6271.96 **	0.02	0.016 **
<i>Acacia sp.</i>	1.107	0.478 **	15.54	46.24 **	3410.22	4794.45 *	0.018	0.015
<i>Abizia occidentalis</i>	3.202	1.266 *	6.57	13.72 **	3718.62	3652.23	0.018	0.019
<i>Amphiterygium edstringens</i>	3.505	1.225 ***	4.22	13.12 *	3879.46	2547.41 *	0.021	0.022
<i>Apollinnesia paniculata</i>	2.79	1.084 *	6.16	16.58 *	6123.08	6858.98	0.022	0.019
<i>Caesalpinia coraria</i>	1.731	1.123	11.76	16.66 *	3381.64	3761.3	0.019	0.017
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	4.592	2.605 *	4.63	6.76	3309.12	2052.16	0.017	0.018
<i>Caesalpinia platycoca</i>	3.718	1.341 **	3.68	10.45 ***	2156.97	2540.24	0.024	0.023
<i>Caesalpinia sobocarpa</i>	1.767	1.428	10.29	12.88	3183.48	2795.44	0.019	0.018
<i>Celaiba penlandra</i>	2.856	0.622 ***	4.39	21.19 **	3593.73	4308.71 *	0.026	0.025
<i>Celaenodendron meucanum</i>	5.368	2.893 *	2.72	5.64 **	1502.17	1579	0.023	0.020 **
<i>Chloroleucon mangense</i>	1.977	1.338 *	9.14	15.90 *	3570.47	3632.34	0.016	0.015
<i>Coccoloba barbadensis</i>	1.119	0.498 *	11.78	20.38 *	3262.00	2783.59	0.021	0.033
<i>Cochlospermum velibolum</i>	2.755	1.530 **	5.68	9.92 **	4740.08	4225.27	0.027	0.019
<i>Cordia alliodora</i>	1.019	0.413 *	14.73	56.66 *	4018.26	3303.84	0.019	0.018
<i>Cordia elaeagnoides</i>	3.088	1.164 **	6.28	17.56 **	5004.81	6532.16	0.017	0.016
<i>Crescentia alata</i>	2.655	0.595 **	7.34	33.17 *	4038.59	5112.49 *	0.018	0.016
<i>Guiracia septum</i>	3.664	1.462 ***	3.89	9.01 **	3734.43	3427.45	0.025	0.025
<i>Guajira microcarpa</i>	3.296	1.391 ***	4.39	10.76 ***	3426.8	3236.01	0.022	0.022
<i>Guazuma ulmifolia</i>	1.577	0.453 *	11.41	44.01 **	5536.69	8343.49 *	0.026	0.020 **
<i>Heliconia patibolus</i>	1.054	0.494 **	6.80	39.40 *	10558.58	11427.69	0.016	0.019
<i>Heimerostyrium brasiletto</i>	3.077	0.621 ***	18.31	31.69 *	6533.67	5132.94	0.018	0.016
<i>Hintonia latiflora</i>	1.489	0.226 *	20.25	78.39 ***	10826.16	12075.26	0.019	0.018
<i>Ipomoea woottoniana</i>	3.168	2.571 *	5.23	7.16 *	5052.52	5539.33	0.019	0.017 *
<i>Lagrotia monosperma</i>	2.771	0.459 *	9.87	48.04 *	15957.96	49867.55 *	0.015	0.016
<i>Leucaena leucocata</i>	2.242	0.747 ***	9.25	25.87 ***	5321.24	5819.26	0.016	0.016
<i>Leucocarpus eriocarpalis</i>	4.288	2.367 *	3.79	7.52 *	1798.19	2625.52 *	0.02	0.019
<i>Luehea candida</i>	0.636	0.445	32.92	43.63	5433.37	5142.33	0.019	0.018
<i>Lysitoma microphyllum</i>	1.305	0.529 ***	12.39	31.01 **	4163.56	3637.61	0.019	0.02
<i>Mimosa sp.</i>	1.743	0.721 *	10.86	25.77 **	5253.39	5395.11	0.02	0.018
<i>Pithecolobium dulce</i>	1.628	0.992 *	11.35	16.79 *	2745.73	3196.33	0.019	0.02
<i>Plumeria rubra</i>	1.306	2.027	11.25	9.22	3577.25	2973.6	0.022	0.021
<i>Racchia meucana</i>	2.93	1.462 **	5.50	10.71 **	3350.7	2878.42	0.02	0.021
<i>Ruprechtia fusca</i>	2.205	0.996 *	6.99	16.96 **	6015.59	7959.98	0.021	0.019 *
<i>Spondias purpurea</i>	1.475	1.145	15.10	14.53	4438.52	1786.19	0.02	0.02
<i>Tabebuia chrysanthra</i>	3.873	2.055	4.07	6.68 *	1594.55	1833.61	0.026	0.023 *
<i>Tabebuia donnell smithii</i>	2.102	2.154	6.64	10.25	2839.85	3799.11	0.028	0.025
<i>Tabebuia rosae</i>	1.723	0.957 ***	8.97	17.43 **	4080.75	4029.13	0.02	0.019

Los asteriscos denotan diferencias significativas entre ambos tratamientos ("t" de Student) \*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001.

**Tabla 8.** Parámetros de crecimiento para raíces en las plántulas de 40 días. Volumen de la raíz ( $\text{cm}^3$ ), Índice de fineza (LR/VOLR  $\text{m}/\text{cm}^3$ ), densidad de tejido radicular (Root tissue density RTD  $\text{g}/\text{cm}^3$ ), longitud de la raíz/volumen de suelo (densidad de la raíz en la maceta  $\text{cm}^{-2}$ ) para las 39 especies estudiadas bajo los tratamientos de +N y -N. Las siglas entre paréntesis representan su abreviatura en inglés.

ESPECIE	VOL DE LA RAÍZ		LR/VOLR		DTR (RTD)		DENSIDAD	
	+N	-N	+N	-N	+N	-N	+N	-N
<i>Acacia angustissima</i>	0.076	0.057 *	4105.04	4086.81	0.746	0.666	0.039	0.029
<i>Acacia farnesiana</i>	0.215	0.200	3017.24	4648.95 **	0.777	0.749	0.081	0.117
<i>Acacia</i> sp.	0.241	0.190	3962.98	6715.41	1.164	1.318	0.118	0.132
<i>Albizia occidentalis</i>	0.401	0.256 *	3741.03	3637.29	1.012	0.966	0.19	0.113 *
<i>Amphiterygium adstrigens</i>	0.242	0.158	2711.45	2584.01	0.723	1.173	0.079	0.051
<i>Aplopappus paniculata</i>	0.084	0.027 *	2749	3691.84	0.454	0.563	0.027	0.010 *
<i>Caesalpinia coriaria</i>	0.196	0.131 *	3746.74	4225.73	1.098	1.128	0.089	0.069
<i>Caesalpinia eribacthys</i>	0.434	0.299 *	4186.33	3748.97	1.849 *	1.849 *	0.233	0.139 *
<i>Caesalpinia platyloba</i>	0.489	0.387 *	2173.09	2450.27	1.016	0.969	0.131	0.117
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	0.119	0.086 *	3537.36	3842.17	1.115	1.375 ***	0.053	0.042
<i>Celaenodendron mesianum</i>	1.913	0.461 ***	1955.98	1986.08	0.594	0.463 *	0.467	0.115 **
<i>Chloroleucon mangense</i>	0.043	0.039	2339.97	3157.33	1.562	2.055 *	0.013	0.016
<i>Coccoloba barbaensis</i>	0.085	0.055 *	4577.81	5267.13	1.293	1.447	0.049	0.035
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0.101	0.085	2921.83	1183.46 *	0.551	0.438 *	0.021	0.012 **
<i>Cordia alliodora</i>	0.5	0.250 *	1771.28	3582.65	0.634	0.852	0.184	0.101 *
<i>Cordia eleagnoides</i>	0.044	0.015	3617.05	4124.74	0.536	0.408	0.016	0.007 *
<i>Cordia</i> sp.	0.045	0.043	4376.51	4908.37	0.894	0.775	0.025	0.026
<i>Crescentia alata</i>	0.224	0.206	3943.98	4570.22	1.014	0.899	0.11	0.116
<i>Guiracia septum</i>	1.837	1.041 ***	2139.72	2033.5	0.578	0.599	0.487	0.261 ***
<i>Guzypira macrocarpa</i>	0.201	0.168	2625.58	2773.74	0.574	0.515	0.062	0.057
<i>Guzuma umbilata</i>	0.331	0.051 **	1819.26	3370.73 *	0.328	0.429	0.072	0.021 *
<i>Heliconia pallidus</i>	0.196	0.029	4579.52	3473.36	0.356	0.305 *	0.113	0.012 *
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	0.411	0.124	3769.63	4628.43	0.762	0.914	0.196	0.072
<i>Hintonia latiflora</i>	0.027	0.015	3854.55	3838.57	0.356	0.349	0.011	0.007 *
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	2.007	0.907 *	3370.05	4075.25 *	0.691	0.783	0.835	0.449 *
<i>Lagotis monosperma</i>	0.05	0.010	6345.72	5081.32	0.462	0.099 *	0.034	0.007 *
<i>Leucaena lanceolata</i>	0.093	0.100	5243.63	5086.26	1.004	0.854	0.056	0.059
<i>Lonchocarpus encornalis</i>	0.497	0.453	3036.31	3375.38	1.813	1.327	0.183	0.183
<i>Luehea candida</i>	0.049	0.052	3351.1	3769.41	0.623	0.745 *	0.02	0.025
<i>Lysiloma microphyllum</i>	0.155	0.061 *	3231.38	3167.97	0.788	0.874	0.062	0.023 *
<i>Mimosa</i> sp.	0.14	0.070	3463.22	3949.3	0.691	0.754	0.064	0.033
<i>Pithecolobium dulce</i>	0.389	0.260 *	3368.42	3334.25	1.241	1.065	0.162	0.107 *
<i>Racchia maxicana</i>	0.119	0.046	2553.09	2949.65	0.726	1.012	0.038	0.018 **
<i>Ruprechtia fusca</i>	0.215	0.161	2918.88	2923.71	0.884	1.017	0.079	0.057
<i>Spondias purpurea</i>	1.127	0.103 **	2745.59	3249.23 *	0.457	0.469	0.105	0.041 *
<i>Tabebuia chrysantha</i>	0.278	0.378 **	3164.17	3186.7	0.609	1.858 ***	0.434	0.151 **
<i>Tabebuia donnell smithii</i>	0.02	0.151 **	2351.44	1836.05 *	1.158	1.124	0.064	0.043 *
<i>Tabebuia rosea</i>	0.161	0.003 *	1831.8	1997.87	0.654	0.533 *	0.005	0.001 *
		0.107	2995.62	3336.36	0.734	0.832	0.057	0.046

Los asteriscos denotan diferencias significativas entre ambos tratamientos ("t" de Student) \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$ .

### **3.4 REGRESIONES LINEALES Y CORRELACIONES ENTRE DIFERENTES PARÁMETROS.**

Finalmente se analizaron las regresiones lineales realizadas para todos los parámetros obtenidos. En la Tabla 9 se muestran los coeficientes obtenidos para las regresiones de los parámetros entre más y menos nutrientes, los cuales resultaron ser altamente significativos. Ello indica que la tendencia mostrada por las especies en nutrientes altos (+N) fué similar a la tendencia mostrada en nutrientes bajos (-N), tanto para los parámetros de crecimiento del análisis clásico, como de los parámetros calculados para raíces.

Con el fin de conocer si existe una relación entre los parámetros de crecimiento de una planta, se realizaron correlaciones entre pares de estos mismos para ambos tratamientos (+N y -N), mediante el programa estadístico *Statistica*. Estos valores se muestran en la Tabla 10 donde los asteriscos denotan las correlaciones significativas. Observamos que TRC vs TAN, TRC vs R/PA, TRC vs IPT, IPT vs IPR y TAN vs IPR no presentaron una correlación significativa, es decir, no hay una relación entre estos parámetros de crecimiento. En cuanto a raíces los parámetros analizados que no presentaron una correlación significativa son: TRC<sub>r</sub> vs PS<sub>semilla</sub> y PAF vs LR/AF. El resto de los parámetros sí presentaron significancia aunque en algunos de estos, esta significancia se presenta sólo en uno de los dos tratamientos. Con ello se infiere que existe una estrecha relación en la mayoría de los parámetros analizados para raíces, en especial con la TRC de la planta.

Lo anterior será explicado y discutido con mayor detalle en el capítulo siguiente.

Tabla 9. Coeficientes de regresión lineal con sus valores de significancia para cada uno de los parámetros calculados; Biomasa total, área foliar (AF), tasa relativa de crecimiento (TRC), proporción de área foliar (PAF), tasa de asimilación neta (TAN), área foliar específica (AFE), índice del peso de las hojas (IPF), índice del peso del tallo (IPT), índice del peso de la raíz (IPR), y para raíces: tasa relativa de crecimiento para la raíz (TRCr), peso de la raíz ( $PS_{raíz}$ ), longitud de raíz (LR), área de la raíz (AR), índice de área foliar/área de la raíz (AF/AR), longitud específica de raíz (LER), tasa relativa de crecimiento para la longitud de la raíz (TRCLR), densidad de raíz (LR/VOLR), volumen de la raíz, densidad de la raíz en el suelo (LR/VOLS), diámetro de la raíz, densidad del tejido radicular (DTR) coeficiente alométrico raíz-tallo (K) para ambos tratamientos de más (+N) y menos (-N) nutrientes.

PARÁMETROS	r	p
Biomasa total	0.88	0.000000
Área foliar	0.87	0.000000
TRC	0.68	0.000002
PAF	0.55	0.000319
TAN	1	0.0000
AFE	0.56	0.00019
IPF	0.68	0.00000
IPT	0.75	0.00000
IPR	0.67	0.000003
R/PA	0.57	0.000123
PARÁMETROS DE RAÍCES		
TRCr	0.72	0.000000
$PS_{raíz}$	0.86	0.000000
LR	0.89	0.000000
AR	0.90	0.000000
Área foliar/ Área de raíz	0.62	0.000023
LRE	0.83	0.000000
TRCLR	0.70	0.000001
LR/VOLR	0.79	0.00000
Volumen de la raíz	0.89	0.000000
Densidad de la raíz en el suelo	0.89	0.000000
Diámetro de la raíz	0.83	0.000000
DTR	0.68	0.000002
K	0.76	0.000000

Tabla 10. Coeficientes de correlación lineal entre pares de parámetros donde los asteriscos muestran diferencias significativas \* $<0.05$ , \*\* $<0.01$ , \*\*\* $<0.001$ . Biomasa total, área foliar, tasa relativa de crecimiento (TRC), proporción de área foliar (PAF), tasa de asimilación neta (TAN), área foliar específica (AFE), índice del peso de las hojas (IPF), índice del peso del tallo (IPT), índice del peso de la raíz (IPR), peso de la semilla c/s testa ( $PS_{semilla}$ ), número de hojas. Para raíces: peso de la raíz ( $PS_{raiz}$ ), longitud de la raíz (LR), área de la raíz (AR), longitud de raíz vs área foliar (LR/AF), longitud específica de raíz (LER), diámetro de la raíz, densidad del tejido radicular (DTR), coeficiente alométrico raíz-tallo (K), densidad de la raíz en la maceta y tasa relativa de crecimiento para raíces (TRCr) para ambos tratamientos de más (+N) y menos (-N) nutrientes.

PARÁMETROS	N+ R	N- R
TRC vs AF	0.37 *	0.36 *
TRC vs TAN	0.07	-0.21
TRC vs PAF	0.53 ***	0.37 *
TRC vs AFE	0.62 ***	-0.04
TRC vs IPF	0.11	-0.42 **
TRC vs R/PA	-0.19	0.28
TRC vs IPR	-0.22	0.32 *
TRC vs IPT	0.04	0.17
TRC vs $PS_{semilla}$ c/ testa ( $PS_{semilla}$ s/ testa)	-0.32 * (-0.37 *)	-0.15 (-0.29)
TRC vs No de Hojas	0.41 *	0.55 *
$PS_{semilla}$ c/ testa vs No de Hojas	0.18	0.25
Biomasa total vs $PS_{semilla}$ c/ testa ( $PS_{semilla}$ s/ testa)	0.41 * (0.35 *)	0.58 *** (0.51 ***)
Biomasa total vs AF	0.98 ***	0.94 ***
PAF vs AFE	0.75 ***	0.88 ***
PAF vs IPF	0.67 ***	0.71 ***
IPF vs IPR	-0.62 ***	-0.67 ***
IPF vs IPT	-0.74 ***	-0.54 ***
IPT vs IPR	-0.07	-0.23
TAN vs IPR	0.19	0.21
<b>PARÁMETROS DE RAÍCES</b>		
TRC vs AR	0.45 **	0.44 **
TRC vs LR	0.48 **	0.52 ***
TRC vs LRE	0.52 ***	-0.03
TRC vs Densidad del tejido radicular	-0.43 **	0.19
TRC vs K	-0.54 ***	-0.38 *
TRC vs TRCr	0.63 ***	0.61 ***
TRC vs TRCLR	0.54 ***	0.43 **
TRC vs LR/AF	-0.13	-0.05
TRC vs Densidad	0.44 **	0.52 ***
$PS_{raiz}$ vs LR	0.94 ***	0.74 ***
$PS_{raiz}$ vs AR	0.95 ***	0.75 ***
$PS_{raiz}$ vs $PS_{semilla}$ c/ testa ( $PS_{semilla}$ s/ testa)	0.49 ** (0.43 **)	0.63 *** (0.53 ***)
TRCr vs $PS_{semilla}$ c/ testa ( $PS_{semilla}$ s/ testa)	0.08 (0.05)	0.29 (0.19)
$PS_{semilla}$ c/ testa ( $PS_{semilla}$ s/ testa) vs LRE	-0.41 * (-0.36 *)	-0.23 (-0.22)
LRE vs Diámetro de Raíz	-0.42 **	-0.27
LRE vs AFE	0.51 ***	0.72 ***
PAF vs LR/AF	-0.21	-0.005
R/PA vs LR/AF	0.55 ***	-0.47 **
R/PA vs LER	-0.15	0.16

## IV. DISCUSION

El objetivo principal de esta tesis fue investigar el diseño funcional de las raíces de varias especies de plántulas de la selva baja caducifolia desde el punto de vista morfológico, de crecimiento y plasticidad, es decir, evaluar la posible implicación de la morfología de las raíces en la captura de los recursos así como el crecimiento de las plántulas bajo condiciones contrastantes de disponibilidad de nutrimentos.

Con el análisis de crecimiento realizado para las plántulas de 40 días, se puede observar que éstas presentaron una tendencia muy similar para la mayoría de los parámetros calculados en ambos tratamientos (+N y -N) aunque con diferente magnitud y algunas diferencias entre las especies. De igual forma esta tendencia se ha observado en los parámetros calculados para el análisis de raíces en los dos tratamientos.

Una observación es que las 39 especies estudiadas pertenecen a 17 familias diferentes; el número de especies estudiadas representa el 8% del total de especies arbóreas reportadas para la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco. Además, de éstas 17 familias, las leguminosas fueron las mayormente representadas en este estudio con 17 especies, lo cual representa el 11% de las especies reportadas para dicha familia en la selva baja de Chamela (Lott 1985, 1993). Le siguen las bignoniaceae representada por 4 especies, es decir, el 25% del total de especies de esta familia reportado. Las tiliáceas, poligonáceas y boragináceas se han representado por dos especies cada una, que nos dan distintos porcentajes (22%, 16% y 4.52% respectivamente). El resto de las familias fueron representadas por una sola especie de las cuales las julináceas y simaroubáceas han sido representadas por la única especie reportada para dicho lugar y el resto ocupan diferentes porcentajes (fig. 4, gráficas). Ésto permite inferir la importancia que tiene este estudio, ya que al considerar un gran número de especies (39) es posible conocer los requerimientos de nutrimentos de éstas, así como su crecimiento y la

plasticidad de sus sistemas de raíz, el cual puede cambiar durante el ciclo de vida de la misma y puede verse influenciado por otros factores como las micorrizas o la fijación de nutrientes por algunos microorganismos.

Con el análisis de diferentes parámetros de crecimiento, se ha observado una clara tendencia de asignar una mayor biomasa hacia raíces cuando los nutrientes son limitados, lo cual concuerda con las predicciones hechas acerca de las respuestas de las plantas ante disponibilidades de nutrientes por diferentes autores (Grime y Hunt, 1975, Grime, 1979; Chapin, 1980; Hunt y Lloyd, 1987; Körner y Renhardt, 1987; Grime, Hodgson y Hunt, 1988; Shipley y Keddy, 1988, Lambers y Poorter, 1992; Huante, Rincón y Acosta, 1995). Cabe mencionar que aunque la mayoría de las 39 especies tuvieron esta tendencia, se presentaron especies como *Plumeria rubra* que asignaron más biomasa hacia raíces cuando crecieron con una alta disponibilidad de recursos, con lo cual podríamos pensar que esta especie pudiera tener alguna tolerancia hacia el déficit de nutrientes o que sus requerimientos sean diferentes.

En lo que se refiere a la biomasa total producida por la planta, se observó una tendencia muy clara de incrementarse cuando se desarrollan bajo una alta disponibilidad de nutrientes y por el contrario disminuir cuando los recursos son limitados. De las 39 especies estudiadas, sólo *Luehea candida* no mostró diferencia significativa entre los tratamientos, lo que nos habla de una poca plasticidad en su TRC y una gran tolerancia a la limitación de nutrientes. Lo cual indica de la habilidad que tiene las especies en cuanto a sus genotipos para modificar su morfología y la fisiología, como respuesta a cambios de su ambiente (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986; Sultan, 1987; West-Eberhard, 1989). Es decir, la plasticidad no es más que la manifestación flexible de un genotipo que está íntimamente relacionada con las variaciones ambientales, debido a que a partir de un genotipo, el ambiente puede influenciar la expresión de diferentes fenotipos. La plasticidad también da cierto valor adaptativo a un individuo, debido a que confiere mayor capacidad para aclimatarse a las condiciones ambientales (Smith, 1990).

El área foliar específica (AFE) ha mostrado en la mayoría de las especies una clara inclinación a disminuir cuando las especies crecen bajo una limitación de nutrientes, lo cual, puede ser atribuido a la acumulación de carbohidratos no estructurales (Lambers *et al.*, 1981)

o compuestos secundarios (Waring *et al.* 1985) y por un alto contenido de nitrógeno (Konings *et al.*, 1989; Köner *et al.*, 1986; Mooney *et al.*, 1981) en las hojas. Sin embargo, *Ipomoea wolcottiana*, *Lagrezia monosperma* y *Tabebuia donnell-smithii* no siguieron esta tendencia ya que presentaron un valor mayor de AFE cuando crecen con limitación de recursos, lo cual nos habla de hojas delgadas y una mayor área foliar, características propias de especies de rápido crecimiento. Estas tendencias apoyan las respuestas a disponibilidades contrastantes de recursos que han sido reportados previamente por diferentes autores (Mooney *et al.*, 1978; Grime, 1979; Chapin, 1980; Augspurger, 1984; Oberbauer y Strain, 1985; Hunt y Lloyd, 1987; Körner y Renhardt, 1987; Shipley y Keddy, 1988; Lambers y Poorter, 1992).

Huante, *et al.*, (1995) reportaron que especies que tienen una alta tasa relativa de crecimiento (TRC) y que crecen en una mayor disponibilidad de nutrimentos, también presentan una alta TRC cuando crecen con poco abastecimiento de recursos (-N). Ejemplo de ello es *Guazuma ulmifolia*, *Heliocarpus pallidus*, *Lagrezia monosperma*, *Mimosa* sp y *Spondias purpurea*. Aquí se incluye también a *Ipomoea wolcottiana* que presentó una alta tasa relativa de crecimiento en ambas disponibilidades de nutrimentos. Sin embargo, *Guazuma ulmifolia* y *Lagrezia monosperma* no han presentado esta misma tendencia ya que su TRC fue muy baja cuando crecieron con poca disponibilidad de nutrimentos. Esto quizás pueda atribuirse a que las plántulas no tuvieron un adecuado crecimiento o que el tiempo de desarrollo (40 días) no fue el suficiente para que alcanzarán su TRC dentro del tratamiento de menos nutrimentos, ya que cabe mencionar que Huante y sus colaboradores (1995) experimentaron un período de crecimiento de 60 días, 20 días más que el nuestro, los cuales pueden ser muy importantes para un crecimiento idóneo de las plántulas y por ende para la expresión de la plasticidad de las especies para afrontar las variaciones ambientales.

Por otra parte, al igual que en la investigación realizada por Huante *et al.*, (1995), aquí se obtuvo una relación entre la biomasa de la semilla, la TRC y el peso seco de la planta para ambos tratamientos. En lo que se refiere a la biomasa de la semilla y la tasa relativa de crecimiento (TRC) se observó una relación negativa aunque poco significativa, lo que indica que especies con semillas grandes presentan una TRC lenta como en el caso de *C. mexicanum* y *R. mexicana* y especies con semillas pequeñas tendieron a presentar TRC rápidas como *L. monosperma*, mientras que entre la biomasa de la semilla y el peso seco total se presentó una

relación positiva y significativa, es decir que especies con semillas grandes producen mayor biomasa que las especies con semillas pequeñas. Ésto apoya lo reportado por Fenner, 1983 y Huante *et al.*, (1995) quienes afirman que el peso de la semilla presenta una correlación positiva con la biomasa total producida y una correlación negativa con la TRC de la planta, así como con la disponibilidad de recursos donde la especie tiende a establecerse. También indican que especies con semillas grandes tienden a producir plantas con mayor biomasa y adquirir una menor TRC además de establecerse bajo condiciones donde la disponibilidad de recursos es menor. Por otro lado especies con semillas pequeñas producen plantas con una menor acumulación de biomasa y una TRC grande, por lo que son capaces de establecerse en sitios ricos en nutrimentos (Foster, 1986; Mazer, 1990; Marañon y Grubb, 1993; Rincón y Huante, 1993). Es importante mencionar que el caso de la correlación del peso de la semilla y la TRC para menos nutrimentos es negativa aunque poco significativa, lo cual sugiere la importancia de otros factores como la asignación de biomasa, estrés y perturbación en la variación de este parámetro de crecimiento (Shipley y Peters, 1990) así como las relaciones filogenéticas de las especies como lo proponen Kelly y Purvis (1993). Aunado a ésto también se realizó una correlación entre la biomasa de la semilla y el número de hojas producido por las plántulas, obteniendo una relación positiva aunque muy débil, es decir que especies con semillas grandes presentan un mayor número de hojas y especies con semillas pequeñas producen un menor número de hojas; aunado a esto se realizó una correlación entre el número de hojas y la TRC, siendo ésta positiva y significativa, lo cual sugiere que especies con una TRC rápida producen mayor número de hojas y especies con una TRC lentas tiene menor número de hojas. Podemos observar que en las especies estudiadas no hay una relación muy estrecha entre el peso de la semilla y el número de las hojas que producen las plántulas, pero si se observó una relación negativa con la TRC, lo que nos sugiere que las especies con semillas pequeñas que tiene cotiledones pequeños, no pueden depender mucho de ellos, debido a que agotaría sus reservas de nutrimentos y de esta manera la plántula se vería obligada a crecer más rápido para poder capturar recursos, lo que se traduce en mayor producción de hojas y raíces y por el contrario las especies que tiene cotiledones más grandes presentan una mayor posibilidad de disponer de sus reservas de nutrimentos y poder retardar su crecimiento para un mejor establecimiento de la plántula.

Por otro lado, otros estudios de crecimiento, han mostrado que la proporción de área foliar (PAF) y sus componentes el área foliar específica (AFE) y el índice del peso foliar (IPF) más que la tasa de asimilación neta (TAN) son los parámetros más importantes que influyen sobre la TRC (Lambers y Poorter, 1992). Por lo que se esperaría obtener una relación directa entre la tasa relativa de crecimiento y estos dos componentes, pero esto no sucede en relación con el IPF ya que para las especies que crecieron en un ambiente rico en nutrientes no se presentó una relación con la TRC; sin embargo, en las especies que crecieron en un ambiente pobre en recursos, si se observa una relación negativa y significativa entre la TRC y el IPF; lo cual indica que las especies con una TRC alta tienen una menor asignación a hojas y por el contrario, en especies con una menor TRC, la asignación a hojas es mayor (IPF) en un ambiente con déficit de nutrientes.

Esta misma relación ha sido reportada por Huante *et al* (1995). Lo que sugiere que las especies muestran la tendencia de que a mayor área foliar por unidad de biomasa total (PAF) hay una mayor asignación de biomasa hacia las hojas (IPF) y estas son más delgadas (AFE). Es importante mencionar que la TRC fue relacionada con el AFE en los dos tratamientos obteniendo una relación positiva y significativa para más nutrientes, pero por el contrario en menos nutrientes no se obtuvo ninguna correlación significativa debido a que dos especies, *Tabebuia donnell-smithii* y *Lagrezia monosperma*, han presentado valores muy altos de AFE (hojas delgadas) cuando crecieron con pocos nutrientes, lo que indica que estas especies se están comportando como especies de rápido crecimiento, aunque hayan presentado una TRC baja en este tratamiento esto no concuerda con lo reportado por Huante *et al.* en 1995, pero es importante mencionar que su trabajo fue realizado en un período de crecimiento de 60 días y éste por un lapso de 40 días. Probablemente la diferencia de 20 días de crecimiento puede significar mucho para determinadas especies u otra posibilidad puede ser que estas especies no hayan crecido satisfactoriamente en nuestro experimento. Sin embargo, es posible percatarse de la importancia que tiene el importe total de área foliar producido por las plantas al igual que otras características de las hojas, tales como su anatomía, morfología, composición química para determinar la tasa relativa de crecimiento de las especies (Lambers y Poorter, 1992; Van Arendok y Poorter, 1994). La proporción de área foliar (PAF) también

fue analizada basándose en sus dos componentes IPF y con AFE; observando nuevamente una relación positiva y significativa para los dos tratamientos (Lambers y Poorter, 1992)

Huante *et al.* (1995) reportan una relación existente entre el IPF, el IPT y el IPR, la cual fue negativa ya que se asume que la suma de los tres índices es igual a uno. Dicha relación también fue observada en nuestra investigación, lo que indica que las especies aumentan la cantidad de biomasa foliar a costa de la biomasa de tallos y de raíces

Es importante mencionar que con estas correlaciones es posible percatarse que cuando las plantas crecen con niveles bajos de recursos tienden a asignar más biomasa a la raíz y por consiguiente menos biomasa hacia las hojas o parte aérea, (Grime y Hunt (1975), Grime (1977,1979), Chapin (1980, 1988)) esto lo hemos confirmado con los valores obtenidos en las correlaciones entre las raíces y parte aérea con el IPF y el IPR que fueron negativas y significativas.

Diversos autores (Grime *et al.*, 1986; Crick y Grime, 1987; Campbell y Grime, 1989; Grime, 1994) han propuesto que cuando las condiciones ambientales cambian, ya sea temporal o espacialmente, en las especies de lento crecimiento, que habitan sitios donde prevalece una baja disponibilidad de recursos, la productividad, crecimiento y asignación de biomasa se ven poco afectados por los cambios en la disponibilidad de recursos. Aunado a esto se ha propuesto que estas especies presentan gran capacidad para mantener activas sus estructuras de captura de recursos durante todo el tiempo. Lo cual se ha interpretado como la plasticidad que manifiestan las especies ante un ambiente cambiante. Por otro lado, las especies de sitios ricos en recursos, su productividad, tasas de crecimiento y fotosíntesis así como su asignación interna de biomasa son fuertemente afectadas por la disminución de recursos disponible, ya que estas especies son capaces de asignar mayor cantidad de energía a la producción y desarrollo de las estructuras necesarias para capturar el recurso que esta limitando su crecimiento, manifestando una gran capacidad plástica para aclimatarse a los cambios del ambiente (Strauss-de Benedetti y Bazzaz, 1991). Con lo anterior, podemos explicar porque las especies como *Acacia angustissima*, *Guazuma ulmifolia* y *Spondias purpurea* consideradas como especies de rápido crecimiento tuvieron un R/PA mayor a 1, es decir, las especies se ven obligadas a producir las estructuras necesarias para la captura de recursos cuando son cultivadas con limitación de nutrimentos.

Garnier en 1991 mostró que bajo condiciones productivas, la diferencia en la tasa de crecimiento en las especies, esta más relacionada a diferencias en las actividades específicas de las hojas y las raíces de la planta que con la acumulación de biomasa en la parte aérea (R/PA). Por lo que propone que las especies de rápido crecimiento presentan un promedio alto de las actividades específicas de hojas y raíces, lo cual también explica porque *A. angustissima*, *G. ulmifolia* y *S. purpurea* presentaron un R/PA mayor a 1 pues se trata de especies de rápido crecimiento; mientras que las de lento crecimiento son aquellas en las que el promedio es menor. En este sentido, Huante en 1995 obtuvo una correlación muy baja entre la TRC y R/PA y una acumulación de biomasa en raíces muy alta cuando las especies crecen bajo una menor disponibilidad de nutrientes, aunque esto no refleja un cambio en la TRC de las especies estudiadas. En esta investigación la correlación entre la TRC y R/PA también fue muy baja aunque la acumulación de biomasa en raíces (IPR) fue muy alta en -N, sin embargo, nosotros encontramos una relación positiva entre la TRC y el IPR con lo que se podría pensar que existe una asociación en las variaciones interespecíficas de la TRC, es decir que las plantas al verse limitadas de recursos, tienden a asignar mayor biomasa a las estructuras de captura de los mismos y por consiguiente aumentar su tasa de crecimiento para de esta manera poder adaptarse al ambiente. Lo que nuevamente nos habla de las respuestas plásticas que manifiestan las especies.

Como un indicador de la plasticidad de las plantas hacia la disponibilidad de nutrientes, fue la respuesta en la TRC ( $\Delta$ TRC), calculada como el cociente, producto de la TRC de +N versus TRC de -N, para la cual, Huante *et al.* (1995) reportan una relación positiva con la TRC alcanzada cuando las plántulas crecen con una alta disponibilidad de nutrientes, es decir, que las especies con un rápido crecimiento son más plásticas que las de lento crecimiento. Lo que corrobora nuestros resultados, ya que efectivamente especies como *L. monosperma*, *G. ulmifolia*, *H. pallidus*, y *T. donnell-smithii*, las cuales son de rápido crecimiento han mostrado los valores más altos en su  $\Delta$ TRC, siendo *T. donnell-smithii* la que obtuvo el valor más alto (15.11), lo que nos hace pensar que esta especie tiene una alta respuesta a los nutrientes y por consiguiente en presencia de estos tiende a crecer mucho más rápido. Por otro lado, solo una especie *Luehea candida* obtuvo un valor menor a 1

(0.938), lo que significa que presenta una baja respuesta a la disponibilidad de recursos y que es capaz de crecer con un limitado abastecimiento de los mismos.

Con el paso del tiempo las plantas superiores han ido adquiriendo diferentes funciones, como la adquisición de recursos del suelo así como también el anclaje y soporte de las mismas. Gracias a estas funciones las raíces han logrado una gran variedad en sus características morfológicas, arquitectónicas, anatómicas y fisiológicas, las cuales son esenciales para optimizar estas funciones y hacerse lo más eficiente posible. (Pitman, 1976; Epsrein, 1972, 1976).

La morfología de los sistemas de raíz se ha expresado en términos de las diferentes características de dichos sistemas tales como el peso, longitud, área, volumen de la raíz, diámetro, densidad de tejido radicular, etc. (Boot, 1990; Konings, 1990)

Los dos primeros parámetros que analizamos, fueron la longitud (LR) y el área de la raíz (AR), observando que cuando las plantas crecen con un buen abastecimiento de recursos, tanto la longitud como la superficie de los órganos de captura de nutrientes se incrementan. Lo que indica que cuando las especies crecen con un buen abastecimiento de recursos, sus sistemas de raíz incrementan la producción de sus raíces laterales de 1er, 2º y 3er orden, esto se ve claramente en las siluetas obtenidas de los sistemas de raíz (Fig. 4, siluetas). Lo que corrobora los resultados de diversos autores (Weaver, 1919; Drew *et al.*, 1973, Drew, 1975; Drew y Saker, 1975, 1978; Eissentat y Caldwell, 1988<sup>a</sup>; Granato y Raper, 1989; Jackson y Caldwell, 1989; Burns, 1991); quienes encontraron que los sistemas de raíz incrementan la producción de raíces laterales con altas concentraciones de nutrientes.

Como era de esperarse la biomasa de la raíz presentó la misma tendencia que los dos parámetros anteriores (LR y AR), cuando las plántulas crecieron con nutrientes altos, es decir, si hay un incremento en la producción de raíces laterales de los sistemas de raíz, la biomasa de este también aumenta. Especies como *Ipomoea wolcottiana*, *Ceiba pentandra* y *Gliricidia sepium*, fueron las que presentaron los valores más altos de biomasa de raíz, LR y AR y también son las especies que presentan una alta TRC de raíz. Cabe destacar que estas tres especies obtuvieron diferente tipo de raíz (ver tabla 3), lo que nos indica que la arquitectura de los sistemas de raíz puede ser independiente de los parámetros mencionados. Esto explica la relación positiva y significativa entre la tasa de crecimiento de las especies y el

área y la longitud de la raíz; es decir, las especies con una baja tasa de crecimiento mostraron una menor superficie de absorción y raíces cortas y por el contrario especies de rápido crecimiento presentaron raíces muy largas y por consiguiente una mayor área de absorción. De igual forma la biomasa de raíz ( $PS_{raíz}$ ) presentó una relación positiva y significativa con el AR y la LR, lo que indica que en las especies que presentan una baja producción de raíces, éstas tienden a ser muy cortas y con poca superficie de absorción y especies con mayor productividad en sus raíces tienden a tener mayor longitud y por consiguiente mayor área. Lo cual apoya la teoría de que las especies con tasas de crecimiento rápidas que habitan en sitios ricos en nutrientes, tiene la capacidad plástica para continuamente buscar, localizar y explotar parches ricos en recursos. (Grime *et al.*, 1986). A esta manifestación de la plasticidad se la ha denominado forrajeo (Grime *et al.*, 1986; Slade y Hutchings, 1987)

También se ha relacionado el  $PS_{raíz}$  vs  $PS_{semilla}$  mostrando una correlación positiva y significativa en ambos tratamientos, lo que indica que especies con semillas grandes presentan mayor biomasa en raíces y viceversa, es decir, con semillas pequeñas el peso de la raíz es menor. Baker (1972) sugiere que el tamaño de las semillas es importante en el establecimiento de las plántulas. Él reporta una correlación positiva entre el tamaño de la semilla y hábitats secos, porque sugiere que un gran tamaño en las semillas puede ser una ventaja ya que presentan una mayor asignación de biomasa hacia raíces, con respecto a las semillas pequeñas. Weiss (1982) también encuentra que la biomasa de raíz se incrementa con el tamaño de la semilla; por ello se llevó a cabo una correlación de la  $TRC_{raíz}$  vs  $PS_{semilla}$ , la cual fue una relación positiva pero sin significancia. Lo que nos sugiere que el tamaño de la semilla en algunas de nuestras especies puede influir sobre la tasa de crecimiento de la raíz (Gross, *et al.*, 1992).

Huante *et al.* (1992) realizaron una correlación entre  $PS_{semilla}$  vs LER, encontrando que las semillas pequeñas muestran una alta LER y semillas grandes presentan un sistema de raíz profundo y grueso. Esto se confirma con nuestros datos pues se ha obtenido una correlación negativa para nuestras 39 especies estudiadas.

Otro parámetro obtenido fue la longitud específica de la raíz (LER), considerada como un indicador del grosor de las raíces (Fitter, 1985). Este parámetro se ha tomado también como homólogo al AFE (Huante *et al.*, 1992). Ambos parámetros han sido comparados entre

sí, siendo evidente que las especies con raíces largas y delgadas tienden a presentar hojas delgadas con mayor área foliar y, en contraste, las especies que presentan raíces cortas y gruesas también tiene hojas gruesas con un área foliar pequeña. Ésto se ve traducido en la correlación positiva y muy significativa entre estos dos parámetros para ambos tratamientos.

Nuestros datos de LER mostraron un ligero incremento aunque con muy poca significancia, cuando crecieron con poca disponibilidad de recursos, aunque solo 8 especies de las 39 estudiadas mostraron diferencias significativas. Con ésto se puede deducir que la mayoría de las especies cuando crecieron en condiciones infértiles mostraron raíces muy delgadas, es decir, valores altos de LER. Ésto, reafirma lo mostrado por Christie y Moorby (1975), Lefroy (1982), Narayon y Reddy (1983), Fitter (1985), Robinson y Rorison (1985, 1987, 1990), Boot y Mensink (1990 y Hetrick *et al.* (1991). Quienes afirman que en muchas especies la LER, no cambia significativamente en función a la disponibilidad de nutrimentos y en las especies en las cuales hay respuesta la LER es siempre más alto bajo condiciones de nutrimentos bajos. *Lagrezia monosperma* fue la especie que mostró los valores más altos para este parámetro, lo cual se ve reflejado en la silueta de su sistema de raíz ya que es la que presenta las raíces más finas para los dos tratamientos (fig. 3 siluetas). Este parámetro fue correlacionado con la TRC para las 39 especies estudiadas, siendo positiva y muy significativa para nutrimentos altos; ya que en menos nutrimentos también se presentó esta correlación pero sin significancia. Esto no concuerda con lo expuesto por Boot en 1989 quien indica que las especies de crecimiento lento son caracterizadas por una alta LER mientras que las de rápido crecimiento tienden a presentar valores menores de LER. Ésto se debe probablemente a que las especies de rápido crecimiento tienden a mostrar una mayor plasticidad para localizar y aumentar la producción de raíces finas en parches del suelo que sean ricos en nutrimentos, plasticidad que no manifiestan las especies de lento crecimiento (Huante, 1996). Aunado a esto, se asume que en las especies que presentan una alta LER su competencia es superior y por lo tanto se favorece la capacidad de toma de nutrimentos y la habilidad competitiva de la planta (Caldwell *et al.* 1985; Caldwell y Richards, 1986; Eissenstat y Caldwell, 1988). Lo que sugiere que efectivamente, las especies de rápido crecimiento que presumiblemente habitan en sitios ricos en recursos, presentan una mayor plasticidad bajo condiciones contrastantes de nutrimentos, es decir, si los recursos varían las especies muestran una mayor

capacidad de aclimatarse al ambiente cambiante y por lo tanto estas especies se vuelven más competitivas.

Por otro lado se analizó también el diámetro de la raíz, el cual según Fitter (1991) puede determinar la longitud de la raíz. En diferentes investigaciones (Boot, 1989; Berendse y Elberse, 1989; Konings *et al.*, 1989; Christie y Moorby, 1975; Fitter, 1985) se ha encontrado una relación muy estrecha entre la LER y el diámetro de la raíz, y se argumenta que especies asociadas a condiciones infértiles y de crecimiento lento se caracterizan por presentar una alta LER y un diámetro menor, mientras que las de rápido crecimiento y de sitios fértiles tienen una menor LER y un diámetro de raíz mayor. En nuestra investigación el diámetro de la raíz no mostró grandes diferencias significativas entre ambos tratamientos pues sólo 8 de la 39 especies estudiadas presentaron diferencias entre sí; este parámetro fue correlacionado con la LER y se obtuvo una relación negativa y significativa, lo cual ratifica lo expuesto anteriormente, es decir, que especies con una LER grande presentan raíces muy finas y especies con raíces gruesas tienen una LER menor. Se vislumbra entonces que el diámetro de la raíz es el mejor parámetro para una visión más precisa sobre como el sistema de raíz responde a las condiciones ambientales (Boot, 1989). Ello nos habla de la plasticidad morfológica que puede ser encontrada en diferentes niveles de organización de la plántula (Trewavas, 1986; Robinson y Rorison, 1988), ya sea a nivel de órgano (R/PA), dentro del órgano (grosor morfológico (LER) y distribución de diámetro de raíz) y a nivel celular (longitud y densidad de pelos radicales) (Robinson y Rorison, 1988). Además, la plasticidad puede ser observada en la distribución espacial de la masa de raíz, por ejemplo en la proliferación de raíces en zonas de alta disponibilidad de nutrientes (Drew *et al.*, 1973; De Jayer, 1979; Grime *et al.*, 1989) y en la distribución vertical de la biomasa de la raíz en un suelo seco (O Toole y Bland, 1987). Grime *et al.* (1989) se refieren a este tipo de plasticidad como "plasticidad dentro de la raíz".

Por otra parte el área foliar de las especies también fue comparada con el AR y LR, dando una relación positiva y altamente significativa (Fig. 5 y 6), es decir existe una estrecha dependencia entre el área foliar de las especies con la productividad de raíces, ya que las especies con una menor área foliar tienden a producir raíces cortas con una pequeña área y a mayor área foliar, raíces largas y mayor superficie de absorción.

Para comparar la asignación a las superficies absorbentes de la planta se calculó el índice AF/AR (Körner y Renhard, 1987) que compara el área foliar producida con respecto al área de la raíz, apreciando una clara tendencia a incrementarse cuando las especies crecen bajo mayor disponibilidad de nutrimentos a diferencia de cuando se desarrollan en un hábitat pobre en recursos. Siendo *Plumeria rubra* la única especie que no presentó esta tendencia, pues este índice se vio incrementado cuando creció bajo poca disponibilidad de recursos, lo que indica una mayor tolerancia al déficit de nutrimentos, por lo que es capaz de producir una mayor área foliar. Ésto sucede para la mayoría de las especies cultivadas con una alta disponibilidad de nutrimentos pues presentaron un índice mayor que 1, es decir, la producción de hojas fué alta y sólo una especie no tuvo este comportamiento, *Luehea candida*, que mostró un índice menor que 1, lo que indica que esta especie en presencia de nutrimentos produce una mayor área de raíz que área foliar. Esta misma tendencia que presentó *L. candida* la presentaron 16 de las 39 especies estudiadas pero cuando crecieron con nutrimentos bajos; del resto, 20 especies presentaron un índice mayor que 1 lo que sugiere que estas especies pueden llegar a tener alguna tolerancia hacia el déficit de nutrimentos. *Pithecellobium dulce*, *Ruprechtia fusca* y *Tabebuia rosea* presentaron valores muy cercanos a la unidad lo que refleja que posiblemente hay un crecimiento similar tanto en AF como en AR, con lo que se puede pensar que estas especies crecen tanto en hábitats ricos en recursos como en uno pobre en nutrimentos. Boot y Mensink (1991) argumentan que existe una marcada diferencia en el índice AF/AR (LR) en especies de lento crecimiento cuando los tratamientos son comparados, dicha diferencia la observamos en *Celaenodendron mexicanum* y *Recchia mexicana*, especies con una TRC muy lenta. En las especies de rápido crecimiento el índice AF/AR cambia cuando la disponibilidad de nutrimentos cae, reduciéndose su TRC particularmente bajo un menor abastecimiento de nitrógeno (Boot y Mensink, 1991), como sucedió en *Lagrezia monosperma*, *Heliocarpus pallidus*, *Ceiba pentandra*, *Guazuma ulmifolia* y *Apoplanesia paniculata* (Fig. 7).

Por otra parte, se obtuvo el índice LR/AF que evalúa el costo estructural que se invierte en la superficie de captura de recursos del suelo (Huante *et al.*, 1992). Los valores muy altos reflejan un alto gasto en la asociación de raíz con el agua y nutrimentos, es decir, el costo para sostener la capacidad fotosintética de las plantas es muy alto (Fig. 8). Esto explica el porque los valores para este índice dentro del tratamiento de menos nutrimentos fueron muy

altos, ya que las plantas sufren un alto costo para la estructura de los órganos de captura de recursos (raíces) cuando éstos son limitados y de esta manera pueden mantener su parte fotosintética (hojas). Konings (1989) señala que el índice LR(AR)/AF es grande en especies de sitios pobres de nutrimentos lo que probablemente se relacione con las necesidades fisiológicas de la planta como la toma de agua y nutrimentos y de esta manera controla una gran transpiración asociada a una gran fotosíntesis. Por otra parte, Körner y Renhardt (1987) concluyen que el índice LR/AF en especies alpinas se incrementa como respuesta a la adaptación de toma de agua y nutrimentos en altitudes altas, probablemente como compensación a la falta de micorrizas; ésto lo observamos en *L. monosperma* (Amaranthaceae) que es una especie que ha perdido su asociación micorrízica, es decir, pertenece a una familia no micotrófica (Allen, 1991).

*Plumeria rubra* fue la única especie que no presentó esta tendencia debido a que aumentó su índice cuando creció con una alta disponibilidad de nutrimentos, lo que probablemente sugiere que esta especie, aún en presencia de recursos, paga un costo muy alto para la obtención de los mismos.

Una correlación negativa aunque sin significancia entre PAF vs LR/AF indica que la PAF es grande con respecto al índice LR/AF, el cual disminuye en los dos tratamientos, lo que según Konings (1989) es debido a que existe menor fotosíntesis y respiración asociada a un bajo contenido de nitrógeno en las hojas.

También se ha correlacionado el índice LR/AF con el índice R/PA, dando una relación positiva y significativa en los dos tratamientos, lo que indica que a valores altos de R/PA mayor es el índice LR/AF, es decir, que las plantas incrementan su biomasa hacia raíz y por lo tanto la actividad de estos sistemas también se incrementa, en especial cuando las plantas crecen bajo un déficit de nutrimentos en donde si se aumenta la actividad de las raíces las plantas también agrandan su longitud con la misma cantidad de biomasa. Ésto se refleja en un aumento en la LER, en otras palabras, se favorece la toma de nutrimentos y la habilidad competitiva de la planta. Esto explica la correlación positiva aunque poco significativa entre (R/PA vs LER) dentro del tratamiento de menos nutrimentos, en contraste a lo que sucede en más nutrimentos donde se obtuvo una correlación negativa pero sin significancia.

En este experimento se ha analizado la TRC para raíces en términos de la biomasa inicial de la raíz, así como también la TRC para la longitud de raíces, con el fin de conocer la eficiencia de la planta para producir más biomasa hacia la raíz y percatarse de la velocidad de crecimiento de la raíz basándose en la longitud de la misma. Como era de esperarse, la tasa de crecimiento de raíz (TRCr) y de la LR (TRCLR) presentaron una relación positiva y significativa con la TRC de la planta debido a que ésta última incluye a ambas tasas de crecimiento, es decir, que el crecimiento de toda la planta incluye a todas las partes de la misma incluyendo a la raíz. Cabe mencionar que ambos parámetros experimentaron un incremento cuando crecieron con una alta disponibilidad de nutrimentos, en contraste a cuando crecieron con nutrimentos bajos. Sin embargo, *Celaenodendron mexicanum* y *Luehea candida* especies de lento crecimiento no tuvieron este comportamiento, ya que ambas tasas de crecimiento se incrementaron cuando crecieron con baja disponibilidad de nutrimentos.

Para conocer el balance de crecimiento entre la parte subterránea y la parte aérea se calculó un cociente a partir de la  $TRC_{raíz}$  entre la  $TRC_{parte\ aérea}$ , conocido como coeficiente alométrico raíz-parte aérea (K) (Hunt, 1982). Este en la mayor parte de las especies crecidas con una alta disponibilidad de nutrimentos fue mayor a 1, lo que nos indica que la velocidad de crecimiento de la raíz es más alta en comparación al crecimiento de la parte aérea, la cual se vió incrementada su velocidad de crecimiento en aquellas especies que obtuvieron un coeficiente menor a 1. *Plumeria rubra* fué la única especie que presentó un coeficiente muy cercano a la unidad, con lo que suponemos que esta especie presenta un balance en la velocidad de crecimiento de su raíz y parte aérea. En lo que respecta a los datos obtenidos dentro del tratamiento de nutrimentos bajos, se observó un incremento con respecto al tratamiento anterior, siendo *Coccoloba barbadensis* la que presenta el valor más alto, mientras que *Guapira macrocarpa*, *Lagrezia monosperma*, *Leucaena lanceolata*, *Lonchocarpus ericarinalis* y *Mimosa* sp. tuvieron valores muy cercanos a 1, con lo cual suponemos que nuevamente hubo un balance en el crecimiento de su parte subterránea y su parte aérea. La relación entre la tasa relativa de crecimiento de la planta y el coeficiente alométrico fué negativa y significativa, lo que indica que las especies de rápido crecimiento tienden a tener una mayor velocidad de crecimiento en su parte aérea en contraste con las de lento crecimiento en las que su raíz tiende a crecer más rápidamente en los dos tratamientos. Lo

anterior, nos afirma que las especies de rápido crecimiento que generalmente habitan en lugares ricos en recursos, lo cual les permite tener una alta absorción de nutrientes así como altas tasas fotosintéticas (Huante, 1996). Son especies que tienden a establecerse relativamente rápido; y sus hojas son poco longevas, es decir poseen una tasa de recambio rápido. En cambio las especies de lento crecimiento son especies que generalmente habitan en lugares pobres en recursos, tiene baja absorción de nutrientes y baja tasa fotosintética y además son especies que tardan en establecerse más tiempo, de ahí la preocupación de estas especies de poder acelerar el crecimiento de su arte subterránea para poder establecerse y de esta manera asegurar su supervivencia.

Otro parámetro analizado para los sistemas de raíz fue la densidad de tejido radicular (DTR), el cual fué expresado como el peso seco de raíz entre el volumen de la misma. (Ryser y Lambers, 1995). En nuestro estudio, este parámetro tendió a ser ligeramente mayor cuando las plantas crecieron con nutrientes bajos. Esta densidad de tejido radicular fue asociada con la TRC de la planta siendo negativa y significativa dentro del tratamiento de nutrientes altos, lo cual indica que especies con menor densidad de tejido crecieron más rápido que especies con una alta densidad de tejido que son especies de lento crecimiento, al respecto Ryser (1996) menciona que especies con una menor densidad de tejido inicialmente crecen más rápido que especies que presentan una alta densidad de tejido. Sin embargo dice que las especies que presentan un menor volumen de hojas y raíz después de dos crecimientos estacionales logran acumular mayor biomasa. Los valores altos de densidad de tejido pueden ser atribuidos según Koike (1988) a un menor porcentaje de espacios de aire que tiene la raíz. En lo que respecta a las plantas que crecieron bajo un déficit de nutrientes esta relación no se presenta ya que fué positiva aunque no significativa. Ello reafirma que en ambientes contrastantes las especies de rápido crecimiento pueden acumular una gran proporción de biomasa hacia raíces en comparación con las especies de lento crecimiento (Berendse y Elberse, 1989; Olff van Andel y Bakker, 1990; Poorter *et al.*, 1975). De acuerdo con Aerts y van der Peijl (1993), especies con una alta disponibilidad de nutrientes inicialmente crecen más rápido, pero a un abastecimiento menor de recursos, aquellas que han permanecido mucho tiempo en presencia de nutrientes, eventualmente logran una biomasa más grande.

Aunado a esto Ryser (1996) sugiere que la estructura del tejido es una necesidad inherente que impide la maximización simultánea de adquisición y conservación de recursos. La desventaja de un alto crecimiento bajo condiciones pobres de nutrientes puede ser explicado por el corto período de vida de la baja densidad de tejido que es necesaria para una rápida expansión de hojas y raíces. Especies que son superiores en adquisición de recursos son sin embargo, inferiores a especies con una menor tasa de crecimiento, pero con un período de vida largo, si la disponibilidad de nutrientes es también menor.

Por otro lado, Ryser (1996) también sugiere que la longitud de raíz específica es influenciada por el índice LR/VOLR (fineza de raíz) y por la densidad de tejido radicular. Debido a esto se realizó una correlación entre la LER vs DTR, la cual fué negativa y significativa (Fig. 9 y 9<sup>a</sup>), con lo que se deduce que las especies que presentan una alta LER tienden a presentar una menor densidad de tejido radicular, es decir, menor acumulación de biomasa por volumen de raíz.

Por otra parte se analizó el índice LR/VOLR que expresa la fineza de los sistemas radiculares, Se ha observado que este índice se incrementa en las plántulas cuando crecen con un déficit de nutrientes, lo que indica la presencia de raíces muy finas en contraste a las especies que crecieron con una alta disponibilidad. Esto lo vemos reflejado en las siluetas de los diferentes sistemas de raíz representados para ambos tratamientos. *Lagrezia monosperma* fué la especie con mayor índice de fineza en los dos tratamientos y se observa en su silueta. *Acacia* sp. también mostró una clara diferencia entre los tratamientos, siendo mucho más fina cuando creció con déficit de recursos. *Leucaena lanceolata* presentó un sistema de raíz más fino dentro del tratamiento de más nutrientes y su índice de fineza lo confirma. *Heliocarpus pallidus* también ha presentado esta tendencia aunque no es tan evidente como *L. lanceolata* (fig. 3, siluetas).

Este índice también fué correlacionado con la LER, dando una relación positiva y significativa (Fig. 10 y 10<sup>a</sup>) lo que sugiere que existe una relación muy estrecha entre ambos parámetros. Es decir, a mayor la LER mayor la fineza de las raíces en las especies.

Es importante aclarar que en estas dos últimas regresiones se presentan dos gráficas debido a que en la primera (fig. 9 y 10) se observa que *L. Monosperma*, presentó un valor muy alto de LER, lo que hace suponer que la correlación esta dada por este punto. Por tal motivo

se decidió realizar la correlación sin este valor y, de esta manera, verificar si existe la relación mencionada para LER vs DTR y LR/VOLR o era atribuida a esta especie. Las Figuras 9ª y 10ª muestran que efectivamente existe una correlación negativa y significativa para la LER vs DTR y una positiva y significativa para LER vs LR/VOLR.

El último parámetro analizado fue el volumen de suelo ocupado por el sistema de raíz, en función a su longitud y el volumen total de suelo en la maceta (8000 cm<sup>3</sup>); a este parámetro lo hemos denominado densidad de la raíz en la maceta. Nuestros datos reflejan que cuando las especies crecen bajo una alta disponibilidad de nutrientes tienden a ocupar más volumen de suelo debido a que su longitud de raíz es mayor bajo este tratamiento, en contraste con las plantas que crecieron bajo una menor disponibilidad de recursos. Este parámetro fue relacionado con la TRC de las plántulas, obteniendo una correlación positiva y significativa para ambos tratamientos, lo que indica que especies de rápido crecimiento tienden a ocupar mayor volumen de suelo, y por el contrario las especies de lento crecimiento ocupan menor volumen de suelo. Huante, (1996) encontró que a mayor tasa de crecimiento mayor capacidad de forrajeo en parches ricos en nutrientes, mientras que las especies de lento crecimiento son incapaces de localizar y explotar parches ricos en nutrientes. Esto explica que las especies de rápido crecimiento tiendan a ocupar mayor volumen de suelo, en busca de estos parches de nutrientes y por ende produzcan más raíces para la explotación de dichos parches. Lo que no sucede en las especies de lento crecimiento.

Cabe mencionar que la densidad de la raíz puede tener una influencia muy notable en situaciones competitiva; un ejemplo es que cuando existe un recubrimiento de las zonas de agotamiento de recursos, esta competitividad aumenta, al incrementarse la densidad de raíz, teniendo como resultando que la toma de recursos por unidad de longitud de raíz disminuya (Baldwin *et al.*, 1972; Caldwell y Richards, 1986).

Con base en nuestras siluetas (figura 3) obtenidas de los sistemas de raíz para las 39 especies de plántulas estudiadas, podemos observar que existe una marcada diferencia de los sistemas de raíz aún en la misma especie, entre ambos tratamientos. Es decir, se observó una mayor producción de raíces laterales de 1er, 2º y 3er orden, cuando las plántulas crecieron con un buen abastecimiento de nutrientes. En cuanto a su raíz principal, este tiende, en algunas especies a hacerse un poco más corto en unas o engrosarse en otras. Lo cual no se observa en

-N, ya que la producción de raíces laterales se ve disminuida, pero sin embargo su raíz principal a tendido a profundizarse más que las que crecieron en +N, es decir aumentaron la longitud de su raíz principal. Aunado a estas diferencias en los sistemas de raíz, nos percatamos que estos tuvieron respuestas plásticas, muy variables a la diferencia de recursos, manifestándola en diferente disposición en su arquitectura. Lo cual, se analizó con una clasificación de los sistemas de raíz obtenidos. Encontrando 9 tipos diferentes de sistemas. Es importante mencionar que 17 especies mostraron diferencias en sus sistemas de raíz entre tratamientos. Sus características sugieren diferentes capacidades de las especies para la toma de nutrientes.

Observamos que el sistema de raíz **tipo I** se presentó en especies de rápido crecimiento excepto *G. Macropcarpa*, que es una especie de crecimiento intermedio. Este sistema sugiere tener diferentes capacidades para explorar y explotar el suelo, ya que lograron obtener valores muy altos de LER e índice de fineza (LR/VOLR) en ambos tratamientos. A pesar de ello, en déficit de nutrientes tendieron a asignar más biomasa hacia raíces y hacerse más finas para una mejor absorción de agua y minerales.

El sistema de raíz **tipo II** presente en *C. pentandra* y *Guazuma ulmifolia* en nutrientes bajos. Las cuales mostraron una alta TRC para nutrientes altos, pero con un déficit de recursos su tasa de crecimiento bajo considerablemente y su tipo de sistema de raíz se modificó. *Tabebuia donnell smithii*, quien presentó una TRC lenta, también obtuvo este sistema de raíz en el tratamiento de nutrientes altos. Este tipo de sistema, sugiere la presencia de raíces muy finas (alto LER e índice de fineza), además de un pequeño volumen de suelo explorado. Según estas características este sistema puede ser utilizado para la explotación de recursos, de ahí la presencia de raíces finas para una mejor absorción de nutrientes.

El siguiente sistema de raíz fue el **tipo III** De las 10 especies que presentaron este sistema de raíz, 8 son especies de lento crecimiento, mientras que *Mimosa* sp y *H. pallidus* son de rápido crecimiento, aunque cabe mencionar que esta última cuando fue cultivada en nutrientes bajos disminuyó su TRC considerablemente y es aquí donde presentó este tipo de raíz. Sus parámetros LER, índice de fineza y DTR presentaron una gran variación, como se observa en *C. elaeagnoides* y *C. barbadensis*, donde la LER y el índice de fineza fueron muy

altos, mientras que en *C. mexicanum* y *R. mexicana*, éstas disminuyeron. *H. pallidus* presentó valores muy altos en los dos parámetros, lo cual se ve reflejado en su silueta (fig. 3) cuando creció en menos nutrientes. Esta diferencia entre los parámetros sugiere que las especies con este sistema de raíz pueden llevar a cabo la exploración y la explotación de recursos en un volumen de suelo pequeño, debido a la presencia de raíces gruesas, delgadas y muy finas con lo que resuelven su problema de toma de nutrientes.

El sistema de raíz **tipo IV**, se presentó en especies con una TRC intermedia. Aunque *H. brasiletum*, *R. fusca* y *T. rosae* bajaron su TRC cuando crecieron en menos nutrientes. *Acacia* y *L. lanceolata* también mostraron una TRC intermedia en más nutrientes al igual que *C. mangense* y *Mimosa* sp pero en menos nutrientes. Mientras que *L. candida* y *T. chrysantha* son especies de lento crecimiento. Todas estas especies con este tipo de sistema radicular mostraron parámetros (LER, DTR e índice de fineza) muy altos en un volumen de suelo pequeño es decir, raíces largas y finas con una alta densidad de tejido, lo que indica que posiblemente éste sistema ayude a una buena explotación del recurso en ambientes pobres y ricos en nutrientes.

De las 6 especies que presentan el sistema de raíz **tipo V**, *H. latiflora* y *C. alliodora* son especies de lento crecimiento, *A. paniculata* presentó un rápido crecimiento en más nutrientes, pero al ser cultivada en menos nutrientes su TRC baja considerablemente. Lo mismo se ha observado con *L. microphyllum*, *A. angustissima* y *L. Lanceolata*, sólo que estas han mostrado un crecimiento intermedio. Sin embargo, todas han presentado una LER e índice de fineza altos, lo que habla de raíces largas y finas pero con un eje principal bifurcado. Ésto indica que este sistema de raíz ha sido diseñado para una buena explotación de recursos. *H. latiflora* fué la especie con una LER muy grande para este tipo de raíz. Esto se ve reflejado en su silueta (fig. 3).

*Plumeria rubra* fue la única especie que presentó el **tipo VI**. Esta especie presentó una LER ligeramente alta al igual que la DTR, pero su índice de fineza ha sido menor; lo cual sugiere que su sistema de raíz ha sido diseñado para la exploración y explotación de recursos en un volumen de suelo pequeño y además muy superficialmente.

El sistema de raíz que se presentó con más frecuencia en nuestra investigación fue el **tipo VII**. De las 11 especies con este sistema de raíz, una gran mayoría son especies con una

tasa de crecimiento intermedio. Excepto *L. monosperma*, la cual fue de rápido crecimiento, pero en menos nutrientes esta tasa disminuyó considerablemente, al igual que en *P. dulce*. Por otra parte, *L. eriocarinalis* que presentó este sistema cuando creció en menos nutrientes tuvo una TRC lenta. Existe una gran variación entre los parámetros (LER, Índice de fineza, DTR y Volumen de suelo ocupado) lo que sugiere que este sistema presenta raíces largas, gruesas y delgadas con una gran ramificación lateral lo cual nos habla de una buena exploración y explotación de los recursos del suelo.

El siguiente sistema de raíz fue el **tipo VIII**, *Chloroleucon mangense* y *Lonchocarpus eriocarinalis*, especies de lento crecimiento y *Guazuma ulmifolia* y *Heliocarpus pallidus* especies de rápido crecimiento, cuando fueron crecidas con disponibilidad de nutrientes, y *Caesalpinia platyloba* cuando creció con un déficit de nutrientes. Sus raíces gruesas y delgadas y su gran ramificación lateral profunda, sugieren nuevamente un buen sistema para la explotación de nutrientes en gran volumen de suelo.

El último sistema de raíz representado en esta investigación fue el **tipo IX**. Las especies que presentaron este tipo de raíz fueron *Gliricidia sepium* en los dos tratamientos y *Albizia occidentalis* en nutrientes altos. Ambas especies son de crecimiento intermedio. Las raíces gruesas y delgadas hablan de una menor LER y menor densidad de raíz en un gran volumen de suelo explorado. Sin embargo, *A. occidentalis* ha presentado lo contrario raíces delgadas y finas con una gran DTR. Estas características nos indican un sistema radicular eficaz para la exploración y explotación de los recursos.

Es importante mencionar que Huante *et al.* (1992) reportaron dos diseños de sistemas de raíz (dicotómico y "herringbone") para 7 especies de Chameña. Argumenta que el modelo dicotómico (tipos V y VI) puede atribuirse a especies de sitios perturbados como en *A. paniculata* y *C. elaeagnoides*, aunque en nuestra investigación esta última especie no ha mostrado esta tendencia. Además este modelo también se ha presentado en *H. Latiflora*, especie considerada de sitios no perturbados. Por otra parte podemos argumentar que los tipos I, II, III, IV, VII y VIII pueden ser considerados como modelos "herringbone" (modelo que consiste en un eje principal con diferentes ordenes de raíces laterales.(Fitter *et al.* 1991), adicionando en nuestra investigación un sistema de raíz sin un eje principal (tipo IX). Aunado a lo anterior es importante mencionar que las especies de lento crecimiento presentaron un

tipo de raíz poco ramificado (Tipo III) y las especies de rápido crecimiento tuvieron un sistema de raíz con más producción de raíces laterales.

De lo anterior podemos resumir que en las 39 especies de plántulas de la selva baja de Chamela, Jalisco, se presentaron diferentes sistemas de raíz con distintas características, tales como la presencia de raíces gruesas y delgadas, lo que se ve reflejado en los diferentes parámetros obtenidos (LER; DTR; Índice de fineza), diferente disposición de sus raíces laterales, así como también diferencias en el volumen de suelo ocupado, dichas características pueden verse reflejadas en la arquitectura de estos sistemas de raíz.

Silverbush y Barber (1983) mostraron que la toma de fósforo por un sistema de raíz aumenta grandemente cuando la misma biomasa de raíz es invertida en raíces largas y delgadas, lo que es opuesto a una menor longitud de raíces gruesas en volumen de suelo limitado. Así, en términos de capacidad de toma de nutrimentos por unidad de materia seca, las raíces gruesas son menos eficientes. Las raíces gruesas pueden ser un prerrequisito para explorar un gran volumen de suelo. La función de las raíces gruesas en un sistema de raíz es considerada como de transporte y soporte, en cambio la absorción de nutrimentos es llevada a cabo tanto por raíces gruesas y finas en el sistema radicular, el cual puede ser comparado con la función del tallo, ramificaciones y hojas. Esto es de acuerdo con las observaciones de Grime *et al.* (1989) quienes encontraron que en plantas dominantes de ambientes edáficos sus raíces son morfológicamente caracterizadas por las llamadas "raíces arteriales".

Una planta puede invertir en un sistema que le permita explorar un gran volumen de suelo con raíces gruesas y finas. Considerando el costo en términos de disminuir la capacidad de toma de nutrimentos y los beneficios en disminución de competencia inter-raíz, tal sistema es probablemente benéfico solo bajo condiciones infértiles, donde las diferencias espaciales en la disponibilidad de nutrimentos son grandes (Grime *et al.*, 1986). Bajo condiciones de déficit de nutrimentos, los sistemas de raíz son favorecidos, y se caracterizan por raíces finas (alto LER). Su capacidad de toma de nutrimentos por unidad de biomasa es alta y su volumen de suelo explorado es limitado. Tal sistema con una alta densidad de raíz, puede efectivamente explorar un volumen de suelo limitado.

Sabemos que la disponibilidad de recursos en la Selva Baja de Chamela es muy variable, debido a cambios estacionales en el patrón de precipitación, a las características del

suelo como la descomposición de materia orgánica o a variaciones topográficas, así como también a la caída de hojarasca (Bullock, 1986; Martínez Yrizar, 1980; Patiño, 1990; Solís, 1993; Esteban, 1986). Aunado a esto la capacidad de respuesta de las plantas es muy variable, de aquí la existencia de una gran diversidad de sistemas de raíz como respuesta plástica a las condiciones cambiantes del ambiente, para de esta manera tener una mejor captura de recursos, con el fin de asegurar la coexistencia de las especies.

Sin duda, el estudio de la morfología de los sistemas de raíz, así como sus diferentes características es muy extenso, por lo que aún falta por conocer mucho sobre las raíces de las plantas. Debido a esto, es importante realizar más estudios, para de esta manera conocer más a fondo el comportamiento de las plantas, con el fin de obtener información que nos permitan conocer el comportamiento de las especies ante variaciones del ambiente, tales como cambios en la disponibilidad de recursos, como una medida para establecer posibles planes de recuperación y conservación de las selvas.

FIG. 4 PORCENTAJE QUE REPRESENTAN EL NUMERO DE ESPECIES DEL TOTAL REPORTADO PARA CHAMELA

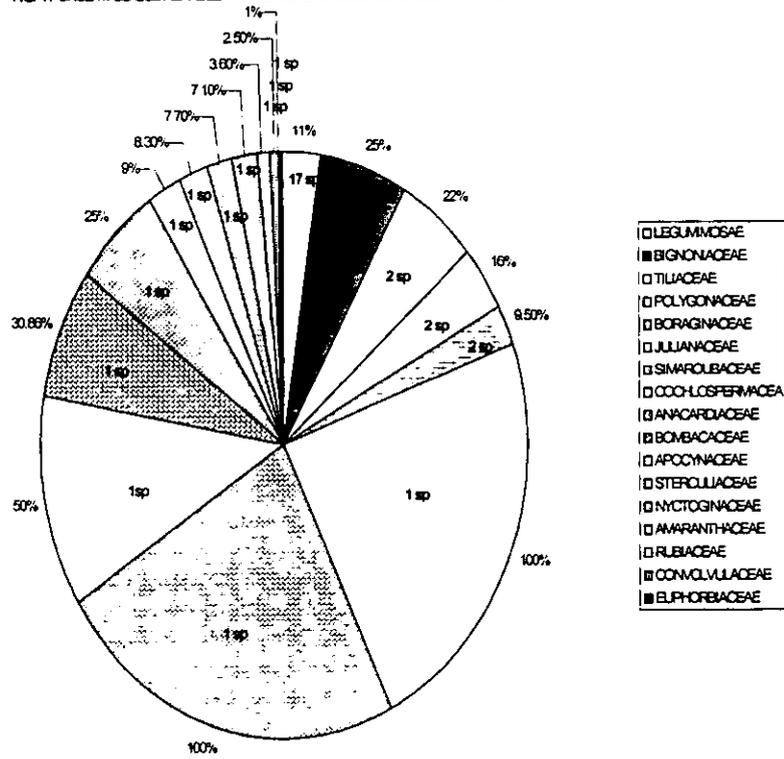


FIG. 5. RELACION ENTRE EL ÁREA FOLIAR Y ÁREA DE LA RAÍZ EN AMBOS TRATAMIENTOS PARA LAS 39 ESPECIES ESTUDIADAS

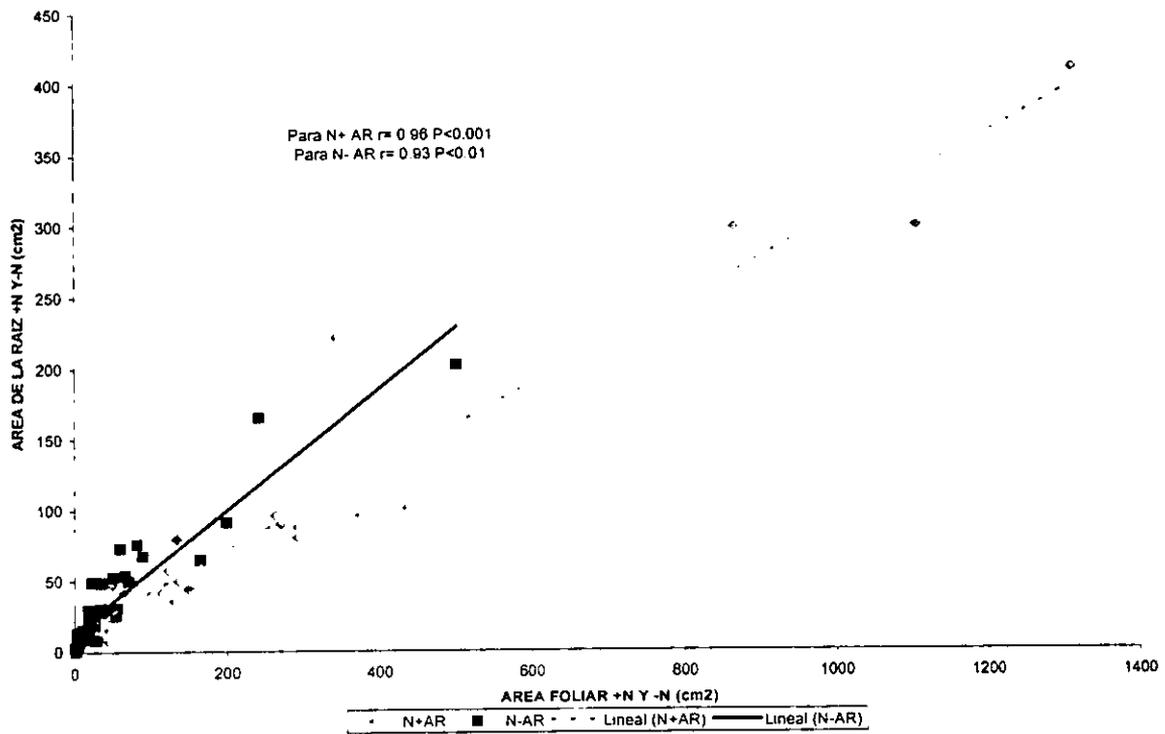


FIG. 6 RELACION ENTRE EL ÁREA FOLIAR Y LA LONGITUD DE LA RAÍZ EN AMBOS TRATAMIENTOS PARA LAS 39 ESPECIES ESTUDIADAS

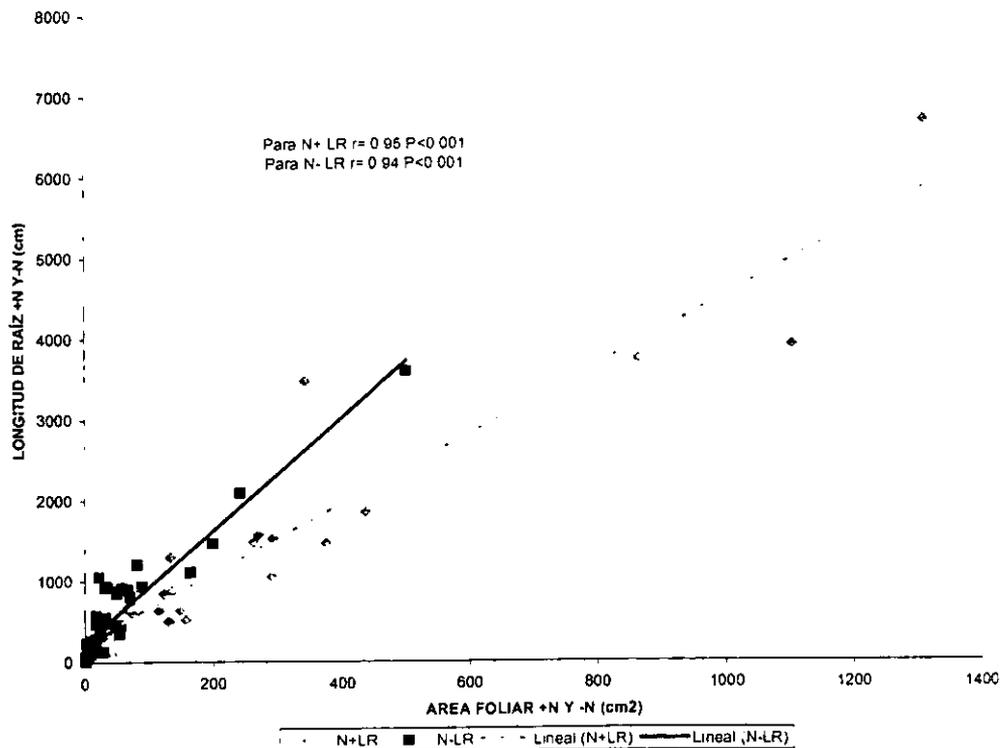




FIG. 9 RELACION ENTRE LA LONGITUD ESPECÍFICA DE RAÍZ Y LA DENSIDAD DE TEJIDO RADICULAR EN AMBOS TRATAMIENTOS PARA LAS 39 ESPECIES ESTUDIADAS

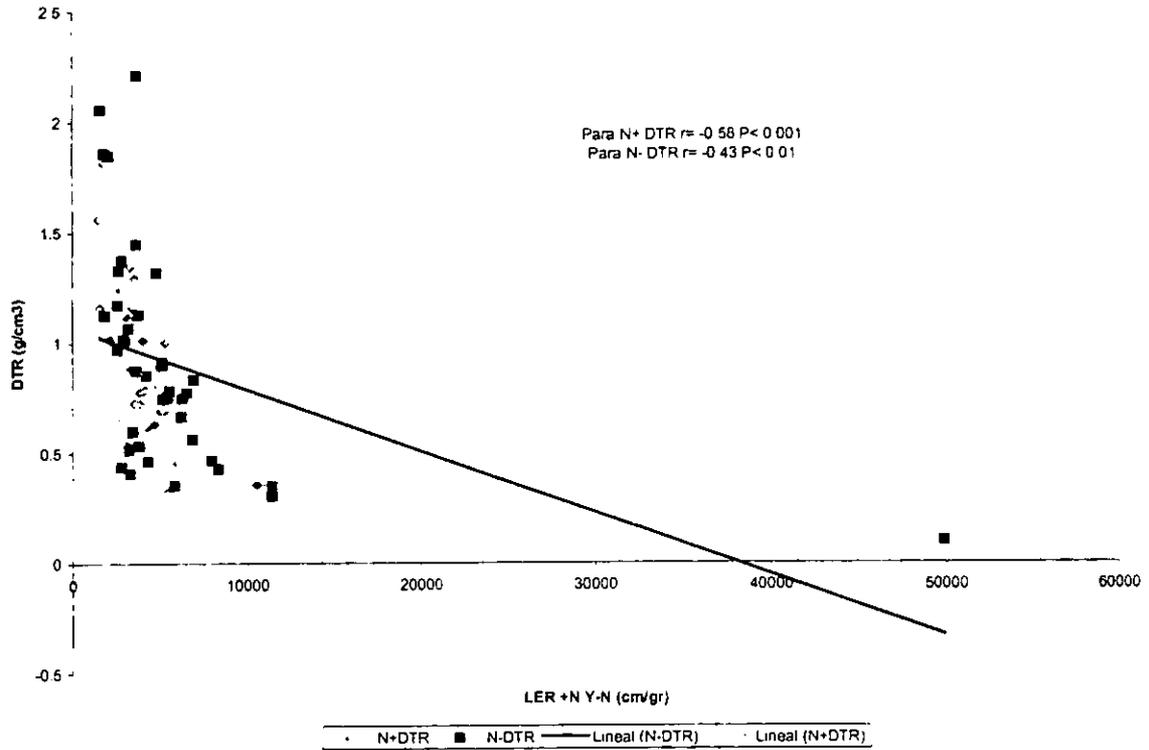
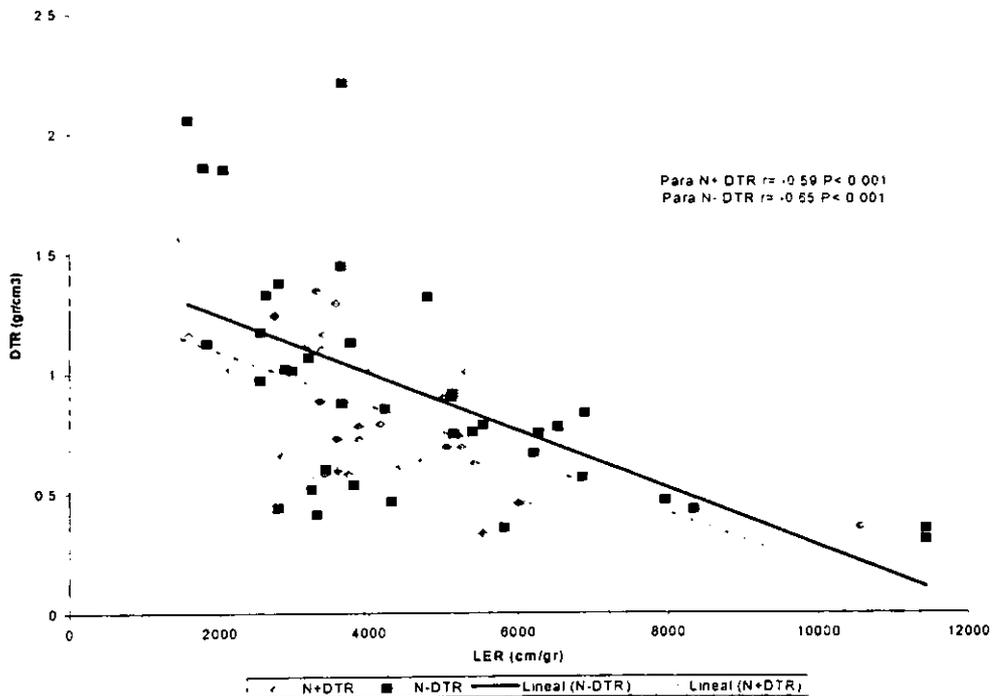
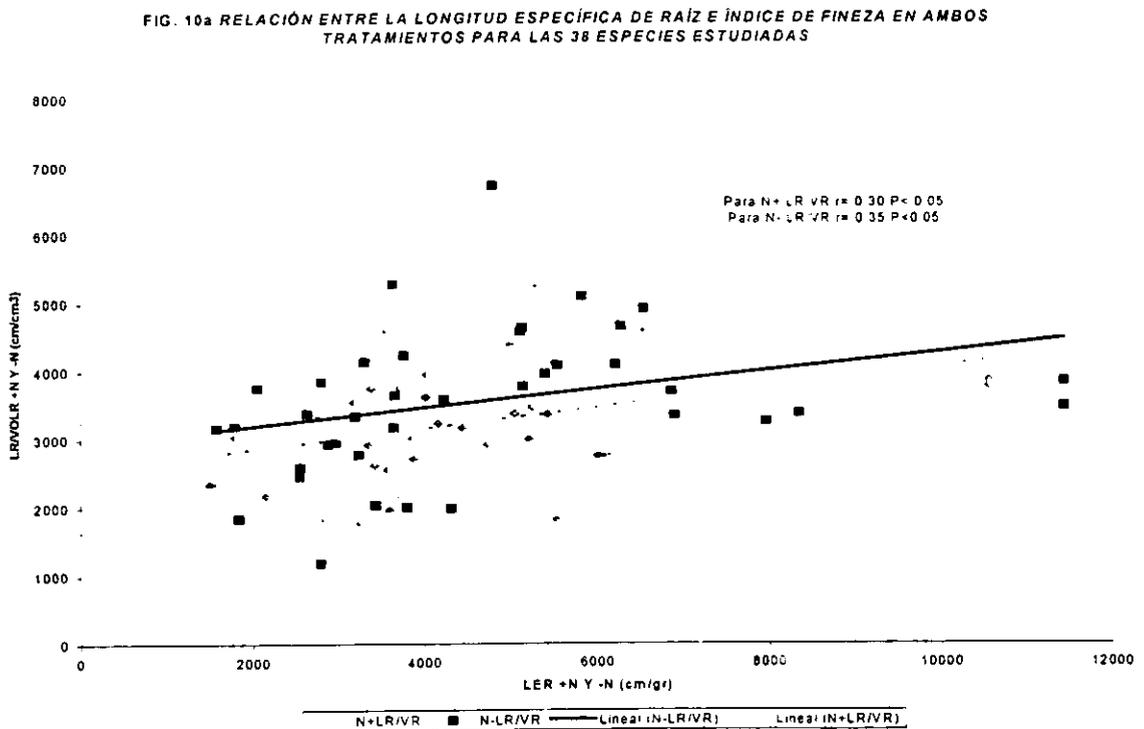
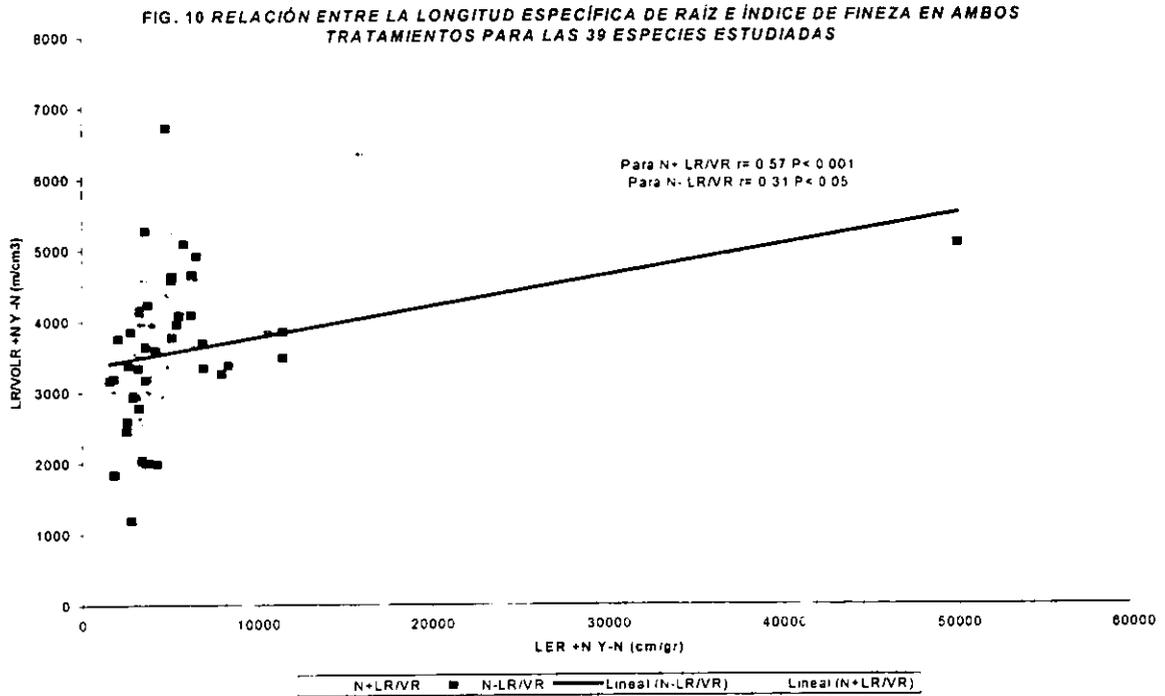


FIG. 9a RELACION ENTRE LONGITUD ESPECÍFICA DE RAÍZ Y LA DENSIDAD DE TEJIDO RADICULAR EN AMBOS TRATAMIENTOS PARA LAS 38 ESPECIES ESTUDIADAS





## V. CONCLUSIONES

Existe una clara tendencia de las especies a acumular más biomasa a la raíz cuando crecen en un déficit de nutrimentos.

Se ratificó que especies con semillas grandes producen plantas con mayor biomasa y adquieren menor TRC, mientras que las especies con semillas pequeñas producen plantas con menor acumulación de biomasa y una TRC alta.

En las especies cuando crecen con un buen abastecimiento de recursos, sus sistemas de raíz incrementan la producción de raíces laterales de 1er, 2º y 3er orden.

Las especies que presentan baja producción de raíces, éstas tienden a ser cortas y con poca superficie de absorción y especies con mayor productividad de raíces tuvieron mayor longitud y por consiguiente mayor área.

Especies con TRC altas presentaron mayor capacidad para buscar, localizar y explotar los recursos.

Especies en condiciones infértiles presentaron raíces muy delgadas, lo que favorece la capacidad de toma de nutrimentos y la habilidad competitiva de la planta.

Existe una relación muy estrecha entre la longitud específica de la raíz (LER) y el diámetro de la raíz, las especies bajo condiciones infértiles y de crecimiento lento presentan una alta LER y un diámetro menor mientras que las especies de rápido crecimiento y de sitios fértiles tienen menor LER con un diámetro mayor.

Existe una estrecha relación entre el área foliar vs el área y la longitud de la raíz producidas por las plantas en las diferentes disponibilidades de recursos.

Los sistemas de raíz de especies de rápido crecimiento ocupan mayor volumen de suelo, mientras que los de especies de lento crecimiento tienden a ocupar un volumen de suelo mas reducido.

Las diferentes características de las siluetas de los sistemas de raíces sugieren distintas capacidades para explorar y explotar los recursos del suelo.

Las especies evaluadas presentaron 9 tipos diferentes de sistemas de raíz, 2 de ellos de tipo dicotómico y uno sin un eje principal. De las 39 especies estudiadas 18 presentaron diferente morfología de raíz entre ambos tratamientos, mostrando una gran respuesta plástica de las plantas a disponibilidades contrastantes de nutrimentos.

Se encontró que las especies de lento crecimiento tienden a presentar un sistema de raíz poco ramificado (Tipo III), mientras que en las de rápido crecimiento, su sistema de raíz es de un tipo de “herrigbone” mucho más ramificado.

Los sistemas de raíz dicotómicos (Tipo V y VI) también se presentaron en especies de sitios no perturbados.

## VI. LITERATURA CITADA

- \* Aerts, R. y van der Peijel, M. J. 1993. A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient poor habitats. *Oikos*. **66**: 144-147.
- \* Allen, S.E., H. M Grimshaw y A. P Rowland. 1986. Chemical analysis pp 285-342. In: Moore, P.D. *Methods in plant ecology*. Chapman, London.
- \* Allen, F. M. 1991. *The Ecology of Mycorrhizae*. Cambridge University Press, Cambridge.
- \* Arnon, D.I. y P.R. Strout. 1939. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants in special reference to copper. *Plant Physiology*: **14**: 371-375.
- \* Augspurger, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* **72**: 777-795.
- \* Baker, H. G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* **53**: 997-1010.
- \* Baldwin, J.P., P.B. Tinker y P.H. Nye. 1972. Uptake of solutes by multiple root systems from soil. II. The theoretical effects of rooting density and pattern on uptake of nutrients from soil. *Plant Soil* **63**: 693-708.
- \* Barlow, P.W. 1989. Meristems, metamers and modules and the development shoot and root systems. *Bot. J. Linn Soc.* **100**: 143-149.
- \* Berendse, F. y W.T. Elberse. 1989. Competition and nutrient losses from the plant. In: H. Lambers, H. Konings, M. L. Cambridge y T. L. Pons (eds.), *Causes y Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*, SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 269-284.
- \* Bloom, A.J., F.S. Chapin y H.A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants - an economic analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 363-392.
- \* Bidwell, R.G.S. 1980. *Plant Physiology*. Mac Millan Publishing. N.Y.
- \* Boot, R. G. A. 1989. The significance of size and morphology of root systems for nutrient acquisition and competition. In: H. Lambers, H. Konings, M. L. Cambridge y T. L. Pons

(eds.), Causes y Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants, SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 299-311.

\* Boot, R.G.A. y M. Mensink. 1989. The influence of nitrogen availability on growth parameters of fast and slow growing perennial grasses. In: D. Atkinson (ed.). Plant Root Systems. Their Effect on Ecosystem Composition and Structure. Blackwell Scientific Publications. London. pp. 161-168.

\* Boot, R.G.A. y M. Mensink. 1990. Size and Morphology of root systems of perennial grasses from contrasting habitats as affected by nitrogen supply. *Plant soil* **129**: 291-299.

\* Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics* **13**: 115-155.

\* Bray, R. H. 1954. A nutrient mobility concept of soil plant relationships. *Soil Sci.* **78**: 9-22.

\* Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and Trends in the South Coastal Region of México. *Arch. Met. Geogh. Bioclim.* **B 36**: 297-316.

\* Bullock, S.H. y A. Solís Magallanes. 1990. Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica* **22(1)**: 22-35.

\* Burns, I.G. 1991. Short and long term effects of a change in the spatial distribution of nitrate in the root zone on N uptake, growth and root development of young lettuce plants. *Plant. Cell. Environ.* **14**: 21-33.

\* Caldwell, M.M., D. M. Eissenstat., J.H. Richards y M. F. Allen. 1985. Competition for phosphorus: differential uptake from dual isotope-labeled soil interspaces between shrub and grass. *Science* **229**: 384-386.

\* Caldwell, M.M. y J.H. Richards. 1986. Competing root systems: morphology and models of absorption. In: T.J. Givnish (ed). On the Economy of Plant Form and Function, Cambridge University Press. Cambridge. pp. 251-273.

\* Caldwell, M.M. 1988. Plant root systems and competition. In: Proceedings of the XIV International Botanical Congress. (Edited: by W. Greater and B. Zimmer), pp. 385-404 Koeitz, Königstein.

\* Campbell, B.D. y J.P. Grime. 1989. A comparative study of plants responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. *New Phytologist* **112**: 261-267.

\* Cannon, W. A 1949. A tentative classification of Root Systems. *Ecology* **30(4)**: 542-548.

\* Crick, J.C. y J.P. Grime. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two

herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist* **107**: 403-414.

\* Chapin, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 233-260.

\* Chapin, F.S. 1988. Ecological Aspects of Plant Mineral Nutrition. *Advances in Mineral Nutrition* **3**: 161-191.

\* Chapin, F.S. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. *Physiological Ecology Series* (eds. H.A. Mooney, W.E. Winner, E.J. Pell) . Academic Press, San Diego. U.S.A.

\* Chapin, F.S., A.J. Bloom, C. Field y R.H.Waring, 1987. Interaction of environmental factors in the control of plant growth. *Bioscience* **37**: 49-57.

\* Christie, E. K. Y J. Moorby. 1985. Physiological responses of semi-arid grasses. I. The influence of phosphorus supply on growth and phosphorus absorption. *Aust. J. Agric. Res.* **26**: 423-436.

\* De Jager, A. 1979. Localised stimulation of root growth and phosphate uptake in *Zea mays* L., resulted from restricted phosphate supply. In: T.L. Hartley y R. Scott Russel (eds.). *The Soil Root Interface*. Academic Press. London. pp. 391-403.

\* Drew, M.C. 1975. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system and shoot, in barley. *New Phytologist*. **75**: 479-496.

\* Drew, M.C., L. R. Saker y T.W. Ashley. 1973. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. I The effects of nitrate concentration on the growth of axes and laterals. *J. Exp. Bot.* **24**: 1189-1202.

\* Drew, M.C. y L. R. Saker. 1975. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley . II Localized, compensatory increases in lateral root growth and rate of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system . *J. Exp. Bot.* **26**: 79-90.

\* Drew, M.C. y L.R. Saker. 1978. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. III. Compensatory increases in growth of lateral roots, and in rates of phosphate uptake, in response to a localized supply of phosphate. *J. Exp. Bot.* **29**: 435-451.

\* Eissentat, D.M. y M.M. Caldwell. 1988<sup>a</sup> Seasonal timing of root growth in favorable microsites. *Ecology*. **69**: 870-873.

\* Epstein, E. 1972. *Mineral Nutrition of plants: Principles and Perspectives*. Wiley and Sons,

New York.

- \* Epstein, E. 1976. *Kinetics of ion transport and the carrier concept*. pp.70-94. In: Luttge, V. and Pitman, M. G. (Eds). *Transport in plants II, part B: Tissue and organs*. Encyclopedia of plant physiology New series vol II. Springer-Verlag. Berlin.
- \* Evans, G.C. 1972. *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell, Oxford.
- \* Fenner, B.M. 1983. Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of compositae. *New Phytologist* **95**: 697-706.
- \* Fitter, A.H. 1985. Functional significance of root morphology and root system architecture. *Ecological Interactions in Soils* (eds. A.H. Fitter, D.J. Atkinson, D.J. Read y M.B. Usher) pp. 87-106. Special Publication of the British Ecological Society No. 5. Blackwell, Oxford.
- \* Fitter, A.H. 1986. The topology and geometry of plant root systems: influence of watering rate the root system topology in *Trifolium pratense*. *Ann.Bot.* **58**: 91-101.
- \* Fitter, A.H. 1987. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist*. **106**: 61-77.
- \* Fitter, A.H. 1991. The ecological significance de root system architecture: on economic approach. In: *Plant Root Growth. An Ecological Perspective* (Ed. D. Atkinson), pp. 229-243. Blackwell, Oxford.
- \* Fitter, A.H. 1991. Characteristics and functions of root systems. In: *Plant Roots: The Hidden Half* (eds. Y. Waisel, A. Eshel y U. Kafkafi), pp. 3-25. Dekker. New York.
- \* Foster, S.A. 1986. On the adaptative value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and a synthesis. *The Botanical Review* **52**: 260-299.
- \* Friedenfeldt, T. 1902. Studien über die Wurzeln Krätiger Pflanzen: 1. *Flora* **95**: 115-128.
- \* Garnier, E. 1991. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends in Ecology and Evolution* **6(4)**: 126-131.
- \* Granato, T.C. y C.D. Raper. 1989. Proliferation of maize (*Zea mays* L.) roots in response to localized supply of nitrate. *J. Exp. Bot.* **40**: 263-275.
- \* Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**: 1169-1194.
- \* Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley, Chichester.
- \* Grime, J.P. y R. Hunt. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* **63**: 393-422.

- \* Grime, J.P., J.C. Crick y J.E. Rincón. 1986. The ecological significance of plasticity. *Plasticity in plants* (eds. D.H. Jennings y A.J. Trewavas) pp 5-29 Proceedings of the society for Experimental Biology, 40th symposium, The Society for Experimental Biology, Cambridge.
- \* Grime, J.P. Hodgson y R Hunt. 1988. *Comparative plant ecology: A functional approach to common British species*. Unwin Hyman Ltd, London.
- \* Grime, J.P., B. D. Campbell., J. M. L. Mackey y J. C. Crick. 1989. Root plasticity, nitrogen capture and competitive ability. In: D. Atkinson (ed.). *Plant Root Systems. Their Effect on Ecosystem Composition and Structure*. Blackwell Scientific Publications. London. pp. 381-397.
- \* Harper, J.L. 1985. Modules, branches and the capture of resources In: *Population Biology and Evolution of clonal organisms*. (Ed. J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook), pp. 1-33 Yale University Press, New Haven.
- \* Hetrick, B.A.D., G.W.T. Wilson y J.F. Leslie. 1991. Root architecture of warm and cool – season grasses: relationship to micorrhizal dependence. *Can. J. Bot.* **69**:112-118.
- \* Huante, P., E Rincón y M. Gavito. 1988. Root system analysis of seedlings of seven tree species from a tropical dry forest in Mexico. *Trees: Structure and Function* **6**: 77-82.
- \* Huante, P.P. 1992. Mecanismos de captura de recursos de plántulas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- \* Huante, P., E. Rincón y F. S. Chapin III. 1995. Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Functional ecology* **9**: 760-766.
- \* Huante, P., E. Rincón y I. Acosta. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* **9**: 849-858.
- \* 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. UNAM.
- \* Huante, P., E. Rincón y Chapin III. F.S. 1998a. Effect of changing light availability on nutrient foraging in tropical deciduous tree-seedlings. *Oikos* **82**: 449-458.
- \* Huante, P., E. Rincón y Chapin III. F.S. 1998b. Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings. *Oecologia* **117**: 209-

216.

- \* Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves: The functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold, London.
- \* Hunt, R y A. O. Nicholls. 1986. Stress and coarse control of growth and root-shoot partitioning in hebeaceous plants. *Oikos*. **47**: 149-158.
- \* Hunt, R y P. S. Lloyd 1987. Growth and partitioning. *Frontiers of comparative plant ecology* (eds. I.H. Rorison, J.P. Grime, G.A.F. Gendry y D.H. Lewis), 235-250. Academic Press, London.
- \* Hutchings, M.J. y H. De Kroon. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Adv.Ecol. Res.* **25**: 159-238.
- \* Jackson, R. B. y M.M. Cadwell.1989. The timing and degree of root proliferation in fertile-soil microsites for three cold-desert perennials. *Oecologia* **81**: 149-153.
- \* Jordan, C.F., F. Golley, I. Hall y I. Hall.1978. Nutrient scavenging by the canopy of Amazonian rain forest. *Biotropica* **12**: 61-66.
- \* Kelly, C.K. y A. Purvis.1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees: on the use of taxonomic relatedness in determining ecological patterns. *Oecologia* **94**: 356-360.
- \* Konings, H., E. Koot y A. Tijman-de Wolf. 1989. Growth characteristics, nutrient allocation and photosynthesis of *Carex* species from floating fens. *Oecologia* **80**: 111-121.
- \* Koike, T. 1988. Leaf structure and photosynthetic performsnce as related to thr forest succession of deciduous broad-leaved trees. *Plant Species Biology* **3**: 77-87.
- \* Körner, Ch., P. Bannister y A. F. 1986. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia* **69**: 577-588.
- \* Körner, Ch. y U. Renhardt. 1987. Dry matter partitioning and root length/leaf area ratios in herbaceous perennial plants with diverse altitudinal distribution. *Oecologia* **74**: 411-418.
- \* Krasilnikov, P.K. 1968. *On the classification of thr root systems of systems and rizosphere Organims*. Nauka. (URSS Academy of Science), Moscow. pp. 106-114.
- \* Lambers, H. y H. Poorter.1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in ecological research* **23**: 187-261.
- \* Lefroy, R. D.B. 1982. *The supply and Utilisation of Phosphate in the Control of Plant*

*Growth*. D. Phil. Thesis, University of York.

- \* Lloret, P.G., P.J. Casero, J. Navascués y A. Pulgarín. 1988. The effects of removal of the root tip on lateral root distribution in adventitious roots of onion. *New Phytologist*. **110**: 143-149.
- \* Lott, E.J. 1985. *Listados florísticos de México. III. La estación de Biología Chamela, Jalisco*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- \* Lott, E.J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco Mexico. *California Academy of Sciences* **148**: 1-60.
- \* Lott, E., S.H. Bullock y J.A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* **19**: 228-235.
- \* Luttage, U. 1983. *Import and export of mineral nutrients in plant roots*. pp.181-211. En: A. Lauchli y R. L. Bielecki (Eds.) *Inorganic plant nutrition*. Encyclopedia of Plant Physiology **15** Springer-Verlag, Berlín.
- \* Marañón, T. y P.J. Grubb. 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology* **7**: 591-599.
- \* Marshall, B. y J.R. Porter. 1991. Plant-soil relationships: acquisition of mineral nutrients by roots from soils. *Plant Growth: Interactions with nutrition and environment* (eds. J.R. Porter y D.W. Lawlor) pp. 99-124. Society for Experimental Biology: Seminar Series 43, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- \* Martínez-Yrizar, A. 1988. Tasas e descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM.
- \* Mazer, S. J. 1990. Seed mass of Indian dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. *Evolutionary Ecology* **4**: 326-357.
- \* Mc Naughton, S.J, T.C. Folsom, T. Lee, F. Park, C. Price, P. Roeder, J. Schimits y D. Stackwell. 1974. Heavy metal tolerance in *Typha latifolia* without the evolution of tolerant races. *Ecology* **47**: 1163-1165.
- \* Miranda, F y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.* **28**: 29-179.
- \* Mooney, H. A., C. Field., S. L. Gulmon y F.A.Bazzaz. 1981. Photosynthetic capacity in relation to leaf position in desert versus old-fields annuals. *Oecologia* **50**: 109-112.

- \* Narayanan, J. y J. P. Reddy. 1983. Effects on phosphorus deficiency on the form of the plant root systems. In: A. Scaife (ed.). Proceedings of the Ninth International Plant Nutrition Colloquium. Commonwealth Agricultural Bureaux. London. pp. 412-417.
- \* Nye, P.H. y P.R. Tinker. 1977. *Solute Movement in the soil root system*. University of California. Press, Berkeley.
- \* Oberbauer, S. F. y B. R. Strain. 1985. Effect of light regime on the growth and physiology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) in Costa Rica. *J Trop Ecol.* 1: 303-320.
- \* Olf, H., J. van Andel y J.P. Bakker. 1990. Biomass and shoot/root allocation of five species from a grassland succession series at different combinations of light and nutrient supply. *Functional Ecology* 4: 193-200.
- \* O' Toole, J.C. y W. L. Bland. 1987. Genotypic variation in crop plant root systems. *Adv. Agron.* 41: 91-145.
- \* Passioura, J.R. 1988. Water transport in and to roots. *Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.* 39: 245-565.
- \* Patiño, C. 1990. Variación espacial y temporal de la capa de hojarasca (mantillo) en una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- \* Pitman, M.G. 1976. Ion uptake by plant roots pp 95-128 In: Luttge, V Y Pitman, M.G (Eds). *Transport in plants II*, Parte b: Tissues and organs. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series Vol II Springer, Berlin.
- \* Poorter, H., C. A. D. M. van de Vijver., R. G. A. Boot y H. Lambers. 1995. Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant and Soil* 171: 217-227.
- \* Rincón, E. y P. Huante. 1988. Analisis de crecimiento de plántulas de *Apoplanesia paniculata* y *Celaenodendron mexicanum* *Phytologia* 65 (3): 174-183.
- \* Rincón, E. y P. Huante. 1989. Nutrición Mineral. *Bol. Soc. Bot. México* 49: 7-17.
- \* Rincón, E. y P. Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees: Structure and Function* 7: 202-207.
- \* Rincón, E. y P. Huante. 1994. Influence of mineral nutrient availability on growth of tree seedlings from the tropical deciduous forest. *Trees: Structure and Function* 9:93-97.
- \* Robinson, D. y I. H. Rorison. 1985. A quantitative analysis of the relationships between

root distribution and nitrogen uptake from soil by two grass species. *J. Soil. Sci.* **36**: 71-85.

\* Robinson, D. y I. H. Rorison. 1987. Root hairs and plant growth at low nitrogen availabilities. *New Phytologist* **107**: 681-693.

\* Robinson, D. y I.H. Rorison. 1988. Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Functional Ecologist* **2**: 249-257.

\* Rose, D. A. 1983. The description of the growth of root systems. *Plant soil* **75**: 405-415.

\* Russell, E.W. 1968. *Soil conditions and plant growth*. Longman.

\* Ryser, P. y H. Lambers. 1995. Root and leaf attributes accounting for the performance of fast and slow growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* **170**: 251-265.

\* Ryser, P. 1996. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology* **10**: 717-723.

\* Shipley, B. y P.A. Keddy. 1988. The relationship between relative growth rate and sensitivity to nutrient stress in twenty-eight species of emergent macrophytes. *Journal of Ecology* **76**: 1101-1110.

\* Shipley, B. y R.H. Peters. 1990. The allometry of seed weight and seedling relative growth rate. *Functional Ecology* **4**: 523-529.

\* Silverbush, M. y S. A. Barber. 1983b. Sensitivity of simulated phosphorus uptake to parameters used by a mechanistic mathematical model. *Plant Soil* **74**: 93-100.

\* Slade, A. J. y M. J. Hutchings. 1987. The effect of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *J. Ecol.* **75**: 95-112.

\* Stark, N. M. y C. F. Jordan. 1978. Nutrient retention by root mat of an Amazonian rain forest. *Ecology* **59**: 434-437.

\* Solís, V.E. 1993. *Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

\* Trewavas, A. J. 1986. Resource allocation under poor growth conditions. A major role for growth substances in developmental plasticity. In: D.H. Jennings y A.J. Trewavas (eds.). *Plasticity in Plants*. Symposia of the Society of Experimental Biology. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 31-76.

Van Arendonk, J.J.C.M. y H. Poorter. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment* **17**: 963-970.

- \* Waring, R. H., A. J. S. McDonald, S. Larsson, T. Ericsson, A. Wiren, E. Arwidsson. 1985. Differences in chemical composition of plants grown at constant relative growth rates with stable mineral nutrition. *Oecologia* **66**: 157-160.
- \* Weaver, J. E. 1919. *The Ecological Relations of Roots*. Carnegie Institute, Washington, D.C.
- \* Weaver, J. E. 1958. Classification of root systems of forms of grassland and a consideration of their significance. *Ecology* **39**: 393-401.
- \* Weiss, I. M. 1982. The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsuta*. *Canadian Journal of Botany* **60**: 1868-1874.
- \* West-Eberhard, M. J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**: 249-278.
- \* Zar, J. H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, U.S.A.