



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

EFFECTOS DE LA DEFOLIACIÓN INDUCIDA
SOBRE EL CRECIMIENTO DE TRES ARBUSTOS
RIBEREÑOS DE LA SIERRA TARAHUMARA; BAJO
CONDICIONES DE CRECIMIENTO EN RIZOTRÓN

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

JOEL RODRÍGUEZ SERVÍN

DIRECTOR DE LA TESIS: DR. ROBERT BYE BOETTLER

MÉXICO, D. F.

JUNIO, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial al Jardín Botánico Instituto de Biología donde se desarrollo este proyecto.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante la realización del proyecto.

A la Dirección General de Estudios Profesionales (DGEP) por la beca otorgada durante la realización del proyecto.

A la Dirección General de Estudios Profesionales (DGEP) en especial al proyecto “Flora Acuática de los Humedales Intermontanos de la Sierra Tarahumara: composición y distribución” (PAPIIT - DGAPA, No. IN211799) por el apoyo otorgado.

Al grupo de Cooperación Internacional para el Estudio de la Biodiversidad, México (ICBG) proyecto “Agentes Bioactivos Vegetales de Zonas Áridas de América Latina” (U01 TW 0036 del Intitute of Health, National Science Foundation, US Agency for International Development y US Department of Agriculture) por el apoyo otorgado.

A la Comisión Nacional para la Biodiversidad (CONABIO) con el proyecto “Plantas Vasculares de la Sierra Tarahumara Listado Florísticos, Etnobotánicos e Históricos. Clave X006 por el apoyo otorgado.

A Bosque Modelo Chihuahua por el apoyo recibido en campo.

A los Miembros del Jurado:

Presidente	Dr. Antonio Lot Helgueras
Vocal	Dr. Mark Earl Olson
Secretario	Dr. Robert Bye Boettler
Suplente	Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez
Suplente	Dr. María del Pilar Huante Pérez

A **Claudia Argelia Cano Reveles,**
por haberme invitado en este viaje
que sin lugar a dudas ha resultado maravilloso.

A nuestra hija **Luna Paula Rodríguez Cano,**
que nos motiva a conseguir estos logros.

A mis padres **Joel Rodríguez y Guadalupe Servín,**
que siempre han estado conmigo.

Mi especial agradecimiento.

Al Dr. Robert Bye por haberme alentado durante todo el proyecto y haber sido más que mi profesor mi amigo.

Al Dr. Antonio Lot por siempre aconsejarme lo correcto en los momentos más difíciles.

A la Dra. María del Pilar Huante, al Dr. Mark Olson y al Dr. Francisco Javier Álvarez por sus acertados comentarios en la revisión de la tesis.

Al Biólogo Hugo Bolaños de Bosque Modelo Chihuahua que me apoyo en el trabajo de campo.

A mis compañeros del grupo ICBG Myrna Mendoza, Gustavo Morales y Martín Hilerio por todas las experiencias vividas en Chihuahua y San Luís Potosí.

A Delia Castro por haber sido una gran amiga en todo momento.

A Francisco Basurto por el tiempo y la dedicación que le brinda a los compañeros.

A mis compañeros del Jardín Botánico: Dolores, Mauricio, Roberto, Estela, Natalia, Vicky, Pedro Tenorio, Lupita, Olimpia, Lucero, Mariana, Jorge.

A mis hermanas Mónica y Adriana.

A mis sobrinos Karla, Dylan, Frida y Angel de los cuales espero lo mejor.

A mis suegros, mis cuñados y al resto de mi familia que de alguna forma están presentes.

A todas las personas que conocí en la Sierra Tarahumara y en la Sierra de Álvarez, las cuales contribuyeron enormemente en la realización de esta Tesis.

Índice

	Página
Jurado	i
Agradecimientos	ii
Resumen	vii
1. Introducción	1
1. 1. Área de estudio	2
1. 2. Importancia de la región	3
2. Revisión de la literatura	5
2. 1. Ecología de la herbivoría	5
2. 2. Respuesta de las plantas a la herbivoría	6
2. 3. Interacción vástago – raíz	8
2. 4. La herbivoría y su efecto en las primeras etapas de desarrollo de la planta y su efecto en la reproducción	9
2. 5. Sistema radical	11
2. 5. 1. Anatomía de las raíces	11
2. 5. 2. Crecimiento y desarrollo de las raíces	12
2. 5. 3. Rizotrón como sistema de estudio de raíces	14
2. 6. Análisis de crecimiento	15
3. Objetivos	17
4. Hipótesis	17
5. Materiales y Métodos	18
5. 1. Caracterización taxonómica de las especies	18
5. 2. Material vegetal	19
5. 3. Diseño experimental	20
5. 4. Preparación de los rizotrones	21
5. 5. Procedimiento	23
5. 6. Análisis estadístico	25
6. Resultados	26
6. 1. Datos del rizotrón	26
6. 1. 1 Área foliar	26
6. 1. 2. Longitud del tallo	29
6. 1. 3. Longitud radical vista desde el rizotrón	30
6. 2. Parámetros del análisis de crecimiento considerando el peso seco	32
6. 2. 1. Biomasa	32

6. 2. 2. Tasa de crecimiento relativo (TCR)	32
6. 2. 3. Tasa de asimilación neta (TAN)	33
6. 2. 4. Área foliar específica (AFE)	33
6. 2. 5. Proporción de área foliar (PAF)	33
6. 2. 6. Índices de peso seco foliar (IPF), tallo (IPT), y raíz (IPR)	36
6. 2. 7. Relación raíz / vástago	38
6. 3. Correlaciones entre parámetros	38
6. 4. Parámetros del crecimiento Radical	41
6. 4. 1. Biomasa raíz	41
6. 4. 2. Longitud real raíz (cm)	41
6. 4. 3. Coeficiente alométrico de la raíz ($K_{raíz}$)	44
6. 4. 4. Área foliar (AF) vs área radical ($A_{raíz}$)	44
6. 4. 5. Longitud de la raíz vs área foliar ($L_{raíz}$ vs AF)	44
6. 4. 6. Longitud específica de la raíz (LER)	44
6. 4. 7. Diámetro de la raíz (Diámetro raíz, cm)	45
6. 4. 8. Volumen de la raíz (Volumen raíz, cm^3)	45
6. 4. 9. Índice de la longitud de la raíz vs el volumen de la raíz ($L_{raíz}$ vs $V_{raíz}$)	45
6. 4. 10. Densidad del tejido radicular ($DT_{raíz}$)	45
6. 4. 11. Densidad de la raíz (Densidad raíz)	46
6. 4. 12. Sistema Radical	46
7. Discusión	53
8. Conclusiones	64
9. Referencias	65
10. Anexos	74

Resumen

Se evaluó el efecto de la defoliación inducida sobre el crecimiento de *Salix irrorata*, *Symphoricarpos rotundifolius* y *Cornus stolonifera* arbustos ribereños propagados vegetativamente por estacas de tallos las cuales crecieron bajo condiciones de invernadero y sobre rizotrones. El diseño experimental consistió en un grupo defoliado y su control, tres especies y cuatro registros de datos. El crecimiento se mantuvo durante 101 días realizando una defoliación al día 58. Los resultados fueron analizados utilizando los parámetros del análisis de crecimiento clásico basados en el peso seco. Las tasas de crecimiento relativo de las especies fueron bajas; sin embargo, esta condición no impidió que las plantas presentaran respuestas positivas a la defoliación presentando específicamente una compensación exacta. El incremento del área foliar se debió al aumento de la actividad fotosintética del área foliar remanente por eso se presentó una TAN muy elevada. *Salix irrorata* presentó además un aumento en el número de hojas nuevas que le brindaron al final la mayor área foliar. Considerando las tasas de crecimiento lento de las especies y su forma vida arbustiva caducifolia, sugieren que las especies pueden ser clasificadas como competidoras tolerantes a las restricciones. La defoliación no limitó el crecimiento de los tallos y las raíces, además el patrón de asignación de biomasa fue mayor para el sistema radical que para la parte aérea en las tres especies. Los sistemas radicales de las especies parecen estar primeramente relacionados con brindarle estabilidad a la planta y después con la adquisición de recursos.

Summary

The effect of the defoliation induced on the growth of *Salix irrorata*, *Symphoricarpos rotundifolius* and *Cornus stolonifera* was evaluated, propagated riparian shrubs vegetative by stakes of stems which grew under conditions of conservatory and on rizotrones. The experimental design consisted of a defoliated group and its control, three species and four registries of data.

The growth stayed during 101 days making a defoliation to day 58. The results were analyzed using the parameters of the analysis of classic growth based on the dry weight. The rates of relative growth of the species were low; nevertheless, this condition did not prevent that the plants presented displayed positive answers to the defoliation presenting specifically an exact compensation.

The increase of the area to foliar had to the increase of the photosynthetic activity of the area to foliar surplus for that reason a NAR very high one appeared. *Salix irrorata* presented in addition increased in the number of new leaves that in the end offered the greater area him to foliar. Considering the rates of slow growth of the species and their form deciduous shrubs life, species suggest them can be classified like tolerant competitors to the restrictions.

The defoliation did not limit the growth of the stems and the roots, in addition the pattern to allocation of biomass was greater for the radical system that stops the aerial part in the three species. The radical systems of the species seem to be firstly related to offering stability him to the plant later and to the acquisition of resources.

1. Introducción

La vegetación ribereña es un ecosistema que se desarrolla a lo largo de los cursos de agua y es florística y estructuralmente distinta a la que se desarrolla en zonas más lejanas no afectadas por la presencia de humedad. Dicha vegetación afecta la estabilidad y calidad de los ambientes circundantes ya que reduce los picos de inundación, actúa como trampa de sedimentos, nutrimentos y contaminantes, regula la temperatura del agua, e incrementa la recarga de aguas subterráneas (Briggs, 1996). Provee alimento y cobertura para la vida silvestre y brinda una gran cantidad de productos naturales para el beneficio de los pobladores (Department of Agriculture, 1999). En los últimos años los disturbios provocados por los seres humanos han reducido en gran medida las poblaciones nativas ribereñas, dando lugar a que especies invasoras tengan mayor ventaja de soportar condiciones de perturbación (Glenn *et al.*, 1998). Factores como el incremento en la salinidad del suelo, modificaciones en los flujos de agua, cambios en la calidad del agua (Glinski *et al.*, 1990), así como la herbivoría provocada por animales relacionados con actividades económicas de los seres humanos han sido factores importantes para la disminución de las poblaciones arbustivas ribereñas (Singer *et al.*, 1994).

Los programas de reforestación que actualmente se desarrollan en las áreas ribereñas, requieren de información acerca del comportamiento de las especies en relación con la herbivoría, en especial el efecto que tiene esta actividad negativa en el crecimiento de la planta (Bosque Modelo Chihuahua, 1998). Las prácticas actuales de propagación se basan en reproducir a las plantas asexualmente utilizando estacas de tallo como medio; sin embargo el único candidato aprovechado es *Salix irrorata* “jarilla”, por lo que es necesario conocer el potencial de propagación de otras especies que puedan ser utilizadas para este fin.

Tomando en consideración que la defoliación puede ser utilizada para simular un efecto de herbivoría, se tomaron como modelo de estudio tres especies nativas ribereñas de la región *Salix irrorata* Anderss., *Symphoricarpos rotundifolius* A. Gray y *Cornus stolonifera* Michx., las cuales crecieron sobre un dispositivo de observación llamado rizotróon el cual nos brindó la posibilidad de realizar mediciones no destructivas del sistema radical.

En este sentido la defoliación provocó efectos en el crecimiento de las tres especies desencadenando respuestas que involucraron ajustes fisiológicos y morfológicos

Joel Rodríguez Servín, UNAM Instituto de Biología Jardín Botánico

usualmente determinados como respuestas compensatorias o de tolerancia a la defoliación (Rosenthal y Kotanen, 1994).

1. 1. Área de estudio

La Sierra Tarahumara se localiza en el estado de Chihuahua dentro de la provincia fisiográfica de la Sierra Madre Occidental; específicamente en la subprovincia denominada Gran Meseta y Cañones Chihuahuenses (Rzedowski, 1978) (Figura 1). Según la clasificación de García (1973) la región presenta un clima templado húmedo frío con lluvias en la época más caliente del año, con rangos máximos de temperatura de 34° C y mínimos de -17° C, con un promedio de 18° C. Por lo que respecta a la precipitación el valor promedio es de 825.5 mm anuales (Bolaños, 1999).

La flora de la región mantiene representantes de dos reinos: Neotropical (xerófita mexicana y caribea) y Holártico (mesoamericana de montaña). Para el primero los tipos de vegetación representativos son: bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, pastizal, bosque de *Quercus* (tascate), bosque mesófilo; para el segundo se encuentran: bosque de coníferas, bosque de *Juniperus*, bosque de pino-encino (Rzedowski, 1978).

Particularmente de la zona el estrato arbóreo se encuentra compuesto por asociaciones de *Pinus* y *Quercus*, con elementos de *Juniperus deppeana* (tascate), *Arbutus arizonica* (madroño), *Arctostaphylos pungens* (manzanilla) y en zonas húmedas *Populus tremuloides* (alamillo). Las especies de pino más importantes son: *Pinus arizonica*, *Pinus durangensis*, *Pinus engelmannii* y *Pinus leiophylla*. En el estrato arbustivo y herbáceo podemos nombrar: *Ceanothus fendlerii*, *Arctostaphylos pungens*, *Tagetes lucida*, *Psacalium decompositum*, *Ligusticum porterii*, *Pteridium aquilinum*, *Lupinus chihuahuensis*, *Salix* spp. *Pachera candidissimus*, *Stevia serrata* y *Ratibida mexicana* (Bosque Modelo Chihuahua, 1996).

En la región predominan los siguientes suelos: a) “regosol eútrico” no se presentan horizontes bien diferenciados, con colores claros y parecidos al material de origen; b) “litosol eútrico”, suelos poco desarrollados con profundidades menores a 10 cm y c) “feozem háplicos”, suelos con un mayor desarrollo de color oscuro, con medianos

contenidos de materia orgánica y nutrimentos localizados principalmente en las áreas bajas (Bolaños, 1999).

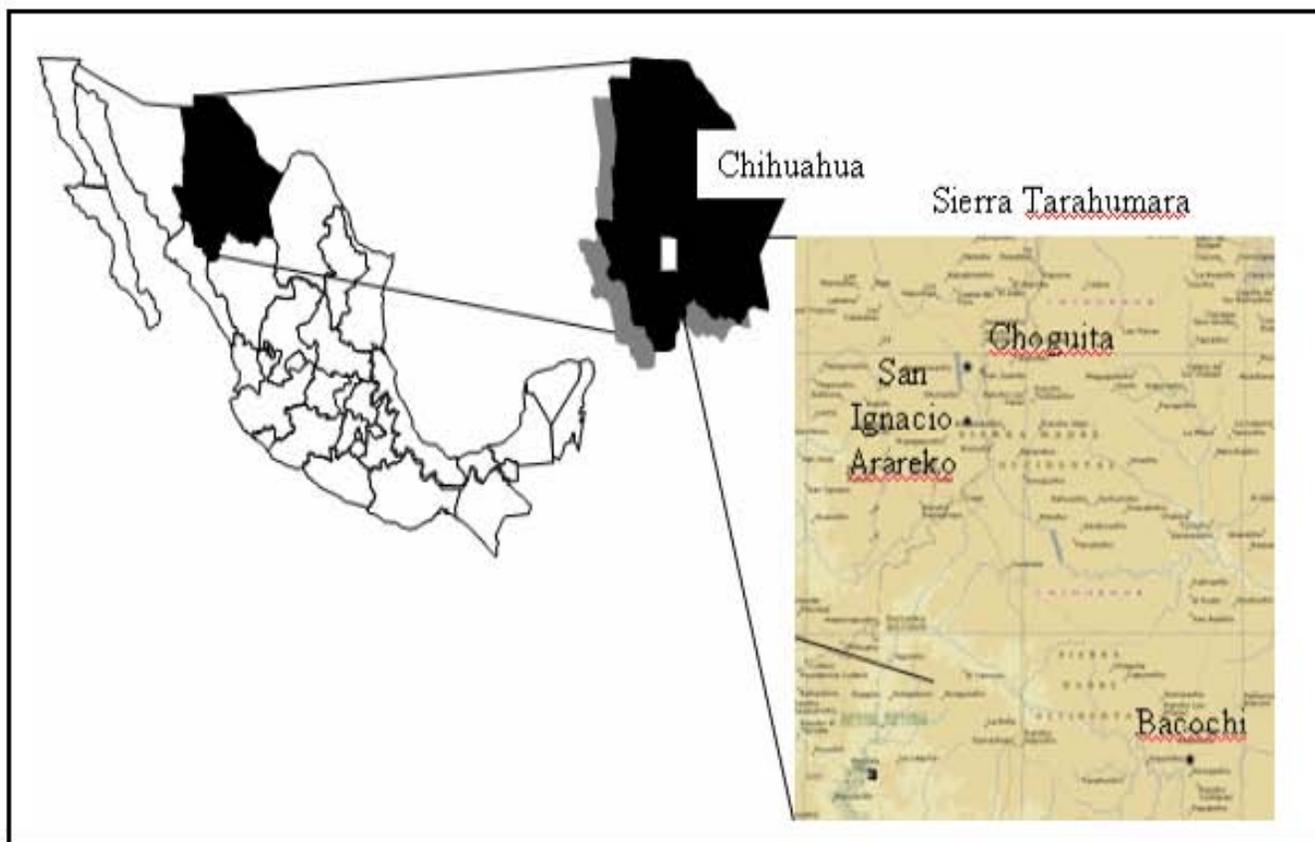


Figura 1. Área de Estudio.

1. 2. Importancia de la región

La Sierra Tarahumara forma parte de las “Regiones Terrestres Prioritarias para la Conservación de la Biodiversidad” (RTP-30 “Alta Tarahumara – Barrancas”) propuesta por la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO, 2000).

El área es una unidad estable donde se presenta una riqueza biológica muy importante; además de que la flora del lugar se ha formado por migración y especiación en respuesta a factores climáticos, topográficos y geomorfológicos (Bye, 1983) lo que mantiene una vegetación específica (Bye, 1995). Las cuencas altas son los sitios de endemismos,

mientras que las barrancas y cordilleras permiten a las plantas una amplia distribución continental (Felger *et al.*, 1997; Bye, 1995). Según la CONABIO (2000) la zona presenta una integridad ecológica funcional significativa.

Dentro de la RTP-30 se encuentran dos Regiones Hidrológicas Prioritarias (CONABIO, 1998):

1. La Región Hidrológica Bravo – Conchos (RH-24) se divide en 24 cuencas hidrográficas de las cuales 7 están en el estado de Chihuahua. Las comunidades de Chogita y San Ignacio Arareko se encuentran dentro de la cuenca “Río Conchos – Presa de la Boquilla”, la cual es la segunda cuenca en producir más escurrimiento (escurrimiento anual de 892.724 m³ y una precipitación media anual de 564.100 mm). Los pequeños afluentes de Chogita y San Ignacio Arareko conforman el nacimiento del río Conchos (a 2700 msnm). El río Conchos descarga sus aguas hacia el río Bravo y posteriormente desembocan en el Golfo de México (INEGI, 1999).
2. La Región Hidrológica Sinaloa (RH-10) presenta 10 cuencas de las cuales tres están en Chihuahua. La cuenca “Río Fuerte” presenta una precipitación media anual de 823.591 mm. El afluente de la comunidad de Bacoichi en Norogachi es un arroyo que participa en el nacimiento del río Urique, él cual se une con el río Fuerte y ambos desembocan en el Océano Pacífico. Las corrientes superficiales más importantes son: el río Urique, río Verde y el río Fuerte (Anexo 1 se encuentra Figura 2) (INEGI, 1999).

2. Revisión de la literatura

2. 1. Ecología de la herbivoría

Las plantas y los herbívoros han sostenido una estrecha interacción evolutiva la cual se ve reflejada en una serie de detalles fenológicos así como de complejos procesos fitoquímicos y metabólicos entre las especies involucradas. Como ejemplos de esta relación que ha evolucionado a la par podemos mencionar: 1) los metabolitos secundarios que en algunos casos son considerados como reguladores del herbivorismo, 2) las flores en donde los herbívoros son mediadores de la comunicación sexual de la planta (Dirzo, 1987), y 3) la diversidad estructural y morfológica de las hojas (Coley, 1987).

El termino de plasticidad podemos definirlo como un mecanismo que favorece a las especies ante condiciones ambientales heterogéneas (Bradshaw, 1965). Dichas condiciones ambientales pueden estar representadas por factores abióticos (agua, luz, temperatura, humedad, sustrato, etc.) y bióticos (herbivoría y enfermedades); dentro de los factores bióticos la herbivoría ha jugado un papel muy importante en la evolución de las plantas y los herbívoros, por un lado en dicha interacción una especie se ve beneficiada (herbívoro) y la otra especie perjudicada debido a la pérdida de biomasa (planta), señalando que en esta interacción se da un proceso de depredación (Harper, 1977; Pianka, 1978). Sin embargo, la magnitud del daño dependerá de las características de las especies involucradas y su relación con la variación espacial y temporal (Dirzo y Domínguez, 1995). Cuando se produce una defoliación en la planta se desencadenan una serie de ajustes fisiológicos y morfológicos cuya finalidad es contrarrestar el efecto provocado por la misma, el grado de respuesta que cada planta se conoce como variación genética (Dirzo *et al.*, 1987). No se puede afirmar que la herbivoría maximice la adecuación de las plantas, pero en algunos casos las plantas pueden compensar el daño causado por la pérdida de biomasa y muchas veces sobrecompensar el daño así como incrementar la adecuación (Rosenthal, 1995).

Dentro de los herbívoros podemos mencionar a dos subgrupos: los vertebrados y los invertebrados grupo más abundante que el primero (Dirzo y Domínguez, 1995). En ambos grupos se pueden dar casos extremos de herbivoría; sin embargo, actualmente existe un grupo de animales económicamente importantes para el hombre que llegan a ramonear completamente un planta, en comparación con un invertebrado que puede alimentarse

solamente del área foliar y en algunos casos tan específicos que evitan las vainas de las hojas como es el caso de los especialistas (Coley *et al.*, 1985).

2. 2. Respuesta de las plantas a la herbivoría

Es importante mencionar que la tolerancia a la defoliación es la capacidad de las plantas a disminuir los efectos negativos causados por factores bióticos o abióticos (Simms, 1992), mientras que la compensación es la neutralización del daño causado gracias al incremento de biomasa en otras estructuras.

En primera instancia los cambios derivados del estrés ambiental son detectados por las hojas y estas responden ya sea con acciones metabólicas o modificando las tasas de crecimiento. Un ejemplo de cambios en periodos largos se da en *Populus*, bajo crecimiento en días largos (18h) las plantas crecen rápidamente, mas del 80% de los productos formados se dirigen hacia el desarrollo de los tallo y las hojas; y en días cortos (8h) el crecimiento de las hojas decrece rápidamente y el carbón se reasigna hacia los tallos y las raíces.

De igual forma las plantas responden a la defoliación con crecimientos compensatorios, incrementando la asimilación de carbón y la producción de componentes de defensa (antiherbívoros) (Coley *et al.*, 1985). Cuando una planta se encuentra en perfectas condiciones con una reserva importante de alimentos, la herbivoría afecta en menor grado a la planta; como se observó en plantas de *Populus* las cuales se defoliaron hasta un 80% de sus hojas y la planta solamente decreció en un 20% (Bassman *et al.*, 1982).

El desarrollo de las hojas puede simultáneamente transportar recursos derivados de la fotosíntesis a regiones maduras a otras partes del vástago e importarlos hacia regiones inmaduras. Las plantas muchas veces compensan la pérdida del área foliar incrementando el crecimiento del follaje residual y disminuyendo el crecimiento del tallo y raíz (Bassman *et al.*, 1982; Bassman y Dickmann, 1985).

El efecto del estrés ambiental sobre la abscisión está mediado por cambios hormonales y enzimáticos, los principales reguladores son las auxinas que previenen la abscisión y por el contrario el etileno es una hormona que estimula la abscisión. La senescencia de la hoja en el otoño se deriva de la disminución del flujo de auxina de un lado a otro de la zona de abscisión y del aumento en la síntesis de etileno.

Joel Rodríguez Servín, UNAM Instituto de Biología Jardín Botánico

Como ejemplo de lo anterior se encuentra el ataque de insectos o las enfermedades mismas que cuales estimulan la producción de etileno y muchas veces acelera la prematura abscisión. Un número importante de árboles caducifolios sufren abscisión de tallos como ocurre con los géneros *Salix*, *Juglans*, *Fraxinus*, *Prunus* y *Quercus* (Kozlowski, 1991).

Las repuestas fisiológicas de la herbivoría pueden ser muy grandes ya que dependen de las diferentes predisposiciones genéticas, de los estadios fisiológicos y de los diferentes grados de almacenamiento de nutrimentos. La época del año también influye sobre la planta que ha sido defoliada ya que si la defoliación se produce en los meses de julio y agosto, la planta no adquiere los recursos necesarios poniendo en riesgo las yemas y los renuevos para la época de invierno, además de que la disminución de los carbohidratos limitará el crecimiento del siguiente año (Isebrand, 1982; Gregory y Wargo, 1986; Gregory *et al.*, 1986). Como es el caso de las plantas caducifolias donde el crecimiento de los brotes en tocones o en chupones de raíces se relaciona con los niveles de carbohidratos en raíces y con el tiempo de la cosecha (Schier y Zasada, 1973).

En el caso de plantas caducifolias, si el efecto negativo de la defoliación ocurre en la estación de crecimiento cuando las reservas de carbohidratos son bajas la brotación será reducida; si se corta al final de la estación de crecimiento cuando las reservas de carbohidratos son altas, la abundante brotación fracasará y podrá morir por congelamiento (Kramer y Kozlowski, 1979). En algunos estudios las rotaciones cortas para la producción de chupones en *Populus tremuloides* y *Populus grandidentata* se sostuvieron por más de 10 años; sin embargo, el declinamiento de la producción en función de las rotaciones cortas, fueron atribuidas a la inanición de las raíces por frecuentes remociones de las partes fotosintéticas (Stiell y Berry, 1986).

El crecimiento de las nuevas ramificaciones y el follaje en plantas caducifolias de la primavera, depende completamente del almacenamiento de carbohidratos y las nuevas ramas pueden presentar abscisión prontamente si los carbohidratos son limitados.

La defoliación puede causar que los tallos y las raíces concentren limitadas cantidades de carbohidratos, por lo que pueden ser susceptibles a las bajas temperaturas, al decremento en el crecimiento de sus estructuras (follaje, raíces, etc.), al incremento del estrés hídrico y a la susceptibilidad de las raíces a los patógenos (Wargo y Montgomery, 1983; Gregory *et al.*, 1986). Repetidas defoliaciones en árboles de *Acer rubrum* y *Quercus rubra* provocaron

Joel Rodríguez Servín, UNAM Instituto de Biología Jardín Botánico

disminución en el número de yemas y nuevas hojas y eventualmente la muerte de las ramas de la planta (Heichel y Turner, 1984).

2. 3. Interacción vástago – raíz

Considerando a la planta como un sistema, su funcionamiento se encuentra integrado por varios subsistemas los cuales pueden dividirse arbitrariamente como hojas, tallos y raíces; sin embargo existen combinaciones fisiológicas como puede ser el transporte bidireccional de nutrimentos que hacen que los sistemas sean difíciles de separar (Dickson *et al.*, 1984). En las plantas superiores las hojas, los nudos y los internudos forman una unidad especial conocida como vástago (“Shoot”) (Kramer y Larson, 1982). Dichas unidades reciben estímulos ambientales que pueden responder con cambios en toda la planta; sin embargo las respuestas metabólicas que regulan en su mayoría el crecimiento y desarrollo del vástago, los tallos y las raíces así como la asignación de carbono en toda la planta provienen de las hojas.

Cuando hay una producción elevada de recursos derivados de la fotosíntesis, se incrementa el almacenamiento de almidón y esto produce que el transporte se redireccione hacia las partes bajas del tallo y raíces (Good and Williams, 1986). El incremento en la asignación de fotosintatos a las raíces provoca un crecimiento radical y por lo tanto hay un aumento en el ascenso de nitrógeno.

La fotosíntesis esta cercanamente relacionada con los contenidos de nitrógeno en la hoja, cuando hay estrés de nitrógeno las tasas de crecimiento de las hojas decrecen antes de que la fotosíntesis lo haga (Mc Donald *et al.*, 1986). El decremento de la fuerza de absorción de las hojas provoca que haya una reasignación de carbono hacia las partes bajas con lo que promueve un crecimiento radical. En la fase activa de crecimiento de las plantas, las raíces tienen fuerzas débiles de absorción y tienden a recibir asimilados solamente de las hojas bajas. Los nutrimentos almacenados en las raíces pueden ser retraslocados a la parte aérea en momentos de estrés (Huber, 1983).

El crecimiento de las raíces principales se encuentra ligado a los cambios en el crecimiento de las hojas; por ejemplo, la activación del cambium y la formación de vasos se inician por una expansión progresiva de las hojas, los cuales corren por las ramas hacia el tallo principal y hacia abajo por la raíz. En contraste el crecimiento y movimiento de las raíces

Joel Rodríguez Servín, UNAM Instituto de Biología Jardín Botánico

finas son independientes al crecimiento de la parte aérea (Jonson y Owens, 1985), cada raíz fina crece en función de las condiciones ambientales (Caldwell, 1988).

2. 4. La herbivoría y su efecto en las primeras etapas de desarrollo de la planta y su efecto en la reproducción

Cuando la herbivoría disminuye, el efecto es considerable en el desarrollo sucesional de una planta ya que las tasas de renovación de las especies aumentan, así como el número de especies reclutadas lo que conlleva a un incremento en la cobertura vegetal (Nuñez-Farfan y Dirzo, 1985).

Existen algunas especies de hierbas conocidas como especies tolerantes al pastoreo, en donde el crecimiento radical no se ve afectado después de varias defoliaciones; este efecto se debe a que existe una carencia de sensibilidad ante la defoliación derivado de las elevadas reservas de nutrimentos en las raíces y a las bajas tasas de producción o renovación de las raíces (Chapin *et al.*, 1979). Como en el caso de dos hierbas de clima semi-árido *Stipa tenuis* y *Piptochaetium napostaense*, las cuales no retardaron el crecimiento radical después de haber sido defoliadas en diferentes fases del crecimiento; esto se debe a que toman ventaja del ambiente ya que los pequeños eventos como puede ser una llovizna estimulan los procesos fisiológicos radicales para la exploración de los recursos del suelo y así sostener la recuperación de las hojas. Cuando la defoliación se presenta en la época vegetativa, la tasa de crecimiento relativa es mayor; sin embargo, después de dos años las consecuencias de las defoliaciones produce una reducción de tamaño además de una reducción en la producción de materia seca (Becker *et al.*, 1997).

El efecto de la herbivoría en la reproducción puede ser muy grave, ya que como se observó en plantas propagadas mediante estacas de *Salix arizonica* expuestas a varios tipos de herbívoros domésticos y silvestres la reproducción sexual se mantuvo detenida así como se produjo una gran mortalidad (Maschinski, 2001). Además, se observó que el ganado vacuno causa mayor mortalidad (33%) que el provocado por los animales silvestres (11%). El efecto del ramoneo en arbustos de *Salix arizonica* no pudo ser superado en un año, en algunos casos la recuperación duró más 12 años.

Los herbívoros pueden afectar la reproducción de las plantas de manera directa cuando atacan los tejidos reproductivos y de manera indirecta al disminuir la asimilación de nutrimentos por el ataque de tejido vegetativo (McNaughton, 1983).

En un estudio realizado en la selva baja caducifolia con *Erythroxylum havanense* para conocer el efecto de la defoliación sobre la reproducción, se encontró que dos lotes defoliados produjeron casi la tercera parte de los frutos que el control y que estos tardaron más tiempo en madurar; además de que se afectó la producción de flores de la época siguiente (Domínguez, 1990). En otro estudio se realizó una defoliación de una hierba rastrera (*Cucurbita argyrosperma*) y se encontró que el daño a las hojas reduce la producción de flores sobre todo las femeninas (Mariano y Dirzo, 1996).

Así vemos que a nivel reproductivo la herbivoría puede afectar la adecuación de las especies por reducción del número de descendientes (Zagorin, 1983; Domínguez, 1990).

2. 5. Sistema radical

Al igual que otros tejidos las raíces presentan actividades fisiológicas y metabólicas como son crecer, desarrollarse, respirar, sintetizar y degradar varios compuestos. Su función generalmente es la de anclar y dar soporte a la planta, absorber agua y minerales y participar en la regulación hormonal.

La escasa variación en las características externas de las raíces se debe al rango limitado de variación ambiental del suelo. Dentro de las características más general mencionamos el diámetro, el color, la textura y en general la morfología del sistema radical, los cuales difieren grandemente dentro y entre las especies (Fitter, 1998).

El sistema radical es un órgano subterráneo con crecimiento geotrópico positivo, el cual no produce hojas, por lo que carece de nudos y entrenudos. Las ramificaciones se producen a partir de órganos internos y no de yemas axilares, el meristemo subapical esta cubierto por un tejido protector conocido como caliptra. En la raíz se llevan acabo numerosos procesos metabólicos, además se sintetizan una serie de productos como son: aminoácidos, ácidos nucleicos, proteínas, péptidos, vitaminas, sustancias de crecimiento, sustancias de protección como alcaloides, auxinas, carotenoides y porfirinas (Sytnik *et al.*, 1977).

2. 5. 1. Anatomía de las raíces

La raíz en términos generales puede dividirse en: cofia de la raíz (caliptra), epidermis, cortex, estele vascular y endodermis. La caliptra está compuesta de células arregladas libremente y constituye una única región de tejido que percibe una variedad de estímulos y traduce la respuesta de la regulación del crecimiento; a su vez sirve de protección a las células meristemáticas y es responsable de regular la curvatura geotrópica de las raíces (Glinski *et al.*, 1990).

La capa superficial de la raíz es la epidermis está compuesta de una delgada pared de células formando en raíces jóvenes una densa capa externa; la permeabilidad de la epidermis depende del grado de suberización. En esta capa se producen pelos radiculares los cuales son protuberancias de la epidermis celular. Ambos elementos epidérmicos y pelos radiculares cubren la superficie con una capa hidrofóbica lipídica o cutícula.

Fuera de la endodermis está el cortex compuesto de células con espacios irregulares donde se lleva a cabo un movimiento longitudinal de los gases.

Joel Rodríguez Servín, UNAM Instituto de Biología Jardín Botánico

El estele vascular se compone de tres elementos: xilema que transporta agua y solutos al tallo, floema que transporta metabolitos hacia abajo y el periciclo alrededor de ellos. El estele está circundado por una vaina de células gruesas llamada endodermis. La característica de la endodermis es la presencia de una depositación suberizada formando las bandas de Gaspari las cuales son paredes radiales. Estas bandas constituyen barreras impermeables que aíslan una región del espacio extracelular.

2. 5. 2. Crecimiento y desarrollo de las raíces

Durante el crecimiento de la raíz primaria, uno puede distinguir cuatro regiones: calíptrá, región meristemática, región de elongación, y región de diferenciación y maduración.

De la radícula embrionaria se origina la primera raíz o raíz primaria llamada pivotante o axonomorfa. Este tipo de sistema surge directamente de la semilla, con la aparición de una raíz primaria con crecimiento monoaxial geotrópico positivo, de la cual pueden surgir raíces secundarias de primero, segundo o tercer orden etc. Las raíces de primer orden principalmente fibrosas surgen del Periciclo. Esta raíz junto con las raíces laterales constituyen el sistema radical de gimnospermas y dicotiledoneas (Chacalo, 2000).

El sistema puede ser axonomorfo cuando se presenta una raíz principal central mas grande que cualquiera de sus ramificaciones, o puede ser fibroso cuando la raíz principal acorta su crecimiento y se forman muchas raíces laterales que son del mismo tamaño aproximadamente.

Los sistemas de raíces adventicias son poliaxiales y pueden o no presentar ordenes laterales, además mantienen crecimientos geotrópicos positivos por lo que se dice que están fuertemente influenciados por los factores ambientales. Surgen de la parte aérea de la planta, llegando a formar bulbos, cormos, rizomas y estolones. Sirven para anclar, absorber, almacenar, o para intercambiar gases (Cannon, 1949).

La raíz de las dicotiledoneas anuales pequeñas y de la mayoría de las monocotiledoneas, presentan tan solo crecimiento primario, se derivan del meristemo subapical por división celular y la subsiguiente diferenciación (crecimiento en longitud); en contraste la raíz de la mayoría de las dicotiledóneas presenta crecimiento secundario el cual resulta de la actividad del cambium vascular en donde se incrementa el diámetro de la raíz, debido a la división celular tangencial en las axilas de la raíz.

El sistema radicular es un juego de filamentos donde su longitud se incrementa por la elongación y ramificación de sus componentes. El tamaño del sistema radicular usualmente se incrementa rápidamente durante el periodo de crecimiento vegetativo (Russell, 1997). La distribución de la raíz depende de la planta y de las propiedades del suelo, pero generalmente la cuantificación de las raíces decrece con la profundidad y distancia de la planta.

Algunos autores han desarrollado diversas formas de clasificar a los sistemas radicales; las primeras clasificaciones basadas en distinguir la raíz primaria que emerge de la semilla y por otro lado las raíces adventicias que se desarrollan de la base del tallo, rizoma u otros órganos (Cannon, 1949); algunas otras basadas en los sistemas radicales de hierbas en donde considera la relación del medio ambiente y el desarrollo radical para la subdivisión de los grupos (Weaver, 1958); las clasificaciones basadas en sistemas de raíces de árboles y arbustos (Krasilnikov, 1968); o las que se basan en ordenar a las raíces asignando criterios de importancia a los ejes y a las ramificaciones laterales (clasificación desarrollada) (Rose, 1983); y algunas clasificaciones modernas basadas en características arquitectónicas importantes como la topología, longitud, radio de enlaces y ángulos de ramificación. De esta última podemos distinguir dos sistemas: el herringbone el cual es mas efectivo en la adquisición de recursos porque tienden a minimizar la competencia de raíces entre plantas; sin embargo requieren de grandes diámetros y por lo tanto grandes costos y el sistema de raíz dicotómico que presenta una alta competencia, pero un muy pequeño diámetro y un costo de construcción menor (Fitter, 1991).

2. 5. 3. Rizotrón como sistema de estudio de raíces

Debido a la posición de las raíces dentro de la matriz del suelo, la accesibilidad para la realización de estudios se ve dificultada si uno requiere no interferir en el crecimiento del sistema radical. Los métodos destructivos no permiten realizar múltiples mediciones de la misma planta o del mismo lugar; por tal razón las técnicas no destructivas han adquirido mayor importancia y confiabilidad como técnicas de estudio de los sistemas radicales ya que se puede medir constantemente a la planta.

En el siglo pasado se comenzaron a requerir datos sobre la dinámica del desarrollo radical, iniciándose la construcción de los primeros laboratorios de raíces como es el caso del prototipo East Malling en Inglaterra, dentro del cual se adoptó el término por primera vez de rizotrón para definir este tipo de sistemas (Bohm, 1979).

El término rizotrón se deriva del griego “*rhizos*” que significa raíz y “*tron*” que significa aparato (Huck *et al.*, 1982). La complejidad de cada sistema de rizotrón varía dependiendo de la infraestructura adoptada; existen laboratorios específicos para el estudio de las raíces (Bohm, 1979; Taylor *et al.*, 1990; Klepper *et al.*, 1994) y rizotrones sencillos portátiles que pueden usarse en campo o laboratorio (Bohm, 1979; Neufeld *et al.*, 1989; Pan *et al.*, 1998; Chacalo *et al.*, 2000).

La posibilidad que brinda la observación del crecimiento radical detrás de un cristal es grande, la obtención de mediciones cuantitativas puede responder a las preguntas que se han realizado sobre el efecto de las condiciones ambientales sobre la dinámica radical. Se pueden realizar diferentes mediciones como es la longitud, la densidad, la dinámica radical (tasa de crecimiento y mortalidad), etc. (McMichel *et al.*, 1992).

Los rizotrones se han utilizado para medir el impacto de condiciones ambientales del suelo y las plantas como por ejemplo, el comportamiento de los organismos dentro del suelo (Carpenter, 1988; Pijnenborg *et al.*, 1990), la compactación del suelo sobre el crecimiento radical (Chacalo *et al.*, 2000(A)). Además se han utilizado herramientas modernas para monitorear los eventos como son las fotografías continuas, la digitalización y el video (Taylor *et al.*, 1990; Andren *et al.*, 1996; Pan *et al.*, 1998).

2. 6. Análisis de crecimiento

A partir de los años 60's se realizaron estudios conocidos como análisis de crecimiento en plantas, los cuales según su enfoque fueron divididos en análisis clásico y análisis funcional. El primero se basa en medir dos cosechas (inicial y final) con varias repeticiones para cada fecha; y el segundo con varias cosechas programadas y con menos repeticiones.

El método funcional cuantifica los cambios en las tasas de crecimiento instantáneas de funciones matemáticas ajustadas a valores observados, los trabajos de Evans (1972), Fisher *et al.* (1980) y Hunt (1982) son un ejemplo.

El método funcional aplicado por Hunt (1978), se basa en la obtención de pesos secos de las estructuras de la planta así como del área foliar; ofrece varias ventajas importantes, ya que a partir de un conjunto de datos observados se obtienen parámetros que permiten entender con detalle el crecimiento de la planta como proceso biológico y estos resultados pueden ser comparados. Además se pueden derivar funciones de crecimiento obteniendo la tasa de crecimiento relativo, la tasa de asimilación neta y el coeficiente de área foliar. Con todos estos datos podemos conocer la trayectoria de la curva de crecimiento.

Podemos definir a la tasa de crecimiento relativo (TCR) como el incremento en el peso seco por unidad de peso de la planta por unidad de tiempo. Este índice fue propuesto por Fisher (*et al.*, 1980). La TCR es un índice de eficiencia de producción de biomasa total de la planta; al inicio del desarrollo la biomasa de las plantas es mínima y el valor de TCR es máximo, en las etapas sucesivas la TCR decrece. La Tasa de Asimilación Neta (TAN) es la ganancia neta en peso seco por unidad de área foliar donde la relación de peso seco y área foliar es exponencial en la etapa temprana del desarrollo y representa un componente funcional del crecimiento. La TAN es el resultado neto entre los compuestos sintetizados (fotosíntesis) menos los utilizados (respiración) en el metabolismo de la planta. Este parámetro no es una medida real o directa de la fotosíntesis porque representa la producción de biomasa por unidad de área foliar de la planta y no siempre esta área tiene la misma capacidad fotosintética en el transcurso del tiempo.

Si consideramos que el crecimiento de la planta se basa en la ganancia de biomasa durante un tiempo determinado, podemos suponer que el efecto de la herbivoría modificara el crecimiento. Coley (1987) analiza la herbivoría y su relación con las tasas de crecimiento de diferentes especies de plantas; se ha establecido que existe una correlación positiva entre

Joel Rodríguez Servín, UNAM Instituto de Biología Jardín Botánico

la tasa de crecimiento y la herbivoría; es decir las especies con tasas de crecimiento rápidas generalmente presentan una mayor pérdida de tejido foliar que las especies de crecimiento lento; sin embargo, en términos de cantidad es mas perjudicial la pérdida de biomasa (gramos /día) para una planta de lento crecimiento que para una de rápido (Coley, 1987).

La disponibilidad de recursos es importante en cuanto a las tasas de crecimiento ya que las especies que crecen con abundantes recursos tienden a presentar tasas de crecimiento rápidas y producen pocas defensas; contrariamente las plantas que crecen con pocos recursos tienen bajas tasas de crecimiento, bajas tasas de herbivoría y una alta producción de defensas.

3. Objetivo general

Evaluar el efecto de la defoliación inducida sobre el crecimiento de tres arbustos ribereños (*Salix irrorata*, *Symphoricarpos rotundifolius* y *Cornus stolonifera*) y su capacidad compensatoria al daño.

Objetivos particulares

1. Evaluar el efecto de la defoliación inducida sobre las tasas de crecimiento relativo de las especies.
2. Evaluar los patrones de asignación de biomasa y su redistribución derivados de un efecto de defoliación.
3. Evaluar el crecimiento radical de las estacas arbustivas y su relación con la defoliación.

4. Hipótesis

1. La defoliación inducida afectará negativamente el crecimiento de *Salix irrorata*, *Symphoricarpos rotundifolius* y *Cornus stolonifera*, si las tasas de crecimiento relativo de las especies son bajas.
2. Las plantas expuestas a una defoliación inducida asignarán mayor biomasa a la estructura afectada y detendrán el crecimiento de otras estructuras como son los tallos y las raíces.
3. La defoliación inducida afectará las tasas de crecimiento de las especies.

5. Materiales y Métodos

5. 1. Caracterización taxonómica de las familias

Salix irrorata Andrenss. Orden Salicales, familia Salicaceae.

Arbusto de 1 a 2.5 metros de altura, generalmente caducifolio, dioico. Tallo con la corteza fisurada. Hojas simples enteras, alternas, provistas de estípulas membranosas caedizas de 8 a 16 cm de longitud. Flores unisexuales, agrupadas en amentos los cuales aparecen antes o al mismo tiempo que las hojas (Standley, 1920- 1926).

Symphoricarpos rotundifolius. A. Gray. Orden Rubiales, familia Caprifoliaceae.

Arbusto caducifolio de 1 metro de altura. Hojas ovaladas opuestas, simples, cortamente pecioladas de 1 a 2.5 cm de longitud. Flores pequeñas, solitarias o en densos racimos terminales o axilares; cáliz cupuliforme con 4-5 lóbulos; corola acampanada o infundibuliforme con 4-5 lóbulos, glabra o pilosa en la garganta rosada con un tamaño de 6 a 8 mm; androceo con 4-5 estambres insertos en la corola (Standley, 1889).

Cornus stolonifera. Michx. Orden Umbellifloras, familia Cornaceae.

Arbusto o árbol de 1 a 3 metros de altura. Hojas opuestas enteras de 3 a 10 cm de largo. Tallos cilíndricos de color rojizo. Flores perfectas cimosas o capitadas; calix limbo turbinado o campanulado; presenta 4 pétalos, 4 estambres. El fruto es una drupa (Standley, 1889).

5. 2. Material vegetal

La colecta del material vegetal se realizó con base a diferentes recorridos realizados en la región buscando arbustos mayores de dos metros. *Salix irrorata* y *Symphoricarpos rotundifolius* se colectaron en las zonas especiales para reforestación del grupo Bosque Modelo. A continuación se muestra la localización de los tres sitios de colecta:

- *Salix irrorata* a 20 km al suroeste de San Juanito en el paraje Guirigómachi de la comunidad de Choguita, localizada a 27°50'35" Norte 107° 34'42" Oeste. Municipio Bocoyna.
- *Symphoricarpos rotundifolius* en la comunidad de San Ignacio Arareko, paraje Guagueachi, localizada a 27°40'11" Oeste 107°35'18" Oeste. Municipio Bocoyna.
- *Cornus stolonifera* a 4Km al norte de Norogachi, en la comunidad de Bacocho, localizada a 27°15'45" Norte 107°07'58" Oeste. Municipio Guachochoic (Figura 1 Mapa de la zona).

Las estacas se colectaron en abril del 2001, aun cuando las yemas de los arbustos se encontraban en estado de latencia. Los patrones morfológicos para la selección de las estacas fueron los siguientes: 5 a 15 mm de diámetro, de 15 a 25 cm de longitud, y de 5 a 10 yemas por estaca. El corte de las estacas se realizó de la parte central y basal de los arbustos, seleccionando a aquellos que presentaran los internodos de igual longitud (Hartman, 1990). El corte realizado fue plano en la parte basal inmediatamente debajo de la yema, y el corte superior fue diagonal a un centímetro de la yema. Una vez cortadas fueron envueltas con papel húmedo y transportadas al laboratorio del Jardín Botánico del Instituto de Biología UNAM, donde fueron tratadas con fungicida (marca Manzate 200 DF).

Las estacas se mantuvieron durante 12 hrs. en remojo y para estimular la brotación se aplicó una hormona comercial (auxinas) en polvo para favorecer el enraizamiento (marca Radix 10000).

5. 3. Diseño experimental

Consistió en mantener dos grupos de plantas a los que se les llamó **Grupo 1 mediciones no destructivas** y **Grupo 2 mediciones destructivas** (Figura 3). El Grupo 1 creció dentro de los rizotrones y se utilizaron 6 plantas por tratamiento para las tres especies; dentro de cada rizotróon se sembraron dos estacas al azar de una sola especie. Para facilitar la toma de datos la estaca que quedaba junto al pasillo se le denominó estaca frente y al contrario del pasillo estaca fondo. A estas plantas se les midió el área foliar, número de hojas, longitud del tallo y longitud radical, así como se obtuvo el peso final.

Las plantas del Grupo 2 crecieron en macetas y estas solamente se utilizaron para tener una referencia de los pesos secos de cada medición. Se sembraron en macetas 36 plantas por especie de las cuales se destruyeron 6 plantas por tratamiento en cada una de las tres mediciones destructivas.

Al día 58 se realiza una defoliación al grupo respectivo del 50 % para las tres especies.

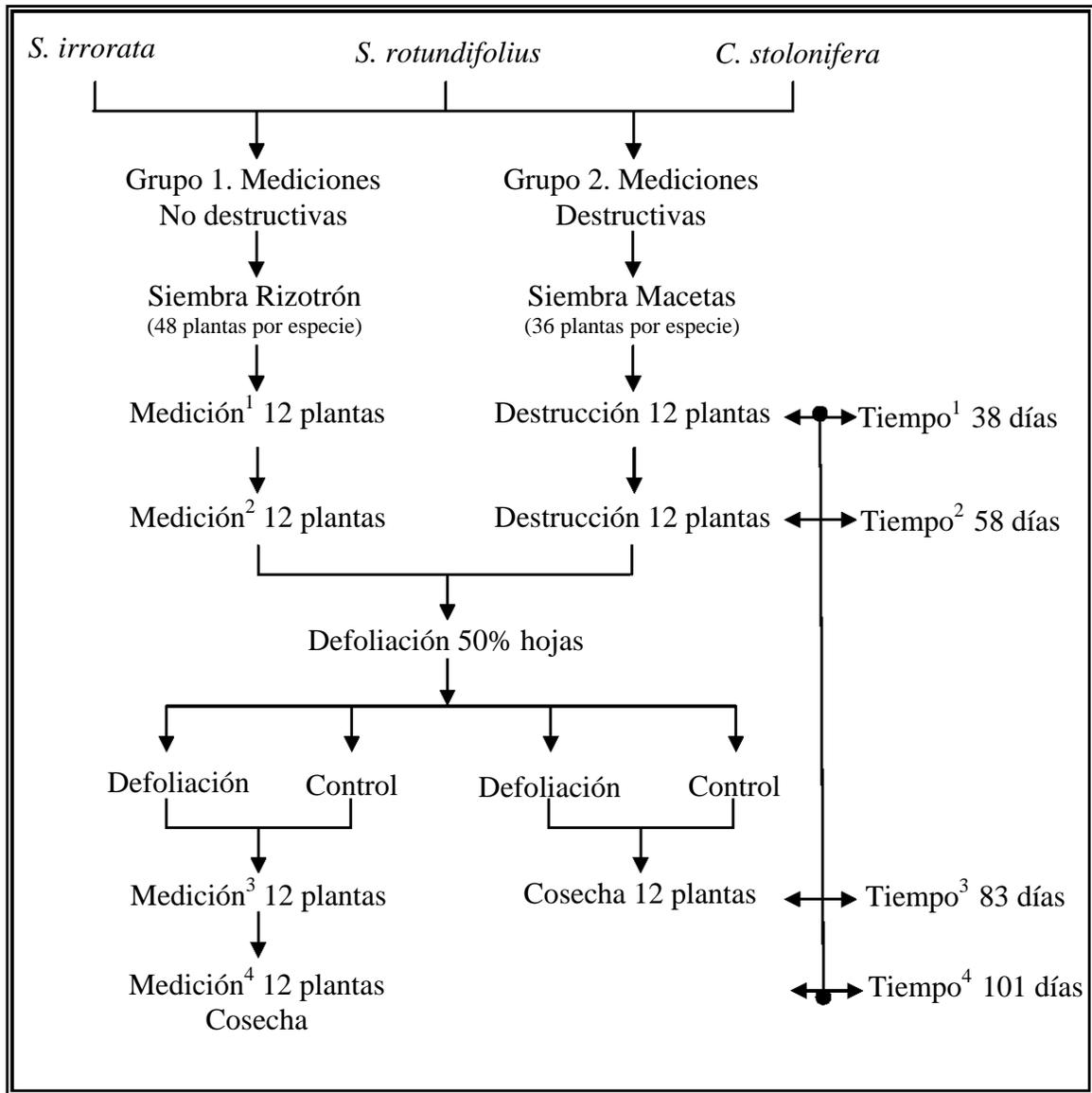


Figura 3. Diseño Experimental.

5. 4. Preparación de los rizotrones

Los rizotrones utilizados para esta investigación fueron modificados del diseño original de Chacalo (2000), donde se redujo el ancho de los rizotrones de 5 cm a 2.5 cm, con la ayuda de un doble fondo de madera; las dimensiones finales fueron: 40 cm de ancho, 70 cm de largo y 2.5 cm de profundidad con 16 rizotrones cada banco. En la cara frontal del rizotróon se colocó un cristal removible de 6 mm, el cual presentaba una cuadrícula dibujada de 5 x 5

cm. Para evitar la penetración de la luz los cristales fueron cubiertos con papel aluminio removible (Figura 4).

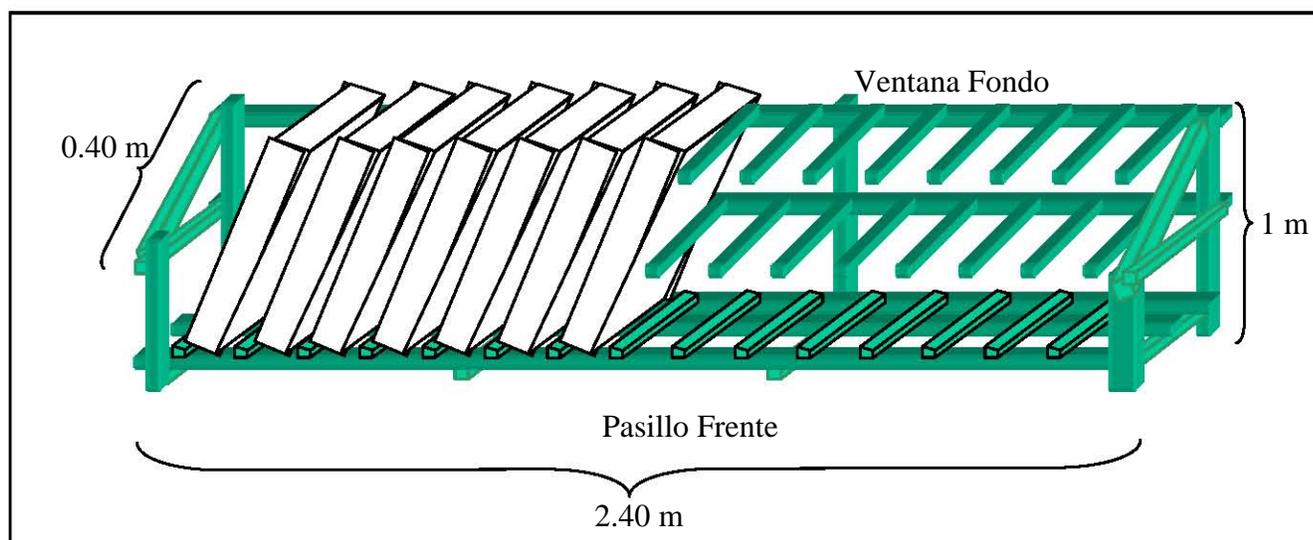


Figura 4. Modelo de los Rizotrones.

Los rizotrones permanecieron en condiciones de invernadero donde se controló la temperatura ambiental (promedio 25° C) y del sustrato (promedio 26° C), así como la humedad relativa (promedio 70 %). Se diseñaron bancos especiales donde se acomodaron uno tras otro guardando una inclinación de 30° lo que forzó a las raíces a crecer contra el cristal (Bhon, 1979). Sellados perfectamente los rizotrones fueron pesados antes y después de agregar el suelo. El suelo totalmente seco fue vaciado con movimientos continuos de un lado a otro hasta alcanzar la línea superior de la cuadrícula.

Para controlar la humedad del suelo se obtuvo la capacidad de campo la cual fue calculada dividiendo el peso del suelo húmedo entre el peso del suelo seco. El sustrato tardó dos días en humedecerse.

Se utilizó suelo natural de la región, el cual fue colectado en enero del 2001 en la comunidad de Guirigómachi, Choguita. La selección del suelo se basó en los resultados obtenidos de los perfiles edafológicos realizados en visitas anteriores (octubre del 2000); donde solamente se muestrearon las comunidades de Choguita y San Ignacio Arareko, ya que en la comunidad de Bacoichi (comunidad Norogachi) se presentaron condiciones ambientales desfavorables. Una vez en el laboratorio, el suelo fue secado a temperatura

ambiente, tamizado con un cernidor de 5 mm de apertura y desinfectado con bromuro de metilo (marca Fumigrán 98%) durante 5 días. En el anexo 2 se presenta la Tabla 1 con los resultados de las pruebas fisicoquímicas del suelo.

5. 5. Procedimiento

El tiempo de duración experimental desde el momento de la siembra hasta el de la cosecha fue de 102 días; en este periodo se realizaron cuatro registros de datos.

Datos obtenidos de las plantas mantenidas en el rizotrócn.

- Área foliar.- Se obtuvo contando el número de hojas totales por planta. A cada hoja se le midió el largo y ancho para tener un área foliar teórica; la cual sería corregida posteriormente una vez obtenidos los resultados del área foliar real de las hojas defoliadas mediante una regresión lineal ($y=a+bx$). El procedimiento fue muy cuidadoso, ya que se requería la menor perturbación posible a la planta.
- Tallos.- El procedimiento consistió en enumerar de la base a la yema apical los tallos con el fin de llevar un control de los tallos nuevos. A cada tallo se le midió la longitud y el diámetro, así como el número de hojas presentes.
- Raíces.- Las observaciones de los crecimientos radicales, se dibujaron sobre la mica considerando diferentes colores para cada medición. La cuadrícula del cristal ayudó a medir por secciones los crecimientos y determinar el momento en que las raíces llegaron a la mitad del rizotrócn, lo cual era la señal para efectuar la defoliación.
- Peso seco.- Para la última medición (Día 131) se obtuvo el peso seco de las plantas y se analizó junto con los pesos secos obtenidos de las plantas que crecieron en macetas.

Defoliación.

Las estacas se dejaron crecer hasta los 58 días ya cuando las plantas mostraban una gran cantidad de hojas así como un sistema radical bien definido. Se aplicó una defoliación del 50 % del dosel para el grupo defoliado; este valor se obtuvo midiendo el área foliar (Medido de Área Foliar Leaf Area Meter CI – 202, CID, Inc.) presente y se dividió en dos para obtener el 50 %. En plantas del género *Populus* y *Salix* creciendo en invernadero se

observó que una defoliación del 75 al 80 % solamente reduce el crecimiento en un 20 %, por lo que se decidió defoliar solamente el 50 % de área foliar.

El final del experimento se determinó una vez que las raíces llegaron a la parte mas baja del rizotrón.

La cosecha de las raíces se realizó con la ayuda de una tabla que presentaba clavos cada 5 cm lo cual ayudaba a asegurar a las raíces en su posición natural y así evitar su movimiento en la fase de lavado. El suelo se lavó con agua durante unos minutos hasta descubrir totalmente a las raíces. Las raíces fueron separadas conforme a su nivel horizontal (cada 10 cm) proporcionado por la retícula de la criba y depositadas individualmente en bolsas de plástico con agua, con el fin de preservarlas bajo refrigeración. Las hojas de cada planta fueron prensadas y rotuladas, así como los tallos fueron depositados en bolsas de papel y rotulados.

Una vez terminado el proceso de cosecha las raíces fueron separadas cuidadosamente sobre micas transparentes, las que posteriormente fueron fotocopiadas conforme a su nivel en el rizotrón. Mediante un programa de computación Sigma Scan Pro para Windows 2000 se procesaron las imágenes de las raíces obteniendo la longitud real radical así como el área radical real (Anexo 3 Figura 5).

Todo el material vegetal una vez procesado se secó en un horno por un periodo de 24 hrs. a 80° C, y se registró su peso seco.

Del Grupo 2 las cuales crecieron en macetas con las mismas condiciones del suelo, solamente se utilizaron para obtener los pesos secos de las hojas, tallos y raíces, así como el área foliar a los 38, 58, 83 y 131 días.

Parámetros de Crecimiento.

Los datos obtenidos de las cuatro mediciones se procesaron de acuerdo con el análisis de crecimiento.

A continuación se muestran los parámetros: tasa relativa de crecimiento (TRC), ayuda a cuantificar la velocidad de incorporación de biomasa a través del tiempo en función de la biomasa inicial; tasa de asimilación neta (TAN), medida indirecta de la actividad fotosintética de la planta, cuantifica la contribución de las hojas a la acumulación de la

biomasa total; área foliar específica (AFE), medida indirecta del grosor y parte aérea de las hojas; proporción de área foliar (PAF), indica la relación área foliar y peso seco total de la planta; índice del peso seco foliar (IPF), proporción del peso seco de las hojas con respecto al peso seco total de la planta; índice del peso del tallo (IPT), proporción del peso seco del tallo con respecto al peso total de la planta; índice del peso seco de la raíz (IPR), proporción del peso seco de la raíz con respecto al peso seco total de la planta; índice de la raíz parte aérea (R / PA), indica el patrón de asignación de biomasa a estructuras de captura de carbono respecto a estructuras de captura de agua y nutrientes (Evans, 1972; Hunt, 1982). Parámetros del crecimiento radical: biomasa raíz ($B_{raíz}$); longitud real raíz ($L_{raíz}$), es la longitud radical total de la planta; coeficiente alométrico de la raíz ($K_{raíz}$), proporción de la TCR radical entre la TCR parte aérea; área foliar (AF) vs área radical ($A_{raíz}$), nos proporciona una idea entre el área foliar y el área radical; longitud de la raíz vs área foliar ($L_{raíz}$ vs AF), indica la relación entre la longitud de la raíz con respecto al área radical; longitud específica de la raíz (LER), proporción entre la longitud radical y la biomasa radical; diámetro de la raíz (Diámetro raíz); volumen de la raíz (Volumen raíz); índice de la longitud de la raíz vs el volumen de la raíz ($L_{raíz}$ vs $V_{raíz}$); densidad del tejido radicular ($DT_{raíz}$); densidad de la raíz (Densidad raíz), se refiere a la densidad de raíces en el rizotrófon. Las fórmulas se encuentran en la Tabla 2 del Anexo 4.

5. 6 Análisis estadístico

Los datos obtenidos se analizaron con el programa Statgraphics Plus 5.1, mediante un análisis de varianza multifactorial con un nivel de probabilidad de ($p < 0.05$). Se realizaron pruebas de rango múltiple de Tukey ($p = 0.05$), así como los parámetro de análisis de crecimiento se correlacionaron entre sí.

El diseño fue de 2 x 3 x 4 donde:

2 correspondió al grupo defoliado y no defoliado, 3 a las tres especies y 4 a los cuatro registros de datos.

6. Resultados

A continuación se muestran los resultados obtenidos del **Grupo 1 mediciones no destructivas** a las plantas que crecieron en el rizotrón.

6. 1. Datos del rizotrón

6. 1. 1 Área foliar

En las tres primeras mediciones se obtuvo una área foliar teórica resultado de la multiplicación del largo x ancho de cada hoja. Utilizando los datos reales del área foliar de la cuarta medición se realizó una regresión para obtener los mismos datos reales del área foliar para las tres primeras mediciones ($y=a+bx$ donde: y es el valor sobre el eje vertical, x el valor sobre el eje horizontal, a es el punto donde la recta cruza el eje vertical, y b indica la cantidad con la cual y cambia por unidad de cambio en x .) (Figura 6).

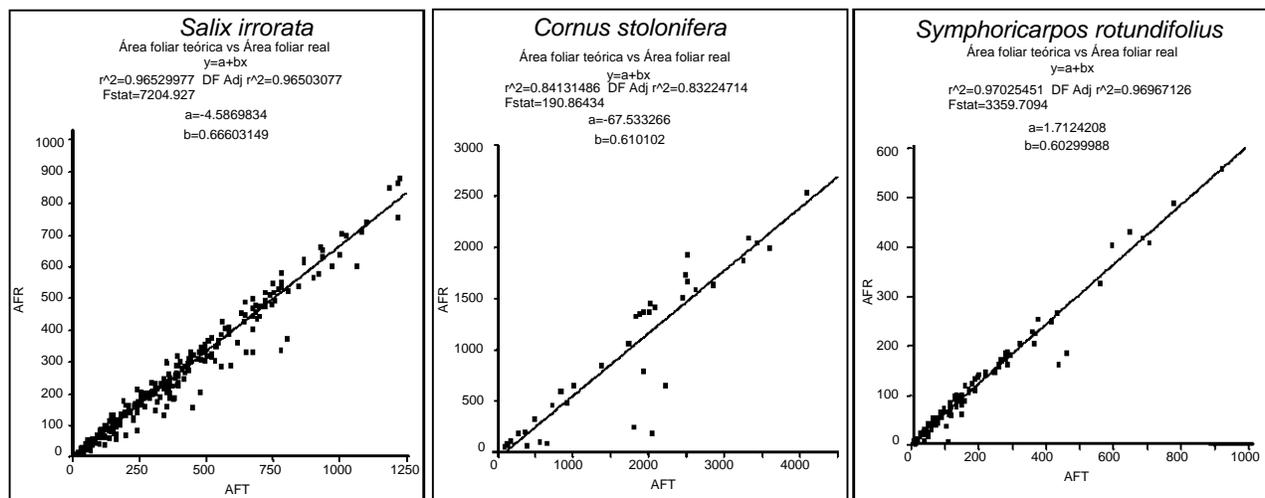


Figura 6. Se presenta el ajuste de la recta para las tres especies.

Para el área foliar se encontraron diferencias significativas entre especies ($F_{(2, 143)} = 24.84$, $p=0.015$), entre el tiempo ($F_{(3, 143)} = 7.95$, $p=0.001$) y no mostró diferencias significativas para el tratamiento de defoliación ($p=0.0728$). Si consideramos la interacción entre variables podemos observar que solamente hay diferencia significativa entre la interacción tiempo contra tratamiento ($F_{(3, 143)} = 3.21$, $p=0.0141$). En la Figura 14a se observan las gráficas del análisis de varianza.

De las tres especies *Cornus stolonifera* inició con una mayor área foliar (1595.8 cm²) y *Symphoricarpos rotundifolius* presentó la menor (336.7 cm²); así continuó la relación hasta antes del tratamiento de defoliación a los 58 días. Ninguna de las tres especies presentó estacas muertas derivadas de la defoliación, todas mantuvieron un ligero crecimiento. Para el día 131 solamente *Salix irrorata* logró superar la pérdida del área foliar ya que incremento su área de 1808.1 a 2026.5 cm² (Tabla 3).

El grupo control de las tres especies presentó un crecimiento continuo hasta el final del experimento donde *C. Stolonifera* finalizó con un área foliar de 3411.9 cm² la mayor de los tres.

Con respecto al número de hojas *S. irrorata* presentó el mayor número de hojas antes de la defoliación (día 58 con 57 hojas), continuando con *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* (36 y 13 respectivamente). Aunque ninguna de las especies superó la pérdida después de la defoliación, *S. irrorata* incrementó el número de hojas considerablemente. Con respecto a las hojas *C. stolonifera* mostró diferencias significativas entre el tratamiento y el control para el día 83 ($F_{(1, 11)} = 11.94, p=0.0062$). El grupo control al día 83 presentaba un incremento constante de hojas; sin embargo, para el día 131 redujo el número de hojas de manera natural.

Si comparamos el área foliar y el número de hojas podemos mencionar que el incremento del área foliar de *C. stolonifera* se debió a que las hojas remanentes aumentaron de tamaño y no formaron hojas nuevas para recuperar el daño. Para el caso de *S. rotundifolius* al no incrementar el número de hojas ni el área foliar de las hojas remanentes, su área foliar no fue mayor que el control. En comparación con *S. irrorata* donde sí se formaron hojas nuevas las cuales aportaron junto con las hojas remanentes una mayor área foliar.

Considerando la tasa de crecimiento relativo del área foliar debemos mencionar que el comportamiento de dicho parámetro es disminuir con el tiempo como se observa en la Figura 7, donde se presenta un descenso importante al tiempo 2-3 para las tres especies y un ajuste de la TCR al tiempo 3-4. Es importante considerar en la misma figura la velocidad de recuperación del grupo defoliado, ya que con solo el área foliar remanente las tres especies lograron conseguir tasas de crecimiento relativo mayores que el grupo control.

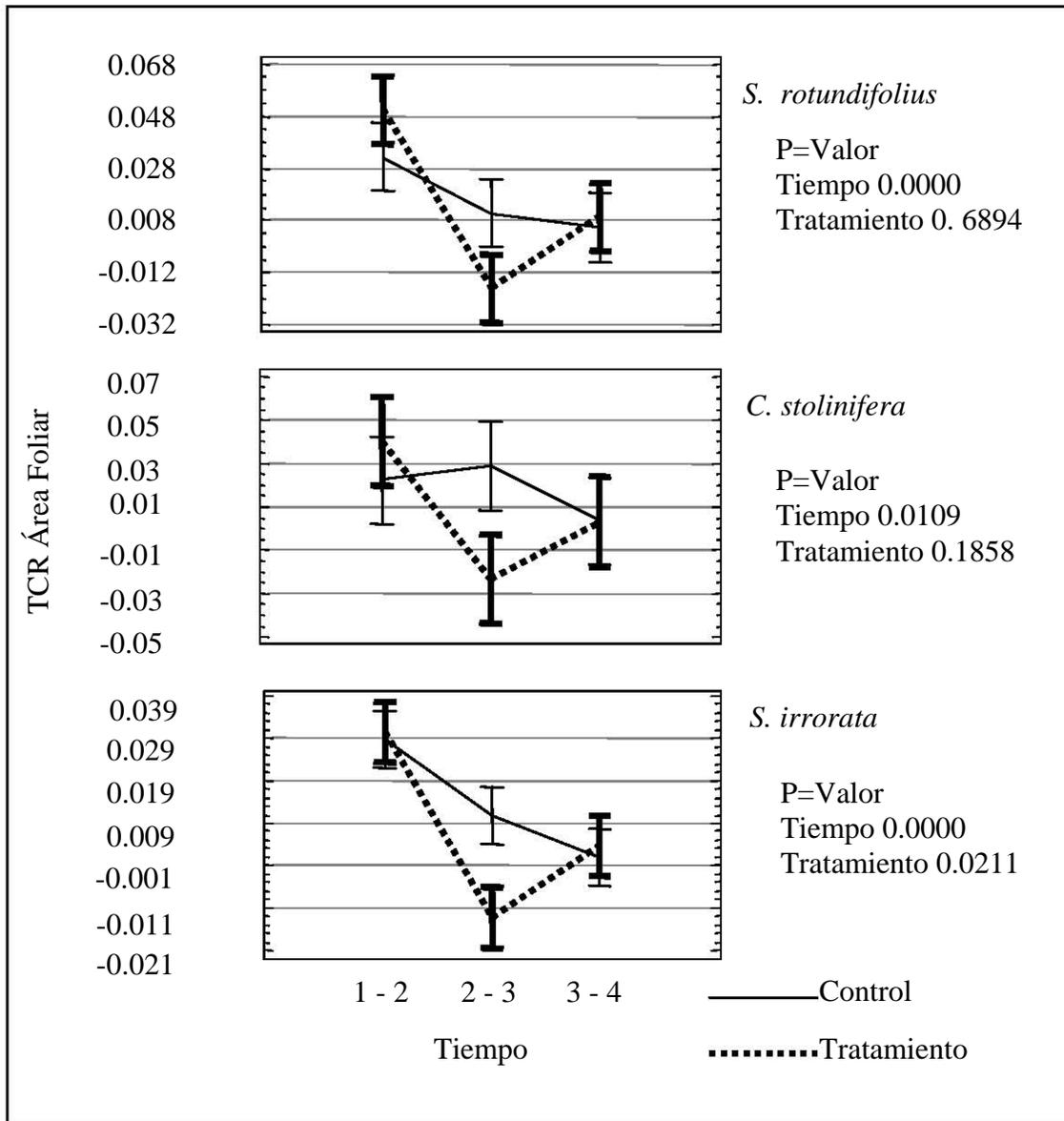


Figura 7. Tasa de Crecimiento Relativo (TCR, $g\ g^{-1}\ d^{-1}$) del área foliar para *Symphoricarpos rotundifolius*, *Cornus stolonifera* y *Salix irrorata*. Los tiempos considerados son de 38 a 58 días (1 - 2), de 58 a 83 días (2 - 3) y de 83 a 131 días (3 - 4).

6. 1. 2. Longitud del tallo

Joel Rodríguez Servín, UNAM Instituto de Biología Jardín Botánico

El modelo general nos describe diferencias significativas entre especies ($F_{(2, 120)} = 24.15$, $p=0.004$) y entre los diferentes tiempos ($F_{(3, 120)} = 20.66$, $p=0.0000$) y no se presentan diferencias entre el tratamiento ($p=0.7759$). Las longitudes finales para *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* mostraron valores mayores para el grupo control en comparación con el grupo defoliado; a diferencia de *S. irrorata*, en donde el grupo de poda fue mayor en comparación con el control (Tabla 3).

Los tallos de mayor longitud antes de la defoliación (día 58) correspondieron a *S. irrorata* (55.8 cm) y los de menor longitud fueron para *C. stolonifera* (20.2 cm). Se pudo observar que para el día 83 las tres especies incrementaron su longitud radical y para el día final solamente el grupo defoliado de *S. irrorata* supero al grupo control, al contrario de las otras dos especies donde el grupo control fue mayor que el defoliado (Tabla 3). En la Figura 14a se observan las gráficas del análisis de varianza.

Tabla 3. Valores obtenidos de las tres especies. Se presenta el área foliar (cm^2), el número de hojas, la longitud del tallo (cm) y la longitud radical (cm).

Especie	Área Foliar		Número de Hojas		Longitud Tallos		Longitud Raíz Rizotrón	
	D50%	C	D50 %	C	D50%	C	D50%	C
38 días								
<i>S. rotundifolius</i>	336.685	433.966	20	23	13.806	16.444	6.03	4.56
<i>C. stolonifera</i>	1595.757	1077.903	14	12	13.230	10.921	15.66	11.66
<i>S. irrorata</i>	1009.056	956.079	30	26	31.160	27.990	11.98	16.04
58 días Periodo de la defoliación								
<i>S. rotundifolius</i>	774.491	923.270	39	48	26.250	35.067	12.78	7.61
<i>C. stolonifera</i>	2446.522	1659.677	21	19	20.233	16.600	30.65	22.40
<i>S. irrorata</i>	1808.077	1738.523	57	49	55.833	55.900	25.06	32.78
83 días								
<i>S. rotundifolius</i>	537.796	1045.653	34	54	41.083	42.700	23.79	15.76
<i>C. stolonifera</i>	1558.875	2750.842	11*	28	32.350	24.550	40.47*	29.26
<i>S. irrorata</i>	1441.458	2289.349	46	48	67.950	66.683	41.29*	48.92
131 días								
<i>S. rotundifolius</i>	713.900	1195.150	36	48	52.833	53.567	38.31	26.51
<i>C. stolonifera</i>	2161.300	3411.950	13	28	44.600	51.250	42.71	33.73
<i>S. irrorata</i>	2026.533	2443.350	55	31	99.767	72.833	56.50	57.61

*Los asteriscos denotan diferencias significativas según la prueba de Tukey. Las diferencias se consideraron significativas con una $p<0.05$.

La tasa de crecimiento relativa del tallo para el grupo control presentó una disminución con respecto al tiempo en *S. irrorata* y un ligero incremento a los 83 días pero de nuevo un descenso a los 131 días para *S. rotundifolius*, *C. stolonifera*; esto se deriva de las condiciones en cuanto a la disponibilidad de recursos entre la estaca y el suelo igual que la TCR foliar. Sin embargo, el grupo defoliado se comportó de diferente manera para las tres especies, ya que para *S. rotundifolius* y *S. irrorata* el descenso al tiempo 2-3 se deriva de la defoliación, esto es aunque no se afectó directamente al tallo sí modificó negativamente el crecimiento. Para *C. stolonifera* se presenta un crecimiento importante derivado de la defoliación, pero para el día 131 este crecimiento disminuyó (Figura 8).

6. 1. 3. Longitud radical vista desde el rizotrón

El modelo general nos describe diferencias significativas en cuanto a la especie y al tiempo ($F_{(2, 143)} = 41.45$, $p=0.0005$ y $F_{(3, 143)} = 61.74$, $p=0.0000$ respectivamente); sin embargo, no se presentaron diferencias significativas en cuanto al tratamiento.

Para la longitud radical vista desde el rizotrón solamente se siguió el crecimiento de las raíces que se encontraron expuestas al cristal desde el inicio, el promedio de estos registros se encuentran en la Tabla 3.

Antes de aplicar la defoliación *C. stolonifera* presentaba las longitudes mayores (30.65 cm) y *S. rotundifolius* (12.78 cm) las menores; después de la defoliación y hasta el final de las mediciones las longitudes radicales mayores correspondieron a *S. irrorata* (56.50 cm) siguió *C. stolonifera* (42.71 cm) y finalmente *S. rotundifolius* (38.31 cm). Posterior a la defoliación el crecimiento radical continuó para las tres especies. En la Figura 14a se observan las gráficas del análisis de varianza.

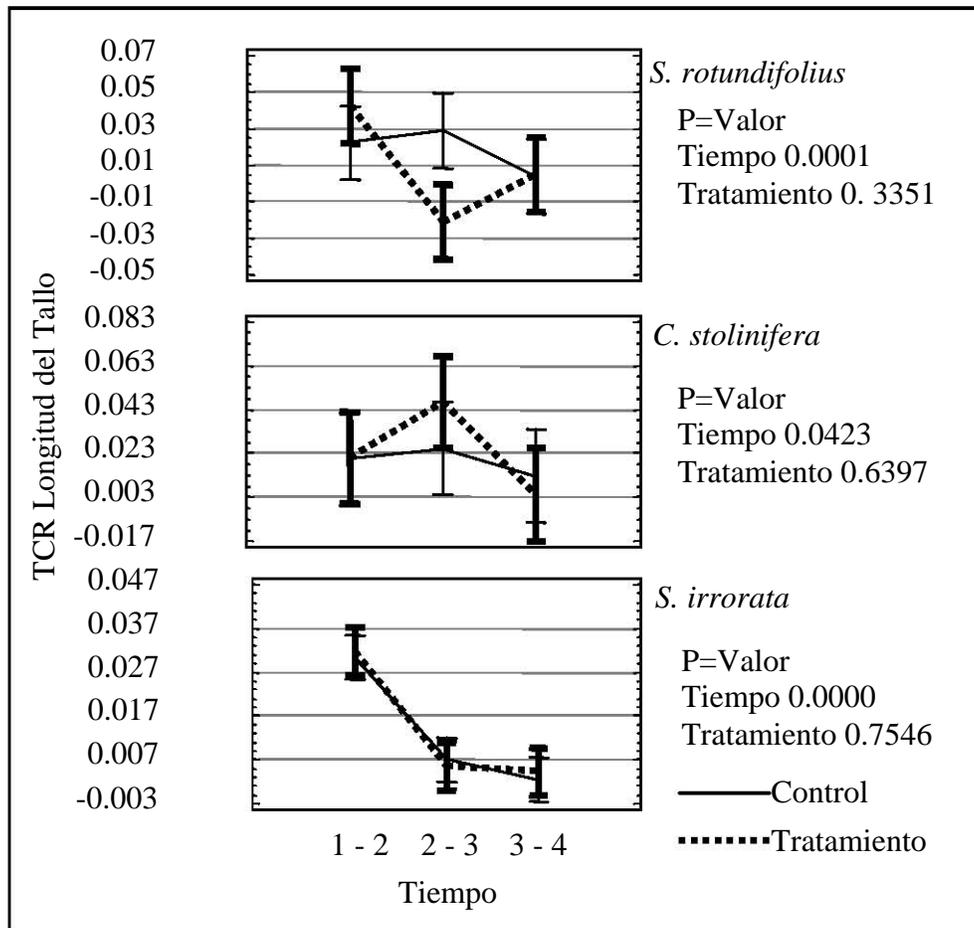


Figura 8. Tasa de Crecimiento Relativo (TCR, $g\ g^{-1}\ d^{-1}$) de la longitud del tallo para *Symphoricarpos rotundifolius*, *Cornus stolonifera* y *Salix irrorata*. Los tiempos son de 38 a 58 días (1 - 2), de 58 a 83 días (2 - 3) y de 83 a 131 días (3 - 4).

6. 2. Parámetros del análisis de crecimiento considerando el peso seco

Considerando los datos del **Grupo 2 mediciones destructivas** donde se obtuvieron los pesos de las plantas que crecieron en maceta, así como la cosecha de las plantas que crecieron en el rizotrón.

6. 2. 1. Biomasa

La especie que presentó una mayor biomasa antes de la defoliación fue *C. stolonifera* con 2200 g y la menor fue *S. rotundifolius* con 0.537 g Después de la defoliación la tendencia se modificó y *S. irrorata* a los 83 días presentó una biomasa de 3.099 g (Tabla 4). No se encontraron diferencias significativas entre el tratamiento y control ni entre especies. En las Tablas 5 se observan los porcentajes de ganancia o pérdida considerando los valores del día 58 (antes de la defoliación) como el cien por ciento. Para la biomasa se presentaron porcentajes positivos esto es, que siempre hubo ganancia. A los 83 días todos los grupos control fueron mayores al grupo defoliado y para el día 131 estos resultados se revirtieron para *S. irrorata*, y *S. rotundifolius*. En la Figura 14b se observan las gráficas del análisis de varianza.

6. 2. 2. Tasa de crecimiento relativo (TCR)

El modelo general no mostró diferencias significativas entre la poda y el control ($p=0.7585$), ni entre especies ($p=0.0588$); sin embargo, sí presentó diferencias significativas en cuanto al tiempo ($F_{(2, 107)} = 59.94, p=0.0005$). Antes de la defoliación la TCR más baja correspondió a *C. stolonifera* ($0.021 \text{ g cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y la más alta *S. rotundifolius* ($0.035 \text{ g cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Sin embargo, al final del experimento ya no se presentaron estas diferencias (Tabla 4), en las tres especies la TCR disminuyó conforme transcurrió el tiempo, como se observa en la Tabla 5, excepto para *C. stolonifera* y *S. irrorata*, ya que a los 131 días se observa un incremento en la TCR para la primera especie y un porcentaje cero para la segunda. En la Figura 14b se observan las gráficas del análisis de varianza.

6. 2. 3. Tasa de asimilación neta (TAN)

No se presentaron diferencias significativas entre especies ($p=0.0588$) ni entre tratamientos ($p=0.7585$). Solamente *S. irrorata* presentó diferencias significativas entre el grupo defoliado y el control al día 131 ($F_{(1, 11)} = 9.02$, $p=0.0133$), además dicha especie mantuvo siempre los valores más altos en los tres tiempos (Tabla 4). A los 83 días el grupo defoliado para las tres especies obtuvo porcentajes positivos y para el grupo control fueron negativos. Al final del muestreo las tres especies presentaron porcentajes negativos (Tabla 5). En la Figura 14b se observan las gráficas del análisis de varianza.

6. 2. 4. Área foliar específica (AFE)

Se presentaron diferencias significativas entre el tratamiento ($F_{(1, 143)} = 8.16$, $p=0.0268$) y no hubo diferencias significativas entre especies ($p=0.2873$). Antes de la defoliación el AFE mayor la presentó *C. stolonifera* ($5879.9 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) y *S. irrorata* ($4089.8 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$). Posterior a la defoliación tanto el grupo defoliado como el control disminuyeron su AFE; sin embargo, el grupo defoliado disminuyó su porcentaje como se observa en la Tabla 5, para *S. rotundifolius* al día 83 34%, para *C. stolonifera* y *S. irrorata* al día 131, 11% y 37% respectivamente.

6. 2. 5. Proporción de área foliar (PAF)

En este parámetro se presentaron diferencias significativas entre tratamiento ($F_{(1, 143)} = 6.92$, $p=0.0004$) y entre especies ($F_{(2, 143)} = 13.37$, $p=0.0021$). La PAF mayor correspondió a *S. rotundifolius* ($1545.5 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) y la menor a *S. irrorata* ($741.4 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), esta misma proporción se mantuvo durante todo el crecimiento. Antes de la defoliación no se presentaron diferencias significativas sin embargo; para el tiempo 83 solo se presentaron diferencias en *C. stolonifera* y *S. irrorata* (Tabla 4). El promedio de valores en el grupo defoliado para las tres especies fue negativo (Tabla 5). En la Figura 14b se observan las gráficas del análisis de varianza.

Tabla 4. Valores de las tres especies a los 58 días de crecimiento (antes de la defoliación) y a los 83 y 131 días. Se presenta la biomasa (g), la tasa relativa de crecimiento (TCR, $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$), tasa de asimilación neta (TAN, $\text{g cm}^{-2} \text{d}^{-1}$), proporción de área foliar (PAF, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), índice de peso foliar (IPF, g g^{-1}), índice peso del tallo (IPT, g g^{-1}), índice peso de raíz (IPR, g g^{-1}) y el índice de raíz/parte aérea (R/PA).

ESPECIE	BIOMASA		TCR		TAN		PAF	
	D50%	C	D50%	C	D50%	C	D50%	C
58 días Periodo de la defoliación								
<i>S. rotundifolius</i>	0.537	0.598	0.035	0.029	0.000026	0.000021	1545.5	1501.4
<i>C. stolonifera</i>	2.200	1.722	0.021	0.021	0.000021	0.000033	1071.5	1086.4
<i>S. irrorata</i>	1.955	2.310	0.027	0.028	0.000032	0.000046	947.4	791.5
83 días								
<i>S. rotundifolius</i>	0.661	0.750	0.012	0.011	0.000031	0.000011	746.3	1451.4
<i>C. stolonifera</i>	2.403	2.845	0.004*	0.020	0.000028	0.000027	574.4*	1108.6
<i>S. irrorata</i>	2.434	3.099	0.008	0.010	0.000033	0.000016	562.6*	780.4
131 días								
<i>S. rotundifolius</i>	0.995	1.006	0.010	0.007	0.000014	0.000006	722.7	1351.9
<i>C. stolonifera</i>	3.525	4.314	0.007	0.008	0.000013	0.000009	495.4	870.9
<i>S. irrorata</i>	3.557	3.917	0.008	0.004	0.000016*	0.000006	544.3	663.7

Continúa...

ESPECIE	AFE		IPF		IPT		IPR		R/PA	
	D50%	C	D50%	C	D50%	C	D50%	C	D50%	C
58 días periodo de la defoliación										
<i>S. rotundifolius</i>	4089.8	3797.5	0.382a	0.431	0.215	0.234	0.403	0.335	0.688	0.622
<i>C. stolonifera</i>	2105.0	5879.9	0.537	0.258*	0.137	0.174	0.326*	0.568	0.522	1.530*
<i>S. irrorata</i>	2369.3	2355.9	0.427	0.361	0.278	0.329	0.294	0.310	0.423	0.472
83 días										
<i>S. rotundifolius</i>	2691.89	3795	0.276	0.427*	0.286	0.244	0.438	0.330	0.830	0.542
<i>C. stolonifera</i>	2095.2	5875	0.335	0.335	0.243	0.177	0.422	0.488	0.834	1.058
<i>S. irrorata</i>	2360.3*	2352	0.376	0.366	0.274	0.302	0.350	0.332	0.560	0.509
131 días										
<i>S. rotundifolius</i>	2690	3790	0.291	0.405	0.234	0.245	0.475	0.350	1.116	0.613*
<i>C. stolonifera</i>	1860.7	5870	0.291	0.276	0.219	0.193	0.490	0.531	1.232	1.447
<i>S. irrorata</i>	1472.1*	2350	0.362	0.314	0.268	0.262	0.370	0.424	0.636	0.767

*Los asteriscos denotan diferencias significativas según la prueba de Tukey. Las diferencias se consideraron significativas con una $p < 0.05$.

Tabla 5. Porcentajes de las tres especies a los 58 días de crecimiento (antes de la defoliación) y a los 83 y 131 días. Se presenta la biomasa (g), la tasa relativa de crecimiento (TCR, $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$), tasa de asimilación neta (TAN, $\text{g cm}^{-2} \text{d}^{-1}$), proporción de área foliar (PAF, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), índice de peso foliar (IPF, g g^{-1}), índice peso del tallo (IPT, g g^{-1}), índice peso de raíz (IPR, g g^{-1}) y el índice de raíz/parte aérea (R/PA).

ESPECIE	BIOMASA		TCR		TAN		PAF	
	D50%	C	D50%	C	D50%	C	D50%	C
<i>S. rotundifolius</i>	0.537	0.598	0.035	0.029	0.000026	0.000021	1545.5	1501.4
<i>C.stolonifera</i>	2.200	1.722	0.021	0.021	0.000021	0.000033	1071.5	1086.4
<i>S. irrorata</i>	1.955	2.310	0.027	0.028	0.000032	0.000046	947.4	791.5
58 días Periodo de la defoliación								
<i>S. rotundifolius</i>	23%	25%	-66%	-62%	19%	-48%	-52%	-3%
<i>C.stolonifera</i>	9%	65%	-81%	-5%	33%	-18%	-46%	2%
<i>S. irrorata</i>	25%	34%	-70%	-64%	3%	-65%	-41%	-1%
83 días								
<i>S. rotundifolius</i>	51%	34%	-17%	-36%	-55%	-45%	-3%	-7%
<i>C.stolonifera</i>	47%	52%	75%	-60%	-54%	-67%	-14%	-21%
<i>S. irrorata</i>	46%	26%	0%	-60%	-52%	-63%	-3%	-15%
131 días								

Continúa...

ESPECIE	AFE		IPF		IPT		IPR		R/PA	
	D50%	C	D50%	C	D50%	C	D50%	C	D50%	C
<i>S. rotundifolius</i>	4089.8	3797.5	0.382	0.431	0.215	0.234	0.403	0.335	0.688	0.622
<i>C.stolonifera</i>	2105.0	5879.9	0.537	0.258	0.137	0.174	0.326	0.568	0.522	1.530
<i>Salix</i>	2369.3	2355.9	0.427	0.361	0.278	0.329	0.294	0.310	0.423	0.472
58 días periodo de la defoliación										
<i>S. rotundifolius</i>	-34%	-0.07%	-28%	-1%	33%	4%	9%	-1%	21%	-13%
<i>C.stolonifera</i>	-0.47%	-0.08%	-38%	30%	77%	2%	29%	-14%	60%	-31%
<i>Salix</i>	-0.38%	-0.17%	-12%	1%	-1%	-8%	19%	7%	32%	8%
83 días										
<i>S. rotundifolius</i>	-0.07%	-0.13%	5%	-5%	-18%	0%	8%	6%	34%	13%
<i>C.stolonifera</i>	-11.19%	-0.09%	-13%	-18%	-10%	9%	16%	9%	48%	37%
<i>Salix</i>	-37.63%	-0.09%	-4%	-14%	-2%	-13%	6%	28%	14%	51%
131 días										

6. 2. 6. Índices de peso seco foliar (IPF), tallo (IPT), y raíz (IPR)

Con respecto a dichos índices no se presentaron diferencias significativas entre especies (IPF $p=0.3952$, IPT $p=0.0979$ y IPR $p=0.2299$); ni entre tratamientos (IPF $p=0.5814$, IPT $p=0.3354$ y IPR $p=0.9648$) (Tabla 4). Antes de la defoliación el IPR presentó los valores más bajos en comparación con los otros dos parámetros, los cuales presentaron valores muy similares. Después de la defoliación al día 83 los valores del IPF disminuyeron y se incrementaron los del IPR. Al final del crecimiento los valores del IPF e IPT fueron muy similares y los del IPR fueron mayores.

Para *S. rotundifolius* el grupo defoliado mostró que el IPR presentó el 45% de biomasa en comparación con un 55% de IPF e IPT juntos. Para el grupo control IPR fue de 30% en comparación con el IPF e IPT que fue de 70%.

Para *C. stolonifera* el grupo defoliado mostró que el IPR presentó el 46% de biomasa en comparación con un 54% de IPF e IPT juntos. Para el grupo control IPR fue de 51% en comparación con el IPF e IPT que fue de 49%.

Para *S. irrorata* el grupo defoliado mostró que el IPR presentó el 36% de biomasa en comparación con un 64% de IPF e IPT juntos. Para el grupo control IPR fue de 46% en comparación con el IPF e IPT que fue de 54%.

Después de la defoliación las tres especies presentaron valores negativos en IPF para *C. stolonifera*, *S. irrorata* a los 83 días y *S. rotundifolius* a los 131 días. En comparación con el IPR donde los únicos valores negativos los presentaron *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* a los 83 días (Tabla 5).

En la Figura 9 se observa una ligera disminución del IPR del grupo defoliado para *S. irrorata* y *C. stolonifera* en comparación con el control y un aumento en el IPF e IPT, en contraste con *S. rotundifolius* donde el IPR del grupo defoliado fue mayor. En la Figura 14c se observan las gráficas del análisis de varianza.

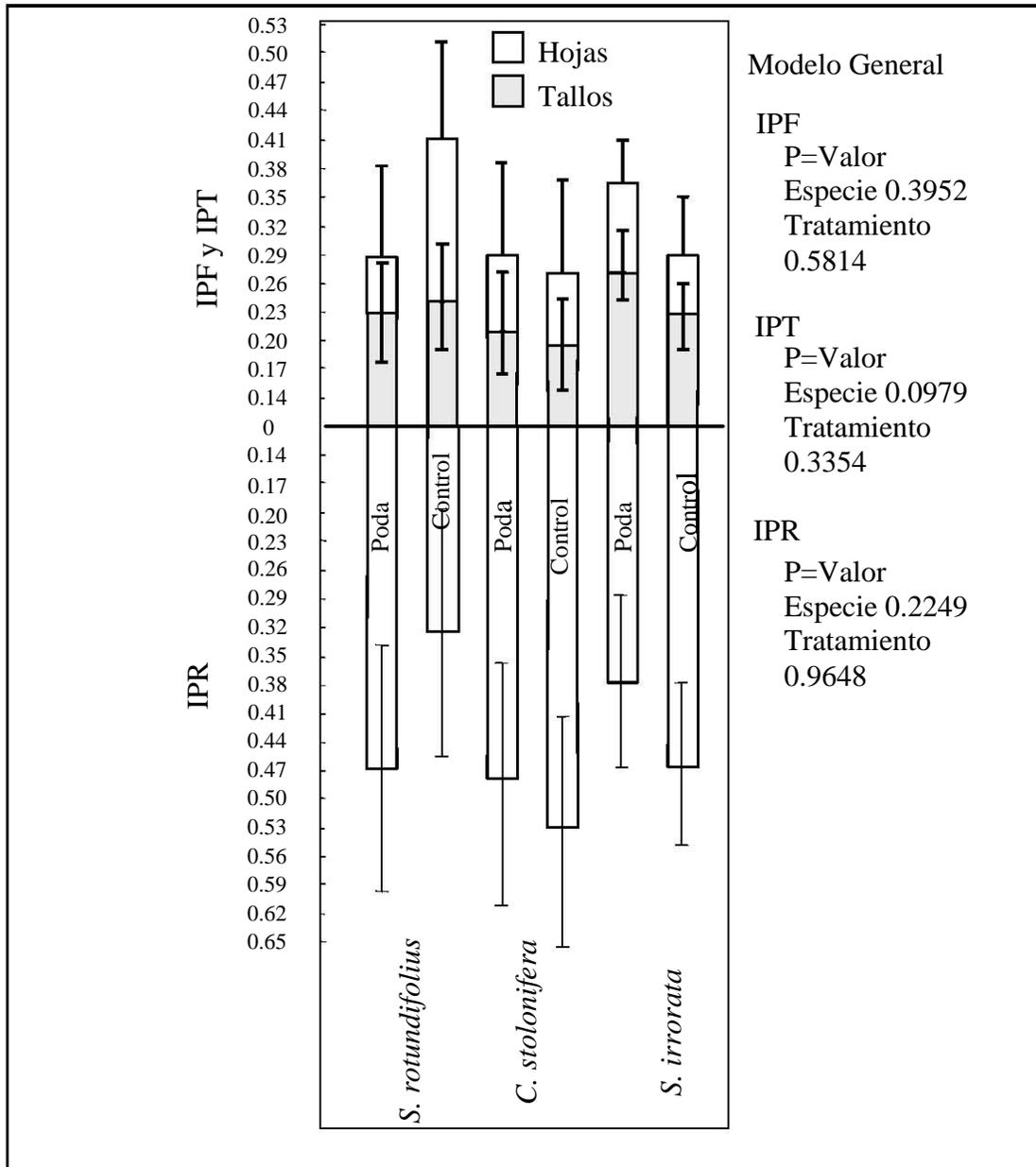


Figura 9. Valores entre el Índice del peso seco foliar (IPF, g g⁻¹), índice del peso seco del tallo (IPT, g g⁻¹), e índice del peso seco de la raíz (IPR, g g⁻¹) para *Symphoricarpos rotundifolius*, *Cornus stolonifera* y *Salix irrorata*.

6. 2. 7. Relación raíz / vástago

Joel Rodríguez Servín, UNAM Instituto de Biología Jardín Botánico

No se presentaron diferencias significativas entre especies ($p=0.1589$) ni entre tratamientos ($p=0.867$). Para esta relación los valores mayores antes de la defoliación correspondieron a *S. rotundifolius* (0.688) y los menores para *S. irrorata* (0.423) Las cantidades después de la defoliación se modificaron ya que *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* incrementaron sus valores hasta 1.116 y 1.4447 respectivamente y *S. irrorata* mantuvo sus valores por debajo de los anteriores (Tabla 4). El efecto de la defoliación no afecta el crecimiento radical ya que este siempre se mantiene en relación al crecimiento del grupo control. Al final del muestreo (Día 131) para *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* se observaron valores mayores a uno lo que nos refleja una mayor biomasa en el sistema radical. En la Figura 14c se observan las gráficas del análisis de varianza.

6. 3. Correlaciones entre parámetros

Para determinar las tendencias similares entre parámetros se realizaron correlaciones los datos, separando el grupo defoliado del control. Los resultados se presentan en la Tabla 6. De manera general para los dos grupos, la correlación Biomasa – Área foliar (B–A) mostró valores muy altos todos positivos. En cuanto a las relaciones entre la TCR y todos los parámetros se encontraron relaciones altas en ciertos casos.

Tabla 6. Correlaciones entre parámetros del análisis de crecimiento a los 58, 83 y 131 días para el grupo defoliado y para el control. Área foliar (A, cm²), biomasa (B, g), tasa relativa de crecimiento (TCR, g g⁻¹ d⁻¹), tasa de asimilación neta (TAN, g cm⁻² d⁻¹), proporción de área foliar (PAF, cm² g⁻¹), área foliar específica (AFE, cm² g⁻¹), índice de peso foliar (IPF, g g⁻¹), índice de peso del tallo (IPT, g g⁻¹), índice de peso de raíz (IPR, g g⁻¹) e índice de raíz/parte aérea (R/PA). En la columna de Sp se abreviaron las especies I: *S. rotundifolius* S. II: *C. stolonifera*, III: *S. irrorata*.

Correlaciones Grupo Defoliado																
Sp	TCR-A	TCR-B	TCR-AFE	TCR-PAF	TCR-IPF	TCR-IPT	TCR-IPR	TCR-R/PA	TCR-TAN	B-A	PAF-AFE	PAF-IPF	IPT-IPF	IPT-IPR	IPR-IPF	TAN-IPR
I	-0.7837	-0.9477*	0.9581*	0.7475	-0.6865	0.8603*	-0.4161	-0.4200	0.7737	0.9220*	0.8925	-0.0882	-0.4442	-0.7464	-0.2646	0.2098
II	0.6325	0.5467	0.3898	0.4833	-0.2337	0.8098	-0.6179	-0.5949	-0.4381	0.9705*	0.7568	-0.4999	-0.4286	-0.6443	-0.4146	0.1072
III	0.3921	0.0522	0.0593	0.3148	-0.4997	-0.1757	-0.4803	-0.4570	0.3728	0.7083	0.9606*	-0.5799	-0.6973	-0.2006	-0.5623	-0.5178
58 días Periodo de la defoliación																
I	-0.7918	-0.7227	-0.9234*	-0.9512*	-0.4965	0.8686*	-0.7569	-0.6967	0.9973	0.9808*	0.9591*	0.5317	-0.1137	-0.9746*	-0.1117	-0.7517
II	-0.3677	-0.2614	-0.4427	-0.4955	-0.1367	-0.1457	0.1477	0.0276	0.6936	0.9765*	0.2464	0.6134	0.5882	-0.7081	-0.9875*	0.0778
III	0.5525	0.4225	0.9041*	0.8939	0.8584*	0.2277	-0.7088	-0.7864	0.5422	0.9722*	0.9672*	0.9541*	0.3311	-0.7646	-0.8613*	-0.5568
83 días																
I	0.0769	-0.1941	-0.8365*	0.8182*	0.9643*	0.7736	-0.9076*	-0.7901	0.9953	0.9311*	-0.5584	0.8217*	0.8994*	-0.9650*	-0.9825*	-0.9200*
II	0.9797*	0.9475*	0.0451	0.9930*	0.8259*	0.8661*	-0.8531*	-0.7119	-0.6805	0.9903*	0.0736	0.8144*	0.9109*	-0.9540*	-0.9927*	0.2498
III	0.3033	-0.0130	0.2661	0.6208	0.7595	-0.1759	-0.4652	-0.4176	0.7175	0.9167*	0.9090*	0.9590*	0.5002	-0.7871	-0.9278*	0.2517
131 días																

Continúa...

Correlaciones Grupo Control																
Sp	TCR-A	TCR-B	TCR-AFE	TCR-PAF	TCR-IPF	TCR-IPT	TCR-IPR	TCR-R/PA	TCR-TAN	B-A	PAF-AFE	PAF-IPF	IPT-IPF	IPT-IPR	IPR-IPF	TAN-IPR
I	0.5621	0.0621	0.9603*	0.9785*	-0.2014	0.8863*	-0.4940	-0.4205	-0.5112	0.8349*	0.9274*	-0.1170	-0.1871	-0.5903	-0.6824	0.8054
II	-0.5985	-0.0711	-0.7802	-0.7168	0.3013	-0.8221*	0.4451	0.5418	0.6770	0.3096	0.8781*	-0.1398	-0.3340	-0.5697	-0.5844	0.5164
III	-0.1174	0.4042	0.4138	-0.7232	-0.8216*	0.5777	0.4917	0.5265	0.8354*	0.7992	0.1403	0.6714	-0.6852	-0.1494	-0.6178	0.7511
58 días Periodo de la defoliación																
I	-0.4577	-0.2336	-0.4468	-0.6048	-0.2570	-0.5759	0.7682	0.7896	0.9860	0.8658*	0.9148*	0.9017*	-0.4925	-0.3077	-0.6766	0.6871
II	0.4025	0.3701	-0.5289	-0.3806	0.9346*	-0.8705*	-0.6053	-0.6037	0.9656*	0.3386	0.9325*	-0.6736	-0.7299	0.2029	-0.8174*	-0.7420
III	0.5216	0.6293	-0.3654	-0.6506	0.3016	-0.3568	-0.0620	-0.1073	0.9951	0.9757*	0.1078	0.1280	-0.8233*	0.1354	-0.6738	-0.1348
83 días																
I	-0.0549	-0.0057	-0.2686	-0.1508	0.1257	-0.1061	-0.0603	-0.1097	0.9902	0.8640*	0.8470*	-0.2281	-0.3016	-0.3120	-0.8117*	-0.0734
II	0.9194*	0.6186	-0.2430	0.0780	0.7667	0.1751	-0.6970	-0.5244	0.8631	0.7816	0.8981*	-0.5687	0.5220	-0.6846	-0.9791*	-0.9572*
III	0.8247*	0.8106	-0.3459	-0.6314	0.2509	-0.2078	-0.1594	-0.1806	0.9864	0.9933*	-0.0919	0.3369	-0.5821	-0.0023	-0.8117*	-0.1996
131 días																

*Los asteriscos denotan diferencias significativas entre la defoliación y el control, según la prueba de Tukey. Las diferencias se consideraron significativas con una $p < 0.05$.

6. 4. Parámetros del crecimiento radical

Todos los resultados siguientes se obtuvieron de la última cosecha del **Grupo 1** plantas que crecieron en el rizotróon, los cuales se encuentran relacionados con el sistema radical.

6. 4. 1. Biomasa raíz

El modelo general nos expone diferencias significativas entre el tratamiento ($F_{(1, 143)} = 11.95$, $p=0.0487$) y entre especies ($F_{(2, 143)} = 57.82$, $p=0.0000$). Solamente para *C. stolonifera* se presentaron diferencias en el tratamiento defoliado y el control. Considerando el peso seco de la raíz de acuerdo con el nivel dentro del rizotróon, se presentó mayor biomasa en el nivel 1 y fue disminuyendo conforme la profundidad del rizotróon. En general los 7 niveles presentaron diferencias significativas entre especies y no hubo diferencias entre tratamientos. Solamente en los niveles 4 y 5 se presentaron diferencias significativas entre especies y entre tratamientos. Considerando a las especies, *C. stolonifera* presentó mayor biomasa radical que las otras dos especies en todos los niveles; solamente *S. irrorata* logró tener raíces hasta el nivel 7 para el grupo control y defoliación (Tabla 7).

Como se observa en la Figura 10, en todos los diferentes niveles para *C. stolonifera* y *S. irrorata* las biomásas del grupo defoliado fueron menores en comparación con el control; sin embargo, en el caso de *C. stolonifera* el grupo defoliado fue mayor. Para el caso de *S. rotundifolius* en el nivel 3 se presentó un aumento de la biomasa del grupo defoliado; sin embargo en todos los demás niveles no fue así.

6. 4. 2. Longitud real raíz (cm)

En este parámetro no se presentaron diferencias significativas en cuanto al tratamiento y si se presentaron diferencias significativas en cuanto a la especie ($F_{(2, 34)} = 5.33$, $p=0.0102$). Los valores mas altos los presentó el grupo defoliado de *C. stolonifera* (9919.9 cm.) y el grupo control de *S. irrorata* (12822.2 cm.) (Tabla 7).

Tabla 7. Parámetros calculados para el análisis radical. Se midieron biomasa de la raíz (Biomasa raíz, gr.); Longitud real raíz (cm); coeficiente alométrico de la raíz ($K_{raíz}$); índice área foliar vs área radical (AF vs $A_{raíz}$); longitud de la raíz vs área foliar ($L_{raíz}$ vs AF, cm/cm^2); longitud específica de la raíz (LER, cm/g); diámetro de la raíz (Diámetro raíz, cm); volumen de la raíz (volumen raíz, cm^3); índice de la longitud de la raíz vs volumen de la raíz ($L_{raíz}/V_R$, cm/cm^3); densidad del tejido radicular ($DT_{raíz}$, g/cm^3) y densidad de la raíz en el rizotróon (Densidad raíz, cm).

	<i>S. rotundifolius</i>		<i>C. stolonifera</i>		<i>S. irrorata</i>	
	D50%	C	D50%	C	D50%	C
Biomasa raíz	0.5065	0.4110	1.3648*	2.0352	1.2227	1.6768
Longitud real raíz	2290.412	3243.332	9919.915*	2893.383	5585.804*	12822.196
$K_{raíz}$	1.6912	1.0523	3.7439	1.4784	5.9867	1.8614
AF vs $A_{raíz}$	11.4056*	27.7263	7.6143*	15.7594	8.5956	6.4511
$L_{raíz}$ vs AF	3.0687	2.2671	11.3731*	0.9159	4.0063	5.0049
LER	4330.87*	7550.79	7494.68*	1419.67	4564.05*	7749.91
Diámetro raíz	0.0103	0.0037	0.0099	0.0164	0.0066*	0.0052
Volumen raíz	0.6816	0.0695	5.2892	3.9895	0.7434	1.0671
$L_{raíz}$ vs $V_{raíz}$	29598.23	38303.18	186280.41*	3872.12	7378.27*	11963.13
$DT_{raíz}$	5.7007	4.8521	20.6418*	2.7715	1.6160	1.5494
Densidad raíz	0.3817	0.5406	1.6533*	0.4822	0.9310*	2.1370

*Los asteriscos denotan diferencias significativas entre la defoliación y el control, según la prueba de Tukey. Las diferencias se consideraron significativas con una $p < 0.05$.

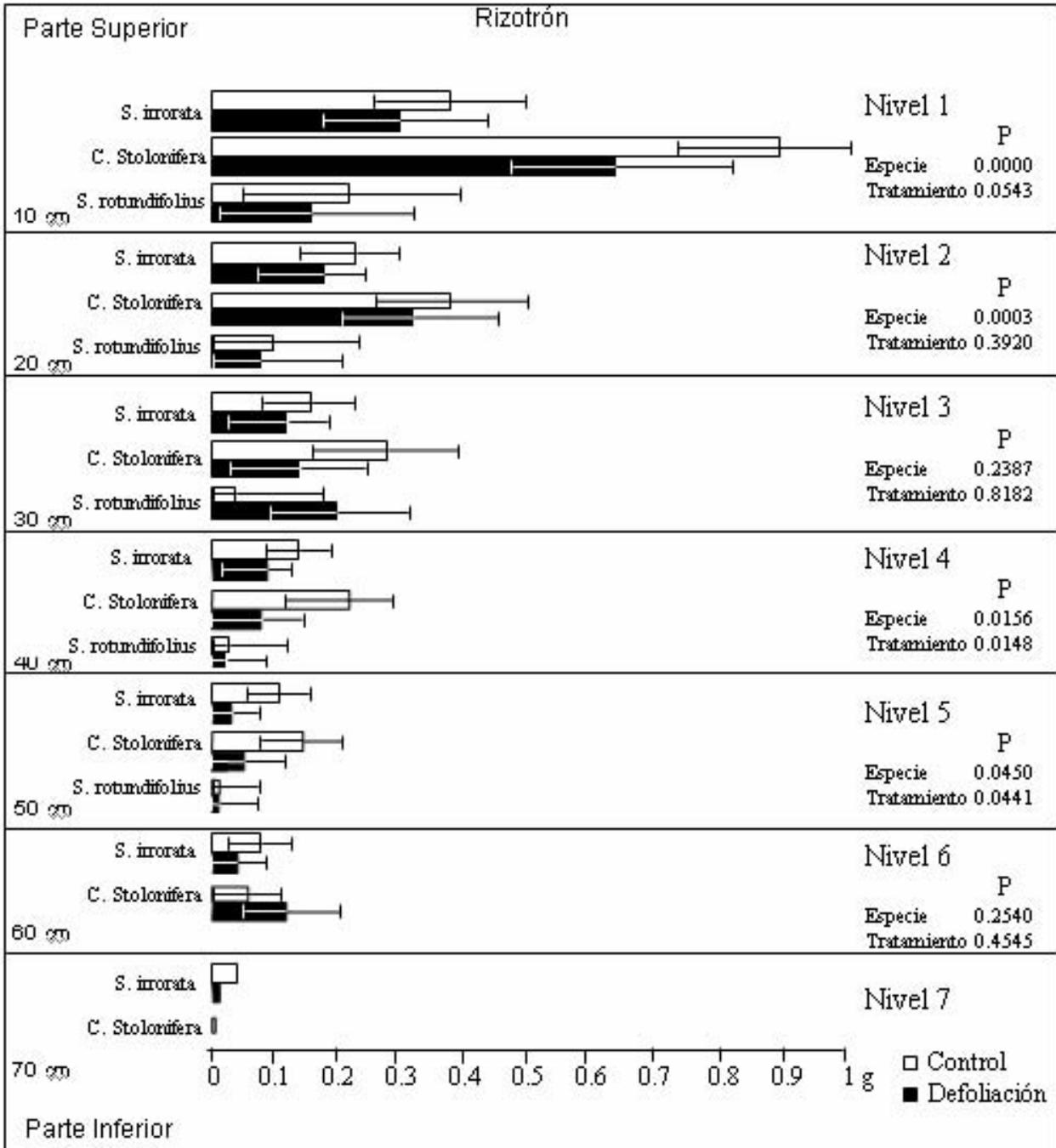


Figura 10. Distribución de la biomasa radical dentro del rizotrón para *Symphoricarpos rotundifolius*, *Cornus stolonifera* y *Salix irrorata*.

6. 4. 3. Coeficiente alométrico de la raíz ($K_{raíz}$)

Conforme al balance de crecimiento el valor de $K_{raíz}$ no mostró diferencias significativas entre especies, ni entre tratamientos ($p=0.4949$ y $p=0.1874$ respectivamente). Las tres especies mostraron valores mayores a 1, lo cual indica que el crecimiento fué mayor para la parte radical que para la parte del vástago. Específicamente los grupos fueron mayores que los controles y en el caso de *C. stolonifera* y *S. irrorata* dichas diferencias fueron muy grandes (3.74 y 5.98 respectivamente) (Tabla 7).

6. 4. 4. Área foliar (AF) vs área radical ($A_{raíz}$)

Se encontraron diferencias significativas entre especies y entre tratamientos ($F_{(2, 35)} = 6.55$, $p=0.0016$ y $F_{(1, 35)} = 7.28$, $p=0.0056$); particularmente las diferencias más marcadas se presentaron entre el tratamiento y el control para *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* (Tabla 7); para estas mismas especies se presentaron valores mayores para el grupo control y al contrario con *S. irrorata* donde el grupo defoliado fue mayor. Cuando los valores son mayores a uno se dice que el área foliar es mayor que el área radical.

6. 4. 5. Longitud de la raíz vs área foliar ($L_{raíz}$ vs AF)

No se presentaron diferencias significativas entre especies ($p=0.0928$), pero si entre tratamientos ($F_{(1, 35)} = 5.18$, $p=0.0104$); de manera particular en *C. stolonifera* (Tabla 7). Para *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* los valores del grupo defoliado fueron mayores y para *S. irrorata* fueron al contrario.

6. 4. 6. Longitud específica de la raíz (LER)

En el modelo general no se presentaron diferencias significativas entre especies ni entre tratamientos ($p = 0.2373$ y $p = 0.9001$); sin embargo, cuando las especies se analizaron estadísticamente por separado se encontraron diferencias significativas para las tres especies: *S. rotundifolius* ($F_{(1, 11)} = 23.38$, $p=0.0007$), *C. stolonifera* ($F_{(1, 11)} = 35.59$, $p=0.0001$) y *S. irrorata* ($F_{(1, 11)} = 160.30$, $p=0.0000$). Los datos se observan en la Tabla 7.

6. 4. 7. Diámetro de la raíz (Diámetro_{raíz}, cm)

El diámetro de la raíz no mostró diferencias significativas entre especies ($p=0.0912$) ni entre tratamientos ($p=0.8656$). Los diámetros mayores los presentó *C. stolonifera* (0.0164 cm) y su grupo control fue mayor que el grupo defoliado; los diámetros menores los presentó *S. irrorata* (0.0052 cm) y *S. rotundifolius* (0.0037) en estos últimos el grupo defoliado fue mayor que el control (Tabla 7).

6. 4. 8. Volumen de la raíz (Volúmen_{raíz}, cm³)

El volumen de la raíz presentó diferencias significativas entre especies ($F_{(2, 35)} = 4.30$, $p=0.0275$) pero no entre tratamientos ($p=0.6938$). Los valores obtenidos para *C. stolonifera* fueron considerablemente mayores que las otras dos especies, además de que su grupo defoliado fue mayor, al contrario de lo que sucedió en las otras especies.

6. 4. 9. Índice de la longitud de la raíz vs el volumen de la raíz (L_{raíz} vs V_{raíz})

En el modelo general nos muestra diferencias significativas entre especies ($F_{(2, 35)} = 3.61$, $p=0.0116$) y entre tratamientos ($F_{(1, 35)} = 4.45$, $p=0.0170$). Particularmente las diferencias entre tratamientos correspondieron a *C. stolonifera* y *S. irrorata*; el grupo defoliado de *C. stolonifera* fue mayor que el grupo control al contrario ocurrió para las otras dos especies.

6. 4. 10. Densidad del tejido radical (DT_{raíz})

Se presentaron diferencias significativas entre especies ($F_{(2, 35)} = 3.94$, $p=0.0150$) y entre tratamientos ($F_{(1, 35)} = 4.42$, $p=0.0267$). Para este caso todos los lotes defoliados fueron mayores al control, los valores menores entre tratamientos los presentó *S. irrorata* (Tabla 7).

6. 4. 11. Densidad de la raíz (Densidad_{raíz})

Se presentaron diferencias significativas entre especies ($F_{(2, 35)} = 6.09$, $p=0.0003$) y no se presentaron diferencias entre tratamientos ($p=0.7359$). Los datos se muestran en la Tabla 7.

6. 4. 12. Sistema Radical

A continuación se describen las características de las raíces observadas en el rizotrófon, las cuales corresponden a una muestra representativa de seis plantas.

Symphoricarpos rotundifolius. Del meristemo de la estaca surgen varias raíces en diferentes puntos, las cuales presentan una raíz principal de donde salen raíces laterales de diámetros más pequeños y cuyas longitudes son más cortas que la raíz principal. Sus órdenes de ramificación corresponden a raíces de primer y segundo orden y no se presentaron abundantes ramificaciones. Las raíces son de color blanco muy delgadas (Figura 11).

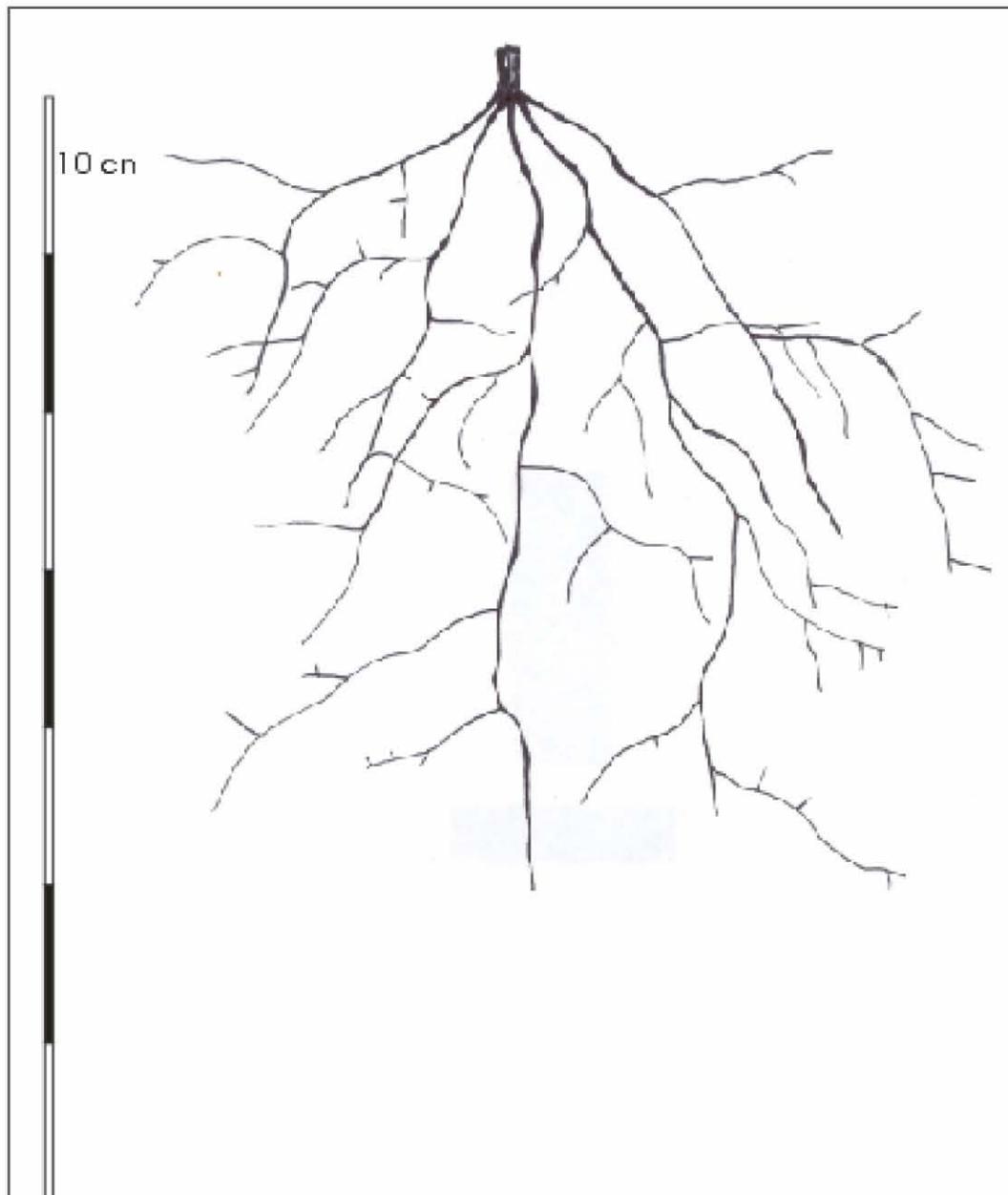


Figura 11. Sistema radical de *Symphoricarpos rotundifolius*.

Cornus stolonifera. Del meristemo de la estaca surgen varias raíces las cuales presentan una raíz principal de donde surgen raíces laterales; comparando entre las tres especies *C. stolonifera* presentó los diámetro más grandes. Sus órdenes de ramificación corresponden a raíces de primer y segundo orden y no se presentan grandes ramificaciones. Las raíces son de color rojizo. (Figura 12).

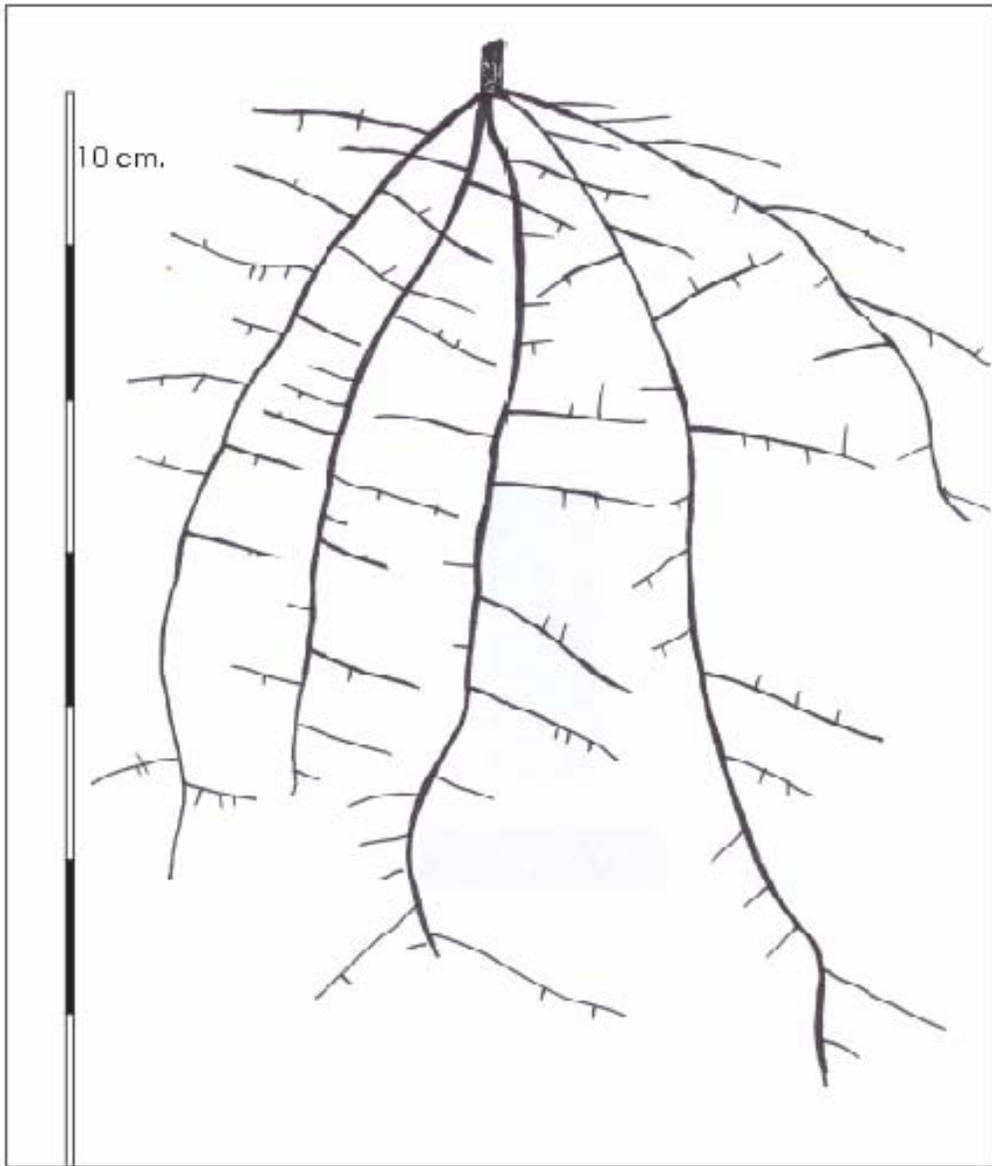


Figura 12. Sistema radical de *Cornus stolonifera*.

Salix irrorata. Del meristemo de la estaca surgen varias raíces, las cuales presentan una raíz principal de las que surgen raíces laterales de diámetro pequeño cuyas longitudes son muy largas. La longitud de la raíz principal es grande. Sus órdenes de ramificación corresponden a raíces de primero, segundo, tercer y cuarto orden y se presentan grandes ramificaciones. Las raíces son de color café muy claro. (Figura 13).

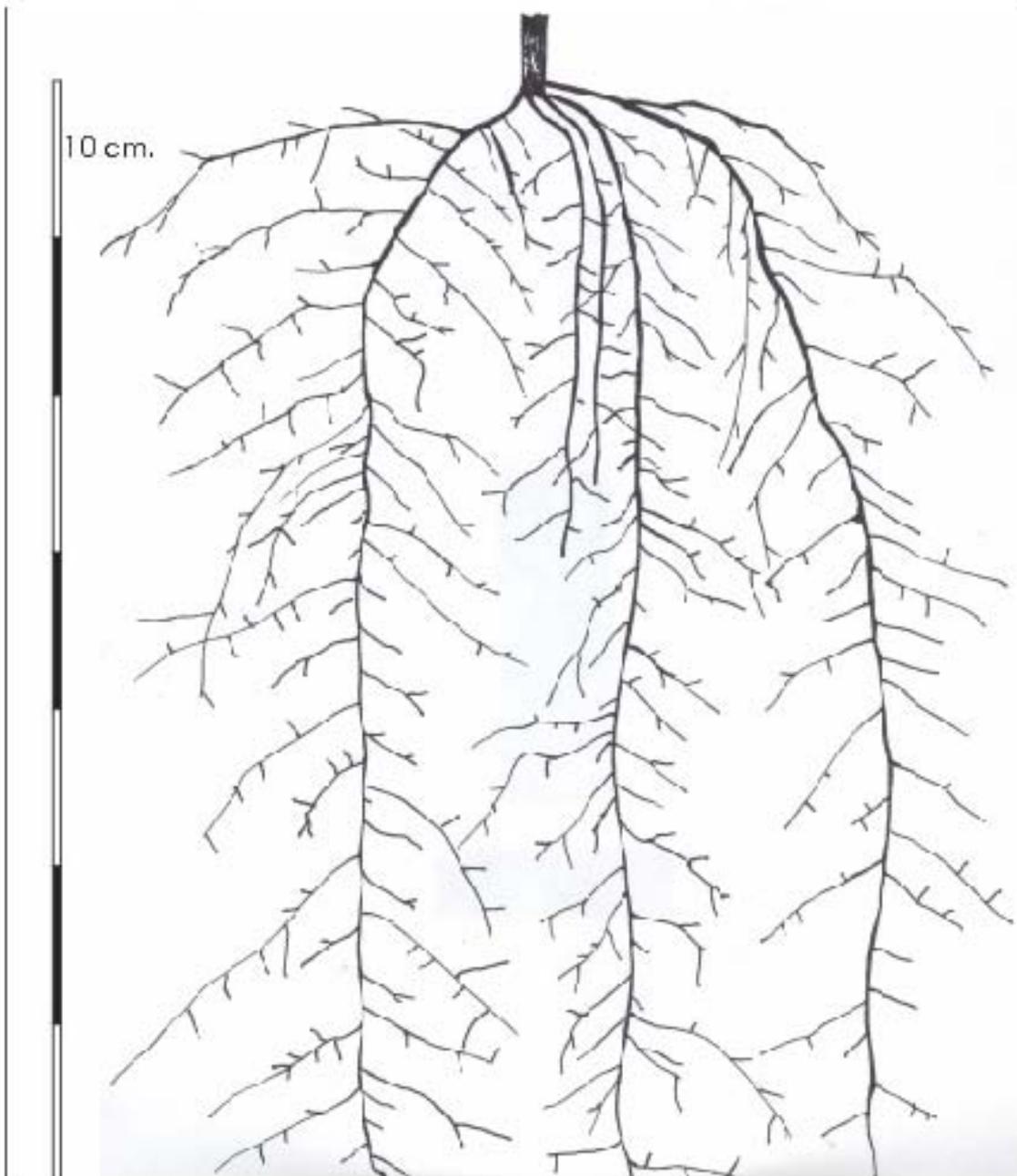


Figura 13. Sistema radical de *Salix irrorata*.

Los gráficos obtenidos del análisis de varianza se muestran en la figura 14.

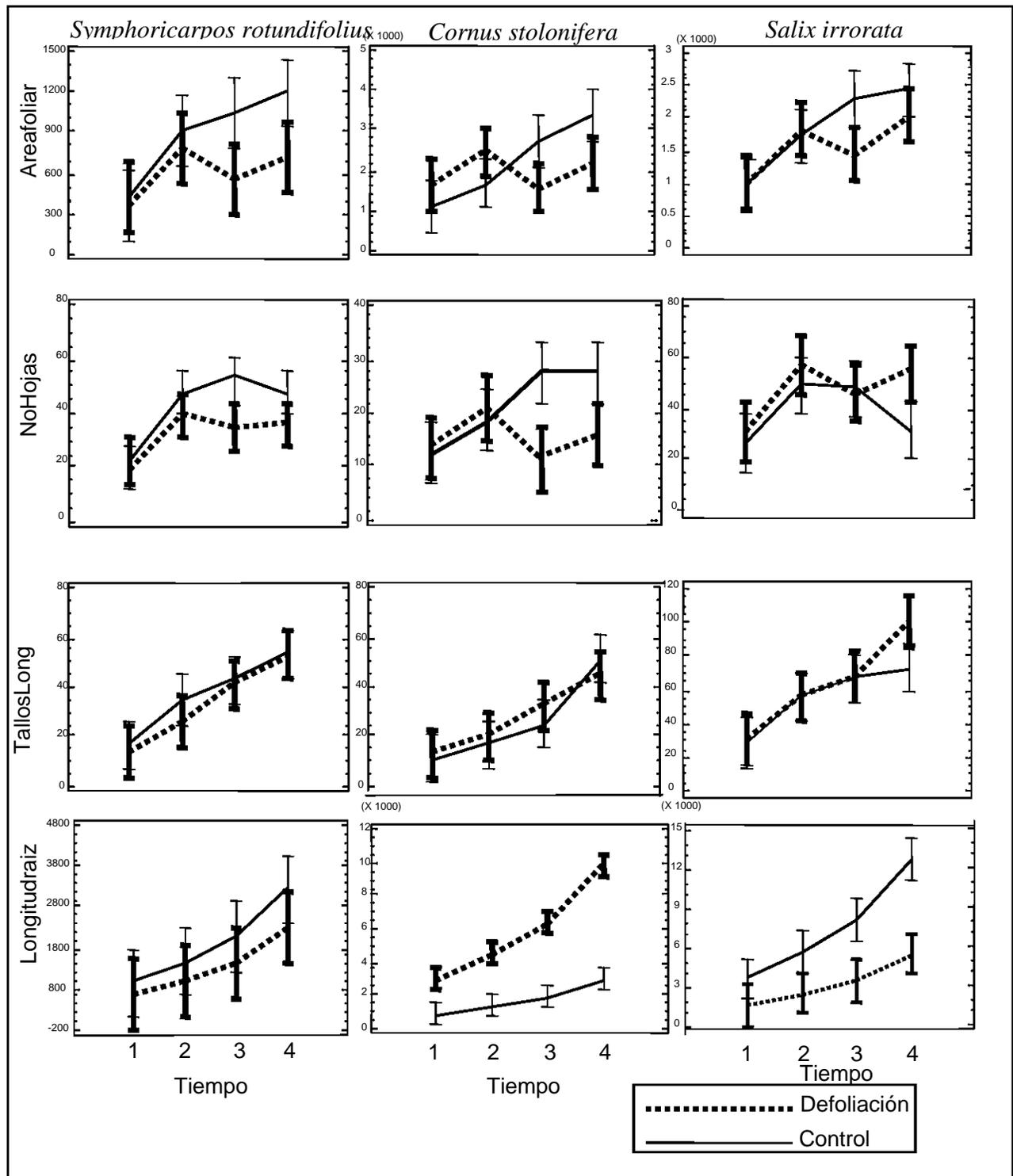


Figura 14 a. Gráficas obtenidas donde se describen las diferencias que se presentaron para las tres especies, de acuerdo con los parámetros del análisis de crecimiento para el área foliar (cm^2), número de hojas, longitud del tallo (cm), longitud radical (cm).

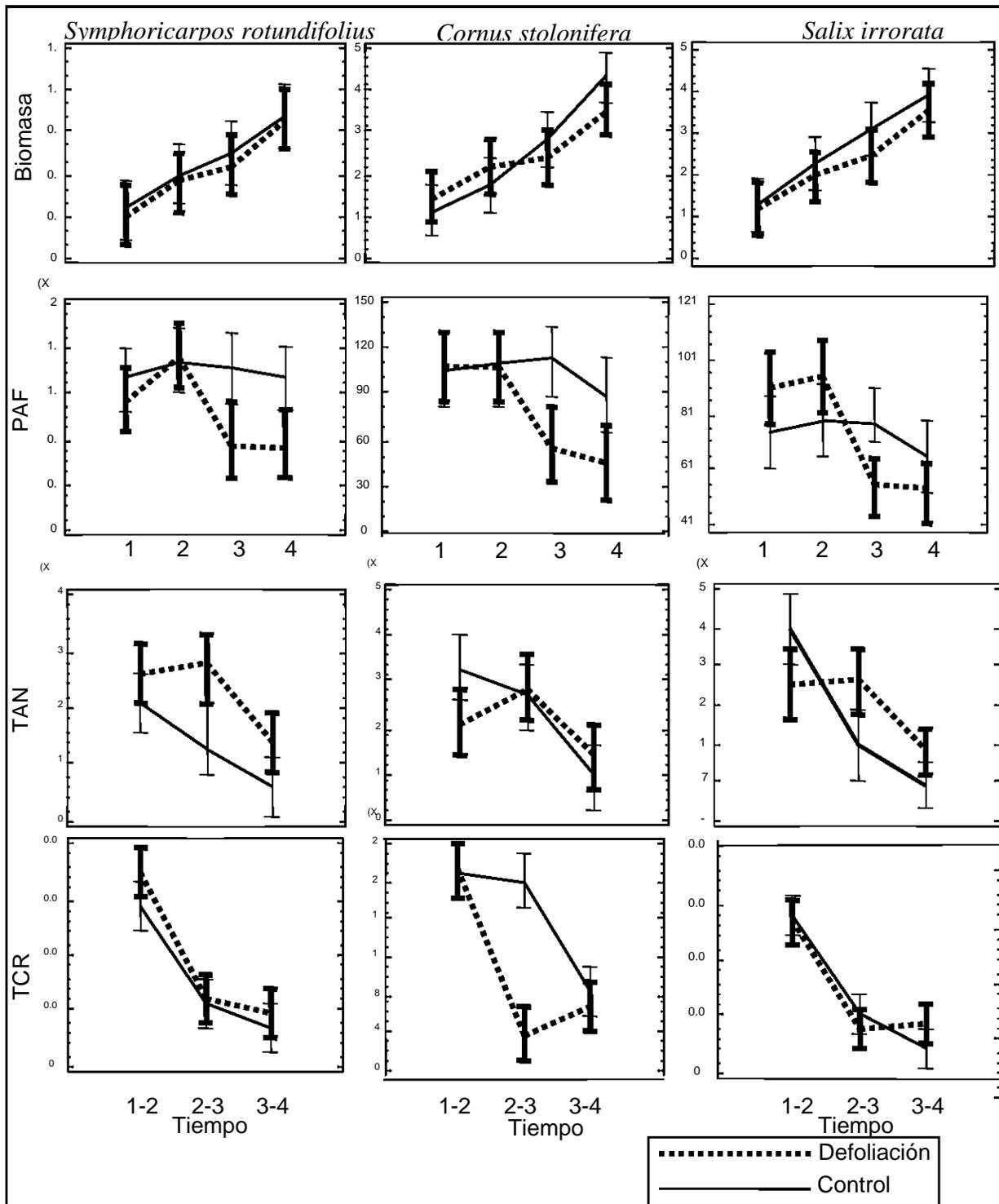


Figura 14 b. Gráficas obtenidas donde se describen las diferencias que se presentaron para las tres especies, de acuerdo con los parámetros del análisis de crecimiento para biomasa (g), área foliar (PAF, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), tasa de asimilación neta (TAN, $\text{g cm}^{-2} \text{d}^{-1}$) y tasa relativa de crecimiento (TCR, $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$).

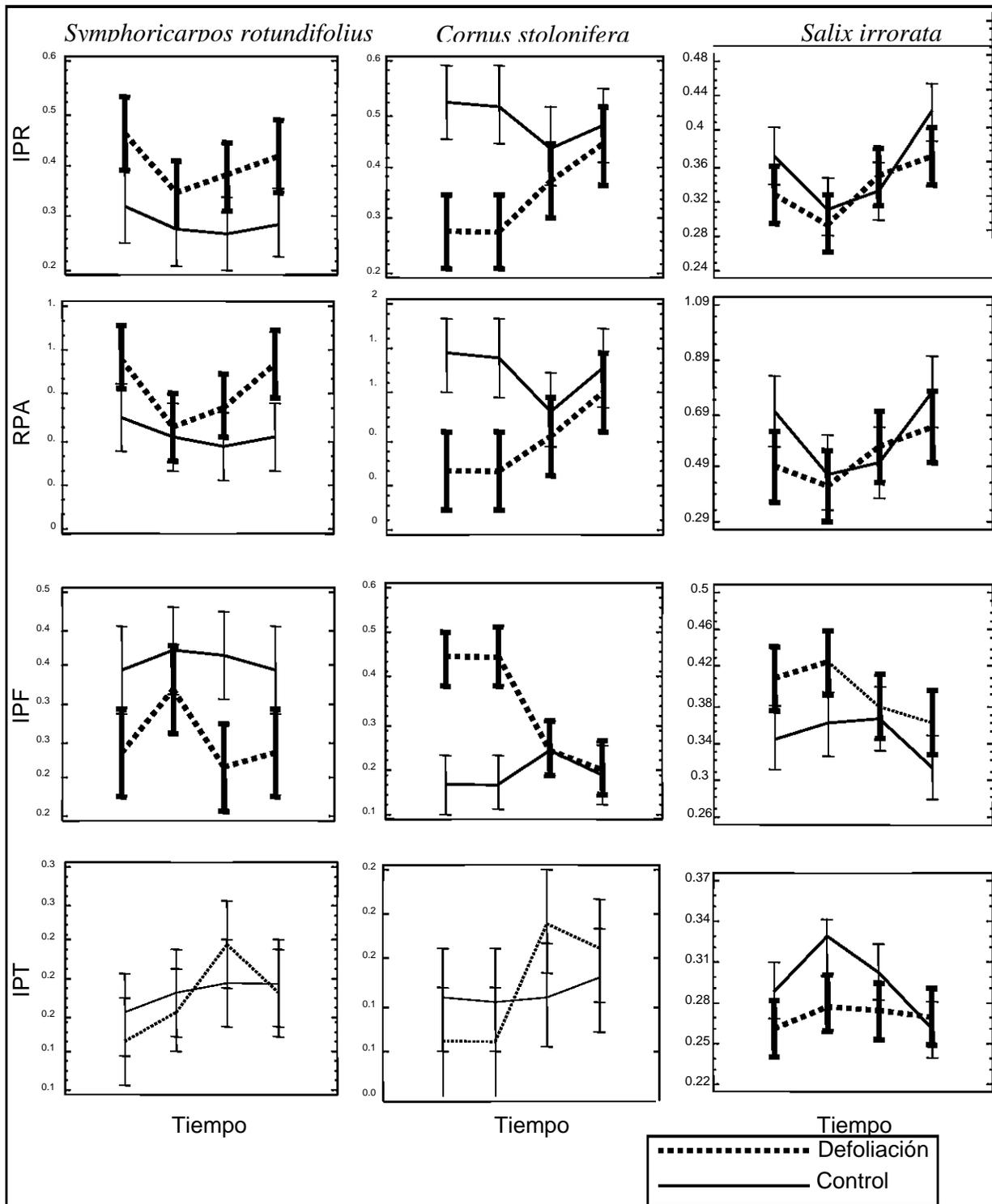


Figura 14c. Gráficas obtenidas donde se describen las diferencias que se presentaron para las tres especies, de acuerdo con los parámetros del análisis de crecimiento para índice de peso de raíz (IPR, $g\ g^{-1}$), índice de raíz/parte aérea (R/PA), índice de peso foliar (IPF, $g\ g^{-1}$) e índice de peso del tallo (IPT, $g\ g^{-1}$).

7. Discusión

El crecimiento compensatorio es una respuesta positiva de las plantas hacia el daño ocasionado por los herbívoros (McNaughton, 1983; Belsky, 1986); en este sentido, la respuesta de *Salix irrorata*, *Symphoricarpos rotundifolius* y *Cornus stolonifera* a la defoliación inducida fue la de presentar una “compensación exacta” (Coley, 1983), la cual ocurre cuando el peso seco total de la planta afectada es igual al peso seco total del grupo control al final del crecimiento (Figura 14). En esta comparación no se presentaron diferencias significativas del grupo defoliado y el control.

Comparando las tasas de crecimiento relativo de los distintos muestreos la TCR de las plantas aumenta rápidamente en los primeros días y disminuye conforme transcurre el tiempo. Este comportamiento se debe a que la estaca proporciona los nutrimentos necesarios para el crecimiento en las primeras etapas y una vez que estos decrecen, la planta al contar con estructuras bien desarrolladas obtiene con facilidad los nutrimentos del ambiente el cual es muy homogéneo (Huante, 1998 A).

Las tasas de crecimiento relativo de las tres especies fueron bajas, mismos resultados son reportados para plantas arbustivas y arbóreas (Huante, 1998 y 1995). La defoliación sí modificó el comportamiento de la TCR ya que en el grupo control de las tres especies disminuyó prácticamente un 60 % después de la defoliación (periodo del día 83 al día 101); a diferencia del grupo defoliado donde la TCR de *S. irrorata* se mantuvo igual después de la defoliación, la TCR de *S. rotundifolius* disminuyó un 17 % y la TCR de *C. stolonifera* aumentó significativamente (Tabla 4 y 5). Lo anterior nos indica que la defoliación estimula la producción de biomasa en un tiempo más corto (Grime *et al.*, 1991).

En teoría las especies de rápido crecimiento presentan una mayor plasticidad y pueden responder a cambios drásticos en el ambiente con mayor eficiencia, al contrario de lo que sucede con aquellas especies de lento crecimiento donde la velocidad de respuesta es menor y que se ven poco afectadas por un cambio en el ambiente (Grime, 1982; Grime *et al.*, 1986; Coley, 1983 y Huante, 1992). Sin embargo, en este trabajo se pudo observar que a pesar de que las especies presentaron tasas de crecimiento bajas, las plantas pudieron responder rápidamente a la defoliación. Relacionado con la respuesta positiva a la defoliación observamos que la velocidad de recuperación es muy alta, ya que después de haberse eliminado el 50% del área

Joel Rodríguez Servín, UNAM Instituto de Biología Jardín Botánico

foliar, las plantas contrarrestaron el efecto negativo incrementando por un lado la tasa fotosintética del tejido restante y por otro dirigiendo los recursos hacia la formación de nuevas hojas. Esto nos sugiere que las plantas se benefician al ser dañadas a bajas intensidades, como consecuencia del fenómeno de sobrecompensación que presentan derivado de la herbivoría (Rosenthal *et al.*, 1995).

La baja producción de biomasa y la tasas de crecimiento bajas hacen que *S. irrorata*, *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* sean consideradas como especies “competidoras tolerantes a las restricciones” (Grime, 1982). Desde el punto de vista ecológico las especies se encuentran bajo condiciones de poca perturbación y experimentan intensidades moderadas de restricciones, las características de estas plantas caen entre las estrategias de las competidoras y las tolerantes a las restricciones por lo que guardan características de ambas. El beneficio de las plantas caducifolias es que almacenan recursos durante un periodo de tiempo donde las restricciones son bajas y los pueden utilizar en la siguiente temporada (Kozlowski, 1991).

Área Foliar. Solamente *S. irrorata* superó al área foliar que tenía hasta antes de la defoliación, además fue la única especie que produjo hojas nuevas; la pérdida de varias hojas maduras puede significar la formación de un nuevo desarrollo foliar (Money *et al.*, 1984). Al contrario *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* no renovaron sus hojas y su crecimiento sólo se produjo gracias al área foliar remanente; como mencionan Morrison y Reeke (1995) la tolerancia puede ser alcanzada directamente con un incremento en la capacidad fotosintética del tejido que queda en la planta.

Las respuestas a la tolerancia derivadas de un efecto negativo surgen de características intrínsecas de cada especie; cuando una especie se encuentra con buenas reservas de alimentos la defoliación afecta en menor grado a la planta y no necesariamente disminuye el crecimiento del tallo y las raíces. A pesar de haber sufrido una defoliación del 50 % de sus hojas, las plantas a los 25 días de la defoliación, solamente presentaban una disminución del 20 % (Tabla 3), igual que los reportes de otros trabajos utilizando especies del género *Populus* (Bassman *et al.*, 1982).

La TCR del área foliar disminuye con el tiempo ya que los recursos de la estaca se van acabando y por lo tanto la planta tiene que obtener y procesar los alimentos del suelo lo que resulta más complejo. Para el grupo de plantas defoliadas además del descenso normal de la

TCR, se debe sumar la pérdida intencional derivada de la defoliación, como se observa en la Figura 7 donde se presenta un descenso importante al tiempo 2-3 para las tres especies y lo mas importante un ajuste de la TCR para el tiempo 3-4; lo anterior nos indica que la velocidad de recuperación de las tres especies fue grande. Como lo explica McNaughton (1983), el daño en muchos sentidos estimula la producción de biomasa cuando las condiciones son controladas.

Tallo y Raíz. El crecimiento del tallo y la raíz (Figura 8) no sufrió disminuciones derivadas de la defoliación inducida. Algunas especies tolerantes al pastoreo en donde el crecimiento del tallo y las raíces no se ve afectado, presentan una carencia de sensibilidad a la defoliación; esta condición se da cuando las plantas presentan niveles adecuados de reservas alimenticias en las raíces o en los tallos lo que ayuda a superar dicho efecto negativo, como puede ser el caso de las estacas donde se concentra una gran cantidad de recursos (Chapin *et al.*, 1979).

La TCR de la longitud del tallo mostró un comportamiento diferente para las tres especies del grupo defoliado, ya que para *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* se presentó un incremento (Figura 8), al contrario de *S. irrorata* donde la TCR siempre disminuyó. Esto modificó la distribución de la biomasa, ya que para *S. irrorata* el crecimiento del tallo en las plantas defoliadas no se incrementó y todos los recursos de la planta se dirigieron a la parte foliar incrementando el número de hojas nuevas; al contrario en las otras dos especies sí hubo un crecimiento del tallo y esto redujo los recursos disponibles para la recuperación del área foliar.

Tasa de Asimilación Neta, Proporción de Área Foliar y Área Foliar Específica.

El número de hojas del grupo defoliado de *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* no se incrementaron, pero sí aumentó el área foliar (Tabla 3); la respuesta a esto se observa en la TAN (Tabla 4 y 5) que es una medida indirecta de la actividad fotosintética de la planta y que al final del experimento se incrementó; con lo que podemos asegurar que el incremento del área foliar se debió a un aumento en la actividad fotosintética (Morrison y Reeke, 1995; McNaughton, 1983; Belsky, 1986). En el caso de *S. irrorata* también se presentó la condición anterior con respecto a la TAN, solo que en esta especie también se incrementó el número de hojas, por lo que su área foliar fue mayor (Bassman y Dickman, 1982). Harper (1977) afirma que sí las plantas al ser dañadas incrementan su actividad fotosintética, entonces las hojas

funcionan generalmente por debajo de su capacidad y pueden ser estimuladas por la defoliación.

No se presentaron cambios en la morfología de la hoja ya que la AFE y la PAF disminuyeron de igual forma para el grupo control y defoliado, siempre se mantuvo la misma relación entre el área foliar y el peso seco foliar mostrando en las tres especies hojas no muy delgadas. Las especies con TCR bajos no llevan a cabo cambios bruscos en la morfología de las hojas derivadas de una defoliación; por lo tanto podemos asumir que en especies de lento crecimiento no se da una plasticidad morfológica foliar (Grime *et al.*, 1986).

Podemos observar que antes de la defoliación se presentó una correlación baja entre la TCR y la TAN antes de la defoliación y esta se incrementó después de la aplicación del tratamiento. En contraste con el grupo control donde dicha relación entre parámetros siempre se mantuvo alto, podemos mencionar que el área foliar que se está formando se mantiene con actividades fotosintéticas elevadas.

La relación entre la TCR y la PAF fue débil en el grupo control en comparación con el grupo defoliado donde se presentaron valores altos, lo que nos afirma que la PAF si es importante en la variación de la TCR del grupo defoliado. Recordemos que en plantas de lento crecimiento presenta bajas tasas de recambio, es decir, presentan hojas muy longevas. La PAF disminuye derivado de la suma del tiempo y de la defoliación, la TCR también disminuye derivado del gasto de nutrimentos en la estaca (Huante, 1992).

El aumento de la TAN se asocia con el aumento de la tasa fotosintética por unidad de área foliar (Porter y Van del Werf, 1998), mientras que el decremento de la PAF se relaciona con el aumento en la biomasa del tejido no fotosintético como ejemplo las raíces (Porter y Remkes, 1990). Se sugiere 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) (Huante *et al.*, 1995).

Índice Peso Seco de Hojas, Índice Peso Seco de Tallo, Índice Peso Seco de Raíces. Se ha sugerido que después de la defoliación la asignación de biomasa hacia la raíz disminuye, al igual que sus ramificaciones y su tamaño (Harper, 1977; Grime, 1982; Paige y Whitham,

1987). Por otra parte Overbeek (1966), McNaughton (1983) y McNaughton y Chapin (1985) mencionan que cuando el área foliar es dañada se presenta una retraslocación de la raíz hacia la parte aérea; sin embargo, esto no sucedió con las raíces de las plantas defoliadas ya que el crecimiento se mantuvo (Figura 9).

En comparación con los resultados del IPF, IPT e IPR de plantas que crecieron desde semilla (Huante *et al.*, 1995), se presentan diferencias importantes, ya que los resultados obtenidos con estacas mantienen una mayor proporción de raíces que de parte aérea. Esto se debe a que la estaca presenta una región meristemática bien definida de la cual surgen diferentes raíces adventicias en diferentes puntos del meristemo, en comparación con una semilla la cual tiene que formar la región meristemática y esperar a que crezca la radícula (Money *et al.*, 1984).

A su vez Huante (1995) reporta una relación negativa entre el IPF, IPT e IPR ya que la suma de los tres valores es igual a uno, en donde dicha relación indica que al aumentar un índice lo hace a costa de la biomasa de los otros dos. En nuestro caso también se observa esta condición, excepto para el grupo defoliado de la correlación IPT – IPF donde los valores son positivos y muestran diferencias, esto es cuando el IPF y el IPT crecen el IPR disminuye.

Al día 131 se observa para el grupo control que existen correlaciones débiles entre los tres parámetros, en comparación con el grupo defoliado donde las correlaciones se incrementan sustancialmente. Esto nos indica que la defoliación incrementa la dependencia entre las tres estructuras entre sí; sin embargo el efecto de la defoliación afectó al peso seco foliar, al peso seco del tallo, además de que incremento la biomasa de la raíz. Debemos de considerar que en este caso la biomasa radical fue mayor, ya que las plantas comenzaron a crecer a partir de una estaca la cual presenta una alta reserva de carbohidratos (Kramer y Kozlowski, 1979), como observamos en la Tabla 5 en donde se muestran las ganancias de biomasa; los valores del IPF son todos negativos al igual que los últimos valores del IPT; en comparación con el IPR donde todos los valores son positivos, lo que significa que durante todo el crecimiento el IPR siempre aumentó.

Relación Raíz – Parte Aérea. En *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* se presentó mayor crecimiento de la raíz que de la parte aérea, los valores fueron mayor a 1 por lo que las especies se ven obligadas a producir estructuras necesarias para la captura de recursos. Aunque este comportamiento se presenta en especies con TCR altas propagadas desde semilla,

podemos mencionar que el efecto de la estaca en los patrones de asignación de la biomasa enmascaró los valores, ya que los recursos que provee una estaca son mayores en comparación con una semilla (Huante, 1995). Lo contrario ocurrió con *S. irrorata*, donde se presentaron valores menores a 1, Garnier (1991) mostró que bajo condiciones productivas, la diferencia en la tasa de crecimiento de las especies se encuentra relacionada mas específicamente con las actividades de las hojas y las raíces que con la acumulación de la biomasa en la parte aérea. En este sentido Huante (1995) al igual que en los resultados donde se correlacionó la TCR y R/PA se obtuvieron correlaciones bajas y una acumulación de biomasa en las raíces muy altas cuando se produce una defoliación.

Análisis del Sistema Radical

Arquitectura del sistema radical. La mayoría de las clasificaciones realizadas se basan principalmente de la raíz que surge de la semilla, resultado de la germinación. Sin embargo, algunos autores agrupan a los sistemas radicales adventicios y describen sus características y funciones. En general para las tres especies según Cannon (1949) corresponden al grupo de las raíces adventicias que se desarrollan del tallo; Krasilnicov (1968) clasifica a estas raíces de árboles o arbustos como sistemas radicales pronunciados, con alto número de ramificaciones y raíces capaces de engrosarse secundariamente. Fitter (1991) clasifica a las raíces de acuerdo con la función, en este caso correspondería a los sistemas radicales herringbone, los cuales son los mas efectivos en la adquisición de recursos, pero requieren diámetros grandes y por lo tanto altos costos de biomasa (Figura 11, 12 y 13).

Biomasa. Como se observa en la Figura 10 en el nivel superior que va de los 0 a los 10 cm se presentó la mayor cantidad de raíces en comparación con todos los demás niveles, esto se debe a que en esta área se mantiene un intercambio directo con la atmósfera y por lo tanto se realizan las principales actividades de intercambio gaseoso, de agua y nutrimentos (Glinsky *et al.*, 2000). Conforme se incrementa la profundidad la cantidad de raíces disminuye.

Para la mayoría de los casos el control siempre fue mayor en comparación con el grupo defoliado, esto nos brinda una idea de que la herbivoría afecta la biomasa radical pero no detiene su crecimiento, como se observa en el parámetro del IPR donde el grupo defoliado es menor en comparación con el control. Huber (1983) asegura que en un momento de estrés los nutrimentos almacenados en las raíces pueden ser retranslocados a la parte aérea lo que no sucede con *S. rotundifolius*. Para el caso de *S. rotundifolius* la penetración es débil y solo llega hasta el nivel 5 (50 cm); en el caso de *C. stolonifera* logra penetrar raíces hasta el nivel 7 sin embargo son escasas y muy delgadas; para *S. irrorata* casi todas sus raíces llegaron hasta los 70 cm de profundidad. Briggs (1996) menciona que estas especies por ser arbustos ribereños los cuales se encuentran cerca del agua superficial requieren tener raíces profundas no necesariamente para obtener agua, más bien para estabilizarse firmemente en los cauces de los arroyos.

Longitud de la raíz. La longitud radical es afectada por la defoliación para *S. rotundifolius* y *S. irrorata*; sin embargo, para *C. stolonifera* el grupo defoliado fue mayor (Tabla 7). Esta condición puede estar relacionada con la estaca ya que en ella se presentan suficientes recursos que mantienen la longitud radical en crecimiento (Huante, 1991). Para *S. rotundifolius* y *S. irrorata* la disminución de la longitud radical pudo deberse a que se detuvo la producción de raíces laterales en los sistemas radicales.

Conjuntando los resultados de la biomasa y la longitud radical podemos mencionar que en especies de lento crecimiento se observan raíces cortas y con menos superficies de absorción, lo cual nos lleva a suponer que la planta produce un sistema radical que ayude a la planta primeramente a establecerse por lo que invierte en recursos para formar raíces gruesas Grime *et al.*, 1986; Huante, 1991).

Parámetros del Sistema Radical. El LER es considerado como un indicador del grosor de las raíces (Fitter, 1985). Los valores altos de LER indican que las raíces de *C. stolonifera* son más delgadas que las otras dos especies; esto concuerda con la longitud ya que presenta mayores longitudes radicales. Para las otras dos especies se reduce el crecimiento de la longitud y por lo tanto sus raíces son más gruesas.

El diámetro no presentó diferencias importantes excepto para *S. irrorata*, en que los diámetros fueron un poco más grandes que el control; sin embargo este parámetro maneja valores muy pequeños en cuanto al diámetro.

En cuanto al área radical y a la longitud radical existe una estrecha dependencia entre el área foliar de las especies con la productividad de las 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. Con respecto al área foliar producida y el área radical nos da una idea sobre las superficies absorbentes de la planta, encontrando que para el grupo defoliado de *S. rotundifolios* y *C. stolonifera* el área absorbente es menor y altamente significativa, el efecto de la defoliación provocó diámetros menores y por lo tanto las raíces presentaron menores áreas; lo contrario con *S. irrorata*, donde el grupo defoliado presentó mayor área de absorción por lo que aumentó sus diámetros.

Para conocer el balance de crecimiento entre la parte subterránea y la parte aérea se calculó el cociente a partir de la $TCR_{raíz}$ entre la $TCR_{parte\ aérea}$ conocido como coeficiente alométrico raíz-parte aérea (K) (Hunt, 1982). Los valores mayores a 1 indican que la velocidad de crecimiento de la raíz es más alta en comparación al crecimiento de la parte aérea; esto puede ser explicado de igual forma porque la estaca brinda una zona meristemática perfectamente conformada donde el crecimiento de la raíz es rápido.

La densidad del tejido radical (DTR) el cual fue expresado como el peso seco de la raíz entre el volumen de la misma (Roser y Lamber, 1995). Roser (1996), menciona que especies con menor densidad de tejido inicialmente crecen más rápido que especies que presentan una alta densidad de tejido.

Análisis general.

No debemos olvidar que la forma de vida arbustiva mantiene características morfológicas y fisiológicas las cuales han evolucionado como consecuencia de diversas restricciones ambientales. En este caso las especies arbustivas caducifolias siguen enfrentándose a diversas restricciones que varían en intensidad y duración, algunas afectan más que otras (incendios, Joel Rodríguez Servín, UNAM Instituto de Biología Jardín Botánico

herbivoría, etc.) y muchas de ellas se presentan cíclicamente (nevadas, inundaciones, etc.) (Kozlowski, 1991).

En este sentido las especies arbustivas como *Salix irrorata*, *Symphoricarpos rotundifolius* y *Cornus stolonifera* están adaptadas a diversas restricciones ambientales así como a diversas perturbaciones como puede ser la herbivoría. La respuesta de las plantas a la defoliación inducida, mostró claras compensaciones de biomasa que ayudaron a las plantas a revertir el efecto negativo, esto fue incrementando por un lado la tasa fotosintética del tejido remanentes y por otro dirigiendo los recursos hacia la formación de nuevas hojas (Rosenthal *et al.*, 1995). Estas especies aunque presentaron tasas de crecimiento bajas, pudieron soportar defoliaciones severas de un 50 % con velocidades de recuperación de biomasa mayores en comparación con plantas sin ningún efecto negativo.

Los beneficios de utilizar estacas de *S. irrorata*, *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* para una reforestación son muy grandes, ya que este material vegetativo proporciona los nutrientes necesarios para el crecimiento en las primeras etapas considerando que en los lugares donde habitan dichas especies llegan a tener condiciones de productividad limitada. Una vez que los recursos de la estaca disminuyen, la planta ya cuenta con estructuras bien desarrolladas que le permiten obtener fácilmente los nutrientes del ambiente el cual es muy homogéneo.

Se ha observado en condiciones naturales que cuando se presenta una sucesión secundaria de árboles y en arbustos caducifolios (*Rhus glabra*, *Ailanthus altissima*, *Betula populifolia*, *Populus tremuloides*, *Liriodendron tulipifera* y algunas otras especies del género *Salix*, *Populus* y *Betula*) (Grime, 1982), las plántulas o las estructuras vegetativas en crecimiento presentan características de ciertas especies herbáceas competidoras como puede ser: rápidas tasas de producción de materia seca, continuo alargamiento del tallo, producción de hojas durante la estación de crecimiento y rápidos ajustes fenotípicos en la superficie foliar y morfología del vástago como reacción a la sombra.

A su vez las plantas de *S. irrorata*, *S. rotundifolius* y *C. stolonifera* presentan un sistema radical con un crecimiento mayor que el de la parte aérea, lo que le brinda la posibilidad de mantener primeramente estable a la planta con un sistema radical de raíces gruesas. Además sus sistemas radicales son muy efectivos en la adquisición de recursos; sin embargo implican diámetros grandes y por lo tanto altos costos de biomasa (Briggs, 1996).

Por último es importante considerar las etapas fenológicas de los arbustos ribereños caducifolios ya que como se observa en la Figura 15 estas especies presentan ciclos estacionales marcados. Cuando se presenta una perturbación derivada de una herbivoría en el periodo de crecimiento (de febrero a mayo) el efecto es negativo, ya que la planta no logrará crecer lo suficiente, además de que se afectará la formación de estructuras reproductivas. El daño también sería importante si se presenta en los meses de mayo a septiembre, debido a que es el periodo donde la planta almacena en los tallos y las raíces recursos para la temporada del siguiente año. Al final de la fructificación a mediados de noviembre las hojas empiezan a desprenderse de la planta, la cual se prepara para el invierno; este es el periodo donde se pueden obtener estacas de tallo para llevar a cabo algún tipo de propagación vegetativa. Las semillas dispersadas quedan en un banco de semillas que en muchos casos requieren condiciones de temperaturas de 2 a 10° C para germinar.

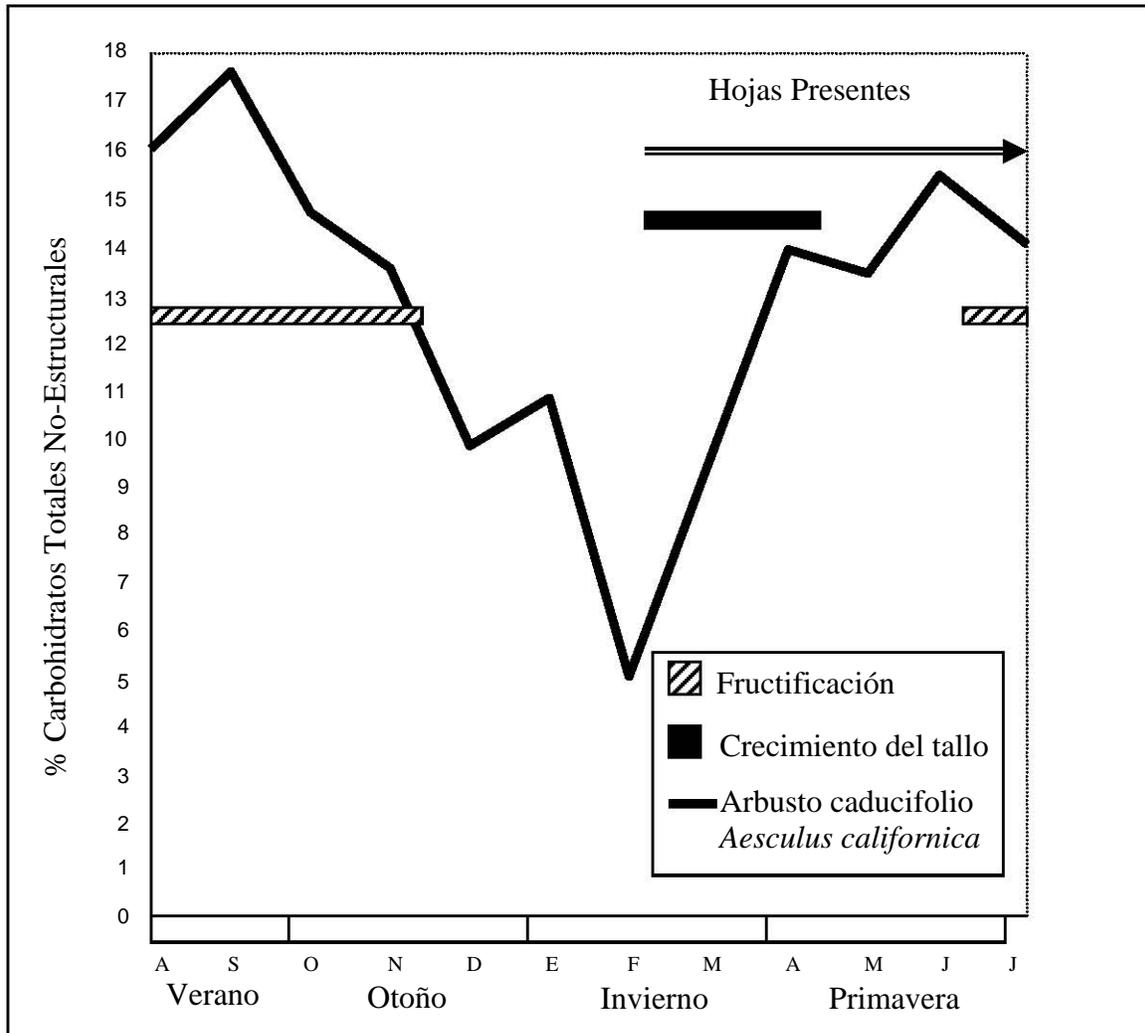


Figura 15. Ciclos estacionales de los carbohidratos totales no-estructurales de *Aesculus californica* arbusto caducifolio (Figura modifica de Kozlowski, 1991).

8. Conclusiones

La defoliación inducida del 50 % del área foliar de *Salix irrorata*, *Symphoricarpos rotundifolius* y *Cornus stolonifera* presentó como resultado un crecimiento compensatorio positivo (compensación exacta). La velocidad de recuperación de las plantas defoliadas derivado de un incremento fotosintético del tejido remanente fue fundamental para alcanzar dicha compensación.

Las tasas de crecimiento relativo de las especies fueron bajas; sin embargo, esta condición no impidió que las plantas presentaran una respuesta positiva a la defoliación. En el caso de *Symphoricarpos rotundifolius* y *Cornus stolonifera* que no tuvieron recambio de hojas nuevas, el incremento del área foliar se debió al aumento de la actividad fotosintética del área foliar remanente. *Salix irrorata* también presentó este incremento en la tasa fotosintética, además de que aumento el número de hojas nuevas.

Las tasas de crecimiento lento de las especies además de su forma de vida arbustiva caducifolia las convierten en “especies competidoras tolerantes a las restricciones”.

El efecto de la defoliación inducida sobre el crecimiento de las plantas no detuvo el crecimiento de los tallos y las raíces; el patrón de asignación de biomasa fue mayor para el sistema radical que para la parte aérea en las tres especies.

Los sistemas radicales de *Salix irrorata*, *Symphoricarpos rotundifolius* y *Cornus stolonifera* parecen estar primeramente relacionados con brindarle estabilidad a la planta y después con adquirir recursos del suelo. La utilización del rizotrópico para realizar mediciones no destructivas fue muy importante para el estudio de las raíces.

La propagación vegetativa por medio de estacas puede ser una buena opción para los programas de reforestación que se están llevando actualmente en la Sierra Tarahumara, ya que pueden mantener su crecimiento aun bajo condiciones de perturbación moderada.

Referencias

- Arizona Willow Interagency Technical Committee (AWITC). 1995. Arizona Willow Conservation Agreement and Strategy. USDA Forest Service Southwest Region Albuquerque New Mexico. Citado en Strohmeier, Scott; Maschinski, Joyce. 1996. Cattle and elk herbivory on Arizona Willow (*Salix arizonica*). In South western rare and endangered plants: proceedings of the second conference. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-283, Arizona. 187-191.
- Bassman, J. H.; Dickmann, D. I. 1982. Effects of defoliation in the developing leaf zone on young *Populus x euramericana* plants. I. Photosynthetic physiology, growth, and dry weight partitioning. For. Sci 28: 599-612.
- Bassman, J. H.; Dickmann, D. I. 1985. Effects of defoliation in the developing leaf zone on young *Populus x euramericana* plants. II. Distribution of ^{14}C photosynthate after defoliation. For. Sci 31: 358-366.
- Becker, G. F.; Busso, C. A.; Montani, T.; Burgos, M. A.; Flemmer, A. C.; Toribio, M. B. 1997. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages: root growth. Journal of Arid Environmental. 35: 269- 283.
- Bradshaw, D. A. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Advances in Genetics. 13: 115-155.
- Briggs, K. M. 1996. Riparian Ecosystem Recovery in Arid Land. Estrategias y Referencias. University of Arizona Press, Tucson. 150.
- Bohm, W. 1979. Methods of studying root systems. Springer-Verlag, New York. 33: 1-188.
- Bolaños, H. R. 1999. Proyecto de área piloto para la restauración ecológica “Coordin continental”. Choguita y Anexas, Mpio de Bocoyna; Chih., Chihuahua. 40.
- Bosque Modelo Chihuahua. 1998. Reforestación. Bosque Modelo Chihuahua, México. 30.
- Bosque Modelo Chihuahua. 1996. Manual del Bosque. Sierra Tarahumara. Región San Juanito – Creel. Bosque Modelo Chihuahua, México. 31.

- Bye, R. 1983. Vegetation and soils in E.R. Stoddard, R.L. Nostrand and J.P. West (ed.), *Bourderland Sourcebook, A Guide to the Literature on Northern Mexico and the American Southwest*. Norman, OK: University of Oklahoma Press. 98-104.
- Bye, R. 1995. Prominence of the Sierra Madre Occidental in the biological diversity of Mexico. En: L.F. DeBano, G.J. Gotfried, R.H. Hamre, C.B. Edminister, P.F. Ffolliot, and A. Ortega-Rubio (coords.), *Biodiversity and Management of the Madrean Archipelago: The Sky Islands of Southwestern United States and Northwestern Mexico*. Fort Collins, CO: USDA, Forest Service. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-256. 669: 9-27.
- Campbell, B. D.; Grime, J. P. 1989. A comparative study of plants responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. *New Phytologist* 112: 261– 267.
- Cannon, W. 1949. A tentative classification of root systems. *Ecology* 30, 4: 542-548.
- Carpenter, A. 1988. The biology of *Campodea staphylinus* (Campodeidae: Diplura) in a grassland soil. *Pedobiology* 34: 121- 134.
- Chacalo, A.; Watson, G.; Bye, R.; Ordaz, V.; Aldama, A.; Vázquez, H. 2000 (A). Root growth of *Quercus crassifolia*, *Quercus Crassipes*, and *Fraxinus uhdei* in two different soil types. *Journal of Arboriculture* 26(1): 30-37.
- Chacalo, H. A. 2000. Crecimiento de raíces de *Quercus crassifolia*, *Quercus crassipes* y *Fraxinus uhdei* en dos tipos de suelo urbano. Tesis Doctoral. UNAM. México.
- Coley, P. D.; Bryant, J. P.; Chapin, f. S. III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Coley, P. D. 1987. Patrones de defensa de las plantas: ¿Porqué los herbívoros prefieren ciertas especies?. En: Clark, D.; Dirzo, R.; Fetcher, N. (eds). 1987. *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos*. *Rev. de Biología Tropical* Vol. 35: 234.
- Comisión Nacional de la Biodiversidad. 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias para la Conservación de la Biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- Comisión Nacional de la Biodiversidad. 1998. *Regiones Hidrológicas Prioritarias*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.

- Department of Agriculture. 1999. Riparian forest buffer. United States Department of Agriculture, Forest Service N° 391.
- Dickson, E. R.; Isebrands, G. J. Leaves as regulators of Stress Response. Pp. 4-29. En: Mooney, A. Harold; Winner, E. William; Pell, J. Eva. 1984. Response of Plants to Multiple Stresses. Academic Press, Inc., California. 422.
- Dirzo, R.; Chapin III, F. Algunos problemas importantes en el estudio de las interacciones planta-herbívoro en los bosques tropicales. 1987. En: Clark, D.; Dirzo, R.; Fetcher, N. (eds). 1987. Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos. Rev. de Biología Tropical 35: 234.
- Dirzo, R.; Dominguez, C. 1995. Plant herbivory interactions in Mesoamerican tropical dry forests. En Bullock, S. H.; Mooney H. A.; y Medina, E. Eds Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press.
- Domínguez, C. A. 1990. Consecuencias ecológicas y evolutivas del patrón de floración sincrónico y masivo de *Erythroxylum havanense* J. Tesis Doctoral. Centro de ecología, UNAM, México.
- Eissenstat, D. M.; Caldwell, M. M. 1988. Seasonal timing of root growth in favorable microsites. Ecology. 69: 870- 873.
- Evans, C. G. 1972. The Cuantitative Analysis of Plant Growth. Studies in Ecology. Blackwell Scientific Publications. 1: 734.
- Felger, R. S.; Nabhan, G. P.; Bye, R. 1997. The Apachian / Madrean Region of Southwestern North America: Mexico and U.S.A. En: Davis, S. D.; Heywood, V. H.; Herrera-McBryde, O. J. Villa-Lobos, & A.C. Hamilton (eds.), Centers for plant Diversity: A guide and strategy for their conservation. The Americas Cambridge, Uk: The World Conservation Union. III: 172-180.
- Fisher, M. J.; Charles-Edwards, C. A.; Cambell, N. A. 1980. A physiological approach to the analysis of crop growth data. Growth of *Stylosanthes humilis*. Ann of Bot. 46: 425-434.
- Fitter, A. H. 1991. Characteristics and functions of root systems. In: Plant Roots: The Hidden Half. Eds Y. Waisel, A. Eshel y U. Kafkafi. New York. 3 -25.

- Fitter, A. H. 1998. Roots as dynamic systems: the developmental ecology of roots and root systems. En: Malcolm, C.; Scholes, D. 1998. Physiological plant ecology. 39th Symposium of the British Ecological Society Held at the University of Cork. Ed. Blackwell Science USA. 480.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 2^{da} edición. 246.
- Galeano-Popp, R.G. 1988. *Salix arizonica* Dorn on the Fort Apache Indian Reservation, Arizona. White Mountain Apache Game and Fish Department, Whiteriver, Arizona. 37. En: Strohmeyer, S.; Maschinski, J. 1996. Cattle and elk herbivory on Arizona Willow (*Salix arizonica*). In South western rare and endangered plants: proceedings of the second conference. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-283, Arizona. 187-191.
- Glenn, E.; Tanner, R.; Shelby, M.; Kehret, T.; Moore, D.; Garcia, J.; Valdes, C. 1998. Growth rates, salt tolerance and Water use characteristics of native and invasive riparian plants from the delta of the Colorado River, Mexico. Journal of Arid Environments 40: 281-294.
- Glinski, J.; Liec, J. 1990. Soil physical conditions and plant roots. CRC Press, Inc. Florida E.U.A. 1-247.
- Good, J. E.; Williams, T. G. 1986. Growth responses of selected clones of birch (*Betula pendula* R., *B. Pubescens* E.) and Willow (*Salix caprea* L., *S. cinerea* L.) to nitrogen in solution culture. Plant Soil. 92: 209- 222.
- Gregory, R. A.; Wargo, P. M. 1986. Timing of defoliation and its effect on bud developmenmt, starch reserves, and sap sugar concentration in sugar maple. Canadian Journal Forest Research. 16: 10-17.
- Gregory, R. A.; Williams, M. W.; Wong, B. L.; Hawley, G. J. 1986. Proposed scenario for dieback and decline of *Acer saccharum* in northeastern U.S.A. and southeastern Canada. 7: 357- 369.
- Grime, J. P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Ed. Limusa, México. 291.

- Grime, J. P.; Crack J. C. Rincón J. E. 1986. The ecological significance of plasticity. En: 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.
- Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academia Press, Londres. 892.
- Hartman, H. T. 1990. Propagación de plantas. Principios y prácticas. Editorial Continental. 4^{ta} impresión. México. 760.
- Heichel, G. H.; and Turner, N. C. 1984. Branch growth and leaf numbers of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation. *Oecologia*. 62: 1- 6.
- Huante, P.; Rincón, E.; Chapin III, F. S. 1998 (A). Effect of changing light availability on nutrient foraging in tropical deciduous tree-seedlings. *Oikos*. 82: 449 – 458.
- Huante, P.; Rincón, E. 1998 (B). Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-66.
- Huante, P.; Rincón, E.; Gavito, M. 1992. Root system analysis of seedlings of seven tree species from a tropical dry forest in Mexico. *Trees*. 6: 77-82.
- Huante, P.; Rincón, E. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional ecology*. 9: 849-858.
- Huber, S. C. 1983. Relation between photosynthetic starch formation and dry-weight partitioning between the shoot and root. *Canadian Journal Botanic*. 61: 2709- 2716.
- Huck, M. G.; Taylor, H. M. 1982. The rhizotrons as a tool for root research. *Advances Agronomy*. 35: 1-35.
- Hunt, R. 1982. Plant Growth Curves. The funcional Approach to Plant Growth Analysis. Edward Arnold. 248.
- Hunt, R. 1978. Plant growth analysis. Studios in biology No 96. Edward Arnold, London. 61.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 1999. Estudio Hidrológico del Estado de Chihuahua. INEGI y Gobierno del Estado de Chihuahua. 222.
- Isebrands, J. G. 1982. Toward a physiological basis of intensive culture of poplar. In “Proc. TAPPI R&D Conference”, Asheville, North Carolina. 81-90.

- Jhonson-Flanagan, A. M.; Owens, J. N. 1985. Development of white spruce (*Picea glauca*) seedling roots. Canadian Journal Botanic. 63: 456- 462.
- Klepper, B.; Kaspar, T. C. 1994. Rhizotrons: their development and use in agricultural research. Agronomy Journal v 86 Sept/Oct. 745-53.
- Kolesnikov, V. A. 1929. The root system of fruit tree seedlings. Kubansky Agricultural Institute, Krasnodar URSS.
- Kozlowski, T. T. 1991. Effects of environmental stresses on deciduous trees. En: Harold, A. M.; William, E. W.; Eva, J. P. 1991. Response of plant to multiple stresses. Ed. Academic Press, Inc. San Diego California. 422.
- Kramer, P. J.; Kozlowski, T. T. 1979. Physiology of woody plants. Academic press, New York.
- Krasilnikov, P. K. 1968. On the classification of the root systems of systems and rizosphere organism. Nauka. URSS Academy of Science), Moscow. 106- 114.
- Kremer, A.; Larson, P. R. 1982. The relation between first- season bud morphology and second-season shoot morphology of jack pine seedlings. Canadian Journal Forest Research. 12: 893- 904.
- Mariano, N. A.; Dirzo, R. 1996. Effects of herbivory on male and female components of reproduction in *Cucurbita argyrosperma* ssp. Sororia. En: Supplement to Bulletin of the Ecological Society of America. Annual Combined Meeting Providence, Rhode island. 77: 3.
- Maschinski, J. 2001. Impacts of ungulate herbivores on a rare willow at the southern edge of its range. Biological Conservation. 101: 119- 130.
- Mc Donald, A. J.; Lohammar, T.; Ericsson, A. 1986. Growth response to step-decrease in nutrient availability in small birch (*Betula pendula* R.) Plant Cell Environmental. 9: 427- 432.
- McMichael, B. L.; Upchurch, D. R.; Taylor, H. M. 1992. Transparent wall techniques for studying root growth and function in soil. Journal of plant nutrition. 15 (6/7): 753- 762.
- McNaughton, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos. 40: 329- 336.

- Medina, A. L. 1991. Study Plan: Study No. RM-4251-3-11-A. Autoecology of Arizona Willow (*Salix arizonica*) in the Mount Baldy region of east central Arizona. USDA Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Tempe Arizona. 48 pp. En: Strohmeyer, S.; Maschinski, J. 1996. Cattle and elk herbivory on Arizona Willow (*Salix arizonica*). In South western rare and endangered plants: proceedings of the second conference. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-283, Arizona. 187-191.
- Morrison, D.; Reeke, E. 1995. Pattern of defoliation and its affect photosynthesis capacity in *Oenothera blennies*. *Journal of Ecology*. 83: 759 – 767.
- Neufeld, H. S.; Durall, D. M.; Rich, P. M. 1989. A root box for quantitative observations on intact entire root systems. *Plant and Soil*. 117(2): 295-8.
- Nuñez, F. J.; Dirzo, R. 1985. Herbovoría y sucesión en una selva alta perennifolia. 316-332. En: Gómez-Pompa, A.; Del Amo, S. R., eds Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. III INIREB, Xalapa, Veracruz, México.
- Andren, O.; Elmquist, H.; Hansson, A. 1996. Recording, processing and analysis of grass root images from a rhizotron. *Plant and Soil*. 185 (2): 259-64.
- Pan, W. L.; Bolton, R. P.; Lundquist, E. J. 1998. Portable rhizotron and color scanner system for monitoring root development. *Plant and Soil*. 1: 107-12.
- Pianka, E. R. 1987. *Evolutionary ecology*. Harper y Row. USA. 397.
- Pijnenborg, J. M.; Lie, T. A.; Zehnder, A. J. 1990. Nodulation of vegetation (*Medicago sativa* L.) in an acid soil: pH dynamics in the rhizosphere of seedlings growing in rhizotrons. *Plant and Soil*. 126(2): 161-8.
- Poorter, H.; Van der Werf, A. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at Low irradiance and by NAR at high irradiance?. A review of herbaceous species. En: *Inherent Variation in Plant Growth*. Leiden: Backhuys Publishers. 309-336.
- Poorter, H.; Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*. 83: 553 – 559.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México. 432.
- Rose, D. A. 1983. The description of the growth of root systems. *Plant Soil*. 75: 405-415.

- Rosenthal, P. J.; Kotanen, P. M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Tree* 9 (4): 145-148.
- Rosenthal, P. J.; Welter, C. S. 1995. Tolerance to herbivory by a stem-boring caterpillar in architecturally distinct maizes and wild relatives. *Oecologia*. 102: 146-155.
- Rusell, R. S. 1997. *Plant Root Systems: Their Function and Interaction with the soil*. McGraw-Hill London.
- Sánchez, S. O. 1969. *Flora del Valle de México*. Editorial Herrera. 1^{era} Edición. México. 519.
- Schier, G. A.; Zasada, J. C. 1973, Role of carbohydrate reserves in the development of root suckers in *Populus tremuloides*. *Canadian Journal Forest research*. 3: 243- 250.
- Simms, E.L. 1992. Costs of plants resistance to herbivory. 392 -425. En: Fritz, R. S.; Simms, E. L. Eds *Plant resistance to herbivores and pathogens: Ecology, evolution and genetics*. University of Chicago Press, Chicago, I.L.
- Sytnik, K. M.; Kniga, N. M.; Musatienko, L. I. 1977. Root physiology. En: Glinski, J.; Liec, J. 1990. *Soil physical conditions and plant roots*. CRC Press, Inc., Florida E.U.A. 1-247.
- Standley, P. C. 1920-1926. *Trees and shrubs of Mexico*. Washington EUA.
- Stiell, W. M.; Berry, A. B. 1986. Productivity of short-rotation aspen stands. *Forest Chron*. 62: 10-15.
- Singer, F.J.; Marck, L.C.; Cates, R.C. 1994. Ungulate herbivory of willows on Yellowstone's northern winter range. *Journal of range Management* 47: 435-443 En: Strohmeier, S.; Maschinski, J. 1996. Cattle and elk herbivory on Arizona Willow (*Salix arizonica*). In *South western rare and endangered plants: proceedings of the second conference*. USDA Forest Service General Technical Report RM-GTR-283, Arizona. 187-191
- Stromberg, J. 1998. Dynamics of fremont cottonwood (*Populus fremontii*) and saltcedar (*Tamarix chinensis*) populations along the San Pedro River, Arizona. *Journal of Arid Environments*. 40: 133-155.
- Taylor, H. M; Upchurch, D. R; McMichael, B. L. 1990. Applications and limitations of rhizotrons and minirhizotrons for root studies. *Plant and Soil*. 129 (1): 29-35.

- Wargo, P. M. 1979. Starch storage and radical growth in woody roots of sugar maple. *Canadian Journal Forest Research*. 9: 49- 56.
- Weaver, J. E. 1919. *The ecological relations of roots*. Carnigie Institute, Washington, D.C.
- Zagorín, H. B. 1983. Sobre la reducción de la adecuación de plántulas tropicales por herbivoría: una evaluación experimental. Tesis Institutote Investigación Biomédicas. UNAM. México.

Anexo 1.

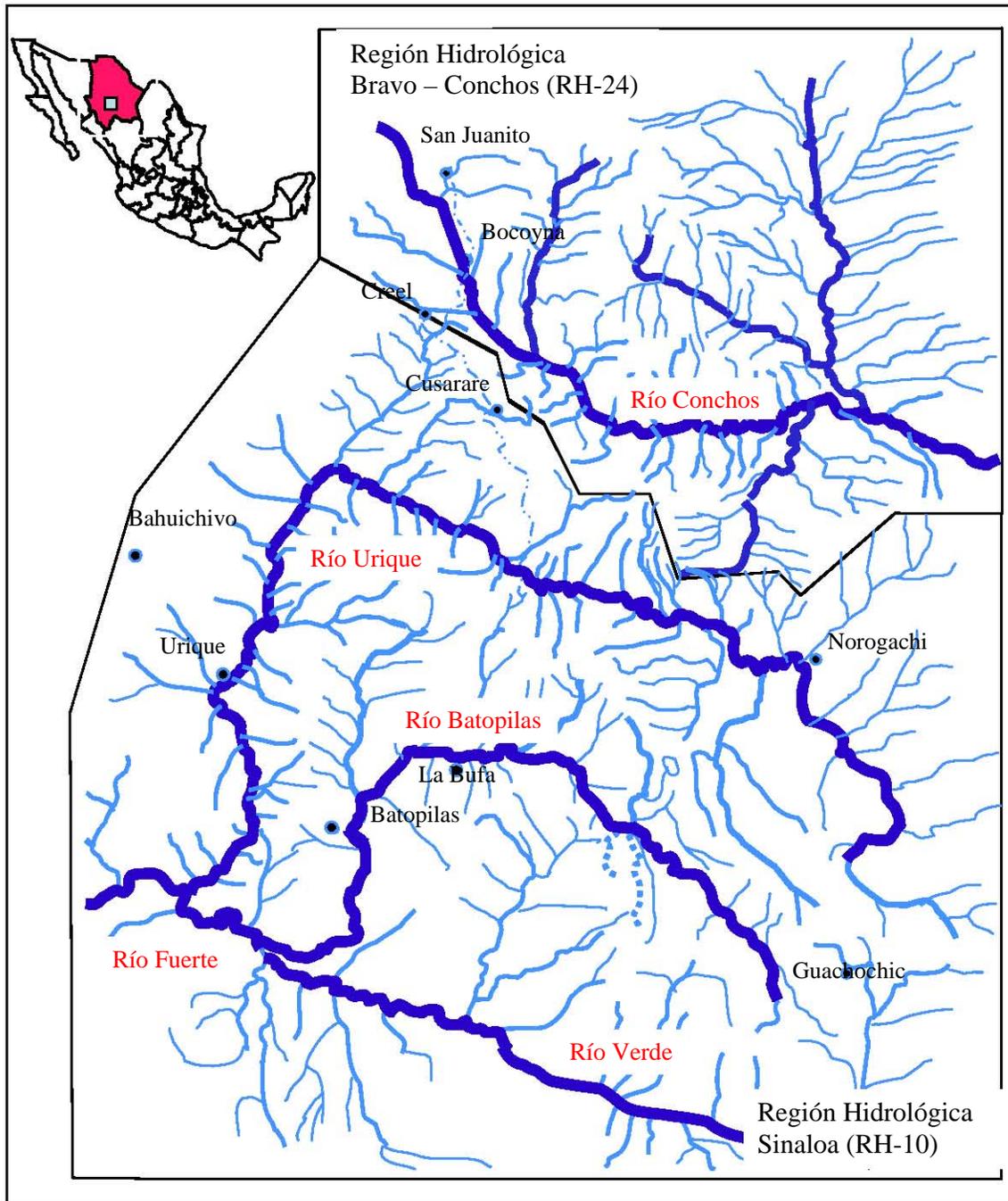


Figura 2. Estudio hidrológico de la Región Terrestre Prioritaria para la Conservación de la Biodiversidad RTP- 30 “Alta Tarahumara – Barrancas Chihuahua”.

Anexo 2.

Tabla 1. Resultados de las pruebas fisicoquímicas del suelo colectado en la comunidad de Guirigómachi, Choguita.

Textura del suelo (Método del Hidrómetro de Bouyoucos)						
Sitio	Capa (cm)	pH	% arcillas	% arenas	% limos	
Guirigómachi Bocoyna	0 – 9	7.83	36	32	32	Migajón arcilloso
	9.1 – 21.5	7.88	38	36	26	Migajón arcilloso
	21.6 – 37	8.07	38	34	28	Migajón arcilloso
	37.1 – 60	7.08	38	34	28	Migajón arcilloso
	60.1 – 72	7.68	36	46	18	Migajón arcillo limoso
	sedimento	7.83	32	50	18	Migajón arcillo limoso
San Ignacio Arareco	0 – 10	6.56	30	52	18	Migajón arcilloso arenoso
	10.1 – 56	6.44	28	68	4	Migajón arcilloso arenoso
	sedimento	5.93	28	64	8	Migajón arcilloso arenoso
Materia orgánica						
Sitio	Capa (cm)			%		
Guirigómachi Bocoyna	0 – 9			1.33	Moderadamente pobre	
	9.1 – 21.5			0.66	Pobre	
	21.6 – 37			0.95	Pobre	
	37.1 – 60			0.47	Extremadamente pobre	
	60.1 – 72			0.57	Extremadamente pobre	
	sedimento			3.16	Moderadamente rico	
San Ignacio Arareco	0 – 10			3.35	Moderadamente rico	
	10.1 – 56			0.002	Moderadamente rico	
	sedimento			2.39	Extremadamente pobre	

Continúa...

Nitrógeno			
Sitio	Capa (cm)	%	
Guirigómachi Bocoyna	0 – 9	0.0739	
	9.1 – 21.5	0.0383	
	21.6 – 37	0.0327	
	37.1 – 60	-	
	60.1 – 72	-	
	sedimento	0.0654	
San Ignacio Arareco	0 – 10	0.0838	
	10.1 – 56	-	
	sedimento	0.0625	
Densidad Aparente			
Sitios	Capa (cm)		
Guirigómachi Bocoyna	0 – 9	1.19	Medio
	9.1 – 21.5	1.13	Medio
	21.6 – 37	1.21	Medio
	37.1 – 60	1.18	Medio
	60.1 – 72	1.19	Medio
	sedimento	1.58	Alto
San Ignacio Arareco	0 – 10	1.02	Medio
	10.1 – 56	1.26	Medio
	sedimento	1.02	Medio
Densidad Real			
Sitio	Capa (cm)		
Guirigómachi Bocoyna	0 – 9	2.50	Media
	9.1 – 21.5	2.17	Buena
	21.6 – 37	1.92	Buena
	37.1 – 60	2.08	Buena
	60.1 – 72	1.92	Buena
	sedimento	1.78	Buena
San Ignacio Arareco	0 – 10	2	Buena
	10.1 – 56	2.08	Buena
	sedimento	2.27	Buena

Anexo 3.

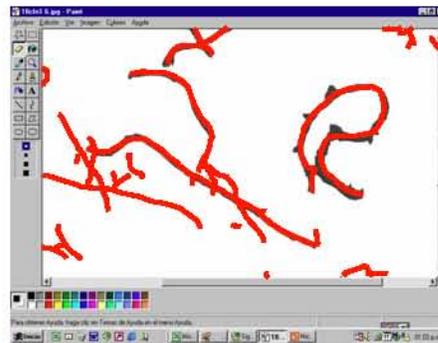
Las fotocopias de las micras se analizaron mediante un programa de computación Sigma Scan Pro donde se obtuvo la longitud real radical así como el área radical real. En la figura 5 se muestra el método.

Las imágenes se escanearon y se analizaron con el programa de computadora
En algunos casos las imágenes se limpiaron digitalmente.



Aplicando varios comandos se ajustaba la imagen y se configuraban las dimensiones y medidas

Se obtuvieron las longitudes radicales
Las cuales aparecían señaladas con color,
los resultados aparecían en una tabla de Excel



Se obtuvieron el área radical, el programa obtenía el área que no estaba coloreada y no consideraba el área de las raíces



Figura 5. Método para la limpieza de las imágenes.

Anexo 4.

Tabla 2. Parámetros del análisis clásico de crecimiento (Evans, 1972; Hunt, 1982).

Parámetros para el análisis del crecimiento.	
TRC = tasa relativa de crecimiento (RGR), cuantifica la velocidad de biomasa a través del tiempo, en función de la biomasa inicial.	$TRC = \left[\frac{\ln PS_{t2} - \ln PS_{t1}}{t2 - t1} \right]$
TAN = tasa de asimilación neta (NAR), medida indirecta de la actividad fotosintética de la planta, pues cuantifica la contribución de las hojas a la acumulación de la biomasa total.	$TAN = \left[\frac{PS_{t2} - PS_{t1}}{t2 - t1} \right] * \left[\frac{\ln AF_{t2} - \ln AF_{t1}}{AF_2 - AF_1} \right]$
AFE = área foliar específica (SLA), medida indirecta del grosor y parte aérea de las hojas.	$AFE = \frac{AF}{PS_{AF}}$
PAF = proporción de área foliar (LAR), indica la relación área foliar y peso seco total de la planta.	$PAF = \frac{AF}{PS}$
IPF = índice del peso seco foliar (LWR), proporción del peso seco de las hojas con respecto al peso seco total de la planta.	$IPF = \frac{PS_{AF}}{PS}$
IPT = índice del peso del tallo (SWR), proporción del peso seco del tallo con respecto al peso total de la planta.	$IPT = \frac{PS_t}{PS}$
IPR = índice del peso seco de la raíz (RWR), proporción del peso seco de la raíz con respecto al peso seco total de la planta.	$IPR = \frac{PS_r}{PS}$
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.	$R / PA = \frac{PS_r}{PS_{AF} + PS_t}$

Continúa...

<i>Parámetros del análisis radical</i>	
TRC de la raíz basándose en el peso seco.	$TRC_r = \frac{\ln PS_{r_{t_2}} - \ln PS_{r_{t_1}}}{t_2 - t_1}$
TRC de la longitud de la raíz basándose en la longitud obtenida.	$TRC_{longr} = \frac{\ln LR_{t_2} - \ln LR_{t_1}}{t_2 - t_1}$
K Coeficiente alométrico de la raíz – parte aérea.	$K = \frac{TRC_{raíz}}{TCR_{parte\ aérea}}$
Índice AF / AR que da una idea de cuanta área foliar se produce en comparación al área de la raíz.	
Índice LR / AF que indica la longitud de la raíz producida con respecto al área foliar.	
LER longitud específica de la raíz (SRL).	$LER = \frac{LR}{PS_{raíz}}$
Diámetro de la raíz se calcula considerando a la raíz como un cilindro, por lo que fue necesario hacer el cálculo del radio de ésta con la siguiente ecuación.	$r_{raíz} = \frac{A_{raíz}}{2\pi * LR}$
Volumen de la raíz calculado usando el diámetro de la raíz, asumiendo una forma cilíndrica e ignorando los pelos radicales.	$VOL_{raíz} = \pi * r^2 * LR$
Índice LR / Vol _R , indica lo fina que es la raíz.	
DTR = Densidad del tejido radicular expresado como peso seco de la raíz por volumen de raíz (RTD).	$DTR = \frac{PS_{raíz}}{VOL_{raíz}}$
Densidad de la raíz se refiere a la densidad de las raíces que se obtuvieron en la maceta.	$Densidad_{raíz} = \frac{LR}{VOL_{suelo}}$