ANÁLISIS DE CRECIMIENTO DE TRES ESPECIES DE *CAESALPINIA* (LEGUMINOSAE) DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA DE CHAMELA, JALISCO

EMMANUEL RINCÓN, PILAR HUANTE Y MARIANA ÁLVAREZ-AÑORVE

Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México

Apartado Postal 70-275 C.P. 04510, México, D.F. México.

Tel y fax: 56-22-90-40 y 56-22-90-19 e-mail: rincon@servidor.unam.mx

Resumen. El objetivo de este estudio es conocer las características de crecimiento y asignación de biomasa de tres especies de *Caesalpinia* (Leguminosae), en la altamente diversa y estacional selva baja caducifolia de Chamela, donde la temporada de crecimiento de las especies vegetales está limitada por la época de lluvias. Las especies, aunque relacionadas filogenéticamente, presentaron diferencias en su velocidad de crecimiento y asignación de biomasa, lo cual sugiere una explotación diferencial de los recursos, misma que favorecería la coexistencia. Se registraron diferencias en la tasa relativa de crecimiento (RGR), el cociente raíz/parte aérea (R/S), la tasa de asimilación neta (E), los patrones de asignación de biomasa y el área total producida de las especies estudiadas. *Caesalpinia eriostachys* y *C. platyloba* presentaron características similares entre sí pero contrastantes con las de *C. sclerocarpa*. Los parámetros relacionados con E explicaron la RGR de las tres especies estudiadas mejor que aquellos relacionados con el área foliar específica (SLA).

Palabras clave: análisis de crecimiento, *Caesalpinia eriostachys*, *Caesalpinia platyloba*, *Caesalpinia sclerocarpa*, selva baja caducifolia.

Abstract. The objective of this study is to assess the biomass allocation patterns and growth characteristics of three species of *Caesalpinia* (Leguminosae) from the highly diverse and seasonal Chamela tropical deciduous forest, where the plant growth period is restricted to the rainy season. The studied species, although they are phylogenetically related, presented different biomass allocation patterns and RGR during growth, in order to carry out a differential exploitation of resources and to promote their coexistence. There were differences in relative growth rate (RGR), root to shoot ratio (R/S), net assimilation rate (E), biomass allocation patterns and total biomass and leaf area attained among the studied species. *Caesalpinia eriostachys* and *C. platyloba* showed similar growth patterns between them but contrasting with those of *C. sclerocarpa*. This suggests a temporal uncoupling of their maximum resource demand. RGR was determined to a greater extent by parameters related with E than by parameters related with the specific leaf area (SLA).

Key words: growth analysis, *Caesalpinia eriostachys*, *Caesalpinia platyloba*, *Caesalpinia sclerocarpa*, tropical deciduous forest.

La selva baja caducifolia de la costa del Pacífico mexicano se caracteriza por su diversidad de especies vegetales, que incluye un gran número de especies endémicas (Lott, 1985 y 1993), y su clima marcadamente estacional (Bullock, 1986). La riqueza de especies en este ecosistema es más alta que en otras selvas caducifolias neotropicales con el doble de precipitación anual (Lott *et al.*, 1987). La temperatura media anual es de 25°C (García-Oliva *et al.*, 1991) y la precipitación, con una media anual de 748 mm, se presenta durante los meses de julio a octubre. La época de lluvias determina las condiciones favorables de crecimiento para la mayoría de las especies. Bajo

este régimen climático, es de esperarse que la germinación, el establecimiento y el crecimiento de las especies estén limitadas a la época de lluvias, la cual parece iniciar predeciblemente (Bullock, 1986; Bullock y Solís-Magallanes, 1990). En este sentido, un crecimiento rápido promueve el establecimiento y minimiza el tiempo en el que la plántula permanece en un tamaño vulnerable, incrementando así su probabilidad de sobrevivir al siguiente periodo de sequía, ya que un rápido crecimiento favorece una mayor exploración y explotación de los recursos del suelo.

En este artículo se reportan los resultados de una investigación diseñada para analizar el crecimiento

de plántulas de tres especies de *Caesalpinia*, género perteneciente a la familia de las leguminosas, la cual representa el 13.8% de las especies vegetales en la selva de Chamela (Lott, 1993). Diferentes aspectos de respuesta a disponibilidades diferenciales de recursos de las especies utilizadas en este experimento han sido estudiados por Huante *et al.* (1992), Rincón y Huante (1993), Huante *et al.* (1993), Rincón y Huante (1994), Huante *et al.* (1995), Huante y Rincón (1998) y Huante *et al.* (1998a y 1998b).

El objetivo es estimar las características de crecimiento y asignación de biomasa de tres especies relacionadas filogenéticamente que cohabitan en la selva baja caducifolia. Para este fin comparamos los patrones de asignación de biomasa y la tasa relativa de crecimiento de las especies mediante un análisis de crecimiento funcional (Hunt, 1982).

Por formar parte del mismo género y enfrentar los mismos problemas ambientales de un ecosistema estacional, se espera que las especies estudiadas presenten patrones de crecimiento similares en parámetros como la tasa relativa de crecimiento (RGR por sus siglas en inglés), la tasa de asimilación neta (E), el cociente alométrico (K), la proporción de área foliar (F), y el área foliar específica (SLA por sus siglas en inglés), entre otros. Esto supone una misma respuesta como solución a un problema común.

Material y Método

Las especies utilizadas en el experimento fueron *Caesalpinia eriostachys* Benth., *Caesalpinia platyloba* S. Wats y *Caesalpinia sclerocarpa* Standl. Previo al inicio del experimento, se colectaron semillas de al menos 10 individuos de cada especie en la selva baja caducifolia, en la Estación de Biología Chamela IBUNAM, Jalisco (19° 30'N, 105° 03'W). De las semillas colectadas se escogieron 50 al azar para obtener su peso seco con testa y 30 para obtener el peso sin testa.

Las semillas germinaron en agar al 1%, realizándose una cosecha inicial de 5 individuos tres días después

de la germinación, edad a la que se transplantaron a bolsas de polietileno negro con 5 Kg de suelo. El suelo utilizado se colectó de los 10 cm superiores del perfil en la selva baja caducifolia y se mezcló con arena sílica pura (10:1 v/v) con el fin de facilitar la aireación y el drenaje. Las plántulas crecieron en cámaras de crecimiento Conviron E-15 (Winnipeg, Canadá) bajo las siguientes condiciones: fotoperiodo de 12 h, temperatura de 30°C durante el periodo de luz y de 25°C durante el periodo de oscuridad (30/25°C D/N), humedad al 60% y Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR, por sus siglas en inglés) de 340 mmol m⁻² s⁻¹ emitida por lámparas blancas fluorescentes y bulbos de tungsteno con una proporción rojo/rojo lejano (660 / 730 nm) de 1.4. Las plántulas se regaron diariamente con solución Long-Ashton al 5% (Hewitt, 1966). Esta solución se eligió a fin de hacer comparable el experimento con otros estudios de crecimiento realizados con anterioridad por los autores (Rincón y Huante, 1988; Huante *et al.*, 1995b).

El experimento incluyó siete cosechas con intervalos de cinco días, de tal manera que la última cosecha se realizó a los 38 días de edad. En cada cosecha se seleccionaron aleatoriamente cinco individuos de cada especie, las cuales se dividieron en hojas, raíz y tallo. Una vez separados los componentes de cada plántula, se secaron en un horno a 80°C durante 48 horas y se obtuvo su peso seco. Se midió el área foliar total de cada individuo con el medidor de área foliar Delta-T Image Analysis System (DIAS II Cambridge CB5 OEJ, England).

Los datos obtenidos se analizaron siguiendo el procedimiento de ajuste de curvas descrito por Hunt y Pearsons (1974;1977) y Hunt (1982). El programa de cómputo que usa este método está basado en el principio de regresión denominado *step-wise*. Con el fin de encontrar el mejor modelo de regresión para los logaritmos naturales de los datos obtenidos se emplearon funciones polinomiales del primer al tercer orden. El programa muestra la ecuación mediante la cual se calculan los valores ajustados con interva-

Tabla 1. Lista de las especies estudiadas, nomenclatura de acuerdo con Lott (1985,1993). Se incluye también biomasa de las semillas (n=50) con testa, tomado de Huante *et al.* (1995) y sin testa (n=30, I. Acosta, com. pers.), altura que alcanzan en la madurez tomado de Lott (1993), así como la densidad de madera de cada especie, tomada de Barajas & León (1989).

Especies	Biomasa semilla con testa (mg)	Biomasa semilla sin testa (mg)	Altura (m)	Densidad de madera (g/cm ³)
<i>C. eriostachys</i>	230.6	165.7	5-10	0.74
<i>C. platyloba</i>	305.9	110.4	6	0.92
<i>C. sclerocarpa</i>	70.9	21.1	4-7	1.39

los de confianza del 95%. De esta manera se obtuvieron los siguientes parámetros: 1] La tasa relativa de crecimiento (RGR), que denota el incremento en biomasa seca por unidad de biomasa total, por unidad de tiempo y se calcula como $RGR = (1/W)(dW/dt)$, donde W es la biomasa seca total en g o mg y t es el tiempo en días; 2] F o proporción de área foliar, que es el producto de la división entre el área foliar y la biomasa seca total de la planta ($F = LA/W$, donde LA es el área foliar total por planta); 3] E o tasa de asimilación de biomasa seca por unidad de área foliar ($E = (1/LA)(dW/dt)$); 4] el cociente alométrico K (relación entre las tasas de crecimiento de la raíz y la de la parte aérea) (Hunt y Lloyd, 1987) y 5] el cociente raíz: parte aérea o R/S por sus siglas en inglés, que expresa la relación entre la biomasa seca asignada a la raíz y la biomasa seca asignada a la parte aérea (tallos + hojas). Además, se calculó el área foliar específica o SLA que expresa la relación área:peso seco de la hoja ($SLA = LA/LW$, donde LW es el peso seco foliar total por planta) y las proporciones de peso de las hojas (LWR por sus siglas en inglés), del tallo (SWR por sus siglas en inglés), y de la raíz (RWR por sus siglas en inglés), con respecto al total de la biomasa seca de la planta (Hunt, 1990).

La importancia de cada parámetro en la determinación de la tasa relativa de crecimiento fue evaluada mediante regresiones entre los valores de RGR y sus diferentes componentes. Para ello se usó el programa estadístico JMP.

Resultados

La lista de las especies estudiadas junto con sus valores de biomasa de semilla, con testa y sin testa, su altura promedio en la edad adulta, así como la densidad de su madera, se muestran en la tabla 1. *Caesalpinia sclerocarpa*, la especie que presentó la tasa relativa de crecimiento más lenta, posee la semilla con menor biomasa y la madera con densidad más alta, en tanto que *C. eriostachys* y *C. platyloba* presentaron semillas con mayor biomasa (3x y 4x respectivamente para las semillas con testa y 8x y 5x para las semillas sin testa).

La figura 1 describe el cambio en biomasa a través del tiempo con los valores observados. Los valores de biomasa alcanzados para cada especie en los 38 días de crecimiento, de acuerdo al análisis funcional, fueron los siguientes: de 137.57 mg a 2322.96 mg (17x) para *C. eriostachys*, de 146.77 mg a 1758.64 mg (12x) para *C. platyloba* y de 32.51 mg a 198.05 mg (6x), notablemente menor, para *C. sclerocarpa*. El rango de biomasa producido por las tres especies (71x) fue desde 32.51 mg (*C. sclerocarpa*) hasta 2322.96 mg (*C. eriostachys*) en todo el periodo de estudio. *Caesalpinia eriostachys* y *C. platyloba* muestran patrones similares en comportamiento y magnitud, en tanto que *C. sclerocarpa* difiere principalmente en magnitud.

El cambio en área foliar a lo largo del estudio se muestra en la figura 2 (valores observados). Su comportamiento es muy similar al cambio en biomasa para las tres especies. Así, *C. sclerocarpa* es la especie con

Figura 1. Biomasa seca (mg) observada a lo largo del experimento para las tres especies. Se muestran los valores promedio para cada edad con su respectivo error estándar. ♦ *eriostachys* ▲ *platyloba* ■ *C. sclerocarpa*.

Figura 2. Área foliar alcanzada (cm²) por las tres especies. Se muestran los promedios de los valores observados con su respectivo error estándar. ♦ *eriostachys* ▲ *platyloba* ■ *C. sclerocarpa*.

Figura 3. Tasa relativa de crecimiento (RGR) en $\text{mg mg}^{-1} \text{ día}^{-1}$ para las tres especies *C. eriostachys* — *C. platyloba* - - - - *C. sclerocarpa*.

Figura 4. Tasa de asimilación neta (E) en $\text{mg cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para las tres especies *C. eriostachys* — *C. platyloba* - - - - *C. sclerocarpa*.

menor cantidad de área foliar y menor variación de ésta en el tiempo, mientras que las dos restantes presentan valores mayores y similares entre sí, lo cual sugiere que el incremento en peso y el incremento en área foliar están altamente relacionados. Cabe señalar que pasados 20 días de crecimiento se acentuaron las diferencias en el área foliar alcanzada por *C. eriostachys* y *C. platyloba*, lo cual no sucede con la biomasa total (figura 1), en cuyo caso, ambas especies mostraron valores similares durante todo el periodo de estudio.

A los 38 días de edad, la tasa relativa de crecimiento calculada para el total del periodo evaluado, fue de

0.080 ± 0.002 para *C. eriostachys*, de 0.083 ± 0.004 para *C. platyloba* y de 0.068 ± 0.005 para *C. sclerocarpa*. Los valores ajustados de este parámetro, obtenidos mediante el análisis funcional, se muestran en la figura 3. La RGR para *C. eriostachys* y *C. platyloba* se mantuvo constante a lo largo de todo el periodo de estudio; en contraste, *C. sclerocarpa* alcanzó su máxima RGR a los 18 días de edad.

La tasa de asimilación neta, E (figura 4), presenta un incremento importante en su valor para *C. eriostachys* a través del tiempo. Esta especie es la que alcanza el valor más alto de E durante el experimento (a los 33 días). Todas las especies experimentan una

Figura 5. Proporción de área foliar (F) en $\text{cm}^2 \text{ mg}^{-1}$, *C. eriostachys* — *C. platyloba* - - - - *C. sclerocarpa*.

Figura 6. Área foliar específica (SLA) en $\text{cm}^2 \text{ mg}^{-1}$, *C. eriostachys* — *C. platyloba* - - - - *C. sclerocarpa*.

disminución muy notoria de este parámetro una vez que han alcanzado su máximo, la primera en experimentar tal disminución es *C. sclerocarpa* (28 días) seguida por *C. platyloba* y *C. eriostachys* (33 días).

La proporción de área foliar, F (figura 5), fue significativamente mayor para *C. eriostachys*. Las tres especies alcanzaron su máximo a los 18 días de edad para después decrecer hasta los 33 días, cuando alcanzan el mínimo. El área foliar específica (figura 6) sin embargo, no mostró grandes diferencias entre las especies ni mostró variaciones importantes a través del tiempo.

En cuanto a patrones de asignación de biomasa, las proporciones de biomasa asignada a raíces, tallo y hojas con respecto a la biomasa total alcanzada (RWR, SWR y LWR respectivamente) se presentan en la figura 7. *Caesalpinia eriostachys* y *C. platyloba* presentan un comportamiento muy similar a excepción de la edad de 8 días, donde la primera presenta un LWR notoriamente mayor. En general, en el intervalo de tiempo estudiado, ambas especies aumentan su asignación a hojas (LWR) la cual, en proporción, resulta mayor que la de la raíz y el tallo. En el inicio *Caesalpinia platyloba* asigna menos biomasa a raíz (40%) comparada con las otras dos especies (60%); asimismo su asignación inicial al tallo es 20% mayor comparada con *C. eriostachys* y *C. sclerocarpa*. *Caesalpinia sclerocarpa* aparece como la especie que efectúa menos cambios en su asignación a través del tiempo, puesto que en la mayoría de las cosechas después de los 8 días de edad presentó valores similares de los tres parámetros, sin embargo presenta una mayor asignación a tallo (SWR) que las otras dos especies. A los tres días de edad ninguna de las especies presentaba aún hojas verdaderas, únicamente cotiledones cuyo peso promedio para dicha edad fue de 138.92 ± 7.13 mg para *C. eriostachys*, de 96.18 ± 9.04 mg para *C. platyloba* y de 14.88 ± 4.02 mg para *C. sclerocarpa*.

La relación entre la biomasa seca asignada a raíces y a la parte aérea se muestra como la relación R/S (*root/shoot*). Su comportamiento a través del tiempo para las tres especies se muestra en la figura 8. Se observa un incremento en su valor hasta los 18 días de crecimiento de las plántulas en *C. eriostachys* y *C. platyloba*, en tanto que *C. sclerocarpa* alcanza el máximo valor hasta los 28 días. Posteriormente, el valor de R/S decrece hasta el final del experimento. La mayor variación en este parámetro a lo largo del tiempo la presentó *C. eriostachys*, seguida de *C. platyloba* y, por último, de *C. sclerocarpa*, lo que concuerda con la plasticidad morfológica de las especies (estimada, en otros estudios, con base en su tasa de crecimiento) y de sus sistemas radiculares (Huante *et al.*, 1992, Huante *et al.*, 1995a y 1995b, Flores 2000)

El comportamiento del parámetro K se muestra en la figura 9. Durante los primeros 18 días de crecimiento se observa un decremento notorio de esta relación en *C. platyloba* y *C. eriostachys*, esto en contraste con *C. sclerocarpa* que mostró valores bajos y constantes a lo largo de todo el estudio.

Figura 7. Asignación de biomasa a cada componente estimada mediante las proporciones de peso de la raíz (RWR), del tallo (SWR) y de las hojas (LWR) con respecto al total de la biomasa seca de la plántula.

Figura 8. Relación raíz/parte aérea (root/shoot, R/S) *C. eriostachys* — *C. platyloba* - - - *C. sclerocarpa*.

Figura 9. Cociente alométrico (K) equivalente al cociente entre la RGR raíces y la RGR parte aérea. *C. eriostachys* — *C. platyloba* - - - *C. sclerocarpa*.

La tabla 2 muestra los coeficientes de regresión entre los distintos parámetros para todas las cosechas. Los coeficientes más altos se observaron cuando se relacionó el peso con el área foliar, confirmando la existencia de un papel relevante para el área foliar en la determinación del peso seco total de la planta. Entre la RGR y sus componentes, las relaciones más altas se obtuvieron con el área foliar, con la tasa de asimilación neta (E), y con la proporción de área foliar (F), aunque dichas relaciones se presentaron con más frecuencia con E que con F. La relación entre RGR y SLA, en contraste, resultó significativa sólo a los 13 y a los 38 días de crecimiento. En el caso de asignación de biomasa a las raíces, se observaron relaciones significativas entre RGR y R/S mismas que, en la mayoría de los casos, fueron negativas.

Discusión

En la selva baja caducifolia el género *Caesalpinia* incluye ocho especies ampliamente distribuidas (Lott, 1993), por lo cual el estudio de las características de crecimiento y estrategias ecológicas de las tres especies estudiadas resulta relevante para explicar el éxito de este género en particular.

Los patrones de crecimiento de las especies estudiadas se muestran relativamente similares. Sin embargo, a pesar de las similitudes inherentes a la filogenia de las especies, se observan diferencias importantes en parámetros como la biomasa total alcanzada, RGR, R/S, E y F entre las tres especies, principalmente de *C. sclerocarpa* con respecto a *C. eriostachys* y a *C. platyloba*. Tales diferencias sugieren la existencia de dos

Tabla 2. Coeficientes de regresión para los parámetros obtenidos mediante el análisis funcional en las diferentes edades evaluadas. LnW, logaritmo natural de la biomasa total seca; Ln Área, Logaritmo natural del área; RGR, tasa relativa de crecimiento; E, tasa de asimilación neta; F, proporción de área foliar; SLA, área foliar específica; R/S, cociente raíz/parte aérea. * $p < 0.05$ ** $p < 0.001$

	Edad (días)						
	8	13	18	23	28	33	38
LnW vs Ln Area	0.915*	0.960*	0.983*	0.997**	0.999**	0.996**	0.930*
RGR vs LnArea	0.766*	-0.554*	-0.991*	-0.999**	-0.800	0.900	0.863*
RGR vs E	-	0.958*	0.667*	0.808*	-0.667*	0.801*	0.991*
RGR vs F	0.109	-0.992*	-0.658*	-0.703*	0.111	-0.999*	-0.069
RGR vs SLA	0.070	0.483*	0.051	0.127	0.024	0.208	-0.722**
RGR vs R/S	-0.300	-0.998*	-0.667*	-0.888*	0.512*	-0.680*	-0.409*

tipos de respuestas morfo-funcionales al ambiente o "diseños". Por "diseño" entendemos "el conjunto de características anatómicas, morfológicas y fisiológicas, asociadas con características ecológicas relevantes para el crecimiento y reproducción de las especies en el medio en que habitan". Así, un diseño estaría conformado por *C. eriostachys* y *C. platyloba* y otro por *C. sclerocarpa*. Es factible suponer que especies relacionadas presenten diferencias en su diseño, ya que éstas favorecerán su coexistencia mediante la explotación diferencial —en términos de tiempo y espacio— de los recursos del sistema y de este modo se promovería la diversidad del mismo. En este sentido, el desfaseamiento de la edad a la cual las especies estudiadas alcanzan su máxima tasa relativa de crecimiento, puede ser un factor importante que favorezca la coexistencia.

Caesalpinia eriostachys es la especie más abundante y se encuentra ampliamente distribuida en la selva baja caducifolia de Chamela; se ha estimado que contribuye con el 34.4% de la fitomasa aérea para la zona de estudio (Lott *et al.*, 1987, Martínez-Yrízar *et al.*, 1992). Esta especie fue la que alcanzó la máxima biomasa en el periodo descrito de 38 días, lo cual puede representar una ventaja competitiva en la etapa de establecimiento en términos de explotación de los recursos. El amplio rango de distribución de *C. eriostachys* puede deberse también a su tolerancia al estrés por nutrimentos (Rincón y Huante, 1994) y a su habilidad para aclimatare a incrementos y disminuciones de luz (Huanté y Rincón, 1998). Por otra parte, sus semillas no requieren de escarificación para germinar en condiciones de laboratorio, a diferencia de las de *C. platyloba* y *C. sclerocarpa* que sí requieren escarificación de su testa para germinar, lo cual sugiere que *C. eriostachys* podría germinar con mayor facilidad en el campo al inicio de la época de lluvias. Esto también contribuiría, en este sistema estacional, a explotar los recursos disponibles desde el inicio de la época de crecimiento y a incrementar su probabilidad de éxito. *Caesalpinia eriostachys* inclusive ha mostrado una mayor eficiencia que *C. platyloba* y *C. sclerocarpa* —entre otras— en términos de una producción menor en raíces *versus* área foliar (Huanté *et al.*, 1992). Dicha capacidad, a su vez, está explicada por la tolerancia de esta especie al estrés por nutrimentos (Huanté *et al.*, 1995a y 1995b) y por su habilidad para aclimatare a las variaciones de luz (Huanté *et al.*, 1993).

Caesalpinia platyloba, asociada a sitios poco perturbados y habiendo mostrado patrones de crecimiento similares a *C. eriostachys*, se ha mostrado más tolerante a la sombra y presenta valores de SLA ligeramente más bajos que ésta, de hecho, la literatura (Rincón y Huante, 1993; Huanté y Rincón, 1998)

reporta un área foliar específica (SLA) baja y poca dependencia por luz para *C. platyloba*. Cierta plasticidad morfológica relacionada con la magnitud de su tasa de crecimiento y con su capacidad para incorporar biomasa en un corto periodo de tiempo, misma que se ha evidenciado en este estudio, así como la habilidad para beneficiarse de parches de recursos en el suelo (Huanté *et al.*, 1998 a y b), puede estar asociada con su plástico sistema de raíces, pero se ve limitada bajo condiciones de PAR reducida.

En contraste, *C. sclerocarpa* mostró la menor tasa de crecimiento en el total del periodo evaluado, así como el menor incremento en la biomasa acumulada en el mismo periodo de tiempo. Su baja área foliar está relacionada con la cantidad de biomasa alcanzada (figura 1), ya que en estudios realizados con plantas de este mismo ecosistema se ha observado que las tasas máximas de crecimiento de las especies coinciden con las tasas máximas de incremento en área foliar, lo cual evidencia la relevancia del área foliar de una planta para la magnitud de su tasa de crecimiento (Huanté *et al.*, 1995a; Álvarez-Añorve, 1999). Esta especie presentó una mayor asignación de biomasa a tallo, lo cual puede estar relacionado con su alto valor de densidad de madera.

En el caso de los cotiledones, cuya morfofisiología funcional es muy importante en la determinación del hábitat y el establecimiento de las especies, su aparente carácter bifuncional, presente en las plántulas de las tres especies estudiadas (Burgoa *com. pers.*), se ha observado que repercute en el aumento de la tasa relativa de crecimiento de las especies, lo cual parece favorecer la sobrevivencia y resistencia de las plántulas a diferentes factores ambientales (Kitajima, 1996). En el mismo sentido, el peso de los cotiledones, notoriamente mayor en *C. eriostachys*, seguida por *C. platyloba* y *C. sclerocarpa*, puede evidenciar el contenido de reservas, mismas que contribuirían al establecimiento de las plántulas representando así una ventaja para *C. eriostachys* y *C. platyloba* sobre *C. sclerocarpa*. Esto concuerda también con la velocidad de crecimiento alcanzada por dichas especies.

Las diferencias morfológicas entre los sistemas de raíces de las tres especies (*C. platyloba* y *C. eriostachys* presentan un sistema radicular más profundo y grueso que *C. sclerocarpa* Huanté *et al.*, 1992), pueden indicar diferentes mecanismos para explotar el suelo en un hábitat donde la coexistencia es, probablemente, una consecuencia de la explotación diferencial de los recursos en términos espaciales (Fitter, 1985; Bullock y Solis-Magallanes, 1990). De hecho, la competencia tiene efectos negativos menos importantes en estas especies que en las especies de rápido crecimiento estudiadas por Huanté *et al.* (1998a).

De acuerdo con el análisis funcional, la única especie cuya RGR varió visiblemente durante el experimento fue *C. sclerocarpa*, mientras que las otras dos mantuvieron una tasa de crecimiento constante a través del tiempo evaluado. Lo anterior sugiere un desfaseamiento del crecimiento y por tanto de la demanda de recursos a lo largo de la época de crecimiento entre las tres especies y/o entre los dos diseños.

Diferentes investigaciones en la ecofisiología de las especies de la selva baja caducifolia (Huante *et al.*, 1995a; Huante y Rincón, 1998 a y b) han mostrado la importancia de las características foliares en la determinación de la RGR. De manera general, de los componentes de RGR, F y SLA resultan más importantes en la determinación de éste parámetro que, por ejemplo, E (Saverimuttu y Westoby, 1996, Lambers y Poorter, 1992), aunque en varios estudios E ha representado también un papel importante en la determinación de RGR (Pompa y Bongers, 1991; Westoby *et al.*, 1996). En el presente estudio E presentó una mayor relación con RGR que, por ejemplo, la proporción de área foliar (F). El área foliar específica se relacionó de manera significativa con RGR hasta la última cosecha realizada (38 días), tiempo en el cual la mayoría de las relaciones probadas, excepto F, resultaron significativas. Este hecho sugiere que en las leguminosas contempladas en este estudio, existe una contribución más importante de las características foliares relacionadas directamente con la cantidad de área foliar y su eficiencia funcional, que de aquellas relacionadas con la morfología como SLA, F o LWR, en la determinación de RGR.

Es importante tomar en consideración también, que la duración de este experimento comprende aproximadamente 1/4 de la época de crecimiento de Chamela (120 días). Abarca, por tanto, la etapa crítica del establecimiento y resulta relevante en términos de regeneración natural de la selva y selección de especies para restauración de áreas perturbadas.

En conclusión, la tasa relativa de crecimiento de las especies estudiadas está determinada principalmente por la tasa de asimilación neta y por el área foliar producida. La morfología de las hojas evaluada por SLA resultó menos importante para la determinación de RGR. La especie que mostró mayores diferencias en los parámetros de crecimiento fue *C. sclerocarpa*, la cual muestra características relacionadas con una baja tasa de crecimiento tales como una baja incorporación de biomasa durante el periodo evaluado, menor asignación de biomasa a hojas, mayor asignación a tallo y poca variación en el tiempo en parámetros como R/S, K, LWR y RWR. *Caesalpinia eriostachys*, en contraste, presentó semillas con mayor facilidad para germinar (en cuanto a la dureza de su testa) así como

características asociadas con una mayor tasa de crecimiento tales como una alta E, alta área foliar, mayor asignación de biomasa a hojas y una capacidad para incrementar su biomasa en un corto periodo de tiempo. En general, las características de crecimiento mostradas por las especies sugieren un mismo diseño para *C. eriostachys* y *C. platyloba*.

Agradecimientos

Agradecemos a Irma Acosta por su participación en la realización de este trabajo. Esta investigación fue posible gracias al apoyo del personal de la Estación de Biología Chamela (IBUNAM) y al financiamiento de los siguientes proyectos: CONACYT (1067P-N), (J-27506N), (25828-N), (G0011-N9607); NSF (DEB-9622352) y DGA-PA-UNAM (IN205399).

Literatura citada

- Alvarez-Añorve M. 1999. Nutrición mineral y componentes de la tasa relativa de crecimiento en ocho especies arbóreas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. UNAM., México, 85 pp.
- Barajas-Morales J. y Gómez L.C. 1989. *Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia*. Publicaciones Especiales 1. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bryan J. A., Berlyn G.P. y Gordon J. C. 1996. Toward a new concept of the evolution of symbiotic fixation in the Leguminosae. *Plant and Soil* **186**. 151-159
- Bullock S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch Met Geoph Biocl* **B36**. 297-316.
- Bullock S. H y Solís-Magallanes A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **22**(1) 22-35
- Fitter A.H. 1985. Functional significance of root morphology and root system architecture. In: Fitter A.H., Atkinson D.J., Read D.J. y Usher M.B. Eds. *Ecological Interactions in Soils* pp Special Publication of the British Ecological Society. Blackwell, Oxford, 87-106.
- Flores T. 2000. Disponibilidad de nutrientes, diseño funcional de raíces y tasa de crecimiento en 39 especies de plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura, UNAM., México, 150 pp.
- García-Oliva F., Ezcurra-Real de Azúa E. y Galicia. L. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler* **73A**. 179-186
- Hewitt E. J. 1966. *Sand and Water Culture Methods Used in the Study of Plant Nutrition*. Commonwealth Agricultural Bureaux Communication 22. Farnham Royal, Bucks.
- 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 Saucedo E. y Allen E. B. 1993. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. *Micorrhiza* **2**: 141-145.
- Huante P., Rincón E. y Acosta-Calixto I. 1995a. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest. *Functional Ecology* **9**: 849-858.
- Huante P., Rincón E. y Chapin III F. S. 1995b. Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Functional Ecology* **9**: 760-766.
- Huante P. y Rincón E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rate. *Oecologia* **113**: 53-66.
- Huante P., Rincón E. y Chapin III F. S. 1998a. Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings. *Oecologia* **117**: 209-216.
- Huante P., Rincón E. y Chapin III F. S. 1998b. Effect of changing light availability on nutrient foraging in tropical deciduous tree-seedlings. *OIKOS* **82**: 449-458.
- Hunt R. y Pearsons I. T. 1974. A computer program for deriving growth functions in plant growth analysis. *Journal of Applied Ecology* **11**: 297-307.
- Hunt R. y Pearsons I. T. 1977. Plant growth analysis: further applications of a recent curve-fitting program. *Journal of Applied Ecology* **14**: 965-968.
- Hunt R. 1982. *Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold. London.
- Hunt R. y Lloyd P. S. 1987. Growth and partitioning. In: **Rorison I. H., Grime J. P., Gendry G. A. F. y Lewis D. H. Eds.** *Frontiers of comparative plant ecology*. Academic Press, London, 235-250.
- Hunt R. 1990. *Basic growth analysis*. Unwin Hyman Ltd. London.
- Kajima K. y Tilman D. 1996. Seed banks and seedling establishment on an experimental productivity gradient. *Oikos* **76**(2): 381-391.
- Labbers H. y Poorter H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* **23**: 187-261.
- Lott E.J. 1985. Listados florísticos de México. III. La estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Lott E. J., Bullock S. H. y Solís-Magallanes J. A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* **19**: 228-235.
- Lott E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco Mexico. *California Academy of Sciences* **148**: 1-60.
- Martínez-Yrizar A., Sarukhán-Kermez J., Rincón E., Maass-Moreno J. M., Solís-Magallanes A. y Cervantes L. 1992. Above-ground living phytomass of a tropical deciduous forest in the coastal of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **8**: 87-96.
- Polhill R. M. y Raven P. H. 1981. *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens. Kew, United Kingdom.
- Pompa J. y Bongers F. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rainforest tree species to changes in light availability. *Journal of Tropical Ecology* **7**: 85-97.
- Rincón E. y Huante P. 1988. Análisis de crecimiento de plántulas de *Apoplanesia paniculata* y *Celaenodendron mexicanum*. *Phytologia* **65**(3): 174-183.
- Rincón E. y Huante P. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees: Structure and Function* **7**: 202-207.
- Rincón E. y Huante P. 1994. Influence of mineral nutrient availability on growth of tree seedlings from the tropical deciduous forest. *Trees: Structure and Function* **9**: 93-97.
- Saverimuttu T. & Westoby M. 1996. Components of variation in seedling potential relative growth rate: phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* **105**: 281-285.
- Solís V. E. 1993. Características físicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Ulibarri E. A. 1996. Synopsis of *Caesalpinia* and *Hoffmannseggia* (Leguminosae-Caesalpinioideae) of South America. *Darwiniana* (San Isidro) **34**(0): 299-348.
- Westoby M., Leishman M. y Lord J. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philos Trans R Soc Lond Biol Sci* **351**: 1309-1318.