

Acclimation responses of two tree species of the Tamaulipan Thornscrub under heterogeneous light environments

Respuestas de aclimatación de dos especies arbóreas del Matorral Espinoso Tamaulipeco en ambientes lumínicos heterogéneos

María G. Escoto-Hernández¹; José Á. Sigala-Rodríguez^{2*}; Erickson Basave-Villalobos²; Eduardo Alanís-Rodríguez¹; José M. Mata-Balderas^{1,3}

¹Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales. Carretera Nacional km 145. C. P. 67700. Linares, Nuevo León, México.

²Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo Experimental Valle del Guadiana. km 4.5 carretera Durango-El Mezquital. C. P. 34170. Durango, Durango, México.

³Gestión Estratégica y Manejo Ambiental S. C. Carretera San Miguel-Huinalá núm. 935, 2.º piso, local 31, plaza comercial Acanto. C. P. 66647. Apodaca, Nuevo León, México.

*Corresponding author: sigala.jose@inifap.gob.mx, tel.: +52 55 38 71 87 00 ext. 82715.

Abstract

Introduction: Ecophysiology and plant responses to environmental factors, such as acclimation to heterogeneous light environments, are important in ecosystems facing degradation and fragmentation processes such as the Tamaulipan Thornscrub (TT).

Objective: The aim of this study is to evaluate the changes of some morphological and physiological attributes in plants of two representative species of the TT (*Prosopis laevigata* Humb. et Bonpl. ex Willd and *Cordia boissieri* A. DC.) grown under different light environments under nursery conditions.

Materials and methods: Growth, biomass production and chlorophyll concentration were evaluated as responses to three environments: 1) outdoors (OD), 2) 40 % shade (N40) and 3) 60 % shade (N60). Plants were grown in a traditional polyethylene bag system for 17 weeks.

Results and discussion: Based on diameter growth and biomass production, both species grew better in the outdoor light conditions. The effect of limited light availability was also observed in leaf area and chlorophyll *a* and *b* concentrations; these variables increased significantly ($P < 0.05$) for *C. boissieri* as shading increased, in contrast to *P. laevigata*.

Conclusion: Although the growth of both species is higher in high light levels, *C. boissieri* shows acclimation strategies suggesting an intermediate tolerance to shade, compared to *P. laevigata*, which confirms to be light demanding. This information is important for the management of the species according to light conditions in reforestation programs.

Resumen

Introducción: La ecofisiología y las respuestas de las plantas a factores ambientales, como la aclimatación ante ambientes lumínicos heterogéneos, son importantes en ecosistemas que enfrentan procesos de degradación y fragmentación como el Matorral Espinoso Tamaulipeco (MET).

Objetivo: Evaluar los cambios de algunos atributos morfológicos y fisiológicos en plantas de dos especies representativas del MET (*Prosopis laevigata* Humb. et Bonpl. ex Willd y *Cordia boissieri* A. DC.) cultivadas bajo ambientes lumínicos distintos en vivero.

Materiales y métodos: Se evaluó el crecimiento, producción de biomasa y concentración de clorofilas como respuestas a tres ambientes: 1) cielo abierto (CA), 2) malla sombra al 40 % (M40) y 3) malla sombra al 60 % (M60). Las plantas se cultivaron en sistema tradicional de bolsa de polietileno durante 17 semanas.

Resultados y discusión: Con base en el crecimiento en diámetro y producción de biomasa, ambas especies se desempeñaron mejor en cielo abierto. El efecto de la disponibilidad limitada de luz también se observó en el área foliar y las concentraciones de clorofilas *a* y *b*; en el caso de *C. boissieri*, estas variables incrementaron significativamente ($P < 0.05$) a mayor sombreado, a diferencia de lo sucedido en *P. laevigata*.

Conclusión: Aunque el crecimiento de ambas especies es mayor en niveles altos de luz, *C. boissieri* muestra estrategias de aclimatación que sugiere una tolerancia intermedia a la sombra, a diferencia de *P. laevigata* que confirma ser demandante de luz. Esta información es de importancia para el manejo de las especies en función de las condiciones lumínicas en programas de reforestación.

Keywords: *Prosopis laevigata*; *Cordia boissieri*; shade tolerance; forest nursery; reforestation.

Palabras clave: *Prosopis laevigata*; *Cordia boissieri*; tolerancia a la sombra; vivero forestal; reforestación.

Introduction

It is essential to conserve plant communities because they are an extensive source of ecosystem services and timber and non-timber products. The Tamaulipan Thornscrub (TT) is a characteristic ecosystem of the northeast of Mexico that has played a relevant role in the economy and rural development of the region (Domínguez-Gómez et al., 2013). However, the woody vegetation of the TT faces strong degradation and fragmentation processes, due to silvo-agricultural activities (Pequeño-Ledezma et al., 2012). Therefore, it is necessary to implement propagation and planting activities of native tree species to support the ecological restoration of this ecosystem (Alanís-Rodríguez et al., 2013).

TT is constituted by a wide diversity of trees and shrubs with different growth dynamics, where about half of the species belong to spiny species, mainly from the Fabaceae family (Mora-Donjuán et al., 2013). In this functional group, mesquite (*Prosopis laevigata* Humb. et Bonpl. ex Willd) plays a significant role in the ecology of the TT (Alanís-Rodríguez et al., 2017; Rodríguez-Sauceda et al., 2014), along with the extensive economic value of the species for the rural population (Ríos-Saucedo et al., 2012). There are other species such as anacahuita (*Cordia boissieri* A. DC.) belonging to the Boraginaceae family that, in addition to the ecological importance in the TT, has a high sociocultural value (Graciano-Ávila et al., 2018). The anacahuita is the most representative species of Nuevo León and has been considered a priority in reforestation programs in the northeast of Mexico for over two decades (Mata-Balderas et al., 2022).

The success of reforestation programs depends, mostly, on the ability of plants to survive and establish under stress conditions (Riikonen & Luoranen, 2018). Therefore, at nursery level, cultural production practices focused on achieving the best morphological and physiological attributes should be implemented in order to achieve adequate plant performance in the field (Grossnickle & MacDonald, 2018).

Sunlight is one of the most determinant environmental factors in plant growth. The ecological relevance of the main features of radiation, such as intensity, quality or spectrum, directionality and spatial-temporal distribution, has been widely recognized in diverse natural systems (Valladares et al., 2004). These aspects are also relevant for their effect on growth and development of the species of interest in plant production spaces such as greenhouses and nurseries. Therefore, light management has become relevant in forest plant production of a larger number of taxa with the purpose of generating research approaches

Introducción

La conservación de las comunidades vegetales es fundamental, debido a que son una fuente extensa de servicios ecosistémicos y productos maderables y no maderables. El Matorral Espinoso Tamaulipeco (MET) es un ecosistema característico del noreste de México que ha jugado un papel relevante en la economía y desarrollo rural de dicha región (Domínguez-Gómez et al., 2013). No obstante, la vegetación leñosa del MET enfrenta procesos fuertes de degradación y fragmentación, debido a las actividades silvoagropecuarias (Pequeño-Ledezma et al., 2012). Por tanto, la implementación de actividades de propagación y plantación de especies arbóreas nativas es necesaria para apoyar la restauración ecológica de este ecosistema (Alanís-Rodríguez et al., 2013).

El MET está constituido por una diversidad amplia de árboles y arbustos con dinámicas distintas de crecimiento, donde cerca de la mitad de las especies son espinosas, principalmente de la familia Fabaceae (Mora-Donjuán et al., 2013). Dentro de este grupo funcional, el mezquite (*Prosopis laevigata* Humb. et Bonpl. ex Willd) juega un papel preponderante en la ecología del MET (Alanís-Rodríguez et al., 2017; Rodríguez-Sauceda et al., 2014), aunado al amplio valor económico de la especie para la población rural (Ríos-Saucedo et al., 2012). Existen otras especies como la anacahuita (*Cordia boissieri* A. DC.) perteneciente a la familia Boraginaceae que, además de la importancia ecológica en el MET, tiene un valor sociocultural elevado (Graciano-Ávila et al., 2018). La anacahuita es la especie más representativa del estado de Nuevo León y se considera prioritaria en los programas de reforestación en el noreste de México desde hace más de dos décadas (Mata-Balderas et al., 2022).

El éxito de los programas de reforestación depende, en gran medida, de la capacidad de sobrevivencia y establecimiento de las plantas bajo condiciones de estrés (Riikonen & Luoranen, 2018). Por tanto, en vivero se deben implementar prácticas culturales de producción enfocadas en conseguir los mejores atributos morfológicos y fisiológicos para que la planta tenga un desempeño adecuado en campo (Grossnickle & MacDonald, 2018).

La luz solar es uno de los factores ambientales más determinantes en el crecimiento de las plantas. La relevancia ecológica de los rasgos principales de la radiación, como la intensidad, calidad o espectro, direccionalidad y distribución espacio-temporal, ha sido reconocida ampliamente en diversos sistemas naturales (Valladares et al., 2004). Dichos aspectos también son relevantes por su efecto en el crecimiento y desarrollo de las especies de interés en espacios de

to develop strategies that promote satisfactory performance of plants in nurseries and fields (Basave-Villalobos et al., 2022a).

Growth characterization and morphophysiological changes of acclimation to light conditions has been the main approach addressed (Endres et al., 2010), with greater emphasis on variations in the intensity or amount of radiation. This experimental approach is consistent with the operational and infrastructural conditions of forest nurseries, where the use of shade nets is the most employed practice for the modification of light environments (Stamps, 2009). For example, Basave-Villalobos et al. (2022, 2022a) recently analyzed the morphological and physiological changes of *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth, *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. and *Crescentia alata* Kunth, three species from the tropical dry forest, in response to variations in light availability. These authors noted, first, the importance of providing the light environments that each species requires for adequate growth and, second, the possibility of modifying the morphological and physiological attributes of the species according to certain plant quality standards.

The ecophysiological responses of acclimation to light have crucial practical implications for improving plant production processes and field establishment of forest species. This fact justifies the need to study morphological and functional changes under variations in light availability in a wider number of taxa, for two main reasons: a) there is still a knowledge gap regarding the behavior of each species in heterogeneous light environments, which could help to understand the acclimation mechanisms of each species according to its own ecology and, b) many taxa still lack nursery propagation protocols due to their limited ecological and silvicultural knowledge (Basave-Villalobos et al., 2022a; Bonfil & Trejo, 2010), this being particularly the case for TT species.

Therefore, the objective of this study was to evaluate growth and changes in some morphological attributes and chlorophyll concentration in *P. laevigata* and *C. boissieri* plants grown under different light environments under nursery conditions. The starting hypothesis was that these characteristics differ in response to heterogeneous light environments in both species. Understanding the morpho-physiological responses of these species to the light environment has important implications that will contribute to the improvement of propagation and cultivation protocols of TT native tree species during the nursery stage and field establishment in restoration projects.

producción de planta como los invernaderos y viveros. Por tanto, el manejo de la luz se ha convertido en un área de interés en la producción de planta forestal de un número mayor de taxones con el fin de generar enfoques de investigación, para el desarrollo de estrategias que propicien desempeño satisfactorio de las plantas en vivero y campo (Basave-Villalobos et al., 2022a).

La caracterización del crecimiento y de los cambios morfofisiológicos de aclimatación a las condiciones de luz ha sido el principal enfoque abordado (Endres et al., 2010), con mayor énfasis en las variaciones en la intensidad o cantidad de radiación. Este enfoque experimental es coherente con las condiciones operativas y de infraestructura de los viveros forestales, donde el uso de mallas sombra es la práctica más empleada para la modificación de los ambientes lumínicos (Stamps, 2009). Por ejemplo, recientemente, Basave-Villalobos et al. (2022, 2022a) analizaron los cambios morfológicos y fisiológicos de *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth, *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. y *Crescentia alata* Kunth, tres especies de trópico seco, como respuesta a las variaciones en la disponibilidad de luz. Dichos autores constataron, en primer lugar, la importancia de propiciar los ambientes lumínicos que cada especie requiere para su crecimiento adecuado y, segundo, la posibilidad de modificar los atributos morfológicos y fisiológicos de las especies conforme a determinados estándares de calidad de planta.

Las respuestas ecofisiológicas de aclimatación a la luz tienen implicaciones prácticas cruciales para mejorar los procesos de producción de planta y el establecimiento en campo de las especies forestales. Este hecho justifica la necesidad de examinar los cambios morfológicos y funcionales ante las variaciones de la disponibilidad de luz en un número más amplio de taxones, por dos razones fundamentales: a) aún existe vacío de conocimiento en cuanto al comportamiento de cada especie en ambientes heterogéneos de luz, lo cual podría ayudar a comprender los mecanismos de aclimatación de cada especie según su propia ecología y, b) muchos taxones todavía carecen de protocolos de propagación en vivero por su conocimiento ecológico y silvícola limitado (Basave-Villalobos et al., 2022a; Bonfil & Trejo, 2010), siendo este caso particular para especies del MET.

En tal contexto, el objetivo del estudio fue evaluar el crecimiento y los cambios de algunos atributos morfológicos y de la concentración de clorofila en plantas de *P. laevigata* y *C. boissieri* cultivadas bajo ambientes lumínicos distintos en vivero. La

Materials and methods

Plant material and experimental design

The study species are among the most representative of the TT. *Prosopis laevigata* has a predominantly arboreal growth, reaching up to 15 m in height and has a wider distribution in the arid and semi-arid regions of Mexico. On the other hand, *C. boissieri* has a generally shrubby growth habit of 5 to 8 m in height with a distribution more restricted to the northeast of Mexico and, occasionally, in the center of the country.

The study was carried out at the GEMA S. C. forest nursery in the municipality of Linares, Nuevo León (northeastern Mexico; 24° 51.0' N, 99° 33.8' W; 361 m elevation). *Prosopis laevigata* and *C. boissieri* seeds from natural distribution areas surrounding the city of Linares, Nuevo León, were used in the year prior to sowing (2018). Seeds were sown in 10 x 23 cm black polyethylene bags (650 cm³) with a substrate mixture composed of 70 % black bush soil, 30 % perlite, and 10 % organic compost (humus). Due to their physical dormancy, *P. laevigata* seeds received a scarification treatment by immersion in drinking water at 95 °C for 1.5 min (Quiñones Gutiérrez et al., 2013). *Cordia boissieri* seeds received no pre-germinative treatment.

A total of 600 plants were grown for each species, which were arranged in 1.30 x 4.30 m planting beds. Once seedling emergence was completed, two weeks after sowing, the beds were divided into three sections which were assigned to an environmental light condition: 1) outdoors (OD), 2) 40 % shade (N40) and 3) 60 % shade (N60). Each light environmental condition had four replications of 50 plants (200 plants in total per treatment and species), which were arranged in a completely randomized experimental design.

Plant growing lasted 17 weeks, from mid-June to the end of October 2019. During this period, an average global radiation of $440.0 \pm 5.7 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ was recorded, while the photosynthetic photon flux density (PPFD) was $1\ 012 \pm 13 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. The average ambient temperature was $29.5 \pm 1.0 \text{ }^\circ\text{C}$ and relative moisture of $70.1 \pm 3.3 \%$. Plants were watered twice a week and occasionally three times when the temperature exceeded 35 °C. At four and eight weeks after planting, a commercial water-soluble fertilizer (24-8-16 NPK; Miracle-Grow® Lawn Products, Marysville, OH, EE. UU.) was applied at the rate of 0.8 g·L⁻¹ water, based on the fertilization traditionally used by the nurseryman.

Evaluation of growth and biomass distribution

Six weeks after planting, 24 plants per treatment (six per replication) were selected to monitor height (cm)

hipótesis de partida fue que dichas características se diferencian como respuesta a los ambientes lumínicos heterogéneos en ambas especies. El conocimiento de las respuestas morfofisiológicas de estas especies al ambiente lumínico tiene implicaciones importantes que contribuirán en la mejora de los protocolos de propagación y cultivo de las especies arbóreas nativas del MET durante la etapa de vivero y el establecimiento en campo en proyectos de restauración.

Materiales y métodos

Material vegetal y diseño experimental

Las especies de estudio son de las más representativas del MET. *Prosopis laevigata* tiene un crecimiento predominantemente arbóreo, alcanzando hasta 15 m de altura y tiene una distribución más amplia en las regiones áridas y semiáridas de México. Por otra parte, *C. boissieri* tiene un porte generalmente arbustivo de 5 a 8 m de altura con distribución más restringida al noreste de México y, ocasionalmente, en el centro del país.

El estudio se realizó en el vivero forestal GEMA S. C. en el municipio de Linares, Nuevo León (noreste de México; 24° 51.0' N, 99° 33.8' O; 361 m). Se utilizaron semillas de *P. laevigata* y *C. boissieri* procedentes de áreas de distribución natural aledañas a la ciudad de Linares, Nuevo León, en el año previo a la siembra (2018). Las semillas se sembraron en bolsas de polietileno negro de 10 x 23 cm (650 cm³) con una mezcla de sustrato compuesta por 70 % tierra negra de monte, 30 % de perlita y 10 % de abono orgánico (humus). Debido a que presentan dormancia física, las semillas de *P. laevigata* recibieron un tratamiento de escarificación mediante inmersión en agua potable a 95 °C durante 1.5 min (Quiñones Gutiérrez et al., 2013). A las semillas de *C. boissieri* no se les aplicó tratamiento pregerminativo.

En total se produjeron 600 plantas por cada especie, las cuales se dispusieron en platabandas de 1.30 x 4.30 m. Una vez completada la emergencia de las plántulas, dos semanas después de siembra, las platabandas se dividieron en tres secciones a las que se asignó a una condición ambiental de luz: 1) cielo abierto (CA), 2) malla sombra al 40 % (M40) y 3) malla sombra al 60 % (M60). Cada condición ambiental de luz tuvo cuatro repeticiones de 50 plantas (200 plantas en total por tratamiento y especie), las cuales se dispusieron en un arreglo completamente al azar.

El cultivo de las plantas tuvo una duración de 17 semanas, de mediados de junio a finales de octubre de 2019. En este periodo se registró una radiación global promedio de $440.0 \pm 5.7 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$, mientras que la densidad de flujo de fotones fotosintéticos fue $1\ 012 \pm 13 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

and diameter (mm) growth every two weeks during the growing season. At 17 weeks after planting, 12 plants per treatment (three per replication) were harvested to evaluate aboveground and root biomass. For this purpose, after carefully washing the root system, the plants were separated into aboveground and root parts and dried in a forced-air oven (FE-133, Felisa, Mexico) at 65 °C for 72 h. The dry weight of each component was determined with a digital analytical balance (Ohaus Adventurer, Ohaus, Mexico). The fraction of aboveground biomass and root biomass to total plant biomass was calculated from the biomass data.

Analysis of leaf area and chlorophyll concentration

Leaf area was determined on 12 randomly selected plants per treatment (three per replication). Leaves were separated and scanned. Individual leaf area was measured using ImageJ software (Schneider et al., 2012). Chlorophyll *a* (C_a) and *b* (C_b) concentration was determined by colorimetry following the methodology described by Barnes et al. (1992). A uniform sample of fresh leaves (about 1 g) cut into small pieces was taken and liquefied in an 80 % acetone solution. The extract was then filtered using Whatman No. 1 paper and the absorbance was measured at 663 and 645 nm in a spectrophotometer (UV-1601B, Shimadzu Scientific Instruments Inc., USA). The concentrations ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) of C_a and C_b were estimated by the following equations (Wellburn, 1994) $C_a = 12.21A_{663} - 2.81A_{645}$ and $C_b = 20.13A_{645} - 5.03A_{663}$.

Statistical analysis

Statistical analyses were carried out using SPSS software, separated by species. The effect of light environment on height and diameter variables during the growing season was evaluated by repeated measures ANOVA, which was expressed as a mixed effects model in which time (days after planting, discrete variable) and light environment were included as fixed effects and plant as a random effect. Biomass, leaf area and chlorophyll concentration variables were analyzed by one-way ANOVA. For each variable, the assumptions of normality and homogeneity of variances were tested using the Shapiro Wilk and Levene tests, respectively. For height and diameter growth over time, the residuals of the model were checked for normality and homoscedasticity. In required cases, when the data showed a non-normal distribution, the transformation was made to natural logarithm. When the ANOVA showed a significant effect, a multiple comparison of means was made using Tukey's test ($P = 0.05$).

La temperatura ambiente promedio fue de 29.5 ± 1.0 °C y humedad relativa de 70.1 ± 3.3 %. Las plantas se regaron dos veces por semana y ocasionalmente tres veces, cuando la temperatura superaba los 35 °C. A las cuatro y ocho semanas después de la siembra se aplicó un fertilizante hidrosoluble comercial (24-8-16 NPK; Miracle-Grow® Lawn Products, Marysville, OH, EE. UU.) a razón de $0.8 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ de agua, con base en la fertilización usada convencionalmente por el viverista.

Evaluación de crecimiento y distribución de biomasa

Seis semanas después de la siembra se seleccionaron 24 plantas por tratamiento (seis por repetición) para monitorear su crecimiento en altura (cm) y diámetro (mm) cada dos semanas durante el periodo de cultivo. A las 17 semanas después de la siembra, se cosecharon 12 plantas por tratamiento (tres por repetición) para evaluar la biomasa aérea y radical. Para ello, después de haber lavado cuidadosamente la parte radical, las plantas se separaron en la parte aérea y raíz y se secaron en una estufa de aire forzado (FE-133, Felisa, México) a 65 °C por 72 h. El peso seco de cada componente se obtuvo con una balanza analítica digital (Ohaus Adventurer, Ohaus, México). A partir de los datos de biomasa se calculó la proporción de biomasa aérea y biomasa radical con respecto a la biomasa total de la planta.

Determinación de área foliar y concentración de clorofilas

El área foliar se determinó en 12 plantas por tratamiento (tres por repetición) seleccionadas aleatoriamente. Las hojas se separaron y escanearon. La superficie individual se midió con el *software* ImageJ (Schneider et al., 2012). La concentración de clorofila *a* (C_a) y *b* (C_b) se determinó por colorimetría siguiendo la metodología descrita por Barnes et al. (1992). Se tomó una muestra uniforme de hojas en fresco (aprox. 1 g) cortadas en trozos pequeños y se licuó en una solución de acetona al 80 %. Enseguida, el extracto se filtró con papel Whatman núm. 1 y se midió la absorbancia a 663 y 645 nm en un espectrofotómetro (UV-1601B, Shimadzu Scientific Instruments Inc., EUA). Las concentraciones ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) de C_a y C_b se estimaron mediante las ecuaciones siguientes (Wellburn, 1994) $C_a = 12.21A_{663} - 2.81A_{645}$ y $C_b = 20.13A_{645} - 5.03A_{663}$.

Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS, separados por especie. El efecto del ambiente lumínico sobre las variables de altura y diámetro durante el periodo de cultivo se evaluó mediante un ANOVA de medidas repetidas, el cual se expresó como

Results

Height and diameter growth

During the growing period, light environment significantly affected both species' growth. In the case of *P. laevigata*, the time*environment interaction was significant ($F = 3.15$, $P < 0.001$) on height growth, showing the greatest effect in the first two months of growth (Figure 1a). The greatest increase in height was recorded with the most shaded treatment (N60) with a difference of almost 10 % compared to plants grown in the outdoor conditions. On the other hand, diameter growth was favored in the outdoor conditions (Figure 1c), which was almost twice higher than that recorded in the N60 plants, which had the lowest values ($F = 6.55$, $P < 0.001$).

Cordia boissieri plants grown in both shade levels showed greater height growth compared to the outdoor condition, although the difference was more marked towards the end of the growing period (time*environment interaction, $F = 5.09$, $P < 0.001$; Figure 1b). On the other hand, plants grown both in outdoors and in intermediate shade (M40) had greater diameter growth with significant differences over those grown under the highest shade intensity (M60); like height growth, these differences became more evident over time (time*environment interaction, $F = 1.91$, $P = 0.013$; Figure 1d).

Biomass production

In both species, light environment significantly ($P < 0.001$) affected biomass production, both aboveground and root. For *P. laevigata* plants grown under the outdoor condition induced superior formation of both aboveground and root biomass with highly significant differences over plants at the highest shading level (N60; Table 1). *Cordia boissieri* plant biomass increased at higher light intensity; however, aboveground and root biomass production was not significantly different between plants in outdoors and those at N40.

On the other hand, biomass allocation patterns were also modified as an effect of light condition. *Prosopis laevigata* showed a higher allocation to the aboveground part as the amount of light decreased (Figure 2a), with values ranging from 54 % to 69 %. *Cordia boissieri* biomass allocation was similar between the N40 and outdoors treatments (Figure 2b); however, these treatments had a higher proportion of biomass allocated to roots than to the aboveground area.

Leaf area and chlorophyll concentration

Under both shade conditions (N40 and N60), *P. laevigata* plants showed lower leaf area ($P < 0.05$) compared to

un modelo de efectos mixtos en que se incluyó el tiempo (días después de siembra, variable discreta) y el ambiente lumínico como efectos fijos y la planta como efecto aleatorio. Las variables de biomasa, área foliar y concentración de clorofilas se analizaron mediante ANOVA de una vía. Para cada variable se comprobaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas mediante las pruebas de Shapiro Wilk y Levene, respectivamente. Para las variables de crecimiento en altura y diámetro a través del tiempo se hizo una inspección gráfica de los residuales del modelo para comprobar su normalidad y homocedasticidad. En casos requeridos, cuando los datos no presentaron distribución normal, se hizo la transformación a logaritmo natural. Cuando el ANOVA demostró efecto significativo se hizo una comparación múltiple de medias mediante la prueba de Tukey ($P = 0.05$).

Resultados

Crecimiento en altura y diámetro

Durante el periodo de cultivo, el ambiente lumínico influyó en el crecimiento de ambas especies. En el caso de *P. laevigata*, la interacción tiempo*ambiente fue significativa ($F = 3.15$, $P < 0.001$) sobre el crecimiento en altura, mostrando mayor efecto en los primeros dos meses de crecimiento (Figura 1a). El incremento mayor en altura se registró con el tratamiento de más sombra (M60) con una diferencia de casi 10 % sobre las plantas a cielo abierto. En contraparte, el crecimiento en diámetro se favoreció en el ambiente a cielo abierto (Figura 1c), el cual fue casi dos veces superior al registrado en las plantas del M60 que tuvieron los valores más bajos ($F = 6.55$, $P < 0.001$).

Las plantas *C. boissieri* cultivadas en ambos niveles de sombra mostraron mayor crecimiento en altura con respecto a la condición de cielo abierto, aunque la diferencia fue más marcada hacia el final del periodo de cultivo (interacción tiempo*ambiente, $F = 5.09$, $P < 0.001$; Figura 1b). Por otra parte, las plantas que crecieron tanto a cielo abierto como en sombreado intermedio (M40) tuvieron mayor crecimiento en diámetro con diferencias significativas sobre las cultivadas bajo la mayor intensidad de sombra (M60); similar al crecimiento en altura, estas diferencias se acentuaron con el transcurso del tiempo (interacción tiempo*ambiente, $F = 1.91$, $P = 0.013$; Figura 1d).

Producción de biomasa

En ambas especies, el ambiente lumínico afectó significativamente ($P < 0.001$) la producción de biomasa, tanto de la parte aérea como radical. En plantas de *P. laevigata*, la condición a cielo abierto indujo formación superior de biomasa tanto aérea como de raíz con diferencias altamente significativas sobre las plantas

the outdoor condition (Table 2). On the other hand, in this same species, chlorophyll *a* and *b* concentrations increased at higher shade intensity, although without significant difference ($P > 0.05$) compared to the outdoor condition.

Unlike the response of *P. laevigata*, *C. boissieri* plants grown in outdoor conditions had less leaf area than those grown in shaded conditions. For *C. boissieri*, chlorophyll *a* and *b* concentrations increased significantly ($P < 0.05$) at higher shade intensity, and of these, C_a concentration showed a linear increase as shade intensity increased ($N60 > N40 > OD$; Table 2).

Discussion

The results indicate that growth, biomass production, and chlorophyll concentration for *P. laevigata* and *C. boissieri* plants are affected by the light environment during nursery culture. In general, this response suggests a plastic adjustment of the species to thrive in heterogeneous light environments (Valladares et

del nivel mayor de sombreado (M60; Cuadro 1). Asimismo, la biomasa de las plantas *C. boissieri* incrementó a mayor intensidad de luz; sin embargo, la producción de biomasa aérea y de raíz no varió significativamente entre las plantas a cielo abierto y las del M40.

Por otra parte, los patrones de asignación de biomasa también se modificaron como efecto de la condición lumínica. En *P. laevigata* destacó una asignación mayor a la parte aérea, conforme la cantidad de luz fue menor (Figura 2a), con valores que oscilaron entre 54 % y 69 %. Para *C. boissieri*, la asignación de biomasa fue similar entre los tratamientos M40 y cielo abierto (Figura 2b); no obstante, en estos tratamientos hubo proporción mayor de biomasa asignada a raíces que a la parte aérea.

Área foliar y concentración de clorofilas

En ambas condiciones de sombra (M40 y M60), las plantas de *P. laevigata* mostraron área foliar menor ($P < 0.05$) en comparación con la condición a cielo abierto (Cuadro 2). Por otro lado, en esta misma especie, las concentraciones de clorofilas *a* y *b* incrementaron

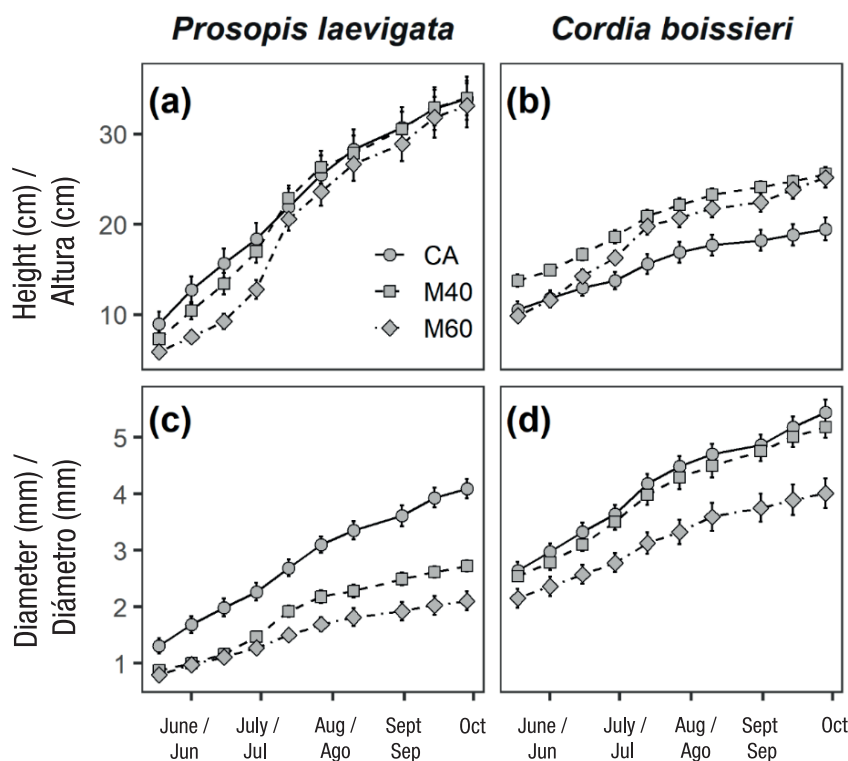


Figure 1. Height and diameter growth throughout the nursery period of *Prosopis laevigata* and *Cordia boissieri* in different light environments: outdoors (OD), 40 % shade net (N40) and 60 % shade net (N60). Each point represents the mean \pm standard error ($n = 24$).

Figura 1. Crecimiento en altura y diámetro durante el periodo de cultivo en vivero de *Prosopis laevigata* y *Cordia boissieri* en ambientes lumínicos diferentes: cielo abierto (CA), malla sombra al 40 % (M40) y malla sombra al 60 % (M60). Cada punto representa la media \pm error estándar ($n = 24$).

Table 1. Aboveground biomass (AGB) and root biomass (RB) in *Prosopis laevigata* and *Cordia boissieri* plants grown under three light environments: outdoors (OD), 40 % shade net (N40) and 60 % shade net (N60).

Cuadro 1. Biomasa seca aérea (BSA) y de raíces (BSR) en plantas de *Prosopis laevigata* y *Cordia boissieri* cultivadas bajo tres ambientes lumínicos: cielo abierto (CA), malla sombra al 40 % (M40) y malla sombra al 60 % (M60).

Light environment / Ambiente lumínico	<i>Prosopis laevigata</i>		<i>Cordia boissieri</i>	
	AGB (g)/BSA (g)	RB (g)/BSR (g)	AGB (g)/BSA (g)	RB (g)/BSR (g)
OD/CA	2.38 ± 0.29 a	2.04 ± 0.20 a	1.54 ± 0.11 a	2.17 ± 0.12 a
N40/M40	0.87 ± 0.06 b	0.55 ± 0.06 b	1.39 ± 0.06 a	1.75 ± 0.16 a
N60/M60	0.51 ± 0.07 c	0.23 ± 0.04 c	0.89 ± 0.06 b	0.76 ± 0.07 b
P<value/P<valor	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

At the species level, means with different letters indicate significant differences between light environments.

A nivel de especie, las medias con letras distintas indican diferencias significativas entre ambientes lumínicos.

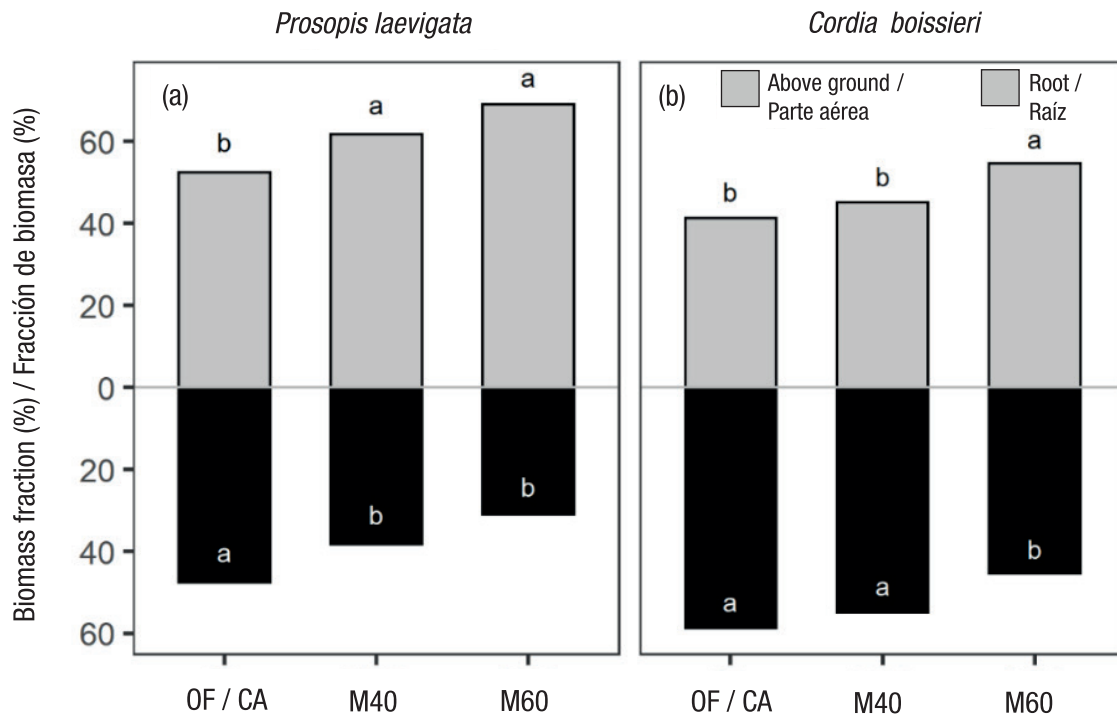


Figura 2. Aboveground and root biomass fractions in *Prosopis laevigata* (a) and *Cordia boissieri* (b) plants grown in three nursery light environments: outdoors (OD), 40 % shade net (N40) and 60 % shade net (N60). At the species level, means with different letters indicate significant differences between light environments according to Tukey's test ($P < 0.05$).

Figura 2. Fracciones de biomasa aérea y radical en plantas de *Prosopis laevigata* (a) y *Cordia boissieri* (b) cultivadas en tres ambientes lumínicos de vivero: cielo abierto (CA), malla sombra al 40 % (M40) y malla sombra al 60 % (M60). A nivel de especie, las medias con letras distintas indican diferencias significativas entre ambientes lumínicos de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Table 2. Leaf area (LA) and chlorophyll concentration (C_a and C_b) in *Prosopis laevigata* and *Cordia boissieri* plants grown under three light environments: outdoors (OD), 40 % shade (N40) and 60 % shade (N60).

Cuadro 2. Área foliar (AF) y concentración de clorofilas (C_a y C_b) en plantas de *Prosopis laevigata* y *Cordia boissieri* cultivadas bajo tres ambientes lumínicos: cielo abierto (CA), malla sombra al 40 % (M40) y malla sombra al 60 % (M60).

Light environment/ Ambiente lumínico	<i>Prosopis laevigata</i>			<i>Cordia boissieri</i>		
	LA (cm ²)/ AF (cm ²)	C_a (mg·g ⁻¹)	C_b (mg·g ⁻¹)	LA (cm ²)/ AF (cm ²)	C_a (mg·g ⁻¹)	C_b (mg·g ⁻¹)
OD/CA	76.6 ± 16.7 a	0.98 ± 0.16	0.22 ± 0.03	97.7 ± 22.4 b	0.48 ± 0.05 c	0.14 ± 0.02 b
N40/M40	45.2 ± 13.2 b	1.27 ± 0.21	0.33 ± 0.08	167.6 ± 28.1 a	0.60 ± 0.05 b	0.16 ± 0.01 b
N60/M60	42.8 ± 14.2 b	1.05 ± 0.17	0.33 ± 0.13	159.9 ± 30.8 a	0.76 ± 0.07 a	0.20 ± 0.01 a
P value/Valor P	0.004	0.061	0.820	0.001	0.001	0.003

At the species level, means with different letters indicate significant differences between light environments according to Tukey's test ($P < 0.05$).

A nivel de especie, las medias con letras distintas indican diferencias significativas entre ambientes lumínicos de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

al., 2004). According to diameter growth and biomass production, both *P. laevigata* and *C. boissieri* improved in the environment with the highest light availability (outdoors). This behavior can be explained by the ecology of the species, due to the habitat where they predominate. However, it is interesting to analyze the differences in attributes as a function of light, because acclimation responses are usually species-specific (Wyka et al., 2007) and vary according to the trait examined (Valladares et al., 2004), as was observed in the present study.

On the one hand, *P. laevigata* plants tended to grow higher from the beginning of the experiment under the light restriction imposed by the nets, showing a shade escape syndrome by stem elongation (Valladares & Niinemets, 2008). This result shows the preference of *P. laevigata* plants for a higher radiation environment, which is usually characteristic of pioneer species (Firmino et al., 2021). Shoot elongation is an important strategy to maximize light capture in competitive environments (Masarovičová et al., 2016), as has been observed in the tropical species *Crescentia cujete* L. (Piña & Arboleda, 2010); however, it involves spending reserves for cell elongation sacrificing resources for secondary growth (Nagashima & Hikosaka, 2011). This explains the lower diameter growth found in the shade treatments during most of the production cycle. Also, light restriction reduced biomass production in both components (aboveground and root), reflecting suboptimal growth. Light is an indispensable resource for growth, so when availability is reduced, the effect is greater on the performance of light-demanding species (Basave-Villalobos et al., 2022).

Shading using nets induced alterations in the biomass distribution patterns, favoring the allocation to the

a mayor intensidad de sombra, aunque sin diferencia significativa ($P > 0.05$) con respecto al cielo abierto.

Contrario a la respuesta de *P. laevigata*, las plantas de *C. boissieri* que crecieron a cielo abierto presentaron menor área foliar que aquellas que se cultivaron en condiciones de sombra. Asimismo, en *C. boissieri*, las concentraciones de clorofilas *a* y *b* aumentaron significativamente ($P < 0.05$) a mayor intensidad de sombra, y de estas, la concentración de C_a destacó con un incremento lineal a medida que la intensidad de sombra fue mayor (M60 > M40 > CA; Cuadro 2).

Discusión

Los resultados señalan que el crecimiento, la producción de biomasa y la concentración de clorofila en plantas de *P. laevigata* y *C. boissieri* son afectados por el ambiente lumínico durante su cultivo en vivero. En general, esta respuesta sugiere un ajuste plástico de las especies para prosperar en ambientes heterogéneos de luz (Valladares et al., 2004). Con base en el crecimiento en diámetro y producción de biomasa, tanto *P. laevigata* como *C. boissieri* se desempeñaron mejor en el ambiente de mayor disponibilidad de luz (cielo abierto). A grandes rasgos, este comportamiento se explica por la ecología de las especies, debido al hábitat donde predominan. No obstante, es interesante analizar las diferencias de los atributos en función de la luz, porque las respuestas de aclimatación suelen ser especie-específicas (Wyka et al., 2007) y varían según el rasgo examinado (Valladares et al., 2004), tal como se observó en el presente estudio.

Por un lado, las plantas de *P. laevigata* tendieron a crecer más en altura desde el inicio del experimento ante la restricción de luz impuesta con las mallas, mostrando un síndrome de escape a la sombra mediante la

aboveground component. Bignoniaceae, *Tabebuia chrysotricha* (Mart. Ex DC.) Standl (Endres et al., 2010) and in Meliaceae, *Cedrela fissilis* Vell. (Sanches et al., 2017). This behavior, apparently common in several species, ratifies that the alteration of biomass allocation patterns is one of the acclimation strategies at the morphological level, to maintain a positive carbon balance under light-limiting conditions (Kitajima, 2007), although with a lower growth rate than would be the case under optimal conditions, as reflected by the results of this study.

Growth was also affected by the limited availability of light in the leaf area of *P. laevigata*, with higher values (almost 2-fold) in the outdoor environment compared to the environment with lower light availability (N60). Thus, a lower leaf area affects the photosynthetic capacity of plants because the surface area for light capture is reduced, which has an impact on growth; although, at the leaf level, there are other functional traits that have a greater impact on photosynthesis (dosAnjos et al., 2015). These changes in leaf area, in response to the light environment, have also been recorded in plants of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Olguin et al., 2020) and *C. fissilis* (Sanches et al., 2017).

Other studies with *P. laevigata* also report the impact of light restriction on morphology and growth (Basave-Villalobos et al., 2017). Similarly, in plants such as *C. alata*, a light-demanding species, low levels of this factor also significantly reduced their growth rates (Basave-Villalobos et al., 2022). Finally, although the effect of the light environment on the chlorophyll concentration of *P. laevigata* was marginal, the lower presence of this pigment in plants grown in outdoors suggests possible damage by photooxidation. This anomaly induces the degradation of chlorophylls and other photosynthetic pigments (Tang et al., 2015).

On the other hand, the response of *C. boissieri* to the light environment was similar to *P. laevigata* regarding height and diameter growth, since plants elongated in shaded environments because of the growth in diameter. This behavior is not favorable because it can lead to slender phenotypes that, based on plant quality, are more vulnerable to mechanical damage at the planting site (Basave Villalobos et al., 2020). Also, in this species, biomass allocation to aboveground tissues was higher when shading intensity was higher, as reported for its congener *Cordia trichotoma* (Vell.) Arráb. ex Steud. (Firmino et al., 2021) and *T. chrysotricha* (Endres et al., 2010); however, biomass allocation contrasted only at the highest level of shade (N60). This suggests that, for *C. boissieri*, the intermediate shade condition (N40) was not a significant light restriction that would require alterations in its biomass allocation patterns.

elongación del tallo (Valladares & Niinemets, 2008). Este resultado muestra la preferencia que las plantas de *P. laevigata* tienen por un ambiente de mayor radiación, lo cual suele ser característico de especies pioneras (Firmino et al., 2021). La elongación del tallo es una estrategia importante para maximizar la captura de luz en ambientes de competencia (Masarovičová et al., 2016), como se ha observado en la especie tropical *Crescentia cujete* L. (Piña & Arboleda, 2010); sin embargo, implica gastos de reservas para la elongación celular sacrificando recursos para el crecimiento secundario (Nagashima & Hikosaka, 2011). Esto explica el crecimiento menor en diámetro que se encontró en los tratamientos de sombra durante la mayor parte del ciclo de producción. Asimismo, la restricción de luz redujo la producción de biomasa en ambos componentes (aéreo y raíz), lo cual refleja un crecimiento subóptimo. La luz es un recurso indispensable para el crecimiento, por lo que cuando la disponibilidad se reduce, el efecto es mayor en el funcionamiento de especies demandantes de luz (Basave-Villalobos et al., 2022).

El sombreado con las mallas indujo alteraciones en los patrones de distribución de biomasa, favoreciendo la asignación hacia el componente aéreo. Los resultados son similares a los encontrados en una Bignoniaceae, *Tabebuia chrysotricha* (Mart. Ex DC.) Standl (Endres et al., 2010) y en una Meliaceae, *Cedrela fissilis* Vell. (Sanches et al., 2017). Este comportamiento, aparentemente común en varias especies, ratifica que la alteración de los patrones de distribución de biomasa es una de las estrategias de aclimatación a nivel morfológico, para mantener un balance positivo de carbono en condiciones limitantes de luz (Kitajima, 2007), aunque con un ritmo de crecimiento menor al que se tendría en condiciones óptimas, como reflejan los resultados de este estudio.

La afectación del crecimiento por la disponibilidad limitada de luz también se observó en el área foliar de *P. laevigata*, con valores más altos (casi el doble) del ambiente a cielo abierto con respecto al de menor disponibilidad de luz (M60). En este sentido, un área foliar menor afecta la capacidad fotosintética de las plantas porque se reduce la superficie de captura de luz, lo que repercute en el crecimiento; aunque, a nivel de hojas, hay otros rasgos funcionales que inciden en mayor medida en la fotosíntesis (dosAnjos et al., 2015). Estos cambios en el área foliar, en respuesta al ambiente lumínico, también se han registrado en plantas de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Olguin et al., 2020) y *C. fissilis* (Sanches et al., 2017).

Otros estudios con *P. laevigata* también constatan el impacto de la restricción de la luz en su morfología y crecimiento (Basave-Villalobos et al., 2017). Igualmente, en plantas como *C. alata*, una especie demandante de

The absence of differences in growth or other functional attributes may be associated with a lower degree of plasticity to the light environment. For example, in plants of *Machaerium brasiliense* Vogel, even a shading level of 80 % had no effect on growth or other morphological variables, compared to plants growing in outdoor conditions (Firmino et al., 2021). Low plasticity in morphological characters is attributed to tolerant species; although, in the case of *C. boissieri*, the lack of differences only between plants grown in outdoors and those with intermediate shading (N40) could suggest an intermediate tolerance to shade. Similar trends have been found in other species such as *E. cyclocarpum*, which show the ability to acclimate to heterogeneous light conditions in several traits, including some physiological attributes (Basave-Villalobos et al., 2022).

Some degree of shade tolerance of heliophyte species is a trait that is usually exhibited in the natural environment, due to vegetation dynamics in the developmental stages of a stand; that is, there are species that in early stages usually modulate morphophysiological changes to acclimate to heterogeneous light environments, which are often present in the understory (Endres et al., 2010; Sanches et al., 2017). Leaf area results also evidenced acclimation capacity of *C. boissieri* to the heterogeneous light environment, as leaf area increased as light availability decreased, in contrast to the situation in *P. laevigata*.

A similar behavior to *C. boissieri* has been found in other intermediate successional species such as *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart (Moretti et al., 2019) or *Torreya grandis* Fortune ex Lindl (Tang et al., 2015), but they show tolerance to shade during their juvenile phase. However, there are other species with this same succession dynamics such as *C. trichotoma*, *M. brasiliense* and *Triplaris americana* L. (Firmino et al., 2021), in which leaf area modulation is not always observed, as they produce the same area in different light environments or, on the contrary, leaf area decreases with shading as occurs in *P. dulce* (Basave-Villalobos et al., 2022).

The increase in leaf area is considered a typical acclimation response that plants exhibit to optimize light interception, absorption and processing in shaded environments (Masarovičová et al., 2016), but also, the effectiveness in light absorption is optimized with the increase in photosynthetic pigment concentration. A marked trend of chlorophyll *a* and *b* increase in *C. boissieri* plants at higher shading was found in this study. This effect suggests greater investment to light-capturing antenna complexes, as reported for *C. canjerana* and *Carpotroche brasiliensis* (Raddi) A. Gray (Cerqueira et al., 2018). This increase in the amount of chlorophylls is mainly due to the increase in the amount of chlorophyll *b*, which is a component of the

luz, los niveles bajos de este factor también redujeron significativamente sus tasas de crecimiento (Basave-Villalobos et al., 2022). Finalmente, aunque el efecto del ambiente lumínico sobre la concentración de clorofila de *P. laevigata* fue marginal, la presencia menor de este pigmento en las plantas cultivadas a cielo abierto sugiere posibles daños por fotooxidación. Esta anomalía induce la degradación de clorofilas y otros pigmentos fotosintéticos (Tang et al., 2015).

Por otro lado, la respuesta de *C. boissieri* al ambiente lumínico fue similar a *P. laevigata* en cuanto al crecimiento en altura y diámetro, ya que las plantas se elongaron en los ambientes de sombra a expensas del crecimiento en diámetro. Este comportamiento no es deseable porque puede originar fenotipos esbeltos que, en términos de calidad de planta, son más vulnerables a daños mecánicos en el sitio de plantación (Basave-Villalobos et al., 2020). Igualmente, en esta especie, la asignación de biomasa hacia tejidos aéreos fue mayor cuando la intensidad de sombreado fue más alta, como se reporta para su congénere *Cordia trichotoma* (Vell.) Arráb. ex Steud. (Firmino et al., 2021) y *T. chrysotricha* (Endres et al., 2010); sin embargo, la distribución de biomasa contrastó solo en el mayor nivel de sombra (M60). Lo anterior sugiere que, para *C. boissieri*, la condición de sombra intermedia (M40) no representó una restricción significativa de luz que ameritara alteraciones en sus patrones de asignación de biomasa.

La ausencia de diferencias en crecimiento o en otros atributos funcionales puede asociarse con un grado menor de plasticidad al ambiente lumínico. Por ejemplo, en plantas de *Machaerium brasiliense* Vogel, incluso un nivel de sombreado de 80 % no afectó el crecimiento ni otras variables morfológicas, comparadas con las plantas creciendo a cielo abierto (Firmino et al., 2021). Una plasticidad baja en caracteres morfológicos se atribuye a especies tolerantes; aunque, en el caso de *C. boissieri*, la falta de diferencias solo entre las plantas a cielo abierto con las de sombreado intermedio (M40) podría sugerir una tolerancia intermedia a la sombra. Tendencias similares se han encontrado en otras especies como *E. cyclocarpum*, que muestran capacidad de aclimatación a condiciones heterogéneas de luz en diversos rasgos, incluyendo algunos atributos fisiológicos (Basave-Villalobos et al., 2022).

Un cierto grado de tolerancia a la sombra de especies heliófitas es un rasgo que suele exhibirse en el entorno natural, debido a la dinámica de la vegetación en los estadios de desarrollo de un rodal; es decir, hay especies que en etapas tempranas suelen modular cambios morfofisiológicos para aclimatarse a los ambientes heterogéneos de luz, que a menudo se presentan en el sotobosque (Endres et al., 2010; Sanches et al., 2017). Los resultados de área foliar también evidenciaron

antenna complex, although chlorophyll *a* is also a key component involved in the electron transport chain (dosAnjos et al., 2015).

Conclusions

Prosopis laevigata and *Cordia boissieri* modify their morphology, growth and chlorophyll concentration depending on the light environment in which they grow, which shows acclimatization capacity to heterogeneous light conditions. Although both species perform better in high light levels, *C. boissieri* shows acclimation strategies that suggest an intermediate tolerance to shade, in contrast to *P. laevigata* which confirms to be a light-demanding species. These responses have important implications in the management of the species for reforestation programs because they allow defining the adequate light conditions in the nursery to optimize their growth.

Acknowledgments

The authors thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the scholarship granted to the first author for her Master's studies. The authors also thank for the assistance of the GEMA S. A. de C. V. nursery staff in the establishment and monitoring activities of the experiment.

End of English version

References / Referencias

- Alanís-Rodríguez, E., Jiménez-Pérez, J., González-Tagle, M., Yerena-Yamallel, J. I., Cuellar-Rodríguez, L. G., & Mora-Olivo, A. (2013). Análisis de la vegetación secundaria del matorral espinoso tamaulipeco, México. *Phyton*, 82(2), 185–191. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v4i17.425>
- Alanís-Rodríguez, E., Molina-Guerra, V. M., Jiménez-Pérez, J., Rubio-Camacho, E. A., Mora-Olivo, A., Collantes-Chávez-Costa, A., & Marroquín-Castillo, J. J. (2017). Composition, structure and diversity of a mesquite in Pesquería (Northeastern Mexico). *Revista Chilena de Historia Natural*, 90(1), 4. <https://doi.org/10.1186/s40693-017-0066-1>
- Barnes, J. D., Balaguer, L., Manrique, E., Elvira, S., & Davison, A. W. (1992). A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls *a* and *b* in lichens and higher plants. *Environmental and Experimental Botany*, 32(2), 85–100. [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(92\)90034-Y](https://doi.org/10.1016/0098-8472(92)90034-Y)
- Basave-Villalobos, E., Cetina-Alcalá, V. M., Conde-Martínez, V., López-López, M., Trejo, C., & Ramírez-Herrera, C. (2022). Morpho-physiological responses of two multipurpose species from the tropical dry forest to contrasting light levels: implications for their nursery and field management. *Plants*, 11(8). <https://doi.org/10.3390/plants11081042>
- capacidad de aclimatación de *C. boissieri* al ambiente lumínico heterogéneo, ya que el área foliar incrementó a medida que la disponibilidad de luz disminuyó, a diferencia de lo sucedido en *P. laevigata*.
- Un comportamiento similar a *C. boissieri* se ha encontrado en otras especies de sucesión intermedia como *Cabranea canjerana* (Vell.) Mart (Moretti et al., 2019) Fortune ex Lindl (Tang et al., 2015), pero muestran tolerancia a la sombra durante su fase juvenil. No obstante, hay otras especies con esta misma dinámica de sucesión como *C. trichotoma*, *M. brasiliense* y *Triplaris americana* L. (Firmino et al., 2021), en las que la modulación de área foliar no siempre se observa, ya que producen la misma área en ambientes distintos de luz o, al contrario, el área foliar disminuye con el sombreado como sucede en *P. dulce* (Basave-Villalobos et al., 2022).
- El incremento en el área foliar se considera una respuesta típica de aclimatación que las plantas exhiben para optimizar la intercepción, absorción y procesamiento de luz en ambientes de sombra (Masarovičová et al., 2016), pero también, la efectividad en la absorción de luz se optimiza con el incremento de concentración de pigmentos fotosintéticos. En tal sentido, en este estudio se encontró una tendencia marcada de incremento en clorofila *a* y *b* en las plantas *C. boissieri* a mayor sombreado. Este efecto sugiere mayor inversión a los complejos de antena de captura de luz, tal como se reporta para *C. canjerana* y *Carpotroche brasiliensis* (Raddi) A. Gray (Cerqueira et al., 2018). Este incremento en la cantidad de clorofilas se da principalmente por el aumento en la cantidad de clorofila *b*, la cual es constituyente del complejo de antena, aunque también la clorofila *a* es un componente clave que participa en la cadena de transporte de electrones (dosAnjos et al., 2015).

Conclusiones

Prosopis laevigata y *Cordia boissieri* modifican su morfología, crecimiento y concentración de clorofilas en función del ambiente de luz en el que crecen, lo que manifiesta capacidad de aclimatación a condiciones heterogéneas de luz. Aunque ambas especies se desempeñan mejor en niveles altos de luz, *C. boissieri* muestra estrategias de aclimatación que sugiere una tolerancia intermedia a la sombra, a diferencia de *P. laevigata* que confirma ser una especie demandante de luz. Estas respuestas tienen implicaciones importantes en el manejo de las especies para programas de reforestación porque permiten definir las condiciones adecuadas de luz en vivero para optimizar su crecimiento.

Agradecimientos

Se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada a la primera autora

- Basave Villalobos, E., Cetina Alcalá, V. M., López López, M. Á., Ramírez Herrera, C., Trejo López, C., & Conde Martínez, V. (2020). La poda aérea como práctica cultural en vivero para *Caesalpinea coriaria* (Jacq.) Willd. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 12(63). <https://doi.org/10.29298/rmcf.v12i63.799>
- Basave-Villalobos, E., Cetina-Alcalá, V. M., López-López, M. Á., Trejo, C., Ramírez-Herrera, C., Antúnez, P., & Conde-Martínez, V. (2022a). Light management in tree nurseries to produce *Pithecellobium dulce* for the reforestation of degraded lands in Southern Mexico's tropical dry forests. *Bois et Forêts Des Tropiques*, 351, 3–13. <https://doi.org/10.19182/bft2022.351.a31919>
- Basave-Villalobos, E., Rosales-Mata, S., Sigala-Rodríguez, J. Á., Calixto-Valencia, C. G., & Sarmiento-López, H. (2017). Cambios morfo-fisiológicos de plántulas de *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M. C. Johnst. ante diferentes ambientes de luz en vivero. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 8(44), 112–131. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v8i44.107>
- Bonfil, C., & Trejo, I. (2010). Plant propagation and the ecological restoration of Mexican tropical deciduous forests. *Ecological Restoration*, 28(3), 369–376. <https://doi.org/10.3368/er.28.3.369>
- Cerqueira, A. F., Dalmolin, Â. C., dos Anjos, L., da Silva Ledo, C. A., da Costa Silva, D., & Mielke, M. S. (2018). Photosynthetic plasticity of young plants of *Carpotroche brasiliensis* (Raddi) A. Gray, Achariaceae. *Trees - Structure and Function*, 32(1), 191–202. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1623-6>
- Domínguez-Gómez, T., González-Rodríguez, H., Ramírez-Lozano, R., Estrada-Castillón, E., Cantú-Silva, I., Gómez-Meza, M., Villarreal-Quintanilla, J., Alvarado, M., & Alanís-Flores, G. (2013). Diversidad estructural del matorral espinoso tamaulipeco durante las épocas seca y húmeda. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 4(17), 106–122. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v4i17.425>
- dosAnjos, L., Oliva, M. A., Kuki, K. N., Mielke, M. S., Ventrella, M. C., Galvão, M. F., & Pinto, L. R. M. (2015). Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropical tree species. *Trees - Structure and Function*, 29(1), 247–258. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1110-2>
- Endres, L., Câmara, C. A., Ferreira, V. M., & Silva, J. V. (2010). Morphological and photosynthetic alterations in the Yellow-ipe, *Tabebuia chrysotricha* (Mart. Ex DC.) Standl., under nursery shading and gas exchange after being transferred to full sunlight. *Agroforestry Systems*, 78(3), 287–298. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9235-9>
- Firmino, T. P., de Souza, L. A., Barbeiro, C., Marcílio, T., Romagnolo, M. B., & Pastorini, L. H. (2021). Influence of the light on the morphophysiological responses of native trees species of the semideciduous seasonal forest. *Revista Brasileira de Botânica*, 44(4), 963–976. <https://doi.org/10.1007/s40415-021-00754-4>
- Graciano-Ávila, G., Alanís-Rodríguez, E., Aguirre-Calderón, Ó. A., Rubio-Camacho, E. A., & González-Tagle, M. A. (2018). Estructura y diversidad postincendio en un área del matorral espinoso tamaulipeco. *Polibotánica*, 45, 89–100. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.45.7>
- Grossnickle, C. S., & MacDonald, E. J. (2018). Seedling quality: History, application, and plant attributes. *Forests*, 9(5), 283. <https://doi.org/10.3390/f9050283>
- Kitajima, K. (2007). Seed and seedling ecology. In F. Pugnaire, & F. Valladares (Eds.), *Functional plant ecology* (2nd ed., pp. 549–580). CRC Press/Taylor & Francis Group. <https://doi.org/10.1201/9781420007626.ch18>
- Masarovičová, E., Májeková, M., & Vykouková, I. (2016). Functional traits and plasticity of plants. In M. Pessarakli (Ed.), *Handbook of photosynthesis* (3rd ed., pp. 487–505). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781315372136-28>
- Mata-Balderas, J. M., Cavada-Prado, K. A., Sarmiento-Muñoz, T. I., & González-Rodríguez, H. (2022). Monitoreo de la supervivencia de una reforestación con especies nativas del matorral espinoso tamaulipeco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 13(71), 28–52. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v13i71.1229>
- Mora-Donjuán, C. A., Alanís-Rodríguez, E., Jiménez-Pérez, J., González-Tagle, M., Yerena-Yamallel, J. I., & Cuellar-Rodríguez, L. G. (2013). Estructura, composición florística y diversidad del matorral espinoso tamaulipeco, México. *Ecología Aplicada*, 12(1), 29–34. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=34129467004>
- Moretti, A. P., Olguin, F. Y., Pinazo, M. A., Gortari, F., Vera Bahima, J., & Graciano, C. (2019). Supervivencia y crecimiento de un árbol nativo maderable bajo diferentes coberturas de dosel en el Bosque Atlántico, Misiones, Argentina. *Ecología Austral*, 29(1), 099–111. <https://doi.org/10.25260/ea.19.29.1.0.779>
- Nagashima, H., & Hikosaka, K. (2011). Plants in a crowded stand regulate their height growth so as to maintain similar heights to neighbours even when they have potential advantages in height growth. *Annals of Botany*, 108(1), 207–214. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr109>
- Olguin, F. Y., Moretti, A. P., Pinazo, M., Gortari, F., Vera Bahima, J., & Graciano, C. (2020). Morphological and physiological plasticity in seedlings of *Araucaria angustifolia* and *Cabralea canjerana* is related to plant establishment performance in the rainforest. *Forest Ecology and Management*, 460. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117867>
- Pequeño-Ledezma, M., Alanís-Rodríguez, E., Jiménez-Pérez, J., González-Tagle, M., Yerena-Yamallel, J. I., Cuellar-Rodríguez, L. G., & Mora-Olivo, A. (2012). Análisis de la restauración pasiva post-pecuaria en el matorral espinoso tamaulipeco del noreste de México.

Fin de la versión en español

- Ciencia UAT*, 24(2), 48–53. <http://www.redalyc.org/pdf/4419/441942928007.pdf>
- Piña, M., & Arboleda, M. E. (2010). Efecto de dos ambientes lumínicos en el crecimiento inicial y calidad de plantas de *Crescentia cujete*. *BioAgro*, 22(1), 61–66. <https://www.redalyc.org/exportarcita.oa?id=85716706008>
- Quiñones Gutiérrez, A., González Ontiveros, V., Chávez Pérez, J. R., Vargas Martínez, A., & Barrientos Díaz, F. (2013). Evaluación de inoculantes promotores de crecimiento en la producción de plantas de mezquite [*Prosopis laevigata* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) MC Johnst.] en Durango. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 4(20), 42–80. <https://www.scielo.org.mx/pdf/remcf/v4n20/v4n20a7.pdf>
- Riikonen, J., & Luoranen, J. (2018). Seedling production and the field performance of seedlings. *Forests*, 9(12), 740. <https://doi.org/10.3390/f9120740>
- Ríos-Saucedo, J. C., Rivera-González, M., Valenzuela-Núñez, L. M., Trucíos-Caciano, R., & Rosales-Serna, R. (2012). Diagnóstico de las reforestaciones de mezquite y métodos para incrementar su sobrevivencia en Durango, México. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*, 11(2), 63–67. http://chapingo.mx/revistas/zonas_aridas/contenido.php?id_articulo=1388
- Rodríguez-Sauceda, E. N., Rojo-Martínez, G. E., Ramírez-Valverde, B., Martínez Ruiz, R., Cong-Hermida, M. de la C., Medina-Torres, S. M., & Piña-Ruiz, H. H. (2014). Análisis técnico del árbol del mezquite (*Prosopis laevigata* Humb. & Bonpl. ex Willd.) en México. *Ra Ximhai*, 10(3), 173–193. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=46131111013>
- Sanches, M. C., Marzinek, J., Bragiola, N. G., & Terra Nascimento, A. R. (2017). Morpho-physiological responses in *Cedrela fissilis* Vell. submitted to changes in natural light conditions: implications for biomass accumulation. *Trees - Structure and Function*, 31(1), 215–227. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1474-6>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Stamps, R. H. (2009). Use of colored shade netting in horticulture. *HortScience*, 44(2), 239–241. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.44.2.239>
- Tang, H., Hu, Y. Y., Yu, W. W., Song, L. L., & Wu, J. S. (2015). Growth, photosynthetic and physiological responses of *Torreya grandis* seedlings to varied light environments. *Trees - Structure and Function*, 29(4), 1011–1022. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1180-9>
- Valladares, F., Aranda, I., & Sánchez-Gómez, D. (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. In F. Valladares (Ed.), *Ecología de bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 335–369). Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/libro?codigo=857689>
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Wellburn, A. R. (1994). The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, 144(3), 307–313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
- Wyka, T., Robakowski, P., & Zytkowski, R. (2007). Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance. *Tree Physiology*, 27(9), 1293–1306. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.9.1293>