

158
2 ef



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**CARACTERIZACION DEL MICROCLIMA LUMINICO Y SUS
EFECTOS EN EL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO
DE UNA PALMA TROPICAL**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

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



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

AGRADECIMIENTOS

I. INTRODUCCION	1
II. ANTECEDENTES	4
Diferentes técnicas para medir luz en el campo	
- Biológica	5
- Fotoquímica	6
- Sensores	8
- Fotografías Hemisféricas	14
Formación de claros, su importancia en los cambios luminicos y su influencia en la dinámica de pobla- ciones vegetales	28
Descripción del comportamiento reproductivo en algu- nas especies tropicales	31
Importancia del componente luminoso en la demografía de algunas especies tropicales	35
Relación entre la luz y la capacidad fotosintética, estimada a partir de la cantidad de nitrógeno foliar	39
III. OBJETIVOS	46
IV. METODOLOGIA	
Descripción de la zona de estudio	47
Descripción de la especie estudiada	51
Sitio de estudio	51
Elección de los individuos de estudio	52
Metodología y trabajo de campo	54
Determinación de nitrógeno foliar en <u>Astrocaryum mexicanum</u>	60
Análisis estadístico	62
V. RESULTADOS Y DISCUSION	
Caracterización del microclima luminoso	63
Comparación del ambiente luminoso que presentan las palmas de selva madura y selva perturbada	66
Importancia de la luz en el crecimiento de <u>Astrocaryum mexicanum</u>	72

La importancia de la incidencia de luz directa sobre <u>Astrocarvum mexicanum</u>	77
Importancia de los procesos de regeneración natural en la disponibilidad de luz para <u>Astrocarvum mexicanum</u> ..	81
Importancia de la luz en la fecundidad de <u>Astrocarvum mexicanum</u>	84
El nitrógeno foliar, como estimador de la capacidad fotosintética y su relación con la cantidad de luz en <u>Astrocarvum mexicanum</u>	95
VI. CONCLUSIONES	99
VII. BIBLIOGRAFIA	100

INTRODUCCION

El presente trabajo es la continuación de un proyecto general iniciado en 1975, en el Departamento de Botánica (IBUNAM), bajo la dirección del Dr. José Sarukhán K., el cual ha tenido como finalidad principal, conocer los mecanismos que regulan las poblaciones de árboles en México. Para llevar a cabo dicho proyecto, se eligieron tres comunidades localizadas en los estados de Veracruz, Jalisco y Estado de México, respectivamente.

1) Estación de biología tropical " Los Tuxtlas ". El tipo de vegetación que predomina en ésta zona es de selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X., 1963).

2) Estación de Biología " Chamela ". Predomina el tipo de vegetación de selva baja caducifolia (Miranda y Hernández-X., 1963).

3) Parque Nacional " Zoquiapan ". localizado en las cercanías del volcán Iztaccihuatl. El tipo de vegetación que predomina es " Bosque de Pino ". En esta comunidad se han estudiado en particular individuos de Pinus hartwegii.

Como se puede apreciar, cada una de las zonas elegidas representan comunidades vegetales que difieren sustancialmente en cuanto a la estructura y composición de especies que las contienen, así como al clima que predomina en cada una de ellas.

La gran cantidad de estudios que se ha venido haciendo en cada una de estas comunidades, ha aportado, en un principio, información muy valiosa acerca de la sobrevivencia, mortalidad, crecimiento y reproducción de algunas especies arbóreas mexicanas.

A continuación, se mencionan algunos de los trabajos que han sido realizados en cada una de las tres comunidades citadas anteriormente.

1) Zoquiapan

Franco, M., 1979 (Pinnus hartwegii)
Arriaga-Cabrera, L., 1982 (Pinnus hartwegii)

2) Chamela

Solis, J. A., 1980 (Fam. Leguminosae)
Pérez, A. (En preparación) (Cordia)

3) Los Tuxtlas

Piñero, Sarukhán y González, 1977 (A. mexicanum)
Córdoba, 1979 (N. ambigens)
Mendoza, 1981 (A. mexicanum)
Piñero y Sarukhán, 1982 (A. mexicanum)
Piñero, Sarukhán y Alberdi, 1982 (A. mexicanum)
Sarukhán, Martínez-Ramos y Piñero, 1984 (A. mexicanum)
Oyama, 1984, 1987 (Ch. tepejilote)
Núñez-Farfán, 1985 (H. appendiculatus)
Palomeque, 1988 (O. oleifera)
Martínez-Ramos, Sarukhán y Piñero, 1988 (A. mexicanum),
entre otros.

El trabajo que a continuación presentamos, se llevó a cabo en la estación de biología tropical " Los Tuxtlas ", con la palma Astrocarvum mexicanum. Los estudios demográficos llevados a cabo con esta palma, han mostrado que el crecimiento, la sobrevivencia, así como la reproducción se ven modificados cuando las palmas habitan en zonas donde la incidencia de luz es mayor (Martínez-Ramos, Sarukhán y Piñero, 1988). Estas zonas corresponden a lugares donde se ha presentado una perturbación natural debido a la caída de un árbol, el cual deja un hueco en el dosel vegetal superior (claro) y permite la incidencia de altas intensidades de luz para las especies en general.

Se ha sugerido que en A. mexicanum, la producción de frutos se incrementa cuando la incidencia de luz es mayor (Piñero y Sarukhán, 1982; Sarukhán, Martínez-Ramos y Piñero, 1984).

Asimismo, palmas maduras que no han registrado eventos reproductivos ven favorecido este proceso, al parecer, con el aumento en la cantidad de luz (Sarukhán, et al., 1984).

Por lo anterior, este trabajo tiene como finalidad evaluar si existe alguna relación entre la reproducción y la cantidad de luz que reciben las palmas (estimada a partir de fotografías hemisféricas) que habitan en selva madura (palmas reproductivas y palmas no reproductivas) y en selva perturbada. Encontrar algún tipo de relación entre la luz y la reproducción en la palma Astrocaryum mexicanum, permitirá complementar y posiblemente confirmar algunas de las suposiciones que se tienen acerca de la importancia de la luz en su reproducción.

ANTECEDENTES

Las selvas tropicales constituyen uno de los ecosistemas terrestres con la más alta diversidad biológica y genética (Hubell y Foster, 1983). Esta diversidad ofrece un gran potencial de recursos utilizables para el hombre, si bien desafortunadamente, es uno de los sistemas naturales con mayor índice de devastación y en peligro de desaparecer (Lot-Helgueras, 1976). En este sentido, al paso del tiempo, la riqueza de especies con que cuentan estas selvas disminuirá paulatinamente. Por lo tanto, es de vital importancia conservarlas, haciendo un uso y manejo adecuado de las mismas con el fin de explotar racionalmente sus recursos, cuidando de no alterar la dinámica que mantiene su integridad.

Entre los pasos que deben llevarse a cabo para lograr que los planteamientos expuestos sean llevados a cabo, se encuentra la obtención de información sobre la biología de las especies. Supuestamente, el conocer la biología de las especies vegetales, así como el significado ecológico de diversos factores que interactúan con las plantas, dará la pauta necesaria para entender los procesos que mantienen la estructura y dinámica de las selvas.

Por otro lado, el significado ecológico de diversos factores bióticos (competencia, herbivoría, mutualismo etc.) y abióticos (luz, temperatura, humedad, nutrimentos etc.) ha recibido especial atención en los últimos años dentro de comunidades vegetales. Se ha vislumbrado que el papel que juegan estos factores en diversos procesos tales como la germinación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984), la fotosíntesis (Gulmon y Chu,

1981; Field y Mooney, 1986), el crecimiento (Martínez-Ramos, 1985), la sobrevivencia y la reproducción (Sarukhán, 1980; Piñero y Sarukhán, 1982; Piñero, Sarukhán y Alberdi, 1982), pueden representar importantes aumentos ó decrementos en la adecuación de las plantas.

Dada la importancia que puede representar la luz en los procesos biológicos de las plantas, se han desarrollado diversas técnicas para tratar de caracterizar el ambiente lumínico que se presenta en diversas comunidades vegetales.

Desde sus inicios, los estudios sobre luz han manejado cuatro técnicas principalmente, las cuales se mencionan a continuación.

- 1) Biológicas
- 2) Fotoquímica
- 3) Sensores fotoeléctricos
- 4) Fotografías hemisféricas

Biológica

Esta técnica fue utilizada por primera vez a principios de la década de los sesentas por Hopkins (1961), quien utilizó el alga unicelular Chlorella vulgaris como un fitómetro. Se escogió este método por tres razones principales: 1) el alga puede crecer en cultivos puros bajo condiciones controladas si la composición química del medio es conocida. 2) el alga puede crecer en frascos, protegida de parásitos y predadores 3) se puede determinar el efecto de factores externos en la tasa de crecimiento de Chlorella. En particular Myers (1946, en Hopkins 1961), mostró que el crecimiento del alga sigue el mismo

comportamiento de una curva típica de saturación de luz.

Finalmente, Hopkins (op. cit.). encontró que al obtener la diferencia entre la concentración inicial y final de células de Chlorella, en cada uno de los lotes experimentales, se puede conocer el crecimiento del alga en diferentes condiciones ambientales. En este sentido, si la tasa de crecimiento del alga fué mayor en un sitio que en otro, revela que la mayor incidencia de luz para sitios estructuralmente distintos se presentó donde el alga creció con mayor rapidez y por ende produjo mayor cantidad de biomasa.

La relevancia de esta técnica radica en que, a través del conocimiento de la tasa de crecimiento de un organismo vivo, el cual responde a fluctuaciones en la disponibilidad de luz, es posible estimar la variación de este factor en sitios estructuralmente distintos. Asimismo, desde el punto de vista práctico, el trabajo en el campo se reduce con la utilización de ésta técnica. Sin embargo, la estimación de los registros de luz no se obtienen directamente, lo cual puede resultar en una fuente de error que altera los valores reales.

Fotoquímica

Varios autores, entre los que destacan Atkins y Poole (1930), Dore (1958) y Friend (1961), desarrollaron diversas técnicas fotoquímicas para determinar la composición espectral de la luz en zonas naturales. Esta técnica, según Friend (1961) consiste, en términos generales, en lo siguiente. Se utilizan diversos compuestos químicos que reaccionan al contacto con la luz, entre los que destacan el antraceno, yoduro de potasio y oxalo uranil.

Estas sustancias son rociadas sobre unas bandas de papel sepia. Se colocan dentro de una caja de petri alrededor de 15 bandas en pila. Las bandas son cubiertas por un círculo de color negro, dejando un orificio en la parte central, en donde se encuentran apiladas las bandas de papel y por donde incide la luz. La caja de petri se cierra y se expone al sol en condiciones naturales. Normalmente el tiempo de exposición va desde 24 a 48 hrs.; sin embargo, depende mucho del tipo de experimento que se tenga en mente.

Después de la exposición al sol, las cajas de petri son llevadas al laboratorio. Las cajas se abren, dejando expuestas las bandas de papel fotoquímico, las cuales son rociadas inmediatamente con vapor de amonio. El vapor de amonio reacciona con la sustancia fotosensible, virando de color el papel, adquiriendo un tono brillante el número de bandas de papel que fueron alcanzadas por la intensidad de luz.

Una vez obtenidos los registros de luz en el campo, es necesario realizar una calibración para conocer la intensidad de luz que se registró en el papel fotoquímico. La calibración consiste en elaborar otra serie de dispositivos fotoquímicos, los cuales se exponen por separado a una intensidad de luz conocida previamente. Para realizar esta calibración es necesario el uso de una fuente de luz espectral, normalmente a intensidades dentro del rango de luz visible (400-700 nm). De esta manera, se comparan los valores de luz registrados en el campo, con los valores de luz registrados en el espectro de absorción de las bandas de papel fotoquímico calibradas en laboratorio. Cabe aclarar que, para ambos registros de luz, el papel fotoquímico se

trabaja bajo las mismas condiciones metodológicas.

Este método es muy práctico, de fácil manejo en el campo, así como también es relativamente económico. Presenta ciertas desventajas en cuanto a la precisión de la longitud de onda registrada, así como una mayor sensibilidad en ciertas longitudes de onda que en otras. Puede registrar con precisión, longitudes de onda dentro del azul (410 nm), pero disminuir su rendimiento en rojo (700 nm) y tal vez ni siquiera registrar intensidades de luz muy débiles o fuera del espectro de luz visible (400 nm - 700 nm). Esta técnica puede resultar muy útil, cuando se requieran obtener registros muy generales en el campo.

Sensores

Existen diversos tipos de sensores, así como diversos aparatos que registran la intensidad de luz captada por los sensores. Por lo general, un sensor de luz se puede definir como un instrumento capaz de captar las intensidades de luz dentro y fuera del espectro de luz visible (Unwin, 1980).

A continuación, se presentan algunos de los aparatos más utilizados para medir luz en diversos ambientes naturales (ver Unwin, 1980).

Pirheliómetro. - Mide radiaciones de onda corta (solares), pero a un cierto ángulo específico u normal, con la deficiencia de no registrar radiación difusa.

Pyradiómetro. - Mide el total de longitud de onda corta y larga, pero su precisión no es muy buena.

Pyrgómetros. - Mide únicamente radiación de onda larga.

Radiómetros. - Miden la diferencia entre el total de luz de

longitud de onda larga y corta recibida directamente en una superficie, así como el total de luz de longitud de onda corta y larga reflejada o difusa.

Fotómetro.- Es sensible a intensidades de luz dentro del espectro de absorción (400 nm - 700 nm), excluyendo el ultravioleta y el infrarrojo.

Piranómetro o Solarímetro.- Este aparato mide radiación solar total, ya sea difusa o directa, recibida en una superficie horizontal, dentro del rango de luz visible. Estos instrumentos, debido a que miden la radiación solar dependiendo del ángulo de incidencia, se encuentran usualmente cubiertos por una cúpula de vidrio hemisférica.

Celdillas fotoeléctricas de selenio.- Responden de manera semejante a un solarímetro, ajustándose tal vez con mayor precisión al espectro de luz fotosintéticamente activa.

Galvanómetro.- Mide intensidades de corriente eléctrica muy bajas. Este aparato se utiliza en conjunto con una celdilla fotoeléctrica que funciona como sensor (Victor Barradas com. per.).

Por otro lado, se han tratado de construir espectrofotómetros portátiles utilizando filtros de interferencia, capaces de tener un uso práctico en el campo (Federer y Tanner, 1966). La utilización de estos aparatos hasta hace algunos no era popular en el ámbito científico, debido a que los registros de luz se realizaban a intervalos de tiempo muy largos. Actualmente, los espectrofotómetros registran fluctuaciones de luz a intervalos de tiempo menores de 1 segundo (Chazdon, 1988). Asimismo tienen la capacidad de integrar el total de registros de luz acumulados en

un día y analizarlos. Es posible que la única restricción de este tipo de aparatos, es que se necesitan varios de ellos para medir la variación espacial de la luz.

La fuente de error más importante dentro de la aplicación de los fotoreceptores mencionados, se encuentra en la carencia de sensibilidad espectral de los sensores. Algunos pueden ser sensibles a cualquier longitud de onda y otros únicamente a longitudes de onda específica. Si la luz registrada tiene una amplitud espectral muy heterogénea (luz que ha sido modificada por reflexión selectiva o transmisión), es muy posible que ésta pueda ser medida con ciertos errores (Unwin 1980). Otra desventaja del uso de sensores, la representa la calibración continua de los mismos. Este requisito los hace poco prácticos en el campo, ya que se requieren revisiones a intervalos de tiempo corto, lo cual podría repercutir en que la luz se registrara a diferentes tiempos. Asimismo, si se quiere determinar la variación espacial de la luz en un tiempo dado, es necesario contar con un número más o menos grande de sensores, lo cual implica un alto costo. También debe ponderarse que la sensibilidad de los sensores disminuye a intensidades de luz baja (Woodward y Yaqub, 1979). Por último, cabe señalar que actualmente muchos de los problemas expuestos anteriormente acerca de registrar luz en tres dimensiones, han sido reducidos significativamente con el uso de espectrofotómetros y espectroradiómetros muy sofisticados (Cuadro 1), (Chazdon, 1988; Vázquez-Yanes, com. pers.).

Existen diversos estudios que han utilizado sensores para caracterizar el componente lumínico en diversas comunidades

CUADRO 1. Categorías de radiación, sus efectos en procesos fisiológicos, instrumentos requeridos para medir y unidades de medida (Tomado de Chardon, 1980).

Categoría de radiación	Proceso afectado	Long. onda	Instrumento	Unidades
Radiación total	Balance de energía	0.3-80 μm	Radiómetro	Energía (J).
Radiación neta	Balance de energía	0.3-80 μm	Radiómetro	Flujo de radianes (W)
Radiación total de onda corta	Balance de energía, transpiración, temperatura de la hoja.	0.3-4 μm	Pirómetro	Densidad del flujo de radianes ó irradiación ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ó W m^{-2})
Radiación fotosintéticamente activa (PAR)	Fotosíntesis	0.4-0.7 μm	Sensor de quanta	Densidad del flujo de fotones ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$).
			Espectroradiómetro	Densidad del flujo de energía ó irradiación (W m^{-2})
Rojo:Rojo lejano	Germinación de semillas, fotoperíodo, fotoarrogénesis.	Quanta 658-662 nm. quanta 728-732 nm.	Espectroradiómetro	Dimensionales
Luz azul	Fototropismo, movimientos estomáticos, movimientos de la hoja	425-490 nm	Espectroradiómetro	Densidad del flujo de quantas ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

vegetales. Ashton, (1958); Monsi y Saeki, (en Evans, Whitmore y Wong, 1960); Evans, Whitmore y Wong (1960); Evans (1969) son de los primeros investigadores en tratar de caracterizar el ambiente lumínico en zonas tropicales. Monsi y Saeki (op cit.), trataron de evaluar los patrones de luz que inciden en el dosel de un bosque tropical. Evans (1969) midió la intensidad de luz que incide en el sotobosque de una selva en Singapur y Nigeria. Ashton (1958), realizó mediciones de luz con un fotómetro a diferentes alturas en una selva brasileña. No se encontraron diferencias entre los intervalos de altura debido a las limitaciones del aparato, ya que éste registraba preferencialmente intensidades de luz directa, las cuales corresponderían a las intensidades de luz más altas.

Por otro lado, Yoda (1974) realizó uno de los trabajos más integrativos y de mayor valor respecto al componente lumínico en zonas tropicales, el cual resulta un clásico en el contexto ecológico. Midió la distribución tridimensional (en sentido vertical, horizontal y a diferentes tiempos) de luz en un bosque tropical al oeste de Malasia. Encontró que la luz decae exponencialmente a medida que ésta atraviesa el dosel vegetal en dirección al sotobosque. Asimismo, encontró que la luz que incide verticalmente, es más homogénea a medida que se avanza en altura. Finalmente, registró que la distribución de luz en sentido horizontal en la selva, presentó una variación significativamente diferente tanto espacial como temporalmente.

Tinoco y Vázquez-Yanes (1983), en la selva de Los Tuxtlas, Ver., registraron intensidades de luz con un fotómetro en dos diferentes poblaciones de Piper hispidum que habitan en sol y

sombra. Ellos encontraron que, individuos con mayor disponibilidad de produjeron mayor cantidad de frutos. En cambio, individuos con baja incidencia de luz sobre sus copas, produjeron menor cantidad de frutos. En esta última condición ambiental, los pocos frutos producidos, en su mayoría fueron abortados.

Coombe (1957), trabajando en bosques deciduos de Quercus sp., encontró que, al pasar la luz a través del dosel vegetal, se altera su composición espectral. Por lo tanto, la cantidad de luz que reciben las plantas de estratos más bajos, puede diferir en calidad, pudiendo repercutir en las funciones que éstas realizan.

Hutchinson y Matt (1977), registraron valores de luz en un bosque deciduo de Liriodendron tulipifera y encontraron que la luz fotosintéticamente activa no presenta una distribución normal a lo largo del bosque, de manera que fluctúa tanto en el espacio como en el tiempo.

Como se ha mencionado, el uso de sensores representa ciertos problemas prácticos en el campo respecto a su calibración. Sin embargo, ésta técnica ha contribuido favorablemente para que muchos de los estudios sobre luz que se conocen actualmente, hayan derivado información muy valiosa sobre el conocimiento de este factor en las diferentes comunidades vegetales.

Fotografías hemisféricas

La técnica de fotografías hemisféricas se ha utilizado para realizar estudios de auroras boreales (Elvey y Stoffregen, 1957; 1958, en Anderson, 1964b); Diseños de construcción (Benford, 1943; Tonne, 1958; en Anderson, 1964a; Balceras, 1966) y estudios en comunidades vegetales (Coombe, 1957; Evans y Coombe, 1959; Evans, et al., 1960; Evans, 1969; Pops y Lloyd, 1975) entre otros.

La técnica de fotografías hemisféricas se utiliza en comunidades vegetales para tratar de evaluar la cantidad de luz que incide a través del dosel vegetal superior. Su uso provee potencialmente una gran información acerca de la variación temporal y espacial del recurso por debajo del dosel vegetal (Anderson, 1964b).

La utilización de esta técnica para estimar la cantidad de luz en un sitio dado, tiene como antecedente el conocimiento que se tiene del movimiento que la tierra realiza tanto en un día (movimiento de rotación), como a lo largo de un año (movimiento de traslación), siguiendo una órbita elíptica alrededor del sol. En general, ambos movimientos producen una variación permanente de las zonas orientadas al sol (García, 1983).

Debido a que el eje de rotación de la tierra no es perpendicular al plano de la trayectoria a lo largo de la órbita (inclinación fija con un ángulo de $23^{\circ} 27'$), la parte iluminada del planeta no solo cambia en un día, sino también a lo largo de un año. Del movimiento de rotación, se origina el día y la noche, mientras que del movimiento de traslación se originan las estaciones. De éste último, se derivan diversas facetas que la

tierra presenta a lo largo de un año, las cuales se presentan debido a las diferentes posiciones que la tierra guarda respecto al sol a lo largo de un año. Lo anterior, hace referencia a los equinoccios y solsticios (Fig. 1) (Pianka, 1978).

Los equinoccios ocurren dos veces al año (23 de septiembre y 21 de marzo) (García, 1983). En estas fechas los rayos solares caen verticales sobre el Ecuador y con un ángulo de incidencia igual a su latitud en otros puntos de la tierra. En ambas fechas, el día es de la misma duración que la noche.

Los solsticios ocurren por igual dos veces al año (21 de junio y 21 de diciembre). El 21 de junio los rayos solares caen verticales en el Trópico de Cáncer. En esta fecha los rayos solares caen en los diferentes paralelos del Hemisferio Norte con una inclinación igual a su latitud menos $23^{\circ} 27'$. Por el contrario, en el Hemisferio sur los paralelos reciben los rayos con una inclinación igual a su latitud más $23^{\circ} 27'$, dejando de recibirlos zonas que se encuentran situadas al sur del Círculo Polar Antártico (Pianka, 1978; García, 1983).

Para el 21 de diciembre los rayos solares caen verticales sobre el Trópico de Capricornio. En esta fecha los rayos caen sobre los paralelos del Hemisferio Norte con una inclinación igual a su latitud más $23^{\circ} 27'$. Las zonas que se encuentran situadas al norte del Círculo Polar Ártico, no reciben luz. En el Hemisferio Sur, los paralelos reciben los rayos solares con una inclinación igual a su latitud menos $23^{\circ} 27'$. En los solsticios se presenta la mayor diferencia entre el día y la noche.

Por lo anterior, debido a la redondez de la tierra y al movimiento de la misma respecto al sol, el ángulo de incidencia

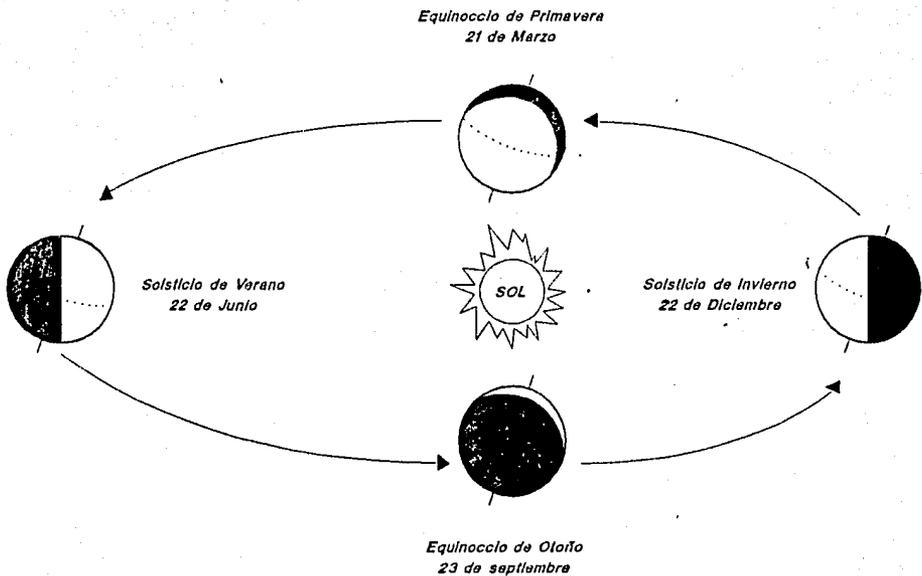


FIGURA 1. Movimiento de la tierra en su órbita elíptica alrededor del sol. Se observa la posición de la tierra respecto al sol en los equinoccios y solsticios (Tomado de Pianka, 1978).

de los rayos no es el mismo en todos los lugares del planeta (Balderas, 1986). Las regiones de la tierra donde el ángulo de incidencia de los rayos es menor (zona intertropical), la cantidad de calor es mayor debido a que los rayos inciden en un área menor. Las regiones de la tierra donde el ángulo de incidencia es mayor, es decir nunca caen verticales los rayos sobre algún paralelo (zona extratropical), producen un menor calentamiento sobre las zonas afectadas, debido a que el área en que inciden es mayor.

El que los movimientos de la tierra sean sistemáticos en cualquier día ó año, permite conocer la trayectoria que sigue el sol en diferentes épocas del año para latitudes particulares. Así, es posible determinar la trayectoria del sol y adecuarla para diversos fines.

La utilización de la técnica de fotografías hemisféricas, consiste en obtener una fotografía con una lente de pescado (fish eye lens), de 180 grados de amplitud de campo, en dirección al dosel superior de una comunidad vegetal. Posteriormente se tiene una impresión en papel de la zona fotografiada. Esta fotografía usualmente mide 9 x 12 cms (tamaño postal), la cual presenta dos tonos contrastantes (blanco y negro).

En esta proyección, el zenith está dado por el punto central centro de la circunferencia, es decir, el punto más alto en el dosel vegetal (Figuras 2 y 2a).

Con la ayuda de un análisis computarizado, desarrollado por Chazdon y Field (1987), se analizan individualmente las fotografías. Cada una de las impresiones se digitaliza por medio de un lector óptico y se almacena en la memoria de una



FIGURA 2. Fotografía hemisférica que muestra una zona de la selva de " Los Tuxtlas " en Veracruz. El centro de la circunferencia representa el zenith. Los bordes de la misma, representan los horizontes del área fotografiada.

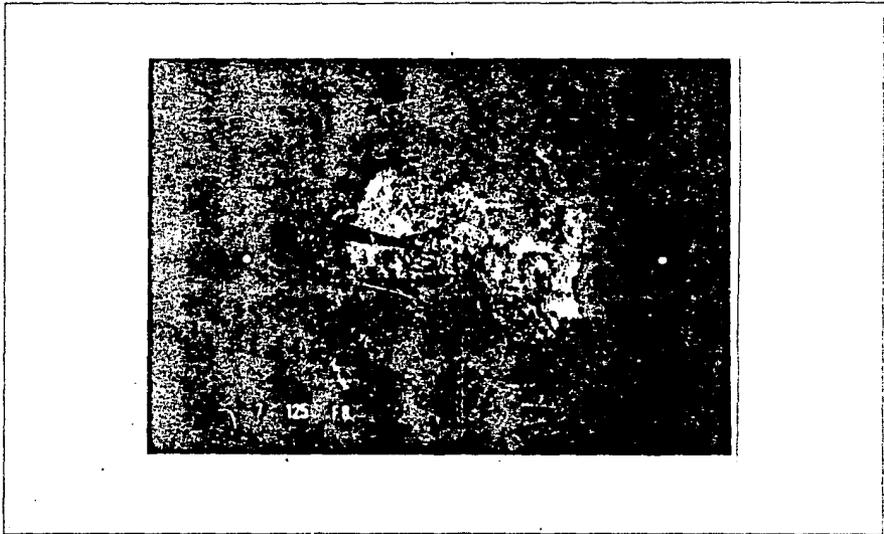


FIGURA 2(a). Fotografía hemisférica que muestra otra zona de la selva de " Los Tuxtlas " en Veracruz. El centro de la circunferencia representa el zenith. Los bordes de la misma, representan los horizontes del área fotografiada.

microcomputadora Apple Machintosh. El programa estima la cantidad de luz fotosintéticamente activa a partir de dos factores :

ISF : Factor indirecto del sitio

DSF : Factor directo del sitio

El ISF, está dado por la cantidad de luz difusa del sitio que es reflejada del cielo, como función de la dirección del azimuth y elevación del ángulo de incidencia de los rayos de luz (Fig. 3). Dentro del programa, se presupone que la luz normal reflejada es la misma para cualesquier sitio en zonas que se encuentran totalmente nubladas. Por lo tanto, se asume que la luz no es alterada o reflejada por el follaje.

El DSF, está definido como la integración del total de rayos de luz directa que inciden en determinada zona, a partir de conocer el recorrido diario del sol, para un determinado mes y una latitud dada (Fig. 3). Ambos factores constituyen la radiación fotosintéticamente activa (Photon Flux Density; PFD).

El programa de computación se inicia cuando el lector óptico, digitaliza automáticamente, de la impresora a la memoria de la computadora, punto por punto de la fotografía con un rango de precisión de 0.7 a 11.3 puntos / mm (para imágenes de un tamaño aproximado de 20 a 25 cms de diámetro). La velocidad del lector óptico depende del tamaño de la impresión y de la densidad del punto que se elija. Una vez terminada la digitalización, la copia de la fotografía original permanece en la memoria de la computadora. Esta copia está representada por puntos blancos y negros. Los puntos blancos representan los orificios por donde penetra la luz, mientras que los puntos negros representan las

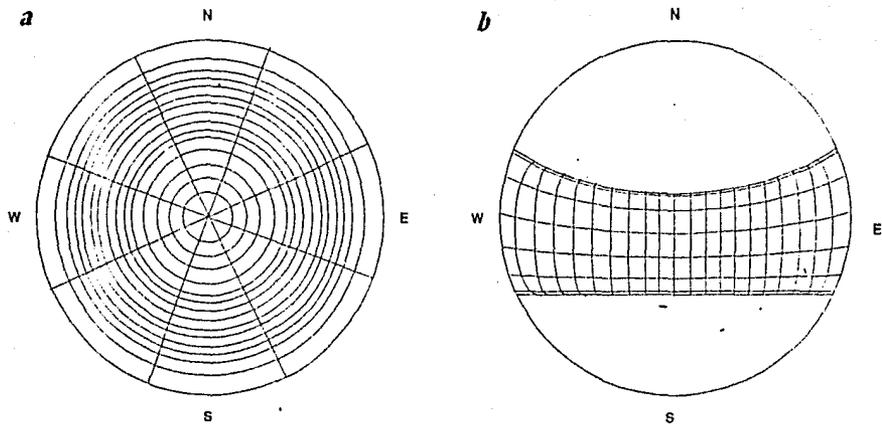


FIGURA 3. Imágenes que son utilizadas para estimar la distribución de luz en el cielo. *a*) Luz difusa estimada a partir de la orientación y elevación del ángulo de incidencia. *b*) Luz directa del sol a partir de una trayectoria solar definida para una latitud y mes dado, a lo largo de un día (Tomado de Rich, en prensa)

ramas ó el follaje de las plantas por donde no incide la luz.

Existen dos versiones centro del programa: una que tiene como función resaltar los puntos y darles brillo (mapa de contraste), y otra para representar los puntos que no son claros en la fotografía dándoles un tono adecuado (blanco o negro). Este comando recibe el nombre de filtro de imágenes.

En cada fotografía se marcan los 4 puntos cardinales, (N, S, E, y W), utilizando como referencia un diodo de luz roja, que se coloca previamente en el dispositivo fotográfico, aproximadamente a 9 grados del centro focal de la lente de pescado. Este diodo es visible como un punto blanco en la imagen hemisférica, resaltando en el fondo negro que rodea a la impresión.

El programa estima cuatro variables de luz que son: a) la proporción de luz directa (WCO); b) la luz fotosintéticamente activa disponible (PFD); c) la luz fotosintéticamente activa directa (MF); y d) la predicción de luz fotosintéticamente activa para diferentes épocas del año (PPFD).

La WCO se estima multiplicando el número de puntos abiertos (blancos) presentes en la fotografía por los factores de corrección del ángulo de incidencia de los rayos de luz. El valor obtenido, se divide por el total de puntos posibles en un cielo que no presenta obstrucción alguna. La proporción de luz directa es una estimación del "factor difuso del sitio", mencionado por Anderson (1964a).

El cálculo de la PFD involucra tres factores que consisten en: a) la distribución espacial de la intensidad de luz; b) la distribución espacial de las estructuras que absorben luz; y c) la absorbancia, reflejancia y transmitancia de las estructuras

que absorben luz. Para simplificar el análisis, se da por hecho que la radiación difusa del cielo es isotrópica, es decir, que esta misma no es transmitida ó reflejada por el follaje (Chazdon y Field, 1987). Así, el programa determina la intensidad de la radiación difusa por el tamaño y la posición de las aberturas en la fotografía respecto a un plano de referencia, comparándolo con la brillantez en un cielo sin obstrucción (Fig. 3a). La radiación difusa, a su vez, se integra con la distribución de luz directa del sitio.

La luz fotosintéticamente activa directa (MF), se estima calculando en un plano normal la frecuencia de rayos directos en un cielo sin obstruir, comparándolo con la distribución de las obstrucciones presentes en la imagen digitalizada, es decir, la fotografía que se imprimió y que ahora está configurada en la computadora. Asimismo, este valor se compara para diversas trayectorias solares (solar tracks). La trayectoria solar consiste en elaborar una secuencia del paso del sol en determinada época del año para una latitud dada (Fig. 3b). Esta trayectoria solar se calcula corrigiendo la declinación solar y la latitud de cualesquier sitio, a partir de las ecuaciones de elevación solar y azimuth (punto cardinal) localizadas en tablas (List 1971, citado en Chazdon y Field, 1987).

Por otro lado, cada punto anotado como abierto a lo largo de una trayectoria solar definida, representa un rayo directo potencial. El programa registra el incremento de rayos directos cada dos minutos, corrigiendo el coseno del ángulo de incidencia de los mismos. Esta corrección es muy importante puesto que se conoce que la incidencia de luz directa a través del follaje,

está en función del coseno del ángulo de incidencia de los mismos (Bonhome y Chartier, 1972).

La predicción de luz fotosintéticamente activa (PPFD), se estima calculando diversas trayectorias solares para 5 declinaciones solares que a continuación se mencionan: - 22.5 grados (22 de diciembre), -11.75 grados (25 de octubre ó 20 de febrero), 0 grados (23 de septiembre ó 21 de marzo), 11.75 grados (22 de agosto ó 22 de abril), y 22.5 grados (22 de junio). Para cada una de las trayectorias solares el total de luz se integra, obteniendo un promedio que representa la cantidad de luz que se espera que incida en ese sitio para una época dada, siempre y cuando las condiciones ambientales no cambien.

Los estudios de fotografías hemisféricas se remontan a los años veintes, cuando R. Hill (1924, en Anderson, 1964a), publicó un manuscrito en el que mencionó las bases técnicas del uso de un " FISH EYE LENS " (lente de pescado), el cual produce una imagen circular de un hemisferio en particular. El descubrimiento de esta lente, instó a diversos investigadores a desarrollar ciertos conceptos, para poder conocer las variantes de la luz en comunidades vegetales. A este respecto, Atkins (1937, en Anderson, 1964a), definió por vez primera el concepto " DAY LIGHT FACTOR " (factor de luz diario), como la iluminación vertical en el bosque, expresada como el porcentaje del componente vertical de luz difusa del cielo (excluyendo luz directa), en un sitio sin obstruir. Como complemento a este trabajo, Evans y Coombe (1959), desarrollaron por vez primera un diagrama de las trayectorias solares para ciertas épocas del año. Las trayectorias solares permitieron analizar y estimar la incidencia

de luz directa en comunidades vegetales con mayor precisión. Al principio de la década de los sesentas, los avances para estimar el componente lumínico, necesitaban una integración entre la luz difusa y directa. Al respecto, Anderson (1964a), define el " Factor total del sitio ", como la proporción de luz directa y difusa en un sitio dado, comparada con el total de luz en un sitio sin obstruir y durante un mismo periodo de tiempo. Este factor hace referencia a la luz recibida en una superficie horizontal. Asimismo, la autora propone una fórmula empírica que pretende estimar la cantidad de luz en un cielo nublado o cubierto. El haber definido el factor difuso y directo de un sitio en particular, así como realizar la integración entre ambos componentes, permitió estimar y cuantificar con mayor precisión, las dos principales formas en que la luz incide en las plantas en cualquier sitio.

Aún después de haber integrado los dos principales componentes lumínicos, Anderson (1964b) indicó diversos problemas asociados con los conceptos y sistemática de la técnica definidos para esa época. Entre los problemas, destacan el que la fotografía obtenida a través de lo mencionado por Hill no tiene una nitidez y contraste muy buenos, por lo que la estimación de la luz no es objetiva. Asimismo, " el factor directo del sitio ", propuesto por Evans y Coombe (1959), se calcula a través de un reducido número de trayectorias solares para sitios con características muy semejantes. Lo anterior es muy importante de resaltar, debido a que una misma trayectoria solar está siendo utilizada para evaluar zonas que se encuentran a latitudes diferentes, posiblemente muy cercanas, pero al fin y al cabo la

trayectoria solar no corresponde a la latitud real. Al respecto, Madgwick y Brumfield (1969), desarrollaron un método que calcula diversos " factores de sitio ", para zonas con diferentes características. Utilizan un método actualizado, en el cual las trayectorias solares son calculadas con mayor exactitud, respecto a la latitud de la zona. Asimismo, la digitalización aumenta la resolución del punto y además integran con mayor precisión los factores difusos y directos para cualquier condición ambiental.

Lo mencionado anteriormente, representa lo más relevante acerca de los avances en la técnica de fotografías hemisféricas entre la década de los veinte a los sesentas. En los setentas la técnica no sufrió cambios que representaran un avance significativo. Sin embargo, lo más destacado en términos técnicos, son las mejoras en la calidad de las lentes utilizadas (Nikkon - Nikkor), repercutiendo en una menor aberración cromática y mayor nitidez del zenith en la fotografía (Evans, 1969; Evans et al, 1960; Pope y Lloyd, 1975; Bonhome y Chartier, 1972).

El análisis computarizado de las fotografías hemisféricas desarrollado por Chazdon y Field (1987), corrige con mayor sensibilidad los diversos " factores de sitio directo y difuso ", los cuales acarrean problemas en la interpretación y manejo de las fotografías. Asimismo, Rich (en prensa), utilizando mejoras de tipo técnico, tales como video-cámaras, digitalizadores más sofisticados y avances en el sistema óptico de la cámara, ha logrado caracterizar con mayor precisión el ambiente lumínico en una zona dada.

La técnica computarizada de fotografías hemisféricas permite estimar con un porcentaje de confianza muy alto, la luz que incide a través del dosel en comunidades vegetales y permite además, comparar la variación temporal y espacial que existe en el recurso lumínico.

En términos ópticos, la lente de pescado tiene la ventaja de disminuir la aberración cromática, lo cual infiere una mayor nitidez en la fotografía.

La obtención de la fotografía en el campo es muy rápida (5 a 10 minutos en promedio). El utilizar las fotografías hemisféricas, provee una técnica tan confiable y precisa como la utilización de sensores. La técnica de fotografías hemisféricas, resulta actualmente un método muy confiable para estimar la luz que incide al sotobosque de diversas comunidades vegetales. Chazdon y Field, (1987) realizaron un trabajo en donde registraron la luz incidente en un mismo sitio, utilizando las dos técnicas mencionadas (sensores y fotografías). Los autores encontraron que existe una correlación altamente significativa entre ambas técnicas.

Formación de claros, su importancia en los cambios lumínicos y su influencia en la dinámica de poblaciones vegetales.

Se puede definir un claro como un hueco creado en el dosel superior de la selva, el cual se extiende hacia abajo, a través de todos los niveles, hasta una altura no mayor de 2 metros sobre el suelo. siendo sus límites los bordes de las copas de los árboles que rodean esta abertura (Brokaw, 1982). En la selva de Los Tuxtlas Ver., se reporta que el área afectada por un claro es 3.4 veces mayor que el tamaño de la proyección de la abertura en el dosel superior (Popma, Bongers, Martínez-Ramos, y Veneklaas, 1988).

Los principales factores que determinan la aparición de claros son la caída de ramas y árboles (Whitmore, 1978). La frecuencia de aparición de los claros, puede depender de la composición de las especies vegetales. es decir, qué tan susceptibles son éstas de acuerdo con su edad y vigor a la precipitación, al viento, a la actividad de los enemigos naturales, etc. (Martínez-Ramos, et al. 1988). En este sentido, la distribución y abundancia relativa de la formación de claros de diferentes tamaños, varía dependiendo de la estructura particular de la selva, así como de la topografía y de las condiciones atmosféricas de la selva en cuestión.

Whitmore (1975) propuso un modelo conceptual, constituido por tres fases, las cuales resumen los procesos regenerativos que ocurren en una selva tropical después de la aparición de un claro. La primera fase, ocurre cuando la caída de un árbol crea una abertura en el dosel. La segunda fase implica la colonización de los claros (ya sea por plántulas preestablecidas,

banco de semillas, ó por árboles que alcanzan su máxima tasa de crecimiento después de la abertura de un claro). Por último, una fase madura, establecida después de la muerte de especies demandantes de luz, las cuales presentan un ciclo de vida corto. Es en esta etapa cuando el claro "envejece", ocasionando que las tasas de crecimiento de algunas especies, así como el reclutamiento de las mismas disminuyan (Martínez-Ramos, et al, 1988).

La frecuencia con la que ocurren claros anualmente en selvas tropicales de América, Asia y África son muy semejantes (Martínez-Ramos, 1985). En la selva de Los Tuxtlas, Ver., los claros menores de 100 m² se producen cada año en una hectárea dada y los claros entre 100 y 500 m² aparecen cada 2 a 6 años en un área de 5 hectáreas. Asimismo, claros mayores de 500 m² aparecen a intervalos de cada 15 años en un área de 5 hectáreas de selva (Martínez-Ramos, et al, 1988).

Al ocurrir una perturbación en el dosel, el espacio horizontal y vertical de la selva donde ocurrió el claro, cambia drásticamente. En un estudio realizado por Núñez-Farfán y Dirzo (1988), se encontró que la diversidad de especies que se deriva de la aparición de un claro, es significativamente diferente entre las especies que germinan en la copa del árbol caído y en la raíz del mismo. Los autores sugieren que las condiciones microclimáticas deben ser muy disímiles como para generar esta germinación diferencial en zonas relativamente cercanas.

Es indudable que la mayor incidencia de luz que se presenta después de la aparición de un claro, debe provocar cambios inmediatos en la fisiología de las plantas, teniendo,

seguramente, un mayor efecto sobre las especies que se encuentran adaptadas a condiciones de luz muy bajas. Tal es el caso de individuos maduros de A. mexicanum, donde la tasa de producción foliar, el crecimiento y la reproducción, se incrementan cuando la intensidad de luz tan alta que sucede a la aparición de un claro, incide sobre las palmas (Martínez-Ramos, et al, 1988). En otras especies, la intensidad de luz tan alta que precede a la aparición de un claro presenta efectos diferentes. El banco de plántulas de Nectandra ambigens, ve reducido su número poblacional ante intensidades de luz muy altas (Córdoba, 1979). Por otra parte, semillas de Cecropia obtusifolia aumentan considerablemente el número de semillas que germinan cuando la cantidad de luz es muy alta (Martínez-Ramos, 1985; Álvarez-Buylla, 1986).

Por todo lo anterior, la formación de claros es un suceso que ocurre con frecuencia en bosques tropicales, originando que a través de la zona perturbada, incidan intensidades de luz muy altas que son capaces de modificar algunos procesos que están ligados íntimamente con el éxito poblacional de las especies. De aquí, se deriva la importancia del estudio de la variación de la luz cuando ocurren este tipo de perturbaciones naturales, y a su vez, de las consecuencias que tiene éste factor en los procesos que regulan las poblaciones vegetales en zonas tropicales. Este último punto, es el que se trata de enfocar en este trabajo.

Descripción del comportamiento reproductivo en algunas especies tropicales.

Los estudios acerca de los patrones reproductivos en especies vegetales son escasos (Sarukhán, 1980). Diversos trabajos se han enfocado en tratar de determinar la edad a la que ocurre la primera reproducción. Ng (1978) encontró que las edades a las que ocurre la primera reproducción en un gran número de dipterocarpaceas en Malasia, eran entre los 20 y los 30 años de vida. Bannister (1970), registró plantas de Euterpe gloiosa en las que la primera floración ocurre a los 50 años. Por su parte, Hartshorn (1978), encontró que para Pentaclethra macroloba, la primera reproducción ocurre aproximadamente a los 150 años. Para las palmas Astrocaryum mexicanum y Chamaedorea tepejilote se reporta que la edad aproximada a la que ocurre la primera reproducción es a los 25 años (Piñero, et al., 1982) y entre los 9 y 12 años (Oyama, 1987), respectivamente. En contraste, Cecropia obtusifolia, árbol pionero de la selva de los Tuxtlas, Ver., presenta su primer episodio reproductivo entre los 5 y 10 años de edad (Martínez-Ramos, 1985).

El estudio realizado con la palma Astrocaryum mexicanum es uno de los pocos trabajos que ha producido una gran cantidad de información acerca del comportamiento reproductivo de una especie tropical (Piñero y Sarukhán, 1982). Con una muestra de 414 palmas a las que se les registró anualmente su reproducción durante 5 años consecutivos, se encontró un total de 32 secuencias reproductivas (Cuadro 2). Estas secuencias aparecen desde reproducirse durante 5 años consecutivos, hasta no reproducirse en ninguno de los años de observación. Las dos secuencias

CUADRO 2. Frecuencias de los 32 posibles patrones reproductivos encontrados en 414 palmas potencialmente reproductivas de la especie Astrocaryum mexicanum en la selva de "Los Tuxtias", en el estado de Veracruz. Los años de estudio fueron de 1975 a 1979 (Tomado de Piñero y Sarukhán, 1982).

(0) representa un año no reproductivo
 (1) representa un año reproductivo

Patrones Reproductivos	Frecuencia n = 414	Patrones Reproductivos	Frecuencia n = 414
Ninguno de 5 años		3 de 5 años	
00000	167	11100	6
		11010	9
		11001	5
Uno de 5 años		10110	0
		10101	5
		10011	3
10000	9	01110	3
01000	8	01101	2
00100	1	01011	17
00010	16	00111	4
00001	19		
Dos de 5 años		4 de 5 años	
		11110	11
11000	4	11101	10
10100	4	11011	17
10010	4	10111	9
10001	4	01111	7
01100	1		
01010	18		
01001	4		
00110	5	Todos los 5 años	
00101	2	11111	40
00011	1		

mencionadas anteriormente, representan los extremos de los patrones reproductivos para Astrocarium mexicanum y además representan las frecuencias individuales con los porcentajes más altos; 40 individuos que se reprodujeron en 5 años consecutivos, y 167 individuos que no se reprodujeron en ningún año.

Oyama (1987), estudió el patrón reproductivo para Chamaedorea tepejilote, otra palma que habita el estrato bajo de la selva de los Tuxtlas Ver.. Esta palma es una especie dioica y, a diferencia de Astrocarium mexicanum, en un registro de eventos reproductivos por espacio de 4 y 5 años, la mayor frecuencia reproductiva se presentó en aquellos individuos que se reprodujeron consecutivamente durante 4 años, correspondiendo el 38 % de los individuos a las hembras y el 44 % a los machos. Los individuos que no presentaron ningún evento reproductivo ó al menos 1, presentaron los porcentajes más bajos para ambos sexos.

Peters (1986), en un estudio de dos años con Brosimum alicastrum, árbol que habita el estrato superior en el Estado de Veracruz, México, encontró que existe variación de un año a otro, no solo en la producción de frutos, sino también en el número de flores y número de frutos abortados.

En un estudio similar, Bullock (1982) encontró una fuerte jerarquía reproductiva entre los individuos de 4 especies arbóreas del trópico. Cabe señalar, que para una de las 4 especies estudiadas, un solo individuo aportó cerca del 20 % de la producción total de flores de la población. En A. mexicanum ocurre algo similar. De un total de 33 000 frutos producidos durante 7 años de observaciones, 58 individuos contribuyeron con más del 40 % del total de semillas producidas por toda la

población; el restante 56 % de los frutos, fueron producidos por los otros 130 individuos estudiados. (Sarukhán et al, 1984). En Ch. tepejilote. Oyama (1987) encontró que 17 individuos machos, los cuales corresponden al 35 % de la población, contribuyeron con más del 70 % de las inflorescencias producidas en uno de los sitios estudiados en un año dado. En las hembras, un promedio de 12 individuos produjeron también más del 70 % de las inflorescencias producidas en el mismo sitio.

Por lo anterior, para conocer la importancia de la contribución individual en la estructuración de las poblaciones de plantas, es necesario realizar estudios que sean enfocados a la genética de poblaciones (Piñero, com. pers.; Eguiarte, com. pers.; Alvarez-Buylla, 1986; Oyama, 1987). Con este tipo de estudios, será posible sugerir en que proporción ciertos procesos tales como, sobrevivencia, crecimiento y en el caso de este trabajo, la reproducción de los individuos dependen de: 1) el ambiente, 2) la interacción del ambiente y el componente genético o bien que 3) las características inherentes a cada individuo, contribuyan preferencialmente en cada uno de los procesos mencionados.

Importancia del componente lumínico en la demografía de algunas especies tropicales.

Martínez-Ramos et al (1988) reportan que los porcentajes de mortalidad en palmas de la especie A. mexicanum que habitan en zonas perturbadas, se incrementan en los estadios de plántulas, disminuyen en juveniles, y decrecen continuamente a medida que la edad de las palmas se incrementa, en comparación con el comportamiento de las palmas en selva madura, donde las variaciones no son tan marcadas. Esta mortalidad parece estar fuertemente influenciada por los cambios extremos que ocurren en el microambiente físico y químico que afectan a las plántulas al presentarse una perturbación en el dosel. Estas diferencias acarrearán una descompensación inmediata en parte de la población de plántulas, las cuales no son capaces de soportar el cambio ambiental tan brusco (Sarukhán, 1978; Martínez-Ramos et al, 1988).

En Nectandra ambigua, árbol que habita el estrato superior en la selva de Los Tuxtlas Ver., la mortalidad en el banco de plántulas se incrementa cuando ocurre una perturbación en el dosel (Córdoba, 1979). La autora sugiere que, uno de los principales factores que pudieron provocar este abatimiento de la población, es la intensidad de luz tan alta que incidió sobre las plántulas después de este fenómeno natural.

Palomeque (1988), al estudiar la demografía de Omphalea oleifera (Euphorbiaceae), árbol característico del estrato superior de la selva de Los Tuxtlas, registró que la mortalidad más alta ocurrió en el estadio de plántula. Sugiere que la intensidad de luz tan alta que incidió sobre las plántulas al

habitar en sitios perturbados, pudo provocar la disminución de la población en este estadio.

En la palma Astrocaryum mexicanum, también se ha encontrado que en los estadios de infantiles y juveniles, la mortalidad de los individuos disminuye a medida que la edad del claro se incrementa (Martínez-Ramos et al, 1988). Por lo que respecta al crecimiento de A. mexicanum, en los infantiles no se registraron diferencias significativas entre sitios maduros y claros. Respecto a este último punto, Martínez-Ramos et al, (1988), sugieren que las condiciones de luz a nivel del sotobosque, en un claro recién abierto, pueden disminuir rápidamente y llegar a igualar la intensidad de luz que se registra en el sotobosque de una selva madura en un tiempo relativamente muy corto (2 años aprox.). Algo similar parece ocurrir en el estadio juvenil, donde las diferencias en el crecimiento de las palmas entre sitios maduros y sitios abiertos, solo se presentaron en los primeros 6 años después de la aparición del claro. Después de este lapso de tiempo, no se encontraron diferencias (Martínez-Ramos, et al, 1988).

Por lo que respecta a palmas en estadios maduros e inmaduros, crecen más en sitios abiertos que en sitios maduros. Martínez-Ramos (op cit), encontraron que las diferencias en crecimiento de las palmas entre ambos sitios contrastantes, únicamente se mantienen por 12 años. Es, en este momento, cuando al parecer, la luz adquiere valores semejantes a los que recibiría una palma que habita en selva madura.

Palomeque (1988), encontró que al ocurrir un claro pequeño (aprox. 100 m²), la cohorte de juveniles de Omphalea oleifera,

creció en mayor proporción que individuos de la misma categoría, pero que habitan en sitios no perturbados.

Por otra parte, *Cecropia obtusifolia* y *Heliconia appendiculatus*, árboles pioneros de la selva de los Tuxtlas, Ver., incrementan la frecuencia de semillas que germinan, al encontrarse éstas en sitios abiertos (Alvarez-Buylla, 1986; Núñez-Farfán, 1985). Ambos autores sugieren que la intensidad de luz tan alta que incide en zonas perturbadas, pudiera influir en que se reclute un mayor número de plántulas. Alvarez-Buylla (op. cit.), encontró que, a medida que el área de la perturbación se incrementa, el número de semillas que germinan también aumenta. La autora sugiere que este resultado apoya nuevamente la importancia del recurso lumínico en ésta etapa del ciclo de vida de la especie.

Otro aspecto interesante, radica en la relación que guarda la intensidad de luz con el proceso reproductivo de algunas especies tropicales (Martínez-Ramos, 1985). En *A. mexicanum*, el proceso reproductivo se lleva cabo, independiente a si las palmas viven en sitios abiertos ó en sitios cerrados. La época de floración, el tiempo en que las flores están expuestas, así como la época de maduración de los frutos, son eventos que ocurren por igual en palmas que habitan en ambos sitios contrastantes. Sin embargo, la probabilidad de que una palma se reproduzca, el número de inflorescencias que produce, así como el número de frutos producidos, son parámetros que varían de un sitio abierto a un sitio maduro (Piñero y Sarukhán, 1982; Sarukhán, Martínez-Ramos y Piñero, 1984; Martínez-Ramos, Sarukhán y Piñero, 1988). El número promedio de infrutescencias producidas en un año, es mayor

para palmas que crecen en claros que para palmas que habitan en sitios maduros.

Existen otras especies tropicales en que se sugiere que el recurso luminico tiene un fuerte impacto en la reproducción. Alvarez-Buylla (1986), observó que individuos adultos de Cecropia obtusifolia no se reproducían cuando habitaban en sitios sombreados. Por otra parte, Pseudophoenix sarcentii, palma que habita en las selvas de la costa noreste de la península de Yucatán, al parecer se reproduce únicamente cuando logra alcanzar una altura tal, que le permita emerger por entre las especies que coexisten en el dosel vegetal superior. Esta observación sugiere también que, la mayor cantidad de luz que reciben las palmas puede favorecer la reproducción (Durán, R. com. per.). De Steven, et al (1987), encontraron que la frecuencia reproductiva de varias especies de palmas en la selva de Panamá, se incrementa cuando las palmas habitan en zonas perturbadas.

Relación entre la luz y la capacidad fotosintética, estimada a partir de la cantidad de nitrógeno foliar

El conocer cómo las plantas designan una cierta cantidad de nitrógeno a raíces, tallos, hojas, frutos etc., así como determinar la cantidad mínima de nitrógeno que la planta requiere para asignarlo a cada una de estas estructuras, son dos de las preguntas que han sido propuestas para dilucidar la importancia de este elemento en el metabolismo de las plantas (Field y Mooney, 1986).

Con el fin de conocer el proceso mediante el cual las plantas adquieren energía, es necesario estudiar el proceso de fotosíntesis. La fotosíntesis es el proceso mediante el cual las plantas transforman la energía solar en energía química con el fin de elaborar los compuestos necesarios para su mantenimiento (Bidwell, 1979). El proceso involucra diversas etapas que consisten en el transporte de CO₂, carboxilación, reducción de CO₂, generación de equivalentes reductores, hasta producir el compuesto adenosín trifosfato (ATP), el cual proporciona la energía necesaria para que las reacciones metabólicas se lleven a cabo (Galston, Davies y Satter, 1980). El proceso fotosintético puede estar limitado principalmente por tres factores físicos que son: Agua, luz, y nutrientes (nitrógeno y fósforo principalmente). El agua es necesaria como donador de cargas negativas (fotólisis) a la cadena de electrones. La luz, imprescindible para poder excitar el electrón donado por la fotólisis del agua a un nivel energético superior para que pueda descender por la cadena de electrones y dar origen a adenosín trifosfato, (Fase luminosa de la fotosíntesis). Por último, la

relevancia del nitrógeno en el metabolismo fotoquímico de las plantas, radica en que se requiere un alto porcentaje de este elemento para elaborar los metabolitos primarios que dan lugar a que la Fase Oscura de la fotosíntesis pueda llevarse a cabo (Galston et al, op. cit.). En este sentido, la enzima Ribulosa 1,5 - Difosfato Carboxilasa (RUBISCO), principal catalizador del CO₂ atmosférico transportado a través de los estomas de las hojas, requiere en buena parte de este elemento. Esta enzima, representa cerca del 40 % de la proteína soluble en las hojas y del 15 al 33 % del total de proteína en las mismas. En este sentido, se ha sugerido que la capacidad fotosintética (A max), está limitada por múltiples compuestos nitrogenados (Mooney y Gulmon, 1982; Field y Mooney, 1986). En Diolacus auriantiacus, el incremento en la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, resulta en un aumento en la cantidad de nitrógeno foliar y a su vez un aumento en su capacidad fotosintética (Gulmon y Chu, 1981). Si los recursos disponibles en una hoja dada cambian estacionalmente y a través de la vida de la planta (entre ellos el nitrógeno), su capacidad fotosintética también cambiará, afectando la producción de recursos y por lo tanto, muchos de los procesos que involucran el crecimiento, desarrollo y reproducción de las plantas (Gulmon y Chu, 1981; Mooney y Gulmon, 1982; Mooney y Chiarello, 1984; Field y Mooney, 1986).

El fósforo es el elemento más limitante en el suelo después del nitrógeno. La deficiencia de este elemento en las plantas, al parecer inhibe el crecimiento, retrasando la maduración y desarrollo de flores y semillas (Bidwell, 1979). Por el contrario, concentraciones altas de nitrógeno en el suelo,

retrasan la maduración de los frutos. Se conoce que la escases de fósforo en las plantas, altera el crecimiento, el desarrollo y maduración de los frutos, así como muchas de las reacciones metabólicas que generan importantes fuentes de energía (Walters y Field, 1987). Sin embargo, no se ha encontrado una correlación tal como la del nitrógeno con la capacidad fotosintética, que cae evidencias prácticas de la influencia de este elemento en alterar directa e independientemente algún proceso metabólico (Walters y Field, op. cit.). Asimismo, muchos de los síntomas conspicuos en una planta debido a la escases de fósforo, son en ocasiones semejantes a los que produce el nitrógeno y en ocasiones opacados por este mismo (Bidwell, 1979).

En un estudio realizado con diferentes especies vegetales, se ha encontrado una gran variabilidad en la disponibilidad de nutrientes así como en la productividad de especies con diversas formas y habitats (Mooney y Gulmon, 1982). En este sentido, las plantas han desarrollado cierta estrategia de acuerdo con su habitat. Se ha encontrado que diversas especies han establecido ciertos valores "normales" en cuanto a mediar su capacidad fotosintética, de acuerdo con la cantidad de nitrógeno que necesiten y que se encuentre disponible en ese ambiente, con el objeto de satisfacer sus requerimientos metabólicos (Mooney y Gulmon, 1982). Se ha sugerido que plantas que viven en selvas tropicales, presentan una capacidad fotosintética menor, que las plantas de bosques deciduos. A su vez, las plantas de bosques deciduos presentan una menor capacidad fotosintética que plantas anuales (Mooney y Gulmon, op. cit.) (Figura 4).

En diversos estudios, se ha observado que la capacidad

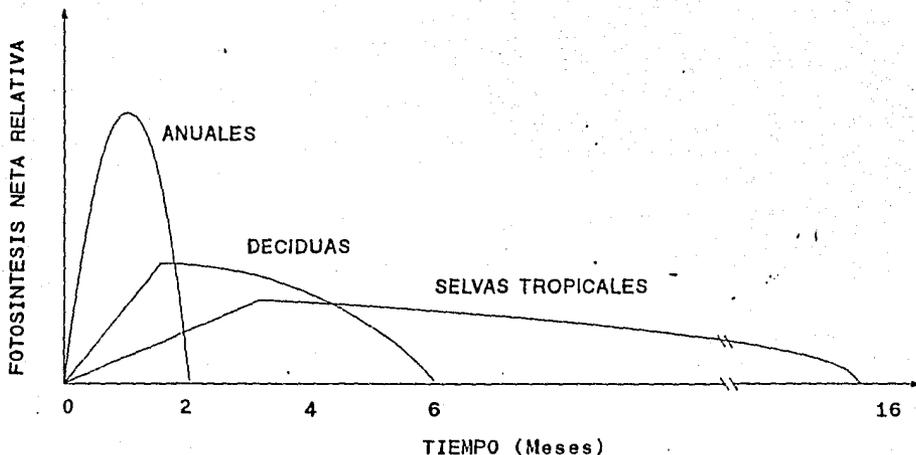


FIGURA 4. Relación hipotética entre longevidad y capacidad fotosintética de hojas de especies anuales, deciduas y de selvas tropicales (Tomado de Mooney y Gulmon, 1982).

fotosintética (A_{max}) de las plantas puede variar dependiendo la disponibilidad de luz (Gulmon y Chu, 1981; Mooney y Gulmon, 1982; Field y Mooney, 1986). Por ejemplo, Solidago virgaurea, especie adaptada a vivir en zonas con poca incidencia de luz, modifica sustancialmente su actividad fotosintética cuando se le somete a intensidades de luz muy altas (Bjorkman y Holmgren, 1963). Ellos mismos estudiaron 4 poblaciones de S. virgaurea (dos poblaciones que habitan en bosque de pino y dos poblaciones que habitan en la tundra). Los autores encontraron que las 2 poblaciones que habitan en la tundra, incrementaron sustancialmente su actividad fotosintética cuando se les aplicó intensidades de luz muy alta. Mientras tanto, las dos poblaciones que viven en bosque de pino, al aplicarseles intensidades de luz muy altas, no modificaron su actividad fotosintética, permaneciendo con valores muy semejantes a los que comunmente presentan en el bosque (Fig. 5)

Por otra parte, Walters y Field (1987) encontraron que Piper auritum, árbol pionero en la selva de los Tuxtlas, tiene una plasticidad muy amplia en cuanto a modificar su capacidad fotosintética cuando recibe intensidades de luz muy altas. Por el contrario, encontraron que Piper hispidum, especie adaptada a vivir en el sotobosque de un bosque en transición bajo condiciones de luz baja, presenta una menor probabilidad de modificar su respuesta fotosintética, la cual es independiente de la intensidad de luz que reciba.

Por todo lo anterior, se ha sugerido que por lo general, las especies que presentan una mayor disponibilidad de luz tienen la tendencia a incrementar su eficiencia fotosintética. Asimismo, se conoce que plantas que registran una eficiencia fotosintética

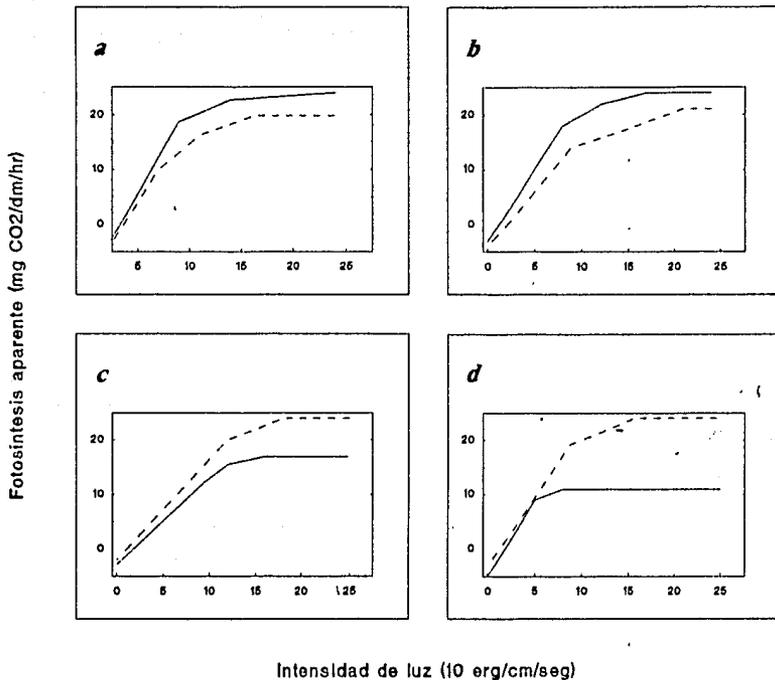


FIGURA 5. La respuesta fotosintética a la intensidad de luz en *Solidago virgaurea*. Se presentan dos poblaciones que viven en bosque (*a, b*) y dos poblaciones que viven en tundra (*c, d*), después de tratarlas con intensidades de luz baja (—) y luz alta (---). Se observa la respuesta diferencial en la actividad fotosintética entre poblaciones de bosque y tundra (Tomado de Bradshaw y Mortimer, 1986).

alta, presentan también una proporción de nitrógeno foliar similar (Mooney y Gulmon, 1982). En este sentido, las palmas de A. mexicanum que registrasen la mayor cantidad de luz, es posible que tengan la posibilidad de incrementar su capacidad fotosintética, la cual se vería reflejada en la mayor concentración de nitrógeno foliar.

OBJETIVOS

- CARACTERIZAR EL AMBIENTE LUMINICO QUE SE PRESENTA EN DOS SITIOS CONTRASTANTES: SELVA MADURA Y SELVA PERTURBADA.
- DETERMINAR SI EXISTEN DIFERENCIAS EN LA DISPONIBILIDAD DE LUZ PARA PALMAS DE LA ESPECIE *A. MEXICANUM*, QUE HABITAN EN SELVA MADURA. CUANDO PRESENTAN COMPORTAMIENTOS REPRODUCTIVOS CONTRASTANTES.
- DETERMINAR SI EXISTEN DIFERENCIAS EN LA DISPONIBILIDAD DE LUZ PARA PALMAS REPRODUCTIVAS DE LA ESPECIE *A. MEXICANUM*, CUANDO HABITAN EN SITIOS CONTRASTANTES DE LA SELVA.

Materiales y Métodos

Descripción de la Zona de Estudio

Situación Geográfica

El presente trabajo se llevó a cabo en una comunidad de selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X, 1963), localizada en el área de la estación de Biología Tropical " Los Tuxtlas", la cual depende del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. La Estación de " Los Tuxtlas " comprende un área aproximada de 700 hectáreas de vegetación natural y se encuentra ubicada en la vertiente del Golfo de México, al sureste del estado de Veracruz, cerca de los límites del volcán San Martín, en la Sierra denominada también de " Los Tuxtlas " (Fig. 6). Su situación geográfica se localiza entre 95 grados 04 minutos y 95 grados 9 minutos de longitud oeste y entre 18 grados 34 minutos y 18 grados 36 minutos de latitud norte (Lot-Helgueras, 1976; Estrada, Coates-Estrada, y Martínez-Ramos, 1985).

Clima

El clima de la zona de los "Tuxtlas", abarca varios subtipos del clima "A", según la clasificación de Koeppen modificado por García (1981). En general, se puede decir que el tipo de clima que prevalece es el - Af(m) -, que es el más húmedo de los climas cálidos húmedos, con lluvias todo el año, concentrándose los meses de mayor precipitación en verano. Presenta lluvias invernales, las cuales son producidas por los llamados "nortes", que son masas de aire continental frío, que se desplazan sobre el Golfo de México adquiriendo humedad. Esta precipitación invernal, representa

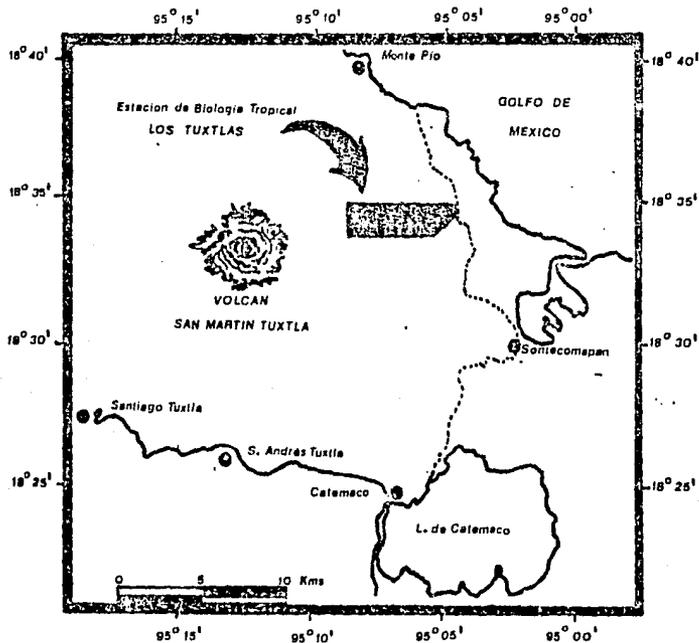


FIGURA 6. Localización de la reserva natural de la Estación de Biología Tropical " Los Tuxtlas ", en el estado de Veracruz (Tomado de Lot-Helgueras, 1976).

aproximadamente el 15 % de la precipitación anual de la zona (Sarukhán, 1978). Los registros meteorológicos se obtienen de la estación climatológica localizada en Coyame, aproximadamente a unos 15 kilómetros de la estación, donde los registros indican que la temperatura promedio anual es de 23.4 C y una precipitación anual de 4500 mm (Fig. 7), (Soto, 1976).

Vegetación

Según Miranda y Hernández X. (1963), el tipo de vegetación de la Estación de Biología los Tuxtlas se clasifica como selva alta perennifolia. El grado de perturbación, así como la altitud, son dos de los factores que principalmente intervienen en la variación de la composición florística y estructural de esta selva (Carabias, 1979).

De acuerdo con la estructura vertical de la selva se pueden distinguir tres estratos arbóreos (Piñero, et al, 1977). El dosel superior, está representado por Brosimum alicastrum, Nectandra ambigens, Poulsenia armata, Ficus spp y Omphalea oleifera, entre otras. En el estrato medio (10 a 20 m), se encuentran especies como Pseudolmedia oxyphillaria y Quararibea funebris. El dosel más bajo está representado por Astrocaryum mexicanum, que es la especie más abundante de la selva, Chamaedorea tepezilote, Croton nitens, Trichillia moscata, entre otros (Ibarra-Manríquez, 1985). Existen diversos trabajos en los que se detalla más ampliamente la vegetación de la zona (Carabias, 1979; Martínez-Ramos, 1980; Oyama, 1984).

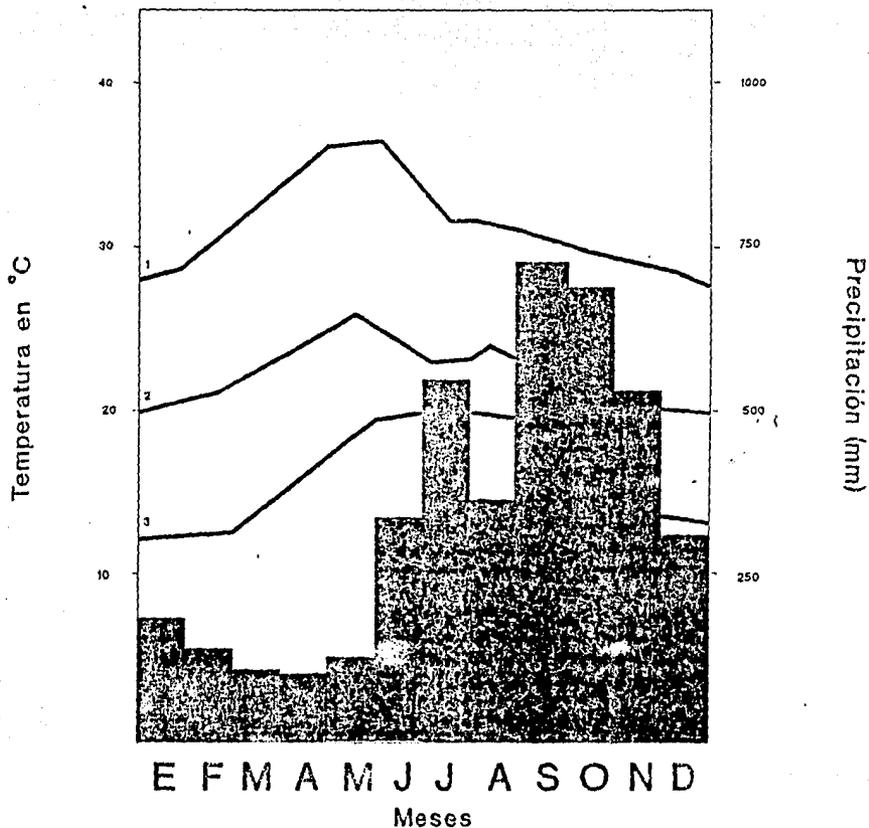


FIGURA 7. Climograma de la Estación Meteorológica de Coyame, Veracruz. Se presenta: 1) Temperatura máxima, 2) Temperatura promedio mensual y 3) Temperatura mínima. Las barras representan la precipitación promedio mensual (Tomado de Soto, 1976).

Descripción de la especie estudiada.

La palma Astrocaryum mexicanum (Liebm), también conocida localmente como "chocho", pertenece a la tribu Coccoideae y se localiza en el estrato más bajo (0-10 m), dentro de algunas selvas altas perennifolias y subperennifolias de México, extendiéndose desde Chiapas hasta el sur de Veracruz y norte de Oaxaca. Alcanza alturas entre los 7 y 8 metros, pero por lo regular, dentro de la Estación de los Tuxtlas, alcanza alturas entre los 5 y los 7 metros.

A lo largo del tronco de las palmas, se pueden apreciar claramente las cicatrices de las hojas caducas, rodeadas por dos hileras de espinas muy agudas y aplanadas de color negro, con una longitud de 3 a 5 centímetros. Por lo general, las palmas que son reproductivas sobrepasan un 1.00 m. de altura en el tronco y su diámetro oscila entre 4 y 7 cms. La palma florece entre marzo y abril, fructifica en junio y los frutos maduran hasta el mes de septiembre. El tiempo de germinación de las semillas, transcurre entre 8 y 12 meses después de haber caído al suelo (Martínez-Ramos, et al. 1988). La primera reproducción ocurre aproximadamente a los 25 años de edad (Piñero, et al., 1977; Piñero, Sarukhán y Alberdi, 1982).

Sitio de estudio

Para estudiar la biología de poblaciones de A. mexicanum, Piñero et al., (1977) establecieron en 1975 seis sitios permanentes de observación, localizados en zonas de selva madura. Cada uno de los sitios, presenta una superficie de 600 m², los cuales fueron escogidos de acuerdo con las diferentes densidades

que presenta la palma A. mexicanum en la selva de Los Tuxtlas. Dos sitios corresponden a densidades altas de la palma (Sitios A y AA), dos sitios a densidades medias (B y BB) y dos más a densidades bajas (C y CC). Las poblaciones de palmas adultas, presentan una densidad hasta de 1500 individuos por hectárea (Sarukhán, 1978).

Otros dos sitios fueron establecidos en 1977, pero a diferencia de los anteriores, estos últimos se establecieron en zonas perturbadas que se originaron a partir de la caída de árboles (Martínez-Ramos, 1980). En 1969, uno de los sitios sufrió una perturbación natural debida a la caída de un árbol de 35 m de altura de la especie Ficus colubrinae, el cual ocasionó una abertura en el dosel de 375 m² aproximadamente (Sitio D). El otro sitio perturbado, se originó en 1974, por la caída de un árbol de 30 m. de la especie Nectandra ambigens, el cual provocó una abertura en el dosel de 350 m² (Sitio DD). Dentro de los 8 sitios permanentes mencionados anteriormente, todos los individuos de A. mexicanum se censaron y se les registró anualmente el crecimiento, reproducción, y sobrevivencia (Piñero, et al, 1977).

Elección de los individuos de estudio

Los individuos seleccionados se eligieron con base en el estudio de Piñero y Sarukhán (1982) quienes encontraron 32 patrones reproductivos individuales en Astrocarvum mexicanum en 5 años de registro para palmas que habitan en selva madura (Ver Cuadro 2; pág. 32). Del total de estos patrones de reproducción, se eligieron para este estudio, aquellos patrones cuyos

individuos presentaban una alta frecuencia reproductiva (palmas que se reprodujeron invariablemente año con año) y palmas que nunca presentaron un evento reproductivo en los años de registro. Se realizó un análisis de varianza no paramétrico (prueba por rangos de Kruskal-Wallis) (Zar, 1974), para cada uno de los dos grupos de palmas, con el fin de seleccionar aquellas palmas cuyas alturas no difirieran significativamente entre sí. El objeto de separar dos grupos de palmas con comportamientos reproductivos contrastantes y con alturas semejantes, pretende determinar si existen diferencias en la disponibilidad de luz entre las palmas reproductivas y las palmas no reproductivas. Asimismo, determinar si el recurso lumínico está correlacionado, de alguna manera, con la reproducción de Astrocaryum mexicanum.

Por qué es importante que la altura de las palmas sea semejante ? Es importante porque a medida que la luz incide verticalmente sobre el dosel vegetal de una selva tropical en dirección al sotobosque, la intensidad luminosa decrece exponencialmente (Yoda, 1974; Chazdon y Pearcy, 1986). Con base en esto, la selección de las palmas dentro de un mismo rango de alturas permite interpretar correctamente los resultados que se obtengan en los registros de luz. De lo contrario, al analizar la cantidad de luz que incide sobre las palmas, no se podría discernir entre el efecto de la altura de las palmas y el efecto de las condiciones físicas y estructurales del sitio donde habitan las palmas. Estas características del sitio son las que, al parecer, definen las diferencias en cuanto a la disponibilidad de luz para las palmas.

Se eligieron 11 individuos al azar en cada uno de los grupos.

es decir, 11 palmas que representan una frecuencia reproductiva alta (entre 9-12 años consecutivos), y 11 palmas que no se reprodujeron en 12 años consecutivos. En el caso de las palmas que habitan en la selva perturbada, dado que todas han tenido una frecuencia reproductiva alta, es decir, se reprodujeron invariablemente cada año, se eligieron diez individuos al azar. Para este grupo de palmas, también se realizó un análisis de varianza no paramétrico de la altura de las mismas (Kruskal-Wallis; Zar, 1974).

Metodología y trabajo de campo.

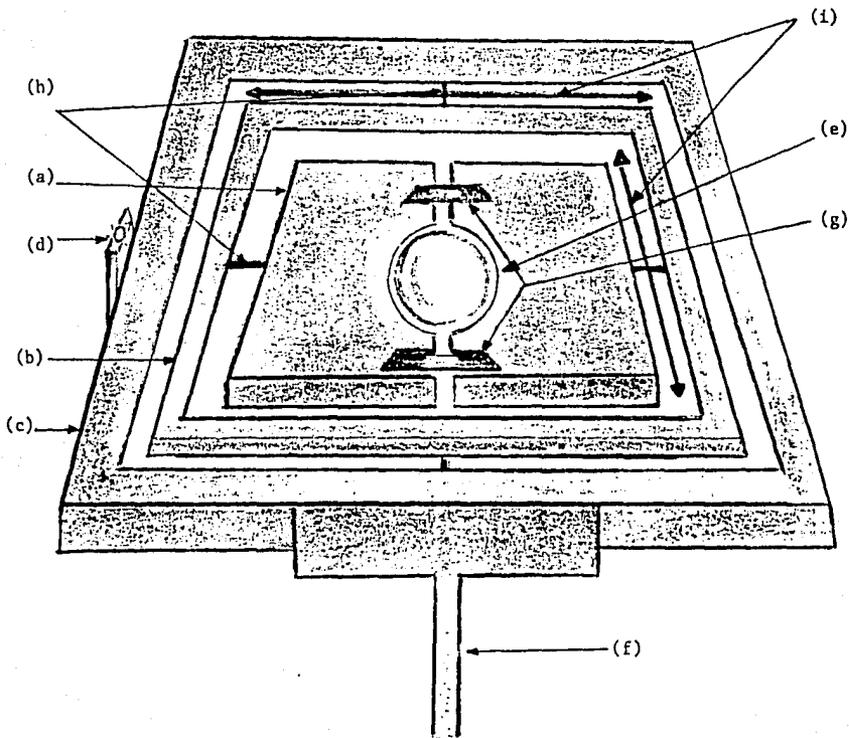
Se utilizó la técnica de fotografías hemisféricas como un método indirecto para estimar la cantidad de luz que incide a través del dosel de la selva, en cada una de las palmas elegidas para este estudio.

Para obtener la fotografía hemisférica se utilizó una lente de ojo de pescado (fish eye lens) (Sigma) 8mm., cubriendo aproximadamente 180 grados del campo visual. Esta lente se adaptó a una cámara Pentax Asahi (35 mm). Se utilizó película Kodak Plus X Pan, ASA 125, blanco y negro de alto contraste. Asimismo, se incorporó un disparador extensible con una longitud aproximada de 10 metros.

Para obtener estas fotografías en cada una de las palmas escogidas, fué necesario construir un dispositivo especial que permitiera darle soporte y maniobrabilidad al equipo fotográfico en el trabajo de campo.

Para el soporte y montaje de la cámara, se emplearon tres plataformas: central, intermedia y externa (Fig. 8).

FIGURA 8. Dispositivo general utilizado para obtener las fotografías hemisféricas. Se presentan en conjunto, el sistema mecánico y óptico: a) Plataforma central b) Plataforma intermedia c) Plataforma externa d) Lámpara de luz roja e) Lente de pescado f) Tubos extensibles g) Placas de presión h) Tornillos de sostén i) Las flechas que se ilustran en sentido vertical y horizontal corresponden al sentido del movimiento que ejerce cada una de las plataformas.



- a) La plataforma central consiste de una placa fabricada en acero inoxidable de 30 x 25 cms. que a su vez, se encuentra dividida en dos partes. En la parte central, se localiza un orificio que tiene como función alojar perfectamente a la lente, ejerciendo presión sobre la misma, a manera de pinzas.
- b) La plataforma intermedia consiste de un marco fabricado en aluminio de 35 x 30 cms, el cual se encuentra unido a la plataforma central. Las plataformas central e intermedia presentan libre movimiento, el cual se realiza en sentidos opuestos entre cada plataforma, con el fin de balancear el dispositivo correctamente, tratando de que la cámara fotográfica mantenga una posición horizontal, respecto a un plano hipotético orientado en el mismo sentido.
- 3) La plataforma externa consiste de un marco de madera 40 x 35 cms de longitud. Tiene la función de sostener las dos plataformas anteriormente mencionadas y en general darle rigidez a el aparato en conjunto. A esta plataforma se le une, a cada lado, un tubo horizontal de 50 cms. de longitud. En sentido perpendicular a este tubo, formando un ángulo de 90 grados, se unen tres tubos con una longitud de 1.5 cms. cada uno, los cuales permiten elevar el dispositivo fotográfico sobre las palmas de gran altura de manera que la obtención de la fotografía resulta más sencilla. En esta última plataforma se colocó un diodo

de luz roja con un ángulo aproximado de 9 grados, con respecto al plano horizontal del eje focal de la lente.

Para tomar la fotografía se elevó el dispositivo fotográfico. de manera que la cámara quedara situada justo sobre la copa de cada individuo, con la lente en dirección al dosel superior del bosque (Fig. 9). El frente de la cámara se colocó señalando siempre al norte, con el propósito de conocer un punto de referencia. Asimismo, antes de tomar la fotografía, se puso especial atención en que el viento no fuera lo suficientemente fuerte, que provocara la formación de pequeñas aperturas entre el follaje que modificaran los registros de luz. También se puso especial atención en que los rayos de luz directa no incidieran directamente sobre la lente al momento de tomar la fotografía. debido a que el reflejo que estos rayos de luz directa provocan en la lente un halo de luz que interfiere con la imagen real del dosel que se desea obtener. Este reflejo es evidente al obtener la impresión del negativo.

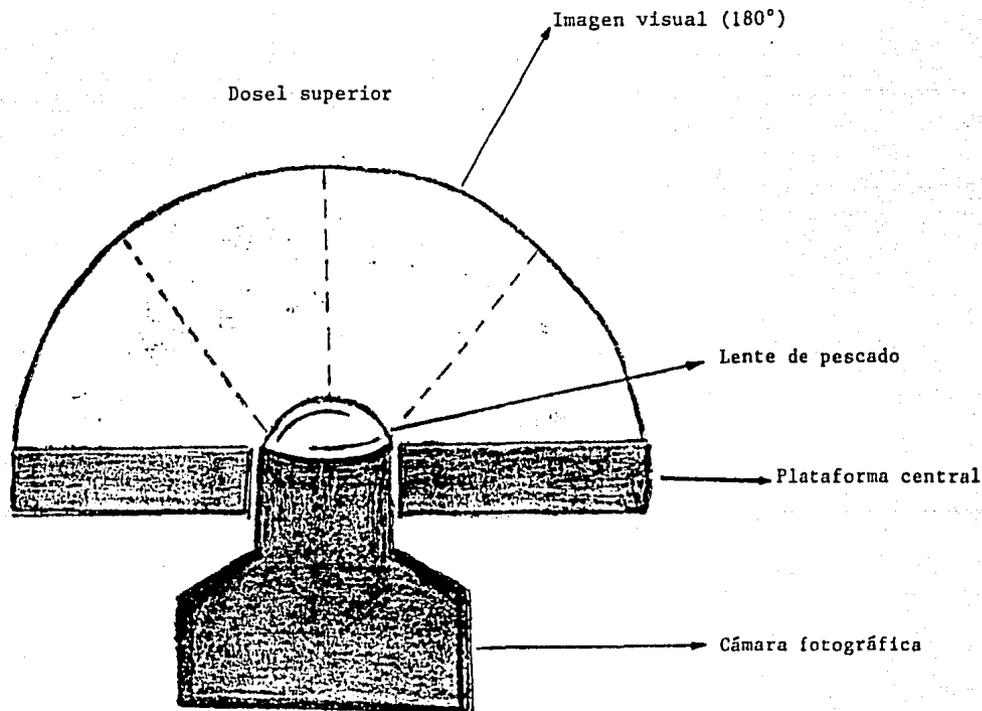
Como último punto, a cada palma se le tomaron tres fotografías con aperturas de la lente de 4, 5.6 y 8, a una velocidad de 125 / 1000 de segundo.

Procesamiento de las fotografías

El análisis de las fotografías, se llevó a cabo en el Instituto Carnegie de Washington, en el departamento de Biología Vegetal en Stanford, California, con asesoramiento del Dr. Christopher Field y la colaboración de la M. en C. Ana Mendoza.

Para el revelado de las películas fotográficas, se utilizó MICRODOL (proceso normal). Los negativos se imprimieron en papel

FIGURA 9. Representación esquemática en corte transversal de la posición de la lente sobre la copa de los individuos de *Astrocaryum mexicanum*.



Límite superior de la copa

tamaño postal postal (9x12 cms.). De cada palma, se escogió la mejor fotografía para estimarle la cantidad de luz. La combinación de apertura de la lente a 5.6 y una velocidad de 125/1000, registró buenos resultados.

Una vez procesadas las imágenes fotográficas, el programa de computación estima la cantidad de luz de acuerdo con 4 variables luminicas que son: la proporción de cielo cubierto por follaje u otras estructuras (WCO), la luz fotosintéticamente activa (PPFD), la luz fotosintéticamente activa directa (MF) y la predicción de luz fotosintéticamente activa (PPFD).

Determinación de nitrógeno foliar en hojas de la palma Astrocaryum mexicanum

Con el fin de conocer si la actividad fotosintética de las hojas (estimada a partir de la cantidad de nitrógeno foliar), se altera por diferencias en la disponibilidad de luz que reciben las hojas, se colectaron por separado hojas de la palma A. mexicanum que habitan en selva madura (reproductivas, PRSM y no reproductivas, PNRSM), así como hojas de palmas reproductivas que habitan en selva perturbada (PRSP).

Colecta

A cada uno de los tres grupos de palmas estudiadas (PRSM; PNRSM; y PRSP), se tomó una porción de la tercera hoja más joven. En un estudio realizado por Thrower (1962, en Mendoza, 1981) con frijol de soya, se encontró que la hoja deja de ser un importador de nitrógeno y se convierte en exportador cuando la expansión foliar alcanza aproximadamente el 50 %. Asimismo, es en este punto, cuando al parecer se alcanza la máxima tasa de crecimiento de la hoja. Por lo tanto, se escogió esta hoja con el fin de homogeneizar la muestra.

La colecta se realizó en el mes de enero de 1988 en la Estación de Biología Tropical " Los Tuxtlas ". Una vez terminada la colecta, se trasladaron las muestras a la Ciudad de México, al Centro de Ecología (UNAM), donde se procedió a colocar todas las muestras en un horno de secado por 3 días y a una temperatura aproximada de 80°C con el fin de eliminar la humedad presente en las hojas. Finalmente, las muestras fueron procesadas en el Lab. de Análisis Químicos, (Centro de Ecología).

El análisis químico para obtener la concentración de nitrógeno foliar lleva por nombre Digestión Húmeda y consiste en determinar las proporciones de nitrógeno asimilable en forma de iones amonio (NH^+4).

Análisis Estadístico

- Cuando se requirió comparar los valores promedio de las infrutescencias totales producidas por los dos grupos de palmas reproductivas, se utilizó una prueba de "t" pareada.
- El Análisis de Varianza no paramétrico (Prueba de Rangos; Zar, 1974) se utilizó con el fin de obtener tres grupos de palmas (PRSM, PNRSM y PRSP), cuyas alturas no difirieran significativamente entre sí.
- El Análisis de Varianza (ANDEVA), se utilizó cuando se compararon los valores promedio de las cuatro variables de luz (WCO, PFD, MF y PPF) entre los tres grupos de palmas. Asimismo, se utilizó cuando se compararon los valores promedio de las infrutescencias producidas por los dos grupos de palmas entre años. Finalmente, también se utilizó para comparar las concentraciones de nitrógeno foliar entre los tres grupos de palmas.
La prueba de comparación múltiple de Student Newman Keuls (SNK), se utilizó únicamente en el caso que el Análisis de Varianza resultara significativo con una ($P < 0.05$). Esta prueba detecta que tanto difieren las medias de los grupos entre sí.
- El Análisis de Correlación se realizó con el fin de conocer si la cantidad de luz que incide sobre las palmas, guarda alguna relación con la cantidad de infrutescencias que produce Astrocaryum mexicanum.

Resultados y Discusión

Caracterización del microclima lumínico

Un resumen de los valores lumínicos obtenidos para los tres grupos de palmas analizados se presenta en el Cuadro 3. La proporción de luz directa (WCD) registrada por encima de la copa de las palmas reproductivas en selva madura fue, en promedio, casi el doble que la registrada para las palmas no reproductivas en el mismo sitio. El valor promedio de WCD registrado en palmas reproductivas en la selva perturbada fue similar al valor obtenido para las palmas no reproductivas en la selva madura. Los mismos patrones se encontraron considerando las otras variables lumínicas utilizadas en este estudio. Las diferencias lumínicas detectadas entre los grupos de palmas fueron estadísticamente significativas al aplicar a cada variable lumínica un análisis de varianza de una vía ($P < 0.05$). Un análisis a posteriori de comparación múltiple entre los grupos (prueba de Student Newman Keuls (paquete estadístico HP9000-S236)) y aplicado a cada variable lumínica, detectó solo dos agrupaciones. Una formada únicamente por palmas reproductivas de selva madura y otra formada tanto por las palmas no reproductivas del mismo sitio, así como por las palmas reproductivas de selva perturbada (Cuadro 3).

Por otro lado, dado que los resultados de las cuatro variables lumínicas analizadas presentan el mismo patrón, es posible usar cualquiera de estas variables de luz para interpretar los resultados obtenidos en este trabajo. Por lo anterior, los resultados que se presentan, se basarán únicamente

CUADRO 3. Caracterización del microclima lumínico en a) palmas reproductivas de selva madura PRSM b) palmas no reproductivas de selva madura PNRSM y c) palmas reproductivas de selva perturbada PRSP en la selva de "Los Tuxtlas" Ver.. Se presentan los valores promedio \pm 1 desviación estandar de cuatro variables lumínicas: WCD proporción de luz directa, PFD luz fotosintéticamente activa, MF minutos de luz directa, y PFPD predicción de luz fotosintéticamente activa disponible. Los números entre paréntesis indican el tamaño de la muestra. Los valores con la misma letra representan promedios que no difieren significativamente ($P < 0.05$), de acuerdo con la prueba de Student Newman Keuls (SNK).

	WCD	PFD	MF	PFPD
PRSM	12.45 \pm 4.95 (11) a	5.94 \pm 2.70 (11) a	82.81 \pm 31.65 (11) a	5.24 \pm 2.41 (11) a
PNRSM	7.05 \pm 2.69 (11) b	3.22 \pm 1.73 (11) b	45.73 \pm 21.84 (11) b	2.83 \pm 1.60 (11) b
PRSP	7.83 \pm 3.19 (10) b	3.69 \pm 2.11 (10) b	54.50 \pm 29.07 (10) b	3.25 \pm 1.95 (10) b

en los valores de la luz fotosintéticamente activa (PFD) y los valores de los minutos de luz directa (MF). Se optó por estas dos variables considerando que pueden ser medidas directamente en el campo a través de otras técnicas. Mientras tanto, la WCO y la PPF_D, son variables que son calculadas y obtenidas a partir de métodos indirectos.

A continuación, se discuten: 1) las posibles causas que intervienen en definir el ambiente lumínico, que presentan las palmas que habitan en selva madura (PNRSM y PRSM), así como para las palmas que habitan en selva perturbada (PRSP); 2) el papel que ha jugado la luz en el crecimiento de los tres grupos de palmas estudiadas; 3) la importancia de la incidencia de luz directa sobre las copas de las palmas estudiadas; 4) la importancia de los procesos de regeneración natural en la disponibilidad de luz hacia las palmas; 5) Se discute también, la relación que guarda la disponibilidad de luz con la producción de infrutescencias en los grupos reproductivos; 6) por último, se lleva a cabo una exploración correlativa de la actividad reproductiva de las palmas con su capacidad fotosintética, la cual es estimada a partir del contenido de nitrógeno por unidad de peso foliar.

Comparación del ambiente lumínico que presentan las palmas de selva madura y selva perturbada

En la palma Astrocaryum mexicanum se ha observado que la reproducción tiene un considerable componente de variación entre individuos, tanto en el espacio como en el tiempo (Piñero y Sarukhán, 1982; Sarukhán et al., 1984; Martínez-Ramos et al., 1988). Por lo anterior, predecir donde y cuales palmas dentro de la selva presentarán un evento reproductivo resulta complicado. Asimismo, una vez que el evento reproductivo se ha disparado, el número de semillas producidas por cada individuo (fecundidad) depende, en gran medida, del número de infrutescencias que este logre desarrollar (Piñero y Sarukhán, 1982; Sarukhán, Martínez-Ramos y Piñero, 1984). Piñero y Sarukhán (1982) han sugerido que la cantidad de luz que incide sobre las palmas en el espacio y en el tiempo, parece representar un estímulo importante para que el crecimiento, así como el número de infrutescencias producidas por las mismas se incrementen. Asimismo, la observación de que la presencia de claros en el dosel aumenta la frecuencia reproductiva y el número de infrutescencias producidas, sugiere también que la luz es un factor importante en los procesos reproductivos de Astrocaryum mexicanum (Martínez-Ramos, 1985; Martínez-Ramos et al., 1988). Esta observación, también se apoya en el hecho de que la frecuencia reproductiva y la fecundidad para esta especie bajo condiciones de bosque cerrado, aumenta a medida que las palmas ganan mayor altura y supuestamente mayor calidad y cantidad lumínica (Sarukhán et al., 1984). Comportamientos similares se han observado en otras

especies de palmas neotropicales de selva húmeda en Panamá (De Steven, et al., 1987).

Los registros luminicos encontrados en este trabajo indican que, las PRSM reciben mayor cantidad de luz que las palmas que no son reproductivas y que habitan por igual en selva madura (Cuadro 3, Pág. 63). De acuerdo con estos resultados, la estructura del sitio, parece ser la principal causa de que ambos grupos de palmas hayan registrado cantidades de luz diferentes. Se sugiere que el dosel vegetal donde habitan las PRSM es más dinámico, es decir, la apertura de "claros pequeños" ocurre con mayor frecuencia en el mismo. Vale la pena señalar que, el hablar de un "claro pequeño", no hace referencia a la caída de un árbol de pequeñas dimensiones. Se sugiere que estas pequeñas aperturas se originan a partir de la continua caída de ramas de los árboles. Estas aperturas favorecen la incidencia de luz hacia el sotobosque, particularmente a las palmas estudiadas en este trabajo. Por lo anterior, la susceptibilidad de las especies a diversos factores bióticos y abióticos, puede representar las diferencias estructurales entre un sitio y otro (Martínez-Ramos, et al., 1988). Watkinson (1988) menciona que, es posible que ciertas zonas de bosques tropicales tengan una composición de especies muy disímil, encontrándose en ocasiones especies con mayor susceptibilidad de ser dañadas por diversos factores físicos, tales como vientos (nortes), pendiente, orientación y topografía principalmente. Asimismo, el menciona, que es posible también que muchas de las especies presenten mayor susceptibilidad de ser atacadas por herbívoros o plagas, las cuales, pueden ocasionar enfermedades que causen la muerte del

individuo. En este sentido, la edad avanzada de los árboles puede representar también, un factor importante en cuanto al vigor de los mismos. Así, árboles de edad avanzada serían más propensos de adquirir enfermedades, lo cual ocasionaría que los procesos que mantienen la estructura vegetativa se vean alterados, propiciando la muerte de los mismos en corto plazo.

En resumen, es posible que las especies que componen el dosel vegetal donde habitan las PRSM, presenten mayor susceptibilidad de ser alteradas por factores físicos, dando lugar a que la aparición de "claros pequeños" ocurra con mayor frecuencia, favoreciendo la mayor incidencia de luz hacia las mismas. La edad de los árboles del dosel, parece que puede jugar también un papel importante en los procesos de dinámica, modificación y restablecimiento del dosel. En particular, es posible que este fenómeno se presente en el dosel de la selva madura donde habitan las palmas estudiadas..

En contraste, se sugiere que las especies vegetales que componen el dosel vegetal donde habitan las PNRSM son menos susceptibles a daños ocasionados por los factores mencionados en el párrafo anterior. En este sentido, es posible que el dosel vegetal en esta zona se altere en menor grado. Así, la disponibilidad de luz para este grupo de palmas será mucho menor, debido a la menor frecuencia con que ocurre la caída de ramas, y por consiguiente la menor formación de pequeños claros por donde pueda incidir la luz hacia las palmas.

El que las palmas no reproductivas no hayan tenido ningún evento reproductivo en el lapso de estudio, también puede explicarse desde el punto de vista fisiológico. Es posible que

este grupo de palmas, no presentan actualmente una madurez fisiológica que les permita poner en marcha el proceso reproductivo. En este sentido, aunque las palmas tuvieran una disponibilidad de recursos óptima (entre ellos la luz), la producción de inflorescencias no se podría llevar a cabo. Watkinson (1988) menciona que, es posible que un evento reproductivo en árboles requiera en ocasiones de la acumulación de recursos por varios años. En este sentido, la cantidad de recursos (nutrientes, agua, luz), pudiera ser un factor limitante para que un evento reproductivo en A. mexicanum se lleve a cabo.

Otro punto que destaca dentro de este trabajo, es la diferencia de $2.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en promedio de luz, entre las palmas reproductivas de selva madura y las no reproductivas del mismo sitio. Es posible que esta diferencia, pueda representar el estímulo lumínico óptimo, que de lugar a que la reproducción en A. mexicanum, se lleve a cabo. Existen evidencias que individuos reproductivos de una especie de la familia Cycadaceae que habitan en la selva de Costa Rica registraron intensidades de luz mayores, en comparación a individuos no reproductivos. Vale la pena señalar que la diferencia de luz entre individuos reproductivos y no reproductivos presentó una diferencia menor de $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Clark y Clark, com. pers.).

Por lo que respecta a la comparación entre las palmas no reproductivas de selva madura (PNRSM) y las palmas reproductivas de selva perturbada (PRSP) (Cuadro 3), se encontró que no existen diferencias lumínicas significativas entre ambos grupos. Sin embargo, el grupo de palmas que habita en selva perturbada sí es reproductivo. Por lo anterior, si se ha sugerido que la luz es

un factor que estimula la reproducción en A. mexicanum. Porqué dos grupos que reciben la misma cantidad de luz, presentan comportamientos reproductivos contrastantes ?.

Dado que las palmas reproductivas habitan en una zona que fué perturbada por la caída de un árbol, las interacciones bióticas, así como los factores físicos (entre ellos la luz), contrastan con los que han interactuado y recibido las palmas no reproductivas de selva madura. Se menciona lo anterior, debido a que se conoce que la herbivoría y depredación, entre otras, son interacciones que se modifican cuando ocurre una perturbación natural en comparación a un sitio maduro (Denslow, 1980; Martínez-Ramos, 1985). Asimismo, se conoce también, que la cantidad de luz que incide en una zona perturbada es mayor a la que incide en una zona con un dosel vegetal bien estructurado (Chazdon y Fetcher, 1984; Martínez-Ramos, 1985). En este sentido, aún sin tener una evaluación directa de la cantidad de luz que han recibido ambos grupos en el transcurso de varios años, es muy factible que en el sitio perturbado la incidencia de luz al inicio de la perturbación fuese mayor. Por lo tanto, la mayor cantidad de luz que recibieron las palmas reproductivas recién ocurrida la perturbación, pudo favorecer que la reproducción de este grupo se incrementara. Actualmente, se sugiere que las palmas de selva perturbada, ya no reciben cantidades de luz comparables a las que recibieron hace algunos años.

Continuando en este contexto, si se ha sugerido que la cantidad de luz ha disminuido para las palmas de selva perturbada en los últimos años, ¿Porqué han continuado reproduciéndose ? A

este respecto. es un hecho que las PRSP han continuado produciendo infrutescencias año con año (solo una palma ha dejado de reproducirse). Sin embargo, a partir de 1985 el número de infrutescencias producidas por individuo en este grupo de palmas ha disminuido. En este sentido, aunque las palmas continuen produciendo infrutescencias, la fecundidad de las palmas se modifica al disminuir la incidencia de luz hacia las mismas. Martínez-Ramos et al. (1988), han encontrado que la fecundidad en A. mexicanum se modifica cuando las palmas habitan en sitios con menor disponibilidad de luz. En este sentido, sugieren que la mayor cantidad de luz que incide sobre las palmas, es el principal factor que promueve el aumento de la fecundidad en esta especie (este último punto será discutido en un apartado posterior).

Importancia de la luz en el crecimiento de Astrocaryum mexicanum

Martínez-Ramos (1985) menciona que en la palma A. mexicanum, cada hoja producida da lugar a un incremento promedio de 2 cms. en la altura del tronco. En los sitios maduros, cada palma produce 2.4 hojas al año en promedio, mientras tanto en una selva perturbada las palmas producen 4 hojas en promedio al año (Martínez-Ramos, op. cit.). De acuerdo a lo anterior, se esperaría que las palmas que crecen en selva perturbada, las cuales reciben mayor cantidad de luz, presentarían una tasa de crecimiento alta, permitiéndoles incrementar su altura en mayor proporción. Por el contrario, palmas que habitan en selva madura se esperaría que crecieran a una tasa más lenta al habitar en zonas con baja disponibilidad de luz. Se conoce que la cantidad de luz que llega al sotobosque de una selva perturbada es significativamente mayor que la luz que incide en una selva madura (Tinoco y Vázquez-Yanes, 1983; Chazdon y Fetcher, 1984).

Por lo anterior, con el fin de conocer si la cantidad de luz pudo tener alguna influencia en el crecimiento de A. mexicanum, se analizaron los incrementos de altura de los tres grupos de palmas estudiadas (PRSM, PNRSM y PRSP). Por medio de un análisis de varianza de una vía, se compararon los incrementos de altura de cada grupo de palmas a partir de 10 años de registros. El análisis de varianza mostró que existen diferencias significativas entre los grupos ($F = 12.627$; $P < 0.0001$) (Cuadro 4). Un análisis de comparación múltiple de Student Newman Keuls (SNK), definió que el grupo de palmas no reproductivas de selva madura (PNRSM) presentó un incremento de altura menor que el que

CUADRO 4. Incrementos de altura registrados para tres grupos de palmas estudiadas en la selva de " Los Tuxtlas " Ver.. a) PRSM palmas reproductivas de selva madura b) PNRSM palmas no reproductivas de selva madura y c) PRSP palmas reproductivas de selva perturbada. Se presenta el incremento de altura registrado en 10 años para las palmas que habitan en selva madura, y de 10 años para las palmas que habitan en selva perturbada. Los valores con la misma letra representan promedios que no difieren significativamente ($P > 0.05$). de acuerdo con la prueba de SNK. Los números entre paréntesis indican el tamaño de la muestra.

Incrementos de altura

a)	PRSM	0.72 m	(11)	a
b)	PNRSM	0.36 m	(11)	b
c)	PRSP	0.91 m	(10)	a

presentaron los dos grupos de palmas reproductivas (PRSM y PRSP), (Cuadro 4). Se sugiere que el grupo de palmas no reproductivas al recibir menor cantidad de luz en 1986 (Cuadro 3; pág. 64), así como muy posiblemente en gran parte de su vida, provocó que la tasa de crecimiento de las mismas no se incrementara, alcanzando alturas bajas que en la actualidad aún no le permiten capturar la energía luminica que estimule la reproducción de este grupo. A este respecto, Lugo y Rivera (1987) al estudiar palmas de la especie Prestoea montana. en una selva de Puerto Rico, encontraron que las palmas de menor altura (posiblemente por falta de luz en sus etapas juveniles) permanecieron supresas, perdiendo la capacidad de crecer a tasas comparables a las de otros adultos. Ellos mencionan que palmas que tuvieron una tasa de crecimiento muy alta, posiblemente recibieron cuando jóvenes intensidades de luz altas originadas por la apertura de claros en el dosel. Así, es posible que las PNRSM estudiadas en nuestro trabajo, no tengan actualmente la capacidad de crecer a una tasa más alta y por consiguiente pudieran estar destinadas a permanecer supresas por tiempo indefinido. Esta supresión en el crecimiento de las palmas pudo haber sido ocasionada por las bajas intensidades de luz que posiblemente han recibido desde sus etapas juveniles.

Por otra parte, los dos grupos de palmas reproductivas que habitan en selva madura y selva perturbada, no difirieron significativamente en sus incrementos de altura.

Respecto a las palmas reproductivas de selva madura, es posible que la cantidad de luz que recibieron en 1986, es semejante a la que han recibido en el transcurso de varios años.

La continua apertura de "claros pequeños" en el dosel, los cuales permiten la incidencia de luz directa al sotobosque de la selva, pudieron representar una condición estructural del dosel muy favorable para que las palmas recibieran intensidades de luz directa continua por espacio de varios años. Es posible que la mayor frecuencia y cantidad de luz que pudieron recibir las PRSM en el transcurso del tiempo, haya favorecido un tasa de crecimiento constante, permitiendo mayor captación de luz y también una mayor acumulación de recursos que pudieran ser destinados a la reproducción de las mismas.

Por lo que respecta a las palmas reproductivas de selva perturbada, se sugiere que la mayor cantidad de luz que recibieron tanto al inicio como en los primeros años de ocurrida la perturbación, provocó que la tasa de crecimiento de las mismas se incrementara. En este sentido, se sugiere que los registros de luz obtenidos en 1986 para las PRSP, representan únicamente una pequeña parte de la variación lumínica percibida por las mismas durante varios años. Asimismo, es posible que la cantidad de luz registrada en este año, no determinó, en gran parte, la mayor tasa de crecimiento ocurrida en las palmas. Lugo y Rivera (1987), encontraron que el crecimiento de las palmas de la especie Prestoea montana, fué mayor cuando recibieron intensidades de luz altas, es decir, a partir de los primeros años de ocurrida una perturbación. Encontraron también, que la tasa de crecimiento de las palmas fué mayor en los primeros años en comparación a la que tuvieron las mismas palmas 40 años después. Transcurrido este tiempo, es muy factible que el dosel presentara una estructura vegetal que le asemejara más a una

selva madura.

Por todo lo anterior, se ha podido vislumbrar el papel que puede jugar la luz en promover procesos como el crecimiento. Se ha encontrado que las palmas que registraron la menor intensidad de luz, son las que también presentaron los incrementos de altura menores (PNRSM). Se ha sugerido la importancia de la dinámica del dosel en la aparición de "claros pequeños", los cuales permiten frecuentemente la incidencia de luz hacia las palmas estudiadas (PRSM). Así, este grupo, posiblemente influenciado por cantidades de luz muy frecuentes de luz directa, ha mantenido una producción de infrutescencias muy sostenida entre años. Finalmente, se ha vislumbrado el efecto que pudo tener en el crecimiento de las palmas, intensidades de luz directa muy altas, que al parecer recibieron las PRSP en los primeros años después de ocurrida la perturbación. Es posible que intensidades de luz directa muy altas hayan influido en que las palmas crecieran en ese momento, a una tasa muy alta.

La importancia de la incidencia de luz directa sobre A. mexicanum

En zonas donde la estructura del dosel es muy cerrada, la incidencia de luz al sotobosque de la selva es muy escasa. Buena parte de la luz que reciben las plantas que habitan el sotobosque es difusa, es decir, que ha sido reflejada por el follaje u otras estructuras vegetales. Se conoce que este tipo de radiación por sí sola, no contribuye sustancialmente en los procesos fotosintéticos de las plantas (Chazdon, 1988); siempre es necesaria la presencia de intensidades de luz directa para complementar los requerimientos fotoquímicos de las plantas (Pearcy, 1983; Chazdon, 1985, 1988).

Por lo anterior, la incidencia de los rayos de luz directa (sunflecks) sobre las palmas estudiadas, así como para otras especies vegetales, pueden representar un estímulo lumínico muy importante para promover el proceso de fotosíntesis.

Se puede definir un sunfleck como un haz de luz que puede atravesar el dosel vegetal a través de pequeños orificios creados en el follaje, el cual tiene como característica principal tener una duración efímera de alrededor de medio minuto en promedio, tener una intensidad de luz hasta de $250 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, e incidir puntualmente sobre las hojas de las plantas (Pearcy 1983, Chazdon 1985, 1988). A diferencia de un sunfleck, una perturbación en el dosel presenta un área de incidencia de luz mucho mayor y una intensidad de luz promedio de $1000 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Chazdon y Fetcher, 1984). Otro dato de importancia acerca de los haces de luz, es que del total de luz fotosintéticamente activa recibida en el sotobosque de algunas selvas tropicales,

más del 50 % resulta ser a través de haces de luz (Chazdon y Fetcher, 1984; Chazdon, 1986). Por todo lo anterior, se sugiere que para las hojas de algunas plantas que habitan en el sotobosque de la selva la presencia de los haces de luz en estas zonas. puede resultar determinante para alcanzar niveles fotosintéticos óptimos, que bajo condiciones de penumbra o luz difusa les sería difícil alcanzar (Chazdon, 1985; 1988).

Dada la importancia que pueden representar la incidencia y duración de los rayos de luz directa en los procesos fotoenergéticos de las plantas, se analizó la frecuencia con que inciden rayos de luz directa de diferente duración sobre los tres grupos de palmas estudiadas en este trabajo. Este análisis tiene como finalidad dilucidar si la frecuencia de rayos de luz directa de alguna duración en especial, pudiese representar un estímulo lumínico importante en el proceso reproductivo. En la Figura 10, se muestra la frecuencia de rayos de luz directa que incidieron sobre cada grupo de palmas, así como el tiempo (min.) de duración de los mismos sobre las copas de A. mexicanum. Se observa que la mayor frecuencia de rayos directos que inciden sobre las copas de los tres grupos de palmas, caen en el intervalo de 2 a 4 min promedio de duración. Las PRSM registraron en este intervalo una frecuencia de rayos de luz directa superior al 20 % en relación con las PNRSM y del 18 % en relación con las PRSP. Se observa también que, las PRSM registraron intensidades de luz entre 40 y 60 min con mayor frecuencia. Se realizó un análisis de varianza con el fin de conocer si existen diferencias entre la frecuencia de rayos de diferente duración, entre los tres grupos de palmas. El

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA
BIBLIOTECA

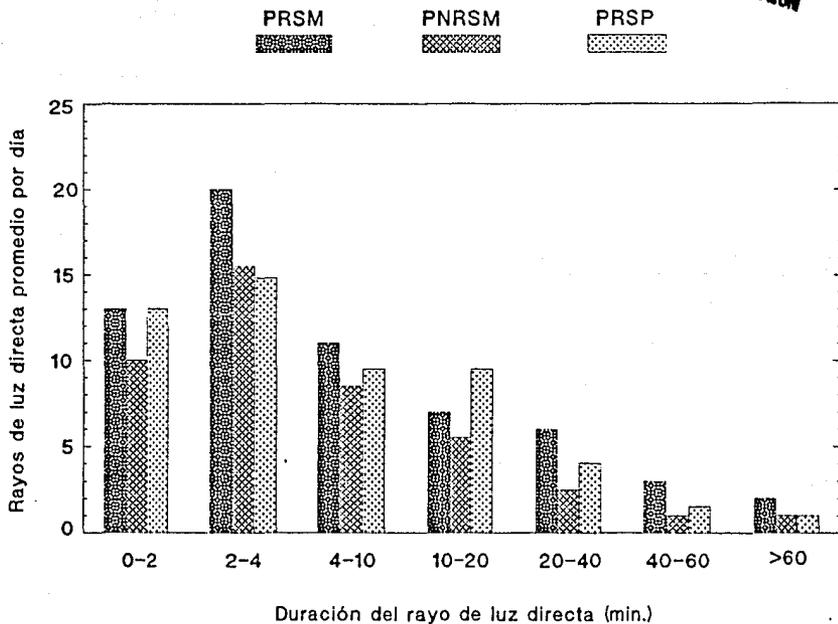


FIGURA 10. Frecuencia de la duración de rayos de luz directa sobre los tres grupos de palmas estudiadas: Palmas Reproductivas de Selva Madura, Palmas No Reproductivas de Selva Madura y Palmas Reproductivas de Selva Perturbada.

análisis mostró que la frecuencia de rayos de luz de diferente duración, no presenta diferencias significativas entre los tres grupos estudiados, excepto para los rayos de luz que reciben las PRSM, con una duración promedio entre 40 y 60 min. En este intervalo de tiempo las PRSM, difirieron significativamente de los otros dos grupos de palmas estudiadas ($F = 4.197$; $P < 0.0251$). Cabe señalar que, intensidades de luz que presentan esta duración, no corresponden a lo que propiamente se conoce como "sunfleck". Sin embargo, en zonas donde se presentan intensidades de luz por demasiado tiempo en un mismo sitio, debe suponerse que el dosel vegetal se encuentra tan alterado que no interfiere propiamente en la intercepción de luz hacia las plantas. Por otra parte, este es un resultado muy interesante, puesto que, la incidencia de luz directa por varios minutos, la cual es independiente de la frecuencia, pudiera representar un estímulo lumínico muy importante, en el sentido de que las PRSM pudieran producir y destinar en algún momento, mayor cantidad de recursos al crecimiento y reproducción. Por otro lado, este resultado apoya nuestra suposición acerca de que en el dosel donde habitan las PRSM, se presentan con cierta regularidad "claros pequeños" que permiten la incidencia de luz directa por varios minutos. Es posible también, que la mayor incidencia de luz en este intervalo de duración (40-60 min.), represente en gran parte, la diferencia en la cantidad de luz que reciben las PRSM en comparación a los otros dos grupos de palmas estudiadas (PNRSM y PRSP).

Importancia de los procesos de regeneración natural en la disponibilidad de luz para Astrocaryum mexicanum

Los registros lumínicos indican que las palmas reproductivas que habitan en selva madura (PRSM), reciben actualmente mayor cantidad de luz que las palmas reproductivas que habitan en selva perturbada (PRSP) (Cuadro 3). Este resultado muestra que en la selva madura incide mayor cantidad de luz que la que penetra en la porción de selva que ha sufrido una perturbación en el dosel vegetal superior. A este respecto, se ha encontrado que realmente, la mayor incidencia de luz para las plantas que habitan en el sotobosque de una selva tropical, se presenta en las zonas que han sufrido una perturbación en el dosel vegetal (Tinoco y Vázquez-Yanes, 1983; Chazdon y Fetcher, 1984).

En este trabajo era de esperarse que se encontraría una mayor disponibilidad de luz para las PRSP que para las PRSM. Sin embargo, los resultados de este trabajo indican lo contrario. A este respecto surge la pregunta de: ¿Cuáles serían las posibles causas de haber registrado una menor intensidad de luz en las palmas reproductivas que habitan en selva perturbada ?.

De acuerdo con los diversos procesos de la dinámica de renovación del dosel que se llevan a cabo en bosques tropicales (Hartshorn, 1978; Whitmore, 1978; Denslow, 1980; Martínez-Ramos, 1985), es posible que la porción de selva perturbada donde se realizó este trabajo, pudo haber sufrido cambios en su estructura vegetal al paso de los años. Estos cambios pudieron haber ocurrido de manera semejante al modelo propuesto por Whitmore (1978), donde describe los procesos que ocurren en el ciclo de crecimiento del bosque al ocurrir una perturbación. Este modelo

considera tres fases generales: 1) la fase de claro 2) la fase de construcción y 3) la fase madura. Cabe hacer notar, que estas tres fases de regeneración que ocurren en porciones de selvas tropicales que han sufrido una perturbación, seguramente no se han llevado a cabo en su totalidad en la porción de selva perturbada que se estudio en Los Tuxtlas. Whitmore (1978), menciona que para completar las tres fases se requeriria de un tiempo muy largo (alrededor de 100 años). Se sugiere que la zona perturbada, se encuentra en las primeras etapas de la fase de construcción (fase 2), propuesta por el modelo anterior, es decir, comienza la colonización de los claros (ya sea por plántulas preestablecidas, banco de semillas o por árboles que tienen una tasa de crecimiento muy alta. Es posible también, que la renovación de los estratos vegetales por arriba del estrato que habita A. mexicanum, ha ocurrido a partir de la extensión lateral de ramas de árboles que circundan el claro. Este crecimiento facilita que el claro se cierre con mayor rapidez. La regeneración del claro a partir de árboles juveniles, resulta en un proceso que requiere decenas de años (Clark y Clark, 1987).

El hecho de sugerir que las primeras etapas de regeneración del sitio de la selva perturbada se hayan llevado a cabo en un tiempo muy corto, se apoya en lo reportado por Martínez-Ramos et al (1988), quienes encontraron que para una zona perturbada que se abrió en 1974 (sitio DD), al parecer, el tiempo que conlleva para que esta misma adquiera características semejantes a una selva madura, requiere aproximadamente de 12 años. Los autores compararon la producción de hojas en palmas de Astrocaryum mexicanum que habitan tanto en selva madura como en selva

perturbada. Ellos encontraron que, las palmas que habitan en selva perturbada, produjeron 4 hojas en promedio en el año de 1978, mientras que 8 años después, las mismas palmas produjeron 2.8 hojas promedio por individuo al año. Este último valor es muy semejante al encontrado para las palmas de selva madura en 1985, el cual fué de 2.7 hojas por individuo al año. Este resultado sugiere que, el sitio perturbado haya adquirido características muy semejantes a una selva madura en cuanto a los factores que interactúan con las plantas. En este sentido, las palmas de selva perturbada se comportan de manera muy similar a las palmas de selva madura, por lo menos en los procesos que involucran la producción foliar.

Por todo lo anterior, parece ser que el dosel vegetal que ha sufrido una perturbación natural, tiene la posibilidad de restablecer parcialmente su estructura original, en un tiempo relativamente corto (alrededor de 12 años). En este sentido, es posible que algunos de los factores físicos que interactuaban al inicio de la perturbación (entre ellos la incidencia de luz al sotobosque), se modifiquen al renovarse parcialmente ésta estructura vegetal. Asimismo, si esto ocurre, procesos tales como el crecimiento y la reproducción de las palmas pueden también modificarse, e incluso disminuir a falta de la incidencia de luz en los estratos inferiores.

Importancia de la luz en la fecundidad de Astrocaryum mexicanum

Con el propósito de conocer el papel que desempeña la luz en la fecundidad de A. mexicanum, se comparó la producción de infrutescencias entre los dos grupos de palmas reproductivas (PRSM y PRSP). Por que el número de infrutescencias y no el número de frutos ?. Piñero y Sarukhán (1982) encontraron que, el número de frutos por infrutescencia se mantiene constante para diferentes clases de edad, de tal manera que, la principal fuente de variación entre palmas reproductivas es el número de infrutescencias producidas por las mismas.

Comparar la fecundidad entre los grupos de palmas reproductivas, tiene como finalidad dos supuestos : 1) determinar si los procesos de dinámica de renovación del dosel, los cuales se han mencionado, pudieran haber favorecido que la incidencia de luz hacia las palmas de selva perturbada disminuyera, y en consecuencia, que la fecundidad de las mismas también fuese menor y 2) Determinar si las palmas reproductivas de selva madura han mantenido una producción promedio anual de infrutescencias muy similar entre años. Este comportamiento sugeriría que las palmas de este grupo, a pesar de habitar en sitios que representan estructuralmente una selva madura, el dosel vegetal de la misma, mantiene una dinámica muy constante (caída frecuente de ramas u otras estructuras que originan la creación de aperturas en el dosel). Esta dinámica del dosel en la selva madura, originaría que la incidencia de luz directa al sotobosque de la misma (en nuestro caso para las palmas estudiadas) ocurriera con mayor frecuencia, favoreciendo posiblemente el

proceso reproductivo en A. mexicanum.

En el Cuadro 5, se presenta el promedio de infrutescencias producidas por los dos grupos de palmas en los años de 1985, 1986 y 1987, así como el total de infrutescencias producidas en el total de años de observación. En primer lugar, se realizó un análisis de varianza con el fin de comparar la producción de infrutescencias entre los tres años de registros para ambos grupos de palmas reproductivas. El análisis de varianza mostró que no existen diferencias significativas en la producción de infrutescencias entre años para palmas que habitan en selva madura ($F = 1.751$; $P = .1909$) y para palmas que habitan en selva perturbada ($F = 0.940$; $P = 0.4029$) (Cuadro 5).

Respecto a las PRSM, se sugiere que la intensidad de luz, posiblemente ha incidido sobre las mismas con valores que les permitan mantener una reproducción muy constante entre años. Así, se sugiere que a pesar de que las palmas habitan en un bosque maduro, la dinámica en la estructura del dosel a través de los años, ha favorecido que este grupo de palmas reciba intensidades de luz con la suficiente intensidad y frecuencia para que las palmas tuvieran la capacidad de producir y almacenar la energía suficiente para reproducirse año con año. A este respecto, Martínez-Ramos et al (1988) encontraron que, en una muestra de 350 palmas aprox. en 12 años de estudio, no presentaron diferencias significativas entre años en la producción de infrutescencias. Este resultado encontrado por ellos, sugiere nuevamente que la estructura del dosel del bosque maduro, posiblemente determine que ciertos factores físicos, entre ellos la luz, humedad, temperatura etc., no fluctúen con valores

Cuadro 5. Número de infrutescencias producidas por: palmas reproductivas de selva madura PRSM (n=11) y palmas reproductivas de selva perturbada PRSP (n=10), en la estación de Biología los Tuxtlas en los años de: 1985, 1986, y 1987. Asimismo, se presenta c) el número total de infrutescencias producidas durante todos los años de observación (12 años para PRSM y 10 años para PRSP). Se presentan los valores promedios \pm 1 desviación estandard. Los valores con la misma letra representan promedios que no difieren significativamente ($P > 0.1$).

	1985	1986	1987
PRSM	1.63 + 1.11 a	1.27 + 0.74 a	2.45 + 1.72 a
PRSP	1.40 + 0.92 a	1.00 + 1.11 a	1.61 + 0.66 a

Infrutescencias totales

PRSM	1.76 + 0.42 a
PRSP	3.01 + 0.34 b

extremos por temporadas muy largas. De esta manera, es posible que los recursos necesarios para la reproducción se complementen satisfactoriamente en cualquier año.

Por otra parte, también se encontró en nuestro trabajo que las PRSP no difirieron significativamente en la producción de infrutescencias entre años. Este resultado, sugiere que la estructura del sitio presenta condiciones muy estables, es decir, que los factores físicos que interactúan con las palmas, entre ellos la luz, se presentan en un gradiente muy " homogéneo " y posiblemente, con intensidades de luz muy bajas. En este sentido, como se ha mencionado, al parecer este sitio no representa actualmente una estructura que le asemeje a un claro. Es posible que la cantidad de luz que reciben actualmente las palmas de selva perturbada, no represente un estímulo que modifique la producción de infrutescencias.

En segundo lugar, se observa que las PRSP produjeron en promedio casi el doble de las infrutescencias producidas por las PRSM en un lapso de 10 y 12 años respectivamente. Los valores se compararon mediante una prueba de "t" pareada, y se encontró que existen diferencias significativas entre ambos grupos de palmas ($t = 2.229$; $P < 0.05$). Este resultado sugiere que, la mayor intensidad de luz que recibieron las PRSP en los primeros años después de ocurrida la perturbación, pudo representar un estímulo lumínico muy importante para incrementar las infrutescencias producidas por individuo. Es posible también que, como se ha mencionado con anterioridad, la regeneración del dosel vegetal ha originado que la intensidad de luz hacia las palmas haya disminuido en los últimos años, hasta el grado de presentar una

menor cantidad de luz que la que presenta un bosque maduro. Así, la producción de infrutescencias por las PRSP, al parecer, ha disminuido en un lapso de 10 años. A este respecto, Martínez-Ramos et al., (1988) a partir de una muestra 70 palmas que habitan en claro (sitio DD), encontraron que en 1977 la producción de infrutescencias promedio fué muy cercana a 2, mientras que 10 años después, las mismas palmas produjeron en promedio menos de 1 infrutescencia por individuo (Fig. 11). Estos resultados apoyan lo sugerido por nosotros en este trabajo, donde al parecer la mayor cantidad de luz que incide sobre las palmas al inicio de la perturbación, así como en las primeras etapas de regeneración del mismo, favorecieron que la producción de infrutescencias por individuo se incrementara. En contraste, 10 años después (1986), las mismas palmas produjeron menor número de infrutescencias promedio por individuo. Ellos mismos, han sugerido que los procesos de dinámica de renovación del dosel que ocurren comúnmente en bosques tropicales, han originado que el claro en un lapso de 10 años, presente algunas características que le asemejen a un bosque maduro. En el caso de nuestro trabajo, la disminución en la cantidad de luz hacia las palmas que habitan este sitio (PRSP), posiblemente ha dado lugar a que la producción de infrutescencias disminuya. Cabe señalar que, seguramente otros factores tanto físicos (humedad, temperatura etc.) como bióticos (herbivoría, depredación, competencia) se modifican e interactúan con las palmas al ocurrir estos procesos de regeneración. Sin embargo, en este trabajo, la luz parece representar un factor muy importante en la reproducción de A. mexicanum.

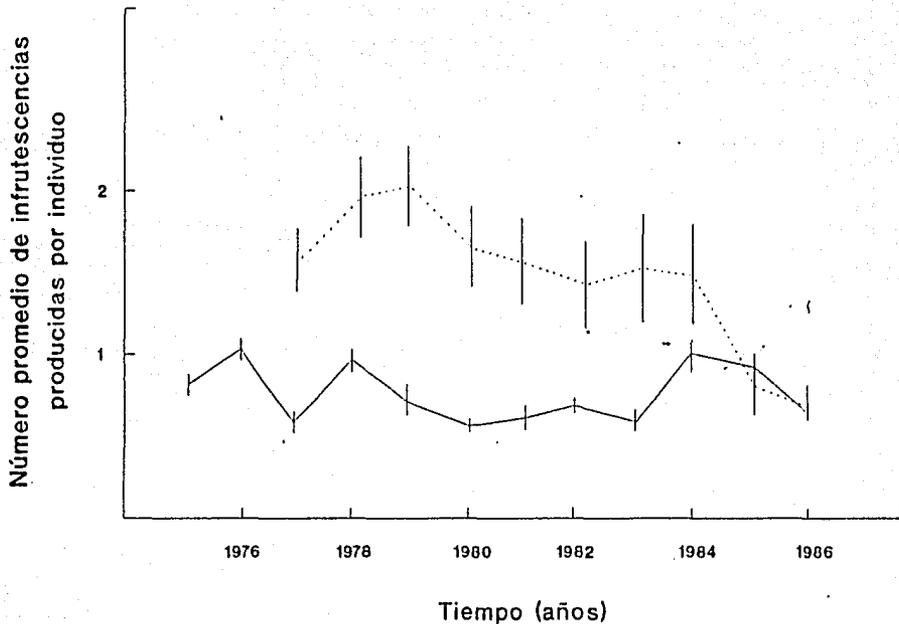


FIGURA 11. Fecundidad promedio anual para palmas que crecen en selva madura (—) y selva perturbada (.....) (Tomado de Martínez-Ramos, et al. 1988).

Por otro lado, dado que se ha sugerido que el componente lumínico representa un estímulo importante en la reproducción de A. mexicanum, se trató de buscar si existe relación alguna entre la cantidad de luz registrada en noviembre de 1986 y las infrutescencias producidas por las palmas de ambos grupos reproductivos en el año de 1987. ¿Porqué solo en el año de 1987? Se escogió únicamente este año, debido a que la producción de flores en A. mexicanum es en el mes de abril, por ende, si la luz representa un factor necesario para la reproducción, se esperaría que guardara alguna relación con la época de reproducción posterior a los registros de luz, y no con eventos reproductivos de años anteriores.

En la Figura 12, se presenta la relación entre la cantidad de luz fotosintéticamente activa (PFD), y las infrutescencias producidas por las palmas reproductivas de selva perturbada. Se observa que gran parte de las palmas produjeron como máximo 2 infrutescencias en el año, mientras que en contraste solo 1 palma no se reprodujo.

En la Figura 13, se presenta la relación entre las infrutescencias producidas en 1987 y la cantidad de luz fotosintéticamente activa (PFD), registrada en 1986 para palmas que habitan en selva madura. Se observa que algunas palmas produjeron hasta 4 infrutescencias, mientras que solo una de ellas no se reprodujo en este año. Las palmas restantes produjeron valores intermedios a los mencionados. Asimismo, se observa que las palmas que registraron la mayor producción de infrutescencias, también registraron los valores de luz más altos.

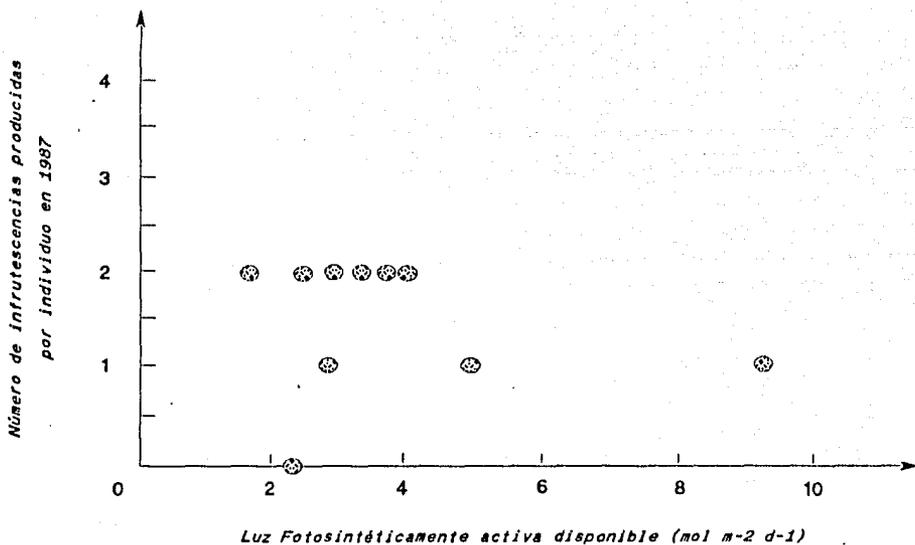


FIGURA 12. Relación entre las infrutescencias producidas en 1987 y la luz fotosintéticamente activa (PFD), en palmas de selva perturbada (⊗).
 ($r = 0.2509$; $p > 0.5$).

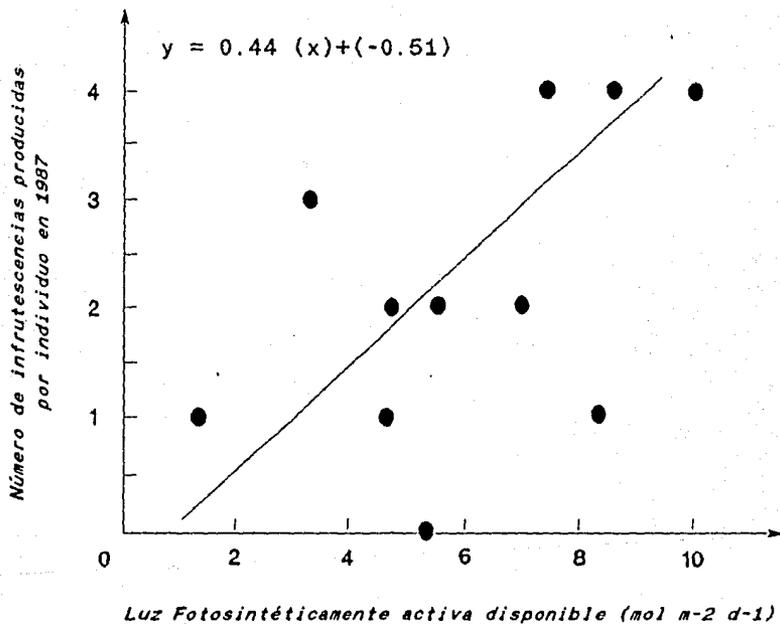


FIGURA 13. Relación entre las infrutescencias producidas en 1987 y la luz fotosintéticamente activa (PFAD), en palmas de selva madura (●), ($r = 0.892$; $p < 0.005$).

Con el objeto de conocer si existe alguna relación entre la luz y la reproducción en A. mexicanum, se realizó un análisis de correlación entre la luz registrada sobre las palmas en 1986 y la producción de infrutescencias en 1987, para los dos grupos reproductivos. El análisis mostró que las infrutescencias producidas por las palmas reproductivas de selva perturbada en 1987, no guardan relación alguna con la cantidad de luz registrada por las mismas en 1986; PFD ($r = 0.2509$, $p > 0.05$) NS.

Por otra parte, el análisis de correlación entre las palmas reproductivas de selva madura (PRSM) y la cantidad de luz registrada en 1986, mostró que existe relación entre ambas variables; PFD ($r = 0.8092$; $F = 17.046$, $P < 0.005$).

Cabe señalar que, los minutos de luz directa (MF) respecto a la producción de infrutescencias de 1987, presentaron la misma tendencia que la luz fotosintéticamente activa PFD, en ambos grupos de palmas reproductivas.

Por lo que respecta a las PRSP, es posible que, al parecer, la menor cantidad de luz que registraron en 1986, dió lugar únicamente a que la mayor parte de las palmas se reprodujeran. Sin embargo, la fecundidad de las palmas no fué tan alta como la registrada por las palmas de selva madura PRSM. Es posible que una menor producción de infrutescencias de las PRSP, se deba a la disminución paulatina de luz que ha percibido este grupo en los últimos años.

Por otra parte, la relación entre la luz registrada en 1986 por las PRSM y la reproducción de las mismas, sugiere que la luz es un factor que contribuye significativamente para que el evento reproductivo se lleve a cabo en A. mexicanum. En particular,

se ha sugerido que la incidencia de rayos de luz directa sobre las PRSM, favoreció el aumento en la fecundidad de las mismas, por lo menos para el año de 1987.

Este resultado, apoya las suposiciones expresadas en otros trabajos, acerca del papel de la luz en el éxito reproductivo de A. mexicanum. Procesos estructurales, tales como la renovación y dinámica del dosel vegetal, modifican sustancialmente la incidencia de luz hacia las palmas estudiadas y en general para muchas especies que habitan el sotobosque de la selva. Asimismo, se ha vislumbrado el papel que puede jugar la incidencia de rayos de luz directa sobre las copas de las palmas. Esta intensidad de luz puntual, al parecer, con solo pocos minutos de incidencia sobre las hojas, tiene la capacidad de satisfacer los procesos fotoenergéticos de las mismas, y por lo tanto, proporcionar la energía suficiente para que las funciones que realiza la planta sean complementadas.

Por todo lo anterior, la luz parece representar el recurso limitante en el éxito reproductivo de A. mexicanum. Sin embargo, conocer la proporción con que éste factor contribuye e interactúa con otros factores a nivel individual, requerirá de estudios posteriores.

El nitrógeno foliar, como estimador de la capacidad fotosintética y la relación que guarda, esta última, con la cantidad de luz en A. mexicanum.

En el Cuadro 6, se presentan los porcentajes de las concentraciones de nitrógeno foliar (ppm) encontradas para los tres grupos de palmas de la especie A. mexicanum. Se observa que el grupo de PRSM registró las concentraciones de nitrógeno foliar más altas, seguido del grupo de PRSP y por último las PNRSM.

Con el propósito de tratar de encontrar si existen diferencias en las concentraciones de nitrógeno foliar entre los tres grupos de palmas, se realizó un análisis de varianza de una vía. El análisis mostró que no existen diferencias significativas entre los tres grupos de palmas ($F = 1.309$, $P = 0.2960$). Este resultado indica que la concentración de nitrógeno registrada en cada grupo es muy similar. En este sentido, es posible que las hojas de los tres grupos de palmas, complementen sus funciones metabólicas con una tasa de fotosíntesis muy baja, para lo cual, requerirían concentraciones de nitrógeno también muy bajas en comparación a hojas de especies heliófilas, donde la tasa de fotosíntesis de muchas de ellas es mayor. Tal es el caso de Piper auritum, el cual tiene una respuesta fotosintética mayor, en comparación a Piper hispidum, especie acoplada a vivir en intensidades de luz baja (Walters y Field, 1987).

Otro punto que vale la pena señalar, es que la muestra de hojas de cada grupo de palmas fué muy pequeña (7 hojas de 7 individuos por grupo), de tal manera que, seguramente gran parte de la variabilidad existente entre los demás individuos de la

CUADRO 6. Concentraciones de nitrógeno foliar registrado en tres grupos de palmas de Astrocaryum mexicanum: a) palmas reproductivas de selva madura (PRSM) b) palmas no reproductivas de selva madura (PNRSM) y c) palmas reproductivas de selva perturbada (PRSP). Los valores con la misma letra no difieren significativamente. N=7 para los tres grupos.

	NITROGENO
a) PRSM	38.4 % a
b) PNRSM	29.8 % a
c) PRSP	31.8 % a

muestra quedó relegada. En este sentido, surge el problema de haber subestimado las concentraciones de nitrógeno entre los tres grupos de palmas. Se menciona lo anterior, debido a que si se observan los valores de las concentraciones de nitrógeno en el Cuadro 6, estos presentan las mismas tendencias que presentaron los tres grupos de palmas, en cuanto a los valores que registraron en la incidencia de luz. Por lo tanto, es posible que al aumentar el tamaño de la muestra de palmas (comparable a los análisis de luz), el grupo que registró la mayor incidencia de luz, posiblemente también presentara diferencias significativas en la concentración de nitrógeno, respecto a los demás grupos. Se menciona lo anterior, debido a que se conoce que existe una relación directamente proporcional entre fotosíntesis y contenido de nitrógeno foliar (Gulmon y Chu, 1981; Mooney y Gulmon, 1982; Deyong y Doyle, 1985; Field y Mooney, 1986; Walters y Field, 1987), entre otros.

En resumen, sugerir que la concentración de nitrógeno foliar no presente diferencias entre los grupos estudiados, puede ser explicada a partir de que la capacidad fotosintética de las hojas se mantiene constante, independiente de la cantidad de luz que reciban. Este argumento puede ser muy válido, debido a que gran parte de las especies tolerantes a la sombra, tienden a presentar capacidades fotosintéticas muy bajas, las cuales, por lo general, no se modifican substancialmente cuando perciben intensidades de luz muy altas (Gulmon y Chu, 1981; Mooney y Gulmon, 1982; Field y Mooney, 1986).

Por otra parte, comparar la concentración de nitrógeno entre los grupos de palmas con una muestra muy pequeña, posiblemente influyó en que la variabilidad de este elemento entre las hojas de las palmas estudiadas no se estimara objetivamente.

Por todo lo anterior, de acuerdo a nuestros resultados, parece ser que la capacidad fotosintética (estimada a partir de las concentraciones de nitrógeno foliar) es muy semejante entre los tres grupos de palmas. De tal manera que, al parecer, la fluctuación en los niveles de luz que inciden sobre las hojas de los tres grupos, no modifica significativamente la capacidad fotosintética de las mismas.

CONCLUSIONES

- La estimación de la cantidad de luz por medio de la técnica de fotografías hemisféricas, representa un instrumento de trabajo muy adecuado para caracterizar este factor en zonas tropicales.
- Las palmas reproductivas que habitan en selva madura son las que recibieron mayor cantidad de luz.
- Las palmas no reproductivas de selva madura registraron la menor intensidad de luz.
Seguramente, la estructura de un dosel muy cerrado no permite que la luz llegue en gran cantidad a este grupo de palmas, impidiéndoles alcanzar su madurez reproductiva.
- La frecuencia y duración de los rayos de luz directa, posiblemente representen un estímulo importante en aumentar la actividad fotosintética en las hojas de las palmas estudiadas.
- Los procesos de dinámica de renovación del dosel que han ocurrido en el tiempo en la zona donde habitan las palmas de selva perturbada, han disminuido la incidencia de luz sobre las mismas.
- El grupo de palmas reproductivas de selva perturbada registró una producción de frutos mayor que las palmas reproductivas que habitan en selva madura en un lapso de 10 y 12 años, respectivamente. Al parecer, la mayor cantidad de luz que recibieron las palmas de selva perturbada al inicio de la perturbación, influyó en producir más infrutescencias.
- El número de infrutescencias producidas por las palmas reproductivas de selva madura en 1987, aumentó en relación con la cantidad de luz que incidió sobre cada una de ellas. Palmas que recibieron mayor cantidad de luz, produjeron más infrutescencias.
- La actividad fotosintética de las hojas, estimada a partir de la concentración de nitrógeno foliar, no presentó diferencias entre los tres grupos de palmas estudiadas. Al parecer, la actividad fotosintética foliar es la misma en las palmas estudiadas, aún cuando la cantidad de luz que incide sobre ellas fluctúe.

BIBLIOGRAFIA

- Álvarez-Buylla, E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol (Moraceae), en la selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Anderson, M. C. 1964a. Studies of the woodland light climate. The photographic computation of light conditions. Journal of Ecology 52:27-41.
- Anderson, M. C. 1964b. Studies of the woodland light climate. Seasonal variation in the seasonal light climate. Journal of Ecology 52:643-663.
- Arriaga-Cabrera, L. 1982. Análisis demográfico de la copa de Pinus hartwegii, Lindl. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Ashton, P. S. 1958. Light intensity measurements in rain forest near Santarem Brazil. Journal of Ecology 58:65-70.
- Atkins, W. y Poole, H. 1930. Methods for the photoelectric-photochemical measurement of daylight. Biol. Rev. 5:91-113.
- Balderas, G. 1986. Procedimientos simplificados de proyecciones solares. Instituto de Ciencias de la Universidad Autónoma de Puebla y EON (Eds.). I Ed. Puebla, México.
- Bannister, B. A. 1970. Ecological life cycle of Euterpe globosa (Gaertn). En: Odum, H. T. y Pigeon, R. F. (Eds.). A tropical rain forest: a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. V. S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, Tennessee.
- Bidwell, R. G. 1979. Plant Physiology. Collier-McMillan (Eds.). London-New York.
- Bonhome, R. y Chartier, P. 1972. The interpretation and automatic measurement of hemispherical photographs to obtain sunlite foliage area and gap frequency. Israel Journal of Agricultural Research 22:53-61.
- Brokaw, N. V. 1982. The definition of tree fall gap and it's effect on measures of forest dynamics. Biotropica 14:158-160.
- Bullock, S. H. 1982. Population structure and reproduction in the neotropical dioecious tree Compsoneura sprucei. Oecologia 55:238-242.
- Carabias, L. J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálido húmeda de Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Chazdon, R. L. y Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. Journal of Ecology 72:553-564.
- Chazdon, R. L. 1985. Leaf display, canopy structure and light interception of two understory palm species. American Journal of Botany 72:1493-1502.
- Chazdon, R. L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. Journal of Ecology 74:995-1012.
- Chazdon, R. L. y Pearcy, R. W. 1986. Photosynthetic responses to light variation in rain forest species. Oecologia 69:524-531.
- Chazdon, R. L. y Field, C. B. 1987. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: Evaluation of a computerized technique. Oecologia 73:525-532.
- Chazdon, R. L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. En: Advances in Ecological Research. Academic Press Inc. Londres.
- Clark, D. A. y Clark, D. B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. En: Clark, D. A. Dirzo, R. y Fetcher, N. (Eds.). Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos. Revista de Biología Tropical 35. suplemento 1.
- Coombe, D. E. 1957. The spectral composition of shade light in woodlands. Journal of Ecology 45:823-830.
- Córdoba, B. 1979. Efectos de la densidad, la distancia al árbol progenitor y la depredación, en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de Nectandra ambigens (Blake). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- DeJong, T. M. y Doyle, J. F. 1985. Seasonal relationships between leaf nitrogen content (photosynthetic capacity) and leaf canopy light exposure in peach (Prunus persica). Plant, Cell and Environment 8:701-706.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. Biotropica 12:47-55.
- De Steven, D., Windsor, D. M., Putz, F. E. y De León, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. Biotropica 4:342-356
- Dore, W. 1958. A simple light chemical meter. Ecology 39:151-152.

- Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Martínez-Ramos, M. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: Un recurso para el estudio y conservación de la selvas del trópico húmedo. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (Eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol II. Ed. Alhambra Mexicana.
- Evans, G. C. y Coombe, D. E. 1959. Hemispherical and woodland canopy photography and the light climate. Journal of Ecology 47:103-113.
- Evans, G., Whitmore, T. y Wong, Y. 1960. The distribution of light reaching the ground vegetation in a tropical rain forest. Journal of Ecology 48:193-204.
- Evans, G. C. 1969. The spectral composition of light in the field. It's measurement and ecological importance. Journal of Ecology 57:109-125.
- Federer, C. A. y Tanner, C. B. 1966. Sensors for measuring light available for photosynthesis. Ecology 47:654-657.
- Field, C. y Mooney, H. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En: Givinish, T. J. (Ed.). On the economy of plant form and function. Cambridge University Press.
- Franco, M. 1979. Simulación demográfica y productiva de poblaciones uniespecificas de árboles. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Friend, D. T. C. 1961. A simple method of measuring integrated light values in the field. Ecology 42:577-580.
- Galston A., Davies, P. y Satter, R. 1980. The life of the green plant. Prentice-Hall Inc. (Eds.). III edición. New Jersey.
- García, E. 1981. Modificación al sistema de clasificación de Köeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). III Edición por E. García, México.
- García, E. 1983. Apuntes de Climatología. García de Miranda, E. (Ed.) IV Ed.. Mexico. D. F..
- Gulmon, S. y Chu, C. 1981. The effects of light an nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics and dry matter allocation in the Chaparral shrub, Diplocus aurantiacus. Oecologia 49:207-212.
- Hartshorn G. S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. En: Tomlinson, P. B. y Zimmerman, M. H. (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press.

- Hopkins, B. 1961. The measurement of available light by the use of Chlorella. University College, Ibadan Nigeria (manusc.)
- Hubell, S. P. y Foster, R. B. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. En: Sutton, S. L., Whitmore, T. C. y Chadwick, A. C. (Eds.) Tropical rain forest: ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hutchinson, B. y Matt. D. 1977. The distribution of solar radiation within a deciduous forest. Ecological Monographs 47:185-207.
- Ibarra-Manriquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Ver. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En: Gomez Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Continental. México.
- Lugo, A. E. y Rivera-Battle, C. T. 1987. Leaf production, growth rate, and age of the palm Prestoea montana in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Journal of Tropical Ecology 3:151-161.
- Madgwick, H. A. y Brumfield, G. L. 1969. The use of hemispherical photographs to assess light climate in the forest. Journal of Ecology 69:537-542.
- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de sucesión en una selva alta perennifolia. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol II. Ed. Alhambra. México.
- Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J. and Piñero, D. 1988. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics : The case of Astrocaryum mexicanum at Los Tuxtlas Tropical Rain Forest. In: Davy, D. J., Hutchins, M. J., y Watkinson, A. R. (Eds.). Plant Population Ecology. Blackwell, Oxford.
- Mendoza, A. 1981. Modificaciones del equilibrio foliar y sus efectos en el comportamiento reproductivo y vegetativo en Astrocaryum mexicanum. Tesis de Licenciatura, UNAM. México.

- Miranda, F. y Hernández-X., E. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Mex. 28:29-179.
- Mooney, H. y Chiarello, N. 1984. The study of plant function—the plant as a balanced system. In: Dirzo, R. y Sarukhán, J. (Eds.). Perspectives on Plant Population Biology. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Mooney, H. y Gulmon, S. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. Bioscience 32:198-206.
- Ng, F. S. P. 1978. Strategies of establishment in Malayan Forest trees. En: Tomlinson, P. B. y Zimmermann, N. H. (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press. Cambridge.
- Núñez-Farfán, J. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva húmeda de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. 1988. Within-gap spatial heterogeneity performance in a Mexican tropical forest. Oikos 51:274-284.
- Oyama, K. A. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de Chamaedorea tepejilote Palmae. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Oyama, K. A. 1987. Demografía y dinámica poblacional de Chamaedorea tepejilote Liebm. (Palmae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Palomeque, R. 1988. Demografía y herbivoría de Omphalea oleifera. (Euphorbiaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Pearcy, R. W. 1983. The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. Oecologia 58:19-25.
- Peters, C. M. 1986. Reproduction, growth and the population dynamics of Brosimum alicastrum SW. in a moist tropical forest of Central Veracruz, México. Degree of Doctor. Yale University, New-Haven.
- Pianka, E. R. 1978. Evolutionary Ecology. Harper and Row (Eds.). II Ed.. New York, Hagerstown, S. Francisco, London.
- Piñero, D., Sarukhán, J. y González, E. 1977. Estudios demográficos en plantas. Astrocarpum mexicanum Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Mex. 37:60-118.

- Piñero, D. y Sarukhàn, J. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, Astrocarvum mexicanum. Journal of Ecology 70:461-472.
- Piñero, D., Sarukhàn, J. y Alberdi, P. 1982. The costs of reproduction in a tropical palm. Astrocarvum mexicanum. Journal of Ecology 70:1-9.
- Pope, D. J. y Lloyd, P. S. 1975. Hemispherical photography, topography and plant distribution. En: Bainbridge, R., Evans, G. C. y Rackham, O. (Eds.). Light as an ecological factor: II. Blackwell, Oxford.
- Popma, J., Bongers, F., Martínez-Ramos, M. y Veneklaas, E. 1988. Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest: a gap definition and its consequences. Journal of Tropical Ecology 4:77-88.
- Rich, P. (En prensa). Video image analysis of hemispherical canopy photography. First Special Workshop on Videography.
- Sarukhàn, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. En: Tomlinson, P. B. y Zimmermann, N. H. (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press. Cambridge.
- Sarukhàn, J. 1980. Demographic problems in a tropical system. En: Solbrig, O. T. (Ed.). Demography and evolution in plant populations. University of California Press, Berkeley.
- Sarukhàn, J., Martínez-Ramos, M. y Piñero, D. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. En: Dirzo, R. y Sarukhàn, J. (Eds.). Perspectives on plant population biology. Associated Press Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Solls, J. A. 1980. Leguminosas de Chamela, Jal. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Soto, E. M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas. En: Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (Eds.). Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Continental. México.
- Tinoco-Ojanguren, C. y Vázquez-Yanes, C. 1983. Diferencias en poblaciones de Piper hispidum, bajo condiciones de luz contrastante en una selva alta perennifolia. Biótica 8:281-293.
- Unwin, D. M. 1980. Microclimate measurements for ecologists. Academic Press. London-New York.

- Vázquez-Yanes, C. y Orozco Segovia, A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. En: Medina, E., Mooney, H. A. y Vázquez-Yanes, C. (Eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk Pub. La Haya.
- Walters, L. y Field, C. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rainforest Piper species with different ecological amplitudes. Oecologia 72:449-456.
- Watkinson, A. R. 1988. On the growth and reproductive schedules of plants: a modular viewpoint. Acta Oecologica/Oecologia Plantarum 9:67-81.
- Whitmore, T. C. 1975. Tropical rain forest of the Far East. Oxford Clarendon Press. Londres.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. En: Tomlinson, P. B. y Zimmermann, M. H. (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press. Cambridge.
- Woodward, F. I. y Yaqub, M. 1979. Integrator and sensors for measuring photosynthetically active radiation and temperature in the field. Journal of Applied Ecology 16:545-552.
- Yoda, K. 1974. Three dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. Journal of Japan Ecology 24:217-254.
- Zar J. H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J. (Eds.).