

253770



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

---

UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS PROFESIONAL  
Y DE POSGRADO DEL C.C.H.  
INSTITUTO DE ECOLOGIA

"HETEROGENEIDAD DEL AMBIENTE LUMINICO  
EN EL SOTOBOSQUE Y SU EFECTO SOBRE LA  
COMUNIDAD DE HIERBAS EN UNA SELVA TROPICAL  
HUMEDA DEL SUR DE MEXICO."

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
DOCTORA EN ECOLOGIA  
P R E S E N T A :  
LUZ MARIA DEL CARMEN CALVO IRABIEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

**A mis padres Manolo y Meli.  
A mis hermanos, Carlos, Isabel,  
Gustavo, Alejandro y Fernanda.  
Por su incondicional apoyo, cariño y respeto,  
sin los cuales no podría hacer ni la mitad de las locuras.**

**A mi güero por el último empujón  
el más importante.**

## CONTENIDO

### AGRADECIMIENTOS

### RESUMEN

### INTRODUCCIÓN GENERAL

Introducción

Sitio de Estudio

Especies de Estudio

Diseño Experimental General

### CAPÍTULO I. Spatial and temporal variation of light in the understory of a tropical rain forest in Veracruz, México.

Abstract

Introduction

Methods

Results

Discussion

Literature Cited

### CAPÍTULO II Germinación y Banco de Semillas.

Introducción

Materiales y Métodos

Resultados

Discusión

Conclusiones

Referencias

### CAPÍTULO III Patrones de Supervivencia.

Introducción

Materiales y Métodos

Resultados

Discusión

Conclusiones

Referencias

### CAPÍTULO IV Crecimiento y Asignación de Biomasa.

Introducción

Materiales y Métodos

Resultados

Discusión

Conclusiones

Referencias

### CAPÍTULO V Tolerancia a la Sombra.

Introducción

Materiales y Métodos

Resultados

Discusión

Conclusiones

Referencias

### DISCUSIÓN GENERAL

## AGRADECIMIENTOS

La realización de una tesis de doctorado no sería posible sin la ayuda de innumerables personas.

Quiero agradecer a mi director de Tesis Miguel Martínez Ramos su respeto y apoyo durante el desarrollo de este trabajo. Su intuición sobre lo que es importante en la ecología fue algo determinante en mi formación.

Los miembros del jurado Miguel Martínez Ramos, Jorge Meave, Ana Mendoza, Alma Orozco, Clara Tinoco, Arturo Flores y Emmanuel Rincón hicieron una cuidadosa revisión del manuscrito, que contribuyó al mejoramiento de la versión final de este trabajo.

La participación de Victor Jaramillo, Alma Orozco y Ezequiel Excurra en mi comité tutorial fue un elemento determinante en el desarrollo de la tesis. Sus continuos comentarios, sugerencias, y críticas a lo largo de este trabajo fueron de gran ayuda.

Un agradecimiento muy especial a Jorge Meave, su pasión por la ecología y el gusto por las cosas bien hechas han sido determinantes en mi desarrollo académico. Son innumerables las dudas que he compartido con Jorge, sus siempre sinceros y atinados consejos han sido muy valiosos.

El trabajo de campo no hubiera sido posible sin la eficiente y responsable ayuda de Praxedis Sinaca. Las largas y tediosas jornadas en el campo gracias a su compañía fueron mucho más placenteras. Asimismo agradezco la ayuda en el campo de Rubén Perez, Eladio, Braulio, Lencho, Miguel y Lucio Sinaca, y de manera especial los conocimientos de Santiago Sinaca. Compartir el trabajo de campo con otros amigos en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles fue muy placentero. Por los buenos ratos que hacían olvidar lo pesado y tedioso de los censos agradezco a Norma, Memo, Manuel, Roberto, David, Ernesto, Raúl, Mario, Leon y Humberto. El personal de La Estación solucionó mil problemas prácticos, desde darme de comer hasta lavar mi ropa, que hicieron de mis estancias en Los Tuxtles algo muy agradable. De manera especial mi agradecimiento a Guillermo Angeles y Gonzalo Perez. A todos ellos muchas gracias.

Con los alumnos de la Biología de Campo, Olga, Ceci, Guadalupe, Diego, Luis, Chambacu y Bili y de manera especial Norma, Aída, Angeles y Silvia, compartí, entre otras cosas, el adentrarme en el sotobosque de la selva y la comunidad herbácea. Su interés por la ecología y entusiasmo, además de los datos generados fueron muy valiosos. La ayuda de George, Jorge, Mario y Graciela fue muy importante, muchas gracias.

A Lalo le agradezco su apoyo durante el trabajo de campo y los primeros años de esta tesis.

Con gran cariño agradezco a Guillermo Ibarra su amistad y continua ayuda, en especial su disposición para enseñarme todo lo que sabe sobre hierbas de Los Tuxtles.

A mis compañeros del laboratorio George, Cuicuirí, Diego, Araceli, Tere, Mario, Martha, César, Fernando, Olimpia, Alejandra y Julieta, les agradezco los seminarios y discusiones, así como el clima fraterno que siempre mantuvieron, su continuo apoyo, ayuda y confianza para que yo terminara esta tesis.

Agradezco cariñosamente las interminables pero siempre interesantes discusiones con Horacio, así como las miles de ideas sobre cómo analizar mis datos, ambas fueron determinantes para el desarrollo de la tesis.

Le agradezco a Cesar Domínguez el prestarme su equipo de video y compartir conmigo la pesadilla de montarlo para analizar las fotografías hemisféricas, pero más importante su continuo apoyo para que yo siguiera adelante.

A la Dirección de Intercambio Académico de la UNAM le agradezco el otorgamiento de una beca de intercambio con la Universidad de California, la cual me permitió retomar la tesis y avanzar una buena parte de ella. De mi estancia en Berkeley agradezco especialmente a los doctores Carla D'Antonio y Wayne Sousa por su apoyo y ayuda desinteresada. A Montse, Minu y Patricia por los buenos ratos en Berkeley. Los cigarritos con Dwigth fueron invaluable.

A Sergio Vázquez por sus atinados consejos, desinteresada ayuda y porque no permitió que me diera por vencida.

Sin la solidaridad de mis amigas seguro la pasaría mal. A todas ellas con gran aprecio y cariño va mi agradecimiento. A Ana y Bicha por que siempre están dispuestas a echarme una mano, gracias especiales a Ana por el cálido asilo que me brindó en los momentos difíciles. A Giselle porque esos cigarritos en el balcón siempre fueron muy inspiradores además de alentadores. A Silivia, Angeles y Aída por su valiosa ayuda en el trabajo de campo, por su constante apoyo para que yo terminara y su confianza en que lo lograría, y por que nunca dudaron para seguirme en cualquiera de mis locuras. A Silvia le agradezco su bondad e innagotable entusiasmo. A Aída su claridad y agudeza. A Angeles su tenacidad y determinación y de manera especial el haber realizado un sin número de trámites para mí. Por todos los ratos compartidos, buenos y malos pero siempre compartidos, mil gracias.

A mis compañeros de generación, con quienes el compartir las clases y discusiones me enseñaron mucho. De manera especial a Consuelo, Cristina y Coro con quienes además compartí otras cosas.

A Carolina le agradezco su amabilidad y su disposición para resolverme cualquier problema relacionado con la burocracia y los trámites.

A la UNAM por enseñarme un México que yo no conocía.

Al CICY, en particular a Ingrid Olmsted y Rafael Durán, por su confianza y apoyo y por brindarme las mejores condiciones para por fin terminar esta tesis. A Roger, Ivon, Germán, José Antonio, Martha y Jorge por discutir conmigo además de hacer placentera la escritura de esta tesis. De manera especial a Demetria por su ayuda con la bibliografía, resúmen y demás pesares.

A Martin le agradezco su calidez y dulzura que hicieron que la recta final fuera menos pesada.

De manera muy especial y con un inmenso cariño le agradezco a mis padres su apoyo, paciencia y respeto, la confianza en mi trabajo y la certeza que tengo de que siempre estarán conmigo. A ellos y a mis hermanos les agradezco el placer de saberme parte de una familia.

---

## RESUMEN

El sotobosque de las selvas altas perennifolias es un ambiente con bajas intensidades de luz cerca del suelo (entre 1 y 10 % del total por encima del dosel). La apertura de huecos en el dosel, debidos a la caída de hojas, ramas o árboles, provocan un aumento en los niveles de luz, así como cambios en otras variables físicas y bióticas. La hipótesis de que estas perturbaciones favorecen el establecimiento y permanencia de especies de plantas herbáceas en las selvas húmedas tropicales, afectando de manera directa la riqueza y diversidad de hierbas dentro del bosque, fue el eje central de esta investigación. Las especies herbáceas terrestres son estructuralmente importantes en la comunidad de plantas del sotobosque, sin embargo, el conocimiento ecológico existente sobre estas forma de crecimiento es aun muy pobre. El presente trabajo es una contribución para avanzar en el entendimiento del efecto de la heterogeneidad del ambiente lumínico del sotobosque sobre diferentes componentes demográficos de la hierbas y sus consecuencias en la abundancia y distribución de las especies herbáceas en la selva.

En el contexto actual de deforestación, los fragmentos de selvas se encuentran rodeados de vegetación secundaria. En el interior de las selvas los claros representan un ambiente que favorece la entrada de nuevas especies al sotobosque de esta comunidad vegetal. El entendimiento del proceso de invasión biológica de comunidades naturales por especies no nativas (exóticas) se ha visto limitado por la ausencia de estudios experimentales. En este sentido el presente trabajo es el primero en explorar de manera experimental el fenómeno de la invasión de un sistema natural de selva por especies herbáceas de vegetación secundaria enfatizando el papel jugado por la luz en dicho proceso.

Utilizando un experimento de campo se evaluó el efecto de cuatro ambientes lumínicos sobre el banco de semillas, la germinación, la sobrevivencia y el crecimiento, en un conjunto de diez especies herbáceas representativas de la región de Los Tuxtlas en Veracruz. Se seleccionaron cinco especies que se desarrollan en el sotobosque de la selva y cinco especies de vegetación secundaria. Los ambientes lumínicos utilizados para este estudio fueron: i) sitios abiertos fuera del bosque (35 a 45 % de cobertura del dosel), ii) claros (90 a 93 %), iii) bosque maduro bajo árboles deciduos en el dosel y iv) bosque maduro bajo árboles perennifolios en el dosel (96 a 98 %). Los sitios abiertos recibieron niveles de radiación entre seis y veinte veces mayores que los sitios del interior del bosque. Los claros presentaron porcentajes de radiación del doble o triple que los sitios de bosque maduro, tanto bajo árboles deciduos como bajo árboles perennifolios. No existieron diferencias significativas en los niveles de luz encontrados bajo árboles deciduos y perennifolios para un período anual. Los resultados sugieren que las capas de vegetación inferiores al dosel influyen de manera importante sobre el ambiente lumínico del sotobosque.

En las especies de selva existió un efecto negativo de los altos niveles de radiación lumínica ( $\geq$  35 % del total incidente) sobre la germinación, sobrevivencia y crecimiento de estas plantas. Tres de las cinco especies no sobrevivieron en los sitios abiertos fuera de la selva. En la actualidad, las elevadas tasas de deforestación ponen a las especies herbáceas del interior de la selva en un serio riesgo de extinción local. *Aphelandra aurantiaca*, *Spathiphyllum cochlearispathum* y *Schaueria parviflora* parecen ser las especies más vulnerables. En los ambientes lumínicos del interior de la selva fue evidente que los claros favorecieron el establecimiento y el crecimiento de las cinco especies de selva estudiadas. Además, los claros fueron los únicos sitios en los que se observaron individuos reproductivos. La sobrevivencia y el crecimiento fueron los componentes demográficos que mostraron las mayores variaciones entre los claros y el bosque maduro. La sobrevivencia de las plantas en claros fue entre 1.5 y 4 veces mayor que en el bosque maduro. Asimismo, el crecimiento (en biomasa seca) fue entre 2.7 y 17 veces mayor en los claros que en el bosque maduro. En algunas especies existió un mayor crecimiento en sitios maduros bajo dosel deciduo que en sitios maduros bajo dosel perennifolio. Las cinco especies nativas de selva mostraron cierta tolerancia a la sombra

(definida como la probabilidad anual de sobrevivencia en bosque maduro desde la emergencia de las plántulas hasta un año de vida). *Dieffenbachia seguine* fue la especie de mayor tolerancia, siguiéndole en orden decreciente, *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora*, *Costus scaber* y *Spathiphyllum cochlearispathum*. Un tamaño grande de la plántula al emerger (al parecer determinado por el tamaño de la semilla), una tasa lenta de crecimiento y un elevada asignación de recursos hacia la formación de tejido fotosintético fueron las características que favorecieron una mayor tolerancia a la sombra.

En el caso de las especies de vegetación secundaria, el ambiente abierto resultó ser el más favorable para el establecimiento y crecimiento de estas especies. Dentro de la selva, para *Scleria pterota*, *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum* el establecimiento fue un evento poco probable, restringido a los claros. Lo anterior fue producto tanto de un bajo porcentaje de germinación (< 1 %), como de una muy baja o nula sobrevivencia de las plántulas. La invasión de la selva por estas tres especies es un evento que depende de una continua y eficiente dispersión de semillas en espacio y tiempo que permita el arribo y permanencia de las semillas de estas especies en los claros. *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis* mostraron una mayor tolerancia a la sombra y por tanto una mayor probabilidad de establecimiento en el interior de la selva. No obstante, la mayoría (75%) de los individuos sobrevivientes después de un año se concentraron en los claros. Estas dos especies no presentaron un banco de semillas permanente y la probabilidad anual de sobrevivencia en el bosque maduro fue baja (19 % y 4.5 %, respectivamente). En estas dos especies se espera que una vez cerrado el claro, su permanencia en el interior de la selva dependa principalmente de la colonización de nuevos claros. Proceso en el que la lluvia de las semillas es un componente determinante.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo muestran que los cambios en la estructura del dosel, debidos a la caída estacional de hojas o bien a la caída de árboles en las selvas altas perennifolias contribuyen de manera importante a la organización de la comunidad de hierbas en el sotobosque. En selvas con una temporada de sequía prolongada (más de dos meses) y por tanto cambios estacionales en el grado de cobertura del dosel, se esperaría encontrar una mayor riqueza de especies herbáceas que en selvas perennifolias a lo largo del año. La magnitud de dicho aumento estaría limitada, en parte, por la tolerancia de las especies a una baja disponibilidad de agua y una elevada temperatura. Estas condiciones operan negativamente sobre el rendimiento de las plantas, y se presentan precisamente en la época de caída de las hojas cuando los niveles de luz aumentan. Por otro lado, en selvas con menores tasas de apertura de claros se esperaría encontrar una menor riqueza de especies herbáceas ya que las hierbas que dependen de los claros para su establecimiento y permanencia tendrían una alta probabilidad de desaparecer. En bosques con mayores tasas de apertura de claros, las especies heliófilas así como las tolerantes a la sombra aumentarían tanto en abundancia como en frecuencia. No obstante, la interacción entre las características de los claros y su frecuencia de aparición pueden modificar, en mayor o menor grado, estas expectativas.

---

**ABSTRACT**

Light levels in the understory of tropical rain forests are low, only between 1 to 10 % of total radiation above the canopy reaches the forest floor. Changes in the canopy structure due to leaf, branch or tree falling, increase the amount of light in the understory and modify other physical and biotic variables. The hypothesis that canopy disturbances promote establishment and growth of ground herbs, increasing diversity and species richness in the herbaceous community of rain forests was the main core of this research. Although ground herbs are structurally important in the understory of tropical evergreen forests, ecological knowledge of this growth form is still scant. This study explores the effect of understory light heterogeneity on different demographic components of ground herbs, as well as the effect on the abundance and distribution of herbaceous species in tropical rain forest.

In the actual deforestation scenario, forest fragments are surrounded by secondary vegetation. Inside the forest, gaps promote the entrance of new species to the understory. The understanding of the process of biological invasion in natural communities, by non-native species, has been limited by the absence of experimental studies. This work is the first to explore experimentally the invasion of tropical rain forest understory by ground herbs from the surrounding secondary vegetation; with special emphasis on the role of light heterogeneity in this process.

The effect of four contrasting understory light environments on ground herbs seed bank, germination, survival, and growth was studied, using a field experiment. Ten herb species were chosen, representing the herbaceous primary and secondary community of the Los Tuxtlas region (five ground herbs from secondary vegetation and five from the rain forest understory). The light environments used in this study were: human clearing (65-55 % canopy openness), tree-fall gaps (7-10%), mature forest under deciduous canopy trees, and mature forest under perennial canopy trees (2-4 %). Clearings received between six and twenty times more direct and diffuse light than canopy gaps. Inside the forest, direct and diffuse radiation was two time to three times higher in gaps than in mature forest. There were no significant differences in the annual radiation under deciduous or perennial trees. These results suggest that subcanopy vegetation has an important influence on the understory light environment.

For the forest understory species there was a negative effect of high light levels ( $\geq 35\%$ ) on germination, survival and growth. In three species no individuals survived in clearings. Under actual deforestation rates, there is a high risk of local extinction of these species due to habitat destruction. *Aphelandra aurantiaca*, *Spathiphyllum cochlearispathum* and *Schaueria parviflora* are the most vulnerable species. Inside the forest, gaps clearly favored establishment and growth of all understory herb species. For most species germination, survival, growth and the probability of reproducing were higher in gaps than in mature forest. Survival and growth were the demographic components that showed the greatest effect of understory light environments. Survival in gaps was 1.5 to 4 times higher in gaps than in mature forest. Growth was also higher in gaps than in mature forest, with individuals accumulating 2.7 to 17 more dry biomass in gaps. For some species there was a higher growth under deciduous trees than under perennial trees. The five native herb species showed certain degree of shade tolerance (defined as the annual survival probability in mature forest, from seedling emergence to one year old plant). *Dieffenbachia seguine* was the most shade tolerant species, followed by *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora*, *Costus scaber* and *Spathiphyllum cochlearispathum*. A big initial seedling size (highly correlated with seed size), a slow growth rate and high biomass partition to photosynthetic tissue were the characteristics favoring a higher shade tolerance.

For secondary herbs, clearings were the most favorable light environment for all demographic components. Inside the forest *Scleria pterota*, *Asclepias curassavica* and *Melampodium*

---

*divaricatum* showed very low germination probabilities (< 1%) as well as a small (or none) survival of seedlings after a year. Therefore, establishment and permanence of these species inside the forest was an improbable event, restricted to gaps. Invasion of the forest by these three species depends highly on a widespread and continuous seed rain which favors arrival and permanence of seeds into gaps. *Pavonia schiedeana* and *Rivina humilis* showed higher shade tolerance, therefore a higher potential of invasion of the forest understory. However, 75 % of surviving individuals after a year were concentrated in gaps. These two species had no permanent seed bank and the annual survival probability in mature forest was low ( 19 % and 4.5 %, respectively). Once the gap is closed, the permanence of these two species in the forest depends highly on colonization of new gaps, process in which seed rain is very important.

This study shows that changes in canopy structure due to seasonal leaf falling, or tree-fall gaps in tropical rain forests influence ground herbs' abundance and distribution. In forests with a longer dry period and therefore, more important seasonal changes in understory light, a higher number of herbs species and individuals will be expected. This increase in species richness will be limited in part by the tolerance of ground herbs to water stress and high temperatures, specially important during the dry period. On the other hand, in forest with higher rates of gap formation, light-demanding species as well as shade tolerant species will increase in number and frequency. However, canopy gaps characteristics and their frequency of appearance will modify these expectations.

## INTRODUCCIÓN

En las selvas húmedas o selvas altas perennifolias (*sensu* Miranda y Hernández-X 1963), el número de especies de plantas herbáceas terrestres es muy inferior al número de especies arbóreas presentes en las mismas (Gentry, 1982, 1988; Gentry y Dodson, 1987; Gentry y Emmons, 1987). A manera de ejemplo, en el sotobosque (individuos  $\leq 1.5$  m de altura) de la selva de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (EBTLT), en Veracruz, las especies herbáceas representan únicamente el 10% del total de especies, mientras que los árboles constituyen cerca del 50% (N = 203 especies; Fig. 1a; L. M. Calvo-Irabién datos no publicados).

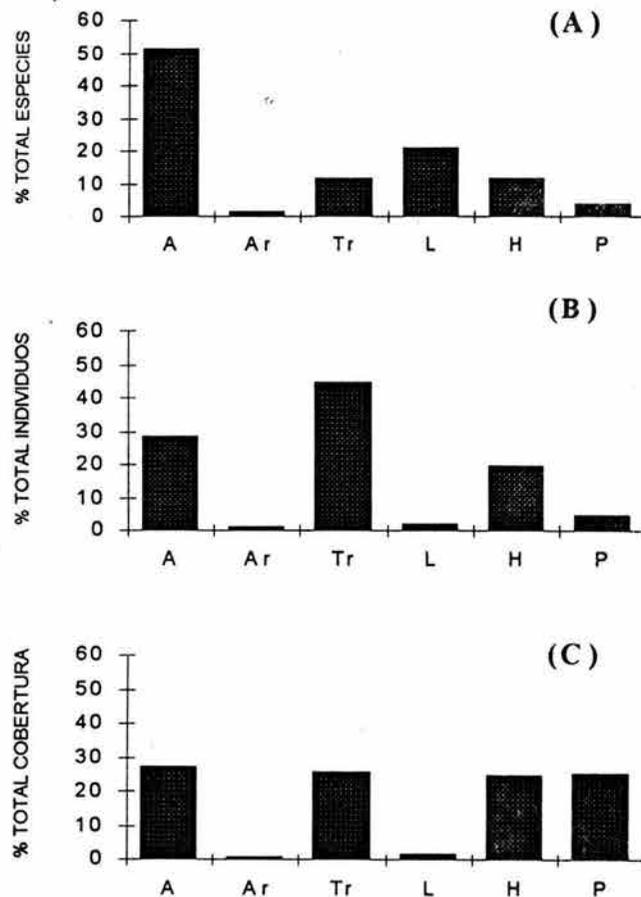


Fig. 1. Contribución relativa de las distintas formas de crecimiento a la riqueza, densidad y cobertura del sotobosque, en la selva de Los Tuxtlas. A = árbol, Ar = arbsuto, Tr = trepadora, L = liana, H = hierba, y P = palma (L. M. Calvo-Irabién *et al.*, datos no publicados).

Aun cuando las herbáceas terrestres constituyen una proporción pequeña del total de especies presentes en el sotobosque (Fig. 1a), la cobertura y la densidad (Fig. 1b y c) de estas hierbas son similares a la de otras formas de crecimiento y por tanto son ecológicamente importantes en la estructuración del bosque (Gentry y Emmons, 1987; Mulkey *et al.*, 1991, 1993).

Al comparar el número de especies herbáceas que habitan el sotobosque de comunidades boscosas templadas y tropicales, resulta que la riqueza es mayor en bosques templados (Grubb, 1987; Smith, 1987). Este patrón constituye una excepción a la tendencia general de aumento en el número de especies de otras formas de crecimiento (*e. g.* árboles, epífitas, lianas) a medida que disminuye la latitud (Smith, 1987). El estudio de los grupos de organismos que no se ajustan a dicha tendencia es interesante, en particular, las características de la biología de estos organismos y del ambiente en el que se encuentran, pues provee información sobre los mecanismos que influyen los patrones de biodiversidad (Huston, 1994). Es muy poca la investigación que se ha desarrollado en este sentido. En el caso de las herbáceas del sotobosque, algunos autores han sugerido que la luz es el principal factor limitante para su desarrollo (Richards, 1952; Grubb, 1987; Gentry, 1982; Smith, 1987; Mulkey *et al.*, 1991, 1993). Con base en los resultados de un experimento llevado a cabo en Barro Colorado, Panamá, Smith (1987) propuso que la abundancia y riqueza de las hierbas en el sotobosque está limitada por los largos periodos de baja iluminación, que se ven interrumpidos por la apertura de claros en el dosel y por la sequía estacional. Durante la estación seca del año la disponibilidad de luz en el sotobosque aumenta por la caída de las hojas de especies arbóreas del dosel y por la reducción en la cantidad de nubes, sin embargo, las hierbas del sotobosque parecen ser incapaces de explotar adecuadamente estos incrementos lumínicos debido al estrés hídrico asociado con la época (Smith, 1987; Mulkey *et al.* 1991, 1993). De esa manera, el largo período entre los intervalos durante los que existen condiciones favorables para el crecimiento (la apertura de claros), puede aumentar la probabilidad de que las especies desaparezcan localmente y reducir la probabilidad de recolonización posterior, lo que conduciría a una disminución local de la riqueza de especies (Smith, 1987). Gentry y Emmons (1987) propusieron que las condiciones de baja intensidad lumínica en las que se desarrollan las hierbas provocan que éstas sean más susceptibles a los bajos niveles de otros recursos, como los nutrimentos y el agua. Estos autores encontraron que el número de especies herbáceas en selvas altas perennifolias y subperennifolias decrece de acuerdo con un gradiente de disminución en la precipitación y los nutrimentos.

En la actualidad y debido a las tasas de deforestación, la mayor parte de las selvas húmedas se encuentran fragmentadas y rodeadas por vegetación secundaria (Lugo, 1988; Myers, 1988; Dirzo y García, 1992). Si bien el número de especies herbáceas en el sotobosque de las selvas tropicales perennifolias es muy bajo, en la vegetación secundaria de los alrededores (acahuales, veredas, campos de cultivo) existe un gran número de especies de hábito herbáceo. Contrastante con la diversidad de ciclos de vida (anuales, bienales y perennes) que presentan las hierbas de estas comunidades secundarias, en el interior de las selvas húmedas la mayoría de las especies son de hábito perenne (Richards, 1952; Mulkey *et al.*, 1993). El mismo patrón se observa al comparar la diversidad de ciclos de vida (anuales de verano e invierno, efímeras de primavera, bienales y perennes) que presentan las especies herbáceas en bosques templados (Bierzychudek, 1982; Kawano, 1985) con la de las hierbas del sotobosque de selvas húmedas. De acuerdo con la teoría de evolución de historias de vida (Stearns, 1992), las especies de ciclo de vida corto (anuales y bienales) presentan elevadas tasas de crecimiento y reproducción, altas tasas de fijación de carbono y una elevada actividad metabólica, por lo que su demanda de recursos es mayor, comparada con plantas más longevas (Bazzaz y Pickett, 1980). Las especies de ciclo de vida corto se ven limitadas en su desarrollo cuando se encuentran creciendo en ambientes con bajos niveles de recursos. Esta limitación puede ocurrir en cualquiera de las distintas fases del ciclo de vida, ya sea la dispersión, germinación, sobrevivencia, crecimiento o reproducción. En el caso particular de las hierbas en el sotobosque, las limitaciones impuesta por los bajos niveles de luz son más importantes que para otras formas de vida (*e.g.* árboles, lianas, epífitas), ya que estas hierbas completan su ciclo de vida en este ambiente bajo en recursos.

En la región de Los Tuxtlas se han registrado 189 especies herbáceas en las comunidades de vegetación secundaria (Rico-Bernal y Gómez-Pompa, 1976; Guevara, 1986; Purata, 1986; Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín 1987; Guevara *et al.*, 1994), número seis veces mayor que el de especies herbáceas dentro de la selva, en la EBTLT (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1987). De esta observación surge la siguiente pregunta: ¿qué factores limitan o restringen el establecimiento de una comunidad rica en especies herbáceas dentro de la selva? Las explicaciones propuestas por Smith (1987) y Gentry y Emmons (1987) para entender los patrones encontrados a nivel geográfico en la comunidad de herbáceas de selvas altas perennifolias, sugieren que la luz es el principal factor limitante y la concentración de nutrimentos y la longitud del período de sequía juegan un papel secundario. A una escala local, se esperaría que las diferencias en la concentración de nutrimentos, así como en la longitud del período de sequía, fueran menores en comparación con las

diferencias en los niveles de luz encontrados en los distintos ambientes lumínicos generados por la apertura de huecos en el dosel. Experimentos factoriales han demostrado que la luz es el principal factor limitante para el establecimiento y la permanencia de las plantas en el sotobosque de selvas altas perennifolias (Denslow *et al.* 1990; Mulkey *et al.* 1991, 1993; Burslem *et al.*, 1995). Con base en estos antecedentes en este trabajo se explora la importancia de los distintos ambientes lumínicos presentes en el sotobosque de la selva de Los Tuxtlas, sobre la abundancia y distribución de un grupo de diez especies herbáceas.

Las selvas húmedas son comunidades con una capa densa de vegetación arbórea, lianas y epífitas, por lo que la cantidad de radiación solar que llega al suelo es muy reducida. Únicamente entre el 1 y el 2% de la radiación que incide sobre el dosel llega al suelo de la selva (Yoda, 1974; Chazdon y Fetcher, 1984; Shuttleworth, 1984; Torquebiau, 1988; Moad, 1992; Smith *et al.*, 1992; Whitmore *et al.*, 1993). El ambiente lumínico imperante bajo las copas de los árboles es muy heterogéneo (ver Cap. I) y depende principalmente de dos procesos; la dinámica de apertura de claros en el dosel, y los cambios temporales en la fenología foliar de las especies, especialmente los árboles del dosel. Las perturbaciones son una fuente de variación, tanto espacial como temporal, en la estructura y dinámica de las comunidades naturales, así como en las características físicas y químicas del medio, por lo que se les considera como un factor importante en la evolución de las diferentes historias de vida (Sousa, 1984; Martínez-Ramos, 1985). En las selvas altas perennifolias, la caída de árboles y ramas es la principal causa de perturbación natural. Estas perturbaciones originan parches de regeneración de distintas edades y características y, por tanto, cierta heterogeneidad espacial (Brokaw, 1985; Martínez-Ramos, 1985). La apertura de un hueco en el dosel trae consigo cambios en las condiciones microambientales imperantes en el sotobosque de las selvas altas (Fetcher *et al.* 1985), en particular, la cantidad de luz que llega al suelo aumenta y la calidad de la luz se modifica presentando un cociente rojo/rojo lejano mayor (Lee, 1987; Bazzaz y Wayne, 1994; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994). La magnitud de los cambios provocados por la caída de árboles y ramas está determinada, en gran medida, por las características particulares del claro.

El estudio de los patrones de apertura de claros en el tiempo y en el espacio, así como de los procesos de colonización de dichos claros, es un elemento central en el entendimiento de la regeneración del bosque (Brokaw, 1985; Martínez-Ramos, 1985). Son varios los procesos involucrados en la invasión exitosa de los claros, entre los que tenemos: la producción de semillas viables (floración, polinización, producción de semillas), la dispersión de semillas (tanto en el

espacio como en el tiempo), la germinación, la sobrevivencia y el crecimiento. Asimismo, las características particulares de los claros, tales como: el momento de formación, el tamaño y la forma, la orientación, la naturaleza del suelo, la lejanía respecto a la fuente de propágulos, la heterogeneidad interna del parche, la presencia de hojarasca, la presencia de animales, hongos, bacterias y virus; influyen sobre dichos procesos de colonización (Bazzaz, 1984). Además, estos procesos juegan un papel importante en la dinámica poblacional de las especies (Horvitz y Schemske, 1995; Martínez-Ramos *et al.*, 1988b). La magnitud del impacto de dichas perturbaciones en la dinámica poblacional está íntimamente relacionado con el grado de dependencia que muestran una o varias fases del ciclo de vida de la especie con relación a la presencia de huecos en el dosel (Denslow, 1980; Martínez-Ramos, 1985). Grubb (1977) propuso que existen especies con distintas estrategias o “nichos” de regeneración, lo cual contribuye al mantenimiento de la riqueza de especies en una comunidad.

En la selva de Los Tuxtlas el área cubierta por claros varía anualmente entre 0 y 9% (Martínez-Ramos *et al.*, 1988a; Bongers *et al.*, 1988). Los claros más frecuentes son aquellos menores a 100 m<sup>2</sup> provocados por la caída de ramas o la muerte de árboles en pie. Los claros de mayor tamaño (> 200 m<sup>2</sup>), producto de la fractura o desenraizamiento de uno o más árboles, son menos frecuentes; no obstante, cubren más del 50% de la superficie en esta fase de regeneración (Martínez-Ramos *et al.*, 1988a).

Durante muchos años las selvas húmedas fueron consideradas comunidades en las que los cambios estacionales eran de poca relevancia para la ecología de las especies. No obstante, ahora se sabe que en varias selvas existe una marcada estacionalidad, determinada principalmente por la época de lluvia y sequía (Leigh *et al.*, 1990; Smith *et al.* 1992). Dicha estacionalidad tiene consecuencias ecológicas importantes en diferentes niveles de organización (individual, poblacional y comunitario) y en distintos grupos de plantas y animales (Leigh *et al.*, 1990). Uno de los fenómenos estacionales que se observan durante la época de sequía es la caída de hojas, especialmente, en los árboles de hábito deciduo. Este proceso provoca cambios en el ambiente lumínico del sotobosque (Raich, 1989; Smith *et al.*, 1992). Bongers *et al.* (1988) encontraron 11 especies arbóreas de hábito deciduo para la selva de Los Tuxtlas, lo que representa el 10.6% del total de las especies. Aun cuando dichos árboles sólo representan el 5.5% del total de individuos, sus copas componen aproximadamente el 10.3% del dosel. La caída de hojarasca presenta un comportamiento claramente estacional, ya que el 50% de la biomasa acumulada por la caída de hojas se concentra en la época de secas (marzo-mayo; Álvarez y Guevara, 1985). En dicha época,

el mes de abril se presenta el pico de caída de hojarasca (31.21%), mientras que la contribución de marzo y mayo es menor (7.05 y 15.23%, respectivamente; Álvarez y Guevara, 1985).

Los claros representan ambientes lumínicos poco predecibles tanto en tiempo como en espacio. En contraste, dado que la producción y caída de hojas son eventos que se producen en épocas particulares del año, y la ubicación de los árboles es la misma por decenas o centenas de años, los cambios en el ambiente lumínico debajo de dichos árboles, llegan a ser temporal y espacialmente predecibles. Dentro del contexto actual de deforestación en el que los fragmentos de selva remanente se encuentran rodeados de vegetación secundaria, pastizales y campos de cultivo, los claros podrían constituir el punto de unión entre estos dos tipos de comunidades vegetales. Los claros representan un ambiente físico y biótico con características intermedias entre el bosque maduro y la vegetación antropogénica. Este escenario brinda la posibilidad de que especies con características de historia de vida contrastantes (especies de ambientes perturbados y de bosque maduro) interactúen. A manera de ejemplo, en la selva de Los Tuxtlas se ha encontrado cierto número de especies herbáceas y arbustivas típicas de vegetación perturbada dentro de los claros (Núñez-Farfán y Dirzo, 1988; L. M. Calvo-Irabién datos no publicados).

En el caso de especies arbóreas se sabe que la heterogeneidad lumínica tiene un efecto importante sobre la abundancia y distribución de las especies (Whitmore, 1984; Hubbell y Foster 1986; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1986; Denslow, 1987; Martínez-Ramos *et al.* 1988b; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1995). Sin embargo, es muy poca la información existente del impacto que los distintos ambientes lumínico tienen sobre la abundancia y distribución de las hierbas en el sotobosque de selvas húmedas (Smith, 1987; Dirzo *et al.*, 1992). De igual manera, existen un número considerable de estudios desarrollados en bosques templados donde se analiza el efecto de la fenología foliar del dosel sobre la ecología de las plantas del sotobosque (Brewer, 1980; Ehrenfeld, 1980; Kawano, 1985; Menges, 1986; Turner y Franz, 1986; Collins *et al.*, 1985; Collins y Pickett, 1987), en el caso de las selvas húmedas esta pregunta no ha sido abordada. El presente trabajo explora, por medio de un experimento de campo, el efecto de diferentes ambientes lumínicos (sitios abiertos fuera del bosque, claros y sitios de bosque maduro debajo de árboles deciduos o perennes en el dosel) sobre la abundancia de diez especies herbáceas en la selva de Los Tuxtlas en Veracruz. Las especies seleccionadas son representativas tanto de la comunidad de sotobosque como de la vegetación secundaria. Distintas fases del ciclo de vida de dichas especies fueron estudiadas en detalle, con la finalidad de conocer en cuál o cuáles de estas fases la luz actúa como un factor limitante. La tesis se encuentra estructurada en cinco capítulos, además de una

introducción y discusión generales. En la introducción planteo el marco teórico conceptual del estudio, así como las preguntas específicas abordadas por el estudio. Describo el diseño experimental general utilizado, así como el sitio de estudio y las especies objeto de esta investigación. Las preguntas y metodologías particulares se describen en cada uno de los capítulos. El primer capítulo describe la variación espacial y temporal de los niveles de luz en el sotobosque de la selva. La fracción de luz difusa y directa que llega al sotobosque se cuantificó utilizando la técnica de fotografías hemisféricas en las cuatro condiciones lumínicas elegidas para el experimento. Se analizó el efecto del desmonte de la selva, la apertura de claros y la caída de hojas sobre los niveles de luz en el sotobosque. El análisis de la variación espacial se hizo a dos escalas, comparando la variación entre los cuatro ambientes lumínicos, así como la variación al interior de dichos ambientes. En el caso de los cambios temporales, se compararon los niveles de luz existentes en la época de secas y la época de lluvias para las distintas condiciones lumínicas.

En los siguientes tres capítulos (II, III y IV) se describe y compara el efecto de los cambios en los niveles de luz, representados por los cuatro ambientes lumínicos elegidos, sobre distintas fases del ciclo de vida. En el segundo capítulo se analizan los patrones de germinación y el destino de las semillas después de permanecer enterradas por un año. En el tercer y cuarto capítulo se describe el efecto de los ambientes lumínicos sobre los patrones de sobrevivencia y crecimiento de las diez especies herbáceas estudiadas, para un período anual. En los tres capítulos se comparan los resultados hallados para las distintas especies y ambientes, enfatizando las diferencias entre el grupo de especies nativas y especies de vegetación secundaria. Dichos resultados se discuten en términos de las limitaciones impuestas por el ambiente lumínico sobre las distintas fase del ciclo de vida, asimismo, se discuten las consecuencias de dicha limitación lumínica sobre la comunidad de herbáceas en la selva de Los Tuxtlas. En el quinto capítulo se analizan de manera integrada los resultados de los capítulos II, III y IV y se discute cuál es la relación entre la tolerancia a la sombra de las especies estudiadas y su germinación, sobrevivencia, crecimiento y reproducción. Dentro del contexto teórico de evolución de historias de vida, se analizan los compromisos (“trade-off”) existentes entre los distintos componentes de historia de vida y su relación con los diferentes ambientes lumínicos. Se comparan los resultados obtenidos para los dos conjuntos de especies (primarias y secundarias). Finalmente, se presenta una discusión general en la que se discute la importancia de la heterogeneidad en el ambiente lumínico en determinar la presencia, abundancia y permanencia en el interior de la selva para las especies estudiadas. En el caso particular de las

especies de vegetación secundaria, se analiza qué tan limitante es el ambiente lumínico en la colonización de la selva por dichas especies.

### **Objetivo General**

El objetivo general del presente proyecto de tesis doctoral fue determinar el efecto del ambiente lumínico en el sotobosque de la selva sobre la abundancia y distribución de un conjunto de especies herbáceas terrestres, representativas del bosque maduro y de la vegetación secundaria. El efecto de los diferentes ambientes lumínicos se evaluó para distintas fases del ciclo de vida de las especies (banco de semillas, germinación, sobrevivencia y crecimiento), analizando la variación espacial en los niveles de luz, generada por la apertura de claros, así como el efecto de la variación temporal provocada por la caída de hojas de árboles del dosel.

### **Sitio de Estudio**

La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT) se localiza en el sureste del estado de Veracruz, en la vertiente del Golfo de México y está enclavada en las estribaciones del volcán San Martín, en la parte central de la región de Los Tuxtlas. El gradiente altitudinal va desde los 150 a los 650 m.s.n.m. (Lot-Helgueras, 1976). En la región se presentan suelos jóvenes de origen volcánico, con gran acumulación de materia orgánica, siendo los suelos tipo feozem húmico y lúvico, así como el regosol eútrico, los más frecuentes. Las pendientes son pronunciadas, entre 15 y 25% (Chizón, 1984). El clima es cálido húmedo (Af(m)w''(i')g; Garcia, 1964; Soto y Gama, 1997), con una precipitación anual promedio de 4,725 mm. La precipitación en el mes más seco (mayo) es mayor a los 60 mm. Los valores máximos se concentran en el verano (junio, julio y agosto), mientras que el porcentaje de lluvia invernal debida a los nortes es del 18%. La temperatura media anual es de 24.3 °C, con una máxima de 32.2°C y una mínima de 16.4°C (Soto y Gama, 1997). El tipo de vegetación predominante en la EBTLT es la selva alta perennifolia (*sensu* Miranda y Hernández-X., 1963) o bosque tropical perennifolio (*sensu* Rzedowski, 1978).

La vegetación ha sido descrita por Ibarra-Manríquez (1986) y Bongers *et al.*, (1988). El estudio de Bongers *et al.* (1988) muestra que el dosel alcanza entre 30 y 35 m de altura, con individuos emergentes ocasionales de hasta 40 m. La mayoría de las especies de árboles del dosel son perennes, sólo el 10.6% de ellas son deciduas. La especie dominante en el estrato bajo es

*Astrocaryum mexicanum*, en el intermedio *Pseudolmedia oxyphyllaria* y en el dosel *Nectandra ambigens* (Bongers *et al.*, 1988). La tasa de recambio del dosel (tiempo promedio entre la aparición de dos claros en un mismo punto) muestra una variación espacial considerable, oscilando entre 25 años en los bordes de la selva y las áreas de mayor inclinación, y más de 300 años en los sitios planos (Martínez-Ramos *et al.* 1988a; Bongers *et al.*, 1988). Dirzo *et al.* (1992) encontraron que el sotobosque es una comunidad diversa con 52 especies de hierbas, arbustos y enredaderas, y con una densidad promedio de 13.4 ind/m<sup>2</sup> (intervalo de 6 a 22 ind/m<sup>2</sup>). La mayoría de las especies son poco frecuentes, y las especies dominantes generalmente son aráceas rastreras (Dirzo *et al.*, 1992). Entre las especies herbáceas terrestres más abundantes, destacan *Aphelandra aurantiaca*, *Costus scaber*, *Dieffenbachia seguine*, *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum* (Calvo-Irabién, 1989; Dirzo *et al.*, 1992).

En 1967, en el macizo noroeste de la sierra de Los Tuxtlas existía una extensión de 310 km<sup>2</sup> de selva; para 1986 ésta se había reducido a 136 km<sup>2</sup> repartidos en numerosos fragmentos de extensión variable (Dirzo y García, 1992). Lo anterior significa una reducción a la mitad de la superficie original en sólo veinte años. La cría de ganado es la actividad principal en la región, las actividades agrícolas ocupan únicamente el 3% de la tierra, siendo el café, el cacao, el maíz, los cítricos y el chile los cultivos más frecuentes (Estrada *et al.*, 1993). Los potreros de los alrededores de la EBTLT presentan una vegetación con estructura compleja y un gran número de especies (229 especies en 600 m<sup>2</sup>), de las cuales cerca del 40% son hierbas y el 34% son árboles (Guevara *et al.*, 1994). La heterogeneidad y características de dichos potreros dependen en gran medida de la presencia de árboles remanentes de selva, así como de las distintas prácticas de manejo del potrero (Guevara *et al.* 1994). La vegetación secundaria (“acahuales”) que rodea la EBTLT es muy diversa y compleja, formando un conjunto de parches que representan distintos estadios sucesionales (Purata, 1986). La dominancia estructural de las distintas formas de vida cambia con la edad del acahual; en los acahuales más jóvenes (menores de 5 años) predominan las especies herbáceas, mientras que los árboles son más importantes en estadios tardíos de la sucesión. Las características de la vegetación secundaria cambian con la edad sucesional, el tipo y tiempo de cultivo previo al abandono, así como con la cercanía al bosque primario (Purata, 1986). Información detallada sobre el sitio de estudio puede encontrarse en González-Soriano *et al.* (1997).

## ***Especies Estudiadas***

El sistema de estudio está compuesto por diez especies de hierbas, cinco especies de selva (o bosque primario): *Aphelandra aurantiaca*, *Costus scaber*, *Dieffenbachia seguine*, *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum*, y cinco especies de vegetación secundaria: *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum*, *Pavonia schiedeana*, *Rivina humilis* y *Scleria pterota*. En el Cuadro 1 se muestra un resumen de las características de este conjunto de especies (consultar el Apéndice 1 para una descripción más detallada). Dichas especies se consideran representativas de las hierbas de ambas comunidades vegetales, ya que se encuentran entre las especies de mayor abundancia y/o cobertura, asimismo, presentan síndromes de dispersión diversos. El sistema de estudio utilizado permite hacer comparaciones entre especies de una misma comunidad vegetal (*i.e.* selva o vegetación secundaria) que han evolucionado bajo condiciones ambientales similares, y entre especies que se desarrollan en comunidades contrastantes (*i.e.* selva y vegetación secundaria) y por tanto han evolucionado bajo condiciones ambientales distintas. Este conjunto de especies, dado su hábito de crecimiento, muestra requerimientos ecológicos similares. No obstante, se espera que las especies de vegetación secundaria, dado que se desarrollan en comunidades vegetales más abiertas, se vean más limitadas por los niveles de luz que las especies de selva.

## ***Diseño Experimental General***

A continuación se describe el diseño experimental general utilizado para estudiar el efecto de la variabilidad del ambiente lumínico, sobre distintas fases del ciclo de vida de las 10 especies herbáceas estudiadas. De acuerdo con la dinámica de apertura de claros y con la fenología del dosel, se eligieron las siguientes cuatro condiciones (o ambientes) lumínicas, las cuales representan un gradiente del recurso luz:

### ***A) Sitios abiertos fuera de la selva***

Se eligieron tres sitios cercanos a los edificios de la EBTLT, donde la vegetación de selva fue eliminada para la construcción de los edificios de la estación. Actualmente presentan cierta cobertura vegetal, principalmente correspondiente a especies de vegetación secundaria y algunos árboles pioneros. Dichos sitios presentaron una apertura del dosel entre 40 y 45% (obs. pers.), con

una superficie de entre 200 y 400 m<sup>2</sup>. El sotobosque es continuamente chapeado y está compuesto por malezas, arbustos y hierbas de vegetación secundaria. Estos sitios se eligieron como una condición de luz contrastante con los sitios dentro del bosque y representativa del ambiente en el que se desarrollan las especies de vegetación secundaria.

B) *Claros dentro de la selva*

Se eligieron tres claros provocados por la caída de árboles, los claros fueron de tamaño intermedio (entre 200 y 400 m<sup>2</sup>) pues éstos aún cuando son poco frecuentes cubren la mayor superficie de selva en la fase de claro (> 50%; Martínez-Ramos 1985; Martínez-Ramos *et al.* 1988a) y de edad reciente (no mayor a dos años); ya que algunos autores (Fetcher *et al.* 1985; Howe, 1990; Turton, 1992; Bellingham *et al.*, 1996) han encontrado que los cambios microambientales a unos cuantos centímetros del suelo, provocados por la apertura del dosel, se pierden después de aproximadamente dos años.

C) *Sitios de selva madura debajo de árboles caducifolios en el dosel*

Se seleccionaron tres sitios de bosque maduro, en los que han pasado más de 30 años sin la apertura de un claro (fechados utilizando la técnica propuesta por Martínez-Ramos *et al.* 1988a). En estos sitios algunas de las especies arbóreas del dosel superior (> 30 m) eran de hábito deciduo y por tanto pierden sus hojas de manera simultánea y por completo en la época de sequía. No fue posible elegir en todos los sitios la misma especie de árbol deciduo, por lo que el Sitio 1 se colocó debajo de un árbol de *Dussia mexicana*, el cual cubría aproximadamente el 35% de la superficie. Otro árbol de la especie *Dussia mexicana* y un segundo identificado como *Omphalea oleifera*, fueron los que se eligieron para el Sitio 2, ambos árboles cubrían aproximadamente el 45% del sotobosque del sitio. Finalmente en el sitio 3 las especies decíduas fueron *Bursera simaruba* y *Manilkara sapota* cubriendo alrededor del 55% del área.

D) *Sitios de selva madura debajo de árboles perennifolios en el dosel*

En este caso se eligieron tres sitios de bosque maduro (más de 30 años sin la apertura de un claro) en los que todas las especies arbóreas del dosel superior (> 30 m) eran perennes y por tanto nunca pierden sus hojas de manera sincrónica.

Para cada condición lumínica se contó con tres réplicas, representadas por tres sitios distintos. En la medida de lo posible se intentó que los sitios, representando las tres condiciones de bosque, se encontraran cercanos (*ca.* 100 m de distancia) y que las características de pendiente, exposición y porcentaje de suelo rocoso fueran parecidas. Algunas características de los sitios se muestran en el Cuadro 2.

En cada sitio experimental se extendieron dos cuerdas perpendiculares de longitud variable dependiendo del tamaño del sitio. Utilizando las cuerdas como ejes, se ubicaron por medio de coordenadas elegidas al azar 33 ó 34 puntos. En cada uno de los puntos se enterraron (aproximadamente a 5 cm de profundidad) diez bolsas de plástico negro (20 cm de altura y 10 cm de diámetro), a una distancia aproximada de 15 cm entre pares de bolsas. Previamente, las bolsas fueron llenadas con suelo estéril de la región (ver Cap. II para más detalles), y fueron perforadas en los lados y la base para permitir la salida de agua. Las bolsas fueron mapeadas, enumeradas y etiquetadas con un color distintivo para cada especie. La metodología particular para describir el ambiente lumínico en las cuatro condiciones experimentales, así como para analizar el efecto del ambiente lumínico sobre cada una de las fases del ciclo de vida de las especies estudiadas, se describe en los capítulos correspondientes.

## REFERENCIAS

- Álvarez, J. y S. Guevara Sada. 1985. Caída de hojarasca en la selva. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Vol II: Alhambra, México, D.F., pp 171-190.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. En: Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (Eds). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. Junk Publishers, La Haya, pp 113-128.
- Bazzaz, F. A. y S. T. A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:287-310.
- Bazzaz, F. A. y P. M. Wayne. 1994. Coping with environmental heterogeneity: the physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory continuum. En: Caldwell, M. N. y R. W. Pearcy (Eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity in Plants Ecophysiological Processes above and belowground*. Academic Press, San Diego, pp 349-390.
- Bellingham, P. J., E. V. J. Tanner, P. M. Rich y T. C. R. Goodland. 1996. Changes in light below the canopy of a Jamaican montane rainforest after a hurricane. *Journal of Tropical Ecology* 12:699-722.
- Bierzychudek, P. 1982. Life histories and demography of shade tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytologist* 90:757-776.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74:55-80.
- Brewer, R. 1980. A half-century of changes in the herb layer of a climax deciduous forest in Michigan. *Journal of Ecology*. 68:823-832
- Brokaw, 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. En: Pickett, S. T. A. y P. S., White., (Eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, pp 53-69.
- Calvo-Irabién, L. M. 1989. *Demografía y dinámica poblacional de Aphelandra aurantiaca en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver.* Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Calvo-Irabién, L. M. 1997. *Aphelandra aurantiaca*. En: González, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F., pp 89-92.
- Calvo-Irabién, L. M., G. Ibarra-Manríquez y A. Castillo-Flores. 1997. *Rivina humilis*. En: González, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM- CONABIO, México, D.F., pp 147-148.
- Castillo-Flores, A. 1995. *Movimiento de diásporas de cinco especies herbáceas de vegetación secundaria, con distintos síndromes de dispersión, hacia una selva húmeda*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Castillo-Flores, A., L. M. Calvo-Irabién y G. Ibarra-Maríquez. 1997. *Pavonia schiedeana*. En: González, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM- CONABIO, México, D.F., pp 135-136.

- Chazdon, R. y N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland and tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chizón, S. E. 1984. *Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, Ver. Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Collins, B. S. y S. T. A. Pickett. 1987. Influence of canopy opening in the environment and herb layer in a northern hardwood forest. *Vegetatio* 70:3-10.
- Collins, B. S., K. P. Dunne y S. T. A. Pickett. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. En: Pickett, S. T. A y White, P. S (Eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York, pp 125-151.
- Croat, B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press, California.
- Croat, B. 1983. *Dieffenbachia*. En: Janzen, D. (Ed.). *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago, pp 234-236.
- Croat, B. 1990. Ecology and life forms of Araceae. *Aroideana* 11:4-55.
- Daniel, T. F. 1990. New and reconsidered Mexican Acanthaceae: IV. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 46:279-287.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (Suppl.):47-55.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- Denslow, J. S., J. C. Schultz, P. M. Vitousek y B. R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71:165-179.
- Dirzo, R. y M. C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtles, a Neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6:84-90.
- Dirzo, R., C. C. Horvitz, H. Quevedo y M. A. López. 1992. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology* 80:809- 822.
- Ehrenfeld, J. G. 1980. Understory response to canopy gaps of varying size in a mature oak forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 29-41.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. Merritt Jr., S. Montiel y D. Curiel. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtles, México. *Vegetatio* 107/108:245-257.
- Fetcher, N., S.F. Oberbauer, R.B. Strain y R. Gilbert. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometeorology* 29:145-155
- Fryxell, P.A. 1992. *Flora de Veracruz*. Malvaceae. Instituto de Ecología A.C. Xalapa- Universidad de California, Riverside. Vol 68:1-255.
- García, E. 1964. *Modificaciones al sistema de clasificación Köepen para adaptarlo a las condiciones particulares de la República Mexicana*. Offset Larios. México, D.F.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical Species Diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-85.

- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- Gentry, A. H. y C. Dodson. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19:149-156.
- Gentry, A. H. y L. H. Emmons. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica* 19:216-227
- González, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. 1997. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F.,
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145
- Grubb, P. J. 1987. Global trend in species-richness in terrestrial vegetation: a view from the northern hemisphere. En: Gee, J. H. R. y P. S. Giller (Eds.). *Organization of communities Past and Present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 99-118.
- Guevara, S. 1986. *Plant availability and regeneration in a Mexican tropical rain forest*. Tesis de Doctorado, Uppsala, Suecia.
- Guevara-Sada, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, J. Laborde y S. Castillo. 1994. Vegetación y flora de potreros en la sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Botánica Mexicana* 28:1-27.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York.
- Holm L., J. V. Pancho, J. P. Herberg, D. L. Plunkett. 1979. *A geographical atlas of world weeds*. John Wiley and Sons, New York.
- Horvitz, C.C. y D. W. Schemske 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65:155-192.
- Howe, H. F. 1990. Survival and growth of juvenile *Viola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6: 259-280.
- Hubbell, S. P. y R. Foster. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a tropical forest. En: Crawley, M. (Ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 77-96.
- Huston, M. A. 1994. *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, New York.
- Ibarra-Manríquez, G. 1986. *Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Tesis de Licenciatura Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín. 1987. *Listados florísticos de México VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ibarra-Manríquez, G., A. Castillo-Flores y L. M. Calvo-Irabién. 1997. *Scleria pterota*. En: González, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM- CONABIO, México, D.F., pp 155-156.

- Islas-Luna, M. A. 1995. Efecto de depredadores y polinizadores en el reclutamiento de *Aphelandra aurantiaca* una especie de Los Tuxtlas. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Kawano, S. 1985. Life history characteristics of temperate woodland plants in Japan. En: White, J. (Ed.) *The Population Structure of Vegetation*. Dr. Junk Publishers, La Haya, pp 515- 549.
- Lee, D. W. 1987. The spectral distribution of light in two neotropical rainforests. *Biotropica* 19: 161-166.
- Leigh, E.G., A. R. Standley y D. M. Windsor (Eds). 1990. *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes y A. Butanda (Eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Vol I. CECSA, México, D.F., pp 31- 53.
- Lugo, A. E. 1988. Estimating reductions in diversity of tropical forest species. En: Wilson, E.O y F.M. Peters (Eds.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington D. C.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (Eds). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Alhambra. México, D.F., pp 191-239.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. En: Estrada, A., Th. Flemming (Eds). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. Junk Publishers, La Haya, pp 333- 346.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.
- Martínez-Ramos, M., J. Sarukhán, y D. Piñero. 1988a. The demography of tropical trees in the context of gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. En: Davy, A.J., M. J. Hutchings y A. R. Watkinson (Eds.). *Plant Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 293-313.
- Martínez-Ramos, M., E. Álvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988b. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76:1-17.
- Menges, E. S. 1986. Environmental correlates of herb species composition in five southern Wisconsin Floodplain forests. *American Midland Naturalist* 115:106-117.
- Miranda M., y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Moad, A. S. 1992. *Dipterocarp sapling growth and understorey light availability in tropical lowland forest, Malaysia*. Tesis de Doctorado, Harvard University, Cambridge.
- Mulkey, S. S., A. P. Smith y S. J. Wright. 1991. Comparative life history of two understory neotropical herbs. *Oecologia* 88:263-273.
- Mulkey, S. S., S. J. Wright y A. P. Smith. 1993. Comparative physiology and demography of three neotropical forest shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. *Oecologia* 96:526-536.

- Myers, N. 1988. Tropical forest and their species. Going, going .....? En: Wilson E.O. y F.M. Peters (Eds.). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington D. C.
- Nuñez-Farfán J. y R. Dirzo. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51:274-284
- Pearcy, R. W. 1983. The light environment and growth of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58: 26-32.
- Purata, S. 1986. Floristic and structural changes during old- field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* 2:257-276.
- Raich, J. W. 1989. Seasonal and spatial variation in the light environment in a tropical dipterocarp forest and gaps. *Biotropica* 21:299-302.
- Richards, P.W. 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge Univ. Press.
- Rico-Bernal, M. y A. Gómez-Pompa. 1976. Estudio de las primeras etapas sucesionales de una selva alta perennifolia de Veracruz, México. En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes y A. Butanda (Eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Vol I. CECSA, México, D.F., pp 112-203.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D. F.
- Shuttleworth, W. J. 1984.. Observations of radiation exchange above and below Amazonian forest. *Quarterly Journal Review of the Meteorological Society* 110:1163-1169.
- Smith, A.P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical* 35 (supl. 1):111-118.
- Smith A. P., K. P. Hogan y J. R. Idol. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica* 24:503-511.
- Sousa, W. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- Soto, A. 1992. *Patrones espaciales y temporales de la lluvia de semillas de grupos de árboles en una selva húmeda de México*. Tesis Licenciatura Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Soto, M. & L. Gamma. 1997. Climas. En: González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F., 7-23.
- Standley, P. C. y J. A. Steyermark, 1958. Flora of Guatemala. *Fieldiana:Botany* Parte 24, Field Museum of Natural History, Chicago.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press. Oxford.
- Torquebiau, E. F. 1988. Photosynthetically active environment, patch dynamics and architecture in a tropical rain forest in Sumatra. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 383-394.
- Turner, D. P. y E. H. Franz. 1986. The influence of canopy dominants in understory vegetation patterns in an old-growth cedar-hemlock forest. *American Midland Naturalist* 116:387- 393

- Turton, S. M. 1992. Understory light environments in a north-east Australian rain forest before and after a tropical cyclone. *Journal of Tropical Ecology* 8: 241-252.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco Segovia, A. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. En: Caldwell, M.N. y R.W. Pearcy (Eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity in Plants. Ecophysiological Processes above and belowground*. Academic Press, San Diego, p: 209-236.
- Vitousek, P. M. y J. S. Denslow. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical forest. *Journal of Ecology* 74:1167-1178
- Vora, R. S. 1989. Seed germination characteristics of selected native plants of the lower Rio Grande Valley, Texas. *Journal of Range Management* 42:36-40.
- Wasshausen, D. C. 1975. The genus *Aphelandra* (Acanthaceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 18:1-157.
- Whitmore, T. C. 1984. *Tropical rain forests of the far east*. Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T. C., N. D. Brown, M. D. Swaine, D. Kennedy, G. I. Goodwin-Bailey, y W. K. Gong. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 131-151.
- Wyatt, R. y S. B. Broyles. 1997. The weedy tropical milkweeds *Asclepias curassavica* and *A. fruticosa* are self compatible. *Biotropica* 29:232-234.
- Yoda, K. 1974. Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Japanese Journal of Ecology*. 24: 247-254.

CUADRO 1. Resumen de algunas de las características de las diez especies herbáceas terrestres estudiadas en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" en Veracruz. BP = Bosque primario; VS = vegetación secundaria. ND = no se encontraron datos. Ver Apéndice 1 para una descripción más detallada de las especies.

ESPECIE	CICLO DE VIDA	HABITAT	COBERTURA o FRECUENCIA(%)*	FLORACION/ FRUCTIFICACION	DISTRIBUCION
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	Perenne	BP	12.1	Sep-Ene/Dic-Mar	SE México-Bolivia (150 - 1,300 m)
<i>Costus scaber</i>	Perenne	BP	1.7	Feb-Sep/Oct-Ene	México - Bolivia
<i>Dieffenbachia seguine</i>	Perenne	BP	3.6	Feb-Mayo/Jun-Oct	ND
<i>Schaueria parviflora</i>	Perenne	BP	3.7	Feb-May/May-Sep	SE. México - CentroE de Guatemala (0 - 700m)
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	Perenne	BP	4.3	Feb-May/May-Sep	ND
<i>Asclepias curassavica</i>	Anual-Bienal	VS	7.3	Todo el año	S. Florida - Argentina
<i>Melampodium divaricatum</i>	Anual-Bienal	VS	3.8	Todo el año	S. México - Brasil
<i>Pavonia schiedeana</i>	Perenne	VS	25	Jun-Ago/Ago-Nov	S. Estados Unidos - Brasil (0 - 1,500 m)
<i>Rivina humilis</i>	Perenne	VS	7.3	Jun-Ago/Ago-Oct	Estados Unidos - Argentina (0 - 2,500 m)
<i>Scleria pterota</i>	Perenne	VS	14.7	Todo el año	México - Peru (0 - 1,000 m)

\* Los datos de cobertura para las especies de bosque primario provienen de un muestreo realizado en el sotobosque de la EBTLT (L. M. Calvo-Irabién *et al.* datos no publicados). En el caso de las especies de vegetación secundaria en el texto del Apéndice 1 se indica la referencia bibliográfica de la que se obtuvo el valor de cobertura o frecuencia.

Cuadro 2. Características de los 12 sitios experimentales, representantes de cuatro condiciones lumínicas en el sotobosque de la selva de Los Tuxtlas, Ver.

SITIO	ÁREA (m <sup>2</sup> )	ORIENTACIÓN (eje mayor)
Abierto 1	135	
Abierto 2	180	
Abierto 3	300	
Claro 1	289	Este-Oeste
Claro 2	188	Norte-Sur
Claro 3	303	Este-Oeste
Deciduo 1	117	
Deciduo 2	510	
Deciduo 3	108	
Perenne 1	365	
Perenne 2	314	
Perenne 3	278	

**Apéndice 1.** Descripción de las diez especies herbáceas estudiadas. Las citas que aparecen en el texto se encuentran en las Referencias correspondientes a la Introducción General

*Aphelandra aurantiaca* (Acanthaceae)

Especie herbácea de tallo erecto, algo leñoso, que llega a medir hasta 1 m de altura. Presenta un tallo glabro o escasamente piloso, con internodos de entre 2 y 9 cm de largo. El crecimiento es apical y ocurre a partir de un meristemo terminal. Las hojas son simples, opuestas, decusadas, de consistencia coriácea y glabras en ambos lados (Wasshausen, 1975). La floración ocurre entre los meses de septiembre y enero, alcanzando un máximo en el mes de diciembre (Calvo-Irabién, 1989; Calvo-Irabién 1997). Presenta flores hermafroditas, dispuestas en una espiga que varía entre 4.5 y 19 cm de largo. La inflorescencia es vistosa, porta entre 8 y 47 flores de color rojo naranja y amarillo. Las flores presentan un síndrome de polinización ornitófila (Islas-Luna, 1995). Los frutos son ovoides con cuatro semillas de entre 2 y 4.5 mm de diámetro y un peso de entre 4 y 16 mg. Las semillas son casi circulares, algo aplanadas, de color café oscuro, usualmente papilosas y arrugadas (Wasshausen, 1975). La maduración de los frutos tarda entre dos y tres meses, por lo que se encuentran frutos maduros desde diciembre hasta finales de marzo (Calvo-Irabién, 1989). La dispersión de las semillas se concentra en los meses de marzo a mayo, período en el que las lluvias son escasas (Calvo-Irabién, 1989). Las semillas son expulsadas de la cápsula por acción del retináculo el cual al secarse se desprende y las arroja con fuerza, alcanzando distancias de entre 8 cm y 9 m (Calvo-Irabién, 1989). *Aphelandra aurantiaca* en la selva de la EBTLT se localiza en las distintas fases de regeneración natural, con una cobertura promedio del 12.1% del suelo de la selva (Cuadro 1). Se encuentra en selvas maduras y rara vez en vegetación secundaria, desde el sureste de México hasta Bolivia, en un intervalo altitudinal que va de los 150 a 1,300 m.s.n.m. (Wasshausen, 1975).

*Costus scaber* (Zingiberaceae)

Hierba perenne delgada, generalmente de 1.5 a 3 m de alto. Normalmente se presenta en manchones de 3 a 8 plantas. Presenta un tallo de menos de 1 cm de grosor, escasamente pubescente. Hojas sésiles, alternas, en espiral. Inflorescencia de 5 a 12 cm de largo y 2.5 a 4.5 cm de ancho. Brácteas rojo-naranja. Flores hermafroditas, rojo-naranja, de 3 a 4 cm de largo y 1 cm de ancho, polinizadas por colibríes (obs. pers.). Cápsulas elipsoides a globosas, de 7 a 12 mm de largo, glabras en la base, con densa pubescencia en el ápice. Semillas negras, de 6 a 16 mg y de 3.1 mm de largo por 2.5 mm de ancho (Croat, 1978). En los Tuxtlas florece de febrero a septiembre y fructifica de octubre a enero. En esta selva dicha especie presenta una cobertura promedio de 1.7% del suelo de la selva (Cuadro 1). Se le encuentra ocasionalmente en bosque maduro, en claros viejos y a lo largo de las veredas, generalmente formando manchones densos (Croat, 1978). Se distribuye de México a las Guyanas, Brasil y Bolivia.

*Dieffenbachia seguine* (Araceae)

Hierba terrestre caulescente, perenne, colonial que forma parches densos producto del crecimiento clonal. Inflorescencia en la axila de la hoja, pedúnculos cortos. Flores unisexuales, desnudas, con cuatro estambres encerrados en una espata hasta antes de la antesis. Los estambres están fusionados formando un sinandrio con 4 ó 5 lados. Flores pistiladas con 4 ó 5 estaminoides. Ovarios con 1 a 3 lóculos y un ovario por lóculo (Croat, 1978). Polinizada por insectos, principalmente escarabajos, que se concentran en grandes números dentro de la espata (Croat, 1983). Una vez polinizada la espata ésta se cierra hasta la maduración de las semillas. Una vez maduras las semillas, la espata se abre y expone las semillas carnosas de color rojo o naranja. Las semillas globosas son dispersadas por aves y probablemente otros vertebrados de mayor talla. Las semillas miden de 4 a 9.3 mm de diámetro, germinan rápidamente. La savia de color blanco contiene altas concentraciones de ácido oxálico que puede ser irritante a la piel. *Dieffenbachia seguine* en la EBTLT florece de febrero a mayo y fructifica en el período de junio a octubre (Calvo-Irabién, datos no publ.). Generalmente se encuentra en el sotobosque primario y bordes de la selva, así como en los márgenes de arroyos; se localiza en pendientes bien drenadas y áreas rocosas, no tolera suelos inundables (Croat, 1990). En la selva de la EBTLT se localiza en los distintos parches sucesionales con una cobertura promedio de 3.6% del suelo de la selva (Cuadro 1). Purata (1986) la registró de manera ocasional en acahuals de 3 o más años, con una cobertura del 6 al 8%. Se distribuye desde el sureste de México hasta Sudamérica, entre los 0 y 1,200 m.s.n.m. (Standley y Steyermark, 1958).

*Schaueria parviflora* (Acanthaceae)

Hierba o arbusto perenne de hasta 2 m de altura. Tallo joven subcuadrado a cuadrado, algo comprimido y con pubescencia escasa. Hojas pecioladas, ovadas a ovado-elípticas, acuminadas, glabras. Inflorescencia terminal, sésil a pedunculada, con espigas de hasta 55 mm de largo. Presenta dos líneas de flores dispuestas regularmente, opuestas en las axilas de las brácteas. Brácteas lineares a lanceoladas, glabras o con pubescencia escasa. Cáliz con cinco lóbulos de 10 a 25 mm de largo, corola amarilla (o blanca en Guatemala) de 22 a 28 mm de largo, pubescencia externa con tricomas glandulares. Estambres fusionados de 3.5 a 5.5 mm, próximos a la boca de la corola. Estilo de 19 a 23 mm de largo, glabro, estigma bilobado. Florece a lo largo del año, aunque en la EBTLT presenta un pico de febrero a mayo. Fructifica uno o dos meses después de la floración, entre mayo y septiembre. El fruto es una cápsula de 10.5 a 16 mm de largo, glabra, con cuatro semillas planas, subcirculares, de 3.5 a 5.2 mm de largo y 3 a 4.9 de ancho. La semilla presenta papilas en la superficie y los márgenes (Daniel, 1990). Pesa entre 1 y 5 mg (Calvo-Irabién, datos no publicados). En la EBTLT se localiza en distintas fases del mosaico de regeneración, con una cobertura promedio de 3.7% (Cuadro 1). Ocasionalmente se encuentra en acahuals, pero nunca menores de 2 años de edad (Purata, 1986), con una cobertura relativa del 4 al 6%. Habita en selvas y bosques montanos, tanto en vegetación primaria como secundaria (Daniel, 1990). Se localiza en el sureste de México (Veracruz) y el centro-este de Guatemala (Izabal), entre los 0 y 700 m.s.n.m.

*Spathiphyllum cochlearispathum* (Araceae)

Hierba perenne rizomatosa del sotobosque primario. Hojas delgadas pecioladas, lámina oblonga a elíptica. Inflorescencia uniforme con flores bisexuales que maduran de abajo hacia arriba, espata persistente. Flores hermafroditas con tres tépalos y tres estambres opuestos a los tépalos. Infrutescencia abayada, de ápice redondo o cónico, atenuado (Standley y Steyermark, 1958; Croat, 1978). En la EBTLT florece en los meses de febrero a mayo y fructifica de mayo a septiembre. Semillas reniformes, con 1 a 8 semillas por celda (Standley y Steyermark, 1958; Croat, 1978). En la selva de la EBTLT está ampliamente distribuida presentando una cobertura promedio de 4.3% del suelo de la selva (Cuadro 1). Ocasionalmente se encuentra en acahuales, siempre mayores que dos años de edad, con una cobertura del 4 al 6% (Purata, 1986). *Spathiphyllum cochlearispathum* generalmente crece en sitios húmedos y pantanosos, a lo largo de arroyos; rara vez se localiza en pendientes bien drenadas. (Croat, 1990).

*Asclepias curassavica* (Asclepiadaceae)

Hierba anual erecta de 1 m de altura. Tallo medianamente glabro en la parte baja y pubescente arriba. Látex blanco, hojas opuestas o ternadas. Varias umbelas terminales, flores vistosas con cáliz verde, corola rojo-naranja con segmentos amarillos. Flores con néctar que se acumula en la base de la corola, polinizadas por mariposas (Croat 1978), autocompatibles (Wyatt & Broyles, 1997). Frutos fusiformes, folículos de 8 a 10 cm de largo y 1 a 1.5 de ancho. Semilla café, ovada, plana, de 5 a 6 mm de largo con un pappus blanco de 2.5 mm. Florece y fructifica a lo largo del año, aunque en la EBTLT presenta un pico reproductivo en la época de lluvias. Un mismo individuo puede florecer más de una vez en el año. En los potreros cercanos a la EBTLT se presenta con una frecuencia del 7.3% (Guevara *et al.* 1994). Se distribuye del sur de Florida a Argentina y las Antillas, donde está presente en la vegetación perturbada de selva alta perennifolia y selva baja caducifolia, así como en la de bosque de montaña. En Panamá ocasionalmente se le encuentra en claros (Croat 1978). Se le considera una maleza cosmopolita, introducida en el viejo mundo con fines ornamentales (Holm *et al.*, 1979).

*Melampodium divaricatum* (Asteraceae)

Hierba anual, polígama, menor de 1 m de altura. Tallo escasamente pubescente, hojas opuestas, lanceoladas a rombo-ovadas. Cabezuelas solitarias, terminales, de 10 a 17 mm de ancho. Flores amarillas, pistiladas en el rayo, de 4.5 a 6 mm de largo y 3 a 3.5 mm de ancho. Flores del disco bisexuales de aproximadamente 2.7 mm de largo, ovarios frecuentemente abortivos. Aquenios de 2.8 a 4 mm de largo y de 1 a 6 mg, superficies laterales estriadas y márgenes alargados con pappus ausente. Florece y fructifica de manera continua a lo largo del año (Croat, 1978). Una vez que las semillas caen al suelo germinan rápidamente, la especie es autocompatible por lo que puede colonizar áreas rápidamente (Croat, 1978). En la región de Los Tuxtlas, ocasionalmente se encuentra en acahuales, pero nunca menores que 2 años de edad, con una cobertura relativa de entre el 16 y el 32% (Purata, 1986). Guevara *et al.* (1994) la encontraron en

potreros con una frecuencia de 3.8%. Se distribuye del sur de México a Brasil en vegetación perturbada de selva alta y bosque de montaña.

*Pavonia schiedeana* (Malvaceae)

Especie herbácea perenne (ocasionalmente presenta tallos leñosos en la base) que mide hasta 1.5 m de alto. Hojas simples, alternas, con pelos estrellados. Las flores se disponen en una inflorescencia axilar de 6 a 14 cm de largo, de color rosa a blanco, y miden entre 6 y 9 mm de largo. Los frutos son secos (esquizocarpos) y contienen de 3 a 5 semillas (mericarpos) sostenidas por un cáliz persistente. El mericarpo es café oscuro o negro, mide de 7 a 10 mm de largo, es glabro y presenta tres espinas apicales, siendo la central de mayor longitud. Las espinas poseen numerosos apéndices diminutos y recurvados (Croat, 1978). La floración y fructificación se producen a lo largo de todo el año, en la EBTLT muestra su máximo reproductivo en la época de lluvias (Castillo-Flores *et al.* 1997). La maduración de los frutos es muy rápida, por lo que es posible tener inflorescencias con flores y frutos maduros simultáneamente (Croat 1978). La polinización es probablemente efectuada por insectos generalistas pequeños. La dispersión es epizoócora; las semillas se transportan adheridas al pelaje de animales nativos, así como del hombre y animales domésticos. Un alto porcentaje de las semillas puede viajar distancias largas dependiendo del dispersor (Castillo-Flores, 1995). El peso de las semillas va de 8 a 15 mg; hasta el 29% de las mismas pueden estar vacías (Calvo-Irabién datos no publ.). Esta planta se encuentra básicamente en las orillas de caminos, en campos de cultivo o pastizales inducidos. En los potreros cercanos a la EBTLT se presenta con una frecuencia de 25% (Guevara *et al.*, 1994). Es una planta malezoide con una amplia distribución que incluye el sur de Estados Unidos y México (San Luis Potosí, Puebla, Veracruz, Tabasco, Campeche, Guerrero, Oaxaca y Chiapas) hasta Colombia y Brasil. Se localiza en un intervalo altitudinal de 0-1500 m.s.n.m. En México se le encuentra en selva mediana y alta, bosque de pino-encino, bosque caducifolio y vegetación secundaria (Fryxell, 1992). En Panamá es común en las veredas del bosque maduro, llegando a formar manchones densos, pero es escasa en otras zonas dentro del bosque (Croat, 1978).

*Rivina humilis* (Phytolacaceae)

Herbácea perenne de hasta 1.5 m de altura, de hojas simples, opuestas, glabras o cubiertas con pelos simples y cortos. Las flores se disponen en un racimo simple, axilar o terminal, de 3 a 10 cm de largo, son de color blanco, con cuatro sépalos que miden de largo entre 6 y 9 mm. Los frutos son bayas esféricas, de color rojo con un diámetro aproximado de 3.5 mm. Contienen una semilla lenticular café oscuro o negra, de 2 a 2.5 mm de diámetro, son pubescentes (Croat, 1978), con un peso de 2 a 6 mg; aproximadamente el 1% de las semillas pueden estar vacías (Calvo-Irabién, datos no publicados). La floración y fructificación se producen a lo largo de todo el año y es frecuente observar plantas que tengan flores y frutos simultáneamente (Croat, 1978). En la zona de Los Tuxtlas, se presenta un pico reproductivo de agosto a octubre (Calvo-Irabién *et al.* 1997). La polinización es probablemente efectuada por insectos generalistas pequeños (Croat,

1978) y la dispersión por aves (Croat, 1978; Castillo-Flores, 1995; Calvo-Irabién *et al.* 1997). En la zona de Los Tuxtlas se ha observado a *Vireo olivaceus* removiendo semillas de esta especie de planta; esta ave es migratoria y preferentemente se encuentra en hábitats abiertos y bordes de la selva (Castillo-Flores, 1995). Se han encontrado semillas de esta especie en trampas de lluvia de semillas dentro de la selva (Soto, 1992). *Rivina humilis* es considerada como una fuente importante de alimento de aves en bosques de Texas (Vora, 1989). Esta planta se encuentra básicamente en las orillas de caminos, campos de cultivo o pastizales inducidos. En los potreros cercanos a la EBTLT se presenta con una frecuencia relativa de 7.3% (Guevara *et al.*, 1994). Se distribuye desde Estados Unidos y México (abarcando prácticamente todo su territorio) hasta Argentina y Chile. Se localiza en un amplio intervalo altitudinal que va del nivel del mar a los 2,500 m. Es considerada como una maleza en la zona del Canal de Panamá (Croat, 1978).

#### *Scleria pterota* (Cyperaceae)

Herbácea rizomatosa, perenne, que mide hasta 1 m de altura. De apariencia amacollada, con característicos tallos triangulares. Sus hojas son simples, alternas, muy escabrosas al tacto, de ahí su nombre vulgar de “navajuela”. La navajuela es monoica y presenta espigas axilares o terminales, de 7 a 12 cm de largo, con un gran número de flores unisexuales pequeñas. Los frutos son aquenios negros, esféricos de 1.8 a 2.3 mm de diámetro, glabros, con una semilla por fruto. La germinación es de tipo epígeo. La floración y fructificación se producen a lo largo de todo el año, aún cuando para la zona de estudio durante la época de lluvias se presenta un máximo para ambas actividades (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). La maduración de los frutos es muy rápida por lo que es posible encontrar plantas con flores y frutos maduros sincrónicamente. La polinización es probablemente efectuada por viento (Croat, 1978). La dispersión es posiblemente ornitócora, y de manera secundaria por hormigas (Castillo-Flores, 1995). Tal vez el paso por el tracto digestivo de aves, promueva la germinación ya que la testa es dura (Castillo-Flores, 1995). Existe un alto porcentaje de frutos huecos (28.43%), producto posiblemente de abortos (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). El peso de las semillas es de entre 3 y 8 mg (L. M. Calvo-Irabién datos no publ.). Se encuentra principalmente en las orillas de caminos, en campos de cultivo o pastizales inducidos. Se presenta con una frecuencia de 14.7% en potreros aledaños a la EBTLT (Guevara *et al.*, 1994). Planta malezoide con una amplia área de distribución, la cual incluye desde México (Veracruz y Oaxaca), hasta Venezuela y Perú. La especie se encuentra desde el nivel del mar hasta los 1,000 metros de altura.

## **Title**

Spatial and temporal variation of light in the understory of a tropical rain forest in Veracruz, México.

## **Author**

L. M. Calvo-Irabien

Centro de Ecología, UNAM. México

Apartado Postal 70-275, Ciudad Universitaria, UNAM. 04510

México, D.F.

Fax: (525) 548 5259, 622 8995 and 616 1976

Phone no.: (525) 622 9010

E-mail address: [lmcalvo@miranda.ecologia.unam.mx](mailto:lmcalvo@miranda.ecologia.unam.mx)

## **Abstract**

Spatial and temporal variation of solar radiation ("light") in the understory of the Los Tuxtlas rainforest was described. Variation at a landscape level was analyzed by comparing human cleared sites, young gaps (1-2 years old), sites of mature forest under deciduous canopy tree(s), and sites under evergreen trees. On a finer scale, variation within sites was described. Two sets of hemispherical canopy photographs, one for the dry and one for the wet season, were used to characterize understory light. Temporal variation was analyzed by comparing estimated percentages of diffuse (ISF) and direct (DSF) light, for both seasons. Spatial autocorrelation of understory light was analyzed using Moran's index. On an annual basis, delimitation of light environments depends upon light type. For direct light, three groups were distinguished: clearings, gaps and mature forest. For diffuse light, patches inside the forest behaved as a continuum. Clearings received six to seven times more direct and diffuse light than sites inside the forest under closed canopy. Light levels in gaps were two or three times greater than in mature forest. Contrary to what was expected according to leaf phenology, sites under deciduous trees did not show higher light levels than those under evergreen trees. In gaps temporal differences in light levels were caused mainly by gap closure. There was a reduced frequency of points with high DSF or ISF values and an increase in the number of points without direct light, due to gap filling processes. For sites under deciduous trees, the consequences of leaf-fall in understory light were more evident for direct than for diffuse light. Evergreen sites also showed seasonal changes. This canopy condition showed higher variation within and between sites. Factors such as leaf-fall and other canopy openings different from tree-fall gaps affect temporal and spatial variation of light levels in the forest understory. In gaps, points less than 5 m apart showed a significant positive autocorrelation for direct light, while those separated by more than 10 m were negatively autocorrelated. Spatial autocorrelation was not significant in sites under deciduous or perennial trees. There was no clear pattern of spatial autocorrelation for diffuse light.

## Resumen

Se describe la variación espacial y temporal en los niveles de radiación solar (“luz”) en el sotobosque de la selva húmeda de Los Tuxtlas en Veracruz. La variación a nivel de paisaje se analiza comparando sitios talados, claros jóvenes, sitios de bosque maduro debajo de árboles caducifolios en el dosel y sitios de bosque maduro debajo de árboles perennifolios en el dosel. En una escala espacial más fina, se describe la variación dentro de estos cuatro ambientes lumínicos. La caracterización de los niveles de luz se hizo utilizando fotografías hemisféricas del dosel, tomando un conjunto de fotografías en la época de sequía y otro en la época de lluvias. La variación temporal se analizó comparando los porcentajes estimados de luz difusa (ISF) y directa (DSF) para ambas estaciones. El arreglo espacial de los niveles de luz fue analizado por medio del índice de autocorrelación de Moran. En una escala anual, la clasificación del ambiente lumínico depende del tipo de luz. Para DSF se distinguen tres grupos: sitios abiertos, claros y bosque maduro. En el caso de la luz difusa, los parches estudiados dentro del bosque forman un continuo. Los sitios abiertos recibieron entre seis y siete veces más DSF e ISF que los sitios dentro del bosque. Los niveles de luz en los claros fueron de dos a tres veces mayores que los encontrados en el bosque maduro. Contrario a lo esperado de acuerdo a la fenología foliar, los sitios bajo árboles deciduos no mostraron niveles de luz mayores a aquellos debajo de árboles perennifolios. En el caso de los claros, las diferencias temporales fueron causadas principalmente por el cierre del claro. Se observó una reducción en el número de puntos con valores altos de ISF o DSF y un incremento en la frecuencia de puntos sin luz directa. En los sitios de bosque maduro debajo de árboles deciduos los cambios temporales fueron más evidentes para la luz directa. Los sitios bajo árboles perennifolios también mostraron cambios estacionales en los porcentajes de ISF y DSF. El bosque maduro fue el ambiente con una mayor variación tanto entre como dentro de los sitios. La estructura espacial de la luz directa en los claros mostró que aquellos puntos separados por menos de 5 m presentaron un valor de autocorrelación significativo y positivo. Los puntos apartados por más de 10 metros presentaron una autocorrelación negativa. Los parches de bosque maduro tanto deciduo como perenne no mostraron valores significativos de autocorrelación espacial. Factores tales como la caída de hojas y otro tipo de aperturas en el dosel, distintas a los claros provocados por la caída de árboles o ramas, afectan la variación espacial y temporal de los niveles de luz en el sotobosque de esta selva.

Keywords: diffuse light; direct light; hemispherical photographs; Los Tuxtlas; rainforest herbs, spatial autocorrelation.

## Introduction

Solar radiation (“light”) is a limited and intrinsically variable resource in the understory of tropical rain forests. Nevertheless, little attention has been paid to the study of spatial and temporal variation of understory light levels (Smith *et al.* 1992; Bellingham *et al.* 1996; Clark *et al.* 1996) and most research has focused on average differences between gaps and mature forest (Chazdon & Fetcher 1984; Dirzo *et al.* 1992; Rich *et al.* 1992; Smith *et al.* 1992, Whitmore *et al.* 1993), but variation within each of such patches is not well studied. Radiation that reaches the forest understory is mainly composed of direct and diffuse light that penetrates through openings of various sizes in the canopy. It comes also from transmission and reflection by leaves, branches, stems and the soil (Lee 1987; Endler 1993; Baldocchi & Collineau 1994). Tropical rain forest understories in the Amazon Basin, Malaysia, Indonesia, Panama and Costa Rica, receive between 1 and 2% of above canopy light (Yoda 1974; Chazdon & Fetcher 1984; Shuttleworth 1984; Torquebiau 1988; Moad 1992; Smith *et al.* 1992; Whitmore *et al.* 1993; Clark *et al.* 1996). The light environment in the understory consists of a relatively homogeneous low intensity background, interrupted by beams of direct light. These sunflecks are of variable sizes, intensities and duration depending on position, number and orientation of leaves and canopy gaps (Chazdon 1988). More than half of the total daily photon flux is due to sunflecks, however, over 75% of the daylight time forest understory receives only diffuse light (Chazdon 1988). The ability of plants to use these light pulses is important for long term carbon gain, equally important is the plants’ ability to maintain a positive carbon balance during long periods of low diffuse light levels (Pearcy 1983; Chazdon 1988).

Quantification and description of light flux in the understory is difficult because of the great spatial and temporal variation. Such variability is caused by canopy characteristics, leaf movements, occurrence of gaps and leaf phenology. Other factors such as cloudiness, aspect, slope, and sun movements also modify the amount of light reaching the forest floor. Vertical, horizontal and angular distribution of leaves, as well as horizontal distribution and heights of individual canopy trees affect the spatial structure of light levels in the understory (Lowman 1986; Lee 1987; Barradas 1990; Canham *et al.* 1990; 1994; Dirzo, 1992; Rich *et al.* 1992; Smith *et al.* 1992; Whitmore *et al.* 1993; Baldocchi & Collineau 1994; Bazzaz & Wayne, 1994; Clark *et al.* 1996).

Temporal variation in the understory light occurs at different scales depending upon the underlying processes. In the case of deciduous temperate (Hutchinson & Matt 1977; Ross *et al.* 1986; Baldocchi & Collineau 1994) and tropical dry forests (Lee 1989; Barradas 1991), an increase

in understory light levels is evident during the leafless period of the year. In most tropical rain forests there are a number of deciduous canopy trees (Gentry 1990), however, the impact of canopy leaf phenology in understory light levels has not been well studied (Lowman 1986; Smith *et al.* 1992).

Spatial and temporal variations of light levels affect herb community structure and population dynamics (Calvo 1989; Dirzo *et al.* 1992; Horvitz & Schemske 1986, 1995). Motivated by an interest in understanding the processes structuring understory herbaceous communities, the purpose of this study was to describe spatial and temporal variation of light levels in the understory of a tropical rain forest. Different forest sites overtopped by canopies with contrasting characteristics were analyzed in the understory of the Los Tuxtlas tropical rain forest, in Veracruz, México. At a landscape level spatial and temporal variation were analyzed by comparing clearings, tree-fall gaps and sites of mature forest under deciduous or evergreen canopy trees. On a finer scale, spatial and temporal variation were also described within these patches. Temporal changes in canopy structure were assessed during gap closure and across seasons in the mature forest.

### Study site

The Los Tuxtlas Biological Research Station is located in the SE of Veracruz state, in Mexico (95°04' - 95°09'W; 18°34' - 18°36'N). It is part of the Sierra the Los Tuxtlas, a complex series of uplifts running in a NW-SE direction. Mountains in this range are of volcanic origin, and date from the Tertiary up to the Plio-Pleistocene (Ríos-Macbeth 1952). Elevation in the Research Station varies between 150 and 650 m (Dirzo *et al.* 1997). Mean annual temperature is 24.6°C, the hottest month being May and the coldest being January (Soto & Gama 1997). The mean annual precipitation is 4,639 mm, but rainfall distribution is unequal throughout the year. A relatively dry season occurs from March to May, while the wet season occurs from June to October. During November through February the area is affected by strong and relatively cool winds from the North that usually bring about heavy rains (up to 30% of annual precipitation; Soto & Gama 1997). The substrate consists mainly of basalt and andesites mixed with volcanic ash (Martin-Del Pozzo 1997). The young and poorly developed soils contain high amounts of organic material (Chizón 1984), and are classified as vitric andosols (FAO/UNESCO 1975). This tropical rain forest includes a mixture of temperate and tropical plant species as well as some endemic species (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). Vertical structure has no defined strata except for an understory below 7.5 meters dominated by palms (Popma *et al.* 1988). In a one hectare plot, Bongers *et al.* (1988) found 121 tree species ( $\geq$

0.5 m) among which deciduous trees comprise 10.6% of species ( $\geq 1$  cm dbh), a similar percentage of canopy cover (10.3%), but only 5.5% of total individuals. Percentage of deciduousness increases with height, between 32 to 40 meters approximately 30% of species are deciduous (Popma *et al.* 1988; Bongers *et al.* 1988). Leaf-fall is maximum during the dry season, accounting for over 50% of total annual leaf-fall biomass. April shows the highest value (31.2%), whereas the contribution of March and May is smaller (7.1 and 15.2% respectively; Álvarez & Guevara 1985). Calvo *et al.* (unpubl.) found 201 vascular plant species for the understory ( $\leq 1.5$  m). These included: 5 shrub, 21 terrestrial herb, 10 palm, 25 vine and 45 liana species, as well as seedlings of 95 tree species. For detailed descriptions of the study site see González-Soriano *et al.* (1997).

## Methods

As part of a larger study on the effects of understory light on terrestrial herbs, twelve permanent sites were selected. These sites represented three replicates each of four contrasting canopy conditions. The canopy types were: human cleared sites surrounding the field station buildings; young (1-2 years) tree-fall gaps; patches of mature forest under deciduous canopy tree(s) and patches under evergreen trees. In all cases the total surface area of the plots was between 200 and 400 m<sup>2</sup>. For gaps, the size, shape and aspect were determined by gap characteristics. For patches of deciduous mature forest, one or two deciduous canopy trees were selected for each site and a permanent plot was established under their crown. In the case of evergreen sites, an area of mature forest with evergreen canopy trees was chosen nearby (ca. 100 m) selected deciduous sites.

Hemispherical canopy photographs were used to characterize the understory light environment. This technique enables the description of spatial and temporal variation in light levels, at scales in which the use of sensors is logistically or economically impractical (Becker & Smith 1990; Rich *et al.* 1992). Detailed descriptions of the equipment, techniques and computer analysis methods have been compiled by Chazdon & Field (1987), Rich (1989), Rich *et al.* (1992) and Whitmore *et al.* (1993).

Within each site hemispherical photographs were taken at 33 randomly located points (in the case of clearings the number was 10 points per site). The minimum and maximum distance between pairs of points were 0.3 and 1.5 m. The photographs were taken with a SIGMA fisheye lens (1:4, F = 8 mm), with very low lens distortion, using black and white film (Kodak Tri-X-Pan, 400 ASA). The camera was mounted on a tripod at 70 cm above ground level, aligned with a compass so that the

top of the image pointed towards the geographic north. A bubble level inside the compass was used to level the camera and assure verticality of the lens. Photos were taken at  $f = 5.6$  and two stops faster than indicated by the camera light meter. To reduce interference from solar glare, the photographs were taken early in the morning and late in the evening. Each point was sampled two times during the year; the first photograph was taken in May 1992 at the end of the dry season. Thus, representing the period with fewer or no leaves in the canopy (Álvarez & Guevara 1985; Carabias-Lillo & Guevara 1985). The second one was taken in December of the same year. This was the month with the minimum litter-fall (Álvarez & Guevara 1985) and is representative of the middle of the wet season.

To estimate the proportion of direct and diffuse solar radiation (DSF and ISF, respectively) received at each point, relative to a point in the open, the video image analysis program CANOPY was used (Rich 1989). Digitalization of the negatives was done following the procedure described in Rich (1989). All negatives were analyzed by the same person and consistent protocol was developed to ensure that the estimates made from the same photograph differed by no more than 5%. For each photograph, the program calculates a yearly and monthly DSF and a yearly ISF factor. A cosine correction was made for all estimates. Because the estimates of diffuse and direct light from hemispherical canopy photographs do not take into account the presence of clouds, penumbra effects and other kinds of radiation (*e.g.* scattered light) they represent an estimate of the potential radiation reaching the ground (Rich 1989). Nevertheless, a good correlation between these estimates and light measured with quantum sensors has been found (Chazdon & Field 1987; Rich *et al.* 1992; Whitmore *et al.* 1993).

Different processes affect temporal variation in contrasting canopy types; in gaps, vertical and lateral growth of established plants is the main driving force, while in mature forest it is the leaf phenology what changes the canopy characteristics. Therefore, data analyses were done separately for gaps and mature forest. For both the DSF and ISF, radiation values estimated from the May and December photograph were compared using ANOVAs for repeated measures. In the case of gaps, individual photographs were taken as subjects and site as the grouping factor. For mature forest, individual photographs were also taken as subjects; whereas canopy type (deciduous or evergreen) and site nested within canopy type, were considered the grouping factors. In both analyses, season was the repeated measure or trial (Winer *et al.* 1991). Paired *t* tests were used to compare seasonal changes for each site. An estimate of the annual ISF and DSF value was computed for each sampling point. Yearly ISF was estimated as a weighted average as follows: Annual ISF = [(3/12)\*

dry season ISF + (9/12)\* wet season ISF ]. This procedure assumes that the canopy structure during March, April and May remained as it was when the May photograph was taken, and for the rest of the year it remained as it was in the moment corresponding to the December photograph. Dry season DSF was calculated as the average of monthly values for March, April and May, using the DSF estimates from the May photograph. As mentioned before, two different processes are involved in canopy changes (plant growth and leaf phenology), therefore, different computations were made for DSF in the remaining months (“wet season”). In the case of mature forest, monthly DSF values for June through February were averaged, using the DSF values obtained from the December photograph. For clearings and gaps, a linearly weighted average of monthly DSF was used to compute values for June through December. These calculations were done using estimates from May and December photographs. For example, August DSF value = (DSF in August from first photograph \* 4/7) + (DSF in August from second photograph \* 3/7). This procedure assumes a linear closure of the canopy (Rich *et al.* 1992). In the case of January and February monthly values from the second photograph were used. Annual DSF for each point was computed as an average of DSF monthly values estimated as described above. One-way ANOVAs were used to estimate the effect of different canopy structures (clearing, gap, deciduous and evergreen), on the annual percentage of ISF and DSF. Site was nested within each canopy type. In all cases, DSF and ISF values were square root transformed to fit a normal distribution and correct for heterogeneity of variances. Post-hoc multiple comparisons were done using Tukey tests. For ease of interpretation, data in figures and tables are shown in the original scale.

Spatial arrange of ISF and DSF percentages in the understory sites was analyzed using correlograms (Legendre & Fortin 1989). A euclidean distance matrix was calculated for the 33 points in each site. Using the Moran (I) autocorrelation index, correlograms between distance and both dry and wet ISF and DSF were constructed (Sokal & Oden 1979). In order to obtain the most uniform distribution of points for distance classes, 2.5 m intervals were chosen. Distance frequency distribution for each site was obtained and the average autocorrelation value was calculated for each distance class (Sokal & Oden 1979). When at least one distance class showed a significant t value at a Bonferroni corrected  $\alpha$  level (0.05 / 9 distance classes), the correlogram was considered significant (Legendre & Fortin 1989). Afterwards, each distance class was tested for significance using t tests (Sokal & Oden 1979; Legendre & Fortin 1989). Clearing sites were excluded from this analysis because the number of photographs (n = 10), and hence number of points per distance class, were not enough to evaluate Moran's I significance.

## Results

### *Annual Radiation in the Understory*

Direct light levels (DSF) in the understory of the four canopy types were significantly different ( $F_{(3,8)} = 207.4$ ,  $p \leq 0.001$ ; Fig. 1a). On an annual basis, the percentage of direct light reaching the understory in clearings was considerably higher than at any forest site. The percentage of direct light received in gaps was approximately three times more ( $7.63 \pm 0.37$  %; mean  $\pm$  standard error) than deciduous or evergreen mature forest patches ( $2.63\% \pm 0.41$  and  $3.07\% \pm 0.50$ , respectively). Annual average DSF in the mature forest showed no statistical differences between deciduous and evergreen sites. Although there was considerable variation among sites within each canopy type, specially for mature forest, differences among sites were statistically non-significant ( $F_{(8,305)} = 0.860$ ,  $p = 0.091$ ; Fig. 1a).

Average ISF showed clear differences between the clearing and the forest sites, however, differences among gaps, deciduous and evergreen canopy types, were less important (Fig. 1b). Nested one-way ANOVA showed that both the effects of Canopy Type (CT), and Site within CT were significant ( $F_{(3,8)} = 181.18$ , and  $F_{(8,311)} = 3.23$ ,  $p \leq 0.05$ , respectively; Fig. 1b). Canopy Type explained most of the variation (83.9%), while variation among sites was less important (1.24%). The percentage of diffuse light that reached the understory in clearings was higher than in the forest, with an annual mean ( $\pm$  S. E.) of  $42.1\% \pm 1.2$ . Inside the forest, gaps showed ISF values twice as large ( $5.9\% \pm 0.6$ ) as those obtained for mature patches (Fig. 1b). The annual percentage of diffuse light received in deciduous and evergreen canopy did not differ ( $2.4\% \pm 0.14$  and  $2.3\% \pm 0.38$ , respectively).

### *Temporal Variation*

Frequency distributions of diffuse (ISF) and direct (DSF) radiation under the four canopy conditions showed different shapes. Clearings showed higher values of DSF and ISF compared with sites inside the forest (gaps and mature), the histogram showed that most points received more than 30% radiation, but there were some points with light levels similar to those found in gaps (Fig. 2). Mature forest, both deciduous and evergreen, exhibited high frequencies of points receiving a small percentage ( $\geq 2\%$ ) of both direct and diffuse light and a long tail of points where light levels were higher (right-skewed distribution). In gaps, curves were not as strongly right-skewed with points more evenly distributed among DSF and ISF classes (Fig. 2). The four canopy conditions showed

significant differences between dry and wet DSF distributions (Kolmogorov-Smirnov tests). The same pattern was observed for ISF except under deciduous canopy, where frequency distributions did not differ between seasons (Fig 2). During the dry season the four conditions showed more points with higher light levels as well as a higher range, variability and maximum values of DSF and ISF. Seasonal differences were more important for DSF than ISF. Half of the photographs taken in mature forest, both deciduous and evergreen, received no direct light during the wet season; this value was reduced to ca. 5% in the dry season when most points received between 1 and 3% of direct light. In gaps, points with 0% DSF had a frequency of 20% for the wet season, but all points showed at least 1% DSF for the dry period (Fig. 2). Clearings showed a -37.8% displacement of the DSF mean from dry to wet season. The greater difference between DSF means was found in evergreen mature forest with a value of -78%. Relative variation in understory light within canopy types, as shown by coefficient of variation, was twice or three times greater for DSF than for ISF.

In gaps, the ANOVA for repeated measures applied to DSF data showed a significant effect of Season ( $F_{(1,2)} = 42.74$ ,  $p \leq 0.0001$ ), while Site and the Season\*Site interaction were non-significant ( $F_{(2,95)} = 0.77$  and  $F_{(2,95)} = 0.61$ ;  $p > 0.05$ , respectively)(Fig. 3a). In the three gaps, on average, there was between 2.2 and 3.5% more direct light in the dry season than in the wet season. In the case of ISF seasonal variation was different depending on the gap since the Season\*Site interaction was highly significant ( $F_{(2,95)} = 17.82$ ,  $p \leq 0.001$ ). Paired t tests for each gap showed that seasonal differences were non-significant for gap 1 and gap 2; in contrast, gap 3 showed a significant seasonal difference (Fig. 3c).

In the case of mature forests, repeated measures ANOVA for DSF showed that seasonal changes followed the same trend for the two canopy types (deciduous and evergreen), since none of the Season\*Canopy Type and Season\*Site{CS} interactions were significant ( $F_{(1,4)} = 4.38$ ,  $p = 0.11$  and  $F_{(4,190)} = 1.66$ ,  $p = 0.16$ , respectively). In the six mature forest sites, on average, differences between the dry and wet DSF values were among 0.9 and 4.2% (Fig. 3b). For the two seasons, relative variation in understory light within sites of mature forest was high, values of the coefficient of variation for the six sites were among 134 and 222%. In the case of ISF there was a significant effect of season on understory diffuse light ( $F_{(1,4)} = 24.33$ ,  $p < 0.001$ ), but the effect differed depending on the Canopy Type, since the Season\*Canopy Type interaction was significant ( $F_{(1,4)} = 8.66$ ,  $p < 0.01$ ; Fig. 3d). Paired t tests showed that diffuse light percentages were significantly higher during the dry season for all evergreen sites, but there were no seasonal differences for deciduous sites (Fig. 3d).

### *Spatial variation within canopy types*

Gaps and mature forest showed a different spatial distribution of understory light. In the case of DSF, light levels in the understory were spatially structured at several distance classes. In gaps, points less than 5 m apart showed a significant positive autocorrelation, while those points separated by more than 10 m tended to be negatively autocorrelated (Fig 4A). The DSF values obtained from the second photograph showed that after a period of six months (May-December), spatial autocorrelation becomes less important in gaps. On the other hand, mature forest, except evergreen 2, did not show a significant spatial correlation at any distance class. Intercept with the X axis gives an idea of the size of spatial patches (Sokal 1979). In the case of gaps, the value where the correlogram first intercepts the X axis is around 7 m (Fig. 4A), a distance similar to the average radius of the studied gaps.

There was no clear pattern of spatial autocorrelation for diffuse light in the sites studied. Only one site within each canopy type showed a significant correlogram (gap 1, deciduous 2 and evergreen 2). In the gap condition there was a significant spatial autocorrelation for both seasons, while for mature forest, both the deciduous and the evergreen sites, showed significant autocorrelation values only in the wet period. The intercept for the gap data was similar to the one obtained for direct light, *i.e.* around 7 m. For the deciduous site the value was 10 m and the evergreen site showed a patch size around 4 m (Fig. 4B).

## **Discussion**

### *Annual Radiation in the Understory*

Delimitation of understory light environment for direct light (DSF) was mainly influenced by canopy type, three groups were easily distinguished: clearings, gaps and mature forest. For diffuse light, however, the patches inside the forest were more similar to a continuum than to discrete light environments, this could be ascribed to a high variation among sites within canopy type. There has been much emphasis on the high spatial and temporal variability of direct light in rain forest understory (see Chazdon, 1988 for a review). The study presented here shows that there is also considerable spatial and temporal variation in diffuse light as well. This is especially important since some points of the understory may never receive any direct light, and diffuse light has been shown to be important in seedling crown orientation (Ackerly & Bazzaz, 1995).

Variation within sites can be explained by different factors. For gaps, orientation (Torquebiau 1988; Poulson & Platt 1989; Canham *et al.* 1990), geometry (Popma *et al.*, 1988), size (Chazdon & Fetcher 1984; Barton *et al.* 1989; Dirzo *et al.* 1992; Whitmore *et al.* 1993), age (Brokaw, 1985; Dirzo *et al.* 1992), near ground vegetation (Howe 1990) and amount and size of dead material (stem, branches, leaves) contribute to within gap variation. In contrast with the emphasis on gap heterogeneity, few studies have described light variability in the understory of mature forest and most of them are concerned with heterogeneity due to sunflecks (Percy 1983; Peñalosa 1983; Torquebiau 1988; MacDougall & Kellman 1992; Moad 1992; Rich *et al.* 1992; Smith *et al.* 1992; Clark & Clark 1993). Studies at a bigger spatial scale are very few (Smith *et al.* 1992; Clark *et al.* 1996). Besides, most of these studies use a few measurements from the understory as a control to compare with gap conditions, but mature forest is rarely considered as a heterogeneous environment. Results of this study showed that understory light levels under two different canopy types in mature forest is highly variable in time and space. Factors such as leaf fall, small openings and other canopy openings different from tree-fall gaps (e.g., creeks) affect temporal and spatial variation of light levels in the mature forest understory. Considering the low light levels under mature forest patches, small increases in light intensity may be substantially important for plant germination, survival and growth (Chazdon *et al.* 1996), specially for ground herbs which complete their life cycle in the understory.

Although deciduous sites showed significant differences in light levels between the dry and wet seasons, for one year period these differences were not big enough to separate mature forest patches under deciduous canopy trees from mature patches under evergreen canopy trees. It seems that not only tree type in the canopy determines light levels, but different strata under the canopy are equally important (Lowman 1986; Kabakoff & Chazdon 1996). Because of periodical opening of the canopy, vertical structure might be more complex in deciduous patches. As a consequence, these sites could have higher plant densities and cover compared to evergreen sites, therefore the percentage of light reaching the understory is smaller.

The results obtained in this study are similar to those found in other tropical rain forests (Chazdon & Fetcher 1984; Chazdon *et al.* 1988; Dirzo, *et al.* 1992, Rich *et al.* 1992, Smith *et al.* 1992; Clark & Clark 1993; Whitmore *et al.* 1993). Approximately between 1 and 2% of above canopy light reached the understory in mature forest. In gaps that percentage was higher although the exact amount depends on gap characteristics such as size, age, shape and aspect. The DSF and ISF values reported here are intermediate between those found by Dirzo *et al.* (1992) at Los Tuxtlas

rain forests, for young (1-2 years) and intermediate (3-5 years) gaps of the same size (ca. 150-400 m<sup>2</sup>). Although the three gaps chosen for this study were no older than 2 years (S. Sinaca pers. comm.), this result may be due to the fact that annual values reported here include canopy changes after a year, period in which some gap closure occurred. Values for mature forest are smaller than those reported by Dirzo *et al.* (1992), this result reflects the high variability found in mature forests.

### *Temporal Variation*

Seasonal variation under the studied canopy types may be ascribed to different processes. In the case of gaps, temporal differences in light levels are caused mainly by gap closure. With gap filling processes the maximum values and the frequency of points with high DSF or ISF become reduced, while the number of points without direct light increases. For deciduous patches, the consequences of leaf-fall were more evident in direct than diffuse light. DSF and ISF values also showed seasonal changes in the understory of evergreen patches, showing high variation within and between sites. Álvarez & Guevara (1985) found that leaf turnover was more intense during the dry season, even for evergreen species. Therefore, it is possible that the canopy is more open during this time of the year than in the wet season. Seasonal changes in understory light levels are also affected by sun position in the sky. During March, April and May sun elevation angle is higher and openings near the zenith (highest point in the sky) are more important, both in terms of intensity and duration (Lee, 1978; Moad, 1992). Some of these openings may disappear six months later because of gap closure and leaf production, explaining the decrease in high DSF and ISF values for the wet season.

Seasonal changes in understory light levels were important in both mature forest and gaps. For deciduous and evergreen patches even short term increase in light during the dry season could provide a favorable period for germination, growth or reproduction of different understory plant species, specially since this increase occurs every year. In the case of gaps, although light levels were higher than those found in the mature forest, this increase represents a short-term phenomenon lasting from a couple of months up to two or three years depending on the gap size (Smith 1987; Howe 1990; Turton 1992; Bellingham *et al.* 1996). Once the gap is closed, established plants have to acclimate to shaded conditions until the opening of a new gap.

In studies that have addressed light levels in tropical rain forest understories, seasonal variation has received little attention and published results are contradictory. Lowman (1986) found no seasonal differences for four Australian forests with contrasting degree of deciduousness, arguing that the complex vertical structure of these forests was the explanation. Chazdon & Fetcher (1984)

in Costa Rica found seasonal differences only for a clearing, but not for two gaps of different size nor for mature forest. In contrast, Raich (1989) found seasonal differences in gaps and mature forest in a Malaysian forest and Smith *et al.* (1992) found the same result in both diffuse and direct light in a Panamanian forest. The seasonal difference in total light was between 31.14 and 84.7% for two different years. These values are higher than any site in this study, however, the dry period in the study site of Smith *et al.* (1992) is longer and the proportion of deciduous canopy trees is higher.

### *Spatial Autocorrelation*

Spatial structure of light levels in the understory of tropical rain forests has been poorly studied (Chazdon *et al.* 1988; Becker & Smith 1990; Clark *et al.* 1996). Spatial autocorrelation at points less than 5 m apart has been reported for other rain forests (Chazdon *et al.* 1988; Becker & Smith 1990; Clark *et al.* 1996) and for a montane forest (Fernández & Fetcher 1991). Sunfleck size (Chazdon *et al.* 1988), frequency and duration (Moad 1992) have been suggested to cause this pattern.

Statistical comparison of correlograms is not possible because of data dependency (Legendre & Fortin 1989), so the comparison is qualitatively based on their shape. Sokal (1979) and Legendre & Fortin (1989) suggest that negative and positive alternation of autocorrelation values reflects a patchy structure. A correlogram with positive autocorrelation at small distances and negative at greater distances indicates a gradient. This result agrees with a decrease in light levels from gap center to gap borders found in some forests (Torquebiau 1988; Ashton 1992; Moad 1992; but see Rich *et al.* 1992). Apparently, the occurrence of a negative spatial autocorrelation for points separated by 10 m or more had only been previously reported for a montane forest in Puerto Rico (Fernández & Fetcher 1991) but not for rain forests. This result may be explained by different light levels in points located in the center versus the border of the gap. Moad (1992) suggests that differences between the center and the border of gaps are caused by different sunfleck duration. In the northern hemisphere, gaps with a north-south orientation receive less light during the morning or evening in the west side, while at noon, most sunflecks occur in the northern section of the gap (Poulson & Platt 1989; Bazzaz & Wayne 1994). Northern borders of east-west oriented gaps receive more light than other locations (Poulson & Platt 1989; Canham *et al.* 1990; Ashton 1992; Bazzaz & Wayne 1994).

For two of the gaps studied here (gap 1 and 3), spatial autocorrelation became insignificant after 6 months. This may be the result of canopy closure and or of a reduction in sunfleck size below

the 2.5 m distance. An opposite result was found for gap 2, this may have been caused by a more round shape of this gap. Differences between border and gap center may be more important in elliptical than circular gaps due to a smaller surface/perimeter ratio of the latter. At the scale measured here (between 2 and 25 m), points under mature forest canopy, either deciduous or evergreen, showed a spatial random array for DSF (except for site evergreen2). Nevertheless, it is important to consider that average sunfleck size is around 0.2 m and occasionally 1.5 m in diameter (Chazdon *et al.* 1988), and therefore a spatial autocorrelation may be found at points within these distances. The presence of a small creek, as the one in site evergreen 2, or other openings different from gaps, may also have an impact in understory light levels. In contrast to results for DSF, diffuse light did not show a clear trend in spatial autocorrelation according to canopy type. Subtle changes in canopy structure may be the reason for this finding.

There are few studies describing spatial structure in understory light levels, and since different distance classes have been used in them, comparisons between studies are difficult. However, some common findings are: i) there is a significant spatial autocorrelation in gaps for points no more than 5 m apart (Becker & Smith 1990; Fernández & Fetcher 1991), and ii) there is non spatial autocorrelation in mature forest or, if present, only at distances less than 2 m (Chazdon *et al.* 1988). Spatial autocorrelation analyses have been used to describe the spatial array of light levels in the understory of tropical rain forests (Chazdon *et al.* 1988; Becker & Smith 1990; Fernández & Fetcher 1991), but little is known about the causes of these patterns.

### Acknowledgments

Sincere thanks to Carla D'Antonio, Wayne P. Sousa, Miguel Martínez Ramos, David Ackerly, John Battles, Mary Poteet, and Charles Herman Jaeger III for their help in reviewing an earlier version of the manuscript. I would also like to thank Aída Castillo, Silvia Philippe and Angeles Islas for their help during field work, as well as Paul Rich and Carol Horvitz for their help with the analysis of hemispherical photographs. Ana Mendoza and César Domínguez kindly provided the camera and equipment for video analysis of hemispherical photographs. This manuscript was written during an academical stay at University of California Berkeley, with financial support from Dirección General de Intercambio Académico UNAM.

### Literature Cited

- Ackerly, D. D. & F. A. Bazzaz. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse light in tropical forest gaps. *Ecology* 76: 1134-1146.
- Álvarez, J. & S. Guevara Sada. 1985. Caída de hojarasca en la selva. In A. Gómez-Pompa & S. del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol II*, pp. 171-189. Alhambra, México, D. F.
- Anderson, M. C. 1964a. Studies of the woodland light climate I. The photographic computation of light conditions. *Journal of Ecology* 52: 27-41.
- \_\_\_\_\_. 1964b. Studies of the woodland light climate II. Seasonal variation in the light climate. *Journal of Ecology* 52: 643-663.
- Ashton, P. M. 1992. Some measurements of the microclimate within a Sri Lankan tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology* 59: 217-235.
- Baldocchi, D. & S. Collineau. 1994. The physical nature of solar light in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. In M. N. Caldwell & R.W. Pearcy (Eds.). *Exploitation of Environmental Heterogeneity in Plants. Ecophysiological Processes above and belowground*, pp. 21-71. Academic Press, San Diego.
- Barradas, V. L. 1991. Light regime in a tropical dry deciduous forest in Western Mexico. *Theoretical and Applied Climatology* 44: 57-64.
- Barton, A. M., N. Fetcher & S. Redhead. 1989. The relation between gap size and light flux in a neotropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 5: 437-439.
- Bazzaz, F. A. & P. M. Wayne. 1994. Coping with environmental heterogeneity: the physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory continuum. In M. N. Caldwell & R.W. Pearcy (Eds.). *Exploitation of Environmental Heterogeneity in Plants. Ecophysiological Processes above and belowground*, pp. 349-390. Academic Press, San Diego.
- Becker, P. & A. P. Smith. 1990. Spatial autocorrelation of solar light in a tropical moist forest understory. *Agricultural and Forest Meteorology* 52: 373-379.
- Bellingham, P. J., E. V. J. Tanner, P. M. Rich & T. C. R. Goodland. 1996. Changes in light below the canopy of a Jamaican montane rainforest after a hurricane. *Journal of Tropical Ecology* 12:699-722.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo & J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74: 55-80.

- Brokaw, 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. In: Pickett, S. T. A. & P. S., White, (Eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. pp 53-69 Academic Press, New York.
- Calvo, L. M. 1989. *Demografía y dinámica poblacional de Aphelandra aurantiaca en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver.* Bsc. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F.
- \_\_\_\_\_ 1997. *Heterogeneidad del ambiente lumínico en el sotobosque y su efecto sobre la comunidad de hierbas en una selva tropical húmeda del sur de México.* Ph. D. dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F.
- Canham, C. D., J. Denslow, W. J. Platt, J. R. Runkle, & P. S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 620-631.
- Carabias-Lillo J. & S. Guevara. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. . In A. Gómez-Pompa & S. del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol II*, pp. 27-66. Alhambra, México, D.F.
- Chazdon, R. L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63.
- \_\_\_\_\_ & N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland and tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- \_\_\_\_\_ & C. Field. 1987. Photographic estimation of photosynthetically active light: evaluation of a computerized technique. *Oecologia* 73: 525-532.
- \_\_\_\_\_, K. Williams, & C. Field. 1988. Interactions between crown structure and light environment in five rain forest *Piper* species. *American Journal of Botany* 75: 1459-1471.
- \_\_\_\_\_, Percy, R. W., D. W. Lee & N. Fetcher. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.R., R. L. Chazdon & A. P. Smith (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. pp: 5-55. Chapman & Hall
- Chizón, S. E: 1984. *Relación suelo-vegetación en la estación de biología tropical LosTuxtlas, Ver. Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta..* BSc. thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.
- Clark, D.B. & D. A. Clark. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25: 397-407.
- \_\_\_\_\_, D. A. Clark, P. M. Rich, S. Weiss & S. F. Oberbauer. 1996. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rainforest. *Canadian Journal of Forest Research* 26:747-757.

- Dirzo, R. & A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247.
- Dirzo, R. & M.C. García. 1992.. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- \_\_\_\_\_, E. González-Soriano & R. Vogt. 1997. Introducción general. In: González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F., pp 3-6.
- \_\_\_\_\_, C. Horvitz, H. Quevedo, & M. A. López. 1992. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology* 80: 809-822.
- Endler, J. A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 63: 1-27.
- Fernández, D.S. & N. Fetcher. 1991. Changes in light availability following hurricane Hugo in a Subtropical Montane Forest in Puerto Rico. *Biotropica* 23: 393-399.
- Gentry, A. H. 1990. *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- Gómez-Pompa, A., & S. del Amo. 1985. *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol II*. Alhambra. México, D.F.
- \_\_\_\_\_, C. Vázquez-Yanes, & C. Butanda. 1976.. *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol I*. CECSA. México.
- González-Soriano, E., R. Dirzo & R. C. Vogt. 1997. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F.
- Horvitz, C. C., & D. W. Schemske, D. W. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. In A. Estrada and T. H. Fleming (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*, pp. 169-186. Dr. W Junk Publishers, Dordrecht.
- \_\_\_\_\_, & \_\_\_\_\_. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- Howe, H. F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6: 259-280.
- Hutchinson, B. A. & R. D. Matt. 1977. The distribution of solar light within a deciduous forest. *Ecological Monographs* 47: 185-207.

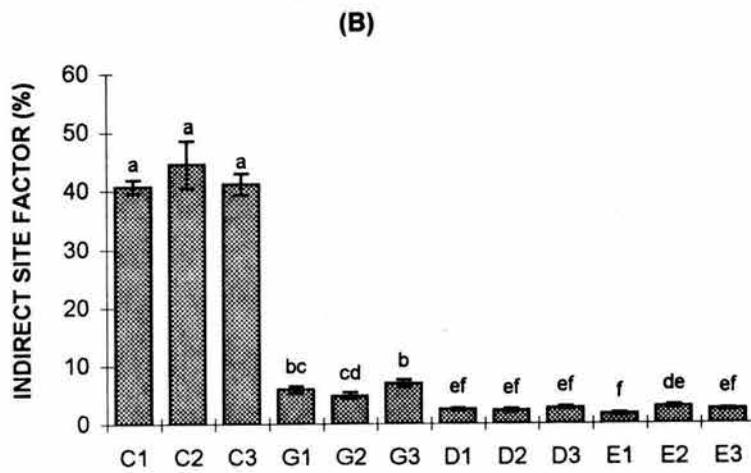
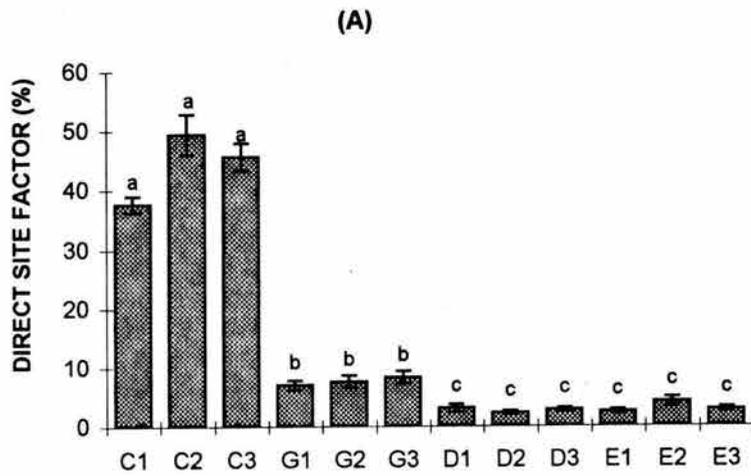
- Ibarra-Manríquez, G. 1985. *Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Bsc. thesis Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.
- Ibarra-Manríquez, G. & S. C. Sinaca-Colín. 1987. *Lista florística de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Listados Florísticos de México. VII*. Instituto de Biología, UNAM, México. México. D.F.
- \_\_\_\_\_, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo & J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. In: González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F., 61-85 pp.
- Kabakoff, R. P. & R. L. Chazdon. 1996. Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12:779-788.
- Lawton, R. O. 1990. Canopy gaps & light penetration into a wind-exposed tropical lower montane rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 659-667.
- Lee, D. W. 1987. The spectral distribution of light in two neotropical rainforests. *Biotropica* 19: 161-166.
- \_\_\_\_\_. 1989. Canopy dynamics & light climates in a tropical moist deciduous forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 5: 65-79.
- Lee, R. 1978. *Forest Microclimatology*. Columbia University Press, New York.
- Legendre, P. & M. J. Fortin. 1989. Spatial pattern & ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Lowman, M. D. 1986. Light interception & its relation to structural differences in three Australian rainforest canopies. *Australian Journal of Ecology* 11: 163-170.
- MacDougall, A. & M. Kellman. 1992. The understory light regime and patterns of tree seedlings in tropical riparian forest patches. *Journal of Biogeography* 19:667-675.
- Martin-Del Pozzo, L. 1997. Geología. In: González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F., 25-31 pp.
- Moad, A. S. 1992. *Dipterocarp sapling growth & understory light availability in tropical lowland forest, Malaysia*. Ph. D. dissertation. Harvard University, Boston.
- Pearcy, R. W. 1983. The light environment & growth of C<sub>3</sub> & C<sub>4</sub> species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58: 26-32.
- \_\_\_\_\_. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap & understory micro-environments. *Functional Ecology* 1:169-178.
- Peñalosa, J. 1983. Shoot dynamics and adaptive morphology of *Ipomoea phillomega* (Vell.) House (Convolvulaceae), a tropical rainforest liana. *Annals of Botany* 52:737-754.

- Popma, J., F. Bongers & J. Meave del Castillo. 1988. Patterns in vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 81-91.
- \_\_\_\_\_, F., Bongers, M. Martínez-Ramos & E. Veneklaas. 1988. Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest: a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology* 4:77-88.
- Poulson, Th. L. & W. J. Platt. 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology* 72: 553-555.
- Raich, J. W. 1989. Seasonal and spatial variation in the light environment in a tropical dipterocarp forest and gaps. *Biotropica* 21: 299-302.
- Rich, P. M. 1989. A manual for the analysis of hemispherical canopy photography. *Los Alamos National Laboratory Report LA-17733-M*. Los Alamos National Laboratory, Los Alamos N. M.
- \_\_\_\_\_, D. B. Clark, D. A. Clark, & F. Oberbauer. 1992. Long term study of solar light regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 65: 107-122.
- Ríos-Macbeth, F. 1952. Estudio ecológico de la región de Los Tuxtlas, Ver. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geología* 4: 325-376.
- Ross, M. S., L. B. Flanagan, & G. H. La Roi. 1986. Seasonal and successional changes in light quality in the understory of boreal ecosystems. *Canadian Journal of Botany* 64. 2792-2799.
- Smith, A. P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical* 35: 111-118.
- \_\_\_\_\_, K. P. Hogan & J. R. Idol. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica* 24: 503-511.
- Shuttleworth, W. J. 1984. Observations of light exchange above and below Amazonian forest. *Quarterly Journal Review of the Meteorological Society* 110:1163-1169.
- Sokal, R. R. 1979. Ecological parameters inferred from spatial correlograms. In G.P. Patil & M. Rosenzweig (Eds.). *Contemporary Quantitative Ecology and Related Ecometrics*, pp. 167-196.
- \_\_\_\_\_, & N. L. Oden. 1978. Spatial autocorrelation in biology I. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society* 10: 199-228.
- Soto, M. & L. Gamma. 1997. Climas. In: González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F., 7-23.
- Torquebiau, E. F. 1988. Photosynthetically active environment, patch dynamics and architecture in a tropical rain forest in Sumatra. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 383-394.

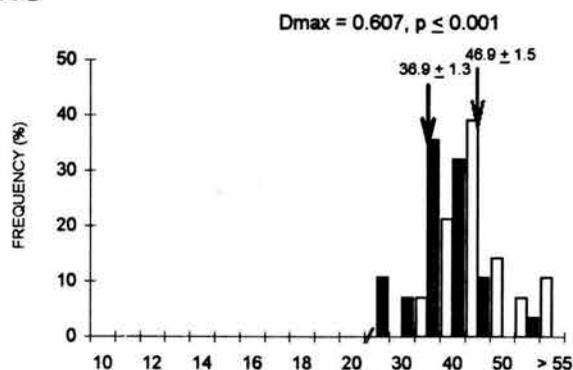
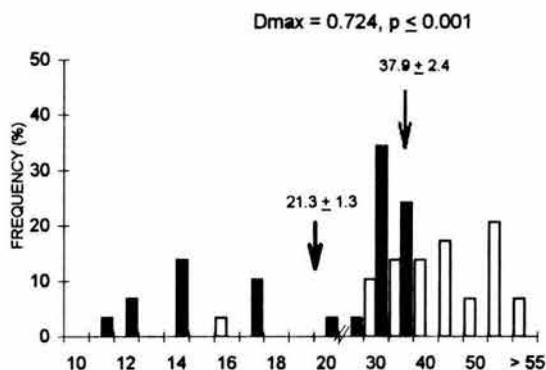
- Turton, S. M. 1992. Understory light environments in a north-east Australian rain forest before and after a tropical cyclone. *Journal of Tropical Ecology* 8: 241-252.
- Whitmore, T. C., N. D. Brown, M. D. Swaine, D. Kennedy, G. I. Goodwin-Bailey, & W. K. Gong. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and light totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 131-151.
- Winer, B. J., D. R. Brown, & K. M. Michaelis. 1991. *Statistical Principles in Experimental Design*. McGraw-Hill, New York.
- Yoda, K. 1974. Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Japanese Journal of Ecology* 24: 247-254.

## FIGURE LEGENDS

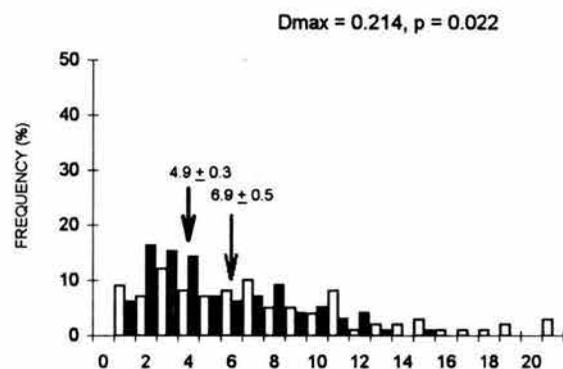
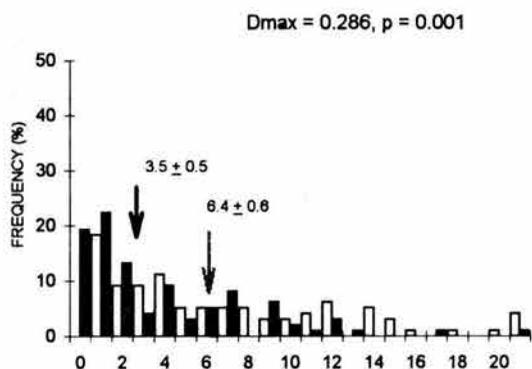
- Figure 1. Annual average percentages of (A) direct site factor (DSF) and (B) indirect site factor (ISF) in clearings (C), gaps replicates (G), sites under deciduous canopy tree(s) (D) and in sites under evergreen canopy trees (E). Bars represent average  $\pm$  standard error. Sites with different letters were significantly different in Tukey post-hoc multiple comparison tests ( $P \leq 0.05$ ).
- Figure 2. Frequency distributions of the direct (DSF) and the indirect (ISF) site factors during the dry  and the wet  season in clearings, gaps, sites under deciduous canopy tree(s) and sites under evergreen canopy trees. Pooled data from three sites are used for each canopy condition. Dmax. indicates the maximum difference between the cumulative frequency distributions corresponding to the two seasons. Mean  $\pm$  standard error are shown for each distribution, arrows points the location of the mean. Notice differences in scale.
- Figure 3. Average percentages of direct site factor (DSF) and indirect site factor (ISF) for the dry  and wet  season in gaps (G); sites under deciduous canopy tree(s) (D) and sites under evergreen canopy trees (E). Bars show the mean  $\pm$  standard error. Notice differences in scale.
- Figure 4. Spatial correlograms for direct (A) and diffuse (B) understorey light corresponding to the dry  and the wet  seasons, in Gaps, site under Deciduous canopy tree(s) and site under Evergreen canopy trees,. Significant autocorrelation values were found in distance classes indicated with an arrow ( $P \leq 0.005$ ). Only sites for which at least one autocorrelation value was significantly different from zero, either for (A) or (B) are shown. Notice differences in scale. Histograms (C) show the number of points used in each distance class to compute the Moran's I autocorrelation value.



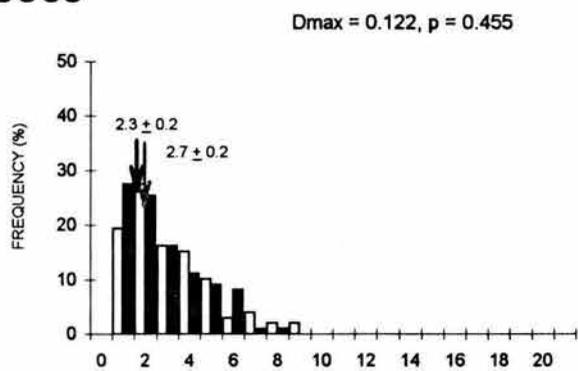
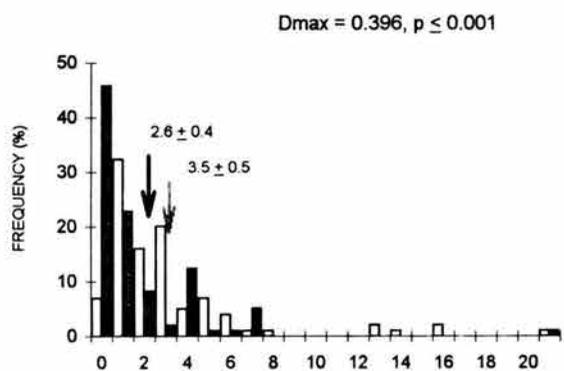
### CLEARING



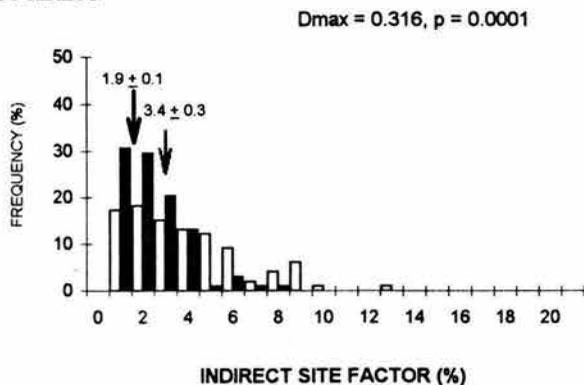
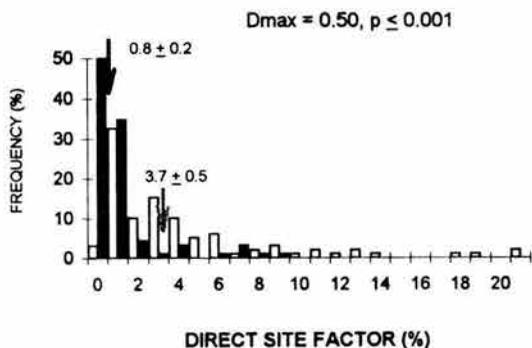
### GAP

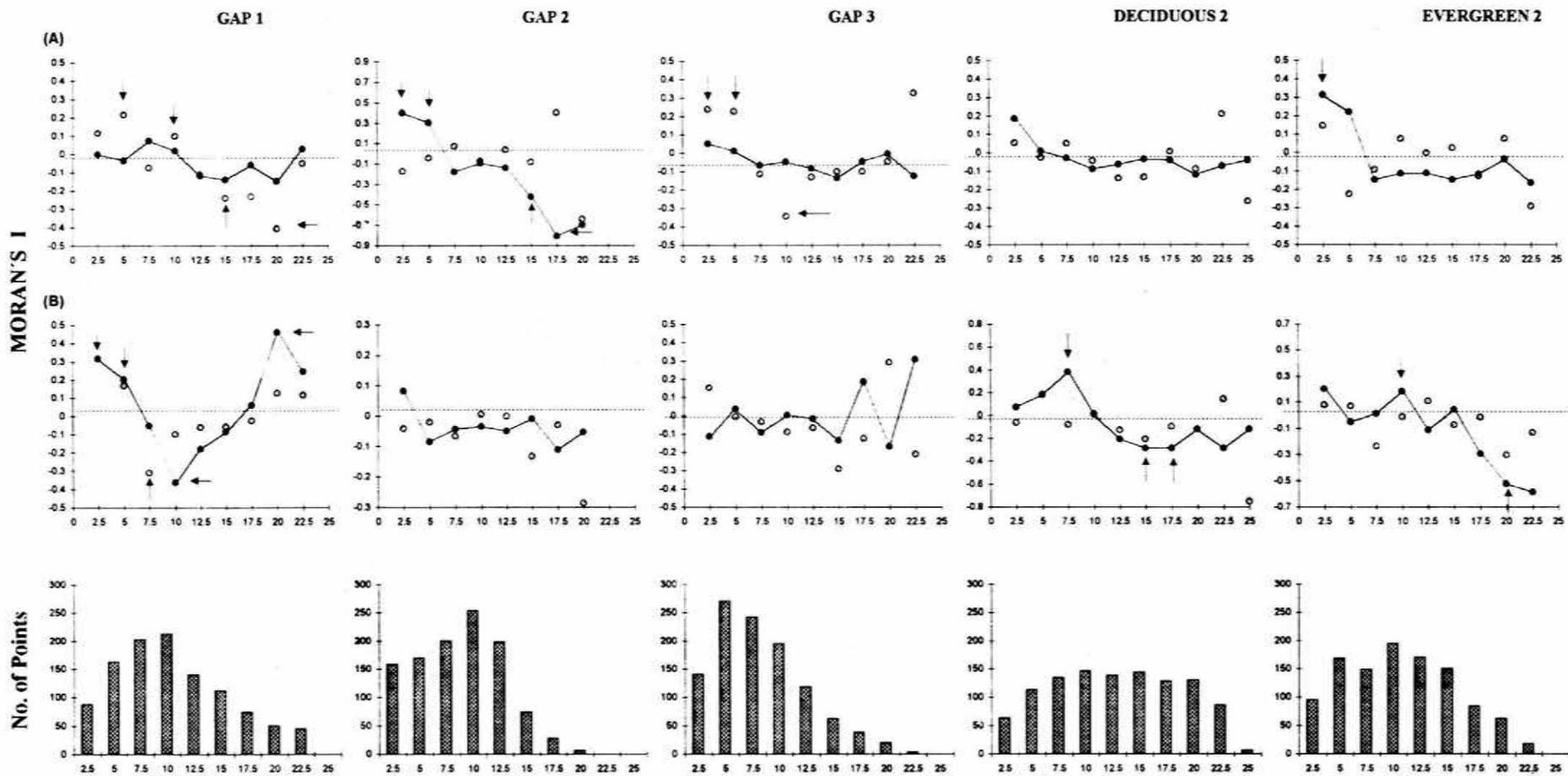


### DECIDUOUS



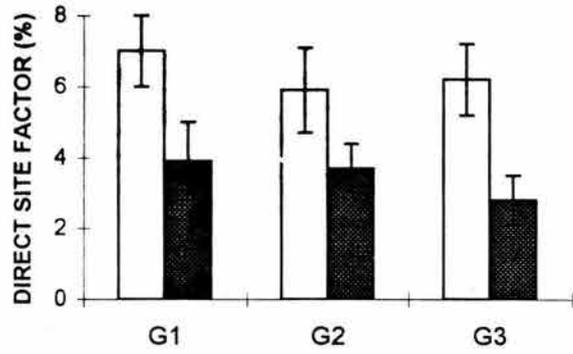
### EVERGREEN





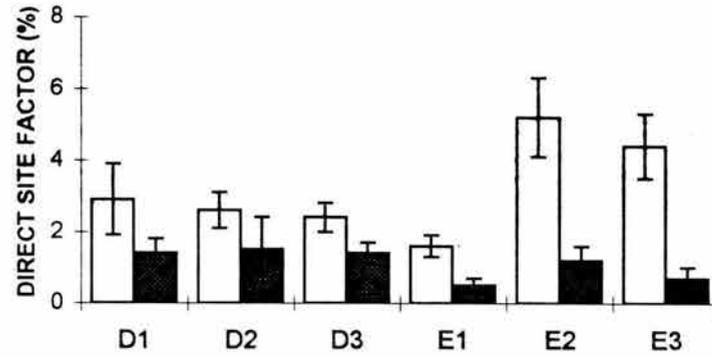
## GAPS

(A)

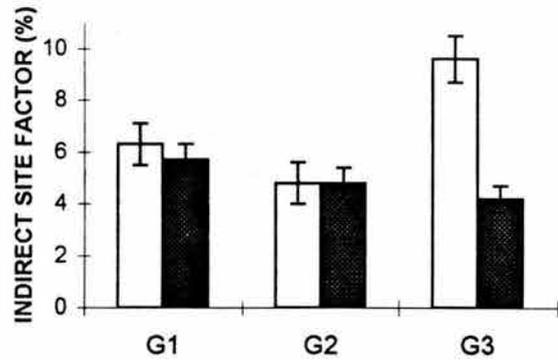


## MATURE FOREST

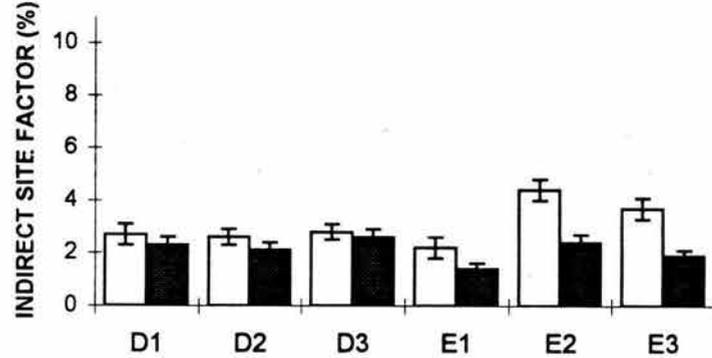
(B)



(C)



(D)



## CAPÍTULO II

### GERMINACIÓN Y BANCO DE SEMILLAS

#### INTRODUCCIÓN

El estudio de los patrones espaciales y temporales de la germinación, así como de los factores que la inhiben o promueven, brinda información útil para explicar el establecimiento de las plantas, y en última instancia, su abundancia y distribución. De igual modo, el conocimiento de estos patrones permite entender procesos como la sucesión y la regeneración natural (Harper, 1977; Grime, 1979; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). A nivel poblacional, la semilla es importante en procesos como la reproducción, la dispersión, la colonización y la sobrevivencia del germoplasma en condiciones ambientales desfavorables para el crecimiento de las plantas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993).

En las selvas húmedas donde se presenta una cubierta continua de vegetación y por tanto bajas intensidades lumínicas y bajos valores del cociente rojo:rojo lejano a nivel del suelo, el comportamiento germinativo de las especies se ha agrupado en dos (Parker *et al.* 1989; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994): las especies que pueden germinar en la sombra y dar lugar a plántulas que se desarrollan bajo las condiciones limitantes de luz en el sotobosque y las especies intolerantes a la sombra, en las que es necesaria la presencia de un sitio abierto para que la semilla germine. En estas últimas, la dispersión es particularmente importante, pues éste es precisamente el proceso mediante el cual las semillas ocupan nuevos sitios abiertos. La dispersión en el espacio se da principalmente por medio de una abundante y continua lluvia de semillas, la cual aumenta las probabilidades de encontrar un claro. La dispersión temporal se da por la presencia de un banco de semillas persistente, en el cual la germinación es estimulada por uno o más factores asociados con la apertura de un hueco en el dosel (Parker *et al.*, 1989; Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994). La generalidad en selvas altas perennifolias es que la germinación se presenta rápidamente, en un lapso de unas cuantas semanas y de manera simultánea. No obstante, existen algunas especies con una marcada estacionalidad en la germinación y otras con una germinación continua a lo largo del año (Garwood, 1983, 1986, 1989; Vázquez-Yanes y Orozco Segovia, 1984, 1993). En estas selvas las condiciones de temperatura y humedad no son limitantes

para la germinación inmediata de la mayoría de las semillas. Sin embargo, existen algunas especies cuyas semillas requieren de condiciones específicas de humedad, temperatura y/o luz (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984).

Las perturbaciones, tanto naturales como antropogénicas, influyen en la estructura y dinámica de las comunidades, en la evolución de las historias de vida de las plantas, así como en los mecanismos que median la coexistencia de especies (Connell, 1978; Denslow, 1980; Sousa, 1984; Martínez-Ramos, 1985; Picket y White, 1985). En las selvas altas perennifolias, la caída de árboles y ramas es la principal causa de perturbación natural, provocando cierta heterogeneidad ambiental (Brokaw, 1985; Martínez-Ramos, 1985). La apertura de un hueco en el dosel trae consigo cambios en las condiciones ambientales imperantes en el sotobosque de las selvas altas, en particular, en la cantidad y calidad de la luz que llega al suelo (ver Capítulo I). Generalmente los cambios en la intensidad lumínica provocan, a su vez, cambios en otras variables ambientales tales como la temperatura del suelo y el aire, el contenido de agua en el suelo y la humedad relativa; (Bazzaz, 1984; Fetcher, *et al.* 1985; Vitousek y Denslow, 1986; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994), por lo que la capacidad de respuesta de las plantas del sotobosque a los cambios en el ambiente lumínico, depende también de su comportamiento frente a los cambios en estas otras variables ambientales. En experimentos de campo es difícil distinguir si las respuestas germinativas se deben a los cambios en los niveles de luz, a los cambios en otras variables ambientales o al efecto sinérgico de ambos factores.

Los patrones de apertura de claros en el tiempo y en el espacio, así como los procesos de colonización de dichos claros, son un elemento central en la dinámica de regeneración del bosque (Brokaw, 1985; Martínez-Ramos, 1985). Grubb (1977) propuso que existen especies con distintas estrategias de regeneración ("nicho de regeneración"), lo cual contribuye al mantenimiento de la riqueza de especies en una comunidad vegetal. En el caso de especies arbóreas existe cierto grado de diferenciación en la respuesta germinativa relacionada con la presencia de huecos en el dosel. Se conocen ejemplos de especies arbóreas cuya germinación se encuentra limitada a claros, así como ejemplos de otras especies que germinan tanto en claros como en bosque maduro (Denslow, 1980; Hartshorn, 1980; Brokaw, 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). La presencia de mecanismos de latencia complejos regulados por factores ambientales, tales como fluctuaciones de temperatura y de calidad y cantidad de luz, es común en especies colonizadoras de claros (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984, 1993). En relación a la germinación y al establecimiento, se

considera que las plantas del sotobosque son menos dependientes de los claros, en comparación con los árboles pioneros o los árboles del dosel (Lebrón, 1979; Ellison *et al.*, 1993).

En la actualidad, la mayor parte de las selvas se encuentran fragmentadas y rodeadas por vegetación secundaria (Lugo, 1988; Myers, 1988; Dirzo y García, 1992). Esta condición ha provocado un aumento considerable en la abundancia y número de especies típicas de ambientes perturbados. Janzen (1983) encontró que, dadas las distancias de vuelo y movimientos de aves y mamíferos que habitan estos dos tipos de vegetación, la influencia de grandes áreas de vegetación secundaria sobre el bosque primario, se extiende hasta 5 km en el interior del bosque. Por ello, se esperaría cierto flujo de propágulos de las semillas de especies de vegetación secundaria al interior de la selva. En este contexto, los claros podrían constituir el punto de unión entre estos dos tipos de comunidades vegetales (bosque primario y vegetación secundaria), ya que presentan condiciones intermedias, tanto físicas como bióticas, entre el bosque maduro y la vegetación secundaria. La lluvia de semillas en el interior de la selva, si ésta se encuentra cercana a la vegetación secundaria, se incrementa en un orden de magnitud, tanto en el bosque como en los claros (Cuadro 1). Denslow y Gómez-Díaz (1990) encontraron algunas especies de vegetación secundaria en cuatro claros ubicados a 750 m del borde de la selva en Costa Rica. Young *et al.* (1987) encontraron que el 54% de las semillas atrapadas en trampas dentro del bosque maduro, en un período de tres años, eran arbustos y hierbas, la mayoría de ellas de vegetación secundaria. En el caso particular de la selva de Los Tuxtlas, Guevara y Gómez-Pompa (1972) y Salmerón (1984) encontraron semillas de hierbas de vegetación secundaria en el suelo del bosque primario. *Erechites hieracifolia*, *Eupatorium pycnocephalum*, *Iresine celosia* y *Sida acuta* fueron las especies más abundantes. Por otro lado, Soto (1992) registró la presencia de semillas de 12 especies herbáceas de vegetación secundaria en la lluvia de semillas en el bosque maduro. En otras selvas se ha encontrado un gran número de semillas de hierbas y pastos de vegetación secundaria en el suelo del bosque maduro (Cuadro 1). Lo anterior sugiere que la entrada de semillas de especies herbáceas no nativas (exóticas) a la comunidad natural, y la permanencia de éstas en el suelo, es un evento frecuente.

Cuando la germinación es inhibida como producto de condiciones intrínsecas a la semilla o bien debido a las condiciones ambientales imperantes, las semillas se acumulan en el suelo formando un banco de semillas. En sentido amplio, el banco de semillas está constituido por todas aquellas semillas viables existentes en el suelo y la hojarasca asociada (Simpson *et al.*, 1989). La dinámica del banco de semillas, a nivel poblacional y comunitario, depende del balance entre las entradas (lluvia de semillas) y las salidas (germinación, pérdida de semillas por depredación, patógenos o

muerte fisiológica) del mismo (Harper, 1977; Grime, 1979; Parker *et al.* 1989). Se ha propuesto que la presencia de un banco de semillas es una de las fuentes de regeneración de las poblaciones y comunidades (Harper, 1977; Parker *et al.*, 1989).

Cuadro 1. Número de especies herbáceas de vegetación secundaria presentes en el suelo del bosque maduro. Se muestra la distancia del bosque maduro al borde de vegetación secundaria más cercano.

Localidad	Vegetación	Distancia al borde (m)	No. de especies	Referencia
México	Selva alta	< 50	73	Guevara y Gómez-Pompa, (1972)
México	Selva alta	< 50	42	Guevara y Gómez-Pompa, (1972)
Panamá	Selva alta	> 500	1	Putz, (1983)
Ghana	Bosque seco semideciduo	rodeado	4	Hall y Swaine, (1980)
Ghana	Bosque húmedo semideciduo	200-500	6	Hall y Swaine, (1980)
Ghana	Selva alta	> 500	2	Hall y Swaine, (1980)
Ghana	Bosque montano húmedo	> 500	5	Hall y Swaine, (1980)
Malasia	Selva alta	200-500	0	Ashton, (1978)
Malasia	Selva alta	> 500	20	Putz y Appanah, (1987)

La longevidad de las semillas en el suelo depende de sus características fisiológicas y morfológicas, así como de las condiciones ambientales a las que se enfrentan y de la presencia de patógenos y depredadores (Vázquez-Yanes y Orozco Segovia, 1984, 1993; Garwood, 1989; Parker *et al.*, 1989; Fenner, 1992). Los factores que controlan estas entradas y salidas varían continuamente tanto en el espacio como en el tiempo. La longevidad de las semillas se ha estimado de distintas maneras: (i) artificialmente, almacenando semillas en el laboratorio, o bien (ii) simulando las condiciones que enfrentan las semillas en el suelo, por medio de enterramientos en distintos tipos de contenedores (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984, 1993). El estudio de la dinámica del banco de semillas en grupos de especies con características ecológicas contrastantes, así como la relación de dicha dinámica con los procesos de perturbación de la vegetación, brinda información sobre los mecanismos involucrados en la estructuración de las comunidades vegetales.

Teóricamente, se espera que se favorezca un banco de semillas persistente (*sensu* Thompson y Grime, 1979) en especies que dependen de una perturbación para establecerse o reproducirse exitosamente, o bien, en aquellas especies en las que ninguna otra fase del ciclo de vida puede actuar como un estadio persistente, y que dependen de las semillas para mantener a la población durante periodos desfavorables para la sobrevivencia o el crecimiento de las plantas (Leck *et al.*, 1989). El estudio más extenso realizado en bosques tropicales para estimar la longevidad de semillas en condiciones naturales (Hopkins y Graham, 1987), muestra que la longevidad es menor en semillas de especies primarias, que en especies secundarias o pioneras.

El banco de semillas en el suelo de las selvas altas perennifolias se encuentra dominado por especies pioneras, aún cuando generalmente se desconoce qué proporción de dichas semillas forma parte de un banco persistente (Garwood, 1989). Frecuentemente dichas especies pioneras son árboles y únicamente una o dos contribuyen con la mayor proporción de semillas. Las especies primarias representan una proporción baja del total de semillas presentes (0-16%, mediana = 3%); no obstante, en términos del número de especies su contribución es considerablemente mayor (6-21%, mediana = 12%). En el suelo de vegetación secundaria o campos de cultivo, el banco de semillas es más diverso. Las formas de crecimiento predominantes son hierbas o arbustos, sin una clara dominancia de una o dos especies. (Cuadro 2).

CUADRO 2. Contribución relativa de distintas formas de crecimiento al banco de semillas en selvas altas perennifolias y vegetación secundaria. Los valores muestran la contribución al número de individuos y al número de especies. Se muestra el valor de la mediana y entre paréntesis el ámbito de variación (tomado de Garwood, 1989).

Tipo de vegetación		Forma de crecimiento			
		Árbol	Arbusto	Hierba	Trepadora
Bosque maduro	Individuos	49 (18-91)	12 (2-70)	6 (0-73)	4 (0-20)
	Especies	38 (27-44)	10 (9.17)	26 (6-48)	20 (11)
Vegetación secundaria	Individuos	5 (0-93)	18 (1-41)	75 (6-100)	3 (0-18)
	Especies	5 (2-60)	24 (0-38)	48 (28-96)	5 (0-24)

La abundancia y diversidad de semillas en el suelo del bosque primario se ven influenciadas por la presencia de parches de regeneración natural de diversas edades. La apertura de huecos en el dosel modifica las condiciones microambientales, en particular la cantidad y calidad de la luz que

llega al suelo. La densidad de semillas decrece rápidamente al abrirse un claro debido a un incremento en la germinación y muerte de las semillas (Hopkins y Graham, 1987). Se ha encontrado que para muchas especies los claros funcionan como estimuladores de la germinación y el reclutamiento de nuevos individuos a partir del banco de semillas (Vázquez-Yanes y Orozco Segovia, 1984, 1993 y 1994). Asimismo, los claros pueden funcionar como puntos de atracción de dispersores y concentrar un mayor número de semillas (Murray, 1986). Sin embargo, el período entre la apertura de dos claros en un mismo punto del bosque normalmente excede la longevidad de la mayoría de las semillas presentes en el suelo de la selva (Garwood, 1989), por lo que es muy probable que en el reclutamiento de nuevos individuos a la población, la lluvia de semillas sea más importante que el banco de semillas (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1986; Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Kennedy y Swaine, 1992).

La importancia relativa de la dispersión temporal o espacial en el crecimiento de la población dependerá de la magnitud del riesgo de mortalidad en las primeras etapas del ciclo de vida (semilla y plántula). En el caso de especies herbáceas del sotobosque existen muy pocos datos sobre la influencia de la apertura de claros en la germinación y el reclutamiento de nuevos individuos a partir de un banco de semillas (Smith, 1987; Horvitz y Schemske, 1986). Horvitz y Schemske (1986) encontraron que la presencia de un banco de semillas persistente aumenta la tasa de crecimiento poblacional cuando la probabilidad de germinación en claros es alta y existe una gran mortalidad de semillas y/o plántulas en el bosque maduro. Bajo estas condiciones, la tasa de crecimiento poblacional disminuye rápidamente al avanzar la regeneración natural. Con base en lo anterior, dichos autores predicen que en especies demandantes de luz, existe una fuerte presión de selección a favor del desarrollo de mecanismos de dispersión, ya sea en el espacio (lluvia de semillas) o en el tiempo (banco de semillas). Asimismo, la importancia de la contribución del banco o la lluvia de semillas al crecimiento poblacional dependerá, en gran medida, del tamaño, frecuencia y tiempo de la perturbación (Garwood, 1989; Parker *et al.*, 1989) y de la dispersión de semillas entre los parches de regeneración (Horvitz y Schemske, 1986).

Existen una gran cantidad de estudios sobre la germinación y el banco de semillas de especies arbóreas en selvas altas perennifolias, sin embargo, para otras formas de vida, en particular para hierbas del sotobosque, la información es aún muy poca y está restringida a unas cuantas especies (Garwood, 1983; Smith, 1987; Horvitz y Schemske, 1994). El presente trabajo explora qué tan limitante es el efecto de diferentes ambientes lumínicos sobre la germinación de diez especies herbáceas, representativas de dos grupos ecológicos contrastantes (hierbas de bosque primario y

hierbas de vegetación secundaria). Asimismo, evalúa las consecuencias de dicha limitación sobre la abundancia y distribución de las hierbas en el sotobosque de la selva.

## OBJETIVOS

En el presente capítulo describe la respuesta de la germinación y la dinámica del banco de semillas, de diez especies herbáceas terrestres, bajo cuatro ambientes lumínicos contrastantes, en una selva alta perennifolia. Dichos ambientes lumínicos son provocados por la tala del bosque (abierto), la caída de árboles o ramas (claros) y la fenología del dosel (dosel deciduo y dosel perenne). En particular, se respondieron las siguientes preguntas: ¿Es el ambiente lumínico un factor que limita la germinación, y por tanto el número de especies herbáceas dentro del bosque? ¿Es dicha limitación más fuerte en las especies de vegetación secundaria que en las del interior de la selva?

## MATERIALES Y METODOS

### *Germinación*

De acuerdo con la fenología de las especies (ver Apéndice 1 en Introducción General) se colectaron frutos maduros, para cada una de ellas, provenientes de al menos 10 individuos reproductivos diferentes. Las semillas se limpiaron, se mezclaron y posteriormente (1 ó 2 días) se sembraron a una profundidad aproximada de 1 ó 2 cm, en las 33 bolsas de plástico negro ubicadas en cada uno de los doce sitios experimentales. El número de semillas sembradas para cada especie dependió de la disponibilidad de las mismas. En el caso de *Aphelandra aurantiaca*, *Costus scaber*, *Dieffenbachia seguine*, *Schaueria parviflora*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota*, el número fue de tres semillas por bolsa, mientras que para el resto de las especies (*Spathiphyllum cochlearispathum*, *Asclepias curassavica*, *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*) fue de cinco. La diferencia en el tiempo de siembra entre los sitios nunca fue mayor de tres días. Los ambientes lumínicos representados fueron: sitios abiertos por el desmonte de la selva, claros y sitios de bosque maduro debajo de árboles deciduos o perennes en el dosel.

Una vez sembradas las semillas, las bolsas se cubrieron con un capuchón de tela de malla (apertura = 1 mm aproximadamente) para evitar la entrada de depredadores y de nuevas semillas. El registro de la germinación se realizó mediante una revisión de las bolsas, primero quince días después de la siembra y posteriormente cada mes. Las plántulas recién emergidas se marcaron con un alambre de color para evitar contarlas dos veces. Una vez que no existió un aumento mayor al 1% entre la germinación presente y la del mes anterior, se retiraron los capuchones de tela de mosquitero, y se suspendieron los registros de germinación.

Para evaluar el efecto del ambiente lumínico sobre el porcentaje máximo de germinación (PMG), es decir, el porcentaje alcanzado en cada sitio una vez que se suspendieron los censos de germinación, se realizaron análisis de independencia de tipo logit (Bishop *et al.*, 1975; Mc Cullagh y Nelder, 1983; Aitkin *et al.*, 1989). En todos los casos se usó el estadístico  $\chi^2$  para evaluar la significancia de la devianza. En caso de ser ésta significativa se realizaron comparaciones múltiples a posteriori utilizando pruebas de t y utilizando el ajuste de Bonferroni para calcular el nivel de confianza correspondiente ( $n = 4$ ,  $\alpha = 0.0125$ ; Sokal y Rohlf, 1995). Para realizar dichas pruebas se utilizó el programa estadístico GLIM v. 3.1.

Para evaluar la relación funcional entre el PMG y la proporción de luz directa (DSF) se realizaron regresiones logísticas (Crawley, 1993; Sokal y Rohlf, 1995) para cada especie. Para lo anterior, se transformó la proporción de semillas germinadas ( $p$ ) a logits ( $\ln p/q$ ); con  $q = 1 - p$ , lo cual lineariza la función logística y posibilita realizar regresiones lineales con respecto a la variable independiente (Mc Cullagh y Nelder, 1983; Aitkin *et al.*, 1989; Crawley, 1993). En este caso la variable independiente fue el promedio de la proporción de luz directa recibida en un año, estimado con base en las 33 ó 34 fotografías hemisféricas tomadas en cada sitio experimental (ver Capítulo I, p. 7, para los detalles del cálculo de DSF anual). Las regresiones se realizaron por medio del paquete estadístico GLIM v. 3.1, declarando un error tipo binomial y una función de ligamiento logit. En todos los casos, se corrigió la sobredispersión de los datos y se evaluó el ajuste del modelo con el estadístico  $\chi^2$  (Crawley, 1993). El análisis de regresión se calculó dos veces, la primera con la finalidad de explorar la respuesta de las especies a cambios considerables (*ca.* 10 a 20 veces) en los niveles de luz, para lo cual se incluyeron en el análisis los sitios abiertos fuera del bosque y los sitios del interior de la selva ( $n = 12$ ). En el segundo análisis se incluyeron únicamente los sitios de selva ( $n = 9$ ), los cuales presentaron diferencias menores en los niveles de luz (*ca.* 3 a 5 veces).

### *Banco de Semillas*

Para analizar la longevidad de las semillas en el suelo se utilizó la técnica de enterramiento (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). Se usaron canastillas de malla de alambre (1 cm de apertura) como recipientes, las cuales permitían el acceso de enemigos naturales. Las canastillas se llenaron con 10 cm<sup>3</sup> de suelo colectado en los alrededores de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT). El suelo fue previamente tamizado para evitar la presencia de semillas de las especies de interés. En cada uno de los doce sitios se eligieron 10 puntos al azar en los cuales se enterraron las canastillas, quedando la parte superior de las mismas a ras del suelo (30 puntos por condición lumínica). Para evitar la entrada de semillas se colocó sobre las canastillas un toldo de plástico transparente a una altura de 10 cm del suelo. Conforme iba ocurriendo la producción de frutos de las hierbas estudiadas, se colectaron semillas provenientes de distintos individuos reproductivos (al menos 10). Dichas semillas se inspeccionaron en el laboratorio con la finalidad de asegurar, en la medida de lo posible, que las semillas se encontraran sanas, desechando las semillas que se encontraron vacías o dañadas. Para cada especie, de manera independiente, se sembraron cinco semillas por canastilla, colocándolas a medio centímetro del suelo. Las semillas fueron sembradas uno o dos días después de la colecta, para asegurar su frescura. Mensualmente se revisaron las canastillas, registrando la germinación. Las plántulas recién emergidas eran registradas, desenterradas y eliminadas para evitar contarlas dos veces. Los recipientes que contenían las semillas se desenterraron aproximadamente 15, 45, 90, 180 y 365 días después de la siembra. En cada fecha, se desenterraron en total seis recipientes (dos por sitio), obteniéndose 30 semillas por especie para cada ambiente lumínico. Una vez desenterrados los recipientes, se tamizó el suelo en el laboratorio para buscar las semillas sembradas previamente. Se anotó el destino individual de las semillas, agrupándolas en tres categorías:

- i) Muertas: aquellas semillas parcialmente destruidas por depredación, atacadas por hongos, podridas, secas o que simplemente no se encontraron en la muestra de suelo. En el caso de las semillas que no se encontraron, no fue posible asegurar su muerte, por lo que esta categoría posiblemente estuvo sobreestimada.
- ii) Germinadas: aquellas semillas que emergieron como plántulas y fueron registradas y desenterradas durante los censos mensuales o bien que se encontraban con la radícula emergida dentro de la muestra de suelo.

- iii) Latentes: aquellas semillas que se encontraban aparentemente sanas y que mostraron una prueba positiva al cloruro de tetrazolio (tinción del embrión), lo cual indica que el embrión aún se encuentra vivo (Moore, 1973).

El efecto del ambiente lumínico sobre el destino anual de las semillas se evaluó mediante una prueba de independencia, utilizando el estadístico G y el valor de  $\chi^2$  para determinar la significancia estadística de la prueba (Sokal y Rohlf, 1995).

La pérdida de semillas latentes en el tiempo se analizó mediante modelos log-lineales (Bishop *et al.*, 1975; Mc Cullagh y Nelder, 1983; Aitkin *et al.*, 1989). En estos modelos el logaritmo natural del número de semillas varía como función del tiempo; el ambiente lumínico (cuatro niveles) se utilizó como una covariable. Dado que la variable de respuesta (número de semillas) es discreta, se asumió que los errores presentan una distribución Poisson. Antes de ajustar el modelo se corrigió la sobredispersión de los datos para asegurar que se cumpliera el supuesto de varianza = media, de una distribución Poisson. Posteriormente, el ajuste del modelo se evaluó con el estadístico  $\chi^2$  (Crawley, 1993). Dado que el número inicial de semillas en todos los tratamientos fue de 30, se ajustó una misma ordenada al origen para los cuatro ambientes lumínicos. Una vez realizado el ajuste del modelo log-lineal, en los casos en los que la interacción Ambiente Lumínico \* Tiempo fue significativa, las pendientes se compararon por medio de contrastes múltiples a posteriori utilizando pruebas de t y el ajuste de Bonferroni para el nivel de confianza ( $\alpha = 0.05/4 = 0.0125$ ). Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico GLIM v. 3.1

## RESULTADOS

### *Germinación*

De acuerdo con el promedio del porcentaje máximo de germinación (PMG), las especies formaron dos grupos: aquellas cuyo PMG promedio fue menor al 40% (*Aphelandra aurantiaca*, *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota*), y aquellas cuyo porcentaje fue mayor al 50% (*Costus scaber*, *Dieffenbachia seguine*, *Schaueria parviflora*, *Spathiphyllum cochlearispathum*, *Rivina humilis* y *Pavonia schiedeana*; Cuadro 3). En ambos grupos se encontraron especies tanto de vegetación secundaria como del interior de la selva.

Cuadro 3. Promedio del porcentaje máximo de germinación para diez especies herbáceas en el sotobosque de la EBTLT, Ver. Los estadísticos se calcularon utilizando el porcentaje de germinación observado en cada sitio experimental (n = 12). Las primeras cinco especies son representantes de la comunidad herbácea del sotobosque, las restantes son representativas de la comunidad herbácea de vegetación secundaria.

Especie	Media $\pm$ Error Estándar	Intervalo
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	13.7 $\pm$ 2.9	0.0 - 30.0
<i>Costus scaber</i>	65.7 $\pm$ 9.4	3.0 - 91.0
<i>Dieffenbachia seguine</i>	41.1 $\pm$ 3.9	17.0 - 62.0
<i>Schaueria parviflora</i>	43.7 $\pm$ 9.4	1.0 - 84.0
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	68.8 $\pm$ 6.2	27.9 - 86.1
<i>Asclepias curassavica</i>	10.4 $\pm$ 3.9	0.0 - 39.4
<i>Melampodium divaricatum</i>	8.7 $\pm$ 2.9	0.0 - 29.0
<i>Pavonia schiedeana</i>	65.0 $\pm$ 1.5	58.8 - 74.0
<i>Rivina humilis</i>	49.3 $\pm$ 4.9	27.9 - 78.2
<i>Scleria pterota</i>	5.5 $\pm$ 1.9	0.0 - 17.0

Únicamente en tres especies, una de selva (*Dieffenbachia seguine*) y dos de vegetación secundaria (*Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*), la respuesta del PMG fue independiente del ambiente lumínico en el que se sembraron las semillas (Fig. 1). En las especies de selva la germinación fue significativamente menor en el ambiente abierto, mientras que en el interior del bosque (claro, deciduo y perenne) existieron dos tipos de respuestas: las especies en las que el pgm no difirió entre ambientes lumínicos (*Costus scaber* y *Spathiphyllum cochlearispathum*) y (ii) las especies cuya germinación fue menor en claros que en bosque maduro, tanto deciduo como perenne, (*Aphelandra aurantiaca* y *Schaueria parviflora*; Fig. 1).

En tres de las especies de vegetación secundaria (*Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota*), los sitios abiertos presentaron el mayor porcentaje de germinación, mientras que éste fue mínimo (menor al 1%) en los sitios de bosque maduro, tanto deciduo como perenne (Fig. 1). *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum* parecen ser especies en las que un aumento de los niveles de luz, estimula la germinación, ya que la diferencia entre el ambiente abierto y el claro fue significativa. *Scleria pterota* no tuvo una respuesta de este tipo, pues presentó

porcentajes de germinación estadísticamente iguales entre parches abiertos y claros, aun cuando el primer ambiente mostró niveles de luz seis veces mayores (Capítulo 1).

En el caso de las especies de selva, la relación entre el PMG y la proporción de luz directa, para un año, fue significativa e inversa, es decir, al aumentar el porcentaje de luz directa la germinación disminuye (Fig. 2; Cuadro 4A). En la mayoría de las especies el porcentaje de variación explicado por el modelo fue mayor que el 70% (Cuadro 4A). La respuesta del PMG en los sitios abiertos fue claramente distinta a la observada en los sitios del bosque. En el sotobosque, únicamente *Aphelandra aurantiaca* presentó una relación significativa e inversa, en el resto de las especies, el porcentaje de germinación resultó independiente del porcentaje de luz directa (Cuadro 4B).

En las especies de vegetación secundaria la relación entre el PMG y el porcentaje anual promedio de luz directa, fue significativa y positiva para *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum*. *Scleria pterota* mostró una tendencia similar, sin embargo no resultó estadísticamente significativa (Cuadro 4A). En el caso de *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*, el porcentaje de germinación resultó independiente de los niveles de luz directa (Fig. 2 y Cuadro 4A). Al excluir del análisis los sitios abiertos, cuatro de las cinco especies mostraron una relación significativa y positiva. En *Pavonia schiedeana* aun cuando la tendencia fue la misma, la relación no fue significativa. En la mayoría de los casos, el porcentaje de variación explicado por el modelo fue mayor que el 50% (Fig. 2 y Cuadro 4B).

Todas las especies presentaron una germinación relativamente rápida, germinando entre el primer y tercer mes posterior a la siembra. La germinación fue simultánea y se concentró en el primer o segundo mes, después del cual generalmente se alcanzó el máximo de germinación (Fig. 3). Con relación al efecto del ambiente sobre la dinámica de germinación se observó que en general, para las diez especies, la forma de las curvas fue similar, no así el porcentaje final. El tiempo de latencia (meses transcurridos entre la siembra y la germinación) para algunas especies se vio afectado por el ambiente lumínico. Tal fue el caso de *Costus scaber* y *Schaueria parviflora* especies en las que el tiempo de latencia en los sitios abiertos fue mayor por dos meses, comparado con el bosque. Dicho efecto fue más evidente en *Scleria pterota*, el tiempo de latencia en los claros se prolongó por seis meses, mientras que en los abiertos fue de sólo tres meses (Fig. 3).

Cuadro 4. Regresiones logísticas,  $(\ln p/q) = a + bX$ , del porcentaje de germinación vs. la proporción de luz directa en los 12 sitios experimentales. El primer grupo de cinco especies es representativo de la selva, mientras que el segundo grupo lo es de la vegetación secundaria. La porción izquierda de la tabla muestra el ajuste del modelo incluyendo los sitios abiertos y la porción derecha el ajuste del modelo sin incluirlos. Se muestra el valor de la pendiente  $\pm 1$  error estándar. El ajuste del modelo se evaluó con el estadístico  $\chi^2$ , g. l. = 1 (ver texto para detalles). Se muestra el nivel de significancia de la regresión (P) así como el porcentaje de la devianza explicado por el modelo. NS = no significativo

ESPECIE	Sitios abiertos fuera del bosque + Sitios dentro bosque				Sitios dentro del bosque			
	Pendiente	$\chi^2$	P	%	Pendiente	$\chi^2$	P	%
<i>Especies del interior de la selva</i>								
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	- 0.107 $\pm$ 0.034	41.07	$\leq 0.001$	85.1	- 0.184 $\pm$ 0.040	24.15	$\leq 0.001$	76.9
<i>Costus scaber</i>	- 0.050 $\pm$ 0.009	52.35	$\leq 0.001$	83.9	- 0.003 $\pm$ 0.013	0.07	NS	
<i>Dieffenbachia seguine</i>	- 0.014 $\pm$ 0.006	6.25	$\leq 0.05$	37.2	+ 0.003 $\pm$ 0.043	0.04	NS	
<i>Schaueria parviflora</i>	- 0.080 $\pm$ 0.025	27.13	$\leq 0.001$	70.7	- 0.117 $\pm$ 0.082	2.17	NS	
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	- 0.023 $\pm$ 0.003	67.24	$\leq 0.001$	87.3	+ 0.013 $\pm$ 0.013	0.95	NS	
<i>Especies de vegetación secundaria</i>								
<i>Asclepias curassavica</i>	+ 0.051 $\pm$ 0.010	29.79	$\leq 0.001$	72.3	+ 0.374 $\pm$ 0.076	29.04	$\leq 0.001$	72.7
<i>Melampodium divaricatum</i>	+ 0.040 $\pm$ 0.013	9.84	$\leq 0.05$	48.5	+ 0.572 $\pm$ 0.132	41.53	$\leq 0.001$	83.2
<i>Pavonia schiedeana</i>	- 0.002 $\pm$ 0.001	1.53	NS		+ 0.022 $\pm$ 0.010	4.58	$\leq 0.10$	39.7
<i>Rivina humilis</i>	+ 0.001 $\pm$ 0.006	0.04	NS		+ 0.100 $\pm$ 0.034	8.30	$\leq 0.05$	53.4
<i>Scleria pterota</i>	+ 0.034 $\pm$ 0.017	4.02	$\leq 0.10$	32.0	+ 0.703 $\pm$ 0.181	32.02	$\leq 0.001$	81.1

### Banco de Semillas

Después de un año de enterradas, únicamente seis de las diez especies presentaron cierta proporción de semillas latentes (Fig. 4); dos especies de selva (*Costus scaber* y *Spathiphyllum cochlearispathum*) y cuatro de vegetación secundaria (*Melampodium divaricatum*, *Scleria pterota*, *Asclepias curassavica* y *Rivina humilis*). En la mayoría de las especies la muerte de semillas fue la vía más importante de pérdidas.

Las especies de selva en los sitios abiertos presentaron una gran proporción de semillas muertas. En *Aphelandra aurantiaca* el destino de las semillas resultó independiente del ambiente lumínico (Fig. 4). El efecto del ambiente lumínico fue significativo en las cuatro especies restantes; no obstante, no existió un patrón claro del destino de las semillas. En el caso de *Costus scaber*, tanto los claros como los sitios bajo dosel perennifolio mostraron un banco de semillas con un 20 a 30% de semillas latentes después de un año de enterradas. *Spathiphyllum cochlearispathum* mostró semillas latentes únicamente en el bosque con dosel perenne (6.7%). No obstante, si se considera el mínimo intervalo de confianza ( $\alpha = 95\%$ ) para un porcentaje de cero, en una muestra de 30 semillas (IC = 0 - 11.15%; Sokal y Rohlf, 1995), dicho valor no fue significativamente distinto de cero.

En las especies de vegetación secundaria, únicamente en *Pavonia schiedeana* se observó la ausencia de un banco de semillas persistente. En el caso de *Rivina humilis*, el destino de las semillas después de un año fue independiente del ambiente lumínico (Fig. 4). Aun cuando se encontraron algunas semillas latentes, éstas se hallaron únicamente en el sitio bajo dosel perenne y el porcentaje fue bajo e indistinguible de cero (3.3%). En el resto de las especies el destino de las semillas varió dependiendo del ambiente lumínico. En *Asclepias curassavica* el porcentaje de semillas latentes después de un año no difirió entre los cuatro ambientes lumínicos; ninguno de estos valores fue estadísticamente distinto de cero. El banco de semillas para *Melampodium divaricatum* presentó en el ambiente abierto un porcentaje de semillas latentes significativamente menor que las tres condiciones restantes. Para *Scleria pterota*, únicamente en los claros se obtuvo un porcentaje de semillas latentes (23.3%) significativamente mayor en los dos sitios de bosque maduro los valores no difirieron de cero (Fig. 4).

La pérdida de semillas latentes en el tiempo en las 10 especies estudiadas puede agruparse en dos tipos (Cuadro 5). Por un lado están las especies en las que la dinámica de pérdida se ajustó a una función exponencial ( $\ln \text{ no. semillas} = a - bX$ ), con una tasa de pérdida constante a lo largo del tiempo. Tal fue el caso de *Aphelandra aurantiaca*, *Costus scaber*, *Schaueria parviflora*, *Spathiphyllum cochlearispathum*, *Rivina humilis* y *Scleria pterota*. El segundo grupo está constituido por las especies en las que la tasa de pérdida cambió con el tiempo ( $\ln \text{ no. de semillas} = a - bX \pm cX^2$ ). En este grupo se encontraron *Dieffenbachia seguine*, *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum*. *Asclepias curassavica* en los ambientes claro, deciduo y perenne, presentó una curva convexa en la que el coeficiente del término cuadrático fue de signo negativo. Lo anterior indica que el número de semillas latentes decrece lentamente en un principio y posteriormente la tasa de pérdida de semillas aumenta. El resto de las especies, incluyendo *Asclepias curassavica* en los sitios abiertos, mostraron curvas cóncavas (el coeficiente del término cuadrático es de signo positivo). Esto indica una tasa de pérdida inicial rápida, que posteriormente disminuye. En todos los casos (excepto en el de *Melampodium divaricatum*), el porcentaje de devianza explicado por el modelo fue mayor que el 60% (Cuadro 5).

El efecto del ambiente lumínico sobre la pérdida de semillas en el tiempo fue significativo únicamente en tres especies, dos de selva (*Costus scaber*, *Spathiphyllum cochlearispathum*) y una de vegetación secundaria (*Asclepias curassavica*) (Cuadro 5). *Costus scaber* presentó la mayor tasa de pérdida de semillas latentes en el ambiente deciduo y la menor en el de dosel perenne; las condiciones abierta y claro mostraron tasas intermedias (Cuadro 5). En el caso de *Spathiphyllum cochlearispathum*, los ambientes abierto, claro y deciduo presentaron una pendiente que no difirió estadísticamente, mientras que en el bosque maduro con dosel perenne, la tasa de pérdida fue significativamente menor (Cuadro 5). Para *Asclepias curassavica* no sólo fue distinta la pendiente de las curvas, sino también la forma. Inicialmente la pérdida de semillas latentes fue mayor en los sitios abiertos, pero posteriormente la respuesta se invirtió, siendo mayor en los tres sitios dentro de la selva (Cuadro 5).

En el caso de *Pavonia schiedeana*, el número de semillas latentes decreció rápidamente. Los valores obtenidos después de 15 días fueron muy bajos o nulos, por lo que únicamente se comparó el número de semillas latentes a los 15 días, en los cuatro ambientes lumínicos. De dicha comparación no se obtuvieron diferencias significativas ( $\chi^2 = 2.434$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0.487$ ).

Cuadro 5. Coeficientes del modelo log-lineal que describe la pérdida de semillas latentes en el tiempo para las cuatro condiciones lumínicas estudiadas. En los casos en los que existieron más de dos pendientes estadísticamente distintas, éstas se agrupan por medio de letras iguales. NS = no significativo. Todos = el modelo es el mismo para los cuatro tratamientos de luz: abierto, claro, dosel deciduo y perenne. a = ordenada al origen, b = coeficiente lineal, c = coeficiente cuadrático,

ESPECIE	Ambiente lumínico	a	b	c	%
		parámetro ± e. es.	parámetro ± e. es.	parámetro ± e. es.	
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	Todos	3.30 ± 0.10	-0.0172 ± 0.0023		87.7
<i>Costus scaber</i>	Abierto	3.47 ± 0.76	-0.0095 ± 0.0019		84.1
	Claro	3.47 ± 0.76	-0.0053 ± 0.0012		
	Deciduo	3.47 ± 0.76	-0.0113 ± 0.0023 b		
	Perenne	3.47 ± 0.76	-0.0041 ± 0.0010 a		
<i>Dieffenbachia seguine</i>	Todos	3.46 ± 0.12	-0.0496 ± 0.0086	0.00018 ± 0.00006	89.2
<i>Schaueria parviflora</i>	Todos	3.31 ± 0.07	-0.0113 ± 0.0011		90.3
<i>Spatiphyllum cochlearispatum</i>	Abierto	3.29 ± 0.80	-0.0229 ± 0.0029 a		98.5
	Claro	3.29 ± 0.80	-0.0229 ± 0.0029 a		
	Deciduo	3.29 ± 0.80	-0.0229 ± 0.0029 a		
	Perenne	3.29 ± 0.80	-0.0086 ± 0.0017 b		
<i>Asclepias curassavica</i>	Abierto	3.33 ± 0.07	-0.0105 ± 0.0028 a	0.000010 ± 0.000009	89.6
	Claro	3.33 ± 0.07	-0.0004 ± 0.0014 b	-0.000014 ± 0.000005	
	Deciduo	3.33 ± 0.07	-0.0004 ± 0.0014 b	-0.000014 ± 0.000005	
	Perenne	3.33 ± 0.07	-0.0004 ± 0.0014 b	-0.000014 ± 0.000005	
<i>Melampodium divaricatum</i>	Todos	3.22 ± 0.10	-0.0090 ± 0.0023	0.000017 ± 0.000006	44.8
<i>Pavonia schiedeana</i>	NS				
<i>Rivina humilis</i>	Todos	3.14 ± 0.18	-0.0162 ± 0.0044		69.3
<i>Scleria pterota</i>	Todos	3.11 ± 0.09	-0.0052 ± 0.0010		60.2

% = Porcentaje de la devianza explicado por el modelo

Con base en estos modelos ajustados se calculó el valor del tiempo estimado para que el número inicial de semillas se reduzca a la mitad (“vida media”; Cuadro 6). En *Aphelandra aurantiaca*, *Dieffenbachia seguine*, *Spathiphyllum cochlearispathum* y *Rivina humilis*, la vida media es de aproximadamente un mes. En el resto de las especies el valor oscila entre dos y siete meses. De las especies secundarias, *Asclepias curassavica* presentó el valor más alto dentro del bosque. Para las hierbas de selva, *Costus scaber* fue la especie con una vida media mayor, particularmente en los claros y sitios perennes (Cuadro 6). Únicamente en tres de las especies (*Costus scaber*, *Spathiphyllum cochlearispathum* y *Asclepias curassavica*) se encontró un efecto significativo del ambiente lumínico sobre la vida media de las semillas en el suelo.

Cuadro 6. Vida media de las semillas presentes en el suelo bajo las cuatro condiciones lumínicas. NE = no se pudo estimar. Todas = las cuatro condiciones lumínicas (abierto, claro, bajo dosel decíduo y perenne) presentaron el mismo valor. El primer grupo de cinco especies son representativas del interior de la selva, mientras que el segundo grupo es representativo de la vegetación secundaria.

ESPECIE	Estructura del dosel	Vida media (días)	Intervalo de confianza (95%)
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	Todas	34	18 - 63
<i>Costus scaber</i>	Abierto	80	45 - 162
	Claro	144	78 - 318
	Deciduo	67	38 - 138
	Perenne	186	99 - 439
<i>Dieffenbachia seguine</i>	Todas	15	11 - 22
<i>Schaueria parviflora</i>	Todas	53	35 - 80
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	Abierto	25	
	Claro	25	15 - 43
	Deciduo	25	
	Perenne	68	35 - 143
<i>Asclepias curassavica</i>	Abierto	71	47 - 118
	Claro	211	
	Deciduo	211	178 - 436
	Perenne	211	
<i>Melampodium divaricatum</i>	Todas	94	58 - 205
<i>Pavonia schiedeana</i>	NE		
<i>Rivina humilis</i>	Todas	26	3 - 107
<i>Scleria pterota</i>	Todas	77	31 - 182

## DISCUSIÓN

### *Germinación*

Las especies estudiadas presentaron una germinación más o menos simultánea y rápida (de 3 a 12 semanas), aun en las especies de vegetación secundaria. Lo anterior coincide con lo reportado por Garwood (1983, 1986) para Costa Rica, y por Young *et al.* (1987) y Ellison *et al.* (1993) para Panamá. En *Costus scaber* y *Aphelandra aurantiaca* existió, durante la época de secas, un período no favorable para la germinación (período de quiescencia) de aproximadamente 2 meses, el cual probablemente se debió a la falta de agua. En el caso de *Costus scaber* es probable que exista además una latencia impuesta, pues se encontraron semillas latentes después de un año de enterradas. *Spathiphyllum cochlearispathum* y *Scleria pterota* presentaron una latencia innata, ya que aun cuando fueron sembradas en una época del año en la que las condiciones para la germinación son favorables (lluvias), ésta ocurrió 2 ó 3 meses después de la siembra.

En algunas especies fue evidente cierto efecto del ambiente lumínico sobre el inicio de la germinación. Este fue el caso de *Costus scaber* y *Schaueria parviflora*, especies en las que la germinación se retrasó aproximadamente dos meses en los sitios abiertos con relación a los sitios dentro de la selva. Las marcadas fluctuaciones de temperatura y humedad, así como una mayor evaporación en los sitios abiertos, podrían ser la explicación de este resultado (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). En el caso de *Scleria pterota*, la germinación en los claros se presentó tres meses después que en los sitios abiertos. Probablemente, no es sino hasta la época de secas cuando, en los claros, se presentan las fluctuaciones de temperatura y humedad necesarias para romper la latencia innata en esta especie, ya que la germinación en los claros comenzó hasta mayo, mientras que en los sitios abiertos las semillas comenzaron a germinar en febrero.

La ausencia de una relación significativa entre el porcentaje de germinación y los niveles de luz directa dentro del bosque, para las especies de selva (excepto *Aphelandra aurantiaca* en la que la relación fue negativa), sugiere que hay poca diferenciación de la respuesta germinativa respecto a los niveles de luz presentes en el interior de la selva. Este hallazgo contrasta con lo encontrado por Smith, (1987) para un conjunto de herbáceas en Panamá y por Horvitz y Schemske (1994) para *Calathea ovoidensis*, una hierba del sotobosque. En ambos estudios la probabilidad de germinación fue mayor en los claros que en el bosque maduro. Asimismo, difiere de lo encontrado para especies de arbustos (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1989; Ellison *et al.*, 1993), en las que existen claras diferencias en los requerimientos lumínicos para la germinación. En las herbáceas de selva

únicamente cambios considerables (ca. 10 a 20 veces) en los niveles de luz, como los observados entre el ambiente abierto fuera de la selva y el interior de la misma, mostraron un efecto significativo sobre la germinación. En todas las especies un aumento en los niveles de luz significó un decrecimiento en la probabilidad de germinar. Muy probablemente en los sitios abiertos son otros factores como la humedad y la temperatura los que determinan la respuesta germinativa de dichas especies. Lo anterior muestra que en el caso de las especies de selva un aumento en los niveles de luz (por encima de cierto umbral) y los consecuentes cambios en otras variables ambientales (e.g., temperatura, humedad) tienen un efecto inhibitorio sobre la germinación. Probablemente, existe un compromiso entre poseer características que favorecen la germinación bajo condiciones de sombra (e.g., testas blandas o ausencia de testa, ausencia de mecanismos de latencia foto o termo-blástica) y las características que favorecen la germinación en situaciones de mayor luminosidad (e.g., presencia de mecanismos de latencia, testa dura).

Los bajos porcentajes de germinación encontrados en los sitios abiertos, para las hierbas de selva, sugieren que es muy alto el riesgo de extinción local de dichas especies en este tipo de áreas; en la actualidad, éstas aumentan rápidamente por el desmonte de la selva. Lo anterior tendría consecuencias importantes sobre la riqueza y diversidad de las especies herbáceas en la región.

En el caso de las especies de vegetación secundaria, *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*, presentaron porcentajes de germinación estadísticamente iguales en los cuatro ambientes lumínicos, sin embargo, es probable que los factores involucrados en dicha respuesta difieran entre ambientes. En los sitios abiertos, la germinación se ve reducida por las altas temperaturas y baja humedad; mientras que dentro del bosque, los bajos niveles de luz son el principal factor limitante de la germinación. Por otro lado, *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota* presentaron semillas más sensibles a los cambios en los niveles de luz y el microambiente. En estas tres especies, el porcentaje de germinación en bosque maduro fue muy bajo (ca. 1%), y los claros fueron el ambiente lumínico donde la probabilidad de germinación fue mayor para las tres especies. Dada la alta heterogeneidad lumínica encontrada en el bosque maduro, tanto deciduo como perenne, la presencia de un cierto número de semillas germinadas en estos ambientes lumínicos pudo deberse a una elevada frecuencia y una larga duración de los haces de luz directa en dichos puntos (ver Capítulo 1).

De acuerdo con las características germinativas de las especies de vegetación secundaria, exóticas a la selva, *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis* fueron las especies con mayor potencial de colonización de la selva, ya que presentaron altos porcentajes de germinación y una menor

dependencia de los niveles de luz para germinar. Estas especies pueden germinar tanto en claros pequeños como en el bosque maduro, aun cuando en este último ambiente el porcentaje fue menor. Garwood (1986) encontró que en el bosque maduro y en claros *Pavonia schiedeana* germina de manera sincrónica y rápida, en un período de 2 a 8 semanas. Asimismo, menciona que esta es una de las nueve especies más abundantes en cinco claros jóvenes en una selva de Panamá. Por otro lado, los resultados obtenidos para *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota* sugieren una dependencia de la presencia de claros para su establecimiento en el interior de la selva. Acorde con la relación positiva entre el porcentaje de germinación y los niveles de luz directa, es muy probable que el efecto sobre la germinación sea distinto dependiendo del tamaño del claro; de tal manera que la probabilidad de invasión aumentaría con el tamaño del claro. No obstante, existe poca información al respecto (Kennedy y Swaine, 1992; Chandrashekara y Ramakrishnan, 1993).

La variación en la respuesta germinativa al interior de los sitios fue considerable, particularmente en el bosque maduro, tanto bajo dosel deciduo como perenne. Esto sugiere que existen otros factores que influyen sobre la germinación, además de los cambios en la intensidad y calidad de la luz. Garwood (1986) propone que el ataque por microorganismos en el suelo así como las condiciones a nivel de microsítio son algunos de los factores que pueden explicar la heterogeneidad espacial y temporal de la germinación, pero existe muy poca evidencia empírica que apoye estas ideas.

Las mediciones del porcentaje de luz directa obtenidas por medio de fotografías hemisféricas brindan información general sobre los niveles de dicho recurso y sus cambios en el tiempo y espacio. Para entender en detalle los mecanismos que determinan la respuesta germinativa es necesario realizar, de manera complementaria, experimentos en el laboratorio, donde sea posible controlar cada una de las variables involucradas. En particular, sería interesante explorar la respuesta germinativa en las especies que mostraron niveles de variación considerables en la germinación (e.g. *Schaueria parviflora*, *Dieffenbachia seguine* y *Rivina humilis*).

### Banco de Semillas<sup>15</sup>

La presencia de un banco de semillas persistente (*sensu* Thompson y Grime, 1979) fue más común en las especies de vegetación secundaria que en las de selva. Únicamente *Costus scaber* y *Spathiphyllum cochlearispathum*, entre las especies de selva, presentaron un banco de semillas persistente. Al parecer, los mecanismos de adquisición de una latencia secundaria son distintos dependiendo del ambiente lumínico en cuestión. En los claros los factores inductores de la latencia parecen ser las fluctuaciones de temperatura y humedad, mientras que en los sitios perennes serían los bajos niveles de luz los que limitan la germinación.

En las especies de vegetación secundaria, únicamente en *Pavonia schiedeana* no existió un banco de semillas persistente. En *Asclepias curassavica* y *Rivina humilis*, la acumulación de semillas latentes fue baja y el porcentaje de éstas después de un año fue independiente del ambiente lumínico. En el caso de *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota*, la baja o nula germinación y la presencia de semillas latentes en las tres condiciones dentro de la selva, sugieren que la luz es un factor que limita la germinación de estas especies favoreciendo la acumulación de semillas latentes y por tanto la formación de un banco de semillas.

La gran pérdida de semillas en los sitios abiertos, para todas las especies, probablemente se debió a la muerte de las semillas por desecación, dadas las condiciones de elevada temperatura y baja humedad que imperan en estos sitios. Las semillas de algunas especies primarias de selva no toleran las fluctuaciones diarias de temperatura y humedad que se presentan en los sitios abiertos (Raich y Khoon, 1990; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). En concordancia con lo anterior, en cuatro de las cinco especies de selva (*Aphelandra aurantiaca*, *Costus scaber*, *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum*) el mayor porcentaje de germinación no ocurrió en los claros, como era de esperarse dados los mayores niveles de luz en este ambiente. Durante la revisión de las semillas extraídas fue común observar algunas que estaban completamente secas tanto en sitios abiertos como en claros.

Son muy pocos los trabajos que analizan las distintas vías de pérdida de las semillas presentes en el suelo. Horvitz y Schemske (1994) encontraron niveles de depredación post-dispersión muy bajos para la hierba *Calathea ovadensis*. En esta especie las hormigas juegan un papel importante pues remueven la mayoría de las semillas antes de que sean depredadas. Por otro lado, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1990) mencionan que para el árbol pionero *Cecropia obtusifolia*, la depredación y el ataque por patógenos pueden ser las causas más importantes de muerte. Son

necesarios un mayor número de trabajos que evalúen el impacto de los distintos factores involucrados en la muerte de las semillas y su variación dentro del mosaico de regeneración.

Existen muy pocos estudios sobre la longevidad de semillas para plantas herbáceas de vegetación primaria y los valores publicados son muy variados. Al comparar los resultados obtenidos en el presente trabajo con los existentes en la literatura, se observan especies cuyas semillas presentan longevidades mayores y menores que las del presente estudio (Yadav y Tripathi, 1982; Uhl y Clark, 1983; Marks y Nwachuku, 1986; Murray, 1986; Hopkins y Graham, 1987; Horvitz y Schemske, 1994). No obstante, debido a las distintas metodologías empleadas para obtener el porcentaje de semillas latentes, así como los grupos ecológicos estudiados, es difícil establecer comparaciones.

De manera similar a lo encontrado para *Costus scaber* y *Spathiphyllum cochlearispathum*, en *Calathea ovoidensis*, especie herbácea del sotobosque, los porcentajes de semillas latentes, después de un año, fueron de 1.2, 2.2 y 14.2% en claro, bosque intermedio y bosque maduro, respectivamente (Horvitz y Schemske, 1994). Las semillas permanecen latentes hasta por tres años; al principio parecen tener una latencia innata o estacional, pues no germinan sino hasta la siguiente temporada de lluvias, después de su dispersión. Posteriormente, presentan una latencia inducida por la presencia de cobertura vegetal; esta latencia se elimina en gran medida en los claros por cambios en temperatura y humedad, más que por cambios en el cociente rojo/rojo lejano.

En el caso de las especies de malezas tropicales o de vegetación secundaria, la longevidad es corta (entre 1 y 2 años), principalmente por una alta probabilidad de germinación, o bien por muerte natural de las semillas (Marks y Nwachuku, 1986). Este comportamiento dificulta la acumulación de semillas en el suelo y por tanto la formación de un banco persistente. Los valores de vida media obtenidos para las especies de vegetación secundaria estudiadas, coinciden con esta aseveración. La única especie para la que existen datos de longevidad en la literatura es *Rivina humilis*. Vora (1989) encontró 79% de emergencia después de 5 meses de almacenamiento en bolsas de papel a 4 °C. Después de 3 años de almacenamiento ya no existió germinación. No obstante la comparación se ve limitada ya que el almacenamiento de las semillas en el presente estudio fue bajo condiciones naturales y no artificiales.

Garwood (1989) propuso una serie de estrategias del banco de semillas de acuerdo con el *status* de regeneración de las especies. Para las especies primarias propone la ausencia de un banco de semillas persistente; estas especies pueden presentar distintos tipos de bancos transitorios dependiendo de su fenología (secas o lluvias), frecuencia de dispersión (continua, anual y supranual)

y germinación (rápida, estacional, retardada y facultativa). Esta situación se observó en *Aphelandra aurantiaca*, *Dieffenbachia seguine* y *Schaueria parviflora*. No obstante, *Costus scaber* presentó un banco de semillas persistente con entre 20 y 30% de semillas latentes después de un año de enterradas. Lo anterior sugiere que dicha especie podría presentar cierta dispersión en el tiempo. Por otro lado, para el caso de malezas y especies pioneras, Garwood (1989) propone la existencia de dos grupos. El primero en el que la acumulación de semillas latentes se da a través de una latencia impuesta por la cubierta vegetal, y por tanto existe un banco de semillas persistente. Este fue el caso de *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota*. El segundo grupo está formado por las especies sin mecanismos de latencia, como *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*, en las que la producción y dispersión de las diásporas determinan las características del banco de semillas y por tanto la habilidad para colonizar sitios abiertos. El éxito en la colonización de claros en el interior de la selva puede ser el mismo para ambos tipos de especies, no así la importancia relativa de la dispersión espacial o temporal en el proceso de invasión. Es probable que estas dos estrategias contrastantes sean producto de restricciones filogenéticas (Ellison *et al.*, 1993) o que resulten de las diferencias entre los ambientes en los que dichas especies evolucionaron.

Son pocos los estudios sobre la dinámica de pérdida de semillas para especies de hierbas tropicales. En el caso de hierbas de bosque primario no existe ningún trabajo, mientras que el grupo de las malezas se encuentra mejor estudiado (Yadav y Tripathi, 1982; Marks y Nwachuku, 1986; Hopkins y Graham, 1987). En todos los casos se ha observado un decaimiento exponencial del número de semillas en el suelo, con tasas de pérdida diversas dependiendo de las especies. En el presente trabajo, seis de las nueve especies estudiadas presentaron una tasa de pérdida de semillas constante (*Aphelandra aurantiaca*, *Costus scaber*, *Schaueria parviflora*, *Spathiphyllum cochlearispathum*, *Rivina humilis* y *Scleria pterota*), mientras que en las otras tres (*Dieffenbachia seguine*, *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum*) la tasa cambia con el tiempo. Para la mayoría de las especies (7 de 10), la tasa de pérdida de semillas fue independiente de las condiciones lumínicas. Esto sugiere que las diferencias en el ambiente lumínico generadas por la apertura de un claro o la caída de las hojas, no juegan un papel importante en la dinámica temporal del banco de semillas, pero sí en el destino de las mismas, como se mencionó anteriormente. Las posibles explicaciones para los casos en los que el efecto del ambiente lumínico, sobre la tasa de pérdida de semillas, fue significativo varían dependiendo de la especie en cuestión. En el caso de *Costus scaber* es probable que los cambios en temperatura y humedad en los claros hayan sido más importantes en la inhibición o el retraso de la germinación. En los sitios perennes, el factor importante podría ser la

presencia de una cubierta vegetal, la cual modifica la intensidad y calidad de la luz, así como el microclima. Para *Spathiphyllum cochlearispathum*, tanto la tasa de pérdida de semillas como la de germinación fueron menores en el bosque perenne y por tanto existió cierta acumulación de semillas en el suelo. Lo que sugiere que en esta especie los bajos niveles de luz presentes en los sitios con dosel perenne son el principal factor limitante. En *Asclepias curassavica*, los sitios del interior del bosque mostraron una mayor acumulación de semillas que en el ambiente abierto. Esta respuesta se debió a un mayor porcentaje de germinación en este último ambiente. Nuevamente, la luz parece ser el factor limitante de la germinación.

Con base en las estimaciones de la vida media de las semillas, para las especies estudiadas, y tomando en cuenta que en la selva de Los Tuxtlas la tasa de recambio del dosel (tiempo promedio entre la apertura de dos claros en un mismo punto) es de 62 años, con un intervalo de variación entre 25 y 300 años (Martínez-Ramos *et al.*, 1988; Bongers *et al.*, 1988); es poco probable que el banco de semillas represente la vía de colonización de los claros. Esto sugiere que la lluvia de semillas puede ser más importante en el proceso de colonización para dichas especies. No obstante, para evaluar de manera formal la importancia relativa del banco o la lluvia de semillas en los procesos de colonización, establecimiento y mantenimiento de las poblaciones, bajo distintos escenarios de perturbación, es necesario desarrollar modelos demográficos que integren las distintas fases del ciclo de vida con la dinámica de apertura de parches (Horvitz y Schemske, 1986 y 1995; Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Álvarez-Buylla, 1994; Valverde, 1995; Valverde y Silvertown, 1995).

## CONCLUSIONES

En las herbáceas de selva cambios considerables (*ca.* 10 a 20 veces) en los niveles de luz tuvieron un efecto inhibitorio sobre la germinación. Cambios más finos, como los observados entre claros y bosque maduro, no modificaron la probabilidad de germinación. Lo anterior sugiere que en estas especies existe una pobre diferenciación de la respuesta germinativa con respecto a la luz y que inclusive un aumento en los niveles de luz (por encima de cierto umbral), y los consecuentes cambios en otras variables (*e.g.*, temperatura, humedad), disminuyen el porcentaje de germinación.

Los bajos porcentajes de germinación encontrados en los sitios abiertos, para las hierbas de selva, sugieren que el acelerado desmonte de la selva tendrá consecuencias importantes sobre la riqueza y diversidad de las especies herbáceas en la región.

Los bajos porcentajes de germinación encontrados en los sitios abiertos, para las hierbas de selva, sugieren que el acelerado desmonte de la selva tendrá consecuencias importantes sobre la riqueza y diversidad de las especies herbáceas en la región.

De acuerdo con las características germinativas de las especies de vegetación secundaria, *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis* fueron las especies con el mayor potencial de colonización de la selva, ya que presentaron altos porcentajes de germinación tanto en claros como en sitios de bosque maduro. Por otro lado, el potencial colonizador de *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota* es muy bajo ya que su establecimiento en el interior de la selva depende de la presencia de claros, especialmente de claros grandes ( $\geq 300 \text{ m}^2$ ).

La presencia de un banco de semillas persistente fue más común en las especies de vegetación secundaria. Únicamente en *Pavonia schiedeana* no existió un banco de semillas persistente y en *Rivina humilis* el número de semillas viables después de un año fue bajo (3%) y restringido al bosque maduro con dosel perenne. En *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota*, la baja o nula germinación y la presencia de semillas latentes tanto en claros como en el bosque maduro sugieren que la luz es el principal factor limitante de la germinación, favoreciendo la acumulación de semillas latentes y por tanto la formación de un banco de semillas. De las cinco especies de selva, sólo en dos se observó la presencia de un banco de semillas persistente. La posibilidad de dispersarse en el tiempo fue mayor en *Costus scaber* que en *Spathiphyllum cochlearispathum*.

El tiempo promedio entre la apertura de dos claros en un mismo punto en la selva de Los Tuxtlas oscila entre 25 y 300 años. En las especies estudiadas, el tiempo estimado para que el número inicial de semillas presentes en el suelo se reduzca a la mitad, varió entre uno y siete meses. Esto sugiere que es poco probable que el banco de semillas represente la vía de colonización de los claros, por lo que la lluvia de semillas puede ser más importante en el proceso de invasión de la selva para las especies estudiadas.

REFERENCIAS

- Aitkin, M., D. Anderson, B. Francis y J. Hinde. 1989. *Statistical Modeling in GLIM*. Clarendon Press, Londres.
- Álvarez-Buylla, E. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *American Naturalist* 143:155-191.
- Álvarez-Buylla, E. y M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84:314-325.
- Ashton, P. S. 1978. Crown characteristics of tropical trees. En: Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmermann (Eds.). *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Londres, pp 571-615.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. En: Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (Eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. W. Junk, Dordrecht, pp 113-128.
- Bishop, Y.M., S.E. Feinberg y P. W. Holland. 1975. *Discrete Multivariate Analysis: Theory and Practice*. MIT Press, Cambridge.
- Bongers, F. J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74:55-80.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. En: Pickett, S. T. A. y P. S. White. (Eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, San Diego, pp 53-69.
- Chandrashekhara, U. M. y P. S. Ramakrishnan. 1993. Germinable soil seed bank dynamics during the gap phase of a humid tropical forest in the Western Ghats of Kerala, India. *Journal of Tropical Ecology* 9:455-467
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Crawley, M. 1993. *Glim for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12:47-55.
- Denslow, J. S. y A. E. Gómez-Díaz. 1990. Seed rain to treefall gaps in a neotropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20:642-648.
- Dirzo, R. y M. C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast Mexico. *Conservation Biology* 6:84-90.
- Ellison, A. M., J. S. Denslow, B. A. Loiselle y D. Brenés. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74:1733-1749.
- Fenner, M. 1992. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A.B. International, Londres.
- Fetcher, N., S.F. Oberbauer, R.B. Strain y R. Gilbert. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometeorology* 29:145-155.

- Garwood, N. C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- Garwood, N. C. 1986. Constraints on the timing of seed germination in a tropical forest. En: Estrada, A. y T. Flemming (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W Junk, Dordrecht, pp 34-54.
- Garwood, N. C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. En: Leck, M. A., V. Th. Parker y R. L. Simpson (Eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, pp 149-209.
- GLIM v 3.1. Glim Coordinator. 1985. *Numerical Algorithms Group*, Oxford.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley, Chichester.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.
- Guevara y Gómez-Pompa, 1972. Seeds from surface soil in a tropical region of Veracruz, México. *Journal of the Arnold Arboretum* 53:312-335.
- Hall, J. B. y M. D. Swaine. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* 12:256-263.
- Harper J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12: 23.30.
- Hopkins, M. S. y A. W. Graham. 1987. The viability of seeds of a rainforest species after experimental soil burials under tropical wet lowland forest in north-eastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 12:97-108.
- Horvitz, C.C. y D. W. Schemske. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. En: Estrada, A. y T. H. Flemming (Eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W Junk, Dordrecht, pp 169-186.
- Horvitz, C.C. y D. W. Schemske. 1994. Effects of dispersers, gaps and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* 75:1949-1958.
- Horvitz, C.C. y D. W. Schemske. 1995. Spatio temporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65:155-192.
- Janzen, D. H. 1983. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* 41:402-410.
- Kennedy, D. N. y M. D. Swaine. 1992. Germination and growth of colonizing species in artificial gaps of different sizes in dipterocarp rain forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. B 335:357-366.
- Lebrón, M. L. 1979. An autoecological study of *Palicourea riparia* Benthham as related to rain forest disturbance in Puerto Rico. *Oecologia* 42:31-46.
- Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (Eds.). 1989. *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego.
- Lugo, A. E. 1988. Estimating reductions in diversity of tropical forest species. En: E. O. Wilson y F. M. Peters (Eds.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D. C.

- Marks, M. K. y A. C. Nwachuku. 1986. Seed-bank characteristics in a group of tropical weeds. *Weed Research* 26:151-157.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Alhambra, México, D.F, pp 191-239.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. En: Estrada, A. T. Flemming (Eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk, Dordrecht, pp 333-346.
- Martínez-Ramos, M., E. Álvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76:1-17.
- McCullagh, P. y J.A. Nelder. 1983. *Generalized Linear Models*. Chapman y Hall. Londres.
- Moore, R. P. 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. En: Heydecker, W. (Ed.). *Seed Ecology*. Proceedings of the 19th Easter School in Agricultural Science, University of Nottingham, (1972). Butterworths, Londres. pp:347-366.
- Myers, N. 1988. Tropical forest and their species. Going, going .....? En: E. O. Wilson y F. M. Peters (Eds.). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington, D. C.
- Murray, K. G. 1986. Consequences of seed dispersal for gap-dependent plants: relationships between seed shadows, germination requirements, and forest dynamic processes. En: Estrada, A. y T. H. Flemming (Eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk, Dordrecht, pp 191-198.
- Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes. 1989. Light effect on seed germination in *Piper* L. *Acta Oecologica Oecol. Plant.* 10:123-146.
- Parker, V. T., R. L. Simpson y M. L. Allesio. 1989. Pattern and process in the dynamics of seed banks. Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (Eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, pp 367-384.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, San Diego.
- Putz, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64:1069-1074.
- Putz, F. E. y B. Appanah. 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica* 19:326-339.
- Raich, J. W. y G. W. Khoon. 1990. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest. *Journal of Tropical Ecology* 6:203-217.
- Salmerón, R. 1984. Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Simpson, R. L., M. A. Leck y T. V. Parker. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. En: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (Eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, pp 54-66.

- Smith, A. P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical* 35 :111-118.
- Sokal, R. R. y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3a. Edición. W. H. Freeman, Nueva York.
- Soto, A. 1992. *Patrones espaciales y temporales de la lluvia de semillas de grupos de árboles en una selva húmeda de México*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- Thompson, K. y J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67:893-921.
- Torquebiau, E. F. 1988. Photosynthetically active environment, patch dynamics and architecture in a tropical rain forest in Sumatra. *Australian Journal of Plant Physiology*. 15: 383-394.
- Uhl, C. y K. Clark. 1983. Seed ecology of selected Amazon basin sucesional species. *Botanical Gazette* 144:419-425.
- Valverde, T. 1995. *Metapopulation dynamics of Primula vulgaris*. Tesis de Doctorado, The Open University, Milton Keynes.
- Valverde, T. y J. Silvertown. 1995. Spatial variation in the seed ecology of a woodland herb (*Primula vulgaris*) in relation to light environment. *Functional Ecology* 9:942-950.
- 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., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (Eds.). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Dr. W. Junk, Dordrecht, pp 37-51.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69-87.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco Segovia. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. En: Caldwell, M.N. y R.W. Pearcy (Eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity in Plants. Ecophysiological Processes Above and Below Ground*. Academic Press, San Diego, pp 209-236.
- Vora, R. S. 1989. Seed germination characteristics of selected native plants of the lower Rio Grande Valley, Texas. *Journal of Range Management* 42:36-40.
- Vitousek, P. M. y J. S. Denslow. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical forest. *Journal of Ecology* 74:1167-1178.
- Yadav, A. S. y R. S. Tripathi. 1982. A study on seed population dynamics of three weedy species of *Eupatorium*. *Weed Research* 22:69-76.
- Young, K. R., J. J. Ewel y B. J. Brown. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* 71:157-173.

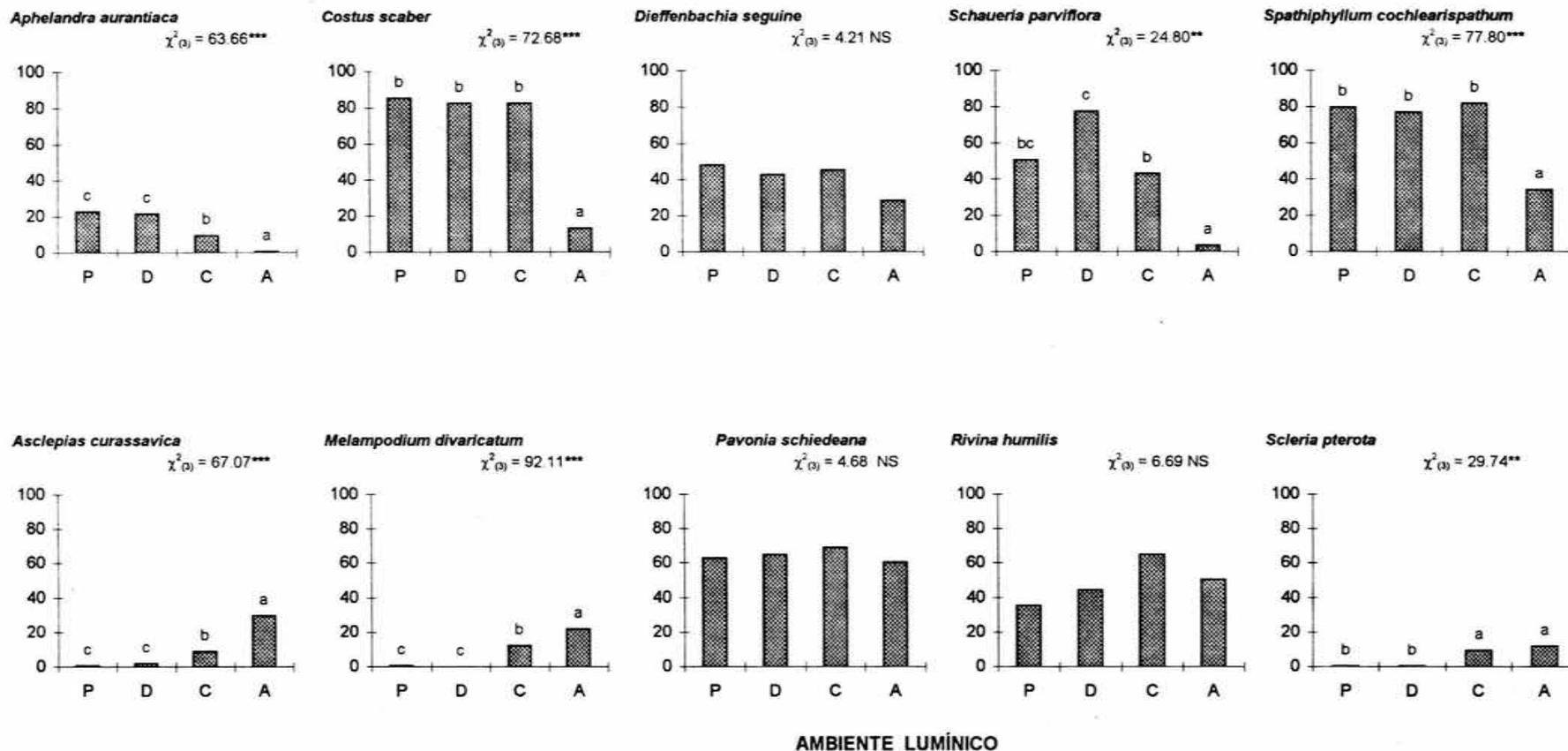


Figura 1 Porcentajes de germinación para los diferentes ambientes lumínicos: Perenne (P), Deciduo (D), Claro (C) y abierto (A), para las 10 especies de hierbas estudiadas, en la selva de Los Tuxtlas, Ver. El primer grupo representa las especies de selva, el segundo las especies de vegetación secundaria. El número total de semillas por condición fue 495 para *Spathiphyllum cochlearispathum*, *Asclepias curassavica*, *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis* y 300 para las especies restantes. El valor del estadístico  $\chi^2$  se muestra en el extremo superior de las gráficas. NS = no significativo, \*\* p = 0.001 \*\*\* p = 0.0001. Las barras señaladas con la misma letra no mostraron diferencias significativas en la prueba de comparación múltiple *a posteriori*.

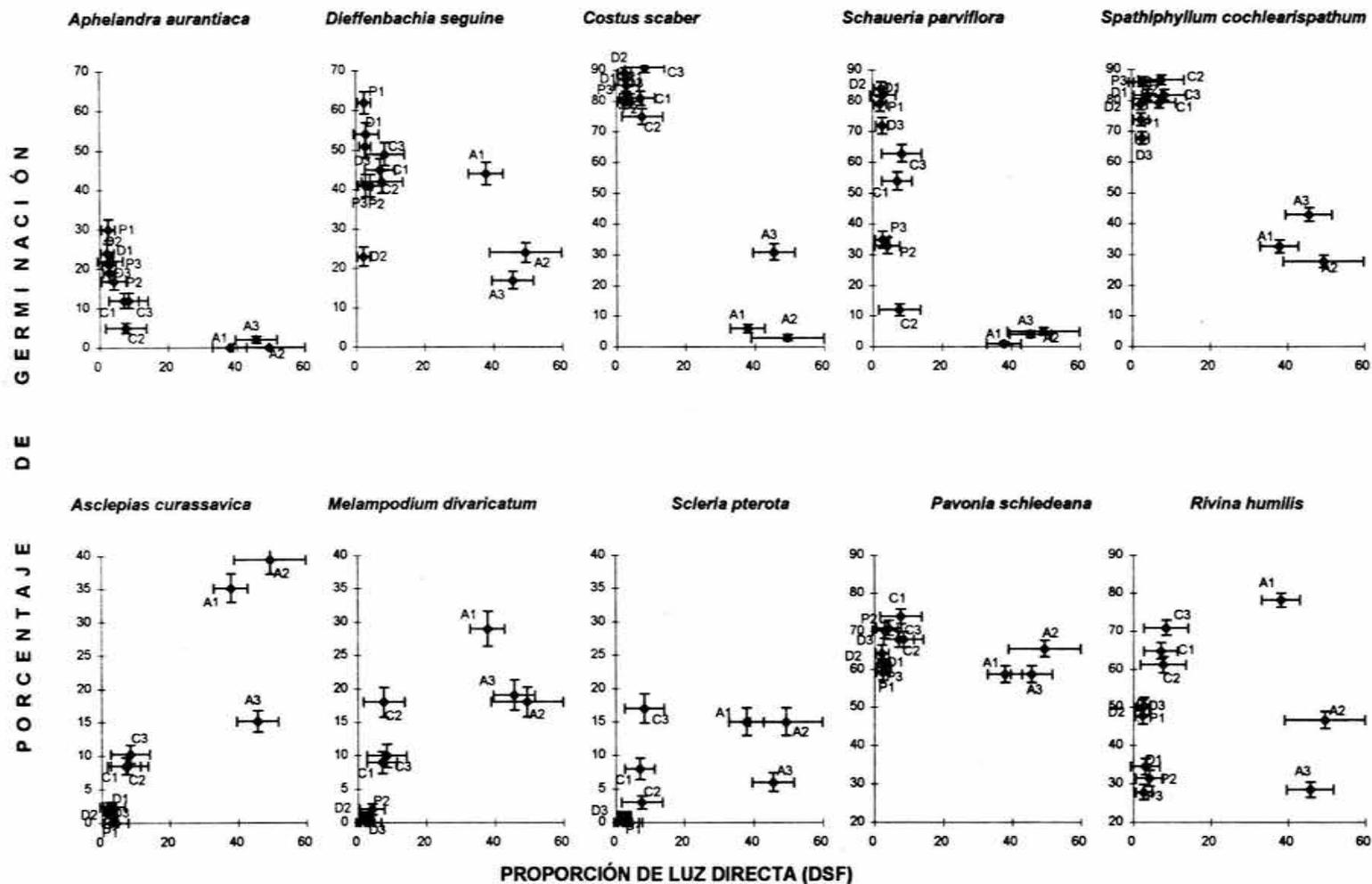


Figura 2. Relación entre el porcentaje de germinación y el porcentaje de luz directa (DSF) en los sitios experimentales. El valor del porcentaje de germinación proviene del total de semillas sembradas en cada sitio. En el caso del DSF se muestran los valores promedio de cada sitio (N = 33), en ambos casos las líneas indican  $\pm 1$  desviación estándar. A = Abierto, C = Claro, D = Deciduo y P = Perenne. Nótese el cambio de escala en el eje de las ordenadas.

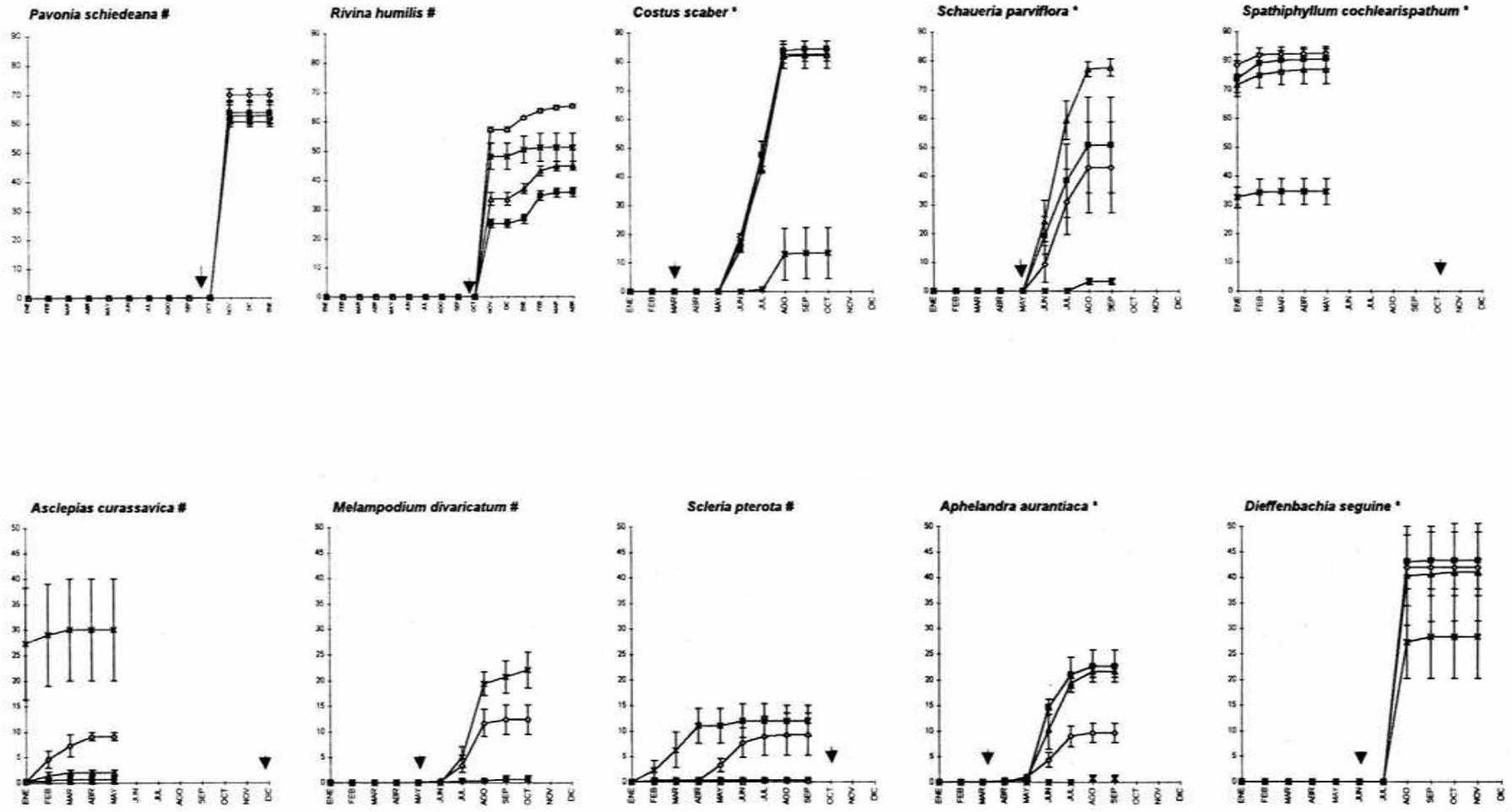


Figura 3. Curvas de germinación acumulada para los cuatro ambientes luminicos. La flecha indica el mes de la siembra en 1992, los meses se refieren a años distintos (1992 y 1993).

Se muestra el valor promedio por condición luminica (n = 3)  $\pm$  dos veces el error estándar. Nótese las diferencias en la escala del eje de las ordenadas.

\* = Especies de selva, # = especies de vegetación secundaria.  $\circ$  = CLARO  $\blacksquare$  = PERENNE  $\triangle$  = DECIDUO  $\bullet$  = ABIERTO

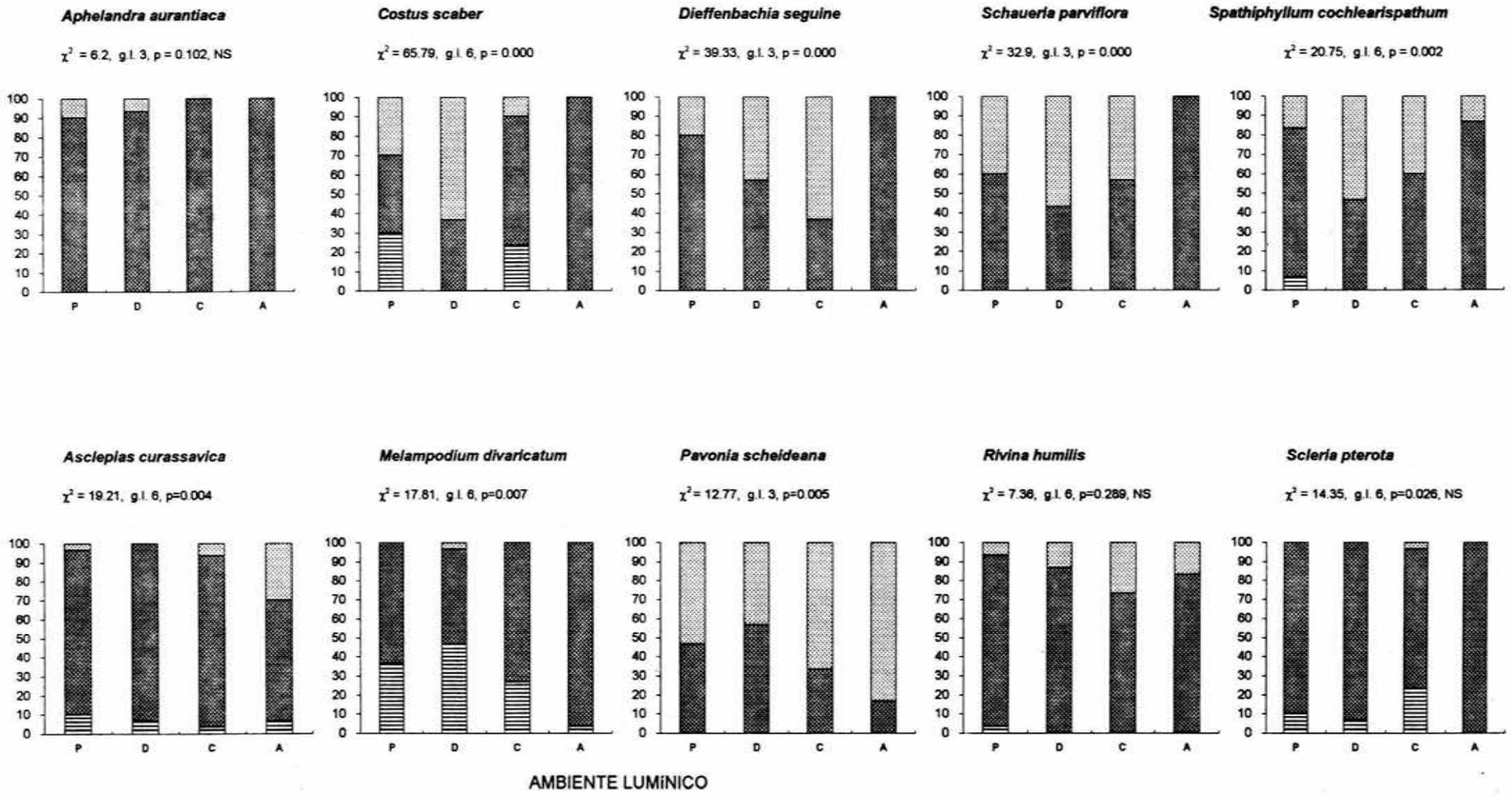


Figura 4 Destino de las semillas, después de un año de enterradas, para las diez especies herbáceas estudiadas, en las cuatro condiciones lumínicas. P = perenne, D = decíduo, C = claro y A = abierto. Las cinco especies superiores son representantes del sotobosque en la selva, las cinco especies inferiores son representativas de la vegetación secundaria. El número inicial en todos los casos fue de 30 semillas. Encima de la gráfica se muestra el valor de  $\chi^2$ , los grados de libertad (g.l.) y la probabilidad (p). NS = no significativo.

## CAPÍTULO III

### PATRONES DE SOBREVIVENCIA

#### INTRODUCCIÓN

El proceso de mortalidad opera diferencialmente a través del ciclo de vida de los organismos. La importancia de la mortalidad sobre la dinámica de una población depende, en gran medida, de la fase del ciclo de vida en la que ésta se dé (Harper, 1977). En particular, se sabe que para las plantas herbáceas perennes del sotobosque (principalmente de bosques templados), la mortalidad es mayor en las primeras etapas del ciclo de vida (Bierzychudek, 1982; Kawano, 1985; Horvitz y Schemske, 1995). En especies herbáceas iteróparas, la sobrevivencia y el crecimiento son componentes demográficos más importantes que la fecundidad para el crecimiento poblacional (Silvertown *et al.*, 1993). Asimismo, en este tipo de herbáceas, el éxito en el reclutamiento de plántulas es demográficamente más importante que en otras formas de vida, como arbustos y árboles (Silvertown *et al.*, 1993; Horvitz y Schemske, 1995). En ambientes heterogéneos, la abundancia y distribución de los individuos de distintas especies reflejan, en parte, la disponibilidad de “sitios seguros” (“safe sites” *sensu* Harper, 1977) en los que existen las condiciones para el establecimiento de las plántulas (Ustin *et al.*, 1984). La regeneración exitosa de una población depende en gran medida del número de plántulas y de su sobrevivencia. Una alta producción de propágulos *per se* no garantiza un reclutamiento exitoso si la probabilidad de sobrevivencia es baja (Huston, 1994).

Son muy pocos los estudios que se han hecho para hierbas de bosques tropicales perennifolios. Entre los factores de mortalidad más frecuentes están la caída y acumulación de hojarasca, la caída de ramas y de árboles, así como el ataque por patógenos o por herbívoros, ya sean insectos o vertebrados (ver Martínez-Ramos, 1991 para una revisión). Asimismo, un bajo suministro de recursos lumínicos y de agua (en los períodos de sequía) aumenta la probabilidad de muerte de las plantas que habitan el sotobosque (Mulkey *et al.*, 1991, 1993). Por otro lado, se ha demostrado experimentalmente que el ataque del follaje por herbívoros y patógenos y los bajos niveles de luz actúan de manera sinérgica disminuyendo la probabilidad de sobrevivencia de plántulas de árboles (Augspurger, 1983, 1984; Dirzo, 1984).

La sobrevivencia de las plantas en el sotobosque requiere de mecanismos que maximicen la captura y uso de la luz para realizar la fotosíntesis, y que al mismo tiempo minimicen las pérdidas de

energía y carbón vía la respiración (Björkman, 1981). Las plantas en el sotobosque de las selvas deben ser capaces de obtener un balance de carbono positivo bajo intensidades lumínicas de aproximadamente el 1% de la luz que llega al dosel. De igual manera, deben ser capaces de aprovechar los incrementos temporales en la intensidad lumínica, provocados ya sea por la caída de hojas en árboles del dosel, por la apertura de un claro, o bien, por la presencia de pequeños huecos en el dosel por los que se filtran haces de luz directa ("sunflecks;" Chazdon, 1988; Crawford, 1989).

Chazdon (1988) propone que para las plantas que crecen en el sotobosque de selvas húmedas, la escala de variación temporal en los niveles de radiación que afecta el establecimiento y la sobrevivencia es aquella que se da en semanas, meses o años. El efecto se expresa a través de cambios en la capacidad fotosintética, cambios en la actividad bioquímica, el crecimiento y la morfología de las hojas, así como en la asignación de biomasa a diferentes estructuras. Smith (1987) menciona que la variación espacial en los niveles de luz y la variación temporal en la disponibilidad de agua, pueden seleccionar una diversidad de atributos fisiológicos en las plantas del sotobosque. Asimismo, sugiere que la capacidad de las plantas para sobrevivir en el sotobosque depende del punto de compensación lumínica de la fotosíntesis con respecto al tamaño de la planta en el momento del cierre del dosel. De esta forma, un punto de compensación bajo permite a la planta continuar su crecimiento en condiciones de baja luminosidad.

Chazdon (1988) observó, en una selva húmeda de Costa Rica, que la ganancia neta de carbono fue positiva bajo la mayoría de las condiciones del sotobosque, aun en ausencia de haces de luz directa. Sin embargo, la contribución de estos haces de luz directa a la ganancia neta de carbono resultó considerable (entre 32 y 60% del total). La capacidad de las plantas para utilizar de manera eficiente los haces de luz directa parece ser tan importante para la ganancia de carbono a largo plazo, como la capacidad para mantener un balance de carbono positivo bajo luz difusa (Chazdon, 1988). La mayoría de estas plantas del sotobosque son perennes, por lo que no es tan importante el tiempo que las hojas se mantengan por arriba o por debajo del punto de compensación (balance neto entre la fotosíntesis y la respiración), sino más bien, el balance neto de energía en el año a nivel de toda la planta. De esta manera, si la tasa de respiración no es alta incluso períodos cortos de fotosíntesis activa, que pueden llevarse a cabo en momentos de alta intensidad lumínica, pueden ser suficientes para obtener la energía necesaria para mantener a la planta a lo largo del año (Grime, 1966; Chazdon, 1988; Crawford, 1989).

No existe ninguna evidencia que sugiera que la capacidad que presentan las plantas del sotobosque para utilizar de manera eficiente los haces de luz directa les confiera restricciones para el

uso de bajas intensidades de luz difusa (Chazdon, 1986, 1988). Sin embargo, existen evidencias que indican que los puntos de saturación lumínica altos, generalmente están asociados con los puntos de compensación altos, siendo ambas características fisiológicas típicas de especies que se desarrollan en sitios abiertos (Bazzaz y Pickett, 1980). Esto significa que una planta capaz de explotar eficientemente altos niveles de luz, será una planta pobremente adaptada para persistir en condiciones de baja luminosidad.

Generalmente los cambios en el ambiente lumínico vienen acompañados por cambios en otras variables ambientales, tales como temperatura del suelo y del aire, contenido de agua en el suelo y humedad relativa, por lo que la capacidad de respuesta que presentan las plantas del sotobosque a los cambios en el ambiente lumínico, depende también de su comportamiento frente a estas otras variables ambientales. Por ello, es difícil distinguir si las respuestas fotosintéticas observadas en plantas de sol y de sombra son adaptaciones a los cambios en los niveles de luz, a los cambios en otras variables ambientales o al efecto sinérgico de ambos (Givinish, 1988; Lee *et al.*, 1997). Por ejemplo, las especies altamente tolerantes a la sombra son muy sensibles a cambios en la cantidad de agua y pueden verse fuertemente afectadas por sequías ocasionales o estacionales (Smith, 1987; Mulkey *et al.*, 1991, 1993). En estas plantas los períodos de alta intensidad lumínica pueden incluso producir fotoinhibición de la fotosíntesis, debido al fenómeno de la foto-oxidación (Crawford 1989). Chazdon (1986) encontró que en palmas del sotobosque, la fotosíntesis puede ser inhibida bajo condiciones en las que el flujo fotónico diario total excede los  $5 \text{ mol m}^{-2}$ . Es común medir este valor de radiación lumínica en el centro de claros menores a  $200 \text{ m}^2$  y en el centro y borde de claros grandes ( $400 \text{ m}^2$ ; Chazdon, 1986). De igual manera, los cambios de temperatura observados en los claros, especialmente las temperaturas alcanzadas al mediodía (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994; L. M. Calvo-Irabién datos no publ.), pueden provocar aumentos en la temperatura de las hojas y el cierre de estomas, y por tanto ganancias de carbono bajas. Ustin *et al.* (1984) sugieren que existe un cierto nivel mínimo de luz que permite la sobrevivencia, el mantenimiento y el crecimiento de las plantas del sotobosque mientras que en el otro extremo, los altos niveles de luz pueden poner en riesgo la sobrevivencia de las mismas.

Debido al proceso de deforestación, actualmente las selvas se encuentran rodeadas de vegetación secundaria. Como producto de esta situación se encuentra un número considerable de semillas de hierbas y pastos de vegetación secundaria en el suelo del interior del bosque (Guevara y Gómez-Pompa, 1972; Ashton, 1978; Hall y Swaine, 1980; Putz, 1983; Salmerón, 1984; Putz y Appanah, 1987; Soto, 1992) Lo que sugiere que existe un flujo continuo de semillas de especies

herbáceas de vegetación secundaria al interior de la selva (ver Capítulo II). Sin embargo, no existe información acerca de la posibilidad de establecimiento de dichas especies en el interior de la selva, proceso en el cual los niveles de luz en el sotobosque, así como su variación espacial y temporal, podrían ser determinantes. El ambiente lumínico ha sido reconocido como un factor importante en el reemplazo de especies, especialmente durante la sucesión dentro del bosque. El grado de tolerancia a la sombra, el arreglo del follaje y las ramas son importantes en la determinación de la secuencia sucesional en bosques deciduos (Bazzaz, 1979). Bazzaz y Picket (1980) proponen una serie de características contrastantes entre las especies típicas de fases tempranas y tardías de la sucesión. Las primeras presentan mayor intensidad de saturación de luz, mayor punto de compensación, mayor tasa fotosintética, mayor respiración y mayor transpiración; así como un mayor potencial de aclimatación, un mayor ámbito de respuestas fisiológicas y mayor flexibilidad en la distribución de la biomasa (Strauss-Debenedetti y Bazzaz, 1991; Chazdon, 1992). Sin embargo, existen estudios que no muestran una correlación entre la capacidad de aclimatación a cambios de luz y el estatus sucesional de las plantas (Percy, 1987; Field, 1988; Lee *et al.*, 1997).

La plántulas de árboles permanecen en el sotobosque de la selva por un período de tiempo relativamente corto, ya que al crecer éstas ocupan estratos superiores del dosel, y por tanto, se enfrentan a condiciones de luz menos limitantes. Por lo contrario, las hierbas del sotobosque completan su ciclo de vida en este ambiente, por lo que la baja intensidad lumínica afecta todas las fases de su desarrollo (germinación, sobrevivencia, crecimiento y reproducción). Es de esperar que los diferentes ambientes lumínicos encontrados en el sotobosque de selvas húmedas afecten la probabilidad de sobrevivencia de las hierbas y por tanto los patrones de abundancia y distribución de las mismas. En la selva de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT), cerca del 95% de la superficie está compuesta por bosque maduro (más de 30 años sin la apertura de un claro; Martínez-Ramos *et al.*, 1988). Por lo que es interesante estudiar la respuesta de la sobrevivencia de las hierbas a la heterogeneidad lumínica, tanto espacial como temporal, bajo este tipo de dosel. Por otro lado, la apertura de un hueco en el dosel, por la caída de uno o más árboles, trae consigo un aumento en los niveles de luz, así como cambios en otras variables físicas y bióticas (Fetcher *et al.*, 1985; Vitousek y Denslow, 1986; Vázquez-Yanes *et al.*, 1990; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994). De tal manera que, aun cuando este tipo de dosel ocupa únicamente el 2% de la superficie de la selva en Los Tuxtlas, es también importante estudiar la respuesta de la sobrevivencia de las hierbas en este ambiente lumínico. Esto permite comparar qué tan diferente es la respuesta de la sobrevivencia de las hierbas del sotobosque a la heterogeneidad lumínica en el mosaico de la selva.

Asimismo, nos permite entender el papel del ambiente lumínico como un factor limitante en la colonización de la selva por especies de vegetación secundaria.

La dinámica de una comunidad vegetal puede interpretarse en términos de la dinámica poblacional de sus especies constitutivas. En un ambiente heterogéneo tanto temporal como espacialmente, una mezcla de factores regulatorios denso dependientes e independientes pueden determinar la organización y la dinámica de la comunidad (Fowler, 1988). Por lo que la composición y estructura de una comunidad depende, en gran medida, de los cambios relativos que diferentes factores ambientales e interacciones bióticas producen sobre las tasas de natalidad y mortalidad de cada especie (Martínez-Ramos, 1991). De esa manera, los niveles de luz encontrados en el sotobosque de la selva podrían ser uno de los factores limitantes en el establecimiento de las especies herbáceas terrestres, y consecuentemente determinantes de la riqueza y diversidad de éstas en el sotobosque de selvas húmedas. Por lo tanto, el estudio de la sobrevivencia de las plántulas de un conjunto de hierbas bajo ambientes heterogéneos nos ayuda a entender los patrones de abundancia y distribución de esta forma de crecimiento.

## OBJETIVOS

En el presente capítulo se describe y compara la sobrevivencia en cohortes de plántulas de diez especies herbáceas, representantes del sotobosque de la selva y de la vegetación secundaria circundante, bajo cuatro ambientes lumínicos: (i) sitios abiertos por el desmonte de la selva; (ii) claros provocados por la caída de uno o varios árboles, y sitios de bosque maduro bajo árboles (iii) deciduos o (iv) perennes en el dosel. En particular, se responden las siguientes preguntas:

¿Cuál es el efecto de los diferentes ambientes lumínicos sobre la sobrevivencia de las plántulas en las diez especies estudiadas? ¿Es mayor la sobrevivencia en los ambientes con mayor luz?

¿El efecto limitante del ambiente lumínico sobre la sobrevivencia es mayor para las especies herbáceas de vegetación secundaria?

¿Es la luz un factor que limita la sobrevivencia y por tanto el número de especies herbáceas, su abundancia y su distribución dentro de la selva?

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Sobrevivencia anual*

El estudio de la sobrevivencia se realizó mediante el seguimiento de cohortes experimentales de plántulas de las diez especies herbáceas estudiadas, en las cuatro condiciones lumínicas elegidas (ver Introducción General). La metodología descrita a continuación se aplicó de igual manera para cada una de las diez especies de estudio. De hecho, dado que se siguió la fenología particular de cada especie, lo único que difirió fueron las fechas de los censos. En cada uno de los 12 sitios experimentales (tres para cada condición lumínica), una vez que en las bolsas de plástico usadas como recipientes de las semillas (ver Capítulo II) se observó un aumento menor o igual al 1% entre la germinación presente y la del mes anterior, se iniciaron los censos de sobrevivencia con las plántulas emergidas de dichas semillas. Con la finalidad de contar con un número inicial aproximado de 100 plántulas por ambiente lumínico (33, 33 y 34 por sitio), se revisaron las bolsas de plástico dejando una plántula por bolsa. Cuando se encontraba más de una plántula por bolsa, las restantes se eliminaban o bien se transplantaban a otras bolsas. Esto permitió que todas (o el mayor número de) las bolsas contaran con un individuo. Dados los bajos porcentajes de germinación de algunas especies, no fue posible acumular 100 plántulas iniciales, en estas especies el número inicial de individuos osciló entre 2 y 75 dependiendo del ambiente lumínico y de la especie. En todas las especies estudiadas la germinación de las semillas, que dieron origen a las plántulas experimentales, ocurrió de manera simultánea entre ambientes lumínicos (ver Capítulo II). Por esto, se consideró que dichas plántulas formaban parte de una sola cohorte. Aproximadamente cada mes se realizaron censos de estas plántulas, registrando la desaparición o muerte de cada individuo. En los casos en los que fue posible, y con base en las observaciones de campo, se asoció algún factor físico o biótico con la muerte de las plántulas experimentales.

El efecto del ambiente lumínico sobre el porcentaje de individuos sobrevivientes, después de un año de iniciado el experimento, se evaluó utilizando análisis de independencia del tipo logit (Bishop *et al.*, 1975; Mc Cullagh y Nelder, 1983; Aitkin *et al.* 1989), para cada una de las especies. En todos los casos se usó el estadístico  $G$ , y las tablas de  $\chi^2$  para evaluar el nivel de significancia de la devianza. En caso de ser éste significativo se realizaron comparaciones múltiples *a posteriori* utilizando pruebas de  $t$  y el ajuste de Bonferroni para el nivel de confianza correspondiente ( $n = 4$ ,  $\alpha = 0.0125$ ; Sokal y Rohlf, 1995). Para realizar dichas pruebas se utilizó el programa estadístico GLIM v. 3.1.

Asimismo, se realizó una evaluación de la relación entre la proporción de individuos sobrevivientes después de un año y el promedio de la proporción de luz directa recibida en cada uno de los sitios experimentales durante un año. Este promedio se estimó con base en las 33 ó 34 fotografías hemisféricas tomadas en cada sitio experimental (ver Capítulo I). Dicha relación funcional se analizó por medio de regresiones logísticas (Crawley, 1993; Sokal y Rohlf, 1995) para cada especie. Para lo anterior, se transformó la proporción de individuos sobrevivientes después de un año = (p), a logits, es decir,  $(\ln p/q)$ , con  $q = 1 - p$ ; lo cual lineariza la función logística y permite realizar regresiones lineales con respecto a la variable independiente (Mc Cullagh y Nelder, 1983; Aitkin *et al.* 1989; Crawley, 1993). Los modelos de regresión logística se realizaron utilizando el paquete estadístico GLIM v. 3.1, declarando un error tipo binomial y una función de ligamiento logit. En todos los casos, se corrigió la sobredispersión de los datos. Posteriormente, el ajuste del modelo (“devianza”) se evaluó con el estadístico  $\chi^2$  (Crawley, 1993). Al igual que en el capítulo anterior, el análisis de regresión se realizó dos veces: la primera, incluyendo los sitios abiertos ( $n = 12$ ) y la segunda solamente los sitios dentro del bosque ( $n = 9$ ). Para algunas especies se excluyeron del análisis aquellos sitios en los que por los bajos o nulos porcentajes de germinación, el número inicial de plántulas fue menor de tres; por tanto, el número de puntos en la regresión cambia entre especies. En el caso de *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota*, dado que únicamente existieron plántulas experimentales en los claros, la regresión al interior del bosque no se calculó.

### *Curvas de supervivencia*

El análisis de la supervivencia en el tiempo se realizó utilizando modelos de análisis del tiempo al fracaso (“failure-time analysis;” Muenchow, 1986; Pyke y Thompson, 1986; Fox, 1993). Este tipo de análisis permite comparar la dinámica de la proporción de individuos sobrevivientes con respecto al tiempo. Además, permite utilizar conjuntos de datos que no presentan una distribución normal, así como la inclusión en el análisis de aquellos individuos que aún se encuentran vivos al término del experimento (a los cuales se les denomina “censored”). Se utilizó un modelo de regresión del tipo acelerado, en el cual la(s) covariable(s), en este caso el ambiente lumínico, aceleran o retrasan el tiempo a la muerte (Fox, 1993). Para dicho análisis de regresión se eligió una distribución de supervivencia de tipo Weibull, la cual es muy común en la descripción de datos de supervivencia (Pinder *et al.*, 1978; Fox, 1993). Asimismo, de la comparación de las gráficas de cuantiles y

residuales para distintas distribuciones (exponencial, weibull, log-normal y log-logística; Fox, 1993), la distribución de Weibull resultó ser la que describía de mejor manera los datos obtenidos. En este análisis de regresión el modelo ajustado fue:

$$\log T = m + b'Z + sW$$

donde: T = variable aleatoria del tiempo al fracaso

b = coeficiente de la regresión

Z = vector de covariables

s = parámetro de escala que ajusta el modelo con el error adecuado para la distribución elegida (en este caso, Weibull)

W = término de error (media = 0 y distribución Weibull).

Para evaluar la significancia del ajuste se utilizó un cociente de máxima verosimilitud (“likelihood ratio”; Statview, v.4.5, Survival Analysis Module). De dicho modelo se estimó el valor del coeficiente para cada nivel del tratamiento ambiente lumínico, así como el parámetro de escala y sus correspondientes errores estándar. Una vez obtenidos éstos, si el efecto del ambiente lumínico resultó estadísticamente significativo, los coeficientes de cada curva se compararon por medio de pruebas de comparación múltiple *a posteriori* ( $\chi^2$  de Wald; Fox, 1993; Statview v.4.5) para definir cuáles curvas de sobrevivencia difirieron entre ambientes lumínicos dentro de una misma especie.

### *Causas de muerte*

Se realizó una prueba de independencia de la causa de muerte con respecto al ambiente lumínico dentro del bosque, utilizando dos categorías: muerte por acumulación de hojarasca o muerte por otras causas. La prueba se realizó sólo con las especies en las que se pudo asociar algún factor de muerte en un número de individuos suficientemente grande ( $N \geq 5$ ) como para justificar la aplicación de la prueba estadística.

## RESULTADOS

### *Sobrevivencia Anual*

Independientemente del ambiente lumínico, en ocho de las diez especies, cerca del 50% de los individuos originales sobrevivieron después de un año. Únicamente *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum*, ambas especies herbáceas de vegetación secundaria, presentaron una sobrevivencia menor al 40% de la cohorte original.

Para la mayoría de las especies existió un efecto significativo del ambiente lumínico sobre el porcentaje anual de individuos sobrevivientes después de un año (Fig. 1). En las especies de selva el ambiente abierto, donde los niveles de luz fueron máximos, no representó la condición de mayor sobrevivencia (excepto en *Costus scaber*). Por el contrario, las cinco especies de vegetación secundaria presentaron una mayor proporción de individuos sobrevivientes en el ambiente abierto, y una proporción muy baja o nula en el bosque maduro, tanto deciduo como perenne. En *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota* aunque presentaron la misma tendencia, dado el bajo número inicial de individuos, las diferencias entre ambientes lumínicos no fueron significativas. Para *Rivina humilis* la proporción de sobrevivientes fue igual entre el ambiente abierto y el claro, y significativamente menor en el bosque maduro (Fig. 1).

Entre las especies de selva se observó, que en los ambientes lumínicos del interior del bosque, los individuos de *Aphelandra aurantiaca* mostraron una probabilidad de sobrevivencia independiente del ambiente lumínico. En las especies restantes, la sobrevivencia fue mayor en los claros comparada con el bosque maduro bajo dosel deciduo o perenne (Fig. 1). Para las especies de vegetación secundaria los claros también representaron el ambiente lumínico donde la probabilidad de sobrevivencia fue mayor y en tres de las especies este ambiente lumínico fue el único, dentro del bosque, en el que se registraron individuos vivos después de un año (*Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota*). En ninguna de las diez especies el porcentaje de sobrevivencia anual mostró diferencias entre el bosque maduro bajo árboles deciduos o perennes en el dosel (Fig. 1).

En las diez especies herbáceas estudiadas, se observó al porcentaje anual de sobrevivencia como una función de la proporción de luz directa (Cuadro 1A; Fig. 2).

Cuadro 1. Regresiones logísticas,  $(\ln p/q) = a + bX$ , del porcentaje de sobrevivencia vs. la proporción de luz directa en los 12 sitios experimentales. El primer grupo de cinco especies es representativo de la selva, mientras que el segundo grupo lo es de la vegetación secundaria. La porción izquierda de la tabla muestra el ajuste del modelo incluyendo los sitios abiertos y la porción derecha el ajuste del modelo sin incluirlos. Se muestra el valor de la pendiente  $\pm 1$  error estándar. El ajuste del modelo se evaluó con el estadístico  $\chi^2$ , g. l. = 1 (ver texto para detalles). Se muestra el nivel de significancia de la regresión (P) así como el porcentaje de la devianza explicado por el modelo. NS = no significativo; NE = no se estimó dado el bajo número inicial de individuos.

ESPECIE	Sitios abiertos fuera del bosque + Sitios dentro bosque				Sitios dentro del bosque			
	Pendiente	$\chi^2$	P	%	Pendiente	$\chi^2$	P	%
<i>Especies del interior de la selva</i>								
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	0.127 $\pm$ 0.058	7.10	$\leq 0.05$	47.10	0.126 $\pm$ 0.064	4.02	$\leq 0.10$	35.89
<i>Costus scaber</i>	0.055 $\pm$ 0.013	21.67	$\leq 0.01$	68.43	0.180 $\pm$ 0.052	10.91	$\leq 0.05$	60.91
<i>Dieffenbachia seguine</i>	-0.030 $\pm$ 0.012	6.04	$\leq 0.10$	37.65	0.298 $\pm$ 0.106	10.45	$\leq 0.05$	59.89
<i>Schaueria parviflora</i>	0.127 $\pm$ 0.031	0.13	NS	1.35	0.258 $\pm$ 0.114	5.27	$\leq 0.10$	42.95
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	-0.061 $\pm$ 0.037	4.63	$\leq 0.10$	31.63	0.414 $\pm$ 0.107	6.86	$\leq 0.01$	71.58
<i>Especies de vegetación secundaria</i>								
<i>Asclepias curassavica</i>	0.088 $\pm$ 0.018	69.87	$\leq 0.01$	88.59	NE			
<i>Melampodium divaricatum</i>	0.298 $\pm$ 0.128	15.67	$\leq 0.01$	69.13	NE			
<i>Pavonia schiedeana</i>	0.272 $\pm$ 0.053	57.80	$\leq 0.01$	85.28	0.396 $\pm$ 0.097	21.57	$\leq 0.01$	75.49
<i>Rivina humilis</i>	0.038 $\pm$ 0.019	4.25	$\leq 0.10$	29.84	0.635 $\pm$ 0.173	53.75	$\leq 0.01$	88.48
<i>Scleria pterota</i>	0.002 $\pm$ 0.018	0.02	NS	0.97	NE			

El análisis de regresión logística para los 12 sitios experimentales permitió observar que en seis de las diez especies analizadas, el porcentaje anual de sobrevivencia aumentó significativamente como función de la proporción de luz directa (*Aphelandra aurantiaca*, *Costus scaber*, *Dieffenbachia seguine*, *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Pavonia schiedeana*; Cuadro 1A; Fig. 2). En dos especies se observó la misma tendencia aunque ésta no fue estadísticamente significativa a un  $\alpha \leq 0.05$ , pero sí a un  $\alpha \leq 0.10$  (*Spathiphyllum cochlearispathum* y *Rivina humilis*). Para dos especies de selva, *Dieffenbachia seguine* y *Spathiphyllum cochlearispathum*, la relación mostró una pendiente negativa (Cuadro 1A; Fig. 2). El porcentaje de la devianza explicada por el modelo fue mayor en las especies de vegetación secundaria, lo que sugiere que dichas especies presentaron una mayor dependencia de los niveles de luz para su sobrevivencia. *Schaueria parviflora* y *Scleria pterota*, especies de selva la primera y de vegetación secundaria la segunda, no mostraron una relación estadísticamente significativa entre estas dos variables (Cuadro 1A; Fig. 2).

Al incluir en el análisis de regresión únicamente los ambientes lumínicos del interior de la selva se observó una respuesta estadísticamente significativa y positiva entre la proporción de sobrevivientes y el DSF para cinco de las siete especies analizadas. En las dos especies restantes la respuesta siguió la misma tendencia aun cuando ésta no resultó significativa a un  $\alpha \leq 0.05$  (Cuadro 1B; Fig. 2).

### *Curvas de sobrevivencia*

No sólo la probabilidad anual de sobrevivencia se vio modificada por el ambiente lumínico, en todas las especies se presentó un efecto de los niveles de luz sobre la dinámica temporal de la sobrevivencia. En siete de las diez especies existió un efecto estadísticamente significativo del ambiente lumínico sobre la tasa de sobrevivencia con respecto al tiempo (Fig. 3). En general, el mayor riesgo de muerte se observó durante los primeros 150 días, siendo este período cuando la pendiente de las curvas mostró los valores más altos.

Para las especies de selva, los individuos sobrevivieron por más tiempo en los claros. Inclusive después de un año, en este ambiente se presentó una sobrevivencia cercana o mayor al 50% de los individuos iniciales (Fig. 3). La edad de muerte promedio en los claros fue de entre 1.6 y 7.2 veces mayor que en el bosque maduro bajo árboles perennes en el dosel (Cuadro 2).

Cuadro 2 Edad promedio de muerte (días)  $\pm$  1 error estándar para cohortes de diez especies herbáceas en cuatro ambientes lumínicos de la selva en Los Tuxtlas, Ver. Los valores se calcularon con base en los parámetros estimados para la función de sobrevivencia de Weibull (ver texto para más detalles). Las celdas vacías representan tratamientos en los que por el bajo número inicial de individuos ( $\leq 30$ ), la función de sobrevivencia no fue estimada.

ESPECIE	Ambiente lumínico			
	Abierto	Claro	Deciduo	Perenne
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	_____	1,023 $\pm$ 351	439 $\pm$ 128	654 $\pm$ 151
<i>Costus scaber</i>	816 $\pm$ 251	409 $\pm$ 67	258 $\pm$ 39	327 $\pm$ 35
<i>Dieffenbachia seguine</i>	737 $\pm$ 363	5,564 $\pm$ 4,889	1,327 $\pm$ 975	1,509 $\pm$ 499
<i>Schaueria parviflora</i>	242 $\pm$ 109	1,486 $\pm$ 516	364 $\pm$ 90	336 $\pm$ 58
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	66 $\pm$ 9	1, 657 $\pm$ 483	367 $\pm$ 65	229 $\pm$ 24
<i>Asclepias curassavica</i>	286 $\pm$ 74	188 $\pm$ 40	_____	_____
<i>Melampodium divaricatum</i>	210 $\pm$ 54	126 $\pm$ 24	_____	_____
<i>Pavonia schiedeana</i>	12,632 $\pm$ 15,553	647 $\pm$ 111	261 $\pm$ 34	216 $\pm$ 19
<i>Rivina humilis</i>	576 $\pm$ 115	467 $\pm$ 93	103 $\pm$ 16	96 $\pm$ 11
<i>Scleria pterota</i>	431 $\pm$ 207	430 $\pm$ 184	_____	_____

*Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum* mostraron una mayor diferencia entre la curva de sobrevivencia en los claros y el bosque maduro, mientras que para *Costus scaber*, *Aphelandra aurantiaca* y *Dieffenbachia seguine* las diferencias entre las curvas de sobrevivencia en el interior del bosque resultaron menos marcadas (Fig. 3). Los ambientes con la máxima y mínima proporción de luz directa (abierto y maduro perenne, respectivamente) tuvieron un efecto diferente sobre la tasa de pérdida de individuos, dependiendo de la especie. Para *Spathiphyllum cochlearispathum* esta tasa (pendiente de la curva) fue máxima en el ambiente abierto. *Costus scaber* mostró un comportamiento opuesto; mientras que en *Dieffenbachia seguine* y *Aphelandra aurantiaca* no existieron diferencias significativas (Fig. 3). Únicamente *Spathiphyllum cochlearispathum* mostró una tasa de pérdida estadísticamente distinta entre los ambientes de bosque maduro, el riesgo de muerte fue mayor en el bosque bajo dosel perenne que bajo dosel deciduo. En el resto de las especies no existieron diferencias significativas entre las pendientes de las curvas de sobrevivencia en estos dos ambientes lumínicos (Fig. 3).

Para dos de las especies de vegetación secundaria, *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*, la tasa de pérdida de individuos fue mínima en el ambiente abierto, aun cuando para *Rivina humilis* el porcentaje final de individuos sobrevivientes no difirió (Figs. 1 y 3). Considerando únicamente los

sitios en el interior de la selva, los claros resultaron el ambiente con la mayor tasa de supervivencia (Fig. 3). Para la primera especie, en los claros se obtuvo una edad de muerte promedio tres veces mayor que la de los sitios de bosque maduro bajo dosel perenne; mientras que para *Rivina humilis* este valor fue casi cinco veces mayor (Cuadro 2). En el bosque maduro, estas dos especies mostraron curvas de supervivencia estadísticamente iguales en los ambientes bajo dosel deciduo y perenne (Fig. 3). Ninguna de las tres especies de vegetación secundaria restantes presentó diferencias estadísticamente significativas entre la pendiente del ambiente abierto y del claro (Fig. 3). En los claros, *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum* presentaron muy pocos (o ninguno) individuos vivos después de un año, mientras que *Scleria pterota* tuvo una supervivencia anual cercana al 50% tanto en claros como en abiertos. Estas tres especies presentaron pocos individuos iniciales en los claros ( $N \leq 25$ ), lo que seguramente redujo la potencia de la prueba estadística.

#### *Causas de muerte*

En aproximadamente el 70% de los individuos no fue posible determinar la causa de muerte de las plántulas. No obstante, en los casos en los que esto sí fue posible, se observó que para ocho de las diez especies estudiadas la acumulación de hojarasca fue el principal factor asociado con la muerte de las plántulas en el interior del bosque (Fig. 4). Le siguieron en orden de importancia el ataque de herbívoros y patógenos, la caída de ramas y el arrastre por corrientes de agua durante períodos prolongados de lluvias torrenciales. Sólo en *Spathiphyllum cochlearispathum* existió una asociación significativa entre la muerte por acumulación de hojarasca y el ambiente lumínico; en el bosque bajo dosel perenne se observó un porcentaje de individuos muertos por esta causa mayor al esperado por azar (Cuadro 3). En el resto de las especies analizadas la muerte por acumulación de hojarasca fue independiente del ambiente lumínico en el que se encontraban las plántulas.

Cuadro 3. Porcentaje de individuos muertos debido a la cobertura por hojarasca. Se muestra el valor de  $\chi^2$  para la prueba de independencia de la causa de muerte (por hojarasca - por otras causas) con respecto al ambiente lumínico. Entre paréntesis se presenta el total de individuos muertos. Únicamente se muestran las especies con un número de individuos suficientemente grande para realizar la prueba estadística.

ESPECIE	Ambiente lumínico			$\chi^2_{(g.l = 2)}$	P
	Claro	Deciduo	Perenne		
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	17.14 (35)	28.12 (64)	25.64 (39)	1.50	0.47
<i>Costus scaber</i>	23.08 (52)	28.91 (83)	24.64 (69)	0.66	0.72
<i>Schaueria parviflora</i>	19.23 (26)	23.81 (84)	25.30 (83)	0.40	0.82
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	16.00 (25)	21.95 (82)	36.08 (97)	6.43	0.04
<i>Pavonia schiedeana</i>	9.10 (11)	21.79 (78)	22.08 (77)	1.02	0.54

## DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que para las especies herbáceas estudiadas, la heterogeneidad lumínica es un factor que influye el porcentaje de plántulas sobrevivientes. Cambios considerables de los niveles de luz, como los observados entre el ambiente abierto y el interior del bosque, provocaron una disminución de la supervivencia en las especie de selva, no así en las de vegetación secundaria. En el interior del bosque, los claros representaron para las diez especies el ambiente lumínico con el mayor porcentaje de individuos sobrevivientes. Los bajos niveles de luz del bosque maduro fueron más limitante para la supervivencia de las especies de vegetación secundaria que para las del interior de la selva.

La importancia de los claros como un ambiente lumínico que favorece la entrada de nuevas especies a la selva fue evidente. Las plántulas de *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum* sobrevivieron únicamente en los claros. En este ambiente lumínico, la corta edad promedio de muerte para las plántulas de estas dos especies (0.52 y 0.34 años, respectivamente),

aunado a la baja proporción de individuos que lograron reproducirse en los claros (0.04 y 0.21 para *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum*, respectivamente; ver Capítulo 5), muestra que es baja la probabilidad de que dichas especies permanezcan en el interior de la selva. A menos que, presentaran una copiosa y continua lluvia de semillas que aumentara su probabilidad de encontrar claros y de permanecer en la selva con una abundancia y frecuencia muy bajas. *Scleria pterota* presentó una tendencia similar, sin embargo, sus plántulas fueron más tolerantes a la sombra que las de *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum*. Tomando en cuenta su edad de muerte promedio (1.18 años) en claros y la proporción de individuos reproductivos (0.12) en este mismo ambiente lumínico, es de esperar que, aun cuando se encuentre restringida a los claros, esta especie presente una mayor abundancia y frecuencia de plantas en el interior de las selva que *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum*,

*Pavonia schiedeana* fue la especie de vegetación secundaria con el mayor porcentaje de sobrevivencia en los cuatro ambientes lumínicos, con un aumento progresivo de la sobrevivencia a medida que aumentaron los niveles de luz. Lo anterior muestra que esta especie puede sobrevivir en una gama amplia de condiciones lumínicas, la más amplia para las especies de vegetación secundaria. Por lo que parece ser la especie con mayor potencial de colonización de la selva. Los resultados obtenidos para *Pavonia schiedeana* coinciden con lo observado por Garwood (1986), quien menciona que ésta es una de las nueve especies más abundantes en cinco claros jóvenes de la selva de Barro Colorado, Panamá. La especie también es común en las veredas del bosque maduro, llegando a formar manchones densos, pero es escasa en otras zonas dentro del bosque (Croat, 1978). *Pavonia schiedeana* también ha sido observada en veredas dentro de la selva de Chajul en Chiapas (obs.pers.). La otra especie de vegetación secundaria con potencial de colonización de la selva fue *Rivina humilis*, ya que su sobrevivencia en los claros fue similar a la encontrada en el ambiente abierto, donde esta especie es abundante (Calvo-Irabién *et al.*, 1997). Inclusive, el porcentaje de plántulas sobrevivientes en claros, después de un año, fue similar al de algunas especies de la selva. Es probable que dicha especie pueda sobrevivir en claros pequeños ( $\leq 100 \text{ m}^2$ ) y grandes ( $\geq 500 \text{ m}^2$ ) en los que se esperarían las mayores abundancias; pues en el bosque maduro, tanto bajo árboles deciduos como perennes en el dosel, su edad promedio de muerte fue de 103 y 96 días, respectivamente.

Únicamente existen datos de sobrevivencia de hierbas secundarias para las especies *Eupatorium odoratum* y *E. adenophorum*, malezas nativas de México que representan serios problemas de invasión en la vegetación secundaria, derivada de selvas húmedas y bosque templado, en la India (Kushwaha *et al.*, 1981; Ramakrishnan y Mishra, 1981). Para dichas especies se ha observado que la probabilidad de muerte de las plántulas aumenta considerablemente con la edad de regeneración de la vegetación secundaria. En acahuales de más de 15 años de edad la probabilidad de sobrevivencia después de un año fue de cero (Kushwaha *et al.*, 1981; Ramakrishnan y Mishra, 1981). Dichos autores sugieren que la luz es el factor que limita la sobrevivencia de estas plantas en el interior de la selva.

Los resultados de este estudio muestran que las especies del interior de la selva son capaces de aprovechar incrementos en los niveles de luz provocados por la apertura de huecos en el dosel. La probabilidad de sobrevivencia de las plántulas siempre fue mayor en los claros que en el bosque maduro (excepto en *Aphelandra aurantiaca*). La permanencia de dichas plántulas en el sotobosque dependerá, en gran medida, de su tolerancia a la sombra ya que a medida que se cierra el claro los niveles de luz disminuyen.

La ausencia de un incremento en la sobrevivencia de las plántulas en el ambiente de bosque maduro bajo dosel deciduo, con respecto al ambiente bajo dosel perenne, probablemente se debió a que el incremento en los niveles de luz, durante la época de secas, fue efímero y de baja magnitud (ver Capítulo I). Una explicación alternativa sería que otros factores de mortalidad asociados con la presencia de un dosel deciduo (*e.g.*, la caída y acumulación de hojarasca) son más importantes que la luz. Es de esperar que en estos sitios el aporte de hojarasca sea más abundante, al menos durante la época de sequía. Los resultados obtenidos en relación a las causas de muerte de las plántulas estudiadas, aunque preliminares, apuntan en este sentido. El efecto de la acumulación de hojarasca sobre la probabilidad de muerte fue evidente en *Spathiphyllum cochlearispathum*, la especie con el menor tamaño de semillas y de plántulas (ver Introducción General). Este factor es de particular importancia en los primeros meses de desarrollo de las plántulas y puede actuar de manera sinérgica con los bajos niveles de luz presentes en el bosque maduro, como en el caso de *Spathiphyllum cochlearispathum*. La importancia de la caída y acumulación de hojarasca sobre la mortalidad de plántulas ha sido reconocido con anterioridad (Facelli y Pickett, 1991). Mendoza (1994) menciona que para *Reinhardtia gracilis* una palma del sotobosque de Los Tuxtlas, la acumulación de hojarasca (y los cambios de humedad) fue posiblemente la principal causa de muerte. La variación en el porcentaje de sobrevivientes entre sitios con niveles similares de radiación directa sugiere que

son otras causas, distintas de los niveles de luz, las que están determinando las diferencias observadas. Son necesarios un mayor número de estudios que evalúen el impacto de diferentes factores sobre la mortalidad de las plantas en el sotobosque.

Acorde con el tiempo promedio de muerte de los individuos para las especies de selva se esperaría que la abundancia y distribución de *Costus scaber*, *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum* dependiera más de la apertura de claros, que la de *Aphelandra aurantiaca* y *Dieffenbachia seguine*. Resulta interesante hacer notar que tanto *Aphelandra aurantiaca* como *Schaueria parviflora* son miembros de la familia Acanthaceae, mientras que *Dieffenbachia seguine* y *Spathiphyllum cochlearispathum* pertenecen a la familia Araceae. En estas dos familias una de las especies presentó una mayor dependencia de los claros que la otra, lo que sugiere un proceso de convergencia evolutiva. Son necesarios estudios con un mayor número de especies relacionadas filogenéticamente que nos ayuden a entender los procesos de evolución de hierbas en el sotobosque de selvas húmedas.

*Costus scaber* y *Dieffenbachia seguine* presentaron las respuestas más amplias de la sobrevivencia con relación a los distintos ambientes lumínicos. Esto sugiere que sólo éstas dos especies podrían ocupar claros grandes ( $\geq 500 \text{ m}^2$ ) dentro de la selva, donde las condiciones microclimáticas son similares a las encontradas en el ambiente abierto (L. M. Calvo-Irabién datos no publicados; Chazdon y Fetcher, 1984). De acuerdo con este estudio, estas especies podrían mantener poblaciones locales aun en ambientes abiertos fuera de la selva (perturbados antropogénicamente), los cuales en la actualidad son muy abundantes debido a las tasas de deforestación en la región. Para las tres especies de selva restantes, aunque cierto porcentaje de las plántulas originales sobrevivió en los sitios abiertos, estos individuos se localizaban en los puntos más sombreados dentro de cada sitio. Por esto, su comportamiento no es representativo de dicho ambiente lumínico y puede concluirse que su establecimiento se ve restringido a los sitios del interior de la selva. La baja probabilidad de sobrevivencia de *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum* en los sitios abiertos, probablemente está relacionada con una menor disponibilidad de agua y con los mayores cambios diurnos de temperatura y humedad que se presentan en este ambiente lumínico (L. M. Calvo-Irabién datos no publ.; Fetcher *et al.*, 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994). Este comportamiento también fue observado en *Miconia simplex*, una especie umbrófila del sotobosque en Costa Rica (Ellison, *et al.* 1993) y en *Piper aequale* (Sánchez-Coronado *et al.*, 1990; Tinoco-Ojanguren, 1997) y *Reinhardtia gracilis* (Mendoza, 1994) especies del sotobosque en la selva de Los Tuxtlas. Es probable que la incapacidad de las plantas del sotobosque para crecer en

ambientes con elevadas intensidades lumínicas esté más relacionada con la intolerancia al estrés hídrico que con los altos niveles de luz (Smith, 1987; Mulkey *et al.* 1991, 1993).

A pesar de que en el presente estudio se siguió la supervivencia de las plántulas únicamente por un año, si se toman en cuenta los resultados observados en las curvas de supervivencia, es claro que el riesgo de muerte disminuyó con el tiempo. Asimismo, para las especies herbáceas tropicales y templadas se ha observado una disminución de la probabilidad de muerte con la edad (Bierzychudek, 1982; Calvo-Irabién, 1989; Horvitz y Schemske, 1995). Por lo que es factible que el presente estudio incluya el período de mayor mortalidad y por tanto el más determinante de los patrones de abundancia y distribución de las especies estudiadas.

Son muy pocos los estudios sobre los patrones de supervivencia de especies del sotobosque en selvas húmedas. Para la hierba *Calathea ovandensis*, una hierba de bosque primario, las plántulas presentaron una mortalidad anual del 93.4% (Horvitz y Schemske, 1995), valor más alto que los obtenidos para las cinco especies de selva en el presente estudio. Asimismo, dichos autores encontraron que la probabilidad de supervivencia para cohortes de esta hierba aumenta con la edad, de manera que para el cuarto año de vida la probabilidad de muerte disminuyó a un 22% anual. Al avanzar el proceso de cierre de un claro, con la consecuente disminución en los niveles de luz, el crecimiento y la supervivencia de *C. ovandensis* decrecen, siendo las semillas y las plántulas las que se ven más afectadas por dicho proceso (Horvitz y Schemske, 1986). Mulkey *et al.* (1991), encontraron una diferenciación respecto a los niveles de luz en la supervivencia de individuos adultos de dos herbáceas del sotobosque. *Calathea inocephala*, especie de amplia distribución en el bosque maduro, presentó altos porcentajes de supervivencia (mayores del 85%) tanto en sombra como en sol (claros de al menos 5 m de diámetro). *Pleistachya pruinosa*, la cual habita los bordes de la selva y claros grandes, presentó una mayor supervivencia en claros (45%) que en sitios cerrados (22%). Denslow *et al.*, (1990) encontraron que la supervivencia para dos especies arbustivas del género *Piper*, típicas de sitios abiertos, fue considerablemente menor en el bosque maduro que en claros o bordes. En el caso de las especies del género *Miconia*, esta diferenciación no fue tan clara (Denslow *et al.*, 1990).

## CONCLUSIONES

En las hierbas estudiadas, los diferentes ambientes lumínicos presentes en el sotobosque de la selva influyen el porcentaje de plántulas sobrevivientes. En la mayoría de las especies, el mayor riesgo de muerte se presentó durante los primeros 150 días (ca.). Dentro de la selva, las curvas de sobrevivencia mostraron que en todos los casos los claros representan el ambiente lumínico donde las plántulas sobreviven por más tiempo. La influencia de los claros en las características de la comunidad de hierbas del sotobosque fue evidente. Para las especies de vegetación secundaria, los claros representan un ambiente que favorece la sobrevivencia de las plántulas y por ende su establecimiento en el interior de la selva. *Pavonia schiedeana* resultó ser la especie con el mayor potencial de colonización, siguiéndole en orden de importancia *Rivina humilis*, *Scleria pterota*, *Melampodium divaricatum* y *Asclepias curassavica*. En estas tres últimas especies su permanencia en el interior de la selva depende totalmente de la apertura de claros. Por lo anterior, sería de esperar que la presencia y abundancia de especies de vegetación secundaria en el sotobosque fuera mayor en las selvas con una mayor tasa de apertura de claros. De igual manera, los resultados obtenidos en el presente trabajo mostraron la importancia de la apertura de claros para el mantenimiento de las poblaciones de hierbas de selva; ya que éstos aumentan la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas con relación al bosque maduro. Esto sugiere que en los claros se esperaría encontrar la mayor abundancia y riqueza de plántulas de hierbas. La presencia y permanencia de plántulas de *Costus scaber*, *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum* en el sotobosque de la selva, depende más de la apertura de claros, que la de *Aphelandra aurantiaca* y *Dieffenbachia seguine*. Por lo que la abundancia relativa de las primeras tres especies sería mayor en selvas con mayores tasas de apertura de claros. Sin embargo, las características particulares de los claros podrían modificar estas predicciones. La apertura de claros grandes ( $\geq 500 \text{ m}^2$ ) probablemente provocaría una disminución en la riqueza y abundancia de las especies herbáceas de selva, ya que los altos niveles de luz, aunados a la menor humedad y mayor temperatura, observados en el ambiente abierto aumentaron la probabilidad de muerte en la mayoría de las especies de selva. Asimismo, por las actuales tasas de deforestación en la región de Los Tuxtlas y la consecuente desaparición de las áreas con selva, la abundancia de estas especies se verá disminuida.

En ninguna de las especies estudiadas, el porcentaje de sobrevivencia anual mostró diferencias entre el bosque maduro debajo de árboles deciduos y árboles perennes en el dosel. Esto probablemente se debió a que, durante la época de secas, fue poco y efímero el incremento en los niveles de luz en el bosque maduro bajo árboles deciduos en el dosel. Esto sugiere que los cambios estacionales en los niveles de luz, en selvas con una temporada de sequía corta, tienen poca influencia sobre las características de la comunidad de especies herbáceas.

La acumulación de hojarasca fue el principal factor de muerte dentro del bosque para las hierbas estudiadas. En las especies con semillas y plántulas de menor tamaño, la probabilidad de muerte por acumulación de hojarasca fue mayor. Son necesarios un mayor número de estudios que exploren la importancia relativa de las distintas causas de muerte, su relación con los ambientes lumínicos y su importancia en la regulación del crecimiento poblacional en las hierbas del sotobosque.

## REFERENCIAS

- Aitkin, M., D. Anderson, B. Francis y J. Hinde. 1989. *Statistical Modeling in GLIM*. Clarendon Press. Londres.
- Ashton, P. S. 1978. *Crown characteristics of tropical trees. Tropical Trees as Living Systems*. Tomlinson, P. B. y M. H. Zimmermann (Eds.). Cambridge Univ. Press. Londres, pp 571-615.
- Augspurger, C. K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree *Platypodium elegans* and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Ecology* 71:759-771.
- Augspurger, C. K. 1984. Seedlings survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- Bazzaz, F. A. 1979. Physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371.
- Bazzaz, F. A. y S. T. A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:287-310.
- Bierzychudek, P. 1982. Life histories and demography of shade tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytologist* 90:757-776.
- Bishop, Y.M., S.E. Feinberg y P. W. Holland. 1975. *Discrete Multivariate Analysis: Theory and Practice*. MIT Press. Cambridge.
- Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. En: *Encyclopedia of Plant Physiology*. Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond y H. Ziegler (Eds.). New Series. Springer Verlag, Berlín, Vol 12: 57-107.
- Calvo-Irabién, L. M. 1989. *Demografía y Dinámica Poblacional de Aphelandra aurantiaca en la Selva Alta Perennifolia de Los Tuxtlas, Ver.* Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Calvo-Irabién, L. M., G. Ibarra-Manríquez y A. Castillo-Flores. 1997. *Rivina humilis*. En: González, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM- CONABIO, México, D.F., pp 147-148.
- Chazdon, R. L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. *Journal of Ecology*: 74:995-1012.
- Chazdon, R. L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18:1-63.
- Chazdon, R. L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gaps transects. *Oecologia* 92:586-595.
- Chazdon, R. L. y Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland and tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553-564.

- Crawford, R. M. M. 1989. *Studies in Plant Survival*. Blackwell Scientific Publication. Londres
- Crawley, M. 1993. *Glim for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications. Londres.
- Croat, T. B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press. Stanford.
- Denslow, J. S., J. C. Shultz, P. M. Vitousek y B. R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71:165-179.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. En: Dirzo R. y J. Sarukhán (Eds.). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer, Sunderland, pp 141-165.
- Ellison, A. M., J. S. Denslow, B. A. Loiselle y D. Brenés. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74:1733-1749.
- Facelli, M. y S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57: 1-32.
- Fetcher, N., S.F. Oberbauer, R.B. Strain y R. Gilbert. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometeorology* 29:145-155.
- Field, C. B. 1988. On the role of photosynthetic responses in constraining the habitat distribution of rainforest plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 15:343-358.
- Fowler, N. 1988. The effects of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of populations and communities. En: Davy, D.J., M. J. Hutchings y A. R. Watkinson (Eds.) *Plant Population Ecology*. Blackwell Scientific Publication, Londres, pp 249-269.
- Fox, G. 1993. Failure-time analysis: emergence, flowering, survivorship, and other waiting times. En: *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Scheiner, S. y J. Gurevitch (Eds.). Chapman and Hall, New York, pp 253-289.
- Garwood, N. C. 1986. Constraints on the timing of seed germination in a tropical forest. Estrada, A. y T.H. Flemming (Eds). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W Junk Publishers, Dordrecht, pp 34-54
- Givinish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15:63-92.
- GLIM v 3.1. Glim Coordinator. 1985. Numerical Algorithms Group. Oxford, UK
- Grime, J. P. 1966. Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants. En: Bainbridge, R., G. C. Evans y O. Rackham. (Eds.) *Light as an Ecological Factor*. Blackwell Scientific Publications. Londres, pp 187-207.
- Guevara y Gómez-Pompa, 1972. Seeds from surface soil in a tropical region of Veracruz, México. *Journal of the Arnold Arboretum* 53:312-335.
- Hall, J. B. y M. D. Swaine. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* 12:256-263
- Harper J. L, 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Londres.

- Horvitz, C. C. y D. W. Schemske, 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. En: Estrada, A. y T. H. Fleming (Eds). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers. Dodrecht, pp 169-186.
- Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 1995. Spatio temporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- Huston, M. A. 1994. *Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press. Nueva York.
- Kawano, S. 1985. Life history characteristics of temperate woodland plants in Japan. White, J. (Ed.) *The Population Structure of Vegetation*. Dr. W. Junk Publishers. Dodrecht, pp 515-549.
- Kushwaha, S. P. S., P. S. Ramakrishnan y R. S. Tripathi. 1981. Population dynamics of *Eupatorium odoratum* I Successional environments following slash and burn agriculture. *Journal of Applied Ecology* 18:529-535.
- Lee D. W., S. F. Oberbauer, B. Krishnapilay, M. Mansor, H. Mohamad y S. K. Yap. 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia* 110:1-9
- Martínez-Ramos, M. 1991. *Patrones, Procesos y Mecanismos en la Comunidad de Plántulas de una Selva Húmeda Tropical*. Tesis de doctorado, Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76:1-17.
- McCullagh, P. y J.A. Nelder, 1983. *Generalized Linear Models*. Chapman and Hall. Londres.
- Mendoza, A. 1994. *Demografía e integración clonal en Reinhardtia gracilis, una palma tropical*. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Muenchow, G. 1986. Ecological use of failure time analysis. *Ecology* 67:246-250.
- Mulkey, S. S., A. P. Smith y S. J. Wright. 1991. Comparative life history of two understory neotropical herbs. *Oecologia* 88:263-273.
- Mulkey, S. S., S. J. Wright y A. P. Smith. 1993. Comparative physiology and demography of three neotropical forest shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. *Oecologia* 96:526-536.
- Pearcy, R. W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian forest trees in canopy gaps and understory micro-environments. *Functional Ecology* 1:169-178.
- Pinder III, J. E., J. G. Wiener, M.H. Smith. 1978. The Weibull distribution: a new method for summarizing survivorship data. *Ecology* 59:175-179.
- Putz, F E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64:1069-1074.
- Putz, F E. y B. Appanah. 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica* 19:326-339.

- Pyke, D. A. y J. N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67:240-245.
- Ramakrishnan, P. S. y B. K. Mishra. 1981. Population dynamics of *Eupatorium adenophorum* Spreng. during secondary succession after slash and burn agriculture (jhum) in North Eastern India. *Weed Research* 22:77-84.
- Salmerón, R. 1984. *Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Sánchez-Coronado, M. E., E. Rincón y C. Vázquez-Yanes. 1990. Growth responses of three constricting *Piper* species growing in different light conditions. *Canadian Journal of Botany* 68:1182-1186.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81:465-476.
- Smith, A.P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. *Rev. Biol. Trop.* 35:111-118.
- Sokal, R. R. y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3a. Edición. W. H. Freeman. Nueva York.
- Soto, A. 1992. *Patrones espaciales y temporales de la lluvia de semillas de grupos de árboles en una selva húmeda de México*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- StatView, 1992. *User's guide for Macintosh*. Abacus Concept Inc. 1st ed. Berkeley.
- Strauss-Debenedetti, S. y F. A. Bazzaz. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia* 87:377-387.
- Tinoco-Ojanguren, C. 1997. *Piper aequale*. En: González, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM- CONABIO, México, D.F., pp 136-137.
- Ustin, S. L., R. A. Woodward, M. G. Barbour y J. L. Hatfield. 1984. Relationship between sunfleck dynamics and red fir seedling distribution. *Ecology* 65:1420-1428
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincón, M. E. Sánchez-Coronado, P. Huante, J. R. Toledo y V. L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71:1952-1958.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. En: Caldwell, M.N. y R.W. Pearcy (Eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity in Plants. Ecophysiological Processes above and belowground*. Academic Press. San Diego, pp 209-236.
- Vitousek, P. M. y J. S. Denslow. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical forest. *Journal of Ecology* 74:1167-1178.

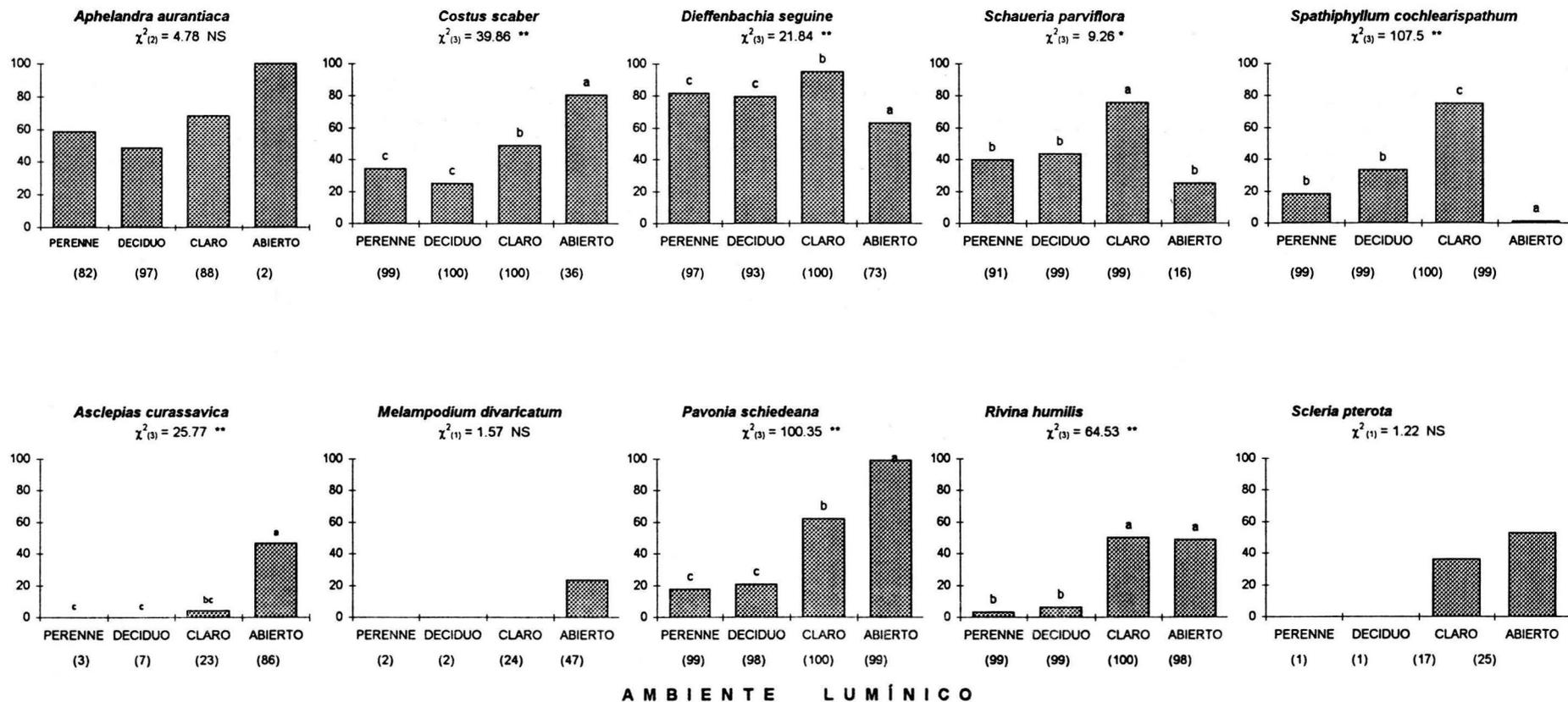


Figura 1 Porcentaje de individuos sobrevivientes después de un año de germinados, en los cuatro ambientes lumínicos estudiados. El primer grupo de cinco especies es representativo del sotobosque de la selva, el segundo grupo es representativo de la vegetación secundaria. Las barras señaladas con la misma letra no mostraron diferencias estadísticas. En el análisis estadístico se incluyeron únicamente los ambientes con tres o más individuos iniciales. En la parte superior se muestra el valor de  $\chi^2$  para la prueba de independencia. NS = no significativa; \* =  $p < 0.05$ ; \*\* =  $p < 0.01$ . Entre paréntesis se muestra el número inicial de individuos.

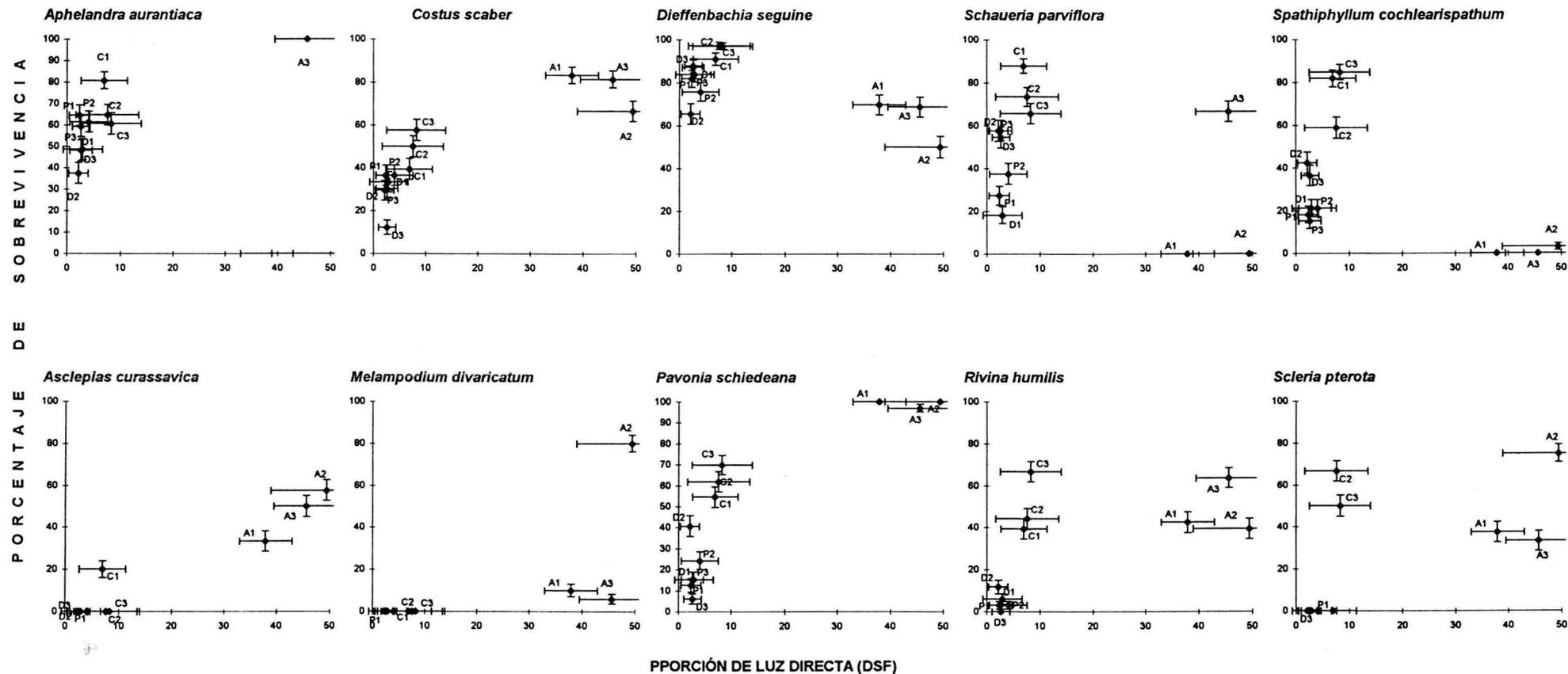


Figura 2. Relación entre el porcentaje de sobrevivencia y la proporción promedio de luz directa (DSF) en los sitios experimentales. En el caso del porcentaje de sobrevivencia éste se calculo a partir del número inicial de plántulas para cada sitio. En el caso del DSF se muestran los valores promedio para cada sitio (N = 33). Para ambas variables se reporta + la desviación estandar. A = abierto, C = claro, D = deciduo y P = perenne.

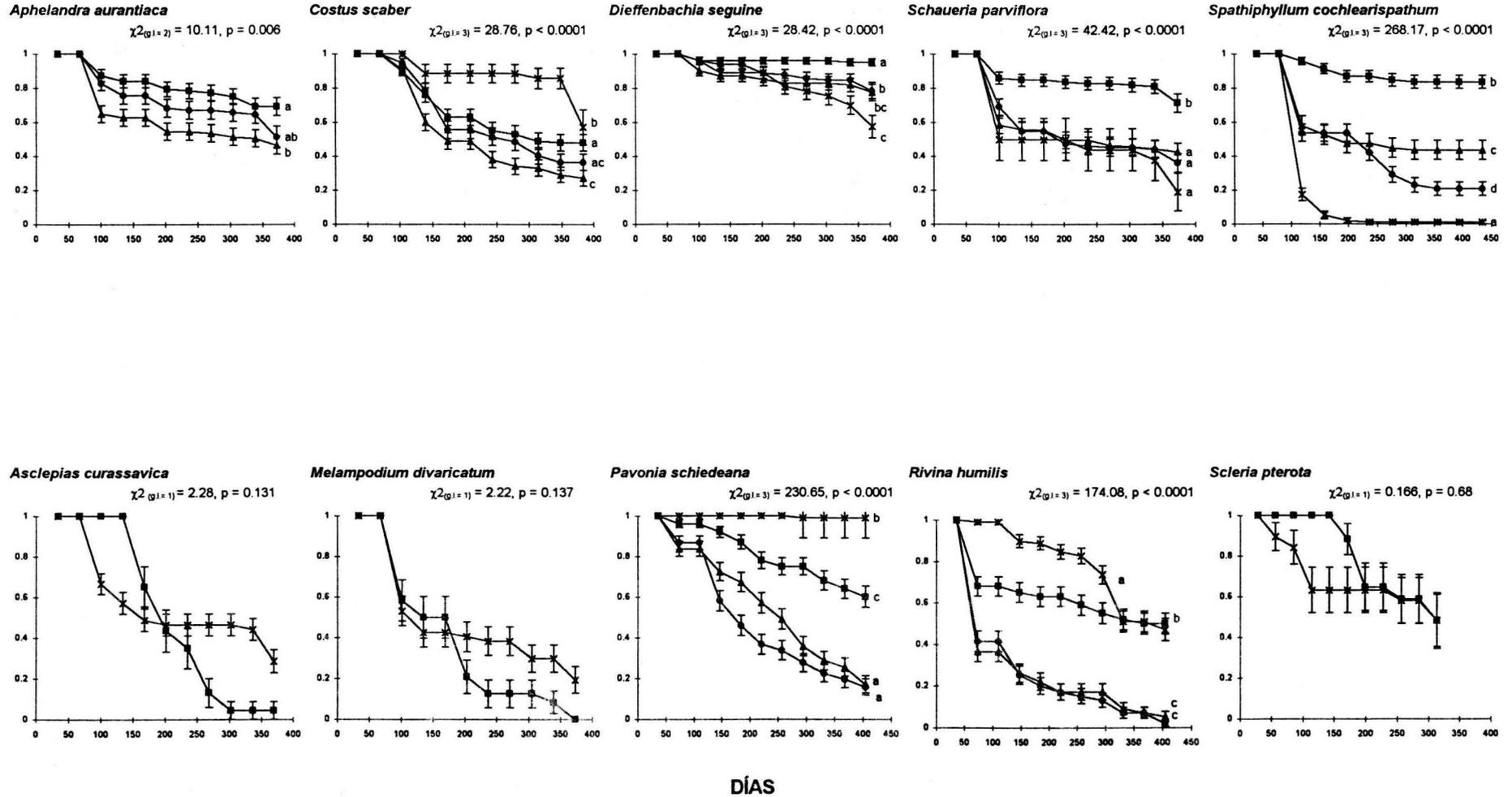


Figura 3 Curvas de sobrevivencia de diez especies herbáceas en cuatro ambientes lumínicos de la selva de Los Tuxtlas, Ver. Se muestran los valores promedio y el error estándar calculados a partir de tablas de vida (Fox, 1993). El valor de  $\chi^2$  se refiere al cociente de máxima verosimilitud del ajuste a una distribución tipo Weibull. Las curvas señaladas con la misma letra no mostraron diferencias estadísticamente significativas. Las comparaciones corresponden a contrastes dentro de cada especie. x Abierto ■ Claro ▲ Deciduo ● Perenne

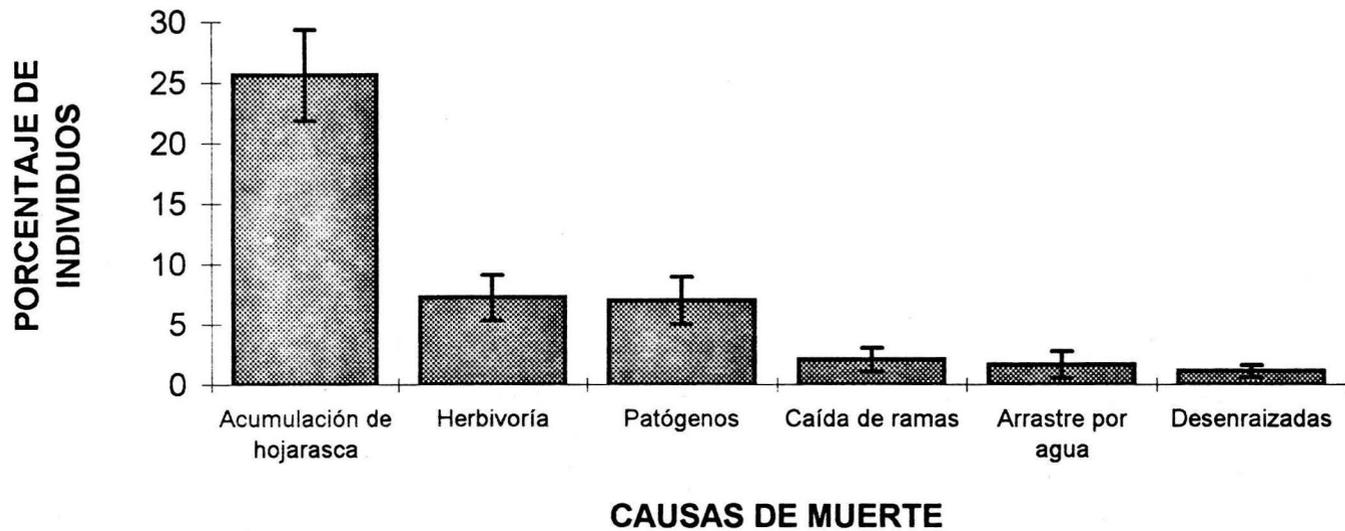


Figura 4. Principales causas de muerte en las especies herbáceas estudiadas en el sotobosque de Los Tuxtlas, Ver. Las barras muestran el valor promedio de ocho especies, conjuntando para cada una los doce sitios experimentales. Sobre la barra se muestra el error estándar. En el 65 % de los individuos, no fue posible identificar las causas de muerte. De la gráfica se excluyen *Rivina humilis* y *Scleria pterota* pues tampoco fue posible identificar las causas de muerte.

## CAPÍTULO IV

### CRECIMIENTO Y ASIGNACIÓN DE BIOMASA

#### INTRODUCCIÓN

Tilman (1988) propuso que la competencia por luz y nutrientes ejerce una presión selectiva importante sobre el crecimiento y la asignación de recursos en plantas. Para tener un crecimiento óptimo las plantas requieren de luz y nutrientes en ciertas proporciones. La cantidad de nutrientes y de luz que las plantas pueden obtener dependen, en gran medida, de sus características morfológicas y arquitecturales. La asignación de recursos a hojas y tallos afecta la capacidad de las plantas para sobrevivir en hábitats con bajas intensidades lumínicas (Pitelka *et al.*, 1980; Givinish, 1988; King, 1991; Mooney y Winner, 1991; Lambers y Poorter, 1992). En estos ambientes de reducida disponibilidad de luz, se esperaría encontrar plantas con una tasa de crecimiento baja y una mayor asignación de biomasa a tallo y a hojas, a costa de la producción de raíces. Por otro lado, las plantas que crecen bajo condiciones limitantes de agua o nutrientes, pero no de luz, presentan un comportamiento inverso de asignación de recursos, es decir, un aumento en la biomasa de raíces a expensas de una disminución en la biomasa de hojas y tallo (Tilman, 1988; Chapin, 1991). En una secuencia sucesional, las plantas de sitios más abiertos presentan una mayor asignación a raíces, mientras que las de sitios cerrados asignan una mayor cantidad de biomasa a tallo y hojas (Tilman, 1988). Los mecanismos que determinan las diferencias encontradas en los patrones de asignación de energía han sido poco estudiados, sin embargo, se sabe que están asociados con diferencias en los niveles de giberelinas y ácido abscísico (Lambers y Poorter, 1992).

La aclimatación de las plantas a los cambios en los factores ambientales o al estrés (definido por Chapin (1991) como: “la insuficiencia de recursos para mantener una tasa de crecimiento máxima”), involucra ajustes fisiológicos a corto plazo, así como respuestas fisiológicas, morfológicas y estructurales a más largo plazo. Estos cambios ayudan a minimizar el efecto del estrés en la planta y maximizan el uso de los recursos. La mayoría de las respuestas a dichos cambios ambientales ocurren como una respuesta integrada de toda la planta (Dickson e Isebrands, 1991). Lambers y Poorter (1992) mencionan que las especies o ecotipos que de manera natural ocurren en ambientes sombríos presentan un potencial de crecimiento menor comparado con especies de ambientes abiertos. Es probable que exista un compromiso entre la adaptación a condiciones adversas (en este caso luz) y el potencial de crecimiento.

En las selvas altas perennifolias, la densa cobertura del dosel provoca que los niveles de luz que llegan al suelo sean muy bajos, en ocasiones menores al 1% del total recibido por encima del dosel (ver Capítulo I). La apertura de un hueco en el dosel modifica las condiciones microclimáticas, la disponibilidad de recursos y el ambiente biótico prevaleciente en el sotobosque (Coley, 1983; Bazzaz, 1984; Chazdon y Fetcher 1984; Fetcher *et al.* 1985; Núñez-Farfán y Dirzo, 1988; Levey, 1988; Vitousek y Denslow, 1986; Vázquez-Yanes *et al.*, 1990; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994). Como consecuencia, la formación de claros en el dosel de la selva genera una heterogeneidad ambiental que influye el desarrollo de las especies de plantas que habitan el sotobosque de estas comunidades vegetales. Cambios de menor magnitud en la estructura del dosel, como son los ocasionados por la caída estacional de las hojas durante la época de secas, generan también cambios a nivel del sotobosque, sin embargo, existen pocos estudios que evalúen las características de dichos cambios (Lowman, 1986; Raich, 1989; Smith *et al.* 1992; ver Capítulo I)

En selvas húmedas con una densa capa de cobertura vegetal, la luz es considerada como uno de los factores que más influencia tiene sobre el crecimiento de las plantas del sotobosque, y por lo tanto es una de las variables mejor estudiadas. Es poco lo que se sabe sobre la importancia de otros factores físicos tales como el suelo, los nutrientes, la temperatura, la humedad y factores bióticos, como la herbivoría, los patógenos, interacciones competitivas, así como la relación entre estos dos tipos de factores. Experimentos realizados por Denslow *et al.* (1990) para siete especies de arbustos de los géneros *Miconia* y *Piper* mostraron que la luz fue el principal factor determinante del crecimiento en estas especies, mientras que no existió un efecto de la fertilización. Asimismo, Mulkey *et al.* (1991 y 1993), mostraron que la luz fue el principal factor determinante del crecimiento y la sobrevivencia de herbáceas y arbustos del sotobosque, mientras que el efecto de la falta de agua durante la época de secas fue mínimo.

Los individuos de las especies herbáceas de sotobosque que se distribuyen ampliamente en el mosaico de regeneración de la selva pueden encontrarse tanto en claros como en bosque maduro. Asimismo, dada su longevidad es posible que estos individuos experimenten una secuencia de cambios en el ambiente lumínico (claro-maduro) durante su vida (Mulkey *et al.* 1993). Por lo que estas especies se enfrentan a condiciones de baja y cambiante intensidad lumínica, tanto en espacio como en tiempo. Se esperaría que dichas especies presentaran un comportamiento fisiológica y morfológicamente más flexible, menos especializado (Walters y Field, 1987). Por otro lado, las especies cuya presencia en la selva se encuentra restringida a los claros evitan los cambios provocados por el proceso de cierre del claro, a través de un crecimiento acelerado, como en el caso

de los árboles pioneros (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992) o por medio de un ciclo de vida corto, como en el caso de especies herbáceas de bosques deciduos (Bierzychudek, 1982; Kawano, 1985). De esta manera, pueden permanecer en un ambiente lumínico menos cambiante, y por ello se esperaría que su capacidad de ajuste fuera menor (Walters y Field, 1987). A nivel de la comunidad, se esperaría que las especies herbáceas más frecuentes y con mayores densidades fueran las menos especializadas a un hábitat de regeneración particular y por tanto que se pudieran desarrollar exitosamente en todo el mosaico de regeneración. En contraste las especies restringidas a claros, deberían ser menos abundantes y tener una distribución más limitada. Smith (1987) propuso que las hierbas del sotobosque poseen puntos de saturación suficientemente altos para crecer y reproducirse rápidamente antes del cierre del dosel. Durante el resto del tiempo, la mayoría de las especies se mantiene en un estado vegetativo en el bosque maduro, e incluso se reduce su tamaño hasta que se presenta otra apertura del dosel que les permita de nuevo un rápido crecimiento y reproducción. Solamente unas cuantas especies parecen ser capaces de reproducirse dentro del bosque maduro de forma regular, y muy pocas adoptan la estrategia de desaparecer rápidamente al cerrarse el dosel y recolonizar los claros futuros por semillas (Smith, 1987). Con base en este tipo de observaciones, dicho autor sugiere que el largo intervalo de tiempo entre los periodos en los que existen condiciones favorables para el crecimiento (apertura de claros), puede aumentar la probabilidad de que la especie desaparezca localmente y reducir la probabilidad de recolonización posterior de un sitio dado. Lo que conduciría a la reducción local de la riqueza de especies herbáceas en el sotobosque de selvas húmedas.

Debido al enorme crecimiento de las áreas abiertas alrededor de los fragmentos de selva (Lugo, 1988; Myers, 1988; Dirzo y García, 1992), se ha observado un aumento en la abundancia de especies herbáceas de vegetación secundaria. El proceso de colonización del interior del bosque por estas especies, típicas de ambientes con una alta intensidad lumínica, se verá limitado por las condiciones de baja luminosidad en el interior del bosque. Bajo este escenario, los claros dado que presentan características físicas y bióticas intermedias entre el bosque maduro y la vegetación secundaria podrían constituir sitios que favorecieran la entrada de nuevas especies a la comunidad natural. Como ejemplo de esta situación, en la selva de Los Tuxtlas se ha encontrado cierto número de especies herbáceas y arbustivas típicas de vegetación perturbada dentro de los claros (Núñez-Farfán y Dirzo, 1988; L. M. Calvo-Irabién, datos no publ.).

Los estudios del crecimiento en plantas herbáceas del sotobosque de selvas, así como de los determinantes extrínsecos e intrínsecos asociados a dicho crecimiento individual son relativamente

pocos y recientes (Smith, 1987; Horvitz y Schemske, 1986; Calvo-Irabién, 1989; Mulkey *et al.*, 1991). La mayoría de los estudios con plantas del sotobosque se concentran en plántulas de árboles del dosel (Augspurger, 1984a, b; Lieberman y Lieberman, 1987; Popma y Bongers, 1988; Howe, 1990; King, 1991; Clark, 1994; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995; Lee *et al.*, 1997), palmas (Chazdon, 1986; Martínez-Ramos *et al.* 1988; Mendoza, 1994) o árboles y arbustos de baja estatura (Sánchez-Coronado *et al.*, 1990; Mulkey *et al.* 1993; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1995). El estudio del crecimiento individual de un conjunto de especies herbáceas terrestres bajo distintas condiciones de luz nos permite evaluar las posibilidades de desarrollo y permanencia de estas especies, bajo un ambiente lumínico heterogéneo, brindando información para entender las patrones de abundancia y distribución de esta forma de vida en el sotobosque de la selva.

## OBJETIVOS

En el presente capítulo se describen y comparan los patrones de acumulación y asignación o repartición de biomasa (peso seco) en diez especies herbáceas terrestres; cinco de ellas se desarrollan normalmente dentro de la selva, mientras que las cinco restantes son especies de vegetación secundaria. A dichas especies se les hizo crecer, durante un año, bajo cuatro condiciones contrastantes de luz (ver Introducción General): (i) sitios abiertos por el desmonte de la selva, (ii) claros dentro del bosque, provocados por la caída de árboles, y sitios de bosque maduro bajo (iii) árboles deciduos o (iv) perennes en el dosel. En particular, se responden las siguientes preguntas:

¿Cuál es el efecto de los diferentes ambientes lumínicos sobre el rendimiento (en términos de peso seco) y los patrones de asignación de biomasa a raíz, tallo y hojas, después de un año, en las especies estudiadas?

¿Es mayor el rendimiento en los ambientes con mayor luz? ¿El efecto limitante del ambiente lumínico sobre el crecimiento es mayor para las especies de vegetación secundaria? ¿Existe cierto grado de diferenciación entre las especies en la respuesta del crecimiento y la asignación de biomasa, acorde con la heterogeneidad lumínica?

¿Es la luz un factor que limita el crecimiento de las especies estudiadas y por tanto la abundancia y distribución de especies herbáceas dentro del bosque?

## MÉTODOS

En los doce sitios experimentales seleccionados para representar los cuatro ambientes lumínicos se sembraron semillas de las diez especies herbáceas (ver Capítulo II). Se realizaron censos mensuales siguiendo la sobrevivencia de los individuos (ver Capítulo III). Una vez completado un año a partir del momento de la germinación ( $\pm$  una o dos semanas), se cosecharon los individuos sobrevivientes. La cosecha se realizó de manera simultánea dentro de cada especie, no así entre especies, pues de acuerdo a su fenología éstas fueron sembradas en distintos tiempos. En el laboratorio se eliminaron los restos de suelo y partículas adheridas a las raíces y los individuos fueron separados en raíz, tallo y hojas. Dichas partes se colocaron en bolsas de papel y se secaron en un horno a 70° C durante 72 horas, posteriormente se pesaron en una balanza digital (Sartorius Excellence; con una precisión de milésima de gramo). El efecto de los diferentes ambientes lumínicos sobre el crecimiento (biomasa total acumulada en un año) y sobre la asignación de biomasa (peso seco) a raíz, tallo y hojas, se evaluó por medio de ANOVAs de una vía. Para las comparaciones múltiples *a posteriori* se utilizó la prueba de Tukey (Sokal y Rohlf, 1995). Dado que la cantidad de luz varió tanto entre ambientes como entre sitios dentro de los ambientes, se realizaron análisis de regresión entre la acumulación total de biomasa en un año y la proporción de luz directa recibida en un año, estimada a partir de las 33 o 34 fotografías hemisféricas tomadas en cada sitio (DSF; ver Capítulo I para detalles del cálculo). Asimismo, de manera separada, se realizaron regresiones del cociente biomasa de raíz/biomasa tallo+hojas ( $r/s$ ) y el cociente biomasa hojas/biomasa tallo ( $h/t$ ) vs. la proporción promedio de luz directa durante (DSF). Al igual que en los capítulos anteriores (II y III), el análisis de regresión se realizó dos veces, una incluyendo los 12 sitios experimentales y la otra incluyendo únicamente los sitios del interior de la selva. En todos los casos, a las variables se les aplicó una transformación logarítmica, para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los análisis paramétricos (Sokal y Rohlf, 1995). No obstante, los resultados se muestran en la escala original, y se acompañan en todos los casos de la media  $\pm$  una vez el error estándar, excepto donde se indique algo diferente. Únicamente se analizaron los resultados para ocho de las diez especies elegidas. *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum*, ambas especies de vegetación secundaria, fueron excluidas pues no presentaron un número suficiente de individuos sobrevivientes ( $n \geq 5$  por condición lumínica; ver Capítulo III), después de un año, para realizar los análisis estadísticos.

## RESULTADOS

### *Biomasa anual acumulada*

Para las ocho especies estudiadas se observó un efecto significativo del ambiente lumínico sobre el crecimiento, medido éste como la biomasa acumulada (peso seco) a lo largo de un año (Fig. 1). En seis especies los individuos en el ambiente abierto presentaron una biomasa promedio mayor, que la de los individuos en el interior del bosque. Las excepciones fueron *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum*, ambas especies de selva. En la condición abierta, *Costus scaber*, *Pavonia schiedeana* y *Scleria pterota*, especie de selva la primera y de vegetación secundaria las dos restantes, mostraron una acumulación anual de biomasa por lo menos diez veces mayor que el resto de las especies. En estas tres especies la diferencia entre el peso seco de los individuos que crecieron en el ambiente abierto y los del interior del bosque (claro, deciduo y perenne) fue más pronunciada (Fig. 1). Dentro del bosque, fueron los claros donde los individuos acumularon la mayor cantidad de biomasa después de un año. En este ambiente lumínico, las especies de selva (excepto *Spathiphyllum cochlearispathum*) mostraron un crecimiento anual mayor que las hierbas de vegetación secundaria (Fig. 1). En el bosque maduro, tanto bajo dosel deciduo como perenne, *Dieffenbachia seguine* fue la especie con mayor acumulación de peso seco en un año. Únicamente *Spathiphyllum cochlearispathum* mostró diferencias en la biomasa anual de los individuos que crecieron en bosque maduro bajo arboles deciduos y perennes (Fig. 1).

En las ocho especies existió una relación positiva entre el peso seco y la proporción de luz directa, tanto al incluir los sitios abiertos fuera del bosque, como al excluirlos (Fig. 2; Cuadro 1). El análisis de regresión incluyendo los sitios abiertos fuera del bosque mostró que para seis de las ocho especies la relación fue estadísticamente significativa. En *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum*, la significancia se alcanzó con un  $\alpha \leq 0.10$ . En estas dos especies, la mayor proporción de luz directa en los sitios abiertos (entre 5 y 6 veces mayor que en claros) provocó que la biomasa anual acumulada fuera menor (Fig. 2). Lo que explica los menores valores del coeficiente de determinación para estas dos especies (Cuadro 1). Esto es más claro al observar, para estas dos especies, el aumento en el coeficiente de determinación del análisis de regresión al eliminar los sitios abiertos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Análisis de regresión del logaritmo del peso seco anual acumulado vs. el logaritmo del porcentaje anual promedio de luz directa, para ocho hierbas en la selva de Los Tuxtlas, Ver. La porción izquierda del cuadro muestra el ajuste del modelo incluyendo los sitios abiertos. En la porción derecha se muestra el análisis de regresión únicamente para los sitios dentro del bosque. Se muestra el valor de la pendiente (coeficiente de regresión)  $\pm$  una vez el error estándar. El ajuste del modelo se evaluó con el estadístico F. Se muestra la probabilidad (P), así como el coeficiente de determinación ( $r^2$ ). \* = En algunas especies, los sitios con un bajo número ( $N \leq 3$ ), o ausencia de individuos sobrevivientes fueron excluidos del análisis, por lo que los grados de libertad cambian (e.g. *Aphelandra aurantiaca* y *Schaueria parviflora*). Las celdas vacías se deben a la ausencia de un número suficientemente grande de individuos sobrevivientes como para realizar el análisis estadístico.

ESPECIE	Sitios abiertos fuera del bosque + Sitios dentro del bosque				Sitios dentro del bosque			
	Pendiente	F <sub>(1,10)</sub> *	P	r <sup>2</sup>	Pendiente	F <sub>(1,7)</sub> *	P	r <sup>2</sup>
<i>Especies del interior de la selva</i>								
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	0.834 $\pm$ 0.177	22.20	0.002	0.74	1.248 $\pm$ 0.296	17.83	0.004	0.72
<i>Costus scaber</i>	1.725 $\pm$ 0.198	75.93	0.000	0.88	2.621 $\pm$ 0.499	27.54	0.001	0.80
<i>Dieffenbachia seguine</i>	0.693 $\pm$ 0.097	51.33	0.000	0.84	0.743 $\pm$ 0.275	7.28	0.031	0.51
<i>Schaueria parviflora</i>	0.610 $\pm$ 0.323	3.56	0.096	0.31	1.535 $\pm$ 0.482	10.12	0.015	0.59
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	0.547 $\pm$ 0.265	4.27	0.073	0.35	1.350 $\pm$ 0.397	11.56	0.011	0.62
<i>Especies de vegetación secundaria</i>								
<i>Pavonia schiedeana</i>	2.036 $\pm$ 0.229	79.23	0.000	0.89	1.704 $\pm$ 0.531	10.29	0.015	0.59
<i>Rivina humilis</i>	1.183 $\pm$ 0.298	15.74	0.003	0.64	1.448 $\pm$ 0.932	2.41	0.171	0.29
<i>Scleria pterota</i>	3.309 $\pm$ 0.300	121.62	0.000	0.97	NE	—	—	—

En el resto de las especies, al eliminar los sitios abiertos del análisis de regresión, el valor de la pendiente aumentó para todas las especies excepto para *Pavonia schiedeana*, pero no sucedió lo mismo con el valor de  $r^2$ . Esto sugiere que en el interior del bosque existe una mayor tasa de acumulación de biomasa con respecto a los cambios en la proporción de luz directa, pero también se observa una mayor variación en la respuesta (*i.e.*, valores de  $r^2$  menores) (Cuadro 1). Esto fue particularmente evidente para los ambientes de bosque maduro, tanto deciduos como perennes, en los que sitios con una proporción de luz directa similar mostraron valores de acumulación de biomasa distintos, y viceversa (Fig. 2).

Al incluir los sitios abiertos en el análisis de regresión, la tasa de acumulación de biomasa con respecto a la proporción de luz directa (pendiente de las rectas), alcanzó los mayores valores en dos de las especies de vegetación secundaria, *Pavonia schiedeana* y *Scleria pterota*. Para las especies de selva, *Costus scaber* fue la especie con la mayor tasa de acumulación de biomasa (Cuadro 1). Sin embargo, al considerar únicamente los sitios del interior del bosque, las especies de vegetación secundaria presentaron una tasa de acumulación de biomasa semejante a la de las especies de selva (Fig. 2; Cuadro 1).

#### *Patrones de asignación de biomasa a raíz, tallo y hojas*

No existió una diferenciación en la asignación de biomasa entre las especies de selva y las de vegetación secundaria. Los patrones promedio de asignación de biomasa para los cuatro ambientes lumínicos, fueron similares en seis de las especies estudiadas (*Aphelandra aurantiaca*, *Costus scaber*, *Dieffenbachia seguine*, *Schaueria parviflora*, *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*). Por su morfología arrosetada, *Spathiphyllum cochlearispathum* y *Scleria pterota* mostraron un patrón de repartición de la biomasa distinto (Fig. 3). La asignación a biomasa aérea (tallo + hojas) fue en todas las especies de entre el 60 y el 75%, y el porcentaje restante fue asignado a raíces. La asignación a hojas en todas las especies fue mayor que a tallos, aunque en tres especies la diferencia fue pequeña (*Schaueria parviflora*, *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*; Fig. 3).

*Peso seco biomasa subterránea/peso seco biomasa aérea (raíz/vástago)*

Únicamente en las especies de rápido crecimiento, tanto de selva (*Costus scaber*) como de vegetación secundaria (*Pavonia schiedeana* y *Scleria pterota*), se observó un efecto significativo de los ambientes lumínicos sobre el cociente raíz/vástago ( $r/s$ ). En estas tres especies, a mayores niveles de luz existió una mayor asignación de biomasa a tejido subterráneo; las especies restantes mostraron la misma tendencia pero ésta fue muy débil y no significativa (Fig. 4). Al comparar sólo los ambientes lumínicos del interior del bosque la tendencia antes mencionada se mantuvo únicamente en *Pavonia schiedeana*, en las demás especies no existieron diferencias entre ambientes lumínicos en el cociente raíz/vástago. Estos resultados coinciden con lo obtenido en el análisis de regresión, en el que para cuatro especies (*Costus scaber*, *Spathiphyllum cochlearispathum*, *Pavonia schiedeana* y *Scleria pterota*) la relación del cociente  $r/s$  con la proporción de luz directa fue positiva (en *Dieffenbachia seguine* la significancia fue marginal  $\alpha \leq 0.10$ ; Cuadro 2; Fig. 5). Es decir, a mayores porcentajes de luz directa, mayor fue la asignación a raíz, y por ende, menor a tejido aéreo (tallos y hojas). *Pavonia schiedeana* y *Scleria pterota*, mostraron la mayor tasa de cambio en el cociente  $r/s$  con respecto a los cambios de luz (Cuadro 2). Al excluir del análisis de regresión los sitios abiertos, únicamente *Pavonia schiedeana* conservó la tendencia antes mencionada (Cuadro 2).

*Peso seco hojas/peso seco tallo*

El efecto de los ambientes lumínicos sobre la respuesta de los patrones de repartición de la biomasa aérea a tallos y a hojas fue estadísticamente significativo. En todas las especies, tanto de selva como de vegetación secundaria se observó una disminución en la asignación de biomasa a hojas, al aumentar los niveles de luz (Fig. 6). No obstante, dicha tendencia no es tan clara si únicamente se comparan los datos del interior del bosque (claro, decíduo y perenne). Únicamente para *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora* (ambas especies de selva), y *Pavonia schiedeana* (propia de vegetación secundaria), la biomasa anual promedio asignada a las hojas fue significativamente menor en claros que en el bosque maduro. En el resto de las especies el cociente biomasa hojas/tallo fue estadísticamente igual en los tres ambientes lumínicos del interior del bosque. Para ninguna de las especies se observaron diferencias significativas entre el cociente promedio de los ambientes con árboles deciduos o perennes en el dosel (Fig. 6).

Cuadro 2. Análisis de regresión del logaritmo del cociente peso seco de raíz/tallo+hojas vs. el logaritmo de la proporción promedio de luz directa para ocho herbáceas en el sotobosque de Los Tuxtlas, Ver. La porción izquierda del cuadro muestra el ajuste del modelo incluyendo los sitios abiertos, mientras que en la porción derecha éstos se excluyen. Se muestra el valor de la pendiente (coeficiente de regresión)  $\pm$  1 error estándar. El ajuste del modelo se evaluó con el estadístico F. Se muestra la probabilidad (P), así como el coeficiente de determinación ( $r^2$ ). \* = En algunas especies, los sitios con un bajo número ( $N \leq 3$ ), o ausencia de individuos sobrevivientes fueron excluidos del análisis, por lo que los grados de libertad cambian (e.g., *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora*). Las celdas vacías se deben a la ausencia de un número suficientemente grande de individuos sobrevivientes como para realizar el análisis estadístico.

ESPECIE	Sitios abiertos fuera del bosque + Sitios dentro del bosque				Sitios dentro del bosque			
	Pendiente	F <sub>(1,10)</sub> *	P	r <sup>2</sup>	Pendiente	F <sub>(1,7)</sub> *	P	r <sup>2</sup>
<i>Especies del interior de la selva</i>								
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	0.055 $\pm$ 0.109	0.25	0.632	0.03	0.172 $\pm$ 0.209	0.68	0.437	0.09
<i>Costus scaber</i>	0.239 $\pm$ 0.042	31.66	0.000	0.76	0.055 $\pm$ 0.045	1.52	0.258	0.18
<i>Dieffenbachia seguine</i>	0.122 $\pm$ 0.065	3.54	0.089	0.26	-0.094 $\pm$ 0.183	0.26	0.623	0.04
<i>Schaueria parviflora</i>	0.113 $\pm$ 0.100	1.29	0.289	0.14	0.020 $\pm$ 0.192	0.01	0.919	0.00
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	0.197 $\pm$ 0.083	5.64	0.045	0.41	0.246 $\pm$ 0.166	2.20	0.182	0.24
<i>Especies de vegetación secundaria</i>								
<i>Pavonia schiedeana</i>	0.376 $\pm$ 0.059	40.55	0.000	0.80	0.443 $\pm$ 0.172	6.66	0.036	0.49
<i>Rivina humilis</i>	0.124 $\pm$ 0.074	2.79	0.129	0.24	-0.165 $\pm$ 0.195	0.72	0.430	0.11
<i>Scleria pterota</i>	0.678 $\pm$ 0.165	16.98	0.015	0.81	NE	—	—	—

Al analizar la relación entre el cociente biomasa hojas/tallo y la proporción de luz directa (DSF) en los doce sitios experimentales se observó una relación significativa (excepto en *Aphelandra aurantiaca*, especie en la que la significancia fue marginal  $\alpha \leq 0.10$ ; Cuadro 3). En todas las especies analizadas la asociación resultó negativa, es decir, a mayor intensidad lumínica fue menor la asignación de biomasa a hojas (Fig. 7). En todas las especies (excepto *Aphelandra aurantiaca*), el DSF explicó más del 55% de la variación encontrada (Cuadro 3). *Schaueria parviflora* y *Rivina humilis*, especies de selva y vegetación secundaria respectivamente, mostraron la mayor tasa de cambio en el cociente hojas/tallo, con respecto a los cambios del DSF (Cuadro 3). Al eliminar del análisis los sitios abiertos, la relación entre los niveles de luz en el interior del bosque y el cociente hojas/tallo, aunque se mantuvo negativa (con excepción de *Dieffenbachia seguine*) resultó menos fuerte. Únicamente en *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora* y *Pavonia schiedeana* la relación fue significativa, en el resto de las especies la significancia fue marginal ( $\alpha \leq 0.10$ ; Cuadro 3).

Cuadro 3. Análisis de regresión del logaritmo del cociente peso seco de hojas/ peso seco de tallo vs. el logaritmo de la proporción promedio de luz directa para ocho herbáceas en el sotobosque de Los Tuxtlas. La porción izquierda del cuadro muestra el ajuste del modelo incluyendo los sitios abiertos fuera del bosque, mientras que en la porción derecha, estos sitios se excluyen. Se muestra el valor de la pendiente (coeficiente de regresión)  $\pm$  1 error estándar. El ajuste del modelo se evaluó con el estadístico F. Se muestra el valor de la probabilidad (P), así como el coeficiente de determinación ( $r^2$ ). Debido a su morfología arrosada, *Spathiphyllum cochlearispathum* y *Scleria pterota* se excluyeron del análisis. \* = En algunas especies, los sitios con un bajo número ( $N \leq 3$ ), o ausencia de individuos sobrevivientes fueron excluidos del análisis, por lo que los grados de libertad cambian (e.g., *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora*).

ESPECIE	Sitios abiertos fuera del bosque + Sitios dentro del bosque				Sitios dentro del bosque			
	Pendiente	F <sub>(1,10)</sub> *	P	r <sup>2</sup>	Pendiente	F <sub>(1,7)</sub> *	P	r <sup>2</sup>
<i>Especies del interior de la selva</i>								
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	- 0.202 $\pm$ 0.108	3.49	0.099	0.30	- 0.519 $\pm$ 0.159	10.64	0.014	0.60
<i>Costus scaber</i>	- 0.156 $\pm$ 0.037	17.83	0.002	0.64	- 0.226 $\pm$ 0.098	5.31	0.055	0.43
<i>Dieffenbachia seguine</i>	- 0.224 $\pm$ 0.061	13.62	0.004	0.58	0.179 $\pm$ 0.094	3.60	0.099	0.34
<i>Schaueria parviflora</i>	- 0.647 $\pm$ 0.100	41.84	0.000	0.84	- 0.880 $\pm$ 0.167	27.80	0.001	0.80
<i>Especies de vegetación secundaria</i>								
<i>Pavonia schiedeana</i>	- 0.369 $\pm$ 0.039	89.67	0.000	0.90	- 0.408 $\pm$ 0.116	12.35	0.010	0.64
<i>Rivina humilis</i>	- 0.626 $\pm$ 0.126	24.55	0.001	0.73	- 0.712 $\pm$ 0.380	3.50	0.100	0.37

## DISCUSION

Los resultados del presente estudio muestran que existe una relación entre los diferentes ambientes lumínicos y el crecimiento de las especies herbáceas en el sotobosque. Sin embargo, existió cierta variación en la respuesta para las especies estudiadas. Únicamente para *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum* se observó un efecto negativo del tratamiento con los mayores niveles de luz (ambiente abierto) sobre el crecimiento. Esto posiblemente se debió a mecanismos de fotoinhibición que han sido encontrados en otras especies del sotobosque (Bjorkman *et al.*, 1972; Chazdon, 1986; Sánchez-Coronado *et al.*, 1990), o bien a estrés hídrico producto de la mayor temperatura y menor humedad que se presentan en éstos ambientes abiertos. En el resto de las especies (*Costus scaber* y *Dieffenbachia seguine* de selva; *Pavonia schiedeana*, *Rivina humilis* y *Scleria pterota*, de vegetación secundaria), se observó una relación positiva entre los incrementos de luz y los incrementos de biomasa. Resultados similares fueron encontrados por Percy (1983) y Denslow *et al.* (1990) para especies del sotobosque en Hawaii y Costa Rica, respectivamente. Lo que evidencía la relevancia de la luz como un factor limitante del crecimiento de las plantas en el sotobosque de selvas húmedas.

La importancia de la apertura de claros para el crecimiento de las especies estudiadas fue evidente. Los individuos que crecieron en claros mostraron una biomasa de entre 2.7 (*Dieffenbachia seguine*) y 17 (*Costus scaber*) veces mayor en los claros que en el bosque maduro tanto bajo árboles deciduos como perennes. *Costus scaber* parece ser la especie con la mayor capacidad para aprovechar los incrementos de luz directa, producidos por la caída de árboles, siguiéndole en orden de importancia *Schaueria parviflora*, *Spathiphyllum cochlearispathum*, *Aphelandra aurantiaca* y *Dieffenbachia seguine*. Los resultados antes mencionados coinciden con los obtenidos por Chazdon (1986) para tres especies de palmas del sotobosque y por Denslow *et al.* (1990) para rebrotes de siete especies de los géneros *Piper* y *Miconia*; en ambos estudios, las plantas presentaron un menor crecimiento en bosque maduro comparado con el centro y borde de claros.

En las especies de vegetación secundaria, *Pavonia schiedeana* y *Scleria pterota* fueron las especies con una mayor tasa de crecimiento. El incremento en los niveles de luz observado entre el ambiente abierto y los claros provocó un aumento considerable en su biomasa final. En el interior del bosque fue muy evidente el efecto limitante que los menores niveles de luz tuvieron sobre el crecimiento de estas dos especies. Por el contrario, en *Rivina humilis*, especie con una menor tasa de acumulación de biomasa, la capacidad de respuesta a los cambios en los niveles de luz fue menor.

*Rivina humilis* resultó ser una especie con mayor tolerancia a la sombra, inclusive con un comportamiento similar al de las especies de selva. El comportamiento observado en estas tres especies de vegetación secundaria podría ser producto de un compromiso entre un rápido crecimiento bajo condiciones de mayor intensidad lumínica y la capacidad de tolerar la sombra (Lambers y Poorter, 1992).

En el interior del bosque (claro, deciduo y perenne), las especies de vegetación secundaria presentaron una tasa de acumulación de biomasa menor que las especies de selva. Este patrón se asemeja al descrito por Denslow *et al.*, (1990) quienes encontraron que en cinco especies de *Miconia*, las dos especies demandantes de luz crecieron más lentamente que las umbrófilas en el tratamiento de menor intensidad lumínica. Esto indica que para las especies del presente estudio, los bajos niveles de luz limitan más fuertemente el crecimiento en las hierbas de vegetación secundaria que en las de selva; esta limitación fue especialmente importante para las especies más demandantes de luz (*e.g.*, *Pavonia schiedeana* y *Scleria pterota*).

La apertura de huecos en el dosel por la caída estacional de las hojas durante la época de sequía no tuvo un efecto sobre el crecimiento en la mayoría de las especies estudiadas. Únicamente en *Spathiphyllum cochlearispathum* existió un mayor crecimiento en el bosque maduro bajo dosel deciduo que bajo dosel perenne. Al parecer, esta especie es más sensible a cambios pequeños en la intensidad lumínica pues fue también la única especie en la que la sobrevivencia fue distinta entre el ambiente de bosque maduro bajo árboles decíduos y perennes en el dosel. Son necesarios estudios fisiológicos detallados para entender cuáles son los mecanismos que determinan estas diferencias; así como una mayor número de estudios enfocados a evaluar el efecto de los cambios estacionales en los niveles de luz del sotobosque sobre la abundancia y distribución de las hierbas.

Las especies estudiadas, aún cuando provienen de dos hábitats distintos (selva y vegetación secundaria) presentaron patrones de asignación de biomasa similares. Los valores obtenidos coinciden con los observados por Abrahamson (1979) para 36 hierbas de campos abiertos y 16 de sotobosque en sistemas templados. No obstante, dicho autor encontró que las hierbas del sotobosque tienen una mayor asignación a raíz y a hojas que a tallo, en comparación con las hierbas de campos abiertos. En el presente estudio esta diferencia no se encontró, siendo los patrones de asignación de biomasa muy similares entre especies del interior de la selva y la vegetación secundaria. Son pocos los datos publicados sobre los patrones de asignación de biomasa a distintas estructuras para plantas que habitan el sotobosque de selvas húmedas. Percy y Sims (1994) encontraron que *Alocasia macrorrhiza*, una hierba del sotobosque en selvas húmedas, bajo condiciones de sombra asignó el

80.6%, 7% y 12% de su biomasa a hojas, raíz y tallo, respectivamente. En contraste, en sitios abiertos, la asignación fue de 71% a hojas 14% a raíz y 15% a tallo. En ambas condiciones lumínicas la asignación de biomasa a tejido aéreo en esta especie fue considerablemente mayor a las especies del presente estudio. Sin embargo, dichos autores utilizaron plantas adultas, mientras que el presente trabajo analizó únicamente plántulas; es posible que los patrones de asignación de biomasa cambien con la edad y el desarrollo de las plantas, lo que limita la comparación de los datos.

Únicamente las especies de más rápido crecimiento, tanto de selva como de vegetación secundaria (*Costus scaber*, *Pavonia schiedeana* y *Scleria pterota*), presentaron una mayor asignación a raíces en el ambiente abierto que en el interior del bosque. Esta respuesta posiblemente se deba a que en el ambiente abierto, donde comparativamente existe una mayor demanda evaporativa del ambiente y por tanto, un mayor estrés hídrico para las plantas, el agua es el factor limitante del crecimiento y no la luz como ocurre en el interior del bosque. De tal manera que un aumento en la biomasa de raíces provoca un aumento en la superficie de absorción de agua permitiendo así una mayor tasa de crecimiento. Este patrón coincide con lo propuesto por Lambers y Poorter (1992) en el sentido de que son principalmente las especies de más rápido crecimiento las que muestran los mayores cambios en los patrones de asignación de biomasa. Por otro lado, los pocos resultados publicados que existen sobre patrones de asignación de biomasa en especies del sotobosque son contradictorios. Al igual que en el presente estudio, Baruah y Ramakrishnan (1989) encontraron un mayor cociente raíz/vástago ( $r/s$ ) en sitios abiertos que en bosque maduro para cuatro arbustos con distintas estrategias de regeneración. Sin embargo, no coinciden con lo observado por Ellison *et al.* (1993), quienes describen el cociente  $r/s$  para ocho especies de plántulas de melastomataceas en Costa Rica. Únicamente dos especies mostraron una respuesta significativa de este cociente a los cambios de luz, pero la respuesta de las plantas fue inversa, ya que el nivel intermedio de luz (20% luz directa) produjo el máximo valor del cociente  $r/s$  para una especie y el mínimo para la otra. Asimismo, ellos no encontraron una relación entre el grado de tolerancia a la sombra y los patrones de asignación de biomasa en las especies estudiadas.

La relación encontrada entre el cociente hojas/tallo ( $h/t$ ) y los cambios en el ambiente lumínico mostró una pendiente negativa, coincidiendo con la tendencia propuesta en la literatura; es decir, a menores niveles de luz la asignación de biomasa a tejido fotosintético es mayor (Tilman, 1988; Chapin, 1991).

El cociente  $r/s$  resultó ser una característica menos variable que el cociente  $h/t$ , únicamente en tres de las ocho especies el ambiente lumínico tuvo un efecto significativo sobre el cociente  $r/s$ ,

mientras que para el cociente  $h/t$  se observó un efecto significativo para todas las especies. Los resultados aquí obtenidos coinciden con los hallazgos de Ellison *et al.* (1993), quienes observaron que para ocho especies de melastomáceas del sotobosque de Costa Rica, el cociente  $r/s$  no cambió con los distintos niveles de luz, aunque el área foliar sí mostró cambios significativos en cinco de las ocho especies. Asimismo, Mulkey *et al.* (1993) encontraron que el cociente  $r/s$  no varió entre las tres especies del género *Psychotria* estudiadas en claros y bosque maduro. Esto sugiere que es a través de cambios en la morfología del tejido aéreo que las especies herbáceas estudiadas, y probablemente la mayoría de las especies que se desarrollan en el sotobosque, responden a los cambios en el ambiente lumínico. Lo cual fue más evidente en especies menos demandantes de luz, probablemente como resultado del proceso de evolución en ambientes sombríos donde la heterogeneidad lumínica es una presión de selección importante (Givinish, 1988). Rice y Bazzaz (1989) propusieron que la presencia de caracteres con diferentes niveles de plasticidad y caracteres fijos o constantes confiere ciertas ventajas en el crecimiento de las plantas bajo condiciones heterogéneas. Esta probablemente es la explicación al efecto diferencial que los ambientes lumínicos tuvieron sobre el cociente  $r/s$  y  $h/t$  en este estudio

Las ventajas ecológicas de una rápida tasa de crecimiento en plantas están relacionadas con la velocidad de ocupación del espacio, favorable en situaciones de competencia por recursos. De igual manera, facilita la rápida terminación del ciclo de vida (Tilman, 1988; Lambers y Poorter, 1992). Las ventajas de una tasa de crecimiento lenta están relacionadas con la capacidad de presentar una baja demanda de recursos. Las especies con tasas de crecimiento lentas incorporan en la biomasa estructural fotosintatos y nutrimentos a una tasa menor y forman reservas para un crecimiento posterior, por lo que pueden mantener cierta integridad fisiológica en periodos en los que el crecimiento está fuertemente restringido (Chapin *et al.*, 1990; Lambers y Poorter, 1992). Para las hierbas del sotobosque dada su altura ( $\leq 2$  m) y su longevidad ( $\geq 20$  años; Bierzychudek, 1982), los claros representan un incremento efímero e impredecible en la disponibilidad de luz. Fetcher *et al.* (1987) sugieren que el efecto de la apertura de un claro sobre los niveles de luz a la altura del suelo se pierde después de 2 años. Asimismo, Horvitz & Schemske (1986) mencionan que para la herbácea *Calathea ovandensis* el efecto de la apertura de un claro tiene una duración de aproximadamente 9 años. Por esto, es de esperar que en las hierbas del sotobosque se favorezca una estrategia umbrófila. No obstante, es necesario considerar que también existen toda otra gama de factores tanto físicos como bióticos que afectan el crecimiento de los individuos en el sotobosque de la selva. Lo anterior fue evidente al observar que al interior de los sitios (donde la variación en los

niveles de luz es de esperar que sea menor que la variación entre ambientes lumínicos) se presentó una gran heterogeneidad en el peso seco entre individuos. En todas las especies, los valores del coeficiente de variación para el promedio de la biomasa total en un año, para los doce sitios experimentales, fueron en general mayores que 75%. Los claros presentaron en la mayoría de los casos la máxima variación (intervalo 29.0-192.4), aunque los sitios de bosque maduro, tanto bajo dosel deciduo como bajo dosel perenne, también presentaron valores altos. Por lo que, aun cuando los niveles de luz juegan un papel preponderante en determinar las características de la comunidad de hierbas en el sotobosque de selvas húmedas es necesario considerar otros factores.

Para plantas herbáceas perennes se ha encontrado que las probabilidades de sobrevivencia y reproducción aumentan con el tamaño (Harper, 1977; Bierzychudek, 1982; Kawano, 1985; Horvitz y Schemske, 1986; Calvo-Irabién, 1989). Por lo tanto, se esperaría que los ambientes lumínicos que favorecen el crecimiento de los individuos favorecieran de igual manera su reproducción y por tanto su abundancia. Tomando en cuenta este argumento y analizando los resultados obtenidos en este capítulo, se esperaría que para las especies de vegetación secundaria *Scleria pterota* se encontrara distribuida únicamente en claros y preferentemente en claros grandes ( $\geq 500 \text{ m}^2$ ). Mientras que *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*, por su mayor tolerancia a la sombra, podrían además desarrollarse en claros de menor tamaño, los cuales son más frecuentes en la selva de Los Tuxtlas (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1986; Bongers *et al.*, 1988). La permanencia de estas dos últimas especies en el interior de la selva dependerá en gran medida de su tolerancia a la sombra a largo plazo, pues una vez que se cierra el claro, los niveles de luz se ven disminuídos. En el caso de las especies de selva, se esperaría que *Costus scaber* fuera la especie cuya abundancia y distribución se viera más limitada por la presencia de claros. Para el resto de las especies de selva, si bien los claros favorecen su crecimiento y muy probablemente la probabilidad de reproducirse, éstos no parecen ser limitantes para su desarrollo. *Aphelandra aurantiaca*, *Dieffenbachia seguine*, *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum* se verían favorecidas por la apertura de claros de tamaño intermedio (200 a 400  $\text{m}^2$ ), mas no por la apertura de claros grandes, y uno podría esperar encontrarlas ampliamente distribuidas en el sotobosque de la selva.

## CONCLUSIONES

En las especies estudiadas se observó un efecto limitante de los bajos niveles de luz en el sotobosque sobre el desarrollo de las especies herbáceas. Tanto para las especies de selva como de vegetación secundaria, el incremento en los niveles de luz del sotobosque, que se presenta al abrirse un claro, favoreció su crecimiento. Este efecto fue más evidente en las especies de vegetación secundaria. Lo que coincide con la existencia de un compromiso entre la capacidad de tolerar la sombra y la capacidad de aprovechar incrementos temporales en los niveles de luz propuesto por Lambers y Poorter (1992). En las hierbas de selva, no se observó una marcada diferenciación en la respuesta del crecimiento y de los patrones de asignación de biomasa a los distintos ambientes lumínicos. El incremento estacional en los niveles de luz del sotobosque, provocado por la caída de hojas del dosel durante las secas, tuvo un efecto menos importante que la apertura de claros, sobre el desarrollo de las especies herbáceas en el sotobosque.

Únicamente en las especies de más rápido crecimiento, tanto de selva como de vegetación secundaria, se presentaron cambios significativos en el cociente raíz/vástago respecto al ambiente lumínico. Sin embargo, en todas las especies la heterogeneidad lumínica tuvo un efecto importante sobre los patrones de asignación de biomasa a tallo y a hojas; lo que sugiere que es a través de cambios en la morfología del tejido aéreo que las especies herbáceas estudiadas responden a las variaciones en el ambiente lumínico del sotobosque.

La invasión de la selva por especies de vegetación secundaria se vió fuertemente limitada por los bajos niveles de luz en el sotobosque. Algunas de las especies de vegetación secundaria fueron capaces de germinar y sus plántulas sobrevivieron, al menos por un año, en el bosque maduro (*Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*); no obstante, dado el bajo crecimiento que las plántulas de estas especies presentaron en el bosque maduro, su permanencia a largo plazo en este ambiente lumínico es poco probable. Por esto su distribución dentro de la selva quedaría restringida a los claros.

Al igual que las conclusiones obtenidas por Denslow *et al.* (1990), los resultados de este estudio sugieren que la diversidad de especies herbáceas en el sotobosque sería máxima en selvas que tengan mayores tasas de apertura de claros.

## REFERENCIAS

- Abrahamson, W. G. 1979. Patterns of resource allocation in wildflower population of fields and woods. *American Journal of Botany* 66:71-79.
- Álvarez-Buylla, E. y Martínez-Ramos, M. 1992. The demography of a neotropical tree: an evaluation of the pioneer-climax paradigm. *Journal of Ecology* 80:275-290.
- Augspurger, C. K. 1984a. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72:777-796.
- Augspurger, C. K. 1984b. Seedling survival among tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- Baruah, U. y P. S. Ramakrishnan. 1989. Growth strategies of early and late successional shrubs from a subtropical moist forest under two light regimes. *Proceedings of the Indian Academy of Science (Plant Science)* 99:343-351.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. En: *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics* (Eds) Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes. Dr. Junk Publishers, La Haya, pp 113-128.
- Bierzychudek, P. 1982. Life histories and demography of shade tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytologist* 90:757-776.
- Björkman, O., M. M. Ludlow y P. A. Morrow. 1972. Photosynthetic performance of two rain forest species in their native habitat and analysis of their gas exchange. *Carnegie Institute Washington Year Book* 71:94-102.
- Bongers, F. J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74:55-80.
- Calvo-Irabién, L. M. 1989. *Demografía y dinámica poblacional de Aphelandra aurantiaca en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver.* Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Chapin, F. S. III. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. En: Mooney, H. A., W. E. Winner, E. J. Pell y E. Chu (Eds.). *Responses of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, San Diego, pp 67-88.
- Chapin, F. S. III, E. D. Schulze y H. A. Mooney. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:423-447.
- Chazdon, R. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *Journal of Ecology* 74:995-1012.
- Chazdon, R. y N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Clark, D. A. 1994. Plant demography. En: McDade, L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. Hartshorn. *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 90-105.

- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defense characteristics of tree species in lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209-233.
- Denslow, J. S., J. C. Shultz, P. M. Vitousek y B. R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71:165-179.
- Dickson, R. E. y J. G. Iserbands. 1991. Leaves as regulators of stress response. En: Mooney, H. A., W. E. Winner, E. J. Pell y E. Chu (Eds.). *Responses of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, San Diego, pp 5-34.
- Dirzo, R. y M. C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast México. *Conservation Biology* 6:84-90.
- Ellison, A. M., J. S. Denslow, B. A. Loiselle y D. Brenés. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74:1733-1749.
- Fetcher, N., S.F. Oberbauer, R.B. Strain y R. Gilbert. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometeorology* 29:145-155.
- Givinish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15:63-92.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. Nueva York.
- Horvitz, C.C. y D. W. Schemske. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. En: Estrada, A. y T. H. Fleming (Eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W Junk Publishers, Dordrecht, pp 169-186.
- Howe, H. F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6: 259-280.
- Kawano, S. 1985. Life history characteristics of temperate woodland plants in Japan. White, J. (Ed.). *The Population Structure of Vegetation*. Dr Junk Publishers, Dordrecht, pp 515-549.
- King, D. A. 1991. Correlations between biomass allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest saplings. *Functional Ecology* 5:485-492.
- Lambers, H. y H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23:187-261.
- Lee D. W., S. F. Oberbauer, B. Krishnapilay, M. Mansor, H. Mohamad y S. K. Yap. 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia* 110:1-9.
- Levey, D. J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distribution of understory birds and plants. *Ecology* 69:1076-1089.
- Lieberman, D. y M. Lieberman. 1987. Forest tree growth and dynamics at la Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:347-358.
- Lowman, M. D. 1986. Light interception & its relation to structural differences in three Australian rainforest canopies. *Australian Journal of Ecology* 11: 163-170.

- Lugo, A. E. 1988. Estimating reductions in diversity of tropical forest species. En: E.O. Wilson y F.M. Peters (Eds.). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington D. C.
- Martínez-Ramos, M. y E. Alvarez-Buylla. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. En: Estrada, A. Th. Flemming (Eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. Junk, La Haya, pp 333-346.
- Martínez-Ramos, M. y E. Alvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.
- Martínez-Ramos M., J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics. In: Davy, D. J., M. J. Hutchings y A. R. Watkinson (Eds.). *Plant Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 293-313.
- Mendoza, A. 1994. *Demografía e integración clonal en Reinhardtia gracilis, una palma tropical*. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Mooney, H. A. y W. E. Winner. 1991. Partitioning responses of plants to stress. En: Mooney, H. A., W. E. Winner, E. J. Pell y E. Chu (Eds.). *Responses of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, San Diego, pp 129-141.
- Mulkey, S. S., A. P. Smith y S. J. Wright. 1991. Comparative life history and physiology of two understory neotropical herbs. *Oecologia* 88:263-273.
- Mulkey, S. S., S. J. Wright y A. P. Smith. 1993. Comparative physiology and demography of three neotropical shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. *Oecologia* 96:526-536.
- Myers, N. 1988. Tropical forest and their species. Going, going .....? En: E.O. Wilson y F.M. Peters (Eds.). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington D. C.
- Núñez-Farfán J. y R. Dirzo. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51:274-284.
- Pearcy, R. W. 1983. The light environment and growth of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58:19-25.
- Pearcy, R. W. y D. A. Sims. 1994. Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. En: Caldwell, M.N. y R.W. Pearcy (Eds.). *Exploitation of Environmental Heterogeneity in Plants. Ecophysiological Processes Above and Belowground*. Academic Press, San Diego, pp 145-174.
- Pitelka, L. D. Stanton y M. Peckham. 1980. Effects of light and density on resource allocation in a forest herb, *Aster acuminatus* (Compositae). *American Journal of Botany* 67:942-948.
- Popma, J. y F. Bongers. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* 75:625-632.
- Raich, J. W. 1989. Seasonal and Spatial variation in the light environment in a tropical dipterocarp forest and gaps. *Biotropica* 21:299-302.
- Rice, S. A. y F. A. Bazzaz. 1989. Growth consequences of plasticity of plant traits in response to light conditions. *Oecologia* 78:508-512.

- Sánchez-Coronado, M. E., E. Rincón y C. Vázquez-Yanes. 1990. Growth responses of three contrasting *Piper* species growing in different light conditions. *Canadian Journal of Botany* 68:1182-1186.
- Smith A. P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical* 35:111-118.
- Smith, A. P., K. P. Hogan y J. R. Idol. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica* 24:503-511.
- Sokal, R. R. y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3a. Edición. W. H. Freeman, Nueva York.
- Tilman, D. 1988. *Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincón, M. E. Sánchez-Coronado, P. Huante, J. R. Toledo y V. L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71:1952-1958.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. En: Caldwell, M.N. y R.W. Pearcy (Eds.). *Exploitation of Environmental Heterogeneity in Plants. Ecophysiological Processes Above and Belowground*. Academic Press, San Diego, pp 209-236.
- Vitousek, P. M. y J. S. Denslow. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical forest. *Journal of Ecology* 74:1167-1178.
- Walters, M. B. y C. B. Field. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rainforest *Piper* species with different ecological amplitudes. *Oecologia* 72:449-456.

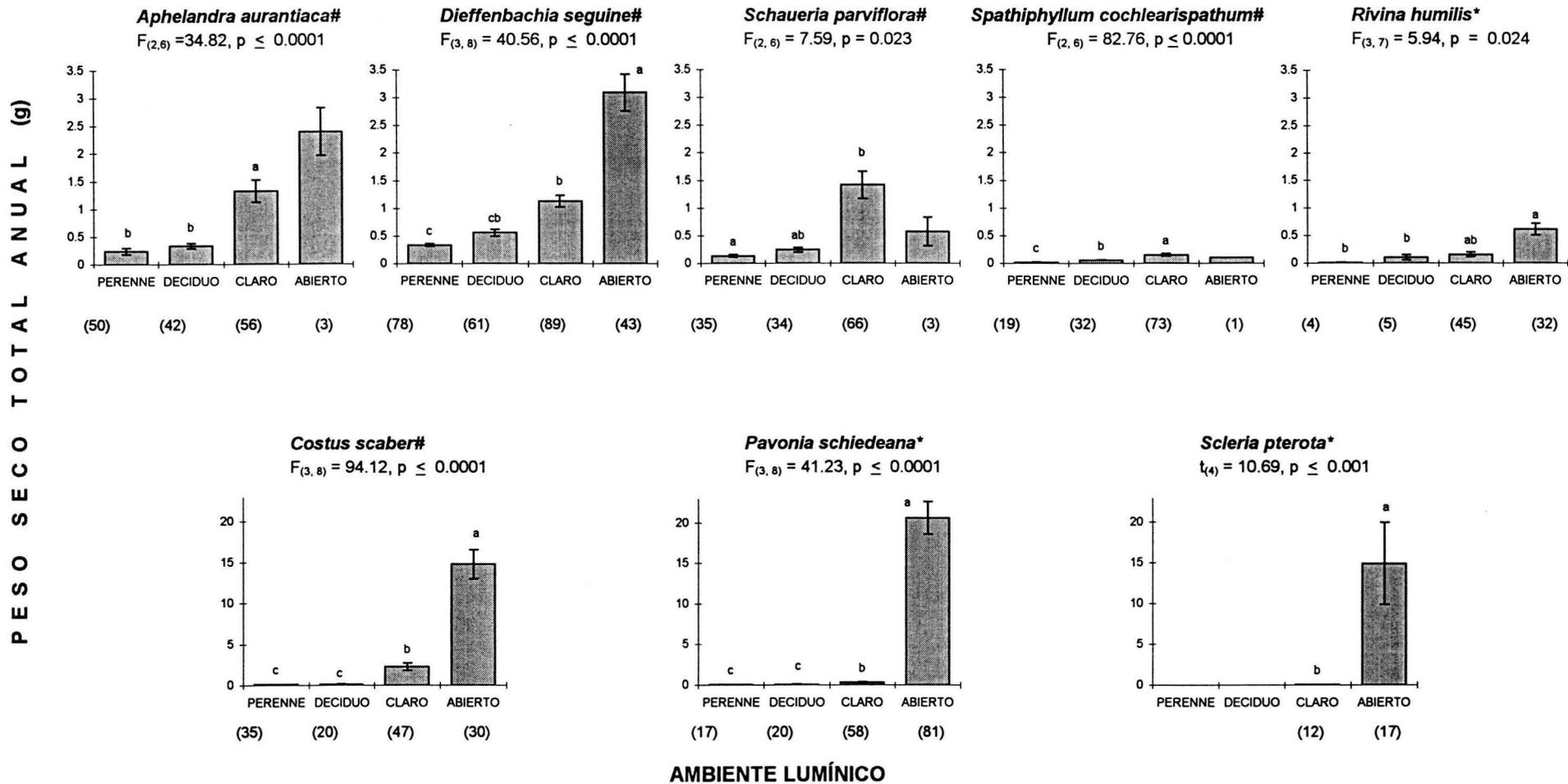


Figura 1. Promedios de la biomasa total acumulada en una año bajo los cuatro ambientes lumínicos estudiados. Se muestra el valor promedio  $\pm$  1 error estándar. Entre paréntesis se muestra el número de individuos en cada tratamiento. Las barras señaladas con la misma letra no mostraron diferencias significativas. Para *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum* en el ANOVA se excluyeron los sitios abiertos. Nótese diferencias en la escala del eje de las ordenadas. # = Especies de selva, \* = Especies de vegetación secundaria.

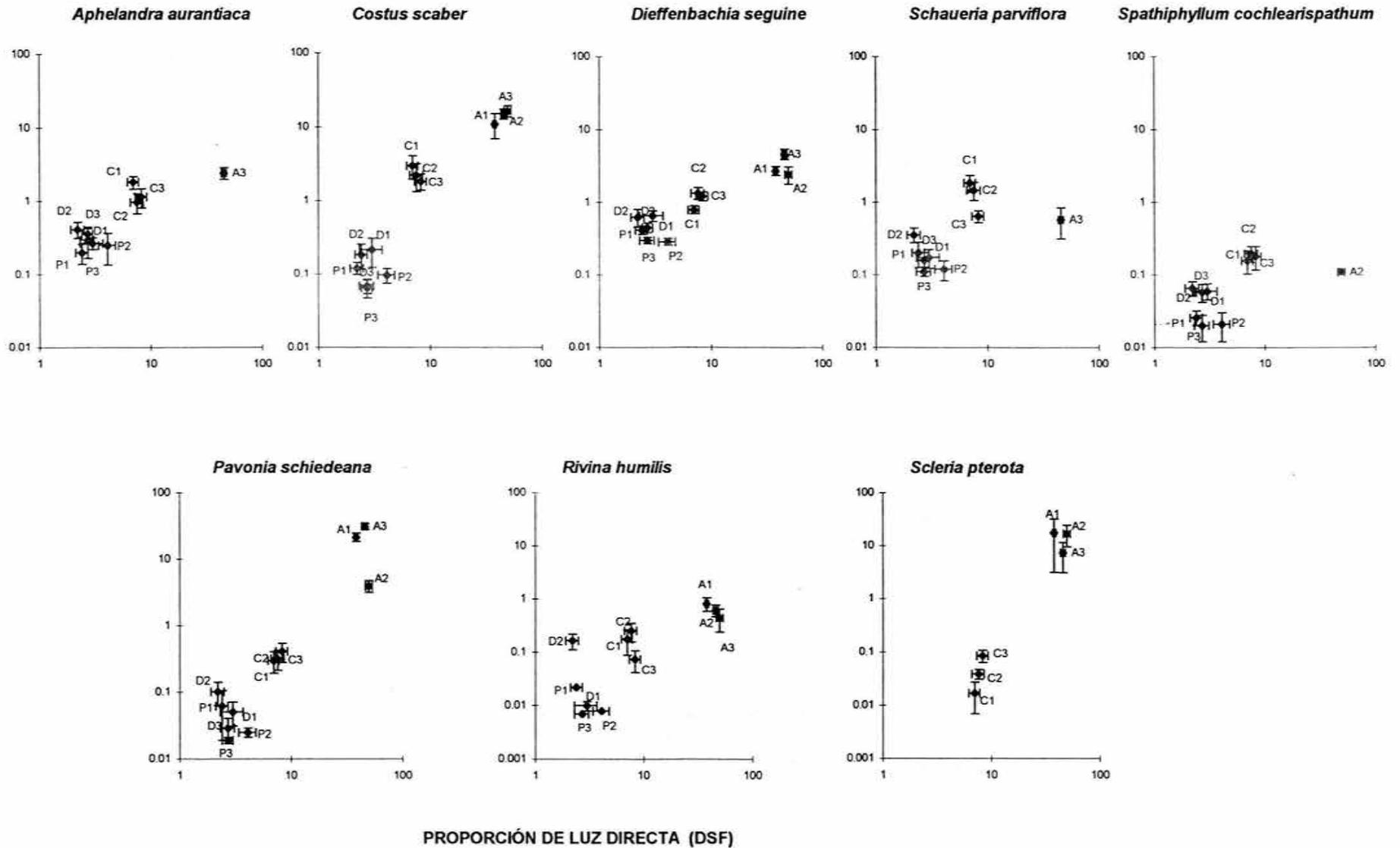
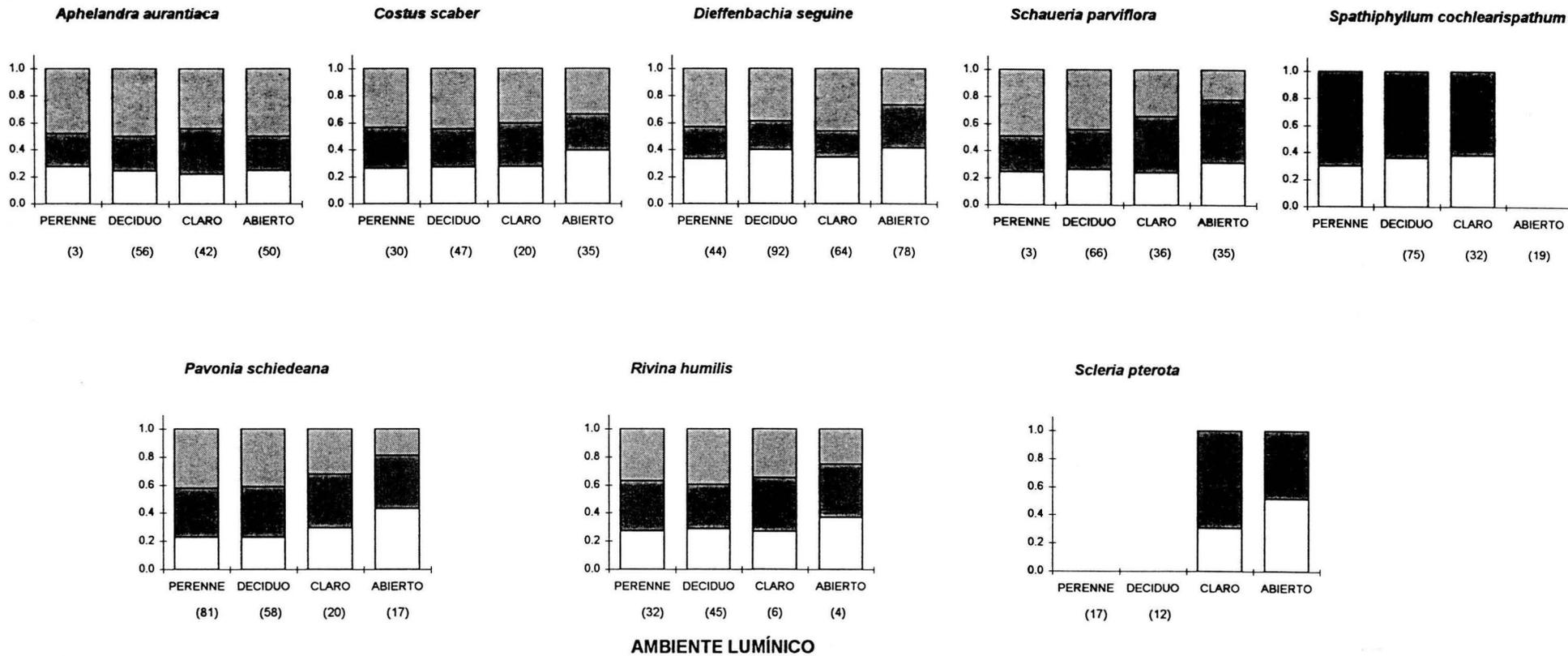


Figura 2. Relaciones entre la biomasa total y la proporción de luz directa para los sitios experimentales. La gráficas superiores muestran las relaciones para especies de selva y las inferiores para las hierbas de vegetación secundaria. Los puntos representan el promedio para cada sitio  $\pm$  1 error estándar. Nótese diferencias de escala y escala logarítmica. A = abierto, C = claro, D = bosque maduro bajo árboles deciduos en el dosel y P = bajo árboles perennes.



AMBIENTE LUMÍNICO

Figura 3. Patrones promedio de asignación de biomasa (peso seco) a raíz, tallo y hojas en ocho especies herbáceas de Los Tuxtlas, Ver. El primer grupo muestra un conjunto de especies representativas del sotobosque de la selva; el segundo grupo es representativo de especies de vegetación secundaria. Se muestra el valor promedio encontrado para las cuatro condiciones lumínicas. Entre paréntesis se muestra el número de individuos en cada tratamiento. *Spathiphyllum cochlearispathum* y *Scleria pterota* son especies acaulescentes. □ Raíz, ■ Tallo y ▨ Hojas

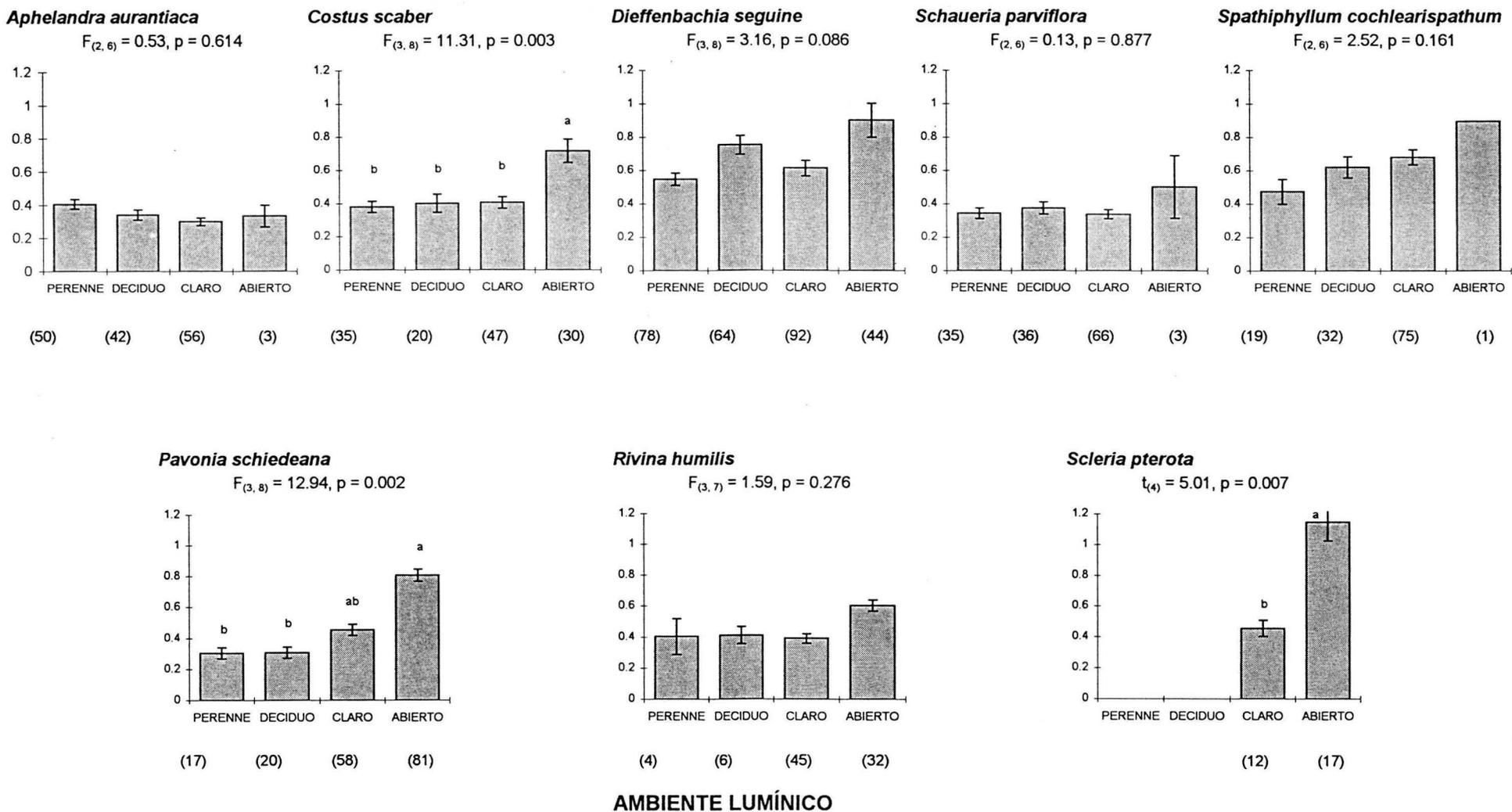


Figura 4. Cociente promedio de la biomasa subterránea/biomasa aérea bajo los cuatro ambientes lumínicos estudiados. Se muestra el valor promedio  $\pm$  1 error estándar. Entre paréntesis se muestra el número de individuos en cada tratamiento. Las barras señaladas con la misma letra no mostraron diferencias significativas. Para *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum*, se excluyeron los sitios abiertos en el ANOVA. El primer grupo de especies son representativas de la selva; el segundo grupo son hierbas de vegetación secundaria.

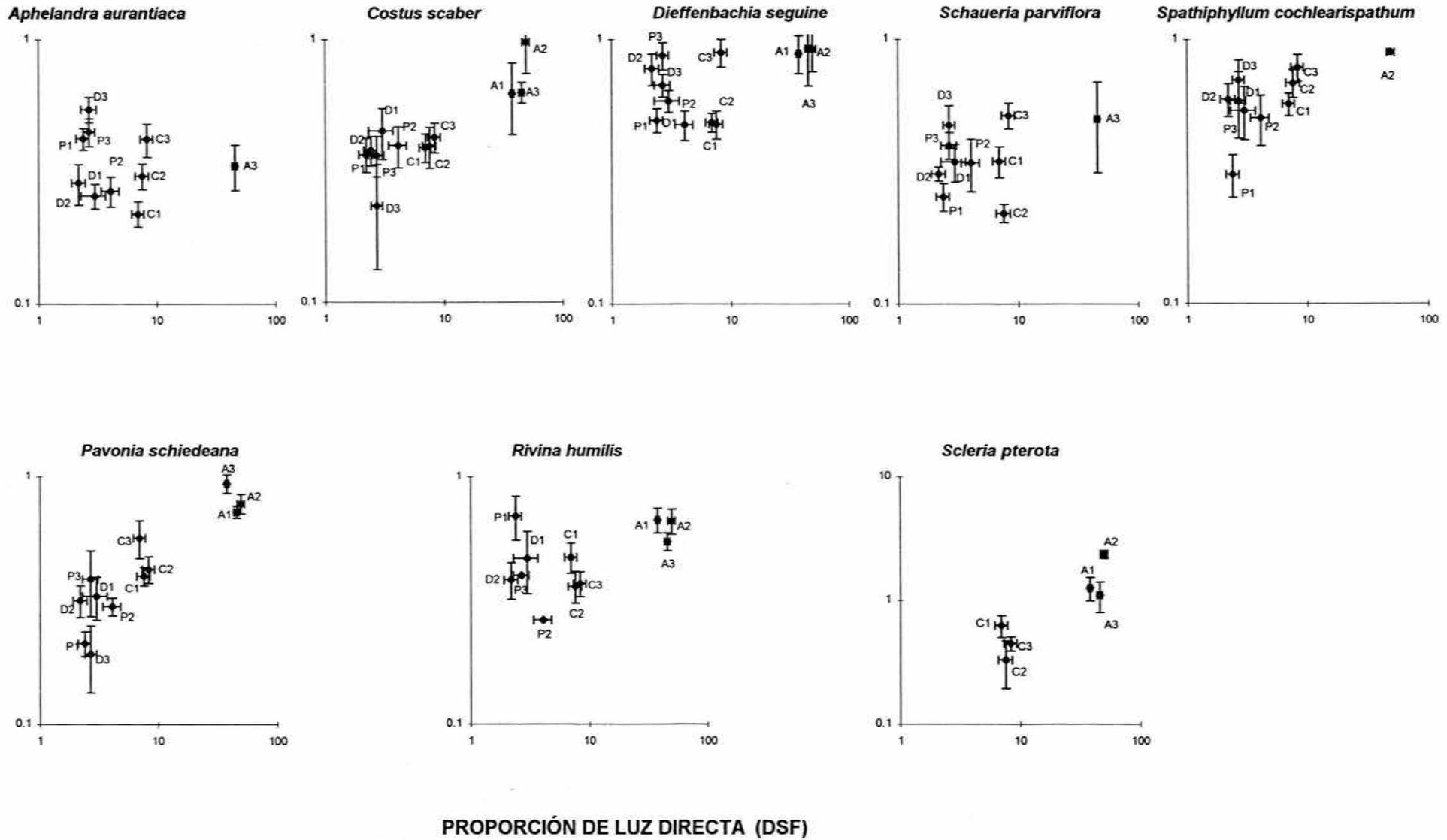


Figura 5. Relaciones entre el cociente biomasa aérea/biomasa subterránea y la proporción de luz directa para los doce sitios experimentales. La gráficas superiores muestran las relaciones para las especies de selva y las inferiores para las hierbas de vegetación secundaria. Los puntos representan el promedio para cada sitio  $\pm$  1 error estándar. Nótese cambio de escala y escala logarítmica. A=abierto, C=claro, D=bosque maduro bajo árboles deciduos en el dosel y P=bajo árboles perennes.

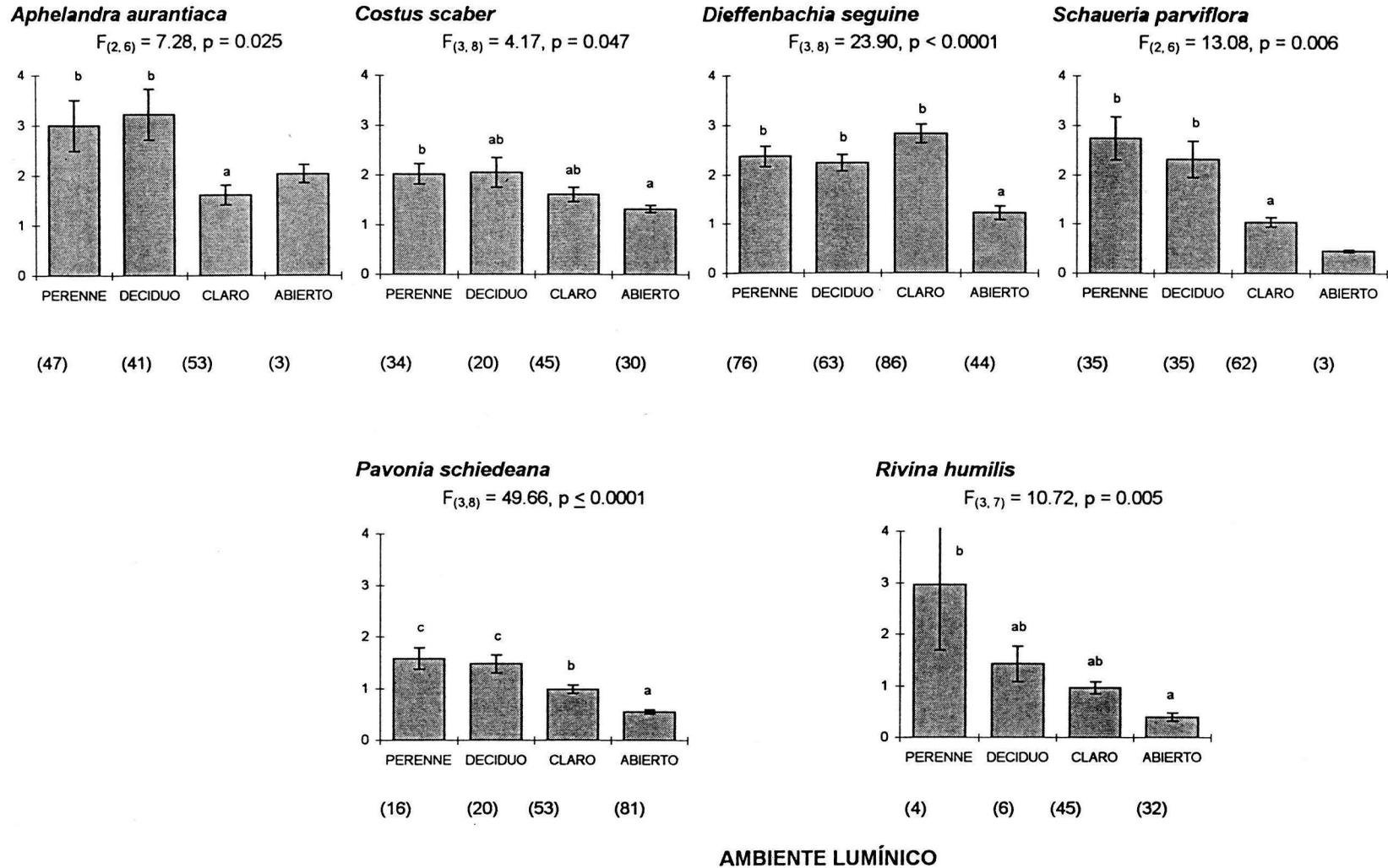
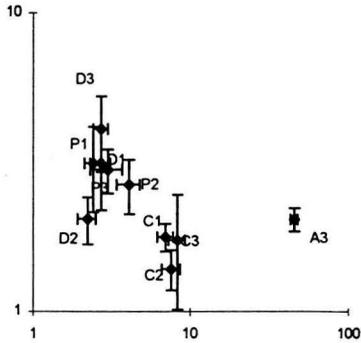
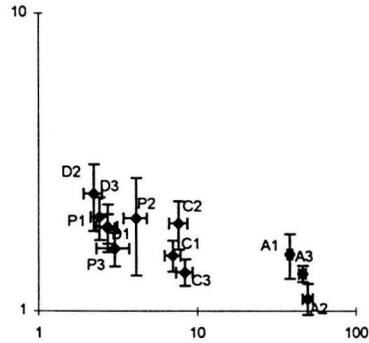


Figura 6. Patrones de asignación de biomasa, evaluados usando el cociente hojas/tallo, en ocho especies herbáceas de Los Tuxtlas, Veracruz, bajo cuatro ambientes lumínicos contrastantes. Se muestra el valor promedio + 1 error estándar. Entre paréntesis se muestra el número de individuos por tratamiento. Sobre la gráfica se muestran los resultados del ANOVA, las barras señaladas con la misma letra no mostraron diferencias significativas en la prueba de comparación múltiple (Tukey). En el análisis se incluyeron únicamente los sitios con más de tres individuos. El primer grupo de especies es representativo del interior de la selva, el segundo grupo representa especies de vegetación secundaria.

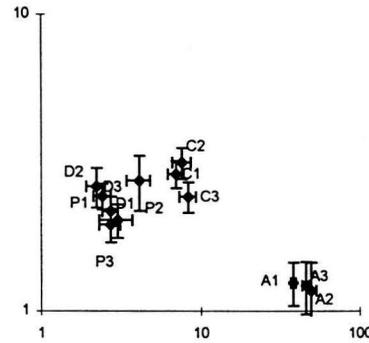
***Aphelandra aurantiaca***



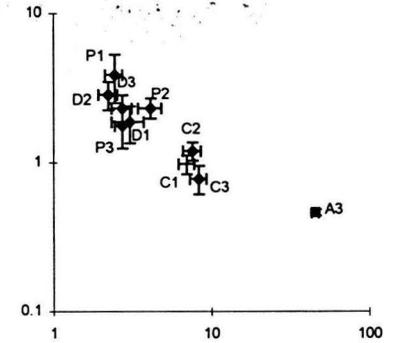
***Costus scaber***



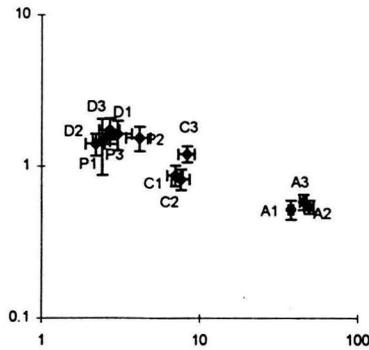
***Dieffenbachia seguine***



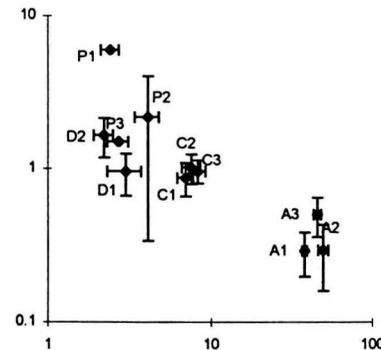
***Schaueria parviflora***



***Pavonia schiedeana***



***Rivina humilis***



**PROPORCIÓN PROMEDIO DE LUZ DIRECTA (DSF)**

Figura 7. Relaciones entre el cociente promedio biomasa hojas/biomasa tallo y la proporción promedio de luz directa para los sitios experimentales. Las gráficas superiores muestran las correlaciones para las especies de selva y las inferiores para las hierbas de vegetación secundaria. Los puntos representan el promedio para cada sitio  $\pm$  1 error estándar. Nótese diferencias de escala y escala logarítmica. A = abierto, C = claro, D = bosque maduro bajo árboles deciduos en el dosel y P = bajo árboles perennes.

## CAPÍTULO V

### TOLERANCIA A LA SOMBRA

#### INTRODUCCIÓN



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
UNAM

Se ha demostrado experimentalmente que la luz es el principal factor limitante del crecimiento en plantas de selvas húmedas (Denslow *et al.*, 1990; Mulkey *et al.*, 1991, 1993; Burslem *et al.*, 1995; Fetcher *et al.*, 1996). Por esto, se ha propuesto que la tolerancia a la sombra, definida por Tilman (1988) como la capacidad de sobrevivir y crecer en la sombra, es una de las características de historia de vida más importantes para el desarrollo de las plantas en el sotobosque (Augspurger, 1984a; Popma y Bongers, 1988; Baruah y Ramakrishnan, 1989; Denslow *et al.*, 1990; Ellison *et al.*, 1993; Mulkey *et al.*, 1993; Kitajima, 1994; 1996; Walters y Reich, 1996). El sotobosque de las selvas húmedas es un ambiente con bajas intensidades de luz (entre 1 y 10% del total por encima del dosel). No obstante, la apertura de huecos en el dosel por la caída de hojas, de ramas o de árboles provoca cambios espaciales y temporales en la cantidad de radiación solar que llega al suelo (ver Capítulo I). Asimismo, provoca cambios en el microclima, (Chazdon y Fetcher, 1984; Fetcher *et al.*, 1985; Vázquez-Yanes *et al.*, 1990; Vázquez-Yanes y Orozco Segovia, 1994), el contenido de nutrimentos (Vitousek y Denslow, 1986), y en la abundancia de herbívoros, patógenos (Augspurger, 1984b y c), y polinizadores y dispersores (Levey, 1988). En ocasiones estos cambios tienen efectos opuestos sobre el rendimiento de las plantas. Por ejemplo, un incremento en la intensidad lumínica favorece el crecimiento de las plantas, pero el aumento en la temperatura, en la evaporación y la disminución en la disponibilidad de agua, como producto del incremento en la radiación, tienen a su vez efectos negativos sobre el crecimiento (Smith, 1987; Mulkey *et al.* 1990; 1993; Lee *et al.*, 1997). Por lo que es de esperar que en las plantas se presenten compromisos entre las características morfológicas y fisiológicas que maximizan la captura de diferentes recursos (*e.g.*, luz y agua).

La heterogeneidad ambiental generada por los cambios en la estructura del dosel favorece la coexistencia de especies con distintos niveles de tolerancia a la sombra, ya que entre éstas existe cierta diferenciación ecológica con relación a los ambientes lumínicos en los que germinan,

sobreviven, crecen y se reproducen (Whitmore, 1975; Grubb, 1977; Denslow, 1980; Denslow *et al.*, 1990; Mulkey *et al.*, 1991, 1993; Ellison *et al.*, 1993). En un extremo se encuentran las especies tolerantes o umbrófilas, las cuales completan su ciclo de vida (desde la germinación hasta la producción de nuevas semillas) en condiciones de baja intensidad lumínica (ca. 2%). En el otro extremo, se encuentran las especies heliófilas, en las que al menos una fase del ciclo de vida depende de la presencia de altos niveles de luz para desarrollarse exitosamente (Hartshorn, 1978; Whitmore, 1975; 1978; Martínez-Ramos, 1985). Estos dos grupos de especies poseen un conjunto de características distintivas y generalmente están asociados a diferentes fases de sucesión o regeneración de las comunidades vegetales. Las especies heliófilas son más abundantes en las primeras etapas de la sucesión, mientras que las especies umbrófilas dominan las etapas tardías. Las plantas tolerantes a la sombra presentan tasas lentas de compensación y saturación lumínica, tasas lentas de fotosíntesis y de respiración, tasas lentas de crecimiento y de recambio foliar, una menor asignación de biomasa a raíz y mayor a tallo y hojas, así como una capacidad de aclimatación y una plasticidad fenotípica menores. Por otro lado, las especies demandantes de luz presentan tasas fisiológicas más rápidas, semillas pequeñas con mecanismos de latencia, una menor concentración de defensas, una edad o tamaño a la primera reproducción menor y un ciclo de vida más corto (Bazzaz y Pickett, 1980; Chabot y Hicks, 1982; Walters y Field, 1987; Tilman, 1988; Bazzaz, 1991; Strauss-DeBenedetti y Bazzaz, 1991; Huante, 1996). Entre estos dos extremos existe un continuo formado por un gran número de especies con características intermedias.

Las características fisiológicas y morfológicas que permiten a las plantas tener un balance de carbono positivo en condiciones de sombra limitan su capacidad para ganar carbono en condiciones de elevada disponibilidad de luz y viceversa (Björkman, 1981; Bazzaz, 1984, 1991; Bazzaz y Ackerly, 1992). Inclusive, hay razones teóricas y empíricas que indican una relación negativa entre la tasa de crecimiento y la sobrevivencia en sombra (Hubbell y Foster, 1992; Kitajima, 1994, 1996). La tasa de crecimiento neto de una planta está definida por el balance entre dos componentes, la tasa de crecimiento potencial y la tasa de pérdida de tejido (Kitajima, 1996). La tasa de crecimiento potencial está determinada por la asignación relativa de recursos a las funciones de crecimiento, mantenimiento, almacenamiento y producción de defensas (Mooney, 1972; Chapin *et al.*, 1990). Por lo que un aumento en la asignación a defensas provoca un descenso en la tasa neta de crecimiento. En condiciones de limitación de recursos, un aumento en la tasa de pérdida de tejido cobra mayor importancia, pues el costo de la reposición del tejido perdido es más alto (Coley *et al.*, 1985; Tilman, 1988; Kitajima, 1994). De lo anterior se concluye que existe un compromiso o conflicto entre la

maximización de la tasa potencial de crecimiento y la minimización de las pérdidas de tejido (Kitajima, 1994, 1996). Dadas las condiciones continuamente cambiantes del recurso lumínico, tanto en tiempo como en espacio, se esperaría que las plantas que habitan el sotobosque de selvas húmedas presentaran cierto nivel de tolerancia a la sombra, así como cierto nivel de plasticidad fenotípica para aprovechar el aumento en los niveles de luz (Popma y Bongers, 1988; Kitajima, 1994; Walters y Reich, 1996).

En el caso de plántulas de árboles existe un número considerable de estudios que comparan la tolerancia a la sombra de más de dos especies arbóreas con características ecológicas distintas (ver Kitajima, 1994, 1996 para una revisión). En contraste, únicamente existen tres estudios de este tipo para árboles y/o arbustos del sotobosque (Sánchez-Coronado *et al.*, 1990; Denslow *et al.*, 1990; Ellison *et al.*, 1993) y uno para hierbas (Smith, 1987). Por lo que el presente trabajo es una contribución importante para avanzar en el entendimiento de la relación entre la heterogeneidad lumínica del sotobosque, la tolerancia a la sombra de las hierbas en este ambiente y las características de la comunidad herbácea en selvas húmedas. El sistema de estudio utilizado permitió comparar el efecto de cuatro ambientes lumínicos sobre la capacidad de establecimiento y permanencia en el interior de la selva, en dos conjuntos distintos de especies herbáceas (ver Introducción General). El primer grupo estuvo formado por cinco especies que se desarrollan en el sotobosque de la selva, donde los niveles de luz son bajos ( $\leq 10\%$  del total recibido por encima del dosel). El segundo grupo se conformó de cinco hierbas de vegetación secundaria que crecen sitios abiertos fuera del bosque (tales como acahuales, potreros, campos de cultivo y caminos), en los que los niveles de luz son comparativamente altos ( $\geq 35\%$  del total recibido por encima del dosel). En particular se responden las siguientes preguntas:

¿Cuál es la relación entre la tolerancia a la sombra de las especies estudiadas y su germinación, sobrevivencia, crecimiento y reproducción? ¿Existen conflictos entre la sobrevivencia en sombra y la tasa de crecimiento en las herbáceas del sotobosque? ¿Es mayor la plasticidad fenotípica en las especies de vegetación secundaria que en las especies del interior de la selva?

¿En el caso de las especies de selva es posible explicar su abundancia en el sotobosque con base en su tolerancia a la sombra? Para las especies de vegetación secundaria, ¿es posible predecir su capacidad de invasión de acuerdo a su tolerancia a la sombra?

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se eligieron cuatro ambientes lumínicos representativos de distintos grados de apertura del dosel: (i) abierto fuera del bosque, (ii) claros, (iii) bosque maduro bajo árboles deciduos en el dosel y (iv) bajo árboles perennifolios en el dosel. Estos ambientes estuvieron representados por 12 sitios experimentales (tres sitios por cada ambiente lumínico; ver Introducción General). El ambiente lumínico en cada sitio se describió por medio del análisis de 33 fotografías hemiféricas, con las que se estimó la proporción de luz directa (DSF) recibida durante un período de un año (ver Capítulo I). En cada uno de los sitios se sembraron semillas de las diez especies y se cuantificó su germinación (ver Capítulo II). Posteriormente, se realizaron censos mensuales para describir los patrones de sobrevivencia y crecimiento en los cuatro ambientes lumínicos (ver Capítulo III y IV). Son diversos los criterios que se han utilizado para clasificar a las especies de acuerdo con su tolerancia a la sombra. Las más comunes son observaciones de su distribución como adultos en el bosque y zonas de vegetación secundaria (Denslow *et al.*, 1990; Mulkey *et al.*, 1991, 1993; Ellison *et al.*, 1993), o bien el crecimiento (Popma y Bongers, 1988) o la sobrevivencia (Augspurger, 1984a y Kitajima, 1994) en el bosque maduro. En el caso de las especies herbáceas que habitan en el sotobosque de selvas se ha reconocido que la sobrevivencia es el componente demográfico más importante para la permanencia de las poblaciones de dichas especies (Smith, 1987; Horvitz y Schemske, 1986, 1995). Por lo que en el presente trabajo se eligió el porcentaje anual de sobrevivientes en el bosque maduro para definir el nivel de tolerancia a la sombra en las especies estudiadas. En ninguna de las especies existieron diferencias significativas entre el porcentaje anual de sobrevivientes en el bosque maduro tanto bajo árboles deciduos como perennifolios (Capítulo III), por lo que se combinaron los valores y se calculó un promedio del porcentaje de sobrevivencia en ambos ambientes. En los capítulos anteriores se observaron dos grupos claros de respuestas: (i) las diferencias encontradas entre el ambiente abierto fuera de la selva y los ambientes del interior del bosque (claro, bosque maduro bajo dosel deciduo y bajo dosel perennifolio) y (ii) las diferencias encontradas entre los claros y el bosque maduro, tanto deciduo como perennifolio. Por lo anterior, en el presente capítulo, se contrastaron únicamente estos dos conjuntos de resultados; por un lado, se conjuntaron los datos provenientes de los nueve sitios dentro de la selva y se calculó un promedio, el cual se comparó con el promedio para el ambiente abierto ( $N = 3$ ). Por otro lado, se conjuntaron los datos de los seis sitios de bosque maduro (tres deciduos y tres perennifolios) y se compararon con el valor promedio de los claros ( $N = 3$ ). En todas las comparaciones se utilizó una prueba no paramétrica, la U de Mann-Whitney (Sokal

y Rohlf, 1995). Las variables demográficas analizadas fueron: el porcentaje de germinación (no. semillas germinadas/no. semillas sembradas), la tasa relativa de crecimiento para un período de un año (altura inicial-altura final/altura inicial), la proporción de individuos sobrevivientes después de un año (no. individuos vivos / no. de individuos iniciales) y la proporción de individuos reproductivos (no. individuos reproductivos/no. individuos sobrevivientes). Para analizar la relación entre la tolerancia a la sombra y las distintas variables demográficas se realizaron correlaciones de rango de Spearman (Zar, 1974). Esta misma técnica estadística se empleó para analizar la relación entre la tolerancia a la sombra y los patrones de asignación de biomasa, empleando los cocientes raíz/vástago y hojas/tallo calculados en el Capítulo IV. De igual manera se analizó la relación entre la tolerancia a la sombra y la plasticidad fenotípica de las especies en su tasa de crecimiento, su biomasa total y sus patrones de asignación de biomasa. La plasticidad fenotípica se definió como el cociente del valor de la variable en claros/el valor en bosque maduro (Kitajima, 1994). En todos los casos, se excluyeron del análisis a tres de las especies de vegetación secundaria: *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota*. Estas tres especies después de un año no presentaron ningún individuo sobreviviente en el bosque maduro, tanto deciduo como perennifolio. Por lo que se consideraron como especies no tolerantes a la sombra. De tal manera, que se presentan los resultados para siete de las diez especies inicialmente elegidas.

## RESULTADOS

### Sitios abiertos fuera del bosque vs. Sitios en el interior del bosque

En la mayoría de las especies de selva, los diferentes componentes demográficos se vieron afectados negativamente por el ambiente abierto fuera del bosque, donde los valores de germinación, sobrevivencia y crecimiento fueron menores que los encontrados en el interior del bosque. La excepción fue *Costus scaber*, especie en la que aun cuando germinaron pocas semillas en el ambiente abierto, la sobrevivencia en este ambiente fue mayor que en el interior de la selva y las plantas presentaron tasas de crecimiento iguales en el ambiente abierto y el interior de la selva (Fig. 1). *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora* y *Spathiphyllum cochlearispathum* presentaron un bajo número ( $\leq 3$ ) de individuos sobrevivientes en los sitios abiertos fuera del bosque. Estos individuos se encontraron ubicados en puntos sombreados, por lo que tales puntos no pueden considerarse como representativos de dicho ambiente lumínico.

Las cinco especies de vegetación secundaria presentaron en general, un mayor crecimiento y mayores probabilidades de germinar y sobrevivir en el ambiente abierto que dentro de la selva. La única excepción fue la probabilidad de germinar de *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*, la cual fue igual en el ambiente abierto que dentro de la selva (Fig. 1A). En estas dos especies el efecto del ambiente lumínico dentro del bosque sobre la germinación fue menor que en los otros componentes demográficos. En todas las especies, la sobrevivencia y el crecimiento mostraron una disminución considerable en el interior del bosque con respecto al ambiente abierto. *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*, mostraron una mayor tolerancia a la sombra, mientras que *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum*, presentaron una tolerancia a la sombra mínima, debida a un bajo porcentaje de germinación en el interior del bosque ( $\leq 1\%$ ), y una baja (o nula) sobrevivencia de las plántulas después de un año (Fig. 1). *Scleria pterota* mostró un comportamiento intermedio.

#### Interior del bosque: Claros vs Bosque Maduro.

Para la mayoría de las especies de selva, la germinación, la sobrevivencia y el crecimiento, fueron mayores en los claros que en el bosque maduro (Fig. 2); además de que los claros fueron los únicos sitios con una cierta proporción de individuos reproductivos (3.4% y 5% para *Aphelandra aurantiaca* y *Schaueria parviflora*, respectivamente). El ambiente lumínico del bosque maduro tuvo un efecto limitante menor sobre la germinación que sobre los otros componentes demográficos (Fig. 2). Las especies de selva presentaron un porcentaje mayor al 20% de individuos sobrevivientes en los tres ambientes lumínicos del interior del bosque y por tanto, todas presentaron un nivel de tolerancia a la sombra. *Dieffenbachia seguine* fue la especie con mayor tolerancia, siguiéndole en orden decreciente *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora*, *Costus scaber* y *Spathiphyllum cochlearispathum* (Fig. 2B).

En las especies de vegetación secundaria, *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota* germinaron y sobrevivieron únicamente en los claros con porcentajes menores que el 36 % anual (Fig. 2). La respuesta germinativa de las semillas de *Pavonia schiedeana* fue independiente de los ambientes lumínicos en el interior del bosque. Para *Rivina humilis* existió una germinación significativamente mayor en claros que en el bosque maduro (Fig. 2A). El crecimiento y de manera más importante la proporción de sobrevivientes en estas dos especies fueron mayores en los claros que en el bosque maduro (Fig. 2B y C). En el interior del bosque el crecimiento de estas plantas fue considerablemente menor e inclusive, la mayoría de las especies de selva presentaron tasas de crecimiento más rápidas (Fig. 2C). De igual manera, los claros fueron el único ambiente

lumínico en el que algunos de los individuos lograron reproducirse (el 4% y el 1% para *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*, respectivamente).

El Cuadro 1 muestra la probabilidad de establecimiento de las plántulas en el interior de la selva. Para las especies de selva, fue evidente una mayor probabilidad de establecimiento de las plántulas en los claros, aun cuando para *Dieffenbachia seguine* y *Schaueria parviflora* las diferencias no fueron significativas. Las diferencias en la probabilidad de establecimiento entre claros y el bosque maduro fueron mayores para las dos especies menos tolerantes (*Costus scaber* y *Spathiphyllum cochlearispathum*). *Aphelandra aurantiaca* mostró una tendencia opuesta al resto de las especies, con una probabilidad de establecimiento significativamente mayor en el bosque maduro que en el claro. Para todas las especies de vegetación secundaria la probabilidad de establecimiento fue significativamente mayor en claros que en bosque maduro.

Cuadro 1. Probabilidad de establecimiento (Probabilidad de germinación\*Probabilidad de sobrevivencia en un año) para diez especies herbáceas en dos ambientes lumínicos contrastantes en el sotobosque de la selva de Los Tuxtlas, Ver. Se muestra la media  $\pm$  1 error estándar, los valores señalados con un asterisco mostraron diferencias significativas en la prueba U de Mann-Whitney. \* =  $P \leq 0.05$ , NS = no significativa. En los casos de *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota* no se realizó la prueba ya que no existieron plántulas (o su número fue muy bajo,  $\leq 3$ ) en el bosque maduro.

Especie	Claro	Bosque Maduro
Especies de selva		
<i>Dieffenbachia seguine</i>	0.43 $\pm$ 0.02	0.37 $\pm$ 0.05 NS
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	0.07 $\pm$ 0.02	0.12 $\pm$ 0.01 *
<i>Schaueria parviflora</i>	0.32 $\pm$ 0.12	0.26 $\pm$ 0.05 NS
<i>Costus scaber</i>	0.41 $\pm$ 0.06	0.25 $\pm$ 0.03 *
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	0.62 $\pm$ 0.06	0.20 $\pm$ 0.03 *
Especies de vegetación secundaria		
<i>Pavonia schiedeana</i>	0.43 $\pm$ 0.03	0.12 $\pm$ 0.03 *
<i>Rivina humilis</i>	0.33 $\pm$ 0.07	0.02 $\pm$ 0.01 *
<i>Scleria pterota</i>	0.04 $\pm$ 0.03	0.00
<i>Asclepias curassavica</i>	0.01 $\pm$ 0.01	0.00
<i>Melampodium divaricatum</i>	0.00	0.00

Las cinco especies de selva mostraron una correlación negativa entre la tolerancia a la sombra y la proporción de semillas germinadas tanto en claros como en bosque maduro (Fig. 3). Al

incluir en el análisis de correlación a las dos especies de vegetación secundaria (*Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis*), la relación en el bosque maduro se perdió (Fig. 3B). Las especies menos tolerantes a la sombra presentaron semillas de menor tamaño (Fig. 4); dicha relación fue más evidente entre las cinco especies de selva, aunque significativa a una  $\alpha = 0.10$ . Por otro lado, se encontró una correlación positiva entre el peso de las semillas y la altura inicial de las plántulas ( $r_s = 0.78$  y  $0.89$ , en claros y bosque maduro, respectivamente;  $N = 7$ ,  $p < 0.05$ ). Las especies de selva cuyas plántulas presentaron una mayor altura inicial mostraron una mayor sobrevivencia en el bosque maduro (esta relación se perdió al incluir a las especies de vegetación secundaria; Fig. 5B). En los claros no existió una relación significativa entre estas dos variables (Fig. 5A). Existió una tendencia positiva, aunque no significativa, en la correlación entre la sobrevivencia de las especies en claro y en bosque maduro ( $r_s = 0.57$ , NS,  $N = 7$ ). Al excluir a las especies de vegetación secundaria, dicha tendencia fue aún más débil ( $r_s = 0.30$ , NS,  $N = 5$ ).

Entre las especies que mostraron niveles de tolerancia a la sombra, las que tuvieron un mayor crecimiento en claros fueron también las de mayor crecimiento en el bosque maduro (Fig. 6). Es decir, las especies menos tolerantes a la sombra presentaron consistentemente una mayor tasa de crecimiento, aún en niveles de luz bajos. La tasa relativa de crecimiento de las cinco especies de selva mostró una relación inversa con la tolerancia a la sombra, tanto en los claros como en el bosque maduro. Dicha relación resultó débil, pues fue estadísticamente significativa a un  $\alpha \leq 0.1$  únicamente al comparar el crecimiento en claros y la sobrevivencia (o tolerancia) en sombra (Fig. 7A). Al incluir en el análisis de correlación a las especies de vegetación secundaria no se obtuvo una correlación significativa en ninguno de los dos ambientes lumínicos (Fig. 7A y B).

No existió una relación estadísticamente significativa entre el cociente raíz/vástago y la tolerancia a la sombra de las especies estudiadas (Fig. 8). Mientras que el cociente hojas/tallo mostró una relación significativa tanto en los claros como en el bosque maduro (la relación en bosque maduro se pierde al excluir a las especies de vegetación secundaria).

Los niveles de plasticidad fenotípica de las especies estudiadas fueron máximos para la biomasa total, con valores que oscilaron entre 18.7 y 1.1 veces más biomasa total en claros que bosque maduro; para *Costus scaber* y para *Rivina humilis*, respectivamente (Cuadro 2).

Le siguieron en orden de importancia la tasa relativa de crecimiento con un incremento máximo de 5.2 (para *Costus scaber*) y mínimo de 1.5 (para *Rivina humilis*) veces mayor en claros que en bosque maduro.

Cuadro 2. Plasticidad fenotípica de las especies en variables relacionadas con el crecimiento y la asignación de biomasa a raíz, tallo y hojas en siete hierbas de los Tuxtlas, Ver. La plasticidad fenotípica se definió como el cociente del valor de la variable en claro/el valor de la variable en bosque maduro). Las primeras cinco especies son representativas del sotobosque de la selva; mientras que las dos últimas son de vegetación secundaria. Las especies se encuentran ordenadas decrecientemente de acuerdo a su tolerancia a la sombra (ver texto par más detalles). TRC = Tasa relativa de crecimiento, H/T = biomasa hojas/biomasa tallo, H/TOT = biomasa hojas/biomasa total, R/S = biomasa raíz/ biomasa vástago. ND = por la forma arrosada de esta especie no se presenta un tallo.

Especies	<u>Biomasa en Claro</u> Biomasa B. Maduro	<u>TRC en Claro</u> TRC B. Maduro	<u>H/T en Claro</u> H/T B. Maduro	<u>H/TOT en Claro</u> H/TOT B. Maduro	<u>R/S en Claro</u> R/S B. Maduro
<i>Dieffenbachia seguine</i>	2.44	2.29	1.21	1.10	0.96
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	4.47	2.16	0.54	0.82	0.86
<i>Schaueria parviflora</i>	4.65	2.35	0.39	0.65	1.00
o <i>Costus scaber</i>	18.71	5.19	0.81	0.89	1.04
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	4.26	1.71	ND	0.98	1.25
<i>Pavonia schiedeana</i>	7.09	2.53	0.62	0.68	1.58
<i>Rivina humilis</i>	1.11	1.48	0.42	0.75	0.96

El cociente hojas/tallo mostró un decremento de claros a bosque maduro de entre el 19 y el 58%, para *Costus scaber* y *Rivina humilis*, respectivamente; mientras que el cociente hojas/total mostró un decremento de claro a bosque maduro de entre el 2% (para *Spathiphyllum cochlearispathum*) y el 35% (para *Schaueria parviflora*). Finalmente para el cociente raíz/vástago se observó que en cuatro especies (*Costus scaber*, *Dieffenbachia seguine*, *Schaueria parviflora* y *Rivina humilis*) hubo un cambio menor al 5%, aunque la tendencia del cambio no fue clara. En algunas especies el cociente fue mayor en claros, en otras fue mayor en el bosque maduro. El máximo valor de plasticidad fenotípica del cociente r/s fué un incremento del 58% en claro con respecto al valor en el bosque maduro para una especie de vegetación secundaria (*Pavonia schiedeana*; Cuadro 2).

La sobrevivencia de las plántulas se vió disminuída por el nivel de plasticidad fenotípica (definida por el cociente de la variable en claro y en bosque maduro; e.g., tasa de relativa de crecimiento en claro/tasa relativa de crecimiento en bosque maduro) de las especies. Las especies que presentaron mayores cambios en su morfología o tasa de crecimiento, y por tanto mayores niveles de plasticidad fenotípica, presentaron una menor sobrevivencia, especialmente en los claros (Cuadro 3). Únicamente existió una correlación negativa entre la tolerancia a la sombra de las especies (sobrevivencia en bosque maduro) y los niveles de plasticidad en el cociente r/s; al incluir a las especies de vegetación secundaria el coeficiente de correlación fue marginalmente significativo ( $\alpha \leq 0.10$ ; Cuadro 3).

Cuadro 3. Correlación entre la sobrevivencia anual en claro y en bosque maduro y la plasticidad fenotípica de diversas variables indicadoras de crecimiento. En la primera y tercera columna se presenta el coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s$ ) para las siete especies estudiadas; mientras que en la segunda y cuarta se muestra el coeficiente al incluir únicamente a las especies de selva. Los valores de  $r_s$  subrayados presentaron un nivel de confianza  $\alpha \leq 0.10$  y en negritas y subrayados un  $\alpha \leq 0.05$ , los demás resultaron no significativos.

Variables correlacionadas	Sobrevivencia en Claro		Sobrevivencia en Bosque Maduro	
	$r_s$ (N = 7)	$r_s$ (N = 5)	$r_s$ (N = 7)	$r_s$ (N = 5)
Plasticidad de la tasa relativa de crecimiento	-0.29	-0.50	0.21	0.10
Plasticidad de la biomasa anual total	-0.43	<b>-0.90</b>	0.04	-0.40
Plasticidad del cociente raíz/vástago	-0.21	0.01	<b>-0.61</b>	<b>-0.90</b>
Plasticidad del cociente hojas/ total	-0.36	-0.50	-0.25	0.30

## DISCUSIÓN

Los resultados muestran que las condiciones ambientales de los sitios abiertos fuera del bosque no favorecen el establecimiento de las especies de selva, en particular *Aphelandra aurantiaca*, *Spathiphyllum cochlearispathum* y *Schaueria parviflora* serían las especies más afectadas. Es probable que el efecto negativo del ambiente abierto fuera del bosque sobre el desarrollo de las especies de selva se haya debido a otros factores que se modifican al aumentar la cantidad de radiación que llega al suelo. Tal es el caso de la temperatura, la evaporación y la humedad del suelo factores que se sabe afectan la respuesta germinativa y la fotosíntesis (Fenner 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994). En el escenario actual de deforestación en el cual ocurren los fragmentos de selva se encuentran rodeadas por vegetación secundaria y dado el efecto negativo de los altos niveles de luz ( $\geq 35\%$  del total incidente) sobre la germinación, sobrevivencia y crecimiento de las especies de selva, su abundancia a nivel local disminuirá con el incremento en la superficie de áreas abiertas por la tala de la selva.

*Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota* fueron especies no tolerantes a la sombra. Esto aunado a la corta longevidad de las semillas en el suelo (ver Capítulo II) con relación al tiempo promedio entre la apertura repetida de un claro en un mismo punto de la selva de Los Tuxtlas (entre 62 y-138 años, Martínez-Ramos *et al.* 1988; Bongers *et al.*, 1988), muestran claramente que el establecimiento de estas tres especies en el interior del bosque podría darse únicamente en claros, preferentemente en claros grandes ( $\geq 500 \text{ m}^2$ ), los cuales son poco frecuentes (Martínez-Ramos *et al.*, 1988). Únicamente a través de una copiosa y continua lluvia de semillas, además de un eficiente dispersión, sería posible que dichas especies se establecieran en el interior del bosque. Todos estos elementos en conjunto, indican que la invasión de la selva por estas tres especies es un evento muy poco probable y restringido a los claros.

En *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis* su mayor tolerancia a la sombra les confiere un potencial de invasión de la selva fue mayor. La germinación en el interior de la selva fue considerable (50%), inclusive mayor que en algunas especies de selva, y no se vió afectado por los niveles de luz encontrados en el sotobosque. En el interior del bosque después de un año, sobrevivieron más de la mitad de los individuos originales, con aproximadamente el 75% de éstos concentrados en los claros. Estos resultados muestran que es posible el establecimiento de estas dos especies de vegetación secundaria en el interior de la selva. Las mayores densidades dentro del bosque se esperaría encontrarlas en los claros. Por la ausencia de un banco de semillas persistente en

*Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis* (ver Capítulo II) y su baja sobrevivencia en el bosque maduro (19% y 4.5%, respectivamente; Fig. 2), la permanencia en la selva de estas especies una vez cerrado el claro dependerá principalmente de la colonización de nuevos claros. En este proceso de recolonización la lluvia de semillas es determinante.

Ellison *et al.*, (1993) encontraron que la probabilidad de establecimiento de plántulas en *Miconia affinis* (especie arbustiva clasificada como heliófila), y *M. gracilis* y *M. nervosa*, especies arbustivas tolerantes a la sombra, productoras de semillas muy pequeñas (100 - 1000  $\mu\text{g}$ ), fue del orden de  $1 \times 10^{-3}$ . Dicho valor es similar al encontrado para las especies herbáceas de vegetación secundaria, pero comparativamente menor que el de las especies de selva. Al igual que lo observado por otros autores (Smith, 1985; Mulkey *et al.* 1991; 1993), los resultados del presente estudio evidencian la importancia de los claros para el mantenimiento de las poblaciones de hierbas en el sotobosque de la selva, no obstante existe variación en el grado de dependencia de las especies. *Costus scaber* y *Spathiphyllum cochlearispathum* las dos especies de selva con menor tolerancia a a sombra presentaron las mayores diferencias en la probabilidad de establecimiento entre claros y el bosque maduro. Mientras que en *Aphelandra aurantiaca*, una de las especies con mayor tolerancia a la sombra, la probabilidad de establecimiento en claros fue menor que en el bosque maduro. Lo anterior se debió a una menor probabilidad de germinar en claros que en bosque maduro. En esta especie fue evidente un efecto negativo sobre la germinación de los menores niveles de humedad y mayores temperaturas que se observaron en los claros. Para las especies de vegetación secundaria la probabilidad de establecimiento fue significativamente mayor en claros que en bosque maduro, lo que evidencía la importancia de los claros para la entrada de nuevas especies al interior de la selva.

La mayor proporción de semillas germinadas en especies con menores niveles de tolerancia a la sombra en el bosque maduro es contrario a lo propuesto dentro de la teoría de estrategias de historias de vida (Mac Arthur y Wilson, 1967; Stearns, 1992) y lo propuesto por Bazzaz y Pickett (1980) para plantas tropicales de diferentes estadios sucesionales. Acorde con estos autores, se esperaría que la germinación de especies demandantes de luz, con semillas pequeñas, fuera menor que en especies tolerantes, con semillas grandes. Metcalfe y Grubb (1997) también encontraron, para un conjunto de especies con semillas pequeñas ( $\leq 1$  mg de peso seco), la ausencia de una respuesta a los cambios en la intensidad lumínica. Posiblemente, son otros los factores responsables de la respuesta observada y no el ambiente lumínico. Los cambios en temperatura y humedad, responsables de la desecación de semillas; o bien el ataque por patógenos y herbívoros podrían explicar la respuesta germinativa observada para las especies estudiadas. Las especies con menos

tolerancia a la sombra presentaron semillas de menor tamaño. En la literatura se ha reportado que las semillas de menor tamaño presentan una menor probabilidad de ataque por patógenos y/o herbívoros así como una mayor resistencia a la desecación (Janzen, 1969; Fenner, 1985; Tilman, 1988), lo que podría explicar el mayor porcentaje de germinación encontrado para las especies menos tolerantes.

La ausencia de una correlación positiva entre la sobrevivencia de las especies de selva en claros y en bosque maduro coincide con lo observado por Ellison *et al.*, (1993) para tres especies de *Miconia* que habitan el sotobosque. No obstante, al incluir a las dos especies de vegetación secundaria, se observó una ligera tendencia positiva, lo cual es similar a lo encontrado por Augspurger (1984a) para plántulas de árboles con distintos niveles de tolerancia a la sombra. Lo anterior sugiere que la respuesta a los distintos ambientes lumínicos es menos diferenciada entre las especies herbáceas del interior de la selva, y al incluir a las especies herbáceas de vegetación secundaria, dada su mayor dependencia de altos niveles de luz para sobrevivir, la tendencia se asemeja más a la encontrada para plántulas de árboles, forma de crecimiento en la que se ha observado una mayor diferenciación en la respuesta a los cambios en el ambiente lumínico (Whitmore, 1975; Clark, 1994 y Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

La relación entre un mayor tamaño inicial de las plántulas y una mayor sobrevivencia en bosque maduro, coincide con lo observado por Augspurger (1984a) quien encontró esta misma tendencia en plántulas de 18 especies arbóreas con diferentes grados de tolerancia a la sombra. Esto sugiere que dadas las lentas tasas de crecimiento en las plántulas que se encuentran creciendo en el bosque maduro, la sobrevivencia en el primer año de vida de las depende, en gran medida, del tamaño inicial de las plántulas. Las especies con semillas mayores presentarán plántulas de mayor talla, lo que en un ambiente de baja luminosidad confiere ventajas de sobrevivencia sobre las especies con semillas pequeñas y por tanto plántulas pequeñas. Una hipótesis razonable es que las semillas de mayor tamaño producen plántulas que generalmente presentan cotiledones con mayor cantidad de reservas, las cuales son muy importantes en condiciones de baja intensidad lumínica donde las plántulas pueden experimentar, por varios días, un balance neto de carbono a niveles de luz por debajo de su punto de compensación (Kitajima, 1996). Otras de las ventajas mencionadas en la literatura son que las plántulas de mayor tamaño tienen una mayor probabilidad de sobrevivir al enterramiento por hojarasca (Molofsky y Augspurger, 1992) y que presentan una mayor capacidad de recuperación o de resistencia a pérdidas de tejido fotosintético por daños físicos, por herbívoros o por patógenos (Aide, 1987; Clark y Clark, 1989; Kitajima, 1996). Al aumentar la cantidad de luz

que llega al suelo, por la apertura de claros en el dosel, se eliminan en gran medida las condiciones limitantes que existen en el bosque maduro, de tal manera que las plántulas que se encuentran creciendo en claros presentan una tasa de crecimiento más rápida, especialmente las especies con plántulas pequeñas, por lo que las ventajas de las especies con plántulas de mayor tamaño inicial desaparecen rápidamente.

El crecimiento en altura se vió menos afectado por los cambios en los niveles de luz que la sobrevivencia, ya que todas las especies (excepto *Aphelandra aurantiaca*) mostraron diferencias significativas entre la sobrevivencia en claro y bosque maduro después de un año. Mientras que solo cuatro de las siete especies mostraron diferencias singificativas entre el crecimiento en estos dos ambientes. Esto probablemente se deba a que únicamente sobrevivieron los individuos que se encontraban creciendo en puntos donde se presentó una intensidad lumínica mínima para su desarrollo. De tal manera que el proceso de muerte disminuye la variación en los niveles de luz que las plántulas reciben al germinar, y por lo tanto, las diferencias en el crecimiento entre individuos son menores. Otra posible explicación es que existen otros factores (e.g., herbívoros, patógenos, caída de ramas, acumulación de hojarasca) que operan diferencialmente sobre la sobrevivencia de los individuos entre claros y bosque maduro, pero no sobre el crecimiento.

Los resultados de sobrevivencia y crecimiento observados para las especies de vegetación secundaria muestran claramente la importancia del ambiente lumínico como limitante del desarrollo de estas especies en el interior de la selva. Ellison *et al.*, (1993) encontraron un resultado similar para tres especies demandantes de luz del género *Miconia*, que habitan el sotobosque. Walters y Reich (1996) encontraron un resultado similar para plántulas de árboles en un bosque templado. Estos últimos autores proponen que existe un compromiso entre la maximización de la tasa de crecimiento en sol y la minimización del punto de compensación de luz para el crecimiento en sombra.

El que las especies menos tolerantes a la sombra presentaran una mayor tasa de crecimiento tanto en claros como en bosque maduro concuerda con lo observado por Barau y Ramakrishnan (1989), Chazdon (1992), Kitajima (1994) y Huante, (1996); pero no con lo obtenido por Popma y Bongers (1988), Sánchez-Coronado *et al.*, (1990) y Denslow *et al.* (1990) quienes encontraron un mayor crecimiento en las especies con tolerancia a la sombra mayor o intermedia. La comparación de estos resultados se ve limitada por los diferentes criterios utilizados para definir la tolerancia a la sombra en las especies estudiadas, así como por los niveles de luz tan variados a los que fueron sometidas las plántulas experimentales.

La presencia de un compromiso entre una alta tasa de crecimiento y la tolerancia a la sombra, es decir la sobrevivencia en el bosque maduro, sugiere que en las especies más tolerantes a la sombra las presiones de selección en el sentido de, han sido más fuertes que aquellas tendientes a aumentar la tasa de crecimiento. Esto confiere una mayor resistencia al estrés a costa de tasas de crecimiento más lentas y por lo tanto las especies pueden desarrollarse en ambientes de bajos recursos (Mooney y Gulmon, 1982; Tilman, 1988; Chapin *et al.*, 1990, 1993; Kitajima, 1994, 1996). Se esperaría que la asignación de carbono al almacenamiento fuera mayor en las especies que, ya que por la naturaleza cambiante de los niveles de luz, en los periodos en los que la intensidad lumínica es muy baja, estas plantas dependen en gran medida de las reservas acumuladas (Smith, 1987; Mulkey *et al.*, 1991). O bien, es probable que eventos que requieren de un alto gasto energético, como es el evento reproductivo, no podrían realizarse únicamente con la energía lumínica disponible en el momento, siendo necesaria la utilización de energía almacenada (Smith, 1987; Mulkey *et al.*, 1991). Las reservas almacenada son de gran importancia para el mantenimiento de un balance neto de carbono a largo plazo (Tilman, 1988).

La tendencia observada de una menor probabilidad de sobrevivencia en especies con una mayor plasticidad fenotípica probablemente se debió a que bajo condiciones de mayor disponibilidad de luz, como las encontradas en los claros, las especies capaces de aprovechar de manera más eficiente dicho aumento del recurso lumínico, mostraron un aumento en su tasa de crecimiento, o en su biomasa total, mayor que el de los individuos que se encontraban creciendo en el bosque maduro. Durante el proceso natural de cierre del claro, y la consecuente disminución de los niveles de luz, por la mayor biomasa acumulada estas plántulas no pudieron mantener un balance de carbono positivo, siendo los costos respiratorios comparativamente más altos que en plántulas de menor tamaño, aumentando así su probabilidad de muerte. En el presente estudio, dentro de los claros existió una disminución del 30% y el 50% para el porcentaje de luz difusa y directa, respectivamente, recibida en los claros al tiempo cero (inicio del estudio) y seis meses después (Capítulo I). El cierre del claro puede representar en términos de aclimatación de los individuos un proceso restrictivo para la sobrevivencia y el crecimiento, ya que las plantas tienen que reajustar su morfología o su fisiología en condiciones en las que la cantidad de recursos, en particular luz, disminuye continua y gradualmente (Kitajima, 1996).

Diversos autores han encontrado que la plasticidad fenotípica es mayor en las especies menos tolerantes a la sombra, o bien, en especies de las primeras etapas de la sucesión (Bazzaz y Carlson, 1982; Sánchez-Coronado *et al.* 1990; Denslow *et al.* 1990; Strauss-Debenedetti y Bazzaz, 1991;

Chazdon, 1992; Kitajima, 1994; Huante, 1996). Sin embargo, existen trabajos en los que no existe una correlación entre el estatus sucesional o la tolerancia a la sombra y los niveles de plasticidad fenotípica (Fetcher *et al.*, 1987; Pearcy, 1987; Baruah y Ramakrishnan, 1989; Lee *et al.*, 1997). En el presente estudio únicamente existió una correlación entre la tolerancia a la sombra y la plasticidad de las especies para el cociente raíz/vástago. En este caso la correlación fue negativa por lo que apoya la idea de mayor plasticidad en las especies menos tolerantes. No obstante, en el resto de las variables analizadas las correlaciones fueron no significativas. Son necesarios más estudios que involucren un mayor número de especies con características ecológicas contrastantes para responder esta pregunta.

## CONCLUSIONES

Fue evidente la importancia de los claros para el establecimiento de las plántulas de las especies herbáceas estudiadas. No obstante, existió variación en el grado con el que estas especies dependen de los claros. *Costus scaber* y *Spathiphyllum cochlearispathum* las dos especies mas demandantes de luz presentaron las mayores diferencias en la probabilidad de establecimiento entre los claros y el bosque maduro. Mientras que en *Aphelandra aurantiaca* una de las especies con mayor tolerancia a la sombra, la probabilidad de establecimiento en claros fue menor que en el bosque maduro. Para todas las especies de vegetación secundaria la probabilidad de establecimiento fue significativamente mayor en claros que en bosque maduro, lo que evidencia la importancia de los claros para la entrada de nuevas especies al sotobosque de la selva.

Todas las especies de selva mostraron cierta tolerancia a la sombra. *Dieffenbachia seguine* fue la especie de mayor tolerancia, le siguieron en orden decreciente, *Aphelandra aurantiaca*, *Schaueria parviflora*, *Costus scaber* y *Spatiphyllum cochlearispathum*. En el caso de las especies de vegetación secundaria, *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis* fueron las únicas especies que mostraron tolerancia a la sombra, *Asclepias curassavica*, *Melampodium divaricatum* y *Scleria pterota* resultaron no tolerantes. Las características asociadas con una mayor tolerancia a la sombra fueron, el tamaño de la semilla y el tamaño inicial de la plántula, así como una tasa de crecimiento baja y una mayor asignación a hojas.

La sobrevivencia, en todas las especies, fue el componente demográfico que se vió más afectado por los cambios en el ambiente lumínico, mientras que la germinación fue el componente donde el efecto fue menor. La presencia de un compromiso entre una alta tasa de crecimiento y la tolerancia a la sombra, es decir la sobrevivencia en el bosque maduro, sugiere que en las hierbas del sotobosque es importante aumentar la asignación de recursos a defensas, mantenimiento o a almacenamiento. Ya que estas especies completan su ciclo de vida en el sotobosque, donde el recurso luz es limitado, por lo que es de esperar que en gran medida dependan de las reservas acumuladas.

La ausencia de una correlación positiva entre la sobrevivencia de las especies de selva en claros y en bosque maduro sugiere que la respuesta a los distintos ambientes lumínicos es menos diferenciada entre las especies herbáceas del sotobosque que lo que se ha observado para plántulas de árboles.

REFERENCIAS

- Aide, T. M. 1987. Limbfalls: a major cause of sapling mortality for tropical forest. *Biotropica* 19:284-285.
- Augspurger, C. K. 1984a. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72:777-795.
- Augspurger, C. K. 1984b. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance. *Oecologia* 61:211-217.
- Augspurger, C. K. 1984 c. Seedling survival among tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps and pathogens. *Ecology* 85:1705-1712.
- Baruah, U. y P. S. Ramakrishnan. 1989. Growth strategies of early and late successional shrubs from a subtropical moist forest under two light regimes. *Proceedings of the Indian Academy of Science (Plant. Sci.)* 99:343-351.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. En: *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics* (Eds.). Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes. Dr. Junk. Dordrecht, pp 113-128.
- Bazzaz, F. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. En: Gómez-Pompa, A., T. C. Whitmore y M. Hadley (Eds.). *Rainforest Regeneration and Management*. Man and the Biosphere Series. Volume 7. UNESCO. Paris, pp 91-118.
- Bazzaz F. A. y S. T. A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:287-310.
- Bazzaz, F. A. y R. W. Carlson. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54:313-316.
- Bazzaz, F. y D. Ackerly. 1992. Reproductive allocation and reproductive effort in plants. En: M. Fenner (Ed.) *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C. A. B. International, Wallingford.
- Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. En: *Encyclopedia of Plant Physiology*. Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond y H. Ziegler (Eds.). New Series. Springer Verlag, Berlin, pp 12: 57-107.
- Burslem, D. F. R., Grubb, P. J. y I. M. Turner. 1995. Responses to nutrient addition among shade tolerant tree seedlings of lowland tropical rainforest in Singapore. *Journal of Ecology* 83:113-122.
- Calvo-Irabién, L. M. 1989. *Demografía y dinámica poblacional de Aphelandra aurantiaca en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver.* Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Chabot, B. F. y D. J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:229-259.
- Chapin F. S., E. D. Schulze y H. A. Mooney. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:432-447.

- Chapin, F. S., K. Autumn y F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* 142:578-592.
- Chazdon, R. L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rainforest shrubs across natural gap transects. *Oecologia* 92: 586-595.
- Chazdon, R. L. y N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland and tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Clark, D. A. 1994. Plant demography. En: McDade, L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. Hartshorn. *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 90-105.
- Clark, D. B. y D. A. Clark. 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rainforest. *Oikos* 55:225-230.
- Coley, P. D., J. P. Bryant and F. S. Chapin III. 1985. Resources availability and antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12:47-55.
- Denslow, J. S., J. C. Schultz, P. M. Vitousek y B. R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71:165-179.
- Ellison, A. M., J. S. Denslow, B. A. Loiselle y D. Brenés. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74:1733-1749.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall, Londres.
- Fetcher, N., S. F. Oberbauer y B. R. Strain. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometeorology* 29:145-155.
- Fetcher, N., S.F. Oberbauer, R. Gilbert y R.B. Strain. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35:97-110.
- Fetcher, N., B. L. Haines, R. A. Cordero, D. J. Lodge, L. R. Walker, D. S. Fernández y W. T. Laurence. 1996. Responses of tropical plants to nutrients and light on a landslide in Puerto Rico. *Journal of Ecology* 84: 331-341.
- Garwood, N. C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. En: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (Eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, pp 149-209.
- Glesson, S. K. y D. Tillman. 1994. Plant allocation, growth rate and successional status. *Functional Ecology* 8:543-550.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52:107-145.
- Hartshorn, G. S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. En: Tomlinson P. B. y M. H. Zimmerman (Eds.) *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 627-638.

- Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. In: Estrada, A. y T. H. Fleming (Eds). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp 169-186.
- Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- Huante, P. 1996. *Plasticidad, disponibilidad de recursos y crecimiento en plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco: un enfoque experimental*. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Hubbell, S. P. y R. B. Foster. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation for management. *Oikos* 63: 48-61.
- Janzen, D. H. 1969. Seed eaters vs. seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23:1-27.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419-428.
- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. En: Mulkey, S. S., R. L. Chazdon y A. P. Smith (Eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, Londres, pp 559-597.
- Lee D. W., S. F. Oberbauer, B. Krishnapilay, M. Mansor, H. Mohamad y S. K. Yap. 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia* 110:1-9.
- Levey, D. J. 1988. Trefall gaps in a tropical wet forest and the distribution of understory birds and plants. *Ecology* 69: 1076-1089.
- Mac Arthur R. H. y E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, University Press. Princeton.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Alhambra. México, D. F., pp 191-239.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.
- Metcalf, D. J. y P. J. Grubb. 1997. The responses to shade of seedlings of very small-seeded tree and shrub species from tropical rain forest in Singapore. *Functional Ecology* 11:215-221.
- Molofsky, J. y C. K. Augspurger. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73:68-77.
- Mooney, H. 1972. The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:315-346.
- Mooney, H. y S. L. Gulmon. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *Bioscience* 32:198-206.
- Mulkey, S. S., A. P. Smith and S. J. Wright. 1991. Comparative life history of two understory neotropical herbs. *Oecologia* 88:263-273.

- Mulkey, S. S., S. J. Wright and A. P. Smith. 1993. Comparative physiology and demography of three neotropical forest shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. *Oecologia* 96:526-536.
- Pearcy, R. W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. *Functional Ecology* 1:169-178.
- Popma, J. y F. Bongers. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* 75:625-632.
- Rice, S. A. y F. A. Bazzaz. 1989. Growth consequences of plasticity of plant traits in response to light conditions. *Oecologia* 78:508-512.
- Sánchez-Coronado, M. E., E. Rincón y C. Vázquez-Yanes. 1990. Growth responses of three constricting *Piper* species growing in different light conditions. *Canadian Journal of Botany* 68:1182-1186.
- Smith, A.P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical* 35:111-118.
- Sokal, R. R. y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3a. Edición. W. H. Freeman, Nueva York.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. Oxford.
- Strauss-Debenedetti, S. y F. A. Bazzaz. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia* 87:377-387.
- Tilman, D. 1988. *Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press. New Jersey.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincón, M. E. Sánchez-Coronado, P. Huante, J. R. Toledo y V. L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71:1952-1958.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco Segovia, A. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. En: Caldwell, M.N. y R.W. Pearcy (Eds.). *Exploitation of Environmental Heterogeneity in Plants. Ecophysiological Processes Above and Belowground*. Academic Press, San Diego, pp 209-236.
- Vitousek, P. M. y J. S. Denslow. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical forest. *Journal of Ecology* 74:1167-1178.
- Walters, M. B. y C. B. Field. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rainforest *Piper* species with different ecological amplitudes. *Oecologia* 72:449-456.
- Walters, M. B. y P. B. Reich. 1996. Are shade tolerance, survival and growth linked? Low light and nitrogen effect on hardwood seedlings. *Ecology* 77:841-853.
- Whitmore, T. C. 1975. *Tropical Rain Forest of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. En: Tomlinson P. B. y M. H. Zimmerman (Eds.) *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 639-655.
- Zar, J. H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Londres.

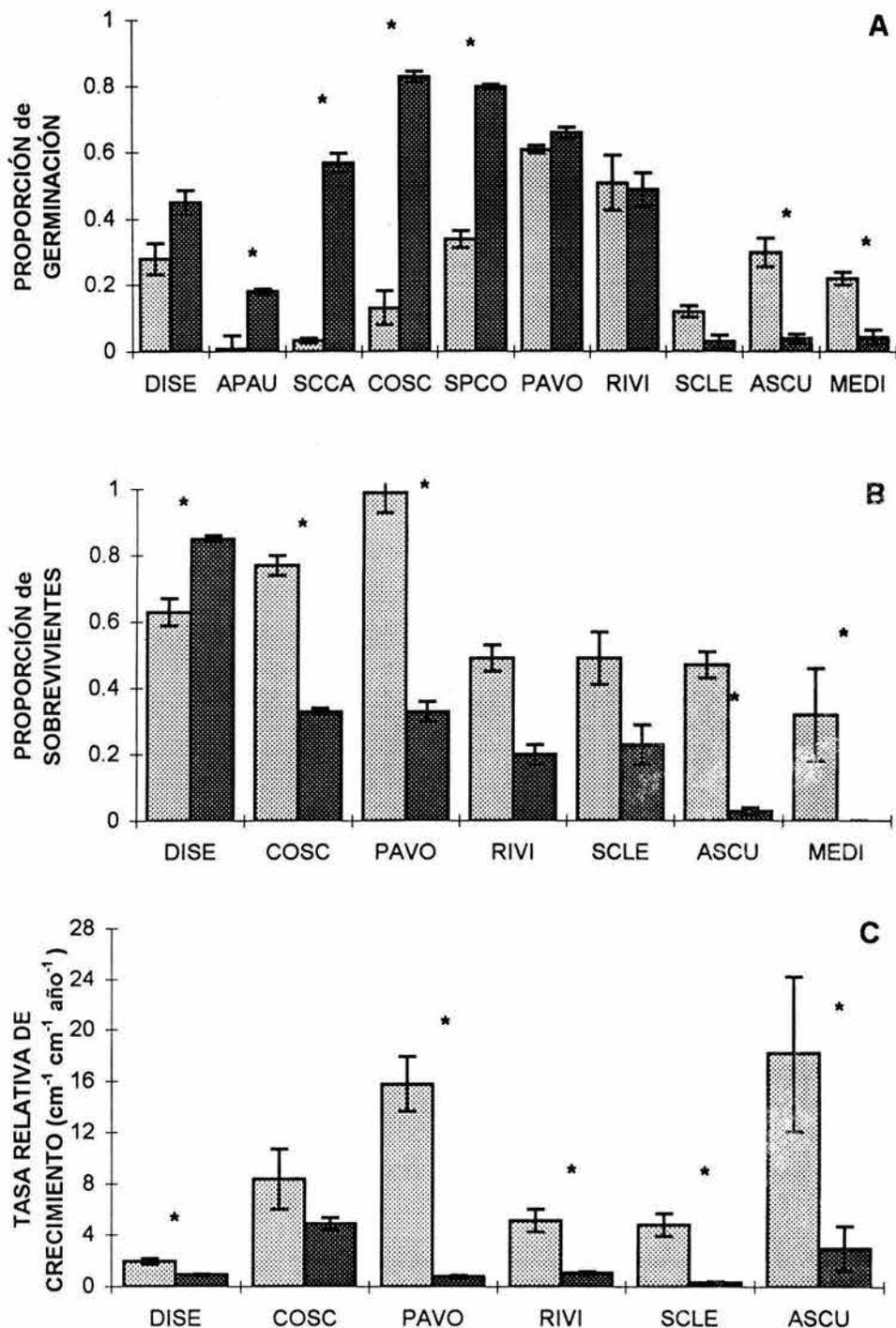


Figura 1. Proporción de germinación (A), sobrevivencia (B) y tasa relativa (C) de crecimiento bajo dos ambientes lumínicos para un conjunto de especies herbáceas en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Las especies se encuentran en orden decreciente (izquierda a derecha) de acuerdo con su tolerancia a la sombra. Especies de selva: DISE = *Dieffenbachia seguine*, APAU = *Aphelandra aurantiaca*, SCCA = *Schaueria parviflora*, COSC = *Costus scaber*, SPCO = *Spathiphyllum cochlearispathum*. Especies de vegetación secundaria: PAVO = *Pavonia schiedeana*, RIVI = *Rivina humilis*, SCLE = *Scleria pterota*, ASCU = *Asclepias curassavica* y MEDI = *Melampodium divaricatum*. Se señalan las especies en las que existieron diferencias significativas entre tratamientos (U, Mann-Whitney); \* =  $P < 0.05$ . Únicamente se muestran las especies con un número inicial de individuos suficientemente grande para realizar la prueba estadística. Se muestra el promedio + 1 error estándar. ■ Abierto ■ Selva

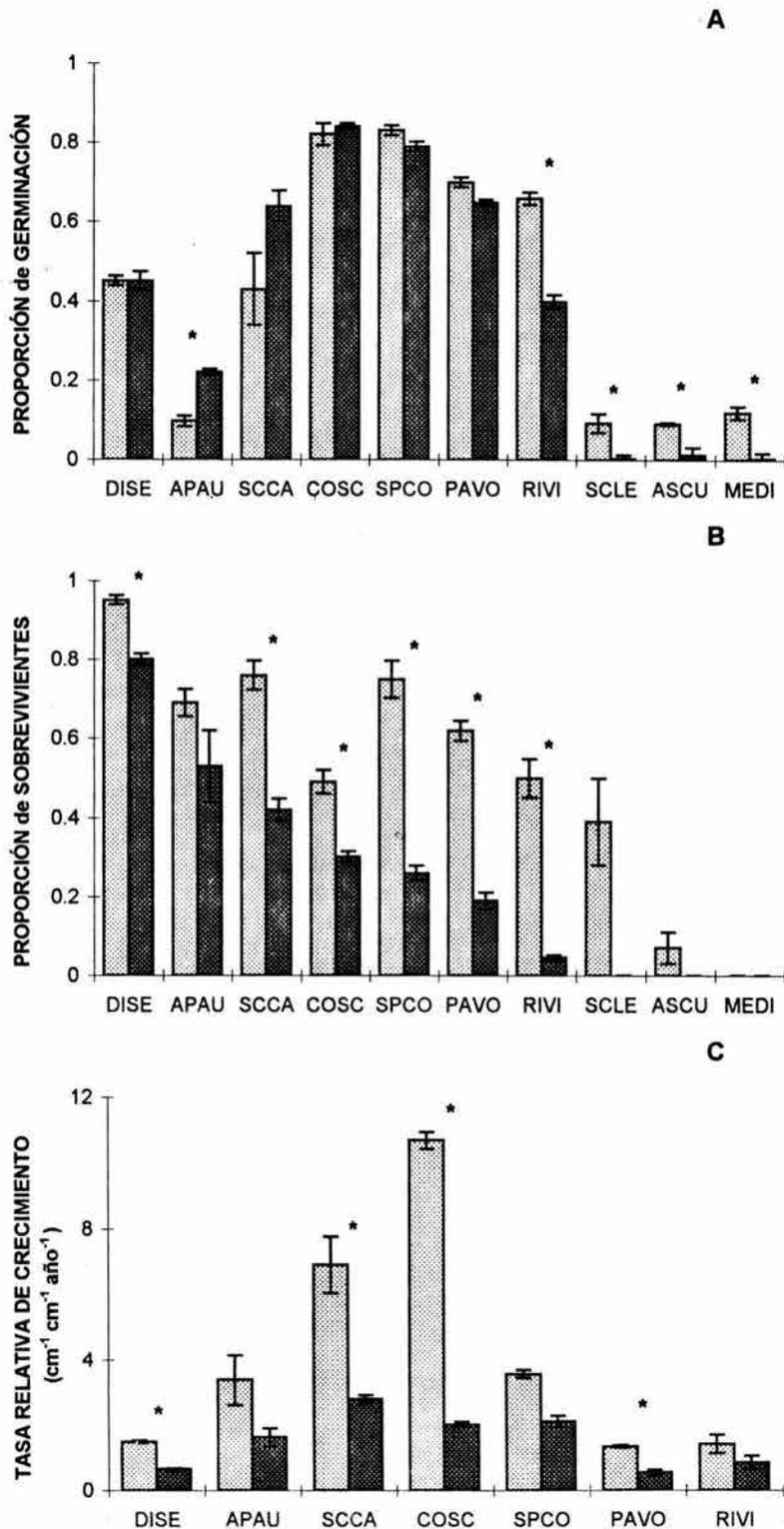


Figura 2. Proporción de germinación (A), sobrevivencia (B) y tasa relativa de crecimiento (C) bajo dos ambientes lumínicos para un conjunto de especies herbáceas en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Las especies se encuentran en orden decreciente (izquierda a derecha) de acuerdo con su tolerancia a la sombra. Se señalan las especies en las que existieron diferencias significativas entre tratamientos (U, Mann-Whitney); \* =  $P < 0.05$ . Únicamente se muestran las especies con un número de individuos suficientemente grande para realizar la prueba estadística. Se muestra el promedio  $\pm$  1 error estándar. Los nombres completos de las especies se encuentran en la Fig. 1. □ Claro ■ Bosque Maduro

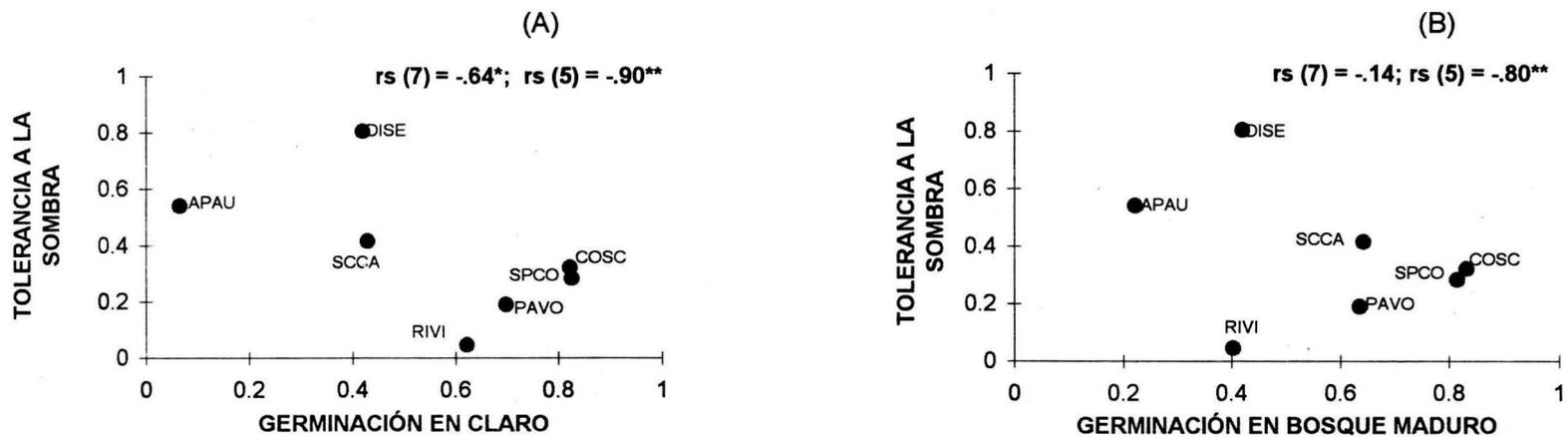


Figura 3. Relación entre el porcentaje de germinación en claro (A) y bosque maduro (B) y la tolerancia a la sombra para siete especies herbáceas en el sotobosque de Los Tuxtlas. Los puntos representan el promedio para cada especie (N = 3). \* =  $p \leq 0.10$  \*\* =  $p \leq 0.07$  \*\*\* =  $p \leq 0.05$ , los valores de  $r_s$  sin símbolo fueron no significativos. El primer valor de  $r_s$  incluye a las dos especies de vegetación secundaria (N=7), el valor entre paréntesis es únicamente para las especies de selva (N=5). Los nombres completos de las especies se encuentran en la Fig. 1.

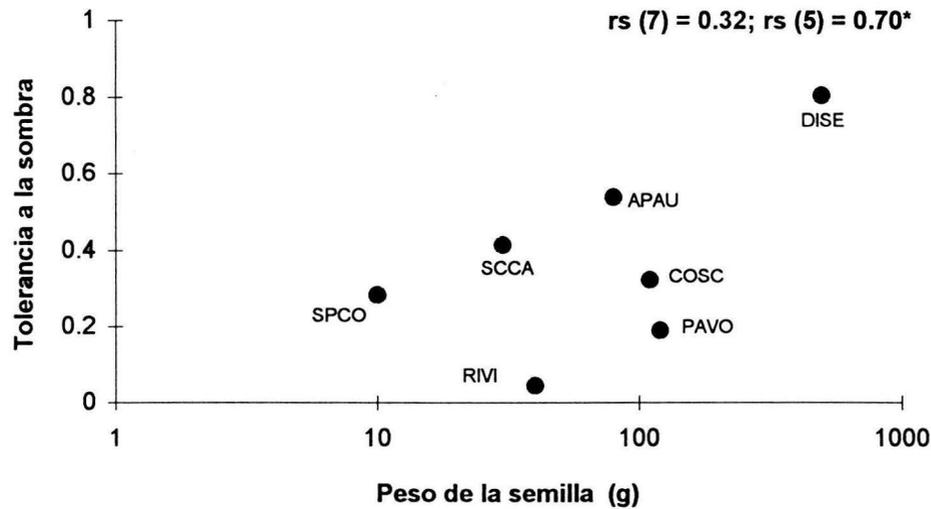


Figura 4. Relación entre el logaritmo del peso seco de la semilla y la tolerancia a la sombra para siete especies de hierbas en el sotobosque de Los Tuxtlas. Los puntos representan el promedio para cada especie (N = 3). \* =  $p < 0.10$  el valor de rs sin símbolo no fue significativo. El primer valor de rs incluye las dos especies de vegetación secundaria (N=7), el valor entre paréntesis es únicamente para las especies de selva (N=5). Los nombres completos de las especies se encuentran en la Fig. 1.

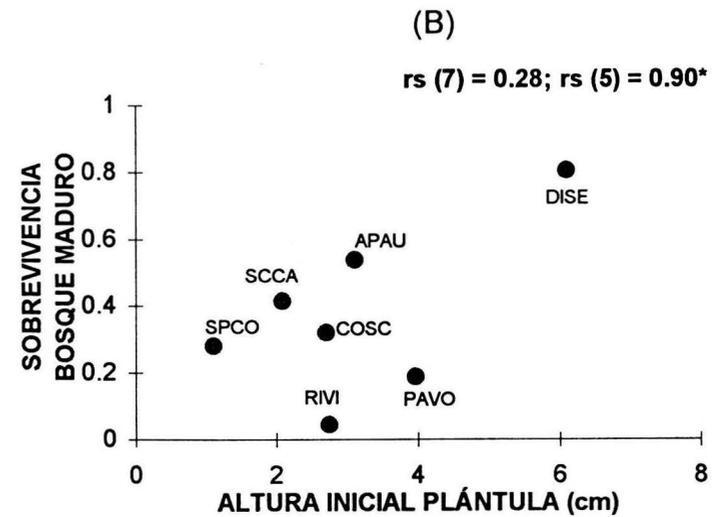
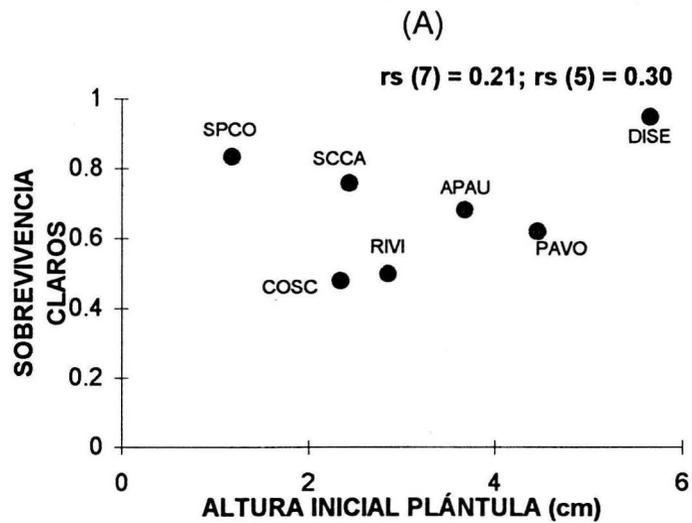


Figura 5. Relación entre la altura inicial de la plántula y el de sobrevivencia en claro (A) y bosque maduro (B), para siete especies de hierbas en el sotobosque de Los Tuxtlas, Veracruz. Los puntos representan el promedio para cada especie ( $N = 3$ ).  $*$  =  $p \leq 0.05$ , los valores de  $r_s$  sin símbolo no fueron significativos. El primer valor de  $r_s$  incluye a las dos especies de vegetación secundaria ( $N = 7$ ), el valor entre paréntesis es únicamente para las especies de selva ( $N = 5$ ). Los nombres completos de las especies se encuentran en la Figura 1.

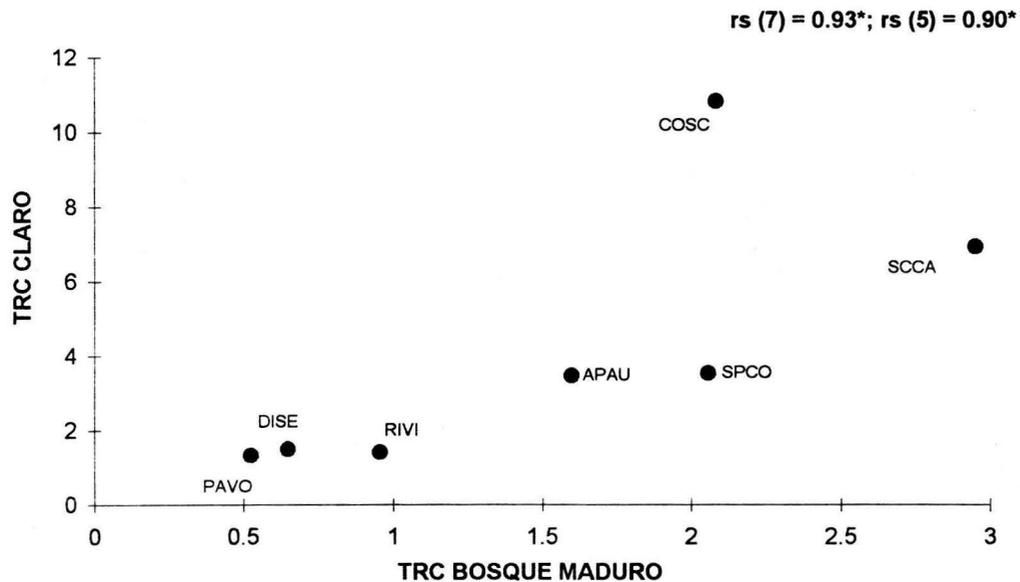


Figura 6. Relación entre la tasa relativa de crecimiento en claro y bosque maduro para siete especies de hierbas en el sotobosque de Los Tuxtlas, Ver. Los puntos representan el promedio para cada especie (N = 3). \* =  $p < 0.05$  el valor de rs sin símbolo no fue significativo. El primer valor de rs incluye las dos especies de vegetación secundaria (N = 7), el valor entre paréntesis es únicamente para las especies de selva (N = 5). Los nombres completos de las especies se encuentran en la Fig. 1.

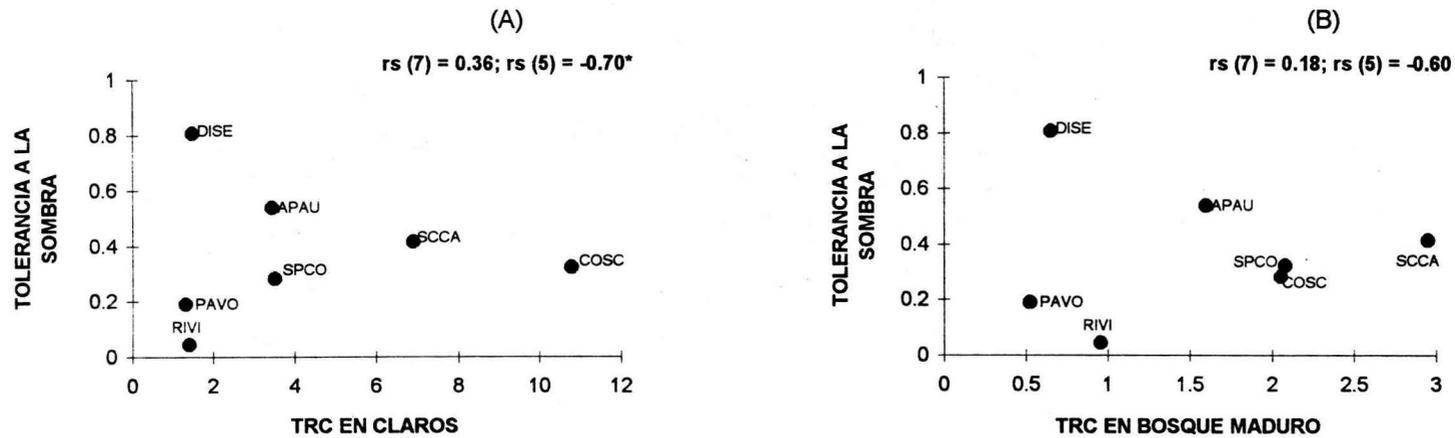


Figura 7. Relación entre la tolerancia a la sombra y la tasa relativa de crecimiento en claro (A) y bosque maduro (B), para siete especies de hierbas en el sotobosque de Los Tuxtlas. Los puntos representan el promedio para cada especie ( $N = 3$ ).  $* = p \leq 0.1$ , los valores de  $rs$  sin símbolo no fueron significativos. El primer valor de  $rs$  incluye a las dos especies de vegetación secundaria ( $N = 7$ ), el valor entre paréntesis es únicamente para las especies de selva ( $N = 5$ ). Los nombres completos de las especies se encuentran en la Figura 1.

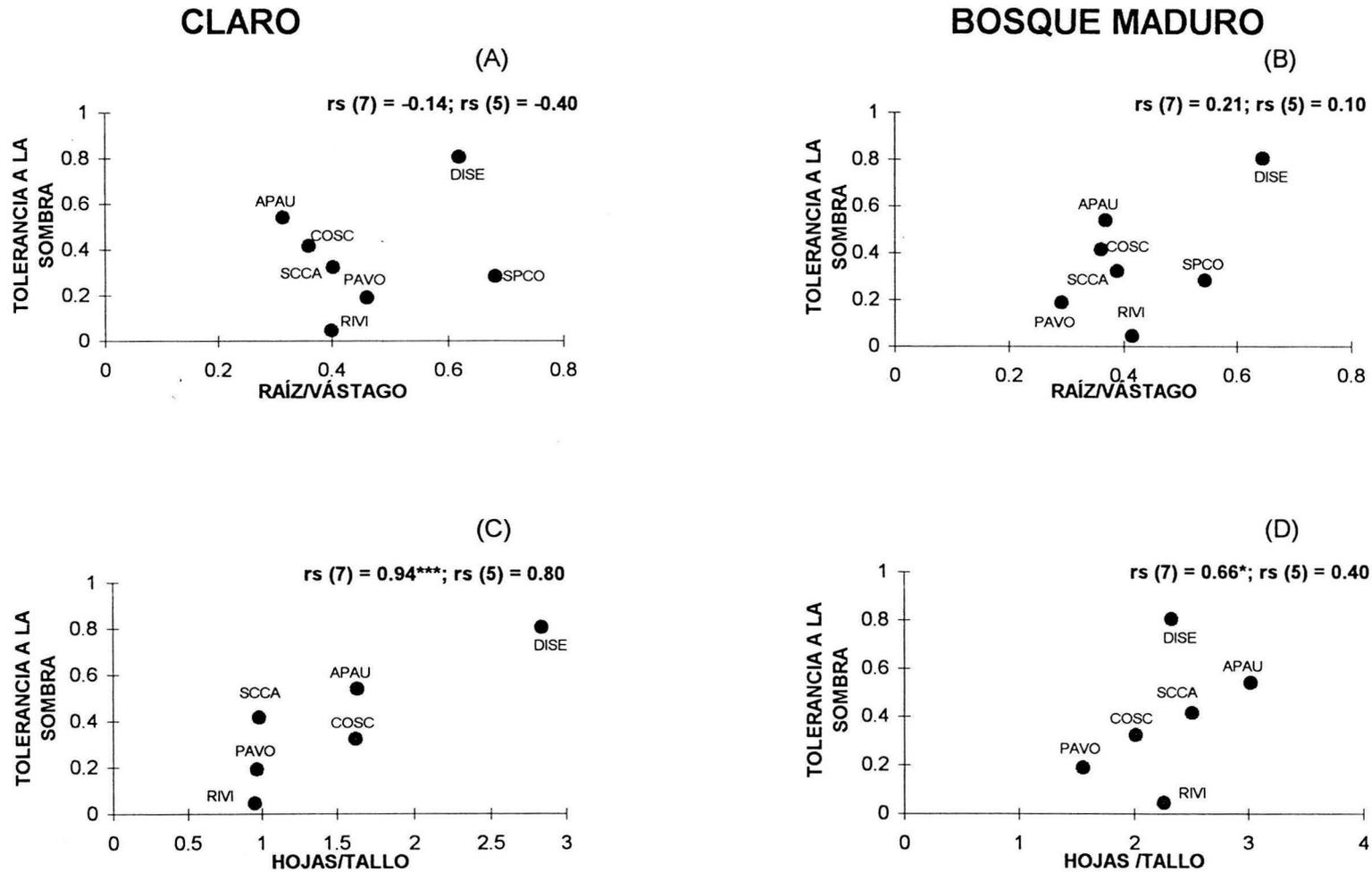


Figura 8. Relación entre el cociente raíz-vástago en claro (A) y bosque maduro (B) y el cociente hojas-tallo en claro (C) y en bosque maduro (D) vs. la tolerancia a la sombra, para siete especies de hierbas en el sotobosque de Los Tuxtlas. Los puntos representan el promedio para cada especie (N = 3). \* =  $p < 0.1$ , \*\* =  $p \leq 0.07$ , \*\*\* =  $p < 0.05$ , los valores de rs sin símbolo no fueron significativos. El primer valor de rs incluye a las dos especies de vegetación secundaria (N = 7), el valor entre paréntesis es únicamente para las especies de selva (N = 5). Los nombres completos de las especies se encuentran en la Figura 1.

---

## DISCUSIÓN GENERAL

En la presente discusión general se analizan de manera integrada los resultados presentados en los capítulos anteriores, evaluando su contribución al entendimiento del efecto de la heterogeneidad lumínica sobre el establecimiento de las hierbas en el sotobosque, así como sobre la riqueza y diversidad de la comunidad herbácea en selvas húmedas.

Con base en los resultados obtenidos para la germinación, establecimiento y permanencia de las hierbas estudiadas, para un período de un año, podemos preguntarnos si éstos son suficientes para explicar la abundancia de estas especies herbáceas en el sotobosque de Los Tuxtlas. Dirzo *et al.* (1992) y L. M. Calvo-Irabién (datos no publ.) encontraron que *Aphelandra aurantiaca* y *Schaueria parviflora* son las especies más abundantes en el sotobosque de la selva de Los Tuxtlas (Fig. 1A y B). De un análisis de las densidades reportadas en Dirzo *et al.* (1992) para las cinco especies de herbáceas de este estudio, se observa que la densidad presenta un máximo en los sitios de edad intermedia (3 a 5 años después de formado el claro; Fig. 9A), disminuyendo considerablemente en claros viejos (>> 5 años).

La máxima densidad de individuos en los claros de edad intermedia sugiere un retraso en el tiempo de respuesta de las hierbas al aumento en los niveles de luz por la apertura del dosel. La necesidad de acumular energía por varios años, para actividades como el crecimiento y la reproducción es una característica común en las herbáceas del sotobosque (Smith, 1987; Mulkey *et al.*, 1991; 1993). Por lo que podría ser la explicación a dicho resultado. De tal manera que el efecto de la apertura de un hueco en el dosel puede expresarse aún después de cerrado éste, ya que se ha observado que el efecto de la apertura del claro en el sotobosque desaparece de dos a cinco años después de su formación (Smith, 1987; Howe, 1990; Turton, 1992). Otra posible explicación sería que en un claro de edad intermedia, especialmente si éste es grande ( $\geq 500 \text{ m}^2$ ), se presentan intensidades de luz suficientemente altas como para que las especies más demandantes aún se encuentren representadas y por otro lado, existen condiciones menos estresantes, en términos de humedad y temperatura, para el desarrollo de las especies umbrófilas.

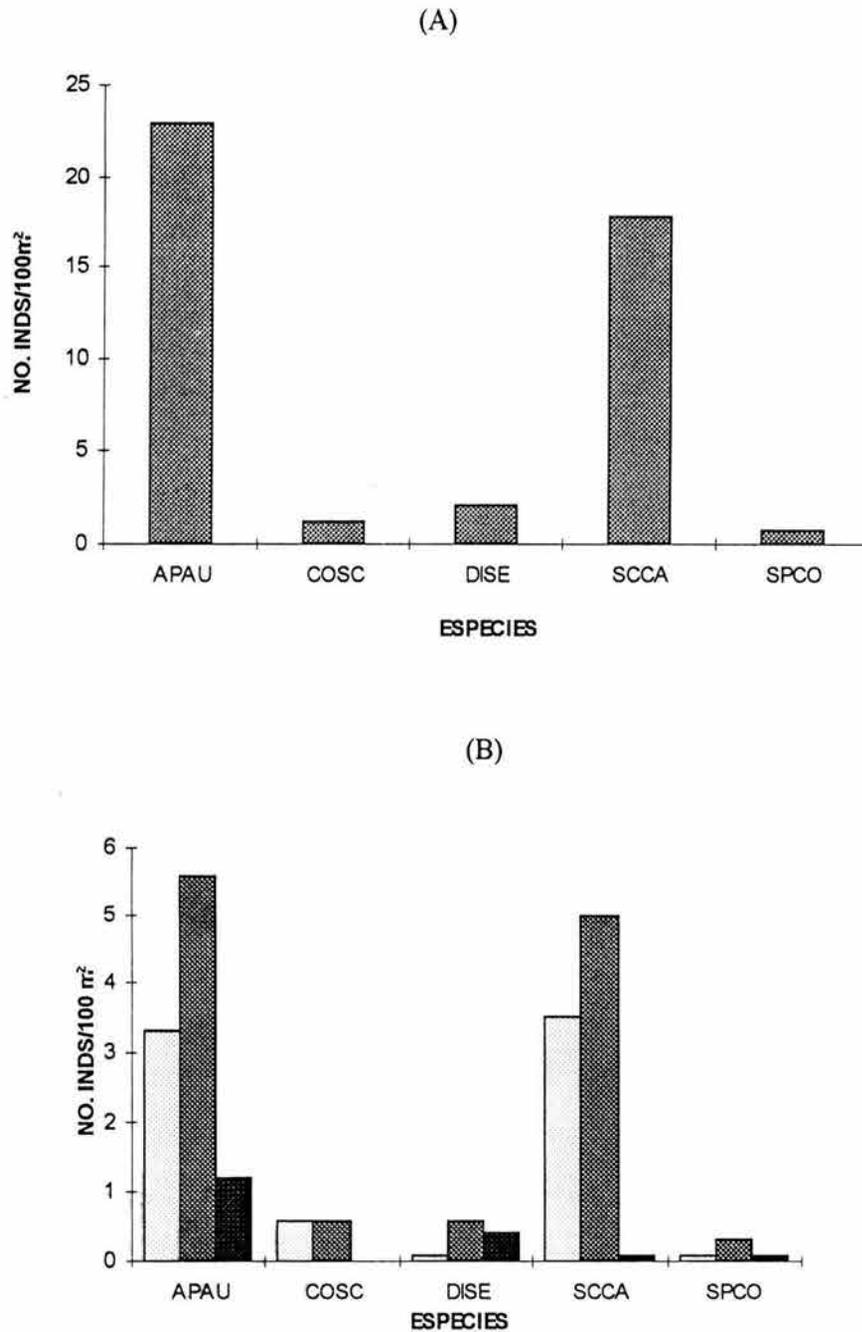


Figura 1. Densidad de las cinco especies herbáceas de selva en el sotobosque de Los Tuxtlas, Veracruz. (A) = Datos de L. M. Calvo-Irabién *et al.*, no publicados (B) = Datos de Dirzo *et al.* (1992);

Edad □ < 2    ▨ 3-5    ■ >> 5

APAU = *Aphelandra aurantiaca*, COSC = *Costus scaber*, DISE = *Dieffenbachia seguine*, SCCA = *Schaueria parviflora* y SPCO = *Spathiphyllum cochlearispathum*

*Costus scaber* no se encontró en los sitios de mayor edad, lo cual coincide con los resultados encontrados que sugieren que esta una de las especies de selva más demandantes de luz. Por lo que se espera encontrarla asociada a claros. *Costus scaber* fue la especie con las tasas de crecimiento más rápidas y una de las dos especies que lograron sobrevivir en sitios abiertos fuera del bosque. Por otro lado, es la especie que como adulto alcanza una mayor talla (ca. 2 m) por lo que es lógico suponer que requiera de una mayor intensidad de luz para alcanzar su tamaño adulto y reproducirse. La mayor abundancia de *Aphelandra aurantiaca* y *Schaueria parviflora* en el sotobosque de Los Tuxtlas, Veracruz, probablemente se debió a que las plántulas de estas dos especies presentaron la menor edad a la reproducción, produciendo semillas en un lapso de un año dentro de los claros. Lo que aumenta su tasa de crecimiento poblacional con relación a las otras especies. Esto aunado a que comparadas con las demás especies de selva presentaron valores intermedios de sobrevivencia y crecimiento en sombra, podrían explicar que estas dos especies sean las más abundantes en el sotobosque de esta selva. La germinación en estas dos especies resultó muy sensible a cambios de humedad y temperatura siendo menor su probabilidad de germinar en claros que en el bosque maduro, lo cual sugiere que en particular *Aphelandra aurantiaca*, especie que mostró igual sobrevivencia y crecimiento en claros y bosque maduro podría ser considerada como una especie especialista de sombra. *Dieffenbachia seguine* aun cuando fue la especie con mayor sobrevivencia en la sombra y no se vió fuertemente favorecida por la apertura de claros, su menor densidad en el sotobosque podría estar determinada por su tasa de crecimiento más lenta, lo cual se traduciría en una edad a la reproducción más tardía y una tasa de crecimiento poblacional menor en comparación con *Aphelandra aurantiaca* y *Schaueria parviflora*. Esta especie mostró las semillas de mayor tamaño, por lo que probablemente su alta sobrevivencia después de un año ( $\geq 80\%$ ) en los tres ambientes lumínicos del sotobosque se deba en gran medida a la mayor cantidad de reservas en su semilla y sus plántulas de mayor tamaño. Probablemente, una vez terminadas estas reservas, la mortalidad de esta especie sea mayor y se vea afecta diferencialmente por los ambientes lumínicos. En el caso de *Spathiphyllum cochlearispathum*, esta especie resultó la menos tolerante a la sombra, con la mayor mortalidad en el bosque maduro (ca. 75%). Asimismo, esta especie presentó el menor tamaño de semilla y por tanto las plántulas más pequeñas. Al parecer para esta especie los niveles de luz del bosque maduro son mas limitantes, por lo que se esperaría encontrarla asociada a claros, aunque de los datos de Dirzo *et al.*, 1992, se observa que se puede encontrar como adulto en sitios mayores de 5 años de edad, muy seguramente claros viejos.

Ellison *et al.* (1993) encontraron una mayor abundancia (20 veces mayor) de plántulas de melastomáceas en claros que en el bosque maduro en una selva húmeda de Costa Rica. De las 19 especies estudiadas, 14 fueron más comunes en claros que en bosque maduro. Estos autores mencionan que dicha distribución se explica por una restringida dispersión, así como por una baja sobrevivencia y crecimiento de los individuos en la sombra. Estos resultados y los del presente estudio muestran la importancia de los claros en determinar la riqueza y diversidad de especies herbáceas, así como su abundancia y distribución en el sotobosque de selvas húmedas.

Con base en los resultados de este estudio es posible explicar, en gran medida, los patrones de abundancia y distribución de las herbáceas en el sotobosque. Sin embargo, es necesario tomar en cuenta otros factores en particular todos aquellos relacionados con la interacción entre individuos (*e.g.*, competencia, herbivoría, dispersión, polinización) para entender las desviaciones que se presentan de las predicciones desarrolladas considerando únicamente a la heterogeneidad lumínica.

El presente estudio supone que las semillas de las diez especies estudiadas pueden llegar por dispersión a los cuatro ambientes lumínicos analizados. Sin embargo, se cuenta con poca información sobre la lluvia de semillas de estas especies en el interior de la selva. La importancia de la dispersión (temporal y/o espacial) en el establecimiento y permanencia de las herbáceas terrestres en el sotobosque será mayor en aquellas especies que presenten una mayor dependencia de los claros para su establecimiento y posterior desarrollo. *Costus scaber* fue la única especie del sotobosque con un banco de semillas permanente, cerca del 20% de las semillas originales permanecieron latentes después de un año. Asimismo, esta especie presenta un síndrome de dispersión por aves, lo que sugiere (al menos potencialmente) una amplia dispersión espacial. En las semillas la presencia de mecanismos de latencia, así como una amplia dispersión espacial facilitan el encuentro de los claros. En las demás especies no se observó un banco de semillas permanente. *Dieffenbachia seguine* y *Spathiphyllum cochlearispathum* presentan un síndrome de dispersión ornitócoro, mientras que en *Aphelandra aurantiaca* y *Schaueria parviflora* la dispersión es balística por explosión de las cápsulas. Lo que sugiere un mayor potencial de dispersión de las primeras dos especies con relación a las segundas.

Las ideas antes presentadas sobre la distribución y la abundancia, de las herbáceas estudiadas se presentan con la finalidad de que sirvan como hipótesis a contrastar y promuevan el estudio de las hierbas en el sotobosque de las selvas. No obstante, debe tomarse en cuenta que están basadas únicamente en la dinámica de establecimiento y permanencia de los individuos en un período de un año.

Los resultados obtenidos para las especies herbáceas de selva sugieren que en selvas altas perennifolias con una menor tasa de apertura de claros, se esperaría encontrar una menor riqueza de especies herbáceas en el sotobosque, pues aumentaría la probabilidad de que especies que en gran medida dependen de los claros para su establecimiento (e.g. *Costus scaber*) y permanencia, desaparecieran localmente. Lo contrario se esperaría en bosques con mayores tasas de perturbación. La interacción entre las características de los claros y su frecuencia espacial y temporal de aparición modificarán en mayor o menor grado este resultado. Los claros grandes, aun cuando aumentarían las probabilidades de éxito en el establecimiento y permanencia de especies como *Costus scaber* (y algunas especie de vegetación secundaria), tendrían un efecto negativo sobre las especies más sensibles a cambios en temperatura y humedad (e.g., *Aphelandra aurantiaca*) disminuyendo su abundancia en estos parches. No obstante, éstas permanecerían en el sotobosque de la selva madura.

Por otro lado, el efecto de los cambios estacionales en el ambiente lumínico del sotobosque provocados por la caída de hojas se vió fuertemente disminuído por la complejidad vertical de la comunidad en estratos por debajo del dosel; así como por la brevedad del período en el que los árboles del dosel superior permanecen sin hojas, el cual oscila entre 1 y 3 meses (G. Ibarra com pers.). Al igual que lo propuesto por Smith (1987), con base en los resultados de este trabajo se esperaría que en selvas con una temporada de sequía más prolongada, y por tanto con cambios estacionales en el dosel de mayor duración ( $\geq$  dos meses), se presentara una mayor riqueza de especies herbáceas. Especialmente, por un aumento en el número de especies heliófilas de ciclos de vida corto. La magnitud de dicho aumento estaría en parte limitada por la tolerancia de las especies al stress por agua y temperatura, el cual sería máximo en la época de sequía (Smith, 1987; Mulkey *et al.* 1991, 1993). En selvas con un período de sequía corto ( $\leq$  2 meses) se esperaría que la caída de hojas tuviera un efecto mínimo sobre la comunidad de herbáceas y la apertura de claros fuera comparativamente más importante.

El entendimiento del proceso de invasión biológica de comunidades naturales por especies no nativas o exóticas se ha visto limitado por la ausencia de estudios experimentales (Kareiva, 1996). En este sentido, el presente trabajo es el primero en explorar de manera experimental el fenómeno de la invasión de la selva por especies herbáceas de vegetación secundaria, así como el papel que juega la heterogeneidad lumínica del sotobosque en dicho proceso. Existen evidencias del establecimiento de especies arbóreas exóticas en el interior de la selva (Whitmore, 1991). En el caso de especies herbáceas, son pocos los datos publicados que existen del establecimiento y permanencia de especies herbáceas de vegetación secundaria en el sotobosque de selvas altas perennifolias (Saxena, 1991).

En el caso de las especies de vegetación secundaria del presente estudio, Croat (1978) menciona la presencia de manchones densos de *Pavonia schiedeana*, particularmente en las veredas del bosque maduro, en la isla de Barro Colorado, Panamá. En el resto del bosque esta especie es muy poco frecuente. Dirzo *et al.* (1992) para la selva de Los Tuxtlas, reportan a esta especie en un sitio de entre 3 y 5 años posteriores a la apertura de un claro. De igual manera, Croat (1978) menciona que *Scleria pterota* es una especie que ocasionalmente se encuentra en claros dentro de la selva en Panamá, y también ha sido observada creciendo en claros dentro de la selva de Los Tuxtlas (Ibarra *et al.*, 1997; L. M. Calvo obs. pers.). *Rivina humilis* ha sido encontrada en el interior del bosque en Sudáfrica, donde se le considera un especie invasora pasiva (Geldenhuys *et al.*, 1989). *Melampodium divaricatum*, *Pavonia schiedeana* y *Rivina humilis* han sido encontradas en el interior de cafetales con sombra de 40 años de edad, en el estado de Veracruz (Goldberg y Kigel, 1986).

Una fase del ciclo de vida particularmente importante para la colonización es la dispersión de semillas, tanto espacial como temporal (Harper, 1977; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990). Rejmánek (1989) propone que uno de los factores que favorecen la invasión de comunidades naturales por plantas exóticas, es un flujo continuo y grande de propágulos. Las cinco especies estudiadas se encuentran entre las herbáceas de mayor cobertura, densidad y frecuencia en la vegetación secundaria de los alrededores de la estación, lo que asegura una alta disponibilidad de propágulos. Asimismo, se eligieron especies con una amplia distribución geográfica, lo que sugiere un amplio potencial de dispersión espacial (ver Introducción General). En la literatura se reporta que *Rivina humilis* y *Scleria pterota* presentan una dispersión ornitócora, con tasas de remoción de frutos del 94 y 53%, respectivamente (Castillo, 1995; Calvo-Irabién *et al.*, 1997). Las aves que se observaron consumiendo los frutos de estas dos especies, y que por tanto podrían actuar como dispersores potenciales, presentan en su mayoría una distribución amplia, y se mueven de manchones de vegetación secundaria al interior del bosque (Castillo, 1995; Calvo *et al.*, 1997). Lo anterior sugiere una alta probabilidad de encontrar semillas de ambas especies en el interior de la selva. Soto (1992) encontró semillas de *Rivina humilis* en la lluvia de semillas registrada en el interior de la selva de Los Tuxtlas, Ver. Asimismo, L. M. Calvo-Irabién (datos no publ.) ha observado que *Scleria pterota* crece en claros dentro de este bosque. En el caso de *Pavonia schiedeana* la dispersión es por adhesión al pelaje de vertebrados. Castillo (1995) menciona que, en promedio, 43% de las semillas originalmente adheridas a cinco tipos de vertebrados permanecen adheridas al pelaje, después de un trayecto de 100 m del borde hacia el interior de la selva. Estos vertebrados podrían actuar como dispersores de esta hierba pues se mueven entre manchones de vegetación secundaria y el interior del

bosque (Castillo, 1995; Calvo *et al.*, 1997). Por lo que, también para *Pavonia schiedeana* existe la posibilidad de una entrada de semillas a la selva. No obstante, para ninguna de las especies antes mencionadas se tiene información sobre la magnitud de dicho flujo de semillas. Para *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum* no existe información, la primera de ellas presenta un síndrome de dispersión anemócoro. Wilson (1993) reporta una distancia modal de dispersión de 11 m y una máxima de 46 m para una especie del mismo género, *Asclepias syriaca*. En el caso de *Melampodium divaricatum* no se observa ninguna estructura que sugiera un síndrome de dispersión particular (ver Introducción General). Con respecto a la dispersión temporal a través de la formación de un banco de semillas persistente, las especies con un mayor potencial de dispersión en el espacio no presentaron un banco de semillas persistente (*Pavonia schiedeana*), o bien éste fue comparativamente pequeño (*Rivina humilis*) al observado en *Asclepias curassavica* y *Melampodium divaricatum* (ver Capítulo II), especies que presentaron la menor dispersión espacial. *Scleria pterota* presentó un potencial de dispersión tanto espacial como temporal intermedio, entre estos dos extremos.

El escenario actual de áreas de selva fragmentadas y rodeadas por vegetación secundaria (Lugo, 1988; Myers, 1988 y Dirzo y García, 1992) ha provocado un aumento considerable en la abundancia y número de especies típicas de ambientes perturbados. Janzen (1983) observó que dadas las distancias de vuelo y movimientos de aves y mamíferos entre estos dos tipos de vegetación, la influencia de grandes áreas de vegetación secundaria sobre el bosque primario se extiende hasta 5 km en el interior del bosque. Lo anterior sugiere que la entrada de semillas de especies herbáceas no nativas a la comunidad natural y la permanencia de estas semillas en el suelo, es un evento frecuente (Guevara y Gómez-Pompa, 1972; Salmerón, 1984; Young *et al.*, 1987; Denslow y Gómez-Díaz, 1990; Soto, 1992), así como su germinación y establecimiento (Croat, 1978; Núñez-Farfán y Dirzo, 1988; L. M. Calvo-Irabién datos no publ.). El presente estudio mostró la importancia de los claros como puntos de entrada de nuevas especies al interior de la selva, los cuales en comparación con los sitios de bosque maduro, favorecieron la germinación, sobrevivencia y crecimiento de las especies de vegetación secundaria. Este escenario, brinda la posibilidad de que especies con características de historia de vida contrastantes (especies de vegetación secundaria y de bosque maduro) interactúen. Collins y Pickett (1988) encontraron que para un bosque templado en Norteamérica los claros, si bien no provocan un incremento en el crecimiento de las especies de hierbas ya presentes al momento de la apertura del claro, sí favorecen el establecimiento de dos especies de sitios abiertos (*Rubus* spp. y *Aster acuminatus*), las cuales no ocurren de manera natural dentro del bosque. Mencionan que la

perturbación del suelo provocada por la apertura de claros es importante para el establecimiento de dichas especies. Por lo anterior, aun cuando en las selvas húmedas existe cierta heterogeneidad lumínica en el sotobosque, como producto de las perturbaciones del dosel, las condiciones de baja intensidad lumínica en la selva madura representan una limitación importante para el establecimiento de especies herbáceas de vegetación secundaria. Esto aunado a la incapacidad de esta forma de crecimiento de alcanzar alturas mayores a uno o dos metros y explorar el gradiente lumínico en el sentido vertical que se presenta en este tipo de comunidades vegetales.

Denslow (1985) menciona que dependiendo de la escala de la perturbación y de las escalas de variación de los factores ambientales importantes en la comunidad, una perturbación puede aumentar o disminuir la heterogeneidad ambiental. Asimismo, dependiendo del grado en el que las especies disponibles sean capaces de explotar diferencialmente estos parches de perturbación, la perturbación aumentará o no el número potencial de especies capaces de coexistir en la comunidad. En el caso particular de selvas altas perennifolias surge la pregunta ¿por qué coexisten tantas especies arbóreas, epífitas, lianas y trepadoras dentro de una selva y no sucede lo mismo con la forma de vida herbácea? Los resultados de este trabajo muestran que, en gran medida, la limitación impuesta por los bajos niveles de luz en el sotobosque podría ser la explicación a la baja riqueza y diversidad de herbáceas encontrada en selvas húmedas. Es de esperar que dado que las herbáceas terrestres completan su ciclo de vida en estas condiciones de baja intensidad lumínica, la limitación sea más fuerte en las hierbas que en otras formas de crecimiento cuya permanencia en el sotobosque es transitoria, y por tanto, se afecta únicamente alguna (s) fase(s) de su ciclo de vida. Aunado a lo anterior, la ausencia de tejido de soporte en esta forma de crecimiento limita su capacidad de respuesta a la perturbación por la apertura de claros (Collins *et al.*, 1985; Givinish, 1988) y no presenta la capacidad de explorar la heterogeneidad lumínica en sentido vertical. Givinish (1988) observó que la asignación de biomasa a hojas decrece de manera logarítmica con la altura, de 46.9% en plantas con alturas  $\leq 1$  m a 24.8% en plantas de 30 m. La explicación que él ofrece es que las hierbas son menos eficientes a mayores alturas, ya que sus estructuras de soporte son menos durables y menos costosas que las de las plantas leñosas. Lo cual además se conjuga con la incapacidad de las hierbas altas para exceder sus puntos de compensación ecológica y obtener un balance de carbono positivo en ambientes sombríos. Asimismo, Collins *et al.* (1985) mencionan que las plantas herbáceas del sotobosque son competidores desiguales con los dominantes estructurales de la comunidad y que son relativamente intolerantes al estrés físico. También se ha propuesto que por sus características fisiológicas y morfológicas que les permiten tolerar la sombra, las herbáceas terrestres son más sensibles a cambios

en la humedad o en la cantidad de nutrimentos (Gentry y Dodson, 1987; Smith, 1987). Por todo lo antes mencionado, es probable que la evolución de las hierbas terrestres hacia formas de crecimiento epífita o trepador sea una respuesta a la limitación impuesta por los bajos niveles de luz en el stobosque. Una posible evidencia de lo anterior es que en varias familias de plantas con una mayoría de especies de hábito herbáceo, las especies más antiguas son terrestres mientras que las epífitas son evolutivamente más recientes. Tal es el caso de las orquídeas y las bromelias (Gilmartin, 1983; Benzing, 1989; Dressler, 1993).

Por otro lado, la ausencia de especies de ciclo de vida corto en el interior de la selva podría estar explicada por la interacción entre las características fisiológicas de estas especies y la dinámica de perturbación en las selvas altas perennifolias. En la selva de Los Tuxtlas, al igual que en otras selvas, el área cubierta por claros es de entre cero y nueve por ciento (Martínez-Ramos *et al.*, 1988; Bongers *et al.*, 1988). Los claros más frecuentes son aquéllos menores que  $100 \text{ m}^2$  provocados por la caída de ramas o la muerte de árboles en pie. Los claros de mayor tamaño ( $> 200 \text{ m}^2$ ), producto de la fractura o desenraizamiento de uno o más árboles, son menos frecuentes; no obstante, cubren más del 50% de la superficie en esta fase de regeneración (Martínez-Ramos *et al.*, 1988). La tasa de recambio en la selva de Los Tuxtlas ha sido estimada entre 62 (Martínez-Ramos y Alvarez Buylla, 1986) y 138 años (Bongers *et al.*, 1988). Por otro lado, el tiempo en el que se reestablecen las condiciones lumínicas originales en los claros depende en gran medida del tamaño del mismo. Para claros de tamaño semejante a los estudiados se ha encontrado que en una selva en Australia, los niveles de luz en el sotobosque se recuperan un año después de abierto el dosel (Turton, 1992). Para Panamá, los niveles de luz en claros dos años después de la apertura son muy similares a los del bosque maduro (Smith, 1987; Howe, 1990). Muy probablemente la tasa de apertura de claros, así como la velocidad de cierre de los mismos, limita o inhibe el establecimiento, y en mayor medida la permanencia, de especies con altas tasas fotosintéticas así como altas tasas de adquisición de recursos, de respiración y de transpiración, las cuales no pueden ser mantenidas bajo dicha dinámica de perturbación. Es probable que las especies menos tolerantes a la sombra logren establecerse en claros grandes ( $\geq 400 \text{ m}^2$ ), pero éstos son muy raros en la selva, por lo que sería necesario una muy amplia dispersión en tiempo y/o en espacio, o bien una dispersión espacial muy dirigida hacia este tipo de claros.

Existe una gran cantidad de evidencia de que distintos tipos de perturbación promueven la invasión de comunidades naturales por especies exóticas (Rejmánek, 1989). Las evidencias que hasta ahora existen sobre estos procesos de invasión no muestran un conjunto claro de características

que unifiquen a las especies invasoras de dichas comunidades. Al parecer, las comunidades con una mayor cobertura vegetal son las que presentan una mayor resistencia a la invasión (Whitmore, 1991). Sin embargo, las evidencias son pocas y de naturaleza muy variada. Rejmánek (1989) propone que algunos de los factores que favorecen la invasión son: una grande y prolongada entrada de propágulos, una alta frecuencia (hasta cierto nivel) de perturbación, una mayor habilidad competitiva de las especies invasoras con relación a las nativas y un bajo solapamiento en el uso de los recursos entre las especies invasoras y las nativas. Bazzaz (1984) propone que el número de especies colonizadoras en un claro aumenta con el tamaño del mismo. Por otro lado, menciona que la probabilidad de invasión de un claro es máxima cuando éste está recién abierto. Al crecer las plantas y formar una masa de vegetación densa y compacta la probabilidad de invasión disminuye. Posteriormente, cuando la vegetación del claro ha alcanzado una cierta altura y existe una mayor entrada de luz, la probabilidad de invasión en el claro aumenta de nuevo.

Bajo el actual escenario de deforestación, y la presencia de islas de vegetación natural rodeadas por vegetación secundaria, es muy probable que la interacción entre las especies nativas y las especies de la vegetación aledaña, que normalmente no se desarrollan en el interior del bosque, sea cada vez más frecuente e importante. Por lo anterior es necesario desarrollar investigación sobre los mecanismos que regulan las interacciones entre estos dos grupos de especies con la finalidad de obtener información sobre los procesos de invasión de comunidades naturales. Lo que permitiría desarrollar estrategias de control de la creciente invasión y en ocasiones desplazamiento de la vegetación nativa por especies exóticas (Vitousek y Walker, 1989). Lo anterior es de particular interés en el caso de las reservas naturales (Usher, 1988; 1991). Asimismo, desde un punto de vista teórico, el estudio de las características de las especies invasoras, así como del impacto de éstas en las comunidades naturales, proveen información clave para el entendimiento de la importancia relativa de diversos factores (competencia, depredación, historia, azar) sobre la estructuración de las comunidades naturales (Lodge, 1993).

## REFERENCIAS

- Álvarez-Buylla, E. y M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84:314-325.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. En: *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics* (Eds.). Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes. Dr. Junk, Dordrecht, pp:113-128.
- Benzing, D. H. 1989. *Vascular Epiphytes. General Biology and Related Biota*. Cambridge University Press. Nueva York.
- Bongers, F. J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74:55-80.
- Calvo-Irabién, L. M., G. Ibarra-Manríquez y A. Castillo-Flores. 1997. *Rivina humilis*. En: González, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM- CONABIO, México, D.F., pp 147-148.
- Castillo, A. 1995. *Movimiento de diásporas de cinco especies herbáceas de vegetación secundaria con distintos síndromes de dispersión, hacia una selva húmeda*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Castillo-Flores, A., L. M. Calvo-Irabién y G. Ibarra-Maríquez. 1997. *Pavonia schiedeana*. En: González, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM- CONABIO, México, D.F., pp 135-136.
- Collins, B. S. & S. T. A. Pickett. 1988. Demographic responses to experimental canopy gaps in a northern hardwood forest. *Journal of Ecology* 76:437-450.
- Collins, B. S., K. P. Dunne y S. T. A. Pickett. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. En: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Pickett S. T. A. y White, P. S (Eds.). Academic Press, Nueva York, pp 125-151.
- Croat, T. B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press, Stanford.
- Denslow, J. S. 1985. Disturbance-Mediated coexistence of species. . En: Pickett, S. T. A. y White, P. S. (Eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Nueva York, pp 307-323.
- Denslow, J. S. y A. E. Gómez-Díaz. 1990. Seed rain to treefall gaps in a neotropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20:642-648.
- Dirzo, R. y M. C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6:84-90.
- Dirzo, R., C. C. Horvitz, H. Quevedo y M. A. López. 1992. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology* 80:809-822.
- Dressler, R. L. 1993. *Phylogeny and Classification of the Orchid Family*. Dioscorides Press, Oregon.

- Ellison, A. M., J. S. Denslow, B. A. Loiselle y D. Brenés. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74:1733-1749.
- Gentry, A. H. y C. Dodson. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19:149-156.
- Gilmartin, A. J. 1983. Evolution of mesic and xeric habits in *Tillandsia* and *Vriesea* (Bromeliaceae). *Systematic Botany* 8:233-242.
- Givinish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15:63-92.
- Guevara-Sada, S. y A. Gomez-Pompa. 1972. Seeds from surface soil in a tropical region of Veracruz, México. *Journal of the Arnold Arboretum* 53:312-335.
- Goldberg, A. D. y J. Kigel. 1986. Dynamics of the weed community in coffee plantations grown under shade trees: effect of clearing. *Israel Journal of Botany* 35:121-131.
- Harper J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres.
- Howe, H. F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6:259-280.
- Ibarra-Manriquez, G., A. Castillo-Flores y L. M. Calvo-Irabién. 1997. *Scleria pterota*. En: González, E., R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM- CONABIO, México, D.F., pp 155-156.
- Janzen, D. H. 1983. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* 41:402-410.
- Kareiva, P. 1996. Developing a predictive ecology for non-indigenous species and ecological invasions. *Ecology* 77:1651-1652.
- Lodge, D. M. 1993. Biological Invasions: Lessons for Ecology. *TREE* 8:133-136.
- Lugo, A. E. 1988. Estimating reductions in diversity of tropical forest species. En: E.O. Wilson y F.M. Peters (Eds.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D. C.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76:1-17.
- Mulkey, S. S., A. P. Smith and S. J. Wright. 1991. Comparative life history of two understory neotropical herbs. *Oecologia* 88:263-273.
- Mulkey, S. S., S. J. Wright and A. P. Smith. 1993. Comparative physiology and demography of three neotropical forest shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. *Oecologia* 96:526-536.
- Myers, N. 1988. Tropical forest and their species. Going, going .....? En: E.O. Wilson y F.M. Peters (Eds.). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington, D. C.
- Núñez-Farfán J. y R. Dirzo. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51:274-284.

- Rejmánek, M. 1989. Invasibility of Plant Communities. En: *Ecology of Biological Invasions: a Global Perspective*. Drake, J. A., F. Di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, H. A. Mooney, M. Rejmánek y M. H. Williamson (Eds.). SCOPE. John Wiley & Sons, Nueva York, pp 369-387.
- Salmerón, R. 1984. *Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical "Los Tuxtlas", Veracruz; México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Saxena, K. G. 1991. Biological invasions in the Indian subcontinent: review of invasion by plants. En: Ramakrishnan, P. S. (Ed.). *Ecology of Biological Invasions in the Tropics*. International Scientific Publications. Nueva Delhi, pp 53-73.
- Smith, A.P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical* 35:111-118.
- Soto, A. 1992. *Patrones espaciales y temporales de la lluvia de semillas de grupos de árboles en una selva húmeda de México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Turton, S. M. 1992. Understorey light environments in a north-east Australian rain forest before and after a tropical cyclone. *Journal of Tropical Ecology* 8: 241-252.
- Usher, M. B. 1988. Biological Invasions of Nature reserves: a sea of generalisations. *Biological Conservation* 44:119-135.
- Usher, M. B. 1991. Biological invasions into tropical nature reserves. En: Ramakrishnan, P. S. (Ed.). *Ecology of Biological Invasions in the Tropics*. International Scientific Publications. Nueva Delhi, pp 21-34.
- Vitousek, P. M. y L. R. Walker. 1989. Biological invasion by *Myrica fava* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59:247-265.
- Whitmore, T. C. 1991. Invasive woody plants in perhumid tropical climates. En: Ramakrishnan, P. S. (Ed.). *Ecology of Biological Invasions in the Tropics*. International Scientific Publications. Nueva Delhi, pp 35-40.
- Wilson, M. F. 1993. Dispersal mode, seed shadows and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108:261-280.
- Young, K. R., J. J. Ewel y B. J. Brown. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* 71:157-173.