

24/164



# Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

GERMINACION DE SEMILLAS ACUMULADAS EN EL SUELO  
DE UNA SELVA HUMEDA TROPICAL "LOS TUXTLAS,"  
VERACRUZ; MEXICO

## TESIS PROFESIONAL

Que para obtener el Título de  
B I O L O G O  
P r e s e n t a

ROSALIA SALMERON ESTRADA



México, D. F.

1984



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

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

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

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

## I N D I C E

	Pág.
1. INTRODUCCION Y OBJETIVO	1
2. ANTECEDENTES	6
2.1. Formación del banco de semillas	6
2.2. Viabilidad y latencia	7
2.3. Germinación	8
2.4. Establecimiento de las plántulas en un ambiente heterogéneo	11
3. AREA DE ESTUDIO	16
3.1. Localización y descripción	16
3.2. El sitio de muestreo	17
4. METODOLOGIA	23
4.1. Muestreo y asignación de los tratamientos	23
4.2. Registro de luz	27
4.3. Registro de temperatura del suelo	27
5. RESULTADOS	29
5.1. Tratamiento	29
5.2. Luz	46
5.3. Temperatura	51
6. DISCUSION	56
7. CONCLUSIONES	77
8. BIBLIOGRAFIA	80

## 1. INTRODUCCION Y OBJETIVOS

Se han realizado un gran número de estudios acerca de la latencia de las semillas sobre todo para esclarecer los mecanismos que disparan e inhiben la germinación; sin embargo, la mayoría de ellos se han llevado a cabo en condiciones controladas de luz, humedad, temperatura, niveles de  $O_2$ ,  $CO_2$ , etc. (Vázquez-Yáñez, 1976; Thompson et al., 1977; Creswell y Grime, 1981) y son pocos los trabajos realizados en condiciones naturales.

El mejoramiento tecnológico permite simular efectos naturales para las zonas tropicales, lo que está favoreciendo el desarrollo de sistemas ambientales controlados cada vez más complejos donde las características físicas del medio se reproduzcan con precisión, aunque por lo general se evitan herbívoros y otros efectos bióticos que puedan alterar el funcionamiento de las plantas en el laboratorio. El problema en este caso, es que los efectos de las interacciones de los factores bióticos y abióticos sobre las funciones de las plantas hacen muy difícil que los métodos utilizados en cámaras de germinación, invernaderos o fitotrones reflejen las condiciones reales de la naturaleza. Las presiones de selección han modificado la fisiología de las especies, la cual está estrechamente relacionada con la variación estacional y con los recursos disponibles en cada localidad donde se establecen. Entre los trabajos más recientes sobre germinación en zonas tropicales, realizados en condiciones naturales, pueden citarse: Guevara y Gómez-Pompa --

(1972), en México, Kellman (1974) en Belice, Ng (1979,1980) en Malasia.

Una forma de dividir a las plantas de una comunidad -- podría ser en dos grupos: aquellos que están creciendo y las que que permanecen latentes en el suelo (Harper, 1957). Estas últimas, se componen de especies de la vegetación que cubre la zona, de especies que estuvieron presentes en el mismo sitio y han desaparecido y de las que llegan por dispersión.

La reserva acumulada de semillas viables presentes sobre y dentro del suelo, constituye el banco de semillas; su contenido está determinado entre otros factores, por la lluvia de semillas y la pérdida por germinación, depredación y muerte (Harper y White, 1974). Como Major y Pyott (1966) enfatizaron: las plantas que se presentan en esta forma constituyen parte de la flora que ayuda a determinar la comunidad, aunque no sea evidente.

El banco de semillas aunado al banco de estructuras vegetativas tales como rizomas, bulbos, etc. y los frutos que no se acumulan en el suelo, constituyen las fuentes de disponibilidad de las especies. Lo anterior es de vital importancia en la permanencia de las poblaciones, ya que los propágulos son capaces de producir individuos con posibilidades de establecerse o mantenerse en el suelo dependiendo de su viabilidad y latencia, - estos últimos confieren a las especies la capacidad de explotar

diferentes tipos de hábitats (Altamirano y Guevara, 1982).

El desarrollo de la vegetación puede tener origen diverso después de alteraciones tales como la deforestación parcial o total de una comunidad, abandono de campos de cultivo, la caída de árboles, etc. aunque la complejidad de la sucesión varía de acuerdo con el tipo de ecosistema examinado, la aparición de las especies dependerá tanto de características intrínsecas (duración del ciclo de vida, habilidad de colonización, sensibilidad de las semillas a la luz, eficiencia fotosintética, entre otras así como de la intensidad y frecuencia de las perturbaciones y de la época en la que éstas se lleven a cabo (Drury y Nisbet, 1973).

Al ser descubierto el suelo se producen una serie de cambios ambientales, las semillas son expuestas a la luz solar directa y a fluctuaciones de temperatura y humedad, la capacidad de retención del agua disminuye y los procesos de erosión se intensifican; ésto puede provocar la germinación o inhibición de las semillas. Sin embargo, se requiere aún de un conocimiento más amplio acerca de la biología de la germinación bajo condiciones naturales, para poder explicar algunos de los efectos genéticos y ecológicos que ejercen las perturbaciones sobre las plantas.

En la zona tropical húmeda, el proceso de sucesión secundaria reviste gran interés debido a que la velocidad con la

que se efectúa la regeneración es mayor comparada con las comunidades de otras zonas (Budowski, 1965).

Una estructura más compleja de la biomasa, mayor radiación solar, precipitación y temperatura, incrementan la productividad, favoreciendo un nivel más alto de recursos disponibles para el proceso regenerativo en comparación con las zonas templadas. De esto se deriva la importancia que tiene el conocimiento del banco como potencial florístico y su papel durante los procesos de sucesión secundaria.

En el presente estudio se analiza parte del complejo funcionamiento del banco de semillas a través de la respuesta germinativa de las especies que lo constituyen. Para ello se ha planteado el siguiente objetivo:

Conocer el efecto que tienen diferentes condiciones naturales contrastantes de luz y temperatura sobre las semillas contenidas en el suelo de una selva húmeda tropical.

Si la luz y la temperatura son factores que se combinan para inducir la germinación o latencia de las semillas, la pregunta que surge entonces es ¿presentarán éstas un cierto tipo de respuesta al ser expuestas a condiciones microclimáticas contrastantes?

Para entender mejor los procesos regenerativos y sucesionales deben tratarse más a fondo las estrategias adaptativas

de las plantas, como viabilidad y latencia de las semillas, crecimiento, reproducción y formas de dispersión interactuantes con los factores ambientales. El conocimiento integral de estos fenómenos darán alternativas para un mejor aprovechamiento de los ecosistemas, favoreciendo su conservación.

Este trabajo forma parte de los estudios que sobre dinámica de la selva húmeda tropical, se realizan en el laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias UNAM, bajo el programa Regeneración de los ecosistemas tropicales.



## 2. ANTECEDENTES

El banco de semillas se ha estudiado directa o indirectamente a través del análisis de semillas viables, germinación o sucesión, en las zonas templadas.

Entre los primeros estudios realizados para estimar el número de semillas viables en el suelo se encuentran los de Brenchley y Warrington (1936), quienes obtuvieron aproximadamente -- 39,000 semillas por m<sup>2</sup>. De estos resultados se derivaron una gran cantidad de investigaciones sobre semillas almacenadas en el suelo, entre otros: Harper et al (1970), Hayashi y Numata -- (1971), Liew (1973) y Kellman (1974).

### 2.1. Formación del banco de semillas

Harper (1977) presenta un diagrama del flujo de semillas que se almacenan en el suelo, dándole un carácter dinámico a las poblaciones que constituyen el banco. Este se forma a través de la llegada de semillas transportadas por una amplia variedad de dispersores (van der Pijl, 1972); lo anterior favorece a que se extiendan las poblaciones y tengan mayor probabilidad de sobrevivir al disminuir la competencia interespecífica si las poblaciones son muy densas (Janzen, 1969).

El banco se incrementa a través del enterramiento de las semillas, Grime (1982) enumera una lista de especies que forman grandes acumulaciones, todas ellas tienen en común su reduci

do tamaño lo cual facilita que sean arrastradas por el agua a través de fisuras en el suelo, donde la microfauna puede completar el enterramiento.

Las semillas generalmente ingresan al banco en condiciones de latencia, la cual impide que germinen antes de ser dispersadas o en condiciones desfavorables (Harper, 1977).

Entre los factores que inhiben la germinación de algunas semillas se encuentran: la obscuridad, termoperíodo inadecuado, falta de  $O_2$ , exceso de  $CO_2$ , etc. el tipo más frecuente de latencia es la fotoblástica, causada por una inadecuada intensidad o calidad de la luz (Gómez-Pompa y Vázquez Yanes, 1981). Este mecanismo deja de funcionar cuando las condiciones luminosas ambientales se tornan favorables, aunque en muchos casos, puede inducir latencia que sólo desaparece por medio de estímulos hormonales (Roberts, 1972).

## 2.2. Viabilidad y latencia

La latencia favorece el mantenimiento de las semillas en el banco durante un cierto período dependiendo de la viabilidad, la cual declina con el tiempo, por tanto, muchas semillas mueren antes de que los mecanismos que inhiben la germinación puedan ser contrarrestados (Hayashi y Numata, 1971).

La viabilidad y el tipo de latencia en un contexto sucesional, confieren a las especies la capacidad de sobrevivir a fases sucesionales inadecuadas para su establecimiento (Harper y White, 1974).

Las zonas tropicales son poco conocidas en cuanto a su potencial regenerativo; el estudio de factores como los que mantienen latentes a las semillas en el suelo de dichas zonas están despertando gran interés, cabe mencionar los trabajos de Whitmore (1975), Uhl et al (1981) en Venezuela; Garwood (1983) en Panamá; Hopkins y Andrew (1983) en Australia, entre otros.

### 2.3. Germinación

Los factores que desencadenan la germinación son diversos, la perturbación de cualquier comunidad por fuego, arado, tormentas, etc., provocan cambios en las condiciones ambientales seguidos inmediatamente por la aparición de especies sucesionales tempranas (Livingston y Alessio, 1968).

Las semillas pequeñas de muchas hierbas, pastos y árboles pioneros comúnmente requieren de luz para germinar, permaneciendo latentes en la obscuridad ya sea enterradas o en condiciones de laboratorio. Algunas otras, aunque no necesariamente tienen requerimientos de luz cuando son liberadas de la planta madre, rápidamente llegan a presentar latencia en el suelo. Por

otro lado, especies con semillas grandes como los árboles de vegetación primaria en la selva húmeda tropical, germinan con prontitud en la obscuridad o sitios sombreados, sus grandes reservas favorecen la sobrevivencia de las plántulas (Smith, 1982).

La latencia fotoblástica se rompe como respuesta a cambios en la intensidad o calidad de la luz, no obstante, Vázquez-Yanes (1976) encuentra mediante experimentos de campo que independientemente de la intensidad de la luz, la calidad es primordial en la determinación de la germinación. Lo anterior ocurre en una amplia región del espectro con la máxima efectividad alrededor de 660 nm (rojo), en tanto que la germinación se ve inhibida a 730 nm (rojo lejano) (Grime y Jorvis, 1974).

Los efectos de estimulación o inhibición de la germinación se efectúan a través del sistema fitocromo (F) que es una proteína azul presente en el citoplasma de las células vegetales, principalmente en meristemos (Borthwick 1965). El fitocromo tiene propiedades de fotoconversión que le permiten la transformación de Fr que es inactivo (660 nm) a Fr1 activo (730 nm) una vez que ha absorbido luz roja.

En presencia de luz solar directa predomina la conversión en el sentido Fr→Fr1; el proceso inverso se lleva a cabo en la obscuridad o con irradiación de rojo lejano (Siegelman y Hendricks, 1964). El sistema fitocromo puede considerarse como un sensor ambiental para las semillas fotoblásticas, ya que es

capaz de discriminar entre una prolongada exposición a la luz directa y los pequeños haces de energía luminosa que alcanzan el suelo en forma intermitente. En este último caso, las semillas quedan constantemente bajo el efecto de la luz difusa más rica en rojo lejano (Vázquez-Yanes, 1976).

Se ha demostrado que las semillas de algunas especies son sensitivas a determinadas longitudes de onda, siendo el balance de Rojo/Rojo lejano (R/RL) el que mayor influencia ejerce sobre la ruptura de la latencia, cuanto mayor es esta relación el porcentaje de germinación se incrementa (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1983).

El tipo de respuesta de las especies tiene un significado ecológico de gran importancia, sobre todo para las especies pioneras. Las especies de hábitats con frecuente perturbación tendrán mayores posibilidades de sobrevivencia si mantienen semillas muy sensitivas a los cambios en la razón R/RL (Vázquez-Yanes y Smith, 1982), además de cualquier tipo de latencia con viabilidad prolongada y alta capacidad de dispersión, permitiéndoles explorar diferentes condiciones ambientales.

Se ha visto que el dosel de vegetación inhibe la germinación; la existencia de semillas latentes en el suelo y su respuesta germinativa, se deben en gran medida a la mayor proporción de longitud de onda de rojo lejano que se encuen---

tran bajo el dosel del bosque (Coombe, 1957).

#### 2.4. Establecimiento de las plántulas en un ambiente heterogéneo

Los factores climáticos y el suelo limitan en gran medida la distribución de las plantas, seleccionando adaptaciones que les permitan establecerse en hábitats particulares; cambios en la humedad, temperatura o radiación solar influyen en la germinación, fotosíntesis, crecimiento y reproducción de las mismas.

En la selva tropical existe una variación vertical -- desde el dosel hasta el suelo con respecto a la luz que se filtra a través de la vegetación. Así mismo, puede encontrarse un gradiente horizontal que va desde fases oscuras hasta sitios expuestos a la luz directa, debido a perturbaciones como podría ser la caída de ramas o de un árbol. La incidencia lumínica varía también a lo largo del día de acuerdo con la época del año.

Algunos autores han intentado medir la variación espacial y temporal de la intensidad y calidad de la luz que penetra en la selva. Whitmore y Wong (1959) encontraron que entre el 50 y 70% de la luz que llega al suelo, se debe a los pequeños rayos que se filtran a través del dosel. Yoda (1974) y Leigh (1975) registraron en el suelo de la selva entre 0.1 y 2% de la energía solar que incide en el dosel, considerando de gran im-

portancia las condiciones atmosféricas y la estructura de la vegetación.

Chazdon y Fetcher (1983) en Costa Rica, compararon registros de luz obtenidos en RFA (Radiación fotosintéticamente activa) de cuatro condiciones naturales: un sitio abierto de 5,000 m<sup>2</sup>, dos claros de 400 y 200 m<sup>2</sup> respectivamente y bajo dosel de selva. Encontraron amplias variaciones entre los cuatro sitios y dentro de un mismo microambiente.

Las fluctuaciones de temperatura presentan también variación vertical y horizontal. En el primer caso se registran mayores fluctuaciones en el dosel que en el interior de la selva, mientras que horizontalmente existen interrupciones debidas a claros, donde el suelo se calienta en mayor grado por la radiación solar directa.

De igual forma, la disponibilidad de agua varía dependiendo del estrato donde se registre. En los claros la humedad ambiental relativa disminuye y se incrementa la evaporación a nivel del suelo.

Todos estos factores juegan un papel fundamental en la dinámica de la vegetación, ya que las plantas presentan respuestas adaptativas a los procesos competitivos dependiendo de la disponibilidad de recursos.

Whitmore (1978), Bazzaz y Pickett (1980) y Hartshorn -

(1980) entre otros, consideran para la selva húmeda tropical -- una diferencia entre especies demandantes de luz, que se establecen sólo en claros y especies tolerantes a la sombra, las -- cuales pueden germinar en el sotobosque produciendo plántulas -- de lento crecimiento con capacidad de sobrevivir largos períodos en condiciones desfavorables.

Whitmore (1975) presenta una clasificación de las especies de selva tropical considerando el tipo de respuesta a -- las aperturas en el dosel: a) árboles cuyas plántulas se establecen y crecen principalmente bajo el dosel intacto, b) especies que germinan y crecen principalmente bajo el dosel pero -- que definitivamente necesitan de aperturas y c) pioneras que se establecen principalmente en claros y crecen sólo en estos sitios abiertos (con cortos o largos ciclos de vida). Sin embargo, hay todo un gradiente dentro de cualquier clasificación en este mismo contexto.

Una terminología semejante ha sido utilizada por diversos autores, quienes sitúan a las especies en tres grupos: -- pioneras, nómadas y tolerantes, entre ellos, Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1981) y Brokaw (1984 en Martínez Ramos, en prensa).

Las especies pioneras llevan a cabo todo su ciclo de vida en los claros y los árboles son de vida corta (< 50 años). Las nómadas pueden desarrollarse hasta la etapa reproductiva -- dentro de un claro, los árboles son longevos (> 100 años) y se



consideran emergentes ya que alcanzan el dosel superior de la comunidad. Las tolerantes no requieren de claros para completar su ciclo de vida, también los árboles son longevos, no emergentes y pasan gran parte de su vida bajo condiciones limitantes de luz (Martínez-Ramos, en prensa).

En sucesiones secundarias de selva tropical, la mayor proporción de semillas aportadas por el banco son de especies pioneras, las cuales presentan semillas pequeñas de peso ligero, con una gran capacidad de dispersión por viento, aves y mamíferos, viabilidad alta y latencia prolongada, lo que en conjunto les confieren la capacidad de mantenerse en el banco hasta que se produzca una alteración en la vegetación que las cubre, constituyendo la flora potencial (Kreay, 1960; Liew, 1973). Por el contrario, en las especies de vegetación primaria la viabilidad presenta duración variable. En este caso, la reserva nutritiva de las semillas es de mayor importancia para su establecimiento, sus frutos son generalmente carnosos y tienden a germinar rápidamente, presentan dispersión zoócora y por gravedad (Smithe, 1970; Vázquez-Yanes, 1974; Van Dorp, en prensa).

Budowski (1965), Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1974) y Bazzaz (1979) presentan una lista de características de las especies sucesionales, contrastada con especies de vegetación primaria. Whitmore (1983) hace una revisión del conocimiento que se tiene de la dinámica de la selva húmeda tropical y compara las características de especies tolerantes a la sombra, con aquellas

que requieren de luz en etapas tempranas y tardías de un ciclo vital. Considera que el tamaño de los claros que se forman en el dosel tiene gran influencia en la composición de las especies. No obstante, la respuesta inmediata en la sucesión secundaria radica en el contenido del banco. El estudio de su composición y funcionamiento darán una visión más amplia de los procesos sucesionales que se llevan a cabo al ser perturbada un área, ya que el papel de la población de semillas enterradas, dentro del proceso de mantenimiento y regeneración de la vegetación, no está totalmente esclarecido (Hayashi y Numata, 1971).

### 3. AREA DE ESTUDIO

#### 3.1. Localización y Descripción

El trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", que se localiza a 33.5 Km del camino que va de Catemaco hacia Montepío, al sureste del Estado de Veracruz. Está situada entre los paralelos 18°34' y 18°36' latitud Norte y los meridianos 95°40' y 95°09' longitud Oeste, en la planicie costera del Golfo de México. El sitio de estudio comprende una superficie de 700 Ha con una altitud que va de los 150 a los 530 msnm (Lot-Helgueras, 1976).

La Sierra de "Los Tuxtles" es una cadena volcánica cuyas elevaciones más importantes son: La Sierra de Santa Martha, el Volcán de San Martín, Pijapan, el Campanario, el Vigía de Santiago Tuxtla, el Cintepec y el Cerro del Vigía. El macizo volcánico se encuentra rodeado por las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos, que irrigan la sierra a través de lagunas, entre las que se encuentran: la Laguna de Catemaco, formada por una depresión en el centro de la sierra, Laguna de Ostión en la vertiente sur y Laguna de Sontecomapan en la vertiente norte del Volcán de San Martín.

Los tipos de suelo más frecuentes son los lateríticos rojos y amarillos andosoles latosoles, litosoles y regosoles de origen volcánico y aluvial (Flores, 1971).

El clima de la región es húmedo y cálido del tipo Af (m)(i)g, con una temperatura media anual de 23.7°C presentando un máximo alrededor de 29°C en mayo y un mínimo alrededor de 17°C en enero. La precipitación media anual es de 4500 mm, distinguiéndose una relativa estación seca en primavera y una época de lluvias en verano. Predominan los vientos Alisios del Hemisferio Norte, presentándose un período de "ciclones tropicales" en otoño y otro de nortes en invierno que causan bajas en la temperatura e incremento en la precipitación (Soto, 1976).

La figura (1) muestra los datos promedio de la estación climatológica más cercana al sitio de estudio y en la figura (2) se presentan los registros obtenidos durante el período de estudio en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas".

El tipo de vegetación en el área es una selva húmeda tropical, distinguiéndose tres estratos arbóreos: un inferior menor de 10 m, un medio entre 11 y 20 m. y un superior entre 20 y 40 m. Las especies características de la zona son: Astrocaryum mexicanum, Trophis racemosa, Cimbopetalum bailonii, Pseudolmedia oxiphyllaria, Guarea bijuga, Nectandra ambigens, Dendropanax arboreus, Stemmadenia donnell-smithii, Poulsenia armata (Piñero et al, 1977; Carabias, 1979).

### 3.2. El Sitio de Muestreo

El criterio de selección del área de muestreo se tomó

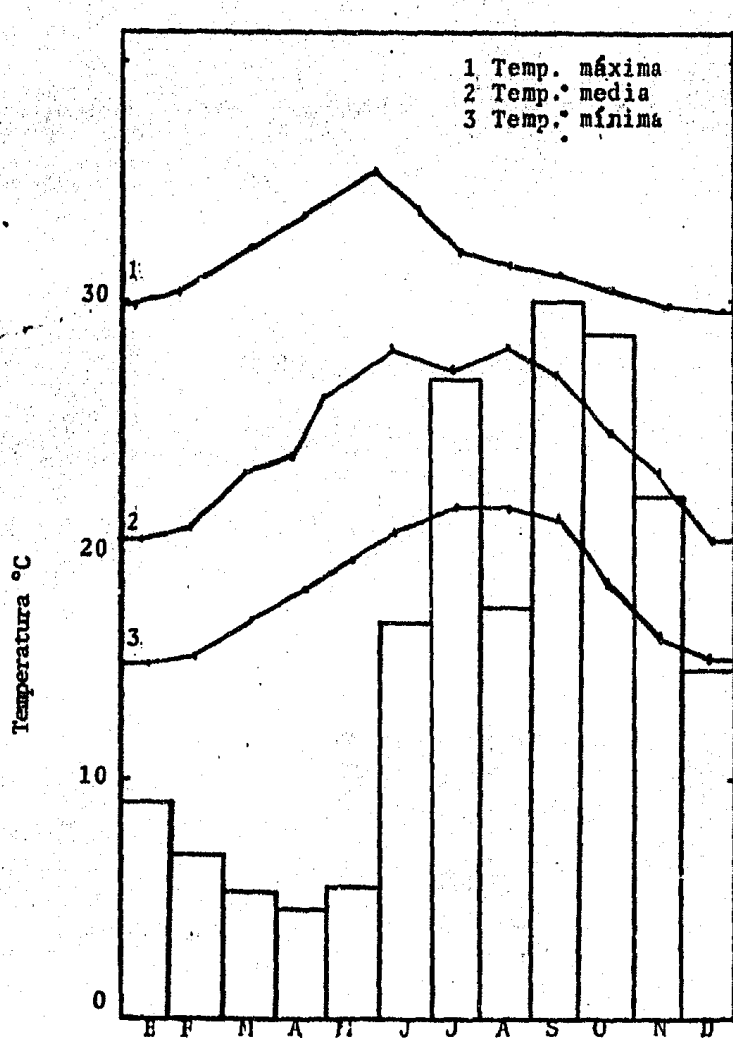


Figura 1. Precipitación y Temperaturas máxima, media y mínima mensuales reportadas por la estación Climatológica de Coyame, Ver. (tomada de So to (1976)).



Figura 2. Precipitación media mensual reportada por la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver. para el período de estudio.

para conjuntar este estudio con las investigaciones que se han realizado sobre estructura, fenología y caída de hojarasca dentro de los terrenos de la Estación, en una superficie de 1 Ha (Carabias, 1979; Alvarez, 1982). Dicha hectárea se localiza al norte de los edificios de la Estación y al oeste del camino Cate maco-Montepío (Alvarez, 1982). Se encuentra cubierta por una comunidad de selva húmeda tropical (figura 3).

La topografía es irregular, existiendo pendientes pronunciadas (mayores de  $12^\circ$ ), ligeras (entre  $5^\circ$  y  $8^\circ$ ), zonas planas y cuencas formadas por dos arroyos. Las muestras de suelo se obtuvieron de dos zonas con topografía contrastante: la zona I es un sitio plano con pendiente de  $2^\circ$  aproximadamente y la zona II presenta una pendiente de  $14^\circ$  aproximadamente (figura 4). La vegetación que cubre dichas zonas está constituida por las especies dominantes que se presentan en la tabla (1).

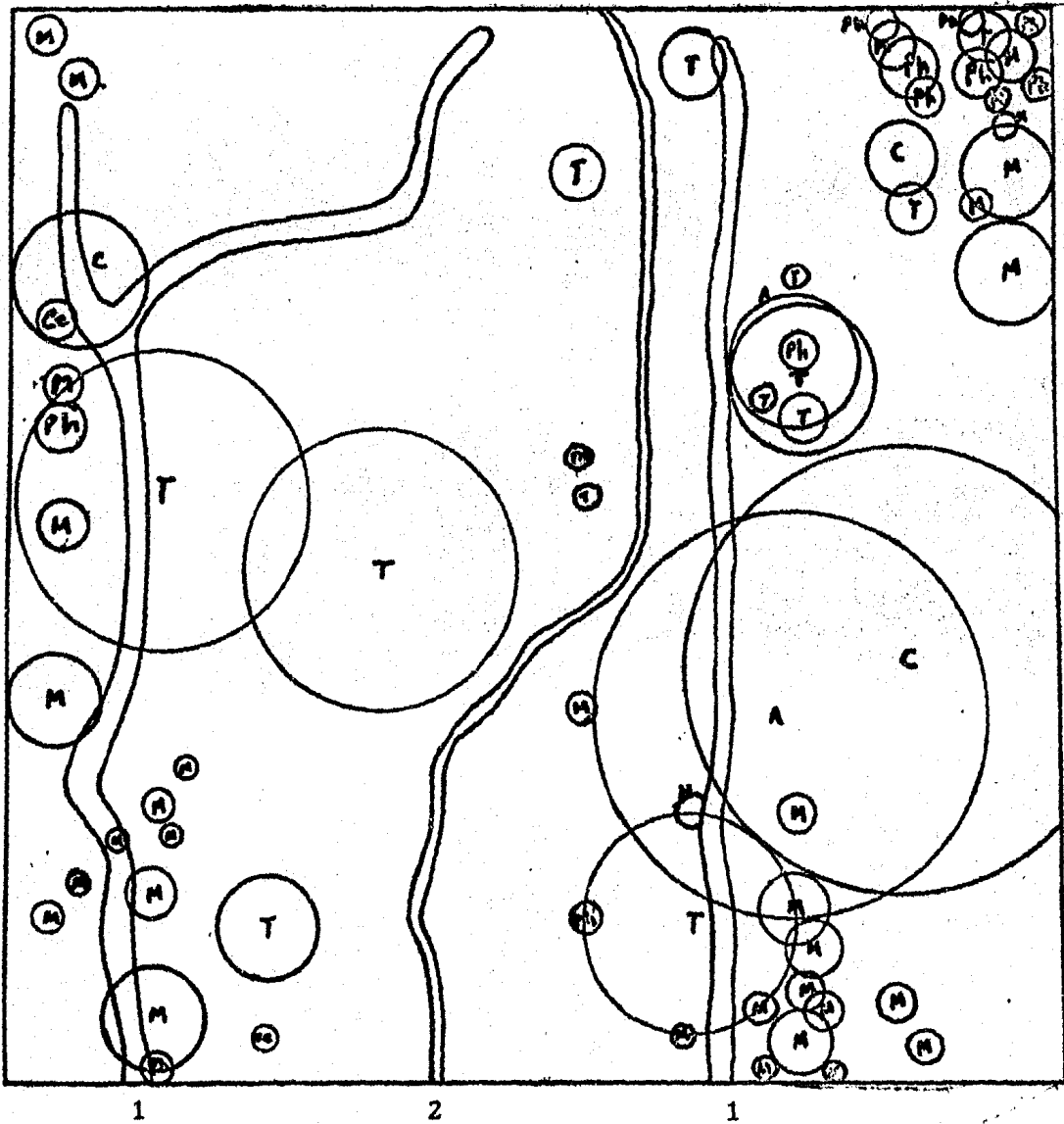


Figura 3. Vegetación dominante que circunda las zonas de muestreo en una superficie de 1Ha. A: Ampelocera hottlei; C: Cordia megalantha; Ce: Cecropia obtusifolia; M: Myriocarpa longipes; Ph: Piper hispidum; T: -- Turpinia occidentalis; U: Urera caracasana. 1: arroyos. 2: vereda. (Bongers et al comunicación personal).

Las coberturas esquematizadas en forma circular se obtuvieron a través de la transformación:

$$r = \sqrt{\frac{\text{cobertura}}{\pi}}$$

r = radio

donde:

$$\text{cobertura} = \pi r_1 r_2$$

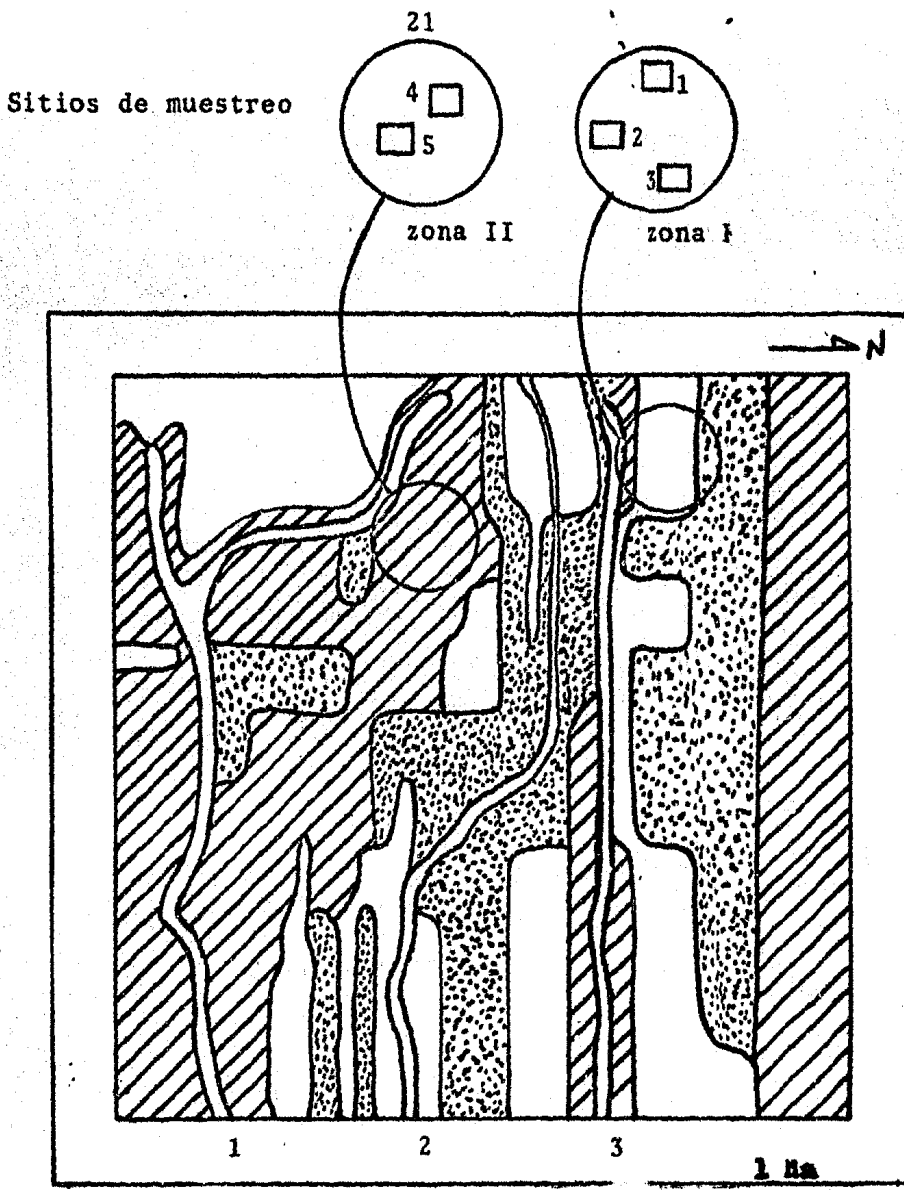


Figura 4. Relieve de la hectárea de muestreo. □ zonas planas; ▨ zonas con pendiente ligera; ▩ zonas con mayor pendiente. 1: arroyos. 2: vereda )modificado de Alvarez, 1982).



ESPECIE	ZONA I	ZONA II
<u>Astrocaryum mexicanum</u>	X	X
<u>Bactris trychophylla</u>	X	X
<u>Bumcosia lindeliana</u>	X	
<u>Chamaedorea oblongata</u>		X
<u>Chamaedorea tepejilote</u>	X	X
<u>Croton nitens</u>	X	
<u>Cymbopetalum bailonii</u>	X	
<u>Cynometra retusa</u>		X
<u>Faramea occidentalis</u>		X
<u>Guarea bijuga</u>	X	
<u>Heliocarpus donnell-smithii</u>		X
<u>Inga sp.</u>	X	
<u>Mortonioidendron guatemalensis</u>		X
<u>Nectandra ambigens</u>	X	X
<u>Ocotea sp.</u>	X	
<u>Omphalea oleifera</u>		X
<u>Poulsenia armata</u>	X	X
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	X	X
<u>Psychotria chiapensis</u>		X
<u>Rheedia edulis</u>		X
<u>Salacia megistophylla</u>	X	X
<u>Throphis racemosa</u>	X	
<u>Turpinia occidentalis</u>	X	

TABLA 1. Especies dominantes que cubren las dos zonas de muestreo. (X) significa presencia en la zona.

#### 4. METODOLOGIA

##### 4.1. Muestreo y asignación de los tratamientos

El trabajo de campo se llevó a cabo de julio de 1982 a enero de 1983. El grado de representatividad de las muestras (tamaño y número) no fue posible establecerlo a priori debido a las pocas referencias que se tienen del banco de semillas en la región de estudio y se limitó a los recursos disponibles para su obtención y manejo.

Las condiciones naturales contrastantes (tratamientos) a los que se sometió el suelo fueron:

1. Las que existen en una comunidad secundaria desprovista de la cobertura vegetal (sitio abierto (A) ).
2. Las que se presentan al formarse un claro por la caída de un árbol dentro de la selva (sitio claro (C) ).
3. Las que prevalecen dentro de la selva bajo dosel cerrado (sitio bajo dosel de selva (S) ).

Se extrajeron al azar cinco muestras de suelo + hojarrasca ( $1 \text{ m}^2 \times 15 \text{ cm}$ . de profundidad cada una), de las cuales, tres provenían de la zona I y dos de la zona II.

Cada una de las cinco muestras se homogeneizó por separado, con el propósito de favorecer una distribución equita-

tiva de las semillas contenidas en el suelo. Posteriormente, cada muestra se separó en 90 vasos de unicel de 18 cm. de altura x 8 cm. de diámetro. La finalidad de los vasos fué la de mantener una reserva de semillas a lo largo del estudio.

Se obtuvieron al azar 30 vasos (de los 90 que forman una muestra) mismos que fueron colocados por asignación aleatoria en el sitio abierto (A), 30 se dispusieron en un claro de aproximadamente 30 cm<sup>2</sup> (C) y 30 bajo dosel de selva, quedando 150 vasos en cada microambiente. De esta forma se tienen 30 repeticiones de cada muestra, que representan a las zonas I y II, con un total de 450 vasos o unidades experimentales (Figura 5). Estos se marcaron con una pequeña etiqueta de plástico adherida con hilo de nylon en las cuales se anotó el número de muestra de procedencia, el número de vaso y el tratamiento al que fué asignado aleatoriamente.

En cada tratamiento se protegieron las unidades experimentales con una "caseta" forrada con tela de mosquitero blanca, evitando así el ingreso de nuevas semillas, aunque se trata de interferir lo menos posible con las condiciones ambientales externas.

Las dimensiones de las casetas son: 1.80 m. largo x 0.70 m. ancho y 0.40 m. altura; dentro de cada una se colocaron además, 15 vasos con suelo previamente esterilizado (extraído de las zonas de muestreo) con el fin de detectar la presencia

de semillas "contaminantes".

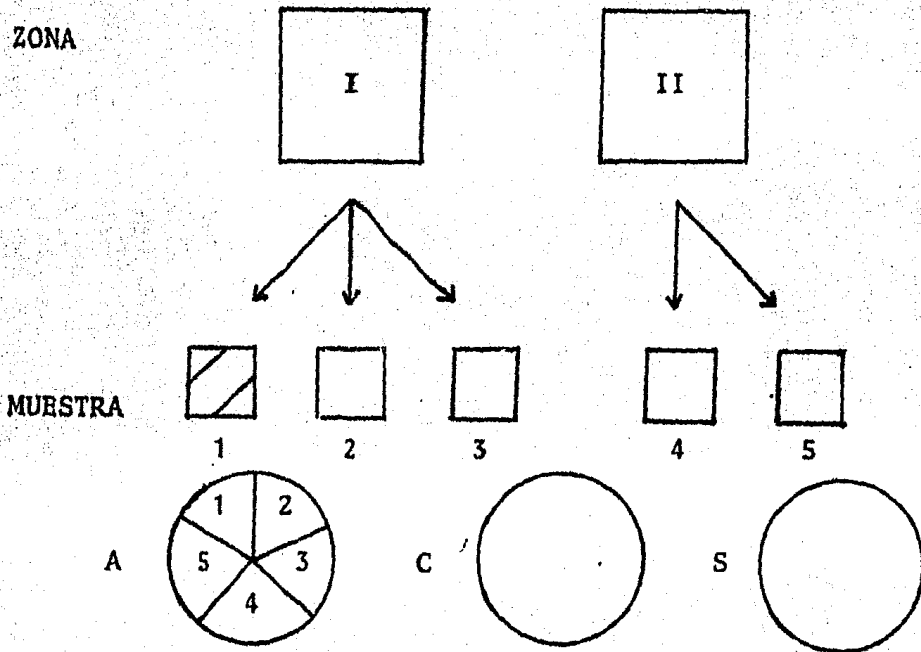


FIGURA 5. Asignación de los tratamientos. A: Sitio Abierto. C: sitio claro. S: bajo dosel de selva.

Debido a la disposición del suelo dentro de recipientes, la pérdida de agua podría ser considerable sobre todo en el sitio totalmente expuesto, por lo que se prefirió mantener constante este factor. Las unidades experimentales se humedecían periódicamente para evitar la deshidratación y compactación de las mismas. Los riegos se efectuaron tres veces a la semana para los sitios abierto y claro y dos para el sitio ba-

jo dosel, la cantidad de agua variaba dependiendo del grado de deshidratación que presentarán.

El registro de datos se realizó mensualmente con un lapso de tres días consecutivos de trabajo de campo durante cada colecta (tabla 2).

COLECTA	FECHA	
Muestreo	4-6 julio	1982
I	1-3 agosto	
II	3-5 septiembre	
III	9-10 octubre	
IV	28-30 noviembre	
V	5-7 enero	1983

TABLA 2. Fechas de registro de datos

El número de individuos por especie se registró designando una forma de campo para cada unidad experimental, en la que se anotaba: fecha, número de muestra, número de vaso, tratamiento y número de individuos por especie. En cada colecta se extrajeron todas las plántulas presentes en las unidades experimentales y el suelo fue removido dentro de las mismas.

Las plántulas demasiado pequeñas para poderse determinar, fueron transplantadas y se llevaron al Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, para favorecer su desarrollo en una cámara de crecimiento. En la determinación de los ejemplares se utilizaron las claves para plántulas de especies tropicales de Puerto Rico (Duke, 1969).

#### 4.2. Registro de luz

Los registros se obtuvieron utilizando el medidor de luz Li-Cor 185 Quantum/Radiómetro/Fotómetro, que consta de tres sensores integrables de uno en uno. Las mediciones se hicieron sólo con el sensor Quantum, ya que éste presenta sensibilidad a la luz fotosintéticamente utilizable.

Los sensores se colocaron a la altura de las unidades experimentales, dentro y fuera de las casetas. Las marchas de luz se efectuaron cada hora de 9:00 AM a 17:00 PM durante los días de colecta.

#### 4.3. Registro de temperatura del suelo

La temperatura del suelo se registró utilizando el teletermómetro YSI (Yellow Springs Inst. Co., Nebraska Ohio) Modelo 44 TD serie 3080, con un rango de sensibilidad de  $-40^{\circ}\text{C}$  a  $-150^{\circ}\text{C}$ . Cuenta con sensores integrables que pueden enterrarse a diferentes profundidades del suelo. En este caso, se determina

ron arbitrariamente cinco niveles: superficial, 1 cm, 3 cm, 5 - cm. y 10 cm. de profundidad dentro de las unidades experimentales. Se registró también la temperatura ambiental.

Las marchas de temperatura se realizaron cada hora de 9:00 AM a 17:00 PM durante los días de colecta.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Tratamientos

Se registraron un total de 3060 plántulas, de las cuales se determinaron 2862 que representan el 93,3% del total de individuos. Las 207 plántulas restantes (6,7%) no pudieron ser determinadas debido a que murieron antes de diferenciarse, llegando a presentar sólo hojas cotiledonarias o eófilas (Tabla 3) El número de individuo y especies obtenidos cada mes bajo los tres tratamientos, se muestra en la misma tabla.

Del número total de individuos, 1580 de 21 especies correspondieron al sitio abierto, 1270 individuos de 10 especies al claro y 12 individuos de tres especies, al sitio bajo dosel. En ninguna colecta se observó presencia de plántulas en los vasos con suelo esterilizado.

La fotoinducción es evidente si se observa que la relación por colecta del número de especies/número de individuos, es mayor en el sitio abierto que en el claro y mayor a su vez que en el sitio bajo dosel. Lo anterior puede ser indicativo de una respuesta germinativa gradual con respecto a las diferencias en la cantidad y/o calidad de la luz entre los tratamientos. Sin embargo, la temperatura y humedad, considerando en principio sólo estos factores físicos ambientales, no pueden excluirse en el análisis de dicha respuesta.



Con la prueba estadística no paramétrica de Friedman y aproximación a  $\chi^2$  se obtuvo una diferencia significativa entre las medias de los tratamientos ( $P \leq 0.05$ ) (Tabla 4).

El número de individuos por especie de acuerdo con el mes y tratamiento en el que se presentaron se muestran en las tablas (5, 6 y 7). Se determinó un total de 21 especies entre las que pueden reconocerse los siguientes grupos:

TABLA 3. Total de Individuos y especies registradas por mes en cada tratamiento.

COLECTA	I			II			III			IV			V			TOTAL			
TRATAMIENTO	A	C	S	A	S	C	A	C	S	A	C	S	A	C	S	A	C		
* Número de especies	9	4	2	9	3	1	10	4	0	13	7	2	11	7	1	21	10	3	
N° de individuos de especies determinadas.	508	599	6	121	117	1	279	249	0	343	161	5	327	144	0	1580	1270	12	2862
N° de individuos de especies no determinadas.	49	16	4	12	8	2	17	11	2	21	13	3	29	18	2	128	66	13	207
N° de individuos Total	557	615	10	133	125	3	296	250	2	366	174	8	356	162	2	1708	1336	25	3069

\* Acumulativo: Algunas de las especies se comparten

. Representa el 93.3% del número de individuos total.

Q (de Friedman)	$\chi^2$ g1 = 2
28.86 +	5.99

n = 21

+ significativo al 0.05%

TABLA 4. Valor obtenido de Q a través de la prueba de Friedman.

a) 3 especies con un total de 20 individuos, que pueden encontrarse como plántulas bajo dosel de vegetación primaria (nómadas): Ampelocera hottlei, Cordia megalantha y Turpinia occidentalis.

b) 13 especies con 2572 individuos que presentan mayor plasticidad fenotípica colonizando áreas perturbadas (pioneras): Cecropia obtusifolia, Cissampelos sp., Heliocarpus donnell-smithii, Iresine celosia, Myriocarpa longipes, Peperomia sp., Phytolacca rivinoides, Piper auritum, P. hispidum, P. sanctum, P. umbellatum, Solanum diphyllum y Urera caracasana.

c) 5 especies con 270 individuos que se establecen en zonas de intensa perturbación (ruderales o cosmopolitas): Acalypha sp., Baccharis sp., Clidemia sp., Euphorbia sp., y Phyllanthus sp.

Puede notarse la temprana aparición (agosto) de las

Colecta	I	II	III	IV	V	TOTAL
Mes	A	S	O	N	E	
Especie						
<u>Ampelocera hottlei</u>	1	1	1	-	-	3
<u>Heliocarpus donnell-smithii</u>	365	83	104	31	90	673
<u>Cecropia obtusifolia</u>	120	21	98	74	42	355
<u>Baccharis sp.</u>	3	-	-	-	-	3
<u>Solanum diphyllum</u>	5	2	10	17	4	38
<u>Turpinia occidentalis</u>	3	-	-	-	1	4
<u>Cissampelos sp.</u>	1	-	-	-	-	1
<u>Iresine celosia</u>	6	3	4	-	-	13
<u>Phytolacca rivinoides</u>	4	2	2	1	2	11
<u>Myriocarpa longipes</u>		2	-	-	-	2
<u>Euphorbia sp.</u>		2	23	19	5	49
<u>Urera caracasana</u>		5	16	25	12	58
<u>Piper auritum</u>			12	30	22	64
<u>Acalipha sp.</u>			9	6	10	25
<u>Piper sanctum</u>				7	-	7
<u>Piper hispidum</u>				31	42	73
<u>Piper umbellatum</u>				5	-	5
<u>Phyllanthus sp.</u>				6	41	47
<u>Clidemia sp.</u>				94	52	146
<u>Peperomia sp.</u>					3	3
Total	508	121	275	345	327	1580

TABLA 5. Número de individuos por especie colectados cada mes en el tratamiento abierto.

Colecta	I	II	III	IV	V	TOTAL
Mes	A	S	O	N	E	
Especie						
<u>Ampelocera hottlei</u>	2		1	1		4
<u>Heliocarpus donnell-smithii</u>	190	30	55	10	12	297
<u>Cecropia obtusifolia</u>	404	85	192	126	95	902
<u>Solanum diphyllum</u>	-	-	-	-	2	2
<u>Turpinia occidentalis</u>	-	-	-	-	1	1
<u>Iresine celosia</u>	-	-	-	2	-	2
<u>Phytolacca rivinoides</u>	3	2	1	1	-	7
<u>Urera caracasana</u>				10	-	10
<u>Piper auritum</u>				11	5	16
<u>Piper hispidum</u>					29	29
Total	599	117	249	161	144	1270

TABLA 6. Número de individuos por especie colectados cada mes en el tratamiento claro.

Colecta	I	II	III	IV	V	TOTAL
Mes	A					
Especie						
<u>Ampelocera hottlei</u>	1	1	-	1	-	3
<u>Cordia megalantha</u>	5	-	-	-	-	5
<u>Piper hispidum</u>				4	-	4
Total	6	1	0	5	0	12

TABLA 7. Número de individuos por especie colectados cada mes en el tratamiento bajo dosel de selva.

heliófitas: Cecropia obtusifolia, Cissampelos sp. Heliocarpus donnell-smithii, Iresine celosia, Phytolacca rivinoides y Solanum diphyllum y de las nómadas Ampelocera hottlei, Cordia megalantha y Turpinia occidentalis.

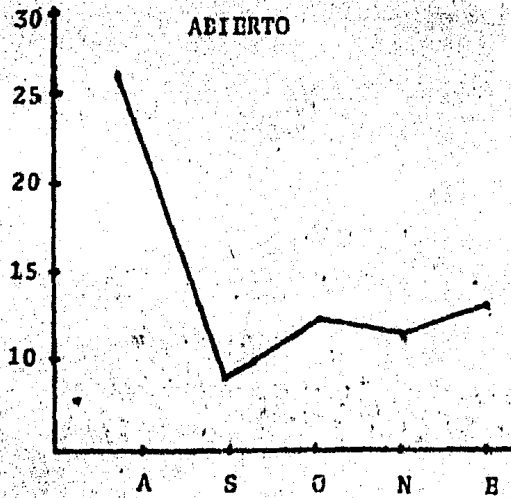
Durante la segunda colecta (septiembre) se registraron: Myriocarpa longipes, Euphorbia sp., y Urera caracasana. En la tercera colecta (octubre): Piper auritum y Acalypha sp. En la cuarta colecta (noviembre): Piper sanctum, P. hispidum P. umbellatum, Phyllanthus sp. y Clidemia sp. En la última colecta (enero), se tiene a Peperomia sp. como único nuevo registro.

Al parecer, las condiciones de germinación resultaron favorables el primer mes de exposición en los sitios abierto y claro, ya que se obtuvo un número relativamente alto de individuos (508 y 599 respectivamente), sin embargo, en septiembre se presentó un notable decremento en la germinación reduciéndose a 121 y 117 individuos respectivamente. Las siguientes épocas de colecta tienden hacia un incremento en la tasa germinativa en el sitio abierto. En el sitio bajo dosel la germinación fue muy baja, considerándose que las condiciones ambientales pueden estar jugando un papel importante en la ruptura de la latencia de las semillas contenidas en las unidades experimentales. (Figura 6).

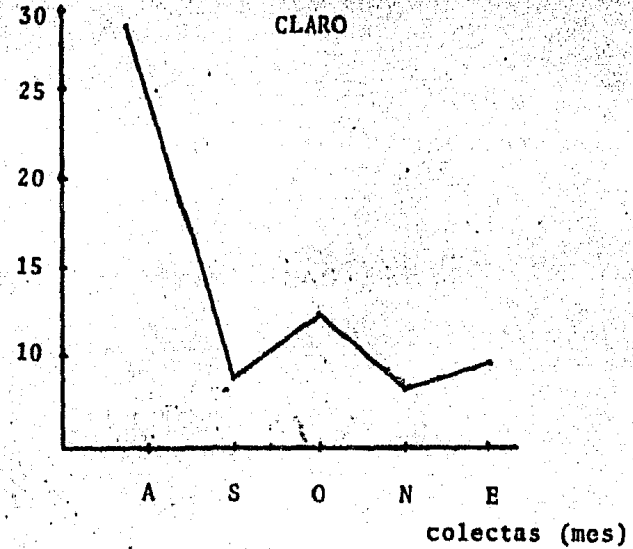
Las características de algunas de las especies determinadas en este estudio se muestran en la tabla (9)

En lo que respecta a densidad, se obtuvo una media de

Número de individuos total  
germinados/día



Número de individuos total  
germinados/día



Número de individuos total  
germinados/día

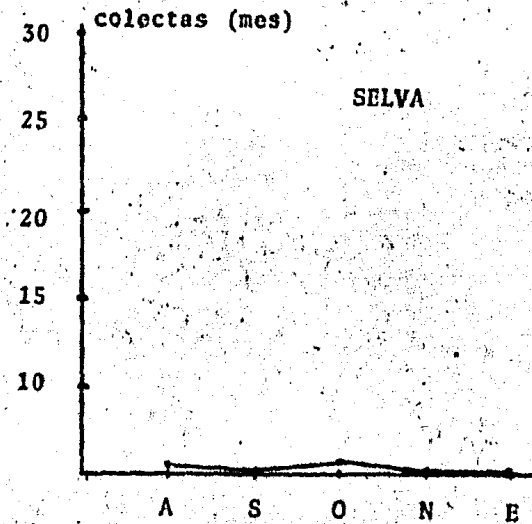


Figura 6. Tasa de germinación promedio (plántulas registradas por día).

Tabla 9. Características de algunas de las especies determinadas en el presente estudio (modificada de Collazo, 1978).

Especies ● nómadas ▲ pioneras ■ ruderales	Familia	Forma biológica	Fructificación	Número de semillas	Peso $\bar{x}$ (x1000) grs	Tamaño $\bar{x}$ mm	Fruto	Tipo de diáspora	Posible agente dispersor	Viabilidad
● <i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	Arbol	mayo-junio	1	-	10	Drupa	Sarcócora	-	-
● <i>Gordia megalantha</i>	Boraginaceae	Arbol	junio-agosto	-	-	-	-	Pogonócora	-	-
● <i>Turnipia occidentalis</i>	Staphyllaceae	Arbol	mayo-junio	6-9	0.07	5	Baya	Sarcócora	aves	-
▲ <i>Coccoloba obtusifolia</i>	Moraceae	Arbol	Todo el año	∞	0.39	2.14	Baya	Sarcócora	aves y/o mamíferos (murciélagos)	Germinación después de 460 días.
▲ <i>Heliconia donnell-smithii</i>	Tiliaceae	Arbol	febrero-abril	1	2.71	-	Aguenio	Desmócora	viento aves y/o mamíferos	Por lo menos de 11 años.
▲ <i>Irasia celosia</i>	Amaranthaceae	Hierba	junio-septiembre	∞	0.12	0.93	Utrícula	Pogonócora	viento	-
▲ <i>Myriocarpa longipes</i>	Urticaceae	Arbusto	Todo el año, sus frutos abundan hacia mitad de las semana.	-	0.04	1.51	Aguenio	Escleró- cora	agua, viento aves y/o mamíferos	Germinación después de 460 días.



Tabla 9. Continuación...

Especies ○ nómadas ▲ pioneras ■ ruderales	Familia	Forma biológica	Fructificación	Número de semillas	Peso $\bar{x}$ ( $\times 1000$ ) grs	Tamaño $\bar{x}$ mm	Fruto	Tipo de diáspora	Possible agente dispersor	Viabilidad
▲ <i>Phytolacca rivinoides</i>	Phytolacaceae	Arbusto	Todo el año, con mayor incremento en diciembre-enero y abril-mayo.	15	1.62	2.90	Baya	Sarcócora	aves y/o mamíferos	-
▲ <i>Piper surcicutum</i>	Piperaceae	Hierba	Todo el año	∞	0.15	1.03	Baya	Sarcócora	aves y/o mamíferos (murciélagos)	Por lo menos 420 días
▲ <i>Piper hispidum</i>	Piperaceae	Arbusto	abril-agosto. En zonas abiertas todo el año	∞	0.21	1.29	Baya	Sarcócora	aves y/o mamíferos (murciélagos)	Por lo menos 1 año
▲ <i>Piper sanctum</i>	Piperaceae	Arbusto	-	∞	-	-	Baya	Sarcócora	aves y/o mamíferos (murciélagos)	-
■ <i>Piper umbellatum</i>	Piperaceae	Hierba	Todo el año	∞	0.04	0.68	Baya	Sarcócora	aves y/o mamíferos	Por lo menos 6 meses
■ <i>Solanum diphyllum</i>	Solanaceae	Arbusto	septiembre-enero	∞	1.77	3.53	Baya	Sarcócora	aves y/o mamíferos	Por lo menos 460 días.
▲ <i>Urera caracasana</i>	Urticaceae	Arbol o Arbusto	enero-julio	∞	0.42	1.74	Aguenio	Sarcócora	aves y/o mamíferos	-

572 individuos/m<sup>2</sup> la tabla (10) presenta el total global de individuos por muestra. La densidad de individuos por m<sup>2</sup> (extrapolada del volumen de las unidades experimentales) obtenida por especie en los tres tratamientos, se advierte en las tablas (11, 12 y 13).

Las especies que contribuyeron en mayor proporción dentro del tratamiento abierto fueron las pioneras: Heliocarpus donnell-smithii, Cecropia obtusifolia y la ruderal Clidemia sp. (Tabla 11) En el claro, Cecropia obtusifolia y Heliocarpus donnell-smithii presentaron las densidades más altas (Tabla 12). En el sitio bajo dosel las tres especies determinadas contribuyeron aproximadamente con la misma densidad (Tabla 13).

En los sitios abierto y claro se obtuvo una respuesta diferente entre la densidad de individuos de Cecropia obtusifolia y Heliocarpus donnell-smithii, ambos árboles pioneros de rápido crecimiento; En el claro se registró una densidad más alta de la primera especie, en tanto que en el sitio abierto la densidad de la segunda fue mayor.

Se calculó el índice de similitud de Sorensen entre cada tratamiento (Tabla 14), todas las especies del claro están comprendidas dentro del total de especies en el sitio abierto y todas las especies del sitio bajo dosel, pertenecen al conjunto de los otros dos tratamientos.

ZONA	I		II			TOTAL	$\bar{x}$
	1	2	3	4	5		
Total de individuos/m <sup>2</sup>	469	875	568	471	479	2862	572

TABLA 10. Total de individuos por muestra.

Especie	Densidad	densidad
<u>Heliocarpus donnell-smithii</u>	405.42	390 420
<u>Cecropia obtusifolia</u>	213.85	
<u>Clidemia sp.</u>	87.95	
<u>Piper hispidum</u>	43.97	
<u>Piper auritum</u>	38.55	
<u>Urera caracasana</u>	34.93	
<u>Euphorbia sp.</u>	29.51	
<u>Phyllanthus sp.</u>	28.31	
<u>Solanum diphyllum</u>	22.89	
<u>Acalypha sp.</u>	15.06	
<u>Iresine celosia</u>	7.83	
<u>Phytolacca rivinoides</u>	6.62	
<u>Piper sanctum</u>	4.21	
<u>Piper umbellatum</u>	3.01	
<u>Turpinia occidentalis</u>	2.40	
<u>Ampelocera hottlei</u>	1.80	
<u>Baccharis sp.</u>	1.80	
<u>Peperomia sp.</u>	1.80	
<u>Myriocarpa longipes</u>	1.20	
<u>Cissampelos sp.</u>	0.60	
<b>TOTAL</b>	<b>951.80</b>	

TABLA 11. Densidad (número de individuos/m<sup>2</sup>) del sitio abierto

Especie	densidad
<u>Cecropia obtusifolia</u>	543.37
<u>Heliocarpus donnell-smithii</u>	178.91
<u>Piper hispidum</u>	17.46
<u>Piper auritum</u>	9.63
<u>Urera caracasana</u>	6.02
<u>Phytolacca rivinoides</u>	4.21
<u>Ampelocera hottlei</u>	2.40
<u>Solanum duphyllum</u>	1.20
<u>Iresine celosia</u>	1.20
<u>Turpinia occidentalis</u>	0.60
TOTAL	765.0

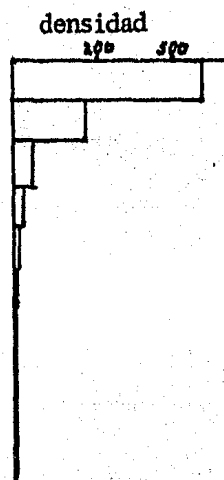


TABLA 12. Densidad (número de individuos/m<sup>2</sup>) del sitio.

Especie	densidad
<u>Cordia megalantha</u>	3.01
<u>Piper hispidum</u>	2.04
<u>Ampelocera hottlei</u>	1.80
TOTAL	7.22

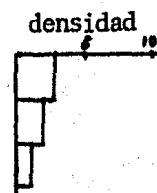


TABLA 13. Densidad (número de individuos/m<sup>2</sup>) del sitio bajo dosel de selva.

Tratamiento	A vs C	C vs S	A vs S
I.S. (%)	56.25	30	16

TABLA 14. Índice de similitud de Sorensen.

Las especies se ordenaron según el tratamiento en el que se registraron. El 47.6% se presentó sólo en el sitio abierto, el 38% en abierto y claro, 9.5% en los tres sitios y 4.7% sólo bajo dosel. De acuerdo con estos resultados pueden formarse cuatro grupos:

1. Especies que germinaron en los tres tratamientos:

Ampelocera hottlei (nómada) y Piper hispidum (pionera).

2.- Especies que germinaron en los sitios abierto y claro (fotorreguladas): Cecropia obtusifolia, Heliocarpus donnell-smithii, Iresine celosia, Phytolacca rivinoides, Piper auritum, Solanum diphyllum, Turpinia occidentalis y Urera caracasana, todas pioneras a excepción de Turpinia occidentalis que forma parte de la vegetación primaria.

3.- Especies que germinaron sólo en el sitio abierto:

Cissampelos sp., Myriocarpa longipes, Peperomia sp., Piper sanctum y P. umbellatum entre las pioneras y Acalypha sp., Baccharis sp., Clidemia sp., Euphorbia sp., entre las ruderales.

4.- Un grupo constituido sólo por Cordia megalantha, siendo la única especie que germinó exclusivamente bajo dosel de selva.

A través de la prueba de suma de rangos de Wilcoxon, en el sitio abierto, no se encontró una diferencia significativa entre las dos zonas de muestreo. (Tabla 15). Sin embargo, se encontraron tres grupos de especies de acuerdo con la zona de muestreo.

treo de donde proceden (Tabla 16).

z calculada	Valor crítico
0.7428	z
n - 32	1.645
No significativo ( $P \leq 0.05$ )	

TABLA 15. Resultados de la prueba de suma de rangos de Wilcoxon (Zona I vs. Zona II) para el sitio abierto.

Siguiendo el mismo criterio estadístico, en el sitio claro tampoco se encontró una diferencia significativa entre las dos zonas (Tabla 17). A pesar de no haberse rechazado la hipótesis de nulidad, en la Tabla (18) pueden observarse los tres grupos que se formaron de acuerdo con la zona de procedencia de las especies.

Especie	ZONA	
	I	II
<u>Ampelocera hottlei</u>	X	
<u>Baccharis sp.</u>	X	
<u>Myriocarpa longipes</u>	X	
<u>Peperomia sp.</u>	X	
<u>Piper sanctum</u>	X	
<u>Piper umbellatum</u>	X	
<u>Turpinia occidentalis</u>	X	
<u>Acalypha sp.</u>	X	X
<u>Cecropia obtusifolia</u>	X	X
<u>Clidemia sp.</u>	X	X
<u>Euphorbia sp.</u>	X	X
<u>Heliocarpus donnell-smithii</u>	X	X
<u>Iresine celosia</u>	X	X
<u>Phytolacca rivinoides</u>	X	X
<u>Piper auritum</u>	X	X
<u>Piper hispidum</u>	X	X
<u>Phyllanthus sp.</u>	X	X
<u>Solanum diphyllum</u>	X	X
<u>Urera caracasana</u>	X	X
<u>Cissampelos sp.</u>		X

TABLA 16. Agrupación por zona de muestreo de las especies que se presentaron en el sitio abierto.

(X) Significa presencia.

z calculada	Valor crítico
-0.5318	z
n = 17	-1.645
No significativo ( $P \leq 0.05$ )	

TABLA 17. Resultados de la prueba de suma de rangos de Wilcoxon (Zona I vs Zona II) para el sitio claro.

Especie	ZONA	
	I	II
<u>Ampelocera hottlei</u>	X	
<u>Turpinia occidentalis</u>	X	
<u>Cecropia obtusifolia</u>	X	X
<u>Heliocarpus donnell-smithii</u>	X	X
<u>Iresine celosia</u>	X	X
<u>Phytolacca rivinoides</u>	X	X
<u>Piper auritum</u>	X	X
<u>Piper hispidum</u>	X	X
<u>Urera caracasana</u>	X	X
<u>Solanum diphyllum</u>		X

TABLA 18. Agrupación por zona de muestreo de las especies que se presentaron en el sitio claro.



En el sitio bajo dosel de selva no fue posible detectar diferencias estadísticas debido a que el número de datos resultó ser muy bajo ( $n=3$ ). No obstante, cualitativamente se pudieron formar dos grupos como lo muestra la tabla (19).

### 5.2. Luz

Los datos promedio de luz en RFA (Radiación fotosintéticamente activa) se presentan en la tabla (20). En los tres tratamientos se registró un máximo hacia el mediodía y una variación estacional hacia los días más cortos (verano-invierno) (Figuras 7, 8 y 9).

Especia	ZONA	
	I	II
<u>Ampelocera hottlei</u>	X	
<u>Cordia megalantha</u>	X	
<u>Piper hispidum</u>		X

TABLA 19. Agrupación de las especies por zona de muestreo de las especies que se presentaron en el sitio bajo dosel de selva.

TIEMPO (hrs)	$\bar{x}$	A	$x_{\bar{r}_{n-1}}$	$\bar{x}$	C	$x_{\bar{v}_{n-1}}$	$\bar{x}$	S	$x_{\bar{v}_{n-1}}$
9:00	833.4		93.09	238.3		27.86	27.3		4.63
10:00	1225.0		186.41	400.0		74.29	20.8		8.79
11:00	1450.0		209.76	441.6		71.11	57.1		8.93
12:00	1533.3		183.48	471.7		62.42	63.0		9.12
13:00	1591.6		165.57	486.5		62.82	68.5		8.36
14:00	1308.5		285.33	380.0		52.15	44.8		13.81
15:00	783.4		294.39	190.0		32.86	17.5		4.72
16:00	433.2		150.55	80.3		22.01	8.7		2.38
17:00	318.3		38.68	63.6		7.28	7.5		1.30

TABLA 20. Datos promedio ( $\bar{x}$ ) y sus respectivas desviaciones estandar ( $x_{\bar{r}_{n-1}}$ ) de los registros de luz, RFA (Radiación fotosintéticamente activa).

Entre los tratamientos se constata una marcada diferencia en cuanto al porcentaje de transmitancia (pérdida gradual de luz al atravesar el dosel), en la figura (10) puede notarse que el claro recibe en promedio el 30.56% de la luz que llega al sitio abierto, bajo dosel se registra el 14.08% de la luz que penetra en el claro y el 4.30% de la que recibe el sitio abierto.

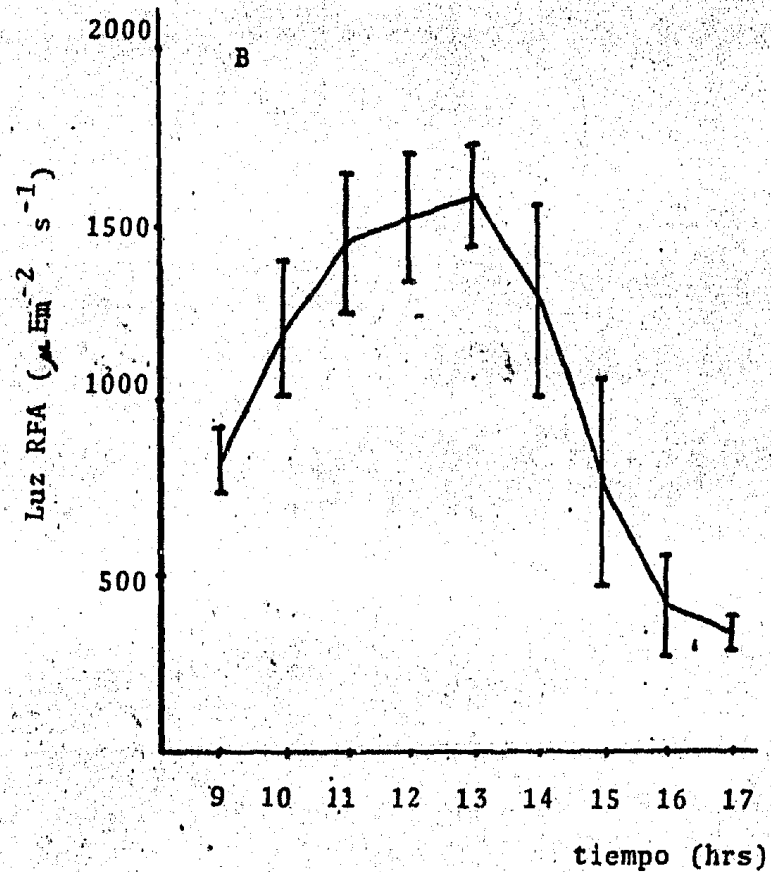
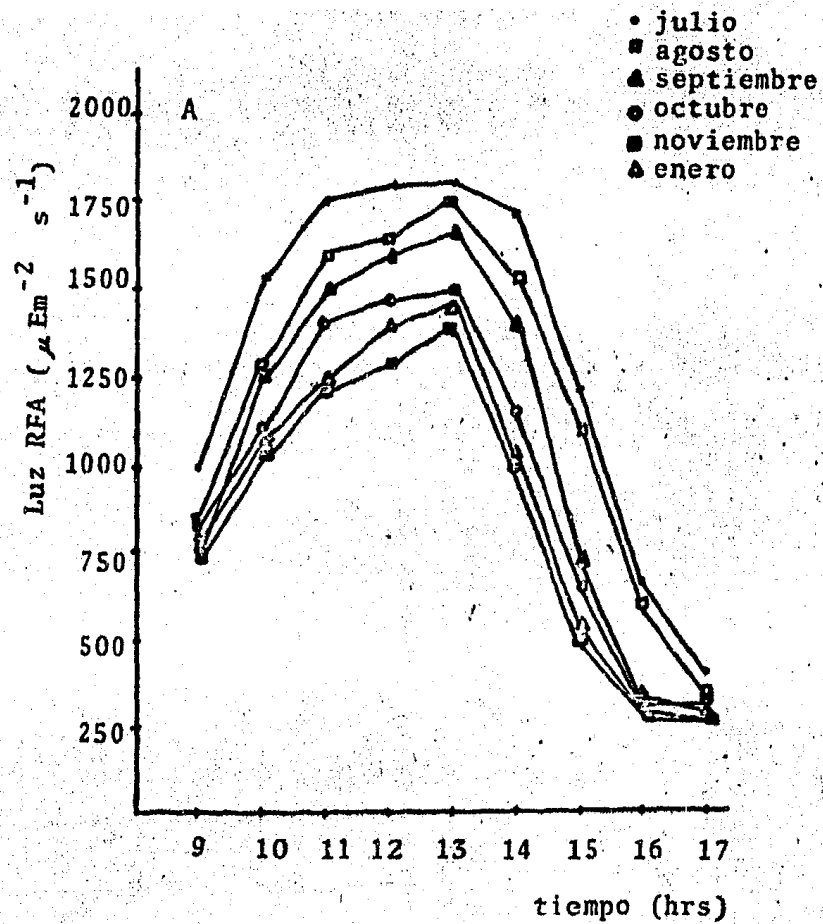


Figura 7. Registro de luz en RFA (Radiación fotosintéticamente activa) en el sitio abierto. Julio 1982- enero 1983. A: cada mes. B:  $\bar{x}$  y  $x_{\sigma n-1}$ .

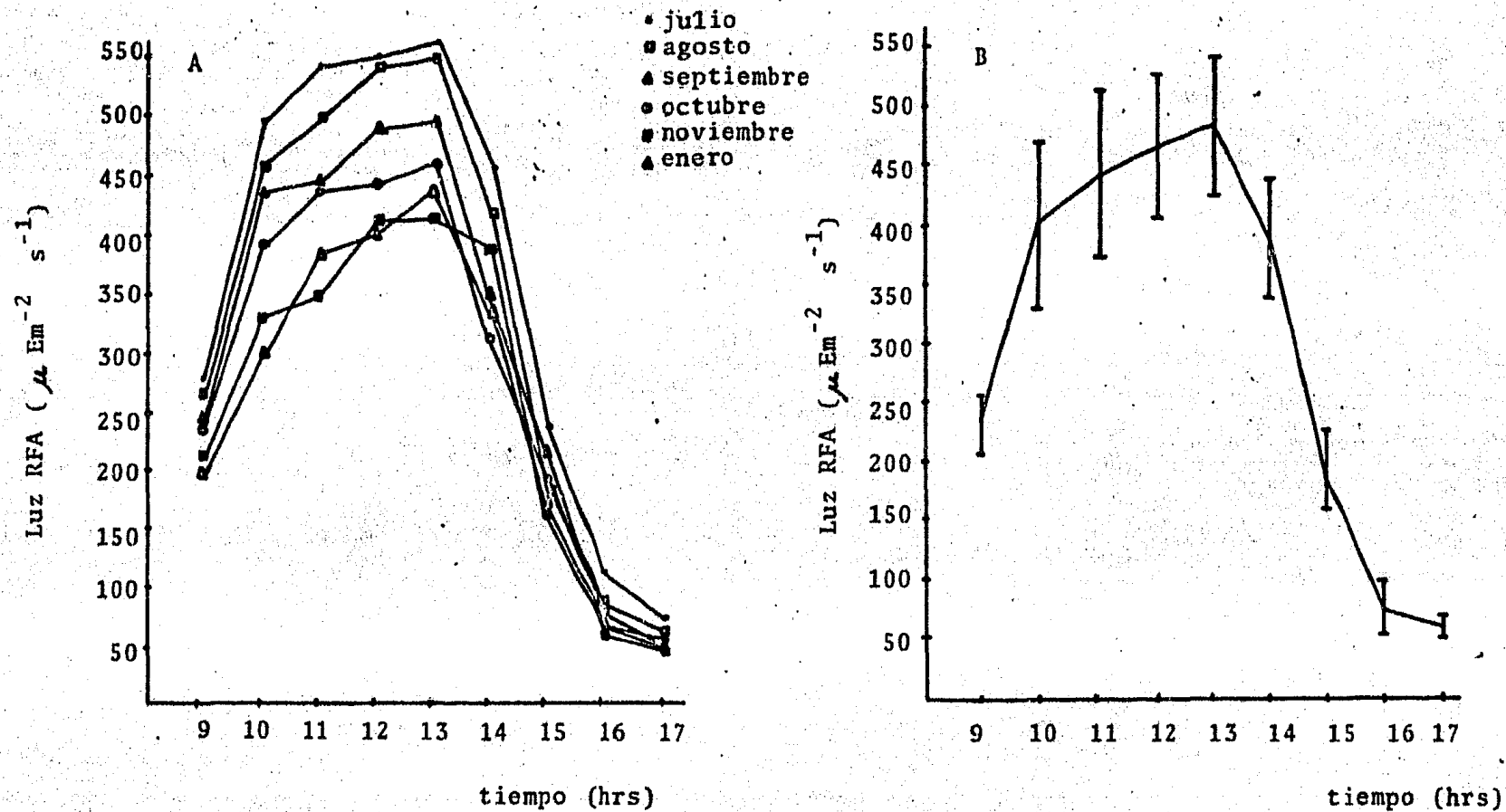


Figura 8. Registro de luz en RFA (Radiación fotosintéticamente activa) en el sitio claro. Julio 1982-enero 1983. A: cada mes. B:  $\bar{x}$  y  $x_{\sigma n-1}$ .

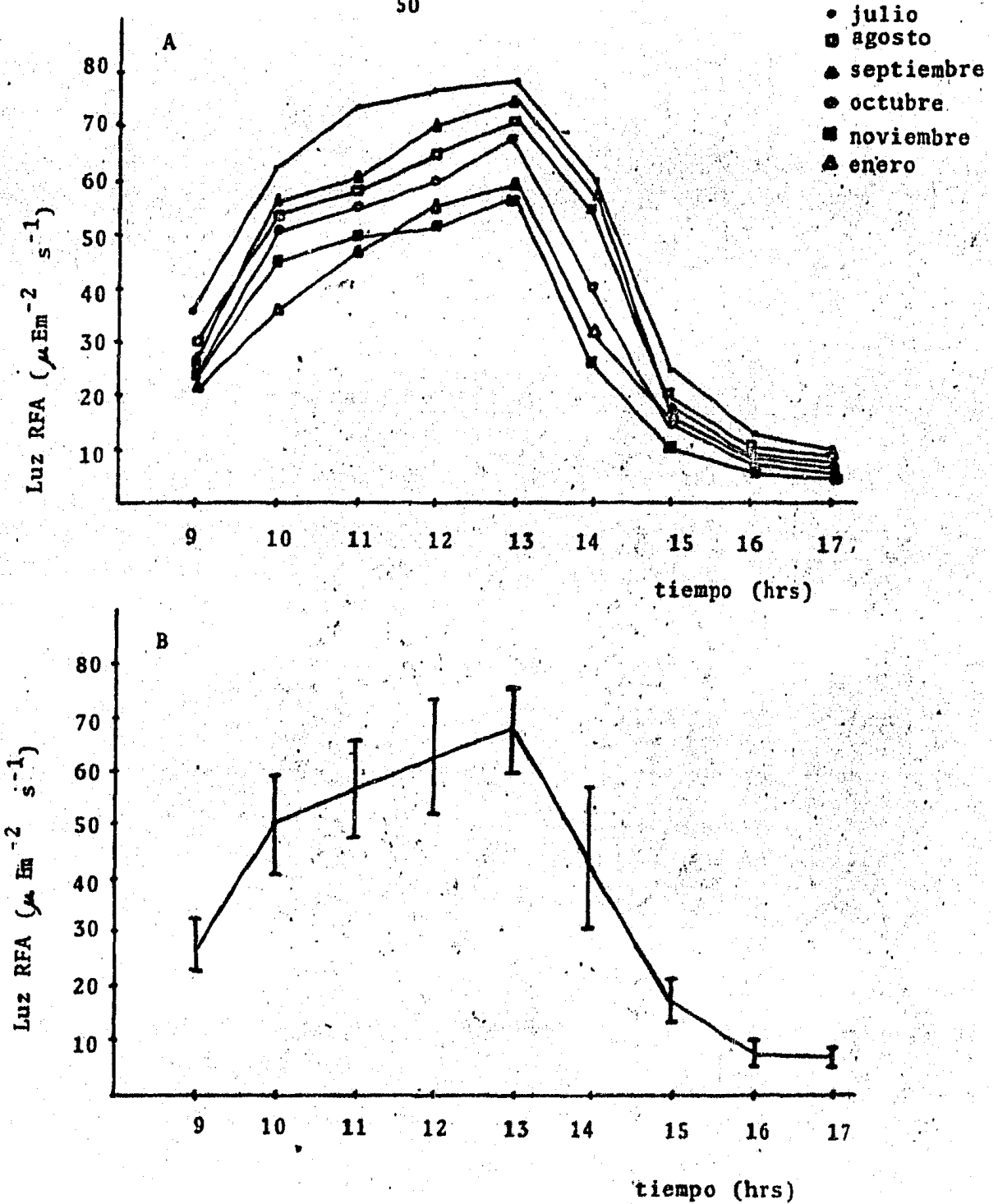


Figura 9. Registro de luz en RFA (Radiación fotosintéticamente activa) en el sitio bajo dosel de selva. Julio 1982-enero 1983.

A: cada mes. B:  $\bar{x}$  y  $x_{n-1}$ .

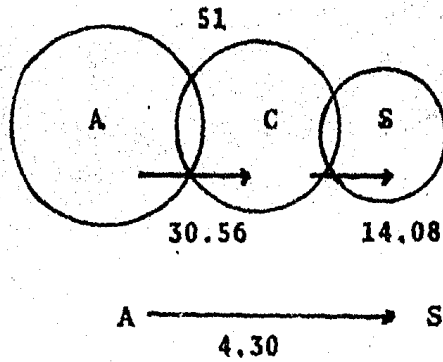


Figura 10. Porcentaje de transmitancia en los microambientes (tratamientos).

### 5.3 Temperatura

Los registros mensuales de temperatura del suelo se muestran en las figuras (11-13). Se presentó entre tratamiento una marcada diferencia en los rangos que se alcanzaron, en el sitio abierto se obtuvieron las temperaturas más elevadas comprendidas entre 25°C y 40°C aproximadamente, el claro abarca un intervalo de 15°C a 30°C y en el sitio bajo dosel, las temperaturas son más constantes manteniéndose entre 15°C y 25°C.

Dentro de cada tratamiento se presenta una tendencia hacia el decremento en temperatura de agosto a enero (verano-invierno) con excepción del mes de septiembre, durante el cual, se registró un incremento que coincide con el período de máxima precipitación y con una marcada disminución en la germinación durante esta colecta.

A medida que se incrementa la profundidad del suelo,

Figura 11. Temperaturas ( $^{\circ}\text{C}$ ) dentro de las unidades experimentales. A: agosto.  
B: septiembre.

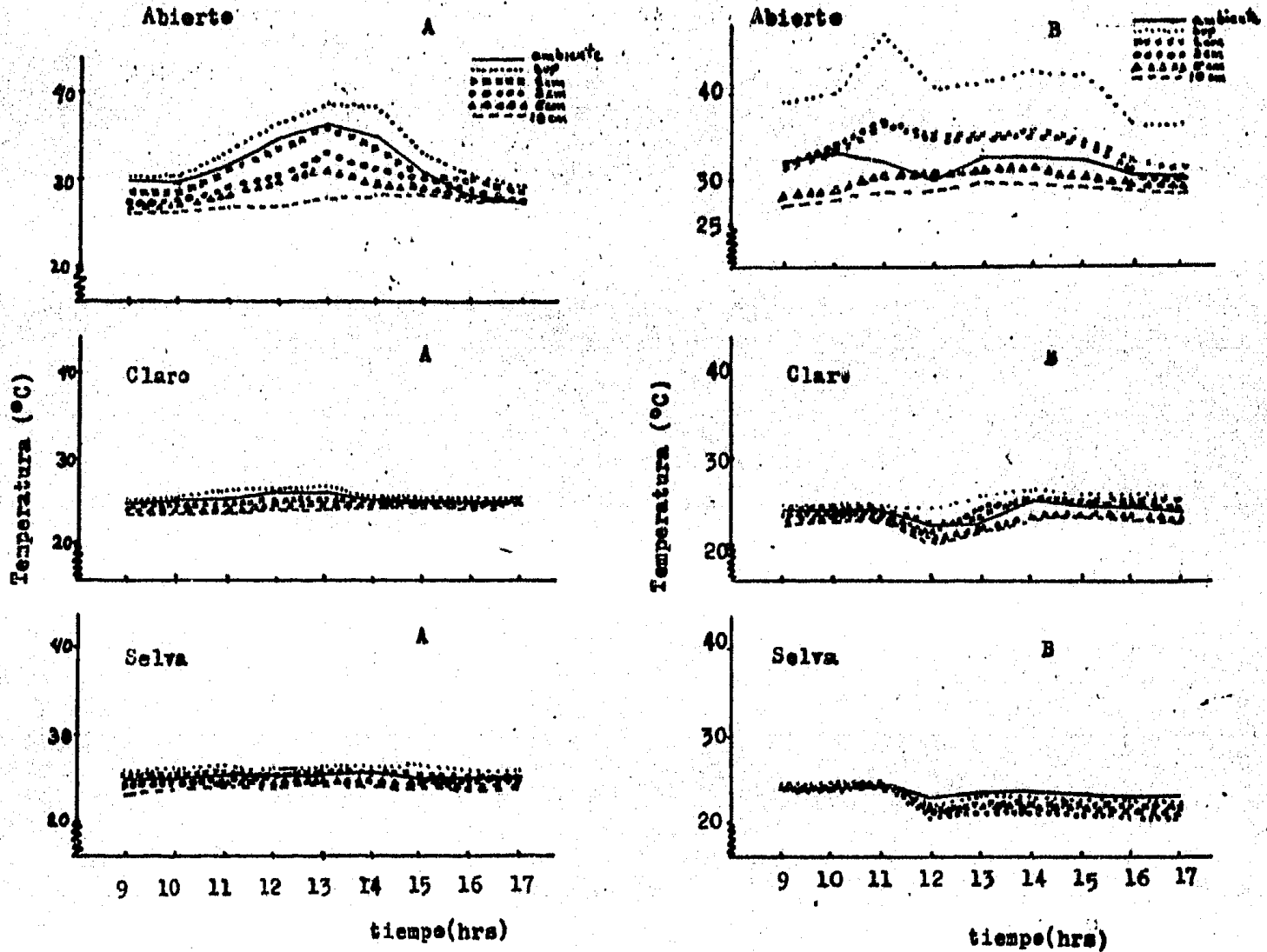


Figura 12. Temperaturas ( $^{\circ}\text{C}$ ) dentro de las unidades experimentales de octubre de 1982. B: noviembre 1982.

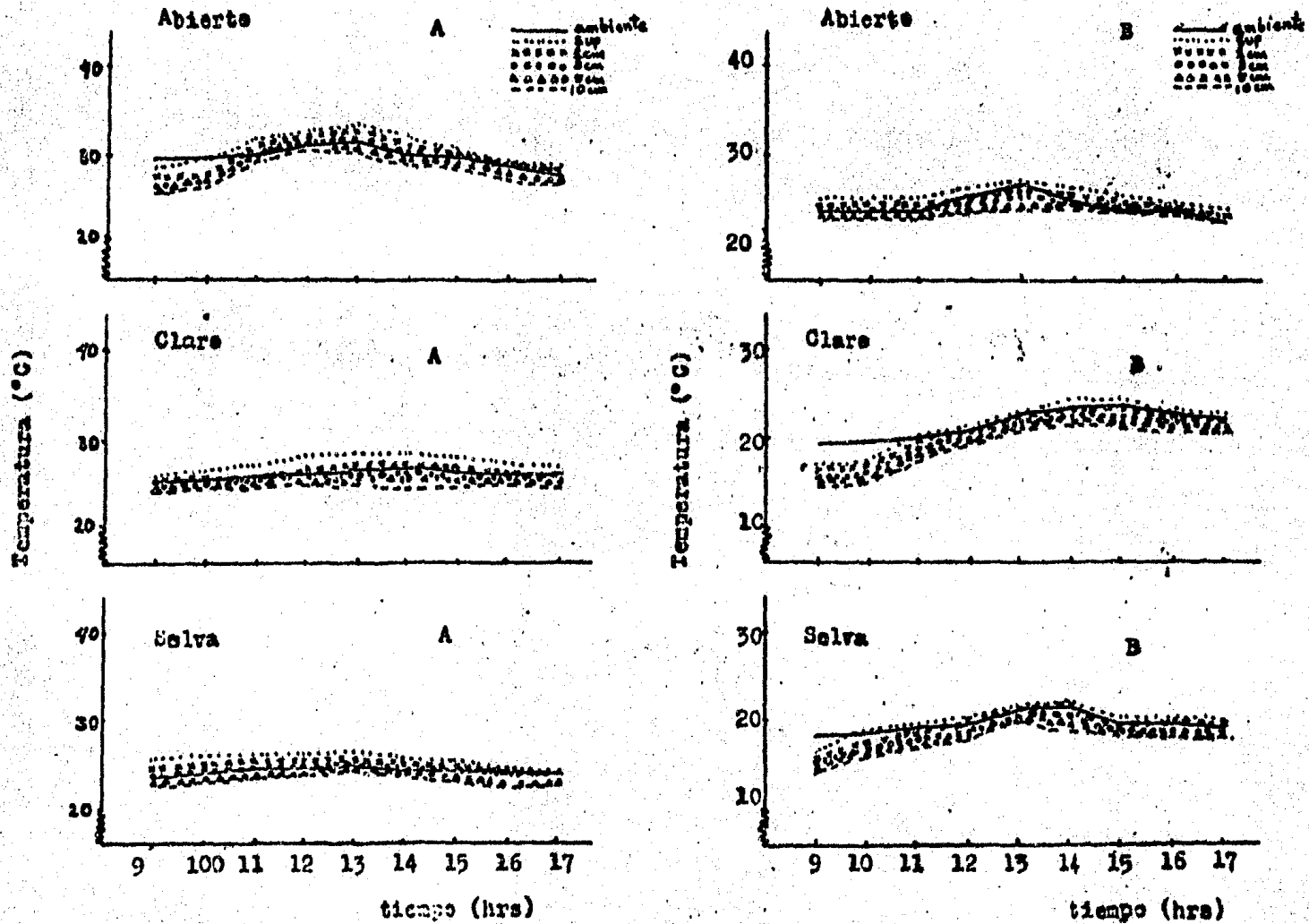
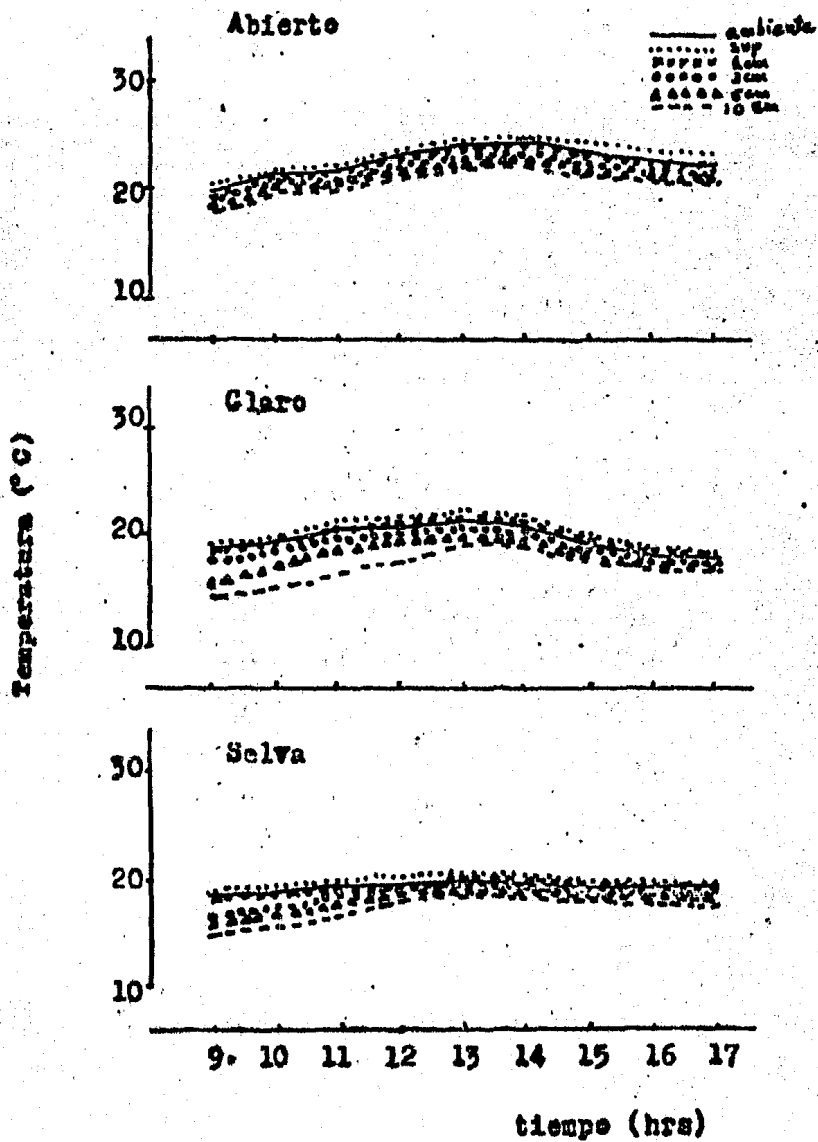




Figura 13. Temperaturas ( $^{\circ}\text{C}$ ) dentro de las unidades experimentales. Enero 1923.



la temperatura disminuye, el mismo comportamiento es notable en los tres tratamientos, no obstante, esta variación es mayor en el sitio abierto, alcanzando diferencias de hasta 18°C entre la superficie y 10 cm de profundidad durante el mediodía. En el claro puede distinguirse una diferencia de aproximadamente 3°C, la cual podría no significar nada con respecto a una escala de medición, pero con respecto a la influencia que está ejerciendo sobre las semillas, es posible que sea de gran importancia. Bajo dosel las temperaturas no sufrieron una variación considerable manteniéndose muy cercanas con diferencias de 1°C aproximadamente.

## 6. DISCUSION

El tipo de respuesta germinativa obtenida en los tres tratamientos, es una prueba convincente de que algunas especies presentan semillas viables en el suelo y que se encuentran acumuladas en el banco en espera de condiciones favorables para establecerse. Estas se mantienen enterradas inhibidas por factores externos o internos que impiden su germinación (Keay, 1960).

La mayoría de las especies presentan características de plantas pioneras o sucesionales tempranas, tales como: tamaño pequeño, germinación fotoblástica, amplia dispersión (pájaros mamíferos, viento) y producción de semillas en número elevado tendiendo a ser continua a través del año.

No se registraron especies caracterizadas como tolerantes, ésto podría deberse a varios factores, entre ellos, la pérdida de plántulas entre las colectas, ausencia de semillas en el banco, en las muestras obtenidas o a la temprana mortalidad por competencia con las pioneras, ya que, como se vió en la Tabla (1), hay especies caracterizadas como tolerantes entre la vegetación que cubre las zonas de muestreo. Sin embargo, Guevara y Gómez-Pompa (1972) encuentran a las tolerantes Astrocaryum mexicanum y Chamaedorea tepéjilote en suelo procedente de la misma selva.

Las semillas de especies de vegetación primaria rara

vez se encuentran enterradas en el suelo, sobreviviendo en la superficie del mismo (Whitmore, 1975), entre las posibles explicaciones podrían estar su rápida germinación y corta viabilidad (Ng, 1979, 1980). Otra explicación sería la presencia de testas o endocarpos duros que ejerzan latencia mecánica impidiéndoles germinar al exponerlas a la luz y evitándoles por tanto, ser de tectadas bajo este tipo de tratamiento.

La relación de especies encontrada en el presente estudio fue de 3 nómadas (20 individuos); 13 pioneras (2572 individuos); 4 ruderales (270 individuos), que está de acuerdo con algunos resultados obtenidos en otras selvas tropicales, aunque no en número de especies e individuos. Entre ellos los de Hall y Swaine (1980) quienes al exponer muestras de suelo de 12 m<sup>2</sup> x 4 cm. de profundidad encontró: 10 especies nómadas (20 individuos) y 80 pioneras (2002 individuos). Hopkins y Andrews (1983) encontraron en Australia a través de la germinación, una relación de: 1 especie nómada: 50 especies pioneras y 40 ruderales. Prevost (1981) en Guyana reporta el mismo predominio de especies secundarias en el suelo.

Se ha considerado que las semillas pequeñas son más ampliamente dispersadas que las grandes. Las semillas de especies pioneras presentan un tamaño relativamente pequeño, varios tipos de dispersión (viento, aves, mamíferos), gravedad, entre otros) y diversas formas de propágulos, en tanto que en las nómadas los tamaños son comparativamente mayores y en mu-

chos casos, los frutos son carnosos, esto favorece la depredación de las semillas restringiendo en gran medida su dispersión (Janzen, 1969, 1971).

La disponibilidad de las e s p e c i e s en el suelo dependerá entre otros factores, de su comportamiento fenológico, del tamaño, producción, dispersión, mecanismos de latencia y viabilidad de los propágulos. Desafortunadamente, no se tienen estudios autoecológicos de algunas de las especies que germinaron en este trabajo, por lo que es difícil explicar su respuesta germinativa.

Conociendo la composición de semillas en el suelo y su comportamiento, podría predecirse la disponibilidad de especies en un momento determinado.

Del efecto diferencial encontrado entre las condiciones de los tres microambientes (número de individuos), se deriva la importancia de los cambios ambientales a los que están sujetas las semillas contenidas en el banco. Una destrucción parcial o total de la vegetación, ocasiona alteraciones que pueden promover el disparo de la germinación de las semillas disponibles en el suelo o de aquellas que llegan al momento de la perturbación.

Las estrategias de germinación de las plantas se encuentran estrechamente relacionadas con las condiciones ecológicas presentes en su hábitat, v. gr. especies de claros en zonas

de vegetación primaria, dependen de la caída de un árbol o de cualquier otra alteración que abra el dosel y provea la oportunidad de establecerse (Moore, 1981). En este estudio, las semillas contenidas en el suelo se expusieron a condiciones naturales que podrían semejar este tipo de perturbación.

## LUZ

Entre los factores físicos ambientales, la luz es considerada como un factor ecológico muy complejo y de gran importancia para el crecimiento y desarrollo de las plantas dentro de las comunidades. Algunos autores han sugerido evaluar correctamente sus variaciones en intensidad, calidad, etc. entre ellos, Evans (1965) y Biggs et al (1971).

Los registros dentro de los tratamientos mostraron una variación de julio a enero, con la tendencia de días más largos en verano a más cortos en invierno, sin embargo no hay una relación clara entre este comportamiento y la germinación. Debe considerarse, que las mediciones en el presente trabajo son puntuales, las cuales reflejan condiciones atmosféricas sólo de un pequeño lapso cada mes.

Las diferencias en intensidad de luz que se obtuvieron entre los tratamientos, se compararon con registros que Chazdon y Fetcher (1983) presentan sobre características espectrales de tres microambientes en una selva tropical de Costa

Rica (Tabla 21). Tomándose nuevamente con reserva que las mediciones en este estudio son puntuales.

Se presenta la tendencia hacia una disminución en la intensidad de energía radiante del sitio completamente expuesto al sitio bajo dosel, siendo evidente una relación recíproca entre este tipo de comportamiento y la respuesta germinativa.

La estructura de la vegetación de una comunidad juega un papel importante en la cantidad y calidad de energía lumínica que llega al suelo. Para Hartshorn (1980) el incremento de luz disponible en los claros, es de gran importancia en la regeneración de la mayoría de las especies de árboles tropicales; Schulz (1960) encuentra en Surinam, que las especies pioneras requieren niveles de luz 10-20 veces más bajo dosel de selva para su desarrollo.

Hall y Swaine (1980) en Ghana y Prevost (1981) en Guyana exponen suelo proveniente de selva húmeda tropical a condiciones de luz y sombra, obteniéndose en ambos casos, mayor porcentaje de germinación en las muestras expuestas a la luz.

El número de individuos obtenido en cada tratamiento, sugiere que cambios en la relación Rojo/Rojo lejano (R/RL) tiene efectos sobre la germinación. Valores altos de R/RL la promueven, siendo este el caso de los sitios expuestos a la luz solar directa (abierto y claro), por el contrario, valores pequeños la restringen como sucede en áreas cubiertas por vegetación

Tipo de vegetación	Tratamiento	Rango Densidad de flujo de fotones (DFP) ( $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	% de transmisión	Autor
		1 año		
Selva tropical Costa Rica	A	422.2-2045		Lee, D.
	C	24.1-1304	5.7-63.7	
	S	1.5-34.5	0.35-1.68	
		(julio-enero)		
Selva húmeda tropical "Los Tuxtlas", Ver.	A	220 - 1800		Salmerón (este trabajo)
	C	56 - 570	20-31.6	
	S	20 - 31.6	2.1-4.3	

TABLA 21. Mediciones de luz fotosintéticamente utilizable (DFP  $\approx$  RFA) y % de transmisión, obtenidas en dos selvas tropicales. (Modificado de Chazdon y Fetcher, 1983).



(sitio bajo dosel), donde la clorofila filtra la longitud de onda del rojo incrementándose la proporción de radiación infrarroja (Grime y Jorvis, 1974 Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, (1983)

A partir de los resultados de este estudio, es posible relacionar el tipo de respuesta germinativa con los cambios en la cantidad y no en la calidad de la luz, debido a que las mediciones de este factor comprenden un intervalo de longitudes de onda entre 400 y 700 nm y no cada una por separado. A pesar de ésto, se sabe por referencia que existen especies que contienen una proporción significativa de fitocromo activa ( $F_{730}$ ) el cual está continuamente regenerando en la obscuridad o presentan bajos requerimientos del mismo para disparar la germinación (Grime y Jorvis, 1974). Puede ser este el caso de las especies umbrófilas o de aquellas capaces de germinar en sitios sombreados, lo que explicaría la respuesta germinativa de Cordia megalantha.

Esta especie presenta un período de fructificación de junio-agosto (Carabias, en prensa) lo que podría sostener la hipótesis de que las semillas acababan de llegar a la zona de muestreo cuando éste se llevó a cabo. Se le ha considerado como una especie nómada, sin banco de plántulas pero con juveniles encontrados en los claros en sucesión activa (Martínez-Ramos, en prensa).

Se ha visto que especies con semillas particularmente pequeñas requieren valores altos de  $F_{730}$  para germinar (Siegelman y Hendricks, 1964). Este sería el caso de la mayoría de las especies que se obtuvieron en el presente trabajo a excepción de Ampelocera hottlei, Cordia megalntha y Turpinia occidentalis que tienen semillas relativamente mayores.

La proporción de especies pioneras y cosmopolitas que se registraron, sugiere que las semillas se han mantenido en el suelo sin germinar a causa de condiciones ambientales desfavorables. En este caso puede considerarse que la obscuridad o la calidad de la luz están siendo restrictivas para la germinación, imponiendo latencia fotoblástica en las semillas, las cuales deben tener cantidades limitadas de  $F_{r1}$  o requerimientos altos de luz roja para activarlo e iniciar el proceso de germinación.

Aunque el número de plántulas es muy reducido para hacer conjeturas, puede decirse con base en lo anterior, que las características intrínsecas de las semillas juegan un papel importante en el disparo de la germinación, algunas veces con aparente independencia de los factores ambientales.

Parte del comportamiento germinativo en los tres tratamientos puede ser explicado con base en estudios previos como el de Guevara y Gómez-Pompa (1972) realizado en la misma selva, evaluando a través de la germinación, el contenido de -

semillas procedentes del suelo cubierto por vegetación primaria y secundaria; colectaron suelo cada seis semanas durante un año, exponiéndolo a la luz solar directa evitando también la entrada de semillas "contaminantes". Con respecto a las especies encontradas por los autores, coinciden Cecropia obtusifolia, Iresine celosia y Phytolacca rivinoides entre las 12 especies pioneras que reportan procedentes de suelo de vegetación primaria. Heliocarpus donnell-smithii y Urera caracasana las encuentran exclusivamente en suelo procedente de vegetación secundaria.

Quizás la poca similitud entre los resultados de ambos estudios, se deba principalmente a las colectas mensuales de suelo (durante un año) y la utilización de tamizado por los autores.

Aunque el tamaño de muestra fue relativamente mayor en este estudio (siendo  $137\ 780\text{ cm}^3$  de suelo expuesto en el sitio abierto vs  $122\ 112\text{ cm}^3$  de suelo procedente de selva primaria, en Guevara y Gómez-Pompa (1972)), debe considerarse que sólo se llevó a cabo una colecta, lo que podría compensarse aumentando el tamaño o número de muestras, no obstante, la mayor proporción de especies encontradas en ambas investigaciones fue de especies pioneras.

Resultados comparables a los del presente estudio son los de Vázquez Yanes (1974) quien obtiene en condiciones de laboratorio, mayor porcentaje de germinación inmediata después de la colecta, en semillas expuestas a la luz contra semillas ex-

puestas a obscuridad de las especies: Cecropia obtusifolia, Heliocarpus donnell-smithii, Piper auritum, P. umbellatum, P. hispidum, P. sanctum, Myriocarpa longipes, Solanum diphyllum y Urera caracasana.

En nuestros resultados Cecropia obtusifolia y Heliocarpus donnell-smithii se comportan de la misma forma, en tanto que, Myriocarpa longipes y Urera caracasana germinaron dos meses después de exposición en el sitio abierto, Piper auritum tres meses después y Piper sanctum, P. hispidum y P. umbellatum germinaron hasta la cuarta colecta. Esto podría estar reflejando:

1. La interacción de la luz, temperatura y humedad en condiciones naturales.
2. Que la estructura de edades en las poblaciones de semillas (en este caso se desconoce) y la edad del sitio de donde se obtuvo la muestra, pudieran estar influyendo en los requerimientos diferenciales de luz para promover la latencia, después de un período de enterramiento en condiciones naturales.
3. Que el efecto de la remoción del suelo (dentro de las unidades experimentales), esté determinando la exposición de semillas con mayor peso y tamaño, o de aquellas que no habían llegado a la superficie.

El mismo autor expone semillas de Piper auritum, P. sanctum, P. umbellatum, Cecropia obtusifolia, Solanum diphyllum y Urera caracasana en condiciones naturales, con diferente cantidad y calidad de luz (selva primaria, vegetación secundaria y sombra al descubierto)

encontrando diferencias significativas en el porcentaje de germinación, siendo mayor en sombra al descubierto, siguiéndole el área de vegetación secundaria y por último el sitio de selva primaria. En este caso, nuestros resultados concuerdan para las mismas especies.

Piper hispidum se registró en los tres tratamientos, corroborándose su gran plasticidad genotípica y fotosintética de la que se ha hecho referencia en investigaciones anteriores (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982 b). Esta especie presenta una alta capacidad para responder a condiciones luminosas dentro de un amplio intervalo, estableciéndose y reproduciéndose en lugares cubiertos por vegetación primaria o con diferentes grados de perturbación, aunque ha sido considerada como arbusto pionero de la etapa temprana (Martínez-Ramos, en prensa).

Ampelocera hottlei presentó el mismo tipo de respuesta. Sin embargo, no se tienen suficientes individuos para hacer conjeturas al respecto. Esta especie no presenta banco de plántulas y los juveniles se encuentran dentro de claros en sucesión activa (nómada) (Martínez-Ramos, en prensa). La aparición de individuos en los tres tratamientos sugiere más estudios en condiciones naturales para conocer los rangos de iluminación que pueden disparar la germinación, de todas maneras esto no asegura que las plántulas lleguen a establecerse en cualquier sitio.

Phytolacca rivinoides se ha considerado en estudios pre

vios como una especie pionera que requiere de escarificación, luz y termoperíodo con altas fluctuaciones (Corral, 1981). Lo anterior explicaría el escaso número de individuos obtenidos en el presente trabajo y su aparición sólo en los sitios -- abierto y claro. La producción continua de frutos a lo largo del año, permite una constante renovación de las semillas en el suelo; desafortunadamente aún no se tienen estudios de viabilidad para esta especie.

Es evidente el importante papel que juega la luz en la germinación, sin embargo, este factor no puede tratarse en forma aislada, su interacción con muchos otros factores tales como: tipo de semillas disponibles en el potencial florístico, la temperatura, humedad, tipo de suelo, los nuevos propángulos que llegan al momento de la perturbación, tamaño y época de esta última, estarán determinando en un momento dado, qué individuos presentan mayor probabilidad de germinar. Por lo que, resulta muy complejo para su análisis, conjuntar las impredecibles interacciones de dichos factores.

#### TEMPERATURA

En este estudio, la temperatura y humedad han jugado también un papel muy importante en la germinación de las especies. Según Thompson et al (1977) la efectividad de la temperatura en este sentido, varía de acuerdo con las fluctuaciones y con la presencia o ausencia de luz.

El suelo es un reservorio de calor, los cambios de temperatura que sufre varían según la estación, la topografía, textura, humedad, profundidad y ángulo de inclinación. La cobertura vegetal, en este trabajo, es la que influye principalmente sobre las diferencias graduales encontradas entre los tratamientos. La temperatura (superficial) del suelo en el sitio bajo dosel, difirió poco de la temperatura ambiental, pero en el claro y en el sitio abierto, la temperatura del suelo fue más alta durante el día. En este último, los cambios son más extremos a lo largo del día en contraste con los otros dos microambientes.

La gran diferencia que se observa en el sitio abierto entre las temperaturas de la superficie y a 10 cm. de profundidad ( $18^{\circ}\text{C}$ ), sugiere una mayor influencia sobre las semillas que en los sitios claro ( $3^{\circ}\text{C}$ ) y bajo dosel ( $1^{\circ}\text{C}$ ). En estudios de deshidratación con semillas de dipterocarpaceas se ha encontrado que el período de viabilidad puede prolongarse si se almacenan las semillas a  $15^{\circ}\text{C}$  (o menos) y se reduce el contenido de humedad. Este tipo de investigaciones son aún escasas por lo que, no es posible determinar el efecto que están ejerciendo dichos cambios sobre las semillas.

Es bastante notorio que el máximo porcentaje de germinación se obtuvo durante el primer mes de exposición, inmediatamente después de la obtención de las muestras y podría pensarse que una de las causas por las que se encuentran especies germinando tardíamente es el requerimiento de temperaturas relativa-

mente mayores.

Vázquez-Yanes (1974) encuentra en condiciones de laboratorio, que las temperaturas entre 23°C y 29°C son adecuadas para la germinación de: Cecropia obtusifolia, Heliocarpus donnell-smithii, Myriocarpa longipes, Solanum diphyllum y Urera caracasana, lo que coincide para el claro, sin embargo, en el sitio abierto el rango de temperaturas fue mayor y se obtuvo un porcentaje de germinación más alto.

El período de germinación en el laboratorio, para las especies mencionadas anteriormente, además de Piper auritum, P. umbellatum, P. hispidum y P. sanctum, se encontró dentro de los primeros 30 días a 26°C (Vázquez-Yanes, 1974), lo que plantea la interrogante del por qué Myriocarpa longipes, Piper auritum, P. hispidum, P. sanctum, P. umbellatum y Urera caracasana, están respondiendo tan tarde en este estudio.

Una comparación interesante, resulta el número de individuos obtenido de Cecropia obtusifolia y Heliocarpus donnell-smithii en los sitios abierto y claro. Como puede observarse en la tabla (22) mientras Cecropia obtusifolia predomina en el claro, -- Heliocarpus donell-smithii lo hace en el sitio abierto, una posible explicación sería la manifestación de la latencia fotoblástica en la primera especie, sugerida por Vázquez-Yanes (1979, 1980 b) y de una latencia tegumentaria y termorregulada para la segunda.



Especie	TRATAMIENTO	
	A	C
<u>Heliocarpus donnell-smithii</u>	355	902
<u>Cecropia obtusifolia</u>	673	297

TABLA 22. Número de individuos en los sitios abierto y claro. A: abierto. C: claro.

Vázquez-Yanes (1974) obtuvo un 90% de germinación con semillas de Heliocarpus donnell-smithii mantenidas en agua a 55°C durante 5 min.

Vázquez-Yanes (1981) y Vázquez-Yanes y Orozco Segovia (1982 a) concluyen para el caso de Heliocarpus donnell-smithii que la insolación directa de un suelo desprovisto de vegetación, promueve el disparo de la germinación de las semillas cuando existen condiciones favorables para su establecimiento: la latencia endógena o regulada por la temperatura es una característica que permite entender el éxito de esta especie.

Al parecer, hay un mutuo desplazamiento entre estos dos árboles pioneros, predominando cada uno en el sitio más favorable para su establecimiento. La comparación entre la respuesta de ambas especies se realizó con base en estudios previos de

bido a que en este caso, no se conoce la densidad inicial de semillas en las muestras de suelo.

El marcado descenso en la germinación que se presentó en septiembre, coincide con la máxima temperatura y precipitación registradas durante el período de estudio, lo que podría explicar este tipo de respuesta, ya que, según Watt (1974) existe una relación lineal negativa entre la germinación y la temperatura del suelo arriba de los 35°C.

Durante septiembre se obtuvieron mediciones en la superficie del suelo, arriba de 40°C para el sitio abierto y aunque en los otros dos microambientes el incremento no haya sido tan grande, se observó el mismo comportamiento. Esto hace pensar que las interacciones entre la luz, la temperatura y la humedad, son de mayor peso para tratar de explicar la respuesta germinativa.

Los procesos de erosión a los que está sujeto el suelo cuando es desprovisto de la cubierta vegetal, deben también considerarse, ya que éste se ve sometido a cambios extremos que pueden alterar su estructura y composición.

La comparación con otras investigaciones sobre la densidad de plántulas obtenida, se llevó a cabo a través de los datos de poblaciones de semillas en el suelo tomados de Kellman (1974) (Tabla 23). Los resultados del presente estudio, pueden incluirse dentro del intervalo de densidad encontrado por Guevara y Gómez-Pompa (1972) para la misma selva.

AREA	A U T O R	TIPO DE VEGETACION	N° DE ESPECIES	N° DE SEMILLAS/M <sup>2</sup>
Malasia	Symington (1933)	Borde de selva		Masa de arbustos, pastos y trepadoras...Musa, Trema Macaranga, etc.
Puerto Rico	Bell (1970)	Bosque tropical húmedo de montaña	13	152-424
Nigeria	Keay (1960)	Bosque tropical relativamente maduro	42	233
Veracruz	Guevara y Gómez-Pompa (1972)	Vegetación secundaria (2 años)	23	862-2672
		Vegetación secundaria (5 años)	19	1982-3879
		Bosque primario	26	344-862
		Bosque primario	13	175-689
Senegal	Miege y Tchomé (1963)	Campos de cultivo	45	6350
Belice	Kellman (1974)	Pastizal y campos de cultivo	54	6497
Veracruz	Salmerón (este trabajo)	Selva húmeda tropical	21	572

TABLA 23. Datos de poblaciones de semillas en el suelo (Kellman, 1974).

AREA	A U T O R	TIPO DE VEGETACION	Nº DE ESPECIES	Nº DE SEMILLAS/M <sup>2</sup>
Malasia	Symington (1933)	Borde de selva		Masa de arbustos, pastos y trepadoras...Musa, Trema Macaranga, etc.
Puerto Rico	Bell (1970)	Bosque tropical húmedo de montaña	13	152-424
Nigeria	Keay (1960)	Bosque tropical relativamente maduro	42	233
Veracruz	Guevara y Gómez-Pompa (1972)	Vegetación secundaria (2 años)	23	862-2672
		Vegetación secundaria (5 años)	19	1982-3879
		Bosque primario	26	344-862
		Bosque primario	13	175-689
Senegal	Miege y Tchomé (1963)	Campos de cultivo	45	6350
Belice	Kellman (1974)	Pastizal y campos de cultivo	54	6497
Veracruz	Salmerón (este trabajo)	Selva húmeda tropical	21	572

TABLA 23. Datos de poblaciones de semillas en el suelo (Kellman, 1974).

Las especies que se consideran con mayor contribución a la densidad obtenida, se encuentran Cecropia obtusifolia, Heliocarpus donnell-smithii y Clidemia sp. para el sitio abierto; Cecropia obtusifolia y Heliocarpus donnell-smithii para el claro, el sitio bajo de sel no presenta una densidad relevante. Lo anterior está de acuerdo con los estudios de Prevost (1981) en Guyana y Holthuijzen y Boerboom (1982) en Surinam, quienes encuentran un mayor porcentaje de Cecropia sp. en el banco.

A pesar de que no se hayan detectado diferencias estadísticas entre las dos zonas de muestreo, cualitativamente 42% de las especies se detectaron como procedentes de un sólo sitio. Esto contribuye a sostener que la microdistribución y la capacidad de permanencia de las semillas en el suelo de la selva, son factores de gran importancia en la disponibilidad de las mismas.

Entre la vegetación circundante a las zonas de muestreo en una superficie de 1Ha, se encuentran algunas de las especies que se registraron en los tratamientos, si se consideran sus períodos de fructificación (Tabla 9) la mayoría los presenta alrededor de la época durante la cual se realizó el muestreo (a excepción de Heliocarpus donnell-smithii que tiene frutos en la época seca). Esto parecería invalidar los supuestos de la presencia de algún tipo de latencia y una alta capacidad de dispersión en las especies a las que se les han asignado dichos atributos; no obstante, como muestran los resultados, se tienen especies que aún presentando individuos establecidos en la vegeta

ción circundante a las dos zonas de muestreo, sólo germinaron las procedentes de la zona I (con topografía plana) siendo éstas: Ampelocera hottlei, Cordia megalantha, Myriocarpa longipes y Turpinia occidentalis. Es evidente además, que las semillas de Heliocarpus domnell-smithii que germinaron, se mantuvieron latentes en el banco por lo menos desde el último período de fructificación.

Consideramos que el tamaño de muestra debe aumentarse en un estudio posterior sobre banco de semillas en la búsqueda de diferencias cuantitativas que incrementen la confiabilidad de los resultados. Esta investigación podría entonces funcionar como un estudio piloto considerando las unidades experimentales como un pequeño grupo en el que se ha ensayado el proceso de captación de información para tratar de determinar validez, eficiencia y fallas en el mismo.

A través de este estudio, se detectó que el proceso de remoción puede estar actuando como un factor de confusión, ya que, no permite la independencia entre las colectas al modificarse mensualmente la densidad de semillas dentro de las unidades experimentales. Además, el investigador puede estar influyendo directamente en la distribución de las mismas, sin embargo, la finalidad de remover el suelo fue la de evitar principalmente su compactación.

La utilización de recipientes con mayor superficie y

menor profundidad, favorecería la exposición al medio de un mayor número de semillas, aunque debe recordarse que el objetivo de los vasos era el de mantener un reservorio de propágulos que fueran respondiendo de acuerdo con sus características intrínsecas, a los cambios ambientales a través del tiempo.

La protección de las unidades experimentales con una caseta, evita por un lado, la interacción con herbívoros, los cuales juegan un papel muy importante en la sobrevivencia de las plántulas. No obstante, se impidió la penetración de semillas "contaminantes" para lo cual estaba destinada la cubierta.

Para poder extrapolar los resultados hacia la dinámica del banco de semillas, es necesario llevar a cabo una serie de modificaciones en la metodología, las más importantes serían:

1. Aumentar el tamaño y número de muestras para poder abarcar más sitios de colecta.
2. Realizar varias colectas de suelo a lo largo del año, tratando de cubrir todos los períodos estacionales.
3. Utilizar recipientes con mayor superficie de exposición y menor profundidad.
4. Revisar con mayor frecuencia las unidades experimentales para evitar pérdidas en el registro de plántulas.

5. Tomar sólo un registro de plántulas de cada unidad experimental para evitar dependencia en el análisis, ésto es, incrementar el número de repeticiones.
6. Complementar el estudio tamizando suelo procedente de los sitios de muestreo, que paralelamente suministre información del contenido de semillas a manera de referencia.
7. Medir el balance espectral por longitud de onda.

Las posibilidades de hacer inferencias se limitan al período en el que se llevó a cabo el estudio, debido a que el número de especies fue muy bajo y como las muestras se obtuvieron en una sólo ocasión, es posible que se esté manifestando la flora potencial disponible en una época particular.

Doben seguirse buscando alternativas de estudio que reflejan el comportamiento de las poblaciones de semillas contenidas en el suelo, una vez que éste es perturbado.



## 7. CONCLUSIONES

1. De un total de 2862 individuos, 1580 de 21 especies se presentaron en el sitio abierto, 1270 de 10 especies se registraron en el claro y 12 individuos de 3 especies se obtuvieron bajo dosel de selva. Estos resultados muestran clara evidencia de los efectos de la luz sobre la germinación.
2. La relación encontrada de especies nómadas; pioneras; ruderales (3 especies nómadas/20 individuos; 13 especies pioneras/2572 individuos; 5 especies ruderales/270 individuos) está de acuerdo con estudios realizados en otras selvas tropicales.
3. Se observó una temporalidad en la aparición de las especies durante el período de exposición del suelo. Esto plantea una interrogante con respecto a resultados obtenidos in vitro.
4. Se encontró una respuesta germinativa diferente entre Cecropia obtusifolia y Heliconia donnell-smithii que sustenta la hipótesis del efecto de la luz sobre la primera y de la temperatura sobre la segunda.
5. Se obtuvo una densidad media de 572 individuos/m<sup>2</sup> que está de acuerdo con estudios realizados en la misma selva.
6. Aunque no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre las dos zonas de muestreo, sí se registraron di

ferencias cualitativas en la microdistribución de las semillas en el suelo.

7. Se obtuvo un número reducido de especies, lo que impide hacer inferencias con un alto grado de confianza sobre la respuesta germinativa de las semillas almacenadas en las muestras de suelo, por ello se plantean algunas mejoras a la metodología utilizada con el fin de obtener interpretaciones más convincentes.

La composición de la vegetación después de una perturbación, se verá influenciada por la compleja interacción de factores bióticos y abióticos. Se ha podido corroborar en este estudio, que la calidad e intensidad de la luz, las variaciones de temperatura y humedad se interrelacionan de diferente manera dependiendo del tipo y grado de perturbación, dando como resultado un medio cambiante a través del tiempo y del espacio.

Las especies que constituyen el potencial florístico, responden a los cambios ambientales dependiendo de las características intrínsecas de las semillas que se encuentran disponibles en un sitio y momento determinado.

La presencia de algún tipo de latencia, una viabilidad prolongada, alta capacidad de dispersión y producción de semillas, permitirá a las especies sobrevivir en condiciones desfavorables para su establecimiento y explotar diferentes

hábitats. Tales atributos parecen haberse seleccionado en las especies pioneras como respuesta a un ambiente con perturbaciones frecuentes.

Los resultados apoyan la importancia del banco de semillas en el mantenimiento de la diversidad florística y en la permanencia de las poblaciones, asegurando su restablecimiento después de una perturbación.

Aún se requiere de más estudios ecofisiológicos en condiciones naturales sobre especies sucesionales de la selva húmeda tropical, para entender sus respuestas al medio cambiante producido tanto por una frecuente apertura de claros en forma natural, como por las alteraciones humanas a las que están sujetos los ecosistemas permanentemente y en forma cada vez más intensa.

## 8. BIBLIOGRAFIA

- Altamirano, R. y S.S. Guevara. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: semillas en el suelo. Biótica, 7 (4): 569-575.
- Alvarez, S.F.J. 1982. Caída de hojarasca en una selva húmeda tropical de "Los Tuxtlas", Ver. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. México. 62 pp.
- Bazzas, F.A. 1979. The physiological ecology of planta succession Ann. Rev. Ecol. Syst. 10, 351-371.
- Bazzaz, F.A. and S. T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11, 287-310.
- Biggs, W.W., A.R. Edison, J.D. Easton, K.W. Brown, J.W. Moranville, and M.C. Clegg. 1971. Photosynthesis light sensor and meter. Ecology. 52, 125-131.
- Bongers, F., J. Carabias, J. Meave del C. and J. Pompa. Structure and composition of lowland rainforest at "Los Tuxtlas" Veracruz, México. (en preparación)
- Borthwick, H.A. 1965. Light effects with particular reference to seed germination. Proc. Inst. Seed. Test. Ass. 30 (1) 15-27.
- Brenchley, W.E. and K. Warrington. 1936. The weed seed population of arable soil. III. The establishment of weed species after reduction by fallowing. J. Ecol. 24, 479-501.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest

species in the light of successional processes. Turrialba. 15 (1): 40-43.

Carabias, L.J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva Alta-Perrennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálido húmeda de México, Los Tuxtlas, Ver. Tesis profesional UNAM. México. 94 pp.

Carabias, J.L. y S.S. Guevara. Fenología de árboles tropicales.

En Gómez-Pompa, A., (Ed.) Regeneración de Selvas II. México, Editorial Continental (en prensa).

Collazo, O.M. 1979. Morfología de las semillas de algunas especies de vegetación secundaria en una región cálido-húmeda. Tesis profesional. Fac. de Ciencias. UNAM.

Coombe, D.F. 1957. The spectral composition of shade light in woodlands. J. Ecol. 45. 823-830.

Corral, S. 1981. Ecofisiología de la germinación de *Phytolacca rivinoides* Kunth e Bouché. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Cresswell, E.G. and J.P. Grime. 1981. Induction of a light requirement during seed development and its ecological consequences. Nature. 291. (5816): 583-585.

Chadzon, R.L. and N. Fetcher. 1983. Light environments of tropical forest. In: Medina, B. (Ed.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Proceedings of an international symposium held in Oaxtepec and Los Tuxtlas, México, june 29 to july 6. Dr. W. Junk. Publ. Netherlands.

- Duke, J.A. 1969. On tropical tree seedlings. I seeds, seedlings, system and systematic. Ann. Missouri Bot. Gard. 56 (2): 125-161.
- Drury, W.H. and I.C.T. Nisbet. 1973. Succession. J. Arn. Arbor. - Harvard Univ. 54, 331-368.
- Evans, G.C. 1965. Model and weasurement in the study of voodlands light elimates. In: Light as an Ecological Factor. -- Black-well, Brainbridge, R., G.C. Evans and o. Rackham, (Eds.) Oxford. pp. 53-76.
- Flores, J.S. 1971. Estudio de la vegetación del cerro "El Vigía" de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", - Veracruz. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. México, 93 p.
- Garwood, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest Panamá, a community study. Ecol. Monogr. 53 (2): 159-181 p.
- Gómez-Pompa, A., A. L. Anaya, F. Golley, G. Hartshorn, D. Janzen M. Kellman, L. Nevling, J. Peñalosa, P. Riechards, - C. Vázquez-Yanes, P. Zinke y S. Guevara. 1974. Recovery of tropical ecosystems. In; Farnwerth, B.G. and F.B. Golley (Eds.) Fragile ecosystems. Evaluation of rescarch and aplications in the neotropics. Springer-Verlag, New York. pp. 113-138.
- Gómez-Pompa, A. and C. Vázquez-Yanes. 1974. Studies on the secondary succession of tropical lowlands: the life cycle of secondary species. Procceding of the First International Congress of Ecology. The Hague Netherlands. pp. 336-342.

- Gómez-Pompa, A. and C. Vázquez-Yanes. 1981. Successional studies of a rain forest in México. Forest Succession. Springer Verlag N.Y. pp. 246-260.
- Grime, J.P. and J. Orvis. B.C. 1974. Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants II. Effects of light on the germination of species of contrasted ecology. In: Evans, G.C., R. Brainbridge, and O. Rackham (Eds.) - Light as an Ecological Factor. Blackwell Scientific Publications. 616 p.
- Grime, J.P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas Limusa. México. 291 p.
- Guevara, S.S. y A. Gómez-Pompa. 1972. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Veracruz, México. En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo, y A. Butanda, (Eds.) Regeneración de Selvas, pp. 203-232. México, Editorial Continental.
- Hall, J. B. and M. Swaine. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. Biotropica 12, 256-263.
- Harper, J.L. 1957. The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. Proc. 4th. Int. Conf. Pl. Protección. Hamburg. 415-420 p.
- Harper, J.L., P.H. Lovell and K.G. Morre. 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1, 327-356.
- Harper, J.L. and J. White. 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5, 419-463.

- Harper, J.L. 1977. The population biology of plants, Academic -- Press. London.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. Biotropica - 12, 23-30.
- Hayashi, I. and M. Numata. 1971. Viable buried-seed population - in the Niscanthus and Zoysia type grasslands in Ja-- pan. Ecological studies on the buried-seed popula--- tion in the soil related to plant successic succe--- ssion VI. Jap. J. Ecol. 20, 243-252.
- Holthuijzen, A.M.A. and J.H.A. Boerboom. 1982. The Cecropia seed bank in the Surinam Lowland Rain Forest. Biotropica 14(1): 62-68.
- Hopkins, M.S. and W.G. Andrew. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforest in North Queensland, Australia. Biotropica 15(2):90-100 pp.
- Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number toxicity and dispersal. Evolution 23, 1-27.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals: Ann. Rev. of Ecol. and Syst. 2, 465-492.
- Keay, R.W.J. 1960. Seeds in forest soil. Niger. For. Inf. Bull. - (N.S.) 4, 1-12.
- Kellman, M.C. 1974. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. J. Appl. Ecol. 11, 669-678.
- Leigh, E.G. 1975 Structure and climate in tropical rain forest. -



Ann. Rev. Ecol. Syst. G., 67-86.

- Liew, T.C. 1973. Occurrence of seeds in Virgin Forest top soil -- with particular reference to secondary species. Sabah Malay. Forest 36, 185-193.
- Livingston, R.B. and M.L. Allesio. 1968. Buried viable seed in - successional field and forest stands. Harvard Forest, Massachusetts. Bull. of the Torrey Botanical club 95 (1): 58-69.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, pasado, presente y futuro. En: Gómez Pompa, A., C. Vázquez Yanes, S. del Amo, y A. Butanda (Eds.) Regeneración de Selvas, pp. 31-69. México, Editorial -- Continental.
- Major, J. and W.T. Pyott. 1966. Buried viable seeds in two California bunch grass sites and their bearing on the definition of flora. Vegetatio 13, 253-282.
- Martínez-Ramos, M. en prensa. Claros, historias de vida de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa A. (Eds.) Regeneración de Selvas II. México, Editorial Continental (en prensa).
- Moore, P.D. 1981. Opportunism of plant seeds. Nature 291, 538 pp.
- Ng. F.S.P., M. Astri and B. Ngah. 1979. Germination of fresh - - seeds of Malaysian trees IV. Malay Forest. 42 (3): -- 221-224.
- Ng. F.S.P., 1980. Germination ecology of Malaysian woody plants.

Malay Forest. 43, 406-437.

- Piñero, D., J. Sarukhan y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas. Astrocaryum mexicanum Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Bot. Soc. Bot. de Mex. 37: 69-118.
- Prevost, M.F. 1981 Presence de graines d'especies pionnières - dans le sol de forêt primaire en Guyana. In "L'ecosystème forestier guyanais studé et mise en valeur". Bulletin de Lianzon du granje de tarvait.
- Roberts, E.H. 1972. Viability of seeds. Chapter II. Dormancy: a factor affecting seed survival in the soil. Chapman and Hall. L.T.D. 321-59.
- Sasaki, S. and F.S.P. Ng. 1981. Physiological studies on germination and seedling development in Intsia palembanica (Merbau), Malay Forest. 44, 43-59.
- Schulz, J.P. 1960. Ecological Studies on rainforest in Northern Surinam. Verh. K. Ned. Akad. Wet. 53, 1-367.
- Siegelman, H. W. and S.B. Hendricks. 1964. Phytochrome and its control of plant growth and development. Advan. Enzymat. 26, 1-33.
- Smith, H. 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. Sm. Rev. of Plant Physiol. 33: 481-518;
- Smithe, N. 1970. Relationship between fruiting seasons and seed dispersal methods in a Neotropical Forest. Amer. Natur. 4(935): 25-35.
- Soto, E.M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de "Los

- Tuxtlas". En: Gómez-Pompa A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (Eds.) Regeneración de Selvas. pp. 70-111. México, Editorial Continental.
- Tang, H.T. and Tamari. 1973. Seed description and storage test of some dipterocarps. Malay. Forest. 36(2): 38-53.
- Thompson, K., J.P. Grime and G. Manson. 1977. Seed Germination in response to diurnal fluctuations of temperature. Nature 67, 147-49.
- Uhl, Ch., K. Clark and P. Murphy. 1981. Early plant succession after culting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. J. of Ecol. 69, 631-649.
- van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Sprin Verlag, Berlin, 153 p.
- van Dorp, D. Frugiverfía y dispersión de semillas por aves. En: Gómez-Pompa, A. (Ed.). Regeneración de Selvas II. México, Editorial Continental (en prensa).
- Vázquez-Yanes, C. 1974. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. En Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda. (Eds.) Regeneración de Selvas, pp. 279-387. México, Editorial Continental.
- Vázquez-Yanes, C. 1976. Seed dormancy and germination in secondary vegetation, tropical plants: The role of light. Comp. Physiol. Ecol. 1(1): 30-34.
- Vázquez-Yanes, C. 1979. Notas sobre la ecofisiología de la germinación de Cecropia obtusifolia. Bertol. Turrialba 29(2):

147-149.

Vázquez-Yanes, C. 1980a. Notas sobre la autoecología de los árboles pineros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Trop. Ecol. 21(1): 103-112.

Vázquez-Yanes, C. 1980b. Light quality and seed germination in Cecropia obtusifolia and Piper auritum from a tropical rain forest in México. Phyton 38(1): 33-35.

Vázquez-Yanes, C. 1981. Germinación de dos especies de Tiliaceas arbóreas de la vegetación secundaria tropical: Belotia campbellii y Heliocarpus donnell-smithii Rose. Turrialba 31(1) 81-83.

Vázquez-Yanes, C. and A. Orozco-Segovia. 1982a. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (Heliocarpus donnell-smithii) Rose. Turrialba 31(1) 81-83.

Vázquez-Yanes, C. and A. Orozco-Segovia. 1982a. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (Heliocarpus donnell-smithii) in response to diurnal fluctuations of temperature. Physiol. Plant. 56, 295-298.

Vázquez-Yanes, C. and A. Orozco-Segovia. 1982b. Germination of the seeds of a tropical rain forest shrub, Piper hispidum Sw. (Piperaceae) under different light qualities. Phyton 42(2): 143-149.

Vázquez-Yanes, C. and A. Orozco-Segovia. 1983. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: a review. In: Medina, B. (Ed.)

Physiological ecology of plants of the wet tropics. -  
Proceedings of an International Symposium held in Oaxtepec and Los Tuxtlas, México, Sr. W. Junk Publ. -

## Netherlands.

- Vázquez-Yanes, C. and H. Smith. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees Cecropia obtusifolia and Piper auritum and its ecological significance. The New Phytol. 477-485.
- Watt, W.R. 1974. Soil reflection Coefficient and its consequences for soil temperature and plant growth. In: Evans, G.-C., R. Bainbridge, O. Rackham. (Eds.) Light as an Ecological Factor II. Black-well Scientific Publication. 616 p.
- Whitmore, T.C. and Y. Wong. 1959. Patterns of sunfleck and shade in tropical rain forest. Malay Forest 22, 50-62.
- Whitmore, T.C. 1975. Tropical Rain Forest of the Far East. 278 pp. Oxford Clarendon Press.
- Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, P.-B. and Zimmerman, M. H. (Eds.) Tropical Trees as Living Systems. pp. 639-55. Cambridge University press.
- Whitmore, T.C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forest. Forest Abs. 44:12, 767-779.
- Yoda, Ko 1974. Three dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of west Malasya. J. Ecol. 24, 247-254.