



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Facultad de Ciencias

**Viabilidad en el suelo de las
semillas de once especies de la
vegetación de los Tuxtlas, Ver.**

T E S I S

Que para obtener el título de

LICENCIATURA EN BIOLOGIA

P r e s e n t a :

Nidia Pérez Nasser

México D. F.

1985



Universidad Nacional
Autónoma de México

UNAM



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

AGRADECIMIENTOS

1.	INTRODUCCION Y OBJETIVOS	1
2.	ANTECEDENTES	9
2.1.	Banco de Semillas	19
2.2	Latencia	11
2.2.1	Latencia Innata	13
2.2.2.	Latencia Inducida o Secundaria	14
2.2.3	Latencia Impuesta	14
2.3.	Viabilidad	15
3.	MATERIALES Y METODOS	20
3.1	Colecta de Semillas	20
3.2	Enterramiento de Semillas	25
3.3	Pruebas de Germinación	26
3.3.1	Determinación del Porcentaje de Germinación Inicial	26
3.3.2	Pruebas de Germinación para Determinar la Viabilidad de las Semillas Enterradas	28
4.	DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	30
4.1	Clima	30
4.2	Tipo de Vegetación.....	33
5.	RESULTADOS	35
6.	DISCUSION Y CONCLUSIONES	53
7.	RESUMEN	63
8.	BIBLIOGRAFIA	64

1. INTRODUCCION Y OBJETIVOS

En los últimos años el estudio de los ecosistemas tropicales ha adquirido una mayor urgencia debido a la acelerada destrucción de la vegetación primaria. Esto posiblemente conducirá en un período corto a la total desaparición de las selvas, a no ser que se tomen las medidas necesarias para preservarlas. Un paso importante para poder implantar tales medidas es estudiar la dinámica natural de las selvas. En México, Gómez-Pompa *et al.*, (1964), Gómez-Pompa (1971), Sarukhán (1964) y Sousa (1964) han realizado estudios donde enfatizan la importancia de entender el proceso de sucesión secundaria posterior a la perturbación tanto natural como artificial y con ello, el proceso natural de regeneración de las selvas húmedas.

En épocas recientes, dichas investigaciones y otras realizadas en diversas partes del mundo han demostrado que el proceso de recolonización por la vegetación arbórea en áreas perturbadas se da en forma natural en las selvas cuando aparecen claros ocasionados por la caída de árboles; el papel de éstos ha sido discutido ampliamente por diversos autores (Whitmore, 1975, 1978; Hartshorn, 1978, 1980; Brokaw, 1983; Bazzaz, 1984). En dichos trabajos se recalca la importancia de los claros en la reconstrucción de la estructura de la comunidad. También han mostrado que la regeneración a partir de los claros en las selvas húmedas es extremadamente rápida en comparación con los bosques templados, debido al crecimiento prácticamente continuo de los árboles tropicales.

En general, un claro es un hueco en el dosel de la selva ocasionado por la caída de los árboles. Son diversos los factores que provocan la caída de los árboles o ramas, como por ejemplo:

relámpagos, huracanes, las someras raíces de los árboles junto con la falta de cohesión y profundidad del suelo, así como de la humedad y el exceso de peso ocasionado por las epífitas que con frecuencia soportan los árboles (Strong, 1977; Brokaw, 1983).

La frecuencia anual de aparición de claros es muy similar en las selvas "vírgenes" de América. En Los Tuxtlas ocurre a una tasa anual de 1,6.ha⁻¹ (Torquebiau, 1981). Esta frecuencia está en relación directa con la estacionalidad de la precipitación y de los vientos fuertes (ver Brokaw, 1983). Para el caso de Los Tuxtlas, hay un período principal de aparición de claros que se da a fines de otoño y durante el invierno, pues en esa época llegan vientos polares llamados "nortes" (Martínez-Ramos, en prensa).

De la topografía y del clima de cualquier selva, dependen la distribución y abundancia relativa de los claros. En Los Tuxtlas, que es una zona topográficamente muy irregular, la formación de los claros grandes (mayores de 200 m²) es frecuente, ocasionados principalmente por la caída de árboles (Martínez-Ramos, en prensa).

Los claros traen como consecuencia cambios en el microclima y probablemente en las condiciones edáficas locales, lo que a su vez origina una determinada organización florística y estructural las cuales dependen de la edad del claro. Es por esto que en las selvas se observan parches constituidos por diferentes estados de madurez que hacen que ésta se manifieste como mosaicos de vegetación (Aubréville, 1938; Van Steenis, 1958; Whitmore, 1975, 1978; Hallé *et al*; Hartshorn, 1978).

Martínez-Ramos (en prensa) afirma que la dinámica de las selvas ha tenido un papel selectivo muy importante en determinar la

naturaleza de la historia de vida de las especies arbóreas, las cuales las agrupó en tres categorías: pioneras, nómadas y tolerantes. Esta división varía de acuerdo con los autores; por ejemplo, Whitmore (1975) propone cuatro grupos: a) especies cuyas plántulas se establecen y crecen bajo el dosel, b) especies que crecen y se establecen en el dosel pero muestran algún beneficio de los claros, c) especies que se establecen en la selva pero definitivamente requieren de los claros para crecer y d) especies pioneras que se establecen la mayor parte o completamente en los claros y sólo crecen en los mismos. Van Steenis (1958) denomina nómadas biológicas a las pioneras y Budowski (1965) propone pioneras, secundarias tempranas, secundarias tardías y clímax, y encuentra algunas especies que pueden estar en dos grupos a la vez.

Las especies pioneras presentan ciertas características que les permiten desarrollarse en los claros, desde el inicio (semillas) hasta la madurez, con una longevidad aproximada de no más de 50 años (Budovski, 1963; Dawkins, 1966). Son especies de rápido crecimiento, intolerantes a la sombra, se reproducen a edad temprana, y producen gran número de semillas que generalmente son pequeñas, presentan mecanismos de latencia y/o alta capacidad de dispersión (dispersadas por aves, murciélagos o viento); de esta manera aseguran una germinación oportuna y posterior establecimiento en los claros grandes, los cuales tienen una frecuencia baja de aparición (Budowski, 1965; Vázquez-Yanes, 1981). Las semillas de las especies pioneras presentan germinación epígea, produciendo plántulas con cotiledones funcionales que se expanden y realizan la fotosíntesis (Ng, 1978).

Las nómadas son especies del dosel superior y emergentes, favorecidas por claros pequeños (ver revisión de Martínez-Ramos, en prensa), su reproducción es tardía, son policárpicas, presentan tasas elevadas de mortalidad juvenil y alta sobrevivencia de adultos. No

todos los años producen semillas y éstas generalmente tienen un período corto de viabilidad y germinación rápida que no parece estar regulada por foto o termoperíodos. Hay evidencias de que su germinación depende de concentraciones de humedad relativamente altas (Defresne, 1982; Maury-Lechon *et al.*, 1981; Moreno, 1976; Ng, 1978).

El otro grupo de especies, las tolerantes, son de mayor dominancia estructural (homogeneidad de distribución y número de individuos por especie). Son de larga vida, nunca alcanzan el dosel superior y son tolerantes a la sombra. Presentan las menores tasas de crecimiento de entre todas las especies del dosel medio y persisten en ambientes temporalmente cambiantes cuando llega a formarse un claro. Estas especies inician un intenso crecimiento apical y elevada actividad reproductiva que disminuye con el cierre del claro (Martínez-Ramos, en prensa). En lo que se refiere a sus semillas, se producen una o dos por fruto, frecuentemente son grandes, caen por gravedad o son dispersadas por animales; su germinación y establecimiento son poco conocidos.

En realidad es difícil la agrupación estricta de las especies, puesto que habrá especies que presenten atributos tanto de un grupo como de otro, lo que sugiere que existe todo un gradiente de tipos de árboles con diferentes aptitudes ecológicas en la selva. Sin embargo, si tomamos en cuenta sólo las condiciones requeridas para la germinación y establecimiento de plántulas, los árboles de selva cálido-húmedas pueden ser divididos en dos grupos (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1974).

El primer grupo lo componen especies que pueden establecerse y crecer en hábitats estables (las temperaturas no varían mucho, las condiciones de luz son más o menos uniformes en cuanto a calidad y cantidad, etc.), grupo al que pertenecen aparentemente la mayoría de

las especies de selvas maduras. Estas especies generalmente presentan semillas grandes con alto contenido de humedad, germinación rápida y con latencia corta o no existente. Difíciles de almacenar y de longevidad corta, algunas tienen testa dura. No son sensibles a la luz y tienen un óptimo de temperatura para su germinación entre 20 y 30 grados centígrados (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984).

La germinación masiva y simultánea produce un tapete continuo y homogéneo de plántulas que es frecuente entre las especies del dosel y de estratos inferiores (p.ej. algunas especies de Dipterocarpaceas (Ng, 1978). Se ha interpretado que la germinación rápida tiene la ventaja de escapar a la depredación de semillas y producir plántulas con gran oportunidad de sobrevivir a la herbivoría (Ng, 1978).

El segundo grupo incluye especies que se establecen en el hábitat discontinuo, inestable y efímero que se crea en aquellos lugares donde hubo una alteración en la vegetación, es decir, en un claro; a este grupo pertenecen los árboles pioneros de rápido crecimiento. Dichas especies producen gran cantidad de semillas con mecanismos de latencia que les permite mantenerse en el suelo aparentemente por largos períodos en ausencia de los factores que disparan la germinación.

Existen algunos estudios que muestran que las semillas de especies pioneras se encuentran en muestras de suelo de selva con vegetación primaria y germinan al ser expuestas a las condiciones apropiadas (Cuadro I), y en muy pocos estudios se reporta la longevidad de las semillas enterradas en el suelo; en ellos se cita para algunas especies una longevidad relativamente larga (de 1 a 5 años) (Holthuijzen y Boerboom, 1982; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia,

AREA DE ESTUDIO	PRESENCIA DE SEMILLAS DE ESPECIES PIONERAS	AUTOR
Malasia	X	Symington, 1933
Africa	498 sem/m ² de <u>Musanga cecropioides</u>	Aubreville, 1947
Nigeria	X	Keay, 1960
Surinam	X	Shulz, 1960
Puerto Rico	50% del total de especies en 6 sitios de estudio	Bell, 1970
Amazonas	X	Brinkman y Vieira, 1971
México	X	Guevara y Gómez-Pompa, 1972
Malasia	60% en 20.8 m ²	Liew, 1973
Belice	6488 sem/m ²	Kellman, 1974
Malasia	X	Whitmore, 1976
Tailandia	X	Cheke <u>et al.</u> , 1979
Puerto Rico	X	Lebron, 1979
Ghana	25% en 12 m ²	Hall y Swaine, 1980
Guyana Francesa	300 sem/m ²	Prevost, 1981
Amazonas	X	Uhl <u>et al.</u> , 1981
Surinam	73 sem/m ² de <u>Cecropia obtusa</u> y <u>C. sciadophylla</u>	Holthuijzen y Boerboom, 1982
México	X	Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982
Australia	50% en 0.25 m ²	Hopkins y Graham, 1983
Panamá	742 sem/m ²	Putz, 1983
Amazonas	70% de <u>Cecropia ficifolia</u>	Uhl y Clark, 1983

Cuadro I. Presencia de semillas de especies pioneras en muestras de suelo de selva primaria en diferentes sitios del mundo.
X indica la presencia de semillas sin mencionar su densidad.

1982 by Vázquez-Yanes y Smith, 1982).

Se desconocen muchos aspectos de la viabilidad de las semillas, como por ejemplo, los factores que influyen sobre la duración de la viabilidad en el suelo. El trabajo previo de Bosch y Vázquez-Yanes (en prensa) es un primer intento de resolver este problema.

En el presente trabajo se estudió un conjunto de especies que presentan semillas pertenecientes en su mayoría al segundo grupo, es decir, a las pioneras, para verificar si tienen la característica innata de permanecer viables en el suelo.

La sobrevivencia de las semillas en el suelo depende en parte de la potencialidad de las semillas para mantenerse viables en el suelo, bajo las condiciones de luz, temperatura, humedad, efecto de microorganismos y química del suelo, a las que están sometidas las semillas del banco; su conocimiento es básico para entender si la colonización de los claros se da a través de la germinación de semillas latentes en el suelo o de semillas que son diseminadas poco antes o durante la alteración. El conocimiento de la biología de las semillas tiene importantes implicaciones para la comprensión total del proceso regenerativo de las selvas.

El objetivo de este trabajo es determinar los cambios de viabilidad que ocurren a lo largo de un año, bajo condiciones naturales de almacenamiento y manteniéndolas aisladas de los depredadores de gran tamaño, en especies pertenecientes a la vegetación de claros de una selva alta perennifolia, así como de otras

especies de ubicación ecológica menos precisa (p. ej. Ficus insipida Willd.) y que se caracterizan por presentar semillas pequeñas.

2. ANTECEDENTES

2.1 Banco de semillas

El banco de semillas se define como una reserva de semillas viables presentes en el suelo (Grime, 1979). Las semillas que se almacenan en el suelo han sido producidas en el área o bien provienen de otros sitios y han llegado a dicha zona por la acción de diferentes agentes dispersores; factores intrínsecos determinan que se conserven en el suelo sin germinar. Los factores intrínsecos pueden ser: diversos tipos de latencia, inhibición química y otros de naturaleza aún desconocida. Los extrínsecos son: falta de agua, falta de luz adecuada, falta de oxígeno por encontrarse enterradas, etc. Grime (1979) reconoce dos tipos de bancos de semillas:

a) Banco de semillas transitorio. Las semillas que lo componen permanecen viables por corto tiempo. Generalmente son semillas que carecen de mecanismos de latencia en el suelo, tienen la habilidad para germinar en un amplio intervalo de temperatura, así como de luz y oscuridad. Estas semillas se presentan en el suelo sólo durante un corto período posterior a la diseminación.

b) Banco de semillas persistente. Lo forman semillas pequeñas y abundantes que presentan mecanismos de latencia por lo que persisten por un tiempo más largo, se hallan enterradas y germinan en gran número cuando el hábitat es perturbado. Este tipo de bancos es

frecuente en hábitats sujetos a cambios constantes, por ejemplo, campos de cultivo, pero también es común en el piso de la selva lluviosa.

Según Grime (1979), una vez que las semillas llegan al suelo, es necesario considerar, entre otros, tres tipos de fenómenos:

i) Los mecanismos por los cuales las semillas son enterradas o incorporadas a bancos más o menos persistentes.

ii) Los factores que pueden impedir la germinación de las semillas antes de ser enterradas y durante el período de sobrevivencia en el suelo.

iii) Puesto que muchas semillas pueden germinar en el lugar y tiempo propicio para el establecimiento de plántulas, es interesante examinar los mecanismos por los cuales se inicia la germinación de semillas enterradas.

Se propone que los bancos de semillas pueden constituir una guía para conocer la vegetación anterior y pueden sugerir el curso de la regeneración sucesional después de una perturbación, debido a la gran cantidad de información que proporcionan (Leck y Graveline, 1979).

Para conocer la composición de los bancos de semillas, se han hecho varios estudios tanto en zonas templadas como en zonas

tropicales. En el caso de selva húmeda, existen varios informes de la presencia de semillas de especies pioneras en el suelo de selva primaria (Cuadro I) (Whitmore, 1983).

De estos trabajos cabe destacar el de Guevara y Gómez-Pompa (1972), quienes encontraron en suelos de selva primaria, semillas procedentes de: a) vegetación actual; b) vegetación de las etapas sucesionales anteriores; c) especies secundarias y d) especies de áreas cercanas.

Por otro lado, el trabajo de Thompson y Grime (1979) sugieren que existen patrones de estacionalidad en densidad y composición de los bancos de semillas y que éstos patrones están en función de las diferencias entre especies más que de las diferencias del ambiente, es decir, de las ventajas evolutivas que los mecanismos de germinación y latencia confieren a ciertas especies principalmente monocárpicas o policárpicas.

Harper (1977) propone un número de generalizaciones sobre longevidad de semillas en el suelo: 1) las semillas de vida larga son características de hábitats perturbados; 2) la mayoría de las semillas de vida larga son producidas por plantas anuales o bianuales; 3) las semillas pequeñas tienden a tener una longevidad más grande que las semillas grandes que tienen vida corta; 4) plantas acuáticas tienen semillas con longevidad grande.

2.2 Latencia

El estudio de los mecanismos de latencia en semillas tiene gran importancia en el entendimiento de muchos aspectos ecofisiológicos de las plantas, como por ejemplo, el comportamiento de las semillas en el suelo antes de germinar y establecerse como plántulas y los factores ambientales que determinan la prolongación de la latencia y el disparo de la germinación.

Se ha definido la latencia como el estado en el cual las semillas viables no germinan estando en condiciones favorables para hacerlo (Evenari, 1956, 1961). Tanto el inicio como el rompimiento de la latencia se encuentra bajo control de hormonas endógenas (Amen, 1968), es decir, existe un balance de inhibidores y promotores de crecimiento. Antes de la germinación este balance se orienta a favor de los componentes inhibidores y al iniciar la germinación cambia a favor de los componentes promotores. El balance hormonal es complejo y ha sido descrito en detalle en varios estudios. Las modificaciones del balance hormonal son reguladas en último término por el tiempo en interacciones con factores externos.

Desde un punto de vista ecológico, la latencia y el rompimiento de la misma son muy importantes, ya que estos proporcionan un tiempo determinado para que ocurra la dispersión de las plantas y además permite la llegada a medios favorables para su establecimiento (Black, 1972).

Harper (1959) ha definido tres tipos de latencia en las semillas; estas definiciones han sido modificadas por diferentes autores como

Barton (1965), Wareing (1966), Amen (1968), Come (1968) y Roberts (1972).

2.2.1 Latencia innata

También llamada natural, inherente o endógena. En este tipo de latencia lo que sucede es que varios mecanismos endógenos (inhibidores, cubierta de semillas, etc.), impiden que se lleve a cabo la germinación. Frecuentemente se presenta cuando el embrión cesa su crecimiento y la causa principal es la presencia de inhibidores químicos en el embrión (Wareing, 1965). La duración de la latencia varía entre las especies y está bajo control genético (Harper, 1959). Hay cuatro tipos de latencia innata:

- a) Desarrollo incompleto: el embrión está inmaduro aún después de que ha sido arrojado de la planta madre. Este proceso impone un tiempo necesario entre la dispersión y la germinación.
- b) Control por disparo bioquímico: es necesario que se lleve a cabo un proceso bioquímico antes de comenzar la germinación. Ejemplos de estos procesos serían fotoperíodos y efectos de temperatura.
- c) Remoción de un inhibidor: no hay una división clara con el anterior; aquí la latencia está bajo la acción de inhibidores químicos que pueden ser lavados o destruidos por agentes externos o internos.
- d) Restricción física de agua o acceso de gases: la presencia de una cubierta de semillas provoca impermeabilidad al agua, oxígeno, bióxido de carbono.

2.2.2 Latencia inducida o secundaria

Se presenta cuando la semilla está en condiciones de germinar pero por ciertas circunstancias muy desfavorables del medio, tales como incremento de bióxido de carbono en la atmósfera del suelo, altas temperaturas, influencia química del fruto, poca agua y otros, inducen a una nueva latencia, que puede desaparecer con el tiempo o persistir hasta la muerte; en algunos casos este tipo de latencia puede romperse por un estímulo hormonal.

2.2.3 Latencia impuesta

Se conoce también como exógena, impuesta o ambiental. Este tipo de latencia se presenta en semillas viables que no pueden germinar por ciertas limitaciones ambientales un tanto específicas, es decir, que puede ser que las semillas tengan suficiente agua y temperatura adecuada pero requieren de cierta calidad y cantidad de luz (semillas fotoblásticas), o bien, que sean termoperiódicas, estos requerimientos no son proporcionados por el medio.

Desde un punto de vista ecológico, la latencia impuesta es muy importante, ya que la mayoría de las semillas de vegetación colonizadora presentan este tipo de latencia (Roberts, 1972). Estas semillas, por ejemplo, son fotoblásticas; entonces, cuando ocurre una perturbación llega más luz al suelo o cambia la calidad de ésta, y de esa forma se dispara la germinación.

2.3 Viabilidad

El tiempo en el cual las semillas pueden mantenerse viables depende de las condiciones de almacenamiento, así como del tipo de semilla. Este aspecto de la fisiología de las semillas es de mucho interés para conocer los sistemas de regeneración de los diferentes tipos de bosques y selvas, y es por esto que se han publicado numerosos trabajos sobre el tema; sin embargo, aún se desconocen muchos aspectos de la viabilidad de las semillas.

En general, se sabe que la viabilidad se mantiene mejor en condiciones en que la actividad metabólica de las semillas está grandemente reducida (v. gr. bajas temperaturas y altas concentraciones de bióxido de carbono). Además de los factores ambientales, el período de viabilidad de las semillas también es determinado genéticamente (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1978).

Se han hecho varios experimentos en condiciones controladas para conocer la viabilidad de las semillas. Algunos se hicieron tomando muestras de Herbario, como lo hizo Bequerel (1932, 1934) (citado por Mayer y Poljakoff-Mayber, 1978) con semillas de Mimosa glomerata que se mantuvieron viables por 221 años y algunas otras leguminosas como Astragalus massiliensis, Dioclea paucifera y Cassia bicapsularia que se mantuvieron viables por períodos de 100-150 años. Moreno (1976) reportó que de una colección de semillas de Ochroma lagopus, éstas fueron viables después de 49 años.

Odum (1965) en Dinamarca encontró semillas viables de Chenopodium album y Spergula arvensis de más de 1700 años de antigüedad en suelos moderadamente húmedos y deficientes en oxígeno, bajo edificaciones antiguas (citado por Vázquez-Yanes, 1976a).

Los experimentos en condiciones controladas se han hecho usualmente con semillas enterradas en el suelo en recipientes adecuados; posteriormente las muestras son removidas en diferentes períodos. Experimentos de este tipo fueron realizados por Beal, quién inició sus estudios en 1879 con una duración de 90 años. En estas pruebas inicialmente se pusieron a germinar muestras cada 5 años durante 30 años del experimento y se observó que un número considerable de especies permanecieron viables (Amaranthus retroflexus, Brassica nigra, Capsella bursa-pastoris, Lepidium virginicum, Oenothera biennis, Rumex crispus y Stellaria media). Posteriormente las semillas fueron probadas cada 10 años; después de 90 años de permanecer enterradas, las semillas de Verbascum blattaria permanecen viables, produciendo plantas normales (Kivilan y Bandurski, 1973).

Experimentos similares fueron hechos por Duvel (1905) con 107 especies de plantas de cultivo, enterradas a diferentes profundidades; después de 39 años germinaron semillas de 38 especies (Toole y Brown, 1946). Por otra parte, Went y Munz (1949) iniciaron un experimento a largo plazo con duración de 300 años.

Actualmente se sabe que las semillas permanecen viables por largos períodos de tiempo cuando éstas son desecadas parcialmente (Beckerel, 1932, 1934; Griffiths, 1942; Ching *et al.*, 1959) (citados por Mayer y Poljakoff-Mayber, 1978). La pérdida de germinabilidad generalmente ocurre antes de que la semilla alcance el contenido máximo de agua (Barton, 1961). Con estos estudios se pensaría que las condiciones en seco son esenciales para mantener la viabilidad; sin embargo, se ha mostrado que muchas semillas se mantienen viables cuando son sumergidas en agua. Shull (1914) (citado por Mayer y Poljakoff-Mayber, 1978), mostró que de 58 especies probadas, 11 fueron viables después de cuatro años y medio de permanecer sumergidas. Leck y Graveline (1979) observaron viabilidad prolongada en especies anuales y perennes en pantanos de agua dulce.

De acuerdo con Villiers (1974) y Villiers y Edgcumbe (1975) las semillas de Lactuca sativa y Fraxinus americana almacenadas totalmente embebidas a 30 grados centígrados pierden su viabilidad más lentamente que con un contenido de humedad en equilibrio con la atmósfera circundante; sus experimentos mostraron que las semillas almacenadas en seco que sobrevivieron tuvieron un decaimiento progresivo tanto en la tasa de germinación como en el crecimiento de las plántulas (crecimiento atrofiado, cotiledones distorsionados, partes necróticas del tejido) que fue aumentando con el tiempo de almacenamiento. Ellos atribuyen estos resultados a que los mecanismos de reparación de tejidos en semillas parcialmente embebidas no pueden operar y citan dos factores determinantes en la pérdida de viabilidad en las semillas: a) daño al sistema de membranas y enzimas y b) daño del genoma.

El daño al sistema de membranas y enzimas puede deberse a las reacciones de peroxidación que sufren los lípidos y proteínas de las membranas. Este proceso es autocatalítico y puede causar daño a través

de las células. En condiciones de almacenamiento en seco, las semillas pueden acumular daños y/o aberraciones en el genoma que se pueden reflejar en la germinación y el desarrollo de las plantas. Por consiguiente ellos concluyen que la pérdida de viabilidad de semillas almacenadas en seco es causada por la inhabilidad de reparar o detener sistemas que operan en los tejidos con un contenido bajo de agua. En consecuencia, el daño macromolecular puede acumularse y sólo es posible reparar cuando las semillas son embebidas para la germinación; por la intensidad del daño, el tiempo también debe ser largo para una reparación efectiva.

De todo lo explicado, al parecer, las condiciones de almacenamiento requeridas para mantener la viabilidad para diferentes semillas son distintas. De estas causas se conoce que para algunas semillas (p. ej. Acer saccharinum) las condiciones de almacenamiento en seco pierden rápidamente viabilidad, mientras que en otras especies, en las mismas condiciones, las semillas se mantienen viables. Son conocidas diferencias similares en condiciones de almacenamiento para las concentraciones de oxígeno y bióxido de carbono. Por consiguiente es muy arriesgado formular cualquier patrón general para condiciones favorables de almacenamiento (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1978).

En relación a la información sobre viabilidad de semillas almacenadas en condiciones naturales y artificiales, hay gran cantidad de trabajos y observaciones en especies cultivadas y arvenses (según revisión Castro y Guevara, 1976). Con estos trabajos se comprobó que existe una viabilidad diferencial en los distintos tipos de semillas.

Los estudios sobre longevidad de semillas en zonas templadas son también abundantes como lo muestran los trabajos de Holmes y Buszewicz (1958), Barton (1961) y Moreno (1973, 1976); ésta última autora comparó datos disponibles de longevidad de semillas de bosque templado y selvas. Las semillas de selvas mostraron una longevidad media de 10.7 meses comparada con 88.8 meses del bosque templado, naturalmente con una variación enorme entre especies.

Hay pocos estudios de almacenamiento de semillas de árboles pioneros (p. ej. Holthuijzen y Boerboom, 1982) y hay varios estudios de semillas de árboles tropicales (Vázquez-yanes y Orozco-Segovia, 1984), y sobre todo pocos experimentos que reproduzcan exactamente las condiciones naturales en donde se pueden establecer relaciones entre características del ambiente natural, las condiciones apropiadas para el crecimiento de plántulas y la regulación fisiológica del proceso de germinación. Las condiciones como humedad, temperatura y luz parecen ser factores extremadamente importantes y el control de estos nos llevaría a un balance adecuado entre experimentos conducidos bajo condiciones naturales y experimentos bajo condiciones controladas para entender los mecanismos que controlan la germinación.

3. MATERIALES Y METODOS

El estudio se realizó de acuerdo con el método propuesto por Vázquez-Yanes (1974, 1976a y b), Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1982), tal como se muestra en el diagrama de trabajo de la figura 1. Como puede verse, el método incluye tres etapas principales que son: colecta de semillas, enterramiento de semillas y pruebas de germinación.

3.1 Colecta de semillas

Las semillas empleadas fueron colectadas en los terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" del Instituto de Biología de la UNAM, en el estado de Veracruz, México. Se colectaron semillas de once especies, las cuales se enlistan a continuación:

Especies colectadas	Familia
<u>Belotia campbellii</u> Sprague.	Tiliaceae
<u>Carica papaya</u> Liebm.	Caricaceae
<u>Cecropia obtusifolia</u> Bertol.	Moraceae
<u>Ficus insipida</u> Willd.	Moraceae
<u>Mimosa pudica</u> Liebm.	Leguminosae
<u>Myriocarpa longipes</u> Liebm.	Urticaceae
<u>Piper auritum</u> H.B.K.	Piperaceae

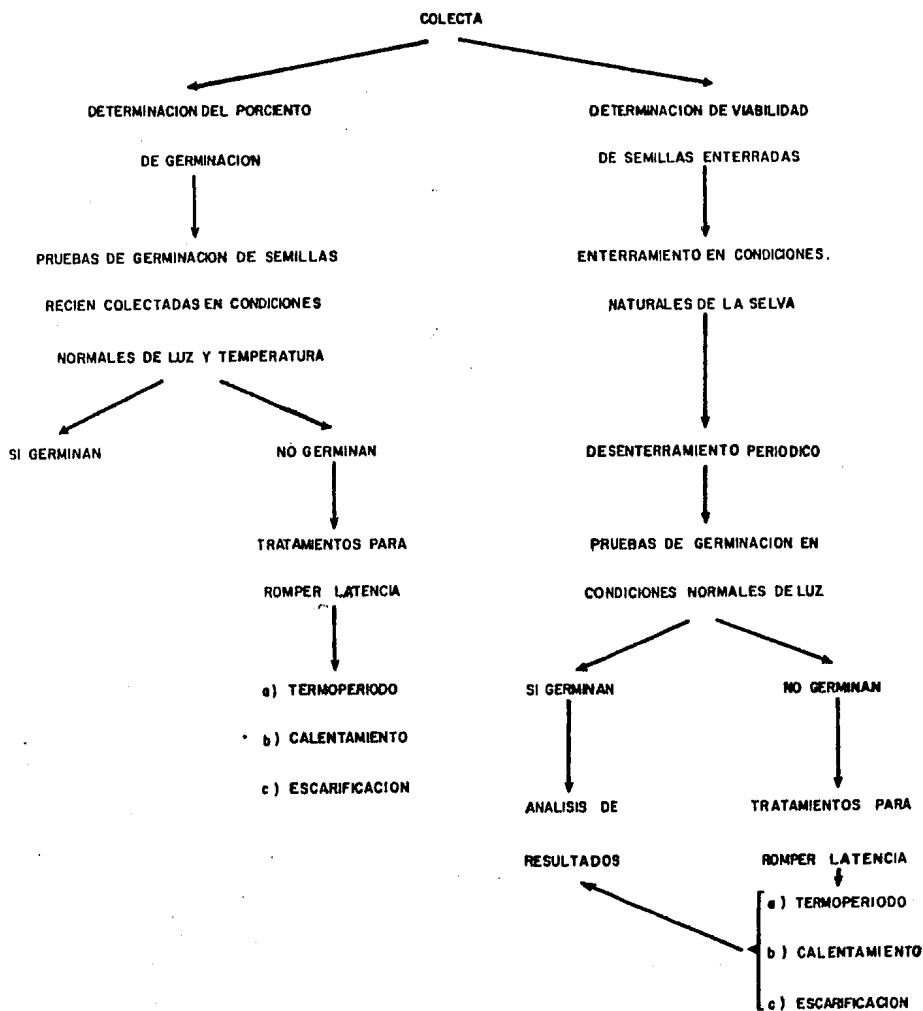


Fig. 1 Diagrama de Trabajo.

<u>Piper hispidum</u> Sw.	Piperaceae
<u>Siparuna nicaraguensis</u> Hemsl.	Monimiaceae
<u>Solanum diphyllum</u> Liebm.	Solanaceae
<u>Trema micrantha</u> Blume.	Ulmaceae

Segun Martínez-Ramos (1980), estas especies típicamente pertenecen a la vegetación pionera, a excepción de Ficus insipida Willd. cuya ubicación ecológica abarca un espectro más amplio de condiciones. En general estas especies son de rápido crecimiento; son muy abundantes y conspicuas en las primeras etapas de regeneración de la vegetación en zonas tropicales llegando a formar, en ocasiones, manchones casi puros (p. ej. Trema micrantha Blume.):

Cecropia obtusifolia Bertol. , Belotia campbellii Sprague. y Trema micrantha Blume. son especies cuyos individuos tienen longevidades menores de 30 años, que alcanzan el dosel superior por arriba de los 20 m. de altura, con propágulos dispersados por animales (Cecropia obtusifolia Bertol. y Trema micrantha Blume.), o por viento (Belotia campbellii Sprague.) (Cuadro II).

Carica papaya Liebm. y Piper auritum H.B.K. son árboles de menos de 10 m. de altura con propágulos dispersados por animales (p.ej. murciélagos Phyllostomatidae). Siparuna nicaraguensis Hemsl., Myriocarpa longipes Liebm. y Piper hispidum Sw. son arbustos (Myriocarpa longipes Liebm. es un árbol a veces); las plantas adultas de estas especies pueden vivir al menos por un tiempo en el sotobosque; en Siparuna nicaraguensis Hemsl. y Piper hispidum Sw. los propágulos son dispersados por animales y sólo en Myriocarpa longipes Liebm. son dispersados por viento. En contraste con estas especies

pioneras de rápido crecimiento, Ficus insipida Willd. se considera como una especie nómada, en la que aparentemente el reclutamiento de la progenie (plántulas) ocurre en claros, los individuos son más longevos y corpulentos y los propágulos típicamente son dispersados por animales (Martínez-Ramos, en prensa) (Cuadro II).

Flores (1971) reporta la presencia de Cecropia obtusifolia Bertol. y Belotia campbellii Sprague. en la selva de Los Tuxtlas y en claros dentro de la misma zona, Ficus insipida Willd. solo en la selva y Trema micrantha Blume, Myriocarpa longipes Liebm., Siparuna nicaraguensis Hemsl. y Piper hispidum Sw. sólo en claros.

La colecta se realizó solo en los meses de julio y agosto de 1982; en julio se colectaron Carica papaya Liebm., Cecropia obtusifolia Bertol., Myriocarpa longipes Liebm., Solanum diphyllum Liebm. y Trema micrantha Blume. y en agosto el resto de las especies. Las semillas se colectaron directamente de las plantas que tenían las infrutescencias o frutos maduros. Las semillas fueron tomadas de al menos cinco individuos con el fin de incluir parcialmente, algo de la variación intraespecífica. Sólo las semillas de Belotia campbellii Sprague. y Ficus insipida Willd. se colectaron de un sólo individuo, pues no se encontraron más plantas con frutos.

Las semillas se separaron de los frutos o infrutescencias, se esparcieron a la sombra y a temperatura ambiente durante unos días, para que perdieran un poco de humedad. Posteriormente, se hizo un conteo y enterramiento, a excepción de Cecropia obtusifolia Bertol., Ficus insipida Willd., Piper auritum H.B.K. y Piper hispidum Sw., ya que estas se transportaron a la ciudad de México, protegidas de la luz

Cuadro II. Características generales de los frutos y semillas de las once especies estudiadas.

ESPECIE	TIPO DE FRUTO	DISPERSION	TESTA DURA	NO. DE SEM/FRUTO	PESO PROMEDIO DE LAS SEMILLAS (GRS.)	EPOCA DE PRODUCCION
<u>Belotia campbellii</u>	Cápsula	Anemócora	No	1	0.0048	Nov-feb. *
<u>Carica papaya</u>	Baya	Zoócora	Si	200-260	0.0120	Irregular *
<u>Cecropia obtusifolia</u>	Aquenio	Zoócora	No	1	0.0011	Irregular *
<u>Ficus insipida</u>	Sícono **	Zoócora	Si	50-200 **	0.0005	Irregular *
<u>Mimosa pudica</u>	Vaina	Anemócora	Si	1	0.0038	Agos-nov.
<u>Myriocarpa longipes</u>	Aquenio	Anemócora	No	1	0.0001	Irregular
<u>Piper auritum</u>	Drupa **	Zoócora	No	1	0.0001	Irregular *
<u>Piper hispidum</u>	Drupa **	Zoócora	No	1	0.0003	Irregular *
<u>Siparuna nicaraguensis</u>	Cápsula	Zoócora	Si	1-13	0.0015	Jun-agosto*
<u>Solanum diphyllum</u>	Baya	Zoócora	No	30-80	0.0003	Sep-ene
<u>Trema micrantha</u>	Drupa	Zoócora	No	1	0.0031	Abril-jul * Jul-dic.

* G. Ibarra (com. pers.)

** Infrutescencia

y de temperaturas elevadas. Estuvieron almacenadas durante 36 días en bolsas de papel y frascos de vidrio a temperatura ambiente y en la oscuridad.

De cada especie se separó un grupo de 4800 semillas, dividido en 24 muestras, cada muestra con 200 semillas. Estas fueron colocadas en bolsas de tela de nylon de 12 x 19 cm. cerradas con hilo nylon. Las bolsas contenían 30 grs. de suelo procedente de la selva, previamente esterilizado. La esterilización se hizo en una estufa a 100 grados centígrados durante 12 horas, con objeto de matar cualquier embrión de semillas presentes en él.

3.2 Enterramiento de semillas

Una vez terminado el proceso descrito anteriormente, se colocaron grupos de once bolsas (una por especie) con semillas, en otras bolsas más grandes de malla de nylon grueso. De esta manera se prepararon un total de 30 bolsas de malla nylon y se dividieron en tres grupos. Posteriormente se enterraron en diferentes lugares en el suelo de la selva, a una profundidad de 5 cm. bajo la hojarasca. Todo lo anterior se hizo con el fin de poder hacer desenterramientos periódicos para así poder seguir el comportamiento de las semillas a través del tiempo.

Se llevaron a cabo dos enterramientos de acuerdo con el mes de colecta: en el mes de julio se enterraron las siguientes especies: Carica papaya Liebm., Cecropia obtusifolia Bertol., Myriocarpa

longipes Liebm., Solanum diphyllum Liebm. y Trema micrantha Blume. Estas semillas se enterraron cinco días después de su colecta, a excepción de Cecropia obtusifolia Bertol. cuyas semillas fueron enterradas 60 días después de su colecta.

En el mes de septiembre se enterraron las semillas de Belotia campbellii Sprague, Ficus insipida Willd., Mimosa pudica Liebm. (se enterraron con frutos los cuales no afectan por ser permeables al agua), Piper auritum H.B.K., Piper hispidum Sw. y Siparuna nicaraguensis Hemsl. Los desenterramientos se hicieron cada mes y posteriormente cada dos meses.

3.3 Pruebas de germinación

3.3.1 Determinación del porcentaje de germinación inicial

Después de coleccionar las semillas, no excediendo a los diez días, se sembraron en cajas de Petri de 10 cm. de diámetro con agar bacteriológico Difco al 1% en agua destilada. Se hicieron tres repeticiones por especie, cada repetición con 50 semillas. Las cajas se colocaron en una cámara de crecimiento marca Lab-Line, a temperatura constante de 26 grados centígrados, óptima para estas especies (Vázquez-Yanes, 1974), y con cuatro lámparas de luz blanca de 20 W. Se utilizó un fotoperíodo de 12 horas. Bajo estas condiciones se mantuvieron las semillas durante un máximo de 60 días. Diariamente se revisaron las cajas de Petri para cuantificar las semillas que habían germinado.

En los casos necesarios, se aplicaron varios tratamientos con el fin de estimular la germinación (o romper latencia) en las especies que lo requerían. Estos tratamientos consistieron en lo siguiente:

a) Termoperíodo

Las semillas de Carica papaya Liebm. y Mimosa pudica Liebm. requieren de ciertos termoperíodos para disparar la germinación (Vázquez-Yanes, com. pers.). Por lo tanto, las cajas de Petri que contenían a estas especies se trasladaron a otra cámara de germinación con una temperatura de 38 grados centígrados durante tres horas al día.

b) Calentamiento

Se hizo antes de sembrar las semillas en las cajas de Petri. Las semillas se pasaron por agua destilada a temperatura de ebullición (calor húmedo) durante unos segundos, y luego fueron sembradas en las cajas de Petri. Sólo con Mimosa pudica Liebm. se practicó el calentamiento.

c) Escarificación

Las semillas de Ficus insipida Willd. fueron escarificadas colocándolas en una solución de ácido sulfúrico al 50% durante un minuto. Después se lavaron con agua destilada y se sembraron en la caja de Petri.

3.3.2 Pruebas de germinación para determinar la viabilidad de las semillas enterradas.

De acuerdo con la calendarización citada en el párrafo de "enterramiento de semillas", se desenterraron tres muestras de cada especie y se trasladaron al laboratorio donde se sembraron en cajas de plástico transparente de 37 x 27 cm. y 14 cm. de alto con agar bacteriológico Difco al 1% en agua destilada. Se colocaron las cajas bajo condiciones de luz y temperatura ambiente hasta que se completara la germinación.

A Carica papaya Liebm., Ficus insipida Willd. y Mimosa pudica Liebm. se les aplicaron los pretratamientos mencionados anteriormente, es decir, los aplicados en la parte de determinación del porcentaje de germinación inicial.

Es necesario mencionar que se presentaron algunos problemas que no se pudieron controlar totalmente, como por ejemplo, el transporte de las semillas de Los Tuxtlas a México y las condiciones de luz y

temperatura bajo las cuales germinaron las semillas que se desenterraban, pues éstas no se pudieron colocar en cámaras de germinación.

4. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" del Instituto de Biología, UNAM.

La Estación está localizada entre 95 04' y 95 09' de longitud oeste y los 18 34' y 18 36' latitud norte, en la porción este de la Sierra de Los Tuxtles en el estado de Veracruz, cubriendo 700 ha. La única vía de acceso a la Estación es un camino de terracería que va del poblado de Catemaco al de Montepío. La Estación se encuentra a 33 Km. de Catemaco y a 4.5 Km. de la Costa del Golfo (Lot-Helgueras, 1976) (Fig. 2).

4.1 Clima

Dada la carencia de datos climatológicos para la Estación, los datos provienen de la Estación Meteorológica de Coyame, Ver. Según el análisis realizado por Soto (1976), el clima de la Estación corresponde al tipo Af (m) w' (e) g; siguiendo la clasificación, corresponde a un clima muy húmedo con lluvias casi todo el año. La temperatura media anual es superior a 27 grados centígrados; la máxima anual de 29 grados centígrados se presenta en los meses de abril y mayo, y la mínima de 17 grados centígrados entre noviembre y marzo.

La precipitación media anual es de aproximadamente 4900 mm, con lluvias concentradas en el verano y el otoño (junio-noviembre). Hay un

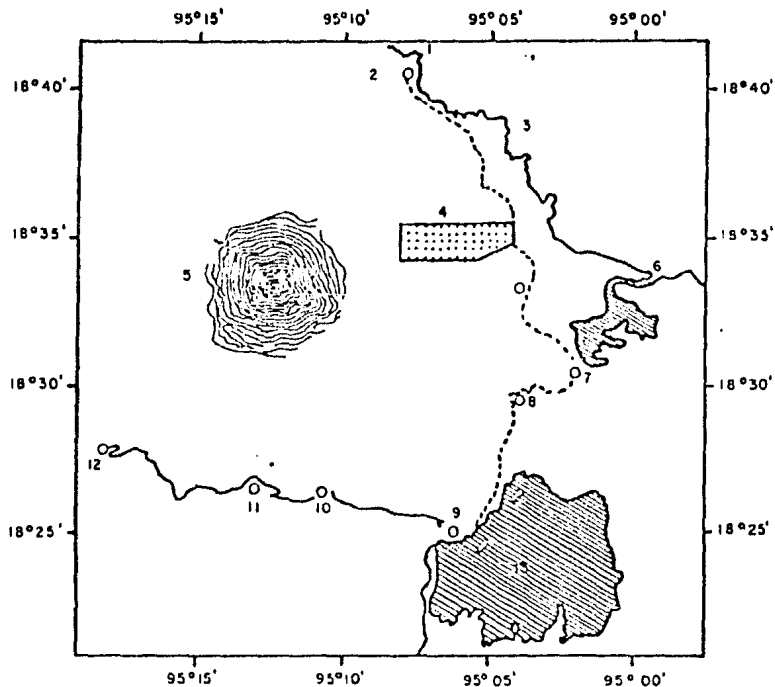


Fig. 2 LOCALIZACION DEL AREA NATURAL DE LA ESTACION DE BIOLOGIA TROPICAL LOS TUXTLAS Y SU VIA DE ACCESO. (TOMADO DE LOT-HELGUERAS, 1976). 1) PUNTA ORGANO. 2) RANCHERIA MONTE PIO. 3) - PUNTA SAN JUAN MORRILLO. 4) ESTACION DE BIOLOGIA TROPICAL "LOS TUXTLAS". 5) VOLCAN DE - SAN MARTIN TUXTLA. 6) BARRA DE SONTECOMAPAN. 7) SONTECCMAPAN. 8) LOS AMATES. 9) CATEMACO. 10) SIHUAPAN. 11) SAN ANDRES TUXTLA. 12) SANTIAGO TUXTLA. 13) LAGO CATEMACO.

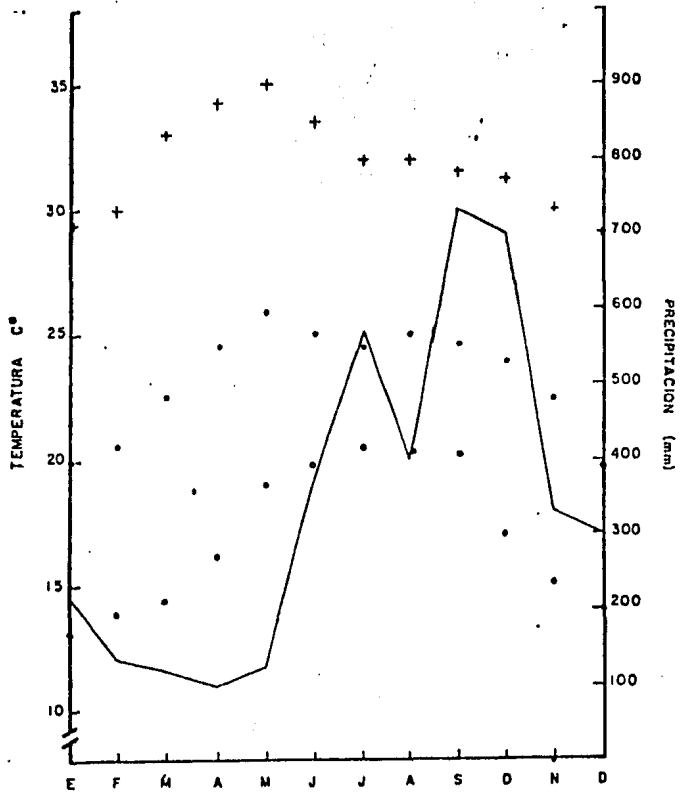


Fig. 3 CLIMATOGRAMA DE LA ESTACION METEOROLOGICA DE COYAME, VER., A 25 Km. DE LA ESTACION DE BIOLOGIA TROPICAL "LOS TUXTLAS".

- PRECIPITACION
- TEMPERATURA MINIMA
- TEMPERATURA MEDIA
- + TEMPERATURA MAXIMA

período de sequía relativa en los meses de abril y mayo. Masas de aires fríos y húmedos llamados "nortes" alcanzan velocidades de hasta 80 Km/hr y producen descensos en la temperatura de hasta 10 grados centígrados durante el invierno, así como precipitaciones abundantes (el 15% de la cantidad total) (Fig. 3).

4.2 Tipo de vegetación

La selva alta perennifolia (Miranda y Hernández, 1963), es la vegetación dominante de la Estación. Las descripciones generales de la vegetación del área fueron hechas por Pennington y Sarukhán (1968), Sousa (1968), Flores (1971), Piñero et al. (1977), Carabias (1979) y Martínez-Ramos (1980). Los cambios en la vegetación están asociados a la variación altitudinal del terreno (160-530 msnm) y a la profundidad y composición del suelo.

En esta selva pueden delimitarse tres niveles arbóreos: el superior de 20 a 35 mts.; el medio de 10 a 20 mts. y el inferior de 0 a 10 mts. (Martínez-Ramos, 1980).

En el nivel superior o dosel se encuentran especies como Nectandra ambigens (Lauraceae), Poulsenia armata (Moraceae), Omphalea oleifera (Euphorbiaceae), Dussia mexicana (Leguminosae), Brosimum alicastrum (Moraceae), Pithecellobium (Leguminosae) y Ficus spp. (Moraceae).

El nivel medio esta formado por especies como Pseudolmedia oxyphyllaria (Moraceae), Quararibea funebris (Bombacaceae), Croton nitens (Euphorbiaceae), Stemmadenia donnell-smithii (Apocynaceae), así como juveniles de especies del dosel superior.

El nivel inferior se caracteriza por la abundancia de Astrocaryum mexicanum (Palmae), además de otras palmas como Chamaedorea spp., Bactris tricophylla y árboles como Faramea occidentalis (Rubiaceae), Trophis mexicana (Moraceae) y Psychotria spp. e individuos de especies de los otros dos estratos.

Otros hábitats encontrados dentro de la Estación y en áreas adyacentes son parches de la selva que se formaron por la perturbación (natural o artificial) y son buenos representantes de regeneración de selvas. Dependiendo de la edad de estos parches, se encuentran diferentes especies de herbáceas, arbustos y árboles dominantes (vegetación secundaria). Como ejemplos de estas especies herbáceas son Paspalum conjugatum, Bidens pilosa, Panicum trichoides, Euphorbia heterophylla. Dentro de las arbustivas encontramos Piper hispidum, Neurolaena lobata, etc. Como árboles dominantes tenemos Cecropia obtusifolia, Spondias mombin, Heliocarpus appendiculatus, Bursera simaruba, Trema micrantha, Croton spp., etc. (Rico & Gómez-Pompa, 1976; Martínez-Ramos, 1980).

5. RESULTADOS

Los valores de germinación obtenidos a través del tiempo se muestran en la Tabla I, como puede observarse, el porcentaje de germinación de las semillas de cinco de las especies estudiadas (Carica papaya Liebm., Cecropia obtusifolia Bertol., Myriocarpa longipes Liebm., Solanum diphyllum Liebm. y Trema micrantha Blume.) fue seguido por un período de 460 días (Tabla Ia), mientras que en las otras especies (Tabla Ib) fue seguido por un período ligeramente menor (420 días). Es evidente la gran variación intraespecífica en el comportamiento germinativo que incluye como extremos la falta total de germinación a través de todo el período de estudio (Ficus insipida Willd. y Siparuna nicaraguensis Hemsl.), hasta valores de germinación altos desde el principio del experimento (p. ej. Trema micrantha Blume.). Entre estos extremos hay una gran variabilidad en los comportamientos germinativos.

En un intento por hacer una caracterización cuantitativa del comportamiento de cada especie (excepto Ficus insipida Willd. y Siparuna nicaraguensis Hemsl.), se hicieron análisis de regresión (lineal) y los resultados se encuentran resumidos en la Tabla II. Cuatro de las nueve especies analizadas (Carica papaya Liebm., Cecropia obtusifolia Bertol., Solanum diphyllum Liebm. y Trema micrantha Blume) no muestran una relación significativa entre porcentaje de germinación y tiempo y todas las especies muestran diferencias notables tanto en la magnitud como en el signo de la pendiente de la regresión. Con el objeto de hacer una descripción visual más simple, en las figuras 4-12 se presenta, para cada especie la marcha de germinación en el tiempo, así como la regresión correspondiente (aún en los casos en que ésta no fue significativa). Con base en esto, a continuación se presenta una descripción

individual para cada especie.

Balotia campbellii Sprague.

Los valores de la germinación a través del año fueron muy bajos; posteriormente, a los 420 días de enterramiento hubo un incremento considerable en la germinación. La regresión lineal para esta especie muestra una pendiente positiva y significativa ($P < 0.05$), aunque la proporción de la varianza explicada por la regresión es baja (24.8) (Fig.4).

Carica papaya Liebm.

Para esta especie, la regresión no es significativa y la pendiente no difiere significativamente de cero, lo cual quiere decir que no hay caída ni incremento significativo en la germinación respecto al tiempo (ver Fig.5). En general, la germinación puede considerarse alta, aunque irregular a través del tiempo (p. ej. 347 y 402 días). Se observó además que las fluctuaciones de temperatura de 38 grados centígrados durante 3 horas cada día, favorecen la germinación.

Cecropia obtusifolia Bertol.

Es la especie que presentó más irregularidades en cuanto a su germinación, pues al inicio del estudio la germinación fue alta (84%), pero a partir del tercer mes fue afectada bruscamente como lo indica la caída casi vertical de la curva. La germinación se mantuvo baja en los meses de octubre a febrero; notándose además que la varianza entre las tres repeticiones para tales meses es muy pequeña (Fig.6).

En abril hay un incremento brusco en la germinación, y a partir de este mes la pérdida de viabilidad va siendo gradual sin llegar a valores tan bajos (21%) como los obtenidos en los meses anteriores. La

pendiente para este caso resultó ser negativa, pero el valor de F no es significativo ($P > 0.05$) (Tabla II); por lo tanto la germinación no está en función del tiempo.

Ficus insipida Willd.

Para esta especie no hubo germinación en ninguna de las muestras a lo largo de toda la investigación, a pesar de los tratamientos de ácido sulfúrico. Probablemente la viabilidad se perdió rápidamente, aunque la muestra inicial tampoco germinó, por lo cual no es posible concluir lo anterior.

Mimosa pudica Liebm.

La germinación de esta especie fue relativamente baja pero constante (40%) a través del tiempo (Fig.7). Sólo hubo una muestra (a los 14 meses de enterramiento) donde se incrementó la germinación casi al doble; además se observó que para esta muestra las semillas ya habían perdido la vaina al ser desenterradas.

Myriocarpa longipes Liebm.

La germinación fue relativamente baja respecto a las demás especies (Fig.8). El análisis estadístico sugiere una caída en el porcentaje de germinación muy suave en relación al tiempo. Sin embargo, de 0 a 36 días, la pérdida de germinación fue muy brusca, pues se redujo al 50%. Posteriormente la pérdida es muy suave con algunas variaciones no significativas.

Piper auritum H.B.K.

En esta especie el porcentaje de germinación disminuyó fuertemente con el tiempo (Fig.9) y la regresión tiempo-germinación es muy significativa ($P < 0.001$) con una pendiente negativa (-0.1679) muy inclinada y con pérdida casi total de viabilidad a los 420 días. Sólo hubo un punto (a los 100 días) donde disminuyó considerablemente la germinación, pero esto se debe al comportamiento anómalo de dos réplicas que hacen que la varianza sea muy grande.

Piper hispidum Sw.

Esta especie (Fig.10) tiene un comportamiento similar a Piper auritum H.B.K., no obstante, los porcentajes de germinación fueron más bajos que en Piper auritum H.B.K. y la caída en el porcentaje de germinación no fue brusca (pendiente = -0.1151), sino más bien gradual a través del tiempo, llegando incluso a cero a los 420 días de permanecer en almacenamiento natural.

Siparuna nicaraguensis Hemsl.

Al igual que Ficus insipida Willd., en esta especie las semillas no germinaron. Del 7% de las semillas no vanas que se enterraron ninguna germinó.

Solanum diphyllum Liebm.

Su germinación fue alta en general y se mantuvo constante a lo largo del tiempo (Fig.11). No hay variación significativa entre los valores, aunque hubo muestras donde la germinación disminuyó y en otras aumentó de manera considerable, la pendiente de la regresión no difiere significativamente de cero.

Trema micrantha Blume.

Es la especie que se caracterizó por tener el porcentaje de germinación más alto en todas las especies de este estudio. El valor de F encontrado en el análisis de varianza de la regresión muestra que no hay relación significativa entre el tiempo y el porcentaje de germinación, por el contrario la germinación se mantiene alta y con poca oscilación alrededor de un valor de 80% (Fig. 12).

Tabla Ia. Porcentaje de germinación de semillas de vegetación secundaria, almacenadas en el piso de la selva, durante 460 días. Los números entre paréntesis es el error estándar respectivo para cada muestra.

E S P E C I E	D I A S									
	0	36	92	135	193	266	347	402	460	
<u>Carica papaya</u>	84(8.4)	59(2.8)	82(2.1)	72(5.6)	55(3.5)	66(1.4)	27(5.6)	38(18.3)	82(4.9)	
<u>Cecropia obtusifolia</u>	84(1.4)	59(7.0)	7(3.5)	4(2.1)	1(1.4)	67(12)	43(8.4)	24(24)	21(21.2)	
<u>Myriocarpa longipes</u>	57(6.3)	23(2.1)	32(7)	23(2.1)	21(11.3)	29(42)	19(4.2)	6(1.4)	13(2.8)	
<u>Solanum diphyllum</u>	81(3.5)	43(13.4)	66(1.4)	78(9.9)	57(9.8)	65(6.3)	55(12)	64(12)	87(8.4)	
<u>Trema micrantha</u>	63(4.9)	50(12)	88(9.8)	81(16.2)	78(9.8)	68(4.9)	70(5.6)	73(19.7)	91(2.8)	

Tabla Ib. Porcentaje de germinación de semillas de vegetación secundaria, almacenadas en el piso de la selva, durante 420 días. Los números entre paréntesis es el error estándar respectivo para cada muestra.

E S P E C I E	D I A S							
	0	56	99	157	230	311	366	420
<u>Belotia campbellii</u>	0	4(0.7)	5(0)	1(0.7)	2(0)	2(0)	4(1.4)	33(9.1)
<u>Ficus insipida</u>	0	0	0	0	0	0	0	0
<u>Mimosa pudica</u>	57(5.6)	39(1.4)	36(4.9)	40(3.5)	38(0.7)	36(7.7)	29(6.3)	70(28.9)
<u>Piper auritum</u>	89(2.1)	73(16.2)	24(23.3)	70(7.7)	50(3.5)	31(1.4)	16(5.6)	5(1.4)
<u>Piper hispidum</u>	76(13.4)	35(7.0)	32(19)	45(8.4)	45(4.2)	24(4.9)	24(20.5)	0
<u>Siparuna nicaraguensis</u>	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla II. Análisis estadístico para cada especie.

ESPECIES	PENDIENTE (b)	ORDENADA (a)	COEFICIENTE DE CORRELA- CION (r)	SIGNIFICANCIA DE (r)	COEFICIENTE DE DETERMI- NACION (r ²)	SIGNIFICANCIA DE LA REGRE- SION (P)
<u>Carica papaya</u>	-0.0514	73.5846	-0.3789	0.0256	0.1435	4.1912 (n.s.)
<u>Cecropia obtusifolia</u>	-0.0512	45.3487	-0.2500	0.1041	0.0625	1.6679 (n.s.)
<u>Myriocarpa longipes</u>	-0.0657	38.2475	-0.6751	0.00006	0.4558	20.938 (P 0.001)
<u>Solanum diphyllum</u>	0.0109	64.0040	0.1018	0.3066	0.0103	0.2617 (n.s.)
<u>Trema micrantha</u>	0.0369	65.0886	0.3252	0.0489	0.1057	2.9572 (n.s.)
<u>Belotia campbellii</u>	0.03773	-1.123	0.4978	0.0066	0.2478	7.2500 (P 0.05)
<u>Mimosa pudica</u>	0.0605	25.0161	0.4453	0.0114	0.1983	5.4435 (P 0.1)
<u>Piper auritum</u>	-0.1679	78.9496	-0.7640	0.00001	0.5837	30.8461 (P 0.001)
<u>Piper hispidum</u>	-0.1151	58.5365	-0.6667	0.0001	0.4445	17.6039 (P 0.001)

Pie de Figura de las Gráficas.

Figuras 4-12. Dinámica de la germinación de semillas almacenadas en el piso de la selva durante 400-460 días. Cada punto representa el promedio de tres lotes de 200 semillas cada uno con su respectivo error estándar.

Los puntos de los recuadros son los porcentajes reales de cada muestra y la regresión lineal obtenida a partir de éstos.

Belotia campbellii

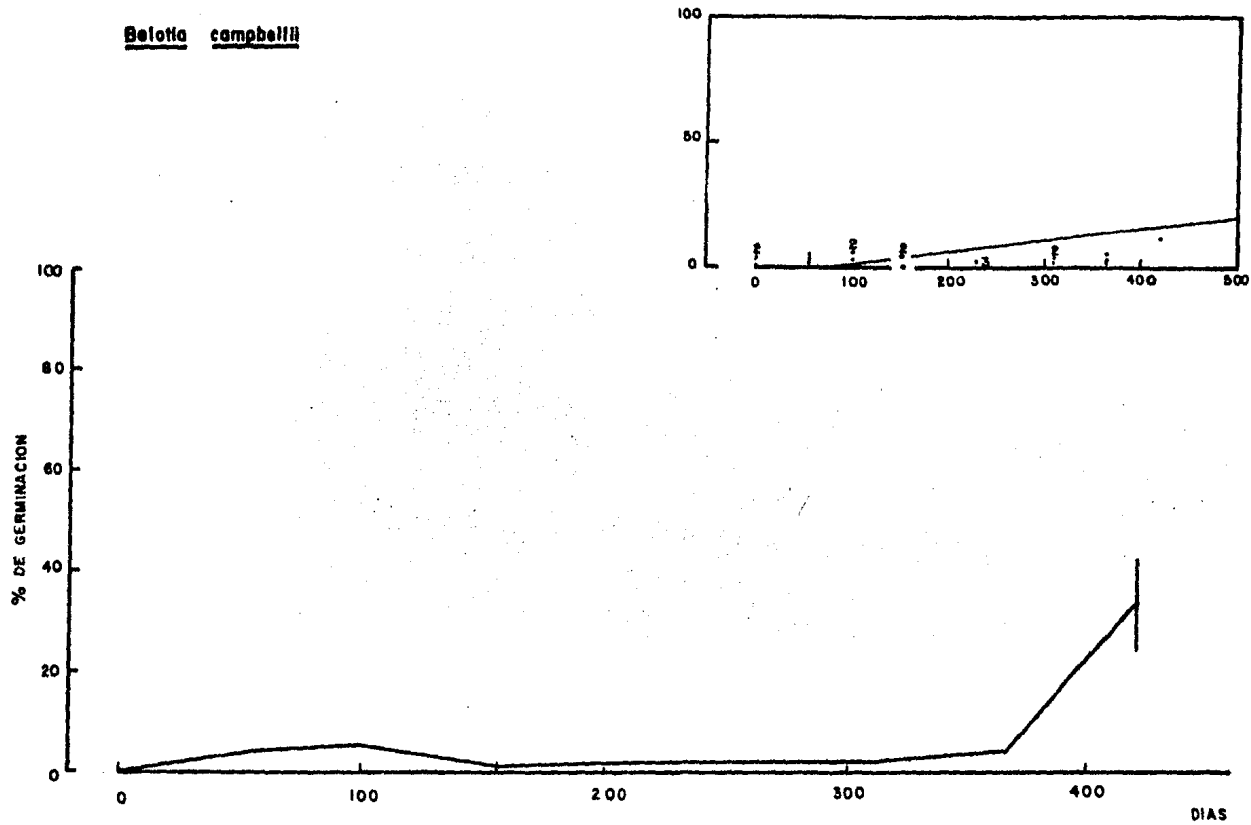


Fig- 4

Carica papaya

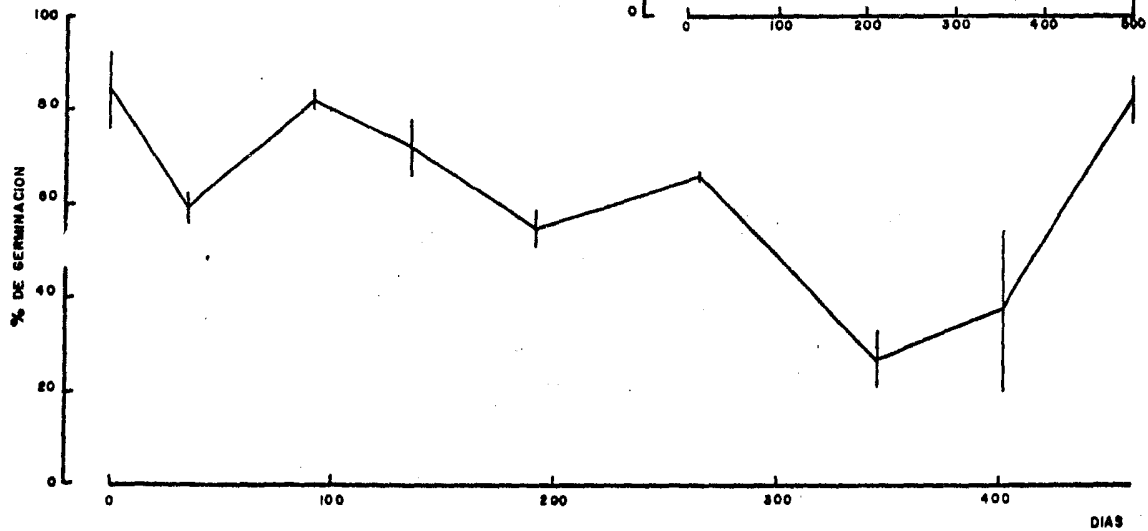


Fig. 5

Cecropia obtusifolia

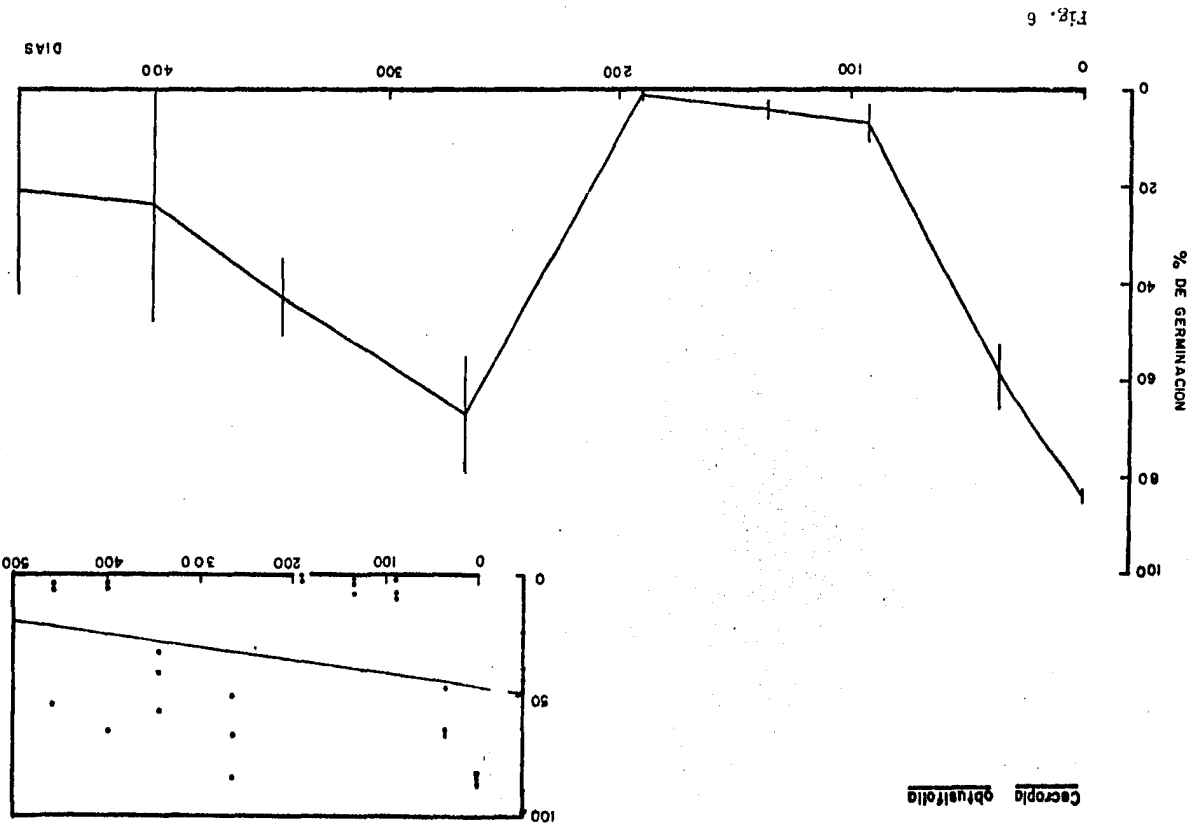


Fig. 6

Mimosa pudica

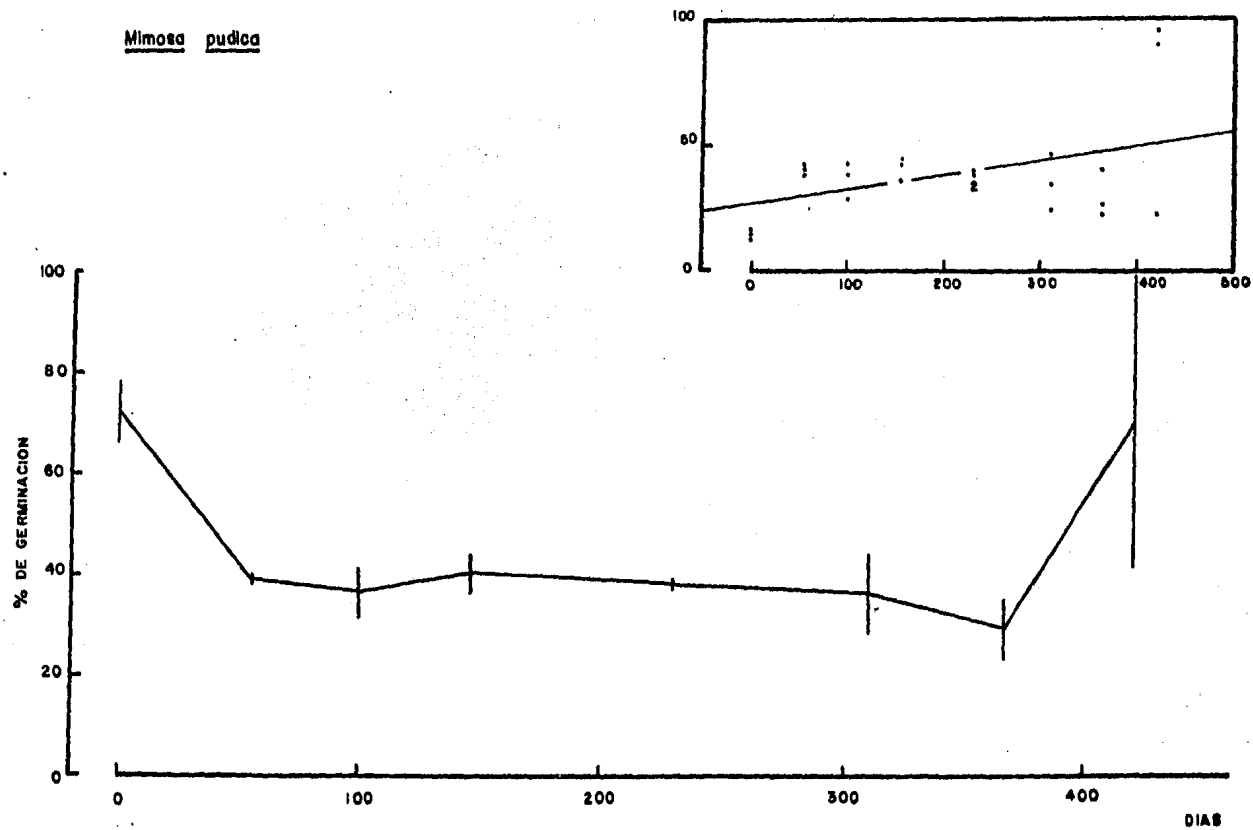


Fig. 7

Myriocarpa longipes

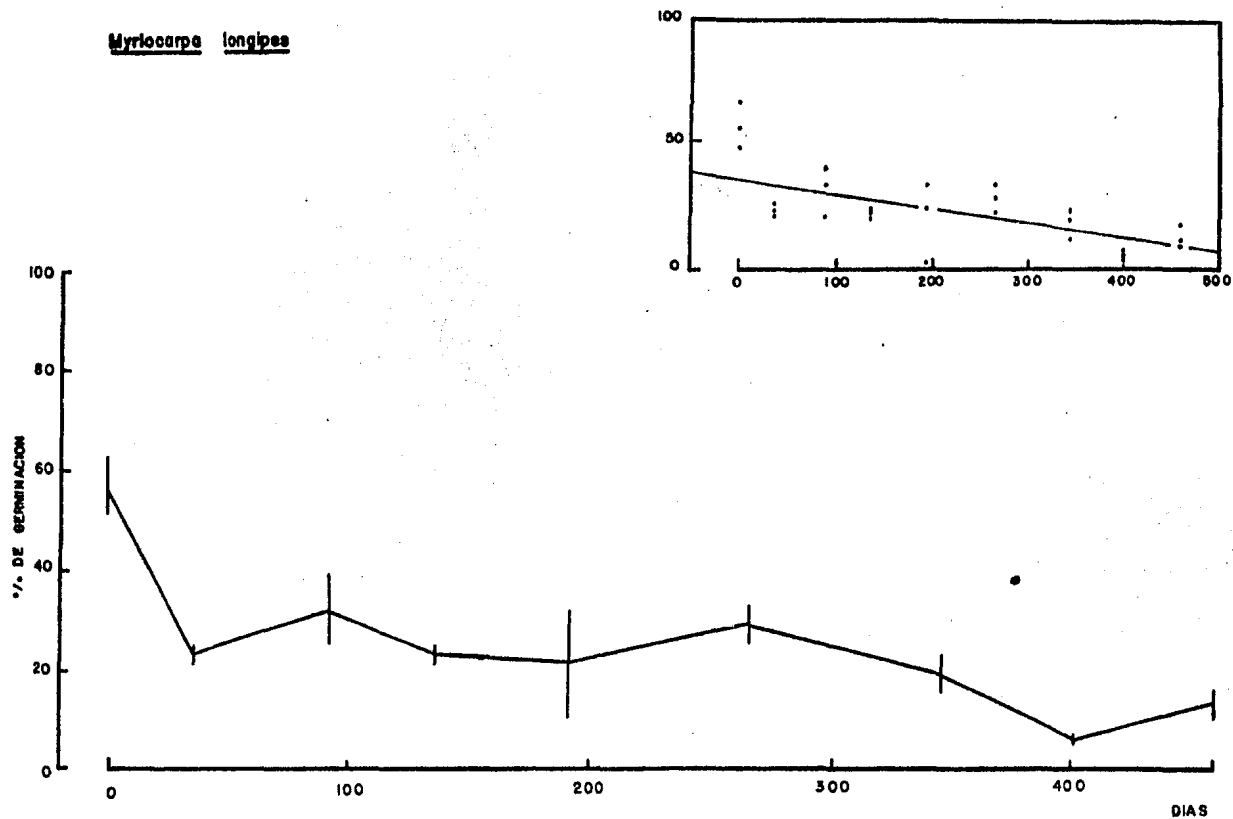


Fig. 8

Piper auritum

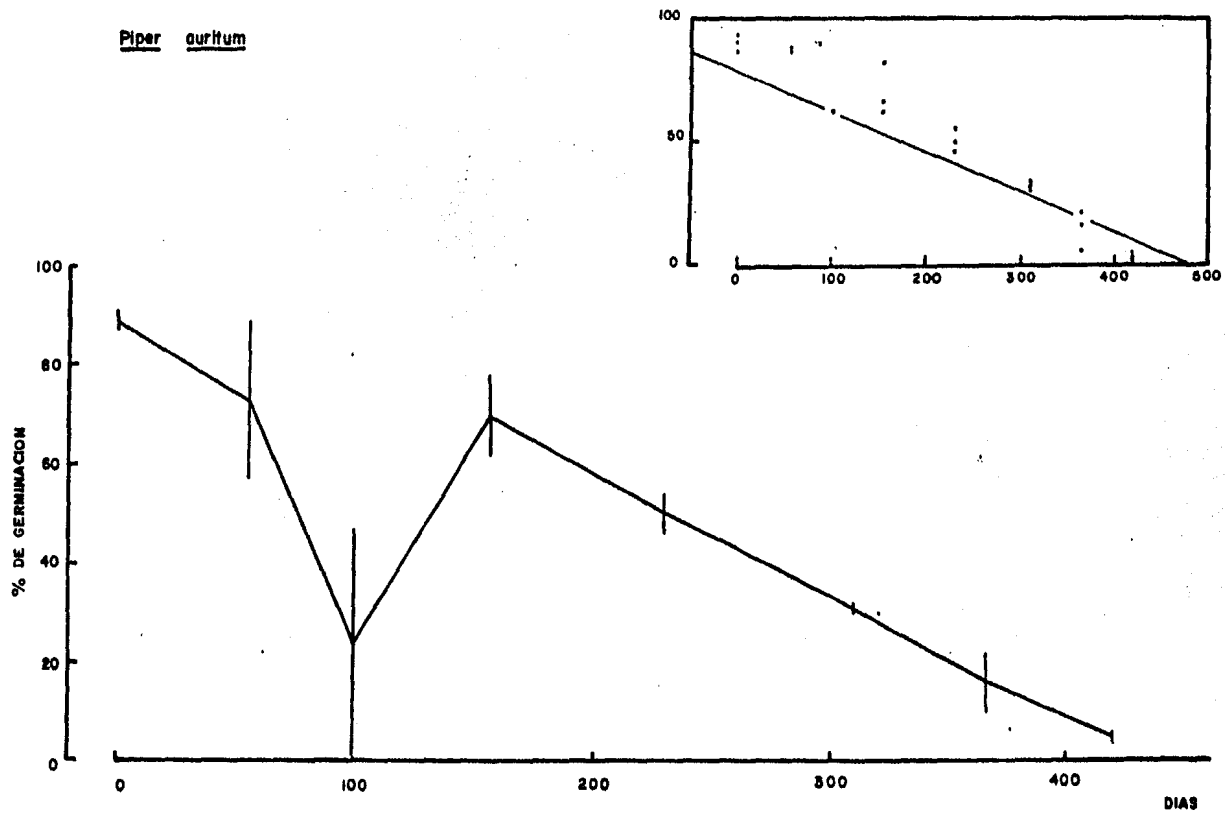


Fig. 9

Piper hispidum

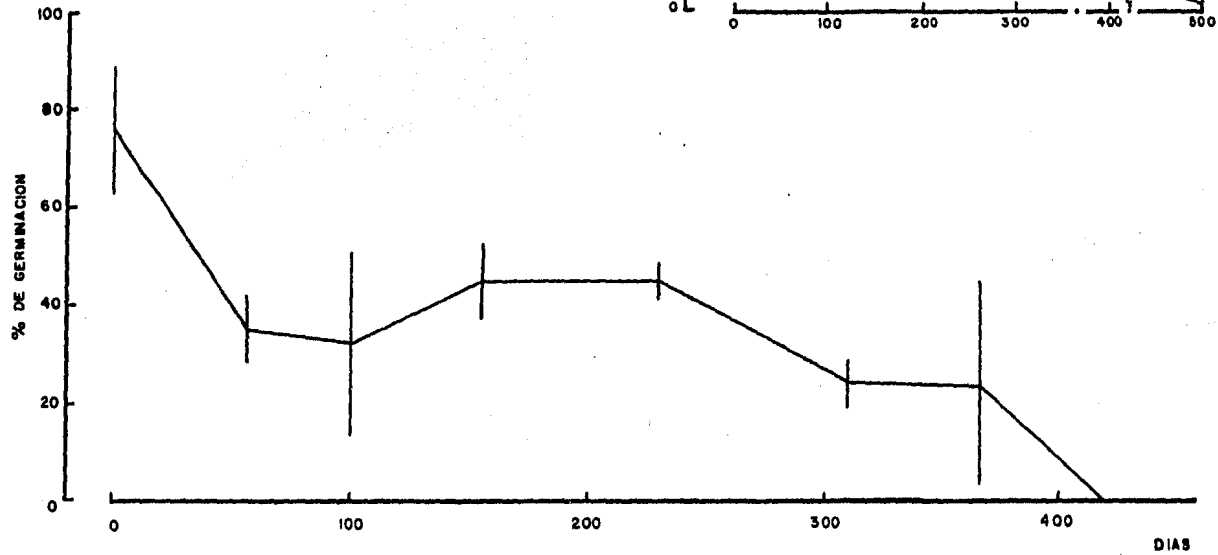


Fig. 10

Solanum diphyllum

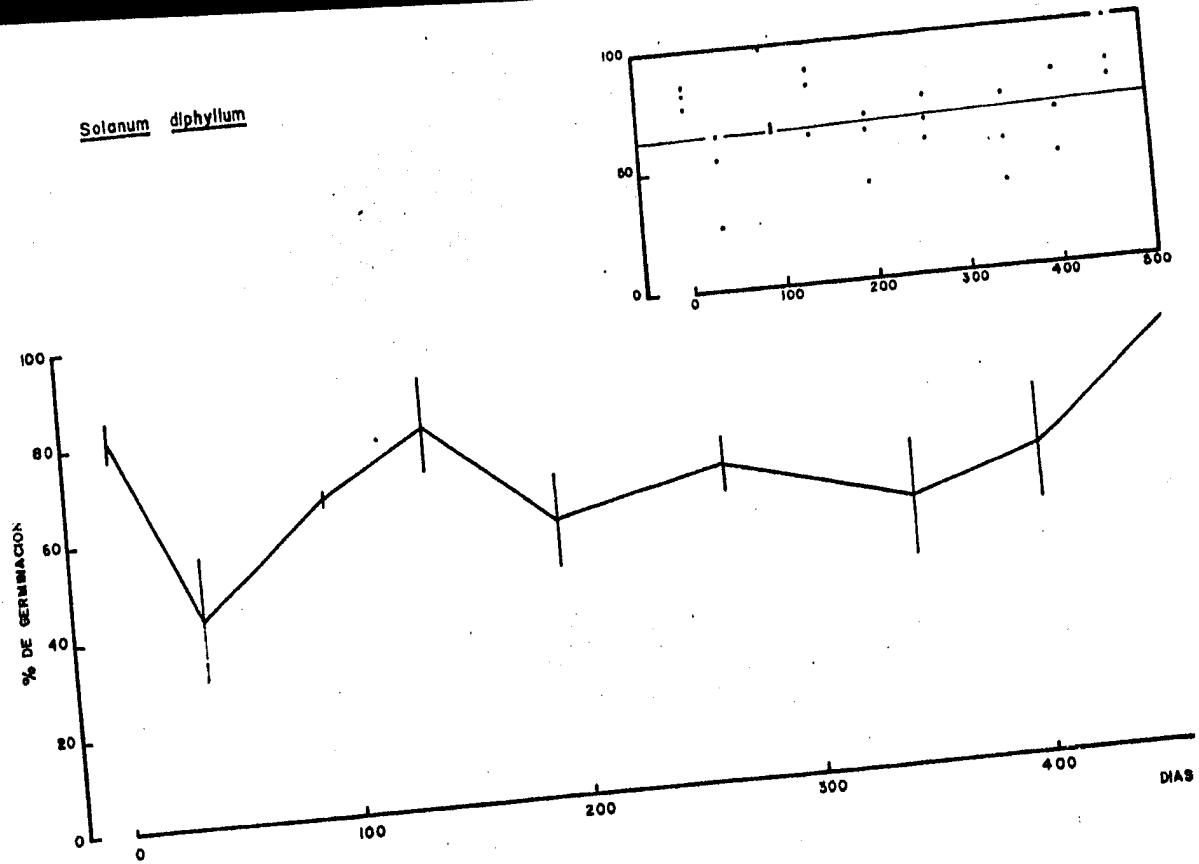


Fig. 11

Trema micrantha

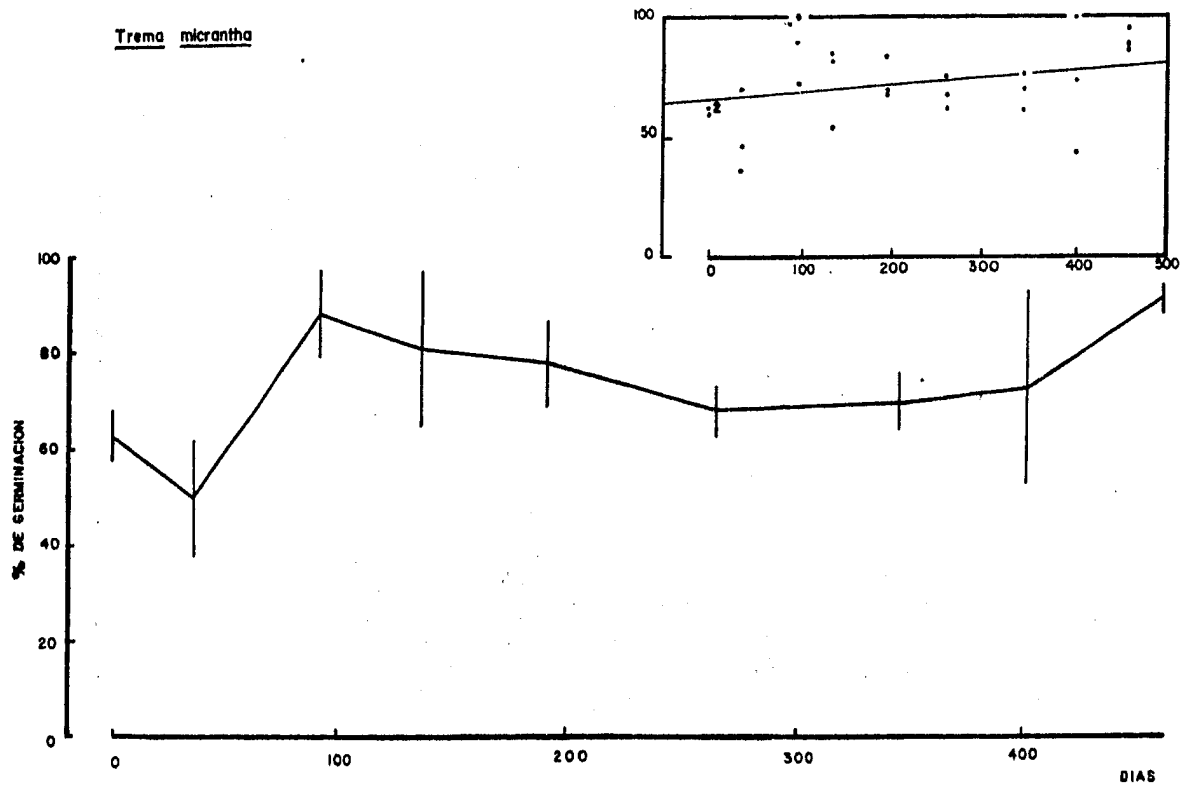


Fig. 12

6. DISCUSION Y CONCLUSIONES

Del comportamiento germinativo de las especies estudiadas en este trabajo hemos cubierto únicamente el aspecto vinculado con la viabilidad de las semillas almacenadas en el suelo. Aunque faltaron algunos puntos más específicos ligados a la viabilidad por cubrir como lo discutiremos posteriormente.

Con base en los resultados obtenidos, se pudieron distinguir cuatro modos alternativos de germinación bajo las condiciones experimentales empleadas. Estos cuatro modos deben representar tipos potenciales de patrón de germinación y estarían representados gráficamente como se muestra en la Fig.13.

Tipo I.

Lo componen Myriocarpa longipes Liebm., Piper auritum H.B.K. y Piper hispidum Sw. ; para este caso el análisis estadístico demostró que hay una relación inversa entre la germinación y el tiempo, es decir, a medida que transcurre el tiempo, las semillas pierden viabilidad, estando en condiciones naturales de almacenamiento.

Dentro de este grupo hay variaciones notables en el patrón, pues para Piper auritum K.B.K., la pérdida de viabilidad es más rápida que para las otras dos especies.

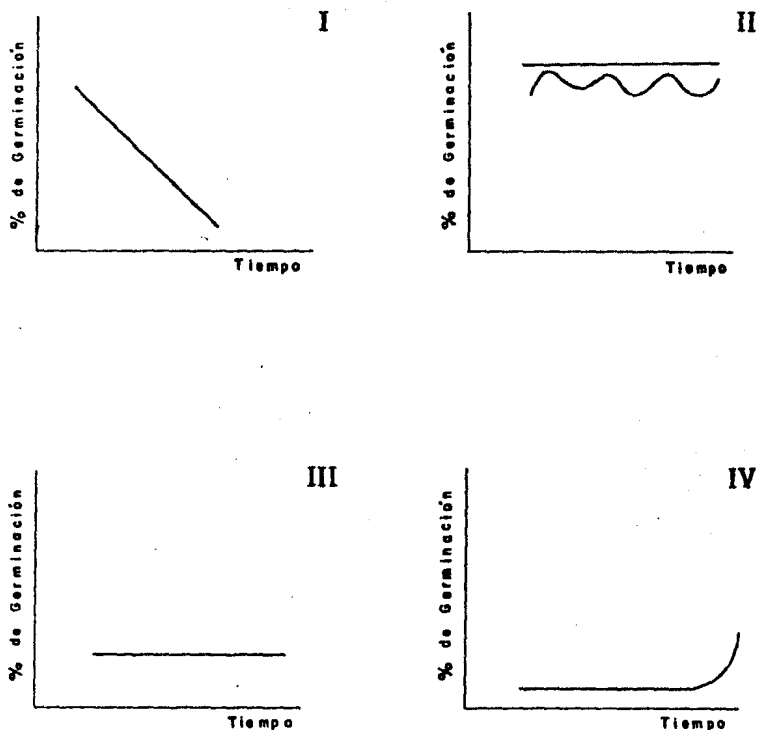


Fig. 13. Comportamientos de germinación encontrados en el presente trabajo para las diferentes especies estudiadas.

- I. Myriocarpa longipes, Piper auritum y Piper hispidum
 II. Carica papaya, Cecropia obtusifolia, Solanum diphyllum
 y Trema micrantha
 III. Mimosa pudica
 IV. Belotia campbellii

En Piper auritum H.B.K. existe un punto (a los 100 días) en donde disminuyó la germinación, y como se dijo anteriormente, es probable que sea un punto anómalo, ya que la varianza entre las repeticiones es muy grande. Es importante considerar que quizás las condiciones del suelo de la selva hayan tenido un efecto en esta especie, es decir, probablemente las condiciones edáficas varíen en el tiempo y por lo tanto afecten de alguna manera las semillas que se encuentran en el suelo (p.ej. imposición de algún tipo de latencia exógena).

El hecho de que la pérdida de viabilidad haya sido más brusca en Piper auritum H.B.K., puede explicarse en función de que esta especie presenta ciertas características como producción continua de semillas, en gran número y germinación en forma masiva y rápida, lo que origina un conjunto de plántulas que se establecen en un tiempo corto.

En lo que se refiere al comportamiento de Myriocarpa longipes Liebm. vemos que obtuvo el máximo porcentaje de germinación inmediatamente después de la colecta de las semillas; es probable que esta especie carezca de una latencia endógena de trascendencia ecológica, pues una vez que son liberadas las semillas, éstas ya están en condiciones de germinar, a menos que ciertas condiciones ambientales (p. ej. falta de luz) se lo impidan y entren en estado de latencia impuesta que puede ser completa y duradera (Vázquez-Yanes, 1976 a).

Si comparamos los resultados de viabilidad de semillas de Myriocarpa longipes Liebm. y Piper auritum H.B.K., obtenidos a lo largo de un año en condiciones de almacenamiento en el laboratorio,

encontrados por Vázquez-Yanes (op cit.) y los resultados de este trabajo en condiciones de almacenamiento natural en el suelo de la selva, observamos que a pesar de que el porcentaje de germinación inicial en ambos casos fue alto, hay diferencias significativas, siendo más bajas en el presente trabajo, podemos decir que en condiciones de laboratorio, la viabilidad se conserva más alta a lo largo del año, mientras que en condiciones naturales tiende a perderse más rápidamente. Esto sugiere que diversos factores del suelo pueden afectar a las semillas.

Tipo II

A este grupo pertenecen: Carica papaya liebm., Cecropia obtusifolia Bertol., Solanum diphyllum Liebm. y Trema micrantha Blume.. Se caracteriza porque no hay un patrón de atenuación o incremento de la germinación respecto al tiempo, es decir, no hay relación entre el porcentaje de germinación y el tiempo, como lo demostró el análisis estadístico. Esto podría indicarnos que diversos factores bióticos y abióticos del suelo (depredación, parasitismo, etc.) son los que intervienen en la variación de los porcentajes de germinación y no necesariamente la edad de las semillas.

Dentro de este grupo hay variaciones fuertes que permiten distinguir dos subgrupos:

Un subgrupo es el de Carica papaya Liebm. y Cecropia obtusifolia Bertol. con variaciones muy irregulares a través del tiempo. Donde Carica papaya Liebm. es una especie pionera temprana, es decir,

colonizadora de claros en los primeras etapas sucesionales, se espera que las semillas se mantengan viables por períodos prolongados de tiempo, en el banco de semillas, para que en el momento que se abra un claro en el dosel de la selva, y se presenten las condiciones óptimas para la germinación y el establecimiento, las semillas puedan germinar. En este caso, Carica papaya Liebm. requiere de fluctuaciones diarias de temperatura para romper latencia y germinar; esto explica en parte que se mantengan latentes las semillas enterradas, pues bajo el dosel de la selva, la temperatura es casi constante, sin embargo, cuando es abierto un claro se presenta el desarrollo de fluctuaciones diurnas de temperatura en la superficie del suelo, llegando incluso a alcanzar hasta 15 grados centígrados o más que la temperatura del suelo en la selva lluviosa (Guevara y Gómez-Pompa, 1972). También es importante considerar para esta especie, la época de producción de semillas y el número de semillas producidas que es bajo y por lo tanto, la aportación de semillas al banco es baja y poco frecuente; esto sería otra causa que en conjunto explique el comportamiento de Carica papaya Liebm.

Para el caso de Cecropia obtusifolia Bertol., en los meses de octubre a febrero, hubo una caída muy marcada en la germinación, que puede corresponder a dos causas aún no dilucidadas, la aparición de una latencia secundaria de corta duración después del enterramiento o a que casualmente las bolsas desenterradas en ese momento (quizás por errores metodológicos) sufrieron una fuerte reducción de su viabilidad. Cecropia obtusifolia Bertol. es una especie colonizadora de claros producidos por caídas de árboles en zonas tropicales. Es probable que después de su llegada al suelo, las semillas entren en un período de latencia inducida que este en relación más con el momento de su llegada al suelo que con la época del año. Vázquez-Yanes y Smith (1982) obtuvieron con Cecropia obtusifolia Bertol. un alto porcentaje de germinación aún después de almacenadas en el suelo durante un año; si comparamos estos resultados con los obtenidos en este trabajo, observamos una disminución en el porcentaje de germinación en el

presente trabajo, pero una gran variación entre cada muestra en ambos experimentos.

Es muy probable que exista algún factor ambiental que haga que las semillas permanezcan latentes por períodos determinados, por lo cual se requiere de investigaciones más detalladas para explicar el posible significado ecológico de estas propiedades germinativas.

Otro subgrupo lo forman Solanum diphyllum Liebm. y Trema micrantha Blume., que mostraron germinación alta y constante a través del tiempo. Lo que se ha reportado para estas especies es que presentan germinación fotorregulada y germinan inmediatamente después de la colecta de las semillas y posteriormente disminuye la germinación o se mantiene estable (Vázquez-Yanes, 1976 a, 1976 c).

Las semillas de estas especies se mantienen viables en el suelo y germinan rápidamente cuando las condiciones microclimáticas de la selva húmeda son cambiadas a condiciones similares que existen cuando hay una perturbación.

Tipo III

Mimosa pudica Liebm. ejemplifica el tercer tipo de comportamiento que presenta latencia innata inducida por la testa de las semillas y germinación termorregulada. Mostró germinación relativamente baja y constante; el análisis estadístico sugiere una relación positiva entre la germinación y el tiempo, y esto se debe a que en la última muestra la germinación se incrementó (ver Fig.7); sin embargo, los resultados

obtenidos posteriormente (no incluidos en el presente trabajo) se observa que no existe esta tendencia.

Tipo IV

Belotia campbellii Sprague. Se caracterizó por la ausencia de germinación en un período prolongado de tiempo y después germinación alta, lo que sugiere un período de latencia innata. Los resultados coinciden con los reportados por Vázquez-Yanes, (1981) quién ha dicho que esta especie presenta latencia endógena que desaparece gradualmente después de los seis meses de almacenamiento artificial, y no fue posible modificarla con tratamientos térmicos ni con ácido giberélico.

Dado lo anterior y considerando la época de producción de semillas que es de noviembre a febrero (G. Ibarra, com. pers.), se deduce que Belotia campbellii Sprague. presenta tal comportamiento en el banco de semillas, permitiendo que se encuentren semillas viables al presentarse condiciones adecuadas para su establecimiento, después de un tiempo más o menos largo posterior a su diseminación.

Finalmente se detectó otro comportamiento caracterizado por la ausencia de germinación dentro del tiempo involucrado en el presente estudio; las especies que lo componen son Ficus insipida Willd. y Siparuna nicaraguensis Hemsl.

Existe evidencia para Ficus insipida Willd. de que únicamente las semillas provenientes de muestras de detritus de murciélago (Orozco-Segovia et al., en prensa), fueron capaces de germinar. Los

datos obtenidos en ambos estudios sugieren fuertemente que las semillas presentan latencia innata y por lo tanto requieren (para este caso) necesariamente del paso a través del tracto digestivo de animales para eliminar algún inhibidor de la germinación. Otro punto que es conveniente señalar es que las semillas utilizadas en el presente estudio fueron colectadas de un sólo individuo y pueden representar una muestra de una cosecha anómala. Variaciones inter-individuales incluyendo una gran proporción de semillas vanas han sido observadas para otras especies de Los Tuxtlas (R. Dirzo, com. pers.).

En relación a Siparuna nicaraguensis Hemsl. no fue posible obtener datos de germinación -que probablemente se deba al porcentaje tan alto de semillas vanas- y además no existe ningún otro informe de la germinación de semillas en zonas tropicales, que nos permita confrontar y discutir el comportamiento observado de dicha especie en el presente estudio. Es importante realizar investigaciones más detalladas para conocer la fisiología de la germinación de esta planta.

Varias de las especies cuyas semillas fueron empleadas en este trabajo presentan germinación fotorregulada (Cecropia obtusifolia Bertol., Myriocarpa longipes Liebm, Piper auritum H.B.K., Piper hispidum Sw., Solanum diphyllum Liebm. y Trema micrantha Blume.). Esta característica puede ser un mecanismo muy importante de conservación de semillas en estado latente en el suelo (Black, 1972). Además son especies que carecen de latencia endógena que se considera como una importante adaptación a ambientes que carecen de períodos largos estacionales de condiciones climáticas inadecuadas para su crecimiento (Vázquez-Yanes, 1976 a), también se considera la latencia endógena, en este caso, como un obstáculo para el establecimiento de

las especies en el momento adecuado, al impedirle responder a un cambio del ambiente.

Las especies que no germinaron o tuvieron germinación baja, pudieron haber perdido su viabilidad durante el almacenamiento, lo cual probaría la permanencia diferencial de las semillas en el suelo bajo condiciones naturales, aunque puede deberse también a mecanismos de latencia innata y/o impuesta. Otro factor importante que se debe considerar sería las condiciones de germinación, ya que las semillas no estuvieron en cámaras germinadoras donde se pudiera controlar temperatura, humedad y luz óptimas para la germinación.

Las condiciones ecológicas bajo las cuales se encuentran las semillas tienen gran importancia en la viabilidad, latencia y finalmente en el crecimiento y desarrollo de las plántulas (Maguire, 1972). De acuerdo con Harper et al. (1970) el significado ecológico de la latencia es que los individuos de una población pueden mantenerse aislados de peligros ambientales en que las plantas no se adaptan y así aseguren la continuación de la población a través de estaciones desfavorables para su crecimiento.

Aunado a esto, Vázquez-Yanes (1976) señala que "en el caso de sucesión secundaria, la latencia de las semillas permite además en las especies sobrevivir a las fases sucesionales inadecuadas para su establecimiento y crecimiento y, por tanto, es de esperarse que las condiciones especiales de cada hábitat a través de la sucesión hayan conducido a cierta selección de las plantas con el tipo de latencia más adecuado para una rápida respuesta a los cambios del medio ambiente". Con estas dos conclusiones y el análisis del presente trabajo, queda plasmada la importancia que tiene la latencia en la sobrevivencia de las especies en ciertos ambientes y en particular en el proceso de regeneración de selvas.

De todo lo anterior se puede concluir que las semillas de una zona cálido-húmeda, tienen posibilidades de permanecer en el suelo, viables y en estado de latencia, por los menos un año (en la mayoría), como se ha comprobado en esta investigación.

Las diferencias interespecíficas encontradas en el presente estudio, en lo referente al comportamiento germinativo, probablemente están correlacionadas con otras características de la historia de vida de las especies estudiadas (longevidad, patrones de diseminación, formas y ritmos de crecimiento, etc.). Muy probablemente esto es reflejo de características coadaptadas que a su vez, determinan diferencias sutiles en la forma de colonización de zonas perturbadas para especies que podríamos considerar como pioneras, en una forma global (sensu lato). El estudio de las posibles repercusiones de las diferencias en comportamiento germinativo reportado en el presente trabajo, es un aspecto que merece más atención, y que debe formar parte del corpus de información necesaria para el conocimiento de la dinámica de la vegetación tropical.

7. RESUMEN

En investigaciones precedentes se ha señalado que semillas de vegetación secundaria se mantienen viables en el piso de la selva por largos períodos de tiempo, en espera de las condiciones óptimas para germinar.

Con base en lo anterior, se realizó un estudio donde se usaron semillas de once especies de plantas pertenecientes a la vegetación de claros de una selva alta perennifolia de Veracruz, México. Se realizaron pruebas experimentales que consistieron en almacenar, durante un año aproximadamente, un número conocido de semillas en condiciones naturales del suelo de la selva, aisladas de los depredadores, para determinar los cambios de su viabilidad expresada en germinación.

Los datos obtenidos durante la investigación indicaron cinco tipos de comportamiento de las semillas en cuanto a su viabilidad y germinación, lo que permite interpretar algunos aspectos ecológicos y fisiológicos de estas plantas: a) semillas que pierden viabilidad a través del tiempo, estando en condiciones naturales de almacenamiento, b) semillas que no presentan un patrón de atenuación o incremento de la germinación respecto al tiempo, c) semillas con un período de latencia innata que desaparece gradualmente con el tiempo, d) semillas con latencia innata pero inducida por la testa o cubierta de la semilla y e) semillas que no germinaron.

. BIBLIOGRAFIA

- MEN, R.D. 1968. A model of seed dormancy. Bot. Rev. 34 (1): 1-28.
- RUBREVILLE, A. 1938. La foret coloniales: les forets de l'Afrique occidentale francaise. Annls. Acad. Sci. Colon. 2:1-245.
- 1947. Les brousses secondaires en Afrique Equatorial. Bois. For. Trop. 2: 24-49.
- BARTON, L.V. 1961. Seed preservation and longevity. Leonard Hill, London.
- 1965. Seed dormancy: general survey of dormancy imposed by external agents. Encycl. Plan. Physiol. 15(2): 699-720.
- BAZZAZ, F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. In: E. Medina, H.A. Mooney y D. Vázquez-Yanes (Eds.) Physiological Ecology Plants of the Wet Tropics. pp: 37-50.
- BELL, C.R. 1970. Seed distribution and germination experiment. In: H.t. Odum y R.F. Pigeon (Eds.) A Tropical Rain Forest. Oak Ridge Tenn. U.S. pp: 177-182.
- BLACK, M. 1972. Control processes in germination and dormancy. Oxford Biology Readers. J.J. Head and D.E. Lowenstein. 20: 1-16.

BOSCH, R. & C. VAZQUEZ-YANES. 1985. Estudio preliminar de la viabilidad natural de las semillas de Cecropia obtusifolia y de los factores ambientales que la modifican. In: A. Gómez-Pompa y S. Del Amo. Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas II. INIREB. (en prensa).

BRINKMAN, W.L.F. & A.N.VIEIRA. 1971. The effect of burning on germination of seeds at different soil depths of various tropical tree species. Turrialba 21: 77-82.

BROKAW, N.V.L. 1983. Treefall gap size and colonizing tree species composition in a tropical forest. In Press: W.G.D'Arcy (Ed). Proceedings of a Symposium to Mark the Completion of the Flora of Panama.

BUDOWSKI, G. 1963. Forest succession in tropical lowlands. Turrialba 13(1): 42-44.

----- 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of succession processes. Turrialba 15(1): 40-42.

CARABIAS, J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálido-húmeda de México, Los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, UNAM, 68 pag.

CASTRO ACUÑA, R. & S. GUEVARA SADA. 1976. Viabilidad de semillas en muestras de suelo almacenado en Los Tuxtlas, Ver. In: A. Gómez-Pompa

et al. (Eds.) Regeneración de Selvas. CECSA, México. pp: 233-239.

COME, D. 1968. Problemes de terminologie poses par la germination et ses obstacles. Bull. Sac. Frac. Physiol. Veg. 14:3-9.

CHEKE, A.S., W. NANAKORN & C. YANKOSES. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in Northern Thailand. Biotropica 11: 88-95.

DAWKINS, H.C. 1966. The time dimension of tropical trees. J. Ecol. 53: 837-838.

DEFRENSE, S. 1982. Principales características de la germination, des graines e du development des plantules de deux especies tropicales *Simphonia globulifera* L.F. (Guttiferae) et *Cedrela odorata* L. (Meliaceae), Memoire, Universite Pierre et Marie Curie.

EVENARI, M. 1956. Seed germination. In: A. Hollaender. "Radiation Biology". Mc. Graw-Hill, New York 3: 518-549.

----- 1961. A survey of the work done in seed physiology by the department of botany. Proc. Int. Seed Test. Ass. 26(4): 597-658.

FLORES, S.S. 1971. Estudios de la vegetación del Cerro del Vigía de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional, Fac. de Ciencias, UNAM, México.

GOMEZ-POMPA, A. 1971. Ecología de una especie tropical. In: A. Gómez-Pompa & S. Del Amo (Eds.). Problemas de Investigación en Botánica. Limusa Wiley, México.

----- & C. VAZQUEZ-YANES. 1974. Studies on the secondary succession of tropical lowlands: The life-cycle of secondary species. Proc. First Inter. Congr. Ecol. The Hague: 336-342.

-----, A.L. ANAYA, F. GOLLEY, G. HARTSHORN, D. JANZEN, M. KELLMAN, L. NEVLING, J. PEÑALOSA, P. RICHARDS, C. VAZQUEZ & P. ZINKE. 1964. Recovery of tropical ecosystems. In: E.G. Farnworth & F.B. Golley (Eds.). Fragile Ecosystems. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, N.Y. pp: 246-366.

GRIME, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley and Sons, Chichester. 222 p.

GUEVARA SADA, S. & A. GOMEZ-POMPA. 1972. Seeds from surface soil in a tropical region of Veracruz, México. J. Arnold Arb. 53(3): 312-335.

HALL, J.B. & M.O. SWAINE. 1980. Seeds stock in Ghanaian forest soil. Biotropica 12: 256-263.

HALLE, F., R.A.A. OLDEMAN & P.B. TOMLINSON. 1978. Tropical Trees and Forest. An Architectural Analysis. Springer Verlag, Berlin.

HARPER, J.L. 1959. The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. Proc. Int. Congr. Crop. Proct., Hamburgo 1: 415-420.

-----, P.H.LOVELL & K.G.MOORE. 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 327-356.

----- 1977. Population Biology of Plants. Academic Press London. 892 p.

HARTSHORN, G.S. 1978. Tree falls in the forest. In: P.B. Tomlinson & M.H.Zimmermann (Eds). Tropical Tree as Living Systems. Cambridge University Press, London. pp:617-638.

-----, 1980. Neotropical forest dynamics. Biotropica 12(Suppl.):23-30.

HOLMES, G.D. & G.BUSZEWICZ. 1958. The storage of seeds temperatures forest tree species. Forestry Abstracts 19: 313-322.

HOLTHUIJZEN, A.M.A. & J.H.A.BOERBOOM. 1982. The Cecropia seedbank in the Surinam Lowland rain forest. Biotropica 14(1): 62-68.

HOPKINS, M.S. & A.W. GRAHAM. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rain forest in North Queensland, Australia. Biotropica 15(2): 90-99.

KEAY, R.W. 1960. Seed in Forest Soil. Nigerian For. Inf. (N.S.) 42 p.

- KELLMAN, M.C. 1974. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. J. Appl. Ecol. 11: 669-678.
- KIVILAN, M.A. & R.S. BANDURSKI. 1973. The ninety-year period for Dr. Beal seed viability experiment. Amer. J. Bot. 60: 140-145.
- LEBRON, M.L. 1979. An autoecological study of Palicourea riparia Bentham as related to rain forest disturbance in Puerto Rico. Oecologia 42: 31-46.
- LECK, M.A. & K.J. GRAVELINE. 1979. The seed bank of a freshwater tidal marsh. Amer. J. Ecol. 67: 893-921.
- LIEW, T.C. 1973. Occurrence of seed on virgin forest trop soil with particular reference to secondary species in Sabah. Malay. Forest. 36: 185-193.
- LOT-HELGUERAS, A. 1976. La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", pasado, presente y futuro. In: A. Gómez-Pompa et al. (Eds). Regeneración de Selvas, CECSA, México. pp: 31-69.
- MAGUIRE, J.D. 1972. Physiological disorders in germination seeds induced by the environment. In: W. Heydecker (Ed). Seed Ecology, Butterworths, London. pp:289-309.

MARTINEZ-RAMOS, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural en una selva alta perennifolia. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, UNAM, México.

-----, 1985. Claros, historia de vida de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: A. Gómez-Pompa & S. Del Amo (Eds). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas II, INIREB. (en prensa)

MAURY-LECHON, G., A.M.HASSAN y O.R. BRAVO. 1981. Seed storage of Shorea parvifolia and Dipterocarpus humeratus. Malay Forest. 44: 267-280.

MAYER, A.M. & A. POLJAKOFF-MAYBER. 1978. The Germination of Seed. 2a. ed. Pergamon Press. 192 p.

MIRANDA, F. & E.X.HERNANDEZ. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Mex. 28: 29-179.

MORENO CASASOLA, P. 1973. Latencia y viabilidad de semillas de vegetación primaria. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias. UNAM, México.

----- 1976. Viabilidad de semillas de árboles tropicales y templados: una revisión bibliográfica. In: A. Gómez-Pompa et al, (Eds). Regeneración de Selvas. CECSA, México. pp: 471-526.

NG, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds). Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press, London. pp: 129-162.

OROZCO-SEGOVIA, A., M.A. ARMELLA, N. CORREA & C. VAZQUEZ-YANES. 1985. Interacciones entre una población de murciélagos de la especie Artibeus jamaicensis y la vegetación del área circundante en la región de Los Tuxtlas, Ver. In: A. Gómez-Pompa & S. Del Amo (Eds.) Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas II, INIREB. (en prensa).

PENNINGTON, T.D. & J. SARUKHAN. 1968. Arboles Tropicales de México. Inst. Nal. Inv. For. S.A.G. y F.A.O. (México).

PIÑERO, D., J. SARUKHAN & E. GONZALEZ. 1977. Estudios demográficos en plantas Astrocaryum mexicanum Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Mex. 37: 69-118.

PREVOST, M.F. 1981. Mise en evidence des graines d' especes pionniers dans le sol de foret primaire en Guyane. Turrialba 31: 121-127.

PUTZ, E.F. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado island, Panama. Ecology 64(5): 1069-1074.

RICO, M.A. & A. GOMEZ-POMPA. 1976. Estudio de las primeras etapas sucesionales de una selva alta perennifolia en Veracruz, México. In: A. Gómez-Pompa et al. (Eds). Regeneración de Selvas. CECSA, México. pp: 112-202.

ROBERTS, E.H. 1972. Dormancy: a factor affecting seed survival in the soil. In: E.H. Roberts (Ed). Viability of Seed. Chapman and Hall, LTD, London. pp: 321-359.

SARUKHAN, J. 1964. Estudios de la sucesión en una área talada de Tuxtepec, Oax. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias. UNAM, México. 68 P.

SHULZ, J.P. 1960. Ecological studies on rain forest in northern Suriname. Amsterdam: North Holland Publishing Co. 267 p.

SOTO ESPARZA, M. 1976. Algunos aspectos climatológicos de la región de Los Tuxtlas. In: A. Gómez-Pompa et al. (Eds). Regeneración de Selvas. CECSA, México. pp: 70-111.

SOUSA, M. 1964. Estudio de la vegetación secundaria en la región de Tuxtepec, Oax. Publ. Esp. Inst. Nal. Invest. Forest. 3: 91-105.

----- 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Ver. An. Inst. Biol. UNAM 39 Ser. Bot., 1: 121-160.

STRONG, D.R. 1977. Epiphyte loads, tree falls, and perennial forest disruption: mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. J. Biogeogr. 4: 215-218.

SYMINGTON, C.F. 1933. The study of secondary growth on rain forest sites in Malay. Malay. Forest. 2: 107-117.

THOMPSON, K. & J.P. ORIME. 1979. Seasonal variations in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. J.Ecol. 67: 893-921.

TOOLE, E.H. & E. BROWN. 1946. Final results of the Durel buried seed experiment. J. Agric. Res. 72: 201-210.

TORQUEBIAU, E. 1981. Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique. These Docteur Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Académie de Montpellier.

UHL, C., K. CLARK, H. MURPHY, 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. J. Ecol. 69: 631-649.

-----, -----, 1933. Seed ecology of selected Amazon Basin successional species. Bot. Gaz. 144(3): 419-425.

VAN STEENIS, C.G.G.G. 1958. Regeneration as factor for judging the status of vegetation types: The biological nomad theory. In: Proc. Kandy Symp. UNESCO. Ceylan. pp: 212-215.

VAZQUEZ-YANES, C. 1974. Studies on the germination of seeds of Ochroma lagopus Swartz. Turrialba 24(2): 176-179.

----- 1976 a. Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. In: A. Gómez-Pompa et al. (Eds). Regeneración de Selvas. CECSA, México. pp: 279-385.

----- 1976 b. Seed dormancy and germination in secondary vegetation tropical plants: the role of light. Com. Phys. Ecol. 1: 30-34.

----- 1976 c. Estudio comparativo de la germinación en Piper hispidum Sw. y Solanum diphyllum L. Rev. Soc. Am. His. Nat. 133-137.

----- 1981. Germinación de dos especies Tiliáceas arbóreas de la vegetación secundaria tropical: Belotia campbellii y Heliocarpus donnell-smithii. Turrialba 31: 81-83.

----- & DROZCO-SEGOVIA. 1982. Germination of the seed of a tropical rain forest shrub Piper hispidum Sw. (Piperaceae) under different light quality. Phyton 42: 143-149.

----- & ----- 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: a review. In: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vazquez-Yanes (Eds). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. W. Junk. Publishers. pp:37-50.

----- & H. SMITH. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees Cecropia obtusifolia and Piper auritum and its ecological significance. New Phytologist 92: 477-485.

VILLIERS, T.A. 1974. Seed Aging: Chromosome stability and extended viability of seed storage fully imbibed. Plant Physiol. 53: 875-878.

----- & D.J. EDCUMBE. 1975. On the cause of seed deterioration in dry storage. Seed Sci. & Technol. 3: 761-774.

WAREING, P.F. 1965. Endogenous inhibitors in seed germination and dormancy. Encycl. Plan. Physiol. 15(2): 909-924.

----- 1966. Ecological aspects of seed dormancy and germination. In: J.G. Hawkes (Ed). Reproductive Biology and Taxonomy of Vascular Plants. Pergamon Press. London. pp: 103-121.

WENT, F.W. & P.A. MUNZ. 1949. A long term test of seed longevity. Aliso 2: 63-75.

WHITMORE, T.C. 1975. Tropical Rain Forest of the Far East. Oxford: Clarendon Press. xiii-282 p.

----- 1976. Re-issue of a classic on Malasian forest botany. Taxon 25: 629-630.

----- 1978. Gaps in the forest canopy. In: P.B. Tomlinson y M. H. Zimmermann (Eds). Tropical Trees as Living Systems. Cambridge Univ. Press. Cambridge. England. pp: 639-655.

----- 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forest. Forestry Abstracts 44(12): 767-779.