

2ej
180-A

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ANALISIS DEL CRECIMIENTO DE CUATRO ESPECIES DEL GENERO

PIPER L. EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE LUZ.

TESIS
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
PRESENTA
MARIA ESTHER SANCHEZ CORONADO



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.

ANALISIS DEL CRECIMIENTO DE CUATRO ESPECIES DEL GENERO
PIPER L. EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE LUZ.

Tej

CONTENIDO:

INTRODUCCION:

El ambiente luminico de las selvas.
Estudios sobre el crecimiento vegetal.
Las especies.
Caracteristicas de la zona de estudio.

MATERIALES Y METODOS:

Experimento de campo.
Experimento en condiciones de ambiente controlado.

RESULTADOS

SINTESIS DE RESULTADOS POR ESPECIE

DISCUSION

Desarrollo en la sombra.
Desarrollo en condiciones de luz directa.

BIBLIOGRAFIA

ANALISIS DEL CRECIMIENTO DE CUATRO ESPECIES DEL GENERO
PIPER L. EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE LUZ.

INTRODUCCION.

De los diversos recursos que las plantas obtienen de su medio circundante (agua, iones, CO₂ y luz), la luz representa la fuente inicial de energia para llevar a cabo una serie de reacciones que afectan su metabolismo, desarrollo y crecimiento. Esto sucede directamente mediante la fotosíntesis e indirectamente, ejerciendo el control de una serie de procesos tales como la germinación, elongación, expansión foliar, síntesis de clorofila, movimientos de los estomas, fenología y morfogénesis. Por lo anterior, el estudio de la luz, su variabilidad en el ambiente y su efecto sobre las plantas, es uno de los campos de mayor interés desde el punto de vista de la fisiología ecológica de las plantas; sin embargo, este campo representa también uno de los retos más difíciles de abordar, ya que la luz, independientemente de su complejidad como fenómeno físico, varía en múltiples formas en el medio ambiente en el que las plantas crecen y cada una de estas formas de variación de la luz, puede afectar de alguna manera el crecimiento y desarrollo de las plantas (Bainbridge et al ; 1966; Smith, 1981).

Algunas de las propiedades de la luz, cuya variación afecta de diferente manera a las plantas son las siguientes:

1.- La densidad del flujo fotónico, principalmente de la

fracción fotosintéticamente activa del espectro luminoso (400 a 700 nm) ("Photosynthetically active radiation" - en adelante PAR-), que afecta a las plantas determinando la cantidad de energía disponible para la fotosíntesis y como consecuencia, los incrementos de biomasa o crecimiento (Bell y Rose, 1981).

2.- La calidad espectral de la luz o cantidad de energía distribuida en las diferentes zonas del espectro luminoso que incide sobre las plantas, puede afectar los procesos de germinación y los eventos fenológicos, y tiene un efecto determinante en la morfogénesis, o sea en el desarrollo y disposición de los tejidos y órganos vegetales; además, por este factor se ven determinados ciertos tropismos.

Ciertas franjas del espectro que no tienen efectos fisiológicos directos, como el infrarrojo o el ultravioleta, el primero puede afectar a las plantas modificando su temperatura y el segundo producir alteraciones bioquímicas a nivel macromolecular.

3.- La cantidad relativa de luz directa y difusa que las plantas reciben, tiene influencia en la arquitectura vegetal. La conformación fotosintética de diferentes secciones de la planta y finalmente también en el crecimiento y la morfogénesis, pues PAR y composición espectral también varían con la direccionalidad (Monteith, 1976).

El propósito del estudio presentado en esta tesis, es analizar el efecto de cuatro diferentes condiciones de iluminación sobre la sobrevivencia y algunos aspectos del crecimiento de las plántulas de 4 especies filogenéticamente cercanas, que crecen en una selva alta perennifolia (terminología de Miranda y Hernández X, 1963) en Veracruz, México; de

esta manera se intenta contribuir al entendimiento de la distribución de estas plantas en el medio natural en función de uno de sus principales factores ecofisiológicos: la luz.

El Ambiente Luminico de las Selvas.

En la actualidad, es bien sabido que el dosel vegetal en las selvas dista mucho de ser estable, (Evans et al. ., 1966; Martínez, 1985). Los árboles o sus ramas caen con cierta frecuencia, las hojas de los árboles varían en abundancia, grosor y disposición en el espacio y en el tiempo y la vegetación puede ser perturbada. Todo esto genera condiciones de iluminación en las que la cantidad de PAR puede variar de sitio a sitio hasta en 3 o 4 órdenes de magnitud y la composición espectral se modifica también radicalmente (Denslow, 1980; Chazdon y Fetcher, 1984). En todas las selvas se genera un mosaico de condiciones de iluminación diferentes que va cambiando a través del tiempo.

En las zonas de selva madura, el ambiente luminoso se ve modificado además en un gradiente vertical (Mooney et al. ., 1983) en virtud de que la cobertura vegetal superior captura las radiaciones, dando como resultado un incremento en la reflexión y una absorción gradual de distintas longitudes de onda, de manera que a las plantas del sotobosque solo llega un pequeño porcentaje de la iluminación inicial, pobre en azul y rojo y rico en ultravioleta e infrarrojo cercano (Whitmore, 1983); sin embargo, en sentido horizontal, las fluctuaciones diarias no son muy marcadas (Chazdon y Fetcher, 1984).

En los claros, las características de iluminación que

llega a las plantas, dependen del tamaño de la apertura, variando entre los diferentes sitios del mismo (Martínez-Ramos, 1985). En los sitios abiertos de grandes dimensiones, la luz no es un factor limitante; sin embargo en estos lugares, las variaciones diarias son muy marcadas (Chazdon y Fetcher, 1984). Gracias al reciente desarrollo de sensores de luz destinados a usos fisiológicos y ecológicos, actualmente se cuenta con algunas caracterizaciones precisas del clima lumínico en la vegetación forestal tropical y subtropical, como lo ejemplifica el trabajo de Pearcy (1983), en Hawaii, y el de Chazdon y Fetcher (1984) en La Selva, Costa Rica.

Como conclusión principal de esos estudios, se muestra que bajo el dosel denso, la cantidad de PAR disponible para las plantas, seguramente se encuentra la mayor parte del tiempo por abajo de la cantidad requerida para que alcancen el punto de compensación fotosintética la mayor parte de las especies; sin embargo, los ocasionales rayos directos de luz que se cueñan por el dosel, producen incrementos de varios órdenes de magnitud en la energía disponible y posiblemente constituyen la principal fuente de energía del estrato bajo (Mooney *et al.*, 1983; 1984).

También la composición espectral de la luz cambia radicalmente modificándose principalmente la relación R/RL, (rojo/ rojo lejano) cuyo efecto sobre el estado de activación del fitocromo y finalmente sobre la morfogénesis es bien conocido (Frankland y Letendre, 1978; Holmes, *et al.* . Las mediciones de la relación R/RL efectuadas en la selva de "Los Tuxtlas" por Mujaes y Del Amo (1985), utilizando el espectrofotómetro diseñado por Francois *et al.* . (1975), indican

valores de 0.01 a 0.29 bajo el dosel vegetal y de 0.51 a 0.66 fuera de este.

La relación entre la dinámica de la selva y el ambiente luminoso reviste gran importancia en la composición florística del bosque tropical, ya que para que una planta pueda establecerse en un ambiente determinado, requiere de la habilidad para explotarlo exitosamente, y considerando que el crecimiento es una manifestación de la adaptación como un reflejo de la aclimatación del sistema fotosintético en respuesta a un ambiente luminoso dado, es importante estudiar el desarrollo de las plantas en distintas condiciones de luz debidas a la presencia, ausencia y/o características del dosel vegetal superior, lo cual puede aportar información sobre la plasticidad fenotípica y la capacidad para aclimatarse de especies filogenéticamente relacionadas que ocupan ambientes luminosos diferentes.

El objetivo del presente trabajo, es evaluar mediante un análisis comparativo del crecimiento, la capacidad de aclimatación a distintas condiciones luminosas de 4 especies del género *Piper* que presentan una distribución diferente en el bosque tropical, bajo la hipótesis de que su presencia, establecimiento y desarrollo están determinados por la luz.

Estudios Sobre el Crecimiento de Plantas.

La ganancia de biomasa, el crecimiento en altura, la cantidad y tamaño de las hojas y la longevidad de las mismas sobre la planta, son elementos indicativos de la productividad vegetal, que a su vez depende de la capacidad fotosintética.

la cual se ve afectada entre otros factores, por presiones ambientales ante las cuales, las plantas pueden presentar una aclimatación que les permita ser más o menos eficientes en un ambiente dado. Una manera de evaluar dicha aclimatación es mediante el análisis de crecimiento, el cual permite dilucidar las relaciones causales entre los mecanismos que controlan el crecimiento, ya que considera los cambios en ciertos componentes del crecimiento que podrían afectar la producción de materia seca (Evans, 1972), cambios que pueden manifestarse como incrementos de los parámetros medidos o presentarse como una variación morfológica o diferenciación anatómica (Hunt, 1978).

A este respecto, se han realizado numerosos trabajos (Bjorkman, 1963; Gauhi, 1976; Clough *et al.*, 1979, 1980) que evalúan el desempeño de algunas especies vegetales bajo ciertas condiciones de luz, tanto en el campo como en condiciones de ambiente controlado; a través de un análisis de crecimiento en distintos estados del desarrollo vegetal. Son importantes los trabajos concernientes a los estados de plántula y juvenil, ya que la sobrevivencia y desarrollo en dichas etapas, son decisivos para el establecimiento de las especies (Del Amo, 1985).

Trabajos como el realizado por McLaren y Smith (1978), han permitido evaluar los efectos tanto de la cantidad como de la calidad de la luz en el desarrollo vegetal, a través de mediciones de parámetros cuantitativos como el peso seco, área foliar, y concentración de pigmentos, así como de parámetros cualitativos como estructura ó grosor foliar. Algunos otros han sido enfocados al estudio de las respuestas vegetales a

Ámbitos específicos del espectro luminoso y los receptores relacionados con los mismos; como por ejemplo, el trabajo realizado por Deregibus et al , (1985) sobre la respuesta de las plantas al incremento de luz roja, o aquellos que abordan el efecto del fitocromo tanto en el crecimiento (Frankland y Lettendre, 1977), como en la fotomorfogénesis (Holmes y Smith, 1976).

Existen además trabajos sobre la aclimatación fotosintética a las intensidades luminosas contrastantes en el medio natural (Bjorkman, 1966; Clough et al ., 1980) o aquellos que caracterizan mediante el análisis de crecimiento, genotipos o razas ecológicas (Bjorkman, 1966 y Clough et al ,1980), de acuerdo a las diferencias fotosintéticas presentadas en distintos ambientes luminosos.

Con base en los antecedentes mencionados, se eligió el análisis de crecimiento para analizar y evaluar el desempeño y aclimatación de las plántulas de las especies estudiadas en el presente trabajo, a intensidades contrastantes de luz.

Las Especies.

Eiper es uno de los géneros más característicos de la vegetación tropical de América, el cual cuenta con una gran cantidad de especies de amplia distribución, presentándose mayores concentraciones y centros de dispersión en América Latina y Malasia (Yunker, 1958). Se encuentran representantes de este género en los distintos estados sucesionales, tanto en selva madura, zonas perturbadas, así como en zonas de transición; Semple (1974) atribuye esto, a que han desarrollado estrategias reproductivas que conducen a la sobrevivencia.

cia en ambientes cambiantes; estrategias tales como un gran número de polinizadores, la formación de frutos pequeños y de fácil dispersión, así como la reducción de sus partes florales. Esta última característica, aunada a la semejanza morfológica de las especies de este género, ha dado lugar a un gran problema taxonómico, ya que se reconocen dentro de este género cerca de 1500 especies (Gómez-Pompa, 1966), dentro de las cuales existen numerosas sinonimias que complican las relaciones sistemáticas dentro de este género. Lo anteriormente mencionado, ha generado por otro lado, el interés por conocer su capacidad adaptativa y su tolerancia a los distintos ambientes en que se encuentra, existiendo trabajos con plantas de este género en distintas etapas de su desarrollo, entre los que se pueden mencionar los estudios de germinación realizados por Vazquez-Yanes (1976, 1980) y Orozco-Seqovia (1986) en los que se confirma que las semillas de distintas especies de *Piper* responden a una amplia gama de iluminación, o el experimento realizado por Tinoco (1985), que analiza la plasticidad fotosintética de *P. hispidum* a distintas condiciones de luz, encontrándose diferencias fisiológicas, morfológicas y bioquímicas entre las poblaciones que crecen en ambientes luminosos contrastantes, lo cual indica que es un grupo con gran plasticidad fenotípica y que puede colonizar diferentes ambientes por su gran capacidad de aclimatación. Existe además un trabajo sobre el daño realizado por insectos herbívoros en una especie de este género (*P. abelianum*) (Marquis, 1984), o el estudio realizado por Fleming (1985) en el que analiza las estrategias desarrolladas por cinco especies simpátricas de *Piper* para coexistir. Cabe

también mencionar la caracterización fotosintética de algunas especies de *Piper* en Los Tuxtlas realizada por Mooney et al (1984).

La flora de Los Tuxtlas incluye 11 especies del género *Piper* distribuidas en una variedad de habitats y estados sucesionales con base en lo cual pueden agruparse dentro de cinco categorías:

1) Especies heliófitas, que incluye a *P. auritum*, *P. umbellatum* y *P. peltata*; 2) especies umbrófilas, donde se encuentran *P. aequale* y *P. lapathifolium*; 3) especies de amplia distribución en un gradiente luminoso determinado por el desarrollo de la vegetación, grupo que incluye a *P. amalago*, *P. hispidum* y *P. sanctum*; 4) especies transicionales como *P. aduncum* y *P. yzabalanum*; 5) especies semiacuáticas. con un representante que es *P. nitidum* (Vázquez-Yanes, 1976).

Las cinco especies escogidas para este trabajo fueron las siguientes:

P. auritum que es una especie arbórea y *P. umbellatum* que es herbácea; ambas son características de áreas perturbadas, donde aún no se forma el dosel superior; *P. aequale* que es un arbusto de crecimiento lento y que se localiza únicamente bajo el dosel vegetal y *P. aff hispidum*, arbusto perteneciente a las especies de amplia distribución, capaz de persistir en condiciones sombreadas pudiéndose encontrar tanto en zonas de transición como en el interior de la selva (Vázquez-Yanes, 1966).

En cuanto a algunos aspectos fisiológicos, en el Cuadro I se presentan las características de las especies consideradas en este estudio.

Características de la zona de estudio.

El trabajo de campo se realizó en la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas", localizada a 95 04'-95 09' de longitud y a 18 34'- 18 76' de latitud Norte al sur de Veracruz.

Su clima es cálido-húmedo, con una precipitación anual promedio de 4900 mm y temperatura anual promedio de 27 C (Lot-Helgueras, 1976). Aún cuando llueve todo el año, se tiene una época de lluvias de junio a febrero y una época de secas de marzo a mayo, el mes más seco es generalmente mayo y los más lluviosos van de agosto a noviembre.

El sustrato geológico subyacente esta constituido por rocas basálticas y andesíticas mezcladas con cenizas volcánicas encontrándose afloramientos de rocas sedimentarias como calizas, arcillas y areniscas (Estrada, *et al* ,1985).

La vegetación de " Los Tuxtlas" es la selva alta perennifolia (Miranda y Hernandez, 1963). Estrada, *et al* (1985), hacen una detallada descripción de las características geográficas, así como de las comunidades vegetal y animal características de la Estación, puntualizando que existen notables diferencias florístico estructurales en el sentido vertical y horizontal de la comunidad, lo que se refleja en la amplia diversidad de especies aquí encontrada.

Cuadro 1.- Características comparativas de las especies de piper utilizadas en el presente estudio (según Vázquez-Yanes, 1976 y Mooney et al., 1984).

	<u>P. auritum</u>	<u>P. umbellatum</u>	<u>P. aff. hispidum</u>	<u>P. aequale</u>
Area foliar (cm ²)	485.5	447.3	64.7-76.2	35.8
peso foliar específico (g m ⁻²)	39.9	39.7	44.1-30.9	14.4
Tasa máxima fotosintética con base en área (mol m ⁻² s ⁻¹)	6.2	8.5	6.5	-
punto de compensación (mol m ⁻²)	12	15	20	-
punto de saturación (mol m ⁻²)	400	300	300	-
Nitrógeno foliar (mg g ⁻¹)	46.9	36.2	32.6-30.2	27.6
Número de semillas en un gramo	7142	20,000	4347	7692
% germinación luz/oscuridad	92/0	96/0	92/4	76/0

MATERIALES Y METODOS

Se hizo un análisis comparativo del establecimiento y crecimiento de las plántulas de 4 especies del género Piper en distintas regiones de la selva. Paralelamente al trabajo de campo se realizó un estudio en cámaras de crecimiento con ambiente controlado para dos especies que habitan lugares contrastantes (P. aequale y P. auritum), con el fin de evaluar la respuesta debida unicamente a variaciones de la intensidad luminosa.

En el presente trabajo, el crecimiento se evalúa por una parte, a través de la Tasa Relativa de Crecimiento promedio:

$$R = \frac{\ln \text{ peso seco } 2 - \ln \text{ peso seco } 1}{\text{ tiempo } 2 - \text{ tiempo } 1} \quad (\text{ecuación } 1)$$

(Evans, 1972)

como un Índice de la eficiencia de las plantas para incrementar su biomasa por unidad de peso de material vegetal, en la unidad de tiempo (Hunt, 1978). Por otro lado, se evalúa a través de los componentes de la misma: La Proporción de Area Foliar (F) y la Tasa de Asimilación Neta (E). La Proporción de Area Foliar (F) representa la relación entre el área foliar y el peso seco total de la planta:

$$F = \frac{\text{Area foliar}}{\text{Peso seco total}} \quad (\text{ecuación } 2)$$

(Evans, 1972)

En un intervalo de cosechas, el valor medio (F), está

dado por :

$$F = \frac{\text{Área foliar } 1 / \text{peso seco } 1 + \text{Área foliar } 2 / \text{peso seco } 2}{2}$$

o sea:

$$F = \frac{E_1 + E_n}{n} \quad (\text{ecuación } 3)$$

en este trabajo se calculó:

$$F = \frac{E_1 + E_2 + E_3 + E_4 + E_5}{5}$$

El otro componente de la Tasa Relativa de Crecimiento (R) que fuè calculado, es la Tasa de Asimilación Neta (E), que es un índice de la eficiencia de las hojas como productores de nuevo material:

$$E = \frac{\text{Peso seco } 2 - \text{Peso seco } 1}{\text{tiempo } 2 - \text{ tiempo } 1} \cdot \frac{\ln \text{Área foliar } 2 - \ln \text{Área foliar } 1}{\text{Área foliar } 2 - \text{Área foliar } 1}$$

(ecuación 4)
(Hunt, 1978)

Entre ambos componentes existe una relación inversa (Hughes, 1966; Evans, 1972; Hunt, 1978) como se deduce de la siguiente ecuación:

$$R = E F \quad (\text{ecuación } 5)$$

(Hunt, 1978)

lo cual puede interpretarse en términos fisiológicos, ya que la reducción en F, implica un incremento en el grosor foliar

o un aumento en el peso seco total de la planta, lo que refleja un incremento en la capacidad para la asimilación de CO₂ (ganancia de peso por unidad de área foliar) (Hughes, 1966; Evans, 1972; Hunt, 1978). La reducción en E, puede disminuir el almacenamiento de materia seca en asimilación y así conllevar a altas medidas de área foliar con respecto al peso seco (F).

Otras variables que se midieron, fueron el incremento en longitud, el número de hojas y el área foliar; estas 2 últimas, como una medida del sistema asimilador de CO₂.

Se realizaron las mediciones microclimáticas, registrándose: intensidad luminosa y PAR, temperatura ambiental y humedad relativa en cada sitio experimental, medidas todas al nivel en que estaban colocadas las plántulas.

Experimento de Campo.

Se eligieron dos zonas con condiciones de luz contrastantes: selva madura y una región altamente perturbada, localizada en un borde del camino que conduce a la estación, con llegada de luz directa (las condiciones microclimáticas de las mismas se reportan en el Cuadro 2). Las plántulas se obtuvieron a partir de semillas (tomadas de por lo menos tres individuos) que se pusieron a germinar en cajas de Petri sobre un sustrato de agar al 1% en agua destilada. Las plántulas se colocaron individualmente en bolsas con tierra proveniente de la selva y previamente homogeneizada mezclándola manualmente; se trasplantaron 120 individuos de cada especie en ambas zonas escogidas y se protegieron por medio de vive-

ros contruidos con tela plástica de mosquitero para evitar daños por herbivoría.

Se realizó un registro mensual de la longitud, número de hojas y sobrevivencia de las plántulas, tomándose muestras constituidas por 10 plántulas escogidas al azar para cuantificar peso seco y área foliar. El experimento duró 5.5 meses.

Experimento en Condiciones de Ambiente Controlado.

Este experimento se llevó a cabo en cámaras de crecimiento CONVIRON bajo dos condiciones lumínicas con las siguientes características: en la cámara con intensidad de luz alta, el sistema de iluminación estuvo compuesto por ocho lámparas SYLVANIA de luz fluorescente de 160 watts, 2 fluorescentes de 20 watts y tres focos de luz incandescente de 100 watts cada uno. La condición de iluminación baja, se consiguió mediante una lámpara fluorescente de 160 watts y una incandescente de 15 watts (Cuadro 2).

Para este experimento se eligieron dos especies que presentan distribución contrastante en el ambiente natural: *P. auritum* y *P. aequale*. Se germinaron las semillas de la misma manera que en el experimento de campo y las plántulas se colocaron cada una en macetas de plástico con tierra de la selva y posteriormente en dos cámaras con intensidad de luz contrastante. El lote experimental de *P. aequale* fue de 115 plántulas y de 60 en *P. auritum* en cada una de las 2 cámaras en virtud de que fue el número de plántulas que sobrevivieron al

cambio del agar a las macetas. Las plántulas se regaron dos veces por semana y fueron rotadas periódicamente para evitar efectos por gradientes luminosos debidos a la colocación de las lámparas en las cámaras.

Cada dos semanas se realizaron mediciones de longitud, número de hojas y área foliar; además se tomaron muestras mensualmente de 10 individuos para el cálculo de peso seco y área foliar y se hicieron registros de sobrevivencia.

Para la cuantificación de peso seco, las plántulas colectadas se secaron en una estufa durante 48 hrs a 80 C, después de las cuáles se pesaron en una balanza CHAUS BRAIN WEIGH B 300. El área foliar se obtuvo con un medidor LI COR 3100.

El análisis estadístico tanto en el experimento de campo como en el de laboratorio, fué un Análisis de Varianza bifactorial, para cada una de las variables cuantificadas dentro de la misma especie así como entre especies. La sobrevivencia se analizó mediante una prueba de "G" (Sokal y Rohlf, 1969).

RESULTADOS.

Los datos obtenidos acerca de la caracterización del ambiente físico presente en las zonas de experimentación, se sintetizan en el Cuadro 2.

Para los datos de campo, se reportan los valores mínimo y máximo de las condiciones prevalecientes a lo largo de un día del mes de mayo de 1985. Para las cámaras de crecimiento, se presentan las condiciones mantenidas dentro de las mismas durante el tiempo que duró el experimento.

Comparando entre especies y entre tratamientos, los resultados se pueden resumir de la siguiente manera:

En las cuatro especies, se encuentran diferencias significativas ($P < 0.05$) para las \bar{R} entre los distintos tratamientos, tanto en el campo como en ambiente controlado. En todos los casos, son mayores en los sitios con alta intensidad luminosa y menores en condiciones de luz baja. Estas diferencias se aprecian en las figuras 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13 y 14; en las que se muestran los incrementos en altura y peso seco de cada una de las especies a través del tiempo en las distintas condiciones de luz, existiendo diferencias de 2 a 3 órdenes de magnitud en el crecimiento de estos parámetros en las distintas intensidades luminosas.

En consecuencia con lo anterior, \bar{E} y \bar{F} también son significativamente diferentes entre tratamientos ($P < 0.05$) (Cuadros 5, 6 y 7).

Desde el punto de vista de la comparación entre especies, se presentan diferencias significativas en los valores de R ($P < 0.05$) para cada una de las condiciones de ilumina-

ción: En la zona abierta no existe diferencia significativa entre *E. auritum* (1.77) y *E. aequale* (1.87), ni entre *E. umbellatum* (8.06) y *E. aff hispidum* (8.51) ($P > 0.05$), pero si hay diferencia significativa entre estos 2 grupos ($P < 0.05$).

Bajo el dosel, *E. aff hispidum* presenta valores de \bar{R} (3) significativamente mayores que las demás especies ($P < 0.05$), *E. umbellatum* le sigue en magnitud (0.7) ($P < 0.05$), mientras que entre *E. auritum* (0.43) y *E. aequale* (0.30) no es significativamente diferente ($P > 0.05$).

En ambiente controlado, en la cámara de luz alta, los valores de \bar{R} de *E. auritum* y *E. aequale* no son significativamente diferentes ($P > 0.05$), mientras que en la cámara de luz baja *E. aequale* tiene valores de \bar{R} (0.73) significativamente mayores que *E. auritum* (0.18) ($P < 0.05$).

Analizando los valores de \bar{F} y \bar{E} , el ANOVA muestra (Cuadros 5 y 6) que en *E. auritum*, *E. umbellatum* y *E. hispidum*. F es menor en el sol que en la sombra, existiendo diferencias significativas entre tratamientos.

Por otro lado, *E. aequale*, presenta un comportamiento inverso al de las otras 3 especies, ya que su \bar{F} es significativamente mayor en el sol que en la sombra ($P < 0.05$), encontrándose además diferencia significativa entre esta especie con respecto a las demás en el exterior de la selva ($P < 0.05$), lo que podría estar indicando un comportamiento diferente al de las otras 3 especies.

En el interior del bosque, *E. aequale* y *E. aff hispidum* presentan valores de \bar{F} significativamente más bajos (147.5 y 157.1 respectivamente) que los presentados por *E. auritum* (302.8) y *E. umbellatum* (485) ($P < 0.05$).

En las cámaras de crecimiento, las 2 especies incluidas (*Piper auritum* y *P. aequale*) presentan valores de F significativamente más bajos en luz alta que en luz baja ($P < 0.05$).

Con respecto a los valores de \bar{E} , estos fueron mayores en *P. auritum*, *P. umbellatum* y *P. aff hispidum* en las plántulas que crecían en el sol con respecto a sus plántulas que crecían en la selva, no así en *P. aequale* quien tuvo una \bar{E} significativamente menor en el sol que bajo el dosel ($P < 0.05$).

Dentro de la selva, los valores de \bar{E} para las 4 especies no tuvieron diferencia significativa ($P > 0.05$), lo que permitiría pensar que desde el punto de vista fisiológico, las plántulas de las 4 especies se comportan de manera semejante en este clima lumínico.

En las condiciones de ambiente controlado, los valores de E son significativamente mayores en la luz alta ($P < 0.05$) en ambas especies (*P. auritum* y *P. aequale*).

El incremento en altura, también es significativamente diferente en las distintas condiciones de luz en las 4 especies ($P < 0.05$) (Figs. 1, 5, 9 y 13), dándose un incremento continuo de la longitud cuando la intensidad luminosa es alta y cambios muy leves en intensidades bajas, tanto en campo como en cámaras de crecimiento.

Para los distintos tratamientos también existen diferencias significativas para el crecimiento en altura entre las especies.

En la zona abierta, las 2 especies heliófitas (*P. auritum* y *P. umbellatum*) presentaron alturas significativamente mayores que *P. aff hispidum* y *P. aequale* ($P < 0.05$), mientras que *P. aequale* es significativamente menor que las otras

3 especies ($P < 0.05$).

Bajo el dosel, *P. aff hispidum* es la especie que presenta mayor crecimiento en altura ($P < 0.05$), el cual no es significativamente diferente entre las otras 3 especies ($P > 0.05$).

En las cámaras de crecimiento no existieron diferencias significativas entre *P. auritum* y *P. aequale* para luz alta ($P > 0.05$), pero si en luz baja, donde el crecimiento en altura es significativamente mayor en *P. auritum*.

Con respecto al número de hojas, las diferencias significativas se dan nuevamente entre tratamientos ($P < 0.05$), encontrándose una mayor cantidad de ellas en los sitios con mayor intensidad luminosa (Figs. 3, 7, 11 y 15).

En *Piper auritum* y *P. umbellatum*, la tendencia en los ambientes con mayor cantidad de luz, es aumentar el número de hojas hasta un máximo, momento en el cual comienza a darse un intercambio foliar continuo (Figs. 3 y 11), contribuyendo al incremento del área foliar el aumento del tamaño de las hojas. En la cámara de baja intensidad, las hojas que *P. auritum* tira, ya no son repuestas (Fig. 3).

Piper aequale y *P. aff hispidum* aumentan continuamente el número de hojas en la luz alta, lo que permite un desarrollo del área foliar (Figs. 7, 8, 15 y 16), lo que indica que en estas 2 especies, la reposición de las hojas es mayor que la pérdida de las mismas.

En la selva, el número de hojas se mantiene casi constante en las 4 especies (Figs. 3, 7, 11 y 15).

SINTESIS DE RESULTADOS POR ESPECIE.

En cuanto a las respuestas de las plántulas de cada una de las especies a las distintas condiciones de luz, los resultados también se presentan describiendo el desarrollo de cada especie en cada tratamiento.

Piper_auratum .

Sobrevivencia

Piper_auratum no presenta diferencia significativa ($P > 0.05$) en su sobrevivencia al final del experimento entre tratamientos en el campo (50% en el sol y 51% en la sombra), aunque las variaciones son drásticas al principio en la zona altamente perturbada y graduales en la sombra (Cuadro 3).

En condiciones controladas sí existe diferencia entre tratamientos ($P < 0.05$). Al final del experimento, en la cámara de baja intensidad luminosa es de 93.31%, mientras que en la otra cámara (luz baja) tiene 59.5% de sobrevivencia (Cuadro 3).

Comparando entre campo y ambiente controlado, no existe diferencia entre la zona abierta (50%) y la cámara de luz alta (59.5) ($P < 0.05$). En la selva es significativamente menor (57%) que en la cámara de luz baja (93.3%) ($P < 0.05$).

Tasa de Crecimiento Relativa Promedio (\bar{R})

Se encontró diferencia significativa en la \bar{R} entre tra-

tamientos ($P < 0.05$), siendo mayor en la zona abierta (1.77), con respecto a la sombra (0.43) (Cuadro 4).

En cámaras de crecimiento, \bar{R} es significativamente mayor en la cámara de luz alta (1.08) en relación a las plántulas con luz baja ($P < 0.05$) (Cuadro 4).

Entre campo y ambiente controlado, no existe diferencia significativa en *E. auritum* para los valores de \bar{R} entre la zona abierta (1.77) y la cámara de luz alta (1.08), mientras que en las condiciones de baja intensidad luminosa, \bar{R} es significativamente mayor en la región cerrada (0.43) que en la cámara de luz baja (0.18) ($P < 0.05$).

Proporción de Área Foliar (\bar{F})

Los individuos de las distintas condiciones luminosas, presentan diferencias significativas en este parámetro ($P < 0.05$). \bar{F} es menor en las condiciones de alta intensidad luminosa (zona abierta 46.41; cámara de luz alta 250.9) y mayor en las bajas intensidades luminosas (302.8 bajo el dosel y 1105.3 en la cámara de luz baja) (Cuadro 4).

Entre cámaras de crecimiento y ambiente controlado, los valores de \bar{F} en *E. auritum* para las altas intensidades luminosas, son significativamente menores en el campo (Zona abierta) (46.41) en comparación con la \bar{F} de la cámara de luz alta (250.9) ($P < 0.05$).

Para las bajas intensidades de luz, \bar{F} es significativamente menor dentro de la selva (302.8) que en la cámara de luz baja (1105.3) ($P < 0.05$).

Tasa de Asimilación Neta (\bar{E})

Es significativamente mayor en la región soleada (0.038 con respecto a la sombra (0.0014) ($P < 0.05$). En la cámara de alta intensidad también es significativamente mayor ($P < 0.05$) con un valor de 0.004 en comparación con la cámara de baja intensidad luminosa (0.0001) (Cuadro 4).

Entre campo y cámaras de crecimiento, se encuentran diferencias significativas para los valores de \bar{E} en *P. auritum*, es mayor significativamente en la zona abierta (0.038) que en la cámara de luz alta (0.004) ($P < 0.05$).

Entre sombra y luz baja, es significativamente mayor en la primera condición (0.0014) que en la cámara de luz baja (0.0001) ($P < 0.05$).

Altura

El incremento es significativamente mayor ($P < 0.05$) en la región soleada (Fig. 1), mientras que en la zona cerrada es muy lento. En la cámara de luz alta, el crecimiento en longitud es mayor que en la de luz baja ($P < 0.05$).

Comparativamente entre campo y ambiente controlado, en *P. auritum* la altura es significativamente mayor en la región soleada (343mm) que en la cámara de luz alta (193 mm) para la misma edad (4 meses) (Fig. 1) ($P < 0.05$).

Por su parte la altura es significativamente menor bajo el dosel vegetal (4 mm) que en la cámara de luz baja (25.09 mm) (Fig. 1) ($P < 0.05$).

Número de Hojas y Área Foliar.

Tanto en condiciones de ambiente controlado como en el campo, en las situaciones con alta intensidad luminosa, P. auritum aumenta el número de hojas hasta un máximo que se mantiene a través del tiempo debido a un recambio foliar continuo (Fig. 3)

El área foliar en este clima luminoso, aumenta continuamente (Fig. 4), gracias al crecimiento de las hojas que permanecen sobre la planta.

En la cámara con baja intensidad luminosa, después de un promedio de 3 hojas, el número decrece y conjuntamente disminuye el área foliar.

Bajo el dosel vegetal, tanto el número de hojas como el área foliar, se mantienen constantes.

Entre la cámara de crecimiento con luz alta y la zona abierta se presenta una dinámica semejante en la formación y recambio foliar (Fig. 3) y consecuentemente un incremento semejante del área foliar (Fig. 4).

Piper_sequale .

Sobrevivencia

Se encontró diferencia significativa entre las poblaciones de sol y sombra ($P < 0.05$), lo mismo que entre las 2 condiciones de ambiente controlado ($P < 0.05$). En el campo es mayor en la región soleada (24%) y en la sombra es de 11.2%.

En ambiente controlado la situación se invierte, ya que la sobrevivencia es mayor en la baja intensidad luminosa

(81%) que en la luz alta (42.8%) (Cuadro 3).

Esta variable es significativamente mayor en la cámara de luz alta (42.8%) que en la zona de alta intensidad luminosa en el campo (34%) para la misma edad (4 meses) ($P < 0.05$).

Para las bajas intensidades de luz, nuevamente es significativamente mayor en ambiente controlado (cámara de luz baja 81.6%) que en el interior del bosque (15.2%) ($P < 0.05$).

Tasa de Crecimiento Relativa Promedio (\bar{R})

Resultó significativamente mayor en las altas intensidades tanto en condiciones naturales (1.87) como en ambiente controlado (1.20) ($P < 0.05$). En las bajas intensidades es menor; en el campo es de 0.30 y en la cámara de crecimiento de 0.73 (Cuadro 4).

No existe diferencia significativa para R entre la región soleada (1.87) y la cámara de luz alta (1.20), pero sí entre las bajas intensidades, ya que es significativamente mayor en la cámara de luz baja (0.73) con respecto a la R de las plántulas de la selva (0.30) ($P < 0.05$).

Proporción de Area Foliar (\bar{F})

En esta especie, F es significativamente mayor en la zona abierta ($P < 0.05$), donde tiene un valor de 2320.80, mientras que bajo el dosel, es de 147.7. En las cámaras de crecimiento, F es mayor en la baja intensidad (1523.48) (Cuadro 4).

Existe diferencia significativa para los valores de F

entre los tratamientos de alta intensidad luminosa ($P < 0.05$), siendo mayor en el exterior del bosque (2320.8) que en la cámara de crecimiento de luz alta (163.4).

Para las bajas intensidades de luz, *P. aquale* presenta valores de \bar{F} significativamente más bajos en el campo (147.5) que en la cámara de luz baja (1523.4) ($P < 0.05$).

Tasa de Asimilación Neta (\bar{E})

En las condiciones de campo, es significativamente mayor bajo el dosel vegetal (0.002) que en la zona abierta (0.0008) ($P < 0.05$).

Para condiciones controladas, \bar{E} es mayor en la alta intensidad luminosa (0.007) que en baja intensidad luminosa (0.0004) ($P < 0.05$) (Cuadro 4).

Entre condiciones naturales y ambiente controlado, *P. aquale* presenta valores de \bar{E} significativamente mayores en la cámara de luz alta (0.007) que en la zona abierta (0.0008).

Por su parte para las bajas intensidades de luz, \bar{E} es significativamente mayor bajo el dosel vegetal (0.002) que en la cámara de luz baja (0.0004).

Altura

La figura 5, muestra que los incrementos en longitud de las plántulas de *P. aquale* son mayores en la zona abierta, mientras que bajo el dosel, son mínimos. En las cámaras de crecimiento, este parámetro es mayor en la cámara de luz alta ($P < 0.05$).

Existe diferencia significativa entre condiciones de campo y ambiente controlado con respecto a esta variable. Es significativamente mayor para la cámara de luz alta (158 mm) que en la zona abierta (82.3) ($P < 0.05$) (Fig. 5).

Para bajas intensidades de luz, el crecimiento en altura es significativamente menor en la selva (3.21 mm) que en la cámara de luz baja (10.38 mm) ($P < 0.05$) (Fig. 5).

Número de Hojas y Área Foliar

Estas variables aumentan continuamente a través del tiempo en todas las condiciones de luz (Figs. 7 y 8). El número de hojas es mayor en las intensidades de luz altas, tanto en el campo como en laboratorio, lo cual favorece el incremento del área foliar. Este es mínimo en las bajas intensidades de luz tanto en ambiente controlado como en el medio natural.

El número de hojas es mayor en la cámara de luz alta que en la región soleada y consecuentemente también lo es el área foliar.

Estas variables también son significativamente mayores en la cámara de luz baja que en el campo bajo el dosel ($P < 0.05$) (Figs. 7 y 8).

Piper umbellatum .

Sobrevivencia

Significativamente mayor ($P < 0.05$) en la región abierta

(68%) que en la zona cerrada (7.4) (Cuadro 3).

Tasa de Crecimiento Relativa Promedio (\bar{R})

Fue significativamente mayor ($P < 0.05$) en el exterior de la selva (8.06) que bajo el dosel (0.7).

Proporción de Area Foliar (\bar{F})

Con diferencia significativa ($P < 0.05$), es menor en el sol (150.4) que en la sombra (485).

Tasa de Asimilación Neta (\bar{E})

Significativamente mayor en la región soleada (0.053) con respecto al interior de la selva (0.001) ($P < 0.05$).

Altura

El crecimiento en longitud, tiene un comportamiento semejante al de las especies anteriores, ya que es mayor en la zona abierta y menor en la zona sombreada ($P < 0.05$) (Fig.9).

Número de Hojas y Area Foliar

El aumento en el número de hojas se observa en la Figura 11. En la zona abierta, se produce un cierto número de estas que después disminuye al comenzar el recambio foliar. Por otro lado, el incremento del área foliar es continuo, ya que

el tamaño de las hojas aumenta constantemente. En la selva, el incremento de estas variables es muy lento (Figs. 11 y 12).

Eiper aff hispidum .

Sobrevivencia

Comparando los porcentajes de supervivencia de esta especie en los diferentes ambientes luminosos, no se encontró diferencia significativa entre las poblaciones, ya que en el sol, fue de 64% y en la sombra de 52% ($P > 0.05$) (Cuadro 3).

Tasa de Crecimiento Relativa Promedio (\bar{R})

Esta variable es significativamente mayor en la región abierta (8.51) en relación a la región sombreada (3) ($P < 0.05$).

Proporción de área Foliar (\bar{F})

Es significativamente mayor en la zona cerrada (157.1) que en el sol (101.5) ($P < 0.05$).

Tasa de Asimilación Neta (\bar{E})

Es significativamente menor en la sombra (0.019) que en la zona abierta (0.083) ($P < 0.05$), lo que implica una mayor productividad de esta especie al incrementar la energía luminosa disponible.

Altura

Su crecimiento en longitud es significativamente mayor en el exterior del dosel, mientras que en el interior del bosque es muy lento (Fig. 13) ($P < 0.05$).

Número de hojas y Área foliar

En la selva madura, el número de hojas se mantiene constante, pero existe un incremento en el área foliar en virtud del aumento en el tamaño de las hojas (Figs. 15 y 16).

En la región soleada, el número de hojas aumenta continuamente a lo largo del tiempo, dando como resultado un incremento del área foliar.

Cuadro 2.- Características microclimáticas de los sitios experimentales. Se reportan los valores mínimos y máximo de las condiciones prevalescientes a lo largo de un día del mes de mayo de 1985, para cámaras de crecimiento se muestran las condiciones que se mantuvieron a lo largo del experimento.

	ABIERTA	CERRADA	CAMARA CON LUZ ALTA	CAMARA CON LUZ BAJA
Intensidad (luxes)	850-44000	0.5-150	8000-12000	60-100
$\frac{PAR}{E}$ ($E m^{-2} s^{-1}$)	538-12430	0-2	96-170	1-2
$\frac{R/RL}{E}$ ($E m^{-2} s^{-1}$)	1.18-1.02	0.29-0.85	4.97-5	1.48-1.97
Temperatura (°C)	21-35	21.5-25	24-28	24-28
Humedad relativa %	58-92	92-96	95	95

Cuadro 3.- Porcentaje de sobrevivencia mensual de las plántulas de 4 especies de piper cultivadas en condiciones de luz contrastante en condiciones de campo (luz, sombra) y de ambiente controlado (luz alta, luz baja).

Especie	Condición luminosa	% Sobrevivencia				
		Mes				
		1	2	3	4	5
<u>P. auritum</u>	sol	63	52	50	50	50
	sombra	96.6	84.4	68.3	57	51
	luz alta	98.6	71.7	64.5	59.5	
	luz baja	100	97	96	93.3	
<u>P. aequale</u>	sol	52.9	46	36	34	24
	sombra	100	23.	17.3	15.2	11.2
	luz alta	100	54.1	44.6	42.8	
	luz baja	92.1	86.7	81.6	81.6	
<u>P. umbellatum</u>	sol	75	68	68	68	68
	sombra	91.1	29.6	16.6	7.4	7.4
<u>P. aff hispidum</u>	sol	81.25	68	68	64	64
	sombra	83.3	52.6	52.6	52.4	52

Cuadro 4.- Efecto de las condiciones luminosas contrastantes sobre las tasas relativas de crecimiento, razón de área foliar y tasa de asimilación neta de poblaciones de P. auritum, P. aequale, P. umbellatum y P. aff hispidum cultivadas en condiciones de campo y en cámaras de crecimiento.

Especie	Condición luminosa	Tasa relativa de crecimiento promedio (g mes ⁻¹) (\bar{R} 1-5.5)	Razón de área foliar (cm ² g ⁻¹) (\bar{F} 1-5.5)	Tasa de asimilación neta (g cm ⁻² mes ⁻¹) (\bar{E} 1-5.5)
<u>P. auritum</u>	sol	1.77	46.41	0.038
	sombra	0.43	302.8	0.0014
	luz alta	1.08	250.9	0.004
	luz baja	0.18	1105.3	0.0001
<u>P. aequale</u>	sol	1.87	2320.8	0.0008
	sombra	0.30	147.5	0.002
	luz alta	1.20	163.4	0.007
	luz baja	0.73	1523.4	0.0004
<u>P. umbellatum</u>	sol	8.06	150.4	0.053
	sombra	0.7	485	0.001
<u>P. aff hispidum</u>	sol	8.51	101.5	0.083
	sombra	3	157.1	0.019

Cuadro 5.- Comparación estadística (ANOVA) de los datos de Tasa relativa de crecimiento (R).

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	significancia	
					.01	.05
luz	92.16	1	92.16	135.52	**	*
especie	100.83	3	33.61	49.42	**	*
luz x especie	39.02	3		19.11	**	*
error	10.92	16	.68			
total	242.93	23				

Cuadro 6.- Comparación estadística (ANOVA) de los datos de Razón de área foliar (F).

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	significancia	
					.01	.05
luz	470442	1	470442	6.19	ns	*
especie	4942573	3	1647504	21.68	**	*
luz x especie	6998104	3	2332701	30.70	**	*
error	1215522	16	75970			
total	13626582	23				

Cuadro 7.- Comparación estadística (ANOVA) de los datos de Tasa de asimilación neta (E).

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	significancia	
					.01	.05
luz	.008	1	.008	106.6	**	*
especie	.007	3	.002	26.6	**	*
luz x especie	.004	3	.001	13.3	**	*
error	.0012	16	.000075			
total	.0202					

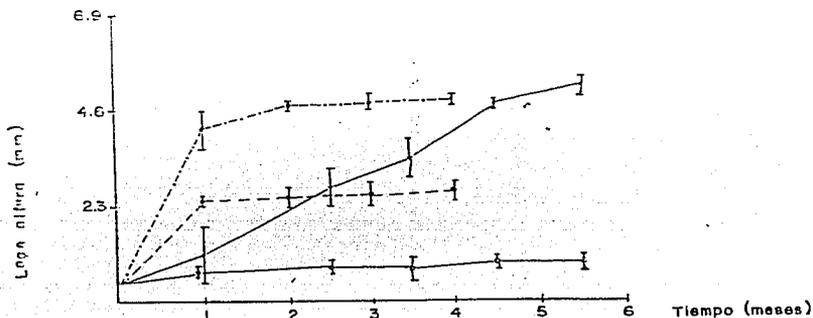


Fig. 1.— Log e del crecimiento en altura en función del tiempo en *Piper auritum*. Cada punto representa el valor promedio de 10 plántulas \pm desviación standard.

— sol
 —●— sombra
 - - - luz alta
 - - - luz baja

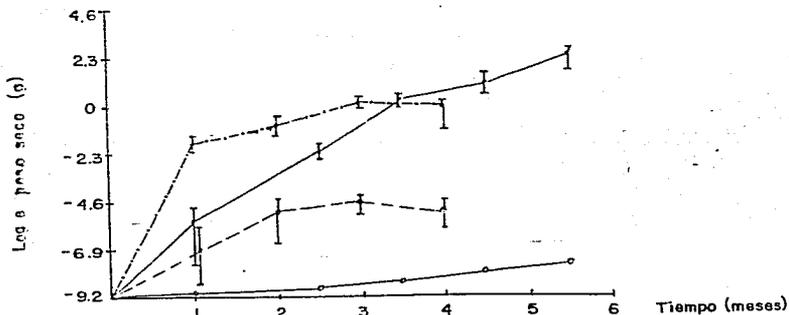


Fig. 2.— Log e de los incrementos en peso seco a través del tiempo en *Piper auritum*. Valores promedio \pm desviación standard. $n=10$

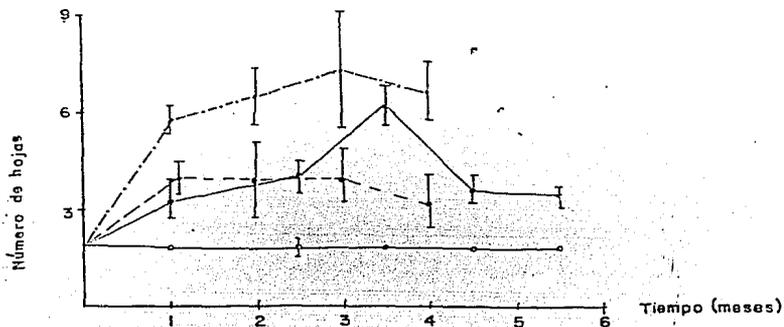


Fig. 3.- Incremento del número de hojas a través del tiempo en P. auritum. Valor promedio de 10 plántulas \pm desviación standard.

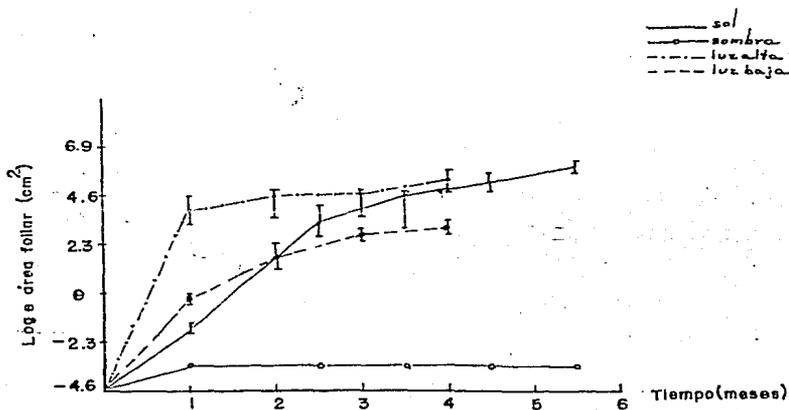


Fig. 4.- Relación entre el Log e del área foliar y el tiempo en P. auritum. Valores promedio \pm desviación standard, n=10

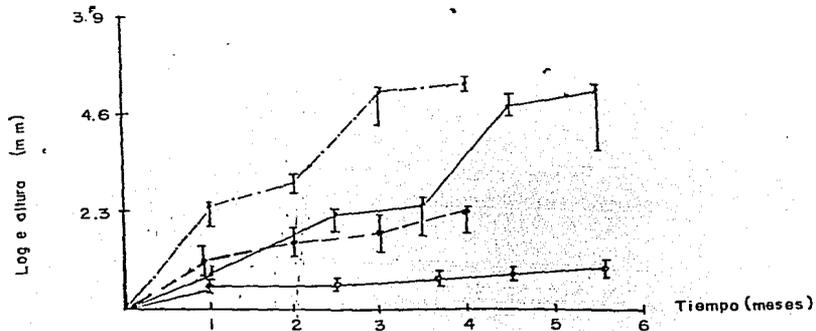


Fig. 5.- Curso temporal del Log e de la altura en Piper aequale. Los puntos representan los valores promedio \pm desviación standard. n=10

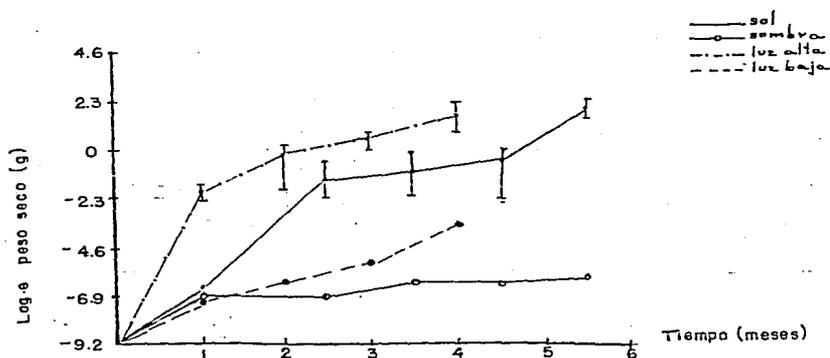


Fig. 6.- Incrementos del Log e peso seco en el tiempo en P. aequale. Valores promedio \pm desviación standard.

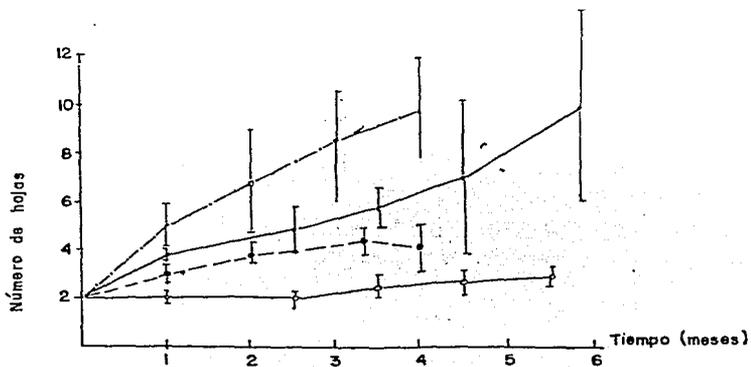


Fig. 7- Incremento del número de hojas a través del tiempo en P. aequale. Valores promedio \pm desviación standard n=10

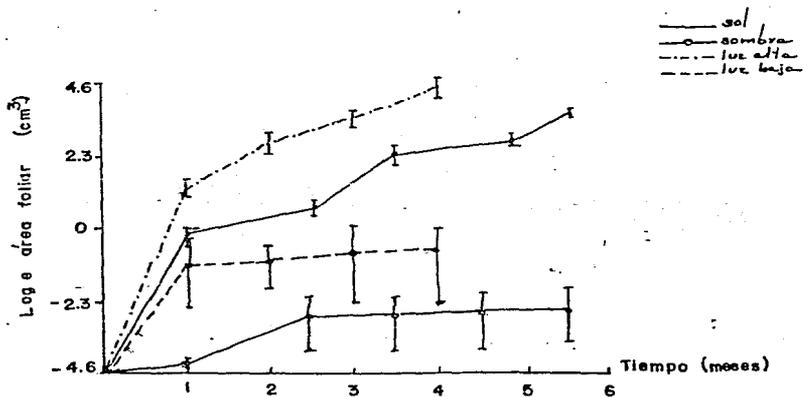


Fig. 8- Aumento del Log e área foliar a través del tiempo en P. aequale. n=10

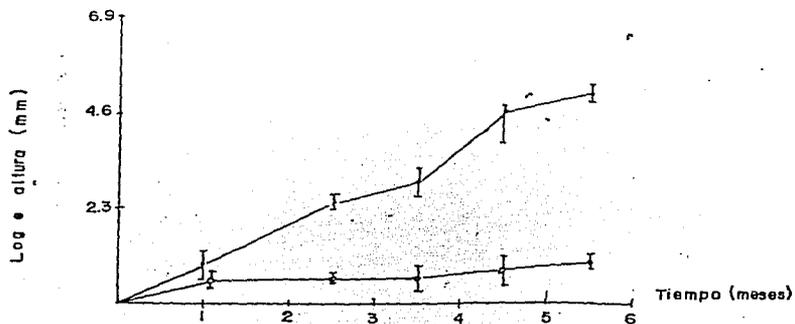


Fig. 9.- Crecimiento representado como el Log e de la altura en función del tiempo para Piper umbellatum. n=10

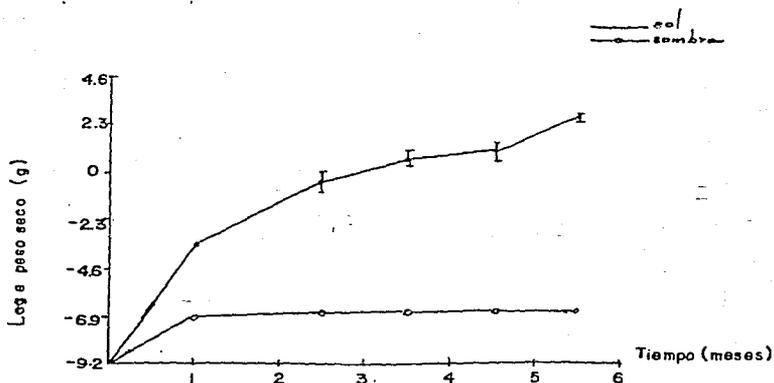


Fig. 10.- Incremento del Log e del peso seco a través del tiempo para P. umbellatum n=10 *

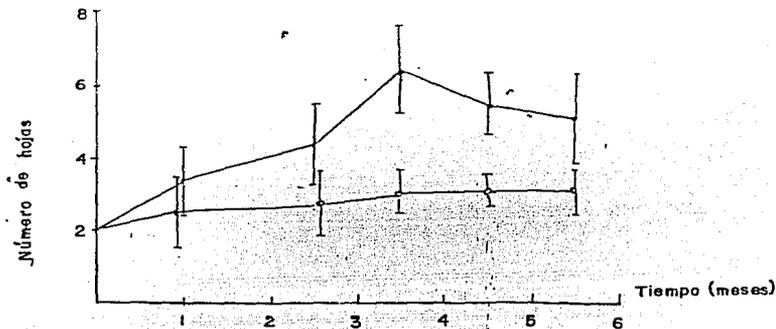


Fig.-11.- Aumento del número de hojas en el tiempo para P. umbellatum. n=10

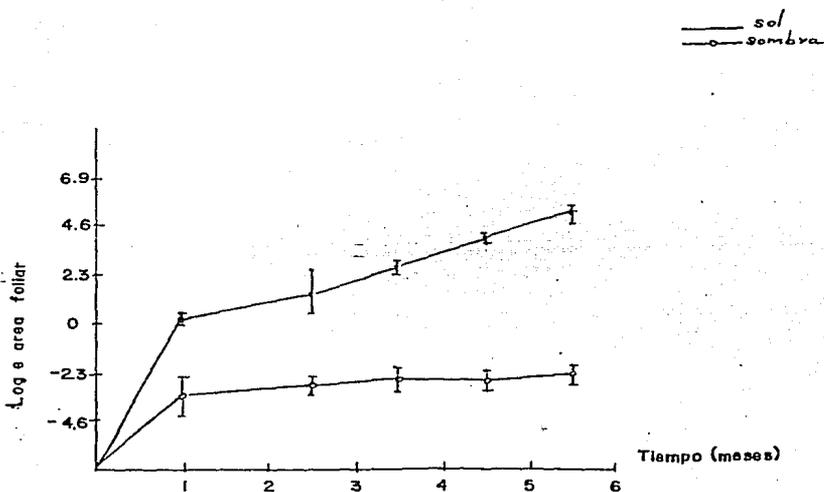


Fig.12_ Curso temporal del Log e del área foliar para P. umbellatum. n=10

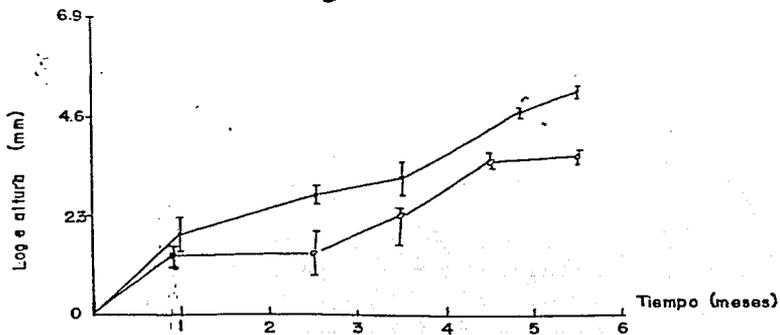


Fig. 13.- Log e' del crecimiento en altura en función del tiempo en Piper aff hispidum, n=10

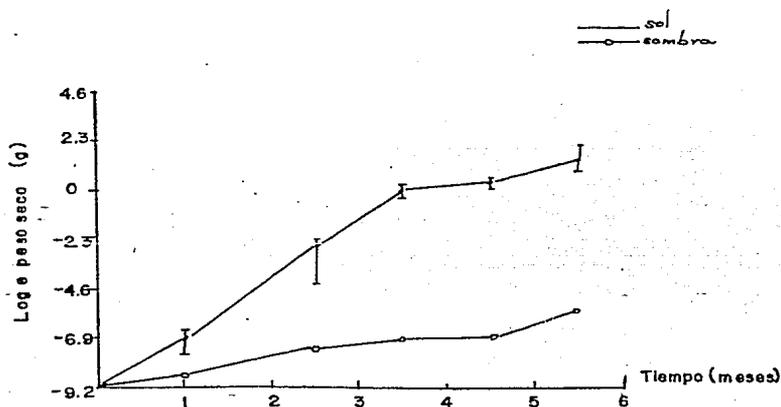


Fig. 14.- Log e del incremento de peso seco a través del tiempo en P. aff hispidum. *

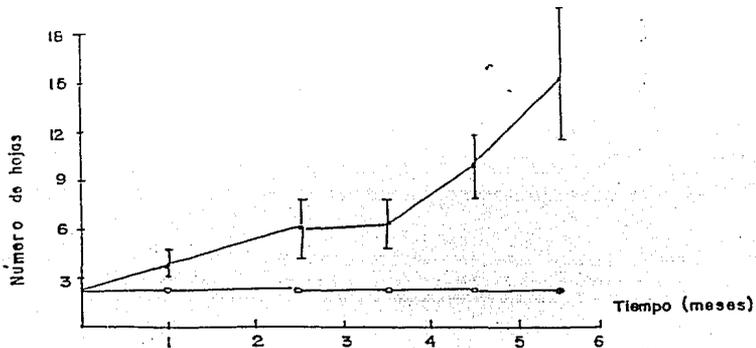


Fig. 15 - Relación entre el número de hojas y el tiempo en *P. aff. hispidum*, n=10

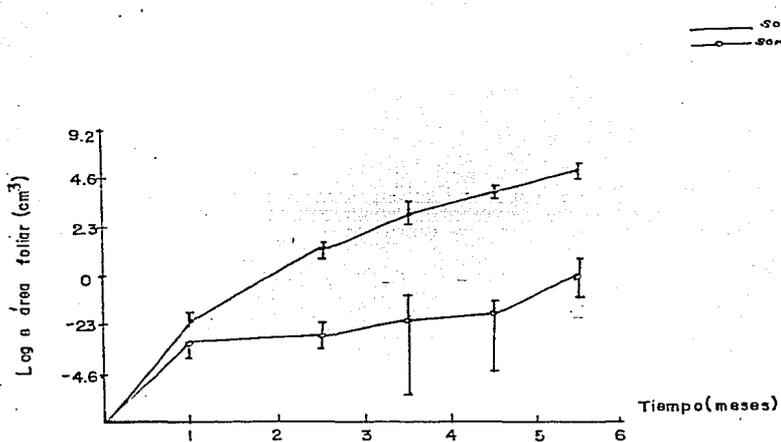


Fig. 16. - Log e del incremento del área foliar a través del tiempo en *P. aff. hispidum*, n=10

DISCUSION.

Desarrollo en la Sombra.

Los datos de sobrevivencia para este experimento (baja intensidad de luz) permiten sugerir que las bajas intensidades de luz no afectan de manera letal a las plántulas de las 4 especies aquí estudiadas, ya que son capaces de sobrevivir al menos durante 5.5 meses, no solo la especie umbrófila *P. asquale*, como era de esperarse; sino también, la especie transicional *P. hispidum* y las especies heliófitas *P. auritum* y *P. umbellatum*. Esta situación se hace aún más clara, si se toma en cuenta la alta sobrevivencia de las plántulas de *P. auritum* y *P. asquale* en la cámara de luz baja, condición experimental en la cual la intensidad luminosa sería el único factor que podría estar afectando la permanencia de las plántulas.

Hughes (1966), propone que la capacidad para utilizar la cantidad mínima de luz a la cual la ganancia fotosintética compensa exactamente la pérdida respiratoria estaría determinando el límite inferior para la presencia de una planta en un medio natural dado; con base en esta teoría y en los datos de sobrevivencia, así como la estabilidad o el lento crecimiento de las especies aquí estudiadas en condiciones de baja luminosidad, se podría sugerir que sus plántulas tendrían la capacidad fisiológica para mantenerse latentes durante por lo menos 5 meses. Esta suposición se apoya en el conocimiento que existe sobre la aclimatación de las especies de sol a la sombra, las cuales disminuyen su punto de compensación de luz, así como sus tasas fotosintética y res-

piratoria conforme disminuye la intensidad luminosa, comportamiento que se ha observado en hojas de un mismo individuo o en individuos diferentes de una misma especie expuestos a distintas condiciones de luz (Bjorkman, 1981).

Ejemplos de esta aclimatación serían los trabajos realizados en Solidago virgaurea (Bjorkman et al. 1963). Solanum dulcamara (Gauhl, 1976; Clough et al. 1979, 1980) y en E. hispidum (Tinoco y Vázquez-Yanes, 1985) mantenidas en condiciones de luz contrastantes, en las que se observan adaptaciones a nivel bioquímico, fisiológico y morfológico.

El lento crecimiento bajo condiciones de sombra de las plántulas consideradas en este trabajo, puede estar indicando que son capaces de aprovechar la poca energía luminosa de que disponen bajo el dosel, lo cual era de esperarse en la especie umbrófila (E. aequale en este caso); sin embargo, el desempeño de las plántulas de las otras 3 especies, las cuales no son características del bosque maduro, podría sugerir una aclimatación a la sombra.

Por otro lado, el curso lento e intermitente de los incrementos en altura y peso seco en el tiempo (Figs. 1,2,5,6,9,10,13) podría indicar la presencia de mecanismos que les permitan la captura rápida y aprovechamiento de los breves periodos de iluminación debidos a la entrada ocasional de los rayos de luz directa, lo cual estaría influyendo tanto en el aspecto fotosintético como en el morfogenético, ya que estas entradas de luz aumentarían la relación R/RL y los valores de PAR.

En cuanto al aspecto fotosintético, los rayos directos aumentarían la cantidad de energía luminosa disponible para

este fin, y las plántulas podrían aprovecharla mediante la rápida respuesta de los estomas (Mooney et al. . 1984).

Por su parte, Deregibus et al. ., (1985), comprobaron que al aumentar la cantidad de luz roja en un pastizal, se estimula la formación de forraje y disminuye su mortalidad. Esta misma situación pudo presentarse durante este experimento, ya que los rayos directos que se cuelean a través del dosel, incrementan la cantidad de luz roja, aumentando así la energía disponible para fotosíntesis, tomando en cuenta que el espectro de absorción de la clorofila es máximo con luz roja.

El que no exista diferencia entre los valores para la tasa de asimilación neta (\bar{E}) de las especies heliófitas P. auritum y P. umbellatum con respecto a la especie de sombra P. aequale , permitiría pensar que existe una tolerancia fisiológica de estas especies a las condiciones de baja intensidad luminosa y al aprovechamiento de los incrementos de luz.

Este hecho se hace más notable al comparar los valores de \bar{E} correspondientes a las bajas intensidades en campo y en cámaras de crecimiento. Tomando en cuenta que en ambas condiciones experimentales se tenía la misma cantidad de PAR (Cuadro 2), los valores de la Tasa de Asimilación Neta (\bar{E}) , significativamente mayores en el campo para P. auritum y P. aequale con respecto a las \bar{E} de cámaras de crecimiento , pueden atribuirse a estas ocasionales entradas de luz e implican la capacidad de estas especies para su utilización y aprovechamiento.

En este punto cabe preguntarse, si la cantidad de luz que llega al piso de una selva madura en forma de eventuales rayos de luz directa, es realmente importante para tener un

efecto sobre el desarrollo de las plantas que se encuentran en este sitio y si permite explicar los resultados aquí obtenidos.

Chazdon (datos inéditos), encontró que para distintos lugares bajo el dosel vegetal en la selva de "Los Tuxtlas", el número mínimo de rayos directos diarios que llegaron al piso durante 1985 fué de 0 a 2 y el número máximo de 3 a 15, los cuales aportaron de 0 a 8 minutos de duración diaria mínima de Flujo Fotónico Fotosintético Diario directo (PPFD) y 12 a 66 minutos de duración máxima de PPFD. Orozco-Segovia (1986), hace notar que bajo el dosel vegetal, existe un juego luminoso entre rayos de luz directa, luz filtrada y oscuridad, lo cual tiene efecto en la respuesta germinativa, reflejando que estas variaciones en el clima lumínico de la selva, pueden incidir sobre el desempeño de las plantas que se encuentran bajo el dosel.

En cuanto al aprovechamiento por parte de las plantas, de este tipo de aporte de luz (rayos directos), este comportamiento fué ya demostrado por Mooney *et al.* (1983), quienes encontraron que estas entradas de luz hacia las partes interiores del dosel, aumentaron notablemente la tasa fotosintética de *P. hispidum*.

Desde el punto de vista morfogenético, existe una alta sensibilidad de las especies no tolerantes a la sombra a los incrementos en radiación RL (Morgan, 1979), como lo demuestran los experimentos realizados por Fitter y Ashmore (1974) con *Verbena montana*, especie tolerante a la sombra y con *V. persica*, no tolerante; en estos estudios, la segunda presenta una mayor sensibilidad morfogenética en respuesta a un au-

mento en la cantidad de radiación RL. Considerando este aspecto y que bajo el dosel vegetal existe una disminución de la relación R/RL, cabría esperar efectos morfogenéticos marcados en *P. auritum* y *P. umbellatum* por ser características de las zonas perturbadas de la región de estudio, efectos que se manifestarían como elongación del tallo y extensión del peciolo a expensas del desarrollo del área foliar, lo cual no se observó.

Con respecto a los valores de \bar{F} , el hecho de que en *P. auritum*, *P. umbellatum* y *P. aff. hispidum* sean significativamente mayores en la sombra que en la región abierta, podría sugerir que presentan la capacidad de realizar ajustes morfológicos que podrían interpretarse como una mayor asignación de asimilados a las hojas, produciendo una mayor expansión del área foliar con respecto a la biomasa total de la plántula, lo que les permitiría economizar energía en un hábitat sombreado. Los resultados de F obtenidos en cámaras de crecimiento también apoyan esta proposición, ya que son significativamente más altos para ambas especies *P. auritum* y *P. aquatica* en la baja intensidad luminosa.

Este parámetro (\bar{F}), varió también entre el experimento de campo y ambiente controlado. La razón por la cual los valores de F son significativamente menores bajo el dosel vegetal con respecto a la cámara de crecimiento de luz baja, podría atribuirse nuevamente a las entradas de luz directa que se presentan en el campo, y que permitirían una mayor producción de biomasa total, lo que no sucedería en una condición experimental controlada, donde el estímulo luminoso es constante.

La comparación entre el desempeño de las plántulas de

sombra (*P. aequale*), las plántulas de sol (*P. auritum* y *P. umbellatum*) y la especie transicional (*P. aff hispidum*) en cuanto a su sobrevivencia, también en cuanto a la distribución de sus recursos, al desarrollar una determinada área foliar distribuida en una hoja más delgada y la producción de una menor cantidad de material no productor, lo que se deduce de acuerdo con sus valores de \bar{F} , (lo cual es una característica de las plantas de sombra (Hughes, 1966)); y que constituye una estrategia que les permitiría economizar energía, y tomando en cuenta su capacidad para realizar ajustes fisiológicos, como lo sugieren los bajos valores de \bar{E} , que se podrían atribuir a bajas tasas fotosintéticas, sin que exista diferencia entre especies en este aspecto ($P < 0.05$), permitiría pensar que en el periodo que duró el experimento (5.5 meses), tendrían la capacidad fisiológica para comportarse como tolerantes a la sombra de acuerdo con la clasificación de Smith (1976).

A pesar de los resultados y consideraciones previamente expuestos, es necesario tomar en cuenta que en condiciones naturales bajo el dosel, sólo encontramos a *P. aequale* y *P. aff hispidum*, y no a *P. auritum* y *P. umbellatum*.

Si bien es cierto que las especies de sol presentan una aclimatación a la sombra en mayor o menor grado (Björkman, 1981), al disminuir sus tasas fotosintética y respiratoria, también es cierto que éstas tasas, son relativamente superiores a las de las especies tolerantes a la sombra (Hughes, 1966), de manera que sus requerimientos energéticos son mayores.

Un ejemplo de esto es el caso presentado por Björkman

(1981), en el que *Atriplex triangularis*, que es una especie de sol que en ese experimento toleró la sombra, requirió de una radiación mínima de al menos un orden de magnitud mayor que las especies umbrófilas *Cordyline rubra* y *Alocasia macrorrhiza* cultivadas en el mismo lugar. De ser así, podría ser posible que en un plazo de tiempo mayor *P. auritum* y *P. umbellatum* no vieran compensados sus requerimientos energéticos, de manera que no hubiese posibilidad de almacenar reservas, ya que estas serían consumidas rápidamente durante los periodos en que las plántulas se encontrasen bajo el punto de compensación lumínico.

Por otro lado, muchas especies que sobreviven al periodo de plántula, perecen después de un período de supresión del crecimiento (Richards, 1957). Bjorkman (1981) hace notar que la tolerancia a la sombra por parte de las especies de sol, decrece con la edad, lo que puede deberse a la senilidad prematura de las hojas, asociada a un decremento en la asignación de fotosintetatos a nuevas hojas en crecimiento, ya que una de las características de las plantas de sol es la formación continua de nuevas hojas (Grime, 1979), lo cual requiere de un gasto energético a una tasa que en la sombra no podría ser mantenida. Esta situación se observa en *P. auritum* en la cámara de crecimiento con luz baja, en esta última condición, no solo se detiene el crecimiento, sino que las hojas perdidas por las plántulas, no son repuestas.

La capacidad para colonizar un cierto hábitat está condicionada por un grupo de factores ambientales que actúan en conjunto para determinar el ámbito ecológico de una especie, así como por el grado de plasticidad fenotípica de la misma. Estos factores pueden incidir con mayor o menor fuerza en las

distintas etapas del ciclo de vida de un organismo, por lo tanto es necesario tomar en cuenta estos factores para la interpretación de los resultados.

A pesar de la relativa capacidad exhibida por las plántulas de estas especies para sobrevivir en las bajas intensidades luminosas, como lo reflejan los resultados de sobrevivencia en campo y ambiente controlado, las condiciones en que fueron cultivadas en el campo, no reproducen totalmente a las condiciones naturales, ya que al ser instaladas entre viveros, fueron protegidas de los daños mecánicos a los que están expuestas, tales como los ejercidos por la caída de las hojas de los árboles de niveles superiores, o de efectos de herviboria que pudiesen tener impacto sobre la sobrevivencia de las plántulas.

Un factor de importancia a considerar, sería la capacidad para germinar en una condición ambiental dada. Orozco-Segovia (1986), ha realizado estudios sobre los requerimientos luminosos de la germinación de estas especies tanto en condiciones de laboratorio como en el ambiente natural y encontró que se trata de semillas fotoblásticas positivas. y que *E. auricum* y *E. umbellatum* presentan un mayor porcentaje de germinación en las condiciones de mayor iluminación a lo largo de un gradiente de intensidad luminosa, mientras que en el piso de la selva no germinan o lo hacen en bajos porcentajes.

Por su parte, *E. aff. hispidum* no presenta diferencias en el porcentaje de germinación a lo largo del gradiente luminoso y además germina totalmente en la selva.

E. aequale presenta más del 50 % de germinación a lo

largo de condiciones de luz contrastantes, y es capaz de germinar totalmente bajo el dosel; y por lo tanto, tendría la posibilidad de pasar a la etapa siguiente de su ciclo de vida en un hábitat sombreado.

El hecho de que *P. auritum* y *P. ubellatum* no germinen dentro de la selva, más que eventualmente, reduce la posibilidad de encontrar a estas especies como plántulas o como adultos en este lugar.

En *P. hispidum*, su posibilidad de germinar bajo el dosel, su capacidad adaptativa previamente analizada por Tinoco y Vázquez-Yanes (1985), sus altos valores de R que reflejan su óptimo crecimiento en la sombra, así como sus altos valores de F que manifiestan la adaptación morfológica de sus hojas a bajas intensidades de luz, sugieren la posibilidad de encontrarla en lugares sombreados, lo cual puede ser confirmado en condiciones naturales.

P. aequale, gracias a sus bajas tasas fotosintética y respiratoria y su bajo punto de compensación de luz, podría hacer un uso eficiente de los recursos luminosos con que cuenta bajo el dosel, pudiendo estas 2 últimas especies almacenar energía e incluso llegar a reproducirse en sitios densamente sombreados como sucede en el ambiente natural.

Desarrollo en Condiciones de Luz Directa.

Los resultados de sobrevivencia, podrían indicar que la luz favorece la presencia y desarrollo de las plántulas de estas especies, ya que si bien la sobrevivencia de *P. aequa-*

\bar{L}_a es significativamente menor con respecto a las otras 3 especies en la zona abierta, la no diferencia significativa entre esta especie y *P. auritum* (heliófito) en la cámara de luz alta, podría indicar que la mortalidad en el campo no es atribuible únicamente al incremento de la intensidad luminosa.

En este experimento, las 4 especies presentan valores de \bar{R} significativamente más altos que bajo el dosel, lo que indica que todas crecen en respuesta al incremento luminoso; sin embargo, el desarrollo en \bar{F} y \bar{E} es diferente entre las heliófitas (*P. auritum* y *P. umbellatum*) y la especie de sombra (*P. aequale*).

Con respecto a \bar{R} , el que no exista diferencia entre *P. aequale* y *P. auritum* que es heliófito tanto en el campo como en cámaras de crecimiento, sugiere la capacidad de la primera para desarrollarse en condiciones de luz directa. En el campo, fuera del dosel vegetal, las plantas reciben intensidades de luz máximas superiores a las máximas establecidas en la cámara de crecimiento de luz alta (Cuadro 2), esta situación tuvo efecto en la R de ambas especies, ya que son mayores en el campo con respecto a las R de la cámara de crecimiento de alta intensidad de luz, sin que existiera fotoinhibición o daño morfológico aparente en *P. aequale* en la región soleada.

Piper umbellatum muestra valores de R significativamente más altos que la otra especie heliófito, probablemente debido a su porte herbáceo, ya que requiere crecer rápidamente para evitar ser sombreada.

En *P. aff. hispidum*, su alto valor de R sugiere una alta

eficiencia en la captura y utilización de la energía luminosa en este habitat.

Analizando los valores de \bar{F} , el que sean significativamente menores en las especies de sol (*E. auritum* y *E. umbellatum*) y la especie plástica (*E. aff hispidum*) en la zona soleada con respecto a la sombra, indica que en esta condición hubo una mayor acumulación de material total en las plántulas de estas 3 especies, tanto en los órganos fotosintetizadores, como en el resto de la planta. Bajos valores de \bar{F} implican también áreas foliares específicas menores, y por lo tanto, un peso específico mayor de la hoja (Evans, 1972). Bjorkman (1981) explica que el incremento en el grosor foliar, aumenta la capacidad fotosintética de la hoja, en virtud de un mayor desarrollo y cantidad del aparato fotosintético por unidad de área foliar. Un ejemplo de esto sería el trabajo realizado por Gauhl (1976) con algunos ecotipos de *Solanum dulcamara* que presentan adaptaciones a las condiciones de luz mediante variaciones en la actividad enzimática, particularmente, en la enzima RUDP Carboxilasa.

Con el aumento en el grosor de la hoja, se aumenta también el área externa de células del mesófilo expuestas por unidad de área foliar, lo que pudiera dar lugar a una mayor tasa de asimilación neta.

En el presente experimento, *E. auritum*, *E. umbellatum* y *E. aff hispidum* presentan valores de \bar{E} mayores en el sol que en la sombra.

E. aequale presenta el mismo comportamiento en la condición de ambiente controlado con luz alta (\bar{F} significativamente menor en la cámara de luz alta que en la cámara de luz baja) (Cuadro 4), lo que podría implicar la capacidad de esta

especie para realizar ajustes morfológicos y de estrategias en la asignación de los recursos, como respuesta al incremento en la cantidad de luz, ya que en esta condición experimental, las variaciones observadas se deben únicamente a la intensidad luminosa.

El hecho de que P. aequale que es una especie umbrófila presentara bajos valores de \bar{F} y valores de \bar{E} más altos en la cámara de crecimiento de luz alta con respecto a la cámara de luz baja, indica que en esta especie existe una cierta aclimatación a las altas intensidades de luz.

Con base en esto, es interesante la comparación entre los resultados de ambiente controlado y campo obtenidos para P. aequale.

En el campo, el comportamiento de P. aequale es diferente, ya que su \bar{F} es significativamente mayor ($P < 0.05$) con respecto a las demás especies en el sitio perturbado y a su \bar{F} en la intensidad de luz alta en la cámara de crecimiento, si este resultado no puede atribuirse al incremento en la cantidad de luz, como ya fué explicado basándose en los datos obtenidos en ambiente controlado, debe interpretarse tomando en cuenta los demás factores involucrados en el ámbito ecológico considerado en este caso y los efectos que pudiesen tener sobre el desarrollo y crecimiento de las plántulas.

Si bien P. aequale es capaz de aclimatarse y ser más productiva al incrementarse la cantidad de luz, (como lo reflejan sus altos valores de R en campo y cámaras de crecimiento, así como su bajo valor de \bar{F} en esta última condición (luz alta)), la magnitud de esta aclimatación, tal vez no sea suficiente como para compensar el impacto de los demás facto-

res que están interactuando en el ambiente natural.

Björkman (1981), comenta que las plantas de sombra presentan un bajo potencial para la aclimatación a las altas intensidades luminosas; en un trabajo realizado con clones de Solidago virgaurea, el mismo autor (1966), pudo comprobar que este bajo nivel de aclimatación, estaba asociado con la baja capacidad de las umbrófilas para aumentar el nivel de la enzima RUDP-Carboxilasa.

Un alto valor de \bar{F} , implica una disminución en el desarrollo de los tejidos no fotosintéticos, incluyendo el sistema radicular. Bajo el dosel vegetal, en donde las condiciones microclimáticas son relativamente más estables en comparación con los sitios abiertos, esto puede no tener gran importancia; sin embargo, en el exterior de la selva, donde existen variaciones microclimáticas más drásticas y una mayor densidad de individuos (Sarukhan, 1964), podría tener consecuencias desfavorables para el establecimiento de E. aequale en un hábitat expuesto.

En la cámara de crecimiento de luz alta, se observó que al germinar en las macetas plántulas de semillas provenientes del banco del suelo en que fueron sembradas las 2 especies que fueron estudiadas, aquellas plántulas crecían más rápidamente que E. aequale, lo cual tuvo un efecto negativo sobre esta, llegando incluso a morir. Tratándose de una especie umbrófila, podría pensarse que el sombreo por parte de las otras plántulas no la afectaría; más bien sería de suponerse la existencia de algún tipo de interacción entre especies a nivel de las raíces, interacción en la cual E. aequale no sería muy eficiente, como lo refleja su valor de \bar{F} en la zona abierta.

En la cámara de luz alta, la situación de la interacción fué resuelta eliminando las plántulas extrañas al experimento, esto no fue posible realizarlo en el campo, de manera que en la condición de ambiente controlado, *P. aquale* pudo expresar su respuesta a los incrementos en la cantidad de luz, reflejando una cierta capacidad fisiológica para aclimatarse a las altas intensidades de luz, mientras que en el campo, se observa que esta relativa aclimatación, no es suficiente desde el punto de vista ecológico. Esta suposición tendría que confirmarse mediante estudios que permitan comprobar e identificar el tipo de interacción que se presenta bajo estas condiciones experimentales.

En las macetas que contenían a *P. auritum* en la cámara de luz alta, también crecían otras plántulas; sin embargo, la rapidez con que crecía *P. auritum* le permitía sobresalir del resto de las plántulas y posteriormente sombrearlas, lo cual sugiere que se trata de una especie altamente eficiente en la captura de recursos.

Desde el punto de vista del crecimiento medido como ganancia en altura, también existen diferencias significativas entre especies para las altas intensidades de luz, tanto en campo como en ambiente controlado ($P < 0.05$), que podrían determinar diferencias en el establecimiento de las especies. En los lugares a donde llega la luz directa, las plantas al demandar este recurso presentan altas eficiencias fotosintéticas, que dan como resultado un rápido crecimiento que las mantiene a un nivel adecuado para captar la luz del sol. De esta manera, las plantas comienzan a crecer y a sombrearse mutuamente; así, que las pequeñas diferencias en la estatura

pueden tener un efecto crítico, ya que el establecimiento depende de la capacidad para alcanzar posiciones superiores del dosel.

Como es bien sabido, el fiticromo es el pigmento que actúa detectando el sombreado mutuo mediante cambios en la calidad de la radiación, así que la intensidad de la respuesta está estrechamente relacionada con el hábitat (Morgan, 1976).

En especies de hábitats soleados, las respuestas al sombreado mutuo son más fuertes que en la sombra (Morgan *et al.* 1976), lo cual puede ser adaptativamente ventajoso para las heliófilas, ya que en virtud del sitio en que se desarrollan, la respuesta rápida al sombreado puede mantenerlas en los límites superiores del dosel, mientras que en las tolerantes podría ser desventajoso, ya que tendrían que utilizar sus reservas al tratar de incrementar su estatura (Morgan, 1976).

Por lo tanto, podría suponerse que las heliófitas de este experimento responden rápidamente al sombreado y crecen en altura, mientras que la umbrófila tendría respuestas más lentas, lo cual se refleja en su crecimiento en altura significativamente menor que en las otras 3 especies en la zona abierta, y menor que *P. auritum* en la cámara de luz alta ($P < 0.05$).

El número de hojas fue siempre mayor en *P. aequale* y en *P. aff. hispidum* que en las heliófitas *P. auritum* y *P. umbellatum*; el que estas dos últimas lleguen a un cierto máximo y después se de un recambio continuo, constituye una característica de las plantas de sol (Grime, 1979), dándose un arreglo continuo de la superficie foliar. En *P. aequale* existe una mayor cantidad de hojas en altas intensidades de luz, tanto en el campo como en ambiente controlado; en es-

ta última condición no se observó la caída de las hojas en esta especie durante el experimento. La disposición de las hojas en *E. asquale* no es espaciada y más bien permite un considerable sombreado entre ellas mismas que podría ser desventajoso en lugares soleados; sin embargo, puede estar indicando su tendencia a la conservación de la energía más que a la eficiencia en su captura por ser una planta de sombra (Grime, 1966), y pudiera tratarse de una respuesta de su arquitectura para evitar la fotoinhibición que pudiera sufrir una planta umbrófila sometida a altas intensidades luminosas. El que sea productiva en el sol, le permitiría conservar sus hojas, ya que serían menos costosas energéticamente que las de sol, gracias a su menor contenido de componentes fotosintéticos, respiratorios y celulares (Björkman, 1981), lo que puede deducirse de su alto valor de \bar{F} en el campo.

En *E. auritum*, *E. umbellatum* y *E. aff. hispidum*, sus altos valores de R y E, sus bajos valores de F en la zona abierta, así como sus requerimientos luminosos para su óptima germinación (Orozco-Segovia, 1985), explican la posibilidad de encontrar estas especies en las zonas perturbadas de la selva, a donde llegan altas intensidades de luz.

Considerando el aspecto de la germinación, *E. asquale* presenta una baja velocidad (Orozco-Segovia, 1985), de manera que en caso de que semillas de esta especie se encontrarán en la zona abierta, las altas velocidades de germinación y crecimiento de las especies heliófitas la sombrearían; las plántulas se verían así afectadas no por la disminución de luz, sino por la presencia de altas densidades de individuos de otras especies, lo cuál impediría que esta especie llegara

a establecerse en este habitat.

Los resultados obtenidos, son discutidos con base en los significados fisiológico y morfológico de \bar{E} y \bar{F} respectivamente (Evans, 1972). Es conveniente tomar en cuenta que en *E. hispidum*, una de las especies incluidas en este trabajo, fueron realizados análisis anatómicos y bioquímicos por Tinoco y Vázquez-Yanes (1985), en los que encuentran modificaciones a estos niveles, dependiendo del ambiente luminoso en que se encontraba esta especie y que están de acuerdo con los resultados del análisis de crecimiento aquí presentado; sin embargo, sería importante realizar estudios que permitan analizar estos aspectos de una manera más directa, como experimentos a nivel fisiológico que permitan evaluar las tasas fotosintética y respiratoria de estas especies en las condiciones aquí experimentadas, así como estudios anatómicos que refuercen las interpretaciones morfológicas, de asignación de recursos y de competencia aquí sugeridas.

Tomando en cuenta la distribución de estas especies en el medio natural; así como el análisis de los resultados de este trabajo, se podría sugerir que la luz, es uno de los factores que juega un papel determinante en su distribución. al tener un efecto directo sobre su fisiología y por lo tanto sobre el desarrollo y desempeño de las mismas en algún momento de su ciclo de vida; ya que si bien en estado de plántula las 4 especies sobrevivieron a la sombra y fueron más productivas en la luz directa, su capacidad de germinar o no bajo una cierta condición luminosa, su posibilidad de modificar sus tasas fotosintética y respiratoria en la magnitud necesaria para sobrevivir en condiciones de bajas intensidades luminosas y llegar así a adulto con la posibilidad de reproducir.

cirse, así como la capacidad para responder rápidamente a las variaciones en la cantidad y calidad de luz que les permitan competir por el recurso, estarían limitando la posibilidad de sobrevivir, establecerse y reproducirse en una determinada condición luminosa, y por lo tanto, determinando su ecología.

BIBLIOGRAFIA.

Bell C. & Rose, D.A. 1981. Light measurement and the terminology of flow. *Plant Cell and Environment* 4: 89-96.

Bainbridge, R., G. C. Evans & G. Rackham (Editores). 1966. Light as an ecological factor. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Bjorkman O. & Holmgren, P. 1963. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiologia Plantarum* 16: 889 - 913.

Bjorkman O. & P. Holmgren. 1966. Photosynthetic adaptation to light intensity in plants native to shaded and exposed habitats. *Physiologia Plantarum* 19: 854-859.

Bjorkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities In: (Ed. O. L. Lange, P. S. Nobel, S. B. Osmond and H. Ziegler). *Physiological Plant Ecology* I, 12 A. Springer-Verlag Berlin. pp 57-107.

Clough, I. A., Teeri, J. A. & Alberte, R. S. 1979. Photosynthetic adaptation of *Solanum dulcamara* L to sun and shade environments. I. A comparison of sun and shade populations. *Oecologia* (Berlin), 38: 13 - 21.

Clough, I. A., Teeri, J. A. & Alberte, R. S. 1980. Photosynthetic adaptation of *Solanum dulcamara* L to sun and shade environments. II. Characterization of genotypes with differing photosynthetic performance. *Oecologia* (Berlin), 44: 221-225.

Chazdon, R.L. & N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *The Journal of Ecology* 72 (2): 55 - 564.

Del Amo, S. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico. Vol. II. Editorial Alhambra Mexicana, S. A. de C.V. Mexico.

Denslow, J. S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46: 18-21.

Deregibus, V. A., Sanchez, R. A., Casal, J. J., & Trlica, M.J. 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *The Journal of Applied Ecology* 22 (1): 199 - 206.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, M. Martinez-Ramos. 1985. La Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol II. Editorial Alhambra Mexicana, S. A. de

C. V. México.

Evans, G. C. 1972. The Quantitative Analyses of Plant Growth. Blackwell, Oxford.

Evans, G. C., Whitmore T. C, & Wong, Y. K. 1960. The distribution of light reaching the ground vegetation in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 48: 193-204.

Fitter, A. H., Ashmore, C. J. 1974. Response of two *Veronica* spp. to simulated woodland light climate. *New Phytologist* 73: 997-1001.

Fleming, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* species in a tropical dry forest. *Ecology* 66 (3): 688-700.

Francois, G., E. Ruiz y C. Vazques-Yanes. 1975. Diseño y construcción de un espectrofotómetro de campo. *Turrialba* 25 (2): 128-131.

Franklan B., & R. J. Letendre. 1978. Phytochrome and effects of shading on growth of woodland plants. *Photochemistry and Photobiology* 27: 223-230.

Gauhl, E. 1976. Photosynthetic response to varying light intensity in ecotypes of *Solanum dulcamara* L. from shaded and exposed habitats. *Oecologia* 22: 287-298.

Grime, P. 1966. Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants. In: *Light as an Ecological Factor* (Symp. Brit. Ecol. Soc. 186-207.

Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation process. John Wiley & Sons. New York.

Gómez-Pompa, A. 1966. Estudios Botánicos en la región de Misantla, Veracruz. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, D. F.

Holmes, M. J., & Smith, H. 1975. The function of phytochrome in the natural environments. *Nature* 254: 512-514.

Hughes, A. P. 1966. The importance of light compared with other factors affecting plant growth. In *Light as an Ecological Factor* (Symp. Brit. Ecol. Soc., 6, 121-146). Blackwell Sci. Pubs., Oxford.

Hunt, R. 1978. Plant growth analysis. Arnold, London.

Lot-Helgueras, A. 1976. La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Pasado, Presente y Futuro. En: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol I. Compañía Editorial Continental, S. A. México.

Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226: 537-539.

Martínez, R. M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas peren-

nifolias. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Volumen II. Editorial. Alhambra. Mexicana, S. A. de C. V. México.

McLaren, S. y H. Smith. 1978. Phytochrome control of growth and development of *Rumex obtusifolius* under simulated canopy light environments. *Plant Cell and Environment* 1: 61-67.

Miranda, F y E. Hernandez X. 1963. Los tipos de vegetación México y su clasificación. Boletín la Sociedad Botánica de México 29- 179.

Monteith, J. L. 1976. Spectral distribution of light in leaves and foliage. In: Smith, H. (ed.) Light and plant development. Butterworths. Londres. pp 447-460.

Mooney, H. A.; C. Field; C. Vazquez-Yanes & C. Chu. 1983. Environmental controls on stomatal conductance in a shrub of the humid tropics. *Proceedings of National Academy of Sciences U.S.A.* 80: 1295-1297.

Mooney H.; C. Field & C. Vazques-Yanes. 1984. Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. En: Medina, E.; H. A. Mooney & C. Vazquez-Yanes. *Physiological ecology of plants of the wet tropics* task for vegetation. Science 12. Dr W Junk Publishers. The Hague.

Morgan, D. C., Smith, H. 1976. Linear relationship between phytochrome photoequilibrium and growth in plants under simulated natural radiation. *Nature* 262: 210-212.

Morgan, D. C., Smith, H. 1979. A systematic relationship between phytochrome controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural radiation. *Planta* 145: 253-258.

Mujas P. y Del Amo, S. 1985. Cuantificación de Antocianinas en estados juveniles de especies primarias y su relación con los mecanismos de fotocontrol del crecimiento. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Editorial Alhambra Mexicana, S. A. de C. V. México.

Semple, K. 1974. Pollination in Piperaceae. *Annual Missouri Botanical Garden*. 868 - 871.

Grozco-Segovia, A. 1986. Fisiología ecológica del fotoblastismo en semillas de 4 especies del Género *Piper* L. Tesis. Doctorado. Facultad de Ciencias UNAM. pp 112.

Pearcy, R. W. 1983. The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58: 19-25.

Richards, P. W. 1952. *Tea tropical rain forest*. Cambridge, Univ. Press. Cambridge. 454 p.

Sarukhan, K. J. 1964. Estudio de la sucesión en un Área talada en Tuxtepec, Oax. Tesis Profesional. Fac Ciencias. UNAM.

Smith, H. 1976. Light and plant development. Butterwoths, London.

Smith, H. (Editor). 1981. Plants and the daylight spectrum. Academic Press, New York.

Sokal, R. & F. J. Rohlf. 1969. Biometry. W.H. Freeman and Co. San Francisco, California y Londres.

Tinoco, C. y C. Vazquez-Yanes. 1985. Diferencias en Poblaciones de *E. hispidum* bajo condiciones de luz contrastantes en una selva alta perennifolia. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz México. Vol II. Editorial Alhambra Mexicana. S. A. de C. V. México.

Vázquez-Yanes, C. 1976. Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. pp 229-267. En: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. I. Cia. Editorial Continental, México, D.F.

Vázquez-Yanes C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Tropical Ecology. 21 (1): 103 - 111.

Vazquez-Yanes C. 1980. Light quality and seed germination in *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* from a tropical rain forest in Mexico. Pyton 38 (1): 33-35.

Whitmore, T. C, & M. R. Bowen. 1983. Growth analyses of some *Agathis* species. The Malaysian Forester. 46 (2): 186-196.

Yuncker, T. G. 1958. The Piperaceae - a family profile. Brittonia 10: 1-7.

Zar, J. H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. London.