



A T I M A M A

A Froylan, por el camino que juntos  
hemos recorrido.

Mi sincero agradecimiento:

Al M. en C. Jean Popma y M. en C. Frans Bongers por haberme sugerido el tema de tesis, por su dirección y asesoría durante el tiempo que residieron en México, y por la cuidadosa revisión del manuscrito. Indudablemente, su influencia ha sido de gran importancia en mi formación académica.

A la M. en C. Julia Carabias por la revisión del trabajo final, y por su apoyo y confianza durante todo el tiempo de elaboración del mismo.

Al Dr. Sergio Guevara por la revisión del trabajo, sus aportaciones ayudaron enormemente a mejorar el trabajo final.

Al Dr. Rodolfo Dirzo por el interés prestado en este trabajo desde un inicio, desde su colaboración en el diseño experimental hasta la revisión del trabajo final.

Al Dr. Carlos Vazquez-Yanes por la revisión del trabajo final, por sus comentarios y sugerencias.

A Emilio Gutiérrez del Centro Científico IBM de México por su asesoría en el análisis estadístico de los datos y la utilización del equipo de cómputo.

A Jean Popma, Frans Bongers, Thea , Jorge Meave, José Luis Martínez, Silvia Castillo, Guillermo Ibarra y Santiago Sinaca por la ayuda prestada en el trabajo de campo, por todos los momentos agradables que pasamos juntos.

A los trabajadores de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles por las facilidades prestadas en la elaboración de este trabajo.

A mi hermano Rafael Iriarte por su disposición de ayuda, y por las facilidades prestadas en la impresión de la tesis.

A Rosaiba Becerra e Irene Sánchez-Gallen por su colaboración en la elaboración de gráficas, tablas, etc.

A los compañeros del laboratorio de Ecología, quienes me apoyaron durante el proceso de realización de este trabajo, especialmente a Silvia Castillo, Fuensanta Rodríguez e Irene Pisanty por su comprensión en los momentos difíciles.

A mi familia y amigos, gracias.

## INDICE

I. INTRODUCCION . . . . .	1
1. Importancia de la perturbación natural . . . . .	1
2. Estudios del crecimiento de las plantas . . . . .	1
3. Objetivos del trabajo . . . . .	1
II. ANTECEDENTES . . . . .	5
1. Claros en la selva . . . . .	5
1.1. Cambios ambientales producidos por los claros . . . . .	6
1.2. Variación microambiental al interior de los claros . . . . .	8
2. Adaptación diferencial de las especies a los claros . . . . .	9
2.1. Características generales de las especies nómadas . . . . .	10
3. Supervivencia de plántulas . . . . .	12
4. Crecimiento de plántulas . . . . .	13
5. Aclimatación y plasticidad fenotípica . . . . .	15
III. DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO . . . . .	18
1. Clima . . . . .	18
2. Información meteorológica en el año de estudio . . . . .	19
3. Vegetación . . . . .	22
IV. MATERIALES Y METODOS . . . . .	24
1. Especies estudiadas . . . . .	24
2. Sitios experimentales . . . . .	24
3. Obtención de plántulas y trasplante . . . . .	26
4. Asignación de tratamientos y muestreo . . . . .	29
5. Evaluación de las condiciones microclimáticas . . . . .	32
5.1. Luz . . . . .	32
5.2. Temperatura y humedad relativa . . . . .	34
6. Evaluación del crecimiento de las plántulas . . . . .	34
6.1. Tamaño . . . . .	34

6.2. Distribución de la biomasa . . . . .	35
6.3. Morfología foliar . . . . .	35
6.4. Modelos de crecimiento . . . . .	36
7. Comparación estadística de los tratamientos . . . . .	37
V. RESULTADOS . . . . .	40
1. Microclima . . . . .	41
1.1. Luz . . . . .	41
1.2. Temperatura y humedad relativa . . . . .	47
2. Crecimiento de plántulas en diferentes ambientes . . . . .	52
a) <u>Cordia megalantha</u>	
1. Tasa de crecimiento relativo . . . . .	52
1.1. Crecimiento de plántulas . . . . .	52
1.2. Crecimiento de hojas, tallo y raíces . . . . .	54
2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar . . . . .	54
2.1. Tamaño . . . . .	54
2.2. Distribución de la biomasa . . . . .	57
2.3. Morfología foliar . . . . .	57
b) <u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	
1. Tasa de crecimiento relativo . . . . .	60
1.1. Crecimiento de plántulas . . . . .	60
1.2. Crecimiento de hojas, tallo y raíces . . . . .	60
2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar . . . . .	63
2.1. Tamaño . . . . .	63
2.2. Distribución de la biomasa . . . . .	63
2.3. Morfología foliar . . . . .	66
c) <u>Omphalea oleifera</u>	
1. Tasa de crecimiento relativo . . . . .	67
1.1. Crecimiento de plántulas . . . . .	67
1.2. Crecimiento de hojas, tallo y raíces . . . . .	67
2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar . . . . .	70
2.1. Tamaño . . . . .	70
2.2. Distribución de la biomasa . . . . .	70
2.3. Morfología foliar . . . . .	73
3. Respuesta a la rotación ambiental . . . . .	74

a) <u>Cordia megalantha</u>	
1. Variación de la tasa de crecimiento relativo . . . . .	74
2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar.	77
b) <u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	
1. Variación de la tasa de crecimiento relativo . . . . .	83
2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar. .	83
c) <u>Omphalea oleifera</u>	
1. Variación de la tasa de crecimiento relativo . . . . .	91
2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar . .	91
VI. DISCUSION . . . . .	99
a) Sobre la metodología y análisis . . . . .	99
b) Sobre los resultados . . . . .	101
1. Microclima . . . . .	101
2. Crecimiento bajo el dosel cerrado . . . . .	103
3. Crecimiento en los claros . . . . .	107
3.1. Sitio abierto. . . . .	107
3.2. Claro pequeño . . . . .	109
4. Respuesta a la rotación ambiental (aclimatación) . .	112
VII. CONCLUSIONES . . . . .	118
VIII. BIBLIOGRAFIA . . . . .	120

## I. INTRODUCCION

### 1. Importancia de la perturbación natural

A partir de los trabajos de Aubreville (1938) y Richards (1952) es conocido el hecho de que la estructura y composición de las comunidades de selva húmeda cambian continuamente en el espacio y en el tiempo (Richards, 1952; Whitmore, 1975; Hartshorn, 1980). De esta manera es posible considerar a la selva como un "mosaico" de parches de vegetación de diferente tamaño, distribución y edad.

La naturaleza dinámica de la selva se puede explicar en función de la perturbación natural. Sousa (1984) enfatiza la importancia de la perturbación en comunidades naturales, como causa de la variación de las condiciones microclimáticas, de la intensidad de las interacciones biológicas y de la disponibilidad de recursos.

En la selva húmeda, la presencia de claros ó huecos en el dosel de la vegetación, creados por la caída de ramas o árboles, constituye un tipo común de perturbación natural. De acuerdo a algunos autores (Richards, 1952; Whitmore, 1975, 1982; Hartshorn, 1978; Denslow, 1980) la formación de claros es determinante de las características estructurales y florísticas de los diferentes parches de vegetación de la selva.

La heterogeneidad ambiental de la selva ha inducido a respuestas específicas de las especies "moldeando" distintos atributos de su historia de vida. Se ha sugerido que los claros de la selva ejercen distintas presiones de selección sobre las características fisiológicas y morfológicas de los individuos, así como sobre la demografía de las poblaciones (Pickett, 1983; Bazzaz, 1984). Pickett y White (1985) señalan que si estas características están condicionadas por la presión selectiva de la perturbación natural, existiría probablemente una autoregulación de la frecuencia de perturbación en la comunidad.

De esta manera, el estudio del efecto de la perturbación natural sobre los patrones de establecimiento, crecimiento y reproducción de las especies de la selva, permitiría lograr un mayor entendimiento sobre los mecanismos de regeneración de la misma. Para ello, es necesario considerar la relación entre las especies y su medio ambiente. De acuerdo a Gómez-Pompa y Vazquez-Yanes (1985) esta relación se puede estudiar desde dos enfoques distintos: " el primero sería el estudio de las adaptaciones de las especies a las condiciones ambientales de la etapa sucesional en la que se establecen; el segundo, el estudio de la evolución del medio ambiente durante la sucesión y su efecto sobre las especies particulares de la comunidad ".

Considerando el primer enfoque, los estudios del creci-

miento de las especies son de gran importancia para poder entender adaptaciones fisiológicas, morfológicas y arquitectónicas de las especies de la selva en relación a su medio ambiente. El crecimiento constituye el resultado de un conjunto de procesos fisiológicos que están ocurriendo simultáneamente en el individuo, como la fotosíntesis, la respiración, la absorción y transporte de nutrimentos, la reubicación de fotosintatos, el estado hídrico de la planta, etc..

Tomando en cuenta las diferencias en la disponibilidad de recursos que puede haber en la selva a causa de la dinámica de la perturbación natural, el crecimiento podría interpretarse como la expresión del éxito que tiene un individuo en capturar los recursos disponibles del medio, siendo una parte fundamental de las primeras fases del ciclo de vida de las especies. Por ejemplo, la habilidad que tengan las plántulas y juveniles de los árboles del dosel para incrementar su crecimiento después de una perturbación puede ser determinante para su sobrevivencia y reproducción posterior.

## 2. Estudios del crecimiento de las plantas.

Los estudios de crecimiento de plantas tienen su origen a principios de este siglo en la búsqueda de optimización del rendimiento de cultivos agrícolas (Blackman, 1919; Fisher, 1921; Gregory, 1926; citados en Hunt, 1978). Con ellos se sentaron las bases del "Análisis del Crecimiento de Plantas", nombre genérico que se le ha dado al conjunto de métodos de estudio y análisis para evaluar el crecimiento de las plantas.

Una de las primeras ideas que motivaron los estudios de crecimiento de plántulas, en un sentido ecológico, fue la de comparar la tasa de crecimiento de especies herbáceas y leñosas, considerando la hipótesis de que éstas últimas poseen una tasa de crecimiento menor que las formas herbáceas (Jarvis y Jarvis, 1964; Okali, 1971; Whitmore y Bowen, 1983).

Recientemente, el uso del Análisis del Crecimiento de Plantas en estudios ecológicos ha cobrado un interés creciente. El cálculo de diversos parámetros del crecimiento (como la tasa de crecimiento relativo, la tasa de asimilación neta y la tasa de área foliar) a partir de modelos matemáticos ajustados a observaciones experimentales del peso, altura ó área foliar de las plantas, ha permitido comparar el crecimiento de diferentes especies de una comunidad (p.e. Grime y Hunt, 1975) o el de una misma especie bajo distintos microambientes experimentales (p.e. Hartgerink y Bazzaz, 1984).

En la selva húmeda, la realización de estudios experimentales en los que el crecimiento sea la variable (o variables) de respuesta de las especies ante diferentes condiciones ambientales, puede proporcionar una gran cantidad de información sobre

los mecanismos de regeneración de las especies de la selva.

En este contexto, con la finalidad de contribuir al entendimiento de la regeneración natural de la selva, se llevó a cabo un estudio del crecimiento, arquitectura y morfología foliar de las plántulas de tres especies de árboles componentes del dosel de la selva, *Cordia megalantha*, *Lonchocarpus guatemalensis* y *Omphalea oleifera*, bajo condiciones experimentales que representan ambientes naturales de la selva (sombra bajo el dosel, un claro pequeño y un sitio abierto con alta insolación). Además, las plántulas se trasladaron de un ambiente a otro, simulando eventos que ocurren durante la dinámica natural de la vegetación de la selva.

### 3. Objetivos del trabajo

- i) Estimar el crecimiento de las plántulas de tres especies de árboles nómadas (*sensu* Martínez-Ramos, 1985) de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, bajo diferentes condiciones ambientales.
- ii) Comparar distintas características del tamaño, arquitectura y morfología foliar de las plántulas, después de aproximadamente 8 meses de crecimiento.
- iii) Describir las principales características microclimáticas de las condiciones ambientales bajo las cuales crecieron las plántulas.
- iv) Evaluar la capacidad de aclimatación de las plántulas en términos de su crecimiento, arquitectura y morfología foliar, después de ser trasladadas de un ambiente a otro.
- v) Proporcionar una base cuantitativa del crecimiento de estas especies, como punto de comparación en posibles estudios posteriores de las poblaciones de plántulas en el campo.
- vi) Aportar evidencias experimentales al estudio de las estrategias de regeneración de las especies de la selva húmeda.

Entre otras, se desea responder a las siguientes preguntas:

- ¿Son capaces las plántulas de *Cordia megalantha*, *Lonchocarpus guatemalensis* y *Omphalea oleifera* de tolerar las condiciones de sombra, manteniendo un crecimiento neto positivo bajo el dosel cerrado de la selva?

- ¿Se estimula el crecimiento de las plántulas en las condiciones ambientales propiciadas por los claros?, si es así, ¿está este crecimiento relacionado al área del claro?

- ¿Se presentan diferencias en el tamaño, arquitectura y morfología foliar de las plántulas en función del ambiente donde crecieron?

- ¿Son capaces las plántulas de responder a cambios en el ambiente mediante la modificación de su crecimiento, tamaño y morfología foliar? ¿Estos cambios reflejan la capacidad de aclimatación de las plántulas?

- ¿Qué se puede inferir acerca del papel que juegan los claros en la regeneración natural de estas especies?

## II. ANTECEDENTES

En esta sección me parece importante resaltar algunos aspectos de la variación ambiental producida por los claros de la selva, y la manera como ha incidido esta variación en la adaptación de diferentes grupos de especies, haciendo énfasis en los fenómenos involucrados en el establecimiento, crecimiento y sobrevivencia de las plántulas de los árboles del dosel de la vegetación. Si bien los resultados de este trabajo arrojan información únicamente sobre el crecimiento de plántulas en condiciones experimentales, la discusión de estos se puede enriquecer si se considera un marco teórico general sobre la regeneración de las especies de la selva húmeda tropical.

### 1. Claros en la selva.

No existe aún un criterio común entre los investigadores para definir a la perturbación natural. Muchos se refieren a ella utilizando el término de "claro" o "hueco" dejado en la vegetación como producto de la caída de ramas, un árbol ó varios árboles de la selva (Hartshorn, 1978; Whitmore, 1982, 1983; Brokaw, 1982, 1984). De manera más precisa, Brokaw (1982) define un claro como "un hueco en la vegetación que se extiende a una altura promedio de 2 metros por encima del suelo".

Las características de los claros varían en el espacio y en el tiempo. En el espacio éstos pueden variar en cuanto a su tamaño, forma, orientación y distribución. En general, claros pequeños (< 150 m), producidos por la caída de algunas ramas ó un sólo árbol, son más abundantes y frecuentes que claros de mayor tamaño (ver figura I-1a). En el tiempo, los claros pueden tener diferente frecuencia de aparición, diferentes edades (tiempo transcurrido desde su formación), una estacionalidad marcada, etc..

Todas estas variaciones están en función de los factores causales de la perturbación, la topografía del sitio y la profundidad del suelo (Brokaw, 1982b, Denslow, 1980, Whitmore, 1983). La caída de árboles puede ser ocasionada por las condiciones climáticas locales, como viento y lluvia, por eventos esporádicos como fuego y terremotos, y por factores bióticos, como la incidencia de herbívoros y parásitos ó la natural senilidad de los individuos (Bazzaz, 1984).

"En los Tuxtlas la habitual presencia de vientos huracanados (localmente denominados 'nortes') a fines del otoño y durante el invierno, parece marcar el periodo de aparición de claros" (Sarukhán, 1978 citado en Martínez-Ramos, 1985).

### 1.1. Cambios ambientales producidos por los claros.

La apertura de diferentes tipos de claros en el dosel de la selva crea un mosaico de condiciones ambientales en cuanto a luz, temperatura y humedad relativa de aire y suelo, bióxido de carbono y nutrimentos del suelo.

Los primeros estudios que se tienen al respecto se refieren a la variación de la luz que pasa a través de la estructura vertical de la selva. La intensidad y duración de la luz durante el día decrece exponencialmente a medida que ésta se filtra por los estratos del dosel de la selva, llegando al suelo únicamente de 0.1 a 2.0 % del total incidente (Björkman y Ludlow, 1972, citado en Martínez-Ramos, 1985; Longman y Jenik, 1974); Yoda, 1974; Bazzaz y Pickett, 1980).

Al interior de la selva la intensidad de la luz depende de la estructura del dosel, pero también del ángulo de incidencia de los rayos solares respecto a la superficie (Longman y Jenik, 1974). Mucha de la variación lumínica en el sotobosque de la selva es atribuida a los rayos solares que penetran a través de la vegetación de manera oblicua al amanecer y durante el atardecer ("sunflecks"). Algunos autores coinciden en que los "sunflecks" contribuyen con más del 50 % de la radiación fotosintéticamente activa para las plantas del sotobosque (Evans et al, 1966; Björkman y Ludlow, 1972; Chazdon y Fetcher, 1984 a,b).

Denslow (1980) ha recopilado las características de luz, temperatura del aire y suelo, humedad relativa, que han sido medidas dentro de la selva y en claros grandes por diferentes autores. De manera general, en un claro la intensidad y duración de la luz durante el día es mayor. La temperatura del aire y del suelo se incrementan súbitamente haciendo que la humedad relativa del aire disminuya, y a su vez, que la tasa de evaporación a nivel del suelo aumente; por esta razón, los rangos de fluctuación de estas variables son mayores en claros que en la selva (Brokaw, 1982b; Bazzaz, 1984; Martínez-Ramos, 1985).

Los estudios recientes que se han hecho en referencia a las condiciones microambientales se han enfocado más bien al análisis de la intensidad de luz y su distribución dentro de los claros. Bazzaz y Pickett (1980) opinan que probablemente ésta sea la variable que se vea afectada por el tamaño, forma y orientación del claro.

Por ejemplo, en un claro pequeño ( $\ll 150$  m), la intensidad de luz es menor en relación a un claro de mayor tamaño, y ésta se restringe en su mayor parte a un pequeño lapso de tiempo alrededor del medio día.

Chazdon y Fetcher (1984b) realizaron mediciones de la radiación fotosintéticamente activa (R.F.A.) (400 a 700 nm) en 4 sitios diferentes de una selva de Costa Rica; ellos encontraron un ámbito de R.F.A. promedio diario de menos de  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  dentro



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

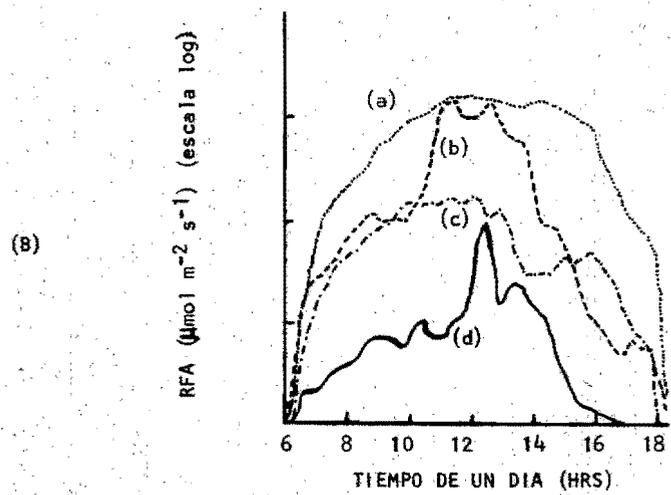
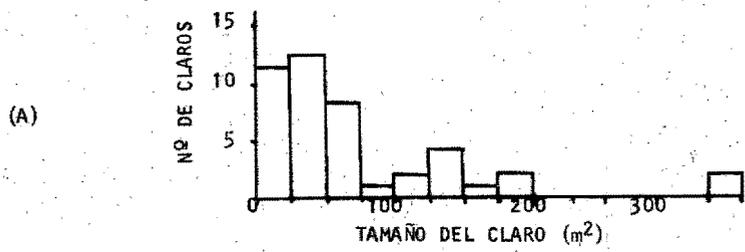


Figura 1.1. A) Frecuencia de claros por tamaños en la selva madura de Barro Colorado, Panamá (tomado de Martínez-Ramos, 1985). B) Patrón diario de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en una selva de Costa Rica durante un día soleado en los siguientes ambientes: un sitio abierto de 0.5 ha (a), un claro de 400 m<sup>2</sup> (b), un claro de 200 m<sup>2</sup> (c) y en el sotobosque de la selva (d) (tomado de Chazdon y Fetcher, 1984b).

de la selva a  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en el sitio abierto (0.5 ha). El patrón diurno de R.F.A. en los diferentes sitios muestra claramente las diferencias en la disponibilidad de la luz durante un día despejado (fig. I-1b). Como se observa, en contraste con el sitio abierto, la R.F.A. que incide directamente en el claro grande (400 m<sup>2</sup>) se reduce a solo 2 horas aproximadamente, y en el claro pequeño (200 m<sup>2</sup>) es escasa.

La orientación del claro es otra característica determinante del ambiente, la cual está marcada por la dirección de la caída del (los) árboles. Por ejemplo, un claro cuya orientación es E-W tendrá una mayor intensidad y tiempo de duración de la luz que un claro con orientación N-S (Bazzaz, 1984).

### 1.2. Variación microambiental al interior de los claros.

Dentro de un claro la R.F.A. incidente durante el día generalmente es mayor en la zona del centro del claro que en los bordes de éste; además, es posible que dos puntos equidistantes del centro reciban diferentes cantidades de luz durante el día (por ejemplo, una mañana despejada y una tarde lluviosa) (Bazzaz, 1984).

Topográficamente, un claro puede contener diferentes sustratos dados por las superficies conformadas por troncos y ramas caídas, suelo desnudo, raíces aflorando, etc, los cuales generan condiciones diferentes para la germinación y establecimiento de diferentes especies (Martínez-Ramos, 1985, Nuñez-Farfán y Dirzo, 1985).

Un aspecto importante de la variación interna de los claros se refiere a la cantidad y calidad de los nutrientes presentes en el suelo. En general, la disponibilidad de los nutrientes en el suelo de una selva húmeda tropical es baja (Jordan, 1983). Al aparecer un claro en la selva, se produce una mayor acumulación de biomasa degradable (troncos, ramas, flores, frutos, etc.) que incrementa sustancialmente la cantidad de nutrientes disponibles (Martínez-Ramos, 1985), aumentando probablemente la tasa de descomposición y la eficiencia de absorción de los nutrientes por reducción de la competencia entre raíces (Whitmore, 1975).

Orians (1982) propone que dentro de un claro producido por la caída de un sólo árbol, la cantidad y calidad de los nutrientes, y la duración de su aporte, varía a lo largo de un gradiente que va desde la zona de la copa hasta la zona de las raíces. Además, este gradiente puede variar dependiendo de la especie del árbol caído (citado en Nuñez-Farfán y Dirzo, 1985).

2. Adaptación diferencial de las especies a los claros.

Muchos de los atributos de la historia de vida de las especies de la selva pueden ser entendidos como adaptaciones a diferentes tipos de claros (Pickett, 1983).

Los claros ejercen su efecto a nivel del individuo, en aquellas características relacionadas con su establecimiento (capacidad de dispersión, viabilidad y latencia de semillas, tiempo de germinación, etc.), su crecimiento (capacidad y eficiencia fotosintética, morfología, arquitectura) y su reproducción (longevidad, edad madura, etc.). A nivel de la población, la estructura de edades y tamaños de una población depende en gran medida de las características espaciales y temporales de los claros.

Así, se ha intentado caracterizar grupos de especies de la selva en función de sus adaptaciones a los claros (Richards, 1952; Whitmore, 1975; Bazzaz y Pickett, 1980; Denslow, 1980; Hartshorn, 1980; Brokaw, 1985b; Martínez-Ramos, 1985).

La clasificación más simple divide a las especies en pioneras o demandantes de luz y primarias o tolerantes a la sombra (Richards, 1952). Las especies pioneras requieren de los claros para su regeneración, mientras que las especies primarias se establecen en la selva no perturbada.

Sin embargo, Whitmore (1975) afirma que tal clasificación resulta insuficiente para explicar el comportamiento ecológico de las especies en función de la dinámica creada por los claros. Este autor generaliza el comportamiento de las especies en cuatro patrones básicos:

1. Especies que se establecen y crecen bajo el dosel cerrado.
2. Especies que se establecen y crecen bajo el dosel cerrado pero que se benefician de los claros.
3. Especies que se establecen bajo el dosel cerrado pero que requieren forzosamente de los claros para madurar y reproducirse.
4. Especies que se establecen y reproducen sólo en claros.

Por otra parte, Denslow (1980) habla de especies especialistas a claros grandes, especialistas a claros pequeños y especies de la selva madura, bajo la hipótesis de que existe regeneración diferencial de las especies en claros de diferente tamaño y distribución como mecanismo de "repartición" de los recursos entre las especies de la selva.

Pickett (1976) y Bazzaz y Pickett (1980) se refieren a especies sucesionales tempranas a aquellas que se establecen inmediatamente después de la apertura de un claro, y sucesionales tardías a las que sólo pueden establecerse después de un cierto

tiempo desde que ocurrió la perturbación, tolerando las condiciones ambientales del "cierre" del claro.

La proposición que hace Martínez-Ramos (1985) para caracterizar a las especies de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, distingue 3 grupos ecológicos esenciales:

1. Pioneras: Especies que requieren de los claros para establecerse y reproducirse.
2. Nómadas: Especies que generalmente se establecen en la sombra de la selva pero que dependen estrictamente de los claros para alcanzar la fase reproductiva.
3. Tolerantes: Especies que completan su ciclo de vida bajo el dosel de la selva. No están condicionadas por los claros.

De esta múltiple agrupación de las especies se puede derivar cierta confusión, sin embargo, lo que resulta importante es que todas estas clasificaciones enfatizan el hecho de que las especies siguen diferentes estrategias para capturar los recursos disponibles del medio, presentando distintos mecanismos de regeneración en función de la dinámica de claros de la comunidad.

Es importante aclarar que todas las clasificaciones representan únicamente generalizaciones acerca del comportamiento de las especies. En realidad, cada especie es única en su estrategia de vida (Whitmore, 1975) y representa un punto a lo largo de un gradiente continuo de estrategias.

En el presente trabajo se adoptará la clasificación de Martínez-Ramos (1985) con el objeto de comparar posteriormente las diferencias y semejanzas de las especies estudiadas. Además, esta clasificación ha sido utilizada en algunas investigaciones realizadas en la selva de Los Tuxtlas (Ibarra, 1985; Nuñez-Farfán, 1985; Vasekias, 1984; Meave, 1987). A continuación se presentan las principales características de las especies nómadas, categoría a la que pertenecen *Cordia*, *Lonchocarpus* y *Omphalea*, las especies utilizadas en el presente estudio, en cuanto a su establecimiento y crecimiento durante la fase de plántulas.

### 2.1. Características generales de especies nómadas.

Las especies nómadas producen generalmente semillas con viabilidad corta y germinación rápida. Según Martínez-Ramos (1985) estas especies se pueden dividir en tres grupos:

- A. Especies que producen frutos (o infrutescencias) carnosos con muchas semillas pequeñas, las cuales se diseminan y colonizan claros, al igual que las especies pioneras. Ejemplo *Ficus* spp.
- B. Especies que producen frutos carnosos con pocas semillas grandes, las cuales germinan rápidamente bajo la sombra de la selva, formando una densa población de plántulas alrededor del árbol progenitor. A este grupo pertenecen especies como *Omphalea oleifera*, *Nectandra ambigens*, *Brosimum alicastrum*, y *Lonchocarpus guatemalensis*.
- C. Especies que producen semillas pequeñas dispersadas por viento, las plántulas y juveniles se encuentran espacialmente aislados pero parecen crecer vigorosamente favorecidos por los claros. *Cordia megalantha* puede estar incluida en esta categoría.

De acuerdo a Martínez-Ramos la germinación rápida y uniforme de las especies nómadas parece representar algunas ventajas, como son:

- i) El escape a la depredación de semillas.

Cordova (1985) reporta un alto grado de depredación de semillas de *Nectandra ambigens*, la cual reduce la sobrevivencia y el vigor de las plántulas originadas de semillas parcialmente dañadas.

- ii) Mayor probabilidad de sobrevivencia y rápido crecimiento de los individuos que emergen primero.

Estos individuos probablemente son más vigorosos y su crecimiento restringe progresivamente la disponibilidad de luz, agua y nutrimentos a los individuos que emergen más tardíamente, estando estos últimos en una situación inferior de competencia.

Perry (1973) define el concepto de "vigor" en referencia a la semilla, el dice que "el vigor de las semillas constituye una propiedad fisiológica determinada por el genotipo y modificada por el ambiente, que gobierna la habilidad de una semilla para producir una plántula rápidamente y el grado con el que dicha plántula tolera un rango de fluctuaciones ambientales".

Ng (1978) opina que, aún en especies de germinación rápida, siempre existe cierto grado de latencia diferencial debida en parte a diferencias genéticas entre las semillas, y/o a diferencias microambientales producidas entre distintos sitios de germinación.

Algunas especies con germinación intermedia y retardada (Ng, 1978) tienden a producir plántulas durante un periodo de tiempo mayor, y parece reflejar una estrategia diferente, reduciendo la competencia intraespecífica (Bazzaz y Pickett, 1980).

El tipo de germinación que presentan las especies nómadas es generalmente de tipo hipógeo (Ng, 1978) con cotiledones que funcionan como órganos de reserva, aunque, como ya se ha mencionado, este grupo presenta muchas excepciones, existiendo también especies con otros tipos de germinación (epigea o durian).

Se puede decir únicamente de manera comparativa que la mortalidad sufrida por plántulas de árboles nómadas es mayor a la de las especies tolerantes y menor a la de las pioneras. En un gradiente continuo de especies pioneras a tolerantes, las especies nómadas tenderían a un nivel intermedio en cuanto a la susceptibilidad que presenten a la limitación de luz, al ataque por patógenos y a la deshidratación. De la misma manera, la tasa de crecimiento de estas especies debe ser intermedia entre la mínima de las tolerantes y la máxima de las pioneras, aunque sus ritmos fisiológicos de fotosíntesis, respiración y apertura estomática se asemejan más a los de las pioneras (Martínez-Ramos, 1985).

### 3. Sobrevivencia de plántulas

Los altos porcentajes de mortalidad de plántulas que se han registrado en diversos estudios se deben principalmente a condiciones de limitación de luz, agua y nutrientes, al efecto de parásitos y herbívoros, y al daño mecánico producido por la caída constante de troncos, ramas y frutos pesados (Hartshorn, 1972; Cordova, 1979; Augspurger, 1984a, 1984b; Burton y Muller-Dombois, 1984; Alvarez-Buylla, 1986).

Augspurger (1984b) trabajó con plántulas de 9 especies del dosel de la selva de Barro Colorado, Panamá, y encontró en todos los casos una alta reducción de la mortalidad de las plántulas que se encontraban creciendo en claros. Hartshorn (1972) y Dirzo (1984) han demostrado para algunas especies que en condiciones de escasez de luz, la herbivoría afecta más la sobrevivencia de las plántulas que en condiciones de claros (citado en Cordova, 1985).

Sin embargo, es importante considerar las condiciones particulares de los claros y su efecto sobre diferentes especies. Por ejemplo, Burton y Muller-Dombois (1984) realizaron un estudio experimental del crecimiento y sobrevivencia de plántulas de *Metrosideros polymorpha*, bajo diferentes regímenes lumínicos, ellos encontraron que el mayor porcentaje de mortalidad de plántulas corresponde al tratamiento de mayor intensidad de luz (100%). De hecho, la máxima sobrevivencia y el mayor crecimiento en altura de los individuos se registró a un nivel del 25 a 65 % del máximo ( $10.5 \text{ cm año}^{-1}$ ). En este caso, el "stress" lumínico (por exceso) asociado al "stress" hídrico fueron determinantes en la modificación de la sobrevivencia de estas plántulas.

Alvarez-Buylla (1986) reporta una mortalidad de casi el 100 % para plántulas de *Cecropia obtusifolia*, un árbol pionero de

la selva de Los Tuxtlas, atribuyendo las causas probables a la carencia de luz, a un débil sistema radicular de las plántulas, a traumas físicos, y a que una alta proporción se estableció en troncos en proceso de descomposición.

La acción de parásitos y depredadores afectan el vigor de las plántulas, y por tanto su probabilidad de sobrevivencia. Janzen (1976a) probó que la depredación reduce la germinación, sobrevivencia y crecimiento de las plántulas de *Mucuna andreanda* dependiendo del grado de reservas perdidas (citado en Cordova, 1985).

Otros factores de mortalidad que pueden estar actuando en combinación con los ya mencionados son la densidad y la distancia al árbol progenitor, los cuales son función directa de la distribución original de semillas germinadas.

Por ejemplo, Illescas (1987) encontró que las semillas de *Trichilia martiana*, un árbol tolerante a la sombra de la selva de Los Tuxtlas, que las semillas no dispersadas tienen bajas probabilidades de sobrevivir, mientras que en aquellas que son dispersadas lejos de vecindad del árbol progenitor aumenta su probabilidad de germinar y establecerse como plántulas. La sobrevivencia de las plántulas de la mayoría de las especies estudiadas por Augspurger (1984) aumenta a mayor distancia del árbol parental y a menor densidad, aunque esta relación varía con el tiempo.

Cordova (1979) estudió experimentalmente el efecto de los factores densidad, distancia, perturbación natural y depredación, sobre la sobrevivencia de plántulas de *Nectandra ambigua* en Los Tuxtlas, encontrando que de éstos, los que tuvieron un efecto más significativo fueron la perturbación natural y la muerte accidental por daño mecánico.

No existe pues un patrón claro de la sobrevivencia de plántulas de diferentes especies de la selva, y su relación con los factores que la modifican.

#### 4. Crecimiento de plántulas.

En los trópicos los estudios de crecimiento se iniciaron con los trabajos de Coombe (1960) y Coombe y Hadfield (1962), quienes analizaron el crecimiento de plántulas de dos árboles pioneros de las selvas de África, *Irena quineensis* y *Musanga cecropioides*, y lo compararon con el crecimiento de *Helianthus annuus*, una planta herbácea anual cosmopolita. Ellos confirmaron la hipótesis esperada (*H. annuus* presentó la mayor tasa de crecimiento), pero quizás lo que tiene mayor relevancia de estos estudios, es el hecho de haber obtenido experimentalmente altas tasas de crecimiento de *T. quineensis* y *M. cecropioides* bajo condiciones simuladas de perturbación (0.372 a 0.140 g g<sup>-1</sup> sem<sup>-1</sup> respectivamente).

te).

Okali (1971) le da mayor importancia a los valores de la tasa de asimilación neta de las especies, como determinantes de las diferencias en productividad de las especies tropicales. El realizó varios experimentos de crecimiento con plántulas de 4 especies de árboles tropicales, bajo condiciones de alta intensidad de luz, encontrando grandes diferencias en los valores de este parámetro en función de la especie ( $14.3 \text{ g m}^{-2} \text{ sem}^{-1}$  para *Clorophora excelsa* a  $60.4 \text{ g m}^{-2} \text{ sem}^{-1}$  para *Deliba pentandra*).

Más recientemente, retomando la importancia de los claros en la selva, los investigadores se han interesado por conocer la respuesta en crecimiento de una misma especie bajo diferentes condiciones ambientales, considerando la luz como el principal factor de variación.

Sasaki y Mori (1981) realizaron un estudio experimental de crecimiento con plántulas de dipterocarpaceas bajo diferentes intensidades y calidades de luz, evaluando el mínimo requerimiento de luz de las especies y el posible ámbito condiciones óptimas. Sus resultados muestran que el crecimiento en altura y peso de las plántulas se incrementa a mayor intensidad de luz, aunque si consideran las raíces y el tallo por separado, éste último crece mejor en sombra moderada, condiciones bajo las cuales la proporción del rojo lejano aumenta.

Aminuddin (1982) trabajó con plántulas de *Dyera costulata*, un árbol emergente de las selvas de Asia, observando el mayor incremento en peso y diámetro a un tercio aproximadamente del nivel de luz en el dosel, condiciones en las que las plántulas alcanzan una máxima área foliar. El autor concluye que esta especie es demandante de luz pero que requiere de una pequeña abertura del dosel para su regeneración.

Burton y Muller-Dombois (1984) utilizaron en su estudio de crecimiento de *Metrosideros polymorpha* un índice de eficiencia de la luz (productividad/radiación), observando que éste disminuía a medida que aumentaba la intensidad de luz, es decir, las plántulas resultaron ser más eficientes en su "conversión a biomasa" en condiciones de sombra, en donde la tasa de área foliar (área/biomasa) presenta su valor máximo. Finalmente, los autores catalogan a la especie como "tolerante intermedia", la cual es capaz de sobrevivir a bajas intensidades de luz, pero que puede crecer mejor a mayores niveles de luz, estando su crecimiento óptimo a aproximadamente un 50 % de luz del dosel.

Las 18 especies estudiadas por Augspurger (1984b) en Barro Colorado, Panamá, son clasificadas en 5 categorías en función de su crecimiento y sobrevivencia bajo condiciones de sol y sombra. La tasa de crecimiento en altura (en sol) varía de  $10.8 \text{ cm año}^{-1}$  para *Cordia alliodora* a  $53.0 \text{ cm año}^{-1}$  para *Cochlospermum vitifolium*. En condiciones de sombra el crecimiento siempre fue más lento.

En Costa Rica, *Dipterix panamensis*, un árbol especialista de claros pequeños, presenta un aumento significativo en biomasa en condiciones de máxima intensidad de luz, similar al que presenta el árbol pionero *Heliocarpus appendiculatus*, aunque éste último también responde significativamente a tales condiciones con un incremento en altura (Fetcher et al, 1983).

Oberbauer (1983) reporta que *Pentaclethra macroloba*, a pesar de ser una especie tolerante a la sombra, puede crecer mejor en condiciones de sombra moderada (20 % de la luz del dosel). La tasa de crecimiento relativo en biomasa resultó ser la misma en sombra moderada que en condiciones totalmente expuestas al sol; este resultado, según el autor, se relaciona directamente con el comportamiento de la tasa de área foliar y de la tasa de asimilación neta; así, el incremento en la tasa de área foliar a menores niveles de luz es mayor proporcionalmente al decremento en la tasa de asimilación neta, dando como resultado un máximo en la tasa de crecimiento relativo a un nivel de luz intermedio entre condiciones de sombra y sol total (de acuerdo a Blackman, 1968).

Whitmore y Wooi-Khoon (1983) reportan una elevada tasa de crecimiento relativo y de asimilación neta para otro árbol pionero, *Ochroma lagopus* ( $R=0.76 \text{ g g}^{-1} \text{ sem}^{-1}$  y  $E=32.6 \text{ g m}^{-2} \text{ sem}^{-1}$ ) bajo condiciones de máxima intensidad de luz. En contraste, varias especies de *Agathis*, un género de conífera tropical tolerante a la sombra, presentan un crecimiento mucho más lento, siendo la tasa de crecimiento relativo en sol de  $0.1 \text{ g g}^{-1} \text{ sem}^{-1}$  y en sombra de  $0.069 \text{ g g}^{-1} \text{ sem}^{-1}$  (Whitmore y Bowen, 1983).

Brokaw (1985a) registra altas tasas de crecimiento en altura de árboles de 2 a 5 años de edad de *Trema micrantha* y *Cecropia insignis* que se encontraron creciendo en claros naturales de la selva de Barro Colorado, Panamá (6.8 y 5.0  $\text{m año}^{-1}$  respectivamente).

## 5. Aclimatación y plasticidad fenotípica

De acuerdo a Smith (1982) la aclimatación constituye la habilidad de las plantas individuales a ajustarse fisiológicamente a fluctuaciones del ambiente. Un alto potencial de aclimatación le confiere al individuo una mayor capacidad de modificar determinadas características fisiológicas en respuesta a cambios ambientales. Este autor opina que la aclimatación de las plantas se puede interpretar, a nivel ecológico, como un grado de plasticidad fenotípica, teniendo un significado adaptativo para la población.

Existen aún muchas preguntas sin resolver en torno a la plasticidad fenotípica de las plantas. Jeffries (1984) menciona las siguientes:

- Cuáles son los mecanismos que controlan la plasticidad fenotípica?

- Cuáles son los factores ontogenéticos que limitan y definen las fronteras de la plasticidad fenotípica?
- Está sujeta a selección natural la habilidad del genoma para producir distintos fenotipos?
- Son adaptativos los fenotipos ambientalmente inducidos?

Entre los estudios que han aportado evidencias experimentales al conocimiento del fenómeno de la plasticidad fenotípica de las plantas se cuentan los trasplantes recíprocos de individuos de un ambiente a otro, los estudios de crecimiento de plantas bajo condiciones controladas, la respuesta fisiológica y morfológica de las plantas a las perturbaciones, etc..

No obstante la información existente, se presenta una grave dificultad en la comparación e integración de los resultados de este tipo de estudios, ya que el concepto de plasticidad fenotípica para diferentes autores no es el mismo. Las diferencias en la conceptualización radican fundamentalmente en las fuentes de variación consideradas y en el significado adaptativo de dicha variación.

Por ejemplo, Bradshaw (1965) define a la plasticidad fenotípica como "la medida de la cantidad o proporción en la que las expresiones de características individuales de un genotipo cambian por el efecto de la variación ambiental". En esta definición queda excluida la variación ocasionada por factores internos que influyen en el desarrollo del individuo, como su estado ontogenético, la relación alométrica entre dos o más variables, el desarrollo de órganos, etc..

Marshall y Jain (1968) coinciden en que la plasticidad constituye la proporción de variación del fenotipo ambientalmente inducida, pero la restringe solo a caracteres morfológicos, particularmente los relacionados con el crecimiento, y no con la diferenciación o morfogénesis.

Wareing (1977), en cambio, considera que la plasticidad fenotípica debe incluir a la variación controlada por factores internos (como el desarrollo de hojas o flores) y a la variación directamente causada por el ambiente (citado en Jeffries, 1984).

El análisis que hace Jeffries (1984) sobre la plasticidad fenotípica de las plantas contempla también todas las fuentes de variación del fenotipo, reconociendo dos tipos de plasticidad: plasticidad discreta (polimorfismos, hojas dimórficas, cambios en la expresión sexual) y plasticidad continua (cambios en el número y tamaño de órganos); en ambos casos, la plasticidad tiene una relación directa y positiva con la adecuación de la población.

De esta manera, al igual que los términos "estrategia" y "adaptación", los de "plasticidad fenotípica" y "aclimatación" llevan implícitos una concepción particular. En mi opinión, la

aclimatación se puede interpretar como el proceso a través del cual una planta puede "ajustar" su fenotipo (fisiológica o morfológicamente) a la variación ambiental, mientras que la plasticidad fenotípica constituye la variación del fenotipo ambientalmente inducida (de acuerdo a Bradshaw, 1965), como resultado del proceso de aclimatación.

En cuanto al significado adaptativo de la plasticidad fenotípica, generalmente éste es especulativo, ya que su comprobación requiere de estudios demográficos de la población, en los que se correlacione el grado de variación de cierto carácter de un individuo con su adecuación.

Bajo estas consideraciones se interpretarán los resultados de este trabajo.

### III. DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO

El presente estudio se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", dependiente del Instituto de Biología de la UNAM. La estación se ubica en la vertiente del golfo de México al sureste del estado de Veracruz, entre los 95° 04' y 95° 09' de longitud oeste y los 18° 34' y 18° 36' de latitud norte, casi al centro del macizo montañoso de "Los Tuxtles" (Lot-Helgueras, 1976).

Podemos localizar la estación aproximadamente a 33.5 km del pueblo de Catemaco, por el camino que va rumbo a Montepfo. Incluye una superficie de 700 hectáreas con una altitud que varía entre 150 y 650 m.

Geológicamente, la zona está conformada por materiales de origen ígneo, constituidos por basaltos, andesitas y cenizas volcánicas, producto de la intensa actividad volcánica que se inició en el Terciario, prosiguiendo hasta el Pleistoceno. También se encuentran algunos depósitos sedimentarios, tales como calizas, arcillas y areniscas, los cuales datan del Oligoceno al Reciente, (Flores, 1971).

De los estudios edáficos realizados en la estación se sabe que existen litosoles de derrames lávicos, regosoles de cenizas volcánicas, latosoles rojo-arcillosos y andosoles tropicales (Flores, 1971; Chizón, 1984). Rico y Gómez-Pompa (1976) reportan que en general estos suelos son ácidos y presentan grandes variaciones en las cantidades de los principales nutrimentos, siendo más ricos los que corresponden a sitios menos perturbados.

Finalmente, entre las elevaciones más importantes de la región se citan el volcán de San Martín (1650 m. de altura), la sierra de Santa Martha (1650 m.), el Campanario (1180 m.), el Vigía de Santiago Tuxtla (800 m) y el Cerro del Vigía (530 m.), este último localizado dentro de los terrenos de la estación. El macizo volcánico mencionado se encuentra rodeado por las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos.

#### 1. Clima.

Con base en un amplio estudio sobre los climas de la región Soto (1976) propone que el clima más probable prevaeciente en la estación de Los Tuxtles pertenece al tipo Af(m), de acuerdo a la clasificación climática de Koeppen modificada por García en (1964). Este clima se caracteriza por ser el más húmedo de los cálidos húmedos, presentando lluvias todo el año, aunque la mayor proporción se encuentra en los meses de verano.

La estación meteorológica más cercana a Los Tuxtias es la de Coyame (15 km. al sur) en la cual se registra una temperatura media anual de 24.3 °C y una precipitación media anual de 4743.0 mm., siendo el mes más frío el de enero (temperatura media mensual de 21.1 °C) y el más caliente el de mayo (temperatura media mensual de 27 °C). La figura III.1 muestra el climograma correspondiente a 33 años de registro (1952 - 1984).

Un aspecto climático más es la incidencia de vientos. Durante el invierno los llamados "nortes" constituyen grandes masas de aire polar que se desplazan a altas velocidades del norte de Estados Unidos y sur de Canadá hacia el mar de las Antillas; estas masas de aire al pasar por el Golfo de México recogen gran cantidad de humedad, produciendo abundantes lluvias y una fuerte disminución de la temperatura (García, 1980).

Los ciclones tropicales se consideran también como agentes de perturbación atmosférica que aun cuando no son muy frecuentes dentro de la zona, su influencia se refleja en el aumento de la precipitación principalmente en los meses de septiembre y octubre (Soto 1976).

En la estación de Coyame se reportan vientos dominantes del norte desde septiembre hasta febrero, vientos provenientes del este durante los meses de mayo a agosto y en los meses de marzo y abril ocurren con alta frecuencia tanto vientos del este como del sur (datos correspondientes hasta 1982).

Los fuertes "nortes", y en algunos casos los ciclones tropicales constituyen importantes factores determinantes de la caída de árboles de la selva.

## 2. Información meteorológica en el año de estudio.

El estudio experimental se llevó cabo en su mayor parte durante el año 1984. Aquí se presentan los datos de precipitación registrados en la estación de Coyame para este año y los datos de precipitación obtenidos en la estación de Los Tuxtias (Fig. III.2).

Considerando la información de Coyame al parecer 1984 resultó un año particularmente "extremoso", esto es los meses secos fueron aun más secos, registrándose por ejemplo en el mes de abril solo una quinta parte de la precipitación media mensual, mientras que los meses con lluvia tuvieron una abundante precipitación, mayor a la observada normalmente; se puede decir que las épocas lluvias y secas se presentaron claramente diferenciadas.

En Los Tuxtias se observó una precipitación ligeramente mayor en los meses de noviembre a febrero ocasionada por los "nortes", de tal manera que se podrían delimitar dos grandes

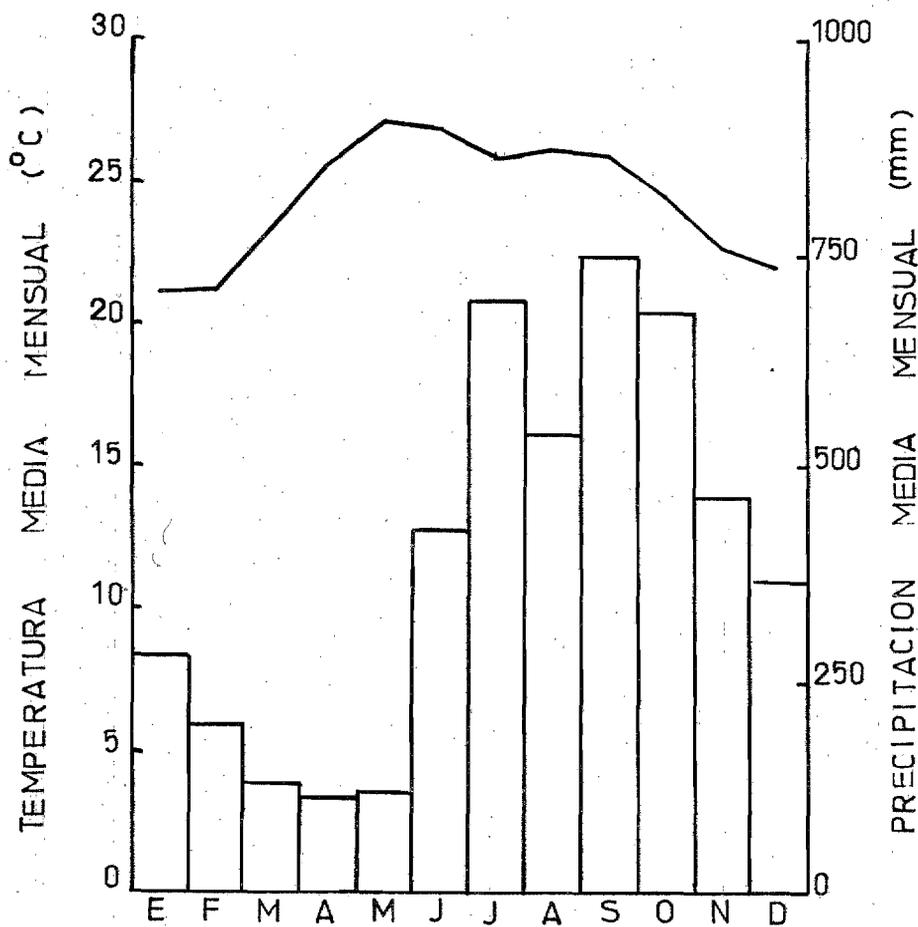


Figura III.1. Climograma de la estación meteorológica de Coyame, Veracruz, correspondiente a 33 años de registro (1952-1984). Las barras representan la precipitación media mensual.

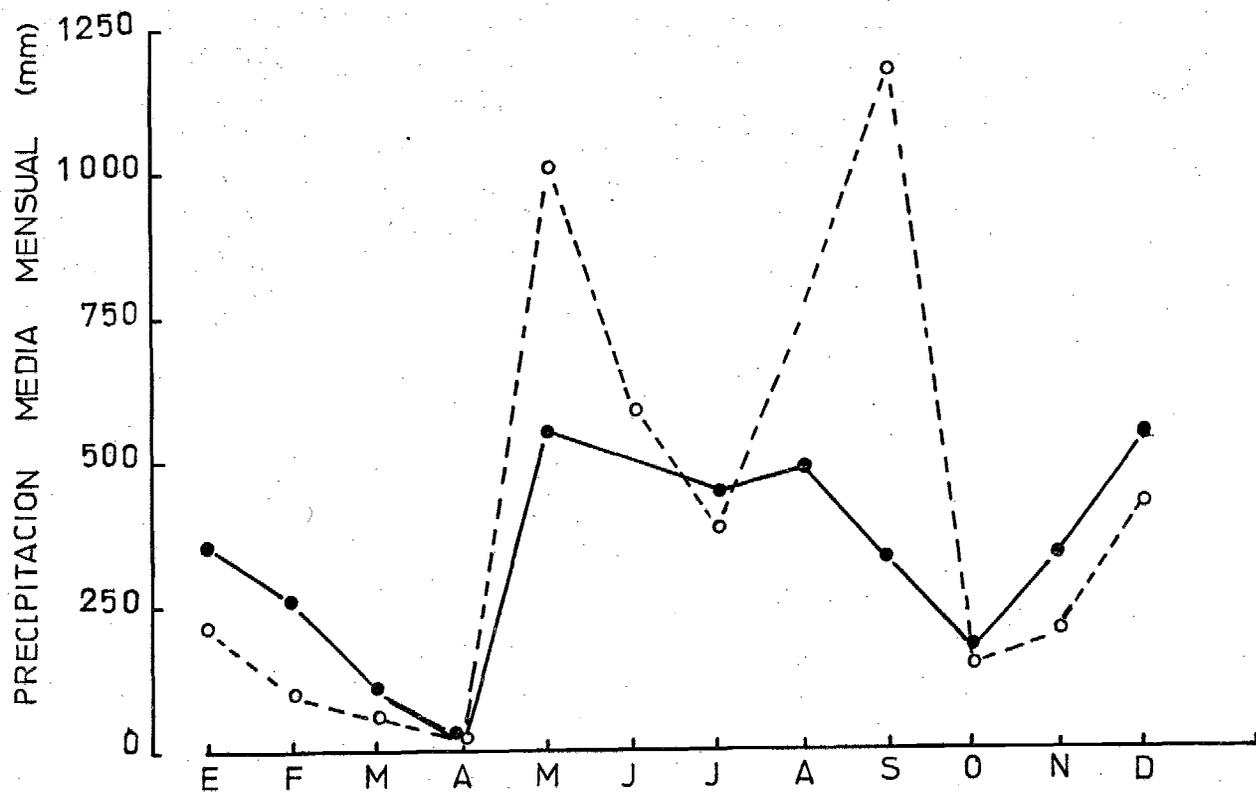


Figura III.2. Precipitación media mensual de 1984 registrada en la estación meteorológica de Coyame, Veracruz (O--O), y en la Estación de Biología Tropical " Los Tuxtlas " (●●).

periodos con lluvia, el primero que va de mayo a septiembre (época de "lluvias") y el segundo que va de noviembre a febrero (época de "nortes"), ocurriendo una relativa sequía inmediatamente antes de estos periodos.

En cuanto a la temperatura, en Coyame se reporta una oscilación térmica de 7.7 °C (mayor que el valor promedio) para este año, siendo enero el mes mas frío y el mas caliente abril (temperaturas promedio mensuales de 19.6 °C y 27.3 °C respectivamente).

La caracterización meteorológica de este año tiene mucha importancia en la interpretación de los resultados de este estudio, sobre todo como base de comparación de los datos microclimáticos obtenidos en los sitios experimentales.

### 3. Vegetación.

En los terrenos de la estación se encuentra representado un solo tipo de vegetación, denominado Selva Alta Perennifolia por Miranda y Hernández (1963). Aquí este tipo de vegetación presenta variantes en su estructura y composición, debido principalmente a la accidentada topografía de los terrenos y a la presencia de comunidades secundarias (Lot-Helgueras, 1976), producto de perturbaciones, ya sean naturales o humanas.

De acuerdo con algunos estudios de vegetación hechos en esta reserva biológica (Flores, 1971; Piffero *et al*, 1977; Carabias, 1979; y Bongers *et al*, en prep.), es posible reconocer tres estratos en la comunidad:

- Un estrato inferior (0 a 10 m. de altura aproximadamente), caracterizado por la abundancia de la palma *Astrocaryum mexicanum*, especies arbóreas de pequeña talla como *Faramea occidentalis*, *Trophis racemosa*, *T. mexicana* y *Guarea bijuga*; otras palmas pertenecientes al género *Chamaedora*, son citadas por Carabias y Bongers *et al* (op cit) como importantes en este estrato.

- Un estrato medio (10 a 20 m.), en donde se encuentran principalmente a *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Cymbopetalum bailoni*, *Dendropanax arboreum* y *Stemmadenia donnell-smithii*.

- Un estrato superior (20 a 35 m.), al cual pertenecen grandes árboles de *Nectandra ambigua*, *Poulsenia armata*, *Mortoniadendron guatemalensis*, *Dussia mexicana* y *Brosimum alicastrum*, entre otros. En particular las especies consideradas en este estudio, *Cordia megalantha*, *Lonchocarpus guatemalensis* y *Omphalea oleifera*, pertenecen a este estrato, aunque no se reportan como dominantes.

En cuanto a las comunidades secundarias, se presentan

frecuentemente especies como *Cecropia obtusifolia*, *Trema micrantha*, *Heliocarpus appendiculatus*, *H. donnell-smithii*, *Dichroma laeopus*, *Piper amalago*, *Myriocarpa longipes* y *Urera caracasana*, también arbustos como *Piper hispidum*, *P. auritum* y *Acalypha* sp. (Flores, 1971; Rico y Gómez-Pompa, 1976; Carabias, 1979; y Martínez-Ramos, 1980).

#### IV. MATERIALES Y METODOS.

##### 1. Especies Estudiadas.

Son Cordia megalantha Blake (Boraginaceae), Lonchocarpus guatemalensis Benth. (Leguminosae) y Omphalea oleifera Hemley (Euphorbiaceae), tres especies de árboles componentes del dosel de la vegetación.

De acuerdo a la caracterización ecológica de las especies de Los Tuxtlas de Martínez-Ramos (1985), estas especies estarían incluidas en el grupo de las nómadas, especies que se establecen en la sombra de la selva, pero que necesitan claros para su reproducción.

En el cuadro IV.1 se resumen las principales características de las especies a lo largo de su ciclo de vida. En particular, C. megalantha y L. guatemalensis son árboles poco abundantes pero con gran cobertura.

En una hectárea de selva, Bongers *et al* (en prep.) registran solo tres individuos adultos de L. guatemalensis con una cobertura de 423.5 m ha<sup>-1</sup> y dos individuos de C. megalantha con una cobertura de 336.5 m ha<sup>-1</sup>; en el caso de esta última especie Martínez-Ramos (1980) menciona que su dispersión es amplia y no forma bancos de plántulas persistentes (por acción probable de herbívoros), pero que los juveniles se encuentran concentrados en los claros.

Omphalea se presenta a mayores densidades (> 10 individuos adultos ha<sup>-1</sup>) (R. Dirzo, comunicación personal). Sin embargo, su comportamiento fenológico es irregular, presentándose una gradación en los individuos de la población que va desde individuos totalmente defoliados por las larvas de un herbívoro específico (palomilla diurna y migratoria Urania fulgens L.) a individuos que no son forrajeados (Ibarra, 1985).

L. guatemalensis se reporta como juvenil en un acahual de 4 a 5 años (Carabias, 1979).

Es frecuente encontrar individuos juveniles de diferentes tamaños de O. oleifera en zonas perturbadas de la selva (G. Ibarra, comunicación personal).

##### 2. Sitios experimentales.

Los sitios elegidos para el estudio son las siguientes:

Cuadro IV.1. Principales características de las especies estudiadas a lo largo de su ciclo de vida. Información tomada de Ibarra (1985). \* Datos obtenidos en este estudio.

	CARACTERISTICAS	<i>Cordia megalantha</i>	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	<i>Geobalanus oleifera</i>
SEMILLA	Tamaño (mm)	5 x 2.5	Reniformes: 28 x 18 x 8.5	Globosas: 25 x 25 x 20
	* Germinación	rápida (< 2 semanas); epigea (según Ng (1978))	Rápida (< 2 semanas); hipógea (según Ng (1978))	irregular (2 a 8 semanas); durian según Ng (1978)
	* Condiciones de germinación	sitio abierto con alta insolación	sitio abierto con alta insolación	sombra bajo el dosel cerrado
	Cotiledones	expuestos fotosintéticos (a veces 3)	expuestos con reservas alimenticias.	no expuestos; se desprenden al poco tiempo.
	* Altura inicial (cm)	10.20 2.30	14.30 3.1	25.2 ± 3.1
PLANTULA	* Diámetro del tallo (mm)	1.67 0.22	2.57 0.32	5.79 ± 0.69
	* Área foliar (cm <sup>2</sup> )	39.94 12.2	98.15 48.34	128.91 ± 40.2
	Disposición y morfología foliar	Hojas simples y alternas, yemas muy cercanas entre sí; peciolo corto; lámina de forma elíptica (mas bien alargada).	Las primeras hojas que se producen son simples y opuestas, las siguientes son simples y alternas; peciolo largo; lámina ovada con el ápice agudo. Las hojas compuestas se producen hasta los 5 meses de edad aproximadamente, siendo los folíolos en general de forma elíptica los y de ápice acuspidado (2 a 5). La proporción de hojas compuestas en la plántula varía en función del ambiente.	Hojas simples dispuestas en espiral; peciolo largo con 2 glándulas en la unión de éste con la lámina; exudado transparente al desprender el peciolo; Lámina de forma ovoide u ovado cordada con la base truncada y el ápice agudo a redondeado.
	Nombre común	"suchil"	"palo de gusano"	"corcho"
ADULTO	Altura (m)	20 a 35	15 a 25 (hasta 40)	15 a 30
	D.A.P. (cm)	60 a 120	40 a 70 (hasta 100)	30 a 0
	Disposición y morfología foliar	La disposición es la misma que en plántulas pero la apariencia es verticalizada por estar aglomeradas hacia la parte distal de las ramas. La morfología no cambia.	Hojas compuestas, dispuestas en espiral con 5 a 7 folíolos por hoja los cuales tienen forma ovada a elíptica con un ápice acuspidado.	No cambia en el adulto
	Floración	abril a mayo	marzo a junio	sept a abril (aunque irregular)
	Fructificación	Jun a Jul (aunque su reproducción no es anual)	Julio a septiembre	Agosto a marzo (aunque irregular)
Dispersión	barócora y anemócora	barócora y zoócora (?)	barócora (?) y zoócora	

- 1) Bajo el dosel de la selva no perturbada,
- 2) Un claro pequeño, de aproximadamente 1 año de edad, formado por la caída de un árbol del dosel.
- 3) Un sitio abierto al borde de la selva, desprovisto casi totalmente de vegetación arbórea.

El claro pequeño (2) corresponde a una perturbación natural ocurrida en febrero de 1983 (un año a la fecha de inicio del experimento) a causa de la caída de un árbol grande, probablemente *Inga* sp. Este sitio se encuentra ubicado dentro de una hectárea de selva en la que se han realizado estudios de estructura y composición de la vegetación (Bongers *et al*, en prep.), de manera que este sitio se encuentra registrado como un claro de 66 m aproximadamente de área de apertura del dosel (fig. IV.1). El cuadro IV.2 presenta una lista de la presencia de especies en el área del claro.

Cabe señalar que a diferencia del sitio (2), el sitio (3) se encuentra en una zona perturbada artificialmente, dentro del área de edificios de la estación, a la orilla del camino, sin embargo, es razonable pensar que simula un claro grande en la vegetación formada de manera natural.

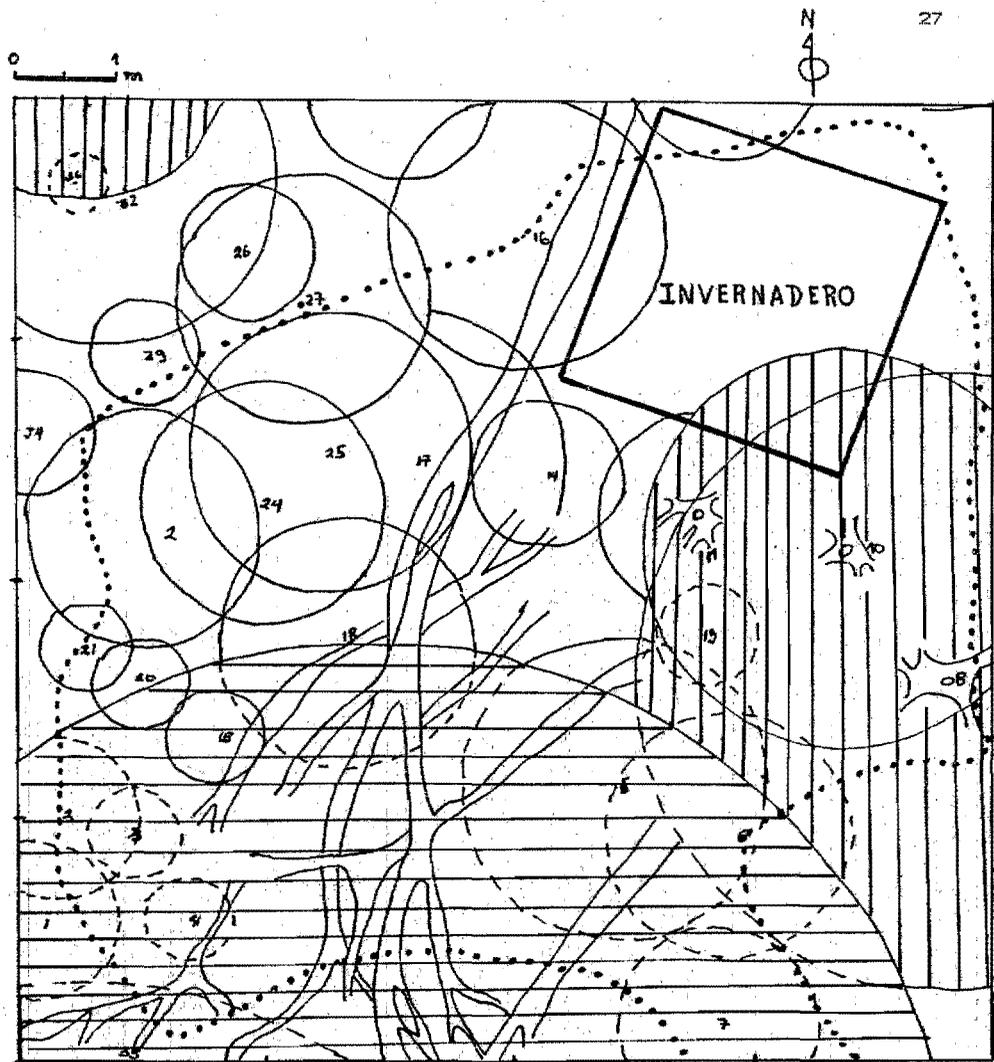
### 3. Obtención de las plántulas y su rotación.

Se colectaron semillas de *L. guatemalensis* y *O. oleifera* de un mismo progenitor respectivamente. En el caso de *C. megalantha* se colectaron plántulas recién germinadas en el campo, correspondientes a un mismo "manchón" de plántulas alrededor del progenitor.

Se pusieron las semillas en charolas en condiciones adecuadas para su germinación. *L. guatemalensis* germinó a altas intensidades de luz, mientras que *O. oleifera* germinó únicamente en condiciones de sombra, aunque su germinación fue irregular (2 a 8 semanas).

Una vez obtenidas las plántulas, se trasplantaron a bolsas de plástico con un diámetro de 20 cm., conteniendo suelo de un sitio al borde de la selva, previamente tamizado y homogeneizado; la capacidad de las bolsas fue de aproximadamente 1 kg. de suelo seco.

Durante el periodo previo al experimento las plántulas de *C. megalantha* y *L. guatemalensis* se mantuvieron en condiciones intermedias de luz, mientras que las de *O. oleifera* permanecieron en la sombra.



-  0 a 10 m
-  10 a 20 m
-  > 20 m

..... límites del claro

Figura IV.1. Ubicación del invernadero correspondiente al ambiente del claro pequeño. Se incluyen las coberturas (circulares aproximadas) de las especies presentes para cada estrato de la selva (modificado de Bongers *et al*, en prep.). A la derecha se indica el rango de altura de cada estrato.

Cuadro IV.2. Lista de especies encontradas en el área del claro pequeño. Los números entre paréntesis indican el número de individuo marcado en la figura IV.1.

---

ESTRATO SUPERIOR ( > 20 m )

Nectandra ambigens (37, solo parte de la copa)

ESTRATO MEDIO ( 10 a 20 m )

Stemmadenia donnell-smithi (8, 11)

Especie 9 (10)

ESTRATO INFERIOR ( 0 a 10 m )

Astrocaryum mexicanum (5, 7, 14, 16, 18, 25, 32, 35)

Chamaedora schiedeana (3, 4, 15, 19, 26, 29, 33, 36)

Salacia megistofila (9, 12, 13)

Acalipha sp. (21, 31, 34)

Psychotria simiarum(1, 2)

Capparis baduca (6)

Dendropanax arboreus (20)

Pouteria imbricata (22)

Allophilus campostachis (24)

Lunania mexicana (27)

---

#### 4. Asignación de tratamientos y muestreo.

En cada uno de los sitios experimentales fue construido un "invernadero" al cual fueron trasladadas las plántulas al inicio del experimento. Este consistió en una caseta de madera de 3 x 3 m. de superficie y 2 m. de altura, cubierta en su totalidad por tela de mosquitero color verde. Su función fue principalmente la de evitar el consumo de las plántulas por herbivoría y la "lluvia" de semillas de otras plantas, así como la caída de hojarasca.

Las condiciones ambientales dentro de cada invernadero, así como los cambios de éstas, corresponden a los distintos tratamientos a los que se sometieron las plántulas.

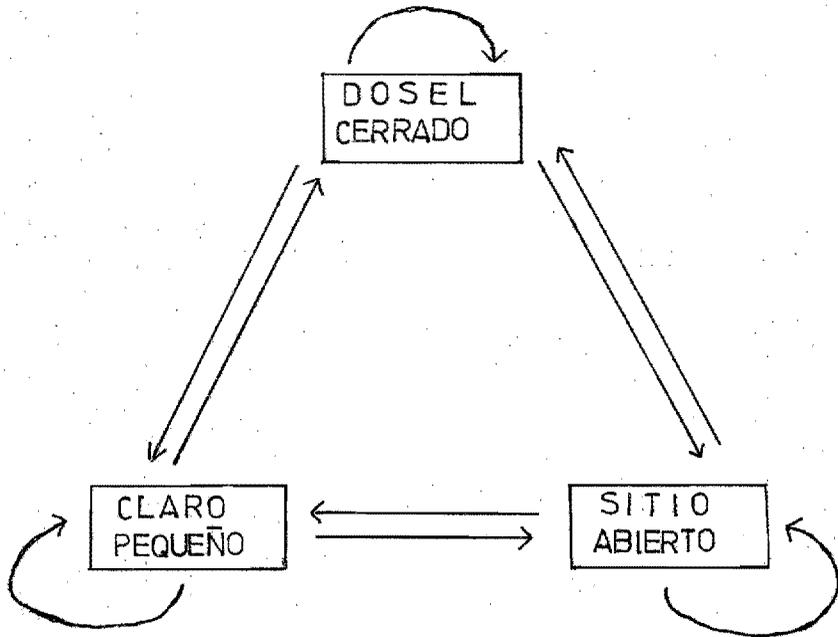
El experimento se inició el 7 de diciembre de 1984, depositando en cada invernadero 100 plántulas de cada especie, cantidad suficiente para que la duración del experimento fuese de un año, incluyendo material de reserva.

La asignación de las plántulas a los invernaderos se hizo aleatoriamente, colocándose finalmente bloques separados por especie, los cuales se fueron rotando periódicamente dentro del invernadero para eliminar el efecto de la posición.

Se les aplicó regularmente insecticida (Folimat) para eliminar completamente el efecto de los hervíboros. También se les suministró riego durante la época de "secas".

Al inicio del experimento, las plántulas de *C. megalantha* tenían aproximadamente 20 semanas de edad y las de *L. guatemalensis* 17 semanas. Desafortunadamente, debido al largo período de germinación de las plántulas de *O. oleifera*, no fue posible obtener un número suficiente de plántulas sino hasta febrero de 1984, casi tres meses después de iniciado el experimento, de manera que su edad fluctúa entre las 5 y las 13 semanas de edad; por esta razón, se obtuvo una muestra de plántulas nacidas en la siguiente generación (1985) con objeto de obtener una estimación más precisa de la edad y tamaño inicial de las plántulas de esta especie.

Los cambios de plántulas de un invernadero a otro (rotación ambiental) se efectuaron después de la mitad del tiempo de duración del experimento, 5 meses y medio a partir del inicio. Consistieron en el traslado de plántulas crecidas en un ambiente a otro de los dos microambientes respectivos, considerándose todas las combinaciones posibles entre ellos. El traslado de las plántulas se hizo de la siguiente manera:



En cada invernadero se hizo una subdivisión aleatoria del bloque de cada especie en tres grupos experimentales de plántulas, dos de los cuales se trasladaron a los otros dos invernaderos respectivos, el grupo restante permaneció en el invernadero como grupo control o testigo.

Las plántulas de cada grupo experimental contaban con una marca de identificación del ambiente de donde provenían (ambiente previo) y al cual fueron trasladadas (ambiente presente).

Finalmente en cada invernadero se tenía de nuevo un bloque de cada especie, pero esta vez formado por tres grupos experimentales; la distribución de las plántulas de cada grupo, dentro del bloque, se hizo también de manera aleatoria.

En el cuadro IV.3 se presentan las fechas en las que se efectuaron los muestreos y el intervalo de tiempo entre ellos.

A lo largo del experimento se realizaron 5 muestreos sin reemplazo (cosechas) a intervalos de tres meses aproximadamente, consistiendo de nueve réplicas. El diseño de tratamientos y muestreos se esquematiza en la figura IV.2.; cada grupo experimental se simboliza con letras.

La primera cosecha incluyó un solo grupo experimental ("P"), y se efectuó inmediatamente antes del establecimiento de las plántulas en los invernaderos. La segunda y tercera cosechas corresponden a nueve grupos experimentales cada una (3 especies x

Cuadro IV.3. Fechas correspondientes a los muestreos realizados y tiempo transcurrido a partir del inicio del experimento.

COSECHA	FECHA	TIEMPO TRANSCURRIDO (meses)
I	7/dic/1983	0
II	25/feb/1984	2.7
III	17/mayo/1984	5.4
IV	7/ago/1984	7.9
V	25/nov/1984	11.5

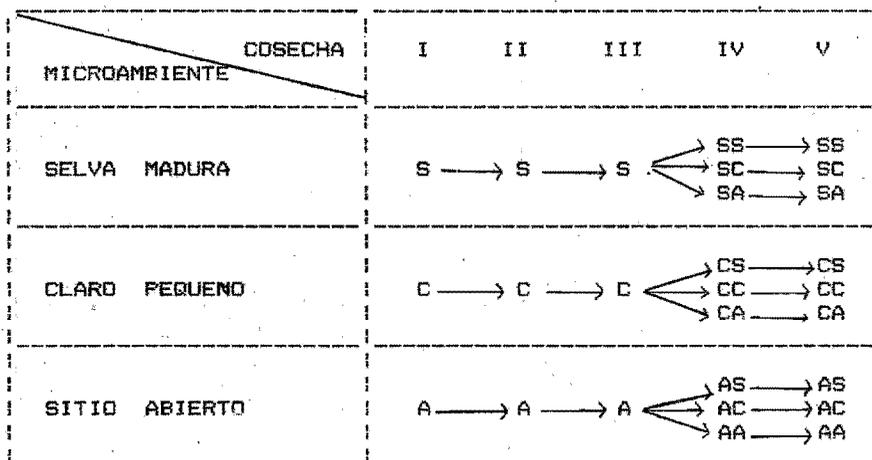


Figura IV.3. Esquema del diseño de tratamientos del experimento. S = "selva", C = "claro pequeño", A = "sitio abierto", SS = "selva-selva", SC = "selva-claro", SA = "selva-s.abierto", CS = "claro-selva", CC = "claro-claro", CA = "claro-s.abierto", AS = "s.abierto-selva", AC = "s.abierto-claro" y AA = "s.abierto-s.abierto".

3 microambientes), a los grupos de plántulas de la selva se les asignó la letra "S", a los del claro pequeño la letra "C" y a los correspondientes al sitio abierto la letra "A".

Para la cuarta y quinta cosechas, después de efectuada la rotación ambiental, se tenían 27 grupos experimentales respectivamente (3 especies x 3 ambientes x 3 cambios ambientales), simbolizándose cada uno con dos letras, la primera representa al ambiente previo y la segunda al ambiente presente.

## 5. Evaluación de las condiciones microclimáticas.

Las diferencias microclimáticas entre los tres ambientes se evaluaron a través de los siguientes parámetros: la radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{E m}^{-2}$ ), la temperatura del aire (C), y la humedad relativa del aire (%).

Las mediciones de estos parámetros se efectuaron durante un día completo (7:00 a 19:00 hrs. aproximadamente) en las tres épocas del año consideradas (secas, lluvias y "nortes").

### 5.1. Luz.

Las mediciones de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) se efectuaron dentro de los invernaderos al nivel de altura de las plántulas ( $\approx 50$  cm.). Para ello se utilizó un sensor de luz de barra (Line sensor Li 191, Li 185 B meter), el cual fue registrando valores cada 10 minutos a lo largo de un día; el registro se hizo de manera automática a través de un integrador (LI-550) conectado al sensor.

Simultáneamente se hicieron mediciones de RFA en un sitio totalmente abierto, como punto de referencia de las mediciones de los invernaderos con el exterior. Estas mediciones se efectuaron con otro tipo de sensor de luz (Li 190s) conectado a un integrador.

Con ambos sensores, los datos impresos por el integrador representan la cantidad de luz, en fotones, recibida durante el intervalo de integración, en este caso 10 minutos. Mediante una conversión adecuada, se obtuvieron los valores totales de RFA durante el día y los valores promedio para cada intervalo de 10 minutos.

No fue posible realizar las mediciones en los tres invernaderos el mismo día. Como las características de luz pueden variar considerablemente de un día a otro, sobre todo en la época de lluvias (un día nublado y otro soleado), fue necesario realizar algunos cálculos de conversión de datos para poder hacerlos comparables entre sí. A continuación se explica con un ejemplo el

## procedimiento:

## a) Equivalencia de los diferentes días de medición.

Tomando en cuenta los valores de RFA recibida durante un día en el sitio de referencia, se seleccionó el mayor valor (día más soleado), considerándose como el 100%. Los valores de los otros días quedaron como porcentajes de éste. Por ejemplo, en el mes de agosto (época de lluvias) se obtuvieron los siguientes datos de RFA total en el día:

Fecha:	RFA a nivel del dosel: ( $\mu\text{E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ )	RFA: (%)	Factor de conversión:
29-agosto-84	12.717	40.4	$100/40.4 = 2.5$
12-agosto-84	31.446	100.0	$100/100 = 1.0$
13-agosto-84	24.242	77.1	$100/77.1 = 1.3$

Posteriormente los valores de RFA dentro de los invernaderos se multiplicaron por el factor de conversión correspondiente, obtenido a partir de los porcentajes de luz calculados para el sitio de referencia. En este caso, las mediciones efectuadas en el día más soleado permanecen intactas, mientras que las realizadas en los otros días aumentan su valor original:

Fecha:	Microambiente medido:	RFA en cada microambiente: ( $\mu\text{E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ )	RFA calculada con el factor de conversión:
29-ago-85	selva	0.111	0.27
12-ago-85	claro p.	1.916	1.92
13-ago-85	s. abierto	11.039	14.35

Además, considerando los valores estandarizados, se calculó el porcentaje de RFA recibida en cada invernadero con respecto al total recibido en el sitio de referencia en cada día respectivamente.

## 5.2. Temperatura y humedad relativa.

La temperatura se midió cada hora durante un día completo (7:00 a 19:00 hrs. aproximadamente) dentro de los invernaderos. En la época de "secas" solo se midió durante un día cada invernadero, mientras que en la época de "lluvias" y "nortes" fue posible medir dos y tres días respectivamente. El aparato de medición utilizado fue un higrotermómetro (M736-244A).

Con los datos de temperatura (aire seco y al 100% de humedad) se calculó la humedad relativa correspondiente, utilizando una regla de cálculo (Ultrakust).

## 6. Evaluación del crecimiento de las plántulas (variables de respuesta).

El crecimiento de las plántulas se evaluó a través de la altura, el diámetro del tallo, el área foliar, el número de hojas, la biomasa de la plántula y la biomasa subdividida en raíces, tallo y hojas. A continuación se describe brevemente el procedimiento de medición correspondiente a las variables:

### 6.1. Tamaño.

**Altura.**- Se consideró un punto de referencia constante para cada especie en la medición de esta variable. En Cordia y Omphalea se midió la altura a partir del plano que separa el tallo de las raíces y en Lonchocarpus se midió a partir de la cicatriz dejada por los cotiledones.

**Diámetro del tallo.**- En Lonchocarpus y Omphalea la altura específica a la cual se midió esta variable fue de 3 cm por encima de la cicatriz cotiledonaria, mientras que en Cordia fue a los 3 cm de altura.

**Número de hojas.**- Se consideró el número de hojas por individuo, fijando como límite mínimo 2 cm de superficie de lámina foliar extendida. En el caso de Lonchocarpus se hizo la distinción entre hojas simples y compuestas, así como del número de folíolos por hoja.

**Área foliar.**- La mayor parte del tiempo (cosechas 1, 2, 3 y parte de la 4) se utilizó un "Li-cor optical planimeter", siendo necesario en algunas ocasiones dibujar previamente el contorno de las hojas en papel. En la última parte del experimento, el área foliar de las plántulas se obtuvo con una microcomputadora "HP 911 E" utilizando el sistema accesorio de una tableta gráfica en donde se dibujó el contorno de las hojas.

**Biomasa.**— La biomasa de raíces, tallo (incluyendo peciolos) y hojas (láminas foliares) corresponde al peso seco (105 °C durante 48 hrs.) de cada parte de la plántula respectivamente. La biomasa total de la plántula se obtuvo sumando estos valores.

Utilizando estas variables se calcularon distintos parámetros morfológicos de las plántulas. Además, se elaboraron modelos de crecimiento a través del tiempo a partir de los cuales se derivó la tasa de crecimiento relativo promedio.

## 6.2. Distribución de biomasa.

Para conocer la distribución de la biomasa de las plántulas se consideraron la tasa de área foliar (TAF), las proporciones de biomasa de raíces, tallo y hojas (PBR, PBT y PBH respectivamente) y el cociente raíz/vástago (R/V). Las fórmulas de cálculo de estos parámetros son las siguientes:

$$T.A.F. = \frac{\text{área foliar}}{\text{biomasa total}} \quad (\text{de acuerdo a Brigg, Kidd y West, 1920})$$

$$P.B.R. = \frac{\text{biomasa de raíces}}{\text{biomasa total}}$$

$$P.B.T. = \frac{\text{biomasa de tallo}}{\text{biomasa total}}$$

$$P.B.H. = \frac{\text{biomasa de hojas}}{\text{biomasa total}}$$

$$R/V = \frac{\text{biomasa de raíces}}{\text{biomasa de tallo + hojas}}$$

## 6.3. Morfología foliar.

Las características consideradas son el área promedio de la hoja (AH), el área máxima alcanzada por una hoja (AHM), el peso foliar específico (PFE), el contenido específico foliar de agua (CFEA) %, el contenido relativo de peso seco foliar (PFR) % y la densidad estomática (DE). El procedimiento de cálculo de estos parámetros es el siguiente:

$$A.H. = \frac{\text{área foliar}}{\text{número de hojas}} \quad (\text{dm}^2)$$

A.H.M. = área foliar de la hoja mas grande de la plántula

$$P.F.E. = \frac{\text{peso seco foliar}}{\text{área foliar}} \quad (\text{g dm}^{-2})$$

$$C.F.E.A. = \frac{\text{peso fresco foliar} \\ (\text{nivel saturado})}{\text{área foliar}} \quad (\text{g dm}^{-2})$$

$$P.F. = \frac{\text{peso seco foliar}}{\text{peso fresco foliar} \\ (\text{nivel saturado})} \times 100 \quad (\%)$$

$$D.E. = \frac{\text{número de estomas}}{\text{unidad de área}} \quad (\text{N}^{\circ} \text{mm}^{-2})$$

\* Se decidió utilizar los términos CFEA y PFR en sustitución de los de "suculencia" y "esclerofilia", ya que estos últimos tienen un significado más amplio que se aplica adecuadamente a plantas pertenecientes a otros tipos de vegetación (por ejemplo de zonas áridas).

#### 6.4. Obtención de Modelos de Crecimiento.

Mediante un análisis de regresión simple se ajustaron modelos lineales para describir el crecimiento en biomasa, área foliar, diámetro del tallo y altura de las plántulas a través del tiempo. También se consideró el crecimiento en biomasa de raíces, tallo y hojas de manera separada. La significancia de todas las regresiones se probó por medio de un Análisis de Varianza (ANOVA).

Los modelos de crecimiento obtenidos corresponden únicamente a los grupos de plántulas que crecieron en un mismo ambiente durante todo el tiempo de duración del experimento (grupos controles). Es importante señalar que en este análisis se omiten las observaciones correspondientes a la última cosecha ( $t=11.5$  meses) para facilitar la interpretación de los resultados y su comparación.

A partir de estos modelos se calculó la tasa promedio de crecimiento relativo en las distintas variables, sustituyendo en las fórmulas de cálculo los valores ajustados de las variables, de acuerdo a Hunt (1978). El cálculo del parámetro (considerando biomasa) se obtuvo a partir de la integración de la ecuación original propuesta por Fisher (1921):

$$\text{Ecuación de Fisher: } R = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt}$$

donde  $R$  representa la tasa de crecimiento relativo instantáneo de biomasa ( $W$ ) en el tiempo ( $t$ ), la cual no siempre es constante en el tiempo.

Al integrar la ecuación desde un tiempo inicial ( $t_i$ ) y un tiempo final ( $t_f$ ) se tiene que:

$$\int_{t_i}^{t_f} \bar{R} dt = \int_{W_i}^{W_f} \frac{1}{W} dW$$

$$\bar{R} (t_f - t_i) = \frac{\ln W_f - \ln W_i}{t_f - t_i}$$

quedando  $R$  como la tasa promedio de crecimiento relativo.

En el cuadro IV.4 se agrupan todos los parámetros considerados en el estudio, sus unidades y simbología correspondiente.

## 7. Comparación estadística de los tratamientos.

### a) Entre microambientes.

Se aplicó un ANOVA simple (una entrada) para evaluar

estadísticamente las diferencias que presentaron las plántulas crecidas en cada microambiente en cuanto a tamaño y arquitectura. Los resultados corresponden a la 4 cosecha, 8 meses aproximadamente a partir del inicio del experimento, con el fin de comparar las tres especies de estudio en un mismo tiempo (para *Omphalea* se concluye el experimento en este tiempo) asignación de biomasa, considerando una sola cosecha a la vez ( $p < 0.001$ ).

En los casos en los que la respuesta a los microambientes resultó significativa, se aplicó la prueba de comparaciones múltiples de Duncan para saber cual o cuales microambientes diferían entre sí.

b) Entre cambios ambientales.

Considerando una sola variable de respuesta a la vez, se efectuó un ANOVA de doble entrada para evaluar los siguientes efectos:

- El efecto del microambiente antes de realizar el cambio (ambiente previo).
- El efecto del microambiente al cual fueron trasladadas las plántulas (ambiente presente).
- El efecto de la interacción de los dos factores (ambiente previo x ambiente presente).

Por otra parte, a partir de modelos de regresión lineal entre los puntos correspondientes a las cosechas III y IV, se obtuvieron tasas promedio de crecimiento relativo en biomasa, área foliar, diámetro del tallo y altura de la plántulas de todos los grupos experimentales, 2.5 meses después de haber sido trasladados a los nuevos ambientes.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el paquete de rutinas estadísticas S.A.S ("Statistical Analysis System") en el equipo de cómputo IBM-4341 del Centro Científico IBM de México.

Cuadro IV.4 Parámetros utilizados en el estudio con sus unidades y simbología correspondiente.

TAMAÑO	<p>biomasa (g) = peso seco de la plántula.</p> <p>área (<math>\text{dm}^2</math>) = área foliar de la plántula.</p> <p>diámetro (mm) = diámetro del tallo.</p> <p>altura (cm) = altura de la plántula.</p> <p>número de hojas = número de hojas o folíolos en su caso.</p>
DISTRIBUCION DE BIOMASA	<p>PBH = proporción de biomasa de hojas.</p> <p>PBT = proporción de biomasa de tallo.</p> <p>PBR = proporción de biomasa de raíces.</p> <p>R/V = cociente raíz/vástago.</p> <p>TAF (<math>\text{dm g}^{-2}</math>) = tasa de área foliar.</p>
CARACTERISTICAS FOLIARES	<p>AH (<math>\text{dm}^2</math>) = área promedio de la hoja o folíolo en su caso.</p> <p>AHM (<math>\text{dm}^2</math>) = área promedio de la hoja más grande.</p> <p>PFE (<math>\text{g dm}^{-2}</math>) = peso específico foliar.</p> <p>CFEA (<math>\text{g dm}^{-2}</math>) = contenido foliar específico de agua</p> <p>PFR (%) = peso seco foliar relativo.</p> <p>DE (<math>\text{N}^{\circ} \text{mm}^{-2}</math>) = densidad estomática.</p>

## V. RESULTADOS

## 1. Microclima.

### 1.1. Luz.

Se midió la radiación fotosintéticamente activa (RFA) a lo largo de un día dentro de los invernaderos durante la época de secas, lluvias y "nortes" (figuras V.1, V.2 y V.3), y se registró la RFA total incidente recibida con respecto al dosel en cada caso (tabla V.1).

En el sitio abierto, la RFA es considerablemente mayor en comparación con los otros ambientes (del orden de 10 veces). Las intensidades máximas de RFA registradas en este ambiente son similares en las tres épocas del año (de 1360 a 1571  $E\ m^{-2}\ seg$  en un rango de horas entre las 11:00 y las 12:45 hrs.) (tabla V.1).

En este ambiente la RFA que incide dentro del invernadero en el día es solamente cerca del 50 % de la RFA total que incide a nivel del dosel de la selva; este hecho coincide en todas las épocas del año.

La RFA en el claro pequeño varía dependiendo de la época del año. En la época de secas (fig. V.1) se observa claramente un incremento en el nivel de iluminación entre aproximadamente las 11:30 y las 13:00 hrs., cuando los rayos solares pueden penetrar directamente a través de la apertura del dosel. En esta época, el porcentaje de luz que incide dentro del invernadero con respecto al total al nivel del dosel es de 4.1 % (tabla 1).

En este ambiente también se presenta un "pico" de iluminación en el día durante la época de lluvias (figura V.2), pero con una mayor amplitud (desde las 10:00 a las 15:00 hrs aproximadamente), existiendo muchas fluctuaciones de los valores en este rango de tiempo. Aquí, el porcentaje de RFA total en un día con respecto al dosel es de 6.1 %.

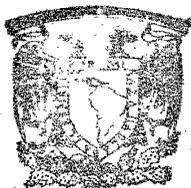
En cambio, en la época de "nortes" no existe un incremento definido en el nivel lumínico a ninguna hora del día (figura V.3). El porcentaje de RFA total en un día con respecto al dosel es de solo 2.1 %, siendo muy similar al nivel de de iluminación que prevalece en la selva durante el día (tabla V.1). En comparación con la época de lluvias, en "nortes" se recibe aproximadamente solo la quinta parte de radiación total en un día ( $1.9$  y  $0.4\ E\ m^{-2}\ día^{-1}$  en lluvias y "nortes" respectivamente).

La radiación que logra penetrar al interior del ambiente de la selva es muy pequeña. Los valores de RFA abarcan un ámbito de valores desde aproximadamente  $0.3\ E\ m^{-2}\ día^{-1}$  durante la época

Figura V.1. Logaritmo de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) a lo largo de un día dentro de "invernaderos" situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la vegetación (●—●), en un claro pequeño (○—○), y en un sitio abierto (X—X), durante la época de secas.

Figura V.2. Logaritmo de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) a lo largo de un día dentro de "invernaderos" situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la vegetación (●—●), en un claro pequeño (○—○), y en un sitio abierto (X—X), durante la época de lluvias.

Figura V.3. Logaritmo de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) a lo largo de un día dentro de "invernaderos" situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la vegetación (●—●), en un claro pequeño (○—○), y en un sitio abierto (X—X), durante la época de "nortes".



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

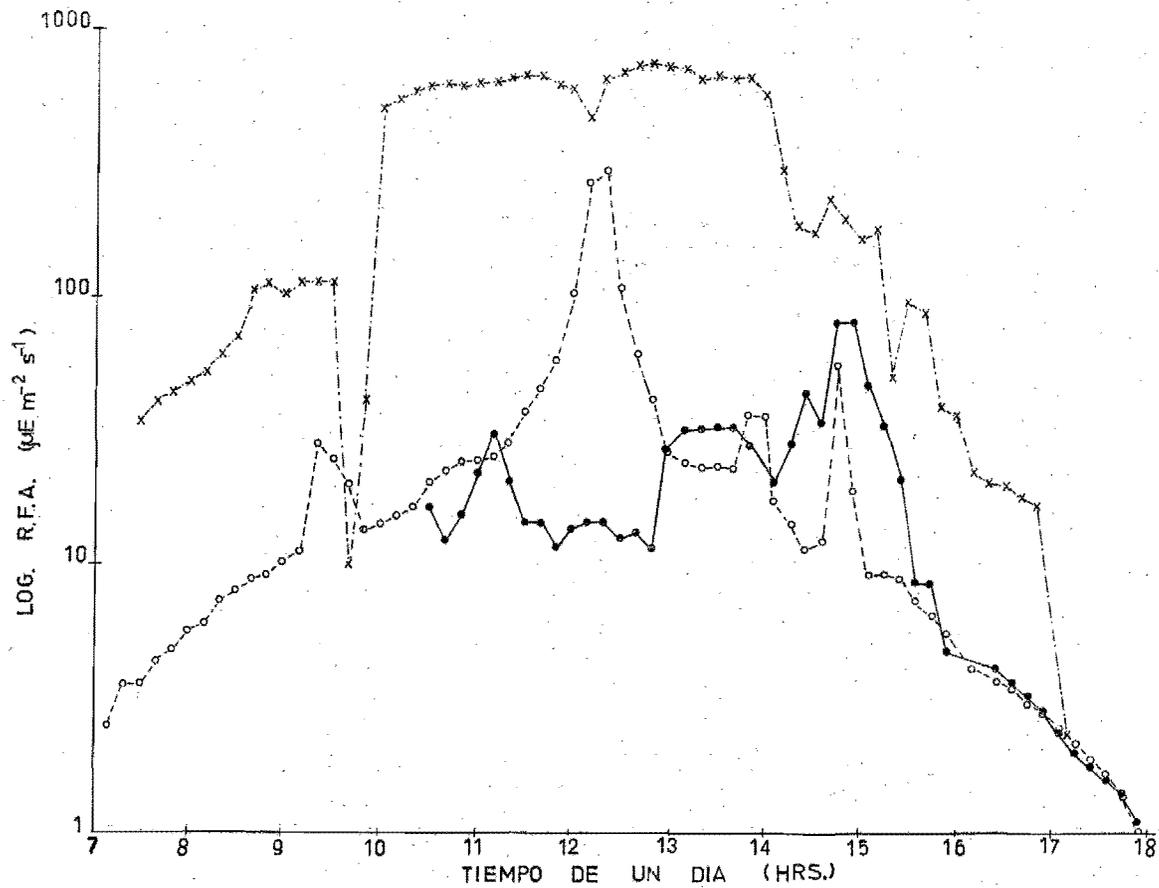


Figura V.1.

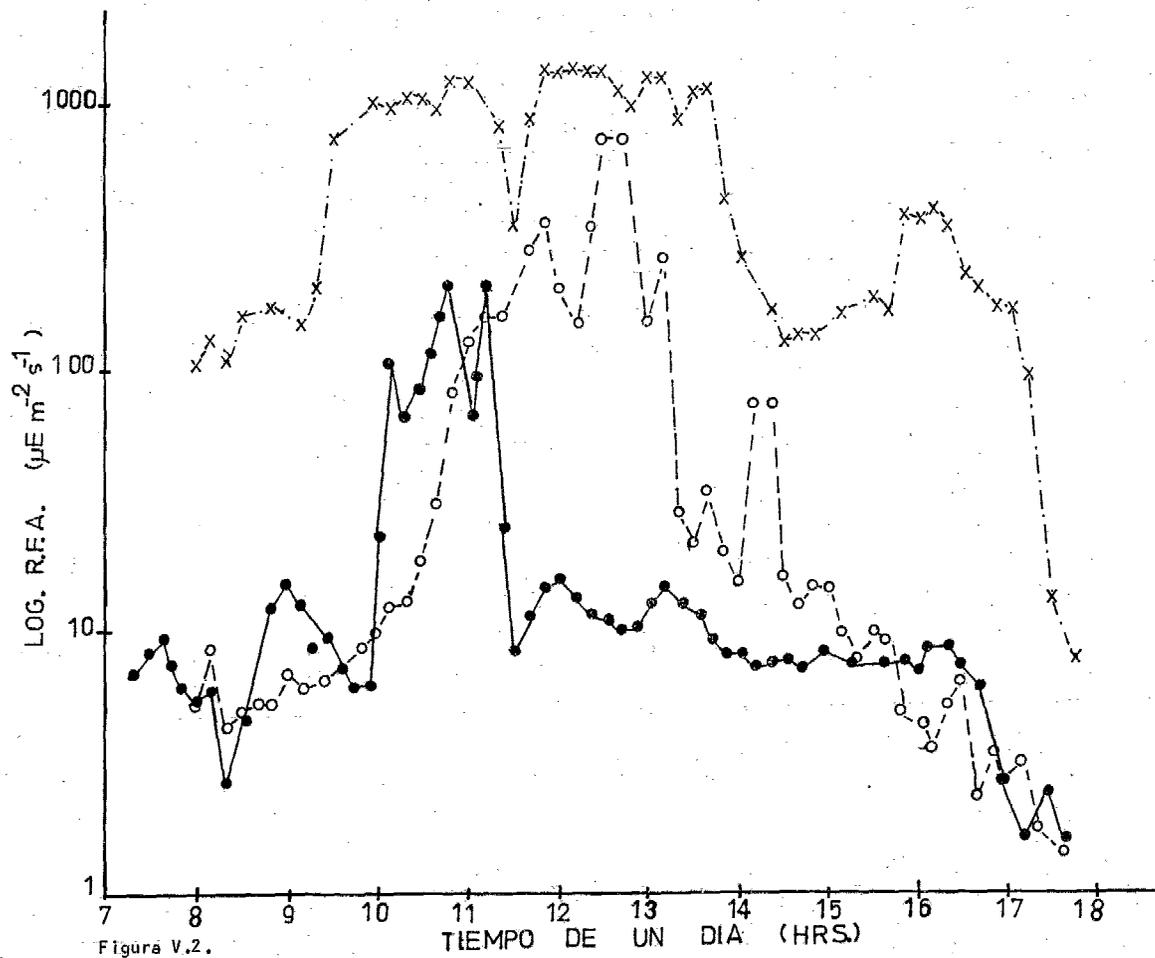


Figura V.2.

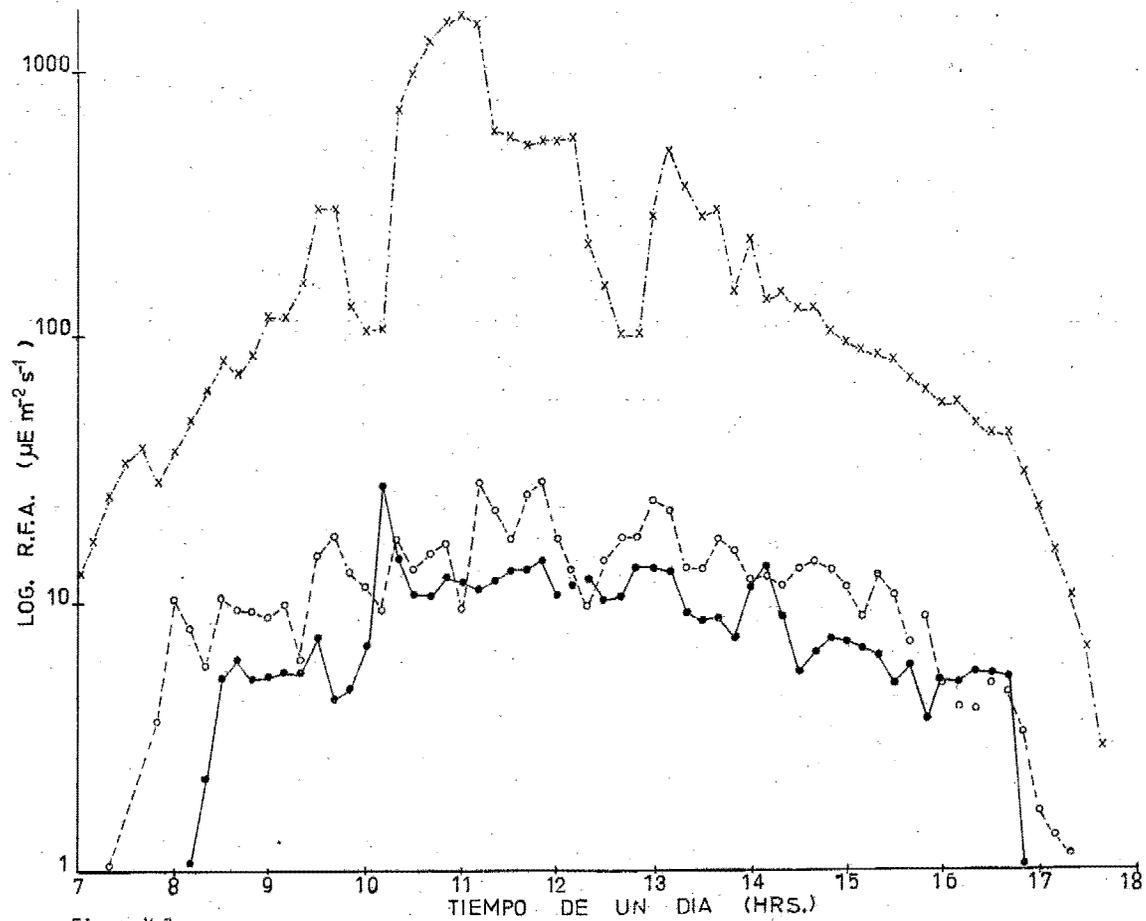


Figura V.3.

Tabla V.1. Valores absolutos de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) total en un dfa a nivel del dosel y de las condiciones experimentales, en la época de secas, de lluvias y de "nortes". Se incluyen los registros máximos y el porcentaje de RFA recibida dentro de los invernaderos con respecto al dosel (sitio de referencia).

<u>EPOCA DE SECAS (abril, 1984)</u>					
FECHA	AMBIENTE	SITIO DE REFERENCIA ( $E m^{-2} dfa^{-1}$ )	INVERNADERO ( $\mu E m^{-2} dfa^{-1}$ )	VALOR PORCENTUAL DEL DOSEL (%)	VALOR MAXIMO ( $\mu E m^{-2} s^{-1}$ )
6-IV-84	DOSEL CERRADO	34.14	0.81	2.3	117.4 (14:30 hrs)
7-IV-84	CLARO PEQUEÑO	33.43	1.40	4.1	435.6 (12:20 hrs)
8-IV-84	SITIO ABIERTO	33.70	13.30	38.6	1041.2 (12:45 hrs)

<u>EPOCA DE LLUVIAS (agosto, 1984)</u>					
FECHA	AMBIENTE	SITIO DE REFERENCIA ( $E m^{-2} dfa^{-1}$ )	INVERNADERO ( $\mu E m^{-2} dfa^{-1}$ )	VALOR PORCENTUAL DEL DOSEL (%)	VALOR MAXIMO ( $\mu E m^{-2} s^{-1}$ )
29-VIII-84	DOSEL CERRADO	12.72	0.27	0.9	207.2 (10:40 hrs)
6-VIII-84	CLARO PEQUEÑO	31.46	1.90	6.1	739.0 (12:30 hrs)
7-VIII-84	SITIO ABIERTO	24.24	14.30	45.5	1364.3 (12:10 hrs)

<u>EPOCA DE "NORTES" (noviembre, 1984)</u>					
FECHA	AMBIENTE	SITIO DE REFERENCIA ( $E m^{-2} dfa^{-1}$ )	INVERNADERO ( $\mu E m^{-2} dfa^{-1}$ )	VALOR PORCENTUAL DEL DOSEL (%)	VALOR MAXIMO ( $\mu E m^{-2} s^{-1}$ )
30-IX-84	DOSEL CERRADO	17.02	0.27	1.4	29.6 (10:10 hrs)
1-X-84	CLARO PEQUEÑO	15.72	0.40	2.1	28.5 (11:10 hrs)
2-X-84	SITIO ABIERTO	20.16	10.80	53.4	15.0 (11:00 hrs)

de lluvias y de "nortes", a  $0.8 \text{ E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  en los meses secos del año. Los valores porcentuales fluctúan desde 0.9 % en la época de lluvias a 2.3 % en la época de secas (tabla V.1).

## 1.2. Temperatura y humedad relativa del aire.

La temperatura más alta durante el día se registró siempre en el sitio abierto, mientras que en la selva se obtuvieron menores valores de temperatura a lo largo del día, independientemente de la época del año (fig. V.4a, V.5a y V.6a).

En cambio, en el claro pequeño la temperatura varía dependiendo de la época del año; en "secas" ésta es mayor a la de la selva, mientras que en las otras épocas del año los registros de temperatura a lo largo del día son muy similares en ambos microambientes.

Es importante señalar que el día en que se efectuaron las mediciones correspondientes a la época de secas en el claro pequeño coincidió con la llegada de vientos fuertes cálidos y secos (fenómeno conocido localmente como "surada"), de tal manera que la temperatura se incrementó súbitamente y la humedad relativa disminuyó considerablemente hacia el final de este día.

La humedad relativa del aire sigue una relación inversa a la temperatura (figs. V.4b a V.6.b), siendo entonces menor en el sitio abierto y mayor en el claro pequeño y la selva.

Los valores máximos y mínimos de temperatura y humedad relativa presentan un mayor ámbito de fluctuaciones en el sitio abierto ( $6.4 \text{ °C}$  y  $22.5 \%$  de temperatura y humedad relativa en promedio) con respecto a la selva ( $2.4 \text{ °C}$  y  $19.2 \%$  en promedio) en donde casi no hay variación en estos parámetros (tabla V.2).

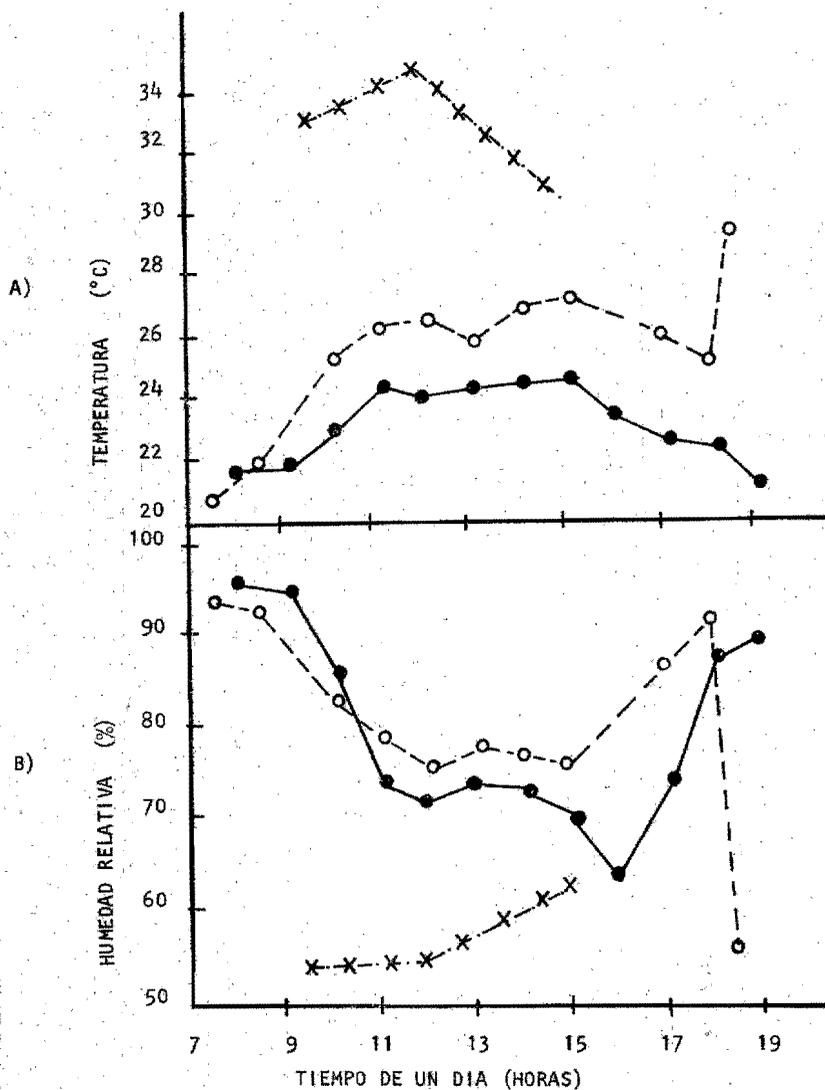


Figura V.4. Marcha de la temperatura del aire (A) y de la humedad relativa (B) a lo largo de un día en "invernaderos" situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la vegetación (●-●), en un claro pequeño (O-O), y en un sitio abierto (X-X), durante la época de secas.

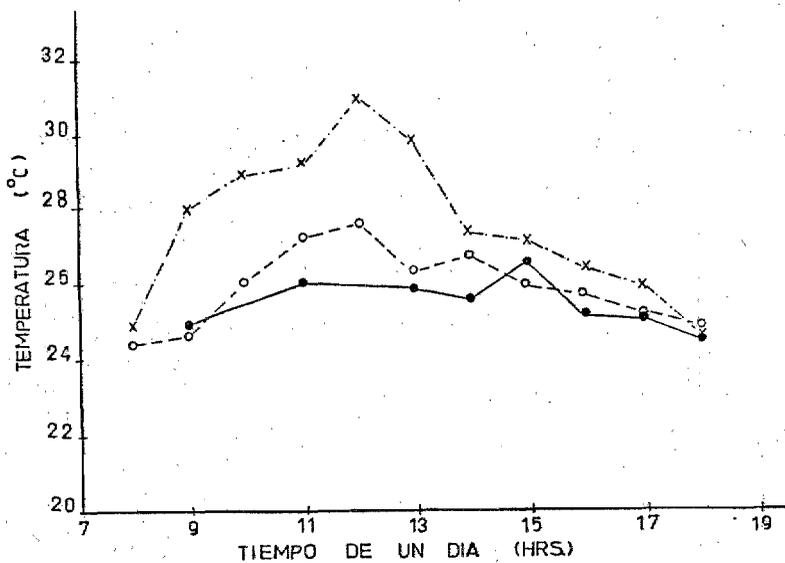


Figura V.5. Marcha de la temperatura del aire a lo largo de un día en invernaderos situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●-●), en un claro pequeño (○--○), y en un sitio abierto (X--X) durante la época de lluvias.

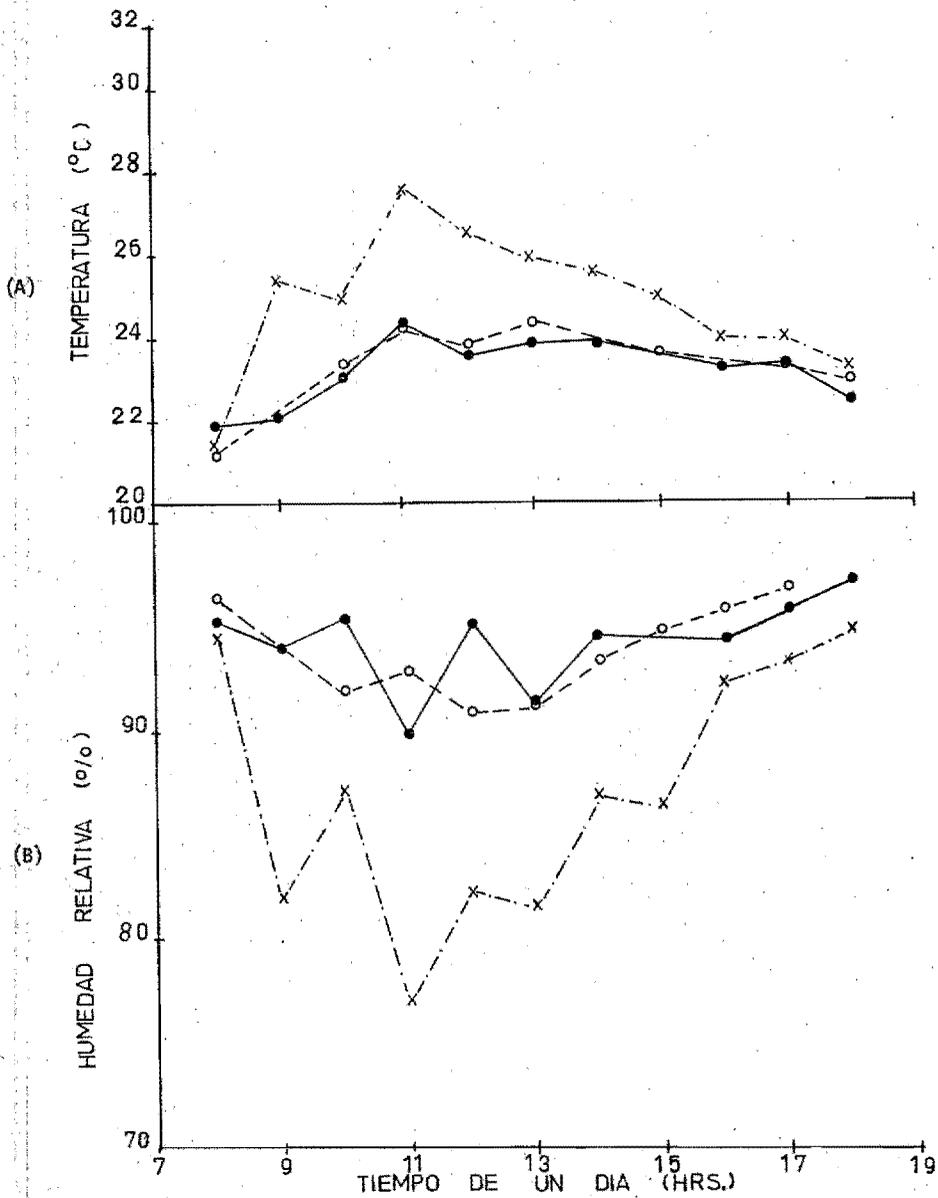


Figura V.6. Marcha de la temperatura del aire (A) y de la humedad relativa (B) a lo largo de un día en invernaderos situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado (●-●), en un claro pequeño (○-○), y en un sitio abierto (x-x), durante la época de "hortes".

Tabla V.2. Valores máximos y mínimos de la temperatura y humedad relativa del aire, dentro de "invernaderos" situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la vegetación, en un claro pequeño y en un sitio abierto, en tres diferentes épocas del año.

<u>EPOCA DE SECAS (abril, 1984)</u>				
AMBIENTE	T MAXIMA (°C)	T MINIMA (°C)	H MAXIMA (%)	H MINIMA (%)
DOSEL CERRADO	24.6	21.1	64.0	96.0
CLARO PEQUEÑO	27.2	20.8	76.0	94.0
SITIO ABIERTO	28.4	21.2	65.0	96.0

<u>EPOCA DE LLUVIAS (agosto, 1984)</u>				
AMBIENTE	T MAXIMA (°C)	T MINIMA (°C)	H MAXIMA (%)	H MINIMA (%)
DOSEL CERRADO	25.2	24.0	-	-
CLARO PEQUEÑO	27.5	23.9	-	-
SITIO ABIERTO	31.4	24.2	-	-

<u>EPOCA DE "NORTES" (noviembre, 1984)</u>				
AMBIENTE	T MAXIMA (°C)	T MINIMA (°C)	H MAXIMA (%)	H MINIMA (%)
DOSEL CERRADO	24.4	21.9	90.3	96.7
CLARO PEQUEÑO	24.4	21.4	88.7	97.0
SITIO ABIERTO	26.5	21.9	81.3	95.3

## 2. Crecimiento de las plántulas en cada uno de los ambientes.

En esta sección se describirán los resultados referentes al crecimiento, a la distribución de biomasa y a la morfología foliar de las plántulas que permanecieron en un mismo ambiente durante todo el período de duración del experimento (grupos controles), considerándose a cada especie por separado.

Los modelos de crecimiento de las tres especies son de la forma  $\ln(y) = a + bx$ , siendo "y" la variable dependiente (sea biomasa, área, diámetro o altura) y "x" el tiempo transcurrido. En los tres ambientes los modelos resultaron significativos ( $p < 0.0001$  en todos los casos a excepción del modelo correspondiente a Cordia crecida bajo el dosel de la selva donde  $p < 0.01$ ).

### a) Cordia megalantha

#### 1. Crecimiento.

##### 1.1. Crecimiento de las plántulas.

Los modelos de crecimiento de las plántulas del claro pequeño y el sitio abierto presentan valores del coeficiente de correlación muestral ( $r^2$ ) que van de 0.52 a 0.91. En cambio, los modelos correspondientes a las condiciones bajo el dosel cerrado muestran valores de  $r^2$  muy bajos (0.19 para la relación  $\ln(\text{alt})$  vs  $t_1$  a 0.34 para la relación  $\ln(\text{área})$  vs  $t_1$ ); sin embargo, la significancia del ajuste de las regresiones indica que es válido adoptarlos, aún cuando la proporción de variación de "y" explicada por los modelos sea relativamente pequeña (siguiente V. 3. A. 3, 4 y D).

En condiciones de sombra bajo el dosel cerrado, la velocidad de crecimiento en altura y diámetro del tallo de las plántulas es menor (una tercera parte aproximadamente) que la que presentan en área foliar y biomasa.

En el claro pequeño, el crecimiento de las plántulas se ve favorecido en todos los parámetros, sobre todo en área foliar y altura. La tasa de crecimiento relativo en área ( $R = 0.185 \pm 0.018 \text{ mes}^{-1}$ ) es la mayor con respecto a los otros microambientes.

El sitio abierto representa el ambiente más productivo para las plántulas. La tasa de crecimiento relativo en biomasa de las plántulas ( $R = 0.335 \pm 0.018 \text{ mes}^{-1}$ ) es 1.6 veces mayor a la que presentan las plántulas del claro y 3.5 veces mayor a la de las plántulas bajo el dosel. La tasa de crecimiento relativo en diámetro del tallo es también notablemente mayor en relación a las

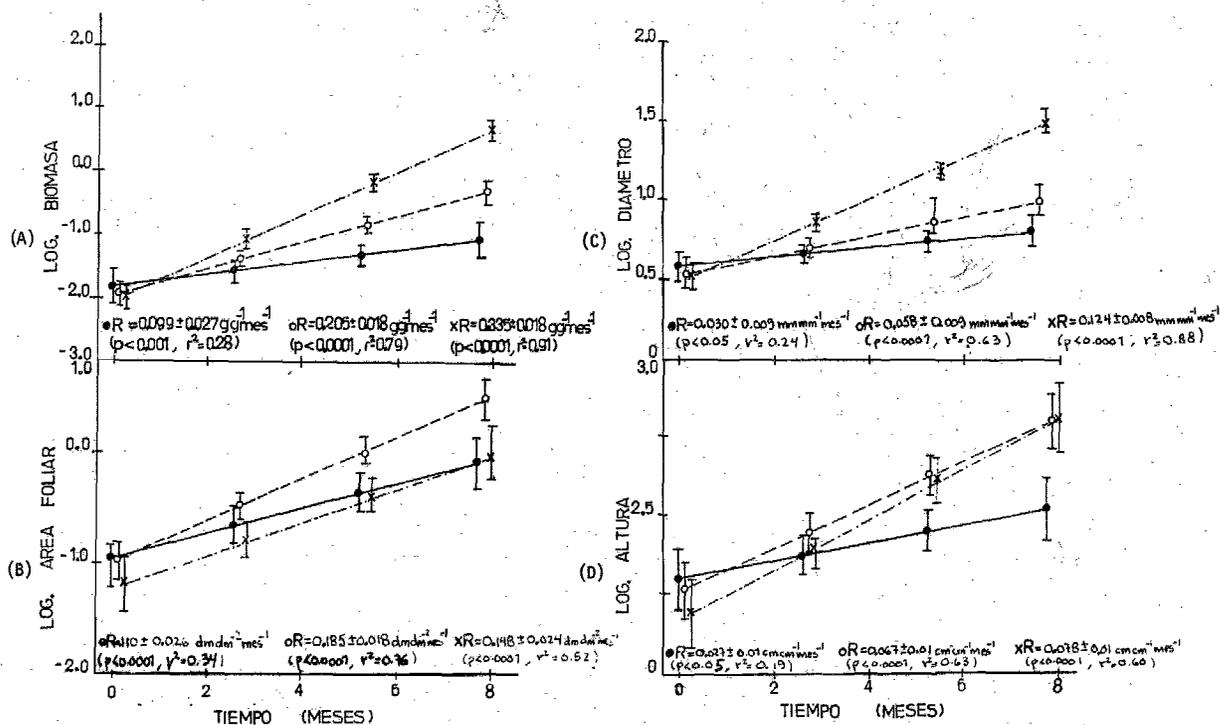


Figura V.7. Crecimiento en biomasa (A), área foliar (B), diámetro del tallo (C), y altura (D) de plántulas de *Cordia megalantha* crecidas en invernaderos situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●—●), en un claro pequeño (○—○), y en un sitio abierto (X—X). Se incluyen los valores de la tasa de crecimiento relativo (R) correspondientes a cada uno de los modelos de regresión de la forma  $\ln(y) = A + bt$ , y los resultados del análisis de varianza asociado ( $p$  y  $r^2$ ).

plántulas de los otros ambientes. En área foliar el crecimiento es similar al de las plántulas bajo el dosel.

## 1.2. Crecimiento de hojas, tallo y raíces.

En condiciones bajo el dosel, las tasas de crecimiento relativo (TCR) en biomasa de hojas tallo y raíces son muy similares (tabla V.3).

En el claro pequeño, las TCR en biomasa de hojas y tallo constituyen el doble del crecimiento que se presenta en las plántulas crecidas bajo el dosel. En consecuencia, las plántulas de este ambiente presentan una mayor altura y área foliar.

En el sitio abierto las plántulas mantienen una alta tasa de crecimiento en biomasa de tallo y raíces ( $R = 0.398 \pm 0.020 \text{ mes}^{-1}$  y  $R = 0.392 \pm 0.023 \text{ mes}^{-1}$ ), las cuales representan 4 veces el crecimiento de estos componentes para las plántulas bajo el dosel, y el doble en relación a las plántulas del claro (ver tabla V.3).

## 2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar.

Como han explicado los modelos de crecimiento, existe un crecimiento diferencial de las plántulas entre los tres ambientes (considerando cualquier parámetro). En consecuencia las plántulas presentan diferencias en tamaño, arquitectura y morfología foliar (tabla V.4).

### 2.1 Tamaño.

Los análisis de varianza aplicados a la biomasa, al área foliar, al diámetro del tallo y a la altura demuestran que existen diferencias significativas en estos parámetros entre los grupos de plántulas de cada ambiente ( $p < 0.004$  para el área foliar y  $p < 0.0001$  para los demás parámetros).

Las diferencias entre los ambientes no siempre son las mismas dependiendo del parámetro que se esté considerando. Las plántulas del sitio abierto presentan significativamente mayor altura, mayor diámetro y mayor biomasa con respecto a las plántulas crecidas bajo el dosel; en cambio, las plántulas del claro pequeño presentan la mayor área foliar y el mayor número de hojas en comparación con las plántulas del sitio abierto y bajo el dosel.

Tabla V.3. Tasas de crecimiento relativo (R) en biomasa de raíces (b-raíces), biomasa del tallo (b-tallo) y biomasa de hojas (b-hojas) de plántulas de *Cordia megalantha* crecidas en invernaderos situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado, en un claro pequeño, y en un sitio abierto. Los valores son calculados a partir de modelos de regresión lineal ajustados mediante un análisis de varianza.

VARIABLE	UNIDAD	A M B I E N T E		
		DOSEL	CLARO	ABIERTO
B-raíces	g*g <sup>-1</sup> mes <sup>-1</sup>	0.091 + 0.029	0.188 + 0.023	0.392 + 0.023
B-tallo	g*g <sup>-1</sup> mes <sup>-1</sup>	0.123 + 0.025	0.233 + 0.021	0.398 + 0.020
B-hojas	g*g <sup>-1</sup> mes <sup>-1</sup>	0.093 + 0.030	0.202 + 0.018	0.232 + 0.020

Tabla V.4. Características de las plántulas de *Cordia megalantha* después de 7.9 meses de crecimiento. Los valores son promedios ( $\pm$  D.E.) por condición experimental. Se dan los valores de F y P a partir de los ANOVA correspondientes. Promedios seguidos por letras diferentes son significativamente -- distintos de acuerdo a la prueba de Duncan.

Variable	Ambiente	DOSEL CERRADO	CLARO PEQUEÑO	SITIO ABIERTO	F	P
<b>Tamaño</b>						
- biomasa ( g )		0.293 $\pm$ 0.131 (C)	0.755 $\pm$ 0.215 (B)	1.953 $\pm$ 0.392 (A)	94.18	<0.0001
- área foliar ( dm <sup>2</sup> )		0.841 $\pm$ 0.390 (B)	1.758 $\pm$ 0.540 (A)	1.200 $\pm$ 0.602 (B)	7.15	<0.0037
- diámetro del tallo ( mm )		2.12 $\pm$ 0.25 (C)	2.79 $\pm$ 0.37 (B)	4.46 $\pm$ 0.42 (A)	105.17	<0.0001
- altura ( cm )		11.7 $\pm$ 1.70 (B)	16.6 $\pm$ 2.00 (A)	17.6 $\pm$ 2.90 (A)	17.91	<0.0001
- No. de hojas		10.3 $\pm$ 2.50 (B)	15.4 $\pm$ 1.40 (A)	11.1 $\pm$ 3.30 (B)	10.56	<0.0005
<b>DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA</b>						
- PBH		0.48 $\pm$ 0.06 (A)	0.50 $\pm$ 0.04 (A)	0.23 $\pm$ 0.06 (B)	74.70	<0.0001
- PBT		0.29 $\pm$ 0.05 (B)	0.29 $\pm$ 0.03 (B)	0.39 $\pm$ 0.05 (A)	15.54	<0.0001
- PBR		0.24 $\pm$ 0.03 (B)	0.21 $\pm$ 0.03 (B)	0.39 $\pm$ 0.04 (A)	65.16	<0.0001
- R/V		0.29 $\pm$ 0.07 (B)	0.27 $\pm$ 0.07 (B)	0.629 $\pm$ 0.167 (A)	60.84	<0.0001
- TAF		2.884 $\pm$ 0.305 (A)	2.343 $\pm$ 0.312 (B)	0.596 $\pm$ 0.242 (C)	155.57	<0.0001
<b>Características foliares</b>						
- área promedio por hoja ( dm <sup>2</sup> )		0.08 $\pm$ 0.03 (A)	0.11 $\pm$ 0.03 (A)	0.11 $\pm$ 0.04 (A)	2.60	NS
- área de la hoja más grande ( dm <sup>2</sup> )		0.148 $\pm$ 0.052 (B)	0.270 $\pm$ 0.086 (A)	0.216 $\pm$ 0.092 (A/B)	5.44	0.0113
- PFE ( gdm <sup>-2</sup> )		0.17 $\pm$ 0.02 (C)	0.22 $\pm$ 0.01 (B)	0.40 $\pm$ 0.07 (A)	74.28	<0.0001
- CFEA ( gdm <sup>-2</sup> )		1.05 $\pm$ 0.07 (C)	1.14 $\pm$ 0.06 (B)	1.60 $\pm$ 0.11 (A)	116.68	<0.0001
- PFR ( % )		13.7 $\pm$ 1.30 (C)	16.0 $\pm$ 0.90 (B)	19.9 $\pm$ 2.90 (A)	25.08	<0.0001
- densidad estomática ( No.mm <sup>-2</sup> )		82.8 $\pm$ 19.5 (B)	93.5 $\pm$ 22.1 (B)	184.7 $\pm$ 37.20 (A)	117.19	0.0001

## 2.2. Distribución de la biomasa.

La figura V.8 muestra el comportamiento de las proporciones de biomasa correspondientes a hojas, tallo y raíces (PBH, PBT y PBR) a través del tiempo. Tanto las plántulas del claro como las que crecieron bajo el dosel mantienen un valor de alrededor del 50 % de PBH a lo largo de todo el experimento, mientras que la PBT y la PBR presentan valores cercanos al 25 % en cada caso. Aún cuando las tasas de crecimiento de raíces, tallo y hojas de las plántulas del claro son mayores a las de sombra bajo el dosel, se conservan siempre las mismas proporciones de sus componentes, es decir, la productividad final de las plántulas del claro es mayor, pero el patrón de distribución de su biomasa es el mismo.

En el sitio abierto, las proporciones de biomasa de hojas, tallo y raíces son significativamente diferentes con respecto a las plántulas de los otros dos ambientes. La gráfica V.8.c muestra claramente que la PBR aumenta notablemente su valor de la primera cosecha a la siguiente (casi el doble), manteniéndose relativamente alta durante el resto del tiempo. La PBT también aumenta, pero más suavemente, de manera que para la cosecha IV se tienen aproximadamente las mismas proporciones de biomasa para tallo y raíces (cerca del 0.4). De manera contraria, la PBH va disminuyendo gradualmente, constituyendo solo un 8.4 % de la biomasa total para la última cosecha.

La mayor tasa de área foliar corresponde a las plántulas bajo el dosel, y la menor la presentan las plántulas del sitio abierto.

## 2.3. Morfología foliar.

En todas las características consideradas (tabla V.4), excepto en el tamaño promedio de la hoja, existen diferencias significativas entre las plántulas de los tres ambientes ( $p < 0.0001$ ).

Las diferencias que se presentan en cuanto al tamaño de la hoja más grande se refieren a los grupos de plántulas del claro y bajo el dosel; el sitio abierto presenta una variabilidad muy grande en este parámetro, siendo similar a ambos grupos.

Las plántulas del claro y bajo el dosel presentan la misma proporción de su biomasa en hojas (misma PBH), pero las hojas de las plántulas del claro difieren en que presentan mayor peso específico por unidad de área.

Las plántulas del sitio abierto tienen una menor proporción de biomasa en hojas, pero el peso específico de éstas es muy grande, como resultado, la tasa de área foliar de estas plántulas

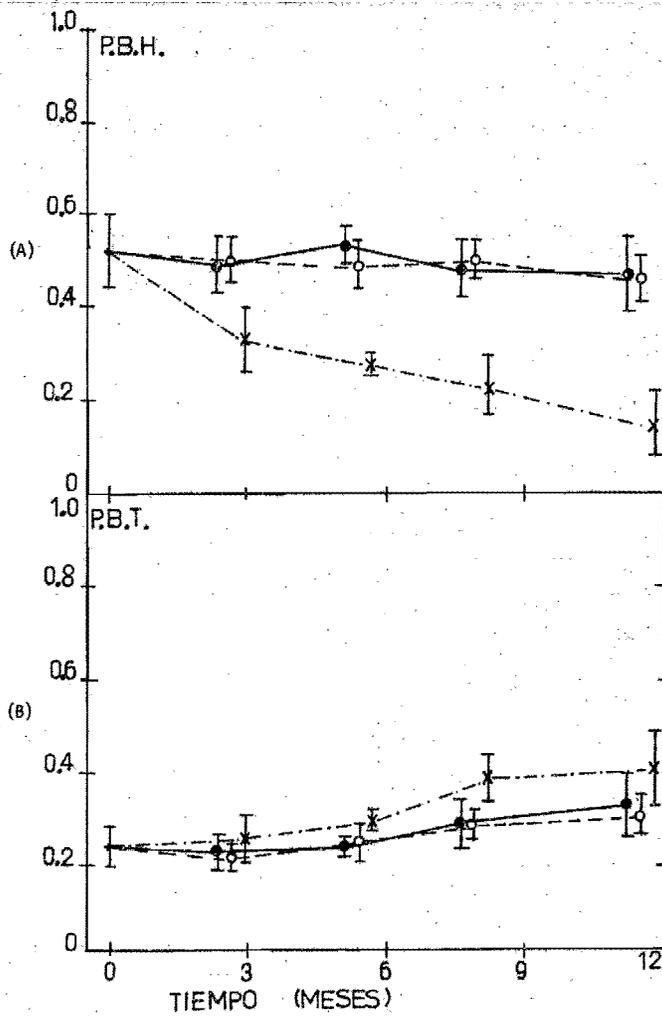
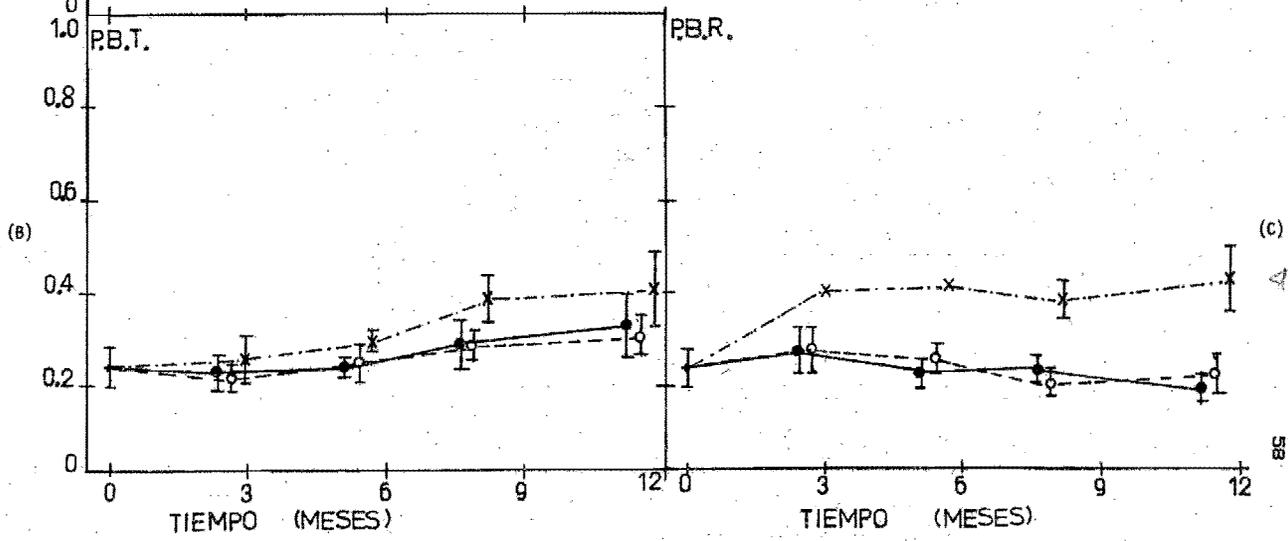


Figura V.8. Comportamiento de las proporciones de biomasa de hojas (A), de tallo (B), y raíces (C) de plántulas de *Cordia megalantha* crecidas en invernaderos situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●-●), en un claro pequeño (○-○), y en un sitio abierto (x-x), a través del tiempo (se incluye la última cosecha).



(C)

es muy baja ( $TAF = FBH \times 1/PFE$ ), como se mencionó en 2.2.. Además, el contenido relativo de peso seco foliar de estas plántulas es el más grande ( $PFR = 19.9 \%$ ), al igual que el contenido foliar específico de agua ( $CFA = 1.56 \text{ g dm}^{-2}$ ).

En contraste, las plántulas crecidas bajo el dosel presentan los valores más pequeños de estos parámetros ( $13.6 \%$  de peso seco foliar y  $1.05 \text{ g dm}^{-2}$  de agua).

La densidad estomática ( $DE$ ) de las plántulas del sitio abierto es significativamente mayor en relación a las plántulas del claro y bajo el dosel.

## b) Lonchocarpus guatemalensis

### 1. Crecimiento.

#### 1.1. Crecimiento de plántulas.

Los modelos de crecimiento de esta especie se muestran en las figuras V.9a a V.9d. Los modelos correspondientes al claro pequeño y el sitio abierto presentan valores del coeficiente de correlación muestral ( $r^2$ ) por encima de 0.5, mientras que en condiciones bajo el dosel los valores de  $r^2$  son en general bajos (alrededor de 0.3).

El crecimiento en biomasa de las plántulas del sitio abierto es el mayor ( $R = 0.287 \pm 0.02 \text{ mes}^{-1}$ ) siguiendo en orden decreciente las plántulas del claro y por último las plántulas crecidas bajo el dosel. En área foliar el crecimiento de las plántulas en el claro y el sitio abierto es equivalente y mayor a las crecidas bajo el dosel.

Las tasas de crecimiento en diámetro del tallo en el claro y el sitio abierto son similares, aunque la variabilidad de los datos alrededor de los valores promedio es mas grande en el claro. Considerando la altura, el mayor crecimiento corresponde a las plántulas del claro ( $R = 0.175 \pm 0.052 \text{ mes}^{-1}$ ). Bajo el dosel, el crecimiento tanto en diámetro como en altura siempre es mas lento.

Haciendo una comparación del crecimiento dentro de un mismo ambiente se tienen los siguientes resultados:

Tanto en condiciones bajo el dosel como en el claro pequeño el crecimiento en biomasa y área foliar es muy similar, a diferencia del sitio abierto, en donde el valor de la tasa de crecimiento en biomasa de las plántulas es casi el doble de la tasa de crecimiento en área foliar.

#### 1.2. Crecimiento de hojas, tallo y raíces

El mayor crecimiento de raíces, tallo y hojas siempre se presenta en las plántulas del sitio abierto. La TCR en biomasa de raíces es aproximadamente 3 veces mayor en relación a las plántulas del claro y las crecidas bajo el dosel. El crecimiento del tallo constituye casi el doble del correspondiente a las plántulas del claro y el triple en relación a las plántulas bajo el dosel (tabla V.6).

El crecimiento en biomasa de hojas en el sitio abierto es mayor, pero la diferencia con respecto al microambiente del claro pequeño no es muy grande.

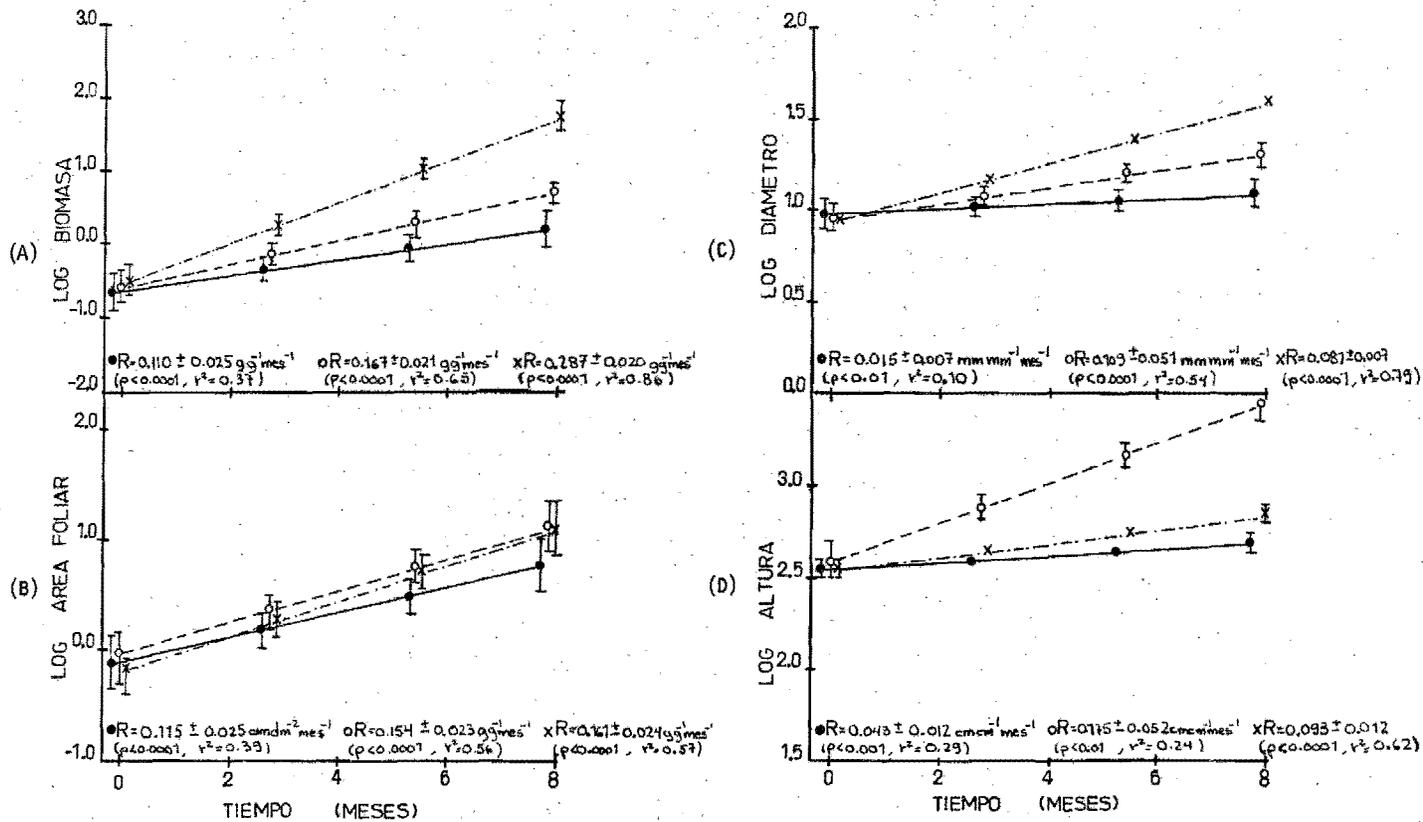


Figura V.9. Crecimiento en biomasa (A), área foliar (B), diámetro del tallo (C), y altura (D) de plántulas de *Lonchocarpus guatemalensis* crecidas en invernaderos situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●—●), en un claro pequeño (○—○), y en un sitio abierto (X—X). Se incluyen los valores de la tasa de crecimiento relativo (R) correspondientes a cada uno de los modelos de regresión de la forma  $\ln(y) = A + bt$ , y los resultados del análisis de varianza asociado ( $p$  y  $r^2$ ).

Tabla V.6. Tasas de crecimiento relativo (R) en biomasa de raíces (b-raíces), biomasa del tallo (b-tallo) y biomasa de hojas (b-hojas) de plántulas de *Lonchocarpus guatemalensis* crecidas en invernaderos situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado, en un claro pequeño, y en un sitio abierto. Los valores son calculados a partir de modelos de regresión lineal ajustados mediante un análisis de varianza.

VARIABLE	UNIDAD	A M B I E N T E		
		DOSEL	CLARO	ABIERTO
B-raíces	g*g <sup>-1</sup> mes <sup>-1</sup>	0.094 + 0.026	0.133 + 0.025	0.340 + 0.024
B-tallo	g*g <sup>-1</sup> mes <sup>-1</sup>	0.102 + 0.025	0.198 + 0.018	0.296 + 0.020
B-hojas	g*g <sup>-1</sup> mes <sup>-1</sup>	0.125 + 0.026	0.163 + 0.024	0.210 + 0.024

Las plántulas del claro pequeño y bajo el dosel mantienen tasas de crecimiento en biomasa de raíces muy similares, en cambio en biomasa de tallo y hojas, el crecimiento de las plántulas del claro pequeño es superior.

Dentro de un mismo microambiente el crecimiento de los componentes de la plántula es diferente. Bajo el dosel, el crecimiento de las hojas es ligeramente mayor al crecimiento de tallo y raíces. En el claro, el tallo crece a una velocidad mayor, lo cual explica el mayor crecimiento en altura de las plántulas crecidas en este ambiente. En el sitio abierto, el mayor crecimiento que se presenta entre los componentes de la plántula es el de las raíces ( $R = 0.340 \pm 0.024 \text{ mes}^{-1}$ ).

## 2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar .

### 2.1. Tamaño.

Existen diferencias significativas en biomasa, diámetro del tallo y altura de las plántulas de *Lonchocarpus quatemalensis*. En área foliar no se presentan diferencias (tabla V.7).

Como resultado de una alta tasa de crecimiento en biomasa, las plántulas del sitio abierto poseen mayor cantidad de biomasa con respecto a las plántulas del claro y bajo el dosel.

En cuanto al diámetro, en orden creciente de magnitud corresponden los siguientes ambientes: dosel cerrado < claro pequeño < sitio abierto. En cambio en altura los ambientes se ordenan como sigue: dosel cerrado < sitio abierto < claro pequeño, en estos dos últimos ambientes los valores promedio se encuentran muy cercanos.

No se presentan diferencias significativas en cuanto al número de folíolos por plántula. En cambio, el número de hojas simples y compuestas de las plántulas sí presentan diferencias. El número de hojas compuestas es mayor en las plántulas del sitio abierto, y a su vez, el número de hojas simples es menor, de manera contraria a lo que ocurre con las plántulas bajo el dosel.

### 2.2. Distribución de biomasa.

Existen diferencias significativas en las proporciones de biomasa de raíces, tallo y hojas de las plántulas (tabla V.7). En la figura V.10 se muestra el comportamiento de la PBH, PBT, y PBR de las plántulas de esta especie a través del tiempo. Las plántulas bajo el dosel y el claro poseen mayor cantidad de biomasa asignada a las hojas, mientras que en el sitio abierto la mayor inversión de biomasa es destinada a las raíces. Así, el valor de la PBH en el sitio abierto constituye aproximadamente solo la

Tabla V.7. Características de las plántulas de *Lonchocarpus guatemalensis* después de 7.9 meses de crecimiento. Los valores son promedios ( $\pm$  D.E.) por condición experimental. Se dan los valores de F y p a partir de los ANOVA correspondientes. Promedios seguidos por letras diferentes son significativamente diferentes de acuerdo a la prueba de Duncan.

Variable	Ambiente	DOSEL CERRADO	CLARO PEQUEÑO	SITIO ABIERTO	F	P
<b>Tamaño</b>						
- biomasa ( g )		1.236 $\pm$ 0.463 (B)	2.383 $\pm$ 0.649 (B)	5.497 $\pm$ 1.775 (A)	35.04	<0.0001
- área foliar ( dm <sup>2</sup> )		2.124 $\pm$ 0.927 (A)	3.727 $\pm$ 1.204 (A)	3.560 $\pm$ 2.307 (A)	2.16	NS
- diámetro del tallo ( mm )		2.98 $\pm$ 0.27 (C)	3.91 $\pm$ 0.34 (B)	4.95 $\pm$ 0.67 (A)	41.18	<0.0001
- altura ( cm )		19.3 $\pm$ 2.80 (C)	32.9 $\pm$ 1.90 (A)	28.0 $\pm$ 6.50 (B)	21.14	<0.0001
- No. de foliolos		7.4 $\pm$ 3.5 (B)	11.9 $\pm$ 3.8 (A/B)	13.2 $\pm$ 8.20 (A)	2.47	NS
- hojas simples/ hojas compuestas		7.7	4.4	1.0		
<b>DISTRIBUCION DE BIOMASA</b>						
- PBH		0.45 $\pm$ 0.04 (A)	0.42 $\pm$ 0.06 (A)	0.23 $\pm$ 0.06 (B)	34.57	<0.0001
- PBT		0.28 $\pm$ 0.04 (B)	0.34 $\pm$ 0.05 (A)	0.32 $\pm$ 0.05 (A/B)	5.39	<0.0114
- PBR		0.27 $\pm$ 0.03 (B)	0.24 $\pm$ 0.05 (B)	0.46 $\pm$ 0.08 (A)	37.67	<0.0001
- R/V		0.38 $\pm$ 0.07 (B)	0.32 $\pm$ 0.08 (B)	0.87 $\pm$ 0.29 (A)	27.68	<0.0001
- TAF		1.70 $\pm$ 0.17 (A)	1.56 $\pm$ 0.21 (A)	0.624 $\pm$ 0.198 (B)	61.67	<0.0001
<b>Características</b>						
<b>foliares</b>						
- área media por foliolo ( dm <sup>2</sup> )		0.292 $\pm$ 0.075 (A)	0.323 $\pm$ 0.087 (A)	0.283 $\pm$ 0.097 (A)	0.25	NS
- área del foliolo más grande ( dm <sup>2</sup> )		0.477 $\pm$ 0.157 (A)	0.598 $\pm$ 0.165 (A)	0.564 $\pm$ 0.190 (A)	0.90	NS
- PFE ( g dm <sup>-2</sup> )		0.27 $\pm$ 0.01 (B)	0.27 $\pm$ 0.01 (B)	0.370 $\pm$ 0.032 (A)	72.26	<0.0001
- CFEA ( g dm <sup>-2</sup> )		0.88 $\pm$ 0.05 (B)	0.89 $\pm$ 0.05 (B)	1.03 $\pm$ 0.03 (A)	31.20	<0.0001
- PFR ( % )		23.3 $\pm$ 1.20 (B)	23.3 $\pm$ 1.00 (B)	26.4 $\pm$ 1.50 (A)	19.34	<0.0001
- densidad esto- mática ( No. mm <sup>-2</sup> )		118.5 $\pm$ 23.90 (B)	116.5 $\pm$ 32.20 (B)	207.9 $\pm$ 27.20 (A)	103.19	<0.0001

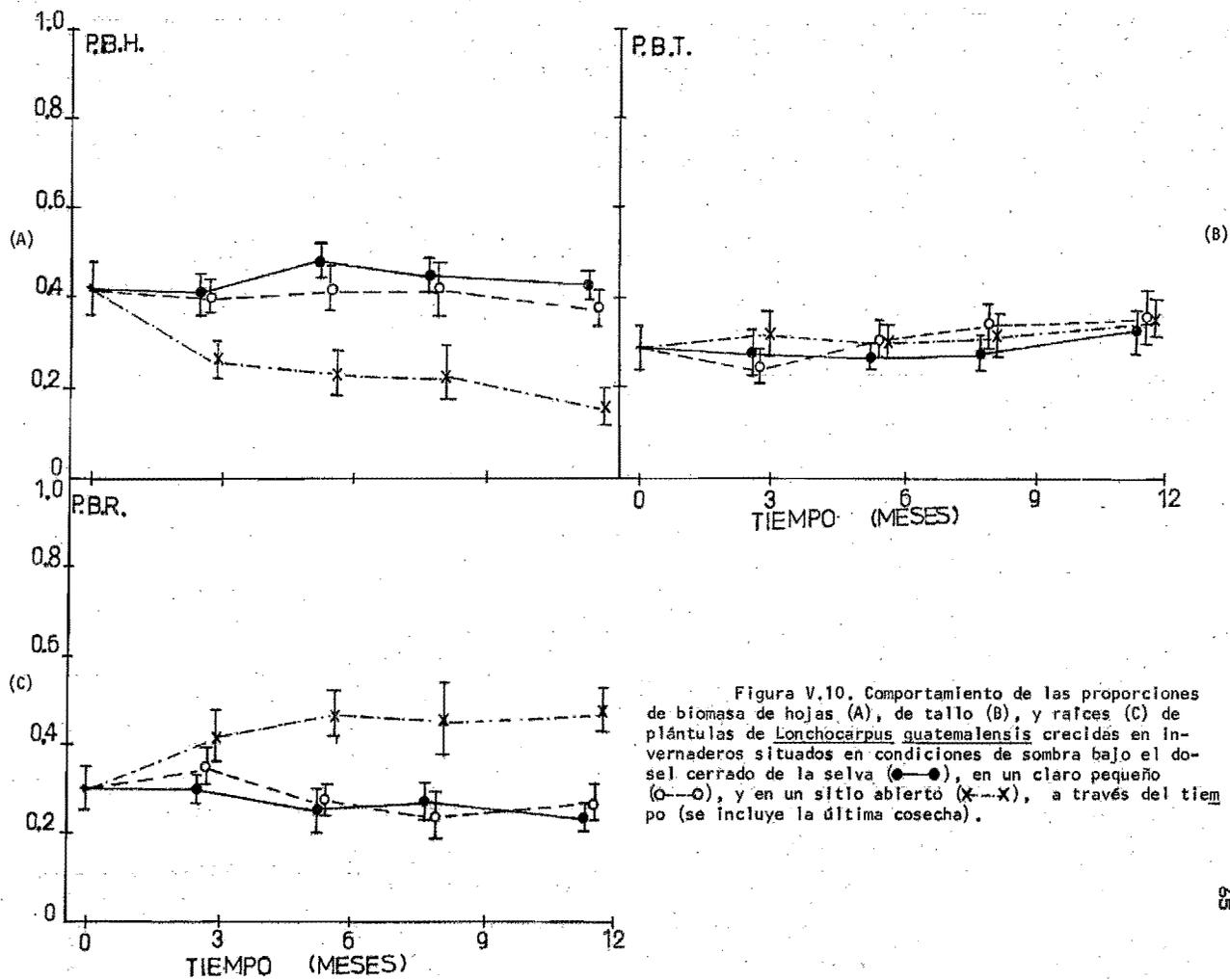


Figura V.10. Comportamiento de las proporciones de biomasa de hojas (A), de tallo (B), y raíces (C) de plántulas de *Lonchocarpus guatemalensis* crecidas en invernaderos situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●-●), en un claro pequeño (○-○), y en un sitio abierto (x-x), a través del tiempo (se incluye la última cosecha).

mitad del valor de la PBH de las plántulas de los otros dos ambientes. En cambio, el valor de la PBR es cerca del doble de los valores correspondientes a las condiciones bajo el dosel y el claro.

En esta especie se observa el mismo patrón de distribución de la biomasa de las plántulas de Cordia, a excepción de la PBT de las plántulas del claro, la cual es mayor a la PBT de las plántulas bajo el dosel. Esta única diferencia se debe a la mayor tasa de crecimiento del tallo en las plántulas de Lonchocarpus que crecieron en el claro.

En cuanto a la tasa de Área foliar, las plántulas del sitio abierto poseen los valores mas pequeños, es decir, hay una menor inversión de biomasa en Área foliar.

### 2.3 Morfología foliar.

El tamaño promedio del foliolo de las plántulas es el mismo en los tres ambientes. Así, las plántulas presentan no solamente la misma superficie foliar sino que ésta se encuentra distribuida de la misma manera, sin embargo, como se mencionó anteriormente, la productividad final de las plántulas del sitio abierto es mayor.

El peso foliar específico de las plántulas del sitio abierto es muy grande ( $PFE=0,370 \pm 0.032 \text{ g dm}^{-2}$ ), es decir, las plántulas de este ambiente presentan foliolos con mayor cantidad de biomasa por unidad de área.

Las diferencias en cuanto al contenido foliar específico de agua (CFEA) y al contenido relativo de peso seco foliar (PFR) son muy pequeñas.

c) Omphalea oleifera

1. Crecimiento.

1.1. Crecimiento de plántulas.

Los coeficientes de correlación muestral ( $r^2$ ) de los modelos de crecimiento fluctúan entre 0.30 para el crecimiento en biomasa de las plántulas bajo el dosel hasta 0.78 para el crecimiento en biomasa del sitio abierto (figuras V.11.a a V.11.d).

Las tasas de crecimiento relativo más altas, en cualquiera de los parámetros considerados, corresponden al sitio abierto. Las tasas de crecimiento en biomasa y área foliar aumentan en el siguiente orden: dosel cerrado < claro pequeño < sitio abierto.

Las plántulas bajo el dosel y el claro pequeño comparten la misma tasa de crecimiento en diámetro del tallo, siendo aproximadamente la mitad de la correspondiente al sitio abierto.

Las diferencias que se presentan en la tasa de crecimiento en altura de las plántulas de los tres ambientes no son muy grandes.

Comparando el crecimiento de las plántulas de un mismo ambiente, en condiciones bajo el dosel y el claro pequeño la tasa de crecimiento en área foliar es aproximadamente el doble de la tasa de crecimiento en biomasa.

1.2. Crecimiento de hojas tallo y raíces.

El mayor crecimiento de hojas, tallo y raíces corresponde a las plántulas del sitio abierto. Las tasas de crecimiento de raíces y tallo de las plántulas crecidas en este ambiente constituyen el triple de las tasas de crecimiento correspondientes a las plántulas bajo el dosel, y el doble con respecto a la tasa de crecimiento de las hojas (tabla V.9).

El crecimiento correspondiente a las plántulas del claro se encuentra en un nivel intermedio entre los otros dos ambientes.

Dentro de un mismo ambiente, cualquiera que sea, el crecimiento en biomasa de las plántulas es dirigido principalmente hacia raíces y hojas. En condiciones bajo el dosel, la tasa de crecimiento de hojas es mayor a la tasa de crecimiento de raíces, pero en el sitio abierto, la T.C.R. en ambos órganos es similar.

Si se parte del patrón de distribución de biomasa de la plántula recién germinada, el mayor porcentaje de la biomasa de la plántula corresponde al tallo (76.8%), mientras que hojas y raíces presentan una pequeña proporción de la biomasa de la plántula.

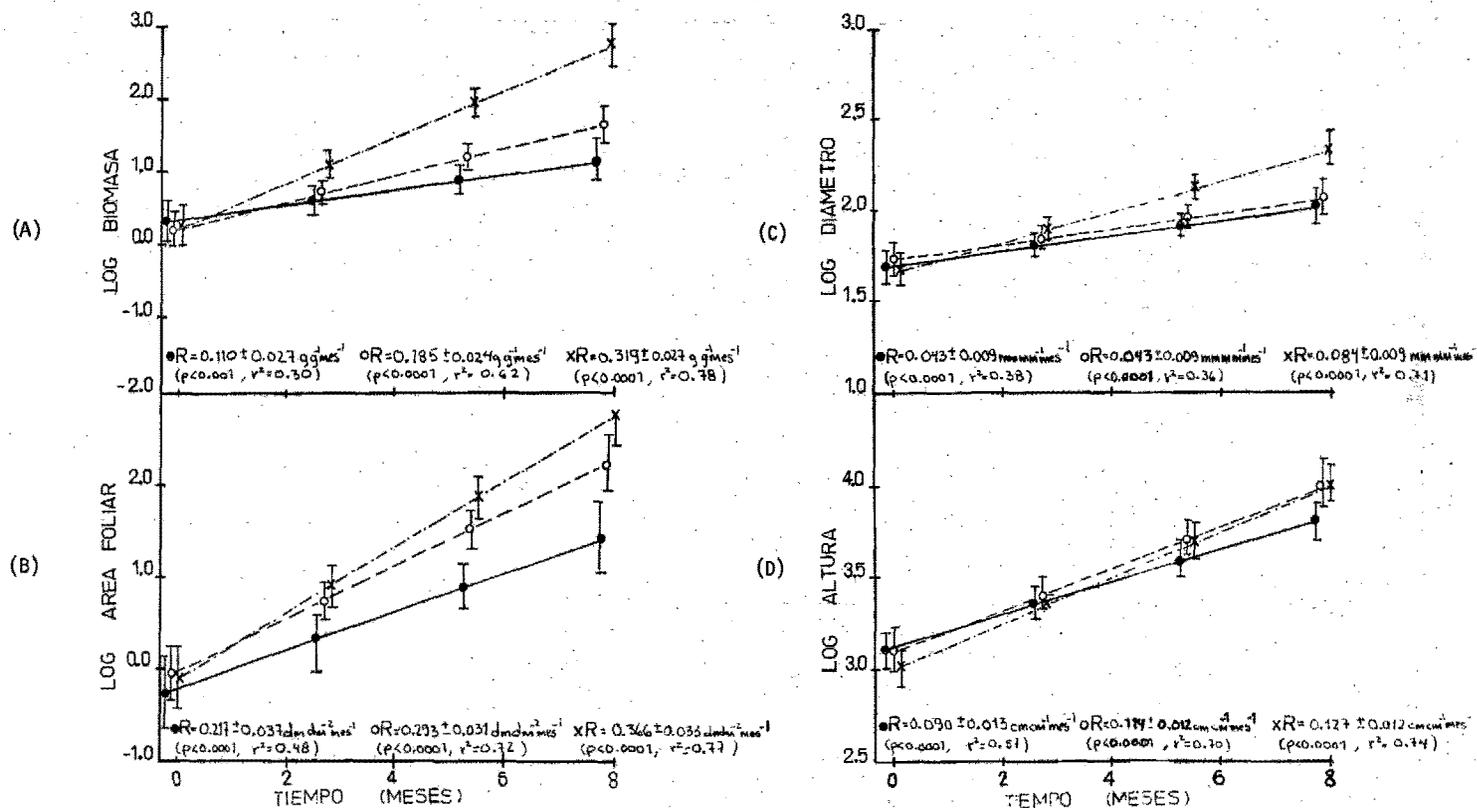


Figura V.11. Crecimiento en biomasa (A), área foliar (B), diámetro del tallo (C) y altura (D) de plántulas de *Umphalea oleifera* crecidas en invernaderos situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●—●), en un claro pequeño (○—○), y en un sitio abierto (X—X). Se incluyen los valores de la tasa de crecimiento relativo (R) correspondientes a cada uno de los modelos de regresión de la forma  $\ln(y) = A + bt$ , y los resultados del análisis de varianza asociado ( $p$  y  $r^2$ ).

Tabla V.9. Tasas de crecimiento relativo (R) en biomasa de raíces (b-raíces), biomasa del tallo (b-tallo) y biomasa de hojas (b-hojas) de plántulas de *Omphalea oleifera* crecidas en invernaderos situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado, en un claro pequeño, y en un sitio abierto. Los valores son calculados a partir de modelos de regresión lineal ajustados mediante un análisis de varianza.

VARIABLE	UNIDAD	A M B I E N T E		
		DOSEL	CLARO	ABIERTO
B-raíces	$g \cdot g^{-1} \text{ mes}^{-1}$	$0.132 + 0.039$	$0.222 + 0.023$	$0.406 + 0.025$
B-tallo	$g \cdot g^{-1} \text{ mes}^{-1}$	$0.084 + 0.02$	$0.138 + 0.026$	$0.254 + 0.029$
B-hojas	$g \cdot g^{-1} \text{ mes}^{-1}$	$0.222 + 0.03$	$0.318 + 0.033$	$0.436 + 0.038$

tula (12.6 % y 10.7 % en hojas y raíces respectivamente).

A diferencia del sitio abierto, en donde las plántulas han conservado el mismo patrón de distribución de biomasa, bajo el dosel y en el claro pequeño el crecimiento de hojas y raíces ha variado además en función del ambiente, ya que la TCR de hojas constituye cerca del doble de la TCR de raíces.

## 2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar.

### 2.1. Tamaño.

Las plántulas del sitio abierto presentan significativamente más biomasa, más área foliar, más diámetro y más altura, aunque en este último parámetro hay equivalencia estadística con el claro (tabla V.10).

Las plántulas del claro y bajo el dosel comparten la misma biomasa y área foliar, principalmente a causa de la alta variabilidad de los datos para las plántulas del claro. De hecho, como ya se mencionó, los valores absolutos de las tasas de crecimiento en estos parámetros son siempre mayores en el claro.

El número de hojas presentes en las plántulas del sitio abierto es ligeramente mayor al que presentan las plántulas bajo el dosel, pero equivalentes en este parámetro con el claro (tabla V.10). Tanto el tamaño promedio de las hojas, como el de la hoja más grande presentan el valor más grande en las plántulas del sitio abierto. Las plántulas del claro y bajo el dosel comparten los mismos valores en estos parámetros.

### 2.2. Distribución de biomasa.

Existen diferencias significativas en la biomasa de raíces, tallo y hojas y las proporciones respectivas a la biomasa total de la plántula (tabla V.10). La biomasa de raíces, tallo y hojas es mayor en el sitio abierto, pero las proporciones respectivas varían según el ambiente.

La PBH es similar en los tres ambientes, mientras que la PBT es mayor para las plántulas bajo el dosel y menor para las del sitio abierto. Con respecto a las raíces, el patrón es igual al que siguen las plántulas de *Cordia* y *Lonchocarpus*: se invierte mayor cantidad de biomasa a las raíces en el sitio abierto que en el claro y bajo el dosel. A lo largo del tiempo, la PBH y la PBR se mantienen relativamente constantes (figura V.a2).

Para las plántulas del claro y las crecidas bajo el dosel

Tabla V.10. Características de las plántulas de *Omphalea oleifera* después de 7.9 meses de crecimiento. Los valores son promedios ( $\pm$  D.E.) por condición experimental. Se dan los valores de F y p a partir de los ANOVA correspondientes. Prome los seguidos por letras diferentes son significativamente diferentes de acuerdo a la prueba de Duncan.

Variable	Ambiente	DOSEL CERRADO	CLARO PEQUEÑO	SITIO ABIERTO	F	P
<u>Tamaño</u>						
- biomasa ( g )		3.273 $\pm$ 0.779 (B)	5.061 $\pm$ 2.152 (B)	17.397 $\pm$ 4.330 (A)	36.32	<0.0001
- área foliar ( dm <sup>2</sup> )		4.917 $\pm$ 1.445 (B)	7.803 $\pm$ 3.044 (B)	18.204 $\pm$ 3.393 (A)	25.46	<0.0001
- diámetro del tallo ( mm )		8.06 $\pm$ 1.05 (B)	7.64 $\pm$ 1.70 (B)	11.18 $\pm$ 1.190 (A)	11.58	<0.0003
- altura ( cm )		41.5 $\pm$ 9.60 (B)	51.0 $\pm$ 8.10 (A/B)	59.8 $\pm$ 8.70 (A)	5.84	<0.0080
- No. de hojas		6.8 $\pm$ 2.5 (B)	8.3 $\pm$ 1.9 (A/B)	10.6 $\pm$ 3.20 (A)	4.61	<0.0194
<u>DISTRIBUCION DE BIOMASA</u>						
- PBH		0.25 $\pm$ 0.04 (B)	0.30 $\pm$ 0.02 (A)	0.29 $\pm$ 0.05 (A)	4.74	<0.0176
- PBT		0.56 $\pm$ 0.03 (A)	0.51 $\pm$ 0.02 (B)	0.44 $\pm$ 0.02 (C)	20.55	<0.0001
- PBR		0.19 $\pm$ 0.04 (B)	0.18 $\pm$ 0.03 (B)	0.27 $\pm$ 0.04 (A)	20.04	<0.0001
- R/V		0.24 $\pm$ 0.07 (B)	0.23 $\pm$ 0.05 (B)	0.38 $\pm$ 0.07 (A)	19.33	<0.0001
- TAF		1.50 $\pm$ 0.21 (A)	1.58 $\pm$ 0.19 (A)	1.10 $\pm$ 0.32 (B)	6.10	<0.0067
<u>Características foliares</u>						
- área promedio por hoja ( dm <sup>2</sup> )		0.781 $\pm$ 0.313 (B)	0.917 $\pm$ 0.227 (B)	1.854 $\pm$ 0.606 (A)	11.93	<0.0002
- área de la hoja más grande ( dm <sup>2</sup> )		1.250 $\pm$ 0.510 (B)	1.377 $\pm$ 0.300 (B)	3.146 $\pm$ 0.553 (A)	19.81	<0.0001
- PFE ( gdm <sup>-2</sup> )		0.17 $\pm$ 0.01 (B)	0.19 $\pm$ 0.02 (B)	0.28 $\pm$ 0.05 (A)	33.62	<0.0001
- CFEA ( gdm <sup>-2</sup> )		1.07 $\pm$ 0.04 (B)	1.10 $\pm$ 0.03 (B)	1.62 $\pm$ 0.28 (A)	34.15	<0.0001
- PFR ( % )		13.5 $\pm$ 0.80 (B)	15.1 $\pm$ 1.10 (A)	14.6 $\pm$ 0.80 (A)	8.55	<0.0014
- densidad esto- mática ( No.mm <sup>-2</sup> )		61.3 $\pm$ 12.6 (C)	91.5 $\pm$ 24.3 (B)	199.6 $\pm$ 53.0 (A)	133.77	<0.0001

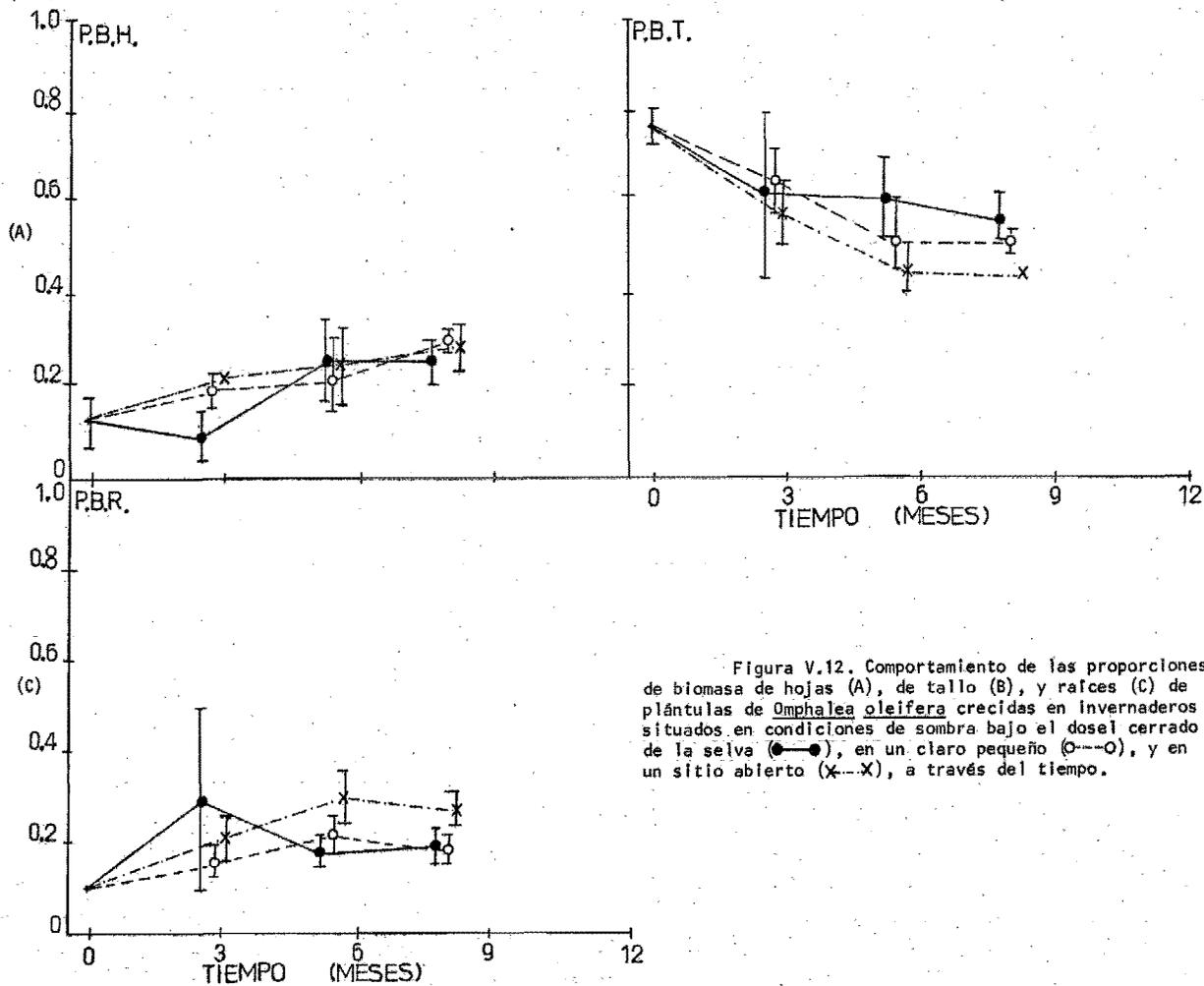


Figura V.12. Comportamiento de las proporciones de biomasa de hojas (A), de tallo (B), y raíces (C) de plántulas de *Omphalea oleifera* crecidas en invernaderos situados en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●-●), en un claro pequeño (○-○), y en un sitio abierto (x-x), a través del tiempo.

se presenta un valor de T.A.F. equivalente, mayor a la que presentan las plántulas del sitio abierto.

### 2.3. Morfología foliar.

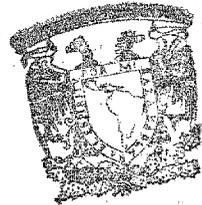
Las plántulas de *Omphalea* presentan diferencias significativas entre ambientes en cuanto al tamaño promedio de la hoja, así como en cuanto al PFE, el CFEA y el PFR..

Las plántulas del sitio abierto poseen hojas de mayor tamaño y con un mayor valor de peso específico. Las diferencias de la T.A.F. en estas plántulas probablemente se deben únicamente a la variación en de este parámetro.

El contenido foliar específico de agua (CFEA) de las plántulas del sitio abierto es relativamente muy alto ( $1.6 \text{ g dm}^{-2}$ ). Las plántulas del claro y bajo el dosel presentan un valor mucho más pequeño, ya que las diferencias entre la biomasa foliar y peso fresco a nivel de saturación son mucho más pequeñas relativamente.

El contenido relativo de peso seco foliar (PFR) es bajo (el peso fresco foliar a saturación es muy grande en relación a la biomasa foliar). Las plántulas del claro y bajo el dosel presentan un PFR ligeramente menor al de las plántulas del sitio abierto (tabla V.10).

La densidad estomática en las plántulas de *Omphalea* sigue el mismo patrón de las plántulas de *Cordia* y *Lonchocarpus*: hay significativamente mayor número de estomas por mm en las plántulas del sitio abierto que en las que crecieron en el claro y bajo el dosel.



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

### 3. Efecto de la rotación ambiental.

Los resultados de esta sección incluyen a todos los grupos experimentales de plántulas (ver Materiales y Métodos), y se analizarán en función de la tasa de crecimiento relativo correspondiente a 2.5 meses después del traslado de las plántulas de un ambiente a otro, así como de su tamaño, patrón de distribución de biomasa y morfología foliar después de transcurrido ese tiempo (cosecha IV).

#### a) *Cordia megalantha*

##### 1. Variación de la tasa de crecimiento relativo.

Como tendencia general, el cambio hacia el sitio abierto ocasiona el mayor aumento en la TCR de las plántulas, mientras que el cambio hacia las condiciones de sombra bajo el dosel causa una fuerte disminución, llegando incluso a valores negativos en las plántulas provenientes del sitio abierto (figura V.13a).

Las plántulas provenientes del claro llevan cierta ventaja con respecto a las plántulas crecidas bajo el dosel, de tal manera que el grupo que sobresale finalmente, presentando la mayor TCR, es el grupo de plántulas que crecieron en el claro y que fueron trasladadas posteriormente al sitio abierto ( $R = 0.452 \pm 0.0877 \text{ mes}^{-1}$ ).

En la tabla V.11 se presentan las tasas de crecimiento relativo en biomasa, área foliar, diámetro y altura. En área foliar el cambio hacia el claro pequeño produce el mayor estímulo en la tasa de crecimiento, y de manera contraria, las plántulas trasladadas al sitio abierto sufren un fuerte decremento en su tasa de crecimiento. Los grupos que sobresalen de la mayoría son el grupo de plántulas que permaneció en el claro (grupo control "CC") y el grupo "AC".

No se aprecian grandes diferencias en la T.C.R. en diámetro de las plántulas, aunque en promedio los mayores valores siempre pertenecen a las plántulas trasladadas hacia el sitio abierto (incluyendo el grupo control "AA"). Los grupos extremos corresponden a las plántulas permanentes bajo el dosel ("SS") y a las plántulas presentes en el sitio abierto provenientes del claro ("CA"). Estas últimas duplican la tasa de crecimiento del grupo control del sitio abierto ( $R_{CA} / R_{AA} \approx 2$ ).

En altura el grupo control de plántulas del sitio abierto ("AA") es el que posee la mayor tasa de crecimiento. Las plántulas trasladadas al claro o al sitio abierto presentan una TCR mayor a

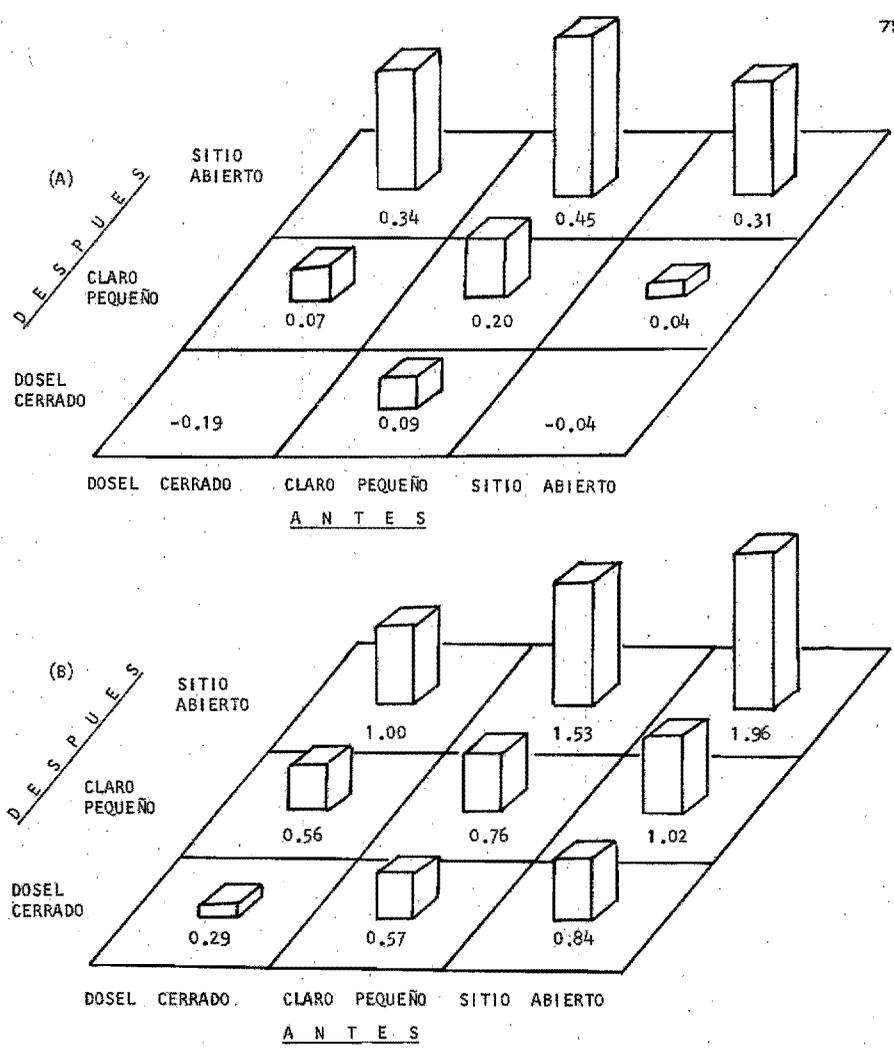


Figura V.13. Efecto de la rotación entre ambientes sobre la tasa de crecimiento relativo en biomasa ( $g\ g^{-1}\ mes^{-1}$ ) (A), y sobre la biomasa final (B) de plántulas de *Cordia megalantha*, después de permanecer durante un periodo de 2.5 meses en el nuevo ambiente (cosecha IV). Se incluyen los valores promedio en cada caso.

Tabla V.11. Tasas de crecimiento relativo en biomasa, área foliar, diámetro y altura de plántulas de *Cordia megalantha* correspondientes al período comprendido entre los 2.7 y 5.4 meses ( $R_{2.7-5.4}$ ) y entre los 5.4 y 7.9 meses ( $R_{5.4-7.9}$ ) ANTES y DESPUES de la rotación ambiental respectivamente. Cada valor de R corresponde a la pendiente promedio ( $\pm$  D.E.) de una regresión lineal ( $n=18$ ). Se incluyen los niveles de significancia (P) del análisis de varianza de cada una de las regresiones.

TRATAMIENTO	VARIABLE	BIOMASA		ÁREA FOLIAR		DIÁMETRO		ALTURA	
		( $g\ g^{-1}\ mes^{-1}$ )	P	( $dm\ dm^{-2}\ mes^{-1}$ )	P	( $mm\ mm^{-1}\ mes^{-1}$ )	P	( $cm\ cm^{-1}\ mes^{-1}$ )	P
ANTES $R_{2.7-5.4}$	DOSEL CERRADO	$0.27 \pm 0.06$	$< 0.001$	$0.29 \pm 0.07$	$< 0.001$	$0.02 \pm 0.00$	$< 0.001$	$0.10 \pm 0.00$	$< 0.001$
	DOSEL-DOSEL	$-0.19 \pm 0.09$	$< 0.05$	$-0.11 \pm 0.09$	NS	$-0.02 \pm 0.03$	NS	$-0.05 \pm 0.03$	$< 0.1$
DESPUES $R_{5.4-7.9}$	DOSEL-CLARO	$0.07 \pm 0.07$	NS	$0.08 \pm 0.08$	NS	$0.06 \pm 0.03$	$< 0.1$	$0.08 \pm 0.01$	$< 0.05$
	DOSEL-ABIERTO	$0.34 \pm 0.08$	$< 0.001$	$-0.07 \pm 0.08$	NS	$0.19 \pm 0.04$	$< 0.0001$	$0.04 \pm 0.02$	$< 0.001$
ANTES $R_{2.7-5.4}$	CLARO FEVERO	$0.20 \pm 0.08$	$< 0.01$	$0.13 \pm 0.06$	$< 0.05$	$0.00 \pm 0.02$	NS	$0.08 \pm 0.02$	$< 0.01$
	CLARO --DOSEL	$0.09 \pm 0.06$	NS	$0.12 \pm 0.05$	$< 0.05$	$0.09 \pm 0.03$	$< 0.01$	$0.01 \pm 0.05$	NS
DESPUES $R_{5.4-7.9}$	CLARO --CLARO	$0.20 \pm 0.07$	$< 0.01$	$0.23 \pm 0.06$	$< 0.01$	$0.09 \pm 0.03$	$< 0.01$	$0.07 \pm 0.05$	$< 0.05$
	CLARO --ABIERTO	$0.45 \pm 0.09$	$< 0.0001$	$0.01 \pm 0.09$	NS	$0.23 \pm 0.05$	$< 0.0001$	$0.04 \pm 0.03$	NS
ANTES $R_{2.7-5.4}$	SITIO ABIERTO	$0.36 \pm 0.06$	$< 0.0001$	$0.27 \pm 0.07$	$< 0.001$	$0.11 \pm 0.03$	$< 0.001$	$0.14 \pm 0.02$	$< 0.0001$
	ABIERTO --DOSEL	$-0.03 \pm 0.07$	NS	$0.07 \pm 0.06$	NS	$0.02 \pm 0.03$	NS	$0.02 \pm 0.02$	NS
DESPUES $R_{5.4-7.9}$	ABIERTO --CLARO	$0.04 \pm 0.06$	NS	$0.30 \pm 0.06$	$< 0.001$	$-0.01 \pm 0.03$	NS	$0.08 \pm 0.02$	$< 0.0001$
	ABIERTO --ABIERTO	$0.21 \pm 0.05$	$< 0.0001$	$0.18 \pm 0.09$	$< 0.05$	$0.12 \pm 0.03$	$< 0.001$	$0.10 \pm 0.03$	$< 0.001$

las plántulas que fueron llevadas a las condiciones bajo el dosel, y de éstas, el grupo que crece mas rápido es el que proviene del sitio abierto ("AS").

## 2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar.

De acuerdo a los resultados del Análisis de Varianza de doble entrada (tabla V.12) existe un efecto altamente significativo tanto del ambiente previo, como del ambiente presente para todas las variables. Esto significa que las plántulas presentan diferencias reales entre si por provenir de distintos ambientes, y por haber sido sometidas a un nuevo ambiente. Esto último parece de mayor importancia, ya que lo que se desea evaluar es la capacidad de aclimatación de las plántulas al nuevo ambiente. Las variables PFE, PBH, PBR y TAF presentan efectos significativos de la interacción de los factores.

La figura (V.13b) muestra los resultados del crecimiento en biomasa después de casi tres meses de efectuar los cambios ambientales (t=7.9 meses). Como se espera, el cambio hacia el sitio abierto incrementa en gran medida la biomasa de las plántulas, mientras que el cambio en la dirección contraria (hacia el claro o hacia las condiciones bajo el dosel) reduce la cantidad de biomasa final de las plántulas. Los grupos "SC" y "CS" no presentan diferencias en este parámetro.

Los datos referentes al número de hojas de las plántulas presentan una variabilidad muy grande, sobre todo en las plántulas provenientes del sitio abierto y del claro (figura V.14a). Únicamente se puede decir que existe una tendencia al incremento de esta variable en las plántulas sometidas al ambiente del claro.

La variabilidad asociada al área promedio de la hoja también es muy grande (figura V.14b). Excepto el grupo "AS", la menor variabilidad se presenta en las plántulas que han sido trasladadas a las condiciones bajo el dosel. En los grupos restantes el área promedio tiende a incrementarse.

El patrón de distribución de biomasa de la plántula se ve altamente modificado por el efecto de los cambios ambientales (figuras V.15a y b). La proporción de biomasa en hojas se reduce fuertemente en los grupos de plántulas llevados al sitio abierto, y se mantiene relativamente constante (0.5) en las plántulas sometidas a los cambios dosel cerrado - claro pequeño o viceversa. Las plántulas del sitio abierto incrementan la PBH después de ser sometidas a los otros dos ambientes. De manera contraria, la proporción de biomasa en raíces aumenta drásticamente en el sitio abierto, y disminuye bajo el dosel o en el claro.

Tanto la PBH como la PBR muestran un efecto significativo de la interacción de los ambientes previo y presente (tabla V.12). Esto significa que el efecto del ambiente previo no es indepen-

Tabla V.12. Resultados de los Análisis de Varianza de doble entrada para diferentes variables referentes al tamaño, distribución de la biomasa y morfología foliar de plántulas de *Cordia megalantha* (Factores: Ambiente previo, n = 27; Ambiente presente, n = 9).

VARIABLE	AMBIENTE PREVIO		AMBIENTE PRESENTE		AMB.PREVIO X AMB.PRESENTE	
	F	P	F	P	F	P
BIOMASA	64.8	< 0.0001	60.8	< 0.0001	5.3	< 0.001
AREA FOLIAR	25.2	< 0.0001	15.6	< 0.0001	1.4	NS
DIAMETRO	59.5	< 0.0001	59.8	< 0.0001	1.4	NS
ALTURA	28.9	< 0.0001	14.5	< 0.0001	0.7	NS
NUM.HOJAS	9.5	< 0.0001	13.1	< 0.0001	0.5	NS
AH	23.4	< 0.0001	5.3	< 0.01	0.5	NS
AHM	4.4	< 0.1	6.8	< 0.01	0.2	NS
P.B.H.	38.0	< 0.0001	223.1	< 0.0001	5.1	< 0.001
P.B.T.	29.6	< 0.0001	24.7	< 0.0001	0.1	NS
P.B.R.	7.2	< 0.001	186.5	< 0.0001	6.7	< 0.0001
R/V	4.6	< 0.01	217.3	< 0.0001	6.9	< 0.0001
T.A.F.	64.1	< 0.0001	251.9	< 0.0001	9.6	< 0.0001
P.F.E.	37.1	< 0.0001	113.0	< 0.0001	2.3	< 0.1
C.F.E.A.	30.1	< 0.0001	46.5	< 0.0001	1.0	NS
P.F.R.	10.9	< 0.0001	63.5	< 0.0001	1.7	NS

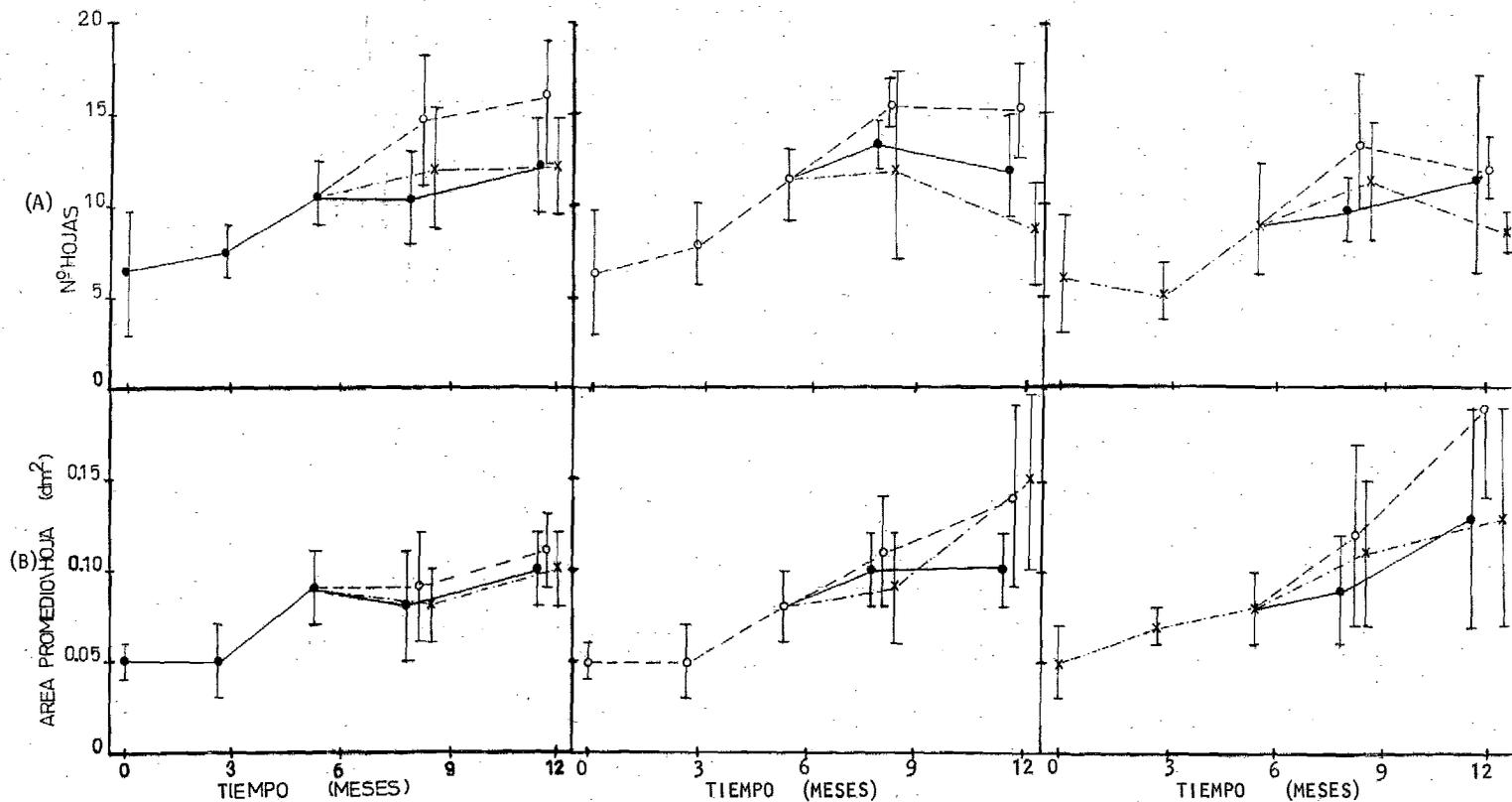


Figura V.14. Comportamiento a través del tiempo del número de hojas presentes (A) y del área promedio promedio por hoja (B) de plántulas de *Cordia megalantha* crecidas en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●-●), en un claro pequeño (O-O) y en un sitio abierto (X-X), y sometidas a rotación entre esos ambientes (cada punto corresponde al valor promedio y su desviación estándar asociada, n=9)

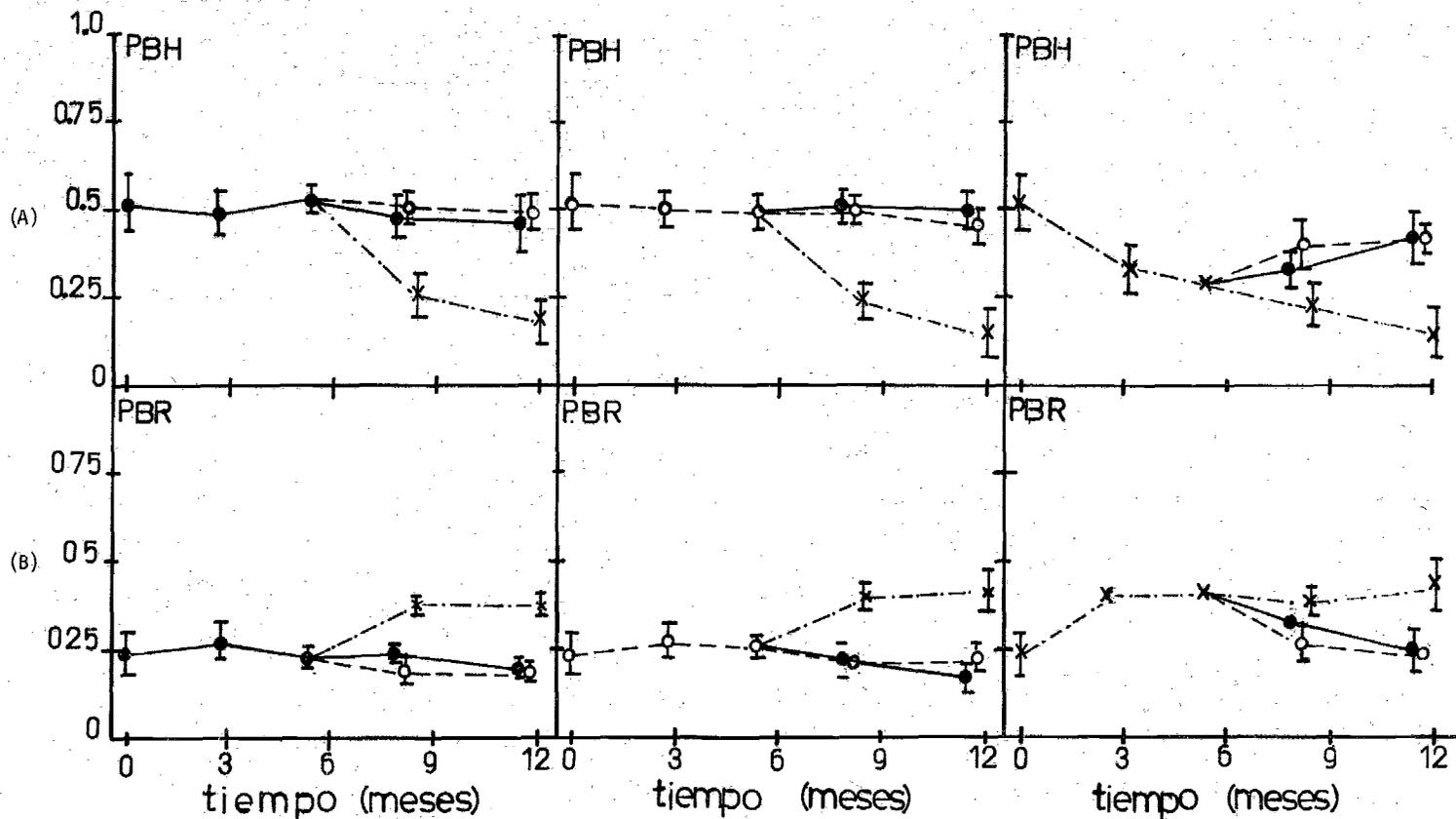


Figura V.15. Comportamiento de la proporción de biomasa en hojas (PBH) (A) y de la proporción de biomasa de raíces (PBR) (B) de plántulas de *Cordia megalantha* crecidas en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●-●), en un claro pequeño (○-○) y en un sitio abierto (x-x), y sometidas a la rotación entre estos ambientes (cada punto corresponde al valor promedio, y su desviación estandar asociada, n=9).

diente del efecto del ambiente presente.

Los valores de peso foliar específico (PFE), del contenido foliar específico de agua (PFEA) y del peso foliar relativo (PFR) se resumen en la tabla V.13 (t=7.9 meses).

El cambio hacia el sitio abierto produce un incremento del PFE, y el cambio hacia el claro o las condiciones bajo el dosel causa una reducción del PFE (35 y 20 % para los grupos "AC" y "AS" respectivamente). Sólo las plántulas "CS" no modificaron significativamente el PFE.

Los valores de CFEA se incrementan ligeramente en las plántulas de la selva llevadas al claro y al sitio abierto (24 y 32 % respectivamente), el resto de las plántulas no presenta diferencias aparentes en este parámetro. El PFR presenta un comportamiento similar, presentándose el mayor incremento en las plántulas sometidas al cambio dosel cerrado - sitio abierto ("SA").

Tabla V.13. Valores de peso específico foliar (PFE), contenido relativo de agua (CFEA) y peso seco foliar relativo (PFR) de plántulas de *Cordia megalantha* 2.5 meses después de la rotación ambiental (cosecha IV;  $\bar{X} \pm D.E.$ , n=9).

	VARIABLE	UNIDAD	DOSEL	CLARO	ABIERTO
DOSEL	P.F.E.	(g dm <sup>-2</sup> )	0.17 ± 0.02	0.21 ± 0.03	0.31 ± 0.08
	C.F.E.A.	(g dm <sup>-2</sup> )	1.05 ± 0.07	1.18 ± 0.12	1.38 ± 0.32
	P.F.R.	( % )	13.70 ± 1.30	15.1 ± 0.9	18.1 ± 0.9
CLARO	P.F.E.	(g dm <sup>-2</sup> )	0.22 ± 0.01	0.22 ± 0.01	0.33 ± 0.04
	C.F.E.A.	(g dm <sup>-2</sup> )	1.12 ± 0.05	1.14 ± 0.06	1.33 ± 0.13
	P.F.R.	( % )	16.50 ± 0.70	16.0 ± 0.9	19.9 ± 1.4
ABIERTO	P.F.E.	(g dm <sup>-2</sup> )	0.32 ± 0.03	0.26 ± 0.04	0.40 ± 0.07
	C.F.E.A.	(g dm <sup>-2</sup> )	1.41 ± 0.09	1.36 ± 0.10	1.60 ± 0.11
	P.F.R.	( % )	18.5 ± 0.9	16.1 ± 2.0	19.9 ± 2.9

## b) Lonchocarpus guatemalensis

### 1. Variación de la tasa de crecimiento relativo.

El comportamiento de la TCR en biomasa es similar al de las plántulas de Cordia. Aquí, se presenta una TCR mayor en los grupos de plántulas presentes en el sitio abierto, a excepción del grupo control ("AA"), el cual posee una TCR relativamente inferior y similar a la del grupo control del claro ("CC"). En contraste, las plántulas trasladadas del sitio abierto a condiciones de sombra bajo el dosel ("AS") disminuyen drásticamente su crecimiento hasta obtener una TCR con signo negativo ( $R = -0.141 \pm 0.066 \text{ mes}^{-1}$ ), en otras palabras, sufre un decremento en su biomasa (figura V.16a).

En Área foliar las plántulas llevadas al sitio abierto muestran una TCR relativamente grande, al igual que las plántulas que se encuentran en el claro. En cambio, el grupo de plántulas que permanecieron bajo el dosel ("SS") presenta un crecimiento casi nulo. Entre todas las plántulas, las que pertenecen al grupo control del claro ("CC") son las de mayor tasa de crecimiento en promedio ( $R = 0.236 \pm 0.064 \text{ mes}^{-1}$ ) (tabla V.14).

Considerando el diámetro, las plántulas que permanecieron en el claro ("CC") sobresalen con un valor de TCR de  $0.349 \pm 0.247 \text{ mes}^{-1}$ ). En orden decreciente, le siguen los grupos de plántulas trasladados al sitio abierto ("SA" y "CA") y los grupos "SC" y "CS". Las plántulas provenientes del sitio abierto, junto con los grupos controles "AA" y "SS" presentan las menores tasas de crecimiento en este parámetro.

En altura se concentran las plántulas de los grupos "SC", "CC", "SA", y "CA" con tasas de crecimiento mayores en relación a las plántulas que fueron llevadas a las condiciones bajo el dosel junto con los grupos "SS" y "AA".

### 2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar.

Para la mayoría de las variables consideradas se presentan efectos significativos del ambiente previo y del ambiente presente (tabla V.1). El diámetro, el área foliar y el área promedio por foliolo no presenta efectos significativos del ambiente previo. La interacción de factores es significativa en la proporción de biomasa del tallo y el cociente raíz/vástago.

Los resultados del crecimiento en biomasa se muestran en la figura V.16b. Las plántulas llevadas al sitio abierto presentan mayor biomasa que las plántulas llevadas al claro y éstas a su vez presentan mas biomasa que las plántulas sometidas a la condiciones de sombra bajo el dosel. Al mismo tiempo, las plántulas provenien-

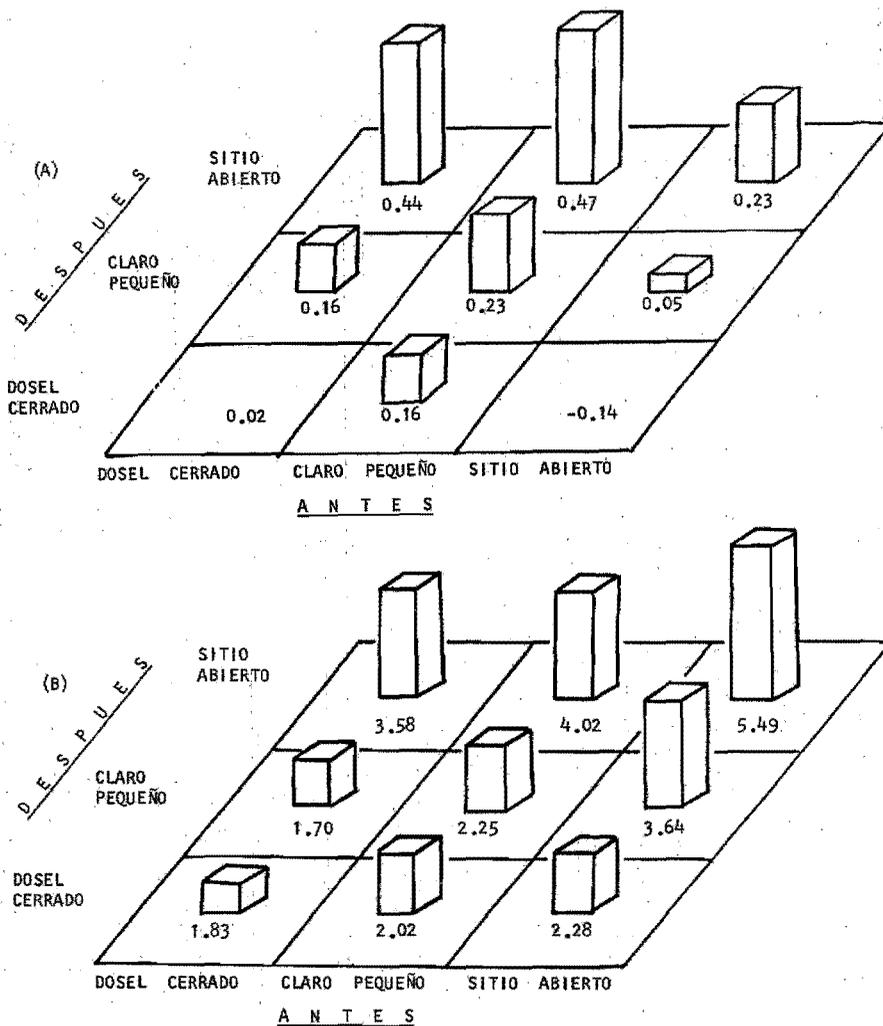


Figura V.16. Efecto de la rotación entre ambientes sobre la tasa de crecimiento relativo en biomasa ( $g\ g^{-1}\ mes^{-1}$ ) (A), y sobre la biomasa final (B) de plántulas de *Lonchocarpus quatemalensis*, después de permanecer durante un período de 2.5 meses en el nuevo ambiente (cosecha IV). Se incluyen los valores promedio en cada caso.

Tabla V.14. Tasas de crecimiento relativo en biomasa, área foliar, diámetro y altura de plántulas de *Lonchocarpus guatemalensis* correspondientes al período comprendido entre los 2.7 y 5.4 meses (R<sub>2.7-5.4</sub>) y entre los 5.4 y 7.9 meses (R<sub>5.4-7.9</sub>) ANTES y DESPUES de la rotación ambiental respectivamente. Cada valor de R corresponde a la pendiente promedio ( $\pm$  D.E.) de una regresión lineal (n=18). Se incluyen los niveles de significancia (P) del análisis de varianza de las regresiones.

TRATAMIENTO	VARIABLE	BIOMASA		ÁREA FOLIAR		DIÁMETRO		ALTURA	
		( g dm <sup>-2</sup> mes <sup>-1</sup> )	P	( dm <sup>2</sup> dm <sup>-2</sup> mes <sup>-1</sup> )	P	( mm <sup>3</sup> mm <sup>-2</sup> mes <sup>-1</sup> )	P	( cm cm <sup>-1</sup> mes <sup>-1</sup> )	P
ANTES R <sub>2.7-5.4</sub>	DOSEL CERRADO	0.20 $\pm$ 0.02	< 0.05	0.22 $\pm$ 0.07	< 0.01	0.02 $\pm$ 0.03	NS	0.07 $\pm$ 0.04	< 0.1
	DOSEL-DOSEL	0.02 $\pm$ 0.06	NS	-0.00 $\pm$ 0.07	NS	0.02 $\pm$ 0.03	NS	0.02 $\pm$ 0.04	NS
DESPUES R <sub>5.4-7.9</sub>	DOSEL-CLARO	0.15 $\pm$ 0.07	< 0.05	0.11 $\pm$ 0.05	< 0.1	0.12 $\pm$ 0.03	< 0.001	0.16 $\pm$ 0.05	< 0.01
	DOSEL-ABIERTO	0.44 $\pm$ 0.08	< 0.0001	0.20 $\pm$ 0.08	< 0.05	0.18 $\pm$ 0.03	< 0.0001	0.06 $\pm$ 0.02	< 0.001
ANTES R <sub>5.4-7.9</sub>	CLARO PEQUEÑO	0.09 $\pm$ 0.05	< 0.1	0.09 $\pm$ 0.05	NS	-0.02 $\pm$ 0.02	NS	0.14 $\pm$ 0.03	< 0.0001
	CLARO-DOSEL	0.16 $\pm$ 0.07	< 0.05	0.15 $\pm$ 0.06	< 0.05	0.11 $\pm$ 0.03	< 0.001	0.05 $\pm$ 0.04	NS
DESPUES R <sub>5.4-7.9</sub>	CLARO-CLARO	0.23 $\pm$ 0.06	< 0.01	0.24 $\pm$ 0.06	< 0.01	0.05 $\pm$ 0.05	NS	0.12 $\pm$ 0.02	< 0.0001
	CLARO-ABIERTO	0.47 $\pm$ 0.06	< 0.0001	0.19 $\pm$ 0.07	< 0.05	0.19 $\pm$ 0.02	< 0.0001	0.11 $\pm$ 0.03	< 0.01
ANTES R <sub>5.4-7.9</sub>	SITIO ABIERTO	0.25 $\pm$ 0.05	< 0.0001	-0.15 $\pm$ 0.07	< 0.05	0.07 $\pm$ 0.02	< 0.01	0.15 $\pm$ 0.04	< 0.001
	ABIERTO-DOSEL	-0.14 $\pm$ 0.07	< 0.05	-0.07 $\pm$ 0.07	NS	0.00 $\pm$ 0.02	NS	-0.02 $\pm$ 0.15	NS
DESPUES R <sub>5.4-7.9</sub>	ABIERTO-CLARO	0.05 $\pm$ 0.06	NS	0.20 $\pm$ 0.08	< 0.05	0.04 $\pm$ 0.02	< 0.1	0.19 $\pm$ 0.03	NS
	ABIERTO-ABIERTO	0.23 $\pm$ 0.05	< 0.001	0.20 $\pm$ 0.08	< 0.05	0.03 $\pm$ 0.03	< 0.01	0.02 $\pm$ 0.04	NS

Tabla V.1 . Resultados de los Análisis de Varianza de doble entrada para diferentes variables referentes al tamaño, distribución de la biomasa y morfología foliar de plántulas de Lonchocarpus guatemalensis (Factores: Ambiente previo, n = 27; Ambiente presente, n = 9).

VARIABLE	AMBIENTE PREVIO		AMBIENTE PRESENTE		AMB.PREVIO X AMB.PRESENTE	
	F	P	F	P	F	P
BIDMASA	15.2	< 0.0001	37.7	< 0.0001	0.9	NS
AREA FOLIAR	1.2	NS	3.6	< 0.05	0.8	NS
ALTURA	10.0	< 0.0001	11.9	< 0.0001	1.2	NS
DIAMETRO	1.0	NS	1.0	NS	1.0	NS
AH	0.9	NS	0.6	NS	0.9	NS
P.B.H.	31.3	< 0.0001	73.4	< 0.0001	1.6	NS
P.B.T.	3.0	< 0.1	6.0	< 0.01	3.3	< 0.05
P.B.R.	27.4	< 0.0001	29.6	< 0.0001	2.0	< 0.1
R/V	26.5	< 0.0001	27.7	< 0.0001	2.4	< 0.1
P.F.E.	24.8	< 0.0001	22.3	< 0.0001	0.6	NS
C.F.E.A.	3.8	< 0.05	3.3	< 0.05	3.1	< 0.1
P.F.R.	11.0	< 0.0001	10.2	< 0.0001	1.5	NS

tes del sitio abierto tienen mas biomasa con respecto a las provenientes del claro y éstas son mayores a las plántulas provenientes de la sombra bajo el dosel.

En las figura V.17a y b se describe el comportamiento del número de hojas y el área promedio por foliolo a través del tiempo. El número de foliolos tiende a incrementarse en el sitio abierto y el claro, sin embargo, la variabilidad asociada a los valores promedio es muy grande. El área promedio por foliolo tiende a permanecer constante en los tres ambientes.

Al igual que en las plántulas de *Cordia*, la proporción de biomasa de hojas disminuye significativamente en el sitio abierto al mismo tiempo que la proporción de biomasa de raíces se incrementa. En las plántulas del claro y bajo el dosel la PBH y la PBR se modifican solo cuando se someten al sitio abierto: la PBH aumenta y la PBR disminuye (figuras V.18a y b).

Después de la rotación ambiental (cosecha IV) el peso específico foliar se incrementa en las plántulas trasladadas al sitio abierto (15 % en el grupo "SA" y 22 % en el grupo "CA") y disminuye en las plántulas del sitio abierto llevadas al claro o a las condiciones bajo el dosel. El cambio dosel cerrado - claro pequeño o viceversa no produce prácticamente ninguna variación en este parámetro. Los valores de PFEA y PRF son muy similares y seguramente no presentan ninguna variación significativa entre sí (tabla V.15).

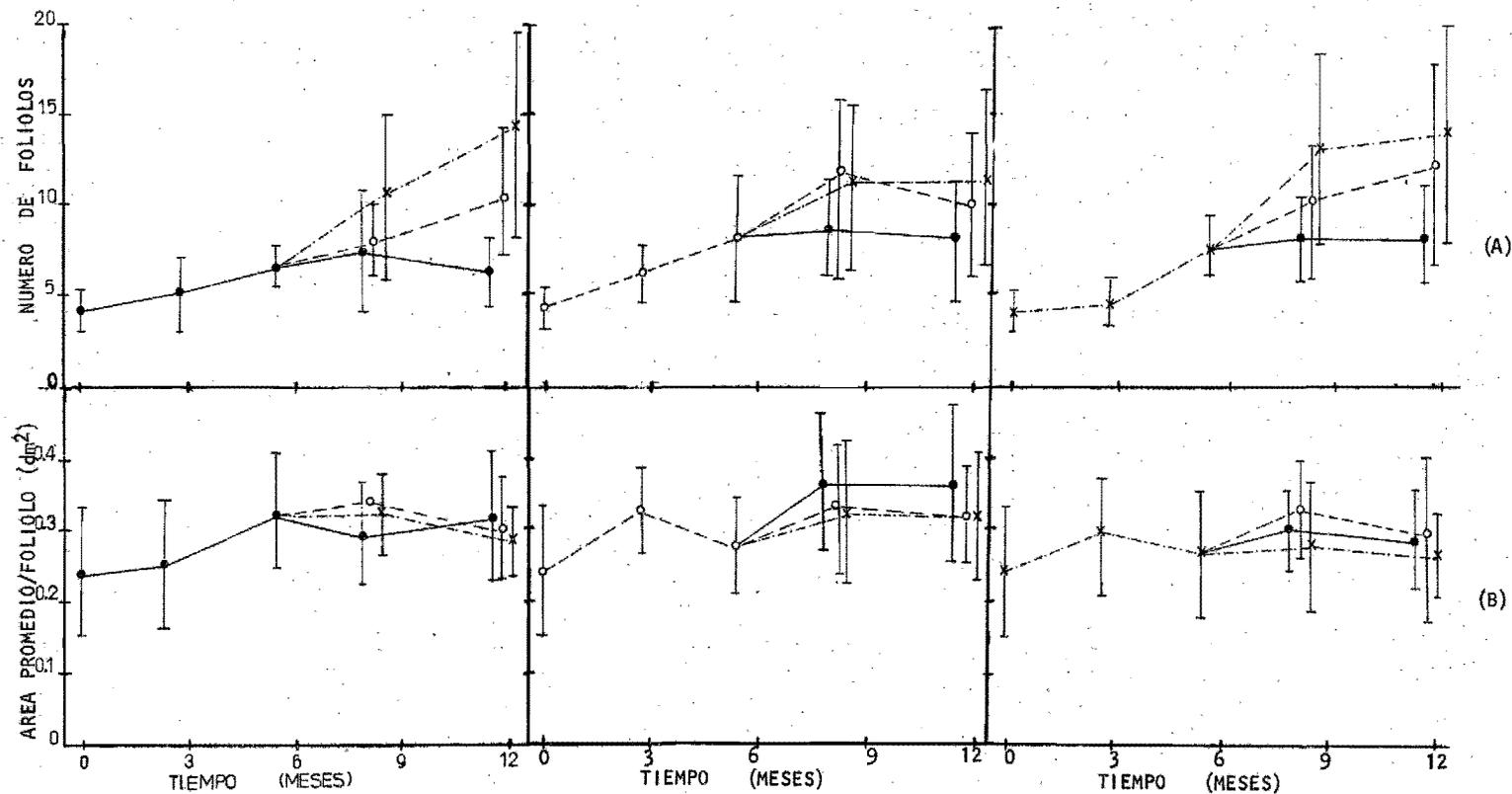


Figura V.17. Comportamiento a través del tiempo del número de hojas presentes (A) y del área promedio por hoja (B) de plántulas de *Lonchocarpus guatemalensis* crecidas en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●-●), en un claro pequeño (○-○) y en un sitio abierto (X-X), y sometidas a rotación entre estos ambientes (cada punto corresponde al valor promedio y su desviación estándar asociada, n=9)

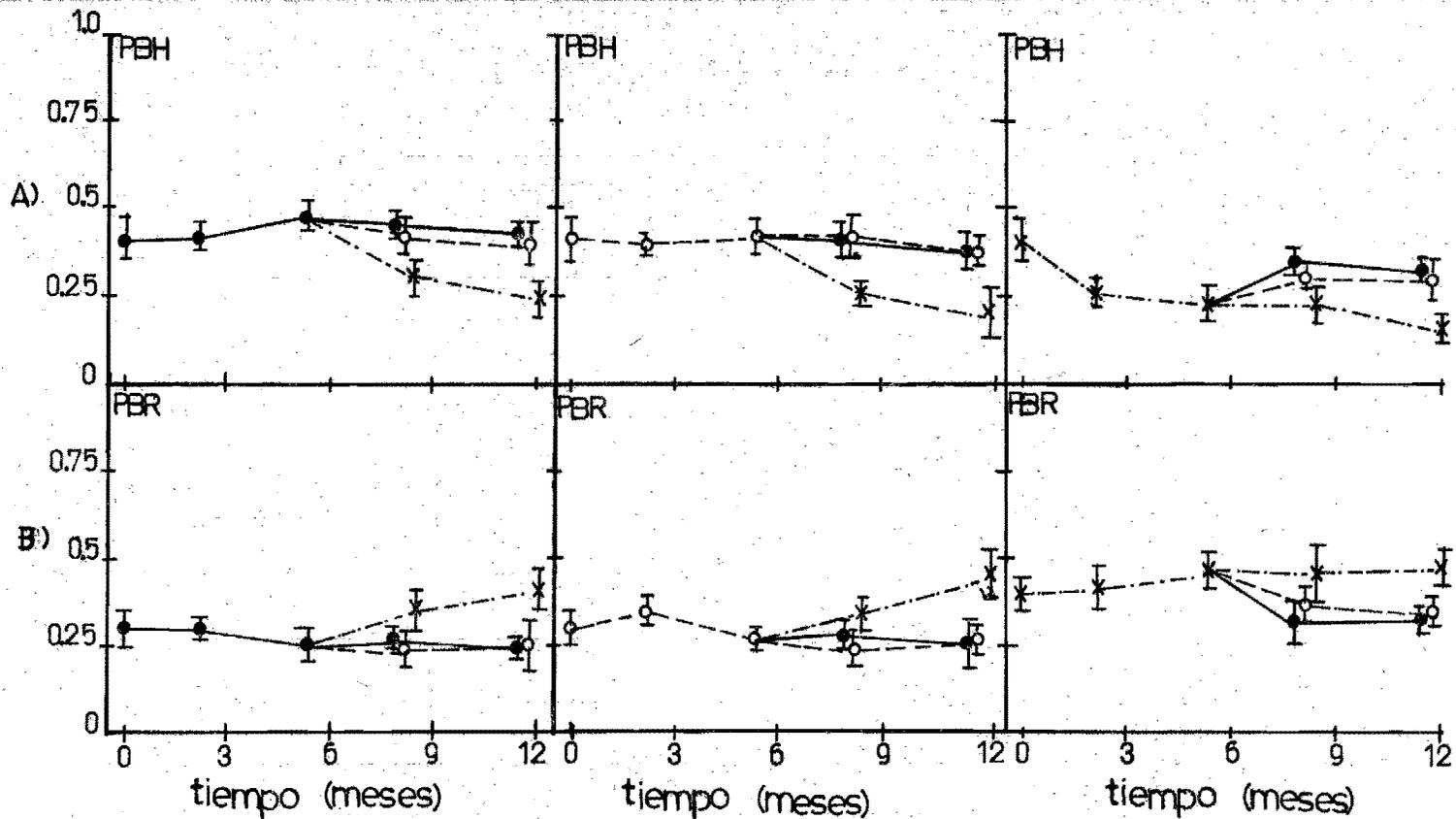


Figura V.18. Comportamiento de la proporción de biomasa de hojas (PBH) (A) y de la proporción de biomasa de raíces (PBR) (B) de plántulas de *Lonchocarpus guatemalensis* crecidas en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●-●), en un claro pequeño (○-○) y en un sitio abierto (x-x), y sometidas a la rotación entre estos ambientes (cada punto corresponde al valor promedio y su desviación estándar asociada, n=9).

Tabla V.15. Valores de peso específico foliar (PFE), contenido relativo de agua (CFEA) y peso seco foliar relativo (PFR) de plántulas de *Lonchocarpus quatemalensis* 2.5 meses después de la rotación ambiental (cosecha IV;  $\bar{X} \pm D.E.$ , N=9).

	VARIABLE	UNIDAD	DOSEL	CLARO	ABIERTO
DOSEL	P.F.E.	(g dm <sup>-2</sup> )	0.27 ± 0.01	0.28 ± 0.04	0.31 ± 0.03
	C.F.E.A.	(g dm <sup>-2</sup> )	0.8 ± 0.05	1.00 ± 0.18	0.97 ± 0.05
	P.F.R.	(%)	23.3 ± 1.2	22.1 ± 1.1	24.1 ± 1.5
CLARO	P.F.E.	(g dm <sup>-2</sup> )	0.27 ± 0.02	0.27 ± 0.01	0.33 ± 0.04
	C.F.E.A.	(g dm <sup>-2</sup> )	0.95 ± 0.04	0.89 ± 0.05	0.99 ± 0.10
	P.F.R.	(%)	22.10 ± 0.90	23.3 ± 1.0	25.3 ± 3.9
ABIERTO	P.F.E.	(g dm <sup>-2</sup> )	0.32 ± 0.04	0.33 ± 0.04	0.37 ± 0.03
	C.F.E.A.	(g dm <sup>-2</sup> )	1.00 ± 0.14	1.00 ± 0.07	1.03 ± 0.03
	P.F.R.	(%)	24.3 ± 1.4	25.2 ± 1.7	24.4 ± 1.5

c) Omphalea oleifera

1. Variación de la tasa de crecimiento relativo.

El crecimiento en biomasa de las plántulas presentes en el sitio abierto es claramente mayor con respecto al resto de las plántulas (figura V.19). El cambio hacia el claro no favorece en gran medida el crecimiento de las plántulas. La TCR de las plántulas trasladadas al claro, junto con los grupos "CC" y "SS" fluctúa entre 0.08 y 0.15  $\text{mes}^{-1}$ , valores que constituyen solo un 20 % de la máxima tasa de crecimiento presentada por las plántulas del grupo "SA" ( $R = 0.633 \text{ mes}^{-1}$ ). El cambio hacia las condiciones de sombra bajo el dosel tiene un efecto negativo sobre las plántulas de esta especie.

En área foliar únicamente los grupos "SA" y "AA" presentan una TCR mayor en relación al resto de las plántulas. Las plántulas del claro y del sitio abierto sometidas a las condiciones bajo el dosel ("CS" y "AS") produce tasas de crecimiento negativas (tabla V.16).

El crecimiento en diámetro y altura de las plántulas trasladadas al sitio abierto es mayor, siendo casi nulo o incluso negativo en las plántulas bajo el dosel (tabla V.16).

2. Tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar.

Existen efectos significativos del ambiente previo y presente en todas las variables consideradas excepto en la altura, el número de hojas, la proporción de biomasa de hojas y el contenido relativo de peso seco foliar (PFR), variables que no presentan diferencias significativas por efecto del ambiente previo (tabla V.17). Las variables biomasa, diámetro, altura, número de hojas y PBT no presentan efectos significativos de la interacción de los factores (ambiente previo  $\times$  ambiente presente), el resto de las variables si lo presentan.

El cambio hacia el sitio abierto estimula el incremento en biomasa de las plántulas, y el cambio hacia el claro o hacia las condiciones bajo el dosel tiene un efecto negativo sobre el crecimiento, y por lo tanto la biomasa producida es menor (figura V.19b).

El comportamiento del número de hojas y el área promedio por hoja a través del tiempo se muestra en las figuras V.20a y b. En promedio, el número de hojas se mantiene relativamente constante hasta realizarse la rotación ambiental, mientras que el área promedio de la hoja tiende a aumentar desde un principio. El cambio hacia el sitio abierto favorece la tasa de incremento en

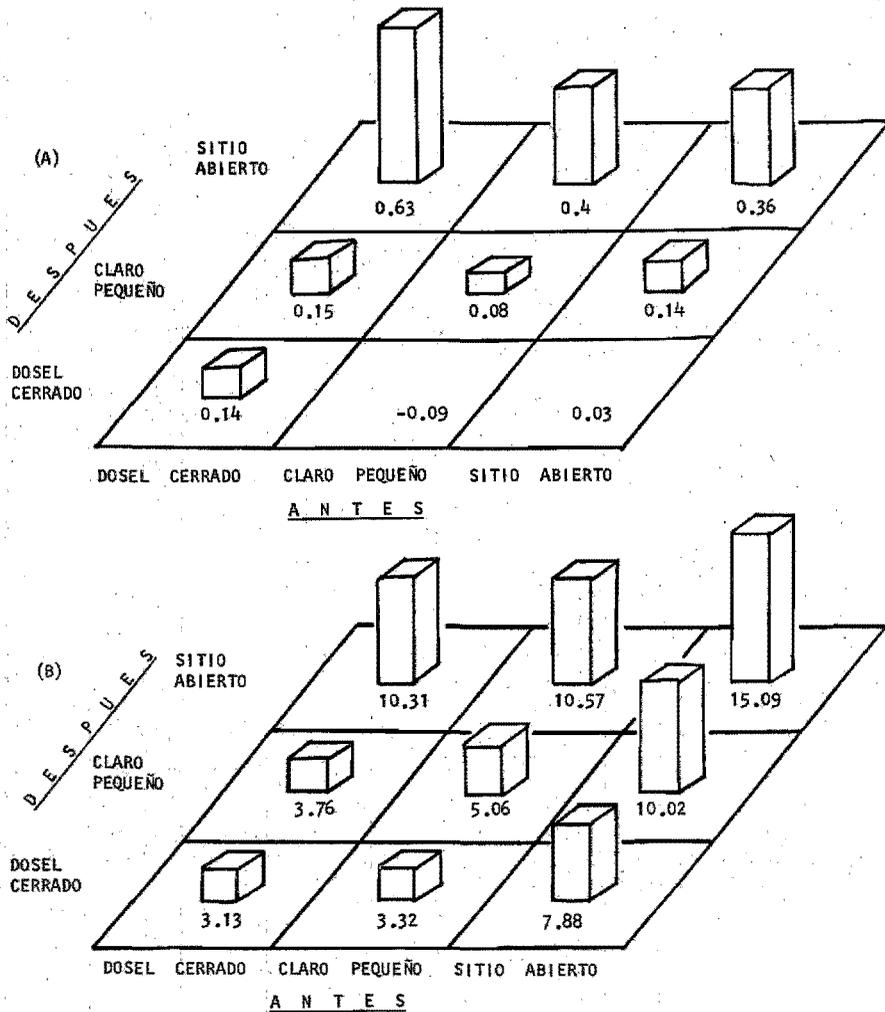


Figura V.19. Efecto de la rotación entre ambientes sobre la tasa de crecimiento relativo en biomasa ( $g\ g^{-1}\ mes^{-1}$ ) (A), y sobre la biomasa final (B) de plántulas de *Omphalea oleifera*, después de permanecer durante un período de 2.5 meses en el nuevo ambiente (cosecha IV). Se incluyen los valores promedio en cada caso.

Tabla V.16. Tasas de crecimiento relativo en biomasa, área foliar, diámetro y altura de plántulas de *Omphalea oleifera* correspondientes al período comprendido entre los 2.7 y 5.4 meses ( $R_{2.7-5.4}$ ) y entre los 5.4 y 7.9 meses ( $R_{5.4-7.9}$ ) ANTES y DESPUES de la rotación ambiental respectivamente. Cada valor de R corresponde a la pendiente ( $\pm$  D.E.) de una regresión lineal ( $n=18$ ). Se incluyen los niveles de significancia (P) del análisis de varianza de cada una de las regresiones.

TRATAMIENTO	VARIABLE	BIOMASA		ÁREA FOLIAR		DIÁMETRO		ALTURA	
		( $g\ g^{-1}\ mes^{-1}$ )	P	( $dm^2\ mes^{-1}$ )	P	( $mm\ mes^{-1}$ )	P	( $cm\ mes^{-1}$ )	P
ANTES $R_{2.7-5.4}$	POSEL CERRADO	$-0.11 \pm 0.08$	NS	$0.32 \pm 0.13$	$< 0.05$	$-0.01 \pm 0.03$	NS	$0.10 \pm 0.03$	$< 0.01$
	DOSEL-DOSEL	$0.14 \pm 0.06$	$< 0.05$	$0.19 \pm 0.13$	NS	$0.09 \pm 0.03$	$< 0.05$	$-0.01 \pm 0.04$	NE
DESPUES $R_{5.4-7.9}$	DOSEL-CLARO	$0.15 \pm 0.09$	NS	$0.23 \pm 0.11$	NE	$0.04 \pm 0.04$	NS	$0.05 \pm 0.04$	NS
	DOSEL-ABIERTO	$0.63 \pm 0.04$	$< 0.0001$	$0.51 \pm 0.13$	$< 0.01$	$0.18 \pm 0.03$	$< 0.0001$	$0.12 \pm 0.03$	$< 0.001$
ANTES $R_{2.7-5.4}$	CLASO PEQUEÑO	$0.16 \pm 0.05$	$< 0.05$	$0.29 \pm 0.07$	$< 0.001$	$0.03 \pm 0.02$	NS	$0.11 \pm 0.03$	$< 0.01$
	CLARO -DOSEL	$-0.09 \pm 0.07$	NS	$0.16 \pm 0.09$	$< 0.1$	$0.00 \pm 0.02$	NS	$0.01 \pm 0.05$	NE
DESPUES $R_{5.4-7.9}$	CLARO -CLARO	$0.08 \pm 0.06$	NS	$0.09 \pm 0.07$	NE	$0.00 \pm 0.03$	NS	$0.05 \pm 0.02$	NS
	CLARO -ABIERTO	$0.40 \pm 0.04$	$< 0.0001$	$0.15 \pm 0.07$	$< 0.05$	$0.10 \pm 0.01$	$< 0.0001$	$0.07 \pm 0.02$	$< 0.05$
ANTES $R_{2.7-5.4}$	SITIO ABIERTO	$0.19 \pm 0.08$	$< 0.05$	$0.21 \pm 0.09$	$< 0.05$	$0.06 \pm 0.02$	$< 0.05$	$0.15 \pm 0.04$	$< 0.001$
	ABIERTO -DOSEL	$0.03 \pm 0.08$	NS	$-0.01 \pm 0.10$	NE	$0.04 \pm 0.03$	NS	$0.05 \pm 0.04$	NS
DESPUES $R_{5.4-7.9}$	ABIERTO -CLARO	$0.14 \pm 0.10$	NS	$0.11 \pm 0.11$	NE	$0.07 \pm 0.03$	$< 0.05$	$0.05 \pm 0.04$	NS
	ABIERTO -ABIERTO	$0.36 \pm 0.08$	$< 0.001$	$0.44 \pm 0.09$	$< 0.001$	$0.13 \pm 0.02$	$< 0.001$	$0.16 \pm 0.04$	$< 0.001$

Tabla V.1. Resultados de los Análisis de Varianza de doble entrada para diferentes variables referentes al tamaño, a la distribución de biomasa y morfología foliar de plántulas de *Daphalea pleifera* (Factores: Ambiente previo, n = 27; Ambiente presente, n = 9).

VARIABLE	AMBIENTE PREVIO		AMBIENTE PRESENTE		AMB.PREVIO X AMB.PRESENTE	
	F	P	F	P	F	P
BIOMASA	34.7	< 0.0001	55.4	< 0.0001	0.7	NS
AREA FOLIAR	17.3	< 0.0001	49.1	< 0.0001	6.9	< 0.0001
ALTURA	0.5	NS	11.7	< 0.0001	1.1	NS
DIAMETRO	14.7	< 0.0001	26.4	< 0.0001	1.1	NS
NUM.HOJAS	1.7	NS	17.3	< 0.0001	1.2	NS
AH	23.3	< 0.0001	17.3	< 0.0001	2.5	< 0.05
AHM	22.2	< 0.0001	39.0	< 0.0001	3.4	< 0.05
P.B.H.	1.1	NS	7.2	< 0.01	3.6	< 0.05
P.B.T.	34.7	< 0.0001	16.0	< 0.0001	1.1	NS
P.B.R.	40.4	< 0.0001	6.3	< 0.01	5.9	< 0.001
R/V	23.6	< 0.0001	2.1	NS	3.9	< 0.01
T.A.F.	25.9	< 0.0001	16.3	< 0.0001	14.4	< 0.0001
P.F.E.	41.2	< 0.0001	26.1	< 0.0001	11.4	< 0.0001
P.F.E.A.	49.2	< 0.0001	17.4	< 0.0001	6.7	< 0.0001
P.F.R.	0.9	NS	13.5	< 0.0001	4.7	< 0.01

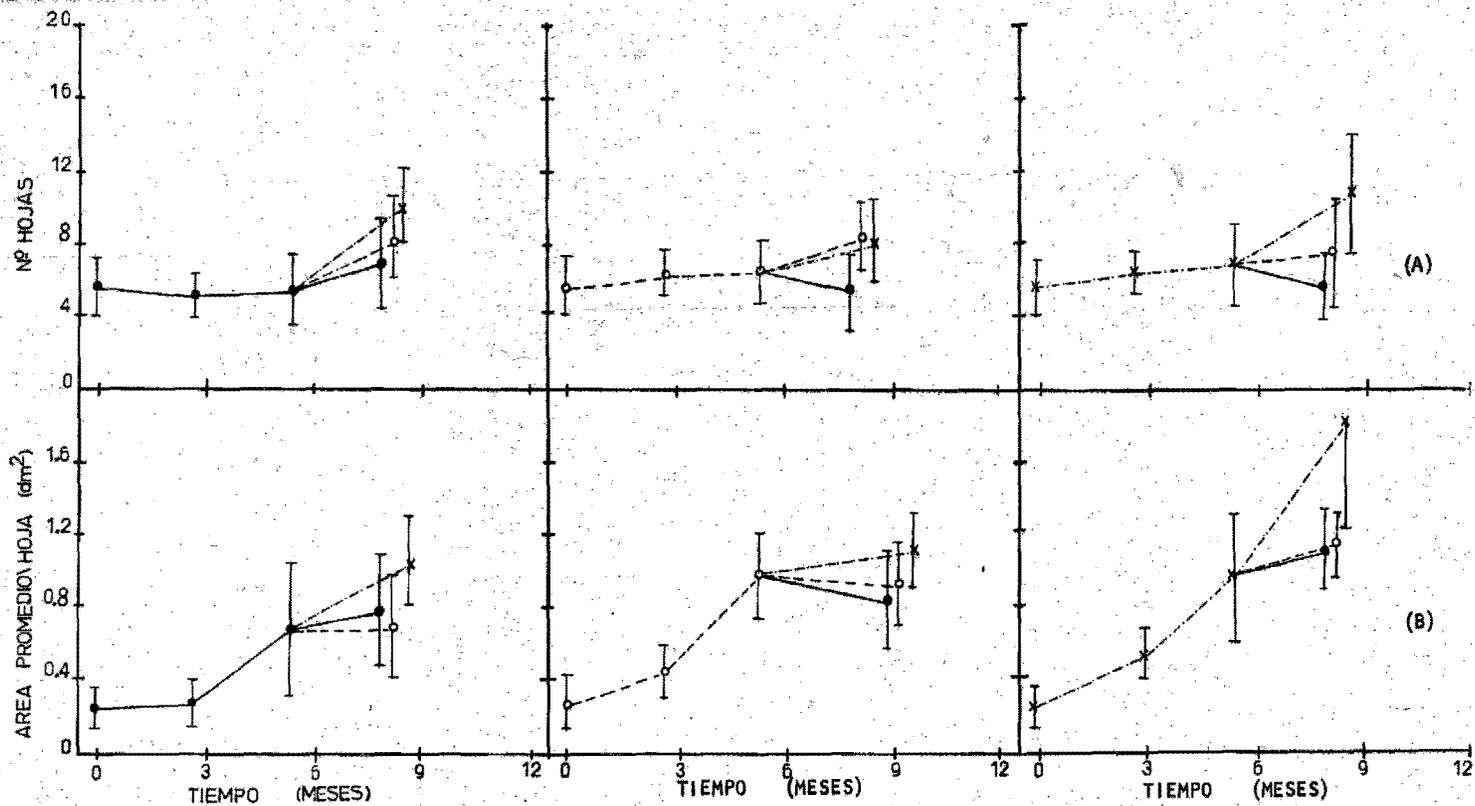


Figura V.20. Comportamiento a través del tiempo del número de hojas presentes (A) y del área promedio por hoja (B) de plántulas de *Omphalea oleifera* crecidas en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●—●), en un claro pequeño (○—○) y en un sitio abierto (x—x), y sometidas a rotación ambiental entre estos ambientes (cada punto corresponde al valor promedio y su desviación estándar asociada, n=9).

estos parámetros, principalmente el cambio dosel cerrado - sitio abierto. El cambio hacia la sombra bajo el dosel resulta desfavorable para las plántulas.

La modificación de la proporción de biomasa de hojas y raíces que presentan las plántulas de *Omphalea* no es tan grande en comparación con las otras especies estudiadas, y no se observan diferencias claras en el efecto producido en estos parámetros por los cambios ambientales (figura V.21).

La tabla V.13 presenta los valores de PFE, CFEA y PFR después de efectuada la rotación ambiental ( $t=7.9$  meses). El cambio hacia el sitio abierto causa un incremento en el PFE y el CFEA, pero el cambio hacia las condiciones bajo el dosel o hacia el claro no produce ninguna modificación aparente en estos parámetros. El PFR es similar en todas las plántulas y fluctúa entre  $13.5 \pm 0.8 \%$  para el grupo control de las condiciones bajo el dosel, y  $16.0 \pm 0.9 \%$  para las plántulas "SA".

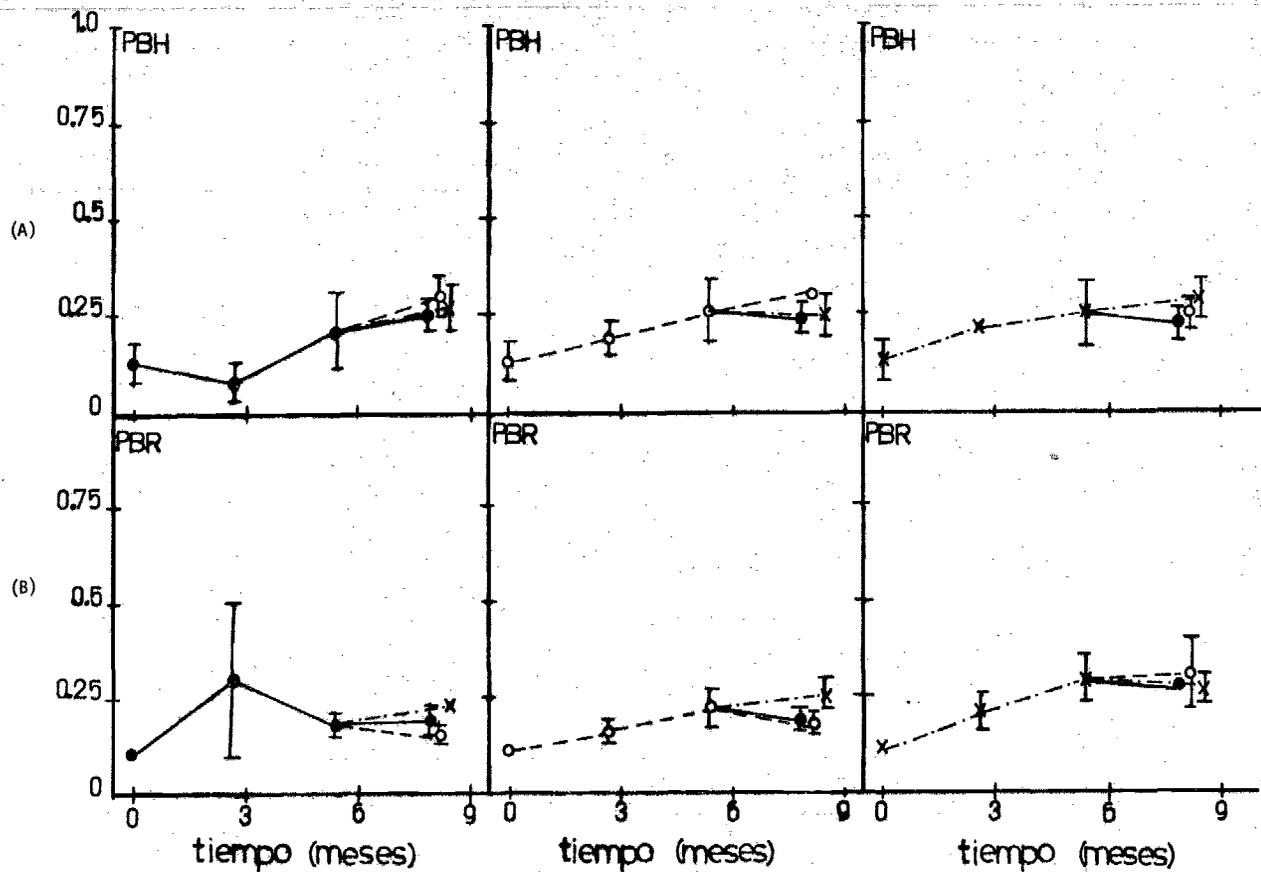


Figura V.21. Comportamiento de la proporción de biomasa de hojas (PBH) (A) y de la proporción de biomasa de raíces (PBR) (B) de plántulas de *Omphalea oleifera* crecidas en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva (●-●), en un claro pequeño (○-○) y en un sitio abierto (x-x), y sometidas a la rotación entre estos ambientes (cada punto corresponde al promedio y su desviación estándar, n=9).

Tabla V.18. Valores de peso específico foliar (PFE), contenido relativo de agua (CFEA) y peso seco foliar relativo (PFR) de plántulas de *Omphalea pleifera* 2.5 meses después de la rotación ambiental (cosecha IV;  $\bar{X} \pm D.E.$ , N=9).

	VARIABLE	UNIDAD	DOSEL	CLARO	ABIERTO
DOSEL	P.F.E.	(g dm <sup>-2</sup> )	0.17 ± 0.01	0.19 ± 0.02	0.27 ± 0.03
	C.F.E.A.	(g dm <sup>-2</sup> )	1.07 ± 0.04	1.15 ± 0.11	1.44 ± 0.14
	P.F.R.	( % )	13.5 ± 0.8	14.3 ± 1.1	16.0 ± 0.9
CLARO	P.F.E.	(g dm <sup>-2</sup> )	0.19 ± 0.03	0.19 ± 0.02	0.29 ± 0.02
	C.F.E.A.	(g dm <sup>-2</sup> )	1.18 ± 0.17	1.09 ± 0.03	1.56 ± 0.11
	P.F.R.	( % )	13.60 ± 1.60	15.1 ± 1.1	15.7 ± 1.0
ABIERTO	P.F.E.	(g dm <sup>-2</sup> )	0.29 ± 0.06	0.31 ± 0.03	0.28 ± 0.05
	C.F.E.A.	(g dm <sup>-2</sup> )	1.70 ± 0.31	1.62 ± 0.12	1.62 ± 0.28
	P.F.R.	( % )	14.6 ± 1.6	15.9 ± 1.2	14.6 ± 0.8



## VI. DISCUSION

a) Sobre la metodología y análisis:

**BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA**

En cualquier estudio experimental se sacrifica una parte de la realidad que se desea conocer por obtener mayor precisión en la información. En este estudio, el control de algunas variables y su interacción, como la herbivoría, la presencia de competidores de otras especies, la interacción directa entre los individuos a nivel de las raíces, el volumen de suelo disponible, las condiciones microclimáticas dentro de los invernaderos, etc., impide conocer la respuesta real del crecimiento de las plántulas en condiciones naturales.

Harper (1982) cita al respecto: "en la ciencia ecológica se debe adquirir un compromiso entre la generalidad, la precisión y la realidad"; así, los resultados obtenidos presentan una alta precisión, intentan aproximarse a la realidad y adolecen de generalidad, sin embargo, sirven para fines comparativos y como un primer paso exploratorio para entender el crecimiento de las plántulas en claros de distinto tamaño y bajo el dosel de la vegetación.

Es muy importante tomar en cuenta la variación aleatoria asociada a la respuesta, la cual forma parte del lo que se conoce como error experimental. El carácter de "experimento de campo" de este estudio implica que los resultados obtenidos en cada condición ambiental presenten una alta variación (dentro de tratamientos) ya que ésta refleja las fluctuaciones microclimáticas diarias y entre diferentes épocas del año ocurridas en estos ambientes. Además, de acuerdo a Li (1977; p.185) el error experimental forma parte de las características biológicas innatas de los individuos.

Considerando el análisis de los resultados, las tasas de crecimiento relativo, en los diferentes parámetros considerados, se obtuvieron a partir de modelos estadísticos o empíricos, siguiendo un enfoque funcional del Análisis del Crecimiento de Plantas (Hunt, 1978, 1982). La función de este tipo de modelos es únicamente describir la información contenida en los datos originales, a diferencia de los modelos mecanísticos, los cuales son formulados a priori considerando un marco teórico previo que lo fundamenta (Thornley, 1976; citado en Hunt, 1978).

Hunt (1979) resume las ventajas de ajustar modelos estadísticos al crecimiento de las plantas. Entre las que se pueden adoptar por el presente trabajo están las siguientes:

1. Un modelo matemático resume un proceso complejo, como es el crecimiento de una planta, condensando la información de un

cuerpo grande de datos observacionales en unos cuantos parámetros.

2. Permite el cálculo de cantidades derivadas indicadoras de crecimiento, como la tasa de crecimiento relativo, la tasa de asimilación neta y la tasa de área foliar (R, E, y F).

3. En la magnitud de estas cantidades contribuye la totalidad de la información obtenida a través del tiempo, y no sólo la referente a la primera y última cosechas, como sería siguiendo el enfoque clásico de Análisis de Crecimiento de Plantas (Evans, 1972).

4. Se considera la variabilidad asociada a cada uno de los parámetros del modelo. Si los parámetros tienen un significado biológico, por ejemplo R como el valor de la pendiente de la recta  $\ln(y) = A + bt$ , la variabilidad asociada a ellos se relacionaría no solamente al error experimental sino también a la variabilidad biológica intrínseca de la población seleccionada.

5. Permite la comparación de cuerpos de datos provenientes de diferentes tratamientos, por ejemplo el crecimiento de plantas de una misma especie bajo diferentes ambientes, o el de diferentes especies.

Es importante señalar que los modelos de crecimiento obtenidos para Cordia y Lonchocarpus no consideran los datos correspondientes a la última cosecha. Este hecho se consideró conveniente por varias razones. Por un lado, para poder comparar el crecimiento de las tres especies en un mismo periodo de tiempo (para Omphalea hay datos únicamente hasta la 4 cosecha, a los 7.9 meses de crecimiento). Por otro lado, los modelos de crecimiento de Cordia y Lonchocarpus que resultaron de un análisis previo en el que se consideró a la 5 cosecha, fueron polinomios de distinto grado para cada uno de los ambientes, lo que dificultaba su comparación. Solo en el caso del ajuste a un modelo lineal (con "y" transformada a logaritmo) la R se mantiene constante, mientras que en polinomios de mayor grado la R es una función del tiempo descrita a través de diferentes ecuaciones.

Sin perder de vista que "en ningún momento un único modelo es incuestionablemente el mejor" (Hunt, 1978;p.58), se ha ajustado la linealidad a todos los modelos sólo con fines comparativos, tomando en cuenta que la única condición que se debe cumplir en el ajuste de un modelo empírico es que éste realmente describa el comportamiento de los datos originales (Hunt, 1978). En este trabajo, los modelos de crecimiento que se presentan resultaron significativos para las tres especies en los tres ambientes (figuras V.7a-d, V.9a-d y V.11a-d).

Siempre que sea posible es recomendable seleccionar el modelo más simple, ya que el aumento en la complejidad de los modelos incrementa los errores estandar de las cantidades derivadas (Nicholls y Calder, 1973; citado en Hunt, 1978). Entre más compleja sea una función más se aproximará a la realidad, pero los

parámetros de la función pierden relevancia biológica.

Existe un último punto que representaría una justificación teórica (mecanicista) de los modelos presentados: el crecimiento en peso, superficie, volumen, y longitud de una plántula sigue un curso exponencial a través del tiempo, ya que ésta constituye un sistema meristemático continuo en el que se dan iguales divisiones celulares a intervalos regulares de tiempo (Richards, 1969), de manera que los modelos de crecimiento de la forma  $\ln(y) = A + bt$  resultan los más apropiados, siendo  $R$  la pendiente de la recta descrita por estos modelos.

Con respecto a lo anterior, la cita textual de Thornley (1976) que se da a continuación expresa claramente la relación que hay entre el empiricismo y el mecanicismo en la construcción de modelos de plantas:

" It needs to be stressed that there is not clearly defined a dividing line between the two methods, and it's usual for most modelling exercises to contain both empiricism and mechanism in varying admixtures. It is more a matter of emphasis. In practice the modeller swings like a pendulum between mechanism and empiricism; he tries to make a progress whenever and however he can, although he should prefer mechanism to empiricism as a general rule, and if the problem allows it ". (Citado en Hunt, 1982).

## b) Sobre los Resultados:

### 1. Microclima.

Los valores sobre la variación diurna de la radiación solar, temperatura y humedad relativa ponen en evidencia la existencia de una alta heterogeneidad microclimática entre diferentes ambientes de la selva de Los Tuxtlas a lo largo de diferentes épocas del año.

En concordancia con los trabajos que hacen referencia a la variación lumínica en diferentes ambientes de selva húmeda (Bjorkman y Ludlow, 1972; Bazzaz y Pickett, 1980; Denslow, 1980; Chazdon y Fetcher, 1984 a,b) los resultados indican que la cantidad de luz que incide en un claro pequeño (<150 m) es menor en relación a un claro de mayor tamaño, restringiéndose ésta en su mayor parte a un pequeño lapso de tiempo alrededor del medio día, cuando los rayos solares caen verticalmente sobre la superficie del claro (figuras V1, V2 y V3). En el sotobosque de la selva se registran los menores porcentajes de luz con respecto al dosel a lo largo del año (tabla V1), y éstos coinciden de manera aproximada con los valores reportados para otras selvas húmedas (0.1 a

2.0 %, citado en Martínez-Ramos, 1985).

El ambiente del claro pequeño presenta la mayor variación lumínica, tanto en cantidad como en distribución diurna, a lo largo de las tres épocas del año consideradas. En la época de secas el mayor porcentaje de luz del dosel con respecto a la sombra de la selva (4.1 % en el claro y 2.3 % bajo el dosel) se puede explicar por la alta proporción de la producción de hojarasca que se presenta en los meses de marzo y abril (Alvarez, 1985), lo que permite una mayor entrada de luz al interior de la vegetación. En la época de lluvias la diferencia en el porcentaje de luz en relación a la selva es aún mayor (6.1 % en el claro y 0.9 % en la selva), ya que en el claro se presenta una mayor amplitud del "pico" de iluminación del día (de las 10:00 a las 15:00 hrs.); este hecho sugiere que la creación de "huecos" en la vegetación por lluvia, además de la nubosidad frecuente, puede ser también determinante de la alta variación de la distribución diurna de la radiación solar en este ambiente durante esta temporada del año.

La reducción de la radiación total incidente en el claro y la ausencia de un incremento definido en el día en la época de "nortes" (figura V.3), pueden ser debidas en gran parte a que el área del claro fue reduciéndose progresivamente a lo largo del año a causa del crecimiento de ramas de los árboles vecinos al borde del claro a nivel del dosel. Esta variación forma parte del error experimental del estudio y está reflejando la alta heterogeneidad ambiental de la selva en una escala de tiempo relativamente pequeña.

Además del efecto del área, otra razón que explica la disminución de la radiación incidente en esta época, es que la proporción de luz directa es menor a la de luz difusa debido a la frecuente nubosidad, y, de acuerdo a Longman y Jenik (1974) las fluctuaciones lumínicas se reducen como consecuencia de los bajos ángulos solares incidentes durante el invierno.

El nivel de iluminación dentro del invernadero situado bajo el dosel de la selva (en las tres épocas del año) presenta algunas variaciones, debidas principalmente a la ocurrencia de "sunflecks" (ver sección 2 de Antecedentes), aproximadamente a las 10:00 y 16:00 horas del día. En la época de secas (Fig.V.1) se presentan dos picos definidos debidos a los "sunflecks", cuyo aporte en la cantidad de RFA total del día es de  $0.387 \text{ E m}^{-2}$  (2 horas), lo que corresponde a un 52 %. En la época de lluvias, la RFA recibida entre las 9:00 y las 12:00 horas aproximadamente es considerablemente mayor con respecto al resto del día, aportando un 43 % del total recibido en el día. En la época de "nortes" también se presenta un valor máximo de RFA cerca de las 11:00 horas, cuyo aporte es del 23 % de la RFA total incidente (1 hora 40 minutos), pero la diferencia con respecto al resto del día no es muy grande, siendo predominante la luz difusa.

Chazdon y Fetcher (1984 b) opinan que el interior de la selva constituye un ambiente muy variable en cuanto al nivel

luminico si se comparan distintos días en tres sf, debido a la presencia de los "sunflecks" (con una base diurna, el ambiente de un sitio abierto siempre presenta un rango más amplio de fluctuaciones de RFA).

La presencia de "sunflecks" en la selva debe jugar un papel importante en el crecimiento de las plántulas. Mooney *et al* (1984) opinan que las plantas umbrófilas de la selva son capaces de utilizar eficientemente la luz directa de los "sunflecks", aumentando rápidamente su respuesta fotosintética al incrementarse la intensidad de luz. Pearcy (1983) demostró que la tasa de crecimiento de plántulas de *Claoxylon sandwichense*, un árbol de la selva de Hawaii, está directamente relacionado con la duración potencial de los "sunflecks" que recibe (citado en Mooney *et al*, 1984).

Las fluctuaciones de temperatura y humedad relativa del aire, en cualquier época del año, fueron mayores en el sitio abierto (tabla V.2), donde la intensidad y duración de la luz en el día es mayor. Al incrementarse la temperatura del aire y del suelo, la humedad relativa disminuye y a su vez la tasa de evaporación a nivel del suelo aumenta (Brokaw, 1982 b; Bazzaz, 1984; Martínez-Ramos, 1985). En el claro pequeño las fluctuaciones son menores, pero más grandes en relación a la selva.

En general, el rango de variación de estos parámetros siempre es mayor en la época de secas, lo cual se relaciona directamente con el mayor nivel luminico; pero también probablemente con una mayor circulación del aire, provocada por la pérdida de follaje de muchos árboles del dosel en esta época (Alvarez, 1985).

## 2. Crecimiento bajo el dosel cerrado.

Las bajas tasas de crecimiento de las plántulas que permanecieron bajo el dosel, tomando como base cualquier parámetro (figuras V.7, V.9 y V.11), así como la biomasa, el diámetro y la altura alcanzados 8 meses después (tablas V.4, V.7 y V.10), se pueden interpretar como el resultado de bajas tasas fotosintéticas de las plántulas en respuesta a bajas intensidades de luz.

De acuerdo a Berry y Downton (1982) las plantas umbrófilas presentan una baja capacidad fotosintética a nivel de saturación de luz en relación a plantas heliófitas, observándose también esta respuesta dentro de un mismo genotipo sometido a baja y alta intensidad de luz. Algunos estudios ecofisiológicos confirman este hecho, Bjorkman y Holmgren (1963), Gauhl (1979) y Clough *et al* (1980) observaron una disminución en la tasa fotosintética de ecotipos de algunas especies que fueron sometidos a baja intensidad de luz.

No obstante el lento crecimiento de las plántulas, éstas fueron capaces de tolerar las condiciones de sombra bajo el dosel

de la selva. Esta capacidad radica por un lado en mantener una alta eficiencia en la captura de luz disponible, a través de un alto contenido de moléculas de clorofila por unidad de área o de peso (Boardman, 1977) y por otro lado en una distribución favorable de los fotosintatos hacia la producción de nueva superficie foliar (Bourdeau y Laverick, 1958), características que contribuyen a que las plántulas puedan presentar bajos puntos de compensación de luz.

Muchos de los parámetros obtenidos del crecimiento, de la distribución de la biomasa y la morfología foliar, reflejan de una u otra forma la tendencia de una mayor asignación de recursos hacia las hojas. Por ejemplo, la tasa de crecimiento en área foliar, en las tres especies, fue del orden de tres veces mayor a las tasas de crecimiento en diámetro y altura (ver figuras V.7, V.9 y V.11 b,c y d). También, el mayor crecimiento en biomasa foliar con respecto a tallo y raíces de las plántulas de *Omphalea* sugiere la misma tendencia (tabla V.9).

En el caso de *Lonchocarpus* y *Cordia*, las tasas de crecimiento de raíces, tallo y hojas son similares, sin embargo, a diferencia de *Omphalea*, la proporción de biomasa de las plántulas desde un inicio fue relativamente grande ( $PBH(t=0) = 0.52 \pm 0.08$  y  $PBH(t=0) = 0.41 \pm 0.06$  para *Cordia* y *Lonchocarpus* respectivamente), lo que implica que el material sea favorecido.

En cuanto a la tasa de área foliar (TAF), las plántulas crecidas en este ambiente presentaron valores ( $>1$ ) significativamente mayores en relación a las plántulas del sitio abierto (tablas V.4, V.7, V.10), indicando de nuevo una mayor asignación proporcional de recursos hacia la superficie foliar. Hunt (1982) opina que la TAF se puede tomar en un sentido amplio como la relación entre el tejido fotosintético y el respiratorio. Así, para estas plántulas, el poseer una menor proporción de material respiratorio puede representar una mayor "economía" metabólica, lo que significa que parte de la energía disponible pueda ser destinada al crecimiento y no al mantenimiento.

Los datos referentes a la distribución de biomasa de las plántulas de *Cordia* y *Lonchocarpus* apuntan en el mismo sentido, mostrando significativamente una mayor proporción de biomasa de hojas en comparación con el sitio abierto y manteniéndose relativamente constante a lo largo del tiempo (figura V.8 y V.10).

Sin embargo, lo que ocurre con *Omphalea* es diferente, ya que la PBH de las plántulas bajo el dosel es significativamente más pequeña en relación con el sitio abierto ( $0.25 \pm 0.04$  y  $0.29 \pm 0.05$ ), y aparentemente no se modifica la distribución de la biomasa en ningún ambiente a lo largo del tiempo (figura V.12); este resultado sugiere que las plántulas de *Omphalea* pueden no ser capaces de responder a la variación ambiental modificando la distribución de su biomasa, como lo hacen *Cordia* y *Lonchocarpus*, sin embargo, también cabe la posibilidad de que las plántulas no requieran tales "ajustes", siendo probablemente más eficientes en cuanto a su capacidad de asimilación.

En términos absolutos, el área foliar de las plántulas de *Cordia* y *Lonchocarpus* no difiere significativamente bajo el dosel y en el sitio abierto (tablas V.4 y V.7), lo que indica probablemente que las plántulas del sitio abierto tienen mayor capacidad de asimilación produciendo más biomasa a partir de la misma área foliar (lo que se discutirá más adelante), sin embargo también es importante considerar el recambio foliar de las plántulas en uno y otro ambiente. De acuerdo a Bannister (1976), el recambio foliar de las plantas que han sido sometidas a mayores intensidades lumínicas es muy rápido debido a una mayor actividad metabólica de las hojas (mayor respiración y fotosíntesis neta). Así, aún cuando las plántulas de la selva y el sitio abierto presenten la misma área foliar, en el primer caso ésta debe provenir de hojas longevas metabólicamente lentas, y en el segundo caso el área foliar presente debe corresponder a hojas de vida corta metabólicamente rápidas.

En *Omphalea* los resultados del área foliar no parecen tan claros ( $4.92 \pm 1.45$  y  $18.20 \pm 3.39$  dm<sup>2</sup> en la selva y el sitio abierto). Probablemente las condiciones de sombra de la selva representan una mayor restricción ambiental para esta especie, ocasionando una mayor mortalidad de las hojas y menor tasa de sustitución de éstas, siendo las condiciones del sitio abierto mucho más favorables para el desarrollo de nuevas hojas ( $6.8 \pm 2.5$  y  $10.6 \pm 3.2$  hojas presentes en la selva y el sitio abierto). Zagorín (1982) proporciona una evidencia experimental que apoya esta hipótesis, ella realizó un estudio de dinámica foliar de plántulas de esta misma especie en función de la condición lumínica, del grado de herbivoría y de la interferencia intraespecífica. Entre otros resultados, encontró que la producción foliar disminuye exponencialmente en la sombra (a alta densidad) en comparación con las condiciones de sol donde se mantuvo constante por un tiempo prolongado, además, solo observó mortalidad de plántulas en las condiciones de sombra y en general las cohortes de hojas fueron relativamente pequeñas.

Considerando los parámetros morfológicos de las hojas se puede establecer un patrón general para caracterizar las plántulas que crecieron en condiciones de sombra bajo el dosel: Poseen hojas más delgadas (a menor PFE mayor área específica de la hoja), con menor contenido relativo de agua y peso seco, así como por un menor número de estomas por unidad de área (tablas V.4, V.7 y V.10). De acuerdo a Holmgren (1968) estas características contribuyen a reducir el intercambio gaseoso, disminuyendo la conductancia foliar al paso del CO<sub>2</sub>, lo cual influye a su vez en una menor tasa fotosintética (Holmgren, 1968).

Es importante también tomar en cuenta la calidad del espectro luminoso. Normalmente en condiciones de sombra bajo el dosel cerrado el cociente rojo/rojo lejano de la luz es pequeño, ya que la mayor proporción de luz roja es absorbida por las capas de vegetación del dosel (Bannister, 1976). Esta relación puede inducir efectos morfogenéticos en las plantas (controlados por la concentración de fitocromo). Por ejemplo, Child et al (1981)

observaron una elongación del tallo y una reducción del crecimiento de hojas axilares en Chenopodium album, una planta herbácea que se establece en condiciones de sombra creada por un dosel compuesto principalmente por gramíneas.

Así, en los resultados de la altura y el diámetro del tallo de las plántulas puede estar mezclado el efecto morfológico del fitocromo, sin embargo, las diferencias significativas de estos parámetros entre las condiciones bajo el dosel y el sitio abierto (ver tablas V.4, V.7 y V.10) indican que probablemente este efecto no fue tan determinante como lo fue la intensidad de luz.

Como se mencionó en la sección de Antecedentes, existen muchos otros factores, además de la luz, que están influyendo en la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas que se pueden establecer bajo el dosel de la selva, sin embargo, el control de variables como la competencia y la herbivoría en este estudio, impide evaluar su efecto. En condiciones naturales, la interacción entre los individuos por capturar los recursos (luz, espacio, nutrimentos del suelo, agua) puede ser crítica en poblaciones formadoras de "tapetes" densos de plántulas bajo el árbol progenitor, como lo son Lonchocarpus y Omphalea.

En Cordia la herbivoría debe ser particularmente importante como determinante de la sobrevivencia de sus plántulas, ya que se ha observado un alto consumo de éstas por herbívoros, desapareciendo una misma cohorte de plántulas en relativamente poco tiempo (Bongers y Popma, comunicación personal). Considerando esto, habría que explorar el efecto de los herbívoros en futuros experimentos con esta especie.

El vigor de la plántula está probablemente en relación directa a los factores de competencia y herbivoría mencionados. Entre más cantidad de reservas pueda disponer una plántula recién germinada bajo el dosel, más posibilidad puede tener para permanecer un tiempo prolongado en esas condiciones, asignando recursos hacia la defensa contra el ataque de herbívoros, la asociación a micorrizas, etc.. Este podría ser el caso de las plántulas de Lonchocarpus y Omphalea, cuya talla inicial es relativamente grande ( $14.3 \pm 3.1$  y  $25.2 \pm 3.1$  cm), observándose plántulas en condiciones de sombra todo el año. De acuerdo a Zagorin (1982) la herbivoría es raramente observada en plántulas recién emergidas, debido probablemente a una alta asignación de recursos hacia la producción de defensas químicas.

Cordia posee semillas pequeñas (ver tabla IV.1 de Materiales y Métodos) y las plántulas recién germinadas desarrollan rápidamente hojas cotiledonarias fotosintéticas que compensan la carencia de sustancias de reservas.

Comparativamente, las tres especies muestran una tasa de crecimiento relativo en biomasa similar (alrededor de  $0.1 \text{ g g}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ ).

### 3. Crecimiento en los claros.

El efecto de la intensidad de luz sobre el crecimiento de las plántulas resulta más evidente y fácil de interpretar en el sitio abierto que en el claro pequeño, pues éste último ambiente presentó una considerable variación a lo largo del tiempo de duración del experimento. Por esta razón considero más conveniente analizar primero el crecimiento de las plántulas del sitio abierto y establecer las diferencias con respecto a las condiciones de sombra bajo el dosel de la selva como una función de la intensidad luminica. Posteriormente se analizará el crecimiento de las plántulas en el claro pequeño.

#### 3.1 Sitio abierto.

En las tres especies, el crecimiento en biomasa fue mayor al de las plántulas que crecieron en el claro pequeño y bajo el dosel (del orden de dos y tres veces respectivamente). La misma tendencia se observó considerando la TCR en diámetro del tallo (figuras V.7, V.9 y V.11 a, c). Considerando que en este ambiente la RFA incide en mayor cantidad y durante más horas del día, la capacidad fotosintética de las plántulas debió incrementarse, observándose en consecuencia un mayor crecimiento (Berry y Downton, 1982). Sin embargo, una mayor cantidad de biomasa producida (tablas V.4, V.7 y V.10) implica también un mayor costo energético, ya que se requiere destinar una proporción relativamente grande de los fotosintatos hacia el mantenimiento de la planta (respiración y otras actividades metabólicas).

La capacidad fotosintética de las plantas sometidas a una alta intensidad de luz no se ve limitada por la captura de luz (reacciones fotoquímicas) sino más bien por el aparato bioquímico asociado a la producción de carbohidratos y su transporte (Medina, 1972). Se ha observado, por ejemplo, una mayor concentración de RuDP carboxilasa en plantas adaptadas a habitats asoleados; esta enzima inicia el ciclo de reducción del  $CO_2$  hacia carbohidratos y otros compuestos (Björkman, 1968).

Los resultados referentes al área foliar de las plántulas (R área, R b-hojas, Área foliar presente) y los parámetros morfológicos de las hojas pueden ser indicadores de la mayor capacidad fotosintética de las plántulas en este ambiente. Por ejemplo, las plántulas de Lonchocarpus presentaron una tasa de crecimiento en área foliar similar en los tres ambientes (figura V.9), y el área foliar presente ( $t = 7.9$  mses) no difiere significativamente en ningún ambiente. Considerando que la biomasa producida es mayor en el sitio abierto, este resultado sugiere que incrementaron su capacidad fotosintética.

Como se ha mencionado antes, el área foliar de las plántulas es función no solo de la tasa de crecimiento en área foliar,

sino también de la dinámica foliar. Los resultados de *Cordia* parecen poner en evidencia este efecto conjunto. La TCR en área es mayor (en promedio) en el sitio abierto con respecto a la selva, y sin embargo el área foliar presente es equivalente (tabla V.4), lo que está indicando una mayor pérdida de hojas (y por lo tanto una menor ganancia neta) de las plántulas del sitio abierto. En *Omphalea* probablemente ambos factores actúan favoreciendo el área foliar de las plántulas del sitio abierto.

El área foliar con respecto a la biomasa producida (TAF) resultó menor significativamente en este ambiente para las tres especies (tablas V.4, V.7 y V.10), lo cual concuerda con el comportamiento esperado de la TAF en función del incremento en la intensidad de luz. Blackman y Wilson (1951) demostraron experimentalmente para 10 especies herbáceas que la TAF está inversamente relacionada al logaritmo de la intensidad de luz.

De acuerdo a Oberbauer (1983) la reducción de la TAF como respuesta a mayores niveles lumínicos es una consecuencia de una mayor proporción de biomasa en material no foliar de la planta, particularmente las raíces. Los resultados de la PBH, PBT y PBR de las plántulas de *Cordia* y *Lonchocarpus* apoyan dicha hipótesis, ya que la proporción de biomasa asignada a tallos y raíces es mayor en relación a la destinada a las hojas. Además, los valores de la TAF son menores que 1.

Blackman y Wilson (1951) señalan también que en especies adaptadas a habitats sombreados son mayores las diferencias entre el mínimo valor de la TAF de individuos sometidos a una alta intensidad de luz y el máximo valor presentado en la sombra, a diferencia de las especies heliófitas, las cuales no son capaces de modificar su TAF. Considerando esto, se podría decir que *Omphalea* es una especie adaptada a mayores niveles lumínicos en relación a *Cordia* y *Lonchocarpus*, ya que la TAF presentó una menor variación entre los ambientes (TAF selva =  $1.5 \pm 0.2$  y TAF sitio abierto =  $1.1 \pm 0.3$ ).

En cuanto a los parámetros morfológicos de las hojas, se observa una tendencia general hacia el incremento del peso específico foliar (PFE), del contenido relativo de agua y peso seco foliar (CFEA y PFR) y de la densidad estomática. Estas características contribuyen a aumentar la capacidad fotosintética de las plántulas, no solo en términos de una mayor cantidad de componentes celulares, sino también reduciendo las resistencias al paso del CO<sub>2</sub> del mesófilo y de los estomas (Holmgren, 1968).

El crecimiento en altura de las plántulas de *Cordia* es mayor en el sitio abierto, mientras que el de las plántulas de *Omphalea* es similar en cualquier ambiente. Estas diferencias se pueden deber probablemente a la arquitectura de cada especie, así como a la talla inicial de las plántulas recién germinadas. Las plántulas de *Cordia* presentan inicialmente un tamaño pequeño ( $10.2 \pm 2.3$  cm), de manera que un rápido incremento en altura representaría una ventaja para evitar el sombreado de individuos vecinos de mayor tamaño y poder alcanzar mayores niveles de luz. Además se

puede decir que las plántulas de Cordia, a diferencia de las otras especies, crecen verticalmente en un solo "eje", dirigiendo la mayor parte de su crecimiento hacia arriba y no lateralmente.

El sitio abierto es el ambiente que está expuesto más directamente a las fluctuaciones del macroclima, por lo que es de esperarse una mayor influencia de la temperatura y la precipitación sobre el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas en este ambiente. Por ejemplo, los valores del cociente raíz/vástago y de la PBR son significativamente mayores en el sitio abierto (tablas V.4, V.87 y V.10), lo cual sugiere una mayor demanda de agua y nutrientes por parte de las raíces. Sin embargo, estos resultados se ven fuertemente afectados por el error experimental, ya que la restricción ambiental real de las plántulas estudiadas en cuanto a disponibilidad de agua y nutrientes fue determinada en gran medida por el tamaño de la bolsa. Además, la mortalidad de las plántulas del sitio abierto fue mayor, sobre todo durante la época de secas (observación personal).

### 3.2 Claro pequeño.

El ambiente del claro pequeño ejerce un efecto diferente en las plántulas de cada especie. Las plántulas de Cordia y Lonchocarpus se ven particularmente favorecidas por este ambiente, mientras que Omphalea parece responder indistintamente al claro pequeño o a la selva. Resultados similares se han obtenido para Trichilia martiana (Meliaceae) en esta misma localidad (Illescas, 1987).

Las plántulas de Cordia presentan significativamente la mayor área foliar y el mayor número de hojas en este ambiente, (tabla V.4) como resultado de una mayor tasa de crecimiento en área foliar y probablemente de una mayor ganancia neta de hojas. La biomasa producida es significativamente mayor que en la selva, pero menor que en el sitio abierto, presentando valores intermedios los parámetros de PFE, CFEA y PFR de las hojas (figura V.7 b y tabla V.4). Estos resultados sugieren un aumento de la capacidad fotosintética de las plántulas en respuesta al pequeño incremento de la intensidad de luz de este ambiente (en comparación con el incremento de luz del sitio abierto).

En esta especie no se presentan diferencias significativas en los parámetros referentes al patrón de distribución de la biomasa (PBH, PBT, PBR, R/V) entre el claro y las condiciones bajo el dosel. Probablemente las restricciones ambientales en cuanto a luz, temperatura y humedad de estos sitios no varían lo suficiente como para que las plántulas presenten modificaciones en la distribución de su biomasa.

En Lonchocarpus la TCR en altura se incrementó dos veces

con respecto a las plántulas del sitio abierto y 4 veces en relación a la sombra bajo el dosel (figura V.9), pero la biomasa producida es equivalente bajo el dosel y en el claro pequeño. Considerando que los parámetros morfológicos de las hojas (PFE, CFEA, PFR y densidad estomática) y el área foliar presente no difieren significativamente en estos ambientes (tabla V.7), se puede suponer que la capacidad fotosintética de las plántulas fue la misma en ambos sitios. La interpretación que dan Coombe (1960) y Coombe y Hadfield (1961) de los resultados que obtuvieron sobre el crecimiento de *Trema guineensis* y *Musanga cecropioides* en condiciones de claros, apoya esta suposición, ya que ellos atribuyen el rápido crecimiento de estas especies a un desarrollo eficiente de nueva área foliar y nuevas ramificaciones por periodos prolongados de tiempo, y no a una mayor capacidad de asimilación de las hojas.

Para *Omphalea* la mayoría de los parámetros no difieren significativamente entre el claro pequeño y las condiciones bajo el dosel (excepto la PBH, el PFR y la densidad estomática), lo cual sugiere que estas condiciones representan las mismas restricciones ambientales para su crecimiento, resultando más favorable el sitio abierto.

En conjunto, los resultados obtenidos sobre el crecimiento de las plántulas en los claros muestran que éstas son capaces de tolerar condiciones de mayor intensidad lumínica. Sin embargo, en condiciones naturales el éxito en el establecimiento de las plántulas en claros depende de muchos otros factores, y no solamente de la habilidad fisiológica que tengan para responder a las condiciones ambientales. Algunos factores que pueden estar determinando la "preferencia" de las especies por las condiciones de establecimiento son los siguientes:

#### 1) La competencia interespecífica.

Las condiciones de mayor intensidad lumínica del sitio abierto favorecen el establecimiento de especies demandantes de luz cuya estrategia es colonizar rápidamente zonas altamente perturbadas (especies pioneras o colonizadoras de claros grandes). En consecuencia, el nivel de competencia interespecífica por la captura de recursos (luz, espacio, agua y nutrientes) entre estas especies y las plántulas de especies tolerantes a la sombra aumenta recién ocurrida la perturbación.

Considerando que en condiciones naturales las plántulas de *Cordia* no se observan frecuentemente en claros grandes, y que muchos de los parámetros obtenidos presentan su valor óptimo en el claro pequeño (ver tabla V.4), se puede suponer que *Cordia* es una especie competitivamente inferior a las especies pioneras. Probablemente este factor, junto con el de la herbivoría, sean las principales causas que impiden el establecimiento de esta especie en claros relativamente grandes.

Los resultados de Omphalea y su distribución en el campo sugieren que esta especie es más favorecida por claros grandes, probablemente por poseer una mayor habilidad competitiva con otras especies a través de un rápido crecimiento y mayor tamaño de las plántulas. Por otra parte, los resultados del estudio de Zagorin (1982) apoyan la hipótesis de que Omphalea es susceptible en la sombra en comparación con condiciones de mayor intensidad lumínica, debido probablemente a un alto punto de compensación de luz (por una alta tasa respiratoria, o una eficiencia fotoquímica menor), además de tener una alta sensibilidad al efecto conjunto de la defoliación e interferencia intraespecífica en condiciones de sombra; por lo tanto, esta especie se ve favorecida por claros grandes.

Lonchocarpus comparte algunas características con las condiciones bajo el dosel con el sitio abierto, lo cual sugiere una mayor plasticidad para responder favorablemente a distintas condiciones ambientales de la selva.

#### ii) La disponibilidad de la especie.

La disponibilidad de una especie en un sitio perturbado es función de la producción de propágulos, de su capacidad de dispersión y persistencia, y de la probabilidad de encontrar propágulos en el sitio donde ocurre la perturbación (Buevara, 1986).

La dispersión de tipo barócora de Lonchocarpus y Omphalea limita el acceso a claros grandes en relación a Cordia cuya dispersión es anemócora. En estos términos, la posibilidad de las primeras especies para establecerse en claros grandes se restringe a que la perturbación ocurra en sitios con la presencia previa de individuos adultos en estado reproductivo, aunque también se debe tomar en cuenta el papel que pueden tener los animales en la dispersión de las especies. En el caso específico de Omphalea, su fruto es grande, carnoso, con semillas grandes y "parece estar diseñado para su dispersión por animales, intuitivamente, el dispersor potencial debería ser grande con capacidad de transportar las semillas" (Zagorin, 1982); sin embargo, esta condición puede no ser factible en la selva de Los Tuxtlas, donde a la fecha hay una gran escasez de animales de tamaño grande.

Aparentemente el tipo de dispersión de Cordia no representa una ventaja para su establecimiento en claros grandes, siendo probablemente más determinantes los factores de competencia y herbivoría, como ya se mencionó.

Se ha discutido hasta aquí el comportamiento de las plántulas en función de distintas condiciones ambientales de la selva. Los resultados que se discutirán a continuación intentan explicar la respuesta de las plántulas a la variación temporal de estas condiciones.

#### 4. Respuesta a la rotación ambiental.

Tomando como referencia el comportamiento de los grupos controles, los resultados describen la tendencia esperada: el cambio hacia el sitio abierto incrementa la tasa de crecimiento en biomasa de las plántulas, mientras que el cambio hacia las condiciones bajo el dosel de la selva reduce fuertemente su crecimiento (figuras V.13, V.16 y V.19).

La variación del crecimiento en biomasa puede ser el resultado de un ajuste fisiológico de la eficiencia fotosintética de las plántulas. Björkman *et al* (1972) demostraron que un mismo genotipo de *Atriplex triangulatis* es capaz de modificar su nivel óptimo de eficiencia fotosintética a menores intensidades de luz, disminuyendo su punto de compensación de luz y la tasa máxima de captación de CO<sub>2</sub> a saturación de luz (citado en Berry y Downton, 1982). Otro factor de variación de las plántulas pudo haber sido simplemente la caída de hojas o muerte de raíces en uno y otro ambiente.

De cualquier manera, evidentemente los cambios del sitio abierto hacia la sombra bajo el dosel y viceversa fueron los más críticos para las plántulas. En el primer caso, la mayor proporción de biomasa de tallo y raíces de las plántulas del sitio abierto implicó una mayor pérdida energética en mantenimiento (respiración y otras actividades metabólicas), y al mismo tiempo la restricción de luz de las condiciones bajo el dosel de la selva limitó la capacidad fotosintética de las plántulas. Como resultado, el crecimiento se redujo e incluso fue negativo en *Cordia* y *Lonchocarpus* (ver figuras V.13, V.16 y V.19 a).

En el caso contrario (cambio dosel cerrado - sitio abierto) las plántulas aumentaron su capacidad fotosintética, probablemente a través de un rápido recambio foliar; aunque la menor proporción de raíces de las plántulas bajo el dosel (tablas V.4, V.7 y V.10) representó probablemente una limitación del crecimiento.

El cambio de las condiciones bajo el dosel hacia el claro pequeño incrementó el crecimiento de las plántulas de *Cordia* ( $R^{ss} = -0.19 \text{ g g}^{-1} \text{ mes}^{-1}$  y  $R^{sc} = 0.07 \text{ g g}^{-1} \text{ mes}^{-1}$  en promedio) y de *Lonchocarpus* ( $R^{ss} = 0.02 \text{ g g}^{-1} \text{ mes}^{-1}$  y  $R^{sc} = 0.16 \text{ g g}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ ), mientras que para *Omphalea* este cambio no modificó aparentemente su tasa de crecimiento ( $R^{ss} = 0.14 \text{ g g}^{-1} \text{ mes}^{-1}$  y  $R^{sc} = 0.15 \text{ g g}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ ).

La variación de la tasa de crecimiento en área foliar también se relaciona directamente con la dinámica foliar de las plántulas. En *Cordia* por ejemplo la TCR en área foliar de las plántulas de las condiciones bajo el dosel trasladadas al sitio abierto es negativa ( $R^{sa} = -0.07 \text{ dm dm}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ ), lo que implica una pérdida de hojas (ver figura V.14 a), mientras que en *Omphalea* la tasa de crecimiento se incrementó notablemente con respecto al

grupo control ( $R^{ss} = 0.19$  y  $R^{sa} = 0.51 \text{ dm}^2 \text{ dm}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ ), lo cual sugiere una mayor ganancia neta de hojas (ver figura V.20 a). Probablemente el recambio foliar de *Omphalea* sea más rápido, hecho que también explicaría el crecimiento positivo en biomasa de las plántulas trasladadas a la selva, a diferencia de las otras especies.

La disminución de la tasa de crecimiento en diámetro y altura puede ser el resultado de una desviación de los recursos disponibles hacia el crecimiento de hojas o raíces. Por ejemplo, las plántulas de *Cordia* del sitio abierto que fueron trasladadas a la sombra bajo el dosel ("AS") disminuyeron su tasa de crecimiento en diámetro de  $0.11 \pm 0.03$  (R calculada antes del cambio ambiental) a  $0.02 \pm 0.03 \text{ mm mm}^{-1} \text{ mes}^{-1}$  (R calculada después del cambio), y las que fueron llevadas al claro presentaron un crecimiento negativo ( $R^{ac} = 0.01 \pm 0.03 \text{ mm mm}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ ); en altura, las plántulas del sitio abierto disminuyeron su crecimiento en la selva (de  $0.14 \pm 0.02$  a  $0.02 \pm 0.02 \text{ cm cm}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ ) pero también lo hicieron las plántulas de la selva en el sitio abierto (de  $0.10 \pm 0.02$  a  $0.06 \pm 0.02 \text{ cm cm}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ ).

Es necesario aclarar que los valores absolutos de la tasa de crecimiento relativo de las plántulas antes y después de la rotación ambiental deben tomarse con cuidado, ya que el intervalo de tiempo considerado para su cálculo (aproximadamente 3 meses antes y después de efectuados los cambios ambientales) es arbitrario, y el número de datos corresponde a pocos individuos. Sin embargo, lo que es importante tomar en cuenta es que la variación de este parámetro refleja una habilidad de las plántulas para responder a la modificación de las condiciones ambientales, probablemente a través de una dirección de los recursos disponibles hacia el crecimiento más favorable de la plántula.

Los parámetros referentes al patrón de distribución de la biomasa son una evidencia clara de la asignación diferencial de los recursos en función del cambio ambiental. Las figuras V.15 y V.18 muestran el comportamiento de la PBH y la PBR en el tiempo de las plántulas de *Cordia* y *Lonchocarpus*. En ambas especies la PBH de las plántulas del claro o bajo el dosel disminuyó en el sitio abierto siguiendo un curso exponencial, mientras que la PBR aumentó de la misma manera. Como se ha explicado en la descripción del comportamiento de los grupos controles, estos resultados son probablemente indicativos de una restricción ambiental de luz en la selva, y de agua y nutrimentos en el sitio abierto.

En *Omphalea* no se observa una modificación aparente en la distribución de la biomasa en función de los cambios ambientales (figura V.21), al igual que el grupo control. Una explicación al respecto es que, al menos en estos parámetros, esta especie carece de plasticidad.

En términos de los parámetros morfológicos de las hojas (PFE, CFEA, PFR) la respuesta es diferente según la especie. Las

plántulas de Cordia aumentan su peso específico foliar en respuesta a los cambios hacia el sitio abierto (82 y 50 % para los cambios "SA" y "CA" respectivamente) y lo disminuyen en un 20 y 35 % aproximadamente ante los cambios hacia la sombra bajo el dosel ("AS") o hacia el claro ("AC") (ver tabla V.13). Omphalea parece ser más susceptible a los cambios ambientales en términos de la variación del CFEA (tabla V.17). Con base en estos parámetros, Lonchocarpus es la especie que aparentemente responde menos a los cambios ambientales.

La respuesta de las plántulas al cambio hacia el claro pequeño no es clara y varía en función del parámetro que se esté considerando para su evaluación. Por ejemplo, si se basa en el patrón de distribución de la biomasa ninguna especie respondió significativamente a los cambios "SC" o "C"CS", ya que no se presentó ninguna modificación en el tiempo (ver figuras V.15, V.18 y V.21), pero si se considera el tamaño (biomasa final, área foliar, número de hojas y altura) Cordia es la especie que respondió más favorablemente al ambiente del claro pequeño, presentando el mayor incremento relativo en estos parámetros en comparación con las otras especies.

Los resultados del análisis de varianza factorial muestran un efecto significativo del ambiente presente para todas las variables (excepto el diámetro en Lonchocarpus), lo que significa que las plántulas fueron capaces de aclimatarse rápidamente (al menos en 2.5 meses) al nuevo ambiente \*, ajustando su tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar. Sin embargo, el efecto significativo del ambiente previo para la mayoría de las variables indica que aún se encontraba presente la influencia del ambiente de donde provenían las plántulas, lo cual sugiere que el proceso de aclimatación aún continuaba al momento de la evaluación (cosecha IV, 2.5 meses después de la rotación ambiental).

La ausencia de un efecto significativo del ambiente previo sobre la variable área foliar en Lonchocarpus y sobre la variable número de hojas en Omphalea significa una completa aclimatación de las plántulas, al menos, en estos aspectos.

El efecto de la interacción es más difícil de interpretar. Fletcher y Oberbauer (1983) realizaron un experimento similar con plántulas de dos especies arbóreas de la selva de Costa Rica (Heliconia appendiculatus y Dipteryx panamensis), y sugieren que la falta de una interacción significativa de los factores "ambiente previo" y "ambiente presente" se puede interpretar como la completa aclimatación de las plántulas al nuevo ambiente, ya que habría desaparecido cualquier efecto del ambiente previo sobre el

\* aunque con este tipo de análisis no es posible conocer los cambios ambientales responsables de la variación, correspondiendo seguramente la mayor proporción de esta variación solo a determinados cambios ambientales (por ejemplo selva - sitio abierto y viceversa).

ambiente presente.

En mi opinión, un efecto significativo de la interacción, como en el caso de la PBR y la TAF en las tres especies, indica que el efecto del cambio ambiental no es el mismo en una dirección que en otra, por ejemplo, que el cambio "SA" produzca un efecto diferente (considerando la magnitud de la respuesta) que el cambio "AS".

A partir de los resultados obtenidos, podría decirse que *Omphalea* es la especie que es menos capaz para responder a la variación ambiental en términos de la modificación de su crecimiento, tamaño y distribución de biomasa, mientras que *Cordia* es la más sensible a la variación ambiental, evaluando la respuesta como la variación relativa de los parámetros ante los cambios ambientales que ocurrieron. Sin embargo, hablar de un mayor o menor grado de plasticidad fenotípica de las especies me parece aventurado, ya que ésta se debe referir previamente a un parámetro particular (morfológico o fisiológico) y al efecto específico de un cambio ambiental.

Siguiendo la hipótesis de Grime (1979) *Omphalea* tiende a ser una especie más heliófila por presentar una menor variación en su respuesta a los cambios ambientales, pero al mismo tiempo por responder más favorablemente a la reducción en la intensidad lumínica (*Omphalea* fue la única especie que presentó una TCR en biomasa mayor que cero en la selva, después de la rotación ambiental) (ver figuras V.13, V.16 y V.19 A). Al contrario, *Cordia* podría considerarse como una especie más tolerante a la sombra por presentar una mayor variación en su respuesta y por responder más favorablemente a las condiciones ambientales del claro pequeño.

Estas interpretaciones coinciden con los resultados de Fletcher et al (1984), Oberbauer y Strain (1985) y Tinoco (1982). Los cambios morfológicos en *Cordia megalantha* fueron menos drásticos que los reportados para la especie pionera *Heliocarpus appendiculatus* y son similares a los de las especies tolerantes a la sombra *Dipteryx panamensis* (Fletcher et al, 1984) y *Pentaclethra macroloba* (Oberbauer y Strain, 1985), árboles de la selva en Costa Rica (Ver sección 4 de Antecedentes).

Tinoco (1982) encontró una alta plasticidad morfológica en *Piper hispidum*, una especie pionera de la selva de Los Tuxtlas, la cual es capaz de establecerse y desarrollarse en claros hasta que se cierra el dosel y permanecer entonces tolerando las condiciones de sombra por periodos prolongados de tiempo. De acuerdo a Loach (1970) las especies tolerantes a la sombra se aclimatan a la sombra mediante un ajuste fisiológico, mientras que las especies heliófitas se aclimatan mediante ajustes morfológicos.

Así, el análisis de la plasticidad fenotípica de una especie debe entenderse como una función de los siguientes factores:

- El efecto específico del cambio ambiental. El grado de plasticidad fenotípica de una especie debe referirse a la sensibilidad de la especie para responder a un cambio ambiental de determinada magnitud. En este punto cabría el término de "grano ambiental" propuesto por Levins (1968, citado en Veneklas, 1986); así, probablemente *Omphalea* sea de un "grano ambiental" más grueso que *Cordia*, que no le permite ser sensitiva a las pequeñas diferencias ambientales entre el claro pequeño y las condiciones de sombra bajo el dosel.

- El tiempo que tardan las especies en responder al cambio ambiental. Este debe ser diferente para cada especie, de acuerdo a Grime (1979) las especies tolerantes a la sombra responden más lentamente a la apertura de un claro en relación a las especies pioneras (cuyas tasas de crecimiento son siempre mayores relativamente). Las especie estudiadas son en mayor o menor grado tolerantes a la sombra, por lo tanto, la presencia de especies pioneras representa una limitante para su establecimiento en claros. Además, el tiempo de respuesta de las especies puede considerarse probablemente como un atributo de su historia de vida que se adecúa a la frecuencia y periodo de duración de los claros.

- El parámetro que se esté considerando para evaluar la respuesta (morfológico, arquitectural o fisiológico). La plasticidad de una especie puede ser diferente dependiendo de la estructura vegetal modificada (tamaño y número de hojas, raíces o tallo) y de la capacidad funcional de ésta. Por ejemplo, *Omphalea* no mostró variación en cuanto a la distribución de su biomasa, pero sí lo hizo en algunas características foliares (número de hojas, PFE, CFEA y PFR), probablemente a través de un mayor recambio foliar.

Finalmente, se puede concluir que las plántulas de las especies estudiadas tuvieron la capacidad para tolerar distintas condiciones ambientales de la selva y aclimatarse rápidamente a la variación de estas condiciones en términos de su crecimiento, arquitectura y morfología foliar (aún cuando la respuesta haya sido diferente en mayor o menor grado). Estas características son importantes para la regeneración natural de estas especies.

Con este trabajo, al igual que con otros estudios similares sobre el comportamiento de las plántulas de árboles dependientes de claros en otras selvas del mundo (Sasaki y Mori, 1981; Aminuddin, 1982; Oberbauer, 1983; Fetcher et al, 1983; Burton y Muller-Dombois, 1984 a,b), se puede apoyar la hipótesis de que algunas especies de la selva son capaces de permanecer bajo el dosel cerrado de la selva hasta que se abre un claro en la vegetación que genere las condiciones ambientales óptimas para su crecimiento.

De acuerdo a Wallace y Dunn (1980), la capacidad de aclimatación a bajas y altas intensidades de luz es una adaptación de los árboles del dosel de un bosque a sobrevivir en ambientes impredecibles. Según este autor, cuando se abre un claro en la vegetación, las plántulas y juveniles de estos árboles deben ser

capaces de ajustarse fisiológicamente al incremento de luz, agua, espacio y nutrientes. Para una plántula de la selva, la capacidad que tengan para responder a cambios continuos del microambiente debe ser determinante en su establecimiento futuro.

El hecho de haber encontrado diferencias entre las especies no significa que no sea adecuado el agruparlas conjuntamente en la categoría de nómadas de Martínez-Ramos (1985). Las tres especies se ven favorecidas por los claros, sin embargo, las características de los claros óptimos para el establecimiento de estas especies seguramente varían, entre otros factores, en función del área perturbada, del periodo de duración, de la frecuencia y de la presencia de especies en el claro (ya sea en forma de propágulos o como individuo adulto), así como de la habilidad de interactuar con otros individuos de la misma o de otras especies (nivel competitivo y defensa contra herbívoros). Con estudios diseñados para probar el efecto de uno o más de estos factores sobre el comportamiento de estas especies, en diferentes etapas de su ciclo de vida, se lograría conocer entender más la biología de estas especies.

Por último, las diferencias encontradas entre las especies apoyan la hipótesis de que los claros de la selva favorecen el crecimiento diferencial de especies (Ricklefs, 1977; Grubb, 1977), siendo esto determinante para su regeneración natural en la comunidad.

## VII. CONCLUSIONES

1. El Análisis de Crecimiento de Plantas puede ser una herramienta útil para estudiar y comparar el crecimiento de plántulas de especies de árboles de la selva. Provee de muchos índices que reflejan adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las plantas con respecto a su medio ambiente.

A partir de este tipo de estudios se pueden generar hipótesis sobre posibles factores limitantes del medio ambiente (luz, agua, nutrimentos). Con estudios posteriores de índole fisiológico se pueden comprobar dichas hipótesis. Los resultados de este trabajo sugieren las siguientes:

- La luz constituye un factor limitante del crecimiento y desarrollo de las plántulas, juveniles y adultos de las especies que permanecen bajo el dosel cerrado de la selva.

- Las mayores fluctuaciones de temperatura y humedad relativa del aire y del suelo de sitios perturbados puede representar una restricción ambiental en cuanto a disponibilidad de agua para algunas especies.

2. Los resultados obtenidos sobre la luz, temperatura y humedad relativa del aire en cada una de las condiciones experimentales (el interior de los invernaderos) muestra la alta variación ambiental que puede haber en distintos sitios de la selva, con una base diurna y a lo largo de un año.

Considerando que únicamente se excluyó a la herbivorfa y a la invasión de otras especies en los sitios de estudio, probablemente las condiciones experimentales representan adecuadamente los ambientes comunes de la selva: sombra bajo el dosel cerrado y claros de distinto tamaño. La condición "sitio abierto" se puede considerar como un claro grande, ya que la cantidad total de RFA recibida en un día fue aproximadamente de un 50 % de la luz que incide sobre el dosel.

3. Las plántulas son capaces de tolerar las condiciones de sombra bajo el dosel cerrado de la selva manteniendo un crecimiento neto mayor que cero.

4. El crecimiento en biomasa de las plántulas se estimula en condiciones de claros relativamente grandes (50 % de luz del dosel). Solo el crecimiento de las plántulas de *Cordia megalantha* se ve estimulado por un claro pequeño.

5. Las plántulas de estas especies son capaces de establecerse bajo distintas condiciones ambientales de la selva, presentando adaptaciones fisiológicas y morfológicas que les permiten responder a esas condiciones. Considerando en conjunto los resultados del crecimiento, tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar, el claro pequeño respresenta probablemente el ambiente óptimo para las plántulas de Cordia megalantha, mientras que las plántulas de Dmpalea oleifera son favorecidas particularmente por un claro de mayor tamaño. Las plántulas de Lonchocarpus guatemalensis parecen ser menos especialistas al tamaño del claro.

6. Las plántulas son capaces de aclimatarse rápidamente a cambios temporales en el ambiente mediante la modificación de su crecimiento, tamaño, distribución de biomasa y morfología foliar, aunque probablemente en cada especie la respuesta en algunas variables (como la tasa de área foliar) sea más rápida que en otras (como la distribución de la biomasa). En términos del número de variables que no presentaron ningún efecto significativo del ambiente previo, probablemente sean las plántulas de Dmpalea oleifera las que puedan aclimatarse completamente al nuevo ambiente más rápidamente en relación a las otras especies.

7. La aparición de claros en la selva probablemente juega un papel determinante en la regeneración natural de estas especies. Su comportamiento se adecúa al equilibrio dinámico de la selva húmeda.

8. No obstante las especies son dependientes de claros "nómadas" de acuerdo a Martínez-Ramos, 1985) las diferencias encontradas entre ellas en su respuesta a las condiciones ambientales y al cambio ambiental apoya la hipótesis que establece que la heterogeneidad ambiental creada por distintos tipos de claros favorece de manera diferencial el crecimiento de diferentes especies.

## VII. BIBLIOGRAFIA

- Alvarez-Buylla, E. R. 1986. Dinámica Poblacional de *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae) en la Selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Alvarez, J. 1985. Caida de Hojarasca en la Selva. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, B. R. (eds.) Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México II. INIREB, Ed. Alhambra Mexicana, México, D. F., pp.171-189.
- Aminuddin, B. H. M. 1982. Light Requirements of *Dyera costulata* Seedlings. The Malayan Forester. 45 (2): 203-208.
- Augspurger, C. K. 1984a. Seedling Survival of Tropical Tree Species Interactions of Dispersal Distance, Light Gaps, and Pathogens. Ecology 65 (6): 1705-1712.
- Augspurger, K. C. 1984b. Light Requirements of Neotropical Tree Seedlings: A Comparative Study of Growth and Survival. J. Ecol. 72: 777-795.
- Bannister, P. 1976. Introduction to Physiological Plant Ecology. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of Wet Tropical Forest and their Species Strategies. In: Medina, E., Mooney, M.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds.) Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. W. Junk Publ. La Haya.
- Bazzaz, F.A. y Pickett, S.T.A. 1980. Physiological Ecology of Tropical Succession: A Comparative Review. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 287-310.
- Berry, J.A. y Downton W.J. 1982. Environmental Regulation of Photosynthesis. In: Gowdyse (ed.) Photosynthesis, Development, Carbon Metabolism and Plant Productivity. Vol. II. Academic Press, New York. pp. 243-343.
- Bjorkman, O. 1968. Carboxidismutase Activity in Shade-Adapted Species of Higher Plants. Physiol. Plant. 21: 1-9.
- Bjorkman, O. y Holmgren, P. 1963. Adaptability of the Photosynthetic Apparatus to Light Intensity in Ecotypes from Exposed and Shaded Habitats. Physiol. Plant. 16: 889-913.
- Blackman, V. H. y Wilson, G. L. 1951. Physiological and Ecological Studies in the Analysis of Plant Environment. VII. An Analysis of the Differential Effects of Light Intensity on the Net Assimilation Rate, Leaf Area Ratio, and Relative Growth Rate of Differential Species. Annals of Botany, 15: 373-409.

- Boardman, N. K. 1977. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **28**: 355-377.
- Bongers, F., Carabias, J., Meave, J. y Popma, J. Structure and Composition of Lowland Rain Forest at " Los Tuxtlas " Veracruz, México (en preparación).
- Bourdeau, P. F. y Laverick, M. L. 1958. Tolerance and Photosynthetic Adaptability to Light Intensity in White Pine, Red Pine, Hemlock and *Allanhus* Seedlings. *Forest Science* **4** (3): 196-207.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Advances in Genetics.* **13**: 115-155.
- Brokaw, N. V. L. 1982a. The Definition of Tree Fall Gap and its Effect on Forest Dynamics. *Biotropica* **14** (12): 158-160.
- Brokaw, N. V. L. 1982b. Treefalls: Frequency, Timing and Consequences. In: Leigh, E. G., Rand, A. S. y Windsor, D. M. (eds.) *The Ecology of a Tropical Forest.* Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.
- Brokaw, N. V. L. 1985a. Gap-Phase Regeneration in a Tropical Forest Ecology. **66** (3): 682-687.
- Brokaw, N. V. L. 1985b. Treefalls, Regrowth and Community Structure in Tropical Forests. In: Pickett, S. T. A. y White F. S. Academic Press. Nueva York.
- Burton, J. P. y Mueller-Dombois, D. 1984. Response of *Metrosideros polymorpha* Seedlings to Experimental Canopy Opening. *Ecology.* **65** (3): 779-791.
- Carabias, J. L. 1979. Análisis de la Vegetación de la Selva Alta Perennifolia y Comunidades Derivadas de ésta en una Zona Cálido-húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F. 68 p.
- Clough, I. A., Terri, J. A. y Alberte, R. S. 1979. Photosynthetic Adaptation of *Solanum dulcamara* L. to Sun and Shade Environments. I. A Comparison of Sun and Shade Populations. *Oecologia* **38**: 13-21.
- Comisión Federal de Electricidad (num. exp. 20). Dpto. Hidrometría. Gerencia General de Planeación y Programa. Oficina de Hidrología. Estación Coyame, Veracruz.
- Coombe, D. F. 1960. An Analysis of the Growth of *Ircia guineensis*. *J. Ecol.* **48**: 219-231.
- Coombe, D. F. y Hadfield, W. 1962. An Analysis of the Growth of *Musanga cecropioides*. *J. Ecol.* **50**: 221-234.

- Cordova, C. B. 1985. Demografía de Árboles Tropicales. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, B. R. (eds.) Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México II. INIREB, Ed. Alhambra Mexicana, México, D. F., pp. 103-128.
- Cordova, C.B. 1979. Efectos de la Densidad, la Distancia al Arbol Progenitor y la Depredación, en el Crecimiento y Supervivencia de Plántulas de *Nectandra ambigua* (Blake). Tesis Profesional. U.N.A.M.
- Chazdon, R. L. y Fetcher, N. 1984a. Light Environments of Tropical Forests. In: Medina, E., Mooney, M.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds.) Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. W. Junk Publ. La Haya. pp. 27-31.
- Chazdon, R. L. y Fetcher, N. 1984b. Photosynthetic Light Environments in a Lowland Tropical Rainforest in Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 553-564.
- Child, R., Morgan, D. C. y Smith, H. 1981. Control of Development in *Chenopodium album* L. by Shade Light. *New Phytol.* 89: 545-555.
- Chizón, S. E. 1984. Relación Suelo-Vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis de Licenciatura (Biología) ENEP Zaragoza, UNAM., México, D. F..
- Denslow, J. S. 1980. Gap Partitioning among Tropical Rain Forest Trees. *Biotropica* 12: 47-55.
- Evans, G. C. 1972. The Quantitative Analysis of Plant Growth. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Evans, G. C., Whitmore, T. y Wong, Y. K. 1966. The Distribution of Light Reaching the Ground Vegetation in a Tropical Rain Forest. *J. Ecol.* 48: 193-204.
- Fetcher, N., Oberbauer, S. F. y Strain, B. R. 1983. Effects of Light Regime on the Growth, Leaf Morphology, and Water Relations of Seedlings of two Tropical Trees. *Decologia* 58: 314-319.
- Flores, S. J. 1971. Estudio de la Vegetación del Cerro del Vigía de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 69 p.
- García, E. 1980. Apuntes de Climatología, UNAM. México, D.F. 153 p.
- Gauhl, E. 1976. Photosynthetic Response to Varying Light Intensity in Ecotypes of *Solanum dulcamara* L. from Shaded and Exposed Habitats. *Decologia*. 22: 287-298.
- Gómez-Pompa, A., y Vázquez-Yanes, C. 1985. Estudios sobre la Regeneración de Selvas en Regiones Cálido-húmedas de Méxi-

- co. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, B. R. (eds.) Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México II. INIREB, Ed. Alhambra Mexicana, México, D. F., pp. 1-25.
- Grime, J. P. 1979. Estrategias de Adaptación de las Plantas y Procesos que Controlan la Vegetación. Ed. Limusa. México. 291 p.
- Grime, J.P. y Hunt, R. 1975. Relative Growth Rate: its Range and Adaptive Significance in a Local Flora. *J. Ecol.* **63**: 393-422.
- Grubb, P. J. 1977. The Maintenance of Species Richness in Plant Communities: the Importance of the Regeneration Niche. *Biol. Rev.* **52**: 197-145.
- Guevara, S. 1986. Plant Species Availability and Colonization in Mexican Tropical Rain Forest. *Acta Universitatis Upsalien-sis. Comprehensive Summaries of Uppsala.* Uppsala.
- Harper, J. L. 1982. After description. In: E.I. Newman (ed.) *The Plant Community as a Working Mechanism.* British Ecological Society. Great Britain. p.12.
- Hartgerink, P. A. y Bazzaz, A. F. 1984. Seedling-Scale Environmental Heterogeneity Influences Individual Fitness and Population Structure.
- Hartshorn, G. S. 1978. Tree Falls and Tropical Forest Dynamics. In: Tomlinson, B. y Zimmermann, M. M. (eds.) *Tropical Trees as Living Systems.* Proc. 4th Cabot Symp. Harvard Forest Cambridge University Press. Cambridge, Massachusetts. pp. 617-638.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical Forest Dynamics. *Biotropica* **12** (Supl.): 23-30.
- Holmgren, P. 1968. Leaf Factors Affecting Light Saturated Photosynthesis in Ecotypes of *Solidago virgaurea* from Exposed and Shaded Habitats. *Physiol. Plant.* **21**: 676-698.
- Hunt, R. 1978. *Plant Growth Analysis.* Studies in Biology No. 96. Edward Arnold, London.
- Hunt, R. 1979. Plant Growth Analysis: the Rationale behinds the Use of the Fitted Mathematical Function. *Annals of Botany*, **43**: 245-249.
- Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves. The Functional Approach to Plant Growth Analysis.* Edward Arnold. 248 p.
- Ibarra, G. 1985. Estudios Preliminares sobre la Flora Leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Veracruz, Méx.

- Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. 264 p.
- Ilescas, M. 1987. Algunos Aspectos de la Ecología post-dispersión de semillas de una especie arbórea, *Trichilia martiana* (Meliaceae) en la Selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Jarvis, P. G., y Jarvis, M. S. 1964. Growth Rates of Woody Plants. *Physiologia Plantarum*. 17: 654-666.
- Jeffries, R. L. 1984. The Phenotype: Its Development, Physiological Constraints, and Environmental Signals. In: Sarukhan, J. y R. Dirzo (eds.) *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer Associates Inc. Publishers. U. S. A. pp. 347-358.
- Jordan, C. 1983. Productivity of Tropical Rain Forest Ecosystems and the Implications for their Use as Future Wood and Energy Sources. In: Golley, F. B. (Ed.) *Tropical Rain Forest Ecosystems*. New York. pp. 117-136.
- Li, C. C. 1977. Introducción a la Estadística Experimental. Ediciones Omega. Barcelona. pp. 179-186.
- Loach, K. 1970. Shade Tolerance in Tree Seedlings. II. Growth Analysis of Plants Raised under Artificial Shade. *New Phytol.* 69: 273-286.
- Longman, K. A., y Jenik, J. 1974. Tropical Forest and its Environments. Tropical Ecology Series. Longman, Londres. 196 p.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Pasado, Presente y Futuro. En: Gómez-Pompa et al (eds.) *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. CECSA, CNEB, INIREB. México, D.F. pp. 31-69.
- Marshall, D. R. y Jain, S. K. 1968. Phenotypic Plasticity of *Avena fatua* y *A. barbata*. *The American Naturalist*. 102(927): 457-467.
- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos Sinecológicos del Proceso de Sucesión en una Selva Alta Perennifolia. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 181 p.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, Ciclos Vitales de los Árboles Tropicales y Regeneración Natural de las Selvas Altas Perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, B. R. (eds.) *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México II*. INIREB, Ed. Alhambra Mexicana, México, D. F., pp. 191-239.
- Mooney, H., Field, C. y Vázquez-Yanes, C. 1984. Photosynthetic Characteristics of Wet Tropical Forest Plants. In: Medina, E., Mooney, M.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds.) *Physiological*
- Núñez-Farfán y Dirzo, R. 1985. Herbivoría y Sucesión en una Selva alta Perennifolia. En: *Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. INIREB. Ed. Alhambra. México, D.F. pp. 315-332.

Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. W. Junk Publ. La Haya. pp.

- Ng, F. S. P. 1978. Strategies of Establishment in Malayan Forest. In: Tomlinson, B. y Zimmermann, M. M. (eds.) Tropical Trees as Living Systems. Proc. 4th Cabot Symp. Harvard Forest Cambridge University Press. Cambridge, Massachusetts. pp. 129-162.
- Oberbauer, S. F. 1983. The Ecophysiology of *Pentaclethra macroloba*, a Canopy Tree Species in the Rain Forests of Costa Rica. Tesis Doctoral, Duke University, Durham, N. C.
- Oberbauer, S. F. y Strain, B. R. 1985. Effects of Light Regime on Growth and Physiology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*. 1: 303-320.
- Okali, D. VB. V. 1971. Rates of Dry-Matter Production in Some Tropical Forest-Tree Seedlings. *Ann. Bot.* 35: 87-97.
- Ferry, A. D. 1973. Interacting Effects of Seed Vigour and Environment on Seedling Establishment. In: W. Heydecker. *Seed Ecology. The Butterworth Group. England* p.p. 311-323.
- Pickett, S. T. A. 1976. Successions: An Evolutionary Interpretation. *The American Naturalist*. 110 (1971): 107-119.
- Pickett, S. T. A. 1983. Differential Adaptation of Tropical Tree Species to Canopy Gaps and its Role in Community Dynamics. *Tropical Ecology*. 24: 68-83.
- Pickett, S. T. A. y White, P. S. 1985. Patch Dynamics: A Synthesis. In: Pickett, S. T. A. y White, P. S. (eds.) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press. New York. pp. 371-384.
- Rico y Gómez-Pompa. 1976. Estudio de las Primeras Etapas Sucesionales de una Selva Alta Perennifolia en Veracruz, México. En: Gómez-Pompa et al (eds.) *Investigaciones sobre Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. CECSA, CNEB, INIREB. México, D.F. pp. 112-202.
- Richards, F. J. 1969. The Quantitative Analysis of Growth. In: Steward, F. C. (ed.) *Plant Physiology - a Treatise Analysis of Growth: Behavior of Plants and their Organs*. Academic Press, London. pp. 1-76.
- Richards, P. W. 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge, Univ. Press. Cambridge. 454 p.
- Sasaki, S. y Mori, T. 1981. Growth Responses of Dipterocarp Seedlings to Light. *Malayan Forester*. 44 (2-3): 319-345.
- Smith, H. 1982. Light Quality, Photoperception, and Plant Strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 481-518.

- Soto, E. M. 1976. Algunos Aspectos Climáticos de la Región de Los Tuxtlas, Ver. En: Gómez-Pompa et al (eds.) Investigaciones sobre Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. CECSA, CNEB, INIREB. México, D.F. pp. 70-111.
- Sousa, W. P. 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.
- Tinoco, C. 1982. Aspectos Ecofisiológicos sobre la Plasticidad Fotosintética de *Piper hispidum* sw. Tesis de Licenciatura. Instituto Politécnico Nacional. México, D. F. 84 p.
- Veneeklas, E. 1985. Morphological Variation in Leaves of Three Ecologically Different Tree Species from Tropical Rain Forest. Thesis, Department of Plant Ecology, State University Utrecht, Utrecht, Holanda. 97 p.
- Wallace, L. L. y Dunn, E. L. 1980. Comparative Photosynthesis of Three Gap Phase Successional Tree Species. *Oecologia (Berl)* 45: 331-340.
- Whitmore, T. C. 1975. Tropical Rain Forests of the Far East. Oxford Clarendon Press. Londres. 282 p.
- Whitmore, T. C. 1982. On Pattern and Process in Forests. In: Newman, F. I. (ed.) Special Publication 1. Series of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp. 45-59.
- Whitmore, T. C. 1983. Secondary Succession from Seed in Tropical Rain Forest. *Forestry Abstracts.* 44(12) 767-779.
- Whitmore, C. T. y Bowen, R. M. 1983. Growth Analysis of Some *Agathis* Species. *The Malaysian Forester.* 46(2): 186-196.
- Whitmore, T. C. y Wooli-Khoon, G. 1983. Growth Analysis of the Seedling of Balsa *Ochroma lagopus*. *New Phytol.* 95: 305-311.
- Zagorin, H.B. Sobre la reducción de la adecuación de plántulas tropicales por herbivoría: una evaluación experimental. Tesis Profesional. Instituto de Investigaciones Biomédicas. 127p.